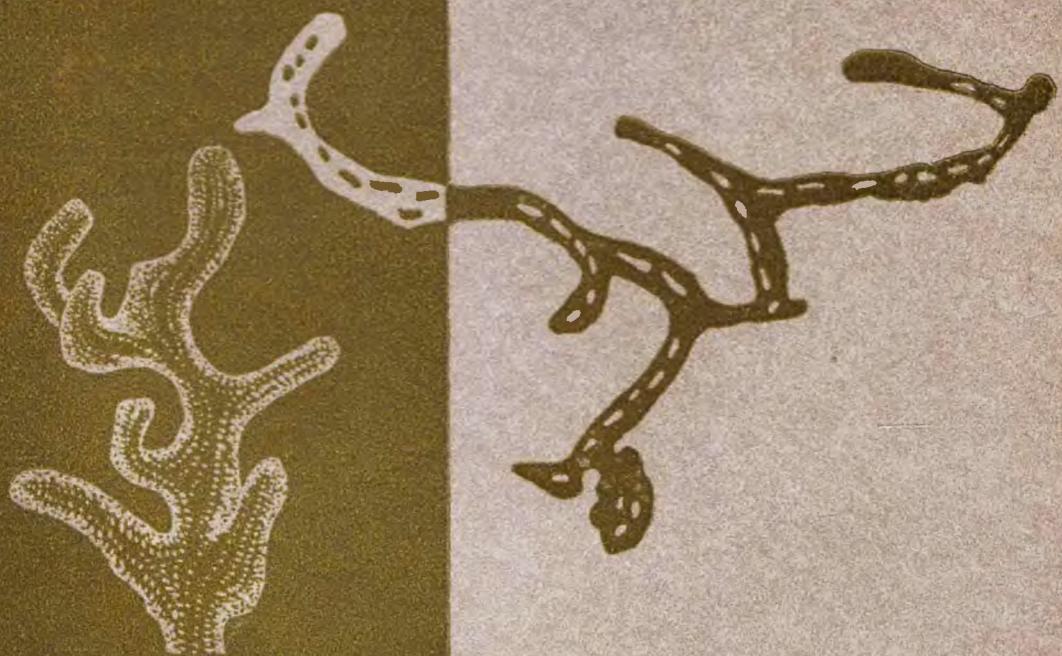


ИСКОПАЕМЫЕ ИЗВЕСТКОВЫЕ ВОДОРОСЛИ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОЛОГИИ И ГЕОФИЗИКИ
ВЫПУСК 674

ИСКОПАЕМЫЕ ИЗВЕСТКОВЫЕ ВОДОРОСЛИ

Морфология, систематика,
методы изучения

Ответственный редактор
д-р геол.-мин. наук В. Н. Дубатолов



НОВОСИБИРСК
ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1987

УДК 561.232

Ископаемые известковые водоросли (морфология, систематика, методы изучения) / Чувашов Б.И., Лучинина В.А., Шуйский В.П. и др. - Новосибирск: Наука, 1987.

В монографии рассматриваются вопросы морфологии, систематики и палеоэкологии ископаемых известковых синезеленых, красных, зеленых и харовых водорослей. Предложена новая система синезеленых, зеленых и красных водорослей; показаны общие закономерности развития известковой альгофлоры. Рассмотрены проблемы морфологии и классификации палеозойских строматолитов и онколитов.

Книга представляет интерес для палеонтологов, литологов, биологов, палеоэкологов.

Авторы Б.И. Чувашов, В.А. Лучинина, В.П. Шуйский, И.М. Шайкин,
О.И. Берченко, А.А. Ищенко, В.Д. Салтовская, Д.И. Ширшова

Рецензенты Т.В. Возженникова, М.П. Снигирева

Борис Иванович Чувашов Вероника Акберовна Лучинина
Вадим Прокопьевич Шуйский и др.

ИСКОПАЕМЫЕ ИЗВЕСТКОВЫЕ ВОДОРОСЛИ
Морфология, систематика, методы изучения

Утверждено к печати Институтом геологии и геофизики СО АН СССР

Редактор издательства Л.М. Акентьева
Художественный редактор М.Ф. Глазырина
Художник Н.А. Пискун
Технический редактор Н.М. Остроумова
Корректоры Н.В. Лисина, С.В. Блинова

ИБ № 30235

Сдано в набор 10.02.87. Подписано к печати 22.06.87. МН-02053.
Формат 70x100 1/16. Бумага офсетная. Офсетная печать. Усл. печ. л. 16,2+2 на
мел. бум. Усл. кр.-отт. 18,7. Уч.-изд. л. 20,2. Тираж 750 экз. Заказ № 658.
Цена 3 р. 20 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука",
Сибирское отделение. 630099, Новосибирск, 99, Советская, 18.

4-я типография издательства "Наука". 630077, Новосибирск, 77,
Станиславского, 25.

И 1904040000-819 189-87-II
042(02)-87

© Издательство "Наука", 1987 г.

ВВЕДЕНИЕ

Начало изучения известковых водорослей относится еще к прошлому веку, но этот раздел палеонтологии долгое время оставался предметом деятельности отдельных энтузиастов, и обычно водоросли описывались попутно при изучении других групп организмов – фораминифер, кораллов, губок. Тем не менее в первой четверти нашего столетия было проведено несколько прекрасных палеоальгологических исследований, например работы А.П. Карпинского по трохиаликам и мициям в России и серия значительных работ немецкого палеонтолога Ю. Пиа.

В 30-х гг. в СССР А.Г. Вологдиным и П.С. Краснопеевой, а позднее К.Б. Кордэ и многими другими были начаты систематические работы по изучению докембрийской и кембрийской альгофлоры Алтая, Сибири, Урала. Благодаря этим многолетним целенаправленным работам кембрийские альгофлоры изучены в СССР наиболее полно по сравнению с другими регионами земного шара.

К концу 20-30-х гг. относятся первые работы замечательного палеоальголога и литолога В.П. Маслова, который наряду с таксономическими исследованиями всегда большое внимание уделял изучению связи водорослей с фаунами. Работы В.П. Маслова по известковым водорослям и строматолитам ордовика /1956 б, 1962, 1963 а, б/ оказали большое влияние на развитие палеоальгологии в СССР, сыграли огромную роль в популяризации водорослей не только среди палеонтологов, но также литологов и геологов. Этому немало способствовал и коллективный том "Водоросли" многотомного издания "Основы палеонтологии", опубликованный в 1963 г.

К 30-60-м гг. относится создание американским палеоальгологом Дж. Джонсоном серии значительных обобщающих работ по известковым водорослям девона, карбона, перми, мезо-кайнозоя, по строматолитам и онколитам. Дж. Джонсон, как и В.П. Маслов, большое внимание уделял расшифровке фациальных условий произрастания водорослей. Все эти основополагающие работы создали надежную основу для последующего развития палеоальгологии.

В 1965 г. в Новосибирске в Институте геологии и геофизики СО АН СССР было созвано Первое всесоюзное палеоальгологическое совещание, которое выявило наличие большого интереса к палеоальгологии вообще и к изучению известковых водорослей в частности. Выяснилось, что этим разделом палеоальгологии в СССР занимаются более 50 человек. Для решения этих задач была создана Палеоальгологическая комиссия.

Дальнейшее расширение внимания к палеоальгологии было в значительной мере определено огромным вниманием к мощным полифациальным толщам карбонатных пород как на материках, так и в зонах морских шельфов. Изучение условий образования этих толщ невозможно без познания известковых водорослей ~~и~~ ^и оторов фациальной природы осадков (это совершенно необходимо для научного проектирования при поисках жидких и газообразных углеводородов).

В 60-70-е гг. резко возросло число ~~научных~~ ^{литературных} ~~литераторов~~ ^{литераторов}, изучающих известковые водоросли, и за границей, что также потребовало ~~разработки~~ ^{разработки} организаций и направления этих исследований.

В 1975 г. при Геологическом обществе США была создана комиссия по палеоальгологии, которая организовала систематический выпуск ежегодного информационного бюллетеня "Friends of Algae". Опубликовано семь его выпусков, способствующих координации и обмену информацией между палеоальгологами и альгологами. Этим целям в значительной мере способствуют другие издания - "Reef Newsletter", публикующееся в Великобритании и содержащее много данных о ведущихся исследованиях по рифообразующим известковым водорослям (десять выпусков), и "Stromatolite Newsletter" (США, ФРГ, Бельгия - 9 выпусков).

Состоялись три международных симпозиума по ископаемым водорослям: в ФРГ (Нюрнберг, 1975), во Франции (Париж, 1979), в США (Колорадо, 1983), четвертый симпозиум планируется на 1987 г. в Великобритании (Кардифф). На всех состоявшихся международных симпозиумах проблемы, касающиеся известковых водорослей, играли главенствующую роль, как и в полевых геологических экскурсиях, сопровождающих симпозиумы.

Второе всесоюзное палеоальгологическое совещание проходило в Киеве в 1981 г. К этому времени развились и окончательно оформилось новое направление в палеоальгологии - исследование водорослей с неминерализованным слоевищем из фанерозойских и докембрийских отложений. Коллектив, занятый изучением известковых водорослей, еще более расширился. За истекшие со времени Первого совещания 15 лет проведена большая работа по изучению известковых водорослей докембрия и фанерозоя: описано огромное количество новых таксонов на видовом и родовом уровне, значительно пополнились сведения о комплексах альгофлоры в разных геологических системах, появились новые данные по палеобиогеографии о связи водорослей с фациями.

Выяснилось, что наиболее слабое место изучения известковых водорослей - таксономия. Описание таксонов на родовом и видовом уровне выполнялось более или менее удовлетворительно, таксономия более высоких порядков или не устанавливалась вообще, или определялась с большой условностью, поскольку накопленный материал уже не вмешался в рамки существующей таксономической схемы. В связи с этим подкомиссия по известковым водорослям и строматолитам приняла решение созвать специальный симпозиум по систематике известковых водорослей фанерозоя с попутным решением ряда задач по отработке и совершенствованию терминологии и обобщением опыта по методике изучения. Такой симпозиум состоялся в начале апреля 1985 г. в Институте геологии и геофизики СО АН СССР. В его работе приняли участие более 40 исследователей из многих городов СССР. Главным вопросом работы симпозиума было обсуждение проблем классификации синезеленых, зеленых, красных и харовых водорослей, а также фанерозойских строматолитов. Этот материал положен в основу предлагаемой вниманию читателей книги.

Наша книга не претендует, как и следует из ее названия, на всеобъемлющую характеристику современных ископаемых водорослей, однако для решения поставленных задач мы должны коснуться общирного круга вопросов, связанных с понятийным аппаратом, сравнительной характеристикой методов альгологии и палеоальгологии.

Глава I

МЕСТО ИЗВЕСТКОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В СИСТЕМЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ, МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ

Мир водорослей огромен и разнообразен. Они были одними из древнейших обитателей Земли. Нет сомнения, что водоросли жили уже в раннем протерозое, вполне вероятно их существование и в архее. С момента появления водоросли вместе с другими организмами, в первую очередь бактериями, активно влияли на все геологические процессы. Они, в частности, разгрузили первичную земную атмосферу от избыточной углекислоты и наполнили ее кислородом, создав условия для возникновения и последующего развития всего органического (и животного, и растительного) мира. Изучение водорослей позволяет нам не только понять историю жизни на Земле, но и воссоздать условия, существовавшие в различных местах в разные времена, и тем самым помочь в проблемах прогнозов и поисков многих видов полезных ископаемых, в первую очередь углеводородов.

Поиски неструктурных залежей нефти и газа в карбонатных породах требуют тщательного фациального анализа этих толщ, поскольку оценка перспектив невозможна без представления об условиях происхождения и последующих диагностических изменений возможных коллекторов жидких и газообразных углеводородов. Решение этих вопросов значительно облегчается информацией о комплексах известковых водорослей, которые позволяют наиболее точно определять глубины формирования осадков, наличие скрытых перерывов, восстанавливать такие генеральные изменения характера осадконакопления, как обмеление или углубление бассейна, и решать серию других задач, связанных с реконструкциями ландшафтов геологического прошлого.

Прогнозирование и поиски месторождений бокситов, железных руд, фосфоритов, химически чистых известняков для производства соды – все это требует детального фациального анализа вмещающих и латерально замещающих их карбонатных пород.

К сожалению, в горных породах мы встречаем не всегда хорошо сохранившиеся остатки водорослей и часто все дальнейшие выводы, касающиеся таксономической принадлежности этих организмов, морфологии их карбонатного скелета, делаем исходя из наших представлений о современной альгофлоре. Задача эта очень сложная, а получаемые результаты не всегда однозначны. Предлагаемая работа поднимает важную проблему таксономической зависимости палеобальгологии от альгологии и предлагает некоторые шаги в сторону освобождения от этого гипноза, разумеется в допустимых пределах.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОРОСЛЕЙ

Распространенный в повседневной жизни и в науке термин "водоросли" указывает не на весь комплекс водной флоры, а лишь на группу организмов, живущих преимущественно в водной среде. Но даже и это определение имеет многие исключения: водоросли живут в воздухе, в почве, на камнях и деревьях и т.д.

Наиболее существенный морфологический признак водорослей – отсутствие настоящих элементов морфологии высших растений (корня, стебля, листьев и т.д.).

хотя у многих водорослей имеются подобные этим органам органоиды. Водорослевое тело обозначается разными терминами, имеющими одинаковый смысл, — слоевище, слоевицо, таллом.

Водоросли входят в обширное подцарство низших, или слоевцевых, растений вместе с бактериями, актиномицетами, грибами, лишайниками. Водоросли размножаются вегетативно или с помощью спор и отличаются наличием хлорофилла, позволяющего им ассимилировать на свету углекислый газ. Такой способ питания называется фототрофным. Исходя из сказанного альгологи дают следующее краткое определение рассматриваемой группе организмов: "Водоросли — это низшие, слоевцевые, споровые растения, содержащие в своих клетках хлорофилл и живущие преимущественно в воде" /Жизнь растений, 1977, с. 8/.

Морфологические особенности водорослей, способы размножения, время их появления в геологической истории и развитие показывают, что водоросли не являются монолитной группой организмов, а подразделяются на несколько отделов (типов), каждый из которых в систематическом отношении вполне соизмерим с такими отделами растительного мира, как грибы, лишайники и т.д. Подразделение водорослей на высшие таксоны (типы или отделы) определяется их преимущественной окраской и морфологическими особенностями. Количество таксонов в разных классификациях неодинаково.

Предлагается наиболее приемлемая, на наш взгляд, следующая классификация водорослей на уровне отделов /Жизнь растений, 1977/:

1 - *S Cyanophyta* — синезеленые водоросли; 2 - *R Pyrrhophyta* — пирофитовые водоросли; 3 - *C Chrysophyta* — золотистые водоросли; 4 - *B Bacillariophyta* — диатомовые водоросли; 5 - *X Xanthophyta* — желто-зеленые водоросли; 6 - *P Phaeophyta* — бурые водоросли; 7 - *R Rhodophyta* — красные водоросли; 8 - *E Euglenophyta* — эвгленовые водоросли; 9 - *C Chlorophyta* — зеленые водоросли; 10 - *C Charophyta* — харовые водоросли.

Основной спорный момент данной системы — положение синезеленых водорослей и водорослей, которые представлены одноклеточными подвижными жгутиковыми формами, к числу которых относятся частично эвгленовые, пирофитовые, золотистые, желто-зеленые и зеленые.

Синезеленые водоросли, или цианобактерии, отличаются от всех других отсутствием оформленного клеточного ядра и относятся к прокариотам. Все другие отделы водорослей имеют клетки с четко оформленным ядром, органеллами и относятся к обширной группе эукариотных растений. По мнению некоторых специалистов, синезеленые водоросли следует исключить из числа водорослей. Жгутиковые формы водорослей, морфологически сходные с бесхлорофилловыми жгутиковыми организмами, нередко предлагают относить к животному царству.

Сторонники отнесения прокариотных хлорофиллоносных организмов к водорослям считают, что наличие фототрофного способа питания при помощи хлорофилла — более существенный аргумент в пользу сближения синезеленых водорослей с другими. Отсутствие оформленных ядер в клетках цианобактерий, известных с нижнего протерозоя, а возможно, и с архея, дает основание полагать, что возникновение хлорофилла и фототрофного способа питания предшествовало оформлению ядер в клетках.

Представители других отделов (зеленые и красные) начинают историю своего существования предположительно не раньше позднего докембрия, а более определенно — с кембрия.

Следует подчеркнуть, что, сколь бы существенно ни отличались разные системы водорослей на уровне высших таксонов, отделы синезеленых, зеленых, красных и харовых водорослей существуют во всех классификациях.

ХАРАКТЕРИСТИКА ИЗВЕСТКОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ, ТИПЫ ОБЫЗВЕСТВЛЕНИЯ СЛОЕВИЩА

Обызвествление водорослей и возникновение раковинных животных организмов представляет собой одну из грандиозных загадок биогеохимии. На этот счет высказано много гипотез, среди которых явное предпочтение отдается скачкообразному изменению факторов внешней среды: состава атмосферы и (или) морской воды /Томмотский ярус, 1969; Тарран, 1974; Riding, 1984/. Возможно, именно эти обстоятельства и привели к тому, что представители всех отделов водорослей вблизи границы докембрия и кембрия приобрели возможность строить карбонатный скелет. Однако это не объясняет, почему некоторые из них (в частности синезеленые) впоследствии утратили эту способность (рис. I.1), тогда как другие – зеленые и особенно красные – усилили. Следует иметь в виду, что соотношение водорослей, способных к обызвествлению слоевища и не обладающих такой возможностью, среди ископаемых водорослей разных отделов определить очень сложно. Тем более, что это соотношение явно, и притом весьма значительно, изменяется, как это и было показано на примере синезеленых водорослей. Соответственно значительно изменилась во времени и породообразующая роль известковых водорослей. Для палеозоя эти данные недавно суммированы /Chuvashov, Riding, 1984/.

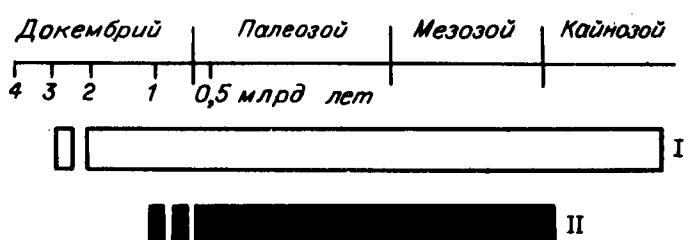
Разные отделы известковых водорослей обладают принципиально разными способами обызвествления. У синезеленых водорослей обызвествление представляет собой тонкую пленку, обволакивающую слоевище. Поверхностным, но более глубоким является обызвествление зеленых водорослей, причем у дазикладиевых внешние окончания ветвей и центральная часть слоевища обычно не обызвествлены. Кодиевые имеют более полно и равномерно обызвествленные талломы. Слоевища красных водорослей, если они подвергались обызвествлению, сохраняются в ископаемом состоянии почти полностью.

Таким образом, понятие "известковые водоросли" ни в коей мере не являются систематическим термином, а отражает только способность некоторых водорослевых слоевищ к частичному или полному обызвествлению. Эта искусственная группировка водорослей чрезвычайно важна для палеонтологии и геологии по ряду причин. Прежде всего, известковые водоросли наилучшим образом и чаще всего сохраняются в ископаемом состоянии, и подавляющей части информации по ископаемой альгофлоре мы обязаны именно им. Во-вторых, эти организмы-породообразователи являются и наиболее точными индикаторами фациальных обстановок.

Процессы биоминерализации вообще и у водорослей в частности изучены весьма слабо, хотя этими вопросами занимались многие исследователи. Итоги наблюдений относительно водорослей суммированы в ряде работ В.П. Маслова /1961а, 1973 и др./.

При так называемом органическом осаждении извести карбонат кальция выделяется из клеточного сока на стенках клетки. Выделенный минеральный

Рис. I.1. Время существования синезеленых водорослей (I) и синезеленых водорослей с обызвествленным слоевищем (II) (по R. Riding, 1982/).



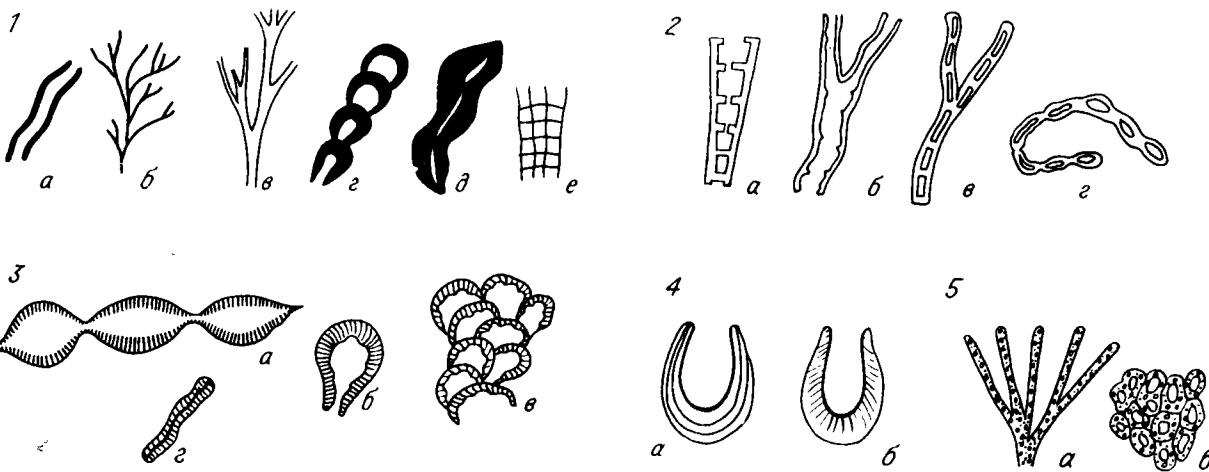


Рис. I. 2. Основные типы строения известкового чехла водорослей.

1 – обызвествленные части слоевища сложены темным пелитоморфным карбонатом: а – *Girvanella*, б – *Epiphyton*, в – *Koivaella*, г – *Renalcis*, д – *Tubiphytes*, е – *Parachaetetes*; 2 – стекловатый прозрачный кальцит: а – *Devonoscale*, б – *Kamaena*, в – *Donezella*, г – *Claramoesta*; 3 – двухслойные карбонатные чехлы: а – *Wetheredella*, б – *Sphaeroporella*, в – *Asphaltina*, г – *Nuia*; 4 – многослойные чехлы, сложенные чередованием слоев темного пелитоморфного и светлого прозрачного кальцита: а – первичная структура утрикулов харовых водорослей, б – вторичная структура; 5 – известковые чехлы, сложенные мелкоэзернистым кальцитом: *Hedstroemia*, *Garwoodia* и т.д. в продольных (а) и поперечных (б) сечениях.

осадок состоит из мелких закономерно расположенных кристалликов кальцита, которые при хорошей сохранности дают в скрещенных николях волнистое угасание. Способностью органического осаждения извести обладают многие группы животных и красные водоросли семейства *Corallinaceae*.

Физиологическое отложение обусловлено усвоением углекислоты в процессе фотосинтеза ассимилирующими частями водорослей. Карбонат кальция выпадает на внешней поверхности этих частей слоевища в виде неправильно расположенных кристалликов кальцита. Такой процесс обызвествления, видимо, характерен для зеленых и некоторых групп синезеленых водорослей. Таким же образом обызвествляются вегетативные части харовых водорослей, тогда как репродуктивные органы харовых водорослей кальцитизируются путем "органического" обызвествления. Ооспорангии ископаемых и современных харовых водорослей имеют при хорошей сохранности слоистую текстуру стенки, в которой наблюдается многократное чередование микрослоев, образованных то "чистым" кальцитом с концентрически слоистой или радиально-лучистой структурой, то темным, обогащенным органикой. Образование ооспорангия начинается с относительно мощной органической пленки, которая всегда или почти всегда сохраняется в ископаемом состоянии, в то время как промежуточные микрослои темного, обогашенного органическим веществом кальцита часто преобразуются в процессе диагенеза с образованием одного мощного слоя радиально-лучистого кальцита (рис. I.2). Органическая пленка явно стимулирует образование микрослоя "чистого" кальцита, но только до определенной толщины. Для наращивания следующей пленки "чистого" кальцита вновь необходимо образование карбонатно-органической темной пленки.

Третий тип отложения карбонатного кальцита называют биохимическим. Водоросли в данном случае играют косвенную роль, изменяя pH среды

в тонком слое воды, примыкающем к слоевищу, что способствует осаждению извести.

Следует упомянуть также о смешанном процессе осаждения извести при большом влиянии водорослей. Водорослевые пленки и нити механически, биохимически и химически связывают осаждающийся карбонат кальция. При отмирании органических тканей водорослей и уплотнении осадившегося карбоната образуется его корочка. Последний (смешанный) тип обызвествления характерен для строматолитов.

Разные способы обызвествления слоевища, толщина обызвествленной части, последовательность процесса, а также, вероятно, последующие изменения обызвествленной части в ископаемом сочетании определяют большое разнообразие типов строения известковых чехлов. Кальцит, фиксированный разными группами ископаемых известковых водорослей, можно по структурным особенностям разделить на несколько типов (см. рис. I.2).

1. Темный пелитоморфный карбонат, фарфорово-белый в отраженном свете и бархатисто-черный в проходящем. Такой тип кальцита характерен для наиболее древних водорослей, относимых к синезеленым, и может быть прослежен с позднего докембria. Это трубчатые (*Girvanella*, *Obruchevella*, *Tubomorphophyton*, *Koivaella* и др.), нитчатые (*Eriphyton*), пузырчатые (*Renalcis*, *Chabakovia*), массивные и палочковидные (*Jkella*, *Tubiphytes*) слоевища водорослей. Подобный пелитоморфный карбонат образует стенки клеток красных водорослей (*Solenopora*, *Parachaetetes*, *Katavella*), микрослои в стенах репродуктивных органов харовых водорослей. Есть основания считать, что это наиболее древний, "первичный" тип обызвествления.

2. Прозрачный или желтоватый кальцит слагает непористые чехлы слоевищ родов *Proninella*, *Devonoscale* и др.; пористые чехлы зеленых водорослей семейств *Palaeoberesellidae*, *Beresellidae* и др.; стеки клеток красных водорослей (*Solenopora*, *Paralancicula*).

3. Тонковолокнистый радиально-лучистый кальцит входит в состав многослойных известковых чехлов. Так, водоросли родов *Wetheredella*, *Asphaltingia* имеют двухслойные чехлы, причем верхний слой образован пелитоморфным карбонатом, а внутренний, более мощный, слагается радиально-лучистым пористым кальцитом. При трехслойном чехле (*Nua*) срединный слой представлен темным пелитоморфным карбонатом, а внешний и внутренний образованы волокнистым желтовато-прозрачным кальцитом.

4. К этому типу примыкает строение скоплупы репродуктивных органов харовых водорослей при одном существенном различии – стеки репродуктивных органов образованы многократным чередованием светлых и темных слоев кальцита, причем те и другие имели первоначально концентрически-слоистую текстуру. При вторичных изменениях "чистый" кальцит наиболее легко приобретает радиально-лучистое строение. В следующую стадию вторичных преобразований вся скоплупа органа, кроме внутреннего слоя, теряет свое слоистое строение; образуется единый мощный радиально-лучистый слой (см. рис. I.2).

5. Мелкокристаллический серый в проходящем свете карбонат, образованный мелкими изометричными, по-разному ориентированными кристалликами кальцита. Такой карбонат слагает известковые чехлы водорослей родов *Garwoodia*, *Hedstroemia*, *Uraimella* и др., а также вегетативные части харовых водорослей.

Из сказанного следует, что водоросли, относимые сейчас к одному систематическому типу, могут иметь известковые чехлы с разным характером обызвествления. Это обстоятельство имеет два объяснения: либо водоросли одного типа (отдела) могут менять способы обызвествления своего чехла, либо из-за несовершенства систематики мы объединяем в одном таксоне разные

группы. При использовании тонких методик изучения вещества и его структуры можно получить интересные данные относительно систематики и эволюции ископаемых водорослей.

Намеченные выше типы обизвествления свойственны не только водорослям. Хорошие аналогии наблюдаются прежде всего у фораминифер. Карбонат первого типа слагает огромное множество раковин фораминифер, в том числе и наиболее древних примитивных – *Archaeospaera*, *Parathurammina*, *Earlandia*, *Tikhinella* и др. Прозрачный желтоватый кальцит слагает стенки фораминифер родов *Nanicella*, *Protonodosaria* и др. Двухслойные стенки, сложенные тонкой пленкой черного карбоната и мощным слоем радиально-лучистого кальцита, обращенного или внутрь (*Nodosaria*, *Geinitzina*), или наружу (*Multiseptida*) раковины, также характеризуют большое число родов фораминифер разного возраста. Мелкоокристаллический серый карбонат свойствен многим родам. Наиболее характерный пример – турнейские турнейлиды.

Следовательно, структурные типы обизвествления отражают какие-то общие биохимические процессы, происходящие в клетках как животных, так и растительных организмов.

О МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ ИЗВЕСТКОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Известковые водоросли в подавляющем своем большинстве встречаются в карбонатных породах, реже их остатки можно найти в песчаниках, алевролитах и совсем редко в глинистых породах. Исключением являются вегетативные органы харовых водорослей, которые наиболее часто приурочены именно к терригенным породам. Но это связано с особыми, обычно аллохтонными, условиями их захоронения.

Степень сохранности слоевищ водорослей в ископаемом состоянии зависит от многих причин – от характера обизвествления, сложности его морфологии, условий обитания и факторов, определяющих захоронение. Так, овальные желвачки каменистых водорослей *Solenopora*, *Parachaetetes* и других хорошо сохраняются даже при значительном переносе. Зеленые водоросли, как сифоновые, так и дазикладовые, в редких случаях сохраняются полностью. Поверхностное обизвествление и сложное строение определяют фрагментарность их захороненных известковых чехлов. Неполнота информации, определяемая этими обстоятельствами, усугубляется преобладающим методом изучения известковых водорослей в неориентированных прозрачных шлифах. Такой метод сложился исторически, так как долгое время водоросли изучались попутно при определении фораминифер и литологическом описании породы, да и в настоящее время значительная часть информации поступает в процессе таких исследований. На начальном этапе исследований подобный метод вполне себя оправдывал, и в будущем неориентированные шлифы будут важным источником данных об известковых водорослях.

Но уже сейчас, когда возрастает необходимость более углубленных исследований, недостаточно наблюдения случайных сечений и основанных на них не всегда убедительных реконструкций. Нужны данные о строении водорослевых колоний и слоевищ, многих тонких деталях их морфологии, что возможно только при совершенствовании методики изучения и должно начинаться уже на стадии сбора и подготовки материала. Многие ископаемые водоросли имеют настолько крупные слоевища, что легко обнаруживаются в полевых условиях с помощью лупы (*Solenopora*, *Parachaetetes*, *Lancicula* и др.). Это позволяет готовить из специально отобранных образцов ориентированные срезы или серии последовательных срезов, позволяющих воссоздать точную и объективную

картину морфологии. Количество таких сечений и их направление зависят от сложности строения. Для изучения красных водорослей, как правило, достаточно продольного и поперечного сечения. При восстановлении морфологии слоевища сифоновых или дазикладовых водорослей требуются многие поперечно и продольно ориентированные срезы.

Методика изготовления и документации последовательных сечений хорошо отработана специалистами по фораминиферам и может быть почти без изменения у них заимствована. Часто слоевища водорослей в породе подвергнуты окремнению, что допускает их извлечение при помощи слабой соляной или уксусной кислоты. Выделенные остатки даже при их фрагментарности представляют огромную ценность для установления деталей морфологии и для таксономических построений. Так, при изучении коллекции окремненных слоевищ палеоберезеллид из девонских отложений Урала /Парченко, 1981/ возникает много вопросов систематического порядка. Существующие методы дезинтеграции породы позволяют достаточно надежно извлекать слоевища известковых водорослей, и не подвергнувшись окремнению, из чистых карбонатных пород. Для этой цели подходит, например, разрушение карбонатов в несколько стадий кристаллизации гипосульфита – метод, хорошо зарекомендовавший себя у остракодологов.

Мы далеки от мысли утверждать, что только так и следует в будущем изучать известковые водоросли. Разумеется, основной поток информации будет по-прежнему идти при изучении шлифового материала, но детальные, и тем более монографические, описания таксонов, решение накопившихся таксономических задач уже невозможно решать старыми методами.

ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМАТИКИ ИЗВЕСТКОВЫХ ИСКОПАЕМЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Неполнота ископаемого материала, с которой обычно сталкивается палеонтолог, в палеоальгологии еще более усугублена, что самым непосредственным образом влияет на состояние таксономии. Описание по фрагментам довольно часто приводит к тому, что выделение новых видов и родов не всегда обосновано. Напомним для примера необычайно сложную родовую систематику семейства палеоберезеллид. Эти водоросли, обладающие достаточно сложным ветвистым слоевищем, обычно встречаются в виде мелких фрагментов, с которыми имеет дело палеоальголог. Исключительно редко встречающийся полный материал показывает, что некоторые виды, а может быть, и роды палеоберезеллид представляют собой части одного организма. Именно такую ситуацию подтвердил В.И. Парченко /1981/ по выделенным из породы окремнелым остаткам палеоберезеллид.

Равным образом случайный материал хорошей сохранности, представляющий харовые водоросли /Чувашов, 1973/, показал, что многие виды или роды умбелл, выделенные по случайным находкам, вероятно, принадлежат к единому организму и представляют разные возрастные стадии развития репродуктивных организмов. Это же характерно и для других объектов палеоботаники: листья, корни, древесина, споры, пыльца и другие остатки даже у высших растений, являясь частями единого организма, имеют собственные обособленные классификации.

Следовательно, при всей существующей условности выделения родовых и видовых таксонов по фрагментарному материалу, это – единственный путь движения вперед. Нельзя, конечно, ждать только исключительных, полных находок – они могут вообще не появиться. Следует как можно полнее использовать имеющиеся материалы с применением всех возможных методик. Естественно, что

накопленный таким образом фактический материал нуждается в периодической ревизии.

До 1950–1960 гг. поток новых водорослевых таксонов был очень ограниченным. В последние 20–25 лет положение быстро меняется. Обычно приводятся описания новых родов, видов, редко семейств. Что же касается отнесения изучаемых объектов к таксонам выше семейства, то в этой операции существует много сложностей и условностей, поскольку принципы таксономии современных водорослей неприменимы к ископаемым в отношении таких высших таксонов, как тип, класс, порядок. Это замечание в той или иной степени относится ко всем типам альгофлоры, но наибольшие сложности существуют в определении тех водорослей, которые чаще всего относят к синезеленым. В настоящее время этот отдел представляет собой скопление множества морфологически разнообразных организмов, сближение которых с водорослями часто весьма сомнительно.

Гораздо легче определять таксономическую принадлежность зеленых, красных и харовых водорослей, но и здесь существует более или менее широкий круг родов, включаемый в эти отделы условно. В качестве примера упомянем большое по числу родов и видов семейство *Eriphytaceae*, которое одни авторы относят к красным, а другие к синезеленым водорослям. Семейство *Gymnoscodiaceae* в последнее время без достаточных оснований относят к радиофитам. Обширную группу каменноугольно-пермских родов *Stacheia*, *Epistacheoides*, *Stacheoides* и др. часть исследователей вообще исключает из водорослей, а другие уверенно идентифицируют с красными водорослями. Примеров таких сложных вопросов великое множество, и они будут умножаться по мере накопления наших данных.

Может быть, в недалеком будущем следует отказаться от безусловного использования современной системы высших таксонов для классификации ископаемых водорослей, а создать параллельную, не связанную столь жесткими, фиктивными на самом деле, узами с классификацией современных водорослей.

Глава II

СИНЕЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ (CYANOBACTERIA)

Первые многочисленные известковые синезеленые водоросли обнаружены на Сибирской платформе в отложениях, переходных от венда к кембрию /Томмотский ярус..., 1969; Лучинина, 1985б/. Однако единичные их находки отмечаются и ниже указанного рубежа /Колосов, 1975; Grotzinger, Hofmann, 1983/. До этого времени в рифе и венде широко были распространены необызвестственные водоросли, относящиеся к различным отделам / Schopf, 1974; Гниловская, 1984/, в том числе и к синезеленым. В результате очевидно глубокое принципиальное различие в характере альгофлоры докембрия и раннего кембрия. В начале кембрия мы имеем дело с уникальным явлением – приобретением водорослями способности создавать известковую оболочку.

Появление известковой оболочки не совпадает с моментом возникновения группы. Разнообразие таксонов в начале кембрия указывает на возможность существования в докембрии необызвестенных предков. Это положение подтверждается находками необызвестенных *Obruchevella* Reitl., *Proaulopora* Vologd., *Girvanella* Nich. et Ether. в отложениях верхнего рифея Сибирской платформы и ее обрамления /Пятилетов и др., 1981/. И в то же время монотипичность большинства родов раннетоммотских водорослей может

косвенно свидетельствовать о незначительном разрыве во времени между возникновением данного рода и моментом приобретения им способности образовывать известковую оболочку.

Подобные закономерности отмечаются А.Ю. Розановым /1980/ для различных групп скелетных организмов, появившихся в кембрии чуть позже известковых водорослей.

Общими особенностями известковых водорослей, отнесенных нами условно к отделу *Cyanophyta* (*Cyanobacteria*), являются способ построения известковой оболочки, сходство во внешнем облике у некоторых форм с современными синезелеными /Лучинина, 1975/, а также, как выяснилось в последнее время, микрогранулярная ультраструктура известковой оболочки /Дроздова, Саютина, 1984/ и др.

Возможно, отнесение изученных нами древних известковых водорослей к синезеленым в достаточной степени условно, так как одинаковый способ создания известковой оболочки у них обуславливает и форму сохранности, благодаря которой мы имеем дело с минимальным количеством признаков, не позволяющих однозначно решить проблему таксономии.

Таким образом, с известными сомнениями мы рассматриваем изученные нами водоросли в составе отдела синезеленых, хотя и допускаем, что с появлением новых методов диагностики часть водорослей, возможно, будет переведена в другие таксономические категории, в том числе и новые.

СПОСОБЫ ОБЫЗВЕСТВЛЕНИЯ СОВРЕМЕННЫХ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Известковые синезеленые водоросли представляют собой экологическую группу, объединенную водным образом жизни и наличием известковой оболочки. Известковую оболочку создают многочисленные виды разных родов, не имеющих между собой филогенетических связей /Еленкин, 1936/. Механизм выделения известия у современных синезеленых не изучен и в значительной степени зависит от количества карбоната кальция в водоеме. Некоторые клетки выделяют небольшое количество углекислого кальция, который в виде мелких кристаллов располагается между особями или образует оболочки (футляры) вокруг них. Другие же выделяют известие настолько обильно, что частично оказываются погруженными в нее и тогда отмирают, сохраняясь живыми лишь в самых поверхностных слоях /Голлербах, Полянский, 1951/. Чаще всего инкрустируются представители современных родов *Gloeocapsa* (Kütz.) Hollerb., *Scytonema* Ag., *Tolypotrix* (Kütz.), *Rivularia* (Roth.) emend Thur., *Lyngbia* Ag., *Hydrocoleus* Kütz., *Plectonema* Thur., *Schizothrix* (Kütz.). Голлербах и др. /1953/ указывают, что инкрустация (обызвествление) может происходить у нескольких видов одного рода, в то же время один и тот же вид, например *Schizothrix vaginata* (Näg.) Gom., может быть в зависимости от условий обитания обызвествленным и необызвествленным. У *Rivularia hematites* (D.C.) Ag., практически всегда обызвествляющейся, крайне редко инкрустация может отсутствовать.

Вопросу образования известковой оболочки у современных водорослей посвящена работа Ж. Флайса /Flajs, 1977/. Он указывает, что у синезеленых существует простейшая модель обызвествления. Под воздействием процессов фотосинтеза происходит выпадение известия за пределами клеток. Неясными остаются факторы, вызывающие начало выпадения кальцита. Минерализация начинается с выделения мельчайших идиоморфных кристаллов, быстро сливающихся в

корки. Известковые выделения внеклеточные в слизистых слоях между нитями или на поверхности слоевищ. Такой же тип обызвествления наблюдается у некоторых форм зеленых, харовых и даже красных водорослей.

Известковая оболочка сразу после образования начинает подвергаться быстрым диагенетическим изменениям. В таких случаях невозможно отделить первичный состав известковой оболочки от измененного в процессе диагенеза. Первично образованные вокруг нитей зернышки кальцита быстро сливаются в массивные трубочки, которые имеют более грубые кристаллы. Уже на глубине в несколько миллиметров ниже живой поверхности клетки первичная структура скелета так сильно изменена, что в ней не видна биогенная природа.

Ж. Флайс указывает на влияние экологических факторов, таких как температура, соленость, проникновение света, течения и т.д., на известковые водоросли, которые обитают на мелководье. Интенсивность обызвествления более значительна в освещенных местах водоема. Скорость кальцификации *Schizothrix calciola* (Ag.) Gom. иногда достигает 1 мм за 24 ч. Скорости обызвествления, по данным Т. Горо / Goreau, 1963/, в пределах одной популяции значительно более сходны, чем таковые для одинаковых видов из других местонахождений.

Как при образовании известковой оболочки, так и при ее диагенетических изменениях существенное значение имеет образование определенной микросреды. В. Крумбайн и В. Коэн указывают, что образование известковой оболочки происходит в плохо функционирующих или отмерших частях слоевища, которые уже лишены непосредственного воздействия со стороны клетки и характеризуются распадом органического вещества. Этот процесс сопровождается активным участием бактерий, которые к тому же выступают как катализаторы. Именно они являются причиной изменения химического состава воды / Krumbein, Cohen, 1977; Krumbein, 1978a/.

С. Голубич / Golubic, 1973/ считает, что жизнедеятельность цианобактерий связана с некоторыми формами отложения карбоната кальция в их чехлах, которые являются благоприятными для накопления. Этого же мнения придерживается и Г.А. Заварзин / 1984/, он определенно высказывает в пользу того, что процесс обызвествления связан с деятельностью бактерий.

В ряде случаев у современных синезеленых водорослей нити инкрустируются окисью железа, сульфидами / Голлербах и др., 1953/, кремнеземом, фосфатами. Несколько лучше обстоит дело с выяснением механизма осаждения карбоната современными цианобактериальными сообществами, являющимися аналогами строматолитов. В.К. Некрасова и др. / 1984/ по результатам работ в смоделированной системе, имитирующей условия образования цианобактериальных сообществ в термальных источниках Камчатки, в которых имеются строматолитоподобные образования, пришли к выводам о том, что 1) в присутствии цианобактерий при интенсивном фотосинтезе подщелачивается вода и усиливается выпадение карбоната кальция; 2) в темноте, наоборот, вода подкисляется, выпадение карбоната кальция уменьшается; 3) причиной усиления выпадения осадка в присутствии цианобактерий является физиологическое подщелачивание среды в процессе фотосинтеза вблизи активно фотосинтезирующих клеток.

И.Н. Крыловым и В.К. Орлеанским / 1986/ экспериментально было установлено, что выпадение извести в цианобактериальных сообществах происходит при значениях pH от 8 до 9, при этом отмечается, что кристаллы кальцита оседают между нитями и образуют разрозненные зерна. По их мнению, слизистый чехол не обызвествляется. Диагенетические изменения обызвествленных частей происходят очень быстро, в течение первых полусуток.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОВРЕМЕННЫХ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Микроорганизмы, объединенные под названием синезеленые водоросли, или цианобактерии, насчитывают свыше 1600 видов разнообразных одноклеточных, колониальных, нитчатых форм, характеризующихся следующими основными признаками: 1) способностью осуществлять фотосинтез с выделением кислорода, в отличие от фотосинтезирующих бактерий, у которых фотосинтез протекает в анаэробных условиях и не сопровождается выделением кислорода; 2) свойством пигментного аппарата цианобактерий включать, наряду с хлорофиллом и каротиноидами, водорастворимые пигменты красного и голубого цвета, обладающие высокой способностью поглощения света, что и определяет их некоторые уникальные свойства; 3) отсутствием оформленного ядра и особенностями структуры клетки, которые отражаются и на физиологических свойствах представителей *Cyanobacteria*; это своеобразие в строении клетки служит основанием для отнесения их к надцарству *Prokaryota* (бесъядерные организмы) и царству *Monera* / Whittaker, 1969; Маргелис, 1983/; 4) отсутствием полового процесса, дифференцированных органов воспроизведения и жгутиковых стадий; 5) способностью всех синезеленых иметь микроскопические размеры / Еленкин, 1936; Голлербах и др., 1953; Гусев, Кирикова, 1982/.

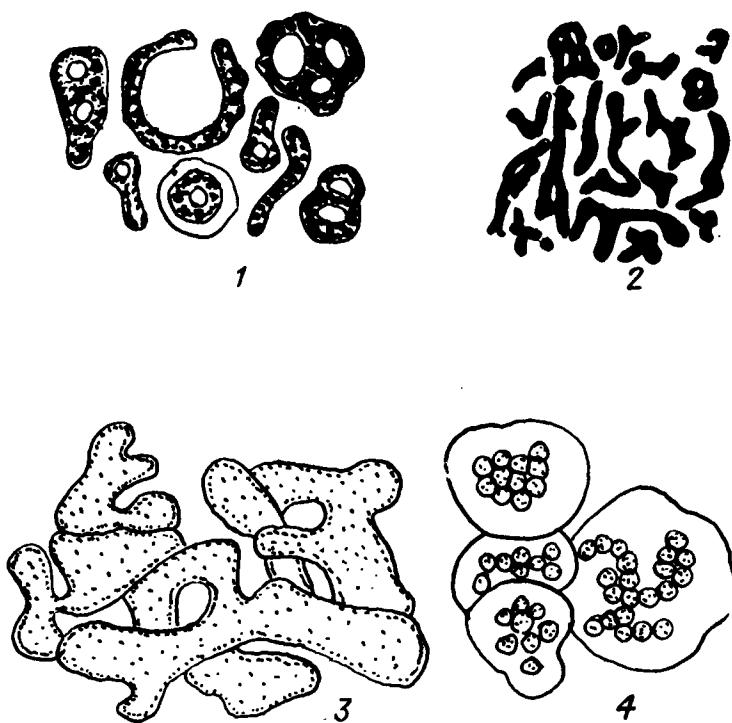
Современные синезеленые по морфологическим признакам делятся на три класса. Их краткая характеристика взята из работы С.В. Горюновой и др. /1969/.

1. *Chroococcophyceae* – одноклеточные и колониальные водоросли. Колония у хроококковых возникает в случае объединения нескольких разрозненных клеток посредством слизи в одно целое (рис. II.1). Расположение клеток в колониях беспорядочное, очень редко нитевидное, но ни ложнопаренхимных слоевищ, ни настоящих нитей не образуется. Эндоспоры, экзоспоры, гетероцисты отсутствуют.

2. *Chamaesiphonophyceae* – одноклеточные и колониальные формы; всегда прикреплены к субстрату, размножаются они посредством эндо- и экзо-

Рис. II.1. Колонии хроококковых водорослей на примере *Microcystis aeruginosa* (Kutz.) Elenk. Сильно увеличено (по М.М. Голлербаху и др. /1953/).

1, 3 – типичная шаровидная форма колоний, которая нередко модифицируется в эллипсоидную, реже – в цилиндрическую; 2 – силуэтное изображение колоний, имеющих причудливые очертания – от шаровидных форм до нитевидных и ветвистых, причем в слизи образуются иногда отверстия, так что колонии являются продырявленными или даже сетчатыми; 4 – обычный тип разбросанного положения клеточек по всей толще слизи.



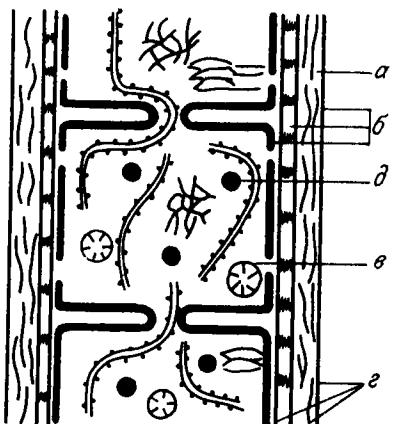


Рис. II.2. Схема строения нити современных синезеленых водорослей /Курс..., 1981/.

а - чехол; б - слои клеточной стенки; в - трихом; г - влагалище; д - гранулы с фосфатом.

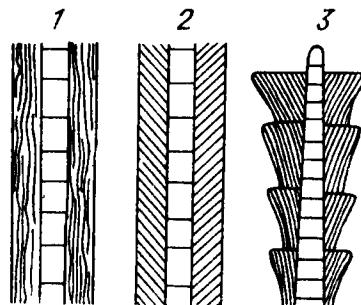


Рис. II.3. Схематическое изображение строения слоистых влагалищ:

1 - параллельно-слоистое; 2 - косослоистое; 3 - воронкообразное, сильно увеличено (по А.А. Еленкину /1936/).

спор; плазмодесмы, гетероцисты, гормогонии и влагалища отсутствуют. Клеточные оболочки большей частью толстые, упругие, ослизывающиеся. В слоевищах нити часто срастаются боковыми сторонами, образуя ложную паренхиму, в которой первоначальное строение нитей просматривается с трудом. У одноклеточных форм отчетливо проявляется дифференцирование на основание и вершину.

3. *Hormogonophyceae* объединяют наиболее широко распространенных представителей, клетки у которых соединены плазмодесмами и делятся только в поперечном направлении. Совокупность клеток в пределах нити носит название трихома. Размножение осуществляется с помощью гормогониев, т.е. обособившихся участков трихомов; у ряда форм наблюдается образование спор. Нити бывают как одинакового строения на всем своем протяжении, так и с различным строением базальных и верхушечных клеток (рис. II.2), которые в нитях разных форм имеют цилиндрическую или бочонковидную форму и делятся только в поперечном направлении. Трихомы бывают однорядные, реже многорядные и часто окружены слизистым цилиндром, носящим название влагалища. Это трубчатое образование, открытое большей частью на обоих концах и имеющее разную консистенцию: плотную или слизистую, однородного состава или слоистую (рис. II.3). Слои могут располагаться параллельно продольной оси или под некоторым углом, причем в последнем случае нередко наблюдается образование "воротников" или "воронок". Трихом вместе с влагалищем носит название нити. У некоторых представителей (роды *Microcoleus*, *Hydrocoleus*, *Schizothrix*) нити образованы несколькими трихомами, лежащими параллельно в одном влагалище. В случае наличия внутри влагалища нескольких трихомов нить уже рассматривается не как отдельный организм, а как колония. Термин слоевище (таллом) применяется при описании некоторых колоний класса *Hormogonophyceae* (например, у семейства *Pseudocapsosiraceae* Elenk.) и является синонимом термина "колония" у гормогониевых водорослей. У многих нитчатых форм встречаются особые клетки, называемые гетероцистами, или пограничными клетками, которые характеризуются хорошо развитыми двухслойными оболочками и постепенным отмиранием содержимого. Роль гетероцист до сих пор окончательно не выяснена.

Нити *Cyanophyta* бывают разветвленными и не ветвящимися. Настоящее ветвление встречается почти исключительно у представителей семейства

Stigonemataceae и происходит таким образом, что интеркалярная вегетативная клетка трихома делится вдоль и одна из дочерних вырастает вбок как зачаток боковой ветви. Более распространено ложное ответвление, при котором участки трихома между гетероцистами, плотно прилегающими к влагалищу, не могут расти в длину и пробивают одним концом боковую систему влагалища, образуя ложную ветвь.

Нитчатые синезеленые водоросли живут в виде изолированных нитей и колоний (слоевищ), и их скопления образуют дерновинки самого различного облика.

Синезеленые водоросли встречаются во всевозможных местообитаниях: в планктоне стоячих и медленнотекущих пресных вод, в прибрежном морском бентосе, как эпифиты и корки обрастаия на различных твердых субстратах, на поверхности снега, вне воды – на влажных скалах и почве, внутри почвенного слоя. Довольно обильны и разнообразны синезеленые в горячих источниках, где они могут развиваться при температуре 65–70°.

Большинство синезеленых водорослей ведет прикрепленный, или эпифитный, образ жизни, селясь на прибрежных скалах, камнях, различных подводных предметах, на морских животных и водорослях. Среди морских синезеленых водорослей имеется значительное число космополитов, есть виды, приуроченные к теплым морям, но, по-видимому, встречается много и эндемичных форм. Основная масса синезеленых обитает в пресных водоемах.

Имеющиеся сведения об экологии синезеленых водорослей свидетельствуют о том, что температурный режим выступает фактором, определяющим последовательность смены видов и их доминирование. Подавляющее большинство синезеленых предпочитает местообитания с более высокой температурой (25–35°). Особую чувствительность к температуре водоросли проявляют на ранних этапах роста. Расцвет одного вида происходит при температурном режиме, оптимальном для него и неоптимальном для других /Сиренко, 1969/. Один из главных факторов периодического развития водорослей – дожди и связанная с ними эутрофия (привнос питательных веществ). Синезеленые водоросли, как наименее чувствительные к повышенной эутрофии, вытесняют другие виды, обитающие в бассейне, и продолжают развиваться еще лучше /Кукк, 1965/. Оптимум развития большинства видов синезеленых (при колебании pH от 7,9 до 9,5) с четко выдержаным специфическим видовым составом /Сиренко, 1969/. Синезеленые водоросли являются фото- и хемоавтотрофами, известны среди них и редкие гетеротрофы, они добывают пищу либо путем фотосинтеза, либо прямым окислением восстановленных неорганических соединений, причем этот процесс осуществляется всей поверхностью клетки /Гусев, Никитина, 1979/. Толщина слизистого чехла *Cyanophyta* часто во много раз превышает толщину клеток, которые он окружает, и есть предположение, что он аккумулирует важные для клеток химические элементы. Это улучшает рост водоросли. Предполагают, что слизь защищает клетки от высушивания. Синезеленые водоросли приспособлены к температурным колебаниям, изменениям солености, влажности, интенсивности света и газовому режиму.

Велика роль синезеленых водорослей как постоянных компонентов во многих симбиотических связях с растениями и животными. Слизистая оболочка служит прекрасной средой для поселения многих бактерий, грибов и водорослей других видов /Еленкин, 1936; Горюнова и др., 1969; Штина, Панкратова, 1974; Громов, 1976/. В последнее время специалисты, изучающие синезеленые водоросли, уделяют особое внимание их цитологии, физиологии и биохимии. Синезеленые стали объектом и бактериологии /Горюнова и др., 1969; Громов, 1976; Гусев, Никитина, 1979/, не меньший интерес они представляют и для геологии как наиболее древние поселенцы планеты, хорошо сохранившиеся в иско-паемом состоянии.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ МОРФОЛОГИИ ИСКОПАЕМЫХ ИЗВЕСТКОВЫХ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Строение известковой оболочки. Внешним слоем ископаемых известковых синезеленых водорослей является известковая оболочка, образовавшаяся вокруг когда-то существовавших водорослей и повторившая форму нитей споевиц или колоний. Она имеет довольно однотипный гомогенный состав без какой-либо слоистости.

У семейства *Chabakoviaceae* известковая оболочка может покрывать колонию целиком либо ее краевые части, в то время как центральная часть остается неизвестованной (рис. II.4). В довольно редких случаях поверхность оболочки испещрена радиальной штриховкой, например у *Renalcis granosus* Vologd. (рис. II.4, в). Толщину известковой оболочки невозможно измерить, но, по-видимому, она варьирует в определенных пределах. Можно предположить, что более темный карбонат соответствует более плотной оболочке, например у *Renalcis pectunculus* Korde (табл. II, фиг. 2), более светлый образуется на оболочке потоньше, например у *Renalcis granosus* Vologd. (табл. I, фиг. 1).

Особыми свойствами обладает известковая оболочка *Epiphyton* Born. В большинстве своем она плотная, почти черная и во много раз превышает ширину нитей, ею покрытых. Об этом можно судить по поперечному сечению веточек, в которых довольно редко наблюдается полость, ранее занятая живой водорослью (табл. IV, фиг. 1, 5, 6).

У некоторых представителей рода *Epiphyton* Born. известковая оболочка не сплошная, а состоит в продольном сечении нити из темных часто расположенных тонких горизонтальных участков, чередующихся со светлыми (рис. II.5; табл. IV, фиг. 3), или неизвестенные части веточек выглядят как светлые чечевицеобразные линзы на фоне темной известковой оболочки, например у *E. durum* Korde (рис. II.5, а; табл. III, фиг. 4–6). Такое явление наблюдается также среди современных обызвествляющихся колоний *Rivularia* (Roth.) Ag. emend Thur., которые иногда окаменевают полностью и состоят из чередования обызвествленных и неизвествленных участков, обуславливающих зональное строение колоний.

Четкая контрастная известковая оболочка фиксируется у большинства представителей порядка *Proauloporales* Luch. У них во всех случаях по-

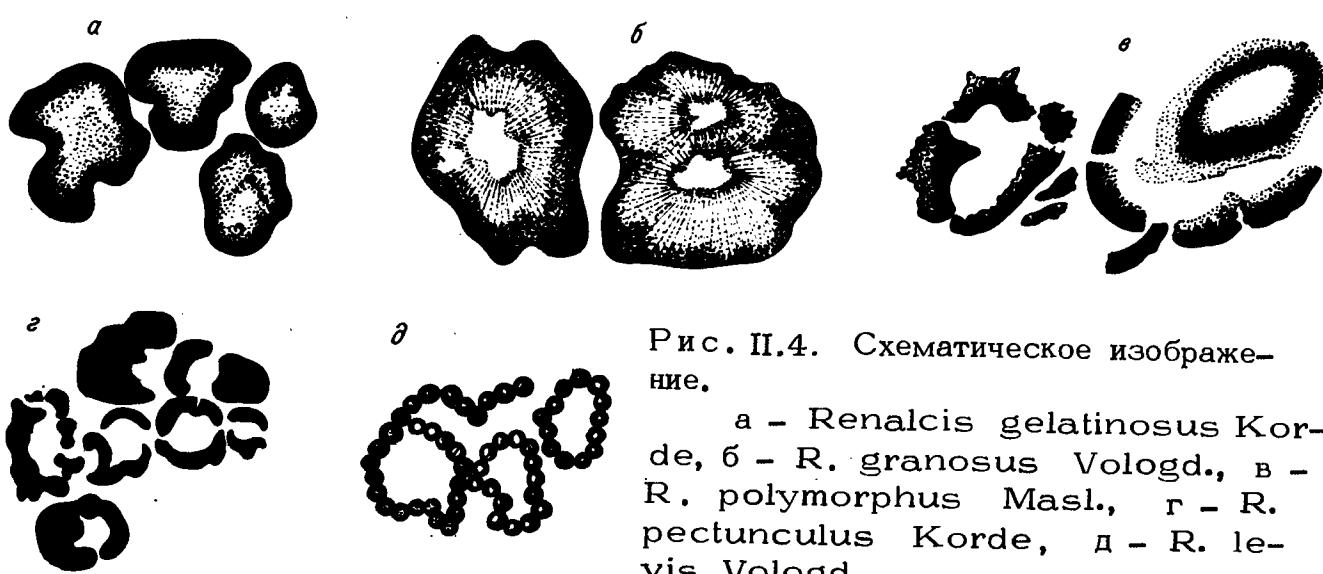


Рис. II.4. Схематическое изображение.

а - *Renalcis gelatinosus* Korde, б - *R. granosus* Vologd., в - *R. polymorphus* Masl., г - *R. pectunculus* Korde, д - *R. levis* Vologd.

Рис. II.5. Схематическое изображение *Eriphyton durum* Korde.

а - толстый известковый чехол со светлыми линзами, образовавшимися, по-видимому, на необызвестленных участках ветвей; б - отложение извести в виде горизонтальных полосок на ветвях; в - степень диагенеза CaCO_3 внутри известкового чехла.



лость, когда-то занятая водорослью, хорошо выражена и в поперечном, и в продольном сечениях. По мере эволюции известковых синезеленых водорослей отмечается тенденция к увеличению размеров нити, когда-то помещавшейся внутри оболочки, в то время как ширина известковой оболочки сокращается.

Строение колоний или слоевища. По аналогии с описанием современных синезеленых водорослей термин "колония" в большинстве случаев используется нами при описании представителей порядка Chroococcales, термин "слоевище" употребляется по отношению к порядку Hormogonales.

Формы колоний и слоевищ у ископаемых известковых синезеленых водорослей очень часто похожи на формы колоний и слоевищ, наблюдаемых у современных *Cyanophyta*. Исходя из этого, мы попытались провести морфологическое сравнение между современными и известковыми ископаемыми представителями синезеленых водорослей (рис. II.6). Данные по современным водорослям взяты нами из различных работ /Голлербах, Полянский, 1951; Курс..., 1981/.

Разнообразие внешней формы у ископаемых известковых синезеленых водорослей невелико и может быть сведено к нескольким основным подразделениям, отражающим ступени морфологической дифференциации их тела.

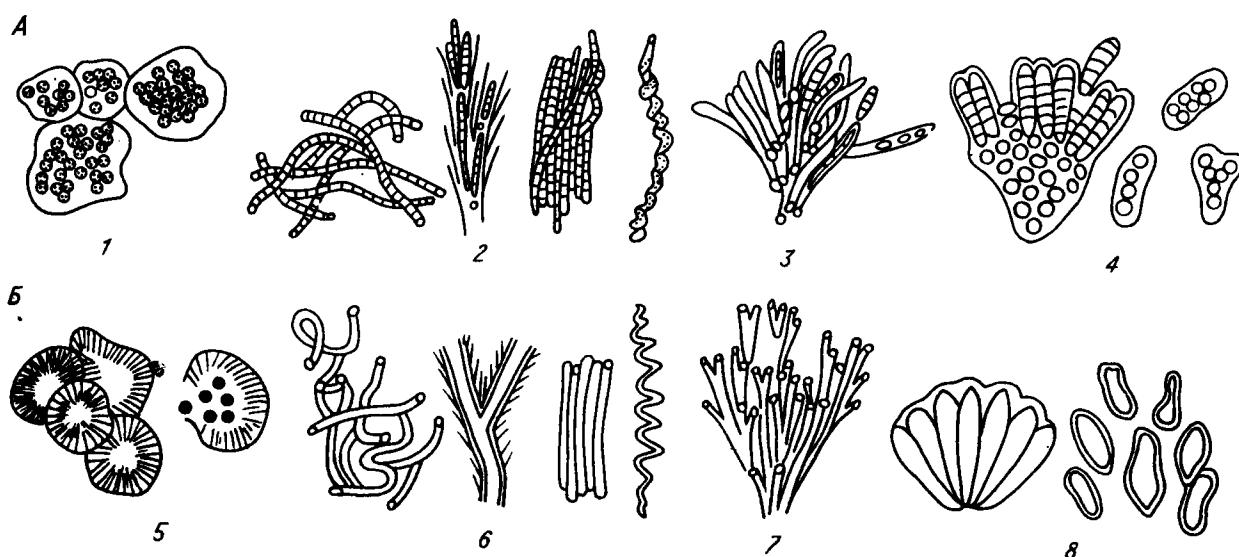


Рис. II.6. Ступени организации слоевищ у современных синезеленых водорослей (А) и известковых ископаемых (Б).

1 - капсальная, или пальмеллоидная; 2-4 - нитчатая; 5 - шаровидная; 6 - трубчатая; 7 - кустистая; 8 - булавовидная.

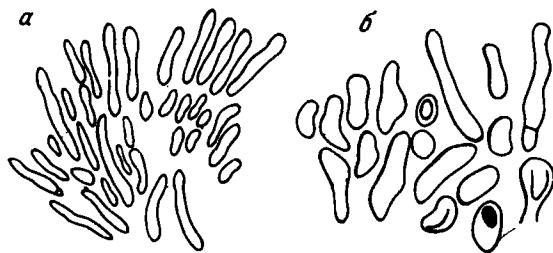


Рис. II.7. Схематическое изображение *Hedstroemia halimedoides* Rothpl.
а - нити, образующие куст; б - разобщенные нити.

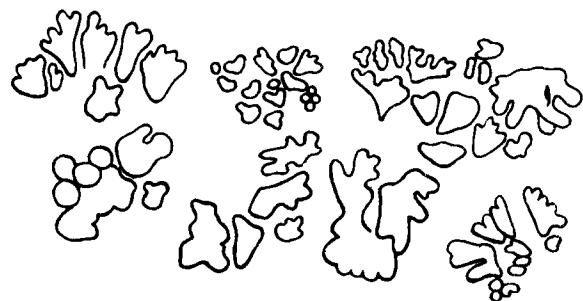


Рис. II.8. Зачаточные стадии ветвления у *Korilophyton inopinatum* Vor.

1. Шаровидная, округлая, не всегда правильная форма колонии. У современных представителей такая форма называется пальмеллоидной, или капсальной. Предполагается, что у ископаемых водорослей известковая оболочка покрывала колонию, внутри которой располагались клетки. При этом часто колонии сливаются между собой или образуют большие скопления, например у *Renalcis Vologd. Gemma Luch.* Иногда мелкие шаровидные колонии *Renalcis levis Vologd.* образуют цепочки (см. рис. II.4, д; табл. I, фиг. 3, 4). У *Chabakovia Vologd.* колонии соединены таким образом, что создают видимость ветвления (табл. II, фиг. 5-6).

2. Кустистая или ветвящаяся форма слоевища. Подобная форма у современных водорослей относится к нитчатой. Кустистое слоевище характерно для *Eryphyton Born.* (табл. IV, V), *Botomaella Körde* (табл. VII, фиг. 4), *Ortonella Garw.* (табл. VII, фиг. 2) и некоторых других. По-видимому, кустики были прикреплены с помощью слизи, зоны роста водорослей располагались в верхних частях кустистых слоевищ, так как только клетки, расположенные у поверхности слоевища, были способны воспринимать свет и участвовать в фотосинтезе и ассимиляции минеральных веществ. Кустистая форма слоевища часто встречается у ископаемых известковых синезеленых водорослей.

3. Нитчатая или цилиндрическая форма слоевища характерна для большинства ископаемых известковых синезеленых водорослей. Она соотносится также с нитчатой у современных форм. Типичными представителями являются роды *Proaulopora Vologd.*, *Girvanella Nich. et Ether.*, *Obruchevella Reitl.*, *Rothpletzella Wood.* (табл. VI) и др. Ее можно также назвать цилиндрической, так как в круглом поперечном сечении всегда хорошо видна полость, довольно широкая по сравнению с известковой оболочкой, в которой когда-то помещалась нить. Во многих работах эта форма строения слоевищ называется трубчатой /Лучинина, 1975; Воронова, Радионова, 1976; Дроздова, 1980; и др./.

4. Булавовидная форма слоевища. У современных водорослей похожая форма рассматривается как нитчатая. Типичными представителями являются *Bija Vologd.* (табл. VII, фиг. 1), *Hedstroemia Rothpl.* (табл. VII, фиг. 3, 5, 6), у которых нити, разрастаясь, изолируются друг от друга и приобретают особо четкую булавовидную форму. У нитей, объединенных в куст, эта форма также сохраняется, но наиболее выразительна она у разрозненных (рис. II.7).

Ветвление нитей наблюдается у ископаемых известковых синезеленых водорослей, имеющих кустистую, нитчатую и булавовидную форму слоевищ. Во всех случаях ветвление бывает беспорядочным, неправильным, центральный или основной ствол не выражен.

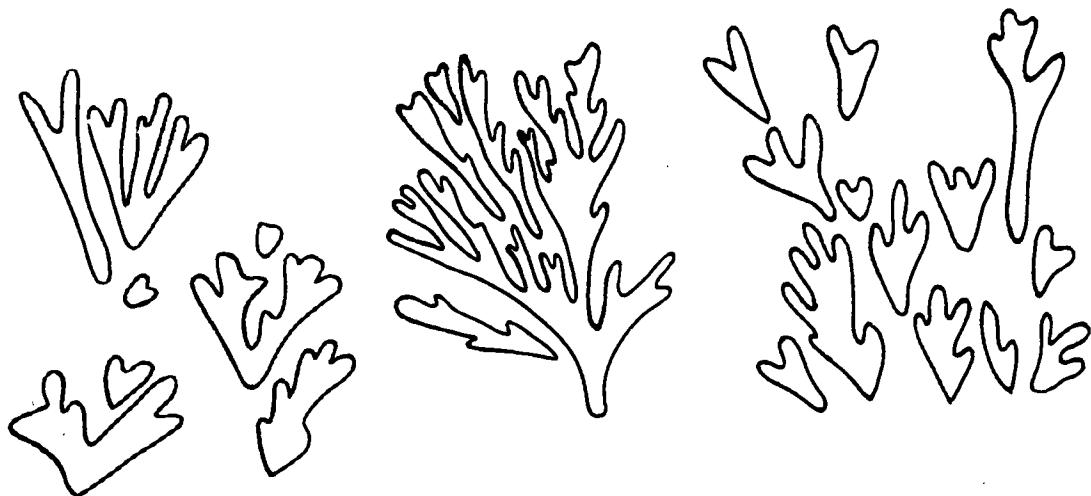


Рис. II.9. Ветвление у форм рода *Epiphyton* Born.

Самое первое, с зачаточными стадиями, ветвление отмечается у *Korilophyton Voron.* (рис. II.8; табл. III, фиг. 1-3), у которого толстые и короткие веточки лишь слегка приподнимаются над субстратом и начинают немногого разветвляться. Разнообразное ветвление у веточек *Epiphyton* прежде всего зависит от фациальных условий и от того, насколько быстро шел процесс осадкообразования. Если поверхность кустика часто засыпалась осадком, то веточки в кустике короткие, а строение слоевища зональное. Если кустик развивается свободно, без засыпания осадком, то его высота значительно возрастает (табл. V, фиг. 1, рис. II.9).

Анализируя становление группы этих низших растений, можно наметить следующий морфологический ряд: *Renalcis* - *Gemma* - *Korilophyton* - *Epiphyton* (рис. II.10), который является хорошей моделью последовательного развития кустистой формы *Epiphyton*. Появление последней было закономерным, она явилась результатом борьбы водорослей за свет, так как куст обладает способностью увеличивать поглощающую поверхность организма.

Имеется один вид (*E. fruticosum* Vologd.), у которого веточки всегда короткие, а кустики образуют специфические слоевища, располагаясь по сфере (табл. V, фиг. 2-6). Ветвление у таких широко распространенных родов, как *Proašporora* Vologd. и *Tubophyllum* Krasnop., происходит редко, при этом нити достигают значительной длины (табл. VI, фиг. 1-4). Представители семейства *Botomaellaceae* также ветвятся и образуют кустистые

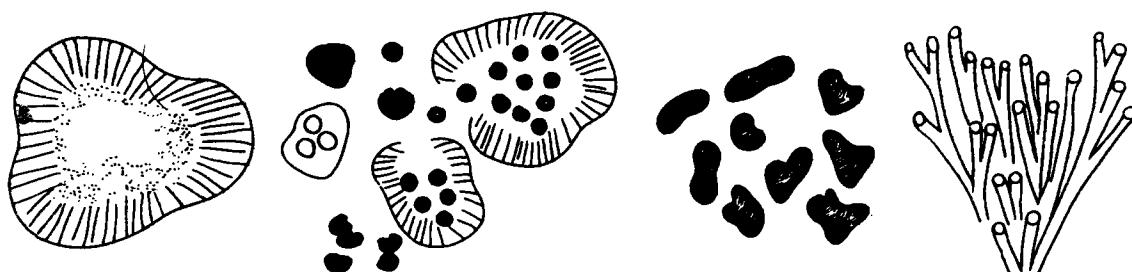


Рис. II.10. Морфологический ряд известковых водорослей *Renalcis* - *Gemma* - *Korilophyton* - *Epiphyton*.

ки, но ветвление у них очень редкое, кустик формируется от основания, расширяясь в верхней части (табл. VII, фиг. 1-6).

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ ИСКОПАЕМЫХ ИЗВЕСТКОВЫХ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Ископаемые известковые синезеленые водоросли являются одной из наиболее давно известных групп прокариотических организмов. Впервые их представители (*Girvanella* Nich. et Ether. и *Epiphyton* Born.) были описаны в конце XIX века / Nicholson, Etheridge, 1880; Bornemann, 1885/, продолжили список исследователей В. Гордон / Gordon, 1921/, Ю. Пиа / Pia, 1927/, В.П. Маслов / 1956б/, А.Г. Вологдин / 1940, 1962/, К.Б. Кордэ / 1961, 1973/ и другие, они предпринимали попытки по систематизации сложной группы известковой альгофлоры.

Кроме того, предложения по классификации древних известковых синезеленых водорослей были сделаны Дж. Джонсоном / Johnson, 1961a/, Т.Н. Титоренко / 1970/, В.П. Шуйским / 1973в/, Б.И. Чувашовым / 1974/, В.А. Лучининой / 1975/, П.Н. Колсовым / 1975, 1977/, Л.Г. Вороновой, Э.П. Радионовой / 1976/, Р. Райдингом, Л.Г. Вороновой / Riding, Voronova, 1982/, Б.И. Чувашовым, Р. Райдингом / Chuvachov, Riding, 1984/, В.Д. Салтовской / 1984/, А.А. Ищенко / 1985/ и др.

Несмотря на такую сравнительно длинную историю изучения систематики, происхождение и родственные связи известковых синезеленых остались до сих пор не выясненными. В частности, особенно много разногласий существует по поводу систематического положения рода *Epiphyton* Born., являющегося не только давно известным, но также и наиболее крупным по количеству видов. Нет единства мнений и о систематическом положении таких родов, как *Subtilifloria* Masl., *Botomaella* Korde, *Hedstroemia* Rothpl. и др. Не вдаваясь в рассмотрение всех существующих среди палеоальгологов точек зрения, мы должны признать, что вследствие малого количества морфологических признаков нет такой системы древних известковых синезеленых водорослей, которая была бы достаточно разработана и общепризнана.

Система современных синезеленых водорослей основывается на исследованиях крупного советского палеоальголога А.А. Еленкина / 1936/. В целом она принимается в СССР всеми альгологами.

За основу мы берем сравнительно-морфологический метод, занимающий одно из ведущих мест в эволюционных исследованиях, и предлагаем изученные нами ископаемые известковые водоросли систематизировать по аналогии с системой современных синезеленых следующим образом. Напомним, что характеристики ряда единиц, вошедших в предлагаемую классификацию, приводились в публикациях предыдущих лет / Лучинина, 1971, 1972, 1975, 1985а, б; и др./, и если ранее рассматривались только кембрийские водоросли, то в настоящей системе классифицируются известковые синезеленые водоросли палеозоя и мезозоя.

В отделе *Cyanophyta* выделяются три класса: *Chroococcophyceae*, *Chamaesiphonophyceae* и *Hormogonophyceae*. Их описание приведено выше (см. "Характеристика современных синезеленых водорослей"). Ископаемые известковые водоросли, изученные нами, относятся к двум классам: *Chroococcophyceae* и *Hormogonophyceae*. В составе класса *Chroococcophyceae* принимается современный порядок *Chroococcocales*. На этих категориях применение современной системы заканчивается, и все последующие

систематические подразделения выделяются на основании морфологических признаков ископаемых форм, при этом по мере возможности производится сравнение с современными синезелеными водорослями. Ниже приводится система ископаемых синезеленых известковых водорослей, принятая за основу в данной работе.

Отдел *Cyanophyta* Sachs, 1874

Класс *Chroococcophyceae* Geitler, 1925

Порядок *Chroococcales* Geitler, 1925

Семейство *Chabakoviaceae* Korde, 1969

Роды *Renalcis* Vologdin, 1932

Chabakovia Vologdin, 1939

Izhella Antrop., 1955

Cherdyncevella Antrop., 1955

Shuguria Antrop., 1959

Palaeomicrocystis Korde, 1961

Globuloella Korde, 1961

Angulocellularia Vologdin, 1962

Gemma Luchinina, 1982

Класс *Hormogonophyceae* (Geitler) Elenkin, 1934

Порядок *Epiphytales* Korde, 1973

Семейство *Epiphytaceae* Korde, 1959

Роды *Epiphyton* Bornemann, 1886

Tharama Wray, 1967

Korilophyton Voronova, 1969

Порядок *Proauloporales* Luchinina, 1975

Семейство *Proauloporaceae* Korde, 1969

Роды *Proaulopora* Vologdin, 1937

Tubophyllum Krasnop., 1955

Aeolissaccus Elliot, 1958

Koivaella Tchuv., 1974

Семейство *Bateneviaceae* Korde, 1969

Роды *Batenevia* Korde, 1965

Subtifloria Masl., 1956

Malakhovella Mamet et Roux, 1977

Семейство *Girvanellaceae* Luchinina, 1975

Роды *Girvanella* Nicholson et Etheridge, 1878

Halysis Hoeg, 1932

Razumovskia Vologdin, 1939

Rothpletzella Wood, 1948

Obruchevella Reitlinger, 1948

Tubiphytes Masl., 1956

Belya Shuysky, 1973

Flabellia Shuysky, 1973

Семейство *Garwoodiaceae* (John.), emend Shuysky, 1973

Роды *Mitcheldeania* Wethered, 1886

Bija Vologdin, 1932

Zaganolomia Drosdova, 1980

Botomaella Korde, 1958

Ortonella Garwood, 1914

Garwoodia Wood, 1941

Hedstroemia Rothpletz, 1913

Cayeuxia Frollo, 1938

Bevocastria Garwood, 1931
Uraimella Tchuvashov, 1973
Visheraia Korde, 1958
Семейство Insertae sedis
Род Rectangulina Antrop., 1950
Stipulella Maslov, 1956

КЛАСС CHROOCOCCOCOPHYCEAE GEITLER, 1925

ПОРЯДОК CHROOCOCCALES GEITLER, 1925

Среди современных представителей этого порядка инкрустация известью наблюдается только у двух видов: *Aphanothece stagnina* B. Peters et Geitl. и у *Gloeocapsa calcarea* Tild. *Paracapsa siderophila* Naum. инкрустируется окисью железа /Голлербах и др., 1953/.

Подразделение ископаемых водорослей порядка Chroococcales производится на основании следующих морфологических признаков:

- 1) семейство - по форме обызвествленных колоний;
- 2) род - по форме известковой оболочки, наличию или отсутствию центральной полости, по внешнему облику слившихся колоний;
- 3) вид - по размерам колоний, скоплений, центральной полости и известковой оболочки.

Семейство Chabakoviaceae Korde, 1969. Колонии шаровидные, сферические, эллипсоидные, округлые, изолированные или сливающиеся между собой, при этом образующие скопления разнообразных очертаний - от облаковидных до цепочечных. Иногда колонии соединены так, что создают иллюзию ветвления; такие образования типичны для рода *Chabakovia* Vologd. (табл. II, фиг. 5, 6). Поверхность колоний закрыта известковой оболочкой, темно- или светлоокрашенной, покрывающей либо всю колонию, либо ее края. В редких случаях на поверхности оболочки наблюдается радиальная штриховка. Какой-либо закономерности в очертаниях центральной части, свободной от известковой оболочки, не наблюдается, она всегда светлая по сравнению с краевыми частями колоний.

Мы сравниваем семейство Chabakoviaceae с современным семейством Microcystidaceae Elenk. и на основании этого предполагаем, что известковая оболочка постепенно в процессе жизнедеятельности закрывала колонию, внутри которой когда-то существовали разрозненные клетки. Когда оболочка становилась сплошной, колония отмирала.

Самым распространенным и широко известным представителем семейства Chabakoviaceae является род *Renalcis*, встречающийся в палеозойских отложениях всего мира. Но наибольшего разнообразия он достигает в начальной стадии своей эволюции - в раннем кембрии, в котором насчитывается самое большое количество видов этого рода. В ископаемом состоянии у *Renalcis* остается очень мало морфологических признаков: известковая оболочка, ее форма, полость, не покрытая оболочкой, скульптура оболочек и, наконец, облик скоплений, образованных совокупностью колоний. Шаровидная оболочка либо покрывает всю колонию целиком (*R. jacuticus*) или значительную ее часть (*R. gelatinosus*) (см. рис. II. 4, а; табл. I, фиг. 5), либо только окаймляет ее края (*R. polymorphus*) (рис. II, 4, в). Какие-либо закономерности внутренней полости, не покрытой оболочкой, отсутствуют, ее очертания иногда имеют звездчатую форму, например у *Renalcis gelatinosus* (см. рис. II. 4, а; табл. I, фиг. 5). В очень редких случаях на поверхности оболочки наблю-

дается тонкая радиальная полосчатость (табл. I , фиг. 1). Наблюдаются следующие скопления колоний рода *Renalcis* : беспорядочные (*R . gelatinosus*) ; в виде замкнутых цепочек (*R. levis*) (рис. II . 4, д; табл. I , фиг. 4) и цепочки среди беспорядочно расположенных колоний (*R . pectunculus*) (рис. II . 4, г; табл. I , фиг. 2). Ископаемые представители *Renalcis* напоминают современных представителей рода *Microcystis* (рис. II . 1), хотя еще раз подчеркиваем, что признаков для подобного сравнения очень мало /Лучинина, 1975/. Между ними общими являются похожая внешняя форма колоний, а также их размеры: у *Microcystis* - 30-300 мкм, у *Renalcis* - в пределах от 30 до 1000 мкм, а у слившихся в колонии - до 2 мм.

По вопросам морфологии и систематики рода *Renalcis* Vologd. опубликовано много материала, и наиболее полный обзор его приводится в работе В.Д. Салтовской /1984в/. Она признает самостоятельность рода *Renalcis* Vologd ., но при этом считает, что его синонимы - роды *Epiphyton* Born., *Nubecularites* Masl., *Chabakovia* Vologd., *Izhella* Antrop., *Shuguria* Antrop., *Tubomorphyon* Korde, *Taninia* Korde, *Chomustachia* Korde.

Весьма своеобразное строение имеют представители недавно описанного рода *Gemma* Luch., обнаруженные в переходных от докембрия к кембрию отложениях /Журавлева и др., 1982/. Колония у них округлых очертаний, покрыта известковой плотной гомогенной оболочкой; у старых форм оболочка разорвана и внутри видны мелкие сферические образования (рис. II .11, табл. II , фиг. 1, 3, 4), которые встречаются иногда рядом со старой колонией (табл. II , фиг. 4). В семействе *Chabakoviaceae* девять родов: *Renalcis* Vologd., 1932; *Chabakovia* Vologd., 1939; *Palaeomicrocystis* Korde, 1961; *Globulella* Korde, 1961; *Angulocellularia* Vologd., 1962; *Gemma* Luch., 1982; *Izhella* Antrop., 1955; *Shuguria* Antrop., 1959; *Cherdyncevelia* Antrop., 1955. Представители семейства распространены от кембрия до карбона включительно.

КЛАСС HORMOGONOPHYCEAE (GEITLER) ELENKIN, 1934

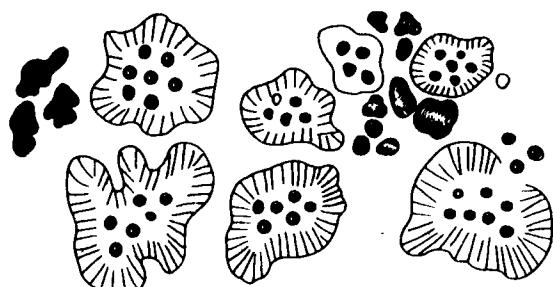
ПОРЯДОК EPiphytales KORDE, 1973

Среди современных гормогониевых водорослей выделяется наибольшее количество обызвествляющихся форм, но и они составляют весьма незначительный процент по отношению к необызвествленным водорослям. Чаще обызвествляются один-два, реже - до четырех видов. Это представители родов *Scytonema* Ag., *Calothrix* (Ag.) V. Poljansk., *Rivularia* (Roth.) Ag., *Phormidium* Kütz., *Lyngbia* Ag., *Hydrocoleus* Kütz., *Plectonema* Thur., *Homoeothrix* (Thur.) Kirchn., т.е. тех родов, с которыми чаще всего сравниваются ископаемые представители.

Подразделение порядка *Epiphytales* Korde осуществляется по следующим признакам:

- 1) семейство - по форме слоевища, наличию и способу ветвления, а также особенностям известковой оболочки;
- 2) род - по строению куста и ветвей;

Рис. II .11. Схематическое изображение *Gemma inclusa* Luch.



3) вид – по размерам куста, ветвей, расстоянию между точками ветвления.

В составе порядка выделяется одно семейство.

Семейство ЕРИФИТАСЕАЕ KORDE, 1959

Слоевище в виде слабо или активно ветвящихся кустиков. Ветвление неправильное, его интенсивность увеличивается от основания к вершине. Известковая оболочка толстая, значительно превышает ширину нитей, когда-то помещавшихся внутри нее. Внутренняя полость выражена слабо, иногда совсем не наблюдается. Древнейший представитель этого семейства *Korilophyton Voron.* имеет зачаточные стадии ветвления у толстых и коротких нитей (см. рис. II.8; табл. III, фиг. 2, 5, 6), которые лишь слегка приподнимались над субстратом.

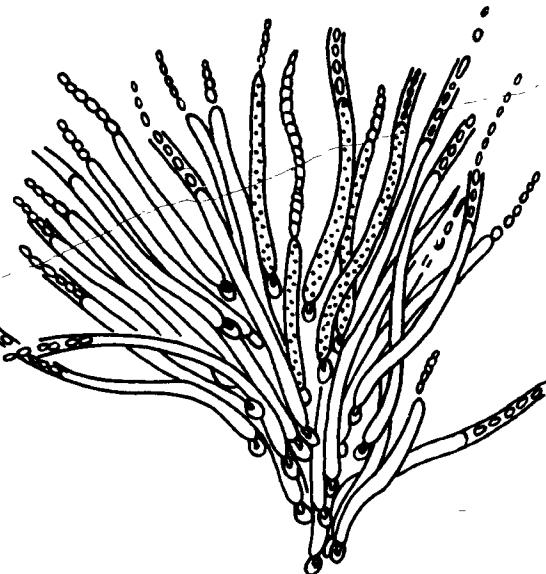
Типично кустистые слоевища встречаются у *Epiphyton Born.*, они многократно разветвляются, особенно густо на вершине кустика. Известковая оболочка толстая, плотная, в большинстве случаев полость, когда-то занятая нитью, не видна, но иногда она хорошо выражена в поперечном сечении ветвей (табл. IV, фиг. 1, 6). Наличие этой полости зависит от степени диагенеза остатков *Epiphyton* (чем он сильнее, тем менее вероятно сохранение этой полости, см. рис. II.5, в) и не является таксономическим признаком, как считает К.Б. Кордэ /1979/, выделяя род *Tubomorphophyton Korde*.

В кембрийском периоде во флоре и фауне преобладали монотипические роды, характеризующиеся резкими морфологическими разрывами. Для большинства таксонов характерно отсутствие переходных форм /Розанов и др., 1982/. На основании этого нам кажется, что в кембрийский период существовал род *Epiphyton Born.*, а *Tubomorphophyton Korde*, *Gordonophyton Korde*, *Kosvophyton Korde*, *Ludlovia Korde*, *Bajanophyton Drosd.* являются его синонимами и не имеют признаков для выделения в обособленные роды, так как род *Epiphyton* обладает высокой амплитудой экологической и диагенетической изменчивости, как наиболее распространенный род *.

Для древних синезеленых известковых водорослей характерны те же типы изменчивости, что и в современном мире низших растений. Чаще всего проявляется экологическая и географическая изменчивость, вызывающая изменения в морфологии слоевищ. Именно поэтому вопросы таксономии рода *Epiphyton* наиболее спорны – что особенно наглядно в определении видов данного рода. В основе разграничения видов рода *Epiphyton* лежат стабильный признак – ширина веточек – и динамичные признаки – высота кустика и характер ветвления слоевища. И даже они – недостаточно надежные критерии для характеристики видов. Вариации размеров высоты куста и ширины веточек особенно велики там, где плотность поселения наиболее густа. Выделение нескольких видов рода *Epiphyton* в одном шлифе неправомерно. Виды рода *Epiphyton Born.* обладают высокой индивидуальной изменчивостью, которая не имеет ничего общего с популяционным признаком. Кроме того, высота кустиков *Epiphyton* тесно связана с глубинами моря, на которых они обитают. Более длинные кусты характерны для больших глубин, так как постоянное стремление к свету ведет за собой увеличение высоты куста. Водорослевые сообщества прибрежной зоны,

* В данной работе Б.И. Чувашов по материалам К.Б. Кордэ /1973/ объединяет эти роды в семейство *Ludloviaceae* на основании "клеточноподобного слоевища и хорошо выраженных терминальных органов размножения" и выводит из порядка *Epiphytales*, рассматривая семейство в составе порядка *Kenellales* (красные водоросли).

Рис. II.12. Схематическое изображение современного вида *Gloeotrichia pisum* (Ag.) Thur. /Определитель..., 1953/.



а именно такими были известковые синезеленые водоросли, подвергены различного рода изменениям гораздо больше, чем остальные. Поэтому в целях упорядочения видовых категорий следует приводить размеры с указанием палеоэкологических особенностей. Это правило должно применяться ко всем ископаемым водорослям. В современных водоемах ни один из родов синезеленых водорослей

не представлен многими видами, в то время как одни и те же виды характеризуются значительным диапазоном изменчивости в зависимости от условий обитания: температуры, интенсивности света, субстрата и т.д. / Khan, 1960/. Особенno велики вариации изменчивости у гормогониевых водорослей / Кондратьева, 1974/.

Исходя из вышеуказанных принципов при описании и выделении видов у ископаемых водорослей следует по возможности придерживаться методов, применяемых при обосновании современных видов.

При сравнении с современными синезелеными аналогами для рода *Epiphyton* найти очень трудно. Весьма отдаленно он напоминает некоторые формы рода *Rivularia* Thur., *Desmosiphon maculans* Borsi, *Gloeothrichia pisum* (Ag.) Thur. (рис. II.12). Р. Райдинг и Л.Г. Воронова / Riding, Voronova, 1982/ сравнивают его с *Loriella osteophyla* Borsi.

По поводу систематической принадлежности рода *Epiphyton* существовало гораздо больше разногласий, чем в отношении других родов. Вполне вероятно, что группа *Epiphyton* может оказаться и не синезелеными, и не красными водорослями. Так, например, Б. Пратт / Pratt, 1984/ считает, что обозначение у *Epiphyton* и *Renalcis* происходило посмертно, после чего они снаружи обрастили коккоидными синезелеными водорослями, не сохранившимися в ископаемом состоянии. В состав семейства *Epiphytaceae* входят три рода *Korilophyton* Voron., 1969; *Epiphyton* Born., 1886; *Tharama* Wray, 1967. Stratigraphically семейство распространено от основания кембрия до девона включительно.

ПОРЯДОК PROAULOPORALES LUCHININA, 1975

Порядок содержит пять семейств: *Proauloporaceae* Korde, 1969; *Bateniaceae* Korde, 1969; *Girvanellaceae* Luch., 1975; *Garwoodiaceae* (John.) emend Shuysky, 1973; *Insertae sedis*; распространен от начала палеозоя до мезозоя включительно.

Выделение таксонов в порядке *Proauloporales* происходит по следующим признакам:

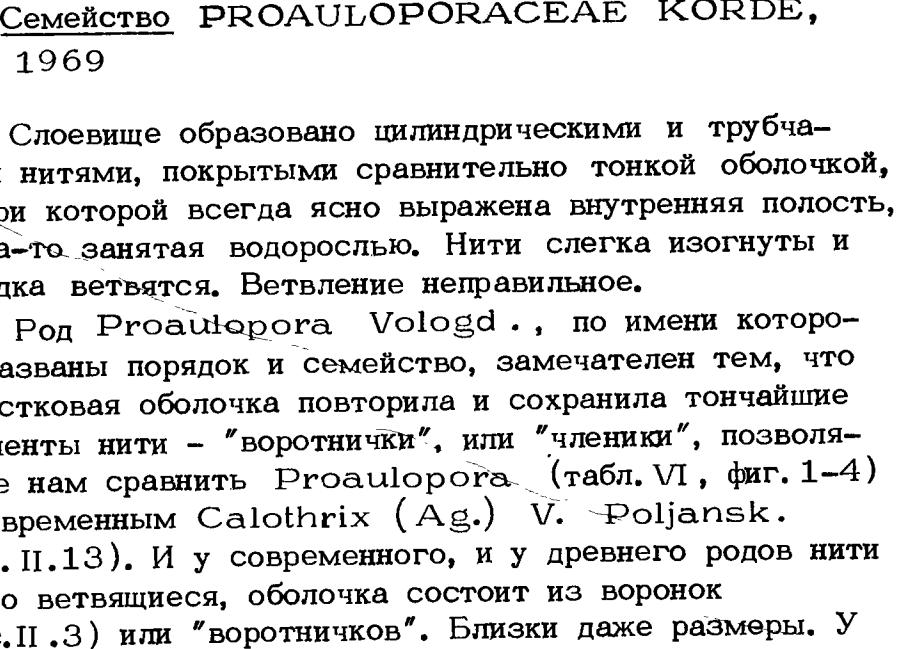
- 1) семейство - по форме слоевища;
- 2) роды - по расположению и характеру нитей в слоевище;
- 3) виды - по размерам нитей.

Семейство PROAULOPORACEAE KORDE,
1969

Слоевище образовано цилиндрическими и трубчатыми нитями, покрытыми сравнительно тонкой оболочкой, внутри которой всегда ясно выражена внутренняя полость, когда-то занятая водорослью. Нити слегка изогнуты и изредка ветвятся. Ветвление неправильное.

Род *Proaulopora* Vologd., по имени которого названы порядок и семейство, замечателен тем, что известковая оболочка повторила и сохранила тончайшие элементы нити - "воротнички", или "членники", позволяющие нам сравнивать *Proaulopora* (табл. VI, фиг. 1-4) с современным *Calothrix* (Ag.) V. Poljansk. (рис. II.13). И у современного, и у древнего родов нити редко ветвящиеся, оболочка состоит из воронок (рис. II.3) или "воротничков". Близки даже размеры. У *Calothrix gypsophila* ширина нитей колеблется в пределах 15-30 мкм, длина до 2 мм; у *Proaulopora rarissima* - ширина (без известковой оболочки) - до 70 мкм, длина - до 3 мм. Среди *Proaulopora* имеются гладкие формы, появление которых можно объяснить тем, что водоросли, отмирая, падали на дно и перекатывались течением, при этом "воротнички" часто ломались. В состав семейства входят четыре рода: *Proaulopora* Vologd., 1937; *Tubophyllum* Krasnop., 1955; *Koivaeza* Tchuv., 1974; *Aeolissaccus* Elliot, 1958; распространены они в палеозое.

Рис. II.13. Нити *Calothrix gypsophila* (Kütz.) Thur. emend V. Poljansk., состоящие из слоистого влагалища, параллельные слои которого образуют "воротнички" /Еленкин, 1936/.



Семейство BATENEVIACEAE KORDE, 1969

Слоевище состоит из цилиндрических и трубчатых нитей, соединенных между собой в пучки. Нити либо слегка скручены между собой, либо лежат параллельно. Ветвление слоевищ весьма редкое. Известковая оболочка четкая и хорошо видна в поперечном сечении вокруг светлой полости, когда-то занятой водорослью.

У родов этого семейства *Batenevia* Korde и *Subtifloria* Masl.* наблюдается большое сходство с современными родами *Oscillatoria* Vauch. и *Microcoleus* Desmaz (рис. II.14, II.15). Так, например, у *Batenevia ramosa* Korde (табл. VI, фиг. 5) ширина обызвествленных нитей 10 мкм, ширина слоевища 0,02 мм, длина слоевища 0,16 мм, у *Oscillatoria erytreæ* (Ehrenb.) Geitl. ширина трихома колеблется в пределах 7-11 мкм, длина пучка до 1 мм, а у *O. hildebrandtii* (Gomont.) Geitl. ширина трихома 13-22 мкм, длина пучка до 5 мм. Что касается *Subtifloria delicata* Masl. (табл. VI, фиг. 7, 8), то ширина обызвествленных нитей достигает 30 мкм, длина слоевища до 2,7 мм, ширина слоевища 0,2 мм, в то вре-

* В данной работе Б.И. Чувашов рассматривает роды *Batenevia* и *Botonimella* (синоним рода *Subtifloria* /Лучинина, 1972/) в составе *Rhodophytina* на основе материалов К.Б. Кордэ /1973/, которая описывает у представителей этих родов образования, принимаемые им за клеточные перегородки и спорангии.

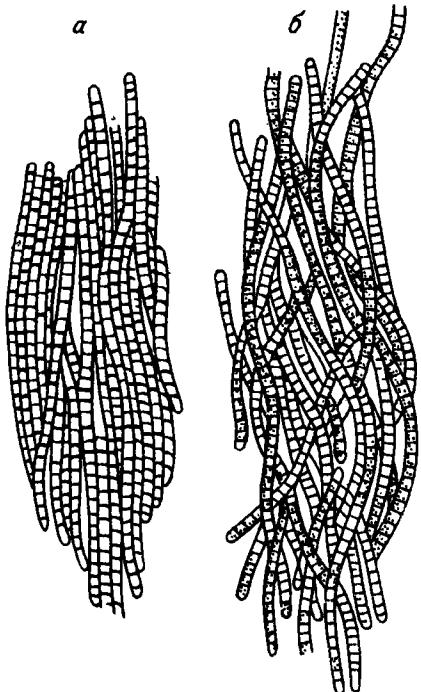


Рис. II.15. Нить *Microcoleus chthonoplastes* Thuret. с перешнурованными трихомами внутри влагалища /Косинская, 1948/.

Рис. II.14. Пучок почти параллельно склеенных нитей *Oscillatoria erythrea* (Ehrenb.) Geitl. (а) и тесно переплетенные нити *Oscillatoria hildebrandtii* (Gomont) Geitl. (б) /Косинская, 1948/.

мя как у *Microcoleus chthonoplastes* Thuret. трихомы имеют ширину 3–6 мкм и длину слоевища до 0,5 мм.

Семейство Bateneviaceae содержит три рода: *Batenevia* Korde, 1965; *Subtifloria* Masl., 1956; *Malachovella* Mamet et Roux, 1977; два первых распространены в кембрии и ордовике, третий – в перми.

Семейство GIRVANELLACEAE LUCHININA, 1975

Слоевище из цилиндрических нитей, спутанных в клубки или образующих спирали. Известковая оболочка либо хорошо различима и контрастна по сравнению с полостью, когда-то занятой нитью, либо внутренняя полость плохо видна. Ветвление практически отсутствует.

Типичный представитель семейства – *Girvanella* Nich. et Ether. Облик ее слоевища очень похож на современный *Schizothrix* (Kütz.) Gom. Оба рода состоят из тесно сплетенных нитей, стелющихся по субстрату. Ширина

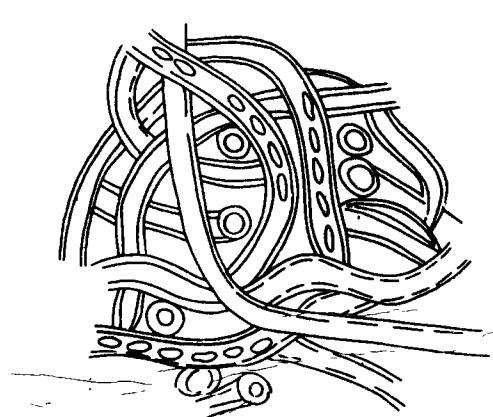


Рис. II.16. Нити *Schizothrix perforans* (Erceg.) Geitl. / Определитель..., 1953/.

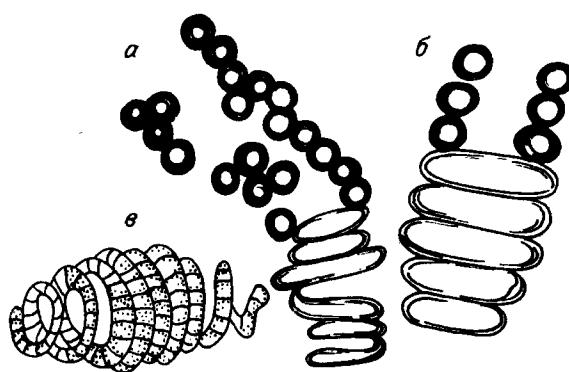


Рис. II.17. Схематическое изображение водорослей.

а, б – ископаемая *Obruchevella delicata* Reitl., в – современная *Spirulina fusiformis* Voronich. / Определитель..., 1953/.

на обызвествленной нити у *Girvanella problematica* Nich. et Ether. (табл. VI, фиг. 14) до 10 мкм, а у *Schizothrix perforans* (Erceg.) Geitl. - 3 мкм (рис. II.16).

Широко распространенный род *Rothpletzella* Wood. (табл. VI, фиг. 6, 9) отличается от *Girvanella* тем, что его нити в слоевище слабо, но перекручены, а самое главное - нити на всем своем протяжении через какие-то промежутки выглядят пережатыми.

Цилиндрическая нить *Obruchevella* Reitl. скручена в спираль самой разнообразной формы (рис. II.17, а, б; табл. VI, фиг. 10-14) и очень похожа на современный род *Spirulina* Turp. (см. рис. II.17, в). Ширина известковой нити у *Obruchevella delicata* Reitl. - 50 мкм, а у *Spirulina fusiformis* Voronich. - 10 мкм.

Семейство *Girvanellaceae* состоит из восьми родов: *Girvanella* Nich. et Ether., 1978; *Razumovskia* Vologd., 1939; *Rothpletzella* Wood., 1948; *Halysis* Hoeg., 1932; *Flabellia* Shuysky, 1973; *Tubiphytes* Masl., 1956; *Belya Shuysky*, 1973; *Obruchevella* Reitl., 1948 - и распространено от кембрия до мела включительно.

Семейство GARWOODIACEAE (JOHN.)

EMEND SHUYSKY, 1973

Слоевище кустистое, состоит из сближенных у основания и радиально расходящихся цилиндрических и булавовидных нитей. Нити иногда в поперечном сечении могут быть угловато-округлыми, иногда внутренняя полость, где помещалась нить, нечетко выражена. По-видимому, в поздних стадиях существования нити обособляются, при этом форма куста распадается на отдельные фрагменты. Подобное явление широко известно и у современных представителей, когда в молодых колониях нити тесно располагаются радиально, в старых - почти параллельно. Ветвление неправильное, довольно редкое и наблюдается в основном в нижней части куста (базальный рост, как и у современных форм).

У рода *Botomaella* Korde кустистое слоевище состоит из очень тонких нитей, ветвящихся от основания. В строении куста часто наблюдается зональность, связанная с приостановлением роста (табл. VII, фиг. 4).

В строении кустика родов *Bija* Vologd., *Cayeuxia* Frollo различается одна особенность: ветвление у них редкое и ветви тесно сближены между собой. Известковая оболочка тонкая, а место, где располагалась нить, вдвое шире. Куст стремится приобрести полушиаровидную форму. Возможно оболочка вокруг нитей не всегда была закругленной, а имела угловатые очертания, что видно из поперечных сечений форм рода *Bija* Vologd. (табл. VII, фиг. 1).

Своебразным и необычайно изменчивым родом является *Hedstroemia* Rothpl. (табл. VII, фиг. 3, 5, 6). Её слоевище имеет шарообразную форму и состоит из прямостоящих, большей частью неразветвленных удлиненно-цилиндрических нитей, образующих куст. Упорядоченное строение слоевища может распадаться на фрагменты, в которых нити имеют булавовидную форму и более крупные размеры (см. рис. II.7; табл. VII, фиг. 5).

В состав семейства *Garwoodiaceae* входят одиннадцать родов: *Mitcheldeania* Wethered, 1886; *Bija* Vologd., 1932; *Bevocastria* Garw., 1931; *Cayeuxia* Frollo, 1938; *Garwoodia* Wood, 1941; *Hedstroemia* Rothpl., 1913; *Ortonella* Garw., 1914; *Botomaella* Korde, 1958; *Uraimella* Tchuv., 1973; *Zaganolomia* Drosd., 1980; *Visheraia* Korde, 1958. Распространено семейство от кембрия до мела.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ПАЛЕОЭКОЛОГИИ ИСКОПАЕМЫХ ИЗВЕСТКОВЫХ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Восстановление условий существования древних известковых синезеленых водорослей осложняется тем, что эта группа низших растений встречается в очень небольших количествах в континентальных условиях по берегам мелких ручьев, богатых карбонатом кальция. Таким образом, современные аналоги эпиконтинентальных морей прошлого, в которых обитала изученная нами альгофлора, отсутствуют. Считается, что древние эпиконтинентальные моря палеозоя распространялись на внутренние части континентов (платформ). При этом глубины в них были незначительными и более или менее стабильными по всей акватории. Другой важной особенностью является то, что отдельные слои, сформировавшиеся в эпиконтинентальном море, прослеживаются на большие расстояния с очень небольшими изменениями или без них /Журавлева и др., 1982; Хеллем, 1983/. В морях, располагавшихся в геосинклинальных областях, колебания глубин были значительными и весь режим зависел от интенсивности тектонических движений.

Комплексы древних известковых синезеленых водорослей повсеместно имеют большое количество общих таксонов. В палеозое и мезозое практически отсутствуют эндемичные известковые синезеленые водоросли. Так, например, в кембрийском периоде состав известковой альгофлоры удивительно единообразен в эпиконтинентальном бассейне, располагавшемся на Сибирской платформе /Лучинина, 1975; Ярусное расчленение..., 1984/, Северо-Американской /Ahr, 1971/; Австралийской /Hill, 1964/, Антарктической /Chapman, 1914/ и в морях геосинклинальных областей, расположенных на территории Западной Европы (Франция, Испания)/ Linan, Schmitt, 1981; Linan, Perejón, 1981/, Марокко /Dresnay, 1957/, Алтае-Саянской области, Тувы, Приморья /Лучинина, 1975, 1985, б; Степанова, 1979/, Монголии /Дроэдова, 1980/.

С появлением и быстрым распространением известковых красных и зеленых водорослей в ордовике намечается дифференциация в распределении этих групп низших растений по областям обитания, в то время как известковые синезеленые водоросли по-прежнему остаются общими и для платформенных, и для геосинклинальных областей /Уилсон, 1980; Johnson, 1961а; Toomey, Nitecky, 1979; и др./. Такое положение сохраняется в течение всего палеозоя и мезозоя. При этом следует отметить, что с появлением известковых красных и зеленых водорослей разнообразие систематических категорий известковых синезеленых водорослей значительно сокращается /Лучинина, 1981/. В настоящее время господствующее положение в современных морских бассейнах занимают известковые красные и в меньшей степени зеленые водоросли, в то время как известковые синезеленые обитают только на континентах. Поэтому восстановление условий существования древних известковых синезеленых водорослей, населяющих древние морские бассейны, – сложная задача.

Этология. Почти все ископаемые известковые синезеленые водоросли принадлежали к бентосным формам, жизнь которых в той или иной мере связана с дном водоемов. Сюда, следовательно, относятся формы, прикрепленные ко дну или свободно на нем лежащие. Свободнолежащими формами были *Renalcis*, *Chabakovia*, *Gemma*, *Girvanella* и др.; для того чтобы устойчиво лежать на одном месте, колонии имели широкое основание при возможно низкой высоте; кроме того, они были сплющенными и округло-плоскими.

Водоросли родов *Eriphyton*, *Botomaella*, *Bija*, *Hedstroemia*, *Ortonella* были прикрепленными, несмотря на то что не обнаружены органы прикрепления: по-видимому, они просто приклеивались к субстрату с помощью сли-

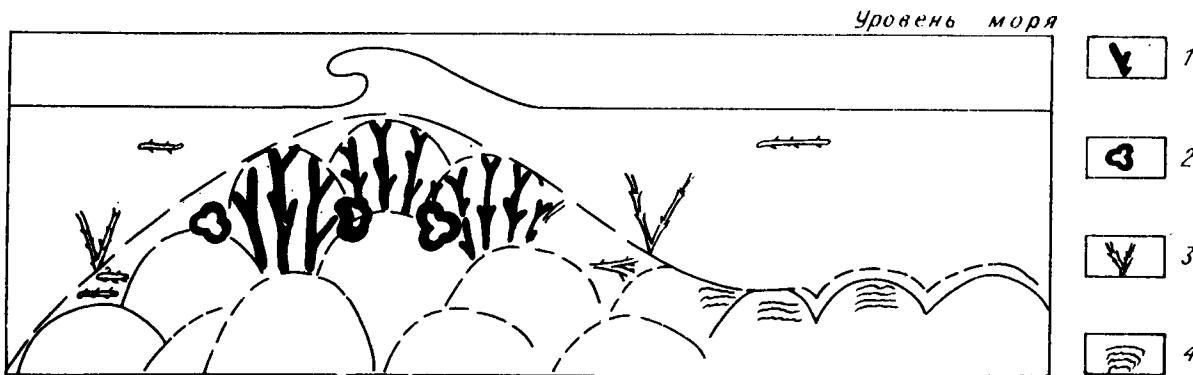


Рис. II.18. Схема зонального распределения по глубинам древних известковых синезеленых водорослей.

1 - *Epiphyton*, 2 - *Renalcis*, 3 - *Proaulopora*, 4 - *Girvanella*.

зи. В противоположность большинству свободнолежащих водорослей, приплюснутых и растущих в горизонтальном направлении, прикрепленные водоросли росли вертикально. И наконец, *Proaulopora*, *Batenevia*, *Subtifloria* относятся к тем водорослям, которые в жизненном цикле проходят стадии от прикрепленных форм до свободноплавающих. По-видимому, это явление связано со стремлением водорослей к свету, так как планктонными они становятся в заключительную стадию своего развития. Подобное явление широко отмечается и у современных пресноводных синезеленых водорослей /Громов, 1976/. Следует также иметь в виду, что большинство современных синезеленых способно к движению (типа скольжения) внутри своего слизистого чехла по направлению к его дну, обращенному к свету /Гусев, Никитина, 1979/. По-видимому, это проявлялось и у ископаемых форм.

Сpiraleобразные *Obruchevella* могли, подобно современной *Spirulina*, совершать колебательные движения, сопровождающиеся вращением нити вокруг собственной оси и ее поступательным движением /Курс ..., 1981/. Это были планктонные формы.

Глубина. Универсальной чертой древних и современных синезеленых водорослей являются их микроскопические размеры. Главное преимущество мелких форм – большая водоудерживающая способность клеток и тем более пористого известкового чехла. Эта немаловажная особенность и повлияла на распределение древних известковых синезеленых водорослей по глубинам.

Свет и глубина тесно связаны между собой, так как поглощение видимого света – первый необходимый фактор для осуществления процесса фотосинтеза, который ограничивается на глубине 100 м и не происходит на глубине около 200 м. Глубина проникновения света зависит от количества материала, взвешенного в воде /Шопф, 1982/, так что вблизи берега фотосинтез может быть ограничен верхними пятью метрами. Для известковых синезеленых водорослей и такие глубины были слишком велики, так как им требовалась гораздо большая интенсивность света, чем для неизвестственных форм, а значит, и меньшая глубина. Непосредственный фотосинтез осуществлялся лишь клетками, расположеннымными в местах, не покрытых известковой оболочкой, например у *Renalcis* – это центральные части колоний, у *Epiphyton* – клетки, расположенные на концах веточек. Те же клетки, которые были заключены внутри чехла, по-видимому, погибли не сразу. Какое-то время они сохраняли жизнеспособность благодаря удивительному свойству синезеленых водорослей запасать необходимые для их существования вещества, но постепенно отмирали, так как обмен

клетки со средой становился односторонним, она тратила энергию и ничего не получала извне /Гусев, Никитина, 1979/.

Быстрее всего процесс отмирания из-за недостатка света сказывался на таких прикрепленных формах, как *Epiphyton*, *Bija*, *Botomaella*, *Ortonella* и др. Именно для них глубины обитания должны были быть предельно минимальными, где-то в верхних частях мелководного шельфа, включая литораль. Нередко вместе с ними встречаются *Girvanella* и *Renalcis*. Предельную мелководность вышеперечисленных водорослей подтверждают многочисленные литологические признаки пород, в которых они встречаются, такие как поверхности размывов, трещины усыхания и т.д. Диапазон глубин для *Proaulorora*, *Batenevia*, *Subtifloria* и им подобных имел более широкие пределы, что можно допустить в связи с довольно длинными нитями у указанных форм. Но глубины их обитания были также минимальными, и на последней стадии своего развития они плавали в приповерхностном слое воды. На рис. II.18 дается схема, иллюстрирующая предполагаемое зональное распределение по глубинам ископаемых известковых синезеленых водорослей. Уточнению пределов колебания батиметрических отметок может помочь тонкий фациальный анализ пород, в которых встречаются остатки известковых низших растений.

Температура. Широко известна приспособляемость современных синезеленых водорослей к минимальным (-60°) и максимальным (85°) температурам /Гусев, Никитина, 1979/. Эти границы значительно шире зоны температурного оптимума, в пределах которого жизненные функции осуществляются наиболее активно. Но однозначные выводы даже на современном материале сделать невозможно. В современных водоемах при повышении температуры $> 15^{\circ}$ синезеленые водоросли доминируют /Курс..., 1981/. Тепло, безусловно, служит дополнительным энергетическим ресурсом или ускорителем энергетических процессов. При этом объемные формы более активно повышают свой конструктивный обмен, т.е. наращивают размеры колоний /Гусев, Гохлернер, 1980/. Современные органогенные постройки с известковыми красными водорослями шире всего распространены в тропических водах, в которых температура не опускается ниже 18° и не поднимается выше 35° . Можно допустить, что в раннем палеозое климат был в основном со средней температурой не выше 30° . И, по-видимому, эти температуры были оптимальными для известковых синезеленых водорослей, так как они пережили свой расцвет именно в это время, а точнее – в кембрийском периоде.

И.В. Николаева /1981/ на основании изучения соотношений Mg/Ca из глауконита в карбонатных породах приводит данные по палеотемпературам для кембрия Сибирской платформы в пределах $25 - 56^{\circ}$. Последняя цифра характерна для районов современного эвапоритообразования.

На основании палеомагнитных данных А.Ю. Розанов /1986/ считает, что в кембрийский период материки находились в приэкваториальном поясе, климатическая дифференциация отсутствовала и начинали образовываться провинции.

Соленость. В состав известковой оболочки ископаемых синезеленых водорослей входят карбонаты кальция, кристаллические карбонаты (кальцит и арагонит), фосфаты кальция (апатиты); потребность в этих минеральных элементах очень высока, поскольку они образуют жизненно необходимые составные части известкового чехла. Сведений по минеральному питанию синезеленых водорослей еще недостаточно, однако в отношении некоторых из них имеются определенные представления /Горюнова и др., 1969/. Современные синезеленые содержат в клетках (%): углерода 44–48, азота 1,5–14, водорода 6,4–6,8, фосфора 0,5–2,0, золы 5,0–10,7 /Гусев, Никитина, 1979/. По-видимому, и для древних синезеленых водорослей самыми важными из минеральных веществ были углерод, соли кальция, азота и фосфора. Их было достаточно в морях ран-

него палеозоя, и практически не было большой конкуренции между известковыми водорослями и другими организмами.

Кальций. Для древних синезеленых водорослей Ca был необходим в больших количествах для построения известковой оболочки, так же, как и основной фактор для фотосинтеза, поскольку он входит в состав CaCO_3 , регулирующего карбонатное равновесие в бассейне. Кроме того, Ca регулирует pH при неблагоприятном воздействии Mg и Fe, когда их количество превышает норму, необходимую для синезеленых водорослей /Гусева, 1965/. В богатых известью водах создается щелочная реакция вследствие накопления карбонатов, и соли Fe в этих условиях полностью осаждаются. Предполагается, что фосфаты кальция больше синтезировались в начале кембрия, а карбонат кальция стал обычным продуктом биоминерализации к его середине /Соколов, 1980; Томмотский ярус..., 1969; Маргелис, 1983/. На основе биогенных карбонатов и фосфатов кальция возникли мощные органогенные постройки – биогермы, биогермные массивы, рифы, широко распространенные в морях палеозоя и мезозоя. В настоящее время, как и раньше, отложения карбоната кальция являются полностью биогенными /Биогеохимия океана, 1983/. Карбонат кальция осаждается из морской воды при уменьшении в ней CO_2 в результате фотосинтеза или других биологических процессов, защелачивающих среду, т.е. высокая степень образования известняков в прошлые времена в значительной степени зависела от жизнедеятельности известковых синезеленых водорослей.

Азот жизненно необходим для клетки синезеленых, так как входит в состав белков протоплазмы. Они усваивают его главным образом из минеральных соединений (нитраты и аммиачные соли), реже гетеротрофным путем из готовых органических веществ /Штина, Голлербах, 1976/. Количество азота уменьшается в сторону открытого моря; и обогащение вод происходит благодаря придонной вертикальной циркуляции воды. В таких местах продуктивность водорослей возрастает.

Фосфор столь же нужен для известковых синезеленых водорослей, как и азот. В современных водоемах водоросли – первичные аккумуляторы фосфора – элемента, крайне необходимого для нарастания биомассы и активного энергетического обмена между организмом и средой. В поверхностных слоях морской воды фосфор извлекается главным образом диатомовыми водорослями и динофлагеллятами. Все остальные организмы, как считают Ч. Дрейк и др. /1982/, используют эту первичную продукцию фитопланктона через сложную пишевую цепь.

Современные синезеленые водоросли содержат фосфора больше, чем пирофитовые, зеленые и диатомовые. У морских синезеленых содержание фосфора – около 1 % на сухой вес. Фосфорные соединения синезеленых состоят из кислотонерастворимой фракции (органический фосфат) и кислоторастворимой (неорганический фосфат), при этом следует отметить, что органический фосфат поступает в клетку медленнее, чем неорганический. Процессы поглощения и выделения фосфора живой клеткой идут одновременно; при высоком содержании фосфатов в среде синезеленые способны запасать его сверх всяких потребностей и расходовать в темноте для синтеза органического вещества. В центральной части клетки синезеленых содержатся гранулы с фосфатом (см. рис. II.2), обильное образование которых происходит при непрерывном освещении в средах, содержащих избыток фосфатов.

Крупнейшие месторождения фосфоритов кембрийского возраста сформировались в Малом Карагау, в Прихубсугулье (Монголия), в Скандинавии, Гренландии, в Австралийско-Китайском регионе. Генезис этих месторождений связан с органогенными постройками, созданными известковыми синезелеными водорослями, являющимися первичными аккумуляторами фосфатов в древних бассейнах.

/Лучинина, 1986в/. Известковые чехлы после отмирания нитей служили резервуаром для соединений фосфора, которые в дальнейшем в результате циркуляции воды переносились и откладывались на склонах органогенных массивов.

Кроме соединений азота и фосфора, как для современных, так и для древних известковых синезеленых водорослей необходимыми элементами являлись S, K, Mg, Na, Fe. К микроэлементам относятся Mn, Mo, V, Co, Zn, Cu, B.

Данные по ископаемым синезеленым водорослям свидетельствуют, что в древних морских экосистемах с изменением солености, особенно при ее увеличении, количество водорослей резко сокращается /Журавлева и др., 1982/.

Газовый режим. Аэрация. Развитие современных синезеленых водорослей сопровождается одновременно протекающими биологическими процессами: потреблением растворенных азота, углекислоты и кислорода и выделением кислорода /Шапошникова, Гусев, 1964/. Скорость выделения кислорода синезелеными водорослями значительно выше скорости его поглощения, а также скорости выделения из жидкости в воздух. Кроме того, известно, что среди современных *Cyanophyta* самые многочисленные – фототрофы, для которых кислород – неблагоприятный фактор /Гусев, Гохлернер, 1980/.

Древние известковые синезеленые водоросли обитали в условиях, в которых количество кислорода было достаточным для фотосинтеза – отсутствие его затормозило бы их развитие. Водоросли и выделяли, и поглощали кислород, они имели систему регулирования кислородной насыщенности при его повышенной концентрации в воде и атмосфере; именно они являлись основными продуцентами кислорода в начале палеозоя.

А.П. Виноградов /1967/ считает, что высокий уровень свободного кислорода в атмосфере был в рифе. Свободный кислород явился энергетически выгодным в процессах метаболизма известковых синезеленых водорослей, так как распад соединений углерода привел к запасанию энергии в форме АТФ. Это означало, что для поддержания одинаковой интенсивности обмена организм должен потреблять значительно меньше исходного пищевого материала /Гусев, Гохлернер, 1980/. С началом кембрия связывается возникновение известкового чехла у синезеленых водорослей, и, возможно, одна из причин его появления – реакция водорослей на избыток кислорода.

Гидродинамика. Подвижная среда бассейна является условием, крайне необходимым для существования водорослей. Ослабление или отсутствие турбулентного движения воды компенсируется повышенным содержанием биогенных элементов. Сильное турбулентное движение позволяет водорослям расти при крайне низкой прозрачности воды /Петров, 1974/. Кроме этого, эвтрофия (привнос питательных веществ с берегов), как известно, способствует росту водорослей, обитающих в зонах активной гидродинамики.

По-видимому, эти закономерности распространялись и на древние известковые синезеленые водоросли, которые особенно нуждались в больших количествах органических и минеральных соединений.

Грунты. Все донные водоросли предпочитают твердый субстрат, и если он отсутствует, то уже издревле морские флоры обладают способностью закреплять рыхлое дно, давая тем самым возможность произрастать формам, нуждающимся в неподвижном основании для своего развития. Уже с начала кембрия существовали биоценозы, такие как *Eriphyton* - *Renalcis* - *Girvanella*, в которых присутствие двух последних родов подготавливает твердый субстрат для расцвета кустистых форм. Подобные биоценозы отмечаются на протяжении всего палеозоя и мезозоя, при этом наблюдается любопытная деталь: происходит смена родов водорослей, растущих вертикально на закрепленном дне, в то время как водорослями-цементаторами по-прежнему остаются главным образом в палеозое *Renalcis* и *Girvanella*, а в мезозое – *Girvanella*.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИСКОПАЕМЫХ ИЗВЕСТКОВЫХ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Проблема стратиграфического распространения известковых синезеленых водорослей была объектом тщательного изучения в последние два десятилетия: первоочередным стоял вопрос о появлении первых представителей известковой альгофлоры на границе между вендом и кембрием.

Первые известковые синезеленые водоросли относились к родам *Renalcis Vologd.*, *Gemma Luch.*, *Korilophyton Voron.*, многократно обнаруживались в Сибири и в Монголии в немакит-далдынском горизонте и его аналогах. Определение точного положения этого горизонта и обозначит время появления синезеленых известковых водорослей. Некоторые исследователи относят этот уровень к верхнему венду /Соколов, 1984/, другие выделяют его в основании кембрия /Лучинина, 1975; Лучинина и др., 1978; Ярусное расчленение..., 1984/. Решение вопроса о возрасте будет связано с окончательным установлением границы между докембriем и кембriем. Так или иначе, но появление известковой альгофлоры и ее широкая экспансия связываются с переходными отложениями от венда к кембрию.

Последующий краткий обзор стратиграфического распространения синезеленых известковых водорослей основывается на работах советских /Антропов, 1950, 1955; Маслов, 1956б, 1962; Рейтлингер, 1959; Кордэ, 1961, 1973; Вологдин, 1962; Титоренко, 1970; Лучинина, 1969, 1975, 1983; Воронова, Радионова, 1976; Степанова, 1979; Колесов, 1975, 1982; Чувашов, 1973; Шуйский, 1973в; Дроздова, 1980; Ищенко, 1985; и др./, а также зарубежных специалистов /Bornemann, 1885; Rothpletz, 1913; Pia, 1927; Johnson, 1961a; Wray, 1967a; Mamet, Roux, 1975б; Riding, 1984; и др./.

Кембrijский период – не только время возникновения известковых синезеленых водорослей, но и период их расцвета, который больше не повторился. Как видно из таблицы, в раннем кембriи появляются представители всех семейств известковых синезеленых водорослей, известных в геологическом прошлом. С началом кембriя связано массовое распространение родов *Renalcis Vologd.*, *Gemma Luch.*, *Korilophyton Voron.*, *Girvanella Nich. et Ether.*, *Epiphyton Born.*, *Chabakovia Vologd.*, *Bija Vologd.*, *Proauropora Vologd.*, *Batenevia Korde*, *Subtifloria Masl.*, *Razumovskia Vologd.*, *Angullocellularia Vologd.* и др.

Эволюция известковых синезеленых водорослей, как и большинства прокариот, шла на уровне целых экосистем. Этим и объясняется их феноменальная устойчивость во времени и пространстве. Представители родов *Renalcis Vologd.*, *Chabakovia Vologd.*, *Epiphyton Born.*, *Obruchevella Reitl.* и других проходят вплоть до девона, а *Girvanella Nich. et Ether.* встречается во всем палеозое и мезозое.

В конце кембrijского периода значительно сокращается появление новых таксонов известковых *Cyanophyta*; по-видимому, это явление совпадает с возникновением известковых красных водорослей, имеющих совсем другой способ обызвествления: для них типично отложение карбоната кальция в стенках клеток, так что в ископаемом состоянии сохраняется видимое строение слоевища /Маслов, 1956б/.

Ордовикский период характеризуется возникновением таких родов, как *Nalysia Hoeg*, *Hedstroemia Rothpl.* в силуре впервые фиксируются *Tharama Wray*, *Flabellia Schuysky*, *Rothpletzella Wood*.

Стратиграфическое распространение известковых синезеленых водорослей

Семейство, род	G	O	S	D	C	P	T	J	K
<u>Chabakoviaceae</u>									
Chabakovia Vologd.	-								
Izhella Antrop.				-					
Renalcis Vologd.	-								
Shuguria Antrop.									
Palaeomicrocystis Korde	-								
Globuloella Korde	-								
Angulocellularia Vologd.	-								
Gemma Luch.	-								
Cherdyncevella Antrop.				-					
<u>Epiphytonaceae</u>									
Korilophyton Voron.	-								
Epiphyton Born.	-	-	-						
Tharama Wray			-						
<u>Proauloporaceae</u>									
Proaulopora Vologd.			-						
Tubophyllum Krasnop.		-	-	-					
Koivaella Tchuv.					-				
Aeolissaccus Elliot					-				
<u>Bateneviaceae</u>									
Batenevia Korde	-								
Subtifloria Masl.	-	-	-						
Malakhovella Mamet et Roux						-			
<u>Girvanellaceae</u>									
Girvanella Nich. et Ether.								-	
Belya Schuysky					-				
Obruchevella Reitl.		-	-	-					
Razumovskia Vologd.	-								
Tubiphytes Masl.								-	
Flabellia Shuysky			-						
Halysis Hoeg.									
Rothpletzella Wood.									
<u>Garwoodiaceae</u>									
Mitcheldeania Weth.									
Garwoodia Wood.									
Ortonella Garw.								-	
Hedstroemia Rothpl.									
Cayeuxia Frollo									
Bevocastria Garw.									
Visheraia Korde									
Bija Vologd.	-								
Zaganolomia Drosd.									
Uraimella Tchuv.									
<u>Insertae sedis</u>									
Rectangulina Antrop.									
Stipulella Masl.									

Состав водорослей девонского периода по своему многообразию сравним с кембрийским. Из вновь появившихся родов можно отметить также *Cherdyncevella* Antrop., *Belaya Schuysky.*, *Garwoodia* Wood. Широко распространены повсеместно *Epiphyton* Born., *Renalcis* Vologd. Особенностью известковых синезеленых водорослей каменноугольного периода является не появление новых родов *Koivaella* Tchuv., *Tubiphytes* Masl., *Mitchelldeania* Weth., *Bevocastria* Garw., *Stipulella* Masl., а массовое исчезновение представителей той известковой альгофлоры синезеленых, которая существовала на протяжении почти всего палеозоя. Исчезают такие типичные представители палеозойской альгофлоры, как *Chabakovia* Vologd., *Renalcis* Vologd., *Epiphyton* Born., *Obruchevella* Reitl. и др. В пермский период среди новых форм отмечаются роды *Koivaella* Tchuv., *Malakhovella* Mamet et Roux, перестают существовать *Shuguria* Antrop., *Hedstroemia* Rothpl., *Rectangulina* Antrop. Границу палеозоя пересекают лишь роды *Ortonella* Garw., *Girvanella* Nich. et Ether., и появляется широко известный в диапазоне юры и мела род *Cayeuxia* Frollo.

При рассмотрении стратиграфического распространения синезеленых известковых водорослей нельзя не отметить их специфическую особенность, которая заключается в том, что в определенный отрезок времени доминировал какой-либо один род с весьма ограниченным видовым составом. Причем представители этого рода создают мощные органогенные постройки и нередко являются каркасостроителями. В кембрийском периоде это были представители рода *Epiphyton* Born. /Лучинина, 1975, 1985а, б; Степанова, 1979/; в ордовике и силуре - *Hedstroemia* Rothpl. /Уилсон, 1980/; в девоне - *Rothpletzella* Wood./Чувашов и др., 1985/; карбоне, перми - *Tubiphytes* Masl. /Маклов, 1956б; Чувашов, 1974/; в юре и мелу - *Cayeuxia* Frollo /Johnson, 1961b/.

Таким образом, синезеленые известковые водоросли, появившись в кембрийское время, пережили свой расцвет в нижнем палеозое и в незначительном количестве перешагнули границу мезозоя. Данные по морским известковым синезеленым водорослям кайнозоя отсутствуют. Редкие представители этой альгофлоры известны в небольших количествах преимущественно из континентальных водоемов.

Следует также отметить, что материал по ископаемым известковым водорослям еще недостаточен и их стратиграфическое положение будет уточняться по мере открытия новых местонахождений, выяснения возраста отложений и т.д.

Глава III

ЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHLOROPHYTA)

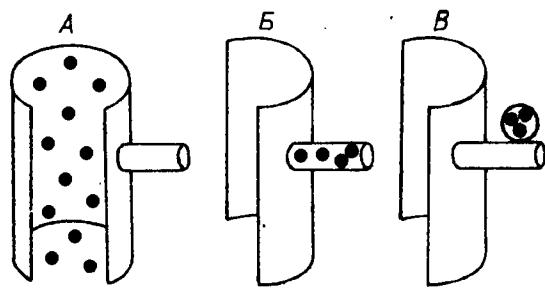
ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ

И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Отдел *Chlorophyta* по числу ныне живущих видов (более 13 тысяч) занимает первое место среди водорослей, но это, вероятно, всего лишь реликты былого разнообразия, поскольку, по единодушному мнению альгологов, пик своего расцвета зеленые водоросли прошли еще в позднем палеозое и мезозое /Жизнь растений, 1977; Виноградова и др., 1980; Курс..., 1981/.

Название отдела связано с наличием в клетках современных его представителей травяно-зеленых хлоропластов, в которых хлорофилл преобладает над

Рис. III.1. Схематическое изображение эндоспорового (А), кладоспорового (Б) и хористоспорового (В) способов полового и бесполого размножения.



каротиноидами. Окраска водорослей не всегда чисто зеленая. Она нередко затушевывается дополнительными пигментами, в особенности красным гематохромом.

Питание зеленых водорослей обычно фотоавтотрофное, но встречаются миксотрофия и гетеротрофия. Среди зеленых водорослей известны симбионты беспозвоночных животных и паразиты. В качестве запасных питательных веществ накапливаются крахмал, а также масла. По наличию хлорофилла и крахмала зеленые водоросли сходны с высшими растениями и поэтому считаются наиболее вероятными их родоначальниками. Репродуктивные системы зеленых водорослей отличаются большой динамичностью и реактивностью к внешним условиям среды. Однаково широко распространено вегетативное, бесполое и половое размножение.

Вегетативное размножение в простом случае осуществляется путем фрагментации слоевища и последующего дорастания отдельных кусков до размеров материнского растения, более сложный способ – посредством акинет (модифицированных клеток с толстой оболочкой и запасом питательных веществ). Еще один способ заключается в образовании так называемых выводковых почек – особых выростов слоевища, которые отделяются от основного вегетативного тела перегородкой, а после отпадения от него прорастают в новое растение.

Бесполое размножение происходит с помощью подвижных, снабженных жгутиками зооспор или неподвижных апланоспор. Споры созревают в клетках слоевища или в специальных органах бесполого размножения – спорангиях. По месту образования спор различаются эндо-, кладо- и хористоспоровый способы размножения /Кордэ, Максимова, 1980; Основы палеонтологии. 1963; Elliot, 1972/. Наиболее развитым считается последний из перечисленных способов, но все они несомненно существуют с палеозойского времени.

Наибольшим разнообразием отличаются способы полового размножения. Различают изо-, аизо- и оогамию. При изогамии копулируют с последующим образованием эиготы равновеликие подвижные изогаметы, сходные с зооспорами. Слияние гамет различной величины называется аизогамией, или гетерогамией. Иногда имеет место типичная оогамия – слияние крупной женской яйцеклетки и мужской гаметы. Формирование гамет, как и спор, происходит в осевой части слоевища (эндоспоровый тип), в ответвлениях (кладоспоровый тип) или в особых органах – гаметангиях, сходных со спорангиями (хористоспоровый тип) (рис. III.1). В результате слияния двух гамет образуется эигота (ооспора) – особая клетка с толстой оболочкой и запасом питательных веществ. После ряда промежуточных превращений эигота прорастает во взрослое растение.

У многих зеленых водорослей наблюдается чередование полового и бесполого поколений. В первом случае спора бесполого размножения прорастает в гаметофит – растение, на котором формируются гаметангии, а эигота – в спорофит. Если гаметофит и спорофит морфологически не различаются, то такая смена поколений называется изоморфной. При гетероморфной смене поколений гаметофит и спорофит могут сильно отличаться друг от друга. Их нередко принимают за различные растения и описывают под разными родовыми названиями. Например, установлено, что современный род *Chlorochytrium* – спорофитная стадия рода *Acrosiphonia*, а род *Codiolum* – спорофит родов *Urospora* и *Spongomorpha* /Зинова, 1967, с. 66/.

Способность водорослей сохраняться в осадочных породах самым существенным образом зависит от механических и химических особенностей клеточных оболочек. Естественно, что так называемые "голые" вегетативные клетки, а также споры и гаметы, окруженные только цитоплазматической мембраной – плазмалеммой, имеют мало шансов перейти в ископаемое состояние с сохранением черт первичной морфологии. Но, как показывают электронно-микроскопические исследования, оболочки имеют сложную слоистую структуру и обладают достаточно большой механической прочностью /Жизнь растений, 1977; Курс..., 1981/.

Каждый отдельный слой в разрезе оболочки имеет двухкомпонентное строение: он состоит из аморфного матрикса – стромы, образованной гемицеллюлозами и пектином, а также закономерно ориентированных целлюлозных фибрилл, которые играют роль главного опорного элемента. Отсутствие или слабое развитие целлюлозных фибрилл делает оболочку гомогенной, состоящей преимущественно из пектиновых веществ. В этом случае ее механическая прочность увеличивается, как, например, у сифоновых водорослей (за счет пропитывания известью). В альгологии этот процесс именуется импрегнацией, или инкрустацией.

Биохимия обызвестления слоевища, к сожалению, практически не изучена. Все большее внимание в последнее время привлекает к себе явление биоминерализации, но оно рассматривается пока только в самых общих чертах /Барсков, 1984; Лоуэнстам, 1984/. Выявлены два принципиально различных механизма минерализации, свойственные как животным, так и растениям. Это механизмы биологически индуцируемой и матрицируемой минерализации /Лоуэнстам, 1984/.

При индуцируемой биоминерализации происходят простые химические реакции между конечными продуктами метаболизма и катионами, заимствованными из окружающей водной среды. В результате этих реакций в клеточных оболочках образуются карбонатные минералы в виде кристаллических индивидов различного размера и формы без признаков упорядоченности в агрегатах. Морфологически эти минеральные новообразования мало отличаются от компонентов осадка или цементирующей массы. По этому типу, вероятно, развивается обызвестление большинства сифоновых водорослей, для которых характерны равномерно- или неравномерно-зернистое строение оболочек и относительно небольшая устойчивость при перекристаллизации.

При минерализации с помощью органических матриц зарождение и последующий рост минералов происходят как бы по регламентированной программе под постоянным биологическим контролем и в известной степени независимо от условий окружающей среды. Элементы органических матриц, которые предопределяют состав и кристаллографическую форму минералов, формируются в особом клеточном органе – аппарате Гольджи. Матрицируемый способ биоминерализации особенно широко развит у животных, но он отмечается у самых различных по уровню организации представителей органического мира, в частности даже у прокариот – цианобактерий. Не исключено, что он встречается и у зеленых водорослей.

Матрицируемая биоминерализация может быть простой клеточной и более сложной – тканевой /Барсков, 1975, 1984/. В любом случае для матрицированных минералов характерен специфический облик и небольшой диапазон размеров кристаллических индивидов. При клеточной минерализации образуются агрегаты изометричных кристаллов или минеральных прутьев – спикул. Возможно, к этому типу относятся ультрамикроскопические структуры кальцита некоторых обызвестленных водорослей, например *Calcipholium*, *Litanaella*, а также *Renalcis*, *Girvanella*, афросальпингат, археоциат и др. Интересно, что скелетные минеральные образования данной разновидности обнаруживают повышенную устойчивость при перекристаллизации. Это может быть связано с "консер-

вирующим" влиянием остаточного материала органических матриц. Тканевый тип биоминерализации для зеленых водорослей, по-видимому, не характерен и может проявляться только в редких случаях, в частности у таких проблематичных форм, как *Fasciella Ivanova* (= *Shartymorphycus Kulik*).

Кроме минеральной импрегнации клеточных стенок, известна так называемая адкрустация – выделение из протопласта через поры на поверхность клетки особых веществ, например кутина, а также разного рода слизей пектинового или целлюлозного состава, выполняющих защитную функцию. Ослизнение слоевища у зеленых водорослей может быть постоянным (у примитивных форм это пальмелоидный тип структуры), временным или вообще отсутствовать. В ослизывающейся части слоевища, по-видимому, могут происходить процессы индуцированной биоминерализации, но на ископаемом материале этот факт однозначно подтвердить довольно трудно, поскольку образовавшийся таким способом кальцит не отличается от диагенетического. Отложение извести не в оболочках, а на поверхности слоевища отмечается даже у современных пресноводных зеленых водорослей рода *Vaucheria* /Виноградова и др., 1980, с. 99/.

ОБЩИЙ СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Общепринятой системы зеленых водорослей в настоящее время не существует. Каждый автор, а нередко один и тот же в разных работах, предлагает в чем-то новую классификацию или возвращается к ранее отвергнутому варианту. Такое положение сохраняется до сих пор.

В продолжающемся издании Определителя пресноводных водорослей СССР /Голлербах, Полянский, 1951/ было принято подразделять отдел на несколько классов по схеме А. Пашера /Pascher, 1931/. В одном из последних выпусков, например, в ранге отдельных классов рассмотрены сифонокладовые и сифоновые водоросли /Виноградова и др., 1980/. Г.Папенфусс /Papenfuss, 1955/ предлагал рассматривать всю группу зеленых водорослей, включая и коньюгат, в рамках единого класса *Chlorophyceae*. В классификации П. Сильвы /Silva, 1964/ современные зеленые водоросли без подразделения на классы сгруппированы в 14 порядков. Водоросли сифонного строения включены в порядки *Siphonocladales*, *Codiales*, *Derbesiales*, *Caulerpales*, *Dasyycladales*, эта классификация основывается главным образом на разработках Дж. Фельдмана /Feldmann, 1946, 1954/.

А.Д. Зинова /1967/ включала в состав класса *Chlorophyceae* 9 порядков: *Tetrasporales*, *Ulotrichales*, *Ulvales*, *Schizogoniales*, *Chlorococcales*, *Cladophorales*, *Siphonocladales*, *Siphonales*, *Vaucleriales*. П. Бурелли /Bourelly, 1966/ выделил 4 класса: *Euchlorophyceae*, *Ulotrichophyceae*, *Zigophyceae* (коньюгаты) и *Charophyceae*. Б. Фотт /Fott, 1971/ первые два класса вновь объединяет в один, сохранив самостоятельность классов коньюгат (цеплянок) и харовых. В монографии "Основы палеонтологии" /1963/ тип *Chlorophyta* подразделялся на два класса: собственно зеленые водоросли – *Euchlorophyta* (*Isocontae*) – и коньюгаты. Харовые водоросли в палеонтологии давно принято рассматривать как самостоятельный тип или отдел. Класс равножгутиковых (*Isocontae*) был разбит на 4 порядка: *Volvocales*, *Protococcales*, *Ulotrichales*, *Siphonales*.

По данным К.Л. Виноградовой /1979/, в отделе *Chlorophyta* выделяются две генетически и исторически различные группы водорослей: первично морские и пресноводные, или вторично морские. К первой относятся порядки *Siphonales*, *Dasyycladales*, *Siphonocladales*,

а ко второй - *Volvocales*, *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Ulvales*, *Ulotrichales*, *Chaetophorales*, *Cylindrocapsales*, *Schizogoniales*. Нет оснований считать предками сифоновых улотриковые или хлорокковые водоросли. Эти группы представляют собой две независимые эволюционные ветви и, по мнению К.Л. Виноградовой, должны рассматриваться как два самостоятельных класса - *Chlorophyceae* и *Siphonophyceae*, ей же принадлежит и другой вариант системы зеленых водорослей /Жизнь растений, 1977/. В этой системе присутствует пять классов: вольвоксовые, протококковые, улотриковые, сифоновые и конъюгаты. Данный вариант классификации, на наш взгляд, наиболее рационален, поэтому возьмем его за основу.

Ниже приводится краткая характеристика перечисленных классов, поскольку в ископаемом материале они представлены весьма бедно.

Основной формой вегетативного тела вольвоксовых водорослей является подвижная клетка, снабженная жгутиками, или колония подобных клеток. Класс подразделяется на два подкласса и несколько порядков. Ископаемые представители вольвоксовых известны, но, к сожалению, недостаточно достоверны; в частности, к ним относят неизвестковые формы рода *Gloecystis* Naegel /Pia, 1927/.

Ю. Казьмерчак /Kaźmierczak, 1975, 1976/ описал вольвоксовые известковые водоросли *Eovolvox silesiensis* из битуминозных кальцисферово-амфипоровых известняков франского яруса Польши. Колония этой водоросли - ценообий - представляет собой полую сферу диаметром в доли миллиметра, образованную множеством грушевидных клеток, ориентированных своими заостренными концами (места выхода жгутиков) наружу. По морфологическим признакам описанные формы поразительно похожи на колонии современного рода *Volvox* из порядка *Volvocales* /Жизнь растений, 1977, с. 272/, хотя отличаются меньшими размерами.

Ю. Казьмерчак полагает, что кальцисфера и некоторые паратураммины, широко распространенные в отложениях верхнего девона и нижнего карбона всего мира, есть не иное, как различным образом минерализованные колонии вольвоксовых водорослей. Называются такие роды, как *Vicinisphaera*, *Archaeosphaera*, *Pachysphaera*, *Palaeocancellus*, *Polyderma*. Процесс минерализации автор представляет себе следующим образом: планкtonные колонии эувольвоксов, обитавшие в толще воды пресных или опресненных водоемов, после отмирания оседали на дно, где начиналось их обызвествление в связи с высоким pH придонной зоны и повышенным содержанием ионов Ca. Минерализация завершалась в стадию диагенеза.

Описанная схема процесса несовершена по той причине, что не объясняет, почему не происходит деформации кальцисферид и сплющивания под грузом осадков. Если кальцисфериды - действительно вольвоксовые водоросли (что вероятно), то, по-видимому, правильнее считать колонии минерализованными еще при жизни. То обстоятельство, что современные вольвоксовые не обызвествляются, не может иметь решающего значения, поскольку эта способность могла быть утрачена в ходе регressiveной эволюции. Примерно то же самое можно сказать и об экологии вольвоксовых. Современные их представители - обитатели пресных вод, но это не значит, что и в прошлом дело обстояло таким же образом. Отложения, изобилующие кальцисферидами, обычно содержат морскую, хотя и несколько угнетенную фауну (криноиды, брахиоподы, одиночные кораллы и т.д.), поэтому их формирование происходило не в пресных водах, а в морских.

Среди современных вольвоксовых обызвествленные формы известны в порядке хламидомонадовых /Жизнь растений, 1977, с. 270/. Представители семейства *Coccimonadinaeae* (например, *Pedinopera*, *Pedinoperopsis*) это подвижные микроскопические клетки-монады сферической формы с плотной

оболочкой, которая пропитана известью и имеет отверстия на месте выхода жгутиков. Представители другого семейства – *Phacotaceae* – характеризуются двухстворчатой оболочкой, пропитанной карбонатом, кремнеземом или солями железа. Эти примеры показывают с одной стороны то, что в ископаемом материале вполне могут сохраняться даже вольвоксовые современного типа, а с другой – в принципе малую надежность устьиц или апертур как показателей принадлежности мелких сферических "раковин" непременно к фораминиферам.

Относительно систематической принадлежности кальцисфер верхнего девона имеется и другая точка зрения: полагают, что это органы размножения – апланоспоры или цисты дазикладовых водорослей из семейства ацетабуляриевых /Rupp, 1966; Marszalek, 1975/. Это предположение кажется менее доказательным. Во-первых, удивляет обилие кальцисфер, которые нередко переполняют известняки, следовательно, надо допустить, что огромная масса репродуктивных органов не выполняла своей непосредственной функции. Во-вторых, при множестве кальцисфер в породах не отмечалось никаких остатков вегетативных частей растений, а также фертильных зонтов, которые свойственны ацетабуляриевым и сравнительно хорошо сохраняются в ископаемом состоянии. По-видимому, кальцисфериды различного возраста нуждаются в дальнейшем изучении, но на современном уровне знаний их принадлежность к вольвоксовым кажется наиболее доказанной.

Протококковые водоросли представлены неподвижными клетками с плотной оболочкой или колониями аналогичных клеток. Класс подразделяется на три порядка и несколько семейств. Описаны два рода необызвестенных водорослей из семейства *Hydrodictyaceae*, встречающиеся в каменных углях верхнего палеозоя – *Hydrodictyolites Elovski* и в горючих сланцах верхней юры – *Pediastrites Zalessky*. Известны также некоторые другие проблематичные ископаемые формы, возможно относящиеся к этому классу /Основы палеонтологии, 1963/; так, например, из верхнего докембрия Австралии описаны микроскопические зеленые водоросли протококкового типа *Caryosphaeroides*, *Glenobotrydion* и *Globophycus* /Гниловская, 1972/.

Класс улотриксовых объединяет зеленые водоросли, слоевище которых имеет вид неразветвленной нити из одноядерных клеток. Реже слоевище пластинчатое или трубчатое. В составе класса выделяют 7 порядков и несколько семейств. Ископаемые формы улотриксовых не описаны.

Конъюгаты или сцеплянки – одноклеточные и нитчатые формы с необычным типом полового размножения, которое осуществляется путем слияния протопластов вегетативных клеток. Эти клетки в данном случае играют роль своеобразных гамет, копуляция которых приводит к образованию обычной зиготы, из которой затем развивается новое растение.

Conjugatophyceae подразделены на 4 порядка и включают более 4000 современных видов, обитающих в пресных водоемах. Они принадлежат в основном к порядку десмидиевых, к которым среди ископаемых форм предположительно относят хистрихосфер, распространенных от силура до кайнозоя /Основы палеонтологии, 1963/. Однако В.П. Маслов /1956б/ придерживался того мнения, что группа хистрихосферид сборная и объединяет конвергентно сходные между собой формы совершенно различной систематической принадлежности: споры, цисты-статобласти мшанок и зигоспоры десмидиевых водорослей.

КЛАСС СИФОНОВЫЕ (SIPHONOPHYCEAE)

Важнейший для палеоальгологии класс зеленых водорослей объединяет в своем составе обширную группу современных и ископаемых форм, отличающихся сифональным типом строения. Число ныне существующих видов невелико (400 –

500), подавляющее их большинство (до 90%) – обитатели теплых морей. Интересно, что и древние сифоновые встречаются почти исключительно в морских карбонатных отложениях с богатой и разнообразной фауной, т.е. в осадках мелководных шельфовых бассейнов приэкваториальной зоны.

Краткая характеристика анатомии и физиологии современных сифоновых водорослей

Сифоновый, сифональный, или сифонный, тип строения /Жизнь растений, 1977; Курс..., 1981/ заключается в том, что все слоевище, или таллом, независимо от размеров и степени морфологической дифференцированности представляет собой одну много-(ценоцитную) или одноядерную клетку. Только у сифонокладовых нитчатое слоевище разделено многочисленными перегородками на многоядерные сегменты, которые имеют облик клеток. Это своеобразная разновидность сифонального типа строения, которая ниже будет рассмотрена более подробно.

Всю центральную (большую по объему) часть сифональной клетки занимает непрерывная вакуоль, заполненная клеточным соком. Вакуоль окружена слоем цитоплазмы, в которой помещаются хлоропласти, пиреноиды и ядра. Ядра (или одно ядро) иногда подвешены на протоплазменных тяжах в полости вакуоли. Оболочка клетки толстая гомогенная или слоистая; состоит из каллозы и пектиновых веществ, иногда с микрофибрillами ксалана и маннана /Курс..., 1981/. Характерно, что признаки пектина и каллозы были обнаружены и в оболочке древних позднеордовикских сифоновых водорослей рода *Vermiporella* /Kozłowski, Kaźmierczak, 1968b/. Одна из характернейших особенностей сифоновых водорослей заключается в том, что их оболочки способны минерализоваться. Благодаря этому сифоновые хорошо сохраняются в ископаемом состоянии.

Для сифоновых характерны различные способы размножения, перечисленные выше. В половом процессе преобладает изогамия. Способ бесполого размножения при помощи зоо- и апланоспор у современных сифоновых развит относительно редко, но у древних он, возможно, был более распространен.

По основным морфологическим признакам ныне живущие сифоновые водоросли подразделяются на три порядка: *Siphonales*, *Dasycladales*, *Siphonocladales* /Жизнь растений, 1977/.

Водоросли порядка *Siphonales* отличаются полисифонным строением. Центральная часть слоевища состоит из рыхлого (род *Halimeda*) или тесного псевдопаренхимного (род *Codium*) переплетения трубчатых нитей – сифонов, от которых отходят периферические ответвления в виде простых тонких нитей, разветвленных нитей или пузыревидных ассимиляционных образований – утрикул. Утрикулы, а также расширенные окончания ответвлений при достаточно сильном развитии, могут образовывать особую кору, или кортикальный слой, облекающий все слоевище. От основной коры могут отходить пузыревидные ответвления второго порядка и образовывать вторичную кору, или так называемую коровую мантию. Клетки всех собственно сифоновых ценоцитны, т.е. содержат в протоплазме большое количество ядер. Процесс ядерного деления не сопровождается возникновением клеток и межклеточных перегородок, цитоплазма остается неразделенной.

Дазикладовые водоросли имеют моносифонное строение. Они состоят из центральной оси – крупного цилиндрического сифона, от которого отходят боковые ответвления одного или нескольких порядков и различной формы. Иногда они, как и у сифоновых, заканчиваются пузыревидными или воронковидными расширениями, образующими коровий слой слоевища. Дазикладовые имеют одно ядро, которое иногда располагается в ризоидной части слоевища, например у

ацетабуляриевых. Экспериментальным путем установлено, что у дазикладовых, помимо морфологически оформленного ядра, имеется ядерное вещество, рассеянное в цитоплазме и тем не менее несущее генетическую информацию /Курс..., 1981/.

У собственно сифоновых и дазикладовых водорослей продукты полового и бесполого размножения могут развиваться по эндо-, кладо- и хористоспоровому типу. При основании фертильных ветвей и специальных органов полового и бесполого размножения (гаметангий и спорангий) могут развиваться особые пробки или перегородки. У обызвествляющихся форм гаметы формируются в сферических цистах, окруженных известковой оболочкой, а у необызвествляющихся – непосредственно в гаметангиях /Жизнь растений, 1977/. В ископаемом материале сохранившиеся цисты наблюдаются достаточно часто, особенно у кайнозойских дазикладовых /Deloffre, Genot, 1982/.

Сифонокладовые водоросли характеризуются особым типом псевдоклеточного строения. Слоевище сифонокладовых представляет собой однорядные простые или ветвящиеся нити, разделенные перегородками на "клетки" – сегменты. В начальный период вегетации после прорастания из споры или зиготы водоросль обязательно проходит сифонную стадию развития и в этот момент практически ничем не отличается от представителей *Siphonales* и *Dasycladales*, что, между прочим, служит одним из наиболее серьезных аргументов в пользу принадлежности сифонокладовых к классу *Siphonophyceae*. У некоторых форм сифонная структура слоевища сохраняется в течение почти всего онтогенетического цикла. Так, слоевище рода *Valonia* имеет форму крупного пузыря, прикрепленного к субстрату ризоидами. На поздних стадиях онтогенеза в любой части поверхности пузыря начинают отделяться мелкие линзовидные клетки, которые развиваются во вторичные лопастные ризоиды или пузыревидные ветви второго и третьего порядков.

В онтогенезе любых сифонокладовых рано или поздно наступает период так называемого сегрегативного деления слоевища: протоплазма сифонной клетки разобщается на отдельные многоядерные участки, которые покрываются самостоятельными оболочками. Процесс сегрегативной сегментации принципиально отличается от обычного клеточного деления, поскольку не связан с ядерными делениями, которые являются обязательным условием развития нормальной многоклеточности. Сегменты сифонокладовых всегда многоядерны. Морфологически обособленные органы размножения у современных представителей отсутствуют. Споры и гаметы формируются непосредственно внутри сегментов, причем ассимиляционные или стерильные участки слоевища внешне ничем не отличаются от фертильных. Гаметы и споры после созревания выбрасываются в окружающую среду через специальные отверстия в клеточных стенках. Половой процесс изоморфный или гетерогамный. У некоторых морских видов *Cladophora* установлена изоморфная смена половой и бесполой генераций. У *Sphaeroplea* бесполое размножение отсутствует.

Для современных сифонокладовых минерализация таллома, по-видимому, в целом не характерна, но частичное обызвествление описано, например, у *Cladophora* /Воронихин, 1932/. Не исключено, что способность к отложению известия в оболочках была утрачена сифонокладовыми в ходе эволюции точно также, как и способность к формированию индивидуальных спорангииев, которые известны у древних родов, например *Uraloporella* Kordе /Салтовская, 1984а/.

Морфология известковых сифоновых водорослей, терминология и методы изучения

Сифоновые водоросли, как и большинство других слоевцевых, сохраняются в осадках благодаря прижизненному обызвествлению. Степень обызвествления бывает самой различной, а от этого зависит полнота передачи морфо-

логических признаков живой водоросли ископаемым формам. Обызвествление никогда не бывает полным и равномерным, поэтому какие-то детали всегда остаются неизвестными. Обычно минерализуются оболочки сифонов, периферических ответвлений, утрикул, спорангииев и т.д., а также пространство между этими морфологическими элементами. Как правило, наружные части слоевища минерализованы сильнее (за исключением дистальных ассимиляционных окончаний ветвей), а внутренние – слабее.

Палеоальголог, изучая сифоновые водоросли, имеет дело не со слоевищем, или талломом, как таковым, а всего лишь с его обызвествленной частью, минерализованным остатком, который несет то или иное количество информации о строении водоросли, но никогда не содержит всей информации. В этом принципиальное отличие сифоновых от синезеленых и красных водорослей, у которых обызвествление довольно полно передает детали строения слоевища.

Отмеченное обстоятельство требует серьезного внимания. Объект исследования, который мы видим в шлифе и считаем остатком сифоновой водоросли, может восприниматься и анализироваться двояко. С одной стороны, мы рассматриваем его просто как органический остаток с конкретными чертами строения, т.е. такой, каким мы его видим. С другой – зная систематическое положение этого остатка, можно мысленно как бы оживить саму водоросль и далее оперировать этим воображаемым объектом, отождествляя его с живым организмом.

На практике имеют место оба подхода. Какова доля реального и реконструктивного элементов в понимании ископаемых сифоновых водорослей и, следовательно, в их графической и словесной характеристике, зависит от индивидуальных особенностей исследователя, от биологического или палеонтологического (литологического) склада его мышления. Достаточно хорошо известно, что яркими представителями и убежденными сторонниками этих подходов (направлений) в изучении сифоновых водорослей являются крупнейшие отечественные палеоальгологи – К.Б. Кордэ и В.П. Маслов. Не имеет смысла обсуждать достоинства или недостатки разных подходов, поскольку они одинаково правомерны и должны гармонически дополнять друг друга. Однако следует подчеркнуть, что при палеонтологическом описании фактически наблюдаемое в шлифах должно быть четко отделено от предполагаемого.

До сих пор не выработана единая схема описания ископаемых сифоновых

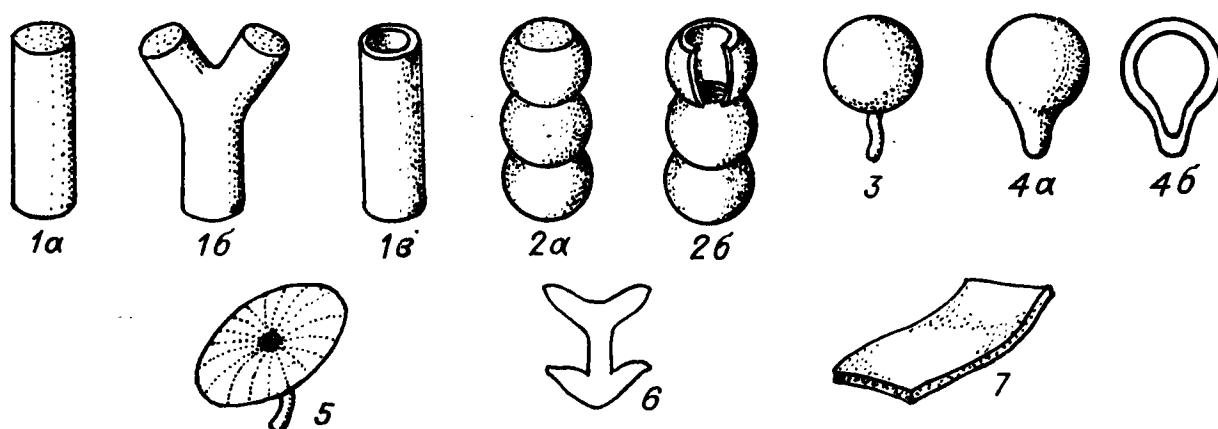


Рис. III.2. Основные формы таллитов.

1 – цилиндрическая (а – простая стержневидная, б – разветвленная стержневидная, в – трубчатая); 2 – монилиформная (а – массивная, б – пустотелая); 3 – сферическая; 4 – грушевидная (claveiformная) (а – массивная, б – пустотелая); 5 – зонтиковидная (умбеллятная); 6 – ланцикулоидная; 7 – пластинчатая (ламеллярная, филлоидная).

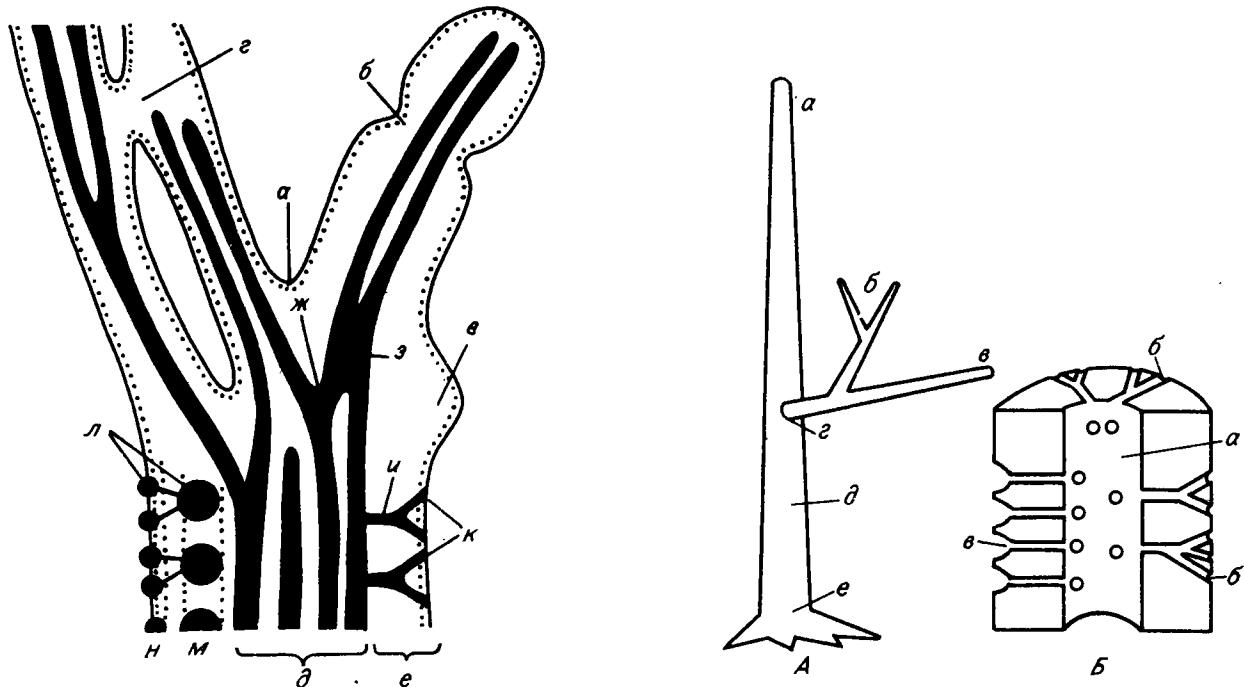


Рис. III.3. Строение водорослей порядка *Siphonales*.

а - ветвление слоевища; б - сегментация; в - пролификация; г - анастомоз слоевища; д - осевая (медуллярная) зона; е - периферическая зона; ж - ветвление сифонов; з - анастомоз сифонов; и, к - ветви первого и второго порядков; л - утрикул; м - коровый слой; н - вторичная кора (мантия).

Рис. III.4. Строение водорослей порядка *Dasycladales*.

А - строение слоевища: а - апикальная часть слоевища, б - ветви 1-3 порядков, в - дистальная часть ветви, г - проксимальная часть ветви, д - центральная ось, е - базальная часть слоевища; Б - строение таллита: а - центральная трубка, б - периферические ответвления, в - коровый слой утрикул.

водорослей. В.П. Маслов применял очень свободный стиль, называя обызвестенную часть слоевища "чехлом", "чехликом", "футляром", а в некоторых случаях вводил такие выражения, как "цилиндр", "палочка", "шарик", "колпачок", "трубка", "известковое тело" и т.д. Наиболее употребительным названием в его описаниях был "известковый чехол". Имеется в виду известковый чехол, облагающий слоевище. По сути дела, это выражение неточно, так как чехол включает только обызвестенную оболочку слоевища или эту оболочку и карбонатный материал, отлагавшийся на поверхности. Таким образом, чехол окружал не слоевище, а клеточное содержимое – протопласт. Ясно, что более "биологические" выражения типа "слоевище", "таллом", "обызвестенное слоевище", "известковое слоевище" ничем не лучше и в буквальном смысле могут употребляться относительно редко. Никаких возражений их использование не вызывает только тогда, когда речь идет о реконструкции растения.

Давно ощущается потребность в специальном обобщающем названии "обызвестенной части (остатка, реликта) слоевища". В качестве такового предлагаются новый термин таллит, образованный от двух корней греко-латинского происхождения: *thallus* – слоевище и *lith(ο)* – камень. Синонимом может служить название таллоид. Выражением таллит (= таллоид) мы и будем пользоваться в дальнейшем изложении.

Форма таллитов сифоновых водорослей отличается значительным разнооб-

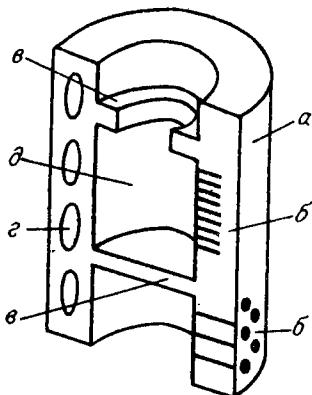


Рис. III .5. Строение ископаемых сифонокладовых водорослей.

а - стенка таллита; б - поры в стенах; в - поперечная перегородка; г - постенные камеры; д - сегмент.

разием (рис. III .2). Цилиндрические или субцилиндрические таллиты могут быть простыми и разветвленными, массивными и трубчатыми, членистыми и нечленистыми. Субцилиндрические таллиты бывают сплюснутыми, а также монилиформными, т.е. снабженными регулярными пережимами.

Субсферические (циклокриноидные) таллиты бывают шаровидными грушевидными (claveiformными), яйцевидными (овоидными, овальными), массивными и пустотельными. Относительно небольшую группу составляют зонтиковидные (умбелятные) и сложнозонтиковидные многоярусные таллиты, характерные для ацетабуляриевых водорослей и образующиеся в результате особого обильствования мутовок ответвлений. Столы же незначительно распространены пластинчатые, листовидные, или филлоидные, таллиты.

К особому типу относятся таллиты ланцикулоидного строения (род *Lancicula* Maslov). Они состоят из центрального стержня (рахиса) и серии расположенных друг над другом регулярных массивных расширений конической формы, которые мы называем артикулами. Таллиты ланцикулоидного типа могут быть простыми, а также субдихотомически разветвленными.

В слоевицах сифоновых водорослей, а когда возможно, то и в таллитах, различают базальную и апикальную (вершинную) части. Во внутренней структуре слоевиц и таллитов в большинстве случаев четко выделяются осевая и периферическая зоны. Строение этих зон имеет важнейшее значение для систематики таксонов всех рангов - от вида до порядка.

Осевая зона (синоним - центральная, сердцевинная, медуллярная; медула) водорослей порядка *Siphonales* состоит из пучка трубчатых сифонов. В таллитах сифоны представляют собой цилиндрические продольные каналы, заполненные осадком (рис. III .3); в пучке располагаются рыхло или тесно сомкнуты и имеют характер псевдопаренхимной структуры. Сифоны могут ветвиться и анатомозировать (срастаться), форма их может быть субцилиндрической, осложненной поперечными пережимами.

Дазикладовые водоросли отличаются одноосевым, моносифонным строением. По оси таллита дазикладовой водоросли всегда проходит одна широкая или узкая трубка (рис. III .4). У сифонокладовых центральная трубка снабжена поперечными перегородками типа днищ (рис. III .5). Поперечные перегородки бывают сплош-

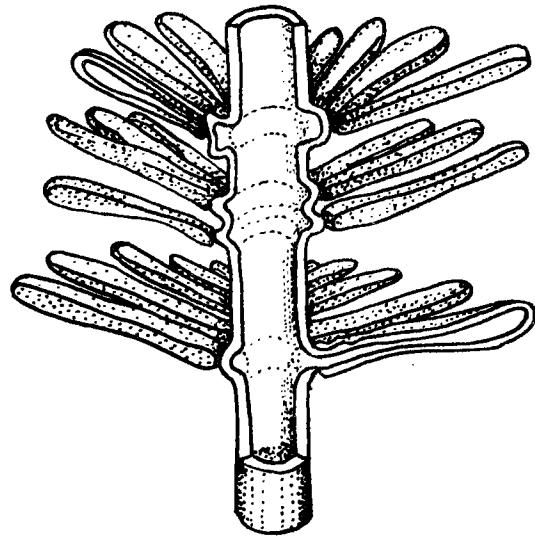


Рис. III .6. Реконструкция ацетабуляриевой водоросли *Masloviporella Kulik* (по M.F. Perret, D. Vachard /1977/).

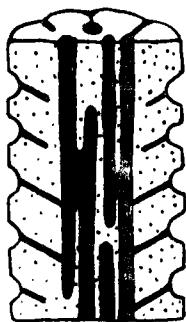


Рис. III.7. *Litanaia mira* Masl.

Принципиальная схема строения таллита.

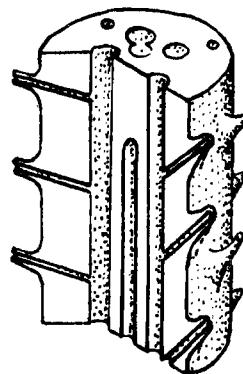


Рис. III.8. *Abacella* Maslov.

Реконструкция таллита.

ными, регулярными или нерегулярными, а также поясковыми, когда центральная часть перегородки не обызвествляется и на ее месте остается крупное отверстие.

Строение периферической зоны слоевища сифоновых водорослей отличается различной сложностью в зависимости от морфологии боковых ответвлений и характера их обызвествления. Дополнительный усложняющий элемент – образования типа утикул и спорангииев.

Форма боковых ответвлений бесконечно разнообразна. Она может быть цилиндрической, гантели- и каплевидной и т.д. Ветви бывают простыми или разветвленными. В этом случае различают ветви первого, второго, третьего порядка и т.д. (иногда до 5–7). У каждой ветви при изолированном рассмотрении выделяют начало – проксимальную – и окончание – дистальную части. В большинстве случаев минерализации подвергаются промежутки между ветвями. В результате на месте ветви остается простая или разветвленная пора в стенке таллита (рис. III.6, III.7). Пора обычно сквозная, поскольку в проксимальной части она сливается с осевой зоной слоевища, а в дистальной открыта наружу, так как ассимиляционные окончания не обызвествляются. Нередко каждая ветвь покрывается собственной известковой оболочкой по всей длине (см. рис. III.6) или только в дистальной части (рис. III.8). В этом случае ветви выступают на поверхность таллита в виде трубок и сосочковидных возвышений – папилл.

Распределение периферических ответвлений на поверхности слоевища бывает нескольких типов (рис. III.9). Самый обычный – это беспорядочное (аспондильное) распределение. Оно наблюдается у многих собственно сифоновых и дазикладовых водорослей. Для дазикладовых водорослей характерно также мутовчатое (эуспондильное), поясково-мутовчатое и сложномутовчатое (метаспондильное) распределение. К сходным морфологическим типам относятся варианты распределения пор в трубчатых таллитах сифонокладовых водорослей. Поясково-мутовчатое распределение свойственно, например, для родов *Beresella*, *Donezella*, а метаспондильное – для рода *Dvinella*. Но в данном случае поры не открываются наружу, и поэтому трудно сказать, являются ли они слепками ответвлений или своеобразными структурами клеточных стенок.

Полисифонные формы ланцикулоидного строения обладают псевдомутовчатым характером развития ответвлений. Ветви в этом случае образуют периодические сгущения по длине слоевища. В результате их обызвествления образуются массивные конические артикулы. Внутри артикул располагаются спорангииподобные камеры, поэтому их, по-видимому, можно считать спорангифорами.

Большое систематическое значение имеет форма дистальных окончаний боковых ответвлений. Если ответвление было простым, волосовидным, то след его окончания сохраняется в виде цилиндрического отверстия в таллите или в форме

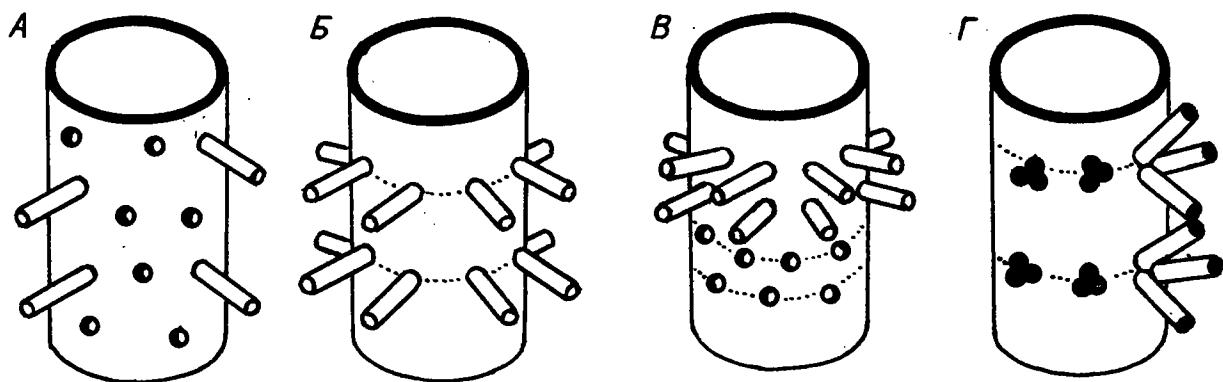


Рис. III.9. Типы ветвления сифоновых водорослей.

А - беспорядочное (аспондильное); Б - мутовчатое (еуспондильное); В - пояско-мутовчатое; Г - сложномутовчатое (метаспондильное).

известковой трубочки, возвышающейся над поверхностью (род *Abacella*). Довольно часто у сифоновых и дазикладовых ответвления заканчиваются шаровидными вздутиями - утрикулами. При тесном расположении образуется коровый (кортикальный) слой утрикул. В зависимости от степени обызвествления на их месте остаются сферические пустотки или полукруглые углубления на поверхности таллита (рис. III.10). В тангенциальных сечениях кортикальный слой имеет ячеистое строение. От утрикул могут отходить волосовидные ответвления второго порядка. Если на дистальных окончаниях этих ответвлений вновь образуются утрикулы, то возникает вторичная кора, или коровая мантия (рис. III.11).

У типичных циклокриноидных водорослей боковые ответвления заканчиваются многоугольными пористыми пластинками, ориентированными перпендикулярно к ветвям. Смыкаясь краями, эти пластинки сливаются в "скорлупу" сферической, грушевидной формы и т.д.

Кроме описанного выше типа периферических мелких утрикул (см. рис. III.10; III.11), менее часто встречаются водоросли с крупными мешковидными утрикулами, расположенными периферально, т.е. непосредственно у медуллярной зоны (рис. III.12). Такое строение характерно и для современного рода *Codium* (рис. III.13).

В таллитах многих сифоновых водорослей встречаются сферические, грушевидные и другой формы пустотки, которые обычно интерпретируются как спорангии. По-видимому, правильнее рассматривать их как обычные морфологические элементы строения, поскольку генетическая их оценка всегда субъективна.

По всему комплексу различных морфологических признаков можно воссоздать внешний облик растения. Наибольшую ценность имеют реконструкции таллитов. Операция реконструирования всегда неизбежна по той простой причине, что без этого морфологию таллита не описать. При достаточном количестве сечений в шлифах строение таллита восстанавливается однозначно и объективно.

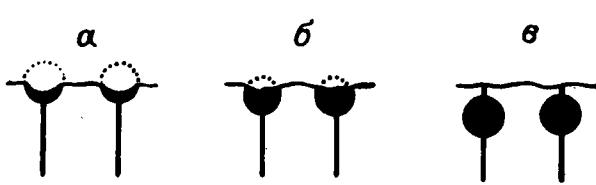


Рис. III.10. Разная степень обызвествления и сохранности боковых ответвлений у водорослей *Litanaia mira* Maslov.

а - обычная форма (точками показан внешний предполагаемый контур утрикула); б - форма обызвествления, встречающаяся относительно редко; в - встречается исключительно редко.

Рис. III.11. Строение водорослей рода *Circella duplicata* Schirschova (in press).

1 - строение таллита в продольном сечении (деталь); 2 - поперечное сечение; 3 - реконструкция одного членика таллита; нижний - средний девон, Урал.

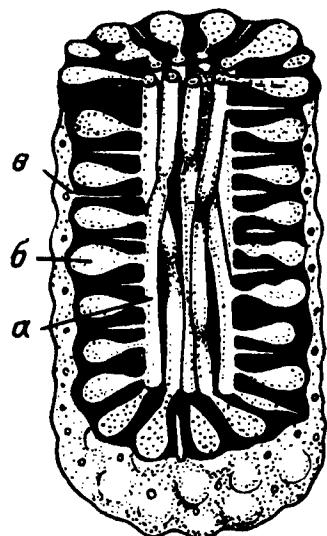
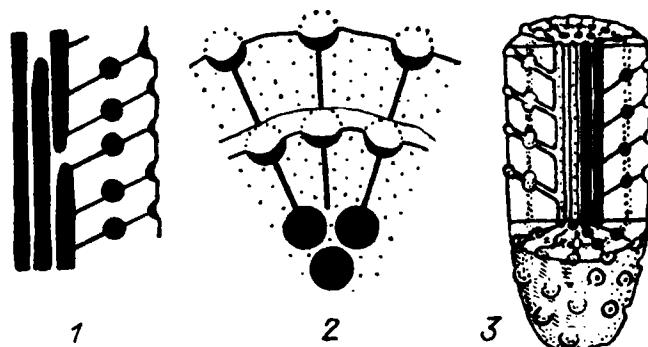


Рис. III.12. *Botrys compacta* Schirschova (in press). Нижний - средний девон, Урал.

Реконструкция таллита: а - сифоны; б - утрикулы; в - боковые ветвления.

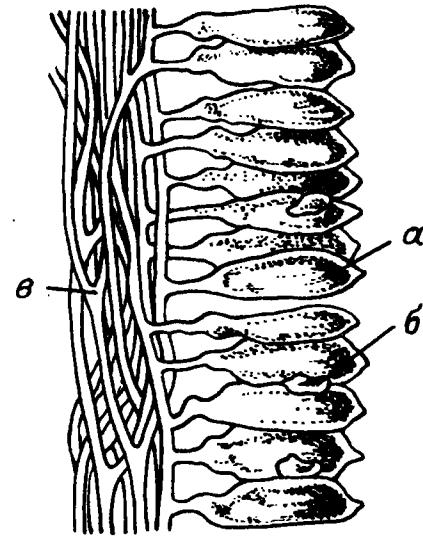


Рис. III.13. Деталь строения современных водорослей рода *Codium* Stackhouse.

а - утрикулы; б - гаметангии; в - сифоны, образующие псевдопаренхиму (по К.Л. Виноградовой /Жизнь растений, 1977/).

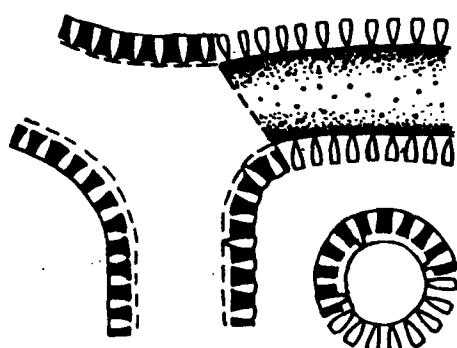


Рис. III.14. Строение водорослей *Vermiporella* в интерпретации Дж. Пиа /Pia, 1920/.

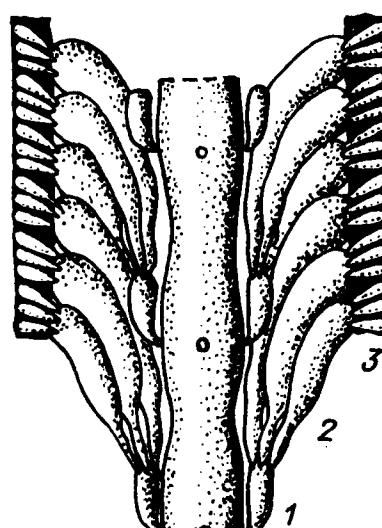


Рис. III.15. Строение слоевища *Vermiporella* /Kozlowski, Kazmierczak, 1968/; видны центральная ось и ветви 1-3 порядков, расположенные в виде мутовок; черным цветом показаны обызвествленные промежутки между ответвлениями третьего порядка.

Довольно часто пытаются воссоздать и само слоевище. Это, по-видимому, полезно, но использовать материал подобных реконструкций для целей систематики, как правило, нельзя, так как не исключены грубые ошибки. Поучителен в этом отношении пример с дазикладовыми водорослями рода *Vermiporella Stolley*. Таллиты вермипорел трубчатые, простые или ветвящиеся, иногда анатомозирующие с образованием трехмерных каркасов (*V. fragilis Stolley*). Стенки вермипорел пронизаны многочисленными беспорядочно рассеянными порами. Предполагалось, что слоевище было очень простым и состояло из широкой центральной оси и коротких периферических ответвлений (рис. III.14). Исследования Р. Козловского и Ю. Казьмерчака / Kozłowski, Kaźmierczak, 1968b/ показали ошибочность такой интерпретации. Оказалось, что слоевище вермипорел состоит из относительно узкой центральной оси, от которой в виде мутовок отходят ветви трех порядков. Обызвествлению подвергались промежутки между короткими ответвлениями последнего порядка, в результате чего и образовывались известковые трубочки с пористыми стенками (рис. III.15).

В связи с этими уникальными данными приходится очень осторожно интерпретировать трубчатые таллиты других родов сходного строения (*Rhabdoporella*, *Dasytoporella*, *Anthracoporella*). Как показали Р. Козловский и Ю. Казьмерчак, примитивное строение таллита еще не доказывает простоту строения слоевища.

Принципы систематики сифоновых водорослей

Говоря о систематике ископаемых сифоновых водорослей, следует иметь в виду, что мы не можем воспользоваться теми же принципами, которые применяются к ныне живущим формам. Современные сифоновые водоросли классифицируются на основе особенностей строения клеток и внутриклеточных органелл, способов размножения, циклов развития и т.д. Факту обызвествления слоевища не придается особого значения. Палеоальголог имеет в своем распоряжении не растения, как таковые, а всего лишь их известковые остатки – таллиты. Речь, таким образом, должна идти о классификации таллитов.

На основе главных морфологических признаков ископаемые сифоновые водоросли достаточно однозначно подразделяются на три большие группы, которые приблизительно соответствуют современным порядкам *Siphonales*, *Dasycladales* и *Siphonocladales*. В первую входят формы с полисифонным строением медуллярной зоны, во вторую – одноосевые моносифонные формы и в третью – моносифонные формы с поперечными перегородками, разделяющими осевую трубку на сегменты. Такая градация, несмотря на "естественный" облик, в действительности формальна. Даже на уровне порядков сопоставление ископаемых и современных водорослей довольно условно.

Среди ныне существующих водорослей к порядку *Siphonales* относят не только полисифонные формы, но и одноосевые, например род *Bryopsis* с перистым расположением боковых ответвлений. С другой стороны, все современные дазикладовые отличаются не только одноосевым строением, но и мутовчатым расположением ответвлений. Мы относим к дазикладовым все моносифонные формы независимо от строения периферической зоны.

Единый принцип классификации сифоновых строго не соблюдается. Например, одноосевые формы типа *Ovulites Lamarck*, *Palaeoporella Stolley*, *Orthriosiphon Johnson et Konishi*, *Orthriosiphonoides Petryk* относят к *Udoteaceae / Bassoullet et al., 1983/*. В то же время полисифонные водоросли типа *Gymnocodium Pia*, а также трубчатые формы *Donezella Maslov* такого же строения, как березеллиды и палеоберезеллиды, традиционно включаются в состав красных водорослей. По-видимому, в этом отра-

жаются попытки сохранить видимость естественности системы древних водорослей. Практически это не более, чем претензия, не имеющая под собой реальной почвы.

Мерилом настоящей естественности классификации ископаемых водорослей служит морфологическое сходство, похожесть и узнаваемость группируемых таксонов. Похожее должно быть рядом с похожим. Классификация, построенная на основе такого формального признака, и является наиболее рациональной.

Семейства внутри порядков выделяются в основном по внешним морфологическим признакам таллитов. При выделении родов и видов основное значение имеют детали внутреннего строения таллитов. В рассматриваемых ниже системах сифоновых водорослей перечисляются описанные в литературе родовые таксоны, независимо от мнения авторов об их самостоятельности. Это касается и явных синонимов. Известно, что степень детализации разных групп водорослей далеко не одинакова. В некоторых группах, например в палеоберезеллидах, роды понимаются слишком узко и часть из них определенно является не родами, а видами. В других, наоборот, систематическое значение морфологических признаков занижено. Это ведет к неоправданно широкому пониманию родов. В любом случае вопросы самостоятельности родовых и видовых единиц должны решаться на основе глубокого анализа всего материала.

ПОРЯДОК SIPHONALES WILLE, 1884 (BLACK. ET TANSL., 1902)

СИФОНОВЫЕ ВОДОРОСЛИ

Современные сифоновые водоросли насчитывают 16 родов и около 125 видов /Гниловская, 1972/. Это преимущественно обитатели теплых тропических и субтропических морей, но некоторые виды распространены и в высоких широтах. Степень минерализации слоевища у них различна – от весьма слабой до значительной (*Halimeda*).

Несмотря на то что общее число сифоновых (*sensu stricto*) невелико, в их систематике существуют серьезные проблемы, касающиеся как вопросов самостоятельности отдельных родов, так и критериев выделения надродовых таксонов /Виноградова, 1979/. Эти проблемы имеют объективные источники, довольно долгую историю и, по-видимому, еще далеки от однозначного решения.

Намечаются две группы родов сифоновых водорослей. Одна включает *Gryopsis*, *Halycistis*, *Derbesia*, *Pseudobryopsis*, *Codium* и др. Для нее характерен только один тип шластид – хлоропласты, содержание небольшого количества целлюлозы в оболочках и образование специальных гаметангийев. Другую группу образуют *Avrainvillea*, *Halimeda*, *Udotea*, *Penicillus*, *Caulerpa*, *Rhipospermalus*, *Chlorodesmis*. Все перечисленные каулерповые отличаются явлением гетеропластидии, т.е. наличием наряду с окрашенными хлоропластами также бесцветных лейкопластов; голокарпий, т.е. образованием гамет в любой части сифонов (в палеоальгологии соответствует эндоспоровому типу размножения); отсутствием целлюлозы в оболочках.

На этом основании рассматриваемые группы сифоновых водорослей были выделены Дж. Фельдманом /Feldmann, 1946, 1954/ в отдельные порядки – *Eusiphonales* и *Caulerpales*. Предлагалось, кроме того, обособить порядки *Codiaceae* и *Derbesiales*. В качестве дополнительного аргумента в пользу устранения порядка *Siphonales Wille* служило то, что он не обеспечен соответствующим типом названия /Silva, 1964, с. 837/. Это последнее требование противоречит статье 10 Международного кодекса ботанической номенклатуры /1974/, поэтому должно быть отклонено.

Что касается вышеупомянутых различий в пластидном аппарате, то, по мнению К.Л. Виноградовой /1979/, они несущественны. Она указывает, что хлоро- и лейкопласти при определенных условиях могут превращаться друг в друга. Признак наличия или отсутствия целлюлозы в оболочках не является определяющим. Так, *Halycistis* содержит целлюлозу и ксилан, тогда как *Derbesia* лишена целлюлозы и содержит в оболочке маннан. В то же время определено установлено, что *Halycistis* и *Derbesia*, - разные стадии жизненного цикла одной и той же водоросли. В оболочках *Bryopsis*, который по всем признакам относится к группе *Eusiphonales*, целлюлоза отсутствует. Наконец, голокарпия (эндоспоровость) наблюдается не только у типичных каулерповых, но и у некоторых видов *Bryopsis* и *Halycistis*. Интересно, что два эти рода фактически представляют собой модификации гаметофита одного растения, а их спорофитная стадия - род *Derbesia*.

Таким образом, схема подразделения собственно сифоновых на два или большее число порядков не обоснована. Поэтому предложено вернуться к первоначальному широкому пониманию порядка *Siphonales* Wille, в составе которого выделяются три современных семейства: *Caulerpaceae*, *Bryopsidaceae*, *Codiaceae*.

Процессы, происходящие в систематике водорослей, непосредственным образом затрагивают и палеоальгологию, поскольку классификации ископаемых форм всегда строились с ориентацией на современный материал.

Известковые водоросли полисифонного строения долгое время называли кодиевыми / Pia, 1927; Маслов, 1956б; Основы палеонтологии..., 1963; и др./, поскольку род *Halimeda* Lamour., с которым принято сравнивать ископаемые формы, относился к семейству *Codiaceae*. В настоящее время в это семейство включается только род *Codium*, а род *Halimeda* довольно единодушно присоединяется к семейству *Caulerpaceae*. Вместе с тем в палеоальгологии намечается тенденция к принятию системы Дж. Фельдмана, которая, как было показано выше, оспаривается альгологами. Теперь формы, ранее объединявшиеся под названием "кодиевые", оказываются в семействе *Udoteaceae* порядка *Caulerpales* Feld. и должны именоваться "удотеевыми" или "каулерповыми" / Bassoulet et al., 1978, 1979/.

Поскольку и такое решение не окончательно и в перспективе подвержено дальнейшим изменениям, то, возможно, в отношении ископаемых форм стоит вообще отказаться от названий "кодиевые", "каулерповые", "удотеевые" водоросли и т.д. Среди примерно 50 родов известковых сифоновых есть роды, сходные с представителями всех трех современных семейств, но имеются и такие, которые не могут быть причислены ни к одному из них.

В целях стабилизации системы древних водорослей порядка *Siphonales* и придания ей известной независимости рационально по аналогии с дазикладовыми разбить порядок на серию триб исключительно по морфологическим признакам таллитов.

Предлагаемая ниже система триб разработана впервые и должна восприниматься как предварительная. Трибы составлены из родов сходного внутреннего строения. По внешним морфологическим признакам они подразделяются на три существенно различающиеся группы. В одну входят формы ланцикулоидного облика, в другую - цилиндрические и субцилиндрические формы с различным характером периферических ответвлений, и, наконец, в третью - ограниченное число родов, для которых характерна филлоидная (пластинообразная) форма таллитов. Эти группы мы возводим в ранг семейств. Семейство *Gymnocodiaceae* рассматривается в несколько измененном объеме / Elliott, 1955/.

Семейство LANCICULACEAE SHUYSKY, FAM. NOV

Диагноз. Таллит ланцикулоидного строения. Состоит из центрального стержня, пронизанного продольными ветвящимися, иногда анастомозирующими сифонами, и серии расположенных друг над другом боковых расширений – артикул чашеобразной, воронковидной, конической и другой формы. Спорангии на концах фертильных периферических ответвлений располагаются внутри артикула.

Состав. Триба *Lanciculeae* Shuysky, 1985.

Сравнение. По форме таллитов представители семейства не имеют аналогий среди древних и современных водорослей порядка *Siphonales*. Центральный стержень по своему строению близок к таллитам *Litanaia*, *Abacella* и т.д. Поэтому вероятнее всего, что ланцикулиды отделились от древнего ствола сифоновых *Dimorphosiphon* – *Litanaia*.

Распространение. Нижний и средний девон.

Триба *Lanciculeae* Shuysky, 1985

Диагноз. Соответствует диагнозу семейства и расширенному описанию рода *Lancicula* /Шуйский, 1973а, с. 4-5; 1973в, с. 61-62/.

Состав. Подтрибы: *Lanciculinae* Shuysky, subtriba nov.; *Vocarellinae* Shuysky, subtriba nov. (описание подтриб и отдельных родов см. в разделе "Материалы к систематике...").

Распространение. Нижний и средний девон.

Семейство DIMORPHOSIPHONACEAE SHUYSKY, FAM. NOV.

Диагноз. Таллит цилиндрический, субцилиндрический, иногда монилиформный. Состоит из медуллярной (осевой) и периферической зон. Медуллярная зона образована пучком сифонов, иногда ветвящихся и анастомозирующих. Периферические ответвления разнообразной формы, простые или разветвленные, иногда заканчивающиеся утрикулами, смыкаясь, образуют коровий слой; распределение ответвлений беспорядочное или в виде поясковых сгущений. Размножение преимущественно эндоспоровое. Отложение известия происходило в промежутках между сифонами и периферическими ответвлениями, дистальные участки ответвлений иногда снабжены самостоятельными оболочками, ассимиляционные окончания ответвлений не обзвествлены.

Состав. Новые трибы: *Dimorphosiphoneae*, *Litanaiae*, *Abacelae*, *Bacilloporelleae*, *Ampulliporeae*, *Botryelleae*, *Boueineae*, *Lowwilliae*, *Clibeciae*.

Распространение. Средний ордовик – ныне.

Триба *Dimorphosiphoneae* Shuysky, triba nov.

Диагноз. Периферические ответвления цилиндрические, воронкообразные или гантелевидные, простые или ветвящиеся. Сифоны медуллярной зоны прямые или изгибающиеся.

Состав. *Dimorphosiphon* Hoeg, 1927; *Praelitanaia* Shuysky, gen. nov.; *Litanaella* Shuysky et Schirschova, gen. nov.; *Bijagodella* Chuvaschov, 1973 (тип – *Litanaia bijagodensis*); *Arabodium* Elliott, 1957.

Замечания. Наиболее типичные представители трибы – хорошо известный ордовикский род *Dimorphosiphon*, детально описанный М.Б. Гниловской /1972/, а также *Litanaia anirica* Masl. (= *Praelitanaia*, nom. nov., см. описание в разделе "Материалы к систематике...") из нижнего девона Са-

лаира /Маслов, 1956б/. Род *Dimorphosiphon* в современном широком понимании, по-видимому, сборный. К нему следовало бы относить только виды с цилиндрическими периферическими ответвлениями типа *D. rectangulare* Hoeg. Формы с коническими ответвлениями типа *D. cf. diadromum* Gnii., вероятно, принадлежат другому роду.

Описываемая триба – своего рода филогенетический ствол, от которого отвевлялись другие трибы сифоновых. К наиболее поздним представителям трибы относится род *Arabicodium* (верхняя юра – эоцен), а возможно, и современный род *Halimeda*. Последний отличается кустистым слоевищем, состоящим из уплощенных членников.

Распространение. Средний ордовик – эоцен – ныне (?).

Триба *Litanaiae* Shuysky, triba nov.

Диагноз. Периферические ответвления заканчиваются мелкими круглыми или овальными вздутиями – утрикулами, которые при тесном расположении образуют коровий слой слоевища, иногда развивается коровая мантия.

Состав. *Litanaia* Maslov, 1956; *Circella* Schirschova, 1984 (in press); *Maslovina* Obrhel, 1968.

Замечания. Типовым родом является *Litanaia* Masl. из ложкова Салпира (*L. mira* Masl.). Степень обызвествления утрикул бывает различной (табл. X, фиг. 7, 8; см. рис. III.10). У рода *Circella* развита вторичная кора, или мантия, из свободных шаровидных утрикул (см. рис. III.11). Род *Maslovina* характеризуется коровым слоем из тесно расположенных вытянуто-овальных утрикул.

Распространение. Верхний силур – средний девон.

Триба *Abacelleae* Shuysky, triba nov.

Диагноз. Таллит литаноидного строения, но периферические ответвления в дистальной части снабжены индивидуальной известковой оболочкой и выступают над его поверхностью в виде трубок или папилл.

Состав. Один род – *Abacella* Maslov, 1956.

Распространение. Нижний и средний девон.

Триба *Bacilloporellae* Shuysky, triba nov.

Диагноз. Медуллярная зона образована 2–3 сифонами разного диаметра, периферические ответвления изгибающиеся.

Состав. Один род *Bacilloporella* Maslov, 1973 (рис. III. 16).

Распространение. Нижний девон.

Триба *Ampulliporeae* Shuysky, triba nov.

Диагноз. Периферические ответвления с крупными дистальными вздутиями колбообразной формы, которые снабжены индивидуальными оболочками.

Состав. Один род – *Ampullipora* Shuysky, gen. nov. (см. описание и изображения в разделе "Материалы к систематике...").

Распространение. Нижний девон.

Триба *Botryelleae* Shuysky, triba nov.

Диагноз. Медуллярная зона таллита состоит из тесно переплетенных, иногда слабоблокированных сифонов и имеет псевдопаренхимный характер. Пучок сифонов окружен корой из округлых, колбообразных или мешковидных утрикул. Периферические ответвления отходят от медуллярной зоны между утрикулами

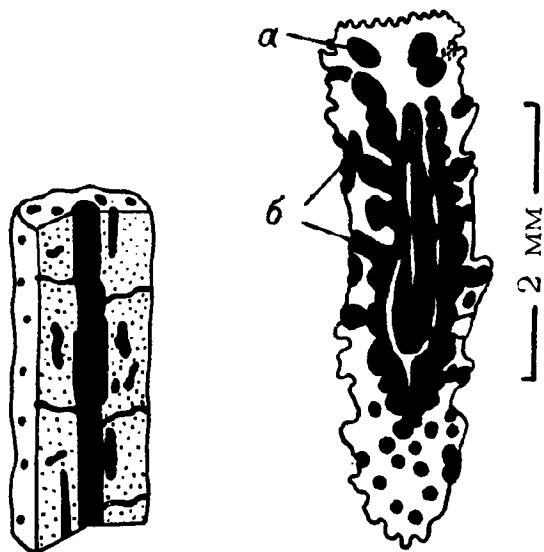


Рис. III.16.

Рис. III.17.

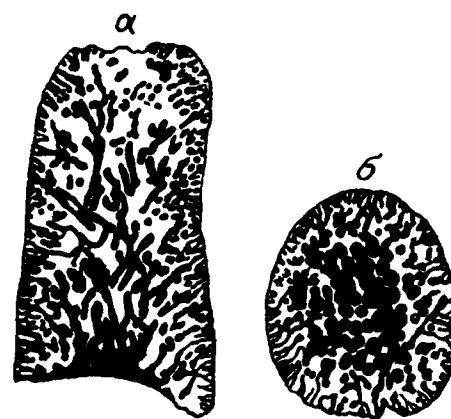


Рис. III.18.

Рис. III.16. *Bacilloporella uralica* Masl. (nom. seminud.). Схема строения таллита; нижний девон, Урал.

Рис. III.17. *Uva suspecta* Maslov. Продольное сечение таллита, видны небольшие периферально расположенные утрикулы (а) и отходящие от них ответвления (б), снабженные перетяжками; нижний девон, Салаир /Маслов, 1973/.

Рис. III.18. *Boueina hochstetteri* Toula. Продольное (а) и поперечное (б) сечения таллита; нижний мел, Югославия / Pia , 1927/.

или от вершин утрикулов, в дистальной части иногда снабжены индивидуальными известковыми оболочками и выступают на поверхности таллита в виде трубок.

Состав. *Uva* Maslov, 1956; *Botrys* Schirschova, 1984 (in press); *Botryella* Shuysky et Schirschova, gen. nov.

Распространение. Нижний девон.

Замечания. Изображения *Uva* и *Botrys* даны на рис. III.17, III .12. Описание и изображения рода *Botryella* см. в разделе "Материалы к систематике...".

Триба Boueineae Shuysky, triba nov.

Рис. III.18

Диагноз. Таллит массивный, субцилиндрический, с гладкой или неровной поверхностью. Медуллярная зона состоит из большого числа ветвящихся сифонов. Периферические ответвления простые или дихотомически разветвленные, по диаметру мало отличаются от центральных сифонов. Медуллярная и периферическая зоны слабо отделены друг от друга.

Состав. *Boueina* Toula, 1883; *Funiculus* Shuysky et Schirschova, gen. nov. (см. раздел "Материалы к систематике...").

Распространение. Нижний девон мел.

Триба Lowwilliae Shuysky, triba nov.

Диагноз. Таллит цилиндрический или монилиформный. Медуллярная зона из многочисленных тесно сомкнутых тонких сифонов. Периферические ответвле-

ния цилиндрические и булавообразные, простые и ветвящиеся, тесно сомкнутые, большего диаметра, чем центральные сифоны; распределяются вдоль слоевища равномерно или в виде периодических стущений.

Состав. *Dimorphosiphonoides* Guilbault et Mamet, 1976; *Lowvillia* Guilbault et Mamet, 1976.

Распространение. Средний ордовик.

Полная характеристика обоих родов дана раньше /Guilbault, Mamet, 1976; Bassoulet et al., 1983/.

Триба *Clibeciae Shuysky, triba nov.*

Диагноз. Таллит овальный или продолговатый, субцилиндрический. Центральная зона широкая, губчатой структуры, состоит из неправильно ветвящихся сифонов меняющегося диаметра. Периферическая зона образована короткими, тесно сомкнутыми ответвлениями, обычно плохо выражена.

Состав. *Clibeca* Poncet, 1975; *Hikorocodium* Endo, 1952; *Aphroditicodium* Elliott, 1970; *Tauridium* (?) Güvenc, 1966; *Thiaporella* (?) Endo, 1965.

Распространение. Нижний девон – верхняя юра.

Семейство GYMNOCODIACEAE ELLIOTT, 1955

Диагноз. Слоевище кустистое (?), членистое; членики овальной или цилиндрической формы, состоят из рыхлого пучка центральных сифонов и периферической зоны, образованной ветвящимися нитями. Боковые ответвления заканчиваются небольшими утрикулоподобными раздувами, строение которых различается у разных родов. Медуллярная зона обызвествлена слабо или вообще не обызвествлена и сохраняется в виде полости. Зона периферических ответвлений обызвествлена полностью и имеет характер коры. Предполагаемые спорангии находились внутри слоевища.

Состав. *Gymnocodium* Pia, 1920; *Permocalculus* Elliott, 1955; *Succodium* Konishi, 1954; *Dzhulfanella* Korde, 1965; *Nanjinophycus* X. Mu et Riding, 1983.

Распространение. Пермь – мел.

Замечания. Род *Gymnocodium*, происходящий из пермских отложений Югославии, первоначально был отнесен к сифоновым водорослям / Pia, 1920/. Позднее Ю. Пия перевел его в красные водоросли /1937/, и с тех пор по традиции он рассматривается в составе Rhodophyta. Ж. Эллиотт разделил его на два рода – собственно *Gymnocodium* и *Permocalculus* / Elliott, 1955/. Последний отличается тем, что медуллярная зона его совершенно не обызвествлена. Поэтому таллит *Permocalculus*, вообще говоря, ничем не отличается от дазикладовых водорослей трибы *Dasyporellaeae*.

Род *Succodium* Konishi / Konishi, 1961/ был включен в семейство гимнокодиевых К.Б. Кордэ /1965/ на том основании, что в нитях осевой зоны, по утверждению автора, наблюдается клеточное строение.

На базе вида *Succodium endoi* недавно был выделен новый род – *Nanjinophycus* из нижней перми Китая /Mu, Riding, 1983/. Авторы этого рода сравнивают его с современной красной водорослью *Galaxaura Lamouroux* из порядка *Nemalionales*, но не приводят убедительных доказательств клеточного строения слоевища.

Из состава *Permocalculus* К.Б. Кордэ /1965/ выделила род *Dzhulfanella* и предложила рассматривать его в составе нового семейства *Dzhul-*

fanellaceae. Самостоятельность этого семейства некоторыми исследователями оспаривается / Vachard, 1980/.

В сводке Дж. Бассуле / Bassoullet et al., 1983/ род *Succodium* включен в состав "удотеевых" водорослей, ранее /Основы палеонтологии, 1963/ роды *Gymnocodium* и *Permocalculus* помещались одновременно и в "кодиевые", и в красные водоросли.

Как видим, систематическое положение группы гимнокодиевых водорослей довольно неопределенно, но интересно, что эта неопределенность обусловлена не обилием и многозначностью морфологических признаков, а, наоборот, недостаточностью их. Главным и единственным доказательством принадлежности гимнокодиевых к красным водорослям было бы клеточное строение нитей слоевища. Однако такое строение не наблюдается на фотографиях ни в одной из работ и не показывается на рисунках. Его, по-видимому, и нельзя наблюдать с достоверностью, поскольку слабое обозначение осевой зоны слоевища (или отсутствие такового) – признак всего семейства. Присутствие единичных перегородок и перетяжек в проксимальной части боковых ответвлений возможно и у зеленых водорослей.

По строению таллитов гимнокодиевые не отличаются от других сифоновых и должны рассматриваться в их составе. Слабая минерализация медуллярной зоны – особенность не только гимнокодиевых. Такая картина наблюдается у многих родов. Это служит причиной затруднений в определении их принадлежности к тому или иному порядку *Siphonophyceae*.

Так, до сих пор окончательно не выяснено систематическое положение родов *Nipponophycus* Yabe et Tayama, 1928; *Siamporidium* Endo, 1969; *Leckamptonella* Elliott, 1982; *Tauridium* Güvenc, 1966 (этот род условно включен нами в трибу *Clibeciae*). По некоторым особенностям строения они тяготеют к гимнокодиевым. По той же причине нельзя считать окончательно установленным положение таких родов, как *Litopora* Johnson и *Thibia* Shuysky, хотя в данной работе, а также в сводке Дж. Бассуле / Bassoullet et al., 1983/ они помещены в дазикладовые водоросли. Имеются не менее серьезные основания относить к дазикладовым род *Permocalculus* Elliott – типичного представителя семейства гимнокодиевых.

Семейство ANCHICODIACEAE SHUYSKY, FAM. NOV.

Диагноз. Слоевище филлоидное в виде тонкой изгибающейся пластины. Медуллярная зона образована тонкими изгибающимися и перепутанными нитями, обозначена слабо. Верхняя и нижняя поверхности слоевища корового характера одно- или двухслойные, состоят из периферических ответвлений медулляр-

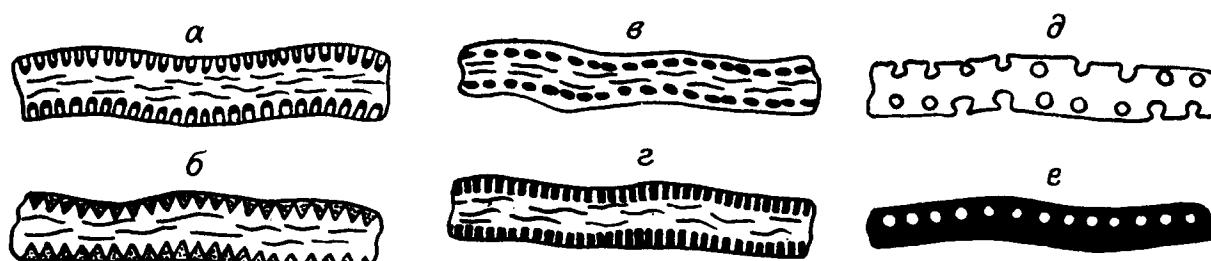


Рис. III.19. Схематическое изображение поперечных разрезов пластин некоторых представителей семейства Anchicodiaceae.

а – *Eugonophyllum*; б – *Anchicodium*; в – *Neoanchicodium*; г – *Ivanovia*; д – *Paradella*; е – *Calcifolium* (по Б.И. Чувашову /1974/, с дополнениями).

ной зоны, ориентированных перпендикулярно, иногда заканчивающихся утрикулами.

Состав. Трибы *Ivanoviae Shuysky*, *triba nov.*; *Paradellae Maslov*, 1956; *Calcifoliae (?) Shuvsky*, *triba nov.*

Распространение. Девон – пермь.

Триба *Ivanoviae Shuysky*, *triba nov.*

Диагноз. В основном соответствует диагнозу семейства.

Состав. *Ivanovia Chvorova*, 1946; *Anchicodium Johnson*, 1946; *Neoanchicodium Endo*, 1954; *Eugonophyllum Konishi et Wray*, 1961.

Замечания. Роды данной трибы, образующие компактную группу среди всех сифоновых водорослей, различаются между собой по строению периферической зоны слоевища (рис. III.19). Медуллярная зона обычно замещена вторичным кристаллическим кальцитом.

Распространение. Средний карбон – пермь.

Триба *Paradellae Maslov*, 1956

Диагноз. Известковые пластины со сферическими пустотами (спорангиями?), расположенные у нижней и верхней поверхности и открывающимися наружу. Строение медуллярной зоны пластин не изучено.

Состав. Один род *Paradella Maslov*, 1956.

Замечания. В.П. Маслов /1956б/ считал, что пластины *Paradella* представляют собой своеобразные спорангиифоры, располагавшиеся на центральном трубкообразном стержне. Поэтому род условно относился к дазикладовым водорослям /Маслов, 1956б; Основы палеонтологии, 1963/. Другие авторы включали его в состав собственно сифоновых водорослей /Шуйский, 1973в; Bassoulet et al., 1979/.

Распространение. Нижний девон – средний карбон.

Триба *Calcifoliae Shuysky*, *triba nov.*

Диагноз. Изгибающиеся, иногда расщепленные известковые пластины, сложенные микрозернистым (темным в проходящем свете) карбонатом. Внутри пластин, обычно ближе к одной из поверхностей, проходят разветвленные каналы, заполненные светлым кальцитом.

Состав. Один род *Calcifolium Schvetzov et Birina*, 1935.

Замечания. В.П. Маслов /1956б/, детально изучивший данный род, предполагал, что пластины *Calcifolium* отходили от трубчатого основания, стени которого также пронизаны сифонами. Различные виды реконструкций *Calcifolium* приведены в нескольких работах /Маслов, 1956б, рис. 9; Perret, Vachard, 1977, fig. 24–26; Основы палеонтологии, 1963, с. 203, рис. 5, 6/.

По мнению М.Б. Гниловской /1972, с. 16/, *Calcifolium* представляет собой наиболее примитивную форму в ряду филлоидных водорослей типа *Ivanovia Chvorova*. Кроме того, род *Calcifolium* вместе с *Praedonezella Kulik* относят к отряду *Calcifoliida* фаретронных губок /H. Termier et al., 1977/. Критические замечания к системе Х. и Ж. Термье и Д. Вашара были сделаны ранее /Шуйский, 1985/.

Распространение. Нижний карбон.

ПОРЯДОК DASYCLADALES PASCHER, 1931*

ДАЗИКЛАДОВЫЕ ВОДОРОСЛИ

Известны всего девять современных родов дазикладовых водорослей: *Bathophora* Agardh, *Bornetella* Munier-Chalmas., *Chlorocladus* Sonder, *Dasycladus* Agardh, *Halycorine* Harvey (syn. - *Chalmasia* Solms-Laubach), *Acetabularia* Lamouroux, *Acicularia* d'Archiac, *Cymopollia* Lamour., *Neomeris* Lamour. (syn. - *Meminella* Morellet). Последние четыре рода встречены и в ископаемом состоянии. Древних родов дазикладовых описано около 150, и, несомненно, их число в дальнейшем будет расти. Естественно, что сохранившиеся донные реликтовые роды и виды не могут вместить морфологического разнообразия дазикладовых, существовавшего в прошлом.

Современные дазикладовые образуют довольно компактную группу моносифонных форм, общими признаками которых являются мутовчатое распределение периферических ответвлений (отсюда другое название дазикладовых - *siphoneae verticillatae*) и радиально-лучевая симметрия слоевища. У многих ископаемых представителей дазикладовых ответвления распределяются беспорядочно и поэтому радиальная симметрия, строго говоря, отсутствует, в то же время наблюдается несколько модификаций мутовчатого строения.

Различные типы периферического ветвления у ископаемых дазикладовых сочетаются с разными вариантами внешней формы слоевища и его осевой зоны. Все это создает очень пеструю и сложную картину морфологических типов, в которой нелегко разобраться.

Систематикой дазикладовых водорослей занимались многие исследователи; впервые наиболее полную классификацию разработал Ю. Пиа / Pia, 1920, 1927/. Все известные в то время дазикладацей он распределил на 15 триб. За основу выделения триб взял форму слоевища и характер боковых ответвлений. Выделенные им трибы существуют до настоящего времени. В 1950 г. К.Б. Кордэ выделила трибу *Seletonelleae*, в которую вошли два кембрийских рода - *Mejerella* и *Seletonella*. В 1955 г. В.П. Маслов определил две трибы среди третичных водорослей - *Terquemelleae* и *Ferganelleae* /Маслов, 1955/. Позднее он выделил в составе семейства *Dasycladaceae* три подсемейства. Дазикладовые, у которых спорангии находятся в обызвествленной оболочке, выделены в подсемейство *Soriaceae* с двумя трибами - *Acetabulariae* и *Paradelleae* (подсемейство ошибочно в связи с отсутствием типа названия). К подсемейству *Cyclocrinae* были отнесены трибы *Mastoporinae* и *Cyclocrineae*, а к подсемейству *Macroporellinae* - триба *Conoporelleae* с одним родом *Amicus* (данная триба недействительна по той же причине). В последующем исследовании трибы *Mastoporinae* и *Cyclocrineae* рассматривались в ранге подтрибы в составе семейства *Seletonellaceae*/Кордэ, 1973; Bassoulet et al., 1979/.

В 1958 г. Е. Камптинер /Kamptner, 1958/ систематизировал выделенные на то время новые роды, сохранив при этом подразделения Ю. Пиа. В составе семейства *Dasycladaceae* им установлено 15 триб и 10 подтриб, объединяющих 70 родов. Кроме того, он охарактеризовал три группы родов неясного положения: 1) *Aciculella* Pia, *Atractyliopsis* Pia, *Holosporella* Pia; 2) *Coelosporella* Wood, *Furcoporella* Pia, *Tersella* Mo-

* Семейство *Seletonellaceae* описано В.Д. Салтовской, *Cyclocrinaceae* и *Dasycladaceae* - О.И. Берченко и В.Д. Салтовской, *Wetheredellaceae* - О.И. Берченко, *Acetabulariaceae* - В.П. Шуйским.

rellet; 3) *Cambroporella* Körde, *Chaetocladus* Whitfield, *Piae Florin* (группа проблематик).

Значительные исследования по систематике дазикладовых водорослей были выполнены К.Б. Кордэ /1950, 1957а, 1961, 1973/. В работе 1973 г. она описала новое семейство *Seletonellaceae*, в которое включила все формы немутовчатого строения (25 родов, объединенных в 8 триб и 2 подтрибы).

Последние сводные работы по систематике дазикладовых водорослей выполнены коллективом французских палеоальгологов / Bassoullet et al., 1978, 1979/. Они выделили в составе порядка три семейства: *Seletonellaceae* (в измененном объеме), *Dasycladaceae*, *Acetabulariaceae*. Эти семейства подразделены на 21 трибу и 19 подтриб. Предложенная система существенно отличается от всех предыдущих классификаций.

Пять триб, которые выделял Ю. Пиа и которые были приняты у нас /Основы палеонтологии, 1963/, упразднены или переведены в ранг подтриб Дж. Бассуле и др. / Bassoullet et al., 1979/. Так, триба *Teutloporellae* с одним родом *Teutloporella* упразднена, а сам род рассматривается в составе трибы *Dasyoporellae* семейства *Seletonellaceae*. Триба *Dactyloporeae* также ликвидирована, а роды вошли в состав трибы *Bornetelleae* Morellet. Трибы *Petrasculeae*, *Linoporellae* и *Dasyycladeae* переведены в ранг подтриб в составе трибы *Triploporellae*. То, что предлагаемая классификация не может быть окончательной, видно из последующих работ. Так, Д. Вашар / Vachard, 1980; Vachard, Montenat, 1981/ род *Imperiella* Elliott рассматривает в составе трибы *Thyrsoporella*, а не трибы *Triploporellae*; род *Likanella* Milanović – в составе трибы *Salpingoporellae*, куда также включен новый род *Uragiellopsis* Vachard, 1980. Кроме того, Дж. Бассуле и др. / Bassoullet et al., 1979/ выделили морфотрибу *Aciculelleae*, которую отнесли к семейству *Seletonellaceae*. Однако Д. Вашар эту морфотрибу рассматривает в составе семейства *Dasycladaceae* / Vachard, 1980/. Три рода, входящие в морфотрибу *Aciculelleae*, характеризуются цилиндрической центральной полостью *Atractyliopsis* (Pia) Accordi; *Aciculella* Pia; *Holosporella* Pia; один род характеризуется сферической центральной полостью – *Coelosparella*, и один – *Embergella* Güvenc – имеет центральную полость со сложным окольцеванием (поперечно-расширенную и сплюснутую). В целом морфотриба характеризуется переменным обызвествлением осевой полости с сохранением мест размещения цист.

Из состава дазикладацей французские исследователи исключили 43 рода, в том числе все березеллиды и палеоберезеллиды, а также целый ряд несомненных дазикладовых.

В предлагаемой нами системе порядка выделяются 5 семейств: *Seletonellaceae*, *Cyclocrineaceae*, *Dasycladaceae*, *Wetheredellaceae*, *Acetabulariaceae* и ряд триб (в том числе новых). Первое семейство рассматривается в сокращенном объеме. В него включены водоросли, у которых ветви распределяются аспондильно и снабжены индивидуальными известковыми оболочками. Семейство *Dasycladaceae*, наоборот, расширено за счет перенесения в него части триб из семейства *Seletonellaceae*. Это семейство остается наиболее крупным и разнообразным, хотя исключение из него циклокринид, по-видимому, упрощает картину. Остается неясным положение триб *Aciculelleae*, *Dasyoporellae*, *Gyroporellae*, *Primocorallinae*. Группа родов первой трибы (морфотрибы, по / Bassoullet et al., 1979/) стоит особняком среди других дазикладовых. Постепенное расположение спорангии (?) сближает их с родом *Calcicaulis*, gen. nov. (см. раздел "Материалы к систематике..."). Дазипореллеи характеризуются аспондильным расположением

пор в стенках трубчатых таллитов. Однако о том, как располагались ветви на центральной оси слоевища, ничего не известно. Пример с родом *Vermiporella* показывает, что они могут размещаться и в виде правильных мутовок. Везеределлиды оставлены в рамках отдельного семейства в связи со своеобразием внешней морфологии и стелющейся формой роста.

Авторы отчетливо сознают несовершенство и уязвимость предлагаемой классификации, но рассматривают ее как определенный этап в систематизации огромного накопившегося материала.

Семейство SELETONELLACEAE KORDE, 1972, EMEND.

Диагноз. (по К.Б. Кордэ /1950/): "Слоевище неклетчатого строения разной внешней формы, у некоторых видов неравномерно разветвляющееся и изгибающееся. Боковые ответвления не отделялись перегородкой от осевой части слоевища, в большинстве случаев были только первого порядка, иногда имели разную форму на одном и том же экземпляре, располагались без определенного порядка, мутовок не образовывали. Известковая оболочка самостоятельная у каждого бокового ответвления".

Состав. Три трибы: *Seletonelleae Korde, 1950; Amgaelleae Korde, 1957; Cambroporelleae Korde, 1950.*

Распространение. Кембрий.

Триба *Seletonelleae Korde, 1950*

Диагноз. Таллом неравномерно разветвленный, прямой или изогнутый, иногда образует выросты. Ответвления свободные, одинаковой или разной формы на одном и том же слоевище, каждое с самостоятельной оболочкой, располагаются без определенного порядка.

Состав. *Seletonella Korde, 1950; Mejerella Korde, 1950* (рис. III.20).

Распространение. Верхний кембрий.

Для рода *Seletonella* характерен трубчатый таллит неопределенной формы, замкнутый на верхнем конце, с выростами. Ответвления разной формы на одном экземпляре (булавовидной или любой другой). Род *Mejerella* отличается от *Seletonella* более отчетливой разветвленной формой таллита, устойчивостью формы боковых ответвлений и их трубкообразной формой /Кордэ, 1961, с. 68–71; Основы палеонтологии, 1963/.

Триба *Cambroporelleae Korde, 1950*

Диагноз. Таллит веретенообразный или цилиндрический, не ветвящийся, поверхность его покрыта выпуклостями неопределенных очертаний, боковые ответвления простые, неразветвленные, булавовидные, сгруппированы парами, располагаются аспондильно, более или менее равномерно.

Состав. *Cambroporella Korde, 1950* (рис. III.21).

Распространение. Нижний кембрий.

Триба *Amgaelleae Korde, 1957*

Диагноз. Таллит цилиндрический, неразветвленный или разветвленный, прямой или изгибающийся, боковые ответвления первого порядка цилиндрической формы, каждое в самостоятельной оболочке, расположены беспорядочно.

Состав. *Amgaella Korde, 1957; Yakutina Korde, 1972 (=Siberiella Korde, 1957); Thibia Shuysky, 1973; Maksimovia Korde, 1980; Iskanderkulia Saltovsk., 1984.*

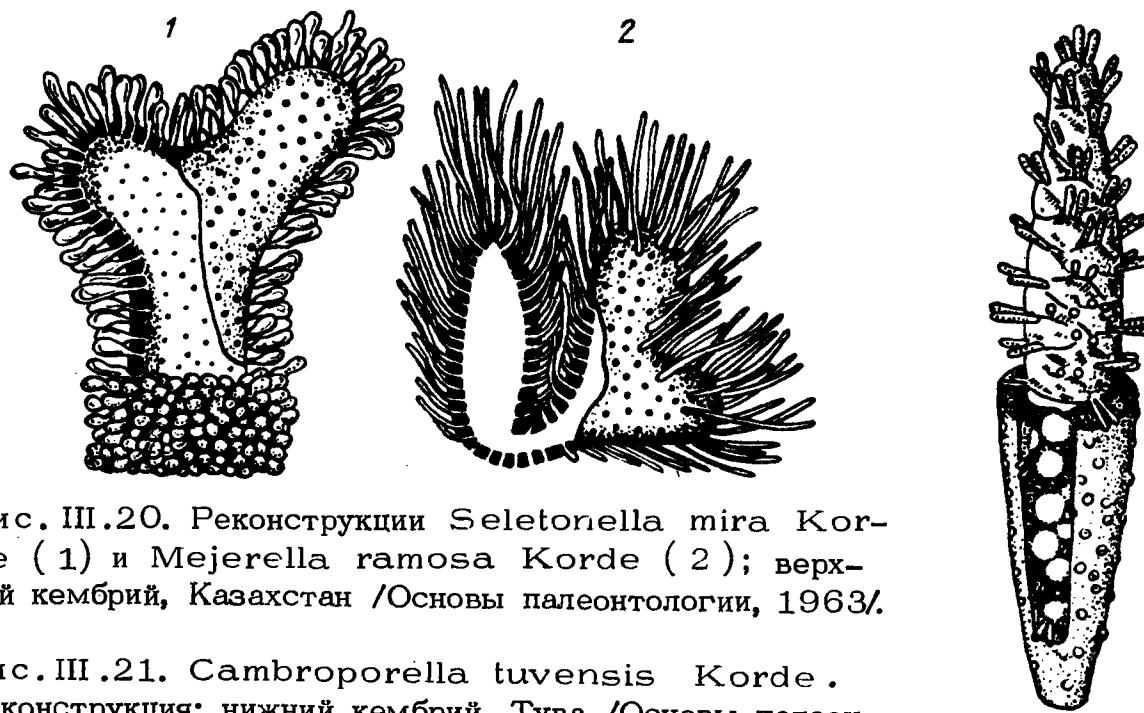


Рис. III.20. Реконструкции *Seletonella mira* Korde (1) и *Mejerella ramosa* Korde (2); верхний кембрий, Казахстан /Основы палеонтологии, 1963/.

Рис. III.21. *Cambroporella tuvensis* Korde. Реконструкция; нижний кембрий, Тува /Основы палеонтологии, 1963/.

Распространение. Средний кембрий – верхний девон.

Типичным представителем трибы является род *Amgaella*. Для него характерны цилиндрическая форма таллита и цилиндрические боковые ответвления, расположенные близко к шахматному порядку /Кордэ, 1961, с. 60–63; табл. III, фиг. 4; табл. V, фиг. 2; рис. 20; Шуйский, 1973в, с. 85–86; табл. XXIV, фиг. 3–6/.

**Семейство CYCLOCRINACEAE MASLOV, 1956,
TRANSLAT. NOV.**

Диагноз. Таллит шаро-, яйце- и булавовидный удлиненный или четко-видный. Боковые ответвления первого или второго порядка расширяются по направлению к внешней поверхности, смыкаясь утолщенными окончаниями на внешней поверхности в единый корковый слой. Степень обызвествления у различных родов неодинакова.

Состав. Три трибы: *Bornetelleae* Morellet, 1913, emend. Bassoullet et al., 1979; *Coniporellae* Bassoullet et al., 1979; *Cyclocrineae* Pia, 1927.

Распространение. Ордовик – ныне.

**Триба Bornetelleae Morellet, 1913,
emend. Bassoullet et al., 1979**

Диагноз. Таллит сферический или в виде булавы. Боковые ответвления прямые, одного–двух порядков, образуют кору в результате смыкания раздутых дистальных окончаний. Спорангии многоцистовые, расположены на боковых ответвлениях первого порядка.

Состав. *Bornetella* Munier-Chalmas, 1877; *Dactylopora* Lamarck, 1816; *Digitella* Morellet, 1913; *Zittelina* Munier-Chalmas, 1877 (= *Maupasia* Munier-Chalmas, 1877).

Распространение. Эоцен – ныне.

Для трибы характерен род *Bornetella*, у которого таллит субсферический, шаровидный или дубинкообразный. Боковые ответвления первого порядка несут

короткие ветви второго (от 3 до 8), которые, смыкаясь расширенными гексагональными окончаниями, образуют наружную кору. У трех других родов кора образована расширенными окончаниями ветвей первого порядка.

Триба *Coniporellae* Bassoullet et al., 1979, emend.

Диагноз. Таллит цилиндрический, четко- или булавовидный. Боковые ответвления первого, иногда второго порядка, пузырчатые. Кора образована плотно прилегающими друг к другу перфорированными округлыми пластинками.

Состав. *Coniporella* Fischer et Thierry, 1971; *Goniolina* Orbigny, 1850; *Goniolinopsis* Milanović, 1965; *Johnsonia* Korde, 1965; *Nipponophysoporella* Endo, 1959; *Stichoporella* Pia, 1922.

Распространение. Пермь – мел.

Замечание. Дж. Бассуле и др. / Bassoullet et al., 1979/ в составе трибы *Coniporellae* выделяют две подтрибы. Род *Mizzia* мы относим к трибе *Cyclocrineae*, а род *Pseudogyroporella* аннулируем, так как он является сборным, объединяющим *Mizzia* и *Gyroporella* / Vachard, 1980/. Таким образом, необходимость в дроблении данной трибы отпадает.

Род *Coniporella* характеризуется тем, что имеет оvoidный таллит с ножкой. Обызвествление ограничено тонким слоем, образованным сжатыми ответвлениями, собранными в попеременно расположенные мутовки. Ответвления субцилиндрические, слегка расширяются к дистальным окончаниям, где прикрыты кортикальными обызвествленными пластинками / Bassoullet et al., 1978, р. 58; tab. 6, fig. 1-4, 5-9, 10-11/.

Триба *Cyclocrineae* Pia, 1927, emend.

Диагноз. Таллит шаро-, грушево-, булаво-, яйце- или четковидный. Осевая часть шарообразная, округло-вытянутая, переходящая в стеблевидную ножку на нижнем конце. Боковые ответвления прямые или ветвящиеся, распределяются мутовчато или беспорядочно. Кора образована пяти-, шестиугольными или неправильно-многоугольными, редко округлыми пластинками, тесно соприкасающимися друг с другом.

Состав. Подразделяется на две подтрибы: *Cyclocrinae* Pia, 1927; *Mastoporinae* Pia, 1927.

Распространение. Ордовик – эоцен.

Подтриба *Cyclocrinae* Pia, 1927. Состав – *Apidium* Stolley, 1895; *Coelosphaeridium* Roemer, 1885; *Cyclocrinus* Eichwald, 1840; *Mizzia* Schubert, 1908; *Ovulites* (?) Lamarck, 1816; *Kopetdagaria* Maslov, 1960. Форма таллитов четко-, булаво-, шаровидная (табл. XII, фиг. 1; рис. III.22, III.23).

Подтриба *Mastoporinae* Pia, 1927. Состав – *Mastopora* Eichwald, 1840; *Ajakmalajsoria* Korde, 1957; *Eogoniolina* Endo, 1953; *Epi-mastopora* Pia, 1922; *Koninckopora* Lee, 1912; *Unjaella* Korde, 1951; *Eokoninckopora* Saltovsk., 1984. Форма таллитов грушевидная. Кора образована неправильно-многоугольными или округлыми известковыми пластинками (табл. XII, фиг. 2; табл. XV, фиг. 1).

Типичными родами для этой трибы являются *Cyclocrinus* и *Mastopora*.

Род *Cyclocrinus* Eichwald характеризуется шаровидным или овальным со стеблевидной ножкой в нижней части таллитом. Центральная ячейя шаровидная. Боковые ответвления простые, на концах грибовидно расширяются; их вздутые окончания соприкасаются друг с другом, образуя сплошную кору. На внешней

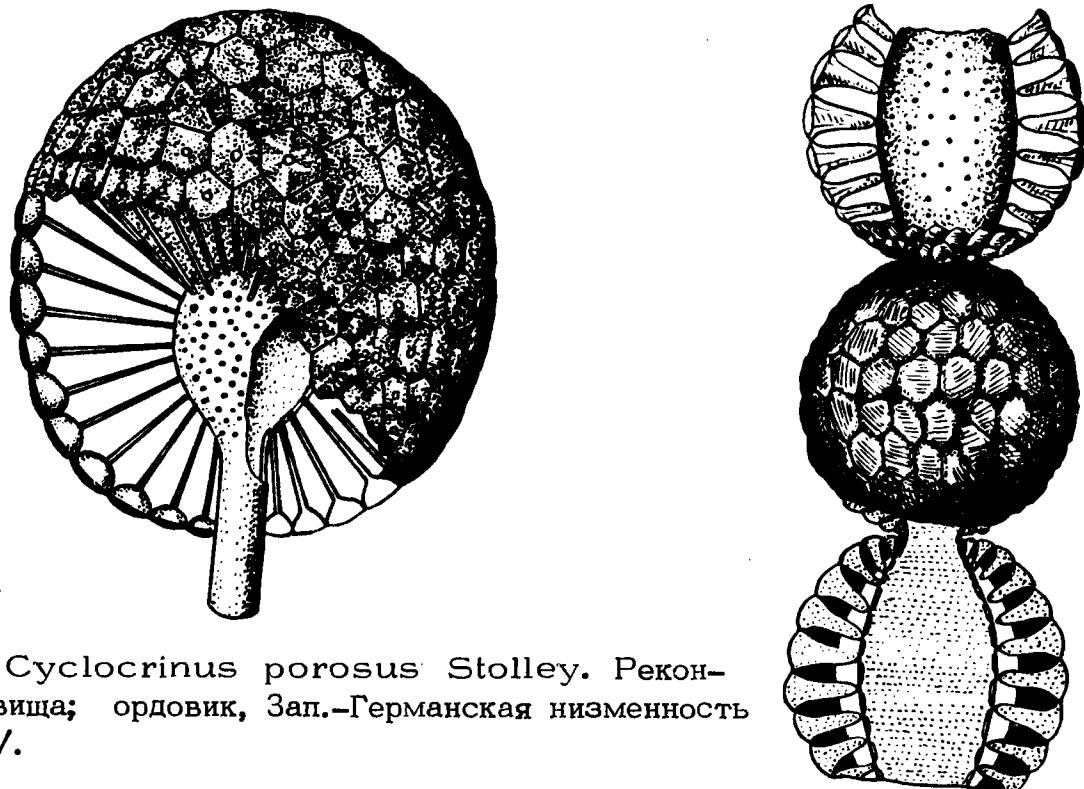


Рис. III.22. *Cyclocrinus porosus* Stolley. Реконструкция слоевища; ордовик, Зап.-Германская низменность / Pia, 1927/.

Рис. III.23. *Mizzia velebitana* Schubert. Реконструкция слоевища; Пермь, Альпы, Динариды / Pia, 1927/.

поверхности вздутых окончаний ветвей образуются известковые щитки шестиугольной формы. У рода *Mastopora* Eichwald таллит шаро-, грушевидный до цилиндрического. Боковые ответвления расширяются к внешней поверхности и образуют кору из тесно сросшихся стенками призматических или воронковидных окончаний /Маслов, 1956б, с. 250–252; Основы палеонтологии, 1963, с. 212; Гниловская, 1972, с. 69–72/.

Семейство DASYCLADACEAE (KÜTZING, 1843)

STIZENBERGER, 1860

Диагноз. Таллиты цилиндрические, прямые или искривленные, иногда с легкими пережимами, четкообразные, ветвящиеся или неветвящиеся. Боковые ответвления простые или сложно расчлененные, расположены мутовками или беспорядочно, индивидуальные известковые оболочки отсутствуют.

Состав. Трибы – *Aciculellae* Bassoullet et al., 1979, translat. nov.; *Aphroporelleae* Shuysky, triба nov.; *Batophoreae* Valet, 1962; *Cylindroporelleae* Pal., 1976; *Dasyporelleae* Pia, 1920, emend. Bassoullet et al., 1976; *Diploporeae* Pia, 1920, emend. Bassoullet et al., 1979; *Dissocladelleae* Elliott, 1977; *Ferganelleae* Maslov, 1955; *Gyroporelleae* Pal, 1976, emend.; Bassoullet et al., 1979, emend.; *Neomereae* Pia, 1920, emend. Bassoullet et al., 1979; *Parkerelleae* Genot, 1978; *Premicorallineae* Pia, 1920; *Palaeoporelleae* Shuysky, triба nov.; *Rotelleae* Shuysky, triба nov.; *Salpingoporelleae* Bassoullet et al., 1979; *Terquemelleae* Pia, 1927; *Teutloporelleae* Pia, 1920; *Thrysoporelleae* Pia, 1927,

emend. Elliott, 1977; *Triploporellae* Pia, 1920, emend. Bassoulet et al., 1979; *Uterieae* Morellet, 1922, emend. Bassoulet et al., 1979; *Vermiporellae* Saltovskaja, triba nov.

Распространение. Ордовик – ныне.

Триба *Aciculella* Bassoulet et al., 1979, translat. nov.

Диагноз. Таллит четковидный, веретенообразный или булавовидный со значительной центральной полостью и толстой или тонкой известковой оболочкой; в ней наблюдаются спорангияльные полости, характер расположения которых и форма служат отличительными признаками при определении родовой принадлежности. Центральная полость бывает цилиндрической, сферической или со сложным окольцеванием (поочередно расширенная и сплющенная).

Состав. *Aciculella* Pia, 1930; *Atractyliopsis* Pia, 1937; *Coelosporella* Wood, 1940; *Holosporella* Pia, 1930; *Kulikia* Golubtsov, 1961; *Sphinctoporella* Mamet et Rudloff, 1972.

Распространение. Нижний карбон – верхний триас.

Род *Aciculella* наиболее характерен для данной трибы. От других родов трибы отличается наличием тонкой известковой оболочки вокруг отдельных спорангииев. У рода *Coelosporella* Wood таллит цилиндрический, полый, центральная полость сферическая, спорангияльные полости от сферических до эллипсоидальных, обычно открываются наружу (табл. XV, фиг. 1). Род *Kulikia* Golubtsov (табл. XIII, фиг. 5) характеризуется четкообразным таллитом с большой центральной полостью (Голубцов, 1961, с. 348–351, табл. I; Pia 1930, p. 177–181, tab. 1, fig. 1; Pia, 1937, p. 829, tab. 7, fig. 4, 7, tab. 1C, fig. 5, 6; Wood, 1940, p. 14–18, tab. 1; Mamet, Rudloff, 1972, p. 84, tab. 4, fig. 1–7).

Триба *Aphroporellae* Shuysky, triba nov.

Диагноз. Соответствует описанию рода *Aphroporella* Gniliivsk. /Гниловская, 1972, с. 72–75/.

Состав. Один род – *Aphroporella* Gniliivskaja, 1972.

Распространение. Верхний карбон.

Триба *Batophoreae* Valet, 1969

Диагноз. Слоевище цилиндрическое с боковыми ответвлениями до седьмого порядка. Спорангии многоцистовые, многочисленные, на члениках четырех первых рядов боковых ответвлений.

Состав. Один род – *Batophora* Agardh, 1854.

Распространение. Ныне.

Триба *Cylindroporellae* Pal, 1976

Диагноз. Таллит цилиндрический, боковые ответвления первого порядка двух видов: стерильные и фертильные; возможны ответвления второго порядка.

Состав. *Cylindroporella* Johnson, 1954; *Turkmeniaria* Maslov, 1960; *Heteroporella* (Cros et Lemoine, 1966) Ott, 1968.

Распространение. Триас – мел.

Типичный представитель данной трибы – род *Cylindroporella* Johnson (табл. V, фиг. 5, 6). Он характеризуется цилиндрическим таллитом с узкой центральной полостью и боковыми ответвлениями двух типов: простыми (ассимиляционными?) и фертильными, заканчивающимися шарообразными полостями – спорангиями. Синонимом этого рода, возможно, является *Turkmeniaria* Mas-

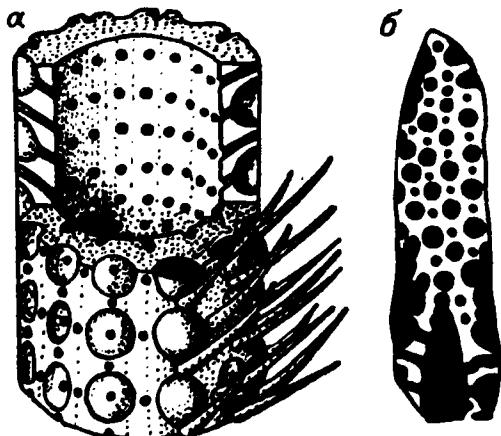


Рис. III.24. *Cylindroporella* (= *Turkmeniaria*) *adducta* (Masl.). Реконструкция слоевища (а) и облик таллита в косом сечении (б); нижний мел, Копетдаг /Основы палеонтологии, 1963/.

lov (рис. III.24) /Основы палеонтологии, 1963; Bassoulet et al., 1978, р. 66, pl. 6-8/.

Триба *Dasyporellae* Pia, 1920, emend.
Bassoulet et al., 1979

Диагноз. Таллит цилиндрический, трубчатый, прямой или искривленный, простой или разветвленный. Боковые ответвления неветвящиеся или ветвящиеся, расширяющиеся к периферии. Обызвествляется пространство между боковыми ответвлениями, которые сохраняются в виде пор в стенках таллита.

Состав. *Dasyporella* Stolley, 1893; *Rhabdoporella* Stolley, 1893; *Mellporella* Racz, 1965; *Anthracoporella* Pia, 1920 (табл. XIII, фиг. 2, 3); *Edelsteinia* Vologdin, 1940; *Issinella* Reitlinger, 1954; *Uralella* Korde, 1957; *Scasyporella* Shuysky, nom. nov.; *Ulocladia* Shuysky et Schirschova, gen. nov. (см. раздел "Материалы к систематике...").

Распространение. Нижний кембрий – средний ордовик.

Замечание. В монографии "Основы палеонтологии" /1963, с. 209–211/ к данной трибе были отнесены некоторые другие роды, в частности *Issinella* Reitl. (как синоним *Dasyporella*), *Uralella* Korde (как синоним *Vermiporella*). Мы восстанавливаем данные роды до окончательного решения вопроса об их самостоятельности.

Триба *Diploporeae* Pia, 1920, emend. Bassoulet et al., 1979

Диагноз. Таллит цилиндрический или в виде булавы, иногда кольчатый, неразветвленный. Боковые ответвления только первого порядка, располагаются сложномутовчато (метаспондильно).

Состав. Выделены две подтрибы: 1) подтриба *Diploporinae* Pia, 1920, emend.; характеризуется цилиндрическим слоевищем; один род – *Diploporella* Schafhäult, 1863; 2) подтриба *Velebitellinae* Vachard, 1977; характеризуется булавовидным и кольчатым слоевищем. Включает три рода: *Velebitella* Kochansky-Devide, 1964; *Eovelebitella* Vachard, 1974 (табл. VI, фиг. 4); *Windsoporella* Mamet et Rudloff, 1972 (рис. III.25).

Распространение. Карбон – триас.

У рода *Diploporella* боковые ответвления только первого порядка, собраны в мутовки метаспондильного типа. В основании ветви уплощенные, затем становятся длинными, тонкими (трихоформными). Ветви расположены перпендикулярно к оси и слегка загибаются вверх; имеют индивидуальные оболочки. Род *Velebitella* обладает субцилиндрическим таллитом. Боковые ответвления со-

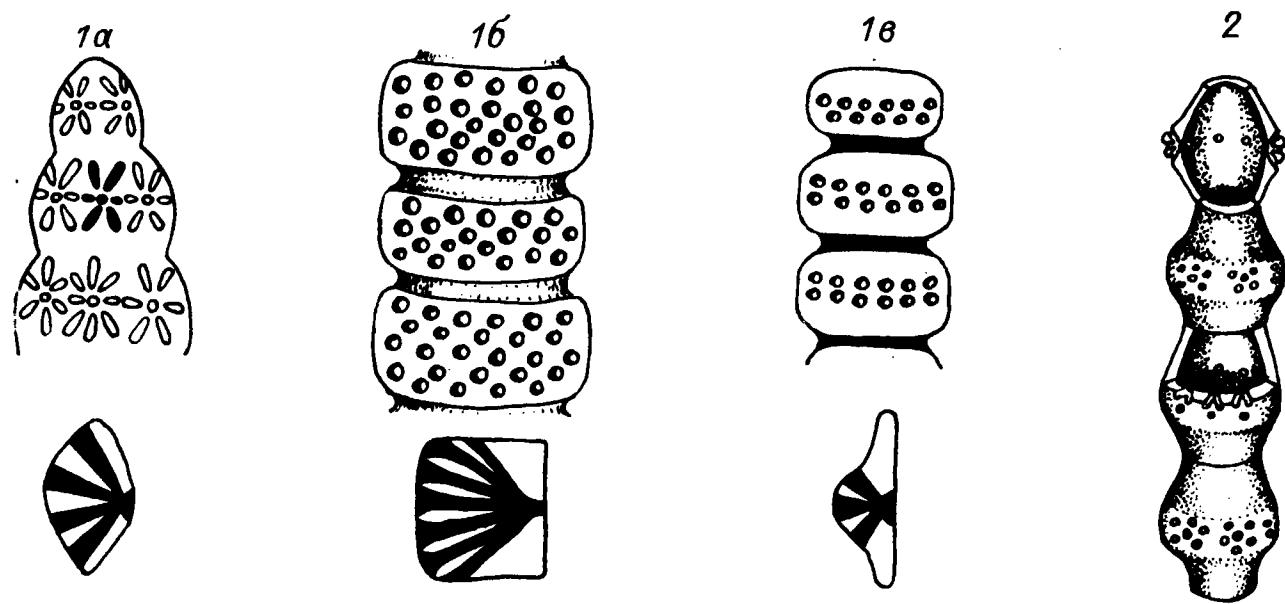


Рис. III.25. Представители подтрибы *Velebitelleae* Vachard.

Формы таллитов и характер ветвления: 1а - *Windsoporella*, 1б - *Eo-velebitella*, 1в - *Velebitella* (= *Pseudovelebitella*) /Vachard, 1980/; 2 - реконструкция *Velebitella simplicissima* Vachard; средний карбон, Ливия.

бранны в мутовки, последовательно расположенные друг над другом. От каждого ответвления отходит пучок из 5–8 пор, сильно расширяющихся на дистальных концах и образующих кольца с характерной перфорацией в средней части (рис. III.25) / Bassoullet et al., 1978, р. 88, tab. 9; Kochansky-Devide, 1964, р. 135–142, tab. 4, fig. 1; Mamet, Roux, 1975а, б, р. 261–263, fig. 5/.

Замечание. Понимание объема данной трибы различно, и по этому вопросу необходимы дополнительные исследования. В классификации Т. Гювенча / GÜVENC, 1979/ триба подразделена на пять подтриб: *Diploporinae* (род *Diplopora* Pia, *Clavapora* GÜVENC), *Kantiinae* (род *Kantia* Pia), *Poncetellinae* (род *Poncetella* GÜVENC), *Albertaporellinae* (род *Albertaporella* Johnson, *Velebitella* Kochansky-Devide, *Clavaporella* Kochansky et Herak), *Clavaphysoporellinae* (род *Clavaphysoporella* Endo, emend. GÜVENC).

Триба *Dissocladelleae* Elliott, 1977

Диагноз. Таллит в виде палицы с шишкой на конце, стенки тонкие, боковые ответвления многочисленные, первого и второго порядка, вздутые, образуют мутовки.

Состав. Один род - *Dissocladella* Pia, 1936.

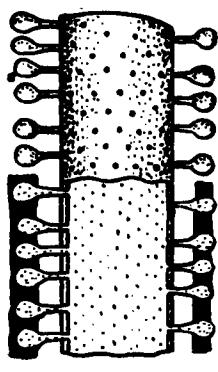
Распространение. Триас – эоцен / Bassoullet et al., 1978/.

Триба *Ferganelleae* Maslov, 1955

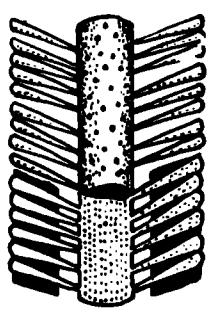
Диагноз. Спорангиофоры известковые, конечные, удлиненные, полые внутри, снаружи скульптированные (несут ряд поясков в виде утолщений).

Состав. Один род - *Ferganella* Maslov, 1955.

Распространение. Палеоген /Основы палеонтологии, 1963, с. 217, рис. 47, табл. XV, фиг. 7/.



1



2

Рис. III.26. Представители трибы Gyroporellae Pal.

Реконструкции: 1 - *Gyroporella vesiculifera* Gumbel; триас, Альпы /Pia, 1920/; 2 - *Macroporella alpina* Pia; триас, Альпы /Pia, 1912/.

**Триба Gyroporellae Pal, 1976, emend.
Bassoulet et al., 1979**

Диагноз. Таллит эллипсоидальный или удлиненно-цилиндрический, иногда с глубокими пережимами и примитивной сегментацией. Боковые ответвления простые, расположены беспорядочно или собраны в мутовки, с расширениями на дистальных концах шаровидной, угловато-шаровидной, булавовидной или конусовидной формы.

Состав. Выделены две подтрибы: 1) *Gyroporellinae* Berchenko, s/triba nov. характеризуется шаровидными расширениями боковых ответвлений; представлена родами *Gyroporella* Gumbel, 1874; *Columbiapora* Mamet, 1974; *Endoina* Korde, 1965; *Permoperplexella* Elliott, 1968; 2) *Macroporellinae* Pia, 1920, emend. Bassoulet et al., 1979, translat. nov., характеризуется конусообразно расширяющимися боковыми ответвлениями; представлена родами *Macroporella* Pia, 1912 (табл. V, фиг. 9); *Intermurella* Elliott, 1972.

Распространение. Пермь – триас.

Типичные представители подтриб показаны на рис. III.26.

Триба Neomereae Pia, 1920, emend. Bassoulet et al., 1979

Диагноз. Таллит цилиндрический, четковидный или в виде палицы с шишкой на конце. Ответвления в мутовках первого и второго порядков. Спорангии изолированы и расположены на ответвлениях первого порядка.

Состав. Выделены три подтрибы: 1) *Neomerinae* Pia, 1927, emend. Bassoulet et al., 1979 характеризуется цилиндрическим таллитом с боковыми ответвлениями первого и второго порядков (табл. XII, фиг. 4), сюда отнесены роды *Neomeris* Lamouroux, 1816 (= *Meminella* Morellet, 1913); *Montiella* Morellet, 1922; *Morelletina* Maslov, 1969; *Indopolia* Pia, 1936; *Lemoineilla* (?) Morellet, 1913; 2) *Cymopolinae* Pia, 1927, emend. Bassoulet et al., 1979 характеризуется четковидным таллитом с боковыми ответвлениями первого и второго порядков (табл. XII, фиг. 7), сюда включены роды *Cymopolia* Lamouroux, 1816; *Karreria* Munier-Chalmas, 1877; *Pseudocymopolia* (?) Elliott, 1970; 3) *Morelletporinae* Varma, 1955 характеризуется четковидным или цилиндрическим таллитом с боковыми ответвлениями только первого порядка, включает роды *Morelletpora* Varma, 1955; *Piania* Gowda, 1959; *Sakkionella* (?) Segonzac, 1970.

Типичными родами трибы являются *Neomeris* и *Cymopolia* /Основы палеонтологии, 1963, с. 215, рис. 16, 38; Bassoulet et al., 1978; Varma, 1955; Маслов, Ярцева, 1969, с. 31–36/.

Распространение. Мел – ныне.

Триба Parkerelleae Genot, 1978

Диагноз. Спорангиифоны известковые, простые, внутри полые (отсутствие цист или цисты в ископаемом состоянии не сохранились), расположены сбоку на ответвлениях.

Состав. Три рода: *Parkerella* Munier-Chalmas, 1877; *Carpenterella* Munier-Chalmas, 1877; *Jodotella* Morellet, 1913.

Распространение. Палеоцен – эоцен.

Род *Parkerella* типичен для трибы. Он обладает трубчатым таллитом, образованным чередующимися наложенными кольцами, собранными по два. Каждая группа из двух смежных колец соответствует одной мутовке и несет на стыке колец круговой ряд спорангийальных полостей, заключенных в стенке колец и расположенных симметрично по отношению к каждому радиальному каналу. *Parkerella* по своей структуре близка к *Jodotella* и отличается тем, что кольца не соединены в сплошную трубку, а также сферическими спорангиями и неветвящимися радиальными каналами / Munier-Chalmas, 1887/.

Триба Primicorallineae Pia, 1920

Диагноз. Таллит палочковидный, цилиндрический. Боковые ответвления первого порядка, длинные, редкие, цилиндрические, ветвятся беспорядочно. Каждое из ответвлений ветвится дважды на четыре короткие ветви, конечные ветви заострены. Обызвествление слабое.

Состав. *Primicorallina* Whitfield, 1894; *Callisphenus* (?) Hoeg, 1937; *Callithamniopsis* (?) Whitfield, 1894.

Распространение. Ордовик.

У рода *Primicorallina* Whitfield боковые ответвления первого порядка расположены беспорядочно, удлиненные, цилиндрические. Каждая первичная ветвь ветвится дважды на четыре каждая. Обызвествление слабое. Характером ветвления сходен с *Dasycladus*, отличается расположением веточек, которые не имеют характера мутовок, а также отсутствием спорангииев (см. реконструкцию / Pia, 1927, Fig. 45/).

Триба Palaeoporellae Shuysky, triba nov.

Диагноз. Таллит цилиндрический массивный, иногда членистый. Состоит из одной центральной трубки, от которой в стороны и вверх отходят ветви трех–четырех порядков. Обызвествлены все промежутки между периферическими ответвлениями.

Состав. Два рода: *Palaeoporella* Stolley, 1893; *Diversoporella* Gnilovskaja, 1972 (рис. III.27).

Распространение. Средний – верхний ордовик.

Подробное описание родов имеется в работах М.Б. Гниловской /1972, с. 86–93/ и В.Д. Салтовской /1975а, с. 56–69/.

Триба Rotelleae Shuysky, triba nov.

Диагноз. Таллит состоит из цилиндрической центральной трубки и мутовок периферических ответвлений, каждое из которых снабжено индивидуальной известковой оболочкой в форме воронки; края воронок иногда соединяются друг с другом, в результате чего в таллите образуются замкнутые периферические пустоты.

Состав. *Amicus* Maslov, 1956; *Rotella* Shuysky et Schirschova, gen. nov.; *Parmiella* (?) Schirschova, 1985 (in press).

Распространение. Нижний – средний девон.

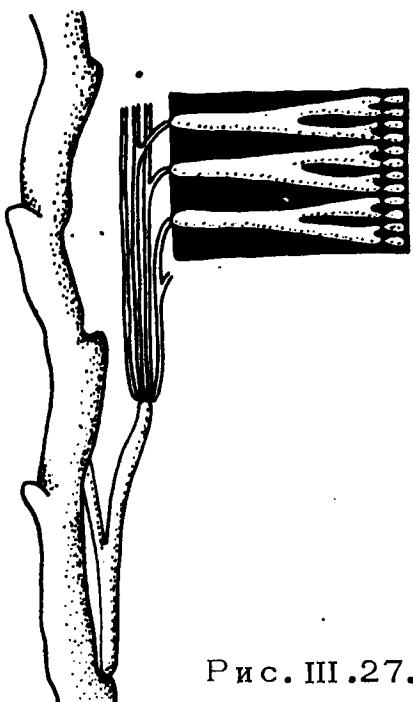


Рис. III.27.

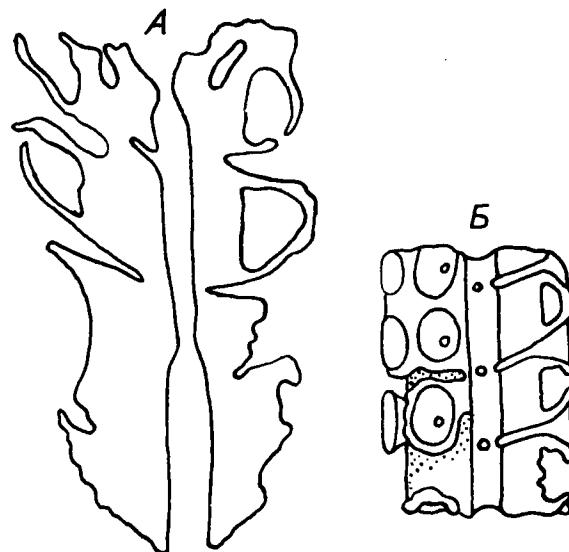


Рис. III.28.

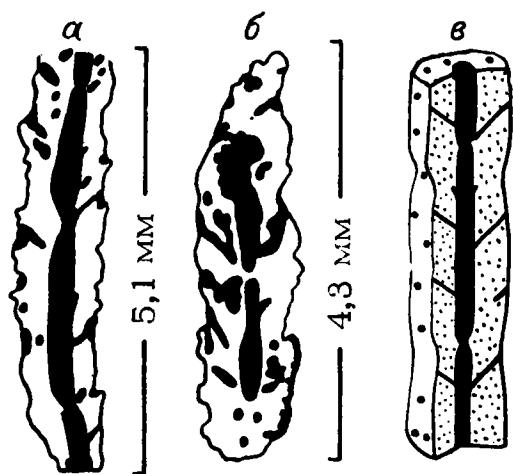


Рис. III.29.

Рис. III.27. *Palaeoporella variabilis* Stolley. Строение слоевища; видны центральная трубка и периферические ответвления 5–6 порядков; зачернено обызвествленное пространство; Ув. 50; ордовик, Прибалтика /Kozlowski, Kazmierczak, 1968a, б/.

Рис. III.28. *Amicus fortunatus* Maslov. Осевое сечение таллита (А) и реконструкция (Б); нижний девон, Салаир /Маслов, 1956а, б/.

Рис. III.29. *Parmiella collucata* Schirschova (in press).

а, б - облик таллитов в продольных сечениях; в - реконструкция; верхи нижнего девона, Урал.

Замечание. В.П. Маслов /1956б/ выделил трибу *Sopoporellae* с одним родом *Amicus*. Выделение трибы под таким названием недействительно /Международный кодекс..., 1974/, поэтому предлагается данный новый вариант. Строение таллитов *Amicus* и *Rotella* и их различие хорошо видно на изображениях (табл. XI, фиг. 9; рис. III.28, III.47), а также из описания рода *Rotella* (см. раздел "Материалы к систематике..."). Неясен пока статус рода *Parmiella* (табл. XIV, фиг. 5; рис. III.29). У этого рода отсутствуют воронковидные элементы периферической зоны таллита, но имеются веские основания для предположения о том, что он представляет собой стадию развития *Amicus*.

Триба Salpingoporellae Bassoullet et al., 1979

Таллит цилиндрический с волнистой внешней поверхностью, неразветвленный; боковые ответвления только первого порядка, наклонные грушевидные, иногда флюидные и волосовидные. Центральная полость цилиндрическая.

Состав. Выделены две подтрибы: 1) *Oligoporellinae* Bassoullet et al., 1979 характеризуется волосовидными, иногда грушевидными боковыми ответвлениями, состав - *Oligoporella* Pia, 1912; *Campbelliella* (Radoičić, 1959) Bernier, 1974; *Neoteutloporella* Bassoullet et al., 1978; *Physoporella* Steinmann, 1903; 2) *Salpingoporellinae* Bassoullet et al., 1979 характеризуется флоиформными боковыми ответвлениями, состав - *Salpingoporella* (Pia, 1918) Conrad, 1969; *Anatolipora* Konishi, 1956; *Salopekiella* Milanović, 1965; *Unella* Poncet, 1974; *Uragiella* (?) Pia, 1925; *Kochanskyella* Milanović, 1974; *Neogyroporella* (?) Yabe et Toyama, 1949.

Распространение. Карбон - мел.

Наиболее типичны для трибы роды *Oligoporella* и *Salpingoporella*. Род *Oligoporella* имеет простой цилиндрический таллит. Боковые ответвления первого порядка суживаются к дистальным концам и направлены косо кверху. Род *Salpingoporella* (табл. XII, фиг. 3; табл. XIII, фиг. 6) обладает таким же таллитом, но боковые ответвления флоиформные, расположены перпендикулярно к оси таллита или слегка наклонены, на дистальных концах расширяются / Pia, 1920, S. 48-49, Tab. 2, Fig. 23-29; Bassoullet et al., 1978, p. 230-254, tab. 27-31 /.

Триба *Terquemelleae* Pia, 1927

Диагноз. Обызвествляются и сохраняются в ископаемом состоянии только спорангиифоры, которые имеют форму линз, дисков, шариков, конусов и т.д.

Состав. Три рода - *Terquemella* (Munier-Chalmas, 1877) Morellet, 1913; *Catellaria* Maslov, 1955; *Ollaria* Maslov, 1955.

Распространение. Мел - третичные.

Род *Terquemella* характеризуется спорангиифорами "в виде известковых мелких лепешек и линз овально-округлой формы, несущих близ поверхности ряд сферических полостей" /Основы палеонтологии, 1963, с. 216-217/.

Триба *Teutloporelleae* Pia, 1920

Диагноз. Таллит крупный, удлиненный, цилиндрический, неветвящийся. Боковые ответвления многочисленные, длинные, тонкие, до волосовидных на концах, расположены беспорядочно или мутовчато. Форма ветвей многократно изменяется в периодически следующих друг за другом мутовках. Спорангии располагались в осевой части слоевища.

Состав. Два рода: *Teutloporella* Pia, 1912, emend. Bassoullet et al., 1978; *Litopora* Johnson, 1964.

Распространение. Нижний девон - средний триас.

У рода *Teutloporella* таллит цилиндрический неветвящийся. Боковые ответвления - от беспорядочно расположенных до мутовчатых, многочисленные, длинные, тонкие до волосовидных (рис. III.30). У рода *Litopora* спорангии субсферические, обызвествленные, развивались на поверхности осевой части слоевища /Шуйский, 1973b; Bassoullet et al., 1978, p. 275/.

Триба *Thrysoporelleae* Pia, 1927, emend. Elliott, 1977

Диагноз. Таллит трубчатый или четковидный с толстыми стенками; боковые ответвления от первого до шестого порядка, вздутие (возможно, играют роль репродуктивных).

Состав. *Thrysoporella* Gümbel, 1872; *Belzungia* Morellet,

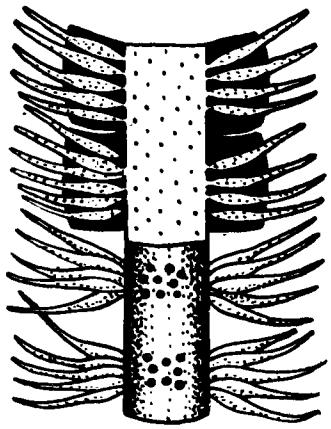


Рис. III. 30. *Teutloparella hirsuta* Pia; реконструкция слоевища; ув. около 10; триас / Pia, 1937.

1908; *Dobunniella* Elliott, 1975; *Imperiella* Elliott, 1975; *Placklesia* Bilgutay, 1968.

Распространение. Пермь – эоцен.

Таллит *Thyrsoporella* цилиндрический, трубковидный, составлен из кольцеобразных члеников, соединяющихся друг с другом; из внутренней полости к внешней поверхности проходят длинные каналы – то прямые, то расширяющиеся в форме мешочка. Другие (маленькие) выходят изнутри на поверхность в виде кустика. В первом случае множество мелких канальцев, расположенных у конца крупного, идут к внешней поверхности.

Триба *Triploporellae* Pia, 1920,
emend. Bassoullet et al., 1979

Диагноз. Таллит цилиндрический, булавовидный или сферический членистый. Ответвления первого и второго порядков. Ветви первого порядка обычно вздутые, второго – флюiformные, расположены в виде пучков; возможны ответвления третьего и четвертого порядков. Спорангии располагаются на боковых ответвлениях первого порядка.

Состав. Выделены четыре подтрибы: 1) *Dasycladinae* (Pia, 1920) *translat.* Bassoullet et al., 1979 характеризуется боковыми ответвлениями первого – четвертого порядков, фертильные ампулы без цист или многоцистовые, расположены на ответвлениях первого порядка; состав – *Dasycladus* Agardh, 1827; *Chlorocladus* Sonder, 1871; *Eodasycladus* Cros et Lemoine, 1966; *Palaeodasycladus* Pia, 1927; 2) *Linoporallinae* Pia, 1927, *translat.* Bassoullet et al., 1979 характеризуется тонкими боковыми ответвлениями, состав – *Linoporella* (Steinmann, 1899) Bassoullet et al., 1978; *Herakella* Kochansky-Devide, 1970; *Pentaporella* Senonbari-Daryan, 1978; *Supgiliumaella* Elliott, 1968; *Cabrieropora* (?) Mamet et Roux, 1975; *Connexia* (?) Kochansky-Devide, 1970; 3) *Petrasculinae* Pia, 1920, emend Bassoullet et al., 1979 характеризуется тем, что обозначен только последний ряд боковых ответвлений в палицевидной части; состав – *Petrascula* (Gümbel, 1873) Pia, 1920; 4) *Triploporellinae* Pia, 1920; emend. Bassoullet et al., 1979 характеризуется тем, что боковые ответвления первого порядка развитые и значительные; состав – *Triploporella* (Steinmann, 1880) Bassoullet et al., 1978; *Acroporella* (Praturlon, 1964) Praturlon et Radoicic, 1974; *Albertaporella* Johnson, 1966; *Balkhanella* Srivastava, 1973; *Broeckella* Morellet, 1922; *Clavaporella* Kochansky et Herak, 1959; *Crinella* Sokac et Nikler, 1973; *Dinarella* Sokac et Nikler, 1969; *Euspondyloporella* Sokac et Nikler, 1973; *Fanesella* Cros et Lemoine, 1966; *Helioporella* Sokac et Nikler, 1973; *Montenegrella* Sokac et Nikler, 1973; *Pekiskopora* Mamet, 1974; *Sarosiella* Segonzac, 1972; *Sinoporella* Yabe, 1949; *Tersella* Morellet, 1951; *Trinocladus* Reineri, 1922; *Orthriosiphon* Johnson et Konishi, 1956; *Orthriosiphonoides* Petryk, 1972; *Ivdelipora* Shuysky et Schirschova, gen. nov. (см. раздел "Материалы к систематике...").

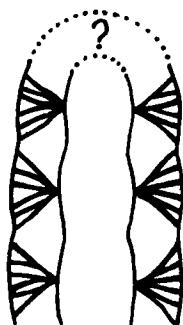


Рис. III.31.

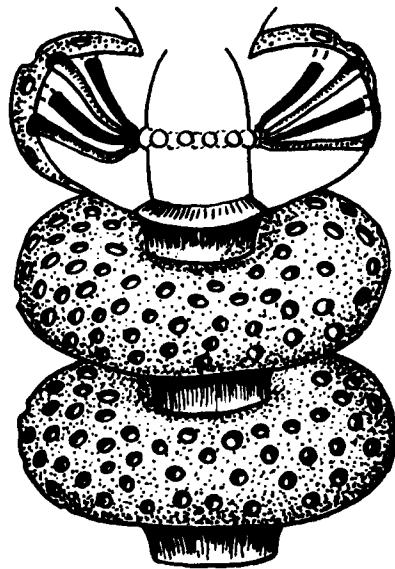


Рис. III.32.

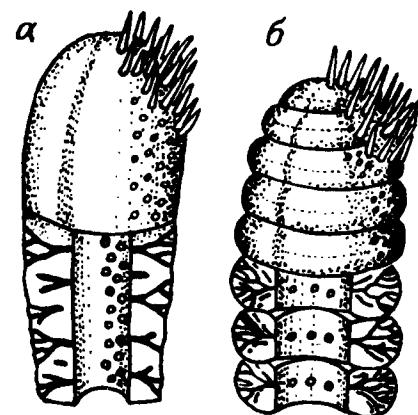


Рис. III.33.

Рис. III.31. Характер распределения периферических ответвлений у рода *Albertaporella* Johnson /Mamet, Rudloff, 1972/.

Рис. III.32. *Clavaporella* Kochansky et Herak. Реконструкция таллита; в вертикальном разрезе верхнего членика показаны ответвления первого и второго порядков / Vachard, 1980/.

Рис. III.33. Реконструкции таллитов (A. Roux).

а - *Orthriosiphon* Johnson et Konishi; б - *Orthriosiphonoides* Petryk /Bassoullet et al., 1983/.

Распространение. Девон – ныне.

Типичным представителем данной трибы является род *Triploporella* Steinmann, у которого таллит палицеобразный, с трубчатыми ответвлениями первого порядка с раздувами на концах, играющими роль спорангиифоров со спорангиями. От конца раздува отходят короткие нитевидные ответвления второго порядка (табл. XII, фиг. 8). У рода *Linoporella* Steinmann первичные ответвления в мутовках ветвятся вторично пучками. Вследствие дальнейшего деления ответвлений образуются дихотомические "ветви" третьего порядка. Род *Petrascula* отличается от двух предыдущих тем, что обызвествляется только последний ряд боковых ответвлений в палицевидной части / Bassoullet et al., 1978/. Некоторые другие представители трибы показаны на рис. III.31, III.32, III.33.

Триба Uterieae Morellet, 1922, emend. Bassoullet et al., 1979

Диагноз. Таллит цилиндрический, иногда четковидный. Боковые ответвления собраны в мутовки с четкими разделением и чередованием стерильных и фертильных; положение репродуктивных органов относительно ветвей не определено.

Состав. *Uteria* Michelin, 1845; *Angioporella* (?) Masse, Conrad et Radoičić, 1973.

Распространение. Мел – эоцен.

У рода *Uteria* известковые полые членики в форме бочонка, пересеченные по оси трубкой, открытой на концах / Génot, 1980, р. 22/.

Триба *Vermiporelleae* Saltovskaja, triba nov.

Диагноз. Таллит цилиндрический, изгибающийся, ветвящийся, с правиль-
но повторяющимися расширениями и сжатиями. Боковые ответвления трех поряд-
ков, расположены мутовчато. Обызвествлены только ответвления третьего по-
рядка, вершины которых расположены на поверхности слоевища на равных рас-
стояниях друг от друга. Обызвествленные боковые ответвления разнообразной
формы: тонкие, длинные, расширенные на концах, короткие с воронкообразно рас-
ширенными окончаниями, с пережимом посередине, воронкообразно расширяющие-
ся к началу и концу. Органы размножения внутри центральной полости.

Состав. *Vermiporella* Stolley, 1893; *Novantiella* Elliott, 1972;
Kazakhstanelia Korde, 1957.

Распространение. Ордовик.

Типичным представителем трибы является род *Vermiporella* Stolley.
Таллит цилиндрический, изгибающийся, ветвящийся. Осевая часть широкая. Обы-
звествленные боковые ответвления третьего порядка простые, неветвящиеся, мно-
гочисленные, разнообразные по форме, расположены равномерно, на одном экзем-
пляре постоянны по форме и размерам (см. рис. III .15).

Замечание. Полученные в последние годы данные /Гниловская, 1972;
Kozłowski, Kazmierczak, 1968b/ о мутовчатом расположении боковых
ответвлений трех порядков у рода *Vermiporella* не позволяют в дальней-
шем считать его примитивным предком *Dasycladaceae*, помещая в начале
филогенетической линии семейства /Pia, 1920; Kampfner, 1958/.

Семейство WETHEREDELLACEAE VACHARD, 1976,

TRANSLAT. NOV., EMEND.

Диагноз. Цилиндрические, кистевидные, изгибающиеся, обволакивающие
и стелющиеся по субстрату формы, состоящие из ряда простых ветвящихся тру-
бок или полусферических пустотелых члеников. Стенки одно- или двухслойные,
пористые или без пор; поры прямые.

Замечание. Семейство *Wetheredellaceae* было выделено Д. Вашаром
в 1976 г., однако систематическое положение его не было
определенено. На сходство этих организмов с кодиевыми водорослями указывал
Х. Дервиль / Derville, 1931 /. Как водоросли эти формы описывали Ю. Эро и
др. / Héroux et al., 1977/. А. Ищенко и Э. Радионова /1981/ указыва-
ют, что род *Wetheredella* "... по морфологическим признакам является до-
статочно характерным для ископаемых водорослей и может быть довольно уве-
ренно отнесен к зеленым водорослям" (с. 146). Мы присоединяемся к мнению
тех исследователей, которые рассматривают подобные формы в составе зеленых
водорослей. Но среди существующих в настоящее время семейств мы не нашли
подобных форм и поэтому выделяем, как и Д. Вашар, отдельное ископаемое се-
мейство.

Состав. Одна триба - *Wetheredelleae* Berchenko, triba nov.

Распространение. Ордовик - нижний карбон - мел.

Триба *Wetheredelleae* Berchenko, triba nov.

Диагноз. Таллит кистевидный или состоящий из ряда полусферических
или субцилиндрических пустотелых члеников, стелющихся или обволакивающих
субстрат, простых изгибающихся или ветвящихся. В поперечном сечении талли-
ты имеют неправильно-округлую, дисковидную или серповидную форму. Стенки
их одно- или двухслойные, пористые.

Состав. *Wetheredella* Wood, 1948; *Aphralysia* Garwood, 1948; *Asphaltina* Mamet, 1972; *Cateniphycus* (*Catena*) Maslov, 1956; *Polymorphocodium* Derville, 1931; *Sphaeroporella* Antropov, 1967; *Stylocodium* Derville, 1931; *Koscinobullina* Cherchi et Schroeder, 1979.

Распространение. Верхний ордовик – мел.

Семейство ACETABULARIACEAE (ENDLICHER), HAUCK, 1884

Диагноз. Слоевище состоит из центральной неразветвленной оси и мутовок ответвлений (одной или нескольких). Ответвления в мутовках иногда срастаются в диск или зонтик. Чисты обызвествленные, формируются в особых фертильных дисках или мутовках. Известковая оболочка покрывает центральную ось и каждое ответвление в отдельности.

Состав. 4 трибы: *Acetabularieae* Decaisne, 1842; *Clypeineae* Elliott, 1968; emend.; *Bassoullet et al.* 1979; *Halicoryneae* Valet, 1969; *Luliporeae* Shuysky, 1984 (in press).

Распространение. Девон – ныне.

Триба *Acetabularieae* Decaisne, 1842

Диагноз. Слоевище несет один фертильный диск (зонт) или мутовку свободных ветвей – спорангиофоров. Чисты покрыты известковой оболочкой.

Состав. *Acetabularia* Lamouroux, 1816; *Acicularia* d'Archiac, 1843; *Orioporella* Munier-Chalmas, 1877.

Распространение. Палеоцен – ныне.

Триба *Clypeineae* Elliott, 1968, emend. Bassoullet et al., 1979

Диагноз. На одной оси слоевища располагается несколько мутовок ответвлений первого порядка. Иногда наблюдаются ветви второго, исключительно редко – третьего порядка. Известковая оболочка покрывает центральную ось и каждую ветвь в отдельности.

Состав. *Clypeina* Michelin, 1945; *Actinoporella* (Gümbel, 1882) Conrad et al., 1974; *Eoclypeina* Emberger (Bassoullet et al., 1979, p. 436); *Pseudoclypeina* Radoičić, 1969; *Masloviiporella* Kulik, 1972; *Hamulusella* (?) Elliott, 1978; *Praturlonella* (?) Barattolo, 1978; *Coticula* (?) Shuysky et Schirschova, gen nov.

Распространение. Нижний девон – палеоген.

Замечание. *Hamulusella* и *Praturlonella* включены в данную трибу по морфологическому сходству с *Masloviiporella*. В схеме Дж. Бассуле / Bassoullet et al., 1979/ они отнесены к трибе *Salpingoporellaeae*. Род *Coticula* (табл. XI, фиг. 3, 4; рис. III.49) имеет некоторые отличия от типичных представителей трибы, в частности осевая полость во фрагментах таллита не цилиндрическая, а овальная (см. описание рода). Возможно, три названных рода должны быть выделены в особую подтрибу.

Триба *Halicoryneae* Valet, 1969

Диагноз. Стерильные и фертильные мутовки чередуются между собой, на оси расположены часто, иногда вплотную друг к другу.

Состав. *Halicoryne* Harvey, 1859; *Rostroporella* Segonzac, 1971.

Распространение. Палеоцен – ныне.

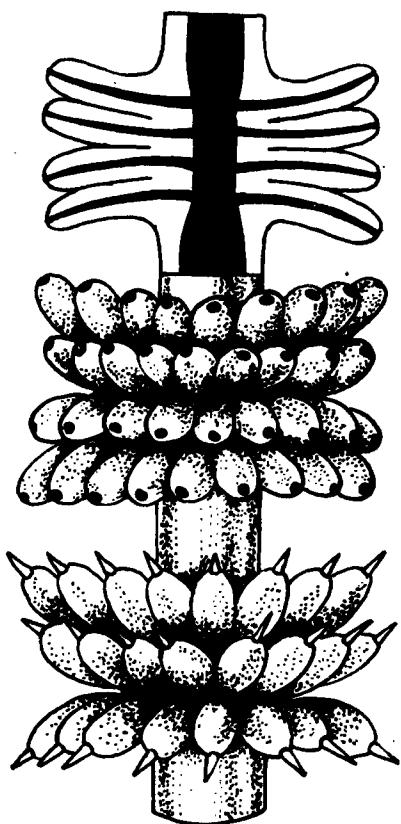


Рис. III.34. *Lulipora shatrovi* Shuysky (in press). Реконструкция слоевища, верхний поясок мутовок показан в вертикальном разрезе; нижний девон, Урал; ув. около 25.

Состав. *Gissarella* Sal'tovskaja, 1979; *Lulipora* Shuysky, 1984 (in press).

Распространение. Нижний девон – средний карбон.

Замечание. Типом трибы является *Lulipora* Shuysky из ложковского яруса Приполярного Урала (табл. XV, фиг. 6, 7; рис. III.34). Мутовки ветвей у этого рода собраны в пояски по три–четыре в каждом. Ветви свободные, покрыты индивидуальными известковыми оболочками. У рода *Gissarella* пояски образованы парами мутовок (табл. XV, фиг. 4, 5; рис. III.35). Ветви направлены вверх под острым углом к центральной оси и сильно сближены друг с другом, образуя воронковидные тела. В.Д. Салтовская относила этот род (с вопросом) к трибе *Diploporeae* Pia.

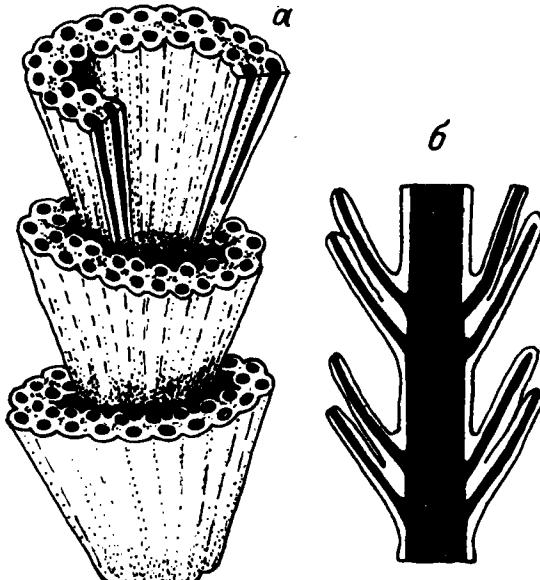


Рис. III.35. *Gissarella elegantula* Sal'tovsk. Реконструкция таллита (а) и продольный схематический разрез через два пояска мутовок (б) (рис. В.П. Шуйского); средний карбон, Гиссарский хребет; ув. около 30.

Триба *Luliporeae* Shuysky, 1984 (in press)

Диагноз. Мутовки ответвлений многочисленные, располагаются в виде сгущений-поясков по две–четыре штуки. Известковая оболочка покрывает центральную ось и каждое ответвление в отдельности.

ПОРЯДОК SIPHONOCLADALES (BLACKM. ET TANSL.)

OLTM., 1904

СИФОНОКЛАДОВЫЕ ВОДОРОСЛИ

В палеозойских отложениях всего мира, особенно в интервале верхний девон – средний карбон, широко распространены своеобразные водорослевые остатки в виде известковых трубочек с частично или полностью обызвествленными поперечными перегородками. Эти водоросли отличаются довольно большим разнообразием, что позволило выделить до 30 родов и около 50 видов /Щуйский,

1985/. Некоторые из этих родов явно синонимичны, но, как и в прежних разделах, мы намеренно обходим этот вопрос, поскольку он требует детального анализа в каждом конкретном случае.

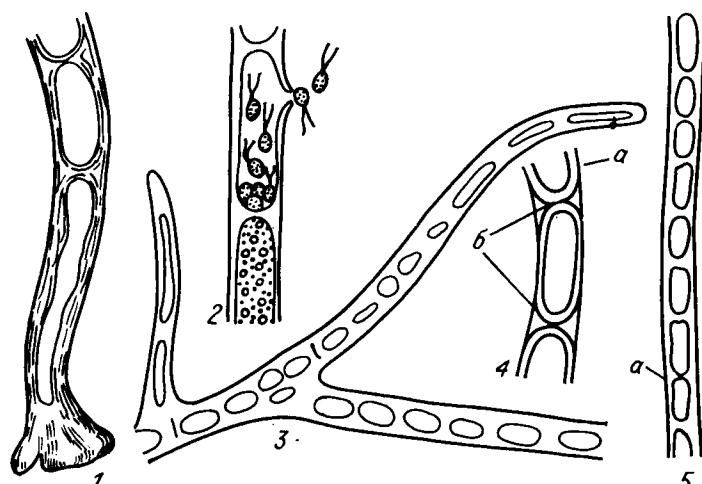
Проблема систематического положения сегментированных перегородчатых форм крайне запутана. Большинство родов этой группы, например *Kamaena* Antropov, *Beresella* Machaev, *Dvinella* Chvor., *Uraloporella* Korde и т.д., обычно включается в состав дазикладовых водорослей /Антропов, 1967; Маслов, 1956б; Маслов, Кордэ, 1963; Маслов, Кулик, 1956; Кордэ, 1950/. Род *Donezella* Masl. с момента первого описания /Маслов, 1929/ традиционно относится к красным водорослям /Маслов, 1956б; Основы палеонтологии, 1963; Кулик, 1973; Берченко, 1983/. К ним же отнесен кембрийский род *Kundatia* Korde /Кордэ, 1973/.

Трубчатые формы с перегородками в виде поясков, известные ныне под сборным названием палеоберезеллид, или каменид, в СССР долгое время относились к проблематичным фораминиферам родов *Nodosinella* Brady и *Moravammina* Pokorn. После переописания их под новым названием *Kamaena* Antropov /1967/ они стали считаться сифоновыми водорослями. И.А. Антропов сравнивал свой род только с *Antracoporellopsis* Maslov /Маслов, 1956б/. Сравнение палеоберезеллид со сходными "фораминиферами" *Moravammina* Pokorn, *Kettnerammina* Pokorn, *Litaya* Вук., *Evlania* Вук. и т.д. серьезно не проводилось, и их систематические и генетические соотношения так и остались неясными. В этом направлении необходимы специальные исследования, поскольку принадлежность моравамминид к водорослям палеоберезеллидного типа весьма вероятна.

Радикальный пересмотр систематического положения палеоберезеллид, до-нечеллид, березеллид и уралопореллид, а также целого ряда других водорослей и беспозвоночных животных пытались осуществить Х. Термье, Ж. Термье и Д. Вашар /Termier et al., 1975, 1977/. В течение последних 10 лет, начиная с 1975 г. эти авторы настойчиво пропагандируют свою систему, согласно которой перечисленные организмы относятся к губкам. В подтипе *Ischyrospongia* губок в ранге классов, отрядов и более низких таксонов сведены такие группы организмов, как настоящие губки, палеаплизины, строматопоры, лябехииды, сфинктоиды, хететиды, сифоновые водоросли рода *Calcifolium*

Рис. III.36. Строение современных сифонокладовых водорослей.

1 - *Chaetomorpha* Kütz., базальная часть слоевища с реликтами начальной (сифонной?) стадии роста /Жизнь растений, 1977/; 2 - *Cladophora* Kütz., вегетативная клетка и зрелый гаметангий (вверху) с гаметами, выбрасываемыми наружу через отверстие в оболочке /Жизнь растений, 1977/; 3 - общий вид участка слоевища *Rhizoclonium riparium* (Roth.) Harv. /Виноградова, 1979/; 4 - *Chaetomorpha* Kütz.: участок нити после сегрегативного деления, видны оболочки "клеток" (а) и границы сочленения смежных сегментов (б)/Жизнь растений, 1979/; 5 - участок нити *Rhizoclonium implexum* (Dillw.) Kütz., видны пережимы (а) в поперечных перегородках /Жизнь растений, 1979/.



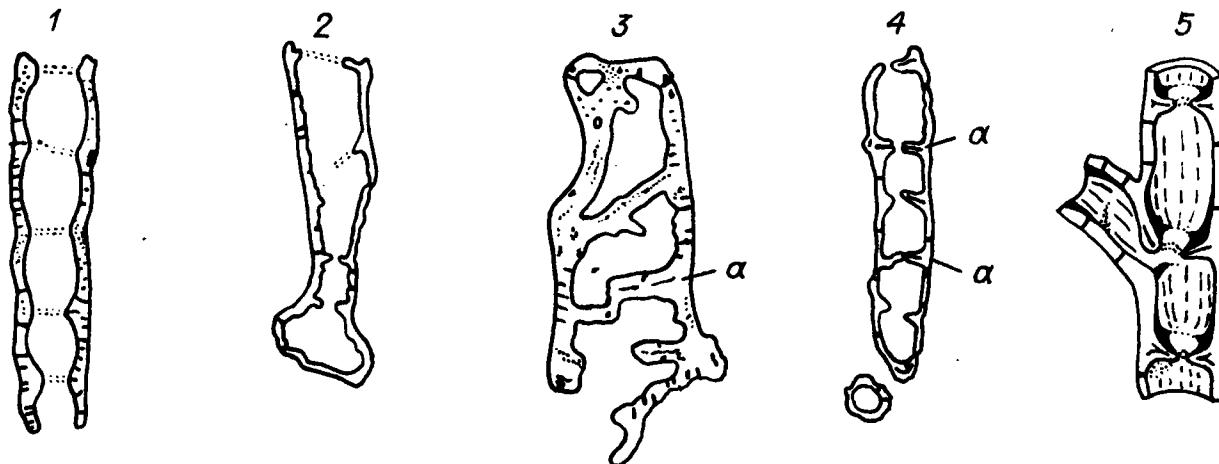


Рис. III.37. Примеры ископаемых сифонокладовых из семейства *Palaeoberesellaceae*.

1 - *Pseudokamaena* Mamet с недоразвитыми поперечными перегородками (рис. по В. Mamet, A. Roux /1974/, табл. 7, фиг. 16); 2 - базальный участок палеоберезеллиды типа *Proninella* - *Pokorninella*, напоминающий начальные стадии роста современных *Chaetomorpha* Kütz.; верхний визе, Южный Урал (материал Р.М. Ивановой); 3 - *Antracoporellopsis* Maslov со следами межсегментных сочленений (а) (рис. по В.П. Маслову /1956а/, табл. XIII, фиг. 3); 4-5 - *Kamaenella* Mamet et Roux; 4 - продольное сечение таллита в шлифе, отчетливо видны реликты сочленения смежных сегментов (а) / Mamet, Roux, 1974/; 5 - реконструкция с изменениями (по В. Mamet, A. Roux /1974/).

(в ранге отряда), многие красные водоросли и все названные трубчатые остатки.

Трубчатые сегментированные и некоторые несегментированные водоросли включены Х. Термье, Ж. Термье и Д. Вашаром в отряд *Moravamminida*, но даже в пределах отряда трудно проследить какой-либо единый классификационный принцип. Так, в семейство *Kettneraminidae* входят сегментированные *Kettnerammina* и бесперегородочные *Vasicekia* и *Issinella*. Большая часть палеоберезеллид отнесена к подсемейству *Palaeoberesellinae*, но род *Kamaenella*, который отличается от *Kamaena* только по расстоянию между поясками, введен в подсемейство *Donezellinae*, где соседствует с родом синезеленых водорослей *Bevocastria* (?!).

Несмотря на очевидную уязвимость приведенной "системы", за пределами СССР она имела некоторый резонанс. Довольно часто стали говорить о "водорослевых губках" - альгоспонгиях, псевдоводорослях и т.д. В системе Дж. Бассуле /Bassoulet et al., 1979/ все перегородчатые формы были исключены из дазикладовых.

Палеоберезеллиды, донецеллиды, березеллиды и уралопораллиды по всем основным признакам - представители зеленых сифоновых водорослей. Поиски какого-то другого места в системе органического мира для этих форм не диктуются никакой внутренней необходимостью.

Сравнение ископаемых сегментированных трубчатых форм с современными псевдоклеточными сифонокладовыми водорослями убеждает в их значительном морфологическом сходстве.

У многих палеоберезеллид в сечениях перегородок-поясков хорошо видны продольные щели, которые можно трактовать как следы сочленения оболочек смежных сегментов (рис. III.36, III.37). У уралопореллид описаны сплошные

двухслойные поперечные перегородки /Салтовская, 1984б, табл. XII; фиг. 10/. Размеры отдельных деталей строения слоевища у древних и современных форм близки, начальные стадии роста похожи. Совместно с палеоберезеллидами в одних шлифах часто наблюдаются несегментированные трубочки типа *Issinella* и *Vasicekia*. Не исключено, что эти формы представляют сифонные стадии в развитии палеоберезеллид.

Современные сифонокладовые водоросли некоторыми исследователями рассматриваются в ранге класса *Siphonocladophyceae* и в этом случае подразделяются на порядки *Siphonocladales*, *Cladophorales*, *Sphaeropleales* /Виноградова и др., 1980/. Из названных порядков первый включает только морские формы, а два других - пресноводные. В классификации А.Д. Зиновой /1967/ формы сифонокладовых объединены в порядки *Siphonocladales* и *Cladophorales*, которые включены в класс *Chlorophyceae*. Наконец, К.Л. Виноградова /1979; Жизнь растений, 1977/ объединяет все сифонокладовые в один порядок, который относит к сифоновым водорослям.

Ископаемые формы, несмотря на общее морфологическое сходство, в некоторых чертах существенно отличаются от современных сифонокладовых. Они интенсивно обызвествлены, стенки их пронизаны порами, которые распределяются по-разному. Описаны спорангииоподобные образования в центральной полости трубок или в стенках /Салтовская, 1984б/ и т.д. В целом ископаемые сифонокладовые отличаются значительно большим морфологическим разнообразием. В предлагаемой системе трубчатые известковые формы сифонокладового строения объединены в особый подпорядок *Palaeosiphonocladales* /Шуйский, 1985/. Не исключено, что его рационально рассматривать и в ранге отдельного порядка.

ПОДПОРЯДОК PALAEOSIPHONOCLADALES SHUYSKY, 1985

Диагноз. Слоевище обызвествленное. Таллиты цилиндрические трубчатые с пористыми или непористыми стенками. Межсегментные перегородки сплошные или в виде постепенных поясков с крупной центральной порой. Спорангии внутри трубок или в стенках наблюдаются редко /Шуйский, 1985/.

Состав. 2 семейства: *Palaeoberesellaceae* Mamet et Roux, 1974, translat. nov.; *Beresellaceae* Maslov et Kulik, 1956, translat. nov., emend. Shuysky.

Распространение. Кембрий - карбон.

Семейство PALAEOBERESELLACEAE MAMET ET ROUX, 1974, TRANSLAT. NOV.

Диагноз. Межсегментные перегородки с крупной центральной порой, иногда с дополнительными мелкими порами; стенки таллита пористые или непористые, поры простые или разветвленные.

Состав. Трибы: *Kamaeneae*, Shuysky, 1985; *Antracoporellopsisae* Shuysky, 1985; *Exvotariselleae* Shuysky, 1985.

Распространение. Средний девон - средний карбон (преимущественно нижний карбон).

Замечание. Первоначально это семейство рассматривалось в ранге трибы /Mamet, Roux, 1974/.

Триба *Kamaeneae* Shuysky, 1985

Диагноз. Межсегментные перегородки ориентированы перпендикулярно

к стенкам и располагаются через более или менее равные интервалы. Поры в стенках прямые, неветвящиеся.

Состав. *Kamaena* Antrop., 1967; *Kamaenella* Mamet et Roux, 1974; *Palaeoberesella* Mamet et Roux, 1974; *Subkamaena* Berchenko, 1981; *Stylaella* Berchenko, 1981 (табл. XV, фиг. 8, 9; XVI, фиг. 7, 9).

Распространение. Верхний девон – нижний карбон.

Триба *Antracoporelllopsiae* Shuysky, 1985

Диагноз. Межсегментные перегородки плоские или изогнутые, иногда неправильные, ориентированы под разными углами к стенкам таллита. Поры в стенках простые, прямые и изогнутые, иногда дихотомирующие.

Состав. *Antracoporellopsis* Maslov, 1956; *Parakamaena* Mamet et Roux, 1974; *Brazhnikovia* (?) Berch., 1981; *Pokorniella* Vachard, 1977; *Proninella* Reitlinger, 1971 (табл. XVI, фиг. 12).

Распространение. Средний девон – средний карбон.

Триба *Exvotariselleae* Shuysky, 1985

Диагноз. Таллит трубчатый, монилиформный, межсегментные перегородки недоразвитые, возможно слабо обвязывающиеся. Поры в стенках простые неветвящиеся или дихотомирующие.

Состав. *Exvotarisella* Elliott, 1970; *Pseudokamaena* Mamet, 1972; *Dokuchaevskella* Berch., 1981 (табл. XVI, фиг. 8).

Распространение. Нижний карбон.

Семейство BERESELLACEAE MASLOV ET KULIK, 1956,

TRANSLAT. NOV., EMEND. SHUYSKY

Диагноз. Таллит цилиндрический, субцилиндрический, трубчатый, иногда с пережимами. Межсегментные перегородки сплошные, нерегулярные или регулярные, ориентированы перпендикулярно или наклонно к стенкам, наблюдаются не у всех экземпляров. Стенки трубок относительно толстые, пористые; поры распределяются беспорядочно или собраны в виде поясковых сгущений.

Состав. Трибы: *Donezelleae* Term. et Vachard, 1975, translat. nov.; *Bereselleae* Masl. et Kulik, 1956; *Uraloporelleae* Shuysky, 1985; *Calcicaulisae* Shuysky, triба nov.; *Catenaelleae* Shuysky, triба nov.

Распространение. Нижний девон – пермь.

Триба *Donezelleae* Termier et Vachard, 1975, translat. nov.

Диагноз. Слоевище псевдоклеточного строения, прямостоячее или стоящееся; межсегментные перегородки с крупной центральной порой, стенки пористые или непористые.

Состав. *Donezella* Maslov, 1929; *Praedonezella* Kulik, 1973; *Claracrusta* Vachard, 1980; *Berestovia* Berchenko, 1983.

Распространение. Нижний карбон – пермь.

Замечание. Внешне таллиты донецеллид напоминают палеоберезеллиды, но в промежутках между поясковыми перегородками у них наблюдается темный карбонат. При хорошей сохранности материала этот темный карбонат оказывается сгущением тонких пор, перпендикулярных внешней стекловатой стенке труб-

ки. Таким образом, по внутреннему строению донецеллы близки к березеллидам. Род *Berestovia*, вероятно, синоним рода *Claracrusta*.

Триба *Bereselleae* Maslov et Kulik, 1956

Диагноз. Таллит цилиндрический, трубчатый, с регулярными перегородками из светлого кальцита. Иногда наблюдаются дополнительные сплошные перегородки. Поры в стенках распределяются в виде поясковых сгущений, открываются во внутреннюю полость трубы, а с наружной стороны покрыты тонким стекловатым слоем.

Состав. *Beresella* Machaev, 1939; *Dvinella* (*Dvinella*) Chvorova, 1949; *D.* (*Trinodella*) Masl. et Kulik, 1955; *D.* (*Ardengostella*) Vachard, 1977; *Goksuella* Güvenc, 1965; *Einoriella* Saltovsk., 1984 (табл. XVI, фиг. 10, 11, 13).

Распространение. Карбон.

Триба *Uraloporellae* Shuysky, 1985

Диагноз. Таллит цилиндрический, трубчатый, стенки пористые. Поры распределяются более или менее равномерно, сквозные или закрыты тонким наружным стекловатым слоем.

Состав. *Uraloporella* Korde, 1950; *Jansaella* Mamet et Roux, 1974; *Samarella* Masl. et Kulik, 1955; *Eouraloporella* Berchenko, 1981; *Luteotubulus* Vachard, 1977; *Zidella* Saltovsk., 1984; *Nanopora* (?) Wood, 1964; *Pseudonanopora* (?) Mamet et Roux, 1975 (табл. XVI, фиг. 14).

Распространение. Верхний девон – средний карбон.

Замечание. Роды *Nanopora* и *Pseudonanopora* характеризуются крупной пористостью и в этом смысле не отличаются от типичных дазикладовых водорослей. Единственное осложнение – тонкие поперечные перегородки в трубках /Mamet, Roux, 1974; Берченко, 1981/. Роды *Uraloporella* и *Samarella*, по мнению К.Б. Кордэ /1973/, являются синонимами. Самостоятельность рода *Luteotubulus* также нельзя считать доказанной.

Триба *Calcicaulisae* Shuysky, triba nov.

Диагноз. Таллит цилиндрический, трубчатый, со сферическими лабиринтовидными или цилиндрическими постепенными камерами – спорангиями (?). Поперечные перегородки гораздо тоньше стенок, сплошные, наблюдаются редко.

Состав. *Calcicaulis* Shuysky et Schirschova, gen. nov. (см. раздел "Материалы к систематике...").

Распространение. Нижний и средний девон.

Триба *Catenaelleae* Shuysky, triba nov.

Диагноз. Таллит субцилиндрический, иногда с пережимами. Поперечные перегородки сплошные, примерно одинаковой толщины со стенками. В стенках и перегородках наблюдаются редкие крупные поры.

Состав. *Catenaella* Shuysky, gen. nov.; *Parmacaulis* Shuysky et Schirschova, gen. nov.; *Kundatia* (?) Korač (табл. XVI, фиг. 5, 6).

Распространение. Нижний кембрий – нижний девон.

Замечания. Род *Kundatia* включен в данную трибу в связи со сходством его по фотоизображениям /Кордэ, 1973, табл. VII, фиг. 1–5; VIII, фиг. 1/ с нижнедевонским родом *Parmacaulis* (см. Прил., табл. IX, фиг. 5). Описание рода *Kundatia* /Кордэ, 1973, с. 120/ мало соответствует объекту,

поскольку он представляет собой известковую трубку с регулярными поперечными перегородками. Если систематическое положение данного рода нами определено правильно, то это самый древний из представителей сифонокладовых водорослей.

ВОДОРОСЛИ НЕЯСНОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

В заключение обзора по зеленым водорослям рассмотрим несколько родов, систематическая принадлежность которых по тем или иным причинам неясна.

Семейство Microcodiaceae Maslov. Семейство было выделено В.П. Масловым /1956б/ с включением в него трех родов: *Microcodium* Glück 1914 (мел, третичные); *Nannoconus* Kamptner, 1938 (юра-мел); *Nuia* Maslov, 1954 (ордовик, синоним – *Bogutschanophycus* Korde, 1954). Характеристика родов дана в монографии "Основы палеонтологии" /1963, с. 262–264/ и в специальной статье В.П. Маслова /1967/. Высказывалось мнение о принадлежности микрокодий к проблематике, неорганическим образованиям, остаткам животных, а также к сифоновым или синезеленым водорослям. В.П. Маслов придерживался последней точки зрения, но окончательно вопрос так и не решен.

Род *Mizziella* Maslov /Маслов, 1956б, с. 52–54: Основы палеонтологии, 1963, с. 206/ по описанию представляет собой членистое слоевище, построенное по типу *Mizzia*. Членики округлые и цилиндрические, пронизанные сложной системой каналов и полостей. Автор не привел фотоизображений, поэтому строение таллита и систематическое положение рода остаются неясными. Необходимо повторное изучение голотипа. Пример с родом *Mizziella* поучителен в том отношении, что он показывает обязательность фотографий при описании новых водорослей. Подобный случай имел место и с родом *Uva* Maslov /Маслов, 1956б, с. 245/, который также был показан не на фотографии, а на рисунках (Там же, рис. 124). Только после того как был опубликован более полный рисунок /Маслов, 1973, рис. 13, в/, строение таллитов *Uva* Maslov стало понятным (см. описание рода *Botryella* в разделе "Материалы к систематике..."). Аналогичные precedents не единичны и часто ведут к путанице, как, например, с родом *Dasyporella* Stolley /Гниловская, 1972, с. 65; Кордэ, 1973, с. 52/.

Род *Consinocodium* Endo, 1961 /Bassouillet et al., 1983, р. 495–496; pl. 5, fig. 2/ описан из юрских отложений Японии. Слоевище представляет собой овальное образование концентрического строения. Размеры слоевища 4–6 мм, толщина отдельных концентрических зон 0,27–0,45 мм. Эти зоны пронизаны простыми, радиально ориентированными канальцами. Дж. Бассуле и соавторы / Bassouillet et al., 1983/ отнесли данные образования к "удотеевым" водорослям. По морфологическим особенностям радиальных каналов (сифонов?) они имеют что-то общее с водорослями группы *Garwoodia* *Hedstroemia*, которые в данной работе включены в отдел синезеленых водорослей. Ни с одним из рассмотренных порядков *Siphonophycaceae* род *Consinocodium* в настоящее время увязать нельзя.

Следует здесь упомянуть также мезозойский род *Lithocodium* Elliott, / Elliott, 1956; Johnson, 1964a; Основы палеонтологии, 1963/, который по своим морфологическим признакам тяготеет не к зеленым, а к синезеленым водорослям (или красным?). Он близок к родам *Marinella* Pfender и *Stenoporidium* Yabe et Tayama.

Род *Fasciella* Ivanova /Иванова, 1973, с. 39; табл. XXI, фиг. 2; табл. XXVII, фиг. 1–6/. Описание данного рода опубликовано в печати в 1973 г. одновременно с описанием совершенно аналогичных форм под назва-

нием *Shartymorphycus* Kulik /Кулик, 1973, с. 45; табл. IV, фиг. 2-6; табл. III, фиг. 7/. Б. Мамэ и А. Ру / Mamet, Roux, 1977, p. 264/ обратили внимание на то, что публикация Р.М. Ивановой на несколько месяцев опередила работу Е.Л. Кулик, поэтому по правилам приоритета /Международный кодекс..., 1974/ род *Shartymorphycus* следует считать младшим синонимом рода *Fasciella*. Фасциеллы распространены в узком стратиграфическом интервале визейско-башкирских отложений. В виже они играют породообразующую роль, слагая цельные пласти известняков /Иванова, 1973/.

По своему строению *Fasciella* – довольно сложный организм. Он представляет собой тонкую, меняющуюся толщины ленту, как бы навитую на центральный стержень. Центральный стержень может ветвиться, и соответственно усложняется вся структура "колонии". Рост *Fasciella* начинается от базальной пластины /Кулик, 1973/. У типового вида *Fasciella* (*F. kizilica* Ivanova = *Sh. fusus* Kulik) на каждой ветви колонии навивается от двух-трех до пяти-шести слоев.

У другого вида, описанного Е.Л. Кулик (*Sh. multiplex* Kulik), ветви однослойные. Эти формы О.И. Берченко /1981/ выделила в отдельный род *Kulikaella* с типовым видом *K. unistratosa* Berch. (турне). Формы, близкие к *Kulikaella*, но отличающиеся развитием центральной полости постоянного диаметра (след центрального стержня) и отсутствием внешних пережимов, В.Д. Салтовская /1984б/ описала под новым родовым названием *Frustulata* (вице Зеравшано-Гиссарской области).

Систематическое положение фасциелл не определено. Е.Л. Кулик считала их зелеными водорослями. Б. Мамэ и А. Ру, давшие хорошую реконструкцию этого рода / Mamet, Roux, 1975a, fig. 4/, отнесли его к "кодиевым" без каких-либо на то оснований. По мнению О.И. Берченко, фасциелл следует причислить к классу улотриковых водорослей, но эта точка зрения никак не аргументирована. По-видимому, правильнее всего до окончательного выяснения систематического положения рода оставить его в группе проблематичных организмов.

* * *

В рассмотренную систему надродовых таксонов сифоновых водорослей в общей сложности вошло около 300 родов. Определенное число давно известных а также недавно описанных родов (около 40-50) по различным причинам не включено в выделенные семейства и трибы. Это, в частности, роды *Andrusoporella* Bystr., *Anfractuosoporella* Tchuv., *Buzgulella* Korde, *Briardina* Munier-Chalm., *Coelotrochium* Schlüt., *Conipora* d'Archiac, *Crassikamaena* Brenck., *Cribrokamaena* Brenck., *Cummigsella* Mamet et Roux, *Dactyloporella* Karrer, *Decaisnella* Munier-Chalm., *Dolioporella* Gnil., *Eomizzia* Endo, *Frederica* Barta-Calm., *Givetianella* Mamet et Preat, *Globuliferoporella* Tchuv., *Griphoporella* Pia, *Haploporella* Parker et Jones, *Herouvalina* Munier-Chalm., *Larvaria* Defrance, *Munieria* Deecke, *Neodasyporella* Endo, *Nemacroporella* Crescenti, *Pagodaporella* Elliott, *Palaemicrocodium* Mamet et Roux, *Permopora* Elias, *Polytripa* Defrance, "Poncetella" Mamet et Roux, *Poikiloporella* Pia, *Pseudoactinoporella* Conrad, *Pseudoepimastopora* Endo, *Pseudoissinella* Mamet et Rudl., *Queenslandella* Mamet et Roux, *Pseudovermiporella* Elliott, *Roberzia* Choubert, *Sarfatiella* Conrad et Peyb., *Scribroporella* Spriest., *Sestrosphaera* Pia, *Shigoporella* Endo, *Sinuatoporella* Gnil., *Sokovella* A. Istchenko, *Thailandoporella* Endo, *Velomorpha* Stolley, *Uterioides* Segonzac, *Yukonella* Mamet et Rudl., *Zaporella* Racz, *Zeapora* Penecke.

Положение этих родов должно определиться в дальнейшем по мере совершенствования всей системы собственно сифоновых, дазикладовых и сифонокладовых водорослей.

МАТЕРИАЛЫ К СИСТЕМАТИКЕ СИФОНОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ*

Настоящий раздел содержит сокращенное описание новых таксонов, которые были включены в рассмотренные выше классификации. Описанный материал хранится в Уральском геологическом музее г. Свердловска (УГМ), коллекции М-9а, п-215, п-216, в музее Института геологии и геохимии УНЦ АН СССР (музей ИГиГ), коллекция 11СП, и в музее производственного объединения "Уралгеология" (музей УПГО), коллекция 1808, 1976 и 2036.

К вопросу о ревизии рода *Lancicula* Maslov

Широко известный род *Lancicula* впервые был установлен В.П. Масловым /1956а, б/ в крековских слоях лохковского яруса Салаира. Вместе с ланцикулами были обнаружены и описаны другие сифонеи, в частности *Litanaia*, *Abacella*, *Uva*, *Amicus*, *Paradella*. В совокупности все перечисленные формы составили основу оригинального нижнедевонского комплекса водорослей, о существовании которого до работы В.П. Маслова никто даже не подозревал.

Позднее отдельные элементы этого комплекса, и в том числе представители рода *Lancicula*, были выявлены на Алтае, в Зеравшано-Гиссарской горной области, на Вайгаче, Пай-Хое, Урале /Шуйский, 1973а, в, 1978; Шуйский, Ширшова, 1985/, а за пределами СССР - в Греции, Италии, Франции, Югославии и Австралии / Johnson, 1964а; Kauffmann, 1965; Palla, 1965, 1966, 1967; Pantić, 1973; Poncet, 1967/. За истекшие годы объем рассматриваемого альгокомплекса существенно вырос за счет включения в его состав таких родов, как *Liłtopora* Johnson, *Albertaporella* Johnson (A. konstantini Poncet), *Clibeca* Poncet, *Paralancicula* Shuysky, *Circella* Schirschova, *Parmiella* Schirschova, *Botrys* Schirschova, *Lulipora* Shuysky (описание четырех последних родов находится в печати), описываемых ниже родов трибы *Lanciculeae*, а также *Botryella*, *Ivdelipora*, *Coticula*, *Funiculus*, *Calcicaulis*, *Ampullipora*, *Ulocladia*, *Demidella* (красные водоросли) и др.

Таким образом, имеются все основания говорить о самостоятельной раннедевонской альгофлоре, часть открытия которой по праву принадлежит В.П. Маслову. Областью наиболее богатого развития этой альгофлоры пока является Урал /Шуйский, 1973в/.

Ланцикулиды в связи с особой выразительностью внешней формы, а также относительно частой встречаемостью занимают центральное место в раннедевонской альгофлоре и в известном смысле могут служить ее символом. Они распространены в относительно узком стратиграфическом интервале от лохкова до эйфеля включительно, но максимального разнообразия достигают в прагиене и злихове (тошемский и карпинский горизонты на Урале). Необычайное обилие ланцикул и других водорослей в нижнем и низах среднего девона на Урале объясняется широким распространением в данном регионе рифовых фаций соответствующего возраста.

* Материалы подготовлены В.П. Шуйским и Д.И. Ширшовой.

Морфология ланцикул, для краткости названная нами ланцикулоидной, очень характерна и в порядке *Siphonales* не имеет аналогов. Подобные формы таллитов наблюдаются только у некоторых дазикладовых из семейства *Acetabulariaceae* при совершенно ином внутреннем строении.

Слоевище ланцикул состоит из центрального пучка сифонов, в результате интенсивной минерализации превращенного в рахис – массивный известковый стержень, пронизанный тонкими продольными каналами. Боковые ассимиляционные ответвления распределяются вдоль рахиса в виде регулярных поясковых сгущений, которые после обызвествления превращаются в массивные конические или воронковидные тела – артикулы. Морфологические элементы таллитов ланцикул, по-видимому, довольно полно передают анатомические особенности слоевища. Остается неизвестным только строение необызвествленных дистальных окончаний периферических ответвлений.

С самого начала изучения ланцикул в качестве определяющего видового признака принималась форма артикул в продольных осевых сечениях. Она отличается большим разнообразием, что отражено в развернутых диагнозах рода /Шуйский, 1973а, в/. По этому принципу, в частности, выделены все уральские виды.

Общий силуэт слоевища ланцикулид, зависящий от формы артикул и их расположения на рахисе, действительно оказался устойчивым и надежным признаком, позволяющим однозначно определять ланцикулы не только в шлифах, но даже в образцах и непосредственно на обнажениях. Однако довольно скоро обнаружилось, что применение данного критерия неизбежно ведет к расширенному пониманию видов, а это снижает их стратиграфическую ценность. При существующем подходе разного рода вариации внешней формы таллитов и отдельных элементов внутреннего строения приходится приписывать явлениям внутривидовой изменчивости, хотя морфологические модификации нередко обнаруживают устойчивость во времени и представляют собой достаточно четко очерченные самостоятельные виды и подвиды.

Таким образом, ясно, что форма таллитов ланцикул – это признак не видового, а более высокого, родового систематического ранга. Следовательно, род *Lancicula* в установившемся понимании является сборным. Ланцикулоидной формой строения, так же как, например, сферической, цилиндрической и т.д., об-

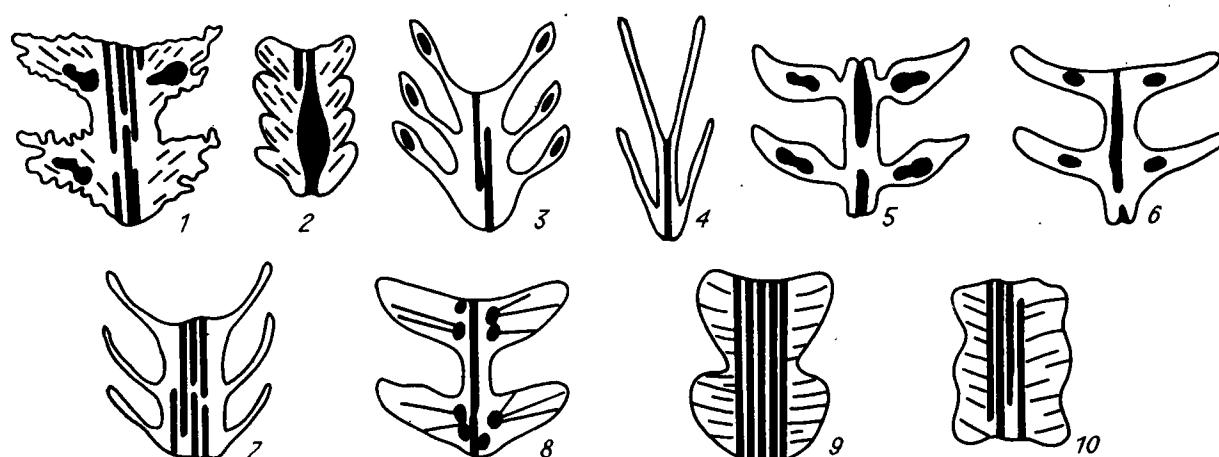


Рис. III.38. Силуэтные изображения основных представителей семейства *Lanciculaceae*.

1 – *Lancicula*; 2 – *Quasilancicula*; 3 – *Hasticula*; 4 – *Lanciculella*; 5 – *Lepidolancicula*; 6 – *Planclancicula*; 7 – *Lanciculina*; 8 – *Cauculicula*; 9 – *Voycarella*; 10 – *Semilancicula*.

ладает не один, а целая группа генетически близких родов, выяснение истории развития и филогении которых - дело будущего.

В предварительном варианте ревизии ланцикулид нами были описаны семь родов: *Lancicula* sensu proprio, *Planolancicula*, *Lepidolancicula*, *Quasilancicula*, *Lanciculella*, *Hasticula*, *Lanciculina* /Шуйский, Ширшова, 1985/. В предлагаемом разделе кроме перечисленных описываются три новых рода и несколько видов. Схематизированные силуэтные изображения ланцикулид показаны на рис. III .38.

ПОРЯДОК SIPHONALES WILLE, 1884

(EMEND. BLACK. ET TANSL., 1902)

Триба *Lanciculeae* Shuysky, 1985

Подтриба *Lanciculineae* Shuysky, subtriba nov.

Диагноз. Формы ланцикулоидные. Артикулы конусообразные, воронко-видные, чашеобразные и т.д., фестончатого строения, с зубчатым верхним краем (см. /Шуйский, 1973в, с. 62/).

Состав. *Lancicula* Masl., 1956; *Planolancicula* Shuysky, 1985; *Lepidolancicula* Shuysky, 1985; *Quasilancicula* Shuysky, 1985; *Lanciculella* (?) Shuysky, 1985; *Hasticula* Shuysky et Schirschova, 1985; *Lanciculina* Shuysky, 1985.

Род *Lancicula* Maslov, 1956; sensu proprio

Lancicula: Маслов, 1956б, с. 237-242.

Типовой вид - *Lancicula alta* Masl., 1956 (см. /Маслов, 1956б, с. 237-242/).

Диагноз. Артикулы крупные, массивные, конусообразные и чашеобразные, зазубренные, нередко неправильные, асимметричные; фертильные пузыри мелкие, неправильной формы, на концах периферических ответвлений в разных участках артикул.

Видовой состав. Типовой вид. Лохков - эйфель.

Замечания. Значительная часть ланцикулид в шлифах представлена попоперечными и косыми сечениями, что не позволяет их идентифицировать даже с точностью до рода, если рядом не присутствуют продольные близосевые сечения. В таких спорных случаях предлагается сохранить название *Lancicula* sensu lata.

Род *Planolancicula* Shuysky, 1985

Planolancicula: Шуйский, Ширшова, 1985, с. 100.

Типовой вид - *Lancicula plana* Shuysky, 1973 (см. /Шуйский, 1973в, с. 66/).

Диагноз. Центральный стержень тонкий, хорошо выраженный; артикулы уплощенные блюдцеобразные; фертильные пузыри мелкие, овальной формы, расположены периферично.

Видовой состав. Типовой вид. Прагиен.

Род *Lepidolancicula* Shuysky, 1985

Lepidolancicula: Шуйский, Ширшова, 1985, с. 100.

Типовой вид. *Lancicula lancea* Shuysky, 1973 (pars.) (см. /Шуйский, 1973в, с. 68-69, табл. XVI, фиг. 2, рис. 19-21).

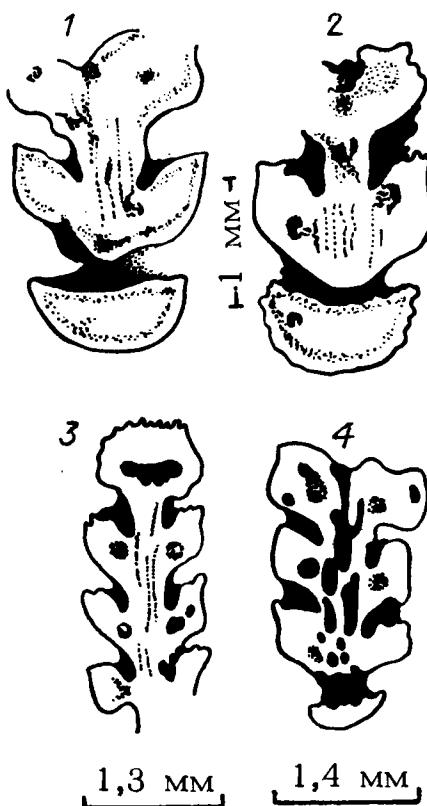
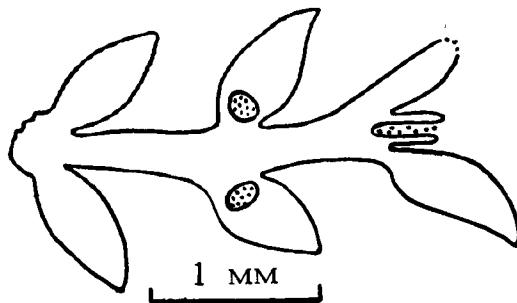


Рис. III.39. *Lepidolancicula kakvensis* Shuysky sp. nov.; продольное близосевое сечение таллита, голотип /Шуйский, 1973в/.

Рис. III.40. *Lepidolancicula crassa* Schirschova; продольные сечения таллитов.

1 - экз. 1976/36а, 2 - экз. 1976/36б, 3 - голотип 1976/38, шл. 733/521; то же местонахождение; прагиен, тошемский горизонт. Музей УПГО, кол. 1976 /Шуйский, Ширшова, 1985/; 4 - экз. 1976/36в, шл. 733/399-1, восточный склон Северного Урала, Парминский участок; злихов, карпинский горизонт.

Диагноз. Центральный стержень тонкий, хорошо выраженный, периодические расширения (артикулы) радиально-симметричные, фестончатые, в продольных сечениях ланцетовидные.

Видовой состав: *L. lancea* (Shuysky), 1973; *L. valeriae* (Pantic), 1973; *L. crassa* Schirschova, 1985; *L. kakvensis* Shuysky, 1985; *L. distorta* Shuysky et Schirsch., sp. nov. Прагиен - Эйфель.

Lepidolancicula kakvensis Shuysky, 1985

Рис. III.39

Lepidolancicula kakvensis: Шуйский, Ширшова, 1985, с. 100, рис. 1а.

Lancicula lancea (pars.): Шуйский, 1973а, с. 10, табл. III, фиг. 3, рис. 4, 61; Шуйский, 1973в, с. 68–69, табл. XVI, фиг. 3, рис. 19, 1.

Видовое название – по местонахождению голотипа.

Голотип – экз. № п-216/1. УГМ, шлиф 231; восточный склон Ср. Урала, р. Каква; нижний девон, злихов, карпинский горизонт.

Описание. Артикулы далеко отстоящие друг от друга, в сечении ланцетовидные, шириной 1,2–2,0 мм. Центральный стержень тонкий, диаметром 0,2–0,4 мм, осевых сифонов три–четыре, ширина их 0,1–0,12 мм. Фертильные пузырьки мелкие овальные, диаметром 0,1–0,2 мм, располагаются перицентрально.

Сравнение. От других видов отличается мелкими размерами и перицентральным положением фертильных пузырей, большим расстоянием между соседними артикулами.

Распространение. Верхи нижнего девона (карпинский горизонт) и низы среднего (Эйфель, Тальтийский горизонт); восточный склон Ср. Урала, р. Каква.

Материал. Три полных экземпляра и до десяти обломков.

Lepidolancicula crassa Schirschova, 1985

Табл. VIII, фиг. 6, 7, рис. III.40

Lepidolancicula crassa: Шуйский, Ширшова, 1985, рис. 1, б-д.

Видовое название - *crassa* - толстая (лат.).

Голотип - экз. № 1976/38-1. Музей УПГО, шлиф 733/521; восточный склон Сев. Урала. Парминский участок; нижний девон, прагиен, тошемский горизонт.

Описание. Форма артикул в продольных сечениях утолщенно-ланцетовидная. Артикулы расположены тесно на расстоянии 0,08–0,12 мм, иногда непосредственно примыкают друг к другу; верхние края их расщеплены или слегка зазубрены. Диаметр расширений 1,2–2,6, высота 0,8–1,2 мм, диаметр центрального стержня 0,4–1,0 мм, осевых сифонов три–четыре, их ширина 0,16–0,17 мм. Фертильные пузыри угловато–округлой или грушевидной формы, размером 0,12–0,4 мм, располагаются периферийно.

Сравнение. От наиболее близкого вида *L. lancea* отличается укороченной и уплощенной формой боковых расширений, зазубренностью внешнего края, меньшими размерами и периферийным расположением фертильных пузырей.

Распространение. Нижний девон, злихов, карпинский горизонт восточного склона Сев. Урала, Парминский и Черемуховский участки.

Материал. Около 20 экземпляров хорошей сохранности в продольных сечениях и большое количество обломков.

Lepidolancicula distorta Shuysky et Schirschova, sp. nov.

Табл. XV, фиг. 2.

Видовое название - *distorta* - исковерканная (лат.).

Голотип - экз. № 1976/31-1. Музей УПГО, шлиф 727/724; восточный склон Сев. Урала, Тошемский участок; нижний девон, прагиен, тошемский горизонт.

Описание. Все морфологические элементы таллита отличаются невыдержанностью размеров, искривленностью. Чашевидные расширения (артикулы) неправильно ланцетовидные, диаметром 1,7–2,5 мм. Осевой стержень изменчивого диаметра, с тремя–четырьмя сифонами шириной 0,15–0,25 мм. Фертильные камеры мелкие, угловато–округлые, располагаются периферийно. Длина таллита, состоящего из трех артикул, – 1,7–2,1 мм.

Сравнение. От других представителей рода новый вид отличается неправильной формой всех элементов строения.

Замечания. Среди ланцикулид встречаются уродливые формы, систематическую принадлежность которых удается установить, если в сечениях артикул улавливаются какие–то признаки исходного "недеформированного" строения. Неясно, являются ли формы данного типа результатом прижизненного патологического изменения водорослей или полноценными видами.

Распространение. Нижний девон, прагиен, тошемский горизонт; вост. склон Сев. Урала, Ивдельский, Североуральский район.

Материал. 5 экземпляров хорошей сохранности.

Род Quasilancicula Shuysky, 1985

Quasilancicula: Шуйский, Ширшова, 1985, с. 101.

Типовой вид - *Lancicula sergaensis* Shuysky, 1973 (см. /Шуйский, 1973в, с. 69–70, табл. XVII, фиг. 4, 5; табл. XVIII, фиг. 1–5, рис. 20/).

Диагноз. Артикулы тесно посаженные, маленькие, охватывающие друг друга, радиально-симметричные; центральный стержень (рахис) почти не выражен; фертильные пузырьки мелкие, приближены к оси.

Видовой состав: *Q. sergaensis* (Shuysky), 1973; *Q. wolfi* (Johnson), 1964; *Q. sp. 1* (Poncet), 1967; *Q. parvula* Shuysky et Schirschova, sp. nov. Прагиен, злихов.

Quasilancicula parvula Shuysky et Schirschova, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 3.

Видовое название - *parvula* - очень маленькая (лат.).

Голотип - экз. № 1976/160-1. Музей УПГО, шлиф 2009/86; восточный склон Сев. Урала, Парминский участок; нижний девон, злихов, карпинский горизонт.

Описание. Все детали строения маленькие. Длина таллита, состоящего из 18 артикул, около 12 мм, диаметр 0,8-1,15 мм. Высота артикул от 0,29-0,54 до 0,6-0,8 мм. Предыдущие артикулы охватывают последующие и нередко прирастают краями. Осевой стержень не выражен.

Сравнение. От других видов отличается мелкими размерами и развитием анатомозов между соседними расширениями (артикулами).

Распространение. Нижний девон, злихов, карпинский горизонт; восточный склон Сев. Урала, Ивдельский район.

Материал. Один экземпляр хорошей сохранности в близосевом сечении и несколько обломков в разных сечениях.

Род Lanciculella Shuysky, 1985

Lanciculella: Шуйский, Ширшова, 1985, с. 101.

Типовой вид - *Lancicula sagittata* Shuysky, 1973 (см. Шуйский, 1973в, с. 67-68, табл. XV, фиг. 6-9, рис. 18/).

Диагноз. Центральный стержень тонкий, легко ломающийся; артикулы в форме высоких тонкостенных кубков или воронок, вложенных друг в друга.

Видовой состав. *L. sagittata* (Shuysky), 1973; *L. gortanii* (Palla), 1966. Прагиен.

Род Hasticula Shuysky et Schirschova, 1985

Hasticula: Шуйский, Ширшова, 1985, с. 102, рис. 2, а, б.

Название рода - от *hasta* - копье (лат.).

Типовой вид - *Hasticula hasta* Schirschova, 1985; нижний девон, Лохков; восточный склон Сев. Урала, Ивдельский район, Новотошемский участок.

Диагноз. Артикулы тонкостенные, воронковидные; в продольных сечениях стенка имеет вид копья, так как в дистальной части она ланцетовидно расширена; фертильные пузыри продолговато-ovalные, располагаются в ланцетовидных дистальных окончаниях боковых расширений.

Видовой состав. *H. hasta* Schirschova, 1985; *H. corniforme* Shuysky et Schirschova, 1985. Лохков.

Hasticula hasta Schirschova, 1985

Табл. VIII, фиг. 1; рис. III.41.

Hasticula hasta: Шуйский, Ширшова, 1985, с. 102, рис. 2, а, б/.

Видовое название - как у рода.

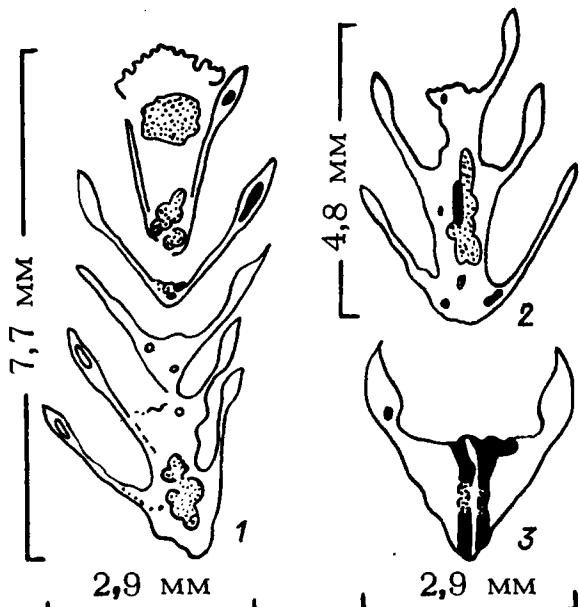


Рис. III.41. Представители рода *Hasticula* Shuysky et Schirschova.

1-2 - *Hasticula hasta* Schirschova: 1 - продольное близосевое сечение, голотип 1976/40, шл. 621/930, восточный склон Северного Урала, Ново-Тошемская площадь, ложков; 2 - продольное, несколько скошенное сечение, экз. 1976/41, шл. 879/390, восточный склон Северного Урала, р. Вагран, ложков; 3 - *Hasticula corniforme* Schuysky et Schirschova, продольное сечение одной артикулы, голотип 1976/42, шл. 8020/1660, местонахождение то же. Музей УПГО, кол. 1976 /Шуйский, Ширшова, 1985/.

Голотип - экз. № 1976/40-1. Музей УПГО, шлиф 621/930; восточный склон Сев. Урала, Ивдельский район, Новотошемский участок.

Описание. Артикулы в форме высоких глубоких воронок, вложенных друг в друга, расположены через 0,3-0,6 мм. В продольном сечении стенка воронки имеет копьевидный профиль; в проксимальной и средней части она очень тонкая - 0,13-0,2 мм (длина этой части стенки 0,4-0,6 мм), далее она постепенно утолщается до 0,3-0,45 мм, а к дистальному концу вновь утоняется и заканчивается заострением. К ланцетовидным дистальным окончаниям приурочены удлиненно-ovalные или щелевидные фертильные камеры.

Диаметр артикул 2,8-2,95, высота 2,1-2,3 мм, диаметр центрального стержня 0,4-0,42 мм. Центральных сифонов четыре-пять, их ширина 0,16-0,21 мм. Длина таллитов (в обломках) до 8 мм.

Сравнение. От *H. corniforme* отличается тонкостенностью воронковидных артикул.

Распространение. Нижний девон, ложков; восточный склон Сев. Урала.

Материал. Два относительно полных экземпляра в продольном сечении хорошей сохранности и несколько обломков.

Hasticula corniforme Shuysky et Schirschova, 1985

Табл. VIII, фиг. 2.

Hasticula corniforme: Шуйский, Ширшова, 1985, с. 102, рис. 2, в.

Видовое название - *corniforme* - рогообразная (лат.).

Голотип - экз. № 1976/42-1. Музей УПГО, шлиф 8020/1660; восточный склон Сев. Урала, р. Вагран; нижний девон, ложков, петропавловская свита.

Описание. Таллит состоит из тесно посаженных воронковидных артикул. Каждая артикула в нижней половине массивная субконическая, а в верхней - утоненная, в сечении ланцетовидная. Ширина артикул 2,8-2,9, высота 2,9-3,2 мм. Мелкие округлые фертильные пузырьки располагаются в дистальной ланцетовидной части воронковидных расширений. Осевых сифонов четыре-пять, их ширина 0,15-0,18 мм. Диаметр центрального стержня 0,45-0,5 мм. Периферические ответвления не сохраняются.

Сравнение. От *H. hasta* данный вид отличается массивностью нижней части воронковидных артикул, другим профилем таллита в продольном сечении.

Распространение. Нижний девон, лохков; восточный склон Сев. Урала, Североуральский район, р. Вагран.

Материал. Один экземпляр хорошей сохранности в продольном сечении и несколько обломков.

Род *Lanciculina* Shuysky, 1985

Lanciculina: Шуйский, Ширшова, 1985, с. 103.

Типовой вид - *Lancicula yugorica* Shuysky, 1973 (см. /Шуйский, 1973в, с. 71, табл. XIX, фиг. 1-2/).

Диагноз. Центральный стержень мощный, с многочисленными сифонами; артикулы тонкостенные, воронковидные или чашевидные, с заостренными и загибающимися вовнутрь дистальными краями.

Видовой состав. Типовой вид. Нижний девон, пражский ярус. Пай-Хой.

Подтриба *Voycarellinae* Shuysky, subtriba nov.

Диагноз. Формы ланцикулоидного строения. Периодические расширения (артикулы) субконической формы, массивные, нефестончатые, с гладкой наружной поверхностью.

Состав. *Voycarella* Shuysky et Schirschova, gen. nov.; *Sauculicula* Shuysky et Schirschova, gen. nov.; *Semilancicula* Shuysky, gen. nov.

Род *Voycarella* Shuysky et Schirschova, gen. nov.

Название рода - от р. Войкар.

Типовой вид. *Voycarella magna* Shuysky et Schirschova, sp. nov.; нижний девон, злихов, карпинский горизонт; восточный склон Приполярного Урала, бассейн р. Войкар, район оз. Дзоля-Варчаты.

Диагноз. Артикулы крупные, массивные, правильной выпукло-конической формы, с гладкой поверхностью. Центральный стержень цилиндрический, с признаками псевдопаренхимного строения, состоит из 25-40 сомкнутых сифонов. Периферические ответвления цилиндрические, иногда изогнутые, распределются равномерно, без образования пучков. Остатки репродуктивных органов не наблюдались.

Сравнение. От других ланцикулид данный род отличается правильной усеченно-яйцевидной формой артикул и характером распределения периферических ответвлений. У большинства ланцикул боковые ответвления образуют пучки. В данном случае ответвления (поры) распределяются равномерно, по типу рода *Litanaia*. В этом отношении новый род сходен с *Semilancicula* gen. nov., но резко отличается от него формой артикул.

Видовой состав. Типовой вид. Нижний девон, злихов, карпинский горизонт.

***Voycarella magna* Shuysky et Schirschova, sp. nov.**

Табл. VIII, фиг. 8-10; рис. III.42

Видовое название - *magna* - большая (лат.).

Голотип - экз. № 11СП/1. Музей ИГиГ, шлиф 659; восточный склон Приполярного Урала, бассейн р. Войкар, западнее оз. Дзоля-Варчаты, руч. Дорожный; нижний девон, злихов, карпинский горизонт.

Описание. Артикулы массивные, выпукло-конической или усеченно-яйцевидной формы, с верхней стороны уплощенные, по внешнему краю заостряющиеся, иногда вытянутые в виде тонкого узкого козырька. Диаметр таллита

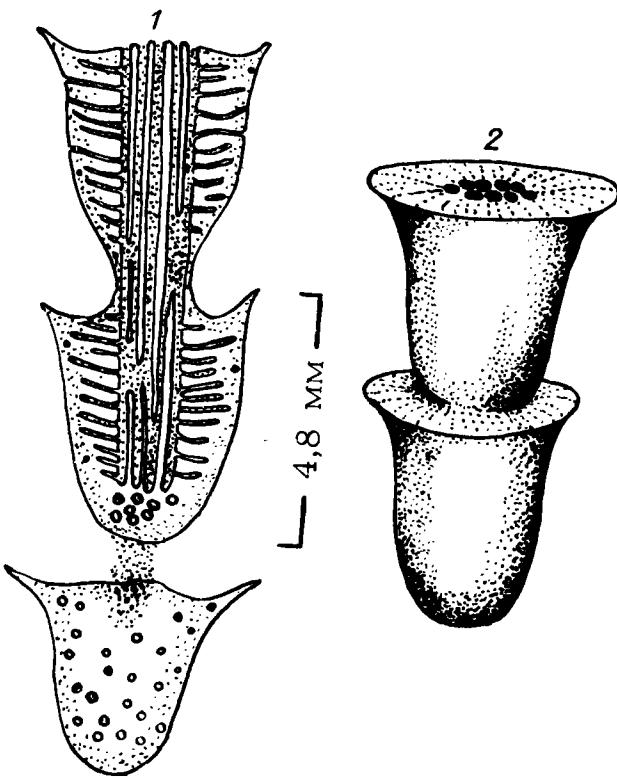


Рис. III.42. *Voycarella magna*
Schuysky et Schirschova, gen.
et sp. nov.

1 - продольное сечение таллита, го-
лотип 11СП/1, шл. 659, восточный
склон Приполярного Урала, оз. Дзоля-
Варчаты, нижний девон, злихов, карпин-
ский горизонт; 2 - реконструкция талли-
та, общий облик, ув. около 6-7. Музей
ИГиГ, кол. 11СП.

от 2,3-2,5 до 3,8-4,5 мм, высота артикул от 3,2-3,4 до 4,6-4,8 мм, рас-
стояние между соседними артикулами
0,8-0,9 мм. Осевой стержень прямой
или слабо изогнутый цилиндрический, ди-
аметром 1,25-1,7 мм. Центральных си-
фонов 27-40, диаметр их 0,13-0,17 мм.
Периферические ответвления свободные,
неветвящиеся, иногда изогнутые, по вы-
соте конических артикул распределяют-
ся равномерно, ориентированы под прямым углом к оси таллита. Диаметр от-
ветвлений 0,1-0,12 мм, в дистальной части до 0,13-0,15 мм. Длина их у
верхнего края артикул до 1,1-1,25 мм, книзу постепенно уменьшается до 0.

Замечания. По типу распределения периферических ответвлений данный вид сходен с *Semilancicula robusta* и питанаями. По форме артикул, их размерам, строению осевой части таллита описываемый вид стоит особняком среди всех известных ланцикулид.

Распространение. Нижний девон, злихов, карпинский горизонт восточного склона Приполярного Урала. Сходные формы плохой сохранности наблюдались нами в одновозрастных отложениях западного склона Юж. Урала, Акберда, скв. 63 (кол. И.А. Щекотовой).

Род *Cauculicula* Shuysky et Schirschova, gen. nov.

Название рода - от *caucula* - чашечка (лат.).

Типовой вид - *Cauculicula venusta* Shuysky et Schirschova, sp. nov.; средний девон, эйфель, тальтийский горизонт; восточный склон Сев. Урала, пос. Черемухово.

Диагноз. Артикулы в виде перевернутых, низких, правильных, симметричных конусов, в верхней части слегка вогнутых. Центральный стержень тонкий, легко ломающийся. Периферические каналы простые, иногда немного изогнутые, распределяются веерообразно, открываются на боковой поверхности артикул, реже вверху. Фертильные камеры мелкие, угловато-округлые, располагаются периферально.

Сравнение. От других ланцикулид отличается формой артикул.

Видовой состав. Типовой вид. Верхи нижнего - низы среднего де-
вона.

***Cauculicula venusta* Shuysky et Schirschova, sp. nov.**

Табл. VIII, фиг. 3-5

Видовое название - *venusta* - красивая (лат.).

Голотип - экз. № 1808/53-1. Музей УПГО, шлиф 4275/407; восточный склон Сев. Урала, Североуральский район, пос. Черемухово; средний девон, эйфель, тальтийский горизонт.

Описание. Артикулы низкоконические, радиально-симметричные, с гладкой поверхностью, диаметром 2,6-3,1 и высотой 1,3-1,6 мм. Центральный стержень тонкий, диаметром 0,29-0,35 мм, по-видимому, легко ломался, так как в большинстве случаев наблюдаются разрозненные артикулы. Расстояние между последующими артикулами до 0,1-0,12 мм, иногда они непосредственно примыкают друг к другу. Осевых сифонов три-четыре, ширина их 0,15-0,2 мм.

Фертильные камеры угловато-округлые, мелкие, размером от 0,25-0,29 до 0,4 мм, располагаютсяperiцентрально по нескольку штук вдоль оси таллита. Периферические ответвления цилиндрические или слегка расширенные в проксимальной и дистальной частях, располагаются веерообразно, открываясь наружу на боковой поверхности артикула, реже вверху, ширина их 0,07-0,12 мм.

Распространение. Нижний девон, элихов, карпинский горизонт и средний девон, эйфель, тальтийский горизонт восточного склона Сев. Урала, Североуральский и Ивдельский районы.

Материал. Один экземпляр из двух артикулов в продольном сечении (голотип) и около десяти отдельных артикулов хорошей сохранности.

Род *Semilancicula* Shuysky, gen. nov.

Название рода - от *semi* - полу- (лат.) + *Lancicula*.

Типовой вид - *Litanaia robusta* Johnson (pars.) Johnson, 1964b, p. 100, tab. 26, fig. 8-10; tab. 27, fig. 1.

Диагноз. Формы ланцикулоидного облика. Центральный стержень относительно крупный, артикулы массивной округло-конической формы, слаборасчлененные, следуют непосредственно друг за другом. Репродуктивные органы не наблюдались.

Замечания. Дж. Джонсон / Johnson, 1964/, давший описание вида *Litanaia robusta* из формации Набриджин Австралии, привел четыре фотоизображения этого вида. Из них только одно изображение (tab. 27, fig. 1) может соответствовать роду *Litanaia*. Не случайно оно было повторено и в сводке французских авторов / Bassoullet et al., 1983, tab. 9, fig. 6/. На трех других фотографиях Дж. Джонсона (tab. 26, fig. 8-10) показаны явно ланцикулоидные формы, обладающие чертами как литанай, так и ланцикула.

Эти формы и предлагается выделить в новый род *Semilancicula*. В филогенетическом смысле они или подобные им водоросли являются связывающим звеном между истинными литанаями и ланцикулами типа *Quasilancicula wolfi* (Johnson) и *Lancicula alta* (Masl.). Происхождение ланцикулид от ствола *Dimorphosiphon* - *Paralitanaia* - *Litanaia* кажется довольно очевидным.

Видовой состав. Типовой вид. Нижний девон, формация Набриджин, Новый Южный Уэльс, Австралия; нижний девон восточного и западного склонов Урала.

Новые водоросли порядка *Siphonales*

Триба *Ampulliporeae* Shuysky, triба nov.

Род *Ampullipora* Shuysky, gen. nov.

Название рода - от *ampulla* - ампула, колба (лат.).

Типовой вид - *Ampullipora subita* Shuysky, sp. nov.; нижний девон, лохков, нижнекрековский горизонт; Салаир, район г. Гурьевска.

Диагноз. Таллит субцилиндрический (?) сложного строения; состоит из массивной стержневидной центральной части и корового слоя утрикул. В медуллярной зоне центрального стержня проходит пучок свободных сифонов разной ширины. Радиально в стороны от осевых сифонов отходят прямые ответвления (каналы). Ответвления заканчиваются крупными колбообразными утрикулами, которые снабжены индивидуальными известковыми оболочками и, резко выступая над поверхностью центрального стержня, образуют здесь коровый слой. Обызвествленные утрикулы открываются наружу крупными округлыми отверстиями.

Реликты репродуктивных органов не наблюдались.

Сравнение и замечания. Среди собственно сифоновых водорослей к описываемому роду несколько приближаются только представители трибы *Botryelleae*, но у них утрикулы целиком погружены в кальцитовую массу таллита и не имеют индивидуальных оболочек.

Любопытно, что утрикулярный коровый слой описываемого рода похож на периферические зоны некоторых дазикладовых водорослей, например *Johnsonia Korde* /Кордэ, 1965/ и *Likanella campanensis* /Azema, Jaffrezo, 1972/.

Видовой состав. Типовой вид. Нижний девон, лохковский ярус.

Amphillipora subita Shuysky, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1-2; рис. III.43

Видовое название - *subita* - неожиданная (лат.).

Голотип - экз. № 11СП/12. Музей ИГиГ, шлиф 791-2а; Салаир, район г. Гурьевска; нижний девон, лохков, нижнекрековский горизонт.

Описание. Таллит предположительно субцилиндрической формы. Отчетливо подразделяется на центральную стержневидную часть и наружную кору. Диаметр всего таллита 2,5-3,0 мм, центрального стержня - 1,2-1,35, толщина коры 0,35-0,45 мм.

Медуллярная зона таллита образована продольными трубчатыми сифонами разного диаметра; наблюдаются 6-10 сифонов шириной 0,15-0,20 мм и 8-13 сифонов шириной 0,05-0,08 мм. Более тонкие располагаются преимущественно по периферии от крупных, но иногда и между последними. Диаметр всего пучка сифонов 0,75-1,0 мм. От центральных сифонов радиально в стороны отходят боковые ответвления (каналы) шириной порядка 0,06-0,08 мм; к поверхности центрального стержня их ширина возрастает до 0,09-0,12 мм. Далее, уже над поверхностью центральной части таллита, ответвления резко колбособразно расширяются с образованием утрикул диаметром 0,4-0,5 мм и высотой 0,3-0,45 мм. Утрикулы снабжены индивидуальными оболочками толщиной 0,04-0,05 мм. Дистальные окончания утрикул имеют вид невысоких открытых горльшечек диаметром до 0,12 мм.

Замечания. В порядке *Siphonales* описанный вид не имеет аналогов.

Распространение. Нижний девон, лохков, нижнекрековский горизонт Донбасса, Салаир, район г. Гурьевска.

Материал. Два экземпляра в поперечном и косом сечениях. Сохранность хорошая (материал В.М. Задорожного).

Род *Litanaia* Maslov, 1956

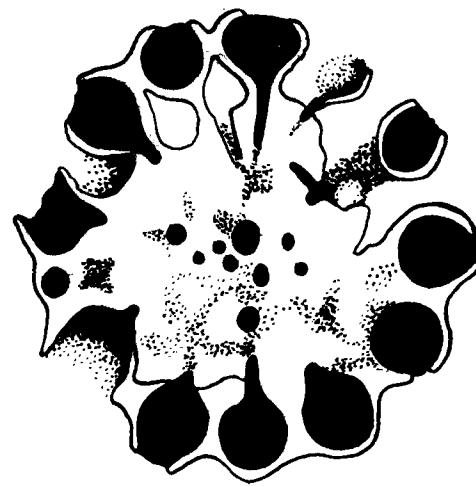
Litanaia radiosua Shuysky, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 4

Видовое название - *radiosa* - многолучевая (лат.).

Голотип - экз. № 11СП/15. Музей ИГиГ, шлиф Т472; восточный склон

Рис. III.43. *Ampullipora subita* Shuysky, gen. et sp. nov. Поперечное сечение; видны грушевидные периферические ответвления, покрытые индивидуальными известковыми оболочками; голотип 11СП/12, шл. 791-2а: Салаир, район г. Гурьевска, нижний девон, лохков, нижнекрековский горизонт (материал В.М. Задорожного). Музей ИГиГ, кол. 11СП.



2,5 мм

Приполярного Урала, верховья р. Хулги, р. Тыкотлова; средний девон, эйфель, тальтийский горизонт.

Описание. Таллит цилиндрический, диаметром 2,5–3,0 мм и длиной (в обломках) 5–6 мм. Медуллярная зона шириной 1,1–1,2 мм состоит из тесно сомкнутых сифонов (20–25) шириной 0,22–0,3 мм. От осевого пучка сифонов под острым углом отходят многочисленные периферические ответвления шириной 0,05–0,07 мм; они идут сначала почти параллельно сифонам, а затем отгибаются в стороны и заканчиваются шарообразными вздутиями – утрикулами диаметром 0,23–0,25 мм. Ширина периферической зоны таллита 0,6–0,7 мм.

Сравнение. По общим конструктивным особенностям описываемые формы сходны с типом рода *L. mira* (см. табл. III. фиг. 7–8), но отличаются от него размерами отдельных деталей строения, значительно более частым ветвлением, более многочисленными сифонами. По этим признакам они отличаются и от других представителей рода *Litanaia* /Bassoullet et al., 1983/.

Распространение. Средний девон, эйфель, тальтийский горизонт восточного склона Приполярного и Сев. Урала.

Материал. Пять экземпляров хорошей сохранности.

Litanaella Shuysky et Schirschova, gen.nov.

Название рода – по сходству с *Litanaia*.

Типовой вид. *Litanaella constricta* Shuysky et Schirschova, sp. nov.; средний девон, эйфель, тальтийский горизонт; восточный склон Сев. Урала, Парминский участок.

Диагноз. Таллит цилиндрический, прямой или изогнутый, неразветвленный, литаноидного строения. В центре проходит пучок свободных или анастомозирующих сифонов. Периферическая зона таллита образована крупными гантелевидными простыми ответвлениями, которые сильно расширены в проксимальной и дистальной частях.

Сравнение. От других представителей трибы *Litanaia* отличается гантелевидной формой боковых ответвлений (см. замечания к роду *Praelitanaia*, gen. nov.).

Видовой состав. Типовой вид. Средний девон, эйфель.

Litanaella constricta Shuysky et Schirschova, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 5.

Видовое название: – *constricta* – снабженная перетяжками (лат.).

Голотип - экз. № 1976/56-1. Музей УПГО, шлиф 860/385,7; восточный склон Сев. Урала, Парминский участок; средний девон, эйфель, тальтийский горизонт.

Описание. Таллит цилиндрический, округлого сечения, диаметром 1,3-1,5 мм и длиной до 6 мм. В медуллярной зоне пять-семь трубчатых сближенных сифонов шириной 0,12-0,15 мм; диаметр всего пучка 0,3-0,34 мм. Боковые ответвления отходят в стороны и вверх под углом 40-50°. Форма ответвлений гантелевидная, в проксимальной и дистальной частях ширина их 0,15-0,25 мм, а посередине - 0,07-0,1 мм.

Замечания. Форма, принятая за голотип, характеризуется необычным обызвествлением. Центральные сифоны и боковые ответвления выполнены светлым гранулярным кальцитом, а промежутки между ними - темным микритом. Другие экземпляры имеют нормальный тип обызвествления.

Распространение. Средний девон, эйфель, тальтийский горизонт восточного склона Сев. Урала, Ивдельский район.

Материал. Десять экземпляров, из них два - в продольном, три - в поперечном, остальные - в косых сечениях.

Род Praelitanaia Shuysky, gen. nov.

Название рода - по сходству с *Litanaia*

Типовой вид - *Litanaia anirica* Maslov, 1956 /Маслов, 1956б, с. 244, табл. 82, фиг. 16, рис. 122, 123/.

Диагноз. Таллит субцилиндрический, с поверхности гладкий или скульптурированный, литаноидного строения. Периферические ответвления простые, цилиндрические, без расширений в проксимальной и дистальной частях.

Сравнение и замечания. В.П. Маслов /1956б/ описал два вида выделенного им рода *Litanaia* - *L. mira* (тип) и *L. anirica*. Первый характеризуется тем, что периферические ответвления на дистальных окончаниях несут субшаровидные вдутия - утрикулы, у второго ответвления цилиндрические, не заканчивающиеся утрикулами. Форму ответвлений у литанай, по-видимому, правильнее считать родовым признаком, а к видовым отличиям относить размеры деталей строения, углы ветвления, количество сифонов и т.д. В настоящем разделе мы описываем представителей трех родов: *Litanaia sensu stricto*, *Litanaella*, *Praelitanaia*, характеризующихся разной формой ответвлений. Раньше был кратко охарактеризован род *Circella Schirschova* с усложненным типом ветвления, являющийся как бы дальнейшим развитием рода *Litanaia*. Встречаются литаноидные водоросли и с другими формами периферических ответвлений. В данной работе они не рассматриваются (рис. III.44).

Видовой состав. *P. anirica* Masl.; ложков, крековские известняки Кузбасса; *P. anulata*, sp. nov.; верхи нижнего - низы среднего девона, Приполярный Урал.

Praelitanaia anulata Shuysky, sp. nov.

Табл. X. фиг. 4-6

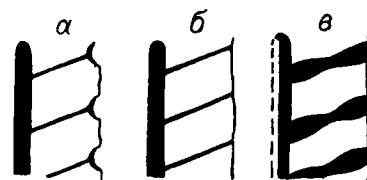
Видовое название - *anulata* - кольцевидная (лат.).

Голотип - экз. № 11СП/17. Музей ИГиГ, шлиф 463/1; восточный склон Приполярного Урала, верховья р. Хулги, р. Тыкотлова; нижний девон, элихов, карпинский горизонт.

Описание. Таллит цилиндрический, прямой или изогнутый, с относительно ровной поверхностью. Наружный диаметр варьирует в пределах 1,15-1,6 мм, длина в обломках 3-4 мм. Медуллярная зона таллита шириной 1,0-1,2 мм, состоит из пяти-восьми довольно крупных трубчатых сифонов диаметром 0,2-0,3 мм,

Рис. III.44. Форма боковых ответвлений у трех представителей семейства Dimorphosiphonaceae.

а - *Litanaia* Maslov, 1956; б - *Praelitanaia*, gen. nov.; в - *Litanaella*, gen. nov.



расположенных по кругу. Таким образом, центральный пучок сифонов имеет трубчатое строение; в середине его остается свободное пространство шириной 0,4-0,6 мм. Периферические ответвления простые, цилиндрические, прямые или несколько изогнутые, диаметром по всей длине около 0,04-0,05 мм, только у самой поверхности таллита они несколько расширены.

Сравнение. От *Praelitanaia anirica* (Masl.) данный вид отличается строением центрального пучка сифонов.

Распространение. Нижний - средний девон, злихов - эйфель, карпинский - тальтийский горизонты восточного склона Сев. и Приполярного Урала.

Материал. 15 экземпляров хорошей сохранности в различных сечениях.

Триба *Botryelleae* Shuysky, triba nov.

Род *Botryella* Shuysky, gen. nov.

Название рода - от *botrys* - гроздь (лат.).

Типовой вид - *Botryella spinosa* Shuysky et Schirschova, sp. nov.; нижний девон, злихов, карпинский горизонт; восточный склон Сев. Урала, Ивдельский район, Парминский участок.

Диагноз. Таллит субцилиндрический, с резко скульптированной поверхностью. Медуллярная зона образована многочисленными блокированными крупными сифонами, имеет псевдопаренхимный характер. От центрального пучка сифонов в стороны отходят короткие ответвления, заканчивающиеся крупными овальными и грушевидными утрикулами, образующими коровий слой. От утрикул отходят ветви, которые резко выступают над поверхностью таллита в виде папилл и трубок.

Сравнение и замечания. По своему строению описываемый род напоминает современные хорошо известные водоросли *Codium* Stackhouse и *Pseudocodium* Weber van Bosse, для которых также характерны псевдопаренхимная сердцевина и кортикальный слой утрикул. Однако наличие у нового рода обызвествленных трубковидных возвышений на поверхности таллита (подобно роду *Abacella* Masl.) резко выделяет его среди других похожих сифоновых водорослей. По этому признаку он существенно отличается от родов *Uva* Masl. и *Botrys* Schirschova (в печати), также входящих в трибу *Botryelleae*.

Видовой состав. Типовой вид. Нижний девон, злихов.

Botryella spinosa Shuysky et Schirschova, sp. nov.

Табл. X, фиг. 2-3, рис. III. 45

Видовое название - *spinosa* - снабженная колючками (лат.).

Голотип - экз. № 1976/82-1. Музей УПГО, шлиф 638/566,5; восточный склон Сев. Урала, Парминский участок; нижний девон, злихов, карпинский горизонт!

Описание. Таллит субцилиндрической формы, диаметром 1,7-2,0 мм и длиной (в обломках) до 4-5 мм, покрыт бугорками, шипами и трубчатыми возвышениями. Внутреннее строение таллита сложное. Медуллярная зона образо-

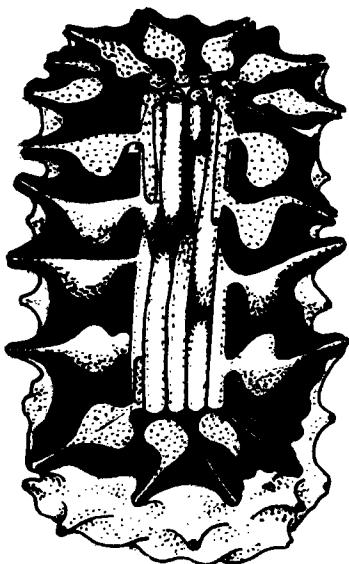


Рис. III.45. *Botryella spinosa* Shuysky et Schirschova, gen. et sp. nov. Реконструкция таллита, ув. около 24.

вана сближенными, изгибающимися блокированными сифонами. Диаметр сифонов 0,17–0,22 мм, а в местах пережимов 0,08–0,13 мм. Ширина всего пучка сифонов 0,5–0,6 мм. От внешних сифонов в стороны отходят короткие (0,06–0,07 мм) веточки шириной 0,05–0,06 мм; на их концах располагаются крупные овальные, угловато-округлые и грушевидные утрикулы высотой 0,25–0,34 и шириной 0,15–0,16 мм. Утрикулы располагаются тесно, иногда сливаются друг с другом, образуя настоящий кортикальный слой толщиной 0,15–0,22 мм. Снаружи от зоны утрикул располагается общая известковая оболочка толщиной 0,1–0,15 мм. От утрикул, обычно в верхней части, в стороны отходят периферические ответвления диаметром 0,06–0,07 мм. Они пронизывают упомянутую наружную известковую оболочку и образуют на поверхности таллита папилловидные возвышения и разноориентированные трубочки высотой 0,2–0,3 мм.

Распространение. Нижний девон, злихов Урала, Новой Земли, Зеравшано-Гиссарской горной области.

Материал. Пять экземпляров в продольных сечениях, около десяти – в поперечных и косых. Сохранность хорошая.

Триба *Boueneae* Shuysky, triba nov.

Род *Funiculus* Shuysky et Schirschova, gen. nov.

Название рода – *funiculus* – шнурок, веревочка (лат.).

Диагноз. Таллит субцилиндрический, с гладкой или неровной поверхностью, изредка ветвящийся, возможно членистый. Образован системой центральных и периферических разветвленных сифонов, которые по размерам слабо дифференцированы. Репродуктивные органы не наблюдались.

Сравнение. Среди полисифонных водорослей описываемый род близок к *Bouena Toula* (верхний триас – мел). Отличается отсутствием периферической зоны интенсивно ветвящихся нитей. С учетом этого обстоятельства, а также значительного возрастного разрыва предлагается девонские формы выделить в особый род, хотя филогенетическая связь тех и других вполне возможна.

Видовой состав. Типовой вид. Средний девон, эйфель, живет.

Funiculus venosus Shuysky et Schirschova, sp. nov.

Табл. X, фиг. 9–10, рис. III.46

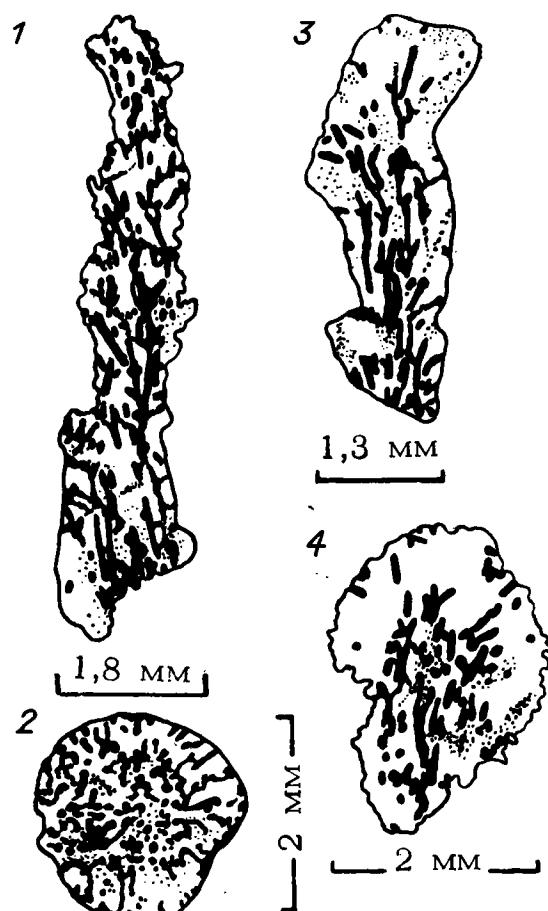
Видовое название – *venosus* – жилковатый (лат.).

Голотип – экз. № 1976/400. Музей УПГО, шлиф 727/122; восточный склон Сев. Урала, Ивдельский район, Парминский участок; средний девон, эйфель, тальтийский горизонт.

Описание. Таллит субцилиндрический, прямой или изогнутый, иногда разветвленный, возможно членистый, с гладкой или неровной (чаще) поверхностью; диаметр до 2 мм, длина обломков 2–3 мм. Центральная часть образована тонкими прямыми или слабоизогнутыми вильчато ветвящимися под углом 30–40° свободными сифонами. Диаметр их 0,05–0,06 мм. К периферии нити расходятся

Рис. III.46. *Funiculus venosus*
Shuysky et Schirschova, gen. et
sp. nov. Облик таллитов в различных се-
чениях.

1 - продольное сечение, голотип 1976/400, шл. 727/122; восточный склон Северного Урала, Парминский участок, средний девон, эйфель, тальтийский горизонт; 2 - поперечное сечение, экз. 1976/401, шл. 638/278,5A; то же местонахождение, нижний девон, злихов, карпинский горизонт; 3 - продольное сечение, экз. 1976/109-1, шл. 634/80,2; Ново-Тошемская площадь; средний девон, живет, лангурский горизонт; 4 - косое сечение, шл. 4273/398; восточный склон Северного Урала, Черемуховская площадь; средний девон, живет, лангурский горизонт. Музей УПГО.



дятся несколько в стороны и здесь имеют диаметр 0,035-0,05 мм. Центральная и периферическая зоны таллита слабо разделяются как морфологически, так и по размерам сифонов.

Распространение. Средний девон, эйфельский и живетский ярусы западного и восточного склонов Урала.

Материал. Около 15 экземпляров хорошей сохранности.

Новые водоросли порядка *Dasycladales*

Триба *Dasyporellae* Pia, 1920

Род *Ulocladia* Shuysky et Schirschova, gen. nov.

Название рода - от *ulo* - курчавый (лат.) и *cladus* - ветвь (лат.).

Типовой вид - *Ulocladia pilosa* Shuysky et Schirschova, sp. nov.; нижний девон, злихов, карпинский горизонт; восточный склон Сев. Урала, Ивдельский район, Парминский участок.

Диагноз. Таллит цилиндрический, трубчатый. Стенки пронизаны ветвящимися на разном уровне, изгибающимися радиальными каналами изменчивого диаметра.

Сравнение. От других представителей трибы и дазикладовых вообще описываемый род отличается прихотливой изогнутостью пор-каналов, пронизывающих стенки, а также изменчивостью их диаметра.

Видовой состав. *U. pilosa* Shuysky et Schirschova, sp. nov.; *U. calva* Shuysky; нижний девон, злихов.

Ulocladia pilosa Shuysky et Schirschova, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 1

Видовое название - *pilosa* - волосистая (лат.).

Голотип - экз. № 1976/62-5. Музей УПГО, шлиф 631/966,4; восточный склон Сев. Урала, Ивдельский район, Парминский участок; нижний девон, злихов, карпинский горизонт.

Описание. Таллит цилиндрический, трубчатый, с поверхности покрытый мелкими неровностями. Наружный диаметр трубы 1,2-1,3 мм, внутренний - 0,58-0,63, длина обломков до 7-8 мм. Стенки пронизаны многочисленными радиальными каналами - следами периферических ответвлений. Канальцы пронизывают стенки таллита в разных направлениях. Средний их диаметр 0,05-0,06 мм, но в проксимальной части и на дистальных концах он иногда возрастает до 0,07-0,08 мм. Раздувы такой же ширины нередко образуются в средней части канальцев. Нередко они бифуркируют под острым или прямым углом, ветвление может происходить в самом начале, т.е. в проксимальной части и на любой высоте от медуллярной зоны. На периферии таллита канальцы ориентированы преимущественно перпендикулярно к его поверхности.

Сравнение. От *U. calva* данный вид отличается по размерам и значительно большей густоте периферических ответвлений.

Распространение. Нижний девон, злихов, карпинский горизонт восточного склона Сев. Урала.

Материал. Два экземпляра в продольном сечении хорошей сохранности, семь экземпляров в поперечных и косых сечениях.

***Ulocladia calva* Shuysky, sp. nov.**

Табл. XI, фиг. 2

Видовое название - *calva* - плешивая (лат.).

Голотип - экз. № М-9а/128. УГМ, шлиф 2111-16/1; Южный остров Новой Земли, п-ов Подгорного; нижний девон, злихов (местная зона *F. regularissimus*).

Описание. Таллит субцилиндрический, трубчатый, с гладкой внутренней и волнистой наружной поверхностью. Наружный диаметр 0,3-0,35 мм, внутренний - 0,14-0,17 мм, длина (в обломках) - 1,5-2 мм. Стенки пронизаны редкими изгибающимися, беспорядочно ориентированными, ветвящимися канальцами диаметром 0,007-0,012 мм.

Сравнение. От *Ulocladia pilosa* отличается значительно менее крупными размерами всех деталей строения и более редкими периферическими ответвлениями.

Распространение. Нижний девон, злихов Новой Земли.

Материал. Два экземпляра в продольных сечениях хорошей сохранности и несколько обломков (материал Д.К. Патрунова).

Род *Scasyporella* Shuysky, nom. nov.

Табл. XIV, фиг. 4

Название рода - от пос. Сказ.

Типовой вид - *Rhabdoporella uralica* Shuysky (см. /Шуйский, 1973в, с. 80, табл. XXII, фиг. 1-10/).

Диагноз. Таллит цилиндрический, трубчатый, относительно толстостенный, неразветвленный. Боковые ответвления (радиальные каналы в стенках) располагаются правильными рядами, ориентированными по спирали (винтовой тип симметрии). Дистальные окончания ответвлений утолщенные, шаровидные, на поверхности таллита сохраняются в виде округлых углублений, окруженных валиком.

Видовой состав. Типовой вид *S. uralica* (Shuysky). Прагиен.

Замечания. Девонские формы первоначально были отнесены к роду *Rhabdoporella Stolley* /Шуйский, 1973в/, главным образом на основе сходства их с реконструкцией Ю. Пия / Pia, 1927, Tab. 62, Fig. 39/. Однако

сравнение изображений убеждает в том, что они существенно отличаются от *Rhabdoporella pachyderma*. Последние обладают более тонкой стенкой, поры расширены в проксимальной и дистальной частях, расположены беспорядочно или в шахматном порядке. Таллиты рабдопореллы членистые. На этом основании экземпляры из нижнего и среднего девона Урала предлагается выделить в новый род.

Триба *Diploporeae* Pia, 1920

Подтриба *Albertaporellinae* Güvenc, 1979

Род *Ivdelipora* Shuysky et Schirschova, gen. nov.

Название рода - по р. Ивдель.

Типовой вид - *Ivdelipora gloriosa* Shuysky et Schirschova, sp. nov.; нижний девон, злихов, карпинский горизонт; восточный склон Сев. Урала, Ивдельский район, Парминский участок.

Диагноз. Таллит субцилиндрический, монилиформный, разделенный наружными пережимами на отдельные членики приплюснуто-бочонковидной формы. В центральной части проходит цилиндрический гладкостенный канал без пережимов. Периферическое ветвление мутовчатое метаспондильного типа. На уровне медианного сечения каждого бочонковидного членика располагается мутовка очень коротких, иногда почти не выраженных ветвей (каналов) первого порядка. От них вверх и вниз симметрично (примерно под углом 90°) отходят крупные булавовидные ответвления второго порядка. Ветви третьего порядка, укороченные, мелкие, также булавовидные образуют поверхность зону таллига.

Замечания. Описанная картина ветвления наблюдается в продольных плоскостных сечениях и, вероятно, неполна. В действительности ветвей второго порядка, по-видимому, не две, а, как минимум, четыре. Собственно и ветвей третьего порядка около пяти-семи.

Видовой состав. Типовой вид. Нижний девон, злихов.

Сравнение. Самые древние диплопороидные водоросли описаны из эзигена Армориканского массива под названием *Diplopora constantini* / Poncet, 1974/. Позднее они были отнесены к роду *Albertaporella* Johnson /Güvenc, 1979/. *Diplopora constantini* характеризуются очень широкой центральной трубкой, снабженной слабыми пережимами. Периферические ответвления располагаются метаспондильно и окружены индивидуальными оболочками. На поверхности таллита они выступают в виде "ежиков". У *Ivdelipora* членики таллита массивные, с поверхности гладкие.

По форме таллита описываемый род близок к *Orthriosiphonoides* Petryk, но отличается более редкими и грубыми ответвлениями второго и третьего порядков.

Обнаружение монилиформных диплопороидных водорослей в нижнем девоне свидетельствует о большой древности этой группы. Ранее они были известны только в каменноугольных и более молодых отложениях. Нижнедевонские представители этих водорослей отличаются чертами своеобразия и, по-видимому, относятся к новым родам. Это касается и упомянутого вида *Diplopora constantini* Poncet.

Ivdelipora gloriosa Shuysky et Schirschova, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 5-8, рис. III.47

Видовое название - *gloriosa* - славная (лат.).

Голотип - экз. № 1976/550-1. Музей УПГО, шлиф 638/303; нижний девон, злихов, карпинский горизонт; восточный склон Сев. Урала, Ивдельский район, Парминский участок.

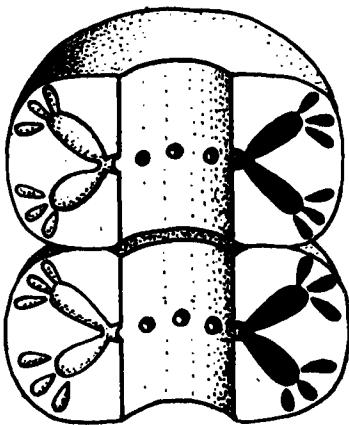


Рис. III.47. *Ivdelipora gloriosa* Shuysky et Schirschova, gen. et sp. nov.; реконструкция таллита, ув. около 50.

Описание. Таллит субцилиндрический, монилиформный, к вершине несколько сужающийся. В местах пережимов таллит легко ломается, поэтому в шлифах наблюдаются фрагменты из одного-трех, гораздо реже из пяти-семи членников. Поверхность членников гладкая. Диаметр их 0,8-1,1 мм, высота 0,3-0,6 мм, длина наиболее полных экземпляров (в обломках) до 2-3 мм. Диаметр таллита в пережимах 0,5-0,7 мм.

Центральная трубка гладкостенная, цилиндрическая, шириной 0,3-0,5 мм, занимает около 1/3 диаметра таллита. Боковые ответвления первого порядка в виде бугорков располагаются мутовками в плоскости медианного сечения каждого членика, их ширина и длина 0,03-0,05 мм. Нередко они плохо выражены и создается впечатление, что от поверхности центральной трубки метаспондиально отходят сразу ветви второго порядка. Ветви второго порядка булавовидные, отходят вверх и вниз под углом 90°, их длина 0,1-0,12 мм, ширина в проксимальной части 0,03-0,04 мм, к дистальным окончаниям возрастает до 0,07-0,09 мм. Ответвления третьего порядка также булавовидные; длина их 0,05-0,07 мм, ширина в проксимальной части 0,01-0,02 мм, на дистальных концах до 0,05-0,06 мм; на поверхности членников сохраняются в виде ямок.

Распространение. Нижний девон, злихов, карпинский горизонт; восточный склон Сев. Урала и иргизлинский горизонт западного склона Урала.

Материал. Около 50 экземпляров хорошей и удовлетворительной сохранности в различных сечениях.

Триба *Rotelleae* Shuysky, triба nov.

Род *Rotella* Shuysky et Schirschova, sp. nov.

Название рода - *rotella* - колесико (лат.).

Типовой вид. *Rotella conifera* Shuysky et Schirschova, sp. nov.; нижний девон, злихов, карпинский горизонт; восточный склон Сев. Урала, Ивдельский район, Парминский участок.

Диагноз. Таллит цилиндрический (?), состоит из тонкостенной центральной трубки, от которой в стороны отходят высокие воронки, у поверхности иногда срастающиеся. Воронки простые или разветвленные; в последнем случае от центральной части таллита отходит широкая трубка, которая на некоторой высоте разветвляется на несколько трубок (2-4) второго порядка, к периферии резко воронкообразно расширяющихся.

Сравнение. Столь необычное строение имеет только род *Amicus* Masl., однако новый род существенно отличается от него разветвленностью воронковидных ответвлений и очень тонкой стенкой центральной трубки.

Видовой состав. Типовой вид. Злихов.

Rotella conifera Shuysky et Schirschova, sp. nov.

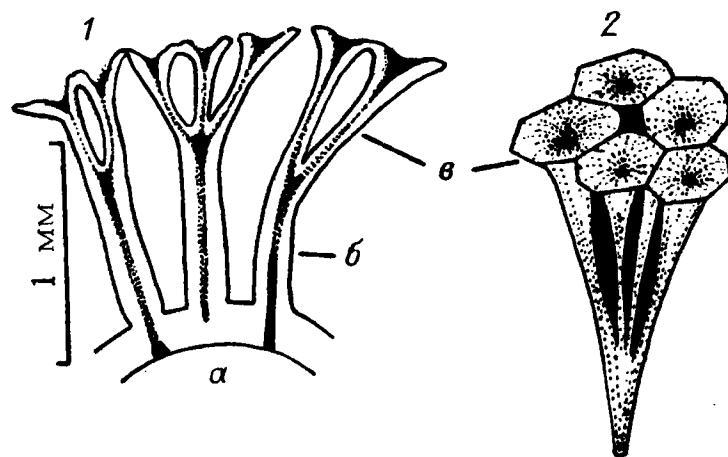
Табл. XI, фиг. 9, рис. III.48

Видовое название - *conifera* - несущая конусы (лат.).

Голотип - экз. № 1976/553-8. Музей УПГО, шлиф 638/305А; нижний девон, злихов, карпинский горизонт; восточный склон Сев. Урала, Ивдельский район, Парминский участок.

Рис. III.48. *Rotella conifera*
Shuysky et Schirschova,
gen. et sp. nov.

1 - голотип, деталь строения периферической зоны: а - центральная трубка, б - цилиндрические ответвления первого порядка, в - воронковидные ответвления второго порядка; 2 - реконструкция. Ув. 60.



Описание. Таллит предположительно цилиндрический; состоит из центральной трубы и широкой периферической зоны воронковидных ответвлений. Диаметр всего таллита 3,5–3,7 мм, его осевой части – около 1 мм, периферической зоны – 1,15–1,2 мм. Центральная трубка тонкостенная, внутренний диаметр 0,05–1,15 мм, толщина стенки 0,16–0,23 мм. Боковые ответвления распределяются мутовками, но по окружности – неравномерно, снабжены индивидуальной известковой оболочкой по всей длине. Начальный диаметр ответвлений 0,045–0,5 мм, толщина оболочки 0,04–0,05 мм. Ответвления отходят от центральной части таллита в виде трубочек толщиной 0,16–0,23 мм. На расстоянии 0,6–0,7 мм трубка – ветвь первого порядка дает пучок из трех–пяти ответвлений второго порядка. В проксимальной части эти ветви (также трубчатые) имеют ширину 0,03–0,04 мм, к дистальным окончаниям они воронкообразно расширяются, сначала плавно, а у поверхности таллита очень резко – до 0,35–0,4 мм. В дистальной части воронки своими краями соединяются друг с другом и образуют наружную кору таллита. В тангенциальных сечениях воронки имеют полигональную форму, ширина их 0,18–0,23 мм, толщина известковой оболочки 0,04–0,05 мм.

Распространение. Нижний девон, злихов, карпинский горизонт восточного склона Сев. Урала, Ивдельский район, Парминский участок.

Материал. Один полный экземпляр хорошей сохранности в поперечном сечении, один – в продольном и несколько обломков воронковидных элементов.

Триба *Clypeineae* Elliott, 1968, emend. Bassoulet et al., 1979

Род *Coticula* Shuysky et Schirschova, gen. nov.

Название рода – *coticula* – ступка (лат.).

Типовой вид. *Coticula binata* Shuysky et Schirschova, sp. nov.; нижний девон, злихов, карпинский горизонт; восточный склон Сев. Урала, Ивдельский район, Парминский участок.

Диагноз. Таллит субцилиндрический, гантелеобразный, состоит из средней суженной части и двух закругленно-зубчатых расширений на концах. Центральную часть занимает вытянутая по оси овальная гладкостенная полость, расширенная по середине и сужающаяся к концам. В торцевых частях располагаются мутовки радиально расходящихся коротких утолщенных ответвлений, окруженных общей известковой оболочкой.

Замечания. В изученном материале из нижнего и среднего девона Урала и Зеравшано-Гиссарской горной области данные формы всегда наблюдаются в виде спаренных мутовок (табл. XI, фиг. 3–4) или обломков отдельных мутов-

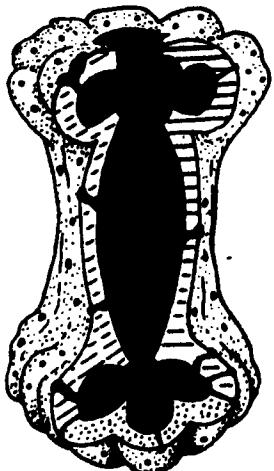


Рис. III.49. *Coticula binata* Shuysky et Schirschova, gen. et sp. nov.; реконструкция таллита. Ув. 20-30.

вок. Остается пока неясным, какой была общая форма слоевища. Вполне возможно, что слоевище было членистым, не обозвествлявшимся на участках соединения отдельных звеньев.

Сравнение. Описываемый род сходен с некоторыми коротковетвистыми видами рода *Clypeina*, поэтому условно включен в соответствующую трибу ацетабуляриевых водорослей. Идентифицировать его с каким-либо из известных родов дазикладовых водорослей не удается.

Видовой состав. Типовой вид. Верхи нижнего девона, злихов, средний девон, эйфель – живет.

Coticula binata Shuysky et Schirschova, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 3, 4; рис. III.49

Видовое название – *binata* – двусложная (лат.).

Голотип – экз. № 1976/131-1. Музей УПГО, шлиф 631/544,5; нижний девон, злихов, карпинский горизонт; восточный склон Сев. Урала, Ивдельский район, Парминский участок.

Описание. Длина таллита 2-2,5 мм, диаметруженной части 0,9-1,4 мм, торцевых расширений 1,2-2,3, высота последних 0,42-0,63 мм. Ширина осевой трубки 0,2-0,65 мм. Боковые ответвления двух типов. Основные ветви короткие и вздутые, пузыревидные, шириной 0,16-0,25 и длиной 0,4-0,6 мм, собраны в мутовки по 8-10 штук. Эти ответвления покрыты общей известковой оболочкой, которая транслирует рельеф всей мутовки. Ответвления другого типа, редкие, расположенные без определенных закономерностей, отходят от ветвей мутовок первого рода или в промежутках между мутовками на суженных участках таллита. Ширина этих ответвлений около 0,06 мм, к дистальным окончаниям иногда увеличивается до 0,08 мм.

Распространение. Нижний девон, злихов, карпинский горизонт и средний девон, эйфель, тальтийский горизонт восточного склона Сев. Урала; живетский ярус Зеравшано-Гиссарской горной области (данные В.Д. Салтовской).

Материал. Десять экземпляров в продольных и поперечных сечениях. Сохранность материала хорошая.

Новые водоросли порядка *Siphonocladales*

Род *Calcicaulis* Shuysky et Schirschova, gen. nov.

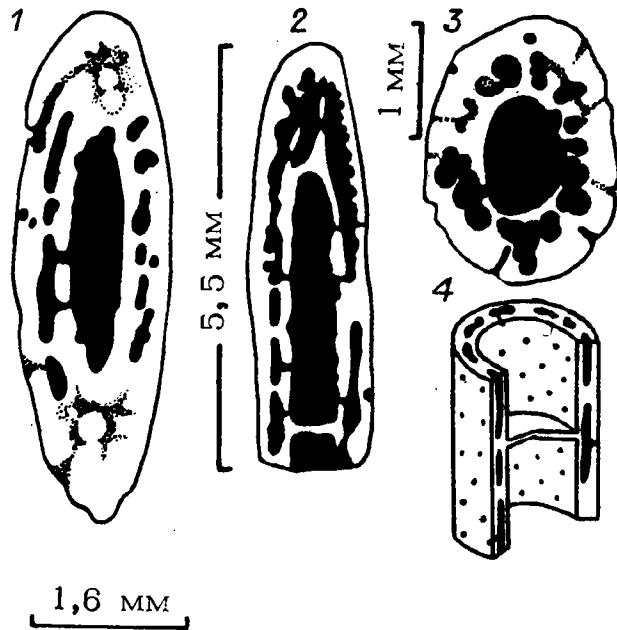
Название рода – *calcicaulis* – известковый стебель (лат.).

Типовой род. *Calcicaulis vesiculosum* Shuysky et Schirschova, sp. nov.; средний девон, эйфель, слои с *Gypidula acutolobata*; западный склон Ср. Урала, р. Нижняя Шемаха, пос. Сказ.

Диагноз. Таллит трубчатый, цилиндрический, прямой или изогнутый, неветвящийся. Осевая трубка гладкостенная, цилиндрическая, изредка с тонкими поперечными перегородками. Боковые стенки относительно толстые, с многочисленными пустотами – каналами цилиндрической или лабиринтообразной формы, иногда соединяющимися посредством пор с центральной полостью и наружной поверхностью.

Рис. III.50. *Calcicaulis vesiculosum* Shuysky et Schirschova, gen. et sp. nov.

1 - косое сечение таллита, голотип M-9a/15, шл. 2/6, УГМ, Средний Урал, р. Ниж. Шемаха, средний девон, слои с *Gypidula acutolobata*; 2 - продольное сечение трубчатого таллита, видны поперечные перегородки, шл. 870/1175, музей УПГО, восточный склон Северного Урала, Парминский участок, нижний девон, злихов, карпинский горизонт; 3 - поперечное сечение, видна лабиринтообразная форма постенных камер, шл. 860/437, музей УПГО, то же местонахождение, средний девон, эйфель, тальтийский горизонт; 4 - реконструкция участка таллита. Ув. около 10.



Сравнение. Описываемый род сходен с *Atractyliopsis* Pia, но отличается тем, что постенные камеры у него не сферические, а вытянутые вдоль таллита, цилиндрические или лабиринтообразные. Другое отличие - поперечные перегородки в трубках, которые указывают на принадлежность *Calcicaulis*, скорее всего, к сифонокладовым водорослям.

Видовой состав. Типовой вид. Средний девон, эйфель - живет.

Calcicaulis vesiculosum Shuysky et Schirschova, sp. nov.

Табл. XVI, фиг. 1-4, рис. III .50

Видовое название - *vesiculosum* - пузырчатая (лат.).

Голотип - экз. № M-9a/15. УГМ, шлиф 2/6; западный склон Ср. Урала, Уфимский амфитеатр, р. Нижняя Шемаха, пос. Сказ; средний девон, эйфель, слои с *Gypidula acutolobata*.

Описание. Таллит цилиндрический, трубчатый, длиной (в обломках) 2-10 и диаметром 0,8-2,6 мм. Диаметр осевой трубы 0,3-1,0 мм, толщина стенок 0,32-0,85 мм. Постенные камеры в поперечных сечениях округлые, овальные или разветвленные лабиринтообразные, шириной от 0,09-0,15 до 0,2-0,7 мм. В продольных и косых сечениях их длина от 0,3-0,5 до 1-2 мм. Постенные камеры соединяются с внутренней полостью и наружной поверхностью посредством пор шириной 0,01-0,08 мм. В центральной трубке изредка наблюдаются сплошные непористые перегородки толщиной до 0,02-0,03 мм.

Распространение. Средний девон, эйфель и низы живета западного и восточного склонов Урала.

Материал: Около 20 экземпляров хорошей и удовлетворительной сохранности.

Род *Parmacaulis* Shuysky et Schirschova, gen. nov.

Название рода - от горы Парма и *caulis* - стебель (лат.).

Типовой вид - *Parmacaulis hulgensis* Shuysky et Schirschova, sp. nov.; средний девон, эйфель, тальтийский горизонт; восточный склон Приполярного Урала, бассейн р. Хулги, р. Тыкотлова.

Диагноз. Таллит трубчатый, субцилиндрический, возможно ветвящийся,

разделен на сегменты более или менее регулярными толстыми поперечными перегородками. В стенках и перегородках присутствуют редкие крупные сквозные поры. Внешняя поверхность таллита гладкая, волнистая, внутренняя бывает покрыта тонкой продольной штриховкой.

Сравнение. По внешнему облику описываемые формы сходны с *Kundatia Kordae* из нижнего кембрия Кузнецкого Алатау /Кордэ, 1973, с. 120/, но у этого рода описывается сложная нитчатая микроструктура внутренних полостей сегментов, хотя на фотоизображениях она не видна. Трубки *Parmacaulis* гораздо крупнее, чем у *Kundatia*. Учитывая также значительную разницу в возрасте, предлагается девонские формы относить к особому роду.

От *Calcicaulis* новый род отличается отсутствием постенных камер, а от *Catenaella*, gen. nov. - цилиндрической формой сегментов.

Видовой состав. Типовой вид. Верхи нижнего - низы среднего девона, карпинский и тальтийский горизонты.

Parmacaulis hulgensis Shuysky et Schirschova, sp. nov.

Табл. XVI, фиг. 5

Видовое название - от р. Хулги.

Голотип - экз. № 11СП/45. Музей ИГиГ, шлиф Т103/3; восточный склон Приполярного Урала, р. Тыкотлова; средний девон, эйфель, тальтийский горизонт.

Описание. Таллит субцилиндрический трубчатый с волнистой гладкой поверхностью, снабженный слабыми пережимами и раздувами, обычно к одному концу несколько сужается. Внешний диаметр у разных экземпляров от 0,6-0,7 до 1-1,2 мм, длина (в обломках) 3-7 мм. Толщина стенки 0,1-0,2 мм. Перегородки грубые, плоские или искривленные, толщиной от 0,08-0,1 до 0,22-0,3 мм. Перегородки делят таллит на сегменты длиной 1-2 мм. В стенках и перегородках наблюдаются редкие сквозные поры шириной 0,03-0,04 мм. На внутренних поверхностях стенок иногда наблюдается тонкая продольная бороздчатость (0,01-0,02 мм).

Распространение. Нижний девон, злихов, карпинский горизонт; средний девон, эйфель, тальтийский горизонт; восточный склон Сев. и Приполярного Урала.

Материал. Около 15 экземпляров хороший и удовлетворительной сохранности в разных сечениях.

Род *Catenaella* Shuysky, gen. nov.

Название рода - *catenaella* - цепочка (лат.).

Типовой вид. *Catenaella curvata Shuysky, sp. nov.*; средний девон, эйфель, тальтийский горизонт; восточный склон Приполярного Урала, р. Тыкотлова.

Диагноз. Таллит субцилиндрический монилиформный, прямой или изогнутый, образован полуovalьными и угловато-округленными тонкостенными сегментами изометрических очертаний. Межсегментные перегородки выгнуты в направлении роста. Перегородки и боковые стенки снабжены редкими крупными сквозными порами.

Сравнение. От *Parmacaulis*, gen. nov. отличается полуovalной формой сегментов и выпуклостью межсегментных перегородок. В этом отношении новый род приближается к *Brazhnikovia Berchenko*, но отличается значительно более крупными размерами и отсутствием отверстий в перегородках.

Видовой состав. Типовой вид. Средний девон, эйфель.

Catenaella curvata Shuysky, sp. nov.

Табл. XVI, фиг. 6

Видовое название - *curvata* - изогнутая (лат.).

Голотип - экз. № 11СП/42. Музей ИГиГ, шлиф Т103/2; восточный склон Приполярного Урала, р. Тыкотлова; средний девон, эйфель, тальтийский горизонт.

Описание. Таллит изогнутый тонкостенный, монилиформный. Внешний диаметр 1,1-1,5 мм, длина (в обломках) 5-7 мм. Толщина боковых стенок 0,09-0,15 мм. Поперечные перегородки выпуклые в одном направлении, их толщина 0,14-0,25 мм. Высота сегментов 0,7-1,2 мм. Стенки и перегородки прободены редкими нерегулярными сквозными порами шириной 0,06-0,08 мм.

Замечания. В изученном материале встречаются формы описанного типа, у которых боковые стенки и поперечные перегородки почти одинаковой толщины, а также экземпляры с очень толстыми перегородками, значительно превышающими толщину стенок. Возможно, это разные виды.

Распространение. Средний девон, эйфель, тальтийский горизонт; восточный склон Сев. и Приполярного Урала.

Материал. Около десяти экземпляров хорошей сохранности в различных сечениях.

Род Demidella Shuysky, nom. nov.

Название рода от р. Демид.

Типовой вид - *Paralancicula multiseriata* Shuysky /Шуйский, 1973в, с. 92-93, табл. XXVIII, фиг. 1, рис. 25/.

Диагноз. Соответствует описанию типового вида.

Замечания. В составе рода *Paralancicula* Shuysky описаны четыре вида: *P. fibrosa* Shuysky, *P. uncinata* Shuysky, *P. parmensis* Schirschova, *P. multiseriata* Shuysky /Шуйский, 1973б, в; Ширшова, 1980/. Последний из перечисленных видов резко отличается от трех других отсутствием срединного гипоталлия. На этом основании он выделяется в особый род красных водорослей *Demidella* с одним видом *Demidella multiseriata* (Shuysky). Описание включено в связи с пересмотром классификации красных водорослей и использования названия *Demidella* в качестве типового для выделения надродовых таксонов (см. раздел "Красные водоросли").

Видовой состав. Типовой вид. Нижний девон, прагиен и, возможно, ложков.

Глава IV

КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ (RHODOPHYTA)

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

СОВРЕМЕННЫХ КРАСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Красные водоросли, которые часто называют багрянками, - самая общирная среди донных морских водорослей группа. В составе отдела насчитывается более 600 родов и до 4000 видов.

Багряные водоросли содержат сложный набор пигментов: два хлорофилла

(“а” и “б”), два каротина ($\alpha + \beta$), несколько ксантофилов, а также билипротеины – фикоэритрин (красный) и фикоцианин (синий). Их сочетание обеспечивает окраску водорослей в широком спектре: от ярко-красной до голубовато-зеленой и желтой. Продуктом ассимиляции является багрянковый крахмал, отличный от крахмала цветковых растений.

Представители отдела в подавляющем большинстве – многоклеточные растения сложного морфологического и анатомического строения. Наиболее примитивные имеют слоевища одноклеточные или колониальные. По размеру таллома багряные водоросли чрезвычайно разнообразны: среди них есть много микроскопических форм, но есть и крупные (от нескольких до десятков сантиметров).

По форме слоевища красные водоросли можно подразделить на нитевидные, пластинчатые, цилиндрические, корковидные, кораллоподобные. Нитевидные слоевища состоят из одного ряда клеточных нитей, но чаще из многих рядов. При сложном анатомическом строении многие багряные водоросли имеют цилиндрическое слоевище и при всем разнообразии внешней формы – один общий элемент строения – клеточную нить.

Наиболее просто устроено слоевище бангиевых (класс *Bangiophyceae*), которые могут существовать в виде одиночных клеток или их колоний. Примитивные колонии состоят из скопления клеток, соединенных общей слизистой массой. Есть колониальные формы, обладающие способностью к нитевидному росту, причем клетки могут располагаться в один или несколько рядов.

Представители другого класса – *Florideophyceae* – многоклеточные организмы, слоевища которых также могут быть образованы однорядной клеточной нитью, что характерно для наиболее древних и примитивных водорослей. Усложнение однорядного слоевища происходит за счет возникновения большого числа коротких сильно разветвленных боковых веточек, которые растут только до определенного размера и являются ветвями ограниченного роста. Веточки ограниченного роста усиленно ветвятся и разрастаются таким образом, что смыкаются друг с другом, образуя кору. При плотном строении только клетки, расположенные возле поверхности слоевища, участвуют в процессе фотосинтеза и ассимиляции. Этот ассимиляционный слой называют внешней корой. Высокоразвитые формы имеют более сложное строение коры. Коровые нити в их слоевищах укорачиваются и плотнее примыкают одна к другой. При этом первичная нитчатая структура обнаруживается с трудом или не прослеживается.

По анатомическому строению флоридиевые делятся на два основных типа – одно- и многоосевой. При одноосевом в основе слоевища лежит единственная однорядная клетчатая нить с боковыми веточками ограниченного роста, при многоосевом центральная ось слоевища состоит из пучка параллельно идущих нитей. Нити могут быть расположены очень плотным пучком в центре слоевища или кольцом, оставляя в центре полость.

Слоевище некоторых флоридиевых образовано разными нитями, что наиболее отчетливо выражено у немалиевых и криptonемиевых. При прорастании спор у водорослей этих порядков вначале образуется стелющаяся часть, от которой затем возникают многочисленные вертикальные ответвления. От отдельных вертикальных нитей или их группы позднее формируется слоевище. Разнонитчатая форма слоевища прослеживается у гигартиновых и родимениевых. Считается, что наличие стелющейся части – признак примитивности. У более высокоорганизованных багрянок эта часть не выражена.

Красные флоридиевые водоросли растут в результате деятельности верхушечной, или апикальной, клетки. Верхушечная клетка отличается от других куполообразной формой и более крупными размерами, но иногда апикальная клетка не отличается по форме от соседних. При росте водорослей апикальные клетки делятся поперечными перегородками и отчленяют клетки вниз ряд за рядом

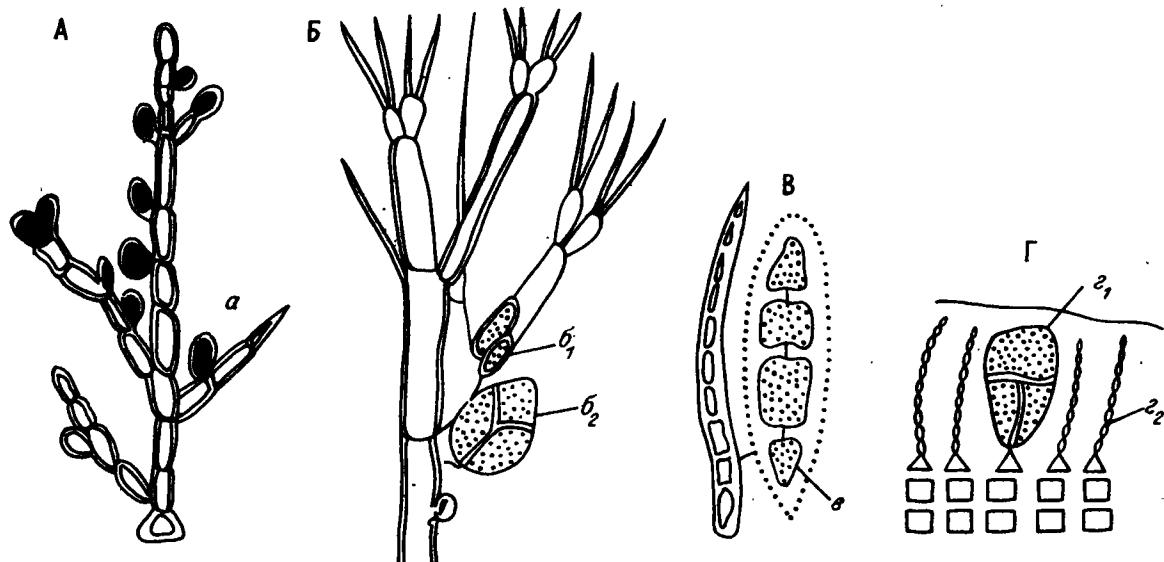


Рис. IV.1. Органы размножения и их положение в слоевище некоторых красных водорослей (по К.Л. Виноградовой /Жизнь растений, 1977/).

А - флоридиевая водоросль *Kylinia* с моноспорами (а); Б - *Calithamnion* с тетраспорангиями на ранней (б₁) и поздней (б₂) стадиях развития;

В - зональное деление тетраспорангия (в) у *Cruoria*; Г - развитие тетраспорангия (г₁) среди нитей нематеция (г₂).

(рис. IV. 1). У высокоорганизованных багрянок апикальные клетки могут иметь две или три отчленяющие поверхности. Следовательно, при росте образуется два или три ряда сегментов. Центральные сегменты отделяют вбок две или четыре клетки (перицентральные), которые могут функционировать как апикальные боковых ветвей ограниченного и неограниченного роста. Центральные клетки в дальнейшем не делятся и растут только в длину.

Не во всех случаях легко определить, по какому типу – одно- или многоосевому – развивается слоевище, так как иногда в росте таллома участвует его большой участок – меристема. У форм с плотным слоевищем в качестве меристемы действует поверхностный слой внешней коры, образованный апикальными клетками веточек ограниченного роста. У видов с цилиндрическим талломом действует верхушечная меристема, а уплощенные развиваются за счет краевой меристемы.

Среди органов прикрепления флоридиевых различают первичную и вторичную структуры. Первичный орган прикрепления формируется на начальных этапах прорастания, вторичный характеризует взрослое растение, он создается за счет действия многих клеток нижней части слоевища. Строение первичных и вторичных органов прикрепления может быть совершенно различным. Разнородные слоевища имеют в качестве органов прикрепления стелющиеся участки, сложенные рыхло расположенными нитями, или пластины из плотно расположенных клеток. Некоторые флоридиевые прикрепляются одноклеточными нитями – ризоидами, образующими в месте прикрепления к субстрату присоску. Очень распространены стелющиеся побеги с многочисленными выростами – присосками. Дополнительные ризоиды могут развиваться и на других ветвях, когда необходимо дополнительное укрепление растения.

Строение клетки. Клеточные оболочки красных водорослей имеют два слоя – внутренний, состоящий из целлюлозы, и наружный, построенный из пектиновых соединений. У некоторых багрянок для придания жесткости слоевищу на-

ружный слой клеточных оболочек представлен кутикулой, отличной по составу от кутикулы высших растений. Среди красных водорослей много форм, оболочки которых минерализованы. Особенно часто они обызвествлены, хотя у некоторых кораллиновых откладывается в стенках клеток арагонит, смесь карбонатов кальция и магния, железо. Сначала известъ откладывается в срединной пластинке между внешним и внутренним слоями оболочки, затем карбонат постепенно пропитывает целлюлозный слой. На любой стадии обызвествления остается тонкая мембрана, лишенная извести и отделяющая плазму от известкового слоя.

Наиболее просто устроенные водоросли имеют клетки с одним ядром, более высокоорганизованные – со многими ядрами, но их апикальные и коровые клетки, как правило, одноядерны.

В клетках красных водорослей находятся один или несколько хлоропластов. У бангьевых и наиболее низкоорганизованных флоридевых клетки имеют по одному звездчатому хлоропласту с одним пиреноидом. Значение пиреноида у красных водорослей до конца не выяснено. Иногда его присутствие связывают с отложением крахмальных зерен, но пиреноиды встречаются и в клетках, не участвующих в процессах ассимиляции. У наиболее высокоорганизованных багрянок клетки пиреноида не имеют. Такие водоросли содержат хлоропласти двух типов: ленто- и линзовидные. Линзовидные хлоропласти обнаружены у наиболее высокоорганизованных багрянок. Число хлоропластов в клетках увеличивается по мере возрастания сложности организации водоросли.

Багряные водоросли обладают сложным набором пигментов. Кроме характерных для зеленых водорослей и растворимых в спирту хлорофилла, каротина и ксантофилла, хлоропласти багряных водорослей содержат добавочные, растворимые в воде пигменты – билипротеины. Все зеленые растения (как водные, так и наземные) содержат две модификации хлорофилла: сине-зеленый ("а") и желто-зеленый ("б"). Красные водоросли имеют только хлорофилл "а", а немногие из них еще и хлорофилл "с" с невыясненной природой. Зеленых пигментов у багрянок немного, да и они маскируются билипротеинами. Отмечено, что водоросли, обитающие при малой освещенности в полярных морях, богаче хлорофиллом, чем их южные родственники.

Каротиноиды красных водорослей представлены α - и β -каротином, ксантофиллами, лютеином, зооксантином, тиаксантином. Красный фикоэритрин и голубой фикоцианин – билипротеины багрянок.

Установлено, что количество пигментов у багрянок возрастает с глубиной; быстрее растет количество фикоэритрина, чем хлорофилла. Водоросли, имеющие красную окраску, обычно растут на глубине. При более ярком освещении они приобретают бледно-красную, желто-зеленую, соломенную окраску и даже полностью обесцвечиваются.

Разные цвета солнечного спектра обладают неодинаковой способностью проникать в толщу воды: глубже улавливаются зеленый и синий цвета. Набор пигментов позволяет багрянкам проводить фотосинтез в синих лучах, что позволяет водорослям заселять наиболее глубокие части морского дна. Те красные водоросли, которые живут при хорошей освещенности, выбирают затененные участки бассейна и даже имеют приспособления, способствующие ослаблению силы света, попадающего на поверхность таллома.

Слоевища многих флоридевых несут на своей поверхности волоски. Альгологи различают ложные и настоящие волоски. Водоросли с однорядным слоевищем обладают боковыми веточками, удлиненными и обесцвеченными на концах. Эти образования называют ложными волосками. Настоящие же могут быть одно- и многоклеточными. Одноклеточные волоски не обладают способностью к ветвлению.

У однорядных нитчатых форм волоски образуются из верхушечных клеток

ветвей, у многорядных - из поверхностных клеток коры. Клетка зарождающегося волоска отделяется от материнской поперечной перегородкой и сильно вытягивается (до 1 мм и более). У кораллиновых водорослей волоски - не самостоятельные клетки, а только выросты специальных. От последних они не отделяются перегородками. Клетки с волосками намного крупнее соседних и называются трихоцитами или гетероцистами.

Размножение красных водорослей

Сложные процессы размножения красных водорослей резко выделяют этот отдел водорослей среди других представителей альгофлоры. Багрянки обладают разными формами бесполого размножения, сложным строением половой системы, многообразием циклов развития. На этих признаках строится классификация современных представителей отдела.

Вегетативное размножение происходит в результате роста дополнительных побегов, которые берут начало от подошвы слоевища или от его стелющихся ветвей. Оно свойственно представителям обоих классов красных водорослей. Примитивные представители класса бангиевых размножаются только вегетативно. У одноклеточных и колониальных форм бангиевых водорослей при вегетативном размножении клетки делятся на дочерние (две или более).

Бесполое размножение. У низкоорганизованных багрянок бесполое размножение осуществляется моноспорами. Таким образом размножаются почти все бангиевые и редкие представители флоридиевых. Моноспоры - споры, которые образуются в результате превращения всего протопласта клетки в одну спору. Моноспоры не имеют жгутика и оболочки, передвижение их после выхода из клетки осуществляется за счет амебоидных движений. У бангиевых моноспоры могут образоваться в любой клетке слоевища, которая по форме не отличается от других вегетативных клеток. В классе флоридиевых моноспорангии могут образовываться на веточках ограниченного роста. У водорослей, слоевище которых образовано обособленными нитями, в моноспорангии превращаются конечные клетки боковых ветвей (см. рис. IV.1). У водорослей с дифференцированным слоевищем моноспорангии образуются из внешних клеток ассимиляционных нитей. Моноспорангии отличаются от вегетативных клеток яйце- или шаровидной формой. Голые моноспоры выходят через отверстие в вершине созревшего спорангия, быстро одеваются оболочкой и начинают прорастать.

Однако более характерны для флоридиевых тетраспоры, которые образуются по четыре в клетке, называемой по этому признаку тетраспорангием. По способу деления клетки различаются три типа тетраспорангииев: разделенные крестообразно, зонально и тетраэдрически (см. рис. IV.1). В крестообразно разделенных спорангиях вся клетка делится пополам поперечной перегородкой, а затем каждая из двух образовавшихся клеток делится еще раз продольными перегородками, которые располагаются или в одной плоскости, или под прямым углом одна к другой (см. рис. IV.1). При зональном делении все перегородки проходят параллельно одна другой и тетраспоры располагаются в один ряд (см. рис. IV.1, В). При тетраэдрическом делении перегородки располагаются косо - по отношению друг к другу (см. рис. IV.1, Г). Способ деления тетраспорангииев - постоянный признак для определенных таксонов. Для кораллиновых водорослей характерны так называемые биспоры, образующиеся при разделении спорангия только на две части.

Для систематики багрянок используется и такой признак, как положение тетраспорангииев в слоевище. Тетраспоры обычно образуются в конечных клетках веточек ограниченного роста. Положение тетраспорангииев между клеточными нитями (интеркалярная позиция) встречается сравнительно редко (см. рис. IV.1, Г).

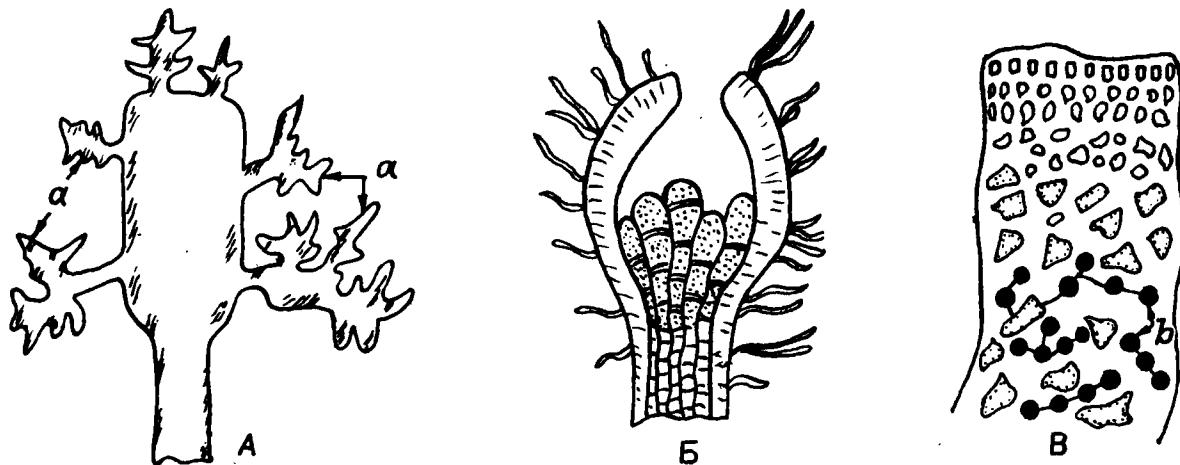


Рис. IV.2. Тетраспорангии некоторых красных водорослей (по К.Л. Виноградовой /Жизнь растений, 1977/).

А - расположение тетраспорангии (а) на выростах вокруг цилиндрического слоевища у *Gelidium*; Б - концептакулы с тетраспорангиями у *Corallina*; В - сгруппированные в цепочки интеркалярные тетраспорангии (в) у *Iridiae*.

Половое размножение характерно для всех представителей флоридиевых, но только наиболее организованные бангиевые обладают этим способом воспроизведения. Половой процесс багрянок оогамный. Мужские и женские гаметы лишены жгутиков; при оплодотворении женские остаются на растении (гаметофите), а мужские (спермацей) выбрасываются в воду. Спермацей - шаро- или яйцевидные клетки, бесцветные, без хлоропластов. Спермацей образуются в клетках, функционирующих как мужские органы размножения.

У некоторых багрянок сперматангии расположены в слоевище беспорядочно. У большей части водорослей они собраны в более или менее обширные группы - сорусы. Нитевидные багрянки имеют сорусы в виде густых пучков иногда шаровидной формы. Водоросли с массивным слоевищем обладают сорусами в виде подушковидных образований на поверхности слоевища (рис. IV.2). У кораллиновых сорусы расположены в специальных углублениях или пустотах - концептакулах. Иногда наружные коровьи клетки дают начало однорядным, параллельно расположенным нитям, выступающим над поверхностью слоевища. Клетки этих нитей затем отчленяют множественные сперматангии. Иногда сперматангии образуются на специальных коротких веточках - стихидиях, или трихобластах (см. рис. IV.2).

Женские репродуктивные органы красных водорослей (оогонии) называют карпогоном, который представляет собой клетку, заполненную цитоплазмой без хлоропластов. Верхняя часть этой клетки преобразована в длинный трубчатый вырост (трихогон), при помощи которого улавливаются спермацей. Форма выроста варьирует; он может быть коротким кеглевидным, длинным узким, спирально закрученным. У водорослей с нитчатым слоевищем карпогон располагается открыто.

Карпогон после оплодотворения спермацеями превращается в зиготу, которая начинает прорастать, развиваясь в новое растение, принадлежащее уже к бесполому поколению - спорофиту.

У красных водорослей зигота после сложных превращений преобразуется в особые споры - карпоспоры - голые, лишенные жгутиков клетки, способные к амебоидным перемещениям. Только перед началом прорастания карпоспоры приобретают оболочки, образуются они в карпоспорангиях.

Развитие зиготы происходит неодинаково у разных багрянок. У бандиевых

карпоспорангии делятся и образуется от 4 до 32 карпоспор. У флоридиевых после оплодотворения карпогона развиваются специальные нити гонимобласта. Конечные клетки этих нитей превращаются в карпоспорангии.

У большинства флоридиевых оплодотворенный карпогон сливается с особыми (ауксилярными) клетками, богатыми питательными веществами. Только после этого процесса развивается гонимобласт. Зрелый гонимобласт с карпоспорами называют цистокарпом. Место его расположения, форма, характер оболочки, способ выхода карпоспор – важные признаки, используемые в таксономии современных красных водорослей на уровне родов.

Следовательно, в ходе жизненного цикла наиболее высокоорганизованных багрянок наблюдается чередование полового и бесполого размножения, но последовательность их часто нарушается. Гаметофит и спорофит могут повторяться каждый по нескольку раз. У большинства багрянок чередуются тетраспорофит, гаметофит и карпоспорофит, причем разные формы могут давать слоевища, заметно отличающиеся по морфологии.

Большинство альгологов считают, что первичный цикл развития красных водорослей состоял из смены трех морфологически одинаковых форм, которые существовали независимо. В дальнейшем сформировались гетероморфные циклы развития, при которых гаметофит и спорофит приобрели существенные морфологические различия. По другим представлениям, карпофит – более позднее эволюционное приобретение, а на ранних стадиях существования красных водорослей существовали только два поколения.

Распространение красных водорослей

В Мировом океане красные водоросли распространены очень широко. По разнообразию они значительно превосходят бурые и зеленые водоросли. Красные водоросли – не только морские обитатели, они встречаются и в пресных водах, предпочитая прохладные быстрые реки. Есть среди багрянок и наземные формы. К существованию в пресных водах и воздушной среде приспособились относительно немногие, и главным образом наиболее низкоорганизованные, представители отдела. Высокоорганизованные багрянки живут только в море.

Диапазон глубин, на которых установлены багряные водоросли в современных морях, значителен – от зоны осушки до 100–200 м. Дополнительные красные пигменты позволяют им улавливать очень небольшое количество света. При всем этом массовые поселения красных, как и других, водорослей редко распространяются более чем на 20–40 м.

Современные багрянки населяют все моря Мирового океана. Наибольшее их разнообразие характерно для тропической зоны, значение их быстро падает в морях и океанах умеренных широт и еще более снижается в высоких широтах.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ МОРФОЛОГИИ ИСКОПАЕМЫХ КРАСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Обызвествление красных водорослей

Из огромного числа таксонов ныне существующих красных водорослей только очень немногие способны к обызвествлению слоевища. Можно довольно уверенно предполагать, что и в прошлом преобладали багрянки с необызвестленным слоевищем. Красные водоросли обызвествляются при так называемом "органическом осаждении извести" /Маслов, 1961а, 1973 и др./, когда карбо-

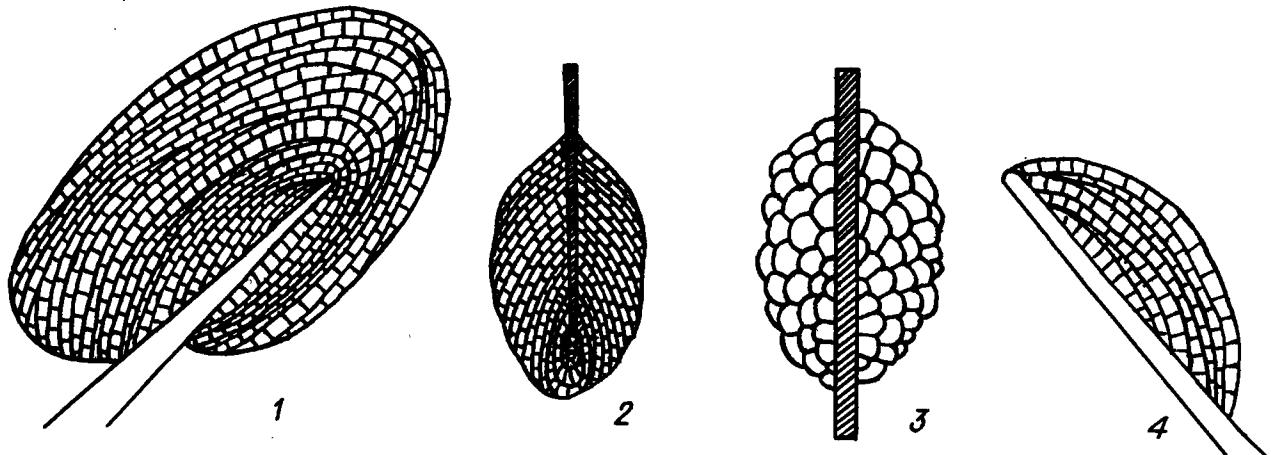


Рис. IV.3. Схема строения слоевищ некоторых водорослей, образующих коркообразные наросты.

1 - *Chuvashovia*; 2 - *Fourstonella*; 3 - *Parastacheia*; 4 - *Eflügelia* (по В. Mamet, A. Roux /1977/; D. Vachard, C. Montenat /1981/).

нат кальция выделяется из клеточного сока внутри клетки, на ее стенках. Выделившийся минеральный осадок состоит из мелких и закономерно расположенных кристалликов кальцита, которые при хорошей сохранности дают в скрещенных николях волнистое угасание. Вследствие такого обызвествления слоевища детали его внутреннего строения консервируются в ископаемом состоянии иногда до мельчайших подробностей.

В отличие от зеленых водорослей, слоевища которых обызвествляются всегда неполно (и наиболее часто отсутствуют очень важные элементы их периферийной структуры), талломы багрянок обызвествляются с внешней части полностью. При описании красных водорослей не возникает проблемы названия обызвествленной части слоевища, поскольку она полностью совпадает с приживенным обликом водоросли. При всем этом процесс обызвествления в пределах одного слоевища может быть различным по интенсивности. Довольно часто у субцилиндрических слоевищ их центральная часть обызвествлена значительно слабее, а часто и вообще не сохраняется в ископаемом состоянии. У многих массивных слоевищ багрянок, например у соленопор, нет никакой разницы в степени обызвествления периферийной и центральной частей слоевища.

Карбонат кальция, слагающий стенки ископаемых водорослей, имеет разные структурные особенности. Можно различить по крайней мере три его типа (см. рис. I.2). Наиболее часто стенки клеток багряных водорослей сложены пелитоморфным темным кальцитом, фарфорово-белым в отраженном свете и бархатисто-черным – в проходящем. Такой структурный тип карбоната слагает слоевища многих синезеленых водорослей (роды *Girvanella*, *Renalcis*, *Eriphyton*). Подобный тип структуры карбоната в слоевищах водорослей прослеживается с позднего докембрая у синезеленых водорослей и с кембрием – у красных.

В то же время встречаются слоевища красных водорослей (табл. XVII, фиг. 1-3), стенки клеток которых сложены стекловатым прозрачным кальцитом. Представители одного и того же рода, например соленопоры, могут иметь клетки, обызвествленные по первому и второму типам. Нам кажется, что стекловатый кальцит возникает в результате вторичных преобразований.

Наконец, существует большая группа красных водорослей, у которых стенки клеток сложены волокнистым кальцитом (*Ungdarella*, *Komia* и др., табл. XXI, фиг. 1-4).

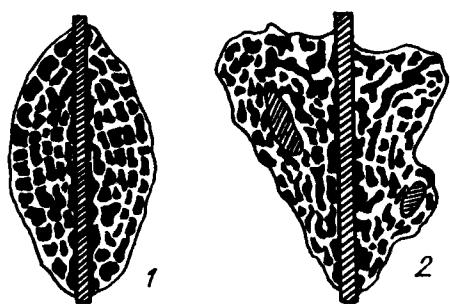
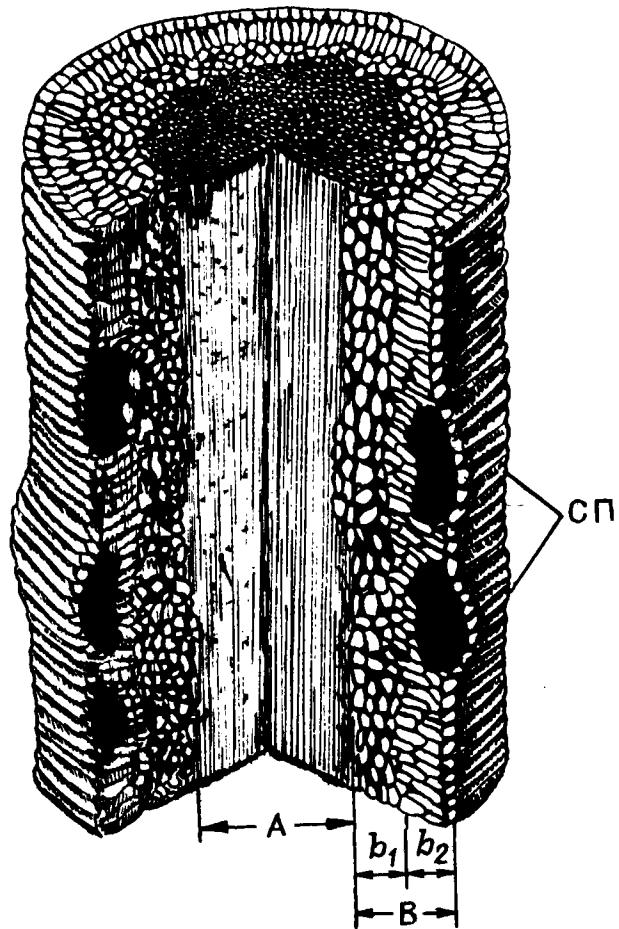


Рис. IV.4. Схематическое строение слоевища водорослей родов.

1 - *Aoujgalia* и 2 - *Stacheoides* (по В. Mamet, А. Roux /1977/).

Рис. IV.5. Схема строения слоевища водоросли *Lysvaella partita* Tchuvashov /Чувашов, 1971/.

А - срединный гипоталлий; В - периталлий, сложенный разными по форме клетками во внутренней (b_1) и периферийной (b_2) зонах; СП - концептакулы.



Рассматриваемая сторона палеоальгологии практически не разрабатывалась, но при использовании современных точных физико-химических методов изучение структуры карбоната обызвествленного чехла может дать много интересного в плане таксономии и эволюции ископаемых водорослей вообще и багрянок в частности.

Форма слоевища. Первое, на что обращает внимание исследователь, – внешний облик водоросли. Иногда эта задача, т.е. восстановление облика слоевища, в палеоальгологии очень трудна, а порой и невыполнима. Современные

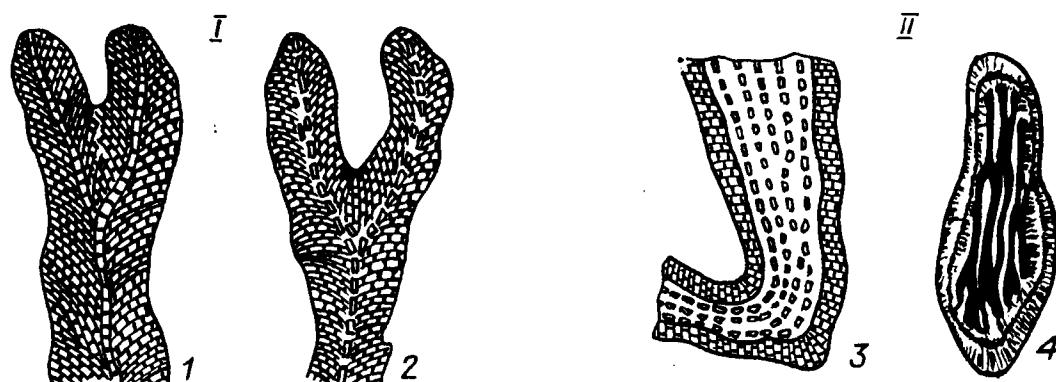


Рис. IV.6. Строение слоевища некоторых каменноугольных красных водорослей (по В. Mamet, А. Roux /1977/).

I - со слаборазвитым срединным гипоталлием, представленным одной клеточной нитью: 1 - *Ungdarella*; 2 - *Komia*; II - со срединным гипоталлием из широкого пучка клеточных нитей: 3 - *Petschoria*; 4 - *Pseudokomia*.

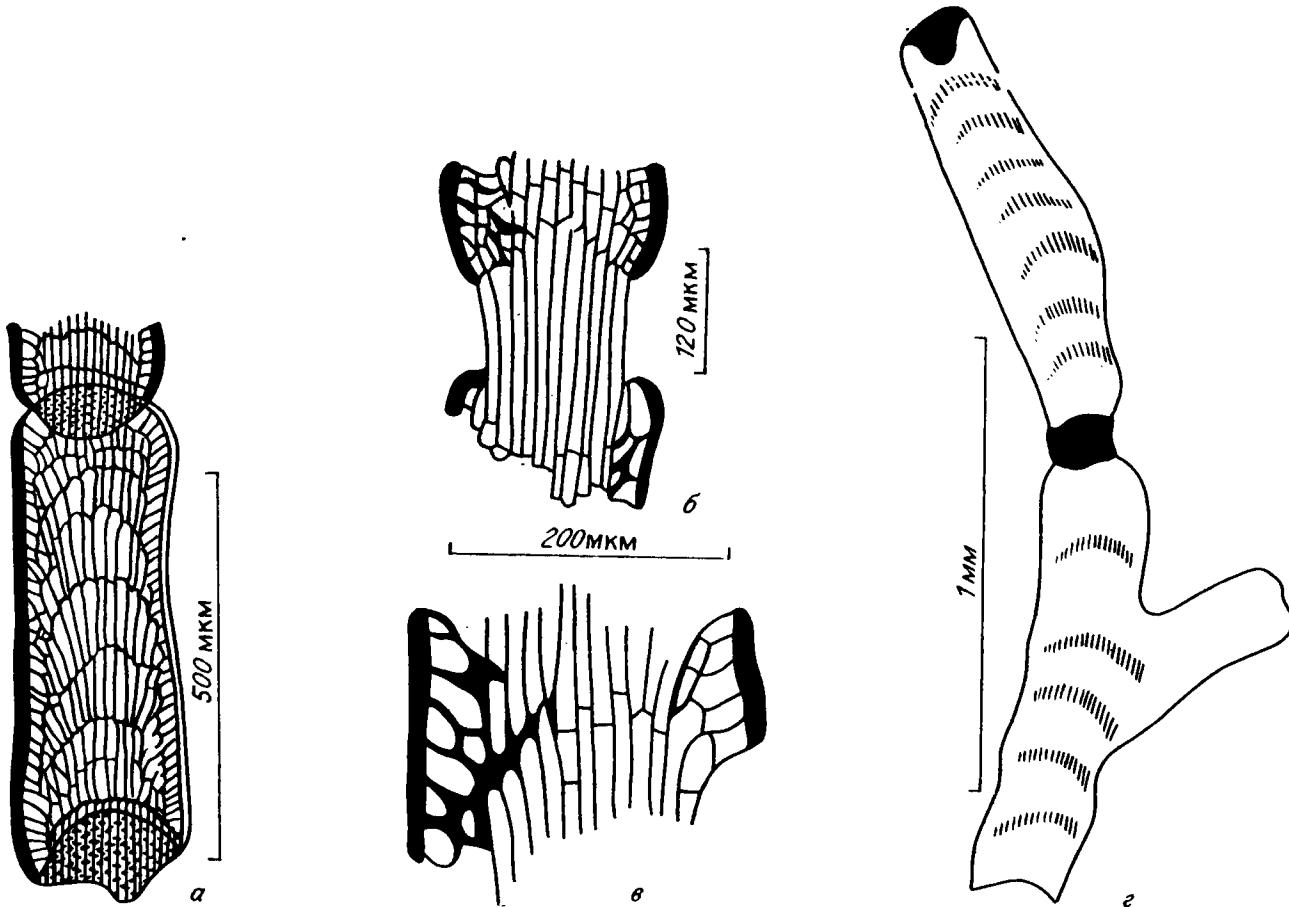


Рис. IV.7. Схема строения слоевища членистых кораллиновых водорослей рода *Jania* (по В.П. Маслову /1962/).

а - сочленение двух члеников; б - характер сочленения; в - переход срединной ткани в периталлий; г - строение члеников и характер ветвления.

багряные водоросли обладают невероятным разнообразием внешней формы слоевищ, но водоросли, способные к обызвествлению слоевища, имеют сравнительно простые, малодифференцированные талломы. То же самое можно сказать относительно внешнего облика слоевищ ископаемых обызвествленных багрянок: они в подавляющей своей массе относительно просто устроены. Мы полагаем, что внешний облик слоевищ ископаемых водорослей можно свести к следующим формам:

- 1) дихотомически ветвящиеся простые, однорядные клеточные нити (*Ludlowia*, *Tubomorphophyton*);
- 2) пластинчатые коркообразные наросты на поверхности дна, выступающих предметах, раковинах организмов или их частей (рис. IV.3, IV.4);
- 3) субцилиндрические неветвящиеся (*Katavella*, *Lysvælla*) (рис. IV.5);
- 4) субцилиндрические дихотомически ветвящиеся прикрепленные в основании талломы (рис. IV.6);
- 5) субцилиндрические дихотомически ветвящиеся членистые слоевища (рис. IV.7);
- 6) прикрепленные массивные: субсферические, колонковидные, грушевидные полусферические (*Solenopora*, *Parachaetetes*) (табл. XVII, фиг. 2);
- 7) обособленные свободно перемещающиеся по поверхности дна субсферические онколиты, которые полностью или в отдельных слоях образованы багрянками.

Морфология слоевищ красных водорослей

Клетки и клеточные нити. Основным элементом строения слоевища красных водорослей является клетка. В.П. Маслов /1962/ различает сферическую, бочковидную, цилиндрическую, параллелепипедальную, многоугольную, серповидную или в виде колпачка, конусовидную формы клеток.

Сферические чрезвычайно редко встречаются у известковых багряных водорослей. Бочковидные имеются в гипоталлии и в свободных нитях у мелабезиевых. Цилиндрические распознаются с трудом, так как в продольных сечениях они дают прямоугольники, как и параллелепипедальные клетки. Для определения формы таких клеток необходимо иметь два сечения слоевища. Параллелепипедальные наиболее часто встречаются у каменистых багрянок. Более правильно, может быть, говорить о призматических клетках, так как в поперечных сечениях часто встречаются не только четырехугольники, но и разнообразные по числу граней многоугольники. У большинства соленопор, у лысьвель и других клетки всего слоевища или его части призматические. Колпачковидные встречаются на концах растущих нитей. Конусовидные наиболее характерны для нитей базально-го гипоталлия. Многоугольные (в любом допустимом сечении) встречаются в случае сильного в процессе роста "сдавливания" клеток во всех направлениях. Наилучшим примером клеток подобного рода являются клетки периталлия у водоросли рода *Lysvella* (табл. XXII, фиг. 1-3; см. рис. IV.5).

Кроме того, в коре некоторых ископаемых багрянок встречаются яйцевидные клетки. Они иногда приострены на апикальном конце и завершаются короткими волосками (табл. XXII, фиг. 4). Этот тип клеток В.П. Маслов не различал.

Существует обширная группа водорослей, у которых клеточное строение настолько трансформируется за счет исчезновения одних стенок клеток и видоизменения других, что клеточные нити или устанавливаются с большим трудом (см. рис. IV.6, *Ungarella*, *Komia*), или не улавливаются (см. рис. IV.4, IV.8).

Такое аномальное строение большой группы организмов, сближенных с красными водорослями, у ряда исследователей вызывает сомнение в их водорослевой природе. Мы имеем в виду организмы типа *Stacheoides*, *Parastacheoides* и др.

Слоевище редко сложено клетками одной формы. Сравнительно однообразны по форме клетки слоевища соленопораций, что же касается других багрянок, особенно с субцилиндрическим слоевищем и хорошо развитым срединным гипоталлием, то здесь формы клеток очень разнообразны. Например, у лысьвель (табл. XXII, фиг. 1-4) различаются узкие призматические клетки срединного гипоталлия, многоугольные клетки периталлия и яйцевидные с волосками клетки коры.

Даже в пределах единой клеточной нити форма клеток изменяется. Так, например, у катавелл (табл. XX, фиг. 1, 4) клеточные нити сложены низкими широкими клетками, но верхушечные клетки нитей становятся высокими и отно-

Рис. IV.8. Схема строения слоевища с сильно видоизмененным обликом периталлия и гипоталлия родов.

1 - *Pseudostacheoides*; 2 - *Epistachéoides* (по В. Mamet, A. Roux /1977/).



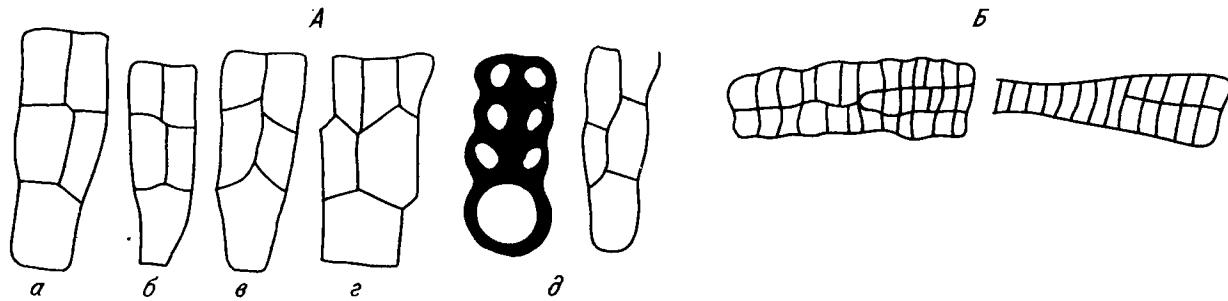


Рис. IV.9. Способы дихотомического деления нитей (А) и увеличения количества серий в слоевище (Б) (по В.П. Маслову /1962/).

а - *Lithothamnium*; б - *Paleothamnium*; в - *Melobesia*; *Lithophyllum*; г - *Karpathia*.

сительно широкими. Именно они определяют рост слоевища, отчленяя вниз клетку за клеткой (табл. XX, фиг. 4). Подобные же клетки являются и органами размножения. Равным образом меняется форма клеток в единой нити у монилипорелл (табл. XVIII, фиг. 1-5). Во внутренней части периталлия клетки здесь тесно прижаты и являются призматическими по форме, в периферийной части, где клеточные нити расположены рыхло, клетки становятся субцилиндрическими.

В основе слоевища любой формы лежит клеточная нить. Простая клеточная нить может в единственном числе представлять собой слоевище багрянки, которое чаще образовано группой клеточных нитей, обладающих, как правило, морфологическими различиями в разных частях слоевища, что определяется их функциональным назначением. Сближенные нити клеток образуют сложную ткань, напоминающую строение современных высших растений. Выше упоминалось, что форма клеток в значительной степени зависит от того, насколько тесно они взаимодействуют с соседними клетками. Все это остается, естественно, в силе и по отношению к нитям клеток. При наличии тесно сжатых многих нитей появляются новые признаки. Поперечные перегородки, отделяющие клетки нитей, располагаются на разных уровнях - обособляются нити клеток. В случае расположения перегородок на одном уровне образуется "решетчатая структура" - различаются нити и ряды (рис. IV.9, Б). При слиянии поперечных перегородок в единую линию образуется серия клеток (рис. IV.10, IV.11).

Дихотомическое ветвление нитей осуществляется при продольном делении клетки. При этом рядом с материнской клеткой появляется тонкая клиновидная дочерняя, в другом случае появляются две меньшие дочерние клетки (рис. IV.9, А). Очень часто верхушечная клетка, располагающаяся в основании дихотомически разделившейся нити, резко увеличивается в размерах и изменяет свою форму (см. рис. IV.9, А).

Существуют слоевища, состоящие из клеточных серий и клеточных нитей. Первая из них развивается делением клеток в поперечном и продольном направлениях. При этом образуются горизонтальные или дуговидные ряды клеток, в которых нити не прослеживаются. При "решетчатой ткани" выражены одинаково хорошо и клеточные нити, и серии (см. рис. IV.10; IV.11).

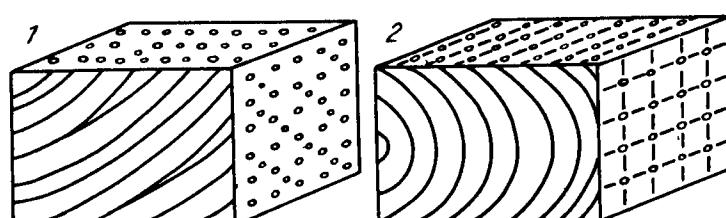


Рис. IV.10. Строение слоевища некоторых кораллиновых красных водорослей / Poignant, 1979а, б /. Базальный гипоталлий при расположении клеток в нитях (1) и рядах (2).

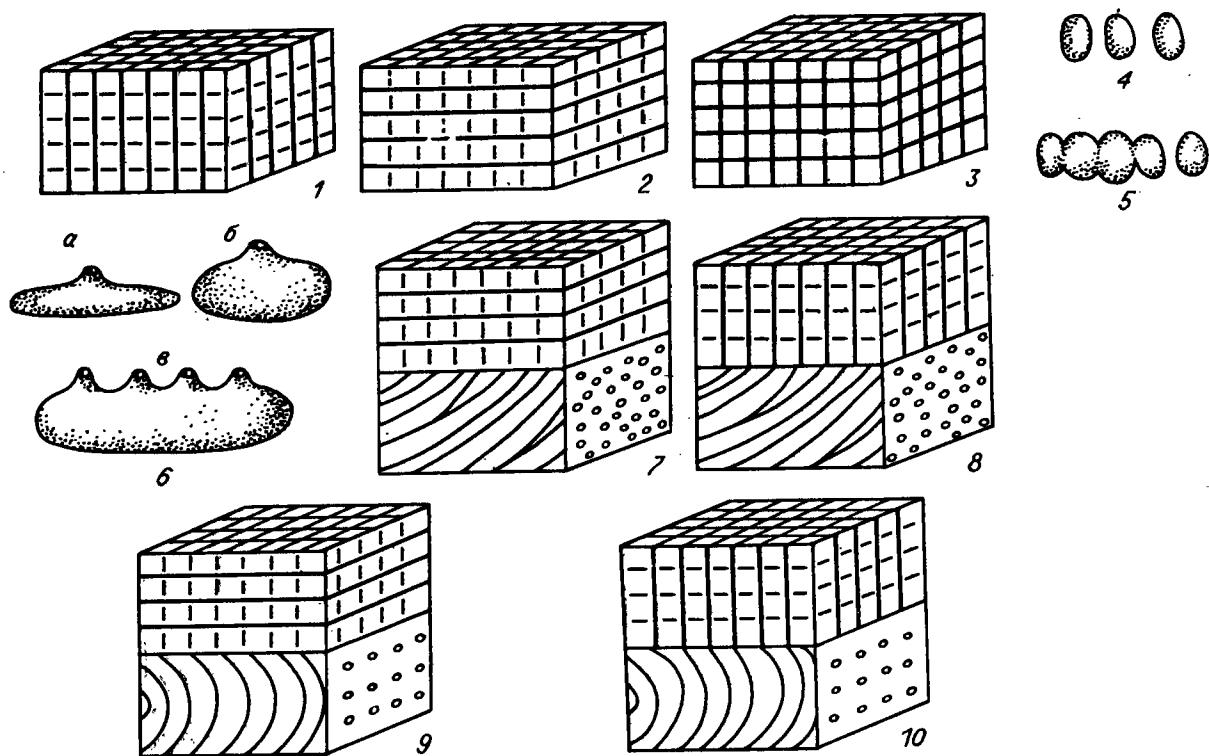


Рис. IV.11. Схема строения.

1-3 - периталлия некоторых красных водорослей (по A.F. Poignant /1979a, b/) при расположении клеток в нитях (1), рядах (2), рядах и се-риях (3); 4-6 - репродуктивных органов кораллиновых водорослей; 4 - изоли-рованные спорангии; 5 - изолированные спорангии и сорус; 6 - концептакул (а - моноперфорированный сильно уплощенный; б - моноперфорированный, в - полиперфорированный); 7-10 - слоевища некоторых кораллиновых водорослей (7 - *Archaelithothamnium*; 8 - *Lithothamnium*; 9 - *Mesophyllum*; 10 - *Lithophyllum*).

В дифференцированном слоевище красных водорослей различают базальную ткань, или гипоталлий, и периферическую – периталлий.

Клетки нитей, расположенные в базальной части прикрепленного слоевища, заметно отличаются по толщине стенок, форме, их взаимному расположению от клеток более молодой части таллома. Часто нити в базальной части слоевища имеют и другое направление роста. Такие видоизмененные клеточные нити в базальной части слоевища называют базальным гипоталлием. У палеозойских форм базальный гипоталлий обычно выражен слабо, но у мезо-кайнозойских багрянок обособляется достаточно отчетливо (см. рис. IV.10; IV.11).

Довольно редкие среди красных водорослей формы с пластинчатым слоеви-щем, например *Archaelithophyllum* (рис. IV.12), имеют четкое деление на гипоталлий и периталлий. Близкие к ним морфологически *Principia* имеют очень слабо развитый (редуцированный) периталлий.

Красные водоросли, обладающие прямостоящим субцилиндрическим слоеви-щем, часто имеют осевой, или срединный, гипоталлий, образованный одиночной нитью (см. рис. IV.7), небольшой группой нитей или значительным по диаметру их пучком (см. рис. IV.5, IV.13).

Срединный гипоталлий слагается клеточными нитями, морфологически от-личными от остальной части слоевища. Как уже упоминалось выше, клетки сре-динного гипоталлия иногда почти не обызвестлены (см. рис. IV.5) или обызвест-влены значительно слабее клеток периталлия.

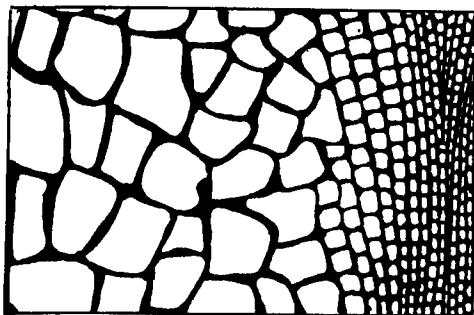


Рис. IV.12. Соотношение гипоталлия (слева) и периталлия в слоевище *Archaelithophyllum*, ув. 100 (по J. Johnson /1960/).

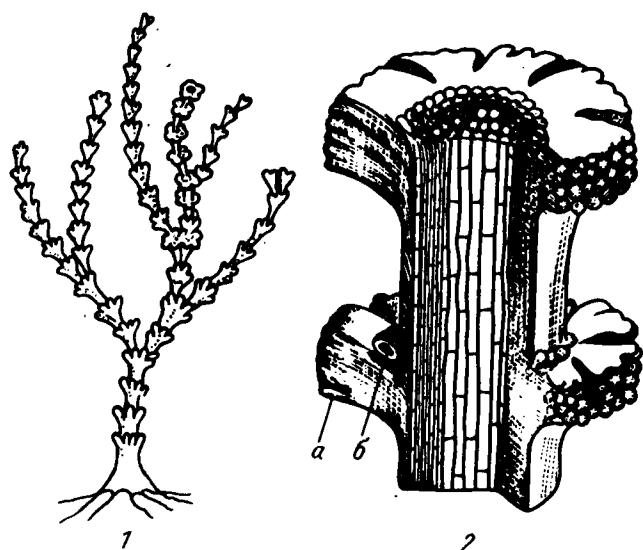


Рис. IV.13. Реконструкция водоросли *Paralancicula fibrosa* Shuysky (1973).

1 – внешний облик слоевища, 2 –увеличенный фрагмент слоевища в разрезе, видны нити крупных клеток срединного гипоталлия и более мелкие клетки периталлия: а – грибовидные кольцевые расширения, б – более слабо развитые кольцевые расширения второго яруса. Реконструкция В.П. Шуйского.

В очерке о морфологии современных багрянок уже говорилось, что в периферийной части слоевищ может обособляться более или менее мощный слой клеток, образующих так называемый коровый слой, или кору. Срединному и базальному гипоталлию противопоставляется остальная часть слоевища – периталлий (см. рис. IV.5).

Органы размножения. Выше мы кратко описали сложные процессы размножения современных красных водорослей, многообразие существующих у них органов размножения. Наши познания в этой области об ископаемых багрянках чрезвычайно неполны.

У нитчатых красных водорослей типа *Ludlovia* и *Tubomorphophyton* /Корде, 1973/ органы размножения в виде мелких шарообразных тел располагаются на апикальных концах веток или при дихотомическом делении одна из веточек преобразуется в спорангий.

В слоевищах водорослей семейства *Solenoporaceae* давно были подмечены крупные овальные полости, которые обычно рассматриваются как органы размножения – концептакулы (рис. IV.14, А, Б, В).

Довольно часто встречаются концептакулы в слоевищах архелитофиллюмов (рис. IV.15). Они представляют собой крупные полусферические образования, располагающиеся среди клеток периталлия. Несколько отличаются от концептакул архелитофиллюмов крупные яйцевидные концептакулы лысьвельл, которые располагаются в периферийной части слоевища под тонким однослоистым покровом (см. рис. IV.5) коровых клеток.

Другой тип органов размножения устанавливается у водорослей рода *Kattavella*. Здесь на концах клеточных нитей располагаются очень крупные клетки, по крайней мере в два раза превосходящие по размерам обычные вегетативные (табл. XX, фиг. 4). По всей вероятности, эти образования также можно рассматривать в качестве концептакул. Они близки по форме к таковым у *Ludlovia*.

Наличие или отсутствие органов размножения у палеозойских багрянок не

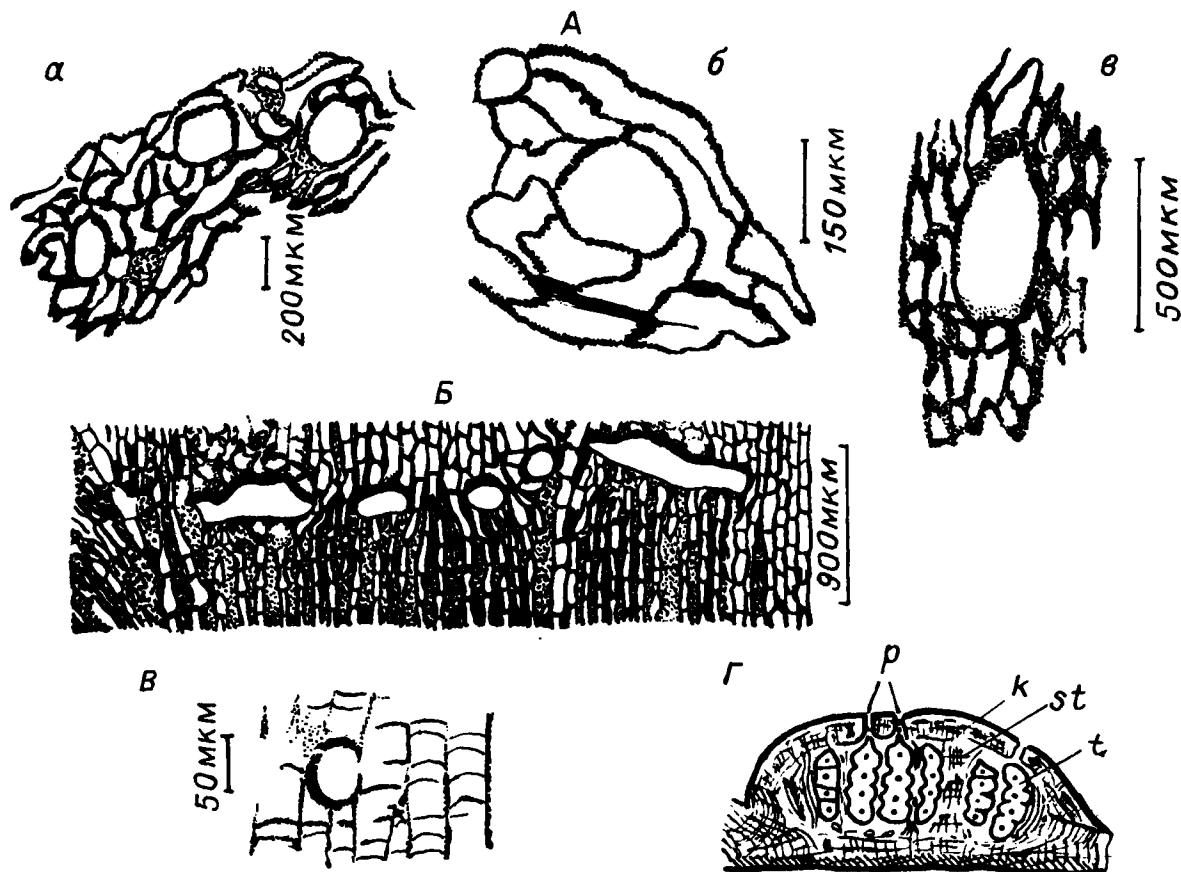


Рис. IV.14. Органы размножения некоторых ископаемых красных водорослей.

А - спорангии *Solenopora spongoides* (Dyb.) (по В.П. Маслову /1956а/): а - в поперечном сечении, б - при большом увеличении, в - продольное сечение через спорангий; Б - строение клеточных нитей, форма и расположение спорангии у *Solenopora (Neosolenopora) multiformis* Bel. (по Л.С. Белокрысу /1966/); В - спорангии (?) среди нитей периталлия у *Parachaetetes (Tomilithon) johnsoni* Masl. (по В.П. Маслову /1962/); Г - сорус современного литотамния с тетраспорами (по В.П. Маслову /1956/): т - тетраспорангии, к - крыша, р - поры, ст - стерильные нити.

учитываем как систематический признак, поскольку концептакулы встречаются очень редко и далеко не всегда однозначно идентифицируются.

Совсем иначе обстоит дело у кораллиновых водорослей. Здесь учитываются форма и взаимоотношение спорангии, строение концептакул (см. рис. IV.11, IV.16). Для этих водорослей строение органов размножения, их наличие или отсутствие - важнейший родовой признак. Это можно подтвердить всей системой кораллиновых водорослей. В одной из последних таксономических схем А. Поунана / Poignant, 1979а, б/ придается важнейшее значение органам размножения для систематики мезо-кайнозойских багрянок. А. Поунан различает несколько типов строения репродуктивных органов (см. рис. IV.11). Именно по этому признаку все мезо-кайнозойские красные водоросли разделены на две большие группы. Одна из них имеет изолированные спорангии и мультиперфорированные концептакулы, другая - моноперфорированные концептакулы (рис. IV.17). По представлениям А. Поунана, систематика мезо-кайнозойских багрянок должна базироваться на внешней морфологии, текстуре клеточной ткани, строении репродуктивных органов. Из сказанного выше следует, что система-тика палеозойских красных водорослей основана только на первых двух призна-ках. Значение морфологического признака также неустойчиво. Например, многие

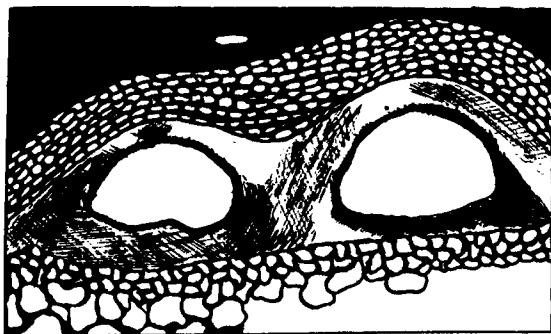


Рис. IV.15. Две концептакуловые камеры *Archaelithophyllum*, окруженные мелкими клетками периталлия, внизу виден переход к крупным клеткам зоны гипоталлия, ув. 50 (по J. Johnson /1960/).

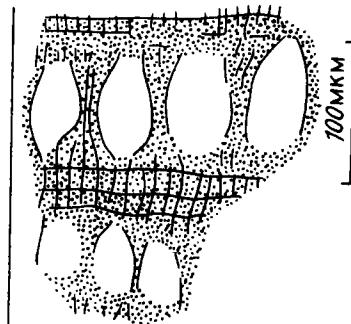


Рис. IV.16. Расположенные рядами спорангии у *Archaelithothamnium*, видна деформация нитей клеток между спорангиями (по В.П. Маслову /1962/).

соленопорацией обладают чрезвычайно изменчивой внешней формой слоевища. Соленопоры могут иметь таллом, меняющийся по форме от плоской пластины до шара с рядом промежуточных форм. Только внутренние детали строения клеточных нитей и их взаимоотношение позволяют диагностировать водоросли этого рода. Для соленопораций практически не имеет значения соотношение в слоевище гипоталлия и периталлия, как и полное отсутствие первого. Но эти признаки приобретают существенное значение для классификации красных водорослей с субцилиндрическим слоевищем. Для подобных форм соотношение срединного гипоталлия и периталлия – признак родового уровня или даже более высокого ранга.

ПРЕДЛАГАЕМАЯ СИСТЕМА ИСКОПАЕМЫХ КРАСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

В системе современных красных водорослей отдел *Rhodophyta* подразделяется на два класса – класс бангиевых (*Bangiophyceae*) и класс флоридиевых (*Florideophyceae*). Приведем их краткие диагнозы /Жизнь растений, 1977/.

КЛАСС BANGIOPHYCEAE

Сдиноклеточные, колониальные или многоклеточные формы паренхимного строения. Рост диффузный, вследствие деления всех клеток слоевища. Клетки одноядерные с одним звездчатым хлоропластом и одним центральным пиреноидом. Половое размножение известно только у высокоорганизованных представителей класса. Половые клетки формируются в результате преобразования вегетативной клетки. Представители класса делятся на две большие группы. К первой относятся многоклеточные и пластинчатые формы, распространенные преимущественно в море, вторую составляют одноклеточные и колониальные формы, чаще пресноводные и наземные.

КЛАСС FLORIDEOPHYCEAE

Водоросли многоклеточные, преимущественно сложного анатомического строения. Слоевище образует систему разветвленных нитей, паренхимный тип организации отсутствует. Рост апикальный, в результате деятельности верхушеч-

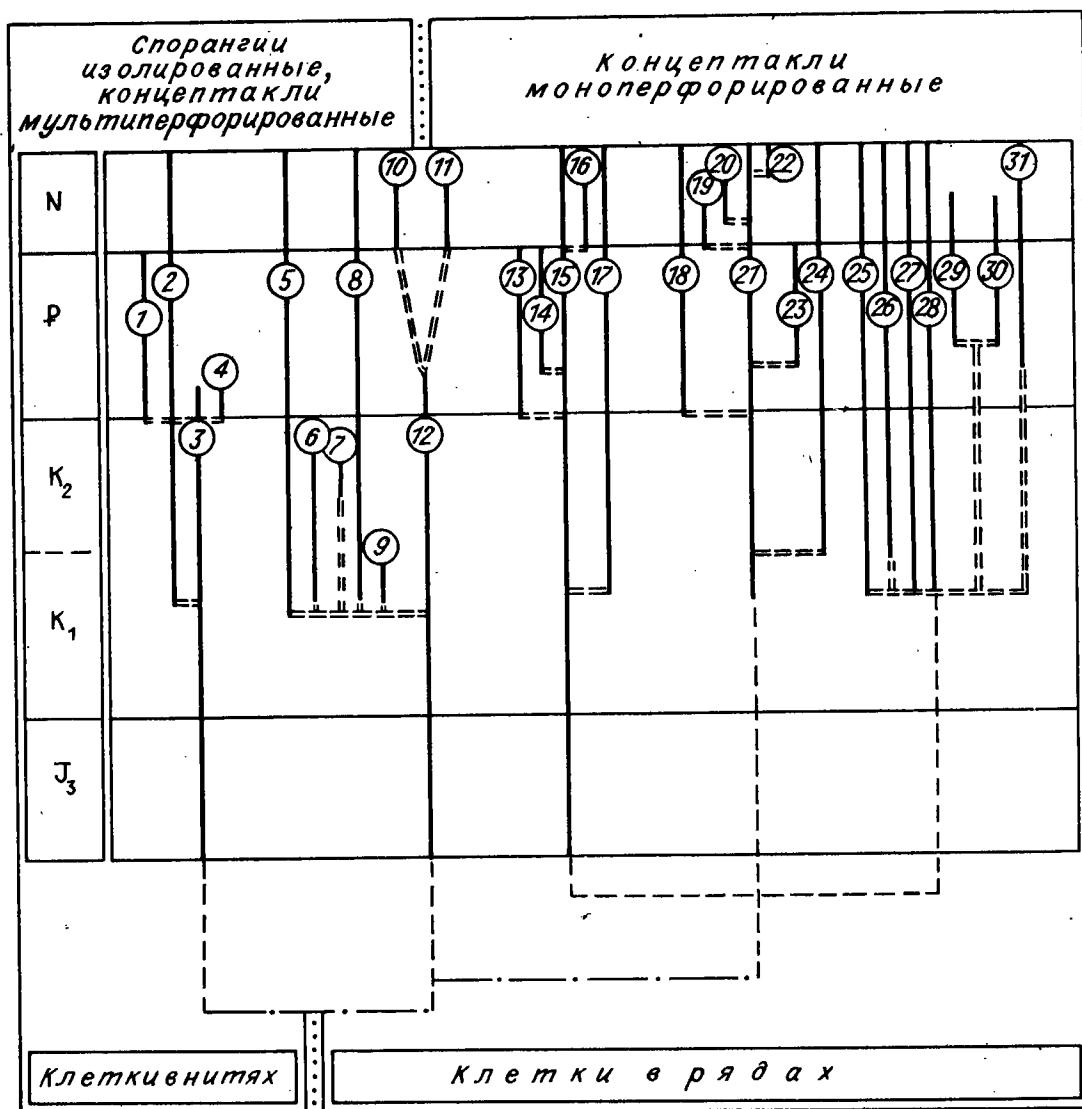


Рис. IV.17. Филогенетические взаимоотношения и развитие мезозойских и кайнозойских кораллиновых красных водорослей, принципы их классификации (по А.Ф. Poignant / 1979а, б/).

Цифрами в кружках обозначены: 1 - *Paleophyllum*; 2 - *Lithophyllum*; 3 - *Solenopora* (*Neosolenopora*); 4 - *Mesolithon*; 5 - *Archaelithothamnium*; 6 - *Paleothamnium*; 7 - *Hemiphyllum*; 8 - *Mesophyllum*; 9 - *Kymalithon*; 10 - *Pseudoaethesolithon*; 11 - *Aethesolithon*; 12 - *Parachaetetes*; 13 - *Distihoplax*; 14 - *Litholepis*; 15 - *Lithoporella*; 16 - *Tenaria*; 17 - *Melobesia*; 18 - *Neogoniolithon*; 19 - *Paraporolithon*; 20 - *Porolithon*; 21 - *Litholepis*; 22 - *Paleolithophyllum*; 23 - *Leptolithophyllum*; 24 - *Dermolithon*; 25 - *Corallina*; 26 - *Arthrocardia*; 27 - *Jania*; 28 - *Amphiroa*; 29 - *Subterraniophyllum*; 30 - *Metagonolithon*; 31 - *Callicherthon*.

ной клетки. Клетки флоридиевых одноядерные, реже многоядерные, с хлоропластами. Бесполое размножение осуществляется тетра-, би-, полиспорами, только изредка - моноспорами. Половое размножение свойственно всем флоридиевым, отсутствует только при вторичной утрате. Мужские и женские органы размножения представляют собой специальные образования. Зигота развивается в гонимобласт, на котором формируются карпоспоры. В развитии гонимобласта важ-

ную роль играют специальные питающие и ауксилярные клетки. Имеется чередование гаметофита и спорофита.

Класс флоридиевых подразделяется на шесть порядков в зависимости от особенностей развития эиготы и строения ауксилярных клеток. Как видно из приведенных диагнозов, приложение этой системы к ископаемым формам встречает серьезные затруднения. Большинство исследователей все ископаемые багрянки считают флоридиевыми, но их классификация по порядкам совершенно произвольна.

На основании многолетних исследований богатой альгофлоры кембрия Сибири К.Б. Кордэ /1965, 1973 и др./ разработала систему древнейших красных водорослей. В отделе *Rhodophyta* К.Б. Кордэ установила два новых класса *Protobangiophyceae* KORDE, 1973 и *Protofloridomorphophyceae* KORDE, 1973. Ниже приводятся их диагнозы.

КЛАСС PROTOBANGIOPHYCEAE KORDE, 1973

Диагноз. Слоевище многоклеточное, нитевидное или состоящее из скоплений нитей, слизистое. Разной внешней формы: в виде пучка нитей, пластинчатое, округлое, лепешкообразное. Прикрепление ризоидоподобным разрастанием базальной части или рыхлым разрастанием нитей по субстрату. Нити слоевища не соприкасались друг с другом, имели вертикальное или радиальное расположение, могли выходить за пределы слизистой части. Рост осуществляется за счет роста отдельных нитей. Протоспорангии внешние, одиночные или в виде гроздевидных скоплений на концах нитей. Вегетативное размножение за счет интенсивного разрастания окончаний отдельных нитей снаружи слоевища.

Сравнение. От класса *Protofloridomorphophyceae* отличается большей примитивностью строения слоевища, обособленностью нитей друг от друга, наличием только одного вида протоспорангии на слоевище, характером роста.

Распространение. Нижний кембрий.

Для кембрийских красных водорослей этого класса К.Б. Кордэ /1973/ предлагает следующую систему.

Порядок *Pseudoanthales* KORDE, 1973

Семейство *Pseudoanthaceae* KORDE, 1973

Род *Pseudoanthos* KORDE, 1973

Семейство *Acanthinaceae* KORDE, 1973

Род *Acanthina* KORDE, 1973

Порядок *Mucilinalès* KORDE, 1973

Семейство *Mucilinaceae* KORDE, 1973

Род *Mucilina* KORDE, 1973

Порядок *Kundatiiales* KORDE, 1973

Семейство *Kundatiaceae* KORDE, 1973

Род *Kundatia* KORDE, 1973

Ни один из названных здесь таксонов не был обнаружен другими авторами ни в кембрийских, ни в более молодых отложениях. Добавим, что принадлежность этих родов водорослей к *Rhodophyta* также дискуссионна.

КЛАСС PROTOFLORIDOMORPHOPHYCEAE KORDE, 1973

Диагноз. Слоевище многоклеточное, нитевидное, одно- или многорядное, кустистое, вертикальное или из войлока нитей, стелющихся по субстрату, сложного строения, цилиндрическое, иногда членистое, дифференцированное или не дифференцированное на осевую и коровую части. Прикрепление слоевища ризоидо-

столоно- или подошвообразным разрастанием базальной части, дисками. Протоспорангии одного или разного строения на одном и том же экземпляре. Вегетативное размножение участками слоевища, образованием дискоидальных скоплений клеток на концах нитей вне слоевища.

Сравнение. Отличается от класса *Protobangiophyceae* более сложным строением.

ПОРЯДОК KENELLALES KORDE, 1973

Диагноз. Слоевище стелющееся или прямостоящее, из одного или не- скольких цилиндрических участков, прилегающих по всей длине или частично. Цилиндрические участки слоевища все одинаковы по морфологии, состоят из осевой и периферической частей разного строения и толщины. Органы размножения внешние, в виде спорангииев, или внутренние - в концептакулах.

Состав. Семейства: *Ludloviaceae* Tchuvashov, fam. nov.; *Solenoporaceae* Pia, 1927; *Demidellaceae* Tchuvashov, fam. nov.; *Katavellaceae* Korde, 1966; *Moniliporellaceae* Gnilovskaja, 1972; *Ungdarellaceae* Maslov, 1956; *Archaelithophyllaceae* Tchuvashov, fam. nov.; *Stacheinaceae* Loeblich et Tappan, 1961; *Lysvaellaceae* Tchuvashov, fam. nov.

Из кембрийских водорослей К.Б. Кордэ /1973/ включает в состав порядка семейства *Kennellaceae* Korde, 1973; *Bateneviaceae* Korde, 1966; *Proauloporaceae* Korde, 1973; *Fistulellaceae* Korde, 1973.

Семейство LUDLOVIACEAE TCHUVASHOV, FAM. NOV.

Диагноз. Слоевище образовано многократно, иногда сериально ветвящимися клеточными нитями, образующими быстро расширяющиеся к апикальной части кустики. Клеточные нити однорядные, клетки субцилиндрические, сильно варъирующие по высоте. Органы размножения внешние терминальные, расположены в разилке веточек или на месте веточек, которые должны были образоваться при дихотомическом ветвлении. Стенки клеток сложены темным пелитоморфным карбонатом, бархатисто-черным в проходящем свете и фарфорово-белым - в отраженном.

Сравнение. Наиболее близки водоросли семейства *Epiphytaceae* Korde, 1965, от которых представители нового семейства отличаются наличием клеточного строения при полном тождестве по другим морфологическим признакам и структуре обызвествленной части слоевища.

Состав семейства. Роды *Ludlovia* Korde, 1973; *Tubomorphophyton* Korde, 1973; *Gordonophyton* Korde, 1973; *Kosvophyton* Korde, 1973; *Epiphytonoides* Korde, 1973; *Filaria* Korde, 1973.

Распространение. Кембрий - верхний девон. Особенно многочисленны в кембрии и верхнем девоне. Водоросли семейства часто приурочены к рифовым фациям.

Семейство SOLENOPORACEAE PIA, 1927

Диагноз. Слоевище чрезвычайно разнообразно по форме: овальное, субцилиндрическое, корковое и т.д. Образовано плотно сросшимися или свободно расположенными клеточными нитями, овальными, чаще полигональными в поперечных сечениях и субпрямоугольными в продольных. Поперечные перегородки отчетливо (триба *Solenoporae*) или плохо выражены в ископаемом состоянии (триба *Pseudosolenoporae*), могут быть расположены в соседних ни-

тях на одном или разных уровнях. Часто наблюдается дифференциация на базальный гипоталлий и периталлий. Органы размножения в виде овальных пустот, встречаются не постоянно.

Состав семейства. См. характеристику триб.

Распространение. Поздний докембрий (?), кембрий – неоген.

Общие замечания. Семейство Solenoporaceae признается всеми палеоальгологами /Маслов, 1956б, 1962; Johnson, 1959, 1964а/. Недавно Б. Маме и А. Ру / Mamet, Roux, 1979/ произвели ревизию родов, составляющих семейство соленопораций. В результате они предложили несколько уточнить диагнозы ряда родов. Так, предложено считать, что перегородки у соленопор расположены под углом, вследствие чего в поперечных сечениях видны отходящие от стенок клеток короткие выступы (рис. IV.18). Эти детали строения пока не наблюдались другими исследователями. Б. Маме и А. Ру описали также новый род Pseudosolenopora, представители которого вообще лишены поперечных перегородок. Если этот признак первичный, то псевдосоленопоры следует вообще исключить из состава красных водорослей.

По всей вероятности, исчезновение поперечных перегородок у псевдосоленопор связано с особенностями их обызвествления. Напомним, что эта же проблема стояла при определении систематического положения водорослей рода Marinella. При наличии хорошего по сохранности материала В.П. Маслову /1962/ удалось доказать наличие поперечных перегородок, значительно слабее обызвествленных. Соответственно данному признаку (степени обызвествления поперечных перегородок в клеточных нитях), мы предлагаем разделить семейство Solenoporaceae на две трибы.

Триба Solenopora Tchuvashov, triba nov.

Диагноз. Слоевище компактное, овальное, субсферическое, пластинчатое, субцилиндрическое, обычно прикрепленное. Образовано плотно сжатыми рядами клеточных нитей. Клетки в поперечных сечениях полигональные, в продольных – субпрямоугольные. Органы размножения внутренние, в виде овальных

Морфология	Ria, 1927	Маслов, 1956; Johnson, 1959	Морфология	Mamet, Roux, 1977
	Pseudochaetetes			Pseudochaetetes
	Solenopora			solenopora
				Pseudosolenopora
	Parachaetetes	Parachaetetes		Parachaetetes

Рис. IV.18. Принципы распознавания родов семейства Corallinaceae различными авторами (по B. Mamet, A. Roux / 1979/).

или неправильных по форме концептакулов. Встречаются редко. Поперечные перегородки отчетливые, расположены в соседних клеточных нитях на одном или разных уровнях.

Состав: *Solenopora* Dybowsky, 1878; *Parachaetetes* Deninger, 1906; *Petrophyton* Yabe, 1912; *Pseudochaetetes* Haug, 1883; *Polygonella* Johnson, 1964.

Распространение. Поздний кембрий (?), кембрий – неоген.

Триба *Pseudosolenopora* Tchuvashov, triba nov.

Диагноз. Слоевище компактное, желвакообразное, образовано плотно сжатыми или свободно расположенными нитями клеток, полигональными или округлыми в поперечных сечениях и субпрямоугольными в продольных. Органы размножения внутренние, округлые или моркововидные. Поперечные перегородки в клеточных нитях сохраняются редко.

Состав: роды *Pseudosolenopora* Mamet et Roux, 1977; *Rusnoporidium* Yabe et Toyama, 1928; *Stenoporidium* Yabe et Toyama, 1928; *Marinella* Pfender, 1939.

Распространение. Ордовик – палеоген.

Семейство MONILIPORELLACEAE GNILOVSKAJA, 1972

Диагноз. Слоевище разнообразной формы: прямое цилиндрическое, с пережимами, ветвящееся, шарообразное, желваковидное. Нити срединного гипоталлия расположены вплотную или на небольшом расстоянии. Они могут быть относительно широкими или узкими, ветвящимися под небольшим углом. Диаметр нитей может быть постоянным или изменяться. В осевой части слоевища нити гипоталлия идут параллельно, к периферии веерообразно отклоняются. Нити периталлия отходят от нитей гипоталлия перпендикулярно в стороны или под углом вверх. В соседних нитях периталлия поперечные стенки клеток лежат на разных уровнях. Длина клеток периталлия несколько больше их ширины. Продольные стенки клеток обызвествлены сильнее, чем поперечные. Органы размножения не обнаружены.

Состав: роды *Moniliporella* Gnilovskaja, 1972; *Contexta* Gnilovskaja, 1972; *Ansoporella* Gnilovskaja, 1972; *Furcatoporella* Gnilovskaja, 1972; *Plexa* Gnilovskaja, 1972; *Texturata* Gnilovskaja, 1972; *Vilosoporella* Gnilovskaja, 1972.

Распространение. Верхний ордовик Казахстана, верхний девон Западной Сибири.

Семейство DEMIDELLACEAE TCHUVASHOV, FAM. NOV.

Диагноз. Слоевище многорядное, субцилиндрическое, дихотомически ветвящееся, с полными или прерывистыми кольцевыми расширениями грибовидной формы, располагающимися одно над другим на близких расстояниях. Гипоталлий образован пучком тесно прижатых клеточных нитей. Клетки округло-многоугольные в поперечных сечениях и прямоугольные в продольных. Грибовидные расширения образованы пучком клеточных нитей, ответвляющихся под углом к оси слоевища. Срединный гипоталлий, периталлий и нити клеток, образующие кольцевые выросты, сильно обызвествлены, как и пространство между ними. В составе семейства обособлены два рода. Представители рода *Paralancicula* имеют слоевище с четкой дифференциацией его на срединный гипоталлий и периталлий. Представители другого рода, *Demidella*, образованы однородными по форме клеточными нитями. Этот важный признак послужил основой для выделения нового семейства.

вой для деления на трибы, хотя в настоящее время каждая триба представлена одним родом.

Состав: роды *Paralancicula Shuysky*, 1973; *Demidella Shuysky*, 1985.

Распространение. Нижний девон Урала.

Триба *Paralanciculae Tchuvalashov, triba nov.*

Диагноз. Слоевище многорядное, субцилиндрическое, ветвящееся, с полными или прерывистыми кольцевыми расширениями грибовидной формы, расположенными одно над другим на близких расстояниях. Слоевище делится на срединный гипоталлий, образованный пучком крупных клеточных нитей, и периталлий, сложенный относительно узкими клеточными нитями.

Состав: род *Paralancicula Shuysky*, 1973.

Распространение. Нижний девон Урала.

Триба *Demidellae Tchuvalashov, triba nov.*

Диагноз. Слоевище многорядное, субцилиндрическое, ветвящееся, с полными или прерывистыми кольцевыми расширениями грибовидной формы, расположенными одно над другим на близких расстояниях. Слоевище сложено тесно сжатыми однообразными по диаметру нитями клеток. Клетки округло-полигональные в поперечных сечениях, прямоугольные в продольных.

Состав: род *Demidella Shuysky*, 1985.

Распространение. Нижний девон Урала.

Семейство KATAVELLACEAE KORDE, 1966

Диагноз. Слоевище прямое, цилиндрическое, неветвящееся, нечленистое, с зачаточной коровой частью из одного ряда периферийных клеточных нитей. В апикальной части слоевища клеточные нити разобщены и образуют "метелку". Спорангии внешние, расположены на концах обособленных клеточных нитей.

Состав: один род *Katavella Tchuvalashov*, 1965.

Распространение. Верхний девон, франский ярус Урала.

Семейство UNGDARELLACEAE MASLOV, 1962

Диагноз. Слоевище ветвящееся, цилиндрическое или уплощенное, состоящее из клеточных нитей, рыхло или плотно расположенных в осевой части и плотно прижатых близ верхней поверхности. Обызвествление стенок клеток или участков между нитями создает в сечении слоистую структуру. Органы размножения наблюдаются редко, в виде овальных пустот внутри таллома.

Состав: трибы *Ungdarella Tchuvalashov, triba nov.*; *Petchoriae Tchuvalashov, triba nov.*

Распространение. Карбон – пермь. Космополиты.

Триба *Ungdarella Tchuvalashov, triba nov.*

Диагноз. Слоевище полностью обызвествленное, цилиндрическое, дихотомически ветвящееся, образовано клеточными нитями разного строения. Срединный гипоталлий состоит из одной или нескольких нитей. Периталлий образован нитями, которые под углом отходят от нитей гипоталлия к периферии. Стенки клеток в нитях сросшиеся, поперечные перегородки обычно не сохраняются.

Состав: роды *Ungdarella Maslov*, 1950; *Komia Korde*, 1951; *Erevanella Maslov*, 1962.

Распространение. Карбон, пермь. Космополиты.

Триба *Petchoriae* Tchuvashov, triba nov.

Диагноз. Слоевище полностью обызвествленное, субцилиндрическое или корковое, пластинчатое, ветвящееся. Гипоталлий сильно развит, состоит из параллельных сросшихся между собой нитей. Периталлий развит слабее, образован неветвящимися нитями, расположенными перпендикулярно к гипоталлию.

Состав: роды *Petchoria* Korde, 1951; *Pseudokomia* Racz, 1966.

Распространение. Карбон. Космополиты.

Семейство ARCHAELITHOPHYLLACEAE TCHUVASHOV, FAM. NOV.

Диагноз. Слоевище корковое, лентовидное, иногда уплощенное, субцилиндрическое, ветвящееся. Имеется четкая дифференциация на гипоталлий и периталлий. Гипоталлий образован относительно крупными полигональными клетками, клетки периталлия более мелкие, субпрямоугольные. Репродуктивные органы – в концептакулах.

Состав: роды *Amorphia* Racz, 1966; *Archaelithophyllum* Johnson, 1956; *Principia* Brenckle, 1982.

Распространение. Карбон. Космополиты.

Семейство STACHEINACEAE LOEBLICH ET TAPPAN, 1961, emend.

Диагноз. Слоевище микроскопическое, инкрустирующее или свободное, субцилиндрическое. Образовано клеточными нитями, нарастающими симметрично от точки прикрепления в виде пластинчатых или бугорчатых тел.

Состав: трибы *Mametellae* Tchuvashov, triba nov.; *Aoujgaliae* Tchuvashov, triba nov.; *Pseudostacheoideae* Tchuvashov, triba nov.

Распространение. Карбон, пермь. Космополиты.

Общие замечания. Положение рассматриваемых организмов в системе остается спорным. Первые представители семейства были описаны еще в прошлом веке как фораминиферы / Brady, 1876/. В последние два десятилетия много усилий к изучению этих проблематичных организмов приложили французские (H. Termier, G. Termier, D. Vachard, M. Peret) и канадские палеонтологи (B. Mamet, A. Roux, A. Petryk). При этом называлось два направления в определении природы стахеинацей. Французские палеонтологи включают их в специальный класс губок *Algospingia* Termier et Vachard, 1977, в порядок *Aoujgalidae* Termier et Vachard, 1975, в семейство *Ptychocladiidae* Elias, 1950, emend. Termier et al., 1975. Канадские микропалеонтологи, отставая водорослевую природу этих организмов, включают их в состав семейства *Ungarellaaceae* Maslov на правах отдельного подсемейства *Stacheinaceae* Loeblich et Tappan, 1961

Признавая водорослевую природу стахеинацей, я считаю, что по морфологическим особенностям и образу жизни эти организмы могут быть обособлены в отдельное семейство, хотя и родственное унгдарелляцей. Все стахеинацей обладают своеобразным ростом слоевища, которое в отличие от унгдарелляцей большей частью не имеет подразделения на гипоталлий и периталлий. Внутри семейства также существует большое разнообразие морфологических типов (см. рис. IV.12 – IV.17). Б. Маме и А. Ру /B. Mamet, A. Roux, 1977/ подразделили стахеинацей на две морфологически отличные группы. В состав первой они включили представителей родов *Stacheia*, *Fourstenella*, *Parasta-*

cheia, *Aoujgalia*, т.е. водоросли, слоевища которых образованы однообразными клеточными нитями. Вторая объединяет роды *Pseudostacheoides*-*Epistacheoides*, которые характеризуются иным типом строения слоевища с дифференциацией его на гипоталлий и периталлий.

По нашим представлениям, морфологические особенности представителей семейства *Stacheinaceae* позволяют разделить их на три трибы.

Триба *Mametellae* Tchuvashov, triba nov.

Диагноз. Слоевище инкрустирующее, образовано горизонтальными элементами – ламинами – и вертикальными, образующими в поперечных сечениях субпрямоугольную решетчатую систему. Вертикальные элементы в соседних рядах обычно не совпадают. Стенки всех клеток сложены прозрачным желтоватым (гиалиновым) кальцитом.

Состав: роды *Stacheia* Brady, 1876; *Ptichocladia* Ulrich et Bassler, 1904; *Fourstonella* Cummings, 1955; *Cuneiphycus* Johnson, 1960; *Mametella* Brenckle, 1977; *Gonialia* Vachard, 1979; *Eflugelia* Vachard, 1979; *Chuvashovia* Vachard, 1981.

Распространение. Карбон, пермь. Космополиты.

Триба *Aoujgaliae* Tchuvashov, triba nov.

Диагноз. Слоевище инкрустирующее, фузiformное. Клетки не ориентированы в ряды и в нити, образуют грубо концентрические слои вокруг центров нарастания, причем ни горизонтальные, ни вертикальные стенки клеток в рядах не совпадают, но это несоппадение, как правило, очень незначительное, и сохраняется общее впечатление упорядоченного расположения клеток в нитях и рядах. Клеточные стенки сложены прозрачным желтоватым кальцитом.

Состав: роды *Aoujgalia* Termier et Termier, 1950; *Stacheoides* Cummings, 1951; *Parastacheia* Mamet et Roux.

Распространение. Карбон, пермь. Космополиты.

Триба *Pseudostacheoideae* Tchuvashov, triba nov.

Диагноз. Слоевище неправильной формы, инкрустирующее. Его внутренняя структура определяется развитием грубо концентрических слоев при неполном развитии радиальных элементов, которые подразделяли бы слоевище на клетки. Клеточная структура полнее развита в периферийной части слоевища (см. рис. IV.9). Между клетками замечены довольно крупные поры.

Состав: роды *Pseudostacheoides* Petryk et Mamet, 1972; *Epistacheoides* Petryk et Mamet, 1972; *Sinustacheoides* Termier et Vachard, 1977; *Dromastacheoides* Perret et Vachard, 1977.

Распространение. Карбон, пермь. Космополиты.

Семейство LYSVAELLACEAE TCHUVASHOV, FAM. NOV.

Диагноз. Слоевище многорядное, нечленистое, цилиндрическое. Имеет отчетливо выраженные осевой гипоталлий и периталлий. Гипоталлий слагается пучком тесно сближенных нитей узких, высоких клеток. Периталлий образуется более крупными полигональными клетками, почти изометрическими, реже субсферическими. Отдельные клетки в несколько раз превышают размеры соседних. Внешняя зона периталлия сложена субцилиндрическими, наклонными к оси слоевища клетками. В этой зоне периталлия расположены концептакулы – крупные яйцевидные полости. В месте расположения концептакул на поверхности слоевища обнаруживаются вздутия, которые концентрически его опоясывают (см. IV.5).

Состав: один род - *Lysvaella* Tchuvashov, 1971.

Распространение. Нижний горизонт кунгурского яруса Западного Урала; мургабский ярус Центрального Афганистана.

ПОРЯДОК CRYPTONEMIALES

Надсемейство CORALLINACEAE HARVEY, 1849

Систематика кораллиновых водорослей относится к числу наиболее устоявшихся и отработанных. В большинстве предлагаемых систем /Маслов, 1962; Основы палеонтологии, 1963; Johnson, 1964a/ выделяется семейство Corallinaceae с двумя подсемействами - Melobesioidea и Corallinoidea. Мы полагаем, что различия между этими подсемействами настолько значительны (одно имеет водоросли с нечленистым слоевищем, а другое - с членистым), что вполне правомерно рассматривать их в ранге отдельных семейств. Совершенно условно мы соединяем каменистые багрянки в надсемейство Corallinaceae.

Семейство MELOBESIOIDEAE

Диагноз. Слоевище нечленистое, прикрепленное, эпифитное, обызвестленное целиком, за исключением органов размножения. Слоевище сложено нитями клеток, образующими одно- или многослойные корки с выступами и выростами. В большинстве родов четко выделяются гипоталлий и периталлий, иногда мезоталлий. Спорангии изолированные, рядами, группами, в сорусах, концептакулах, с одной или многими порами в крышке. Водоросли часто обволакивают посторонние предметы, образуют свободно катающиеся желваки.

Состав: роды *Lithothamnium* Philippi, 1837; *Archaelithothamnum* (Rothpletz) Foslie, 1891; *Lithophyllum* Philippi, 1837; *Mesophyllum* Lemoine, 1928; *Melobesia* Lamouroux, 1812; *Mesolithon* Maslov, 1955; *Pallaeophyllum* Maslov, 1950; *Polygonella* Elliott, 1957; *Lithoporella* Foslie, 1909; *Paraphyllum* Lemoine, 1969; *Palaeothamnium* Conti, 1945.

Распространение. Юра - ныне.

В.П. Маслов /1962/ предложил подразделить мелобезиевые водоросли на три трибы. Ниже приводится эта система.

Триба *Archaelithothamnieae* Maslov, 1962

Диагноз. Слоевище корковое, бугристое или ветвистое, с гипоталлием и периталлием. Базальный гипоталлий стелющийся, с клетками, не ориентированными в ряды. Периталлий может иметь клетки как не ориентированные, так и ориентированные в ряды. Тетраспорангии вертикально вытянуты, овальные или бутылковидные, с одной порой.

Состав: роды *Archaelithothamnum* (Rothpletz) Foslie, 1891; *Palaeolithothamnium* Conti, 1945; *Mesolithon* Maslov, 1955.

Распространение. Палеоген - ныне.

Триба *Lithothamnieae* Maslov, 1962

Диагноз. Слоевище корковое, бугристое или ветвистое, состоящее из стелющегося базального гипоталлия с клетками, не ориентированными в ряды. Поперечные перегородки расположены на разных уровнях. Периталлий состоит из клеток, расположенных в нитях, реже периталлий в виде решетки или нечетливых серий. Выделяется промежуточная ткань - мезоталлий. Тетраспоры в сорусах со многими отверстиями.

Состав: роды *Lithothamnium* Philippi, 1837; *Mesophyllum* Lemoine, 1928.

Распространение. Мел – ныне.

Триба *Lithophylleae* Maslov, 1962

Диагноз. Слоевище корковое, бугристое или ветвистое; клетки в гипоталлии и периталлии ориентированы в серии. Поперечные перегородки слиты в сплошные линии. Органы размножения – концептакли. В продольном сечении они часто имеют форму, близкую к перевернутому сердцу с одним отверстием на вершине.

Состав: роды *Lithoporella* Foslie, 1909; *Lythophyllum* Philippi, 1837; *Melobesia* Lamouroux, 1812.

Семейство CORALLINACEAE

Диагноз. Ветвистые членистые гибкие кустики, после отмирания рассыпающиеся на отдельные членики. Сложены срединным гипоталлием из длинных клеток и периталлием из коротких. Все клетки ориентированы в ряды.

Состав: роды *Corallina* Lamouroux, 1816; *Amphiroa* Lamouroux, 1816; *Archamphiroa* Steinman, 1930.

Распространение. Мел – ныне.

РАЗВИТИЕ КРАСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Наши представления об эволюции и филогенетических связях красных водорослей в значительной мере зависят от принятой системы. Первые, к сожалению не подтвержденные позднее, находки красных водорослей сделаны в верхнедокембрийских отложениях А.Г. Вологдиным. Из синийских отложений Приангарья описана *Pustularia Vologdin*, отнесенная к отделу красных водорослей на основании участия в стелющейся части слоевища клеточных нитей. В верхнесинийских отложениях Прибайкалья А.Г. Вологдиным найдены соленопоры. Представители рода *Bija*, описанные из среднекембрийских отложений Алтая, указываются сейчас из верхнедокембрийской формации *Sarnyere* Республики Мали /Bertrand-Sarfati, 1979/. Наличие *Bija* в кембрийских отложениях Сибири подтвердили К.Б. Кордэ /1973/ и Л.Г. Воронова /1976/. Все эти авторы относили *Bija* к красным водорослям, что кажется нам неправомерным. В принятой нами системе этот род отнесен к отделу синезеленых.

Богатейший мир красных водорослей описала К.Б. Кордэ /1961, 1973/ из кембрийских отложений СССР. Принадлежность к красным водорослям всего комплекса, изученного К.Б. Кордэ, неодинаково достоверна. Наиболее правильно, на наш взгляд, отнесение к багрянкам форм с клеточноподобным строением слоевища и хорошо выраженным терминальными органами размножения – роды *Tubomorphophytum*, *Gordonophytum*, *Kosvophytum*, *Ludlovia*, которые мы объединили в семейство *Ludlovia* и вывели из состава порядка *Epiphytales*.

Из нижнекембрийских отложений Сибири, Алтая и Монголии описаны /Рейтлингер, 1959; Кордэ, 1966, 1973; Дроздова, 1980/ два рода красных (?Б.Ч.) водорослей – *Batenevia* и *Botominella*. Слоевища этих водорослей сложены пучком гирванеллоподобных трубок – то очень плотно сжатых, то сравнительно рыхло уложенных. Наличие перегородок отличает клеточные нити названных родов от клеточных нитей гирванелл; у батеневий отмечены также овальные пустоты – спорангии. Отметим, что далеко не все палеоальгологи признают принадлежность этих двух родов к красным водорослям /Лучинина, 1975/.

Таким образом, в настоящее время наши представления о водорослях позднего докембрия и кембрия в значительной степени противоречивы. Если следовать К.Б. Кордэ, то кембрий можно без преувеличений назвать периодом пышного развития нитчатых багрянок. По другим представлениям, в кембрии имеются только проблематичные находки соленопораций, а основой фон его альгофлоры составляют синезеленые водоросли.

С учетом отмеченных условностей можно сказать, что красные водоросли в кембрии были представлены несколькими морфологическими типами: формами с однорядным нитчатым слоевищем (*Tubomorphophyton*, *Gordonophyton*), массивными желвакоподными *Solenopora* и многорядными субцилиндрическими *Batenevia*.

Палеоальгологами неоднократно предпринимались попытки проследить во времени эволюцию красных водорослей и филогенетические связи между таксонами разного ранга / Johnson, 1960; Маслов, 1962; и др./. В большинстве филогенетических построений важная роль отводится соленопорациям из родов *Solenopora* и *Parachaetetes*, которые образуют самостоятельную долгоживущую ветвь – от докембрия (?) до палеогена.

В.П. Маслов /1962/ рассматривал соленопоры как предков целой группы родов мелобезиевых – представителей триб *Archaeolithothamnieae* и *Lithothamnieae*. В этих построениях важное место занимает попытка проследить происхождение членистых багрянок. От рода *Parachaetetes* В.П. Маслов намечает боковую ветвь к нижнедевонскому роду *Bicorium* Maslov, 1956, который рассматривается, с одной стороны, как предковый род *Lithoporella*, а с другой – *Archaelithophyllum*. Архелитофилломы являются, по построениям В.П. Маслова, предковыми формами родов *Lithophyllum*, *Porolithon*, мелобезиевых и кораллиновых водорослей. Вся эта схема в высшей степени гипотетична, поскольку опирается в филогении членистых красных водорослей на проблематичный род *Bicorium*, не встреченный более ни автором, ни другими палеоальгологами *.

В филогенетических построениях Дж. Джонсона / Johnson, 1960/ в качестве предковых форм использованы роды *Solenopora* и *Parachaetetes* (рис. IV.19). В середине каменноугольного периода от парахететеса отчленя-

* Мы считаем, что В.П. Маслов описал под этим родовым названием сечения водорослей типа *Rothpletzella* или *Flabellia*.

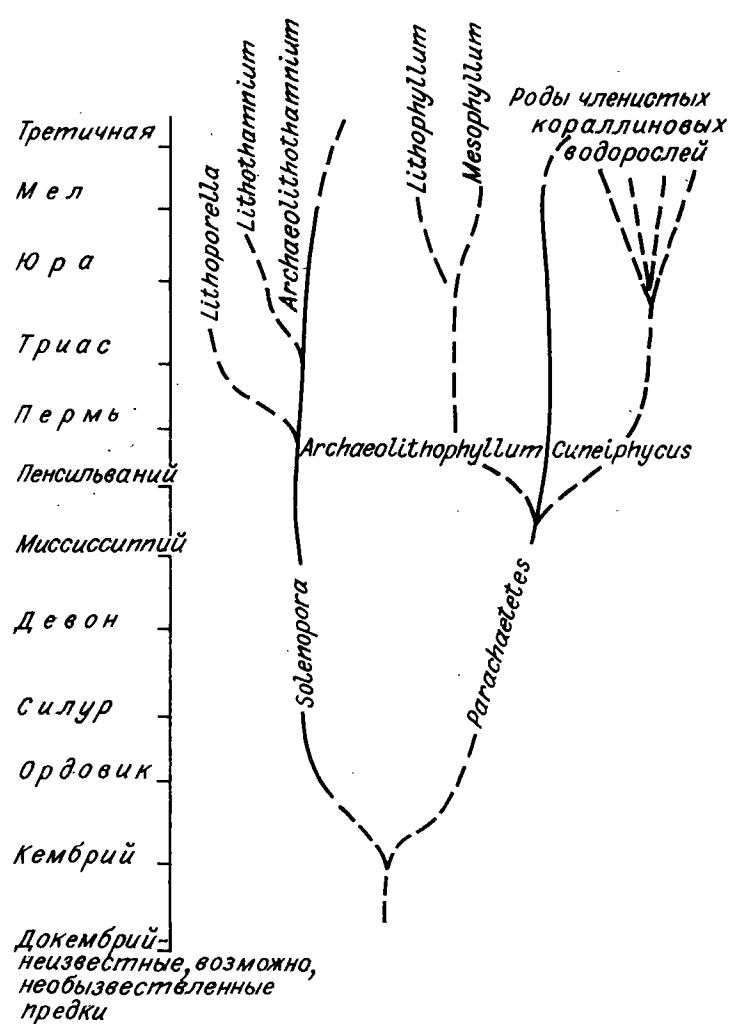


Рис. IV.19. Схема происхождения кораллиновых водорослей (по J. Johnson, 1960/).

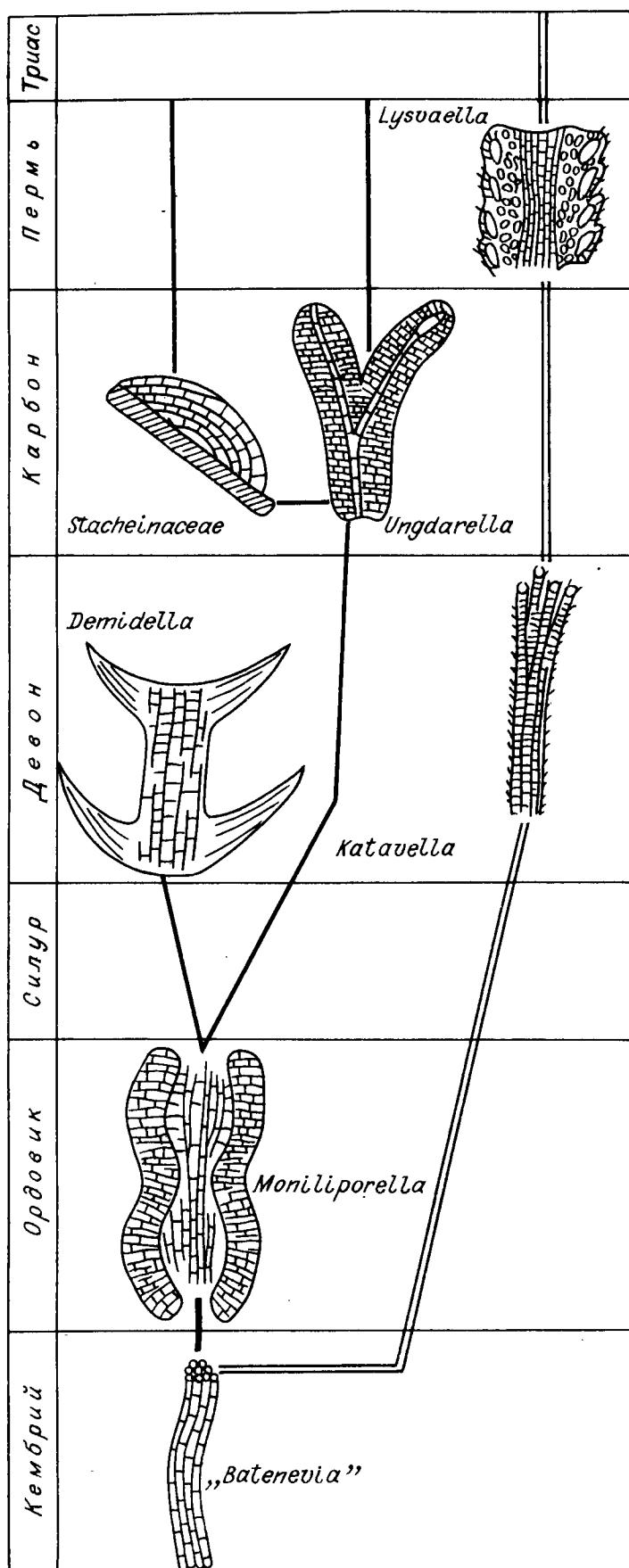


Рис. IV.20. Филогенетические взаимоотношения между важнейшими родами палеозойских красных водорослей.

ется боковая ветвь рода *Cuneiphycus*, который рассматривается в качестве предковой формы всех членистых багрянок, начинающих свое существование в юре. В качестве гипотетического предка членистых багрянок принимается организм, принадлежность которого к водорослям вообще сомнительна (см. разд. "Система красных водорослей").

В качестве предковых форм других родов кораллиновых водорослей приняты *Solenopora* и *Archaelithophyllum*. В значительной мере базируется на соленопорациях филогенетическая схема (см. рис. IV.17) А. Поунана /Poignant, 1979a, b/. Накопленный материал по ископаемым красным водорослям позволяет по-иному реконструировать филогенетические связи ископаемых багрянок (рис. IV.20). Мы намечаем несколько филогенетических рядов.

В качестве предковых форм принимаются примитивные багрянки, обладающие слоевищем субцилиндрического типа, подобные *Batenevia*, из которых можно вывести принципиально новые по морфологии водоросли ордовикско-девонского семейства *Moniliporellaceae*, слоевище которых четко подразделяется на две зоны – центральную из вертикального пучка нитей (центральный гипоталлий) и зону периталлия, образованную клеточными нитями, расположенными почти перпендикулярно к осевой зоне.

Дальнейшее развитие этого ряда можно видеть в раннедевонских водорослях семейства *Demidellaceae* (роды *Demidella* и *Paralancicula*). Это направление привело к возникновению очень высокоорганизованных багрянок.

Другое направление прослеживается от монилипорелляцев к унгдарелляцеям. Водоросли родов *Ungdarella* и *Komia* можно с достаточным основанием рассматривать как потомки *Moniliporella*,

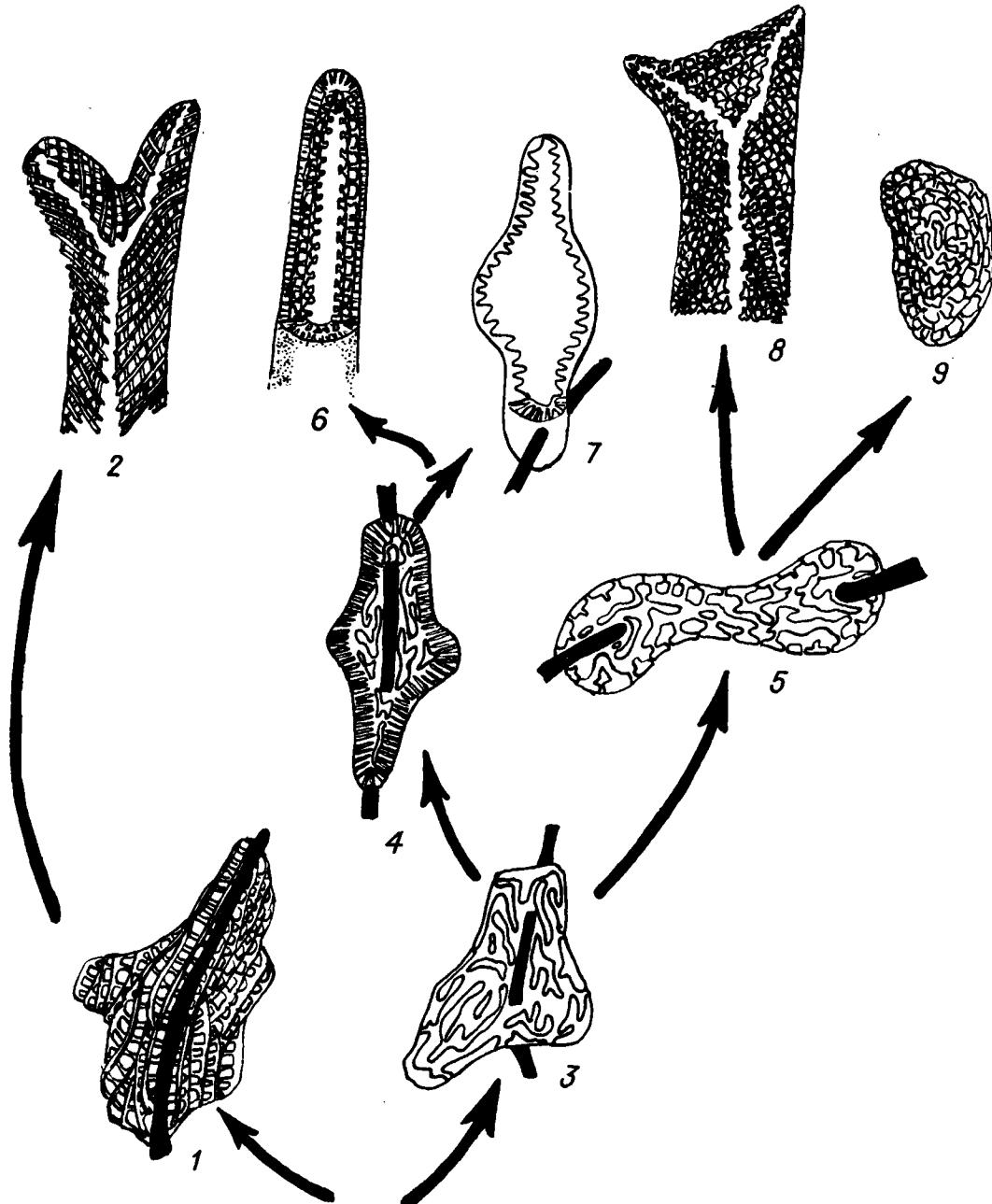


Рис. IV.21. Филогенетические связи между родами семейства Stacheinaeae (по М.Е. Perret, D. Vachard /1977/).

Цифрами обозначены роды: 1 - *Stacheoides*; 2 - *Ungarella*; 3 - *Sinustacheoides*; 4 - *Epistacheoides*; 5 - *Dromastacheoides*; 6 - *Pseudokomia*; 7 - *Roguesselsia*; 8 - *Komia*; 9 - *Amorphia*.

учитывая их морфологическое сходство. Их сближает общность генерального плана строения слоевища: наличие вертикального пучка или одиночной нити срединного гипоталлия и отходящего под углом (иногда прямым) к оси слоевища пучка нитей периталлия. В качестве специализированной боковой (тупиковой?) ветви унгдарелляцей можно рассматривать (рис. IV.21) довольно разнообразные в морфологическом отношении водоросли семейства Stacheinaeae, как приспособившиеся к специализированному существованию в качестве тонких инкрустирующих корочек на разных предметах или на раковинных организмах. Можно предполагать их происхождение от унгдарелляцей способом неотении. Водоросли рода *Archaelithophyllum* мы рассматриваем как специализированную ветвь унгдарелляцей. Действительно, многие детали морфологии

архелитофилюмов противоречат их сопоставлению с членистыми кораллиновыми водорослями. Членистые багрянки имеют очень тонкие удлиненные клетки срединного гипоталлия и более крупные многоугольные – периталлия. У архелитофилюмов, наоборот, срединный гипоталлий сложен крупными многоугольными клетками, а периталлий – мелкими.

Представляет интерес другой гипотетический ряд, который также можно начинать с водорослей типа *Batenavia*. Девонским потомком этого рода являются катавеллы, которые имеют субцилиндрическое слоевище, нечетко дифференцированное на гипоталлий и периталлий с одним рядом коровых клеток и внешними органами размножения. Дальнейшая линия развития может быть намечена и пермскому (конец ранней перми, кунгурский век) роду *Lysvaella*, представители которого имеют сложнодифференцированное слоевище субцилиндрической формы. Органы размножения расположены в периферийной части слоевища под однослойным коровьим слоем клеток. Лысьвеллы долгое время оставались эндемичным уральским родом, но недавно / Vachard, 1980; Vachard, Moutenat, 1981/ они были описаны из артинских отложений Центрального Афганистана, что очень важно для обоснования выводов о происхождении членистых багрянок.

Из всех описанных палеозойских красных водорослей именно *Lysvaella* увереннее всего может быть помещена в качестве проблематичного предка кораллиновых водорослей. Лысьвеллы (см. рис. IV.5) имеют срединный гипоталлий, сложенный длинными узкими полигональными в поперечных сечениях клетками, а зона периталлия слагается крупными изометрическими полигональными клетками. Именно такое строение имеют и слоевища членистых багрянок. Органы размножения у кораллиновых (*Amphiroa*), как и у *Lysvaella*, расположены рядами по боковым поверхностям. Оба сравниваемых объекта имеют высокие субцилиндрические слоевища. Сказанного достаточно, чтобы рассматривать *Lysvaella* и близкие к ним формы в качестве проблематичных и наиболее вероятных предков членистых кораллиновых водорослей. Мы далеки от мысли считать, что именно лысьвеллы – непосредственные предки членистых багрянок, но предположим, что эта линия развития привела к возникновению богатой альгофлоры членистых красных водорослей мезо-кайнозоя.

Для завершения общей картины филогенетических связей между красными водорослями необходимо рассмотреть развитие еще одной важной ветви – нитчатых однорядных водорослей семейства *Ludloviaceae*, т.е. эпифитоноподобных водорослей с признаками клеточного строения. Эта группа водорослей родов *Gordonophyton*, *Tubomorphophyton* и других появляется в кембрии и быстро занимает здесь важное место в составе альгофлоры. В силурийско-ордовикское время явно намечается резкое сокращение ареала их распространения и снижение значения в общем составе альгофлоры; только единичные находки родов *Ludlovia* и *Kosvophyton* подтверждают наличие водорослей этой группы. Мы пока не располагаем сведениями о существовании подобных форм в раннем и среднем девоне, но в позднем девоне недавно установлены в рифовых фациях представители (надо думать, последние) этой ветви – водоросли рода *Tubomorphophyton* /Чувашов и др., 1985/.

Рассматривая историю развития красных водорослей в общем плане, можно наметить несколько крупных этапов их эволюции. Первый, кембрийско-девонский этап – время существования нитчатых однорядных багрянок. В этот же период существуют высокоорганизованные красные водоросли семейств *Monilioporellia*, *Demidellaceae*, *Katavellaceae*. Следующий, каменноугольно-пермский этап развития красных водорослей характеризуется стремительным увеличением морфологического разнообразия, что сопровождается вторжением красных водорослей во все биотопы мелководных шельфовых морей карбона и перми. Основу и наиболее яркую часть альгофлоры представляют унгдарелляци и стахеинацеи.

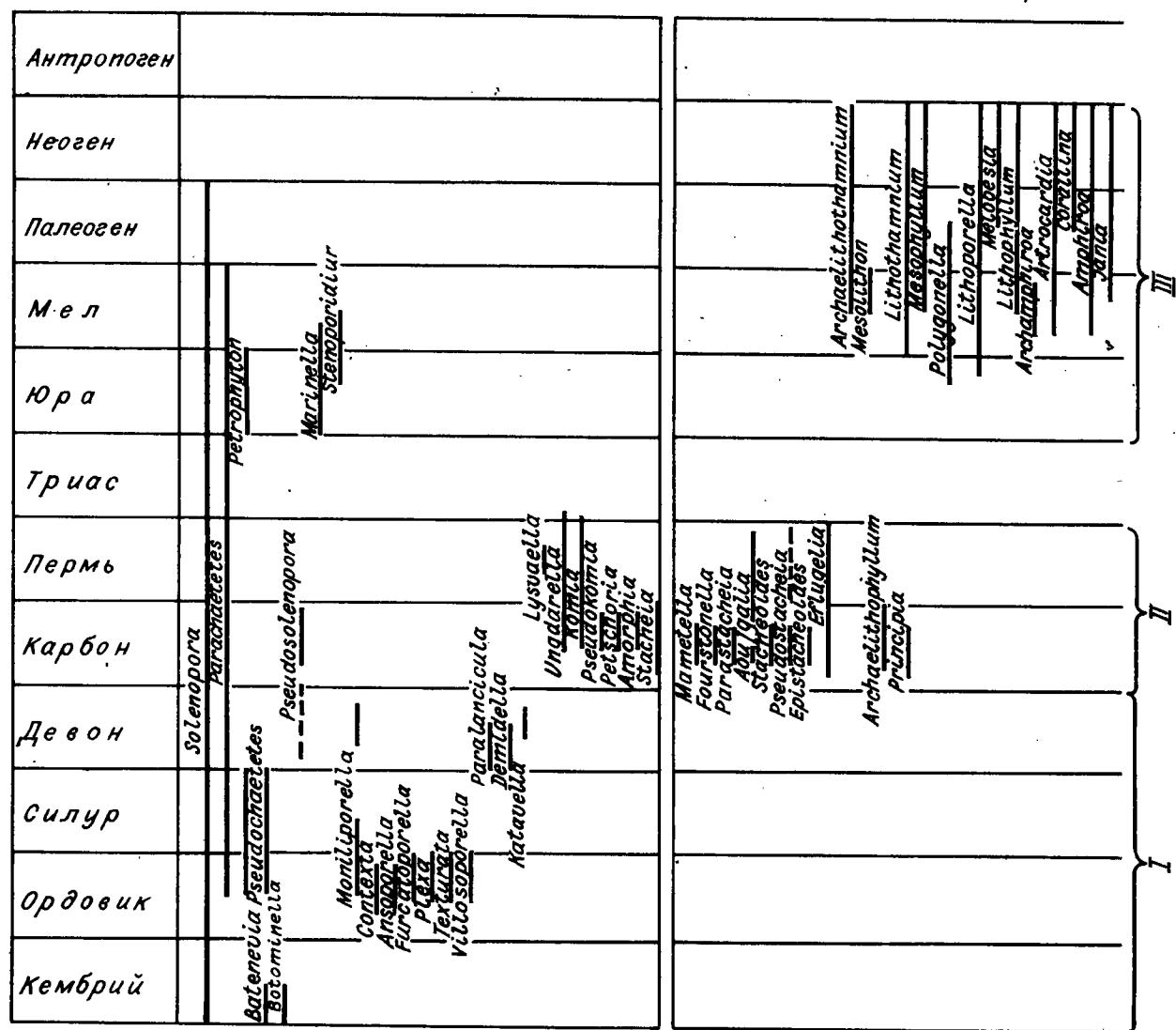


Рис. IV.22. Стратиграфическое распространение палеозойских и важнейших родов мезо-кайнозойских (см. также рис. 17) красных водорослей.

Начало мезозоя – триасовый период – не выделяется ничем примечательным в истории красных водорослей. В триасе из всего комплекса пермских красных водорослей продолжили свое существование лишь два рода соленопораций – *Solenopora* и *Parachaetetes*. Столь же бедны красными водорослями нижне- и среднекорские отложения. На это время приходится заметное снижение роли багрянок в общем комплексе известковых водорослей. Это снижение компенсируется пышным расцветом зеленых водорослей, обильных и разнообразных в триасовых и юрских образованиях.

С поздней юры начинается последний, продолжающийся и поныне этап в развитии известковых красных водорослей. Первые членистые багрянки рода *Archamphiroa* появляются в начале позднеюрской эпохи. Вместе с ними начинают свое развитие мелобезиевые. В меловой и третичный периоды разнообразие альгофлоры красных водорослей непрерывно расширяется, они занимают все более разнообразные экологические ниши, осваивают большой диапазон глубин морского бассейна, активно участвуют в создании крупных рифовых массивов. Настоящее время без преувеличения можно считать эпохой расцвета красных водорослей. В графической форме этапы развития известковых красных водорослей приведены на схеме (рис. IV.22).

Глава V

ХАРОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHAROPHYTA)

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ, ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ, ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ПАЛЕОЭКОЛОГИИ, ФИЛОГЕНИЯ И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Харовые водоросли (харофиты, лучницы) – своеобразные растения, резко отличающиеся от остальных водорослей обликом слоевища и органов размножения. Они известны как из современных пресноводных и засоленных водоемов, так и в ископаемом состоянии от силурийского до четвертичного периодов.

Морфологии, систематике, палеоэкологии, распространению харофитов посвящены сотни публикаций ботаников и палеонтологов многих стран (СССР, Великобритании, Франции, Швеции, США, КНР, Румынии, Польши, Италии, ФРГ, Аргентины и др.). Описаны 6 родов и 300 видов современных харовых водорослей со всех континентов, свыше 110 родов и 600 видов ископаемых представителей всех трех порядков типа *Charophyta*.

Современные харовые водоросли – сложные многоклеточные слоевища (талломы). Это кустистоветвящиеся ните- или стеблевидные зеленые побеги членисто-мутовчатого строения, укореняющиеся на дне водоемов с помощью многочисленных тонких бесцветных ризоидов (рис. V.1). Слоевище очень похоже на некоторые высшие растения (хвоши, роголистник), поэтому основные ветвящиеся побеги условно названы "стеблями", а расположенные мутовками боковые побеги – "листьями". Места ответвления листьев называются узлами, а участки стебля между ними – междуузлями /Голлербах, 1977; Голлербах, Красавина, 1983/.

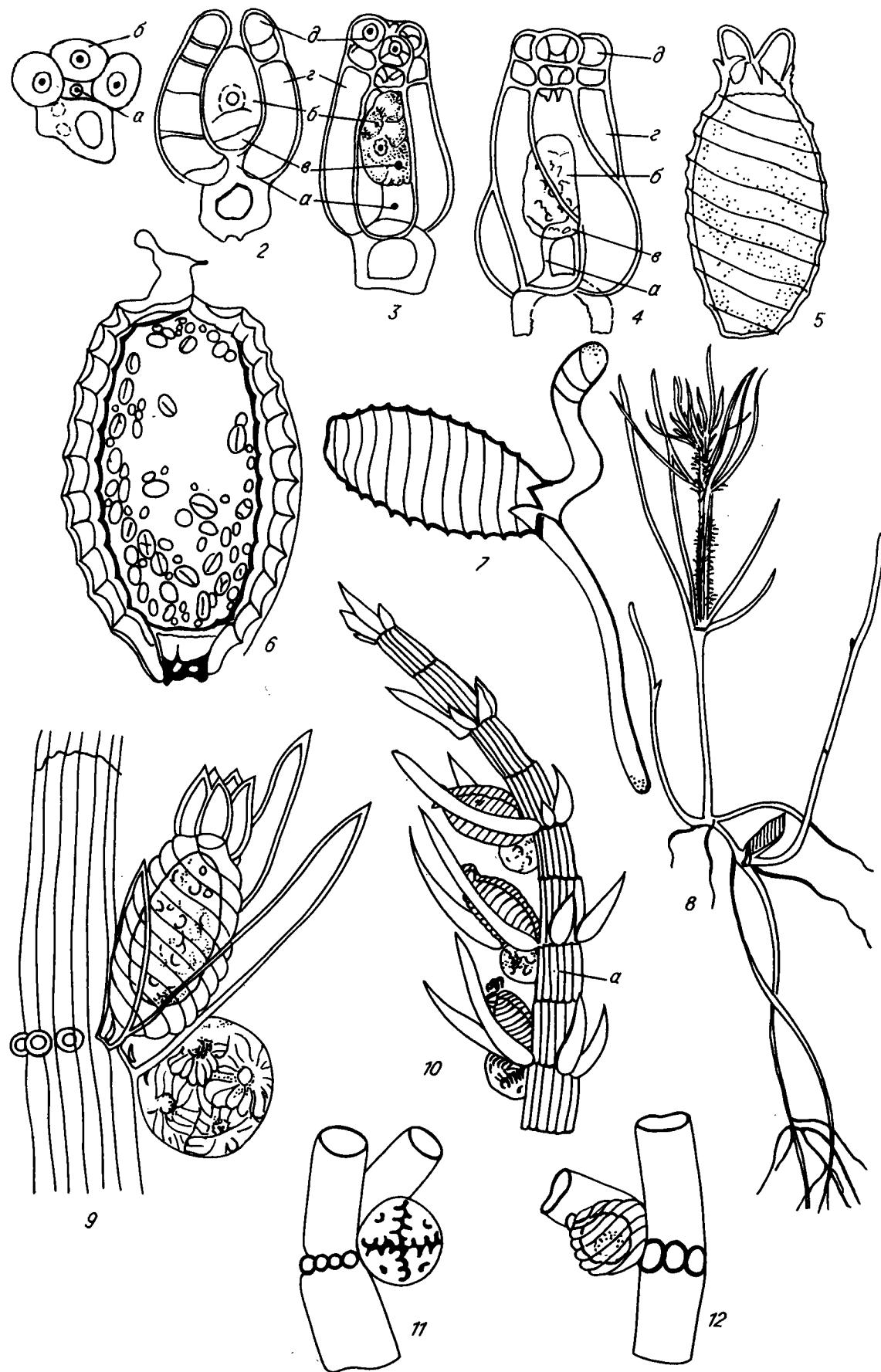
Размножение у харофитов вегетативное и половое. Органы полового размножения (женские – спорофидии, мужские – антеридии) развиваются на листовых узлах (см. рис. V.1) либо вместе на одном талломе у однодомных видов, либо раздельно на разных талломах у двудомных видов.

Зрелый спорофидий состоит из оогония, оболочки (споростегия) и одной-двух базальных клеток (см. рис. V.1). В шаровидном теле антеридия сложным путем развиваются сперматозоиды, которые благодаря водной среде попадают через отверстие в центре спорофидия в оогоний. После оплодотворения яйцеклетки оогония образуется ооспорангий. Он состоит из ооспоры и оболочки-спорангидерма / Horn af Rantzien, 1959a; Маслов, 1963a/. Ооспора – преобразованная яйцеклетка, стенка которой имеет двухслойные оболочки – спорины (мембранны); спорангидерм – отвердевшие спиральные клетки, внешний слой которых обызвествляется, образуя кальцитовую оболочку (кальцину). В основании ооспорангия бывшие базальные клетки, обызвествившись, превращаются в базальную пластинку (см. рис. V.1).

После периода покоя ооспорангии прорастают. Прорастание начинается с исчезновения зерен крахмала и жира, затем происходит замена их зернистой протоплазмой, деление ядра и центральной клетки, от которой берет начало новое

Рис. V.1. Современные харовые водоросли.

1-8 - последовательные стадии образования водоросли: 1-4 – развитие спорофидия (а – клетка листового узла, б – яйцеклетка, в – поворотные клетки, г – обволакивающие клетки, д – клетки коронки), 5, 7, 8 – прорастание ооспорангия, 6 – строение ооспорангия; 9,10 – расположение спорангия и ан-



теридия у однодомных видов (а - кора таллома (по М.М. Голлербаху /1977/; М.М. Голлербаху, Л.К. Красавиной /1983/; В.П. Маслову /1963а, б/; В.Крофту / Croft, 1952/); 11-12 - расположение антеридия и спорофидия у двудомных видов.

растение. Одновременно с внутренними изменениями оболочки ооспорангия на вершине расщепляются на пять зубцов, давая выход проростку, возникающему из центральной клетки (см. рис. V.1). До этого путем деления центральной клетки происходит образование двух функционально различных клеток: более крупной, дающей начало предростку, из которого вырастает стеблевой побег, и меньшей – дающей начало первому ризоиду (см. рис. V.1). В результате ряда клеточных делений возникают две однорядные нити, которые дифференцируются на узлы и междуузлия. Дальнейший рост – верхушечный. Из узлов предростка образуются вторичные предростки, мутовки листьев и боковые ветви стебля, из узлов первого ризоида – вторичные ризоиды и их мутовчатые волоски. Таким путем формируется слоевище современной харовой водоросли, состоящей из нескольких стеблевых побегов в верхней части и нескольких сложных ризоидов в нижней /Голлербах, 1977/.

Обызвествляются отдельные органы у современных и, очевидно, ископаемых харофитов по-разному / Horn af Rantzen, 1959b; Маслов, 1963a/. У вегетативных частей происходит так называемое "физиологическое отложение извести", т.е. выпадение извести на поверхности клеток в результате фотосинтетической деятельности растения в водной среде. В спиральных и узловой (базальной) клетках женского органа размножения осуществляется так называемое "органическое отложение извести", т.е. выделение извести из клеточного сока, в котором кальций находится в виде органического соединения. У современных харофитов развитие известковой оболочки начинается только с момента оплодотворения яйцеклетки и продолжается в течение последующей жизни растения, но этот процесс протекает довольно быстро.

В ископаемом состоянии целые слоевища сохраняются редко. Чаще встречаются их обломки. Главным образом ископаемые харофиты представлены в виде обызвествленных остатков ооспорангия – кальцины, которую принято называть гирогонитом. В основании гирогонита имеется отверстие, закрытое изнутри базальной пластинкой (или пластинками).

У некоторых семейств харофитов гирогониты покрыты вторичной известковой оболочкой – утрикулом, образовавшимся за счет срастания обызвествившихся "веточек" и "листьев" таллома (рис. V.2, V.3).

Вегетативные части ископаемых харофитов еще недостаточно освещены в литературе, методика их изучения не разработана, а имеющиеся описания основаны на методике описания современных харофитов / Harris, 1939; Peck, 1937, 1957; Madler, 1952/. Как известно, современные харофиты относятся лишь к одному семейству Characeae, появившемуся в середине мезозойской эры, а некоторые находки свидетельствуют о том, что остатки слоевищ происходят из более древних эпох и принадлежат к другим семействам /Ищенко, Сайдаковский, 1975; Т.А. и А.А. Ищенко, 1982/.

Отсюда следует, что на данном этапе изучения ископаемых харофитов необходимо накапливать фактический материал, опираясь на имеющиеся знания о современных и ископаемых харовых водорослях. Поэтому при находках вегетативных частей ископаемых харофитов необходимо приводить тщательные описания и изображения как внешних признаков, так и внутренней структуры по изломам и шлифам.

Описание вегетативных частей харофитов включает морфологию растения, его размеры (длина общая и отдельных частей), характер строения узлов и междуузлий, количество и размеры стеблей и боковых побегов – листьев, на изломах – количество и диаметр центральной и кортикальных трубок. В шлифах описывается микроструктура стенок вегетативных частей (зернистость, цвет). Устанавливается наличие на талломе гирогонитов, утрикулов.

Общепринятая методика изучения гирогонитов и утрикулов базируется на

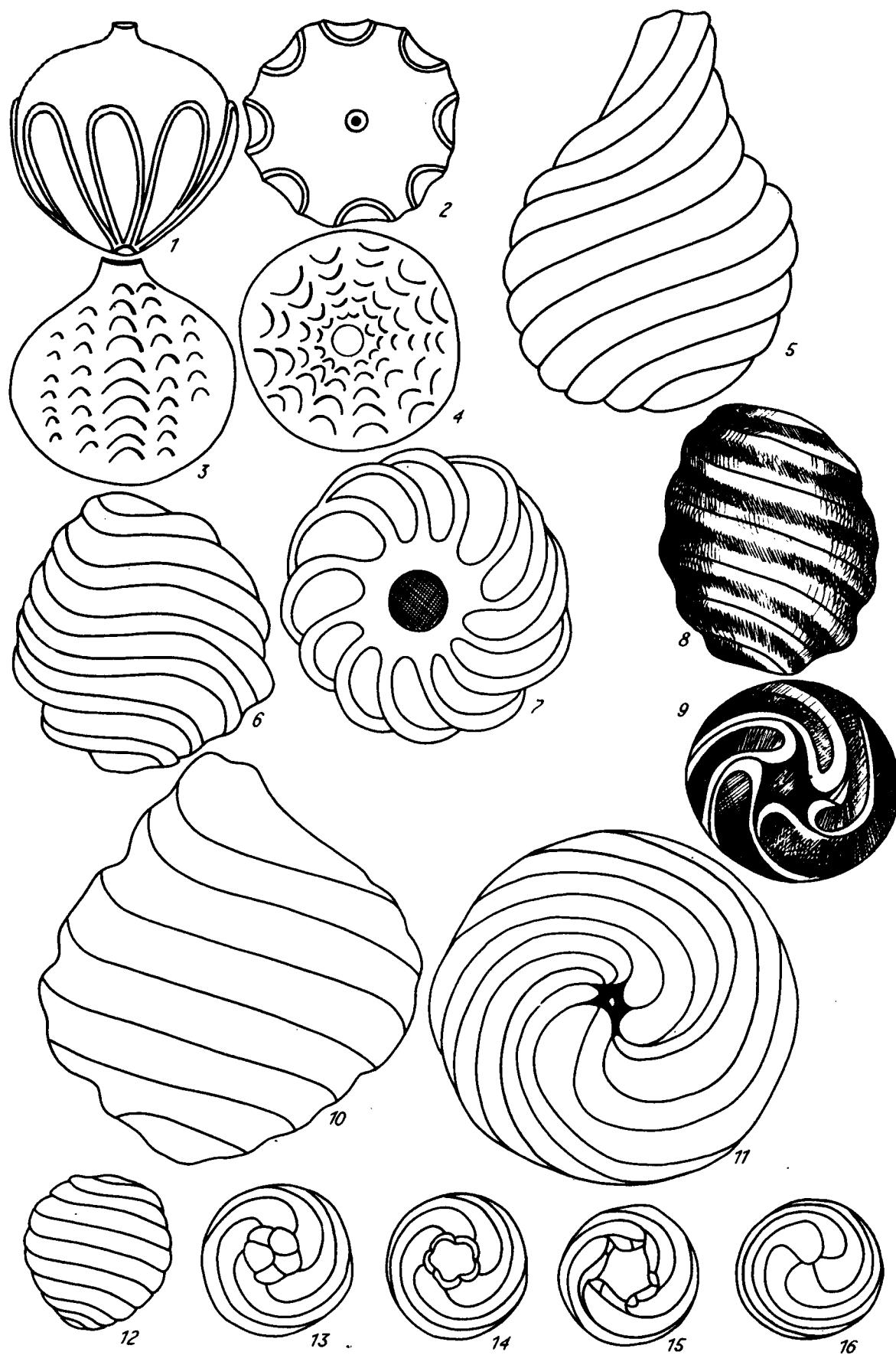


Рис. V.2. Утрикулы и гирогониты харофитов.

1,2 - хованелла сбоку и сверху; 3,4 - сицидиум сбоку и сверху; 5 - трохилиск; 6,7 - эохара сбоку и сверху; 8,9 - стомохара сбоку и сверху; 10,11 - палеохара сбоку и сверху; 12-14 - рашкиелла сбоку и сверху с "крышечкой", сверху без "крышечки"; 15 - харацея сверху после выхода плода, 16 - харацея, вершина (по В.П. Маслову /1963/, К. Гуревич /1968/, Р. Пек /Peck, 1963a/).

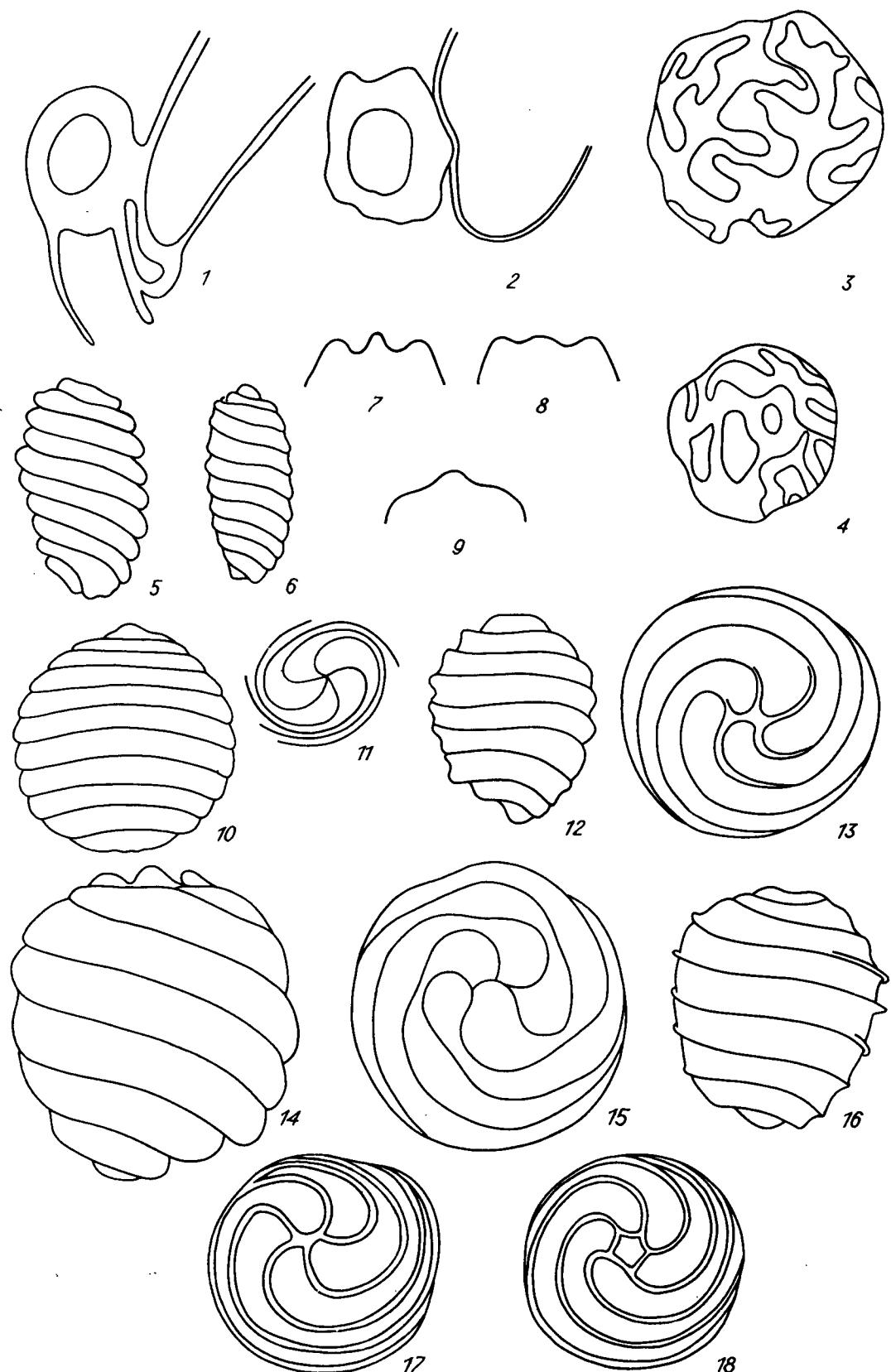


Рис. V.3. Утрикулы и гирогониты.

1, 2 - утрикулы умбелл в узлах таллома; 3, 4 - утрикулы *Pinnoputamen*; 5-9 - гирогониты харацей лампротамнoidного типа: 5, 6 - *Lamprotamnium*; 7-9 - схемы вершин сбоку; 10-13 - гирогониты харацей псилохароидного типа; 10, 11 - *Saidakovskiyella*, 12 - *Hornichara*, 13 - *Grambastichara*; 14, 15 - *Tectochara* - гирогонит харацей нителлопсиидного типа; 16-18 - *Tolypella* (современная) - гирогонит толипеллоидного типа (по Б.И. Чувашову /1973/, Ц. Ванг, Дж. Лу / Wang, Lu, 1980/, Хорн аф Рантзиен / Horn af Rantzen, 1959a, b /).

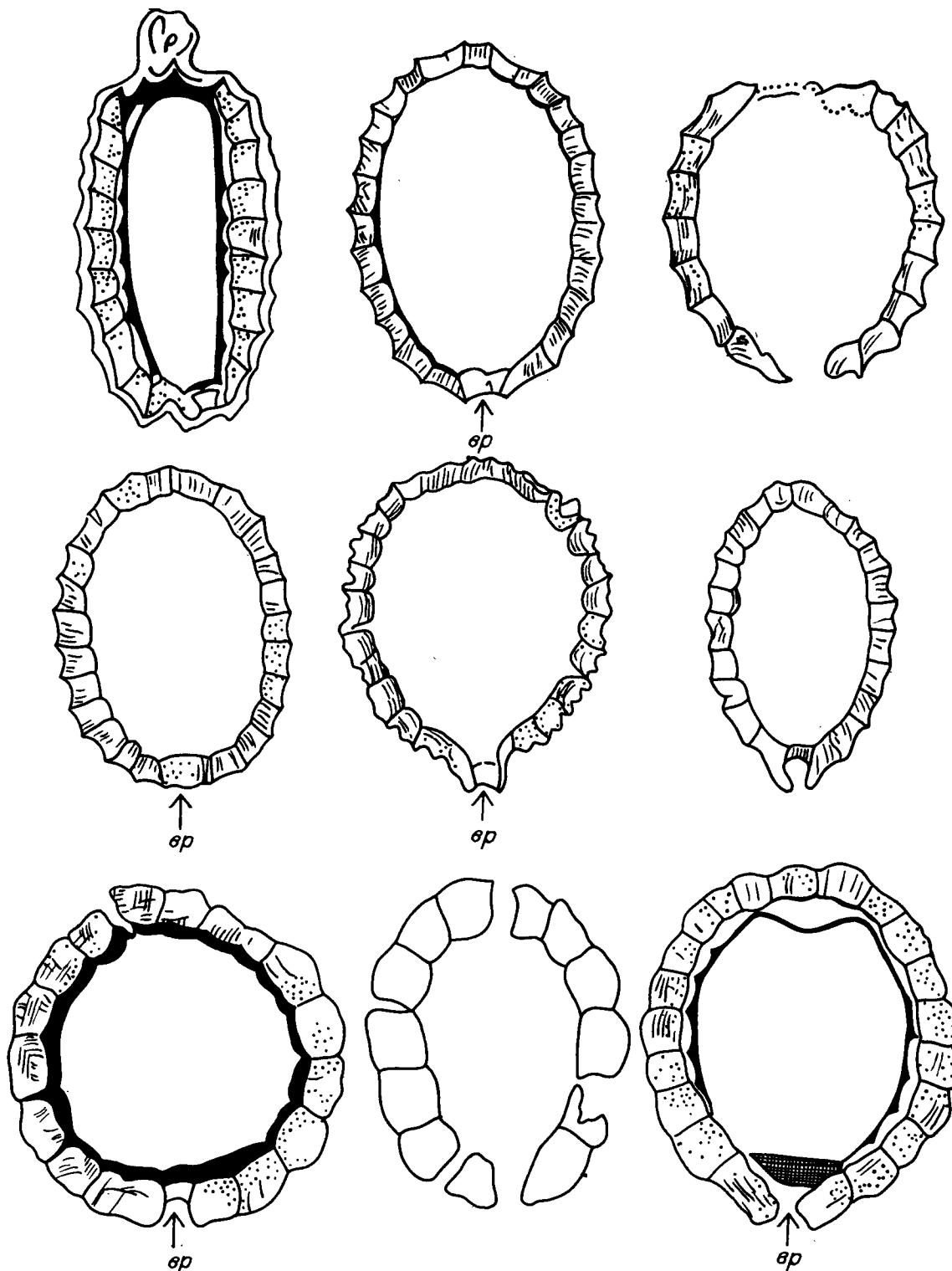


Рис. V.4. Осевые сечения гирогонитов, вр – базальная пластинка (по В.П. Маслову /1963а, б/).

классических работах / Lyell , 1832; Unger, 1850; Карпинский, 1906; Reid , Groves, 1916; Harris , 1939; Peck, 1934а, б, 1937, 1938, 1946, 1953, 1957; Rasky, 1945; Маслов, 1947, 1950, 1956а, б, 1960а, б, 1961а, б, 1962, 1963а, б, 1965, 1966; Mädler , 1952, 1953, 1955, 1957; Horn af Rantzien, 1953, 1959а, б; Grambast, 1956, 1962, 1966, 1973, 1975/. Советские и многие зарубежные палеонтологи придерживаются номенклатуры и методики изучения гирогонитов и утрикулов, изложен-

ных В.П. Масловым в 1963–1966 гг. Гирогониты и утрикулы изучаются по внешним признакам наружной поверхности и внутренним, видимым в шлифах на разрушенных экземплярах (рис. V.4).

На гирогонитах замеряются длина и ширина, количество оборотов видимых сбоку партекальцин, их ширина, экваториальный угол, диаметр апикальной и базальной поры, высота и диаметр апикального выступа (шейки). По данным замеров делается расчет отношения длины гирогонита к его ширине, изополярного и анизополярного индекса / Horn af Rantzen, 1959a/.

Внутренние признаки гирогонитов в шлифах: микроструктура оболочки (зернистость, цвет), ее толщина, строение (слоистость) вершины, основания полости гирогонита, наличие ооспоровой мембранны.

Аналогично гирогонитам изучаются внешние и внутренние признаки утрикулов. При этом особое внимание уделяется характеру скульптуры поверхности утрикула (орнаментации), наличию дополнительных отверстий, узелков и т.д.

Приведенные морфологические и микроструктурные признаки положены в основу современной систематики ископаемых харофитов. Харофиты диагностируются по следующим систематическим признакам.

1. Семейство и более высокие таксоны: по наличию или отсутствию утрикула, у утрикулов – по форме (симметрии) и характеру орнаментации; у гирогонитов – по направлению завивания партекальцин (правое или левое) и их количеству, строению вершины.

2. Род: у утрикулов – по форме (симметрии), характеру орнаментации, дополнительным отверстиям, у гирогонитов – по строению вершины, форме гирогонита, количеству партекальцин.

3. Вид: у утрикулов – по форме, размерам, характеру орнаментации, строению вершины и основания, у гирогонитов – по форме и размерам, форме вершины и основания, количеству видимых сбоку партекальцин, их форме, размерам и форме вершинной поры и мыса, размерам и форме базальной поры, отношению длины к ширине, изополярному и анизополярному индексам, микроструктуре оболочки в шлифе, наличию и форме базальной пластинки.

В случае нахождения целых слоевиц или их частей вместе с гирогонитами или утрикулами последние являются определяющими при диагностике ископаемых харофитов.

Систематика современных харофитов основывается главным образом на морфологии слоевища и лишь незначительно учитывает особенности женского органа размножения /Голлербах, 1977; Голлербах, Красавина, 1983/. Как показал Дж. Хорн аф Рантцен / Horn af Rantzen, 1959/ в специальном исследовании современных харофитов, она возможна и на основе изучения ооспорангия и его известковой оболочки. Поскольку ископаемые вегетативные органы харофитов встречаются редко либо вовсе не сохраняются, формально классификацию этих водорослей по остаткам женского органа размножения нельзя было бы проводить. Однако можно утверждать, что наличие вегетативных частей водорослей вряд ли изменило бы что-нибудь. Почему? Потому, что, по данным многолетних исследований, наиболее изменчивыми решающими систематическими признаками у харофитов обладает женский орган размножения (либо его остатки у ископаемых). Это и определяет необходимость устранения формальных причин для создания систематики ископаемых харофитов не по вегетативным органам, а по обызвествленным оболочкам женского органа размножения. Такая классификация в значительной степени искусственна, но она оправдала себя в практике геологического изучения осадочных толщ земной коры.

Направление завивания партекальцин, их количество и характер смыкания на вершине гирогонита, а также наличие утрикула уверенно служат для определения порядков и семейств ископаемых харофитов. Наиболее выдающимся

критерием для выделения таксонов самого высокого ранга является направление завивания основных элементов известковой оболочки, главным образом у гирогонитов. По этому критерию выделены три порядка: *Sycidiales*, с вертикально расположенными основными элементами оболочки; *Trochiliscales*, с гирогонитами, имеющими правое завивание парtekальцин (по часовой стрелке); *Charales*, с гирогонитами, имеющими левое завивание партекальцин (против часовой стрелки).

ПОРЯДОК SYCIDIALES MÄDLER, 1952

Известковые оболочки этих харофитов характеризуются вертикальным направлением слагающих их элементов. Что представляют собой эти известковые оболочки: гирогониты или утрикулы? По данному вопросу у палеоальгологов нет единого мнения. Р. Пек / Peck, 1934/, К. Мэдлер / Mädler, 1952/, Л. Грамба / Grambast, 1962/ считали, что это гирогониты, у которых партекальцины не имеют правого или левого завивания, проявившегося у харофитов других порядков. Напротив, В.П. Маслов / 1961б, 1963а, б/ считает, что сицидиумы и хованеллы – это утрикулы, а гирогониты из-за плохой сохранности под ними явно не наблюдаются, хотя имеется ряд данных о том, что они были (наличие внутреннего слоя и базальной пластинки на некоторых сечениях и др.). Оболочки *Chovanellaceae* и особенно *Pinnoputamenaceae* по внешней скелеттуре очень похожи на утрикулы *Clavatoraceae*. Исходя из изложенного в настоящей работе известковые оболочки данного порядка харофитов принимаются в качестве утрикулов (?). В составе порядка входят четыре семейства: *Sycidiaceae*, *Chovanellaceae*, *Pinnoputamenaceae*, *Umbellaceae*.

Семейство CHOVANELLACEAE GRAMBAST, 1962

Утрикулы (?) состоят из пяти-восьми вертикальных борозд и ребер; борозды, веерообразно расходящиеся от базального отверстия, продлговато-овальные; ребра бывают раздвоенными, на уплощенной вершине имеется короткий выступ в виде горльшка с круглым отверстием; в сечениях наблюдаются два слоя: наружный – светлый радиально-лучистый (утрикул?), внутренний – темный кристаллический (гирогонит?); к внутреннему слою приурочена базальная пластинка /Рейтлингер, Ярцева, 1958/.

Представлено одним родом *Chovanella* (см. рис. V.2).

Распространение. Верхний девон.

Семейство PINNOPUTAMENACEAE WANG ET LU, 1980

Утрикулы (?) состоят из четырех вертикальных борозд, которые дважды ветвятся на короткие противоположно направленные бороздки; ребра между бороздами зубчатые, повторяют внешние контуры борозд; поверхность имеет двухстороннюю симметрию. Отверстие на вершине больше базального. В сечении наблюдается толстый светлый наружный слой и внутренний – тонкий темный /Wang, Lu, 1980/.

Представлено одним родом *Pinnoputamen* (см. рис. V.3).

Распространение. Девон.

Семейство SYCIDIACEAE *(KARPINSKY, 1906) PECK, 1934

Утрикулы (?) состоят из 12-20 вертикальных борозд и ребер, сегментированных поперечными мелкими бороздками и ребрышками, образующими неболь-

* Семейство описано А.А. Ищенко.

шие вертикальные ряды ячеек; апикальное отверстие крупное, базальное - не-большое (см. рис. V.2; табл. XXIII, фиг. 5, 7, 8). В сечении наблюдаются два слоя: наружный - толстый, светлый (утрикул?), внутренний - тонкий, мелкозернистый, темный.

В состав семейства входят роды *Sycidium* и *Praesycidium*, а также *Pseudosycidium*, но условно, так как он описан только по сечениям.

Распространение. Верхний силур - нижний карбон.

Семейство UMBELLACEAE* FURSENKO, 1959

Утрикулы от шаровидных до колпаковидных, гладкие или с редкими продольными и поперечными ребрами, двухслойные; наружный слой - толстый, светлый, радиально-лучистой структуры, у ряда таксономических групп образует утолщение - базальный вырост, внутренний - тонкий, темный (см. рис. V.3; табл. XXIII, фиг. 9-16).

В составе семейства девять родов: *Umbella*, *Elenia*, *Eoumbella*, *Plumbella*, *Spinumbella*, *Quasiumbella*, *Biumbella*, *Quasiumbelloides*, *Kusjaella*.

Распространение. Средний, верхний девон - нижний карбон (переходные слои от девона к карбону).

Замечание. Вопрос о принадлежности умбелл к харовым водорослям долгое время был дискуссионным. Некоторые исследователи относили их к фораминиферам-лагенидам /Рейтлингер, 1954; Быкова, Поленова, 1955; А.В. Фурсенко, 1959/ на основании того, что у умбелл и лагенид идентичное строение стенки. При этом, однако, Е.В. Быкова высказала сомнение в принадлежности умбелл к фораминиферам. В составе фораминифер умбеллы описывали и другие исследователи /Loeblich, Tappan, 1961; Ozonkova, 1962; Bouckaert et al., 1966/ под родовым названием *Umbellina*, считая, что название *Umbella* приоккупировано у моллюска *Umbella*.

А.Д. Миклухо-Маклай /1961/ провел сравнение морфологии умбелл и харовых водорослей, учел условия их обитания и предположительно отнес их к трохилискам

Б.В. Поярков /1965, 1966/ подробно рассмотрел вопрос о происхождении умбелл и трохилисков и пришел к выводу, что умбеллы являются утрикулами харовых водорослей и к трохилискам не принадлежат. Он установил, что лучистая структура стенки умбелл - результат вторичной перекристаллизации стенок гирогонита и утрикула.

Б.И. Чувашов /1973, табл. V, фиг. 2, 5, 10/ указывает на находки умбелл совместно с остатками вегетативных частей водорослей. Кроме того, доказательством принадлежности умбелл к харовым водорослям служит наличие сохранившегося гирогонита под утрикулом (Там же, табл. V, фиг. 12, 13). В.П. Маслов /1963а, б, с. 23/ отмечал, что "в плодоношениях меловых харофитов гирогониты внутри утрикула слабо обозреваются. Они могли и совсем не обозреваться, и утрикул в этом случае был бы единственной оболочкой". Б.И. Чувашов /1973/ сравнил многослойность стенок умбелл и сицидий и пришел к выводу об идентичности их строения.

Приведенные данные показывают, что умбеллы являются утрикулами харовых водорослей. По своему строению они наиболее близки к хованеллам.

ПОРЯДОК TROCHILISCALES MÄDLER, 1952

Гирогониты с правозавернутыми партекальцинами. Состоит из двух семейств: *Trochiliscaceae* и *Karpinskyaceae*.

* Семейство описано О.И. Берченко.

Семейство TROCHILISCACEAE* (PECK, 1934), EMEND.

WANG ET LU, 1980

Гирогониты сферические, образованы 7-10 правозавернутыми партекальцинами, окружающими на вершине и в основании апикальную и базальную поры; партекальцины сегментированы, имеют резко выраженные ребра (табл. XXIV, фиг. 6).

В составе семейства два рода: *Trochiliscus*, *Primochara*.

Замечания. Верхнесилурийский род *Primochara* отнесен в 1975 г. Т.А. Ищенко и Л.Я. Сайдаковским /1975/ к выделенному ими семейству *Primocharaceae* по наличию вегетативных частей с прикрепленными к ним гирогонитами. В связи с тем, что систематика ископаемых харофитов построена на морфологических признаках гирогонита, а гирогониты рода *Primochara* имеют правозавернутые партекальцины, этот род нужно включать в семейство *Trochiliscaceae*. В приложении описаны два новых вида этого рода.

Распространение. Верхний силур, девон.

Семейство KARPINSKYACEAE WANG ET LU, 1980

Гирогониты сферические и грушевидные, с 5-11 правозавернутыми несегментированными партекальцинами, на вершине у некоторых таксонов имеются бугорки - вершинные партекальцины.

В состав семейства входят четыре рода: *Karpinskyia*, *Moellerina*, *Pseudomoellerina*, *Gemmichara* (Wang Zhen, 1984).

Распространение. Нижний девон - верхняя пермь.

Семейство TROCHILISCACEAE (KARPINSKY), 1934

Гирогониты различных размера и формы с правозавернутыми партекальцинами, апикальной и базальной порами (рис. V.2; табл. XXIII, фиг. 1-6).

В состав семейства входят роды *Trochiliscus* Karpinsky, 1906 ; *Karpinskyia* (Croft) Grambast, 1962; *Moellerina* Ulrich, 1886 (Дж. Конкин и др. / Conkin et al., 1972/ считают, что *Karpinskyia* (Croft) Grambast является младшим синонимом рода *Moellerina* Ulrich) ; *Primochara* T. Istchenko et Saidakovskiy, 1975.

Распространение. Верхний силур и девон. Силурийский род *Primochara* был выделен Т.А. Ищенко и Л.Я. Сайдаковским /1975/ в отдельное семейство *Primocharaceae* по наличию вегетативных неминерализованных стеблей и прикрепленных к ним крупных гирогонитов. По морфологии гирогониты аналогичны гирогонитам рода *Trochiliscus*, и род *Primochara* должен быть включен в семейство *Trochiliscaceae*.

К роду *Primochara* отнесены два новых силурийских вида, охарактеризованные продольными и поперечными срезами гирогонитов в шлифах и подтверждающие принадлежность этого рода к трохилискам.

Семейство POROCARACEAE GRAMBAST, 1962

Гирогониты с пятью левозавернутыми партекальцинами, апикальной и базальной порами.

По различиям в морфологии вершины гирогонита выделяются три подсемейства: *Porocharoideae* - уплощенная вершина; *Cuneatocharoideae* - конусообразная вершина; *Stellatocharoideae* - вершина вытянута в виде горлышка.

* Семейство описано А.А. Ищенко.

Подсемейство Porocharoideae Grambast. 1961

Гирогониты сферические, эллиптические, яйцевидные и субцилиндрические. Партекальцины на вершине, не утолщаясь и не расширяясь, никогда не смыкаются вплотную, образуя круглые, звездообразные или угловатые апикальные поры. Базальные поры пятиугольные или круглые, их закрывают изнутри пятиугольные или двуслойные овальные базальные пластинки. В шлифах партекальцины однослойны или двухслойны.

В состав подсемейства входят восемь родов: *Stomochara*, *Horniella*, *Altochara*, *Vladimiriella*, *Porochara*, *Euaclistochara*, *Musacchiella*, *Jarzevaella* (см. рис. V.2).

Распространение. Верхний карбон – эоцен.

Замечания. Это подсемейство отличается от других большей продолжительностью существования. В процессе эволюции происходила смена родов и видов с общей тенденцией к постепенному загибанию и погружению концов партекальцин в сторону апикальной поры. Степень их погружения нарастала к концу юрского периода и в нижнем мелу, что выразилось в появлении рода *Euaclistochara*, пришедшего на смену роду *Porochara*, и достигла максимума у эоценового рода *Jarzevaella*. У него концы партекальцин крючкообразно изгибаются внутрь гирогонита в зоне апикальной поры. Интересно отметить, что гирогониты пока единственного известного вида этого рода *Jarzevaella boltiskaensis* Schaikin, 1977 имеют более крупные размеры, нежели любые его предшественники из семейства *Porocharaceae* (длина 0,98–1,2 мм, ширина 0,84–1,05 мм).

Подсемейство Cuneatocharoideae Wang et Huang, 1978

Гирогониты грушевидные, веретеновидные, овальные, субсферические. Партекальцины на вершине резко меняют направление завивания и, вытягиваясь вдоль длинной оси гирогонита со скосом, образуют клиновидный выступ. Апикальные поры от маленьких круглых до больших звездчатых.

В состав подсемейства входят четыре рода: *Cuneatochara*, *Stenochara*, *Auerbachichara*, *Latochara*.

Распространение. Триас – эоцен.

Подсемейство Stellatocharoideae Grambast, 1962

Гирогониты овальные, графиновидные, сферические. Партекальцины на вершине резко меняют направление завивания и, вытягиваясь вдоль длинной оси гирогонита, образуют высокий цилиндрический выступ или горлышко. Апикальные поры пятиугольные либо звездообразные. В сечении партекальцины двухслойные: внешний слой – толстый, темный; внутренний – тонкий, светлый.

В состав подсемейства входят три рода: *Stellatochara*, *Maslovichara*, *Leonardosia*.

Распространение. Пермь, триас, юра (?).

Семейство CLAVATORACEAE PIA, 1927

Гирогониты покрыты утрикулами разнообразной формы, симметрии и скульптуры поверхности. Утрикулы одно- или двухслойные, имеют различную степень уплотненности и спаянности слагающих их вегетативных элементов. В зависимости от комбинации приведенных выше признаков структуры утрикулов в составе семейства выделяются четыре подсемейства / Wang, Lu, 1980/: *Echinocharoideae* – утрикулы не уплотнены, не спаяны, имеют простую симметрию и скульптуру поверхности; *Dictyoclavatoroideae* – утрикулы

уплотнены и спаяны, с мелкосетчатой поверхностью и боковыми выростами (от 1 до 4); *Clavatoroideae* - утрикулы уплотнены и спаяны, двухслойны, имеют билатеральную и многолучевую симметрию; *Atopocharoideae* - утрикулы уплотнены и спаяны, имеют один структурный слой и трехлучевую симметрию.

Подсемейство *Echinoccharoideae* Grambast, 1969

Утрикулы образованы неуплотненными, не спаянными между собой вертикально расположенными "листьями" (трубочками). Гирогониты эллиптические, с горлышком на вершине.

В состав подсемейства входят два рода: *Echinocchara*, *Diectochara*.

Распространение. Верхняя юра - нижний мел.

Подсемейство *Dictyoclavatoroideae* Wang et Lu, 1980

Утрикулы уплотненные, спаянные, с мелкосетчатой поверхностной скульптурой, имеют один-четыре боковых выроста, на концах которых открываются отверстия внутренних каналов; в сечениях наблюдается сложная система внутренних каналов. Гирогониты сферические и эллиптические, с горлышком на вершине.

В состав подсемейства входят три рода: *Dictyoclavator*, *Ascidella*, *Embergerella*.

Распространение. Верхняя юра - верхний мел.

Подсемейство *Clavatoroideae* Pia, 1927

Утрикулы уплотненные, спаянные, с двухслойной структурой: внутренний слой - узловатый, состоит из множества шипиков; наружный сложен из удлиненных вертикально или веерообразно расположенных бороздок и валиков; характерны выросты с открытыми порами на концах и билатеральная, реже многолучевая симметрия (рис. V.5).

Гирогониты сферические и эллиптические, с горлышком на вершине; парекальцины обычно выпуклые. В сечениях наблюдается двухслойное строение парекальцинов, а у некоторых видов парекальцины трубчатые.

В состав подсемейства входят десять родов: *Nodosoclavator*, *Clavator*, *Flabellochara*, *Clypeator*, *Pseudoglobator*, *Lucernella*, *Triclypella*, *Septorella*, *Hemiclavator*, *Caenoclavator*.

Распространение. Верхняя юра - эоцен.

Подсемейство *Atopocharoideae* Peck, 1938

Утрикулы уплотненные, спаянные, имеющие внешнюю скульптуру в виде длинных или коротких кустящихся широких борозд и узких ребер, вертикальных либо завивающихся. Три группы таких элементов создают трехлучевую симметрию (см. рис. V.5).

Гирогониты сферические или графиновидные; парекальцины на вершине образуют шейку с апикальной порой внутри.

В состав подсемейства входят три рода: *Atopochara*, *Perimneste*, *Globator*.

Распространение. Верхняя юра - верхний мел.

Семейство RASKYELLACEAE GRAMBAST, 1957

Гирогониты сферические с пятью левозавернутыми гладкими или орнаментированными парекальцинами. Морфоструктура вершины гирогонита: пять дополнительных округлых апикальных парекальцинов образуют "крышечку", которая легко отламывается, и образовавшееся отверстие на вершине имеет форму пятилепестковой розетки (см. рис. V.2).

<i>Возраст</i>	<i>A</i>		<i>B</i>
K_2^m		 <i>A. ulanensis</i>	
K_2^{t-nm}			
K_2^s	 <i>A. multivolvus</i>		
K_1^al	 <i>A. trivolvus gidonensis</i>	 <i>A. restricta</i>	 <i>C. caperatus</i>
K_1^α		 <i>A. trivolvus trivolvus</i>	 <i>C. corrugatus</i>
			 <i>C. lusitanicus</i>
$K_1^{\delta r}$	 <i>P. vidua</i>	 <i>A. trivolvus</i>	 <i>C. reyi</i>
			 <i>C. combei</i>
K_1^g		 <i>P. ancora</i>	 <i>C. gautieri</i>
K_1^v		 <i>P. micrandra</i>	 <i>C. sp.</i>
K_1^δ		 <i>P. horrida</i>	 <i>F. grovesi</i>

Рис. V.5. Филогения у некоторых клаваторацей (по Л. Грамба / Grambast, 1975/, Ч. Ванг, Дж. Лу / Wang, Lu, 1980/). А, Б - линии: Perimnesto-Atopochara (А), Flabellochara-Clypeator (Б).

В составе семейства пять родов: *Raskyella*, *Saportanella*, *Rantziella*, *Jurella*, *Caucasuella*.

Распространение. Средняя юра – миоцен.

Семейство CHARACEAE RICHARD, 1815

Гирогониты состоят из пяти левозавернутых партекальцин, которые на вершине смыкаются вплотную, не оставляя апикальной поры. Апикальное отверстие у гирогонитов, раскрытых после прорастания ооспорангия и выхода проростка, имеет форму зубчатого колесика (см. рис. V.2).

Систематика семейства принимается согласно М. Файст и др. / Feist et al., 1982/ с учетом исследований Ж. Сулье-Марше / Soulie-Marsche, 1979/, Н.П. Кянсеп-Ромашкиной /1980/, Ч. Ванга и Х. Лу / Wang, Lu, 1982/ и др.

В данное семейство входят шесть ныне живущих родов. Их систематика по строению таллома не учитывается, а принимается во внимание только строение элементов женского органа размножения – оогония, что дает полное сопоставление с ископаемыми харофитами. Семейство делится на два подсемейства в зависимости от строения базальной пластинки у гирогонитов, а у современных форм – по количеству коронарных клеток на вершине..

Подсемейство Charoideae Grambast, 1959

Гирогониты с простой базальной пластинкой, у ныне живущих форм – с пятью коронарными клетками.

В зависимости от морфоструктуры вершины гирогонита делится на три типа: лампротамноидный, псилохароидный и нителлопсиоидный.

Лампротамноидный характеризуется выступающей в центре вершиной гирогонита, периферическая депрессия обычно отчетливая, апикального узелка нет, поверхность изредка с орнаментацией. В этот тип входят роды *Aclistochara*, *Lamprothamnium*, *Pseudolatochara*, *Grovesichara*, *Mongolichara*, *Nemegtichara*.

Распространение. Юра – ныне.

Псилохароидный характеризуется уплощенной или выпуклой вершиной гирогонита без четкой периферической депрессии (кроме родов *Lychnothamnus* и *Pseudoharrisichara*), апикальные узелки отсутствуют или слаборазвиты, периферическое суживание партекальцин малозаметное либо отсутствует, гирогониты гладкие или орнаментированные (см. рис. V.3).

В этот тип входят свыше 20 родов: *Strobilochara*, *Nothochara*, *Saidakovskiyella*, *Amblyochara*, *Obtusochara*, *Mesochara*, *Chara*, *Psi-lochara*, *Lychnothamnus*, *Rhabdochara*, *Hornichara*, *Harrisichara*, *Pseudocharisichara*, *Maedleriella*, *Dughiella*, *Microchara*, *Linyechara*, *Shandongochara*, *Peckisphaera*, *Retusochara* и др.

Распространение. Нижняя юра – ныне.

Нителлопсиоидному типу свойственна округленная вершина гирогонита, имеются апикальные узелки различных очертаний, партекальцины на вершине утончаются или сужены.

В этот тип входят свыше десяти родов: *Gyrogona*, *Stephanochara*, *Peckichara*, *Platychara*, *Nitellopsis*, *Turbochara*, *Tectochara*, *Neochara*, *Nodosochara*, *Bystochara*.

Распространение. Верхний мел – ныне.

Подсемейство Nitelloideae Braun, 1897

Гирогониты со сложной базальной пластинкой (2- и 3-членные), у ныне живущих форм – с десятью коронарными клетками.

Гирогониты толипеллоидного типа с заостренной вершиной, субшаровидные или сжатые сбоку; поверхность часто имеет зернистую орнаментацию (см. рис. V.3).

В составе подсемейства шесть родов: *Sphaerochara*, *Maedlerisphaera*, *Kaskyechara*, *Collichara*, *Tolypella* и *Tolypella* ныне живущая с неизвестными оогониями.

Распространение. Верхняя юра – ныне.

Основные черты палеоэкологии. Харофиты считаются типично пресноводными растениями. Большинство современных харовых водорослей растет на малой глубине в пресных водах (прудах, каналах, озерах, лиманах и по берегам рек со спокойным течением). Однако как в другие геологические эпохи, так и в настоящее время некоторые харофиты приспособились к условиям солоновато-водных небольших водоемов, озер и морских прибрежных участков и лагун. В основном они произрастают в умеренной и аридной климатических зонах, но встречаются также в жарких и холодных поясах.

Ископаемые харофиты характеризуются достаточно разнообразными условиями произрастания и захоронения. В силурийских отложениях, в наиболее древних находках харофитов, они встречены совместно с остатками наземных растений, а также мохообразных и плауновидных, существовавших в условиях солоновато-и пресноводных водоемов, т.е. в континентально-лагунной обстановке. Здесь обызвествление происходило, очевидно, замедленно, чем, по-видимому, объясняется своеобразное состояние сохранности позднесилурийских харофитов Подолии, захороненных частично в виде отпечатков, частично в форме слабоминерализованных ядер вегетативных осей и ооспорангий. Наличие массовых скоплений однотипно ориентированных вегетативных осей харофитов, в изобилии встречающихся на плоскостях наслойния породы, позволяет сделать вывод, что они образовывали густые заросли на дне заселенного ими водоема /Ищенко, Сайдаковский, 1975/.

В девонских отложениях Тянь-Шаня харофиты приурочены к прослоям пород лагунного и прибрежно-морского происхождения /Поярков, 1966/.

В верхнем карбоне Донбасса харофиты обнаружены в глинах и глинистых известняках, образовавшихся в опресненных лагунах регрессирующего каменноугольного моря /Шайкин, 1966/.

Харофиты перми и триаса приурочены к огромным толщам пестроцветных глин и алевритов, отлагавшихся в континентальных водоемах в условиях аридного климата.

Остатки меловых и палеогеновых харофитов характерны для отложений внутренних континентальных водоемов; это фации обширных озер, лагун и реже прибрежно-морских опресненных зон. Харофиты встречаются в глинистых красно- и пестроцветных породах, а также в породах, обогащенных карбонатом кальция и образованных при аридном и реже semiаридном климате, в прибрежных освещенных зонах глубиной от 1-2 до 3,5 м и при большой прозрачности воды (до 30 м) /Кянсеп-Ромашкина, 1981/.

В верхнем мелу Монголии харофиты встречаются только в мелководных песчаниках и легких серых песках, в которых содержание карбоната кальция достигает 42%. Высокое содержание карбоната объясняется, вероятно, высыханием осадочного бассейна, что подтверждается сильной кальцификацией корковых клеток и наличием дополнительных ребер на парекальцинах. В комплексе харофитов встречается много очень мелких (от 200 до 300 мкм) гирогонитов с сильно утолщенными стенками и характерной микроструктурой поверхности, что свидетельствует о неблагоприятных условиях в период их развития / Karczewska, Ziembinska-Tworzydlo, 1983/.

В эоцене харофиты обнаружены на Украинском щите в прослоях серых глин между горючими сланцами в локальной Болтышской впадине; геологическое строение свидетельствует, что здесь в палеогене находилось озеро.

Рис. V.6. Результаты рентгеноструктурного анализа гирогонитов и утрикулов мезозойских харофитов (составил И.М. Шайкин).

1 - эталон кальцита; 2 - гирогонит *Porochara* (*J₃*^{km-ti}); 3 - утрикул *Flabellochara* (*J₃*^V); 4 - утрикул *Nodosoclavator* (*J₃*^V); 5 - гирогонит *Nodosoclavator* (*J₃*^V); 6 - гирогонит *Maslovichara* (*T₁*).

В неогене Казахстана обильные находки гирогонитов заключены в светло-серых и светло-коричневых глинах, суглинках и супесях, перекрытых красноцветами континентального происхождения.

В Северном Причерноморье харофиты встречаются в отложениях лиманных бассейнов с пресной и полупресной водой. В аналогичных условиях ныне живут харовые водоросли в лиманах Причерноморья, озерах Казахстана, устьевых частях р. Амудары и т.д. /Маслов, 1966/.

Харофиты играют некоторую роль в образовании горных пород. Известняки и мергели образуются в результате обильного роста харофитов в озерах третичного и современного периодов. Обычно карбонат, выделяемый вегетативными частями (главным пордообразующим элементом харофитов), представляет собой довольно чистую известь. Как показывает рентгенокристаллографический анализ "спелых" известковых оболочек современных хар /Horn af Rantzen, 1959 а, б/, гирогонитов и утрикулов мезозойских харофитов (рис. V.6), они состоят из кальцита. Отложения, образуемые современными харами, эксплуатируются в озерах с достаточно мощным осадком. Встречающиеся иногда породы, образованные в основном известковыми остатками харофитов, называются харашитами. В СССР известен харашит из плиоцена (Южная Тува), образующий метровый пласт писчего мела, используемого для местных нужд. Харашиты встречаются и в других районах СССР, в Западной Европе и Америке, но их роль в образовании осадочных толщ незначительна /Маслов, 1963а, б/.

Филогенетическое значение харофитов. Харовые водоросли рассматриваются как отдельный тип, который давно дифференцировался от зеленых водорослей (сифоней?), и как первая попытка развития новых свойств, близких к высшим растениям /Grambast, 1973/.

К. Мэдлер /Mädler, 1952, 1953, 1955, 1957/ отметил у древних харофитов наличие простой открытой апикальной поры, а у более молодых - ее отсутствие и предположил, что древние харовые водоросли оплодотворялись с помощью спор, как и другие водоросли, а оплодотворение сперматозоидами - продукт эволюции, приведшей к уменьшению количества парекальцин и изменениям морфоструктуры вершины.

Современное состояние изучения харофитов, показывает, что они являются одной из групп растений, хорошо вписываемых по филогенетическим признакам в ряд окаменелых популяций, поддающихся определенным принципам систематики. Вопрос о происхождении и филогенетических связях между тремя порядками харофитов является дискуссионным. Филогения внутри каждого порядка установлена более или менее определенно, хотя требует дальнейших доработок.



Древнейшие представители *Sycidiales* и *Trochiliscales* известны из силура, но они уже имеют довольно высокую степень организации женского органа размножения. Что же появилось раньше: формы с завивающимися партекальцинами или с вертикально расположенными элементами известковой оболочки? К. Мэдлер / Mädler, 1952, 1953, 1957/, рассматривая этот вопрос, напоминает, что у современных харофитов эмбриональные клетки спорофидия вначале не имеют завиваний (см. рис. V.1). Это следует трактовать как явление, соответствующее одному из основных биологических законов, когда онтогенез проливает свет на филогенез. И вслед за Р. Пеком /1934b/ К. Мэдлер Mädler, 1952, 1953, 1957/ считает сицидиумы наиболее примитивными харофитами не только на том основании, что клетки оболочки у них не завиваются, но и потому, что эти клетки имеются в наибольшем количестве. У них насчитывается не менее 20 клеток оболочки, которые образовались, полагает Р. Пек, благодаря тому, что в эмбриональном состоянии имелось 10 клеток, из которых позднее каждая разделилась по длине надвое. У более поздних харофитов произошла редукция количества клеток оболочки: у трохилисков до 7-12, у палеохар - 6, харацей - 5. У них возможно также повторное деление, причем для лучшего укрепления возникли витки.

На основе новых данных Л. Грамба / Grambast, 1962, 1966, 1973/ дает несколько иное толкование филогении древнейших харофитов. В отличие от современных харофитов древние, особенно в девонском периоде, обнаруживают большое разнообразие в строении остатков известковых оболочек женского органа размножения. В это время существуют четыре семейства (по данным 1985 г., не менее семи), представляющие все три порядка харофитов. У трохилисков партекальцины продолговатые и завернуты вправо, у сицидиумов известковая оболочка образована вертикальными элементами, каждый из которых состоит из мелких ячеек. У хованелл наружные элементы оболочки также вертикальны, но, как у трохилисков, образуют одну клетку. Следовательно, строение известковой оболочки хованелл можно считать наиболее примитивным среди харофитов, хотя в додевонских отложениях они не обнаружены. Вероятно, хованеллы - прямые потомки основного ствола, от которого, с одной стороны, произошли сицидиумы, а с другой - трохилиски. Возможно также, что эти особые формы имели независимое происхождение от общего примитивного типа, у которого не образовался гирогонит, поскольку орган размножения не имел наружных стерильных клеток. Женский спорофидий, вероятно, впервые появился путем сращения вегетативных элементов вокруг простой женской яйцеклетки.

Хованеллы, сицидиумы и умбеллы оказались неприспособленными к дальнейшей эволюции и вымерли в конце девонского и начале каменноугольного периодов. И лишь новые формы харофитов - эохары, появившиеся в среднедевонскую эпоху и имеющие сходство с трохилисками по большому числу партекальцин, но с левым их завиванием, дали новую филогенетическую линию харофитов, дождевшую до наших дней. И, как отмечает Л. Грамба / Grambast, 1973/, несмотря на незначительную роль среди харофитов в девоне, эохары оказались растениями с более значительным эволюционным потенциалом, чем пышно развившиеся в то время харофиты двух других порядков.

Эволюция харофитов, начало которой положили эохары, характеризуется прогрессивным уменьшением и фиксацией количества партекальцин с 8-13 до 6 у палеохар и стабилизацией на 5 у порохарацей и всех последующих поколений, вплоть до современных.

Porocharaceae, сохранившие от своих предков апикальную пору, стали связующим звеном между палеозойскими и мезо-кайнозойскими харофитами. В пермский и триасовый периоды они были, по-видимому, единственным семейством, представлявшим харофиты в континентальных водных бассейнах.

Отдельные их представители дожили до эоцена, но еще в юрский период это обширное семейство дало ряд новых филогенетических линий (рис. V.7.). Одни (стеллятохары и масловихары), очевидно, были предками Clavatoraceae, гирогониты которых имеют апикальную пору и вытянутую в шейку вершину, но покрыты утрикулом; другие, вероятно из подсемейства Cuneatocharoideae, дали начало и ныне живущему семейству Characeae, у которого исчезла апикальная пора; наконец, трети (род Musacchiella с сегментированной базальной пластинкой) могли развиться в сторону семейства Raskyallaceae путем создания "крышечки" над апикальной порой / Feist et al., 1984/.

Верхнеюрская эпоха и меловой период стали временем пышного развития своеобразного семейства Clavatoraceae, имевшего большой эволюционизирующий комплекс родов и видов, несмотря на сравнительно недолгое существование (см. рис. V.7.).

В этом семействе четкие морфологические изменения и филогенетические линии характерны для утрикулов при устойчивости морфологии гирогонитов. Основное направление филогенеза утрикулов – это модификация и дифференциация составляющих элементов, что приводит к большой сложности их строения.

Л. Грамба / Grambast, 1962, 1966, 1973/ прослеживает как общую филогению этого семейства, так и отдельные ряды и линии, дающие последовательное развитие новых родов и видов (см. рис. V.5). Развитие утрикулов во времени происходит от простых, не уплотненных обволакивающими гирогониты вегетативными элементами *Echinochara* (верхняя юра) до сложных спаянных "настоящих" утрикулов со сложной симметрией за счет дополнительных выступов, пор и поверхностной орнаментации, закономерно фиксирующих филогетические связи у родов и видов *Perimneste*, *Atopochara*, *Flabellochara*-*Clypeator*, *Glovator* и др.

Развитие семейства Characeae заключалось главным образом в изменении морфоструктуры вершины и общей формы гирогонитов, появлении и исчезновении орнаментации на их поверхности. Занимая незначительное место в верхней юре и нижнем мелу, это семейство быстро дифференцируется на многочисленные роды и виды в конце мелового периода, достигая расцвета в эоценовую и олигоценовую эпохи. В кайнозое Characeae – единственное семейство харофитов, но представлено оно значительным количеством таксонов. Начиная от миоцена заметно сокращается видовой и родовой состав, который в современных водоемах весьма скромен в сравнении с предыдущими эпохами.

Таким образом, можно констатировать, что во все геологические эпохи харофиты как растительное сообщество с момента их появления находились в постоянном развитии, при котором новые формы сменяли старые. Благодаря этому они получили определенное стратиграфическое значение, особенно в связи с полным или частичным отсутствием другой ископаемой флоры и фауны в толщах континентального и прибрежно-морского происхождения. По харофитам хорошо фиксируется и коррелируется ряд горизонтов в девонских, юрских, меловых, палеогеновых и неогеновых отложениях. А для расчленения триасовых, нижнемеловых, эоценовых и олигоценовых отложений многих регионов по харофитам разработаны и используются весьма детальные биостратиграфические схемы.

Primochara ellipsoidea A. Istchenko, sp. nov.

Табл. XXIII, фиг. 1а, б

Видовое название от *Ellipsoideus* –
эллипсоидальный (лат.)

Голотип – экз. № 120/846. ИГН АН УССР. Подольское Приднестровье, р. Баговица; лудловский ярус, баговицкая свита, мукшинская подсвита.

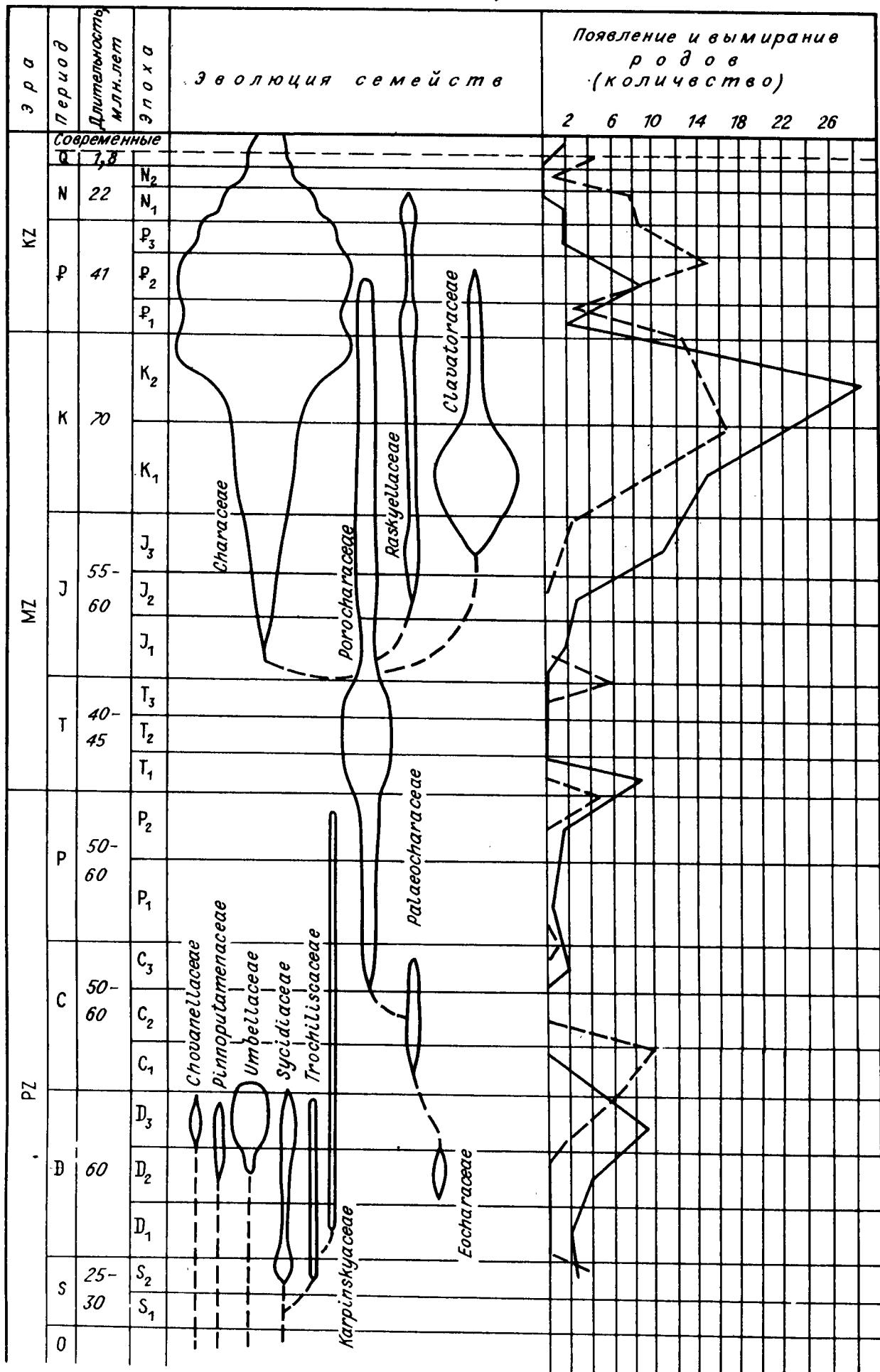


Рис. V.7. Эволюция харофитов в фанерозое (составил И.М. Шайкин).
Сплошной линией обозначено появление родов, штриховой – вымирание.

Диагноз. Гирогонит эллиптический, зауженный кверху. Партекальцины многочисленные, тонкие.

Описание. Форма гирогонита в продольном срезе эллипсоидальная, в поперечном – округлая. Высота гирогонита – 1,07 мм, ширина в экваториальной части – 0,57 мм. К вершине гирогонит постепенно суживается, образуя невысокую горловину шириной 0,17 мм, которая заканчивается вверху заостренными зубцами. В продольном срезе видны четыре зубца: два расположены вертикально, два наклонены в стороны. Высота зубцов 0,04–0,05 мм, ширина у основания 0,03–0,04 мм.

Базальная часть гирогонита слегка расширенная, снизу уплощенная. Базальное отверстие диаметром 0,03 мм ограничено выступающими наружу острыми зубцами длиной 0,02 мм. Базальная пластина не наблюдается. По обе стороны от базального отверстия на некотором расстоянии от него расположен шилообразный вырост, суживающийся к концу, длиной 0,114 мм, шириной у основания 0,034 мм.

Внутренние полость и стенки партекальцин заполнены перекристаллизованным кальцитом. Внешние стенки разрушены. Их поперечные сечения (12) четко видны только в верхней половине продольного среза гирогонита. Диаметр партекальцин не превышает 0,018–0,020 мм.

Сравнение. Отличается от типового вида *Primochara calvata* T. Istchenko et Saidakovskу размерами гирогонитов, их формой и количеством партекальцин.

Замечание. Описанный вид отмечался нами ранее как *Primochara* sp. /Ишенко, 1985/ с кратким диагнозом. Дополнительный материал позволил описать его детальнее. Однако в связи с перекристаллизацией карбоната, из которого состоял гирогонит, невозможно установить количество витков партекальцин. Судя по тому, что в верхней части гирогонита с одной его стороны отмечаются 12 поперечных срезов партекальцин, возможно, и в нижней части их было не меньше. Тогда общее количество срезов партекальцин должно составить около 20–24. Возможно также, что в нижней части гирогонита обызвествление партекальцин было слабее, чем в верхней, и поэтому в ископаемом состоянии их стенки не сохранились.

Местонахождение. Подольское Приднестровье, левый приток р. Днестр, р. Баговица; лудловский ярус, баговицкая свита, мукшинская подсвита.

Материал. Пять сечений в шлифах.

Primochara smotrichi A. Istchenko, sp. nov.

Табл. XXIII, фиг. 2, 3, а, б

Видовое название от местонахождения на р. Смотрич.

Голотип – экз. № 121/120. ИГН АН УССР. Подольское Приднестровье, левый берег р. Смотрич у с. Заводянка; лудловский ярус, коновская свита, голиковская подсвита.

Диагноз. Гирогонит яйцевидный, уплощенный в базальной части, в продольных срезах сбоку 12–14 поперечных сечений партекальцин.

Описание. Гирогонит высотой до 0,63 мм, шириной до 0,36 мм. В продольных сечениях четко видна внутренняя полость высотой 0,40–0,45 мм, шириной 0,26–0,29 мм, заполненная перекристаллизованным кальцитом с редкими сгустками микрита. В апикальной части у типового экземпляра расположены шилообразные вытянутые вверх выросты с закругленными концами. Выросты плотно примыкают друг к другу; высота их 0,13–0,15 мм, ширина каждого 0,05–0,06 мм. Имеется несколько продольных сечений без выростов или с короткими лопастевидными. Базальная часть уплощена снизу. Базальное от-

верстие шириной 0,034 мм ограничено с двух сторон выступающими окончаниями партекальцин.

В продольных срезах с обеих сторон внутренней части гирогонита расположены поперечные сечения партекальцин. Их стенки перекристаллизованы в различной степени, сложены желтовато-серым мелкокристаллическим кальцитом. С каждой стороны продольных срезов гирогонита отмечаются 12–14 поперечных срезов партекальцин. Толщина стенки партекальцин 0,010 мм, диаметр внутреннего отверстия 0,026 мм.

Сравнение. От типового и нового видов *Primochara ellipsoidea* sp. nov. отличается размерами гирогонитов, количеством и диаметром партекальцин.

Замечание. Продольное сечение гирогонита было кратко описано нами /Ищенко, 1985/ как *Primochara* sp. 2. Дополнительный материал, полученный из скважин, позволил описать новый вид.

Местонахождение. Хмельницкая обл., скв. 3664, гл. 294 м; венлокский ярус, суршинская свита, гл. 231 м – лудловский ярус, коновская свита шутновская подсвита. Река Смотрич у с. Заводянка; лудловский ярус, коновская свита, голосковская подсвита, Днестр у с. Лука Врублевецкая; баговицкая свита, мукшинская подсвита.

Материал. Около десяти сечений в шлифах.

Sycidium sp.

Табл. ХХII, фиг. 8

Описание. В поперечном срезе известковая оболочка эллиптическая. Внутренняя полость заполнена округлыми зернами кальцита, частично микритизированными, ближе к стенке – перекристаллизованными. Высота внутренней полости 0,30 мм, диаметр в центральной части 0,22–0,23 мм. Стенка желтовато-серая, сложена криптокристаллическим кальцитом. Толщина стенки 0,024–0,030 мм. Наружная поверхность неровная, с остроугольными выступами длиной 0,036 мм. Стенка состоит из 12–14 субквадратных полей шириной 0,018–0,026 мм, разделенных швами толщиной 0,004–0,005 мм.

В апикальной части имеется четыре лопастевидных выроста высотой 0,040 мм, шириной у основания 0,020, вверху 0,050 мм, расположенных в виде розетки. В базальной части отмечаются два лопастевидных выроста, направленных в противоположные стороны друг от друга. Базальное отверстие из-за перекристаллизации зерен кальцита не просматривается.

Замечание. В силурийских отложениях Подольского Приднестровья выявлены остатки харофитов, отнесенные к новому роду *Praesycidium* T. Istchenko et A. Istchenko /T.А. и А.А. Ищенко, 1982/, который отличается наличием вегетативных осей и крупными (до 3–4 мм в диаметре) известковыми оболочками (гирогонитами?). Описанный нами поперечный срез известковой оболочки имеет микроскопические размеры (почти в 10 раз меньше) и не может быть отнесен к этому роду. Поскольку это единственный экземпляр такой известковой оболочки из силурийских отложений, мы не можем пока описать его детальнее. Но принадлежность его к роду *Sycidium* несомненна.

Местонахождение. С. Дарахов Тернопольской обл., скв. 1, гл. 552 м; пржидольский ярус, звенигородская свита.

Материал. Один поперечный срез в шлифе.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Синезеленые водоросли

Автотрофный организм – организм, синтезирующий все необходимые ему для жизни органические вещества из неорганических соединений и использующий для этого энергию фото- или хемосинтеза.

Ветвление ложное – растущий трихом разрывается внутри влагалища, и оба его конца, продолжая рости, выходят наружу.

Ветвление настоящее – начинается с продольного деления вегетативной клетки, после чего одна из образовавшихся молодых клеток образует боковую выпуклость и продолжает делиться дальше в том же направлении.

Влагалище – слизистый или кожистый чехол вокруг трихома (может быть гомогенным или сложным).

Гетеротрофный организм – организм, использующий для питания готовые органические вещества.

Гетероцисты – пограничные клетки, встречающиеся только у синезеленых водорослей. Характеризуются хорошо развитыми двухслойными оболочками и постепенным отмиранием своего содержимого. Значение гетероцист до сих пор не вполне выяснено.

Гормогонии – фрагменты, на которые распадается трихом; наблюдаются только в классе *Hormogonophyceae*.

Дерновинки – скопления слоевищ.

Интеркалярная клетка – клетка, расположенная в средней части нити.

Колонии – клетки, объединенные посредством слизи в одно целое (в случае наличия внутри влагалища нескольких трихомов нить рассматривается как колония).

Ложная паренхима – образуется путем срастания нитей друг с другом боковыми сторонами, в результате первоначальное строение нитей обнаруживается с трудом или совершенно сглаживается.

Нить – трихом (или трихомы) вместе с одевающим его (или их) влагалищем.

Плазмодесмы – тончайшие клетки, проходящие через поры, находящиеся на поперечных клеточных перегородках и соединяющие протопласти соседних клеток в единое целое.

Слоевище – вегетативное тело синезеленых водорослей, не расчлененное на стебель и листья (то же самое – таллом).

Трихом – совокупность клеток в пределах нити.

Фотосинтез – превращение зелеными растениями и фотосинтезирующими организмами лучистой энергии Солнца в энергию химических связей органических веществ.

Фототрофия – использование энергетических ресурсов света.

Хемоавтотрофия – использование химической, а не световой энергии для ассимиляции углекислоты.

Хемосинтез – процесс образования некоторыми бактериями органических веществ из двуокиси углерода за счет энергии окисления неорганических веществ.

Экзоспоры – видоизмененные эндоспоры, которые по мере своего образования отчленяются и выходят наружу.

Эндоспоры – мелкие споры, развивающиеся в вегетативной клетке. Наблюдаются главным образом в классе *Chamaesiphonophyceae*.

Зеленые водоросли

Адкрустация – выделение из протопласта на поверхность слоевища защитной слизи, например кутина.

Акинета – клетка с толстой оболочкой и большим количеством питательных веществ, образующаяся путем преобразования вегетативной клетки; служит для переживания неблагоприятных условий и вегетативного размножения.

Анастомоз – срастание различных нитчатых структур или ветвей слоевища.

Анизогамия - половой процесс, который состоит в слиянии подвижных гамет разной величины.

Апикальный - верхушечный; антоним - базальный.

Апланоспора - клетка бесполого размножения, которая развивается как зооспора, но лишена жгутиков и всегда покрыта твердой оболочкой.

Аспондильное ветвление - у зеленых водорослей беспорядочное, не мутовчатое распределение периферических ответвлений на поверхности слоевища.

Ассимиляционные нити - клеточные нити, участвующие в осуществлении процессов фотосинтеза благодаря наличию хлоропластов.

Бесполое размножение - размножение посредством спор.

Блокировка - образование пережимов и сужений.

Булавовидный - расширенный в верхней или дистальной части.

Бульбовидный - утолщенный в основании в виде луковицы.

Вегетативное размножение - размножение при помощи фрагментов вегетативных органов - ветвей, ризоидов, выводковых почек и т.д.

Ветвление дихотомическое - когда старая точка роста разделяется на две новые ветви одинаковой величины; псеводихотомическое (вильчатое, субдихотомическое) - когда точка роста разделяется на две ветви неравной величины; перистое - ветвление, при котором боковые ветви располагаются в одной плоскости по обе стороны от оси; полихотомическое - ветвление, при котором старая точка роста разделяется на несколько новых; поочередное - ветвление, при котором ветви отходят от главной оси попеременно то в одну, то в другую сторону; одностороннее - когда ветви отходят в одну сторону от оси; симподиальное - ветвление, при котором главная ось прекращает рост или сдвигается вбок, а ее место занимает боковая ветвь, растущая в направлении главной оси.

Галл - ненормальное разрастание тканей слоевища, чаще всего в виде бугорка, вызванное проникновением внутрь грибков, бактерий и других паразитов.

Гамета - клетка полового размножения.

Гаметангий - орган, в котором образуются гаметы.

Гаметофит - растение, на котором образуются органы полового размножения; развитие гаметофита начинается с прорастания споры и заканчивается созреванием гамет.

Гетероморфия - чередование в цикле развития растений морфологически различных полового и бесполого поколений.

Гиалиновый - бесцветный, прозрачный; оболочки гиалиновой структуры в поляризованном свете нередко обнаруживают волокнистое или фибровое строение.

Голокарпия - у зеленых водорослей образование спор или гамет в любой части слоевища; в палеоальгологии соответствует понятию эндоспорового типа размножения.

Гранулярный - зернистый.

Дистальный - наиболее удаленный от оси слоевища (например, дистальная часть ответвлений).

Зигота - особая клетка, образующаяся после слияния двух гамет или вегетативных клеток (при конъюгации).

Зооспора - подвижная спора, снабженная жгутиками.

Изогамия - половой процесс, при котором колупируют гаметы равной величины; анизогамия, или гетерогамия, - когда размеры гамет различны.

Изодиаметрический - имеющий одинаковые ширину и длину.

Изоморфный цикл - цикл развития, представленный формами одинакового внешнего облика.

Импрегнация - отложение извести или других минеральных веществ в оболочках слоевища; синоним - инкрустация (менее удачный термин в связи с широким использованием его в литологическом значении).

Интеркалярный рост - рост слоевища, при котором зона роста находится в средней части растения.

Кеглевидный - расширенный в нижней части.

Клавиформный - грушевидный.

Кладоспоровый - тип размножения, когда споры и гаметы формируются внутри боковых ответвлений слоевища.

Коккоидная структура - тип строения одетых твердой оболочкой одноклеточных и колониальных форм, лишенных способности к движению.

Кора - у зеленых водорослей наружный слой, образованный сомкнутыми периферическими нитями, или утрикулами.

Коровая мантия – вторичная кора, образованная разветвленными нитями или утикулами, отходящими от наружных клеток основной коры.

Кортикальный – см. Кора.

Кутикула – прозрачная пленка, покрывающая поверхность слоевища.

Лейкопласт – бесцветная пластида, в которой обычно накапливается крахмал; при определенных условиях может превращаться в хлоропласт.

Медуллярная зона – центральная, сердцевидная зона слоевища; синоним – медуллярий.

Метаспондильное ветвление – сложномутовчатое (в виде пучков) распределение ответвлений на поверхности слоевища.

Монадная структура – тип строения одноклеточных и колониальных водорослей, который характеризуется постоянной формой клеток и способностью к перемещению при помощи жгутиков.

Монилиформный – четковидный, снабженный пережимами.

Моносифонный – однорядный, имеющий в центральной (медуллярной) зоне слоевища одну трубку.

Морфологический цикл – смена половой и бесполой форм развития (гаметофита и спорофита) одинакового или различного облика.

Мутовка – группа боковых побегов, отходящих от слоевища во все стороны на одном уровне.

Оогамия – половой процесс, который состоит в слиянии крупной неподвижной женской яйцеклетки и мелкой подвижной мужской гаметы.

Ооспора – крупная клетка с толстой, часто скульптированной оболочкой; богата питательными веществами – результат развития эиготы при оогамии.

Пальмеллоидная структура – тип строения водорослей, при котором отдельные неподвижные клетки объединены в рыхлую слизистую колонию.

Папиллевидный – сосочковидный.

Паренхима – ткань, состоящая из клеток более или менее одинакового размера по всем направлениям.

Периферические нити – см. Ассимиляционные нити.

Перицентральная часть – примыкающая непосредственно к медуллярной зоне слоевища.

Пиреноид – специфическое белковое образование в хлоропластах, окруженное крахмалом.

Пластиды – органеллы растительной клетки, осуществляющие функцию фотосинтеза и образования углеводов.

Полиморфизм – изменчивость особей одного и того же вида.

Полисифонный – у зеленых водорослей многорядный, содержащий в медуллярной зоне более чем один сифон.

Поясково-мутовчатое ветвление – разновидность мутовчатого типа ветвления, когда мутовки собраны в пояски.

Проксимальный – наиболее приближенный к оси слоевища; антоним – дистальный.

Пролификация – вырост на поверхности слоевища.

Протонема – микроскопическая нитчатая структура, возникающая из споры или эиготы и затем развивающаяся в слоевище.

Псевдопаренхима – структура, образованная плотно сросшимися нитями слоевища и имеющая внешнее сходство с паренхимой.

Ризоид – одноклеточная или многоклеточная нить простого строения, служащая для прикрепления слоевища к субстрату.

Ризом – стелющаяся корневищеподобная часть слоевища, от которой отходят вертикальные побеги и ризоиды.

Сегменты – последовательно расположенные участки слоевища, или таллита (у сифонных водорослей), сходного строения.

Сегрегативное деление – деление клетки, при котором образование перегородок происходит независимо от ядерных делений; у сифонокладовых водорослей ведет к образованию многоядерных сегментов различного размера и формы.

Сифонное строение – неклеточное строение слоевища.

Сифоны – длинные цилиндрические клетки, расположенные вдоль центральной оси слоевища; продольные каналы медуллярной зоны таллита.

Слоевище – тело низших растений; однорядное – состоящее из одного ряда клеток, многорядное – состоящее из нескольких рядов клеток, сетчатое – пластинчатое слоевище с

отверстиями, ширина которых во много раз превосходит ширину между отверстиями; трубчатое – цилиндрическое слоевище с полостью внутри; цилиндрическое (вальковатое) – плотное или полое слоевище, округлое в поперечном срезе.

Сорус – группа спорангииев.

Спорангий – орган, в котором образуются споры.

Спорофит – бесполая форма развития в жизненном цикле; развитие спорофита начинается из эиготы и завершается образованием спор.

Стерильная стадия – вегетативная стадия развития, когда не происходит образования спор и гамет.

Таллит – у зеленых водорослей обызвествленная часть слоевища, сохраняющаяся в ископаемом состоянии и являющаяся объектом изучения в палеоальгологии (термин впервые предлагается в настоящей работе).

Таллоид – см. Таллит.

Таллом – см. Слоевище.

Трихобласт – однорядная нитевидная веточка, развивающаяся на полисифонном слоевище; выполняет ассимиляционную функцию или служит местом развития органов размножения.

Трихотомия – ветвление, при котором точка роста разделяется на три новые, дающие ветви равной длины.

Умбеллятная форма – зонтиковидная.

Утрикулы – у сифонных водорослей пузыревидные ответвления, образующие коровий слой и выполняющие ассимиляционную функцию.

Фертильная стадия – стадия плодоношения, т.е. образования спор или гамет.

Фрагментация – распадение на части.

Хлоропласт – зеленая пластида, содержащая хлорофилл; служит для осуществления процессов фотосинтеза и накопления крахмала.

Христоспоровый – тип размножения, при котором споры и гаметы образуются в специальных спорангиях и гаметангиях, развивающихся вне слоевища.

Хроматофор – см. Хлоропласт.

Ценобий – специализированная колония (иногда пустотелая), которая характеризуется определенной формой и состоит из постоянного числа клеток одного поколения.

Ценоцит – многоядерная клетка.

Циста – у обызвествляющихся зеленых водорослей специальное субсферическое вместилище гамет, снабженное оболочкой; формируется в гаметангии. Цисты могут сохраняться в ископаемом состоянии.

Членики – последовательно расположенные обособленные участки слоевища (или таллита), сходные по строению и внешнему облику.

Эндоспоровый – тип размножения, при котором споры и гаметы образуются внутри сифонной клетки у зеленых водорослей (см. Голокарпия).

Эуспондильное ветвление – мутовчатое ветвление.

Красные водоросли

Ауксилярные клетки – клетки, с которыми сливаются карпогон. После слияния развивается гонимобласт.

Базальный гипоталлий – ткань у основания слоевища, непосредственно контактирующая с субстратом.

Биспоры – споры, образуемые по две в каждой клетке.

Верхушечная, или апикальная, клетка – клетка, при делении которой происходит нарастание слоевища.

Гаметофит – растение, несущее органы полового размножения – оогонии и сперматангии.

Диффузный рост – нарастание слоевища в результате деления всех клеток.

Зигота – оплодотворенная яйцеклетка.

Карпогон – женский репродуктивный орган красных водорослей; особая клетка, заполненная цитоплазмой без хлоропластов.

Карпогонная ветвь – клеточная нить, на которой развивается карпогон.

Карпоспоры – образуются в результате преобразования эиготы; после прорастания дают спорофит.

Концептакли - полость в слоевище, образованная разрастанием стерильных клеточных нитей, вместелище спорангииев.

Кора - внешний слой слоевища, образовавшийся за счет смыкания боковых ветвей ограниченного роста.

Мезоталлий - переходная ткань между гипоталлием и периталлием.

Меристема - слой (группа) клеток, принимающих участие в нарастании слоевища.

Многоосевой тип строения - слоевище образовано пучком параллельных клеточных нитей.

Моноспоры - споры, образующиеся по одной в клетке.

Нематеции - специальные образования из тонких нитей клеток, образующихся из поверхностных клеток слоевища. Среди нематеций развиваются спорангии.

Нити гонимобласта - специальные нити, несущие карпоспорангии.

Одноосевой тип строения - в основе слоевища лежит одна клеточная нить с боковыми ответвлениями.

Периталлий - ткань, которая развивается выше базального гипоталлия в коркообразных формах или во внешней зоне ветвистых и членистых водорослей; включает в свой состав кору.

Сперматангии - специальные клетки, в которых образуются спермацеты, в каждом сперматангии - по одному.

Спермацеты - мужские гаметы; шаровидные или яйцевидные одноядерные клетки.

Спорангии - вместелище спор.

Спорофит - растение, несущее споры; представитель бесполого поколения.

Срединный гипоталлий (срединная ткань) - особая морфологически отличная осевая зона ветвистых водорослей.

Сорусы - полости, образуемые за счет разрастания стерильных и плодоносных клеток внутри периферийной части периталлия. В ископаемом состоянии сохраняются в виде пустот в поверхностной части слоевища.

Стихидии - короткие веточки, на которых образуются сперматангии.

Тетраспорангии - спорангии, которые после деления содержат четыре споры.

Тетраспоры - споры, образующиеся по четыре в каждой клетке.

Трихогина - трубчатый вырост карпогона для улавливания спермацетов.

Цистокарп - зрелый гонимобласт.

Харовые водоросли

Апикальная (вершинная) пора - верхнее отверстие гирогонита.

Базальная пластина - обызвестленная базальная клетка ооспорангия, прикрывает базальную пору изнутри.

Базальная пора - нижнее отверстие гирогонита.

Гирогонит - обызвестленные остатки оболочки ооспорангия.

Горлышко (шейка) - выступ на вершине гирогонита.

Листья - боковые побеги таллома, расположенные мутовками.

Междоузлия - участки основных побегов таллома между узлами.

Оогоний - яйцеклетка женского органа размножения.

Ооспорангий - оплодотворенный оогоний, состоит из ооспоры и отвердевших спиральных клеток (спорангидерм).

Партекальцины - обызвестленные остатки спиральных клеток.

Споростегий - пять периферических спиральных клеток, коронка из пяти и десяти клеток на вершине, узловая (центральная) клетка.

Утрикул - известковая оболочка, покрывающая гирогонит; образована за счет срастания "листьев".

ПЕРЕЧЕНЬ РОДОВ

Синезеленые водоросли

- Aeolissaccus* Elliot, 1958; пермь 23, 28, 37
Angulocellularia Vologdin, 1932; нижний кембрий 23, 25, 36, 37
Batenevia Korde, 1965; кембрий - ордовик 23, 28, 29, 33, 36, 37, 134, 135, 136, 138
Belaya Shuysky, 1973; девон 23, 30, 37, 38
Bevocastria Garwood, 1931; нижний карбон 23, 30, 37, 38
Bija Vologdin, 1932; нижний кембрий 20, 23, 30, 31, 33, 37
Botomaella Korde, 1959; нижний кембрий 20, 22, 23, 30, 31, 33
Cayeuxia Frollo, 1938; юра - мел 23, 30, 37, 38
Chabakovia Vologdin, 1939; кембрий - девон 9, 20, 23, 24, 25, 31, 36, 37, 38
Cherdyncevella Antropov, 1955; верхний девон 23, 25, 37, 38
Epiphyton Bornemann, 1886; кембрий - девон 8, 9, 18, 20, 21, 22, 23, 25, 30, 31, 32, 33, 35, 36, 37, 38, 116, 172
Flabellia Shuysky, 1973; верхний силур - девон 23, 30, 36, 37, 135
Garwoodia Wood, 1941; девон - пермь 8, 9, 23, 30, 37, 38, 84
Gemma Luchinina, 1982; нижний кембрий 20, 21, 23, 24, 31, 37
Girvanella Nicholson et Etheridge, 1878; кембрий - мел 8, 9, 12, 20, 22, 23, 29, 30, 31, 32, 36, 37, 38, 40, 116
Globuloella Korde, 1961; нижний кембрий 23, 37
Halysis Hoeg, 1932; ордовик 23, 30, 36, 37
Hedstroemia Rothpletz, 1913; ордовик - нижний карбон 8, 9, 20, 22, 23, 30, 31, 36, 38, 84
Izhella Antropov, 1955; нижний, верхний девон 23, 25, 37
Koivaelia Tchuvashov, 1974; карбон - пермь 8, 9, 23, 28, 37, 38
Korilophyton Voronova, 1969; нижний кембрий 21, 23, 36, 37
Malakhovella Mamet et Roux, 1977; карбон 23, 29, 37, 38
Mitcheldeania Wethered, 1886; карбон 30, 37, 38
Obruchevella Reitlinger, 1948; 9, 12, 20, 23, 30, 32, 36, 37, 38
Ortonella Garwood, 1914; кембрий - нижний карбон 20, 23, 30, 31, 37, 38

- Palaeomicrocystis* Korde, 1961; нижний кембрий 23, 37
Proaulopora Vologdin, 1937; кембрий - ордовик 12, 20, 21, 23, 28, 32, 33, 36, 37, 169
Razumovskia Vologdin, 1939; кембрий 23, 30, 36, 37
Rectangulina Antropov, 1950; силур - карбон 24, 36, 37, 38
Renalcis Vologdin, 1932; кембрий - девон 8, 9, 20, 21, 23, 24, 25, 31, 32, 35, 36, 37, 38, 40, 116, 166, 172
Rothpletzella Wood, 1948; силур - девон 20, 23, 30, 36, 37, 135
Shuguria Antropov, 1955; кембрий - нижний карбон 23, 37, 38
Stipulella Maslov, 1956; нижний карбон 23, 37, 38
Subtifloria Maslov, 1956; кембрий - карбон 22, 23, 28, 29, 33, 36, 37, 169
Tharama Wray, 1967; силур - девон 23, 36, 37
Tubiphytes Maslov, 1956; карбон - пермь 8, 9, 23, 30, 37, 38
Tubophyllum Krasnopalova, 1969; кембрий 21, 23, 28, 37
Uraimella Tchuvashov, 1973; силур 23, 30, 37
Visheraia Korde, 1958; силур 23, 30, 37
Zaganolomia Drosdova, 1980; нижний кембрий 23, 30, 37

Зеленые водоросли

- Abacella* Maslov, 1956; нижний девон 49, 50, 55, 56, 86, 99
Acetabularia Lamouroux, 1816; олигоцен - ныне 61, 77
Acicularia d'Archiac, 1843; юра - ныне 61, 77
Aciculella Pia, 1927; верхняя пермь 61, 67
Acroporella Praturlon, 1964; мел - палеоцен 74
Acrosiphonia Agardh, 1846; ныне 39
Actinoporella Gumbel, 1882; верхняя юра - нижний мел 77
Ajakmalaisoria Korde, 1957; ордовик 65
Albertaporella Johnson, 1966; девон - пермь 69, 74, 75, 86, 103
Amgaella Korde, 1957; средний кембрий 63, 64

- Amicus* Maslov, 1956; нижний девон 71, 72, 86, 104
- Ampullipora* Shuysky, gen. nov.; нижний девон, ложков 56, 86, 95, 96, 97
- Anatolipora* Konishi, 1956; карбон – пермь 73
- Anchicodium* Johnson, 1946; верхний карбон – нижняя пермь 59, 60
- Andrusoporella* Bystricky, 1962 (syn.? *Poikiloporella*); пермь 85
- Anfractuosoporella* Tchuvashov, 1974 (syn.? *Hykorocodium*); нижняя пермь 85
- Angioporella* Masse, Corrad et Radoicic, 1973; нижний мел 75
- Anthracoporella* Pia, 1920; нижний девон – пермь 52, 68
- Antracoporellopsis* Maslov, 1956; средний карбон 79, 80, 82
- Aphralisia* Garwood, 1914; силур? – нижний карбон 77
- Aphroditicodium* Elliott, 1970; пермь 58
- Aphroporella* Gnilovskaja, 1972; средний ордовик 67
- Apidium* Stolley, 1896; средний ордовик 65
- Arabicodium* Elliott, 1957; верхняя юра – эоцен 55, 56
- Archaeosphaera* Suleimanov, 1945; верхний девон – нижний карбон 42
- Asphaltina* Mamet, 1972; карбон – нижняя пермь 77
- Atractyliopsis* Pia, 1937; карбон – пермь 61, 67, 107
- Bacilloporella* Maslov, 1956; нижний девон 56
- Balkhanella* Srivastava, 1973; мезозой? 74
- Batophora* Agardh, 1854; ныне 61, 67
- Belzungia* Morellet, 1908; палеоцен – эоцен 73
- Beresella* Machaev, 1937; карбон 49, 79, 82, 83
- Berestovia* Berchenko, 1983; средний карбон 82
- Bijagodella* Tchuvashov, 1985; средний девон, живет 55
- Bornetella* Munier-Chalmas, 1877; ныне 61, 64
- Botryella* Shuysky, gen. nov.; нижний девон 57, 86, 99, 100
- Botrys* Schirschova, 1985; нижний – средний девон 51, 57, 86, 99
- Boueina* Toula, 1883; верхний триас – мел 57, 100
- Brazhnikovia* Berchenko, 1981; нижний карбон, турне 82, 108
- Briardina* Munier-Chalmas, 1877 (syn. *Acicularia*); мезозой 85
- Broeckella* Morellet, 1922; палеоцен 74
- Buzgulella* Korde, 1967; средний карбон 85
- Cabrieropora* Mamet et Roux, 1975; нижний карбон 74
- Calcicaulis* Shuysky et Schirsch., gen. nov.; средний девон 83, 86, 106, 107, 108
- Calcifolium* Schvetzov et Bir., 1935; нижний – средний карбон 59, 60, 75
- Callisphenus* Hoeg, 1937; ордовик 71
- Callithamniopsis* Whitfield, 1894; ордовик 71
- Cambroporella* Korde, 1950; нижний кембрий 62, 63, 64
- Campbelliella* Radoicic, 1959; юра – мел 73
- Caryosphaeroides* Schopf, 1968; докембрий 43
- Carpenterella* Munier-Chalmas, 1877; палеоцен – эоцен 71
- Catellaria* Maslov, 1955; палеоген 73
- Catena* Maslov, 1956 (syn. *Cateniphycus*); нижний девон 77
- Catenaella* Shuysky, gen. nov.; средний девон 83, 108, 109
- Cateniphycus* Maslov, 1960; девон 77
- Cauculicula* Shuysky et Schirsch., gen. nov.; нижний – средний девон 87, 93, 94
- Chaetocladus* Whitfield, 1894; ордовик 62
- Chaetomorpha* Kützing, 1845; ныне 79, 80
- Chalmasia* Salms-Laubach, 1895; ныне 61
- Chlorocladus* Sonder, 1871; ныне 61, 74
- Chlorochytrium* Cohn., 1872; ныне 39
- Circella* Schirschova, 1985; нижний девон 51, 56, 86, 98
- Cladophora* Kützing, 1843; ныне 45, 79
- Claracrusta* Váhárd, 1980; карбон – пермь 8, 82
- Clavaphysoporella* Endo, 1958; средний карбон – триас 69
- Clavapora* Güvenc, 1979; триас 69
- Clavaporella* Kochan. et Herak, 1959; средний карбон – пермь 69, 74, 75
- Clibeca* Poncet, 1975; нижний девон, зиген 58, 86
- Clypeina* Michelin, 1845; пермь – третичные 77, 106
- Codiolum* Braun, 1855; ныне 39
- Codium* Stackhouse, 1797; ныне 44, 50, 51, 53, 99
- Coelosphaeridium* Roemer, 1885; ордовик 65
- Coelosporella* Wood, 1940; нижний карбон 61, 67
- Coelotrichium* Schlüter, 1879; средний девон 85
- Columbiapora* Mamet, 1974; нижний карбон 70
- Conipora* d'Archiac, 1843; верхняя юра 85
- Coniporella* Fischer et Thierry, 1971; юра 65
- Connexia* Kochansky-Devide, 1970; пермь 74
- Consinocodium* Endo, 1961; верхняя юра 84

- Coticula Shuysky et Schirsch.* gen. nov.; средний девон 77, 86, 105, 106
- Crassikamaena* Brenckle, 1985; средний - верхний девон 85
- Crinella Socač et Nikler*, 1973; нижний мел 74
- Cyclocrinus* Eichwald, 1840; ордовик - карбон 65, 66
- Cylindroporella* Johnson, 1954; верхняя юра - мел 68, 70
- Cymopolia* Lamouroux, 1816; сеноман-ныне 61, 70
- Cummingsella* Mamet et Roux, 1980; нижний карбон 85
- Dactyloporella* Lamerck, 1816; палеоцен - эоцен 64
- Dactyloporella* Karrer, 1877; миоцен 85
- Dasycladus Agardh*, 1827; ныне 61, 71, 74
- Dasyporella* Stolley, 1893; ордовик - девон 52, 68, 84
- Decaisnella Munier-Chalmas*, 1877 (syn. *Neomeris*); эоцен 85
- Demidella* Shuysky, gen. nov.; нижний девон 86, 109
- Digitella Morellet*, 1913; палеоцен - эоцен 64
- Dimorphosiphon* Hoeg, 1927; средний ордовик - средний девон (?) 55, 56, 195
- Dimorphosiphonoides* Guib. et Mamet, 1976; ордовик 58
- Dinarella* Socač et Nikler, 1969; мел (?) 74
- Diploporella* Schafhault, 1863; пермь - триас 68, 69
- Dissocladella* Pia, 1936; триас - эоцен 69
- Diversoporella* Gnilovsk., 1972; средний ордовик - карадок 71
- Dobunniella* Elliott, 1975; мезозой (?) 74
- Dokuchaevskella* Berchenko, 1981; нижний карбон, турне 82
- Donezella* Maslov, 1929; карбон 8, 49, 52, 82
- Dvinella Chvorova*, 1949; средний - верхний карбон 49, 79, 82, 83
- Dzhulfanella* Korde, 1965; верхняя пермь 58
- Edelsteinia* Vologdin, 1940; нижний кембрий 68
- Einoriella* Saltovskaja, 1984; средний карбон 83
- Endoina* Korde, 1965; верхняя пермь 70
- Eoclypeina* Emberger, nom. nud. (Bassoullett et al., 1979) 77
- Eouraloporella* Berchenko, 1981; нижний карбон, турне 83
- Eodasycladus* Cros et Lemoine, 1966; лейас 74
- Eogoniolina* Endo, 1953; пермь 65
- Eokoninkopora* Saltovsk., 1983; нижний карбон, турне 65
- Eomizzia* Endo, 1958 (syn. *Dvinella*); карбон 85
- Eovelebitella* Vachard, 1974; нижний девон - пермь 68, 69
- Eovolvox* Kazmierczak, 1975; верхний девон, фран 42
- Epimastopora* Pia, 1922; карбон - пермь 65
- Eugonophyllum* Konishi et Wray, 1961; верхний карбон - пермь 59, 60
- Euspondyloporella* Socač et Nickl., 1973; нижний мел 74
- Evlania* Bykova, 1952; верхний девон, фран 79
- Exvotarisella* Elliott, 1970; нижний карбон 82
- Fanesella* Cros et Lemoine, 1966; юра 41, 74
- Fasciella* Ivanova, 1973; нижний карбон 84, 85
- Ferganella* Maslov, 1955; палеоген 69
- Frustulata* Saltovsk., 1984; нижний карбон, визе 85
- Funiculus* Shuysky et Schirsch., gen. nov.; средний девон 57, 86, 100, 101
- Furcoporella* Pia, 1918; верхний мел - эоцен 61
- Gissarella* Saltovsk., 1979; средний карбон 78
- Givetianella* Mamet et Preat, 1982; средний девон, живет 85
- Glenobotrydion* Schopf, 1968; докембрый 43
- Globophycus* Schopf, 1968; докембрый 43
- Globuliferoporella* Tchuvashov, 1974; пермь 85
- Gloecystis* Naegel (Lignier, 1906); верхняя юра (?) - ныне 42
- Goksuella* Güvenc, 1965; средний карбон 83
- Goniolina* d'Orbigny, 1850; триас - третичные 65
- Goniolinopsis* Milanović, 1965; нижняя пермь 65
- Griphoporella* Pia, 1915; триас - третичные 85
- Gymnocodium* Pia, 1920; пермь - юра (?) 52, 58
- Gyroporella* Gümbel, 1872; пермь - триас 65, 70
- Halicoryne* Harvey, 1859; эоцен - 61, 77
- Halimeda* Lamouroux, 1812; нижний мел - ныне 44, 53
- Hamulusella* Elliott, 1978; палеоцен - эоцен 77
- Haploporella* (Parker et Jones) Gümbel, 1872; эоцен 85
- Hasticula* Shuysky et Schirsch., 1985; нижний девон, ложков 86, 88, 91, 92
- Helioporella* Socač et Nikler, 1973; нижний мел 74
- Herouvalina* Munier-Chalmas, 1899 (syn. *Neomeris*); эоцен 85
- Herakella* Kochansky-Devide, 1970; карбон 74

- Hikorocodium* Endo, 1952; карбон – верхняя юра 58
Holosporella Pia; 1930; верхний триас 61, 67
Hydrodictyolites Elovski, 1930; карбон – пермь 43
Imperiella Elliott, 1975; верхняя пермь 74
Intermurella Elliott, 1972; ордовик 70
Ivanovia Chvorova, 1946; средний карбон – нижняя пермь 59, 60
Ivdelipora Shuysky et Schirsch., gen. nov.; нижний девон 74, 86, 103, 104
Iskanderkulia Saltovsk., 1984; нижний девон 43
Issinella Reitlinger, 1954; девон 68, 80, 81
Jansaella Mamet et Roux, 1974; верхний девон, фран 83
Jodotella Morellet, 1913; палеоцен 71
Johnsonia Korde, 1965; верхняя пермь 65
Kamaena Antropov, 1967; верхний девон – нижний карбон 8, 79, 80, 82
Kamaenella Mamet et Roux, 1974; нижний карбон 80
Kantia Pia, 1912; триас 69
Karreria Munier-Chalmas, 1877; мел (?) – ныне 70
Kazakhstanelia Korde, 1957; ордовик 76
Kettnerammina Pokorny, 1951; средний девон, живет 79, 80
Kochanskyella Milanović, 1974; пермь 73
Koninkcorpora Lee, 1912; карбон 65
Kopetdagaria Maslov, 1960; нижний мел 65
Koskinobullina Cherchi et Schroeder, 1979; нижний мел 77
Kulikaella Berchenko, 1981; нижний карбон, турне 85
Kulikia Golubtsov, 1961; нижний карбон 67
Kundatia Korde, 1972; нижний кембрий 79, 83, 108, 126
Lancicula Maslov, 1956; нижний – средний девон 10, 48, 55, 86, 87, 88, 90, 91, 93, 95
Lanciculella Shuysky, 1985; нижний девон 87, 88, 91
Lanciculina Shuysky, 1985; нижний девон 87, 88, 93
Larvaria Defrance, 1822; палеоцен 85
Leckhamptonella Elliott, 1982; средняя юра 59
Lemonella Morellet, 1913; палеоцен 70
Lepidolancicula Shuysky, 1985; нижний – средний девон 87, 88, 89
Likanella Milanović, 1965; пермь – мел 96
Linoporella Steinmann, 1899; юра – мел 74, 76
Litanaella Shuysky et Schirsch., gen. nov.; средний девон 40, 55, 97, 98, 99
Litanaia Maslov, 1956; нижний – средний девон 50, 55, 56, 86, 95, 96, 97, 98, 99
Litaya Bykova, 1952; верхний девон 79
Litopora Johnson, 1964; нижний девон 59, 73
Lowvillia Guilbault et Mamet, 1976; ордовик 58
Lulipora Shuysky, 1985 (in press); нижний девон, ложков 78, 86
Luteotubulus Vachard, 1977; нижний карбон 83
Macroporella Pia, 1912; пермь – мел 70
Maksimovia Korde, 1980; верхний девон, фран 63
Maslovina Obrhel, 1968; верхний силур, пудлов 56
Masloviporella Kulik, 1973; нижний карбон 48, 77
Mastopora Eichwald, 1840; ордовик 65, 66
Maupasia Munier-Chalmas, 1877; эоцен 64
Mejerella Korde, 1950; верхний кембрий 61, 63, 64
Meminella Morellet, 1913; нижний мел – ныне 61, 70
Microcodium Glück, 1914; пермь – третичные 84
Mizzia Schubert, 1908; пермь 65, 66, 84
Mizziella Maslov, 1956; карбон (?) 84
Montenegroella Socač et Nikler, 1973; нижний мел 74
Montiella Morellet, 1922; палеоцен 70
Moravammina Pokorny, 1951; средний – верхний девон 79
Morelletina Maslov, 1969; палеоцен 70
Morelletpora Varmæ, 1950; эоцен 70
Muneria Deecke, 1883; верхняя юра – нижний мел 85
Nannoconus Kamptner, 1938; верхняя юра – нижний мел 84
Nanopora Wood, 1964; нижний карбон 83
Nanjinophycus Mu et Riding, 1983; нижняя пермь 58
Neoanchicodium Endo, 1954; пермь 59, 60
Neodasyporella Endo, 1969; пермь 85
Neogyroporella Yabe et Toyama, 1949; верхняя юра 73
Neomacroporella Crescenti, 1964 (syn. *Triploporella*) J – K 70
Neomeris Lamouroux, 1816; мел – ныне 61, 70
Neoteutloporella Bassoulet et al., 1978; 73
Nipponophycus Yabe et Toyama, 1928; верхняя юра – мел 59
Nipponophysoporella Endo, 1959; пермь 65
Nodosinella Brady, 1876; карбон – пермь 79
Novantiella Elliott, 1972; ордовик 76
Nuia Maslov, 1954 (*-Bogutschano-phycus* Korde); ордовик 84
Oligoporella Pia, 1912; пермь 73

- Ollaria* Maslov, 1955; палеоген 73
Orioporella Munier-Chalmas, 1877;
 палеоцен - эоцен 77
Orthriosiphon Johnson et Konishi,
 1956; нижний - средний карбон 52, 74, 75
Orthriosiphonoides Petryk, 1972; ниж-
 ний карбон - нижняя пермь 52, 74,
 75, 103.
Ovulites Lamarck, 1816; верхний мел -
 миоцен 52, 65
Pagodaporella Elliott, 1956 (*syn (?)*
Trinocladus) палеоцен - эоцен 85
Palaeomicrocodium Mamet et Roux,
 1983; верхний девон - нижний карбон 85
Palaeodasycladus Pia, 1927; юра 74
Palaeoporella Stolley, 1983; 52, 71,
 172
Parakamaena Mamet et Roux, 1974;
 нижний карбон 82
Paradella Maslov, 1956; нижний девон -
 нижний карбон 59, 60, 86
Paraelitanaia Shuysky, gen. nov.; ниж -
 ний - средний девон 95
Parkerella Morellet, 1922; палеоцен 71
Parmacaulis Shuysky et Schirsch.,
 gen. nov.; нижний - средний девон
 83, 107, 108
Parmiella Schirschova, 1985 (*in press*);
 нижний девон 72, 86
Pediastrites Zalessky, 1928; верхняя
 юра 43
Pekiskopora Mamet, 1974; нижний кар-
 бон 74
Pentaporella Senowbari-Daryan, 1978
 (*Bassoullet et al.*, 1979); 74
Permocalculus Elliott, 1955; верхняя
 пермь - нижний мел 58, 59
Permoperplexella Elliott, 1968; пермь 70
Permopora Ellias, 1947; пермь 85
Petrascula Gümbel, 1873; верхняя
 юра 74, 75
Physoporella Steinmann, 1903; пермь -
 триас 73
Piania Gowda, 1959; верхний мел -
 палеоцен 70
Placklesia Bilgatay, 1968; пермь 74
Planolancicula Shuysky, 1985; нижний
 девон 87, 88
Poikiloporella Pia, 1943; пермь 85
Pokorniella Vachard, 1977; нижний -
 средний карбон 80, 82
Polimorphocodium Derville, 1931; ниж-
 ний карбон, визе 77
Polytrypa Defrance, 1825 (*syn. Су-
 мополия*); третичные - ныне 85
Poncetella Güvenc, 1979; девон - три-
 ас 69
 "Poncetella" Mamet et Roux, 1983;
 нижний девон - нижний карбон 85
Praedonezella Kulik, 1973; нижний -
 средний карбон 60, 82
Praelitanaia Shuysky, gen. nov.; ниж-
 ний, средний девон 97, 98, 99
Praturlonella Barattolo, 1978; мел -
 палеоцен 77
Primicorallina Whitfield, 1894; ордовик
 71
Proninella Reitlinger, 1971; средний -
 верхний девон 9, 80, 82
Pseudoactinoporella Conrad, 1970;
 мел 85
Pseudoclypeina Radoičić, 1969; мел 77
Pseudocodium Weber van Bosse, 1896;
 ныне 99
Pseudocymopolia Elliott, 1970; мел (?)
 70
Pseudoepimastopora Endo, 1961; верх-
 ний карбон - пермь 85
Pseudogyroporella Endo, 1959; пермь
 65
Pseudoissinella Mamet et Rudl., 1972;
 нижний карбон 85
Pseudokamaena Mamet et Petryk,
 1972; нижний карбон 80, 82
Pseudonanopora Mamet et Roux,
 1975; нижний карбон 83
Pseudovermiporella Elliott, 1958; пермь
 85
Quasilancicula Shuysky, 1985; нижний
 девон 87, 88, 90, 91
Queenslandella Mamet et Roux, 1983;
 нижний карбон 85
Rhabdoporella Stolley, 1893; ордовик -
 нижний карбон 52, 102
Rhizoclionium Kützing, 1843; ныне 79
Robertia Choubert, 1932; девон 85
Rostroporella Segonzac, 1972; палео-
 цен - эоцен 77
Rotella Shuysky et Schirsch., gen.
 nov.; нижний девон, элихов 71, 72,
 104, 105
Sakkionella Segonzac, 1970; третичные
 70
Salopekiella Milanović, 1965; пермь 73
Salpingoporella Pia, 1918; юра - мел
 73
Samarella Maslov et Kulik, 1955;
 средний карбон 83
Sarfatiella Conrad et Peybernes, 1973;
 юра 85
Sarosiella Segonzac, 1972; эоцен 74
Scasyporella Shuysky, gen. nov.;
 нижний, средний девон 68, 102
Scribroporella Spriesterbach, 1935;
 средний девон 85
Seletonella Kodre, 1950; верхний кембрий
 61, 63, 64
Semilancicula Shuysky, gen. nov.;
 нижний девон 87, 93, 94, 95
Sestrosphaera Pia, 1920; триас - ниж-
 няя юра 85
Shartymophycus Kulik, 1973 (*syn.*
Fasciella); нижний карбон 41, 85
Shigaporella Endo, 1961; нижняя пермь
 85
Siamporidium Endo, 1969; пермь 59
Sinoporella Yabe, 1949; нижняя пермь 74
Sinuatoporella Gnilovsk., 1972; сред-
 ний ордовик 85

Sokovella A. Istschenko, 1984; верхний силур, лудлов 85
Sphaeroplea Agardh, 1827; ныне 45
Sphaeroporella Antropov, 1967; фамен-турне 8, 77
Sphinctoporella Mamet et Rudl., 1972; нижний карбон 67
Spongomorpha Kützing, 1843; ныне 39
Stichoporella Pia, 1922; средняя юра 65
Stylaella Berchenko, 1981; нижний карбон, турне 82
Stylocodium Derville, 1931; нижний карбон 77
Subkamaena Berchenko, 1981; нижний карбон, турне 82
Succodium Konishi, 1954; пермь 58
Suppilulumella Elliott, 1968; нижний мел 74
Tauridium Güvenc, 1966; пермь 58, 59
Terquemella Munier-Chalmas, 1877; третичные 73
Tersella Morellett, 1951; юра (?) 61, 74
Teutloporella Pia, 1912; пермь - юра 73
Thailandoporella Endo, 1969 (syn. *Gyroporella*); пермь 85
Thaiporella Endo, 1965; пермь - триас 58
Thibia Shuysky, 1973; нижний девон 59, 63
Thyrsoporella Gümbel, 1872; верхний мел - третичные 73, 74
Trinocladus Raineri, 1922; верхняя юра - эоцен 74
Triploporella Steinmann, 1880; верхняя юра - мел 74, 75
Turkmeniaria Maslov, 1960; нижний мел 67, 68
Ulocladia Shuysky et Schirsch., gen. nov.; нижний девон 68, 86, 101, 102
Unella Poncett, 1974; нижний девон, эиген 73
Unjaella Korde, 1951; верхний карбон 65
Uragiella Pia, 1924; юра 73
Uralella Korde, 1957; ордовик 68
Uraloporella Korde, 1950; средний карбон 45, 79, 83, 172
Urospora Areschoug, 1866; ныне 39
Uteria Michelin, 1847; палеоцен - эоцен 75
Uterioides Segonzac, 1970; эоцен 85
Uva Maslov, 1956; нижний девон 57, 84, 99
Vasicekia Pokorny, 1951; средний девон, живет 80, 81
Vaucheria De Candolle, 1803; ныне 41
Velebitella Kochansky-Devide, 1964; карбон - пермь 68, 69
Velomorpha Horiguchi, 1961 (syn. *Anthracoporella*); пермь 85
Vermiporella Stolley, 1893; ордовик 44, 51, 52, 53, 76, 167
Volvox Linnaeus, 1755; ныне 42

Voycarella Shuysky et Schirsch., gen. nov.; нижний девон, элихов 87, 93, 194
Wetheredella Wood, 1948; силур - девон 76, 77
Windsoporella Mamet et Rudl., 1972; нижний карбон 68, 69
Yakutina Korde, 1972 (syn. *Siberiella Korde*, 1957); средний кембрий 63
Yukonella Mamet et Rudl., 1972; нижний карбон 85
Zaparella Racz, 1965 (syn. (?) *Anthracoporella*); средний карбон 85
Zeaporina Penecke, 1894; средний девон, кувин 85
Zidella Saltovsk., 1984; нижний карбон, визе 83
Zittelina (Munier-Chalmas) Morellett, 1913; эоцен 64

Красные водоросли

Aoujgalia Termier et Termier, 1950; нижний карбон 117, 132, 139
Amorphia Racz, 1966; средний карбон 131, 137, 139
Amphiroa Lamouroux, 1816; мел - ныне 125, 134, 138, 139
Annoporella Gnilov., 1972; верхний ордовик 129, 139
Archamphiroa Steinmann, 1930; юра 134, 139
Archaelithophyllum Johnson, 1956; средний карбон - пермь 122, 124, 125, 131, 133, 135, 136, 139
Archaelithotamnium Rothpletz, 1891; мел - ныне 121, 124, 133, 139
Bicorium Maslov, 1956; нижний девон 135
Chuvashovia Vachard, 1980; карбон - пермь 116, 132
Contexta Gnilovskaja, 1972; ордовик 129, 130
Corallina Lamouroux, 1816; юра (?) - ныне 114, 125, 134
Cuneiphycus Johnson, 1960; карбон - пермь 136
Demidella Shuysky, 1985; нижний девон 129, 130, 132, 136, 139
Dromastacheoides Perret et Vachard, 1977; нижний карбон (визе - серпухов) 132, 137
Eflügelia Vachard, 1979; карбон - пермь 132, 139
Epiphytonoides Korde, 1973; нижний кембрий 127
Epistacheoides Petryk et Mamet, 1972; нижний карбон 12, 120, 132, 137, 139
Erevanella Maslov, 1962; пермь 130
Filaria Korde, 1973; нижний кембрий 127
Fourstonella Cummings, 1955; нижний карбон 116, 131, 132, 139
Furcatoporella Gnilovskaja, 1972; верхний ордовик 129, 139

- Gordonophyton* Korde, 1973; нижний кембрий 26, 127, 134, 135, 138
Jania Lamouroux, 1816; палеоген – ныне 125, 139
Katavella Tchuvashov, 1965; франский ярус 9, 118, 130, 136, 139
Karpathia Maslov, 1962; третичный 119
Komia Konde, 1951; карбон–пермь 116, 117, 130, 136, 137, 139
Kosvophyton Konde, 1973; верхний силур, лудлов 26, 127, 134
Lysvaella Tchuvashov, 1971; кунгурский ярус, нижняя пермь 117, 119, 133, 136, 138
Lithothamnium Philippi, 1837; мел – ныне 119, 121, 133, 134, 139
Lithophyllum Philippi, 1837; палеоген – ныне 119, 121, 125, 133, 134, 135, 138, 139
Ludlovia Konde, 1973; верхний силур, лудлов 26, 118, 122, 127, 134
Marinella Pfender, 1939; мел 129, 139
Melobesia Lamouroux, 1812; третичный – ныне 119, 125, 133, 134, 139
Mezophyllum Lemoine, 1928; мел – ныне 121, 125, 133, 134, 139
Mezolithon Maslov, 1955; датский ярус 125, 133, 139
Monilioporella Gnilovskaja, 1972; ордовик – верхний девон 129, 136, 138, 139
Palaeophyllum Maslov, 1950; мел 125, 133
Palaeolithothamnium Conti, 1945; датский ярус – палеоген 125, 133
Parachaetetes Deninger, 1906; ордовик – мел 8, 9, 10, 118, 125, 128, 129, 135, 139
Paralancicula Shuysky, 1973; нижний девон 122, 130, 136, 139, 173
Parastacheia Mamet et Roux, 1977; нижний карбон 116, 131, 132, 139
Petrophyton Yabe, 1912; юра 129, 139
Petschoria Konde, 1951; карбон – пермь 117, 131, 139
Rusnoporidium Yabe et Toyama, 1928; юра – палеоцен 129
Plexa Gnilovskaja, 1972; верхний ордовик 129, 139
Polygonella Elliot, 1957; верхняя юра – нижний палеоцен 129, 133, 139
Principia Brengle, 1982; позднее визе – московский ярус 121, 131, 139
Pseudochaetetes Haug, 1883; emend Mamet et Roux, ордовик – силур 128, 129, 139
Pseudokomia Racz, 1966; средний – верхний карбон 117, 131, 137, 139
Pseudosolenopora Mamet et Roux, 1977; нижний карбон 128, 129, 139
Pseudostacheoides Petrik et Mamet, 1972; нижний карбон 120, 132
Ptichocladia Ulrich et Bassler, 1904; нижний карбон 32
Sinustacheoides Termier et Termier, 1977; пермь, мургабский ярус 137
Solenopora Dybovskiy, 1879; венд (?), кембрий – палеоген 9, 10, 118, 123, 129, 135, 136, 139
Stacheia Brady, 1876; нижний карбон, средний карбон (?) 12, 131, 132, 139
Stacheoides Cummings, 1955; нижний карбон 12, 117, 119, 132, 137, 139
Stenoporidium Yabe et Toyama, 1928; верхняя юра – нижний мел 129, 139
Texturata Gnilovskaja, 1972; верхний ордовик 129, 139
Tubomorphophyton Konde, 1973; нижний кембрий – верхний девон 26, 118, 122, 127, 134, 135
Ungdarella Maslov, 1950; карбон – пермь 117, 118, 130, 136, 137, 139
Villosoporella Gnilovskaja, 1972; верхний ордовик 129, 139
- ### Харовые водоросли
- Aclistochara* Peck, 1957; нижняя юра – эоцен 153
Altochara Said, 1968; триас 150
Ambyochara Gramb., 1962; нижний мел – миоцен 153
Ascidella Gramb., 1966; нижний мел 151
Atopochara Peck, 1941; нижний – верхний мел 151, 152, 157
Auerbachichara Kis. et Said, 1967; триас 150
Biumbella Mamet, 1970; верхний девон – турне 148
Bysmochara Gramb. et Gut., 1977; верхний мел 153
Caenoclavator Z. Wang et H.N. Lu, 1982; эоцен 151
Caucasuella Kyans-Rom., 1980; верхний мел 153
Chara Lin., 1754; эоцен – ныне 153
Chovanella Reitl. et Jarz., 1958; верхний девон 147
Clavator Harris, 1939; верхняя юра – нижний мел 151
Clypeator Gramb., 1970; нижний мел 151, 152, 157
Collichara Wang, 1982; верхний мел – эоцен 154
Cuneatochara Said., 1962; триас 150
Dictyoclavator Gramb., 1966; верхняя юра – нижний мел 151
Diectochara Musac., 1971; нижний мел 151
Dughiella Feist-Cast., 1975; верхний мел – эоцен 153
Echinochara Peck, 1957; верхняя юра 151, 157
Elenia Pojark., 1965; верхний девон – турне 148
Embergerell Gramb., 1969; верхняя юра – верхний мел 151
Eoumbella Plat., 1974; верхний девон – турне 148

- Euaclistochara* Wang Z., H. et W.S., 1976; нижний мел - палеоцен 150
Flabellochara Gramb., 1959; верхняя юра - нижний мел 151, 152, 157
Glovator Gramb., 1966; нижний мел 151, 157
Grambastichara H. af R., 1959; верхний мел - плейстоцен 144
Grovesichara H. af R., 1959; верхний мел - миоцен 153
Gyrogen Gramb., 1956; верхний мел - олигоцен 153
Harrisichara Gramb., 1957; верхний мел - миоцен 153
Hemiclavator Z. Wang et H.N. Lu, 1982; нижний мел 151
Hornichara Masl., 1963; эоцен - плейстоцен 144, 153
Horniella Schaik., 1966; верхний карбон - пермь 150
Jarzevaella Schaik., 1977; эоцен 150
Jurella Kyans.-Rom., 1974; средняя - верхняя юра 153
Karpinskya Gramb., 1962; средний - верхний девон 149
Kusjaella Tchuv., 1973; верхний девон 148
Lamprothamnium Groves, 1916; верхний мел - ныне 153
Latochara Madl., 1955; триас - эоцен 150
Leonardosia Sommer, 1954; пермь 150
Linyechara Xin. in Wang S., H., Y. et L., 1978; олигоцен 153
Lucernella Gramb. et Lorch, 1968; нижний мел 151
Maedleriella Gramb., 1957; верхний мел - олигоцен 153
Maedlerisphaera H. af R., 1959; нижний мел - плиоцен 153
Maslovichara Said., 1962; триас - юра 150
Mesochara Gramb., 1962; нижняя юра - верхний мел 153
Microchara Gramb., 1959; верхний мел - эоцен 153
Moellerina Ulrich, 1886; средний - верхний девон 149
Mongolichara Kyans.-Rom., 1975; верхний мел 153
Musacchiella Feist et Gramb.-Fes., 1983; средняя юра 150, 157
Nemegtichara Karcz. et Ziemb., 1972; верхний мел - эоцен 153
Neochara Wang et Lin in Wang Z., 1978; эоцен 153
Nitellopsis Hy, 1889; палеоцен - ныне 153
Nodosochara Madl., 1955; палеоцен - олигоцен 153
Nodosoclavator Masl., 1961; верхняя юра - нижний мел 151
Nothochara Musac., 1973; верхний мел 153
Obtusochara Madl., 1952; верхняя юра - эоцен 153
Peckichara Gramb., 1957; верхний мел - олигоцен 153
Perimneste Harris, 1939; верхняя юра - нижний мел 151, 152, 157
Pinnoputamen Wang et Lu, 1980; девон 144, 147
Planumbella Plat., 1974; верхний девон - турне 148
Platychara Gramb., 1962; верхний мел - палеоцен 153
Porochara Madl., 1955; триас - палеоцен 150
Praesycidium T. Istch. et A. Istch., 1982; верхний силур 148, 160
Primochara Istch. et Said., 1975; верхний силур 149, 157, 159, 160
Pseudoharrisichara Musac., 1973; верхний мел 153
Pseudoglobator Gramb., 1969; нижний мел 151
Pseudolatochara Wang., 1978; верхний мел - эоцен 153
Pseudosycidium (Karp.) Haquaert, 1932; верхний силур 148
Psilochara Gramb., 1959; эоцен - миоцен 153
Quasiumbella Pojark., 1965; верхний девон - турне 148
Quasiumbelloides Berch., 1971; турне 148
Rantzieniella Gramb., 1962; миоцен 153
Raskyella L. et N. Gramb., 1954; эоцен 153
Rhabdochara Gramb., 1957; палеоцен - плейстоцен 153
Retusochara Gramb., 1971; верхний мел 153
Saidakovskiyella Schaik., 1976; нижний мел 144, 153
Saportanella Gramb., 1962; верхний мел 153
Septorella Gramb., 1962; верхний мел 151
Shandongochara Xin. in Wang S., H., Y. et L., 1978; олигоцен 153
Sphaerochara Madl., 1952; верхняя юра - олигоцен 153
Spinumbella Plat., 1974; верхний девон - турне 148
Stellatochara H. af R., 1954; триас 150
Stenochara Gramb., 1962; триас 150
Stephanochara Gramb., 1959; верхний мел - миоцен 153
Stomochara Gramb., 1961; верхний карбон - пермь 150
Strobilochara Gramb., 1975; верхний мел 153
Sycidium Sand., 1849; средний - верхний девон 148, 160, 175
Tectochara L. et N. Gramb., 1954; нижний мел - голоцен 144, 153
Tolypella (A. Braun, 1849) A. Braun, 1857; ныне 144, 154
Triclipella Gramb., 1969; нижний мел 151
Trochiliscus (Karp., 1905), emend Wang et Lu, 1980; нижний девон - турне 149, 175
Turbochara Z. Wang, 1978; верхний мел - миоцен 153
Umbella Masl., 1955, emend Pojark., 1965; средний девон - турне 148
Vladimiriella Said., 1971; триас 150

ЛИТЕРАТУРА

- Антропов И.А. Новые виды фораминифер верхнего девона некоторых районов востока Русской платформы // Изв. Казан. фил. АН СССР. - Казань, 1950. - № 1. - С. 30-31.
- Антропов И.А. Синезеленые водоросли девона центральных районов востока Русской платформы // Уч. зап. Казан. гос. ун-та. - Казань, 1955. - Т. 115, кн. 8. - С. 41-53.
- Антропов И.А. Фораминиферы девона Татарии // Изв. Казан. фил. АН СССР. Сер. геол.-Казань, 1959. - № 7. - С. 11-14.
- Антропов И.А. Водоросли девона и нижнего карбона (турне) центральной части востока Русской платформы // Ископаемые водоросли СССР. - М.: Наука, 1967. - С. 118-125.
- Барсков И.С. Биохимические и микроструктурные методы в палеонтологии // Итоги науки и техники. Стратиграфия и палеонтология. - М.: ВИНИТИ, 1975. - Т. 6. - С. 5-59.
- Барсков И.С. Палеонтологические аспекты биоминерализации // 27-й Международный геологический конгресс: Тезисы докладов. - М.: Наука, 1984. - Т. 2. - С. 61-65.
- Белокрыс Л.С. Первая находка соленопор в кайнозое СССР // Палеонтол. журн. - 1966. - № 3. - С. 125-132.
- Белокрыс Л.С. Мэотические красные водоросли Крыма // Палеонтол. журн. - 1981. - № 2. - С. 117-125.
- Берченко О.И. Известковые водоросли турнейских отложений Донбасса. - Киев: Наук. думка, 1981. - 70 с.
- Берченко О.И. Известковые водоросли // Верхнесерпуховский подъярус Донецкого бассейна. - Киев: Наук. думка, 1983. - С. 123-129.
- Биогеохимия океана. - М.: Наука, 1983. - 367 с.
- Быкова Е.В., Поленова Е.Н. Фораминиферы, радиолярии и остракоды девона Волго-Уральской области // Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. - 1955. - Вып. 87. - С. 37-45.
- Виноградов А.П. Введение в геохимию океана. - М.: Наука, 1967. - 215 с.
- Виноградова К.Л. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. - Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. - 146 с.
- Виноградова К.Л., Голлербах М.М., Зауэр Л.М., Сдобникова Н.В. Определитель пресноводных водорослей СССР. - Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1980. - Вып. 13. - 248 с.
- Власов Ф.Я. Анатомия и морфология строматолитов раннего и среднего протерозоя Южного Урала // Материалы по палеонтологии Урала. - Свердловск: УФ АН СССР, 1970. - С. 152-175.
- Вологдин А.Г. Археоциаты и водоросли кембрийских известняков Монголии и Тувы. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. - 268 с.
- Вологдин А.Г. Древнейшие водоросли СССР. - М.: Изд-во АН СССР, 1962. - 655 с.
- Вологдин А.Г. Синезеленые водоросли кембрия из ущелья Углуг-Шанган, Тува // Докл. АН СССР. - 1969. - Т. 188, № 6. - С. 1376-1379.
- Воронихин Н.Н. К познанию флоры и растительности водорослей пресных водоемов Крыма // Ботан. журн. - 1932. - № 3. - С. 265-325.
- Воронихин Н.Н. Растительный мир континентальных водоемов. - М.: Изд-во АН СССР, 1953. - 410 с.
- Воронова Л.Г., Дроздова Н.А. О роде *Renalcis* и ренальцисоподобных водорослях // Актуальные вопросы современной палеоальгологии. - Киев: Наук. думка, 1986. - С. 111-114.
- Воронова Л.Г., Радионова Э.П. Водоросли и микрофитолиты палеозоя. - М.: Наука, 1976. - 219 с.
- Гаузе Г.Ф. Исследование над борьбой за существование в смешанных популяциях // Зоол. журн. - 1935. - Т. 14, № 2. - С. 243-270.
- Геккер Р.Ф. Ископаемая фауна гладкого каменного морского дна // Тр. ин-та геол. АН ЭССР. - 1969. - Вып. 5. - С. 199-236.
- Герасименко Л.М., Крылов И.Н. Посмертные изменения цианобактерий в водорослево-бактериальных пленках термальных источников Камчатки // Докл. АН СССР. - 1983. - Т. 272, № 1. - С. 201-203.

- Глуховская Н.Б. Неогеновые харофиты северо-западного Прибалхашья //Бюл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. геологии. - 1970. - Т. 45, вып. 6. - С. 102-119.
- Глуховская Н.Б. Новые палеогеновые харовые водоросли Зайсанской впадины //Новые виды древнейших растений и беспозвоночных СССР. Растения. - Л., 1980.- С. 11-15 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер.; Т. 204).
- Гниловская М.Б. Водоросли *Vermiporella* из ордовика хребта Тарбагатай //Палеонтол. журн. - 1965. - № 1. - С. 133-144.
- Гниловская М.Б. О водорослях рода *Dimorphosiphon* //Палеонтол. журн. - 1966. - № 1. - С. 116-123.
- Гниловская М.Б. Известковые водоросли среднего и позднего ордовика Восточного Казахстана. - Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. - 196 с.
- Гниловская М.Б. Вендотениды и вендские актиномицеты //27-й Международный геологический конгресс. Тезисы докладов. - М., 1984. - Т. 1. - С. 262-263.
- Голлербах М.М. Отдел харовые водоросли (*Charophyta*)//Жизнь растений. Водоросли. Лишайники. - М.: Просвещение, 1977. - Т. 3. - С. 338-350.
- Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский Б.И. Определитель пресноводных водорослей СССР. Синезеленые водоросли. - М.: Сов. наука, 1953. - С. 651.
- Голлербах М.М., Красавина Л.К. Определитель пресноводных водорослей СССР. - Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. - Вып. 14. Харовые водоросли. - С. 3-37.
- Голлербах М.М., Полянский В.И. Определитель пресноводных водорослей СССР. - М.: Сов. наука, 1961. - С. 198.
- Голубцов В.К. *Kulikia* - новый род известковых водорослей из визейского яруса //Палеонтология и стратиграфия БССР. - Минск: Изд-во АН БССР, 1961. - Сб. III. - С. 348-353.
- Горюнова С.В., Ржанова Г.Н., Орлеанский В.К. Синезеленые водоросли. - М.: Наука, 1969.- С. 227.
- Грант В. Видообразование у растений. - М.: Мир, 1984. - 528 с.
- Грешнер С.Г., Чувашов Б.И. К геологии месторождения им. XIX партсъезда//Ежегодник-1973. - Свердловск: Ин-т геол. и геохим. УНЦ АН СССР, 1974. - С. 14-18.
- Громов Б.В. Ультраструктура синезеленых водорослей. - Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. - 93 с.
- Груза В.В. Методологические проблемы геологии. - Л.: Недра, 1977. - 181 с.
- Гусев М.В. Сравнительно-физиологический анализ взаимодействия прокариотных фототрофов с молекулярным кислородом: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. - М.: Изд-во МГУ, 1971. - 52 с.
- Гусев М.В., Гохлернер Г.Б. Свободный кислород и эволюция клетки. - М.: Изд-во МГУ, 1980. - 222 с.
- Гусев М.В., Кирикова Н.Н. Цианобактерии - особенности, структура и функции //Биология наших дней. - М.: Знание, 1982. - С. 70-82.
- Гусев М.В., Никитина К.А. Цианобактерии. - М.: Наука, 1979. - 227 с.
- Гусева К.А. Роль синезеленых водорослей в водоеме и факторы их массового развития// Экология и физиология синезеленых водорослей. - Киев: Наук. думка, 1965. - С. 12-33.
- Дрейк Ч., Имбри Дж., Кноус Дж., Турекиан К. Океан сам по себе и для нас. - М.: Прогресс, 1982. - 468 с.
- Дроzdova Н.А. Водоросли в органогенных постройках нижнего кембрия Западной Монголии.- М.: Наука, 1980. - 136 с.
- Дроzdova Н.А., Саотина Т.А. Микроструктура некоторых раннекембрийских известковых водорослей и проблематичных образований, относимых к ним //Проблематики палеозоя и мезозоя. - М.: Наука, 1984. - С. 16-19.
- Еленкин А.А. Синезеленые водоросли СССР. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936. - 984 с.
- Жизнь растений. - М.: Просвещение, 1977. - Т. 3. - 488 с.
- Журавлева И.Т., Мешкова Н.П., Лучинина В.А., Кашина Л.Н. Биофации Анабарского моря в позднем докембрии и раннем кембрии //Среда и жизнь в геологическом прошлом. Палеоландшафты и биофации. - Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. - С. 74-103.
- Заварзин Г.А. Бактерии и состав атмосферы. - М.: Наука, 1984. - 191 с.
- Зауэр Л.М. Сифоновые водоросли//Флора споровых растений СССР. - Л., 1977.- Т.10.- 192 с.
- Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. - М.-Л.: Наука, 1967. - 398 с.
- Иванова Р.М. К стратиграфии средне- и верхневизейских отложений восточного склона

- Южного Урала //Каменноугольные отложения восточного склона Южного Урала. - Свердловск, 1973. - С. 18-86.
- Ищенко А.А. Силурийские строматолиты Приднестровья //Систематика, эволюция, экология водорослей и их значение в практике геологических исследований: Тез. докл. II Всесоюз. палеоальгол. совещ. (Киев, 17-19 нояб. 1981 г.) - Киев: Наук. думка, 1981. - С. 149-150.
- Ищенко А.А. Силурийские водоросли Подолии. - Киев: Наук. думка, 1985. - 115 с.
- Ищенко Т.А., Ищенко А.А. Новая находка харофитов в верхнем силуре Подолии//Систематика и эволюция древних растений Украины. - Киев: Наук. думка, 1982. - С. 21-32.
- Ищенко А.А., Радионова Э.П. О морфологических особенностях и систематическом положении рода *Wetheredella* Wood, 1981 //Вопр. микропалеонтол. - 1981. - Вып. 24.- С. 140-151.
- Ищенко Т.А., Сайдаковский Л.Я. Находка харофитов в силуре Подолии //Докл. АН СССР.- 1975. - Т. 220, № 1. - С. 209-211.
- Казанский Ю.П. Введение в теорию осадконакопления. - Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1983. - 220 с.
- Карпинский А.П. О трохилисках //Труды геологической комиссии. Новая сер. - 1906. - Вып. 37. - С. 1-166.
- Карпинский А.П. О трохилисках //Собр. соч. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1945. - Т.1. - С. 345-426.
- Кембрийская фауна и флора хребта Джагды, Дальний Восток /Беляева Г.В., Лучинина В.А., Назаров Б.Б. и др. - М.: Наука, 1975. - 207 с.
- Киселевский Ф.Ю. Новые виды верхнепермских харофитов //Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья. - Саратов, 1980. - Вып. 19. - С. 3-11.
- Колосов П.Н. Стратиграфия верхнего докембрия юга Якутии. - Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. - 155 с.
- Колосов П.Н. Древние нефтегазоносные толщи юго-востока Сибирской платформы. - Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. - 91 с.
- Колосов П.Н. Верхнедокембрейские палеоальгологические остатки Сибирской платформы. - Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. - 92 с.
- Кондратьева Н.В. Об изменчивости ширины клеток гормогониевых водорослей//Актуальные проблемы биологии синезеленых водорослей. - М.: Наука, 1974. - С. 54-60.
- Кордэ К.Б. К морфологии мутовчатых сифоней карбона Северного Урала //Докл. АН СССР.- 1950. - Т. 73, № 15. - С. 569-571.
- Кордэ К.Б. Новые роды и виды известковых водорослей из каменноугольных отложений Среднего Урала //Тр. МОИП. Отд. геол. - 1951. - № 1. - С. 175-182.
- Кордэ К.Б. Новые представители сифонниковых водорослей //Материалы к основам палеонтологии. - 1957а. - Вып. 1. - С. 67-75.
- Кордэ К.Б. К познаванию ископаемых синезеленых водорослей //Бюл. МОИП. Отд. геол.- 1957б. - Вып. 2. - С. 164-165.
- Кордэ К.Б. Водоросли кембрия юго-востока Сибирской платформы. - М.: Изд-во АН СССР, 1961. - 147 с.
- Кордэ К.Б. Algae (типы *Rhodophyta* и *Chlorophyta*) //Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. - М.: Изд-во АН СССР, 1965. - С. 268-284.
- Кордэ К.Б. Новые материалы к систематике красных водорослей раннего палеозоя//Докл. АН СССР. - 1966. - Т. 166, № 6. - С. 1440-1442.
- Кордэ К.Б. Водоросли кембрия. - М.: Наука, 1973. - 349 с.
- Кордэ К.Б. Харовые водоросли //Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя. - М.: Наука, 1977. - С. 26-30.
- Кордэ К.Б., Максимова С.В. Новый род и вид сифонокладиевых водорослей из верхнего девона Среднего Урала//Палеонтол. журн. - 1980. - № 1. - С. 120-124.
- Крылов И.Н., Орлеанский В.К., Заварзин Г.А. Окремнелые микроорганизмы в водорослево-бактериальных пленках термальных источников Камчатки //Докл. АН СССР. - 1983. - Т. 268, № 6. - С. 1483-1485.
- Крылов И.Н., Орлеанский В.К. Экспериментальная модель кальцинированного водорослево-бактериального общества (маты) и влияние синезеленых водорослей на осаждение карбоната кальция //Изв. АН СССР. Сер. геол. - 1986. - № 5. - С. 63-71.
- Кукк Э.Г. О распространении синезеленых водорослей, вызывающих "цветение" воды //Экология и физиология синезеленых водорослей. - М.-Л.: Наука, 1965. - С. 5-12.

- Кулик Е.Л. Березеллиды карбона Русской платформы //Палеонтол. журн. - 1964. - № 2.- С. 99-113.
- Кулик Е.Л. Известковые водоросли //Стратиграфия и фауна каменноугольных отложений реки Шартым. - Львов: Вища школа, 1973. - С. 39-48.
- Курс низших растений. - М.: Высш. школа, 1981. - 518 с.
- Кянсеп-Ромашкина Н.П. Значение харовых водорослей для стратиграфии мезозойских отложений Ферганы и палеолимнологических реконструкций //Проблемы исследования древних озер Евразии. - Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1974. - С. 21-37.
- Кянсеп-Ромашкина Н.П. Палеоэкологические особенности меловых и палеогеновых харофитов //Систематика, эволюция, экология водорослей и их значение в практике геологических исследований. - Киев: Наук. думка, 1981. - С. 99-100.
- Лоуэнстам Х. Процессы и продукты биоминерализации и эволюция биоминерализации // 27-й Международный геологический конгресс: Тезисы докладов. - С.: Наука, 1984. - Т. 2. - С. 51-56.
- Лучинина В.А. *Renalcis polymorphus* Masl. из юдомского комплекса р. Сухарихи// Биостратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. - М.: Наука, 1969. - С. 184-185.
- Лучинина В.А. К систематике рода *Proauropora* Vologdin // Водоросли палеозоя и мезозоя Сибири. - М.: Наука, 1971. - С. 5-8.
- Лучинина В.А. Кембрейские известковые водоросли родов *Subtifloria* Maslov и *Vatenevia* Korde// Проблемы биостратиграфии и палеонтологии нижнего кембрия Сибири. - М.: Наука, 1972. - С. 217-221.
- Лучинина В.А. Экология водорослей и микроструктура водорослевых биостромов нижнего кембрая среднего течения р. Лены //Среда и жизнь в геологическом прошлом. Поздний докембрый и палеозой Сибири. - Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. - С. 69-71.
- Лучинина В.А. Палеоальгологическая характеристика раннего кембрия Сибирской платформы. - Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. - 97 с.
- Лучинина В.А. Древнейшие известковые водоросли //Систематика, эволюция, экология водорослей и их значение в практике геологических исследований: Тез. докладов II Все-союзн. палеоальгол. совещ. (Киев, 17-19 нояб. 1981 г.). - Киев: Наук. думка, 1981.- С. 66-67.
- Лучинина В.А. О находке первых известковых водорослей на Анабарском массиве //Стратиграфия позднего докембрая и раннего палеозоя Средней Сибири. - Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1983. - С. 110-115.
- Лучинина В.А. Значение известковых водорослей для органогенных построек раннего палеозоя на примере Евразии //Геология рифов и их нефтегазоносность. - Карши, 1985а. - С. 103-104.
- Лучинина В.А. Водорослевые постройки раннего палеозоя севера Сибирской платформы // Среда и жизнь в геологическом прошлом. - Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985б.- С. 45-50.
- Лучинина В.А. Известковые водоросли в кембрейских органогенных постройках Манского прогиба //Биостратиграфия и палеонтология кембрая Северной Азии. - М.: Наука, 1986а.
- Лучинина В.А. Известковые водоросли в органогенных структурах силура Сибирской платформы // Фауна и флора силура Заполярья Сибирской платформы. - Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986б.
- Лучинина В.А. Кембрейские водорослевые постройки и фосфоритогенез // Ископаемые кораллы и рифы. - М.: Наука, 1986в.
- Лучинина В.А., Кирьянов В.В., Гниловская М.Б. О корреляции пограничных отложений до-кембрая и кембрая Восточно-Европейской и Сибирской платформ //Докл. АН СССР.- 1978. - Т. 240, № 5. - С. 1184-1187.
- Майр Э. Популяция, виды и эволюция. - М.: Мир, 1974. - 460 с.
- Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. - М.: Мир, 1983. - 349 с.
- Маслов В.П. Микроскопические водоросли каменноугольных известняков Донецкого бассейна // Изв. Геолкома. - 1929. - Т. 48, № 10. - С. 115-140.
- Маслов В.П. Ископаемые хары - значение, анатомия и методика их изучения // Бюл. МОИП. Отд. геол. - 1947. - Т. 22, вып. 3. - С. 73-87.
- Маслов В.П. О новых формах третичных водорослей // Докл. АН СССР. - 1955. - Т. 103, № 1. - С. 145-149.
- Маслов В.П. Перерывы в осадконакоплении в кембро-силурских пестроцветных отложениях юга Сибирской платформы // Изв. АН СССР. Сер. геол. - 1956а. - № 6, - С. 31-47.

- Маслов В.П. Ископаемые известковые водоросли СССР. - М.: Изд-во АН СССР, 1956б.-300 с.
- Маслов В.П. Водоросли и карбонатоосаждение // Изв. АН СССР. Сер. геол. - 1961а. - № 12. - С. 81-86.
- Маслов В.П. Не являются ли сидидии и хованнеллы утикулами харофитов? // Докл. АН СССР. - 1961б. - Т. 138, № 3. - С. 677-680.
- Маслов В.П. Ископаемые багряные водоросли СССР и их связь с фауниами - М.: Изд-во АН СССР, 1962. - 222 с.
- Маслов В.П. Тип Charophyta. Лучницы или харовые водоросли // Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членисто-стебельные, папоротники. - М.: Изд-во АН СССР, 1963а. - С. 224-241.
- Маслов В.П. Введение в изучение ископаемых харовых водорослей. - М.: Изд-во АН СССР, 1963б. - 104 с.
- Маслов В.П. Колетдагарии - новая триба мутовчатых сифоней (зеленые водоросли) // Докл. АН СССР. - 1965. - Т. 164. - С. 1154-1157.
- Маслов В.П. Некоторые кайнозойские харофиты юга СССР и методика их изучения // Ископаемые харофиты СССР. - М.: Наука, 1966. - С. 10-92.
- Маслов В.П. Микрокодии // Палеонт. журн. - 1967. - № 1. - С. 100-109.
- Маслов В.П. Атлас породообразующих организмов. - М.: Наука, 1973. - 264 с.
- Маслов В.П., Кордэ К.Б. Красные и багряные водоросли // Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членисто-стебельные, папоротники. - М.: Изд-во АН СССР, 1963. - С. 243-260.
- Маслов В.П., Кулик Е.Л. Новая триба водорослей (Beresellae) из карбоната СССР// Докл. АН СССР. - 1956. - Т. 106, № 1. - С. 126-127.
- Маслов В.П., Ярцева М.В. Мутовчасті сифонеї (Dasycladaceae) з відкладів палеоцену Українського щита // Укр. ботаніч. журн. - 1969. - т. XXVI, № 5. - С. 31-38.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры. Сиэтл, август 1969. - Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1974. - 269 с.
- Миклюх-Маклай А.Д. Некоторые девонские водоросли Средней Азии и других областей СССР и их породообразующее и палеогеографическое значение // Докл. АН СССР. - 1961. - Т. 138, № 3. - С. 655-658.
- Николаева И.В. Фациальная зональность химического состава минералов группы глауконита и определяющие ее факторы // Минералогия и геохимия глауконита. - Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1981. - С. 4-41.
- Никольская В.Д. Харофиты из аральской свиты Восточного Казахстана // Ботан. журн. - 1981. - Т. 66, № 4. - С. 572-577.
- Орлеанский В.К., Ерощев-Шак В.А., Карпов Г.А. и др. Изучение слоистых образований (современных аналогов строматолитов) на термальных полях Камчатки // Систематика, эволюция, экология водорослей и их значение в практике геологических исследований: Тез. докл. II Всесоюз. палеоальгол. совещ. (Киев, 17-19 нояб. 1981 г.). - Киев: Наук. думка, 1981. - С. 155-156.
- Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членисто-стебельные, папоротники. - М.: Изд-во АН СССР, 1963. - 698 с.
- Парченко В.И. Известковые водоросли пограничных слоев девона и карбона западного склона Среднего Урала: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. - Свердловск, 1981. - 23 с.
- Петров Ю.Е. Распределение морских бентосных водорослей как результат влияния системы факторов // Ботан. журн. - 1974. - Вып. 59, № 7. - С. 955-966.
- Платонов В.А. К систематике умбелл (харовые водоросли) // Палеонтол. журн. - 1974. - № 1. - С. 101-111.
- Поярков Б.В. О систематическом положении умбелл // Докл. АН СССР. - 1965. - Т. 163, № 3. - С. 728-730.
- Поярков Б.В. Девонские харофиты Тянь-Шаня // Ископаемые харофиты СССР. - М.: Наука, 1966. - С. 161-200.
- Раузер-Черноусова Д.М., Королюк И.К. К морфологии и систематике позднемосковских сифоновых водорослей Южного Урала и об их роли в породообразовании // Вопр. микропалеонтол. - 1981. - Вып. 24. - С. 157-164.
- Рейтлингер Е.А. Девонские фораминиферы некоторых разрезов восточной части Русской платформы // Палеонтологический сборник ВНИГНИ. - М., 1954. - Вып. 1. - С. 41-51.
- Рейтлингер Е.А. Атлас микроскопических органических остатков и проблематики древних толщ Сибири // М.: Изд-во АН СССР, 1959. - 61 с.

- Рейтлингер Е.А., Ярцева М.В. Новые харофиты верхнефаменских отложений Русской платформы // Докл. АН СССР. - 1958. - Т. 123, № 6. - С. 1113 - 1116.
- Розанов А.Ю. Центры происхождения кембрийских фаун // Палеонтология. Стратиграфия: Докл. сов. геологов, XXVI сессия Междунар. геол. конгр. - М.: Наука, 1980. - С. 30-34.
- Розанов А.Ю. Что произошло 600 млн лет назад. - М.: Наука, 1986. - 87 с.
- Розанов А.Ю., Федонкин М.А., Хоментовский В.В. II Международный симпозиум по кембрийской системе. Голден, 9-13 авг. 1981 г., США // Палеонтол. журн. - 1982. - № 3. - С. 138-139.
- Руттен М.Ж. Происхождение жизни. - М.: Мир, 1973. - 411 с.
- Сайдаковский Л.Я. Биостратиграфия триасовых отложений юга Русской платформы // Ископаемые харофиты СССР. - М.: Наука, 1966. - С. 93-142.
- Сайдаковский Л.Я. Значение ископаемых харовых водорослей в стратификации континентальных отложений Украины // Ископаемые водоросли СССР. - М.: Наука, 1967. - С. 38-43.
- Сайдаковский Л.Я., Шайкин И.М. Стратиграфическое значение ископаемых харофитов Украины // Тектоника и стратиграфия. - Киев: Наук. думка, 1976. - С. 74-86.
- Салтовская В.Д. Палеозойские водоросли Таджикистана // Вопросы геологии Таджикистана. - Душанбе: Ин-т геологии, 1970. - С. 4-6.
- Салтовская В.Д. О водорослях рода *Palaeporella Stolley* // Вопросы палеонтологии Таджикистана. - Душанбе: Дониш, 1975а. - С. 54-69.
- Салтовская В.Д. Род *Eriphyton Bornemann* (его вероятные синонимы и стратиграфические значения) // Вопросы палеонтологии Таджикистана. - Душанбе: Дониш, 1975б. - С. 70-88.
- Салтовская В.Д. О возможной филогенетической связи современного рода *Halimeda Lamoroux* и ордовикского рода *Palaeporella Stolley* (водоросли) // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. - 1978. - № 4(73). - С. 96-100.
- Салтовская В.Д. Новый род известковых водорослей из среднего карбона Таджикистана // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. - 1979. - № 1 (74). - С. 88-93.
- Салтовская В.Д. Некоторые известковые водоросли палеозоя Таджикистана // Новые виды ископаемой флоры и фауны Таджикистана. - Душанбе: Дониш, 1984а. - С. 141-160.
- Сиренко Л.А. Физико-биохимические особенности синезеленых водорослей и задачи их изучения // Цветение воды. - Киев: Наук. думка, 1969.
- Снигирева М.П., Шуйский В.П. Стратиграфическое распространение конодонтов и водорослей в опорном разрезе девона по р. Сев. Тюшемке // Новые материалы по палеонтологии Урала. - Свердловск, 1977. - С. 155-158.
- Соколов Б.С. Вендская система: предкембрийская геобиологическая среда // Палеонтология. Стратиграфия. - М.: Наука, 1980. - С. 9-21.
- Соколов Б.С. Жизнь и геология. - М.: Знание, 1982. - С. 7-47.
- Соколов Б.С. Вендская система, положение в литостратиграфической шкале // 27-й Международный геологический конгресс. Тезисы докладов. - М.: Наука, 1984. - С. 181-182.
- Сонин Г.В. Пермские водоросли и строматолиты Актюбинского Приуралья и их стратиграфическое значение: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. - Казань, 1973. - 29 с.
- Софроницкий П.А., Чувашов Б.И. О фациальной природе тюйских известняков // Ежегодник-1982. - Свердловск: Ин-т геологии и геохимии УНЦ АН СССР, 1983. - С. 30-32.
- Степанова М.В. Среднекембрийские водоросли в органогенных постройках Синско-Ботомской фациальной области Сибирской платформы // Геология рифовых систем кембрия Западной Якутии. - Новосибирск: СНИИГиМС, 1979. - С. 105-109.
- Сычев О.В., Абаймова Г.П., Ядренкина А.Г. Органогенные постройки раннего ордовика юго-запада Сибирской платформы (бассейн р. Подкаменной Тунгуски) // Среда и жизнь в геологическом прошлом. Палеоландшафты и биофации. - Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. - С. 126-138.
- Титоренко Т.Н. Палеоальгологическая характеристика докембрийских, кембрийских и ордовикских отложений юга Сибирской платформы // Ископаемые водоросли СССР. - М.: Наука, 1967. - С. 130-134.
- Титоренко Т.Н. Стратиграфия отложений венда и нижнего кембрия восточной части Иркутского амфитеатра: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. - Иркутск, 1970.-30 с.
- Титоренко Т.Н. К вопросу о систематике водорослей рода *Renalcis Vologdin, 1932* // Актуальные вопросы современной палеоальгологии. - Киев: Наук. думка, 1986.- С. 109-111.

- Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия / Розанов А.Ю., Миссаржевский В.В.,
Волкова Н.А. и др. - М.: Наука, 1969. - 379 с.
- Уилсон Дж. Л. Карбонатные фации в геологической истории. - М.: Недра, 1980. - 462 с.
- Фурсенко А.В. Фораминиферы, принципы систематики // Основы палеонтологии. - М.:
Изд-во АН СССР, 1959. - С. 146, 248.
- Хворова И.В. О новом роде водорослей из среднекаменноугольных отложений Московской
синеклизы // Докл. АН СССР. - 1946. - Т. 53, № 8. - С. 741-744.
- Хеллем Э. Интерпретация фаций и стратиграфическая последовательность. - М.: Мир,
1983. - 326 с.
- Чувашов Б.И. Фораминиферы и водоросли из верхнедевонских отложений западного склона
Среднего и Южного Урала // Фораминиферы девона и перми Урала. - Свердловск,
1965а. - С. 3-153.
- Чувашов Б.И. Katavella - новый род ископаемых багрянок // Палеонтол. журн. -
1965б. - № 2. - С. 144-146.
- Чувашов Б.И. Новый род позднепалеозойских красных водорослей // Палеонтол. журн. -
1971. - № 2. - С. 85-89.
- Чувашов Б.И. Новые девонские водоросли Урала // Материалы по палеонтологии среднего
палеозоя Урало-Тяньшанской области: Свердловск, 1973. - С. 28-47.
- Чувашов Б.И. Пермские известковые водоросли Урала // Водоросли, брахиоподы и мио-
споры из пермских отложений Западного Урала. - Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974.-
С. 3-76.
- Чувашов Б.И. Значение водорослей в формировании прибрежных биогермов палеозоя Урала//
Литология и условия образования палеозойских осадочных толщ Урала. - Свердловск:
изд. Ин-та геологии и геохимии УНЦ АН СССР, 1980. - С. 87-107.
- Чувашов Б.И., Шуйский В.П. Стратиграфическое распространение известковых водорослей
в палеозое Урала // Систематика, эволюция, экология водорослей и их значение в практике
геологических исследований: Тез. докл. II Всесоюз. палеоальгол. совещ. (Киев,
17-19 нояб. 1981 г.). - Киев: Наук. думка, 1981. - С. 79-80.
- Чувашов Б.И., Юферев О.В., Лучинина В.А. Водоросли верхнего и среднего девона Запад-
ной Сибири и Урала // Биостратиграфия палеозоя Западной Сибири. - Новосибирск: Нау-
ка. Сиб. отд-ние, 1985. - С. 72-99.
- Шайкин И.М. Characeae верхнего карбона Донбасса // Ископаемые харофиты СССР. -
М.: Наука, 1966. - С. 154-160.
- Шайкин И.М. Ископаемые харовые водоросли из верхнеюрских отложений Днепровско-До-
нецкой впадины // Ископаемые водоросли СССР. - М.: Наука, 1967. - С. 43-47.
- Шайкин И.М. Новые сведения по биостратиграфии юрских и меловых отложений Преддубруд-
жинского прогиба (по данным изучения харофитов) // Геол. журн. - 1976. - Т. 36,
вып. 2. - С. 77-86.
- Шайкин И.М. Харофіти з продуктивної товщі Болтиської западини // Матеріали до па-
леонтології кайнозою України. - Київ: Наук. думка, 1977. - С. 107-110.
- Шапошникова В.Н., Гусев М.В. Роль кислорода в жизнедеятельности некоторых синезеле-
нных водорослей // Биология синезеленых водорослей. - М.: Изд-во МГУ, 1964. -
С. 119-140.
- Швецов М.С., Бирюна Л.М. К вопросу о петрографии и происхождении окских известняков
района Михайлово - Алексин // Труды Московского геологического треста. - 1935. -
Вып. 10. - С. 1-86.
- Ширшова Д.И. Новые данные о водорослях рода *Paralancicula* // Палеонтология и
биостратиграфия среднего палеозоя Урала. - Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. -
С. 93-97.
- Ширшова Д.И. Водоросли бокситовмещающих толщ восточного склона Северного Урала //
Систематика, эволюция, экология водорослей и их значение в практике геологических
исследований: Тез. докл. II Всесоюз. палеоальгол. совещ. (Киев, 17-19 нояб. 1981 г.).-
Киев: Наук. думка, 1981. - С. 81-82.
- Шопф Т. Палеоокеанология. - М.: Мир, 1982. - 311 с.
- Шопф Дж. В., Дольник Т.А., Крылов И.Н. и др. Микрофоссилии в строматолитовых поро-
дах докембрия СССР // Палеонтология докембрия и раннего кембрия. - Л.: Наука.
Ленингр. отд-ние, 1979. - С. 104-108.
- Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. - М.: Наука, 1976. -142 с.
- Штина Э.А., Панкратова Е.М. Взаимодействия азотфикссирующих синезеленых водорослей с
микроорганизмами-спутниками // Актуальные проблемы биологии синезеленых водорос-
лей. - М.: Наука, 1974. - С. 61 -78.

- Шуйский В.П. Проблематичные рифостроящие организмы из девонских отложений Урала // Материалы по палеонтологии Урала. - Свердловск: Ин-т геологии и геохимии УНЦ АН СССР. - 1970. - С. 176-179.
- Шуйский В.П. Водоросли рода *Lancicula* из нижнего девона Урала // Материалы по палеонтологии среднего палеозоя Урало-Тяньшанской области. - Свердловск, 1973а. - С. 3-17.
- Шуйский В.П. Два новых рода зеленых водорослей из нижнего девона западного склона Урала // Материалы по палеонтологии среднего палеозоя Урало-Тяньшанской области. - Свердловск, 1973б. - С. 18-27.
- Шуйский В.П. Известковые рифообразующие водоросли нижнего девона Урала. - М.: Наука, 1973в. - 155 с.
- Шуйский В.П. Водоросли среднего и нижнего девона Урала // Граница нижнего и среднего девона на Урале и ее палеонтологическое обоснование. - Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978. - Ч. 3. - С. 43-51.
- Шуйский В.П. Фитоценозы среднего палеозоя Урала, факторы их развития и место в структуре рифовых экосистем // Систематика, эволюция, экология водорослей и их значение в практике геологических исследований: Тез. докл. II Всесоюз. палеоальгол. совещ. (Киев, 17-19 нояб. 1981 г.). - Киев: Наук. думка, 1981. - С. 83-85.
- Шуйский В.П. О положении палеоберезеллид и других сегментированных водорослей в системе *Siphonophyseae* // Новые данные по геологии, биостратиграфии и палеонтологии Урала (информационные материалы). - Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. - С. 86-95.
- Шуйский В.П., Ширшова Д.И. К ревизии рода *Lancicula* Maslov (предварительное сообщение) // Новые данные по геологии, стратиграфии и палеонтологии Урала (информационные материалы). - Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. - С. 95-104.
- Шербаков О.А., Пахомов И.В., Шаронов Л.В. и др. Палеотектоника и фации позднего девона и раннего карбона западного склона Среднего и Южного Урала и Приуралья // Литология и полез. ископаемые. - 1966. - № 2. - С. 87-98.
- Ярусное расчленение нижнего кембрия. Стратиграфия. - М.: Наука, 1984. - 183 с.
- Ahr W.M. Paleoenvironment algal structures and fossil algae in the Upper Cambrian of Central Texas // Sediment. Petrol. - 1971. - V. 41, N 1.- P. 205-216.
- Azema G., Gaffrezo M. Description de *Likanella* n. sp., Algue Dasicladae du portlandien ou du berriasiens du Puig Campana (province d'Alicante, Espagne) // Rev. Espan. Micropaleont. - 1972. - Numero Extraordin. - P. 125-129.
- Bassoullet J.-P., Bernier P., Conrad M. et al. Les Algues Dasycladales du Jurassique et du Cretace // Publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique. - Lyon, 1978. - 330 p.
- Bassoullet J.-P., Bernier P., Deloffre R. et al. Essai de classification des Dasycladales en tribus (Attempt to classify Dasycladales in tribes) // Bull. Cent. Rech. Explor. - Prod. Elf. - Aquitaine. - 1979. - V. 3, N 2.- P. 429-442.
- Bassoullet J.-P., Bernier P., Deloffre R. et al. Les Algues Udoteacees du Paleozoïque au Cenozoïque // Bull. Cent. Rech. Explor. - Prod. Elf. Aquitaine. - 1983. - V. 3, N 2. - P. 449-621.
- Bertrand-Sarfati J. An unusual green red or blue-green Alga dolomite formation presumed of Late Precambrian age // Bull. Cent. Rech. Explor. - Prod. Elf. - Aquitaine. - 1979. - V. 3, N 2. - P. 443-452.
- Bornemann J.G. Die Versteinerungen des cambrischen Schichtensystems der Insel Sardinien // Nova Acta Ksl. - Leopold, 1885. - Bd 51. - S. 552-554.
- Bouckaert J., Cohil R., Thorez J. Position stratigraphique du quelques gites famenniens à Foraminifères // Bull. Soc. Belge Géol. Paleontol et Hydrolog. - 1966. - V. 75, N 2. - P. 159-175.
- Bourrelly P. Les Algues d'eau douce. Initiation à la systématique. - Paris, 1966. - V. 1: Les algues vertes. - 511 p.
- Brady H.B. A monograph of Carboniferous and Permian Foraminifera (the genus *Fusulina* excepted) // Paleontol. Soc. Publ. - 1876. - V. 30. - 166 p.
- Brenckle P.L., Marshall F.C., Waller S.F., Wilhelm M.H. Calcareous microfossils from the Mississippian Keokuk Limestone and adjacent Forma-

tions, Upper Mississippi River Valley: their meaning for North American and intercontinental correlation // Geol. and Paleontol. - 1982. - Bd 15.- S. 47-88.

Cao Rui-ji, Zhao Wen-jie. The Algae Flora of the Tongying Formation (Upper Sinian System) in Southwestern China // Memoirs of Nanjing Institute of Geology and Paleontology, Academia Sinica: Scientific Press. - 1978. - N 10. - P. 1-40.

Chapman F. British Antarctic Expedition 1907-1909 // Geology. - 1914.- V. 1. - P. 24-25.

Chapman F. Report on a probably calcareous alga from the Cambrian limestone breccia found in Antarctica at 85°C // Rep. Brit. Antarctic. Exped. 1907-1909. Geology. - 1916. - V. 11. - P. 81-83.

Cherchi A., Schroeder R. Koskinobullina gen. nov., microorganisme en colonie incertae sedis (Algues?) du Jurassique - Géotrace de la région Méditerranéenne // Bull. Cent. Rech. Explor. - Prod. Elf. - Aquitaine, 1979. - V. 3, N 2. - P. 519-523.

Chuvashov B., Riding R. Principal floras of palaeozoic marine calcareous algae // Paleontol. - 1984. - V. 27, pt 3 -P. 487-500.

Conkin J.E., Sawa Takashi, Coy Ralph G., Salman A.M. The charophyta genus Sycidium in the Upper Devonian of Iowa // Micropaleontol. - 1972. - V. 18, N 1. - P. 74-80.

Croft W.N. A new Trochiliscus (Charophyta) from the Downtonian of Podolia // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol. - 1952. - V. 1, N 7. - P. 189-220.

Deloffre R., Genot P. Determination générale des Dasycladales du Cenozoïque à l'Actuel // Bull. Cent. Rech. Explor. - Prod. Elf.-Aquitaine. - 1979. - V. 3, N 2. - P. 545-556.

Deloffre R., Genot P. Les Algues Dasycladales du Cenozoïque // Bull. Cent. Rech. Explor. - Prod. Elf.-Aquitaine. - 1982. - N 4. - 247 p.

Deloffre R., Poignant A.F., Teherani K. Algues calcaires de l'Albo-Aptien au Paleocène de l'Iran central // Bull. Cent. Rech. Explor. - Prod. Elf. - Aquitaine. - 1977. - N 1. - P. 29-57.

Derville H. Les marbles du calcaire carbonifère en Bas-Boulonnais. - Strasbourg, 1931. - 322 p.

Dresnay R. La série cambrienne et infra-cambrienne dans le Haut-Atlas marocain oriental // Soc. Geol. France, Comptes rendus. - 1957. - N 15-16. - P. 364-366.

Elliott G.F. Fossil calcareous from the Middle East // Micropaleontol. - 1955. - V. 1, N 2. - P. 125-131.

Elliott G.F. Algues calcaires fossiles d'Iraq, nouvelles et peu connues // Bull. Soc. Geol. France. - 1956. - N 6. - P. 789-795.

Elliott G.F. New calcareous Algae from the Arabian peninsula // Micropaleontol. - 1957. - V. 3, pt 3. - P. 227-230.

Elliott G.F. New calcareous Algae from the Cretaceous of Iraq // Rev. Micropaleontol. - 1959. - N 4, V. 1. - P. 217-222.

Elliott G.F. Fossil calcareous algae floras of the Middle East with a note on a Cretaceous problematicum Hensonella cylindrica gen. and sp. nov. // Geol. Soc. London, Quart. Journ. - 1960. - V. 115, pt 3, N 459.- P. 217-232.

Elliott G.F. A new British Devonian alga, Palaeoporella lummatonensis and the brachiopod evidence of the age of the Lummaton shell-bed // Proc. Geol. Assoc. - 1961. - V. 72, pt 2. - P. 251-259.

Elliott G.F. The interrelationships of some Cretaceous Codiaceae (Calcareous Algae) // Palaentol. - 1965. - V. 8, pt 2. - P. 199-203.

Elliott G.F. Permian to Palaeocene calcareous algae (Dasycladaceae) of the Middle East // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol. Suppl. - 1968. - N 4.- P. 1-111.

Elliott G.F. New and little-known Permian and Cretaceous Codiaceae (Calcareous Algae) from the Middle East // Paleontol. - 1970. - V. 2, N 13. - P. 327-333.

- Elliott G.F. Lower Palaeozoic green Algae from southern Scotland and their evolutionary significance // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol. suppl. - 1972. - V. 22, N 4. - P. 358-375.
- Elliott G.F. The Tethyan dispersal of some Chlorophyta Algae subsequent to the Palaeozoic // Paleogeogr., Paleoclimatol., Paleoecol. - 1981. - N 32. - P. 341-358.
- Elliott G.F. A new calcareous green Algae from the Middle Jurassic of England: its relationships and evolutionary position // Paleontol. - 1982.- V. 25, N 2. - P. 431-437.
- Emberger J. Les Algues (Chlorophyceae, Prasinophyceae, Rhodophyceae) du Carbonifère et du Permian. Essai d'un inventaire bibliographique // Bull. Inst. Geol. Bassin Aquitaine. - 1976. - N. spec. - 168 p.
- Emberger J. Les Algues (Chlorophyceae, Prasinophyceae, Rhodophyceae) du Devonian. Essai d'un inventaire bibliographique, géographique, stratigraphique // Bull. Inst. Geol. Bassin Aquitaine. - 1978. - N. spec. - 94 p.
- Endo R. Stratigraphical and palaeontological studies of the later Palaeozoic calcareous algae in Japan. XVI. Fossil Algae from the Ominagahama district // Saitama Univ. Sci. Reports. Ser. B. - 1961a. - P. 77-118.
- Endo R. Calcareous Algae from the jurassic Torinosu limestone of Japan// Sci. Rep. Saitama Univ. Ser. B. - 1961b. - Comm. Vol. - P. 53-75.
- Endo R. Fossil Algae from the Khao Phlong Phrab District in Thailand. Contributions to the Geology and Palaeontology of Southeast Asia, 74 // Geol. Paleontol. Southeast Asia. - 1969. - N 7. - P. 35-85.
- Faber P., Riding R. Uraloporella (microproblematicum) from the Middle Devonian of the Eifel (West Germany) // Neues Jb. Miner., Geol. and Paleontol. - 1979. - V. 3. - P. 139-146.
- Feist M., Grambast L., Fessard N. Clé de détermination pour les genres de charophytes // Paleobiologia continentale, Montpellier. - 1982. - V. 13, N 2. - P. 1-28.
- Feist M., Grambast L., Fessard N. New Porochoraceae from the Bathoni and of Europe: phylogeny and palaeoecology // Paleontol. - 1984. - V. 27, N 2. - P. 295-305.
- Feldman J. Sur l'heteroplastie de certaines Siphonales et leur classification // Compt. ren. Acad. Sci. - Paris, 1946. - V. 222, N 13. - P. 752-753.
- Feldmann J. Sur la classification des Chlorophyceas siphonees // VIII Congress Intern. Bot. - Paris, 1954. - Sect. 17. - P. 96-98.
- Flajs G. Die ultrastrukturen des Kalkalgenskeletts (skeletal ultrastrukturen of calcareous algae) // Paläontographica, Stuttgart, 1977. - Bd 160. - S. 9-128.
- Flügel E. Zeapora Penecke, 1894. Eine Dasycladaceen - Gattung aus dem Mittel-Devon, von Gras // N.Jb. Geol. und Paläontol. - Monatsch. - 1959. - N 4-5. - S. 145-152.
- Flügel E. Ein neues Vorkommen von Plassenkalk (Ober-Jura) im Steirischen Salzkammergut, Österreich // N. Jb. Geol., Paläont. - 1964. - Bd 120, N 2. - S. 210-232.
- Flügel E. Fazies Interpretation der Unterpermischen Sedimente in den Karnischen Alpen // Carinthia, 11. - 1975. - V. 164, N 84. - P. 43-62.
- Flügel E. Environmental Models for Upper Paleozoic Benthic Calcareous Algae Communities // Fossil Algae. - Berlin: Springer, 1977. - P. 314-343.
- Flügel E., Kirchmayer M. Zur terminologie der Ovoide, Onkoide und Pseudooide // N. Jb. Geol., Paläontol. - Monatsch. - Stuttgart. - 1962. - Bd 3, N 5. - S. 113-123.
- Flügel E., Wolf K.H. "Sphaerocodien" (algen) aus dem Devon von Deutschland, Marokko und Australien // N.Jb. Geol., Paläontol. - Monatsch. - Stuttgart. - 1969. - N 2. - S. 88-103.
- Fott B. Algenkunde. - Jena, 1971. - 581 S.
- Génot P. Les dasycladacées du Paléocène supérieur et de l'Eocène du Bassin de Paris // Mémoires de la Société géologique de France, 1980. - 35 p.

- Golubic S. The relationship between blue-green algae and carbonate deposits // The Biology of blue-green algae. - 1973. - V. 9. - P. 472.
- Gordon W. Cambrian organic remains from a dredging in the Weddell Sea // Scottish National Antarctic expedition 1902-1904. - Edinburgh. Roy. Soc. - 1921. - V. 52. - P. 681-714.
- Goreau T.F. Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reef-builders // N.Y., Acad. Sci. Ann. - 1963. - V. 109. - P. 127-167.
- Grambast L. Le genre *Gyrogona* Lmk (Characeae) // Soc. Geol. France. - 1956. - N 14. - P. 278-280.
- Grambast L. Classification de l'émbryon de Charophytes // Nat. Monspel. Bot. - 1962. - V. 140. - P. 63-86.
- Grambast L. Structure de lutricule et phylogénie chez les Clavatoracees // C.R. Acad. Sci. - 1966. - V. 262. - P. 2207-2210.
- Grambast L. Phylogeny of Charophytes // Taxon. - 1973. - V. 23, N 4. - P. 463-481.
- Grambast L. Charophytes du Crétacé supérieur de la région de Cuenca // Symposium sobre el Cretáceo de la Cordillera Iberica (Cuenca, 1974). - 1975. - P. 67-83.
- Grotzinger J.P., Hofmann P.F. Aspects of Rocknest formation, Asiak trust-fold. Belt, Wopmay orogen, district of Machensie // Current Research, Geol. Survey of Canada. - 1983. - Pt B. - P. 83-92.
- Guilbault J.P., Mamet B. Codiacees (Algues) ordoviciennes des Basses-Terres du Saint-Laurent // Canadian J. Earth Sci. - 1976. - V. 13, N 5. - P. 636-660.
- Güvenc T. Présence d'Algues calcaires dans le Permien des Taurus occidentaux (Turquie). Description d'un nouveau genre et de quelques espèces // Rev. Micropaleontol. - 1966. - V. 9, N 1. - P. 43-49.
- Güvenc T. Dasycladacees metaspondyles du Paleozoïque supérieur et du Trias // Bull. Contr. Rech. Explor. - Prod. Elf.-Aquitaine, 1979. - V. 3, N 2. - P. 625-637.
- Hacquaert A.L. Notes sur les genres *Sycidium* et *Trochiliscus* // Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. - 1932. - V. 8, N 30. - P. 1-22.
- Harris T.M. British Purbeck Charophyta. - London: Brit. Mus. Nat. Hist. - 1939. - 83 p.
- Héroux Y., Hubert C., Mamet B., Roux A. Algues siluriennes de la Formation de Sayabec (Lac Matapédia, Québec) // Canadian J. of Earth Sci. - 1977. - V. 14, N 12. - P. 2865-2908.
- Hill D. Archaeocyatha from loose material at Phunkett Point at the head of Beardmore Glacier // Univ. Queensland, Reptint Dept., Geology. N.S. - 1964. - P. 609-622.
- Hillis L.W. A revision of the genus *Halimeda* (Order Siphonales) // Inst. Marine Sci. Univ. Texas. - 1959. - N 6. - P. 321-403.
- Hoeg O.A. Dimorphosiphon rectangularis. Preliminary note on a new Codiaceae from the Ordovician of Norway // Norske Vidensk. Akad. - Oslo, Avhandl., Matem. - Naturv., 1927. - N 4. - P. 1-15.
- Hoeg O.A. Ordovician Algae from the Trondheim area // Skr Norske Vidensk. Akad. - 1932. - N 4. - P. 63-96.
- Homann W. Unter und tief-mittelpermische Kalkalgen aus den Rattendorfer Schichten dem Trogkofel-Kalk und Trebdorfer kalk der Karnischen Alpen (Österreich) // Senkenbergiana lethaea. - 1972. - Bd 53, N 3-4. - S. 135-313.
- Horn af Rantzen H. Morphological types and organ-genera of Tertiary Charophyte fructifications // Stockholm Contrib. Geol. - 1959a. - V. 4, N 2. - P. 45-197.
- Horn af Rantzen H. Recent Charophyte fructification and their relations to fossil charophyte gyrogonites // K. Svens. vet. Acad. Archiv Bot. Ser. 2. - 1959b. - V. 4, N 7. - P. 165-332.
- Horn af Rantzen H., Grambast L. Some questions concerning recent and fossil charophyte morphology and nomenclature // Stockholm Contrib. Geol. - 1961. - V. 9, N 3. - P. 135-144.

- Johnson J.H. Lime-secreting algae and algal limestones from the Pennsylvanian // Bull. Geol. Soc. Amer. - 1940. - V. 51. - P. 571-596.
- Johnson J.H. Archaeolithophyllum, a new genus of Paleozoic coralline algae // J. Paleontol. - 1956a. - V. 30, N 1. - P. 53-55.
- Johnson J.H. Ancestry of the coralline algae // J. Paleontol. - 1956b. - V. 30, N 3. - P. 563-567.
- Johnson J.H. Geology of Saipan, Mariana Islands. Calcareous Algae // U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. - 1957. - 280E. - P. 209-246.
- Johnson J.H. Paleozoic Solenoporaceae and related red Algae // Colorado School of Mines Quart. - 1960. - V. 55, N 3. - 77 p.
- Johnson J.H. Limestone-buildung algae and algal limestones. - Denver: Colorado School of Mines. - 1961a. - 297 p.
- Johnson J.H. Fossil algae from Eniwetok, Funafuti and Kita-Daito - Jima Bikini and nearby Atolls. Marshall Islands // U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. - 1961b. - 260Z. - P. 907-950.
- Johnson J.H. Pennsylvanian and Permian calcareous algae // Colorado School Mines Quart. - 1963. - V. 58, N 3. - 211 p.
- Johnson J.H. The Jurassic algae // Colorado School Mines Quart. - 1964a. - V. 59, N 2. - 129 p.
- Johnson J.H. Lower Devonian Algae and encrusting Foraminifera from New South Wales // J. Paleontol. - 1964b. - V. 38, N 1. - P. 98-108.
- Johnson J.H. New Mississippian algae from Alberta // J. Paleontol. - 1966. - V. 40, N 6. - P. 1385-1399.
- Johnson J.H. Lower Cretaceous Algae from Texas // Prof. Contrib. Colorado School Mines. - 1968. - N 4. - 71 p.
- Johnson J.H. A review of the Cretaceous Algae // Prof. Contrib. Colorado School Mines. - 1969. - N 6. - 180 p.
- Johnson J.H., Hoeg O.A. Studies of Ordovician Algae // Colorado School Mines Quart. - 1961. - V. 56, N 2. - P. 1-120.
- Johnson J.H., Konishi K. A review of Devonian algae // Colorado School Mines Quart. - 1958. - V. 53, N 2, pt 1. - P. 1-84.
- Kamptner E. Über das System und die Stammesgeschichte der Dasycladaceen (Siphoneae verticillatae) // Naturh. Mus. Wien. Ann. - Wien, 1958. - Bd 62. - S. 95-122.
- Karczewska J., Ziembinska-Tworzydlo M. Age of the Upper Cretaceous nemegt formation (Mongolia) on charophytan evidence // Acta Paleontol. Polonica. - 1983. - V. XXVIII, N 1-2. - P. 137-146.
- Kauffmann G. Fossil - belegtes Alt-Paläozoikum im Nordostteil der Insel Chios (Algais) // N. Jb. Geol. Paläont.- Monatsch. - 1965. - Bd 11. - S. 647-669.
- Kazmierczak J. Kolonijne volvocales (Chlorophyta) z dewonu górnego Polski i ich znaczenie paleoekologiczne // Acta Palaeontol. Polonica. - 1975. - V. XX, N 1. - P. 73-85.
- Kazmierczak J. Toczkowcowe pochodzenie niektórych paleozoicznych kalcysfer i paraturaminidowych "otwornic" // Acta Palaeontol. Polonica. - 1976. - V. XXI, N 3. - P. 245-258.
- Khan K.R. Ecology of some littoral blue-green algae of Gahn // Rev. Algologique. Nov. Ser. - 1969. - V. IX, N 3.
- Kochansky-Devide V. Velebitella, eine neue jungpaläozoische Diplo porengattung und ihre phylogenetischen Verhältnisse // Geol. Vjesnik Inst. za geoloska ist razivanja u Zagrebu, svezak 17, 1964. - P. 124-135.
- Konishi K. Succodium, a new Codiacean Genus, and its Algae associates in the Late Permian Kuma Formation of southern Kynshu, Japan // Studies on the paleozoic marine Algae of Japan. - Tokyo: J. Fac. Sci. Univ. - 1954. - V. 2, N 9. - P. 225-240.
- Konishi K. Studies of Paleozoic Codiaceae and allied algae. Part 1. Codiaceae (excluding systematic description) // Sci. Rep., Kanazawa Univ. - 1961. - V. 7, N 2. - P. 159-261.
- Kozlowski R., Kazmierczak J. Sur une Algue ordovicienne conservant le thalle organique // C.R. Acad. Sci. - Paris, 1968a. - Ser. D266. - P. 2147-2148.

- Kozlowski R., Kazmierczak J. On two Ordovician calcareous Algae // *Acta Palaeontol. Polonica*. - 1968b. - V. XIII, N 3. - P. 325-346.
- Krumbein W.E. Geomikrobiologische Prozesse bei der Ahreicherung nutzbarer Minerale und Sedimentärer Lagerstätten // *Erdöl und Kohle Erdgas-Petrochem.* - 1978a.-Bd 31, N 3. - S. 147-151.
- Krumbein W.E. Algal mats and their lithification // *Environmental biogeochemistry and geomicrobiology*. - 1978b. - P. 209-225.
- Krumbein W.E., Cohen Y. Primary production, mat formation and lithification: contribution of oxygenic and facultative anoxygenic cyanobacteria// *Fossil Algae Recent Result and Develop.* - Berlin, 1977. - P. 37-56.
- Linan E., Schmitt M. Microfósiles de las calizas precámbricas de Cordera (España) // *Reun. Geol. Ossa-Morena. Belmez, 1979, Temas Geol. Min.* - Madrid, 1981. - V. 4. - P. 171-194.
- Linan E., Perejón A. El Cambriano inferior de la "Unidad de Alconera" Badajoz (ZW de España) // *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Geol.)*.- 1981. - V. 79. - P. 125-148.
- Loeblich A.R., Tappan H. Suprageneric classification of the Rhizopoda // *J. Paleontol.* - 1961. - V. 35. - P. 245-330.
- Loeblich A.R., Tappan H. Treatise of Invertebrate Paleontology // Protista. - 1964. - Pt C, v. 2. - 900 p.
- Lyell C. Principles of Geology. - London, 1832. - 273 p.
- Mädlar K. Charophyten aus dem Nordwest-deutschen Kimmeridge // *Geol. Jb.* - 1952. - Bd 67. - S. 1-46.
- Mädlar K. Ein neues System der Fossilen Charophyten // *Flora.* - 1953.- Bd 140, N 3. - S. 474-484.
- Mädlar K. Zur Taxonomia der tertiären charophyten // *Geol. Jb.* - 1955.- Bd 70. - S. 265-328.
- Mädlar K. Fossil charophytes, their evolution, taxonomy and stratigraphy// *J. Paleontol. Soc. India.* - 1957. - V. 2. - P. 42-47.
- Mamet B. Sur les Umbellaceae // *Canadian J. Earth Sci.* - 1970. - V. 7, N 4. - P. 1164-1171.
- Mamet B. An atlas of microfacies in carboniferous of the Canadian Cordillera // *Bull. Geol. Surv. Canada.* - 1976. - N 255. - 131 p.
- Mamet B., Mortelmans G., Roux A. Algues vissennes du sondage de Turnhot (Campine, Belgique) // *Ann. Soc. Geol. Belg.* - 1979. - N 101.- P. 351-383.
- Mamet B., Roux A. Sur quelques Algues tabulaires Scalariformes de la Tethys Paleozoïque // *Rev. Micropaleontol.* - 1974. - V. 17, N 3. - P.134-156.
- Mamet B., Roux A. *Jansaella ridingi*, nouveau genre d'Algues dans le Dévonien de l'Alberta // *Canadian J. Earth Sci.* - 1975a. - V. 12, N 8. - P. 1480-1484.
- Mamet B., Roux A. Algues devoniennes et carbonifères de la Tethys Occidentale, Troisième partie // *Rev. Micropaleontol.* - 1975b. - V. 18, N 3.- P. 134-187.
- Mamet B., Roux A. Algues rouges devoniennes et carbonifères de la Tethys occidentale (Part 4) // *Rev. Micropaleont.* - 1977. - V. 19, N 4.- P. 215-266.
- Mamet B., Roux A. Sur l'attribution de telles algaires carbonifères et permiens aux sponges hypercalcifiées // *Rev. Micropaleontol.* - 1978a. - V. 21, N 1. - P. 19-27.
- Mamet B., Roux A. Algues viseennes et namuriennes du Tennessee (Etats Unis) // *Rev. Micropaleontol.* - 1978b. - V. 21, N 2.- P. 68-97.
- Mamet B., Roux A. *Cummingsella lyoncrossi* gen. nov., Algue nouvelle du Namurien d'Ecosse // *Geobios.* - 1980. - V. 13, N 5. - P. 787-793.
- Mamet B., Roux A. Sur la présence de *Microodium* (Algue? incertae sedis) dans le Paleozoïque supérieur de l'Arctique Canadien // *Canadian J. Earth. Sci.* - 1982. - V. 19, N 2. - P. 357- 363.
- Mamet B., Roux A. Algues Devono-carboniferous de L'Australie // *Rev. Micropaleontol.* - 1983. - V. 26, N 2. - P. 63-131.

- Mamet B., Rudloff B. Algues carbonifères de la partie septentrionales de l'Amerique du Nord // Rev. Micropaleontol. - 1972. - V. 15, N 2. - P. 75-114.
- Marszalek D.S. Calcisphere ultrastructure and skeletal aragonites from the alga *Acetabularia antillana* // J. Sediment. Petrol. - 1975. - V. 45, N 1. - P. 266-271.
- Mu X., Riding R. Silicified Gymnocodiacean Algae from the Permian of Nanjing, China // Paleontol. - 1983. - V. 26, pt 2. - P. 261-276.
- Munier-Chalmas E. Observations sur les algues calcaires appartenant au groupe des siphonée verticillées (Dasycladées Harv.) et coniondues avec les foraminifères // C.R. Acad. Sci. - Paris, 1877. - V. 85. - P. 814-817.
- Noble J. Biofacies analysis, Cairn formation of Mietle Reef complex (Upper Devonian). Jasper National Park, Alberta // Canadian Petr. Geol. Bull. - 1970. - V. 18, N 4. - P. 493-543.
- Nicholson H.A., Etheridge R. A monograph of the silurian fossils of the Girvan District, Ayrshire // Scotland Geol. Survey. Mem. - 1880. - V.23, pt 1. - 23 p.
- Obrhel J. Maslovina meyenii nov. gen. et nov. sp., neue Codiacea aus dem Silur Böhemens // Vest. ustred. Ustavu Geol. - 1968. - N 43. - P. 367-370.
- Ozonkowa H. Umbellina - przewodni rodzaj otwornic w dewonie Górz Świętokrzyskich // Roczn. Pol. Tow. Geol. - 1962. - N 32, zesz. 1. - S. 107-117.
- Pal A.K. The algae family Dasycladaceae - its taxonomy and evolution // Proc. 6th Indian Coll. Micropaleontol. Strat.- 1976. - P. 164-181.
- Palla P. Prima segnalazione del genere *Lancicula* Maslov (alga calcaree) nell Devonians inferiore delle Carnia (Alpi orientali) // Riv. Italiana Paleontol. - 1965. - V. 71, N 1. - P. 3-10.
- Palla P. *Lancicula gortanii* nuova specie di Alga Codiaceae del devoniano inferiore della Carnia (Alpi orientali) (Chlorophyceae, Codiaceae) // Natura. - 1966. - V. 57, N 2. - P. 89-102.
- Palla P. New Lower Devonian codiaceous Algae from Carnic Alps (Northern Italy) // Natura. - 1967. - V. 58, N 2. - P. 94-112.
- Pantic S. New species of Devonian Algae from Klek, southeastern Bosnia // Ann. Geol. Penins. Balkan. - 1973. - N 38. - P. 259-276.
- Pascher A. Systematische Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhang Stehenden Algenreihen und Versuch einer Einreihung dieser Algensfämme in die Stämme des Pflanzenreiches // Beih. Bot. Centr. - 1931. - Bd 48, N 2. - S. 313-332.
- Papenfuss G.F. Classification of the algae // A centry of progress in the natural sciences 1853-1953. - San Francisco, 1955. - P. 115-224.
- Paul J. Upper Permian algal stromatolites reefs, Harz Mountains (F.R.Germany) // Contrib. Sediment. - Stuttgart, 1980. - N 9. - P. 253-268.
- Peck R.E. The North American Trochiliscides, Paleozoic Charophyta // J. Paleontol. - 1934a. - V. 8, N 2. - P. 83-119.
- Peck R.E. Late Paleozoic and Early Mezozoic Charophyta // Amer. J. Sci. - 1934b. - V. 5, N 27. - P. 49-55.
- Peck R.E. Morrison Charophyta from Wyoming // J. Paleontol.- 1937. - V. 11, N 2. - P. 83-90.
- Peck R.E. A new Family of Charophyta from the Lower Cretaceous of Texas // J. Paleontol. - 1938. - V. 12. - P. 173-176.
- Peck R.E. Fossil Charophyta // Amer. Midl. Natur. - 1946. - V. 36, N 2. - P. 275-278.
- Peck R.E. Fossil Charophyta // Botan. Rev. - 1953. - V. 19, N 4. - P. 209-227.
- Peck R.E. North American Mesozoic Charophyta // U.S. Geol. Survey, Prof. Papers. - 1957. - N 294-A, pt III. - P. 1-44.
- Peck R.E., Ever J.A. Pennsylvanian, Permian and Triassic Charophyta of North America // J. Paleontol. - 1963. - V. 37, N 4. - P. 835-844.
- Peck R.E., Morales G.A. The Devonian and Lower Mississippian Cha-

- rophytes of North America // *Micropaleontol.* - 1966. - V. 12, N 3. - P. 303-324.
- Perret M.F., Vachard D. Algues et pseudo-algues des calcaires serpou-khoviens d'Ardengost (Hantes-Pyrénées) // *Ann. Paleontol.* - 1977. - V. 63, N 2. - P. 85-156.
- Petryk A.A., Mamet B.L. Lower Carboniferous Algae Microflora, south-western Alberta // *Canadian J. Earth Sci.* - 1972. - V. 9, N 7. - P. 767-802.
- Pia J. Neue Studien über die triadischen Siphonea verticillatae // *Beitr. Paläontol. Geol. Quest. Ung.* - 1912. - Bd 25. - S. 25-85.
- Pia J. Die Siphoneae verticillatae von Karbon bis zur Kreide // *Abhandl. Zool. Bot. Ges. Wien.* - 1920. - Bd 11, N 2. - S. 1-263.
- Pia J. Thallophyta // *Hirmer M. Handbuch der Paläobotanik.* - München - Berlin, 1927. - S. 1-136.
- Pia J. Upper Triassic fossil from the Burmo-Siames frontien. A new *Dasyycladaceae*, *Holosporella siamensis* nov. gen.; nov. sp. with a description of the allied genus *Aciculella* Pia // *Res. Geol. Survey India.* - 1930. - V. 63. - 177 p.
- Pia J. Die wichtigsten Kalkalgen des Jungpalaeozoikums und ihre geologische Bedeutung // Deuxieme Congress pour l'avancement des études de Stratigraphie Carbonifere. - 1937. - Bd 11. - S. 765-856.
- Poncet J. Presence du genre *Lancicula* Maslov (Codiacee) dans le Devonian inférieur (Siegenien) du Cotentin // *Bull. Soc. Jnn. Normandie.* - 1967. - V. 8, N 1. - P. 69-71.
- Poncet J. Description de quelques Algues calcaires eodevonniennes du Nord-Est du Massif Armorican // *Bull. Soc. Geol. France.* - 1974. - V. 7, N 2. - P. 225-230.
- Poncet J. *Clibeca devonica* nov. sp., nov. gen., Algue calcaire nouvelle de l'Eodevonien du NF du Massif Armorican (France) // *Geobios.* - 1975. - V. 8, N 2. - P. 119-123.
- Poignant A.F. Mezozoic and Cenozoic corallinaceae: phylogenetic hypotheses // *Bull. Rech. Explor.* - Prod. Elf. - Aquitaine, 1979a. - V. 3, N 2. - P. 753-755.
- Poignant A.F. Generic determination of Mezozoic and Cenozoic Corallinaceans // *Bull. Centr. Rech. Explor.* - Prod. Elf. - Aquitaine, 1979b. - V. 3, N 2. - P. 757-765.
- Pratt B.R. Epiphyton and Renalcis-diagenetic microfossils from calcification of coccoid blue-green algal // *J. Sediment. Petrol.* - 1984. - V. 54, N 3. - P. 948-971.
- Racz L. Carboniferous algae and their associations in the San Emiliano and Lois-Ciguera formations (prov. Leon, N.W. Spain) // *Leiden. Thesis. Univer.* - 1966. - 112 p.
- Rasky K. Fossile Charophyten-Früchte aus Ungarn // *Magyar Nemzeti Museum Naturwiss. Mon.* - 1945. - Bd 2. - S. 1-74.
- Reid C., Groves J. Preliminary report on the Purbeck Characeae // *Proc. Royal Soc. + London*, 1916. - V. 89. - P. 252-256.
- Riding R. Systematics of Wetheredella // *Lethaia.* - 1977a. - V. 10, N 2. - P. 92-94.
- Riding R. Skeletal stromatolites // *Fossil algae.* - Berlin; Springer, 1977b. - P. 57-60.
- Riding R. Devonian Calcareous algae // *Spec. Pap. Paleontol.* - 1980. - N 23. - P. 141-144.
- Riding R. Cyanophyte calcification and changes in ocean chemistry // *Nature.* - 1982. - V. 299, N 5886. - P. 814-815.
- Riding R. Sea-level changes the evolution of benthic marine calcareous algae during the Palaeozoic // *J. Geol. Soc.* - 1984. - V. 141, N 3. - P. 547-553.
- Riding R., Brasier M. Earliest calcareous foraminifera // *Nature.* - 1975. - V. 257, N 5523. - P. 208-210.
- Riding R., Jansa L.F. Uraloporella Korde in the Devonian of Alberta // *Canadian J. Earth Sci.* - 1974. - V. 11, N 10. - P. 1414-1426.

- Riding R., Jansa L.F. Devonian occurrence of Uraloporella (? Foraminifera) in the Canning Basin, Western Australia // J. Paleontol. - 1976. - V. 59, N 6. - P. 805-807.
- Riding R., Voronova L. Affinity of cambrian alga Tubomorphophyton and its significance for the Epiphytaceae // Paleontol. - 1982 ' 25, pt 4.- P. 869-878.
- Riding R., Voronova L. Cyanophyta - evolution and calcification near the Precambrian-Cambrian boundary // 27-й Международный геологический конгресс: Тезисы докладов. - М.: Наука, 1984а. - Т. 1. - 303 с.
- Riding R., Voronova L. Assemblages of calcareous algae near the Precambrian-Cambrian boundary in Siberia and Mongolia // Geol. Mag. - 1984b.- V. 121, N 3. - P. 205-210.
- Rupp A.W. Origin, structure and environmental significance of recent and fossil calcispheres // Geol. Soc. Amer. An. Meet. - 1966.- P. 186-187.
- Schopf J.W. Microflora of Bitter Spring Formation, Late Precambrian. Central Australia // J. Paleontol. - 1968. - V. 42, N 3. - P.651-688.
- Schopf J.W. The development and diversification of precambrian life // Origins of Life. - 1974. - N 5.-P. 119-135.
- Silva P.C. Classification of Algae // Physiology and biochemistry of Algae. N.Y. - L.: Acad. Press, 1964. - P. 827-837.
- Song X. Obruchevella from the Early Cambrian Meischucun Stage of the Meischucun section, Jinning, Yunnann, China // Geological Magazin. - 1984. - V. 121, N 3. - P. 179-183.
- Soulie-Marsche J. Origine et evolution des genres actuels des Characeae // Bull. Centr. Rech. Explor. - Prod. Elf.-Aquitaina. - 1979. - V. 3, N 2. - P. 821-831.
- Steimann G. Über Boueina, eine fossile Alge aus der Familie der Codiaeen // Ber. Natf. Ges. - Freiburg, 1899. - Bd 11. - S. 62-72.
- Stolley E. Über silurische Siphoneen // N. Jb. Mineral. Geol. Paläontol.- 1893. - N 2. - S. 135-146.
- Stolley E. Über die Verbreitung Algen führender Silurgeschiebe // N. Jb. Mineral. Geol. Paläontol. - 1894. - N 1. - S. 109-110.
- Stolley E. Untersuchungen über Coelosphaeridium, Cyclocrinus, Mastopora und Verwandte Genera des Silur // Arch. Anthropol. Geol. Schlesw.-Holst. - 1896. - Bd 1. - S. 177-282.
- Stolley E. Neue Siphoneen aus baltischen Silur // Arch. Anthropol. Geol. Schlesw.-Holst. - 1898a. - Bd 3. - S. 40-65.
- Stolley E. Die silurische Algenfacies und ihre verbreitung im skandinavisch-baltischen Silurgebiet // Schr. natw. Ver. Schlesw.-Holst. -1898b.- Bd 11. - S. 109-131.
- Tappan H. Molecular oxygen and evolution. Molecular oxigen in biology.- North-Holland Publishing Company, 1974. - P. 81-135.
- Termier H., Termier G., Vachard D. Recherches micropaléontologiques dans le Paléozoïque supérieur du Maroc Central // Cah. Micropaléontol.- 1975. - V. 4. - P. 20-26.
- Termier H., Termier G., Vachard D. On Moravamminida and Aoujgaliida (Porifera, Ischyrospongia), upper paleozoic "Pseudo Algae" // Fossil algae. Recent results and development. - 1977. - P. 215-219.
- Toomey D., Nitecky M. Organic buildups in the Lower Ordovician (Canadian) of Texas and Oklahoma // Fieldiana Geology. Nov. Ser. - 1979.- N 2. - 181 p.
- Tsao R., Zhao W. Algal fossils of the Sinian System of southwest China// Handbook of Stratigraphy and Paleontology of southwest China. - Nanjing Inst. Geol. and Paleontol., Acad. Sinica. Scientific Press, Beijing, 1974. - P. 66-77.
- Unger F. Genera et species plantarum fossilium. Vindabonae. - 1850.- P. 31-36.
- Vachard D. Sur les dasycladacees métaspondyles "vestibulaires", a propos d'un de leurs représentants: Eovelebitella occitanica nov. gen., nov. sp. // C.r. Acad. Sci. - 1974. - D 279, N 25. - P. 1855-1858.

- Vachard D. Tethys et Gondwana au Paleozoique supérieur, les données afghanes // Docum. et Trav., IGAL. - 1980.- N 2. - 460 p.
- Vachard D., Montenat C. Biostratigraphic, Micropaleontologie et Paleogeographie du Permian de la région de Tezak (Montagnes Centrales d'Afghanistan) // Paläontographica. - 1981. -Bd 178, N 1-3. - S. 1-88.
- Valet G. Contribution à l'étude des Dasycladales. - Revision systematique// Nova Hedwigia, 1969. - N 17. - P. 574-644.
- Varma C.P. Further observations on Morelletpora nammalensis Varma from the Nammal Gorge, Punjab Salt Range // Paleobotanist. - 1955. - N 4.- P. 101-111.
- Wang Z., Lu H.N. New discovery of Devonian Charophytes from South China with special reference to classification and gyrogonite orientation of Trochiliscales and Sycidiales // Acta Pal. Sinica. - 1980.- V. 19, N 3. - P. 190-200.
- Wang Z., Lu H.N. Classification and evolution of Clavatoraceae, with notes on its distribution in China // Bull. Nanjing Inst. Geol. and Paleont. Sinica. - 1982. - N 4. -P. 77-104.
- Whittaker R.H. New concepts of Kingdoms organisms // Science. -1969.- N 163. - P. 150-159.
- Wood A. Two new calcareous algae of the family Dasycladaceae from the Carboniferous limestone // Geol. Soc. Liverpool Proc. - 1940. - V. 18, pt 1.- P. 14-18.
- Wood A. A new dasycladacean alga, Nanopora, from the Lower Carboniferous of England and Kazakhstan // Paleontol. - 1964. - V. 7, pt 2. - . P. 181-185.
- Wray J.L. Upper Devonian Algae from Western Australia // Symp. Devonian System. - Calgarly, 1967a. - N 2. - P. 849-854.
- Wray J.L. Upper Devonian calcareous Algae from the Canning basin, Western Australia // Prof. Contrib. Colorado School Mines. - 1967b. - N 3.- 76 p.
- Wray J.L. Late Paleozoic calcareous red algae // Fossil Algae. - Berlin: Springer, 1977. - P. 167-176.

ФОТОТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

Таблица I

- Фиг. 1. *Renalcis granosus* Vologd. - радиально-лучистая известковая оболочка вокруг светлой центральной круглой полости, ув. 50, шл. 113/69; Сибирская платформа, р. Оленек; кессюсинская свита, томмотский ярус, нижний кембрий.
- Фиг. 2. *Renalcis pectunculus* Korde - колонии соединены в цепочки, известковая оболочка вокруг центральной части контрастная, ув. 30, шл. 247/67; Восточный Саян, р. Солбия; крольская свита, унгутский горизонт, нижний кембрий.
- Фиг. 3, 4. *Renalcis levis* Vologd. - мелкие круглые колонии образуют замкнутые цепочки: 3 - ув. 60; 4 - ув. 30. Шл. 76а/68; Сибирская платформа, р. Лена; атдабанский ярус, нижний кембрий.
- Фиг. 5. *Renalcis gelatinosus* Korde - известковой оболочкой покрыта значительная часть колонии. Внутренняя полость имеет различные очертания, ув. 60, шл. 850-656/78; Восточный Саян, р. Базаиха; торгашинская свита, жержульский горизонт, нижний кембрий.
- Фиг. 6. *Renalcis devonicus* Masl. - черная контрастная оболочка вокруг неправильной светлой полости, ув. 60, шл. 5189/78, гл. 116,8-116,9; Уральское местонахождение им. XIX партсъезда; живетский ярус, средний девон.

Таблица II

- Фиг. 1, 3, 4. *Gemma inclusa* Luch. - известковая колония, внутри которой видны круглые образования, ее составляющие, ув. 30, 1 - шл. 89-57/74, 3, 4 - шл. 63-15/74; Сибирская платформа, р. Бол. Куонамка; томмотский ярус, нижний кембрий.
- Фиг. 2. *Chabakovia tuberosa* Korde - слаборазветвленные полушаровидные колонии, ув. 30, шл. 2-251/74; Сибирская платформа, р. Лена; атдабанский ярус, нижний кембрий.
- Фиг. 5. *Chabakovia subglobosa* Luch. - общий вид колонии с концентрически расходящимися наростаниями, ув. 30, шл. 111/2-2; Дальний Восток, р. Мелькан; гербиканский горизонт, нижний кембрий.
- Фиг. 6. *Chabakovia nodosa* Korde - нарастание колоний создает иллюзию кустистой формы, ув. 30, шл. 360/67; Восточный Саян, р. Муртук; жержульский горизонт, нижний кембрий.

Таблица III

- Фиг. 1-3. *Korilophyton inopinatum* Voron. - слоевище, состоящее из коротких веточек, ув. 30, 1 - шл. 146/69, р. Оленек; 2 - шл. 53/72, р. Рассоха; 3 - шл. 15/74, р. Бол. Куонамка; Сибирская платформа, томмотский ярус, нижний кембрий.
- Фиг. 4-6. *Epiphyton durum* Korde - светлые чечевицевидные необызвестственные участки на веточках, ув. 30, шл. 159/68; Сибирская платформа; томмотский ярус, нижний кембрий.

Таблица IV

- Фиг. 1, 2, 5, 6. *Epiphyton scapulum* Korde - известковая оболочка сравнительно тонкая, хорошо видна светлая внутренняя полость, в которой помещался трихом, ув. 60. 1, 2 - шл. 19/68; Сибирская платформа, р. Лена; атдабанский ярус, нижний кембрий; 5 - шл. 8366/68; 6 - шл. Я45/68; Восточный Саян, пос. Унгут; унгутский горизонт, нижний кембрий.

Фиг. 3,4. *Epiphyton durum* Körde - веточки с поперечными полосками, расположеными часто и параллельно (1), более редко (2), ув. 60; Восточный Саян, р. Солбия; унгутский горизонт, нижний кембрий.

Таблица V

Фиг. 1. *Epiphyton celsum* Körde - один вид с большим диапазоном изменчивости, главным образом расстояний между точками ветвления, ув. 30, шл. 5-45/68; Восточный Саян, пос. Унгут; унгутский горизонт, нижний кембрий.

Фиг. 2-6. *Epiphyton fruticosum* Vologd. - формы разрастания ветвей; ув. 60, 2, 3, 4, 6 - шл. 246/67; 5 - шл. 8371/68; Восточный Саян, р. Солбия; унгутский горизонт, нижний кембрий.

Таблица VI

Фиг. 1-4. *Proaulopora rarissima* Vologd., ув. 60.

1 - известковая оболочка с "членниками" или "воротничками"; 2,4 - хорошо видны границы воронок, но членники тупые, обломленные; 3 - фрагмент воронкообразной оболочки; 1 - шл. Я-1401/73, бассейн рек Колба и Жержул; 2, 3, 4 - шл. Я-210/69, верховье руч. Щучьего; Восточный Саян; унгутский горизонт, нижний кембрий.

Фиг. 5. *Bafenevia ramosa* Körde - тонкие известковые нити, расположенные почти параллельно, образуют слоевище; ув. 100, шл. 89/68; Сибирская платформа; атдабанский ярус, нижний кембрий.

Фиг. 6, 9. *Rothpletzella gotlandica* (Rothpl.) Wood, х30. 6 - фрагмент слоевища со слабоскрученными нитями, шл. П80114/70; Сибирская платформа, р. Омнатах; венлокский ярус, нижний силур; 9 - продольное сечение, Западная Сибирь, скв. Водораздельная-2, инт. 2796,3-2802,4; девон.

Фиг. 7, 8. *Subtifloria delicata* Masl., ув. 100.

7 - круглые нити, изредка слабо переплетены, шл. 303/67; Восточный Саян, р. Мана; унгутский горизонт, нижний кембрий; 8 - поперечное сечение слоевища, шл. 78/68; Сибирская платформа; атдабанский ярус, нижний кембрий.

Фиг. 10, 12-14. *Obruchevella delicata* Reitl.

10 - шл. 170/68, ув. 100; 12 - поперечное сечение спирали, ув. 100; Западная Сибирь, скв. Северо-Останинская-2, инт. 2754,4-2758,6, ув. 100; нижний девон; 13 - шл. 182/72, ув. 300; Сибирская платформа, р. Рассоха; атдабанский ярус, нижний кембрий; 14 - шл. 153/68, ув. 100; Сибирская платформа, р. Лена; атдабанский ярус, нижний кембрий.

Фиг. 11. *Proaulopora rarissima* Vologd., ув. 60, шл. 45/71; Казахстан; средний карадок, средний ордовик.

Фиг. 15. *Girvanella problematica* Nich. et Ether. - слоевище из нарастающих друг на друга нитей, ув. 60, шл. 356-22/78; Восточный Саян, пос. Верх-Базаиха; унгутский горизонт, нижний кембрий.

Таблица VII

Фиг. 1. *Bija sibirica* Vologd. - продольное сечение колонии, ув. 60, шл. 850-143/78; Восточный Саян, р. Базаиха; жержульский горизонт, нижний кембрий.

Фиг. 2. *Ortonella aequalis* (Hoeg) Guieb. et Mamet - слоевище, состоящее из почти неветвящихся нитей, растущих от общего основания, ув. 30, шл. П80114/72а; Сибирская платформа, р. Омнатах; венлокский ярус, нижний силур.

Фиг. 3, 5, 6. *Hedstroemia halimedoides* Rothpl., ув. 45. 3 - булавовидные нити, образующие два шарообразных кустика, объединены вместе, шл. П80106/22; 5 - круглые изолированные нити из разросшейся колонии, шл. П80114/56; Сибирская платформа, р. Омнатах; лудловский ярус, верхний силур; 6 - шл. П80106/1; Сибирская платформа, р. Подкаменная Тунгуска; лландоверийский ярус, нижний силур.

Фиг. 4. *Botomaella zelenovii* Körde - хорошо выражено зональное строение слоевища, ув. 30, шл. 41/72; Сибирская платформа, р. Рассоха; томмотский ярус, нижний кембрий.

Таблица VIII

- Фиг. 1. *Hasticula hasta Schirschova* -
продольное осевое сечение, ув. 15, голотип, экз. 1976/40-1, шл. 621/930; восточный склон Северного Урала, Новотошемская площадь; нижний девон, ложков.
- Фиг. 2. *Hasticula corniforme Shuysky et Schirschova* -
продольное сечение одного членика, ув. 15, голотип, экз. 1976/42-1, шл. 8020/1660; восточный склон Северного Урала, р. Вагран; нижний девон, петропавловская свита, ложков.
- Фиг. 3-5. *Cauculicula venusta Shuysky et Schirschova*, sp. nov.
3 - продольное осевое сечение таллита, состоящего из двух члеников, видны центральные сифоны и периферически расположенные фертильные камеры, ув. 15, голотип, экз. 1808/53-1, шл. 4275/407; восточный склон Северного Урала, район Черемухово; средний девон, тальтийский горизонт; 4 - скошенное сечение одного членика, видны осевые сифоны и прямые периферические ответвления, ув. 17, экз. 1976/57-1, шл. 706/641,8; восточный склон Северного Урала, Парминский участок; нижний девон, злихов, карпинский горизонт; 5 - продольное сечение одного членика, ув. 27, экз. 1976/57-2, тот же шлиф.
- Фиг. 6, 7. *Lepidolancicula crassa Schirschova*, sp. nov.
6 - продольное близосевое сечение таллита, ув. 16, экз. 1976/36-1, шл. 733/399-1; восточный склон Северного Урала, Парминский участок; нижний девон, злихов, карпинский горизонт; 7 - продольное осевое сечение таллита, видны папиллоидные выступы по краю чашевидного расширения (вверху) и периферически расположенные фертильные камеры, ув. 23, голотип, экз. 1976/38-1, шл. 733/521; то же местонахождение; нижний девон, прагиен, тошемский горизонт.
- Фиг. 8-10. *Voycarella magna Shuysky et Schirschova*, sp. nov.
8 - продольное близосевое сечение таллита, состоящего из четырех члеников, ув. 6, голотип, экз. 11СП/1, шл. 659; восточный склон Приполлярного Урала, бассейн р. Вайкар, западнее оз. Дзоля-Варчаты, руч. Дорожный; нижний девон, злихов, карпинский горизонт; 9 - косое сечение членика, виден плотный пучок осевых сифонов и многочисленные периферические ответвления, ув. 9,3, экз. 11СП/3; то же местонахождение; 10 - два членика в поперечном и продольном сечениях, ув. 7, экз. 11СП/4, экз. 11СП/5; то же местонахождение.

Таблица IX

- Фиг. 1, 2. *Ampullipora subita Shuysky*, sp. nov.
1а - поперечное сечение таллита, ув. 14, голотип, экз. 11СП/12, шл. 791-2а; 1б, в детали, видна грушевидная форма боковых ответвлений, покрытых индивидуальными оболочками, ув. 47; Кузбасс, район г. Гурьевска, нижний девон, ложков, нижнекрековский горизонт (стратотип, верхи); 2 - скошенное сечение таллита, ув. 22, экз. 11СП/13; тот же шлиф (кол. В.М. Задорожного).
- Фиг. 3. *Quasilancicula parvula Shuysky et Schirschova*, sp. nov. -
продольное тангенциальное сечение таллита, видно срастание (анастомоз) соседних члеников, ув. 20, голотип, экз. 1976/160-1, шл. 2009/86; восточный склон Северного Урала, Парминский участок; нижний девон, злихов, карпинский горизонт.
- Фиг. 4. *Litanaia radiosua Shuysky*, sp. nov. -
продольное близосевое сечение таллита, виден фонтанный характер перехода многочисленных осевых сифонов в боковые ответвления, заканчивающиеся булавовидными вздутиями, ув. 15, голотип, экз. 11СП/15, шл. Т472; восточный склон Приполлярного Урала, р. Тыкотлова; средний девон, эйфель, тальтийский горизонт.
- Фиг. 5. *Litanaella constricta Shuysky et Schirschova*, sp. nov.
5а - продольное осевое сечение таллита, центральные сифоны и боковые ответвления замещены светлым кальцитом, ув. 20, голотип, экз. 1976/56-1; 5б - деталь, видна гантелевидная форма боковых ответвлений с резкими раздувами в проксимальной и дистальной частях, ув. 50, шл. 860/385,7; восточный склон Северного Урала, Парминский участок; средний девон, эйфель, тальтийский горизонт.

Таблица X

Фиг. 1. *Botrys compacta Schirschova* -

поперечное сечение таллита, виден пучок центральных сифонов, окруженный корой из булавовидных утрикул, ув. 25, голотип, экз. 1976/140-1, шл. 1054/209; восточный склон Северного Урала, Парминский участок; нижний девон, злихов, карпинский горизонт.

Фиг. 2, 3. *Botryella spinosa Shuysky et Schirschova*, sp. nov.

2а - продольное осевое сечение таллита, видны пережимы на центральных сифонах и коровый слой, образованный утрикулами, ув. 23, голотип, экз. 1976/82-1; 2б - деталь строения корового слоя, видно боковое ответвление, отходящее от утрикула и заканчивающееся на поверхности таллита трубчатым возвышением, ув. 70, шл. 638/566,5; восточный склон Северного Урала, Парминский участок; нижний девон, злихов, карпинский горизонт; 3 - продольное осевое сечение таллита, видны пережимы на центральных сифонах, тесное расположение утрикул, образующих коровый слой, и боковые ответвления, выступающие на поверхности в виде разноориентированных тонкостенных трубочек; ув. 30; Зеравшано-Гиссарская область; нижний девон, злихов (кол. В.Д. Салтовской).

Фиг. 4 - 6. *Praelitanaia anulata Shuysky*, sp. nov.

4 - косое сечение таллита, видны 7 крупных сифонов, расположенных по кругу, ув. 20, голотип, экз. 11СП/17, шл. 463/1; 5 - поперечное сечение, ув. 16,5; экз. 11СП/18, шл. 463/1; 6 - косое сечение, видны 5 крупных центральных сифонов, расположенных по кругу, и простые периферические ответвления (поры), ув. 19, экз. 11СП/19, шл. 463/2; восточный склон Приполярного Урала, р. Тыкотлова; верхи нижнего - низы среднего девона, карпинский - тальтийский горизонты.

Фиг. 7, 8. *Litanaia mira Maslov*.

7 - продольное сечение, дистальные окончания боковых ответвлений слабо обызвествлены и сохранились в виде округлых углублений на поверхности таллита, ув. 30, шл. 1381-Зк/2; о-в Новая Земля, п-ов Подгорного; нижний девон, злихов; 8 - обломок периферической части таллита с полностью обызвествленными шаровидными окончаниями периферических ответвлений, ув. 25, шл. 1401-у/2; местонахождение то же; нижний девон, вальневский горизонт (кол. Д.К. Патрунова).

Фиг. 9, 10. *Funiculus venosus Shuysky et Schirschova*, sp. nov.

9 - продольное осевое сечение таллита, видны очень слабая дифференцированность по диаметру центральных и периферических каналов, а также характер ветвления, ув. 10, голотип, экз. 1976/400, шл. 727/122; восточный склон Северного Урала, Парминский участок; средний девон, эйфель, тальтийский горизонт; 10 - поперечное сечение таллита, ув. 15, экз. 1976/401, шл. 638/278,5; то же местонахождение; нижний девон, злихов, карпинский горизонт.

Таблица XI

Фиг. 1. *Ulocladia pilosa Shuysky et Schirschova*, sp. nov. -

продольное сечение трубчатого таллита, видны изгибающиеся и ветвящиеся периферические каналы двух порядков, ув. 35, голотип, экз. 1976/62-5, шл. 631/966,4; восточный склон Северного Урала; Парминский участок; нижний девон, злихов, карпинский горизонт.

Фиг. 2. *Ulocladia calva Shuysky*, sp. nov. -

косое сечение, близкое к продольному, в стенках таллита видны редкие изгибающиеся и ветвящиеся канальцы, ув. 46, голотип, экз. М-9а/128, шл. 2111-16/1; о-в Новая Земля, п-ов Подгорного, нижний девон, злихов (кол. Д.К. Патрунова).

Фиг. 3, 4. *Coticula binata Shuysky et Schirschova*, sp. nov. -

продольное сечение таллитов. 3 - внизу видны пять крупных ветвей в поперечном сечении, ув. 40, экз. 2036/817-1, шл. 2151/373; восточный склон Северного Урала, участок им. XIX партсъезда; нижний девон, злихов, карпинский горизонт; 4 - видны медуллярная зона и крупные ответвления, собранные в мутовки, ув. 30; голотип, экз. 1976/131-1, шл. 631/544,5; восточный склон Северного Урала, Парминский участок; нижний девон, злихов, карпинский горизонт.

Фиг. 5-8. *Ivdelipora gloriosa Shuysky et Schirschova*, sp. nov.

5 - продольное сечение таллита, видны периферические ответвления 2-го и 3-го порядков, ув. 30, голотип, экз. 1976/550-1, шл. 638/303; 6 - поперечное сечение, ув. 30,

экз. 1976/550-2, тот же шлиф; / - тангенциальное сечение таллита из четырех членников и осевое сечение одного отдельного членника (внизу), ув. 30, шл. 638/305,5; 8 - продольное сечение таллита, ув. 29, экз. 1976/550-7, шл. 638/303-5; восточный склон Северного Урала, Парминский участок; нижний девон, злихов, карпинский горизонт.

Фиг. 9. *Rotella conifera* Shuysky et Schirschova, sp. nov.

Поперечное сечение таллита, видны сложноворонковидные (типа *con in con*) боковые ответвления, сильно возвышающиеся над поверхностью центральной трубки; ув. 24, голотип, экз. 1976/553-8, шл. 638/305A; восточный склон Северного Урала, Парминский участок; нижний девон, злихов, карпинский горизонт.

Таблица XII

Фиг. 1. *Coelosphaeridium cyclocrinophilum* Roemer -

вертикальное сечение, видны боковые ответвления, конусовидно расширяющиеся к периферии, ув. 4; Зеравшано-Гиссарская горная область, бассейн р. Джиндон; верхний ордовик, ашгилл (кол. В.Д. Салтовской).

Фиг. 2. *Epimastopora cekici* Radoicic -

поперечное сечение, ув. 85 / Bassoulet et al., 1978, tab. 10, fig. 6 /.

Фиг. 3. *Salpingoporella adriatica* (Gučić) -

продольное сечение, ув. 14 / Bassoulet et al., 1978, tab. 27, fig. 2 /.

Фиг. 4. *Neomeris occidentalis* (Johnson) -

продольное сечение, ув. 26 / Bassoulet et al., 1978, tab. 39, fig. 6 /.

Фиг. 5, 6. *Cylindroporella sugdeni* Elliott -

сечения: близкое к осевому (5) и поперечное (6), ув. 28 / Bassoulet et al., 1978, tab. 8, fig. 2,3 /.

Фиг. 7. *Cymopolia longistila* Nickler et Sokac -

часть таллита в продольном сечении, ув. 20 / Bassoulet et al., 1978, tab. 8, fig. 9 /.

Фиг. 8. *Triploporella fraasi* Steinmann -

поперечное сечение, ув. 20 / Bassoulet et al., 1978, tab. 35, fig. 9 /.

Фиг. 9. *Macroporella praturloni* Dragastan -

тангенциальное сечение, ув. 30 / Bassoulet et al., 1978, tab. 39, fig. 4 /.

Таблица XIII

Фиг. 1. *Litopora spatiosa* Johnson -

несколько таллитов в продольных и поперечных сечениях, голотип, ув. 40 / Johnson, 1964a, tab. 27, fig. 9 /.

Фиг. 2. *Anthracoporella delicata* Saltovskaja -

косое сечение трубки, ув. 25; Зеравшано-Гиссарская горная область, оз. Искандер-Куль, сай Чильбон; нижний девон, далей /Салтовская, 1984в/.

Фиг. 3. *Anthracoporella atypica* Saltovskaja -

поперечное сечение трубчатого таллита, голотип, ув. 30; те же местонахождение и возраст.

Фиг. 4. *Eovelebitella media* Vachard et Montenat -

продольное сечение, голотип, ув. 40 / Vachard, Montenat, 1981, tab. 5, fig. 2 /.

Фиг. 5. *Kulikia sphaerica* Golubzov -

продольное сечение, ув. 86; Донбасс; нижний карбон, верхний визе (кол. О.И. Берченко).

Фиг. 6. *Salpingoporella annulata* Carozzi -

продольное сечение, близкое к осевому, ув. 45 / Bassoulet et al., 1978, tab. 27, fig. 9 /.

Фиг. 7. *Wetheredella pachytecta* Mamet et Roux, ув. 54 / Héroux et al., 1977, tab. 12, fig. 3 /.

Фиг. 8. *Wetheredella silurica* Wood, ув. 22 / Héroux et al., 1977, tab. 12, fig. 11 /.

Таблица XIV

- Фиг. 1. *Koninckopora inflata* Lu -
поперечное сечение, ув. 30; Зеравшано-Гиссарская горная область; нижний карбон, средний визе (кол. В.Д. Салтовской).
- Фиг. 2, 3. *Palaeoporella opuntiformis* Saltovskaja.
2 - продольное близосевое сечение, ув. 30; Зеравшано-Гиссарская горная область, район перевала Шахриомон; верхний ордовик, ашгилл /Салтовская, 1975а, 1978/; 3 - поперечное сечение через отдельный членник, видны центральная трубка, поперечные сечения ветвей первого порядка и продольные сечения ветвей 3-4 порядков (вверху), ув. 40; то же местонахождение /Салтовская, 1975а/.
- Фиг. 4. *Scasyporella uralica* (Shuysky), nom. nov. -
косое сечение таллита, голотип, ув. 25; западный склон Среднего Урала, р. Ниж. Шемаха; нижний девон, прагиен.
- Фиг. 5. *Parmiella collucata* Schirschova -
продольное сечение таллита, видны пережимы в осевой трубке, ув. 20, голотип, экз. 1976/100, шл. 631/188; восточный склон Северного Урала, Парминский участок; нижний девон, злихов, карпинский горизонт (кол. Д.И. Ширшовой).

Таблица XV

- Фиг. 1. *Coelosporella* sp. -
поперечное сечение стенки, видны эллипсоидальные fertильные полости, ув. 50; Зеравшано-Гиссарская горная область; нижний карбон (кол. В.Д. Салтовской).
- Фиг. 2. *Lepidolancicula distorta* Shuysky et Schirschova, sp. nov. -
продольное сечение таллита, ув. 15, голотип, экз. 1976/31-1, шл. 727/724; восточный склон Северного Урала, Тошемский участок; нижний девон, прагиен, тошемский горизонт.
- Фиг. 3. *Dimorphosiphon liberum* Saltovskaja -
поперечное немного скошенное сечение таллита, ув. 10, голотип, экз. 321/45; Зеравшано-Гиссарская горная область, район перевала Шахриомон; верхний ордовик, ашгилл (кол. В.Д. Салтовской).
- Фиг. 4, 5. *Gissarella elegantula* Saltovskaja.
4 - продольное сечение, ув. 25; 5 - поперечное сечение через мутовчатый поясок, ув. 30; Гиссарский хребет, р. Каракуль, сай Снежный; средний карбон, верхнебашкирский подъярус, бачаульдинская подсвита.
- Фиг. 6, 7. *Lulipora schatrovi* Shuysky.
6 - продольное сечение таллита, видны пережимы на осевой трубке и поясово-мутовчатое распределение боковых ответвлений, ув. 33, голотип, экз. П-216а/102, шл. 1644/273-16; 7 - поперечное сечение в плоскости мутовки, видны индивидуальные оболочки ответвлений, ув. 20, экз. П-216а/125, шл. 1644/273-20; восточный склон Приполярного Урала, междуречье рек Бол. Люльи и Ятрии; нижний девон, лохков (кол. В.П. Шуйского).
- Фиг. 8, 9. *Kamaena Antropov sensu lata* -
кремневые ядра, полученные при растворении известняков в уксусной кислоте. 8 - ув. 100; восточный склон Северного Урала, р. Лопсия; верхний девон, фамен; 9 - ув. 100; восточный склон Северного Урала, р. Вагран; средний девон (кол. В.И. Парченко).

Таблица XVI

- Фиг. 1-4. *Calcicaulis vesiculosum* Shuysky et Schirschova, sp. nov.
1 - поперечное несколько скошенное сечение, видны постепенные камеры различной формы, иногда открывающиеся наружу, ув. 15, экз. 1976/292, шл. 860/437; восточный склон Северного Урала, Парминский участок; средний девон, эйфель, тальтийский горизонт; 2 - косое сечение трубчатого таллита, ув. 11, экз. 1976/236-1; то же местонахождение; нижний девон, злихов, карпинский горизонт; 3 - продольное сечение таллита, видны поперечные перегородки в центральной трубке, ув. 14, экз. 1976/236-2,

шл. 870/1175; те же местонахождение и возраст; 4 - косое сечение трубчатого таллита, ув. 15, голотип, экз. М-9а/15, шл. 2/6; западный склон Среднего Урала, р. Нижняя Шемаха; средний девон, слои с *Gypidula acutolobata*.

Фиг. 5. *Parmacaulis fulgensis* Shuysky et Schirschova, sp. nov. - продольное сечение, ув. 14, голотип, экз. 11СП/45, шл. Т103/3; восточный склон Приполярного Урала, р. Тыкотлова; средний девон, эйфель, тальтийский горизонт.

Фиг. 6. *Catenaella curvata* Shuysky, sp. nov. - продольное сечение сегментированного таллита, ув. 14, голотип, экз. 11СП/42, шл. Т103/2; местонахождение и возраст те же.

Фиг. 7. *Stylaella rhomboidea* Berchenko - продольное сечение, ув. 80; Донбасс, с. Игнатовка; нижний карбон, турне (кол. О.И. Берченко).

Фиг. 8. *Exvotarisella index* (Moeller) - продольное сечение, ув. 80; Донбасс, с. Сев. Леляки; нижний карбон, визе (кол. О.И. Берченко).

Фиг. 9. *Palaeoberesella lahuseni* (Moell.) - продольное сечение, ув. 70; Донбасс, с. Осиповка; нижний карбон, зона C_1 ta (кол. О.И. Берченко).

Фиг. 10. *Einoriella globosa* Saltovskaja - продольное сечение, видны регулярные пережимы слоевища, ув. 35; Зеравшано-Гиссарская горная область, бассейн р. Каракуль; средний карбон, бачаульдинская свита.

Фиг. 11. *Goksuella kuchtikovi* Saltovskaja - продольное сечение разветвленного экземпляра, ув. 45; Средняя Азия, бассейн р. Шинг; средний карбон, верхнебашкирский подъярус.

Фиг. 12. *Anthracoporellopsis machaevi* Maslov - продольное сечение, ув. 70; Донбасс, балка Водяная; нижний карбон, зона C_1 ta.

Фиг. 13. *Beresella* sp. - продольное сечение, хорошо видны многочисленные поперечные перегородки, ув. 30; Гиссарский хребет; средний карбон (кол. В.Д. Салтовской).

Фиг. 14. *Uraloporella rara* Saltovskaja - продольное сечение, видны поперечные перегородки и спорангии сферической формы, ув. 40; южный склон Гиссарского хребта, бассейн р. Любоч; средний карбон, московский ярус (кол. В.И. Лаврусевича).

Таблица XVII

Водоросли рода *Solenopora* - *S. koltubanensis* Tchuv. (семейство Solenoporaceae). Все оригиналы происходят из верхнефранских рифовых известняков колтубанской свиты; восточный склон Южного Урала, оз. Колтубан.

Фиг. 1. Продольное сечение сложного желвачка соленопоры, нарастающего в вертикальном направлении с боковыми ответвлениями. Стрелками показаны участки, где рост водоросли прекращался и после перерыва продолжалось нарастание того же вида; ув. 8.

Фиг. 2. Продольное сечение слоевища: видны плотно сжатые нити высоких узких клеток и расположение поперечных перегородок на разных уровнях; ув. 40.

Фиг. 3. Поперечное сечение сложного желвачка. Видны поперечные полигональные сечения клеток; ув. 40.

Таблица XVIII

Водоросли *Moniliporella tomiensis* Tchuv. (семейство Moniliporellaceae). Все оригиналы происходят из скв. № 1 Елей-Игайской площади, юго-восток Западно-Сибирской равнины, верхний девон; ув. 80.

Фиг. 1. Продольное сечение слоевища; видны нити клеток периталлия и полость на месте необызвестленного срединного гипоталлия.

Фиг. 2. Поперечное сечение слоевища. Видны нити клеток периталлия, перпендикулярные к зоне срединного гипоталлия.

Фиг. 3, 4. Скошенные продольные сечения слоевища с полостью на месте срединного гипоталлия и относительно узкой зоной периталлия.

Фиг. 5. Тангенциальное сечение слоевища в зоне периталлия. Видны разные по размерам и форме (от округлых до полигональных) клетки вблизи поверхности слоевища.

Таблица XIX

Водоросли семейства Demidellaceae.

Фиг. 1-3. *Paralancicula parvum* Schirschova; восточный склон Северного Урала; р. Тосемья; нижний девон, кобленецкий ярус /Ширшова, 1980/: 1 - продольное не- сколько скошенное сечение слоевища в зоне периталлия, ув. 20; 2 - поперечное сече- ние слоевища; виден пучок относительно крупных клеток срединного гипоталлия и тон- кие нити клеток периталлия, ув. 18; 3 - поперечное сечение слоевища в месте его ди- хотомического ветвления; отчетливо видны крупные клетки срединного гипоталлия и уз- кие клетки периталлия, ув. 24.

Фиг. 4. *Paralancicula fibrosa* Shuysky. Скошенное сечение слоевища, отчетливо видны крупные клетки срединного гипоталлия, ув. 17; западный склон Среднего Урала, р. Сухая Шемаха; нижний девон, кобленецкий ярус.

Таблица XX

Водоросли семейства Katavellaceae.

Фиг. 1-4. *Katavella orlovkaensis* Tchuvaschov; западный склон Южного Урала, р. Катав; устьекатавские слои, верхнефранский подъярус, верхний девон, ув. 80: 1 - про- дольное сечение изгибающегося слоевища; в верхней части видна "метелка" из обособ- ленных групп нитей клеток с утолщенными стенками периферийных клеток; видно более слабое обызвествление стенок клеток в центральной части слоевища; 2 - поперечное сечение группы слоевищ, видно сильное обызвествление периферийных нитей клеток; 3 - скошенное сечение апикальной части слоевища - "метелки", видны обособленные сильно обызвествленные нити клеток; 4 - крупные апикальные клетки - гетероциты, которые можно рассматривать или как концептакулы, или как вегетативные клетки в зоне роста.

Фиг. 5. Поперечное сечение *Katavella koltubanensis* Tchuvaschov; восточный склон Южного Урала, оз. Колтубан; верхнефранский подъярус, колтубанская свита, ув. 80. Видна разница в степени обызвествления клеток в центральной (слабая) и периферийной частях слоевища.

Таблица XXI

Водоросли семейства Ungdarellaceae и Stacheinaceae.

Фиг. 1. Продольное сечение слоевища *Ungdarella uralica* Maslov; восточный склон Южного Урала, р. Урал ниже пос. Уртазым; московский ярус среднего карбона, ув. 40.

Фиг. 2, 3. *Petschoria* sp.; местонахождение то же:

2 - скошенное продольное сечение слоевища, ув. 40; 3 - поперечное сечение слоеви- ща, ув. 40.

Фиг. 4. Поперечное сечение водоросли рода *Komia*; восточный склон Среднего Урала, р. Багаряк у дер. Жуково; верхнебашкирский подъярус, ув. 70.

Фиг. 5. *Eflugelia johnsoni* (Flügel); восточный склон Южного Урала, р. Урал ниже пос. Уртазым; московский ярус среднего карбона, ув. 40.

Таблица XXII

Водоросли семейства Lysvaellaceae. *Lysvaella partita* Tchuvaschov; нижний горизонт кунгурского яруса.

Фиг. 1. Продольное сечение участка слоевища. Отчетливо выделяются срединный гипотал- лий, сложенный высокими узкими клетками (СГ), и периталлий, образованный крупными полигональными клетками (Р); западный склон Среднего Урала; нижний горизонт кунгур- ского яруса, ув. 85.

Фиг. 2. Поперечное сечение слоевища. Видны плохо обозвествленный срединный гипоталий и крупные клетки периталлия; западный склон Северного Урала, р. Язва; нижний горизонт кунгурского яруса, ув. 80.

Фиг. 3. Поперечное сечение небольшого слоевища. Видны полигональные клетки периталлия, ув. 60; западный склон Среднего Урала, р. Татарка.

Фиг. 4. Продольное сечение периферийной части фертильного слоевища, ув. 30.

Таблица XXIII

Фиг. 1. *Primochara ellipsoidea* A. Istchenko, sp. nov. - голотип, экз. № 120-846 ИГН АН УССР: а - продольное сечение гирогонита, ув. 45; б - поперечное сечение партекальцин в верхней части гирогонита, ув. 300; левый берег р. Баговица у ее устья; лудловский ярус, баговицкая свита, мукшинская подсвита.

Фиг. 2, 3. *Primochara smotrichi* A. Istchenko, sp. nov. 2 - голотип, экз. 121/120, продольное сечение гирогонита, ув. 60; левый берег р. Смотрича у с. Заводянка, лудловский ярус, коновская свита, голосковская подсвита; 3 - экз. 3664-244, Хмельницкая обл., скв. 3664, гл. 244 м, возраст тот же: а - продольный срез гирогонита, ув. 70; б - поперечное сечение партекальцин, ув. 400.

Фиг. 4. *Primochara calvata* T. Istchenko et Saidakovsky - экз. 11, изолированный гирогонит, ув. 25; левый берег р. Днестр у с. Трубчин; пржидольский ярус, варницкая свита.

Фиг. 5. *Praesicidium siluricum* T. Istchenko et A. Istchenko - экз. 11а, фрагмент стебля с известковой оболочкой, ув. 6; местонахождение и возраст те же.

Фиг. 6. *Trochiliscus ingricus* Karpinsky /Карпинский, 1945, табл. В, фиг. 24/; Павловск, Воронежской обл.; девон, ув. 40.

Фиг. 7. *Sycidium melo* Sandberger /Основы палеонтологии, 1963, с. 241, см. рисунок (вид сбоку)/; Павловск, Воронежской обл.; девон, ув. 30.

Фиг. 8. *Sycidium* sp. - продольное сечение известковой оболочки-гирогонита, ув. 100; с. Дарахов, Тернопольской обл., скв. 1, гл. 558 м; пржидольский ярус, звенигородская свита.

Фиг. 9. *Umbella bella* Maslov - утрикул, продольное сечение; Днепровско-Донецкая впадина; D₃^{fr}, ув. 80.

Фиг. 10. *Eoumbella striatella* (Berchenko) Platonov - утрикул, продольное сечение; Донбасс, зона C₁^t a, ув. 80.

Фиг. 11. *Quasiumbelloides laevis* Berchenko - утрикул, продольное сечение; Донбасс; зона C₁^t a, ув. 90.

Фиг. 12. *Biumbella brazhnikovae* Mamet - утрикул, продольное сечение; Донбасс; зона C₁^t a, ув. 70.

Фиг. 13. *Spinumbella spinosa* (Conil et Lys.) Platonov - утрикул, продольное сечение; Донбасс; зона C₁^t a, ув. 80.

Фиг. 14. *Planumbella costata* Platonov - утрикул, продольное сечение, главное девонское поле, D₃^{fr}, ув. 70.

Фиг. 15. *Quasiumbellla pseudorotunda* Brazhnikova et Berchenko - утрикул, продольное сечение; Донбасс; зона C₁^t a, ув. 70.

Фиг. 16. *Elenia formosa* Berchenko - утрикул, продольное сечение; Донбасс; зона C₁^t a, ув. 80.

Таблица XXIV

Фиг. 1-3. *Stomochara volvenkovensis* Schaikin.

1 - поперечное сечение партекальцин, экз. 93, кол. КОМЭ; Харьковская обл., Петровский р-н, с. Волвенково, скв. 13, гл. 128,35 м, северо-западная окраина Донбасса;

C_3^3 , ув. 400; 2 - гирогонит, вид сбоку, экз. 86 кол. КОМЭ; Донецкая обл., Краснолиманский р-н, с. Терны, скв. 40, гл. 384 м, северная окраина Донбасса, C_3^3 , ув. 70; 3 - оосфера ("орешек") с ребрами – отпечатками наружных оболочечных клеток – стыков партекальцин; экз. 88 кол. КОМЭ; Харьковская обл., Петровский р-н, с. Лозовенька, скв. 7-к, гл. 329 м; C_3^3 , ув. 70.

Фиг. 4. *Porochara sphaerica* Kiselevsky –

гирогонит сверху, апикальная пора, экз. 74 кол. КОМЭ; Черниговская обл., Ичнянский р-н, скв. 14, гл. 315,75 м; северо-западная часть Днепровско-Донецкой впадины, ув. 80.

Фиг. 5, 6. *Jarzevaella boltiskaensis* Schaikin.

5 - гирогонит сверху и сбоку, экз. 1920 Палеонтологического музея Киевского гос. ун-та; 6 - гирогонит изнутри, видна пятиугольная базальная пластинка; Кировоградская обл., с. Болтышка, скв. 10401, гл. 287 м; Украинский щит, F_2 (эоцен), ув. 70.

Фиг. 7-9. *Saidakovskya corpulenta* Schaikin.

7 - гирогонит сверху и сбоку, экз. 101 кол. КОМЭ, ув. 80; 8 - гирогонит изнутри, смыкание партекальцин с внутренней стороны на вершине, экз. 102 кол. КОМЭ, ув. 100 9 - гирогонит изнутри, видна сегментированная двуяченная базальная пластинка, экз. 103 кол. КОМЭ, ув. 150; Одесская обл., с. Дмитриевка, скв. 384, гл. 573 м; Предднепроднестровский прогиб, K_1^{br} (баррем).

Фиг. 10, 11. *Nodosoclavator sphaericus* Schaikin –

шлиф, поперечное сечение трубчатых партекальцин, экз. 1490 Палеонтологического музея Киевского гос. ун-та; Черниговская обл., с. Гнединцы, скв. 163, гл. 653,9 м; северо-западная часть Днепровско-Донецкой впадины, J_3^V ; 10 - ув. 170; 11 - ув. 500.

Фиг. 12. *Stenochara* sp. –

гирогонит веретеновидный сбоку, экз. 1655 Палеонтологического музея Киевского гос. ун-та; Черниговская обл., Ичнянский р-н, скв. 31, гл. 412,7 м; северо-западная часть Днепровско-Донецкой впадины, T_1 , Оленекский ярус, ув. 70.

Фиг. 13. *Maslovichara incerta* Saidakovskiy –

гирогонит сбоку, экз. 45 кол. КОМЭ; Черниговская обл., Ичнянский р-н, скв. 14, гл. 516 м; северо-западная часть Днепровско-Донецкой впадины, T_1 , Оленекский ярус, ув. 40.

Фиг. 14. *Maslovichara gracilis* Saidakovskiy –

шлиф, аксиальное сечение гирогонита, экз. 39 кол. КОМЭ; Черниговская обл., с. Журавка, скв. 562, гл. 721,75 м; северо-западная часть Днепровско-Донецкой впадины, T_1 , Анизоритовый ярус, ув. 70.

Фиг. 15. *Embergerella dulubae* Schaikin –

утрикул сверху, экз. 1931 Палеонтологического музея Киевского гос. ун-та; Львовская обл., г. Несторов, скв. 2, гл. 858 м; Волыньско-Подольская плита, верхи отложений киммеридж-портланда ($J_3^{km-portl}$), ув. 50.

Таблица

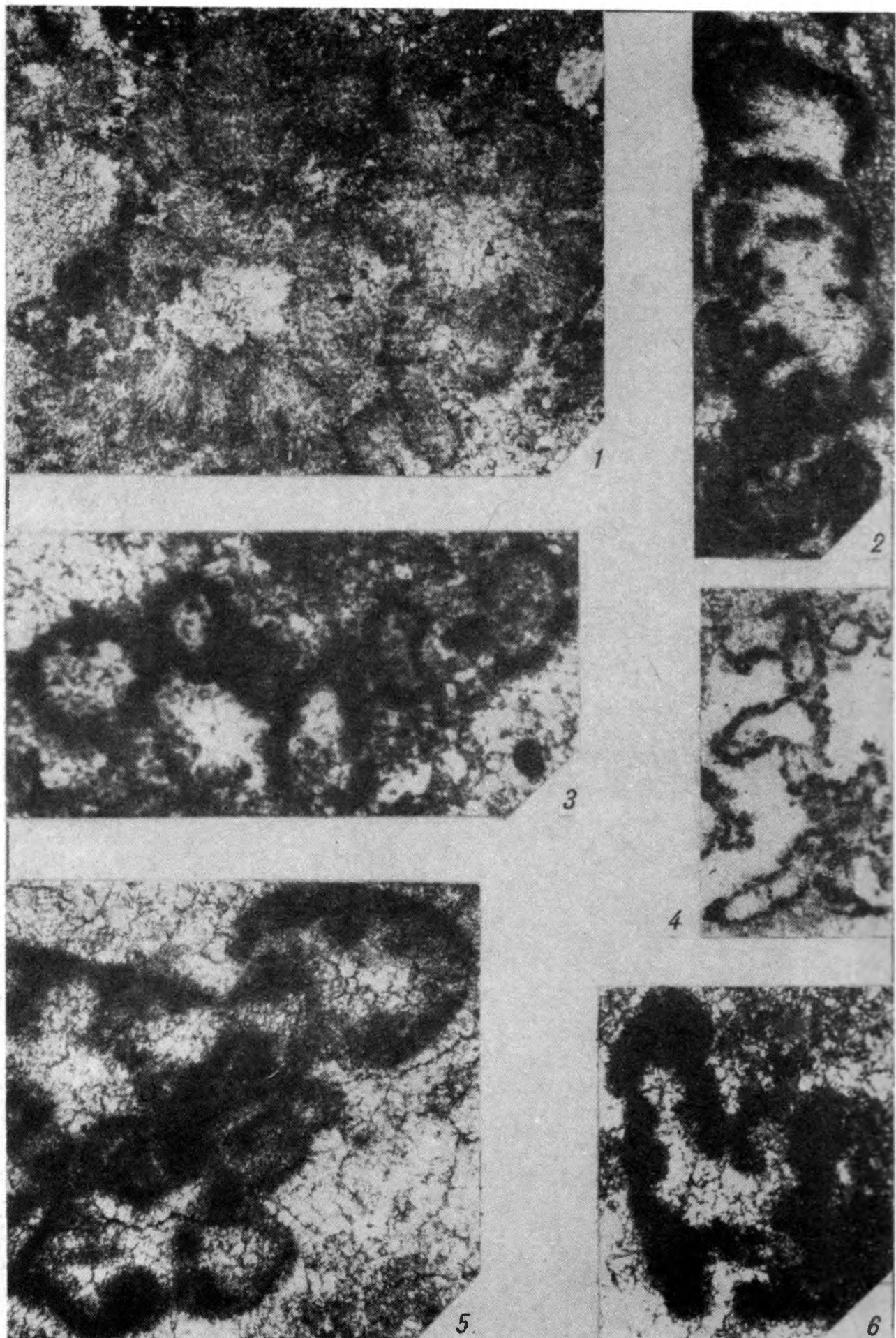


Таблица II

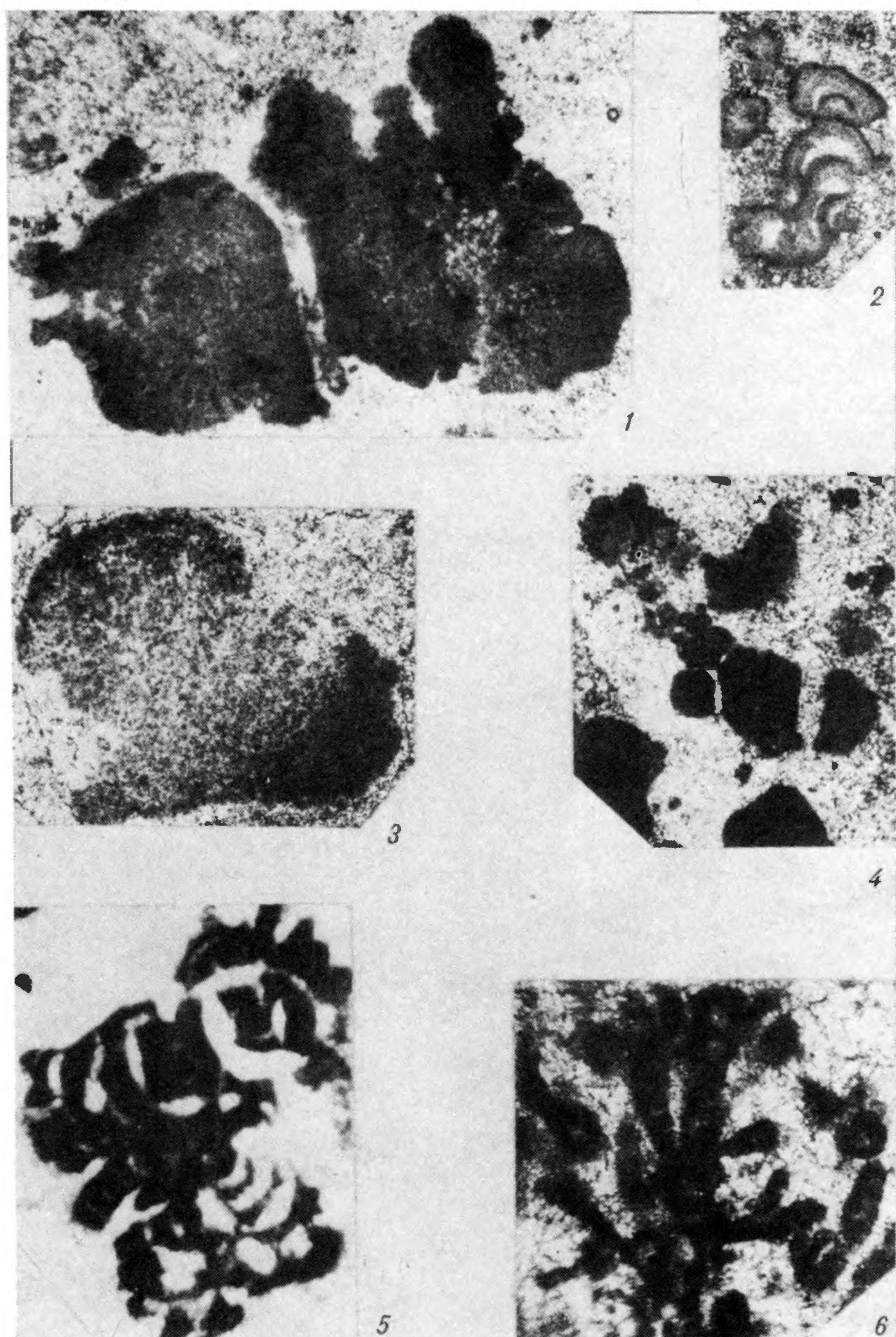


Таблица III

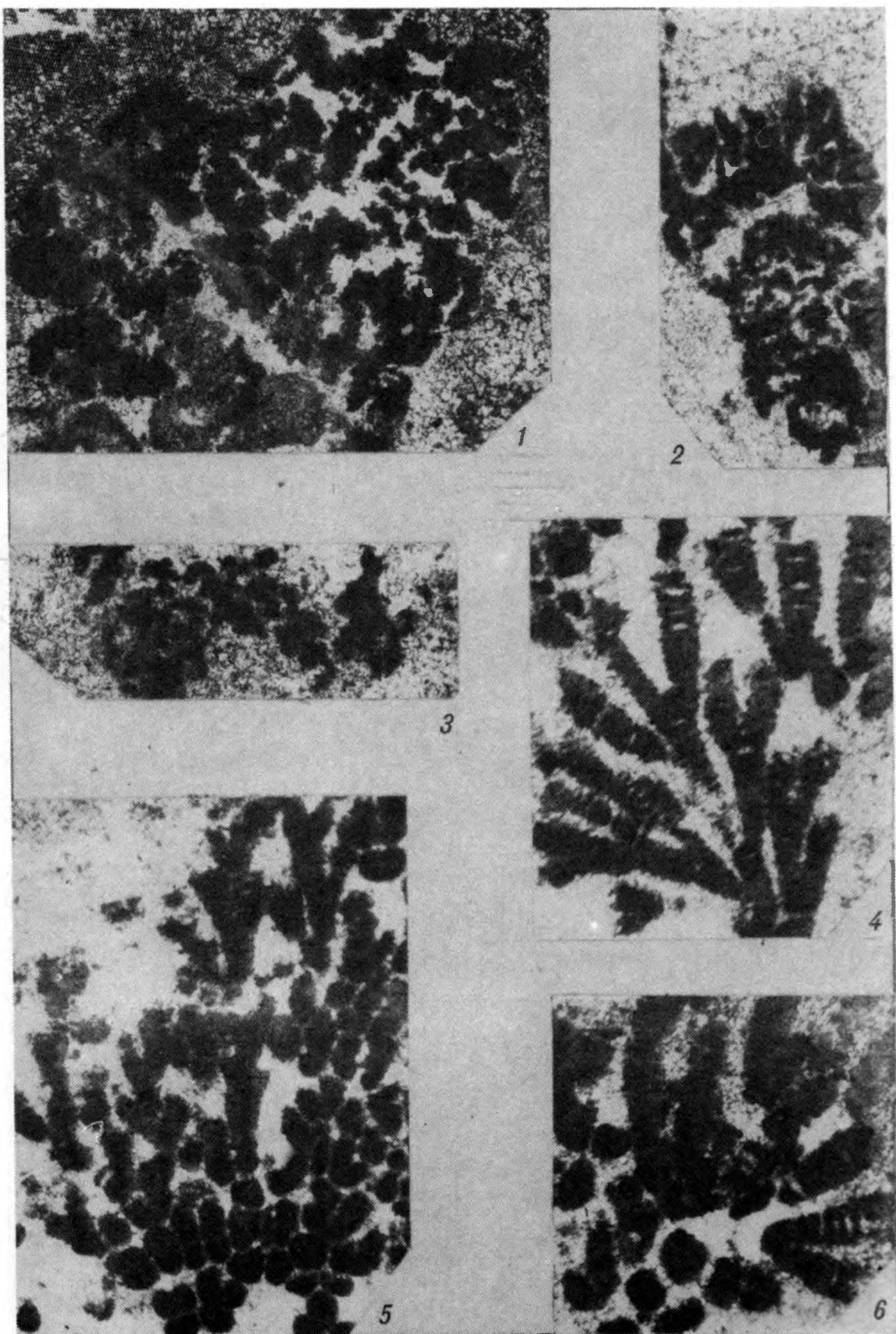


Таблица IV

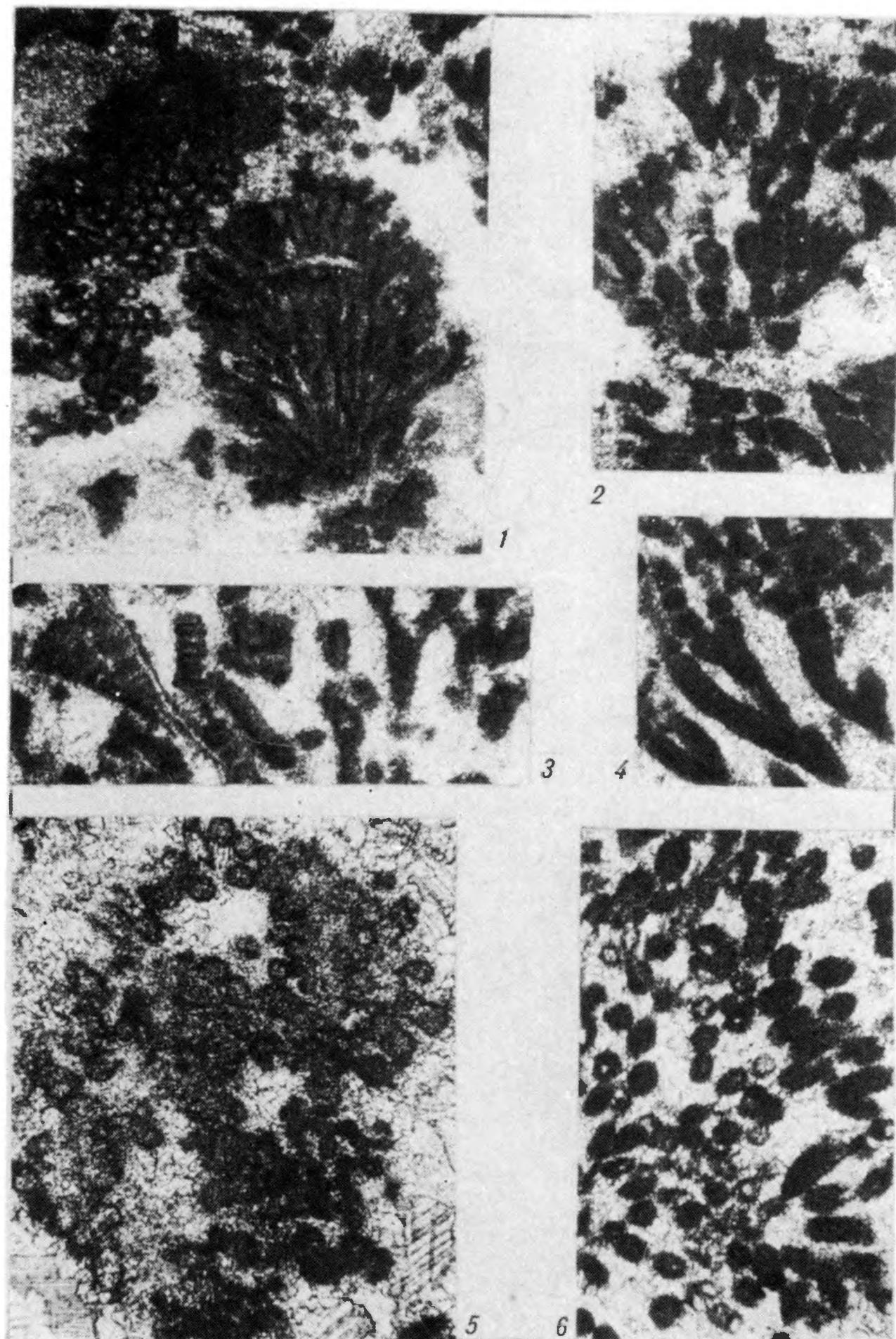


Таблица V

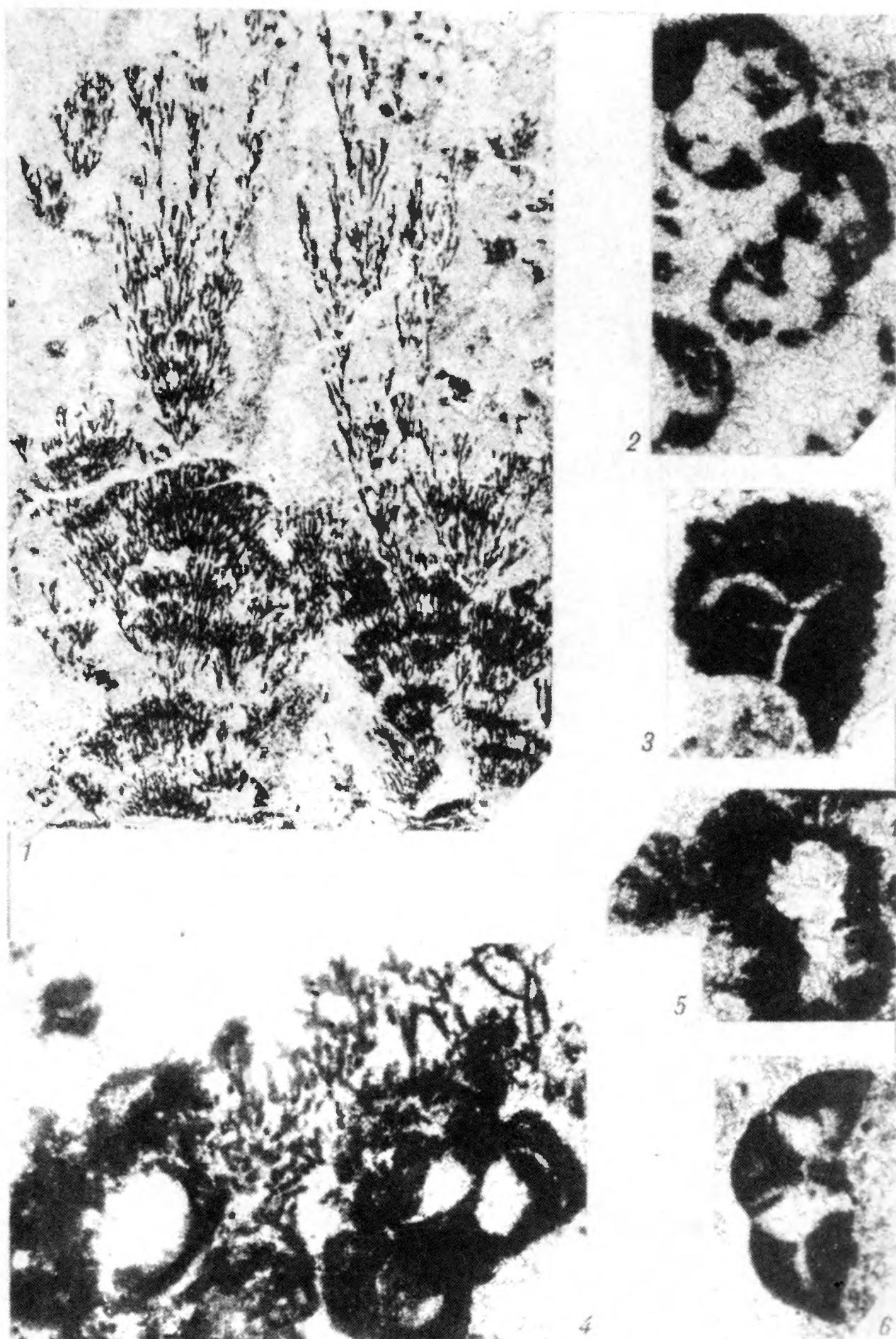
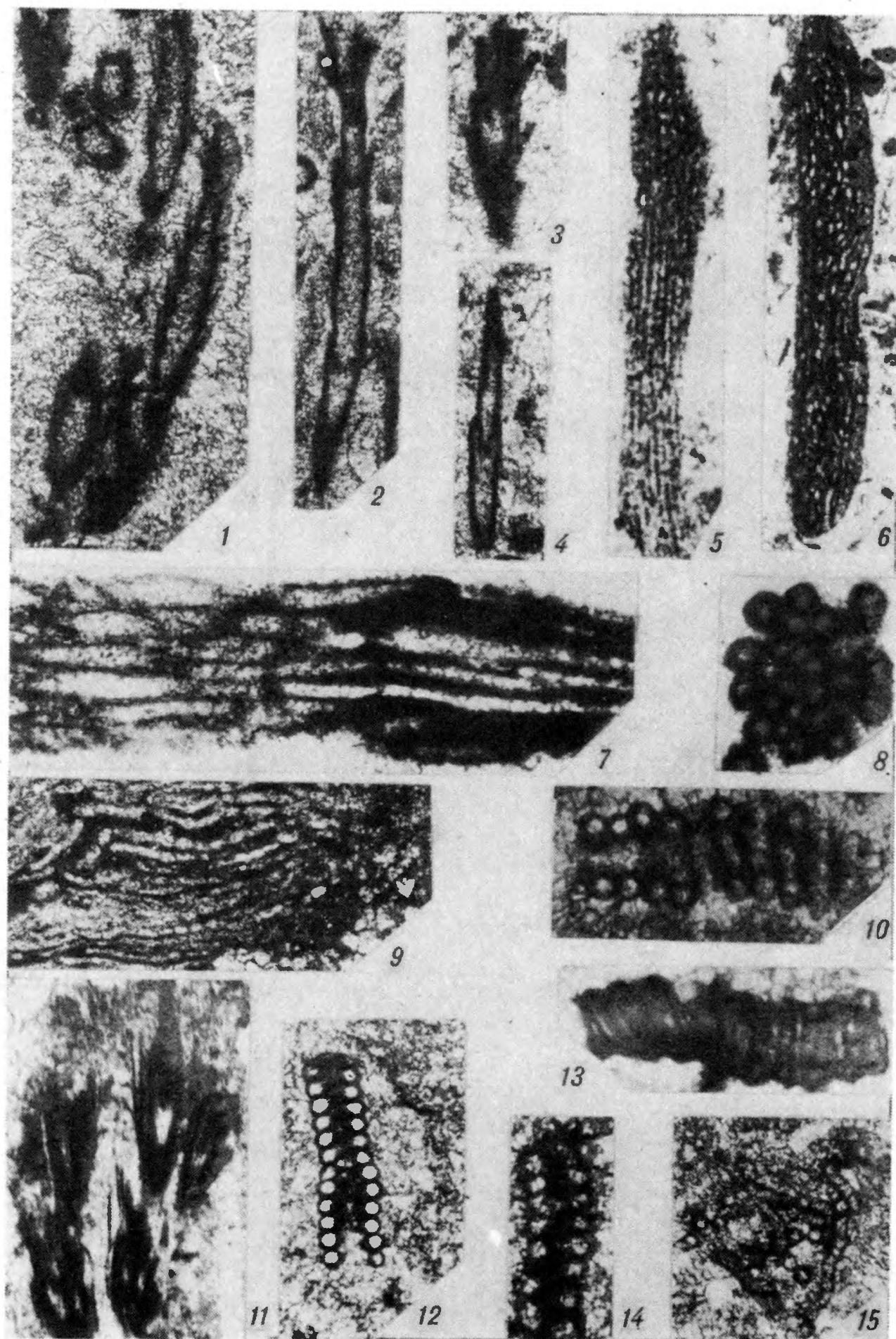
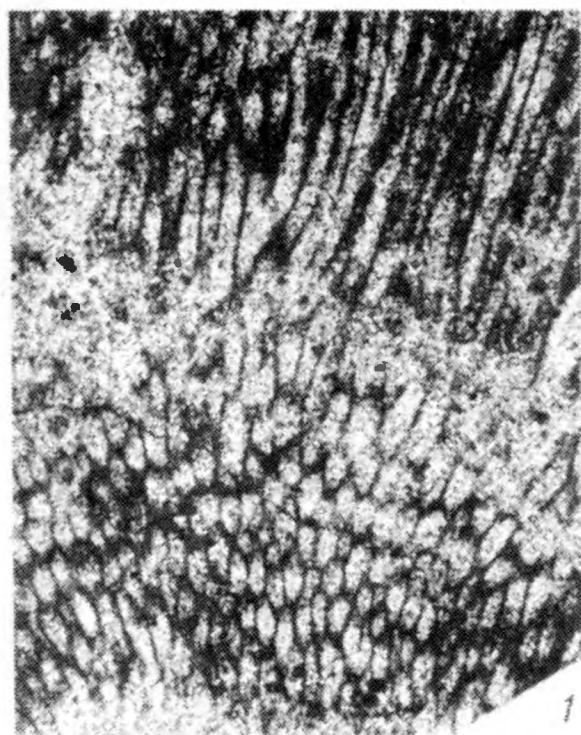


Таблица VI

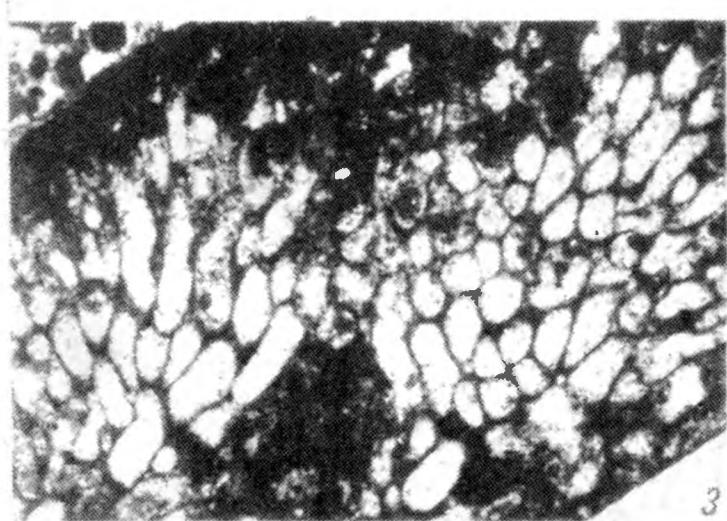




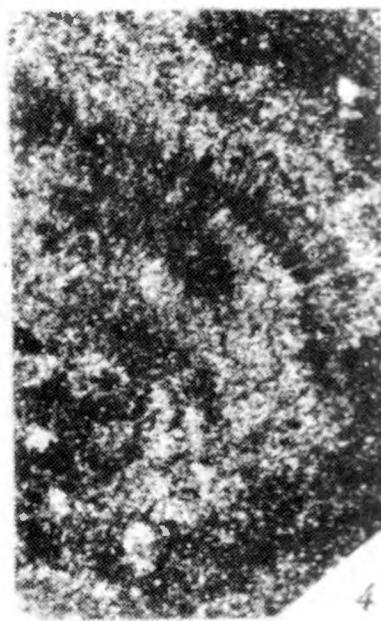
1



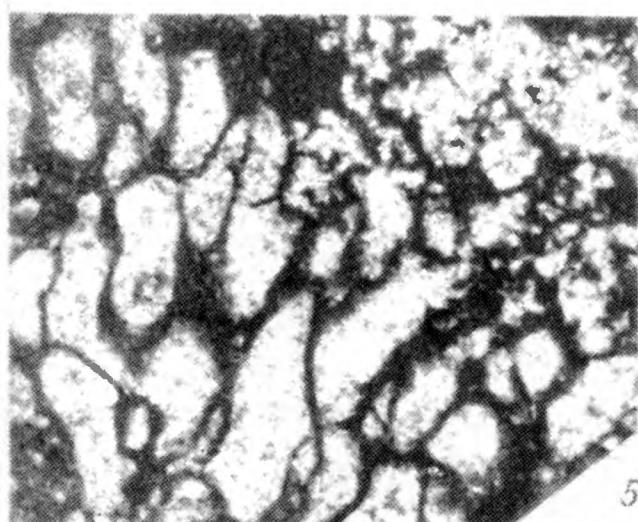
2



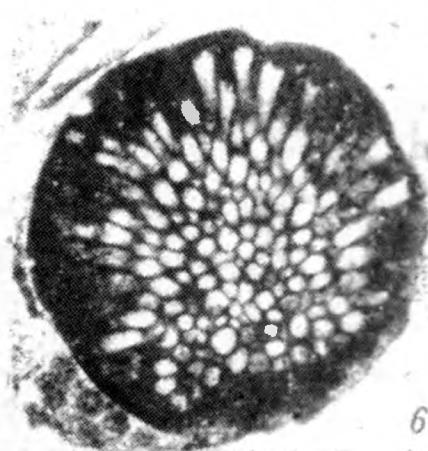
3



4



5



6

Таблица VIII

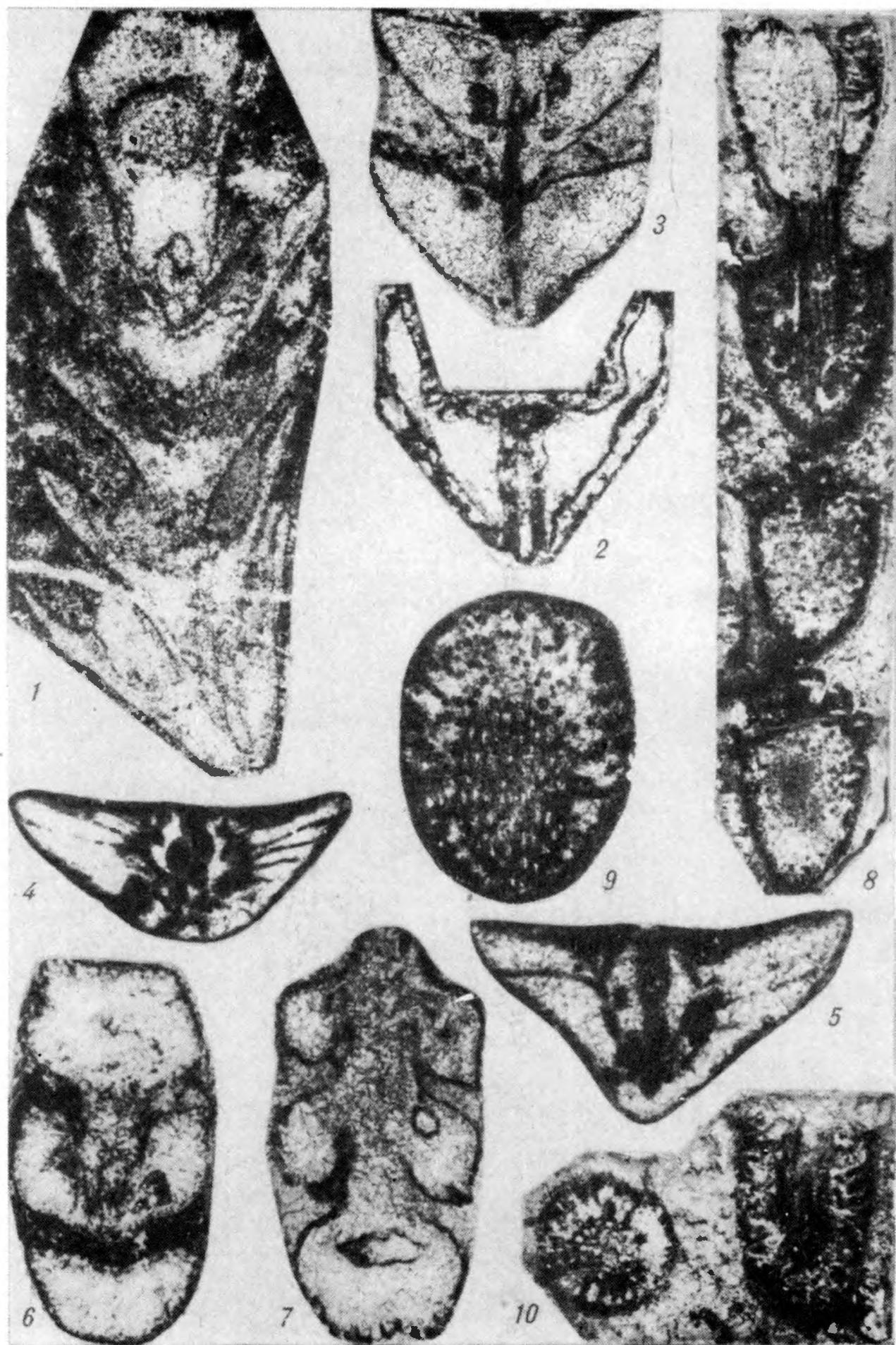


Таблица IX

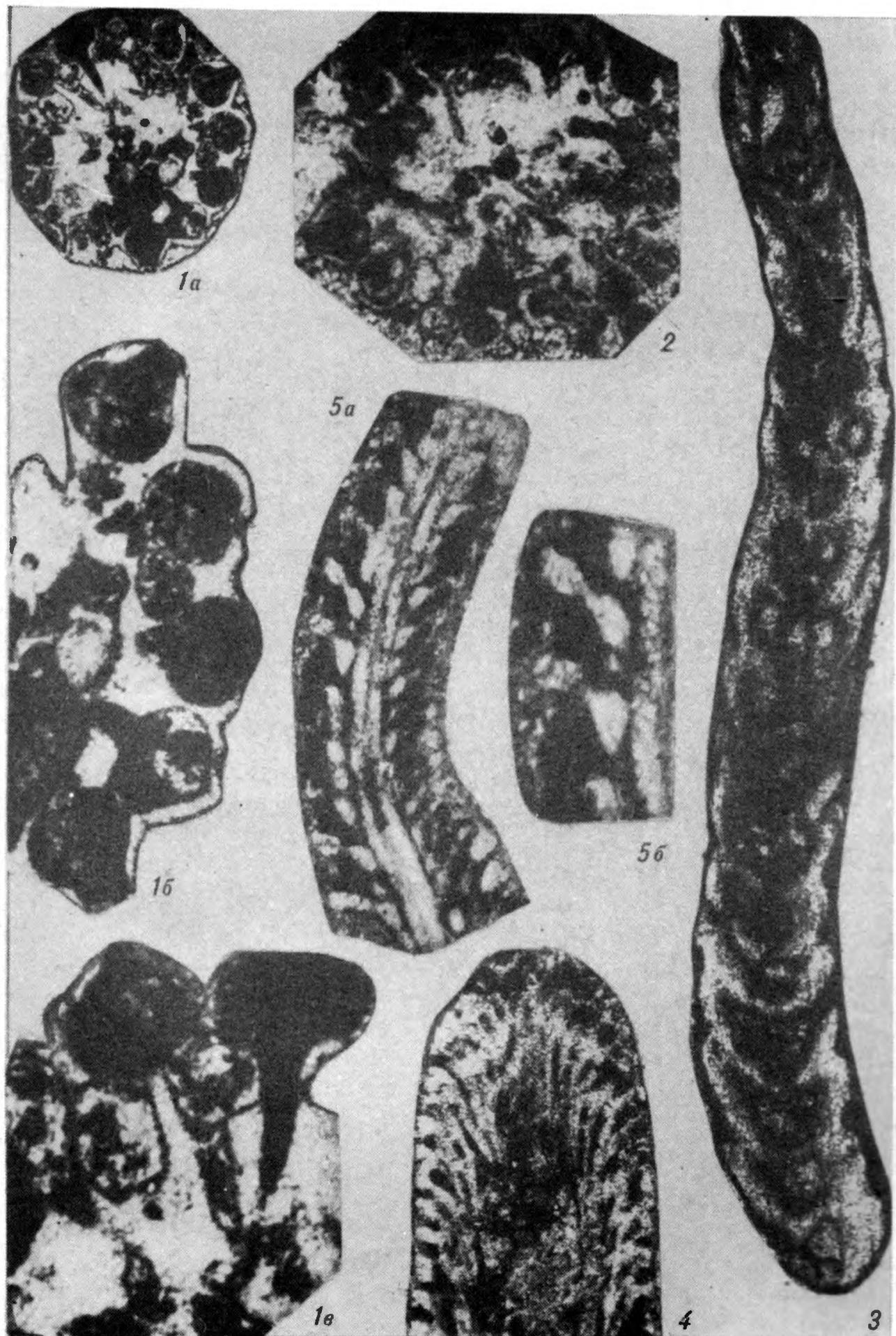


Таблица X

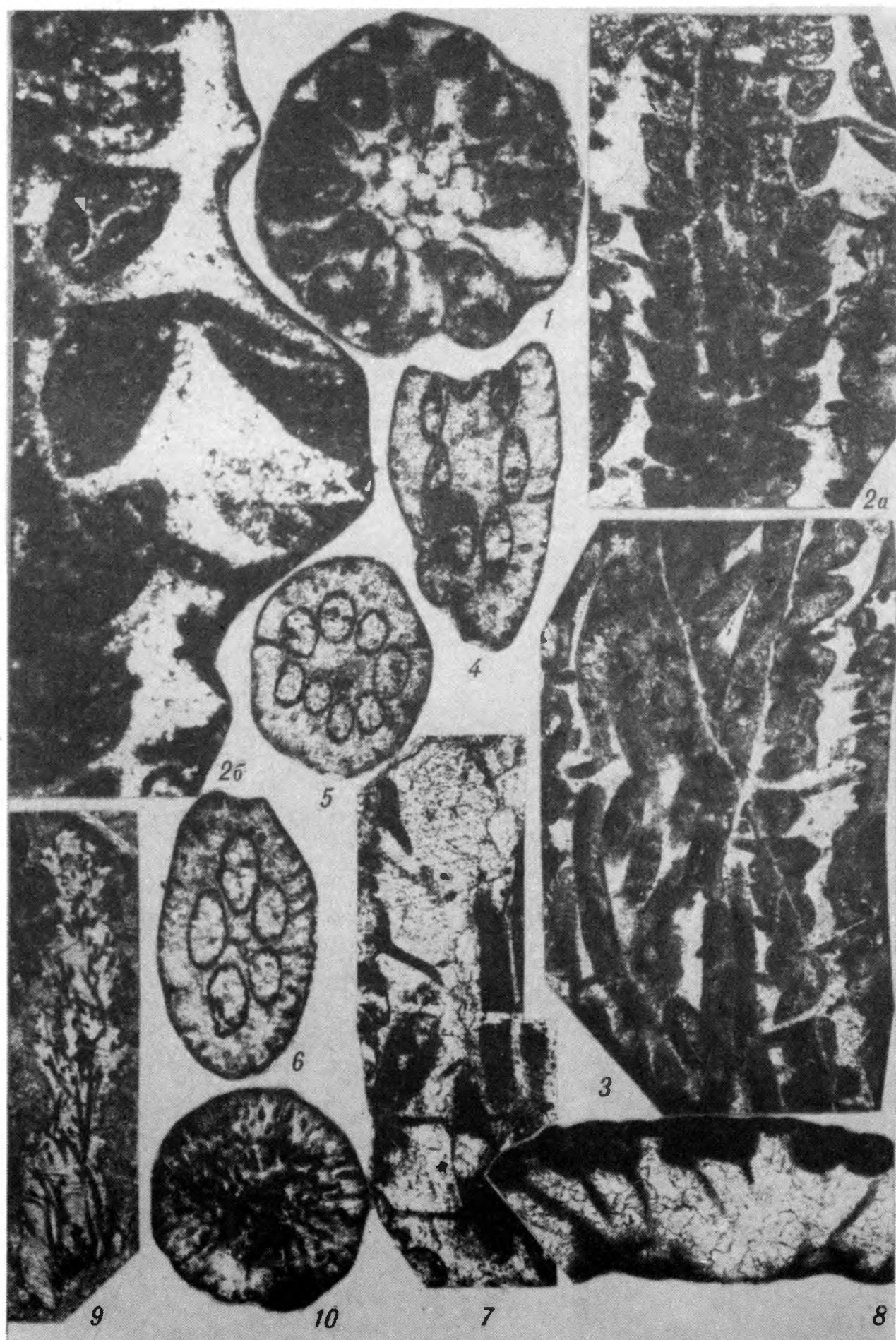


Таблица XI

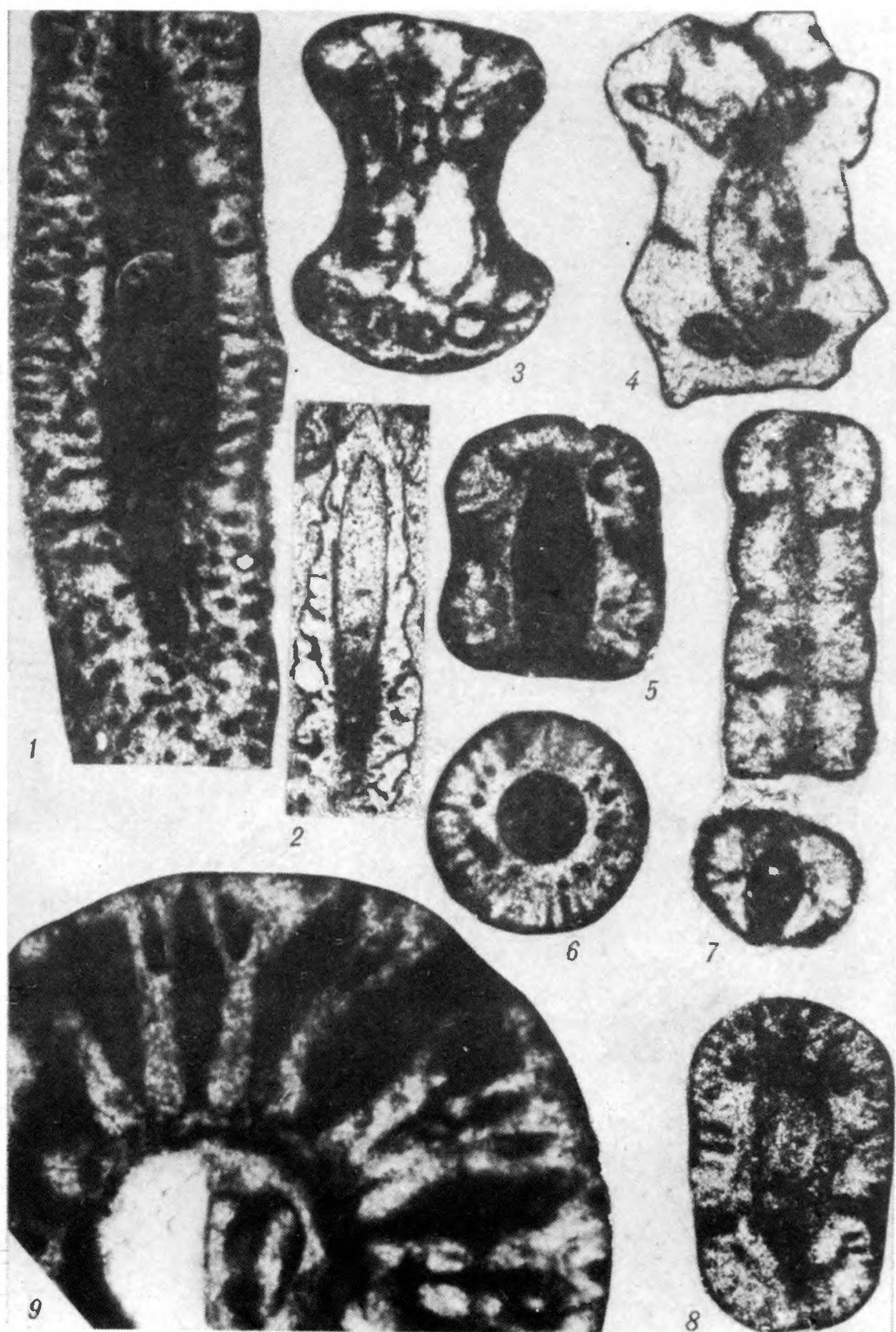


Таблица XII

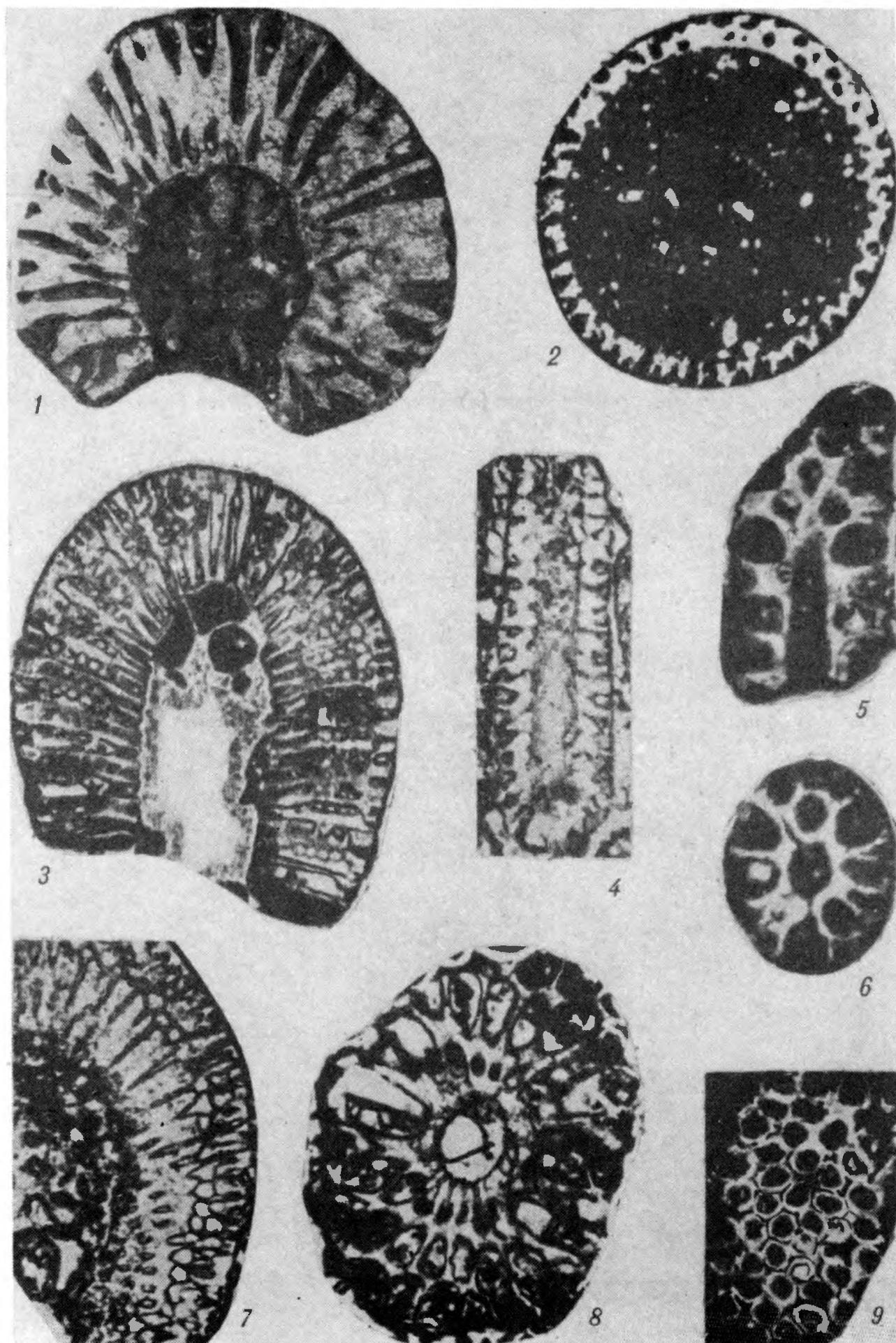


Таблица XIII

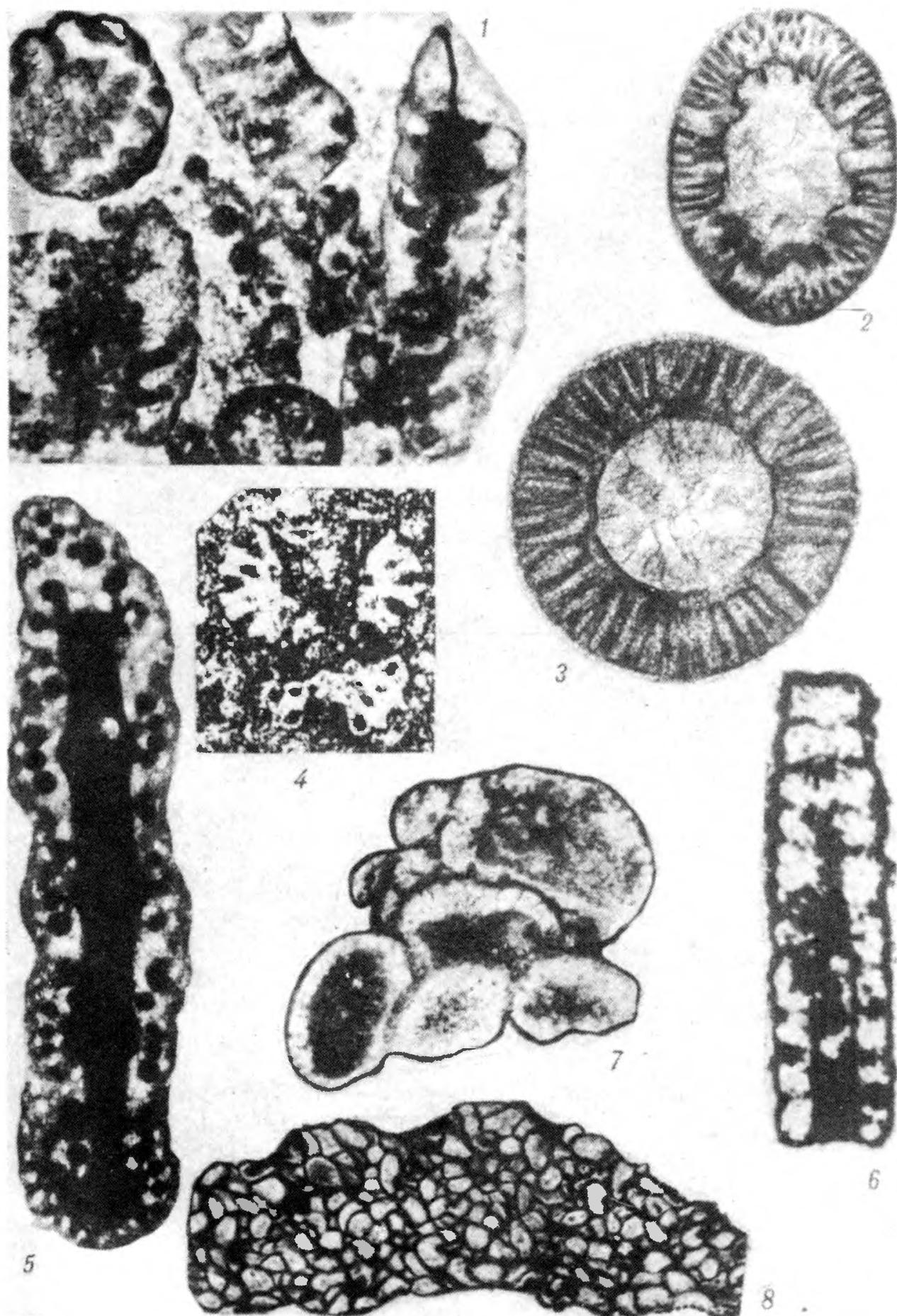
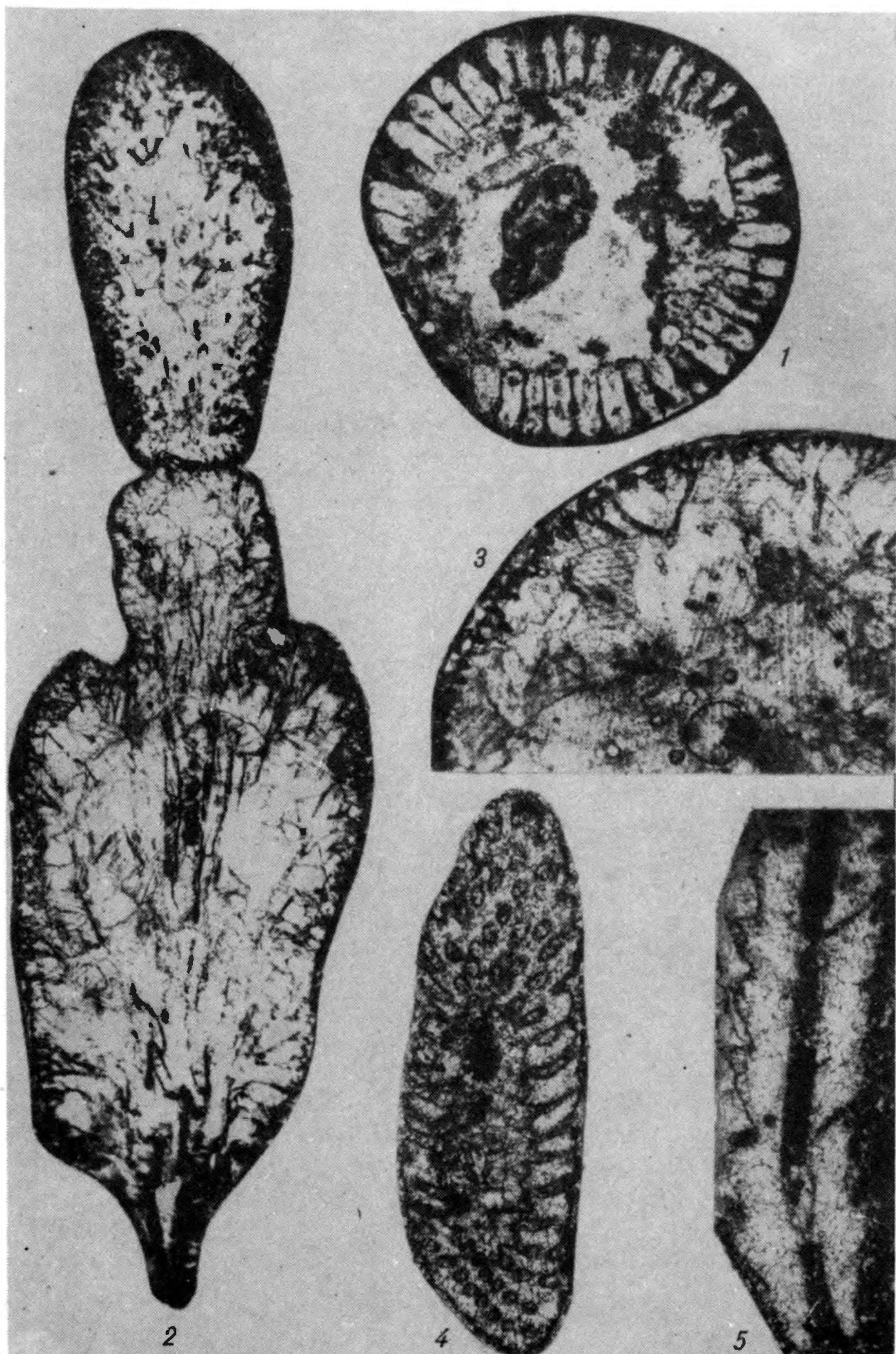


Таблица XIV



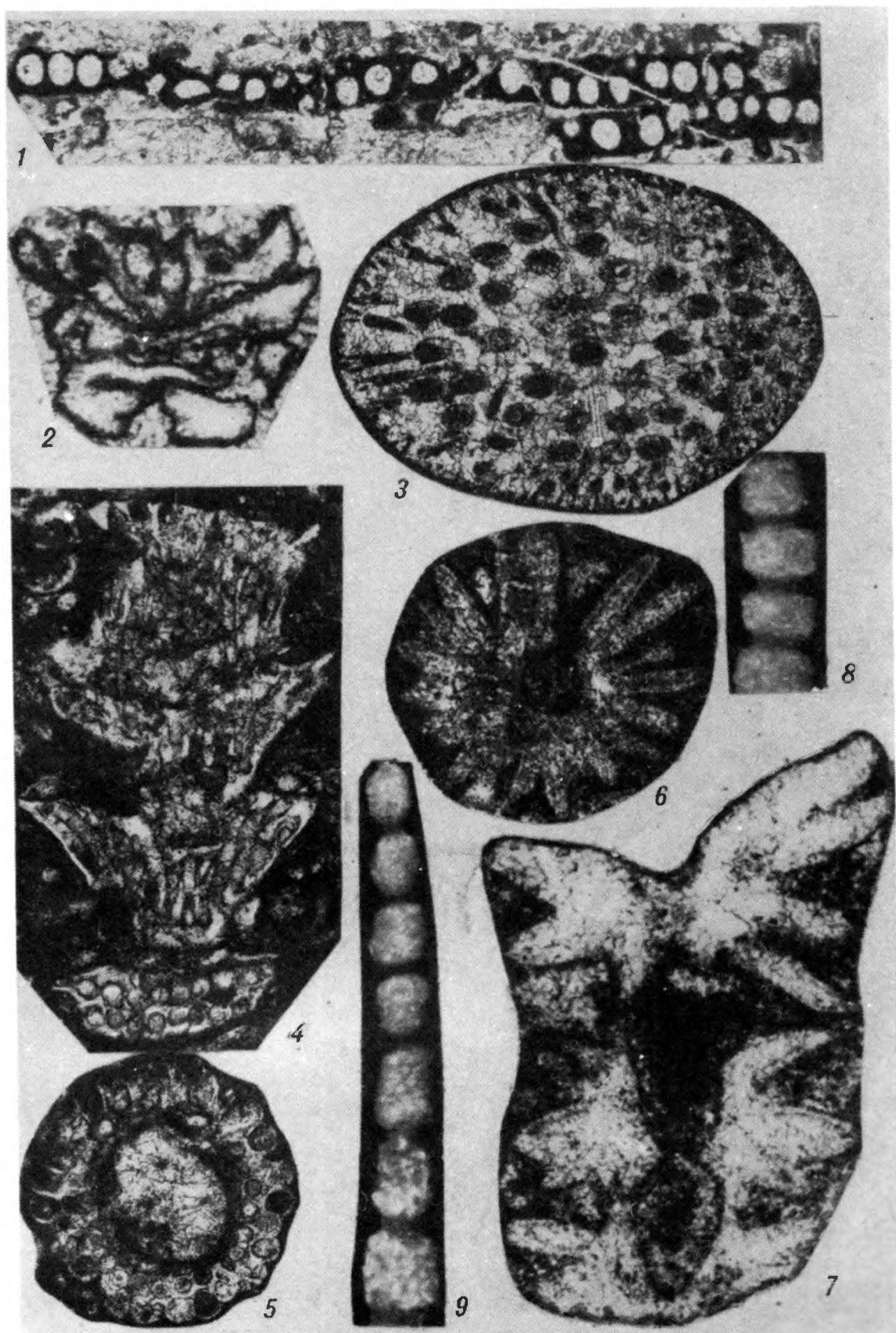


Таблица XVI

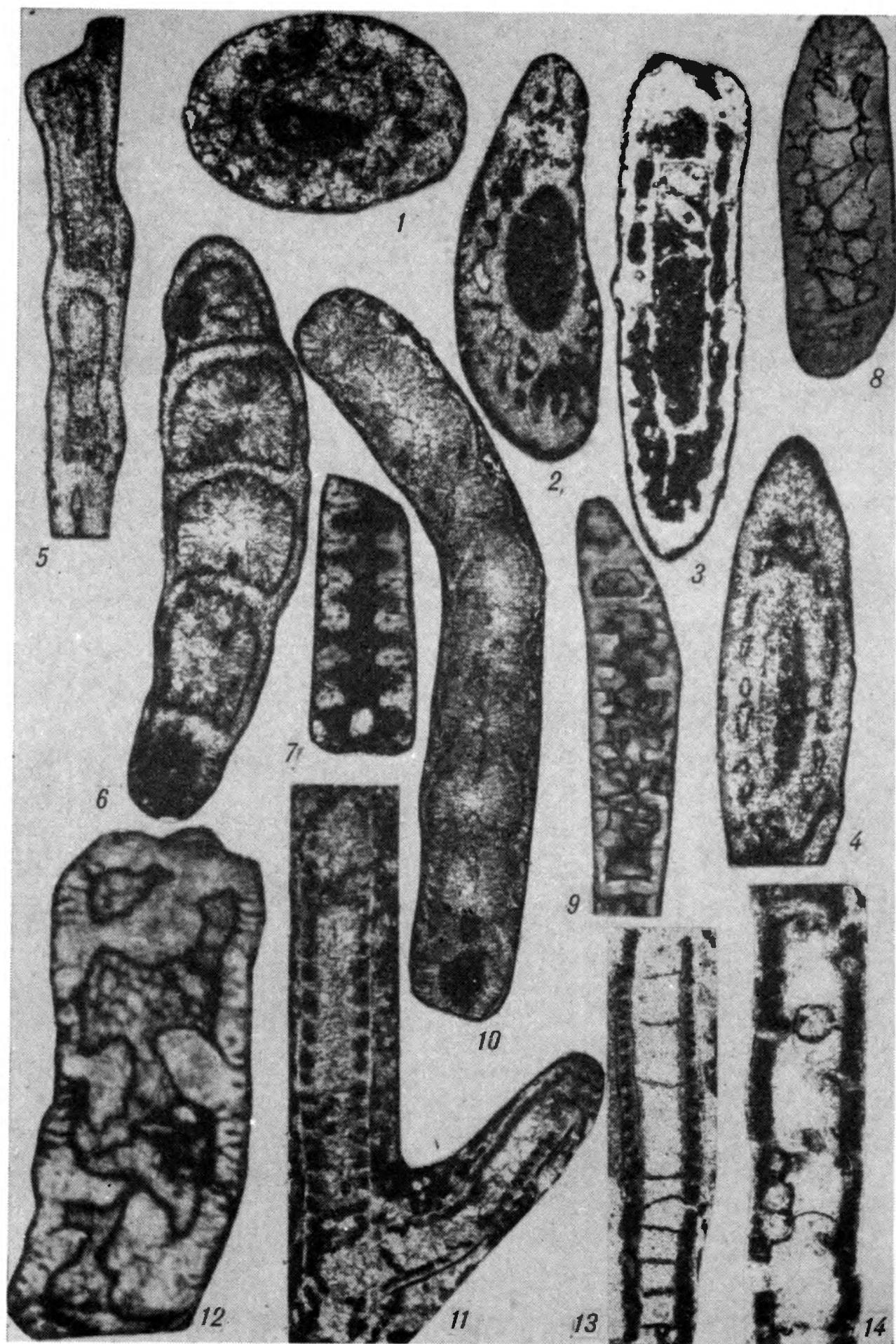


Таблица XVII

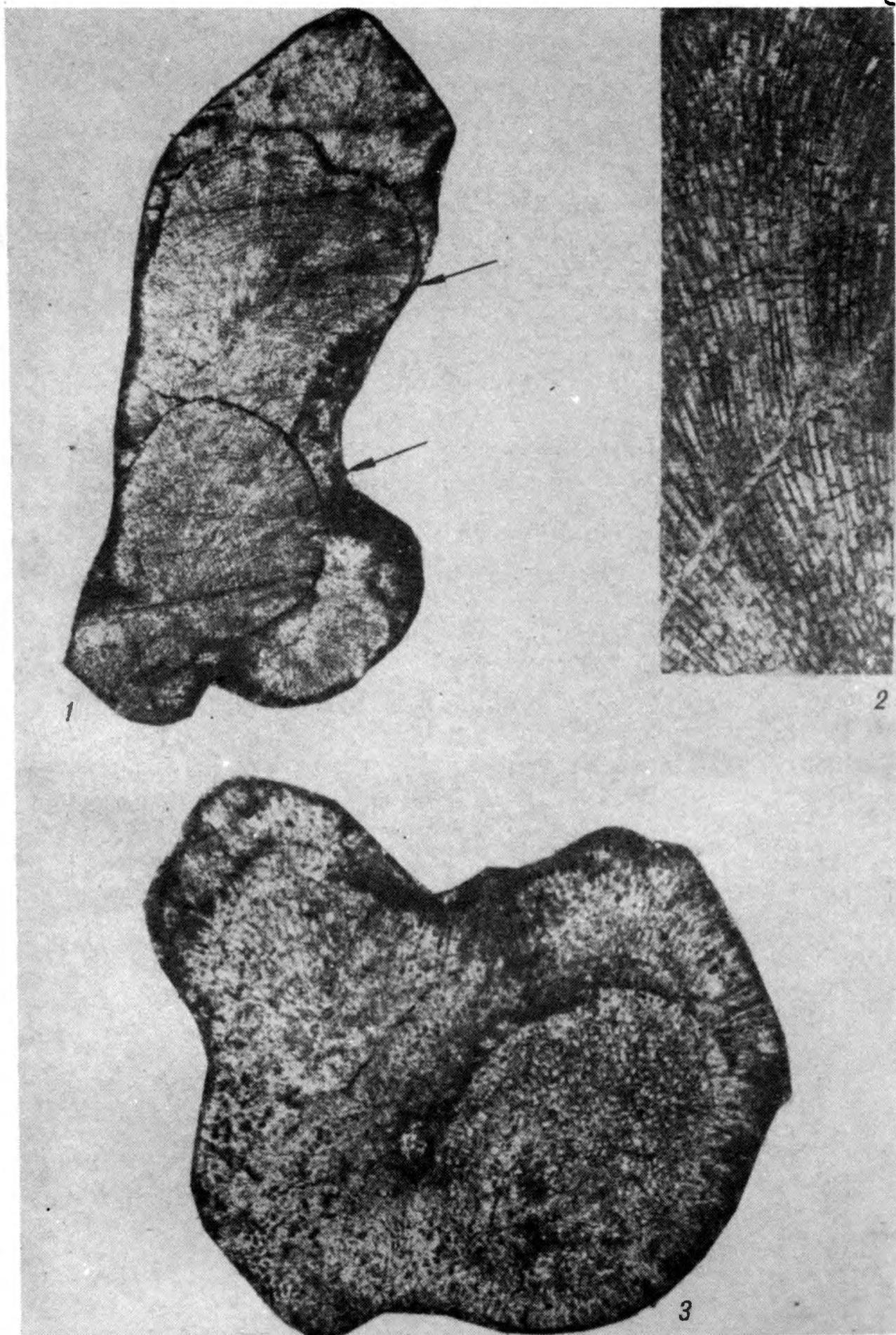


Таблица XVIII



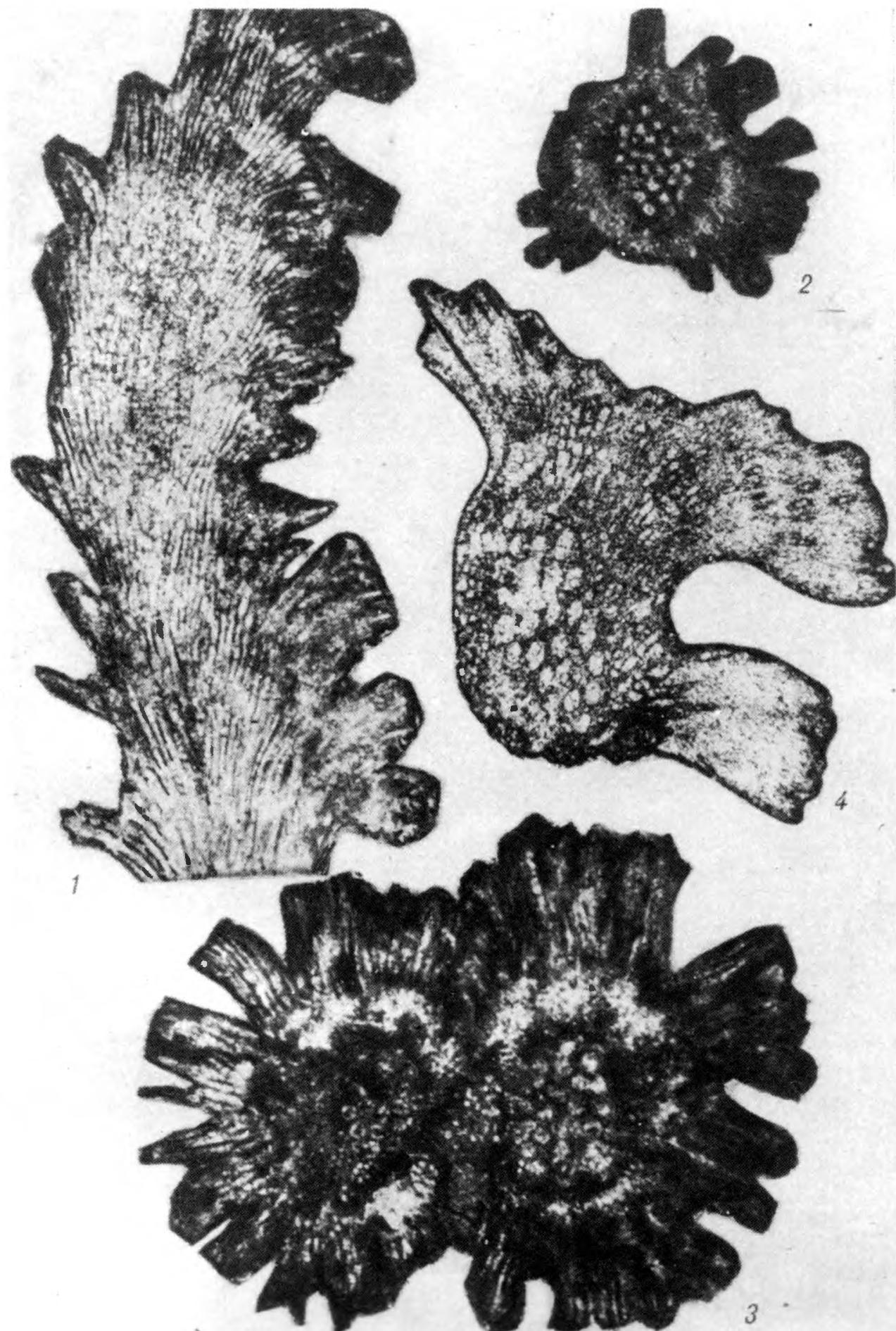
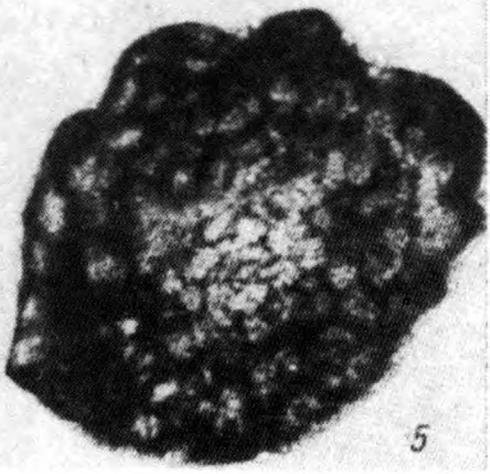
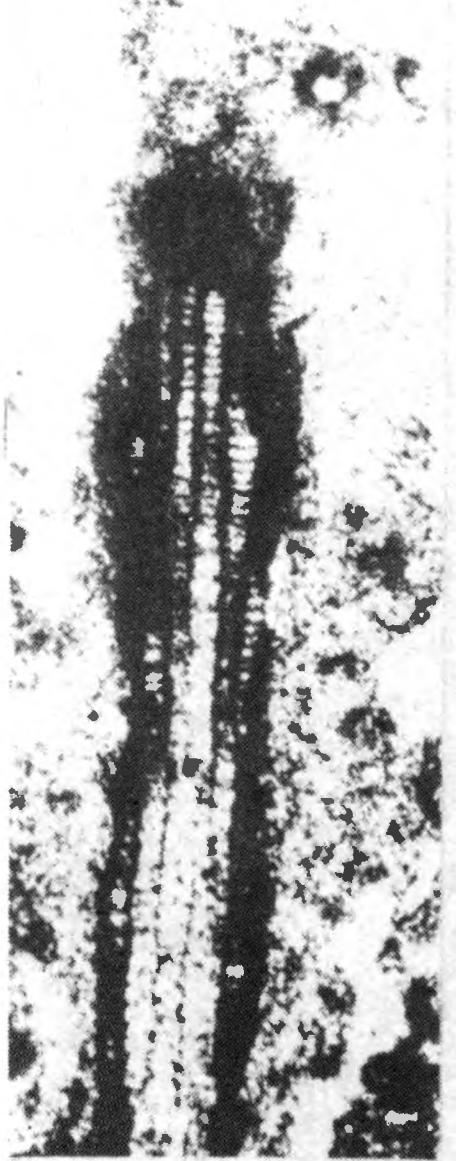
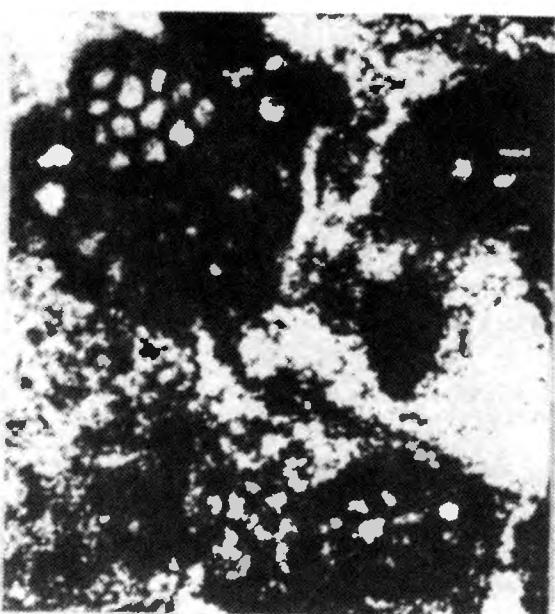
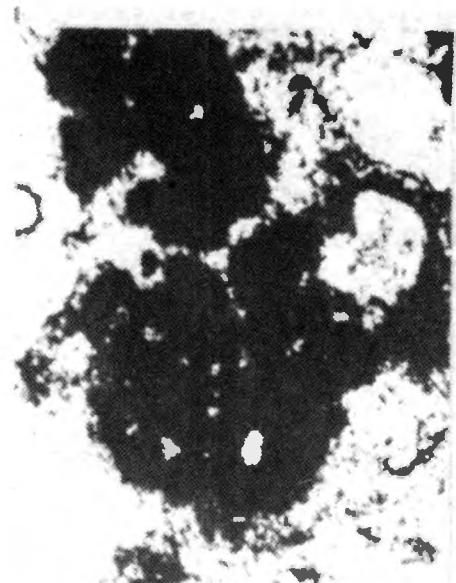


Таблица XX



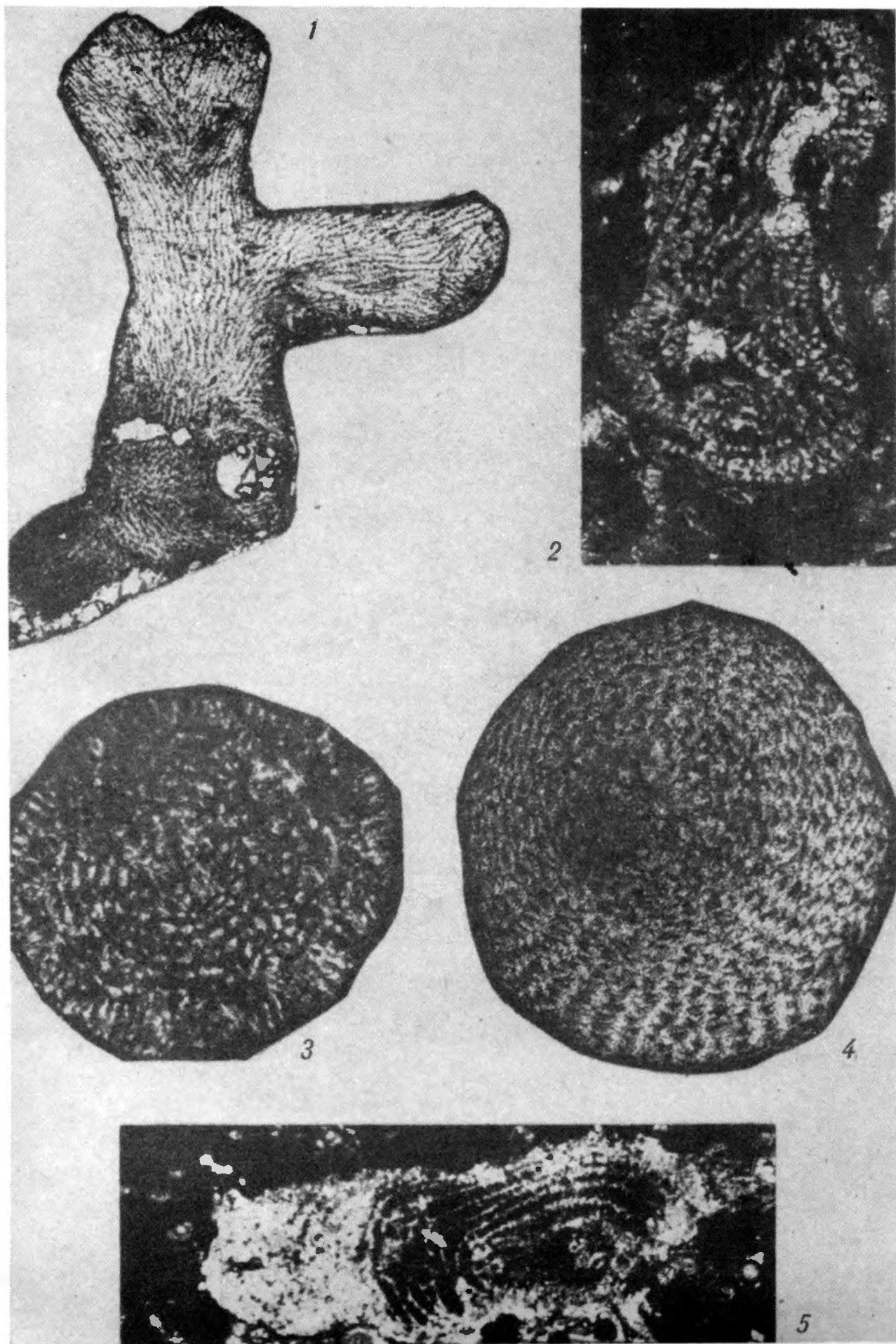


Таблица XXII

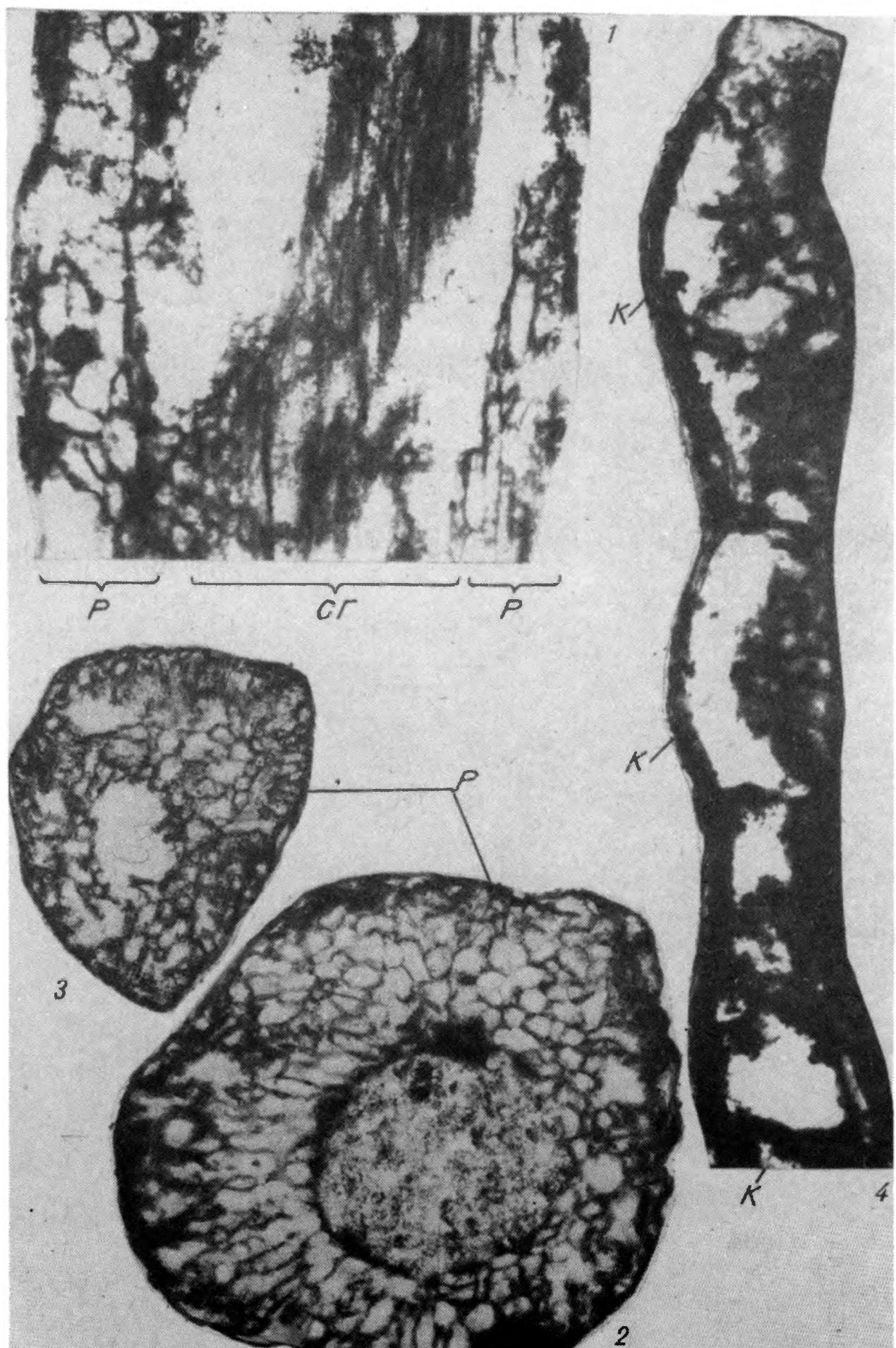


Таблица XXIII

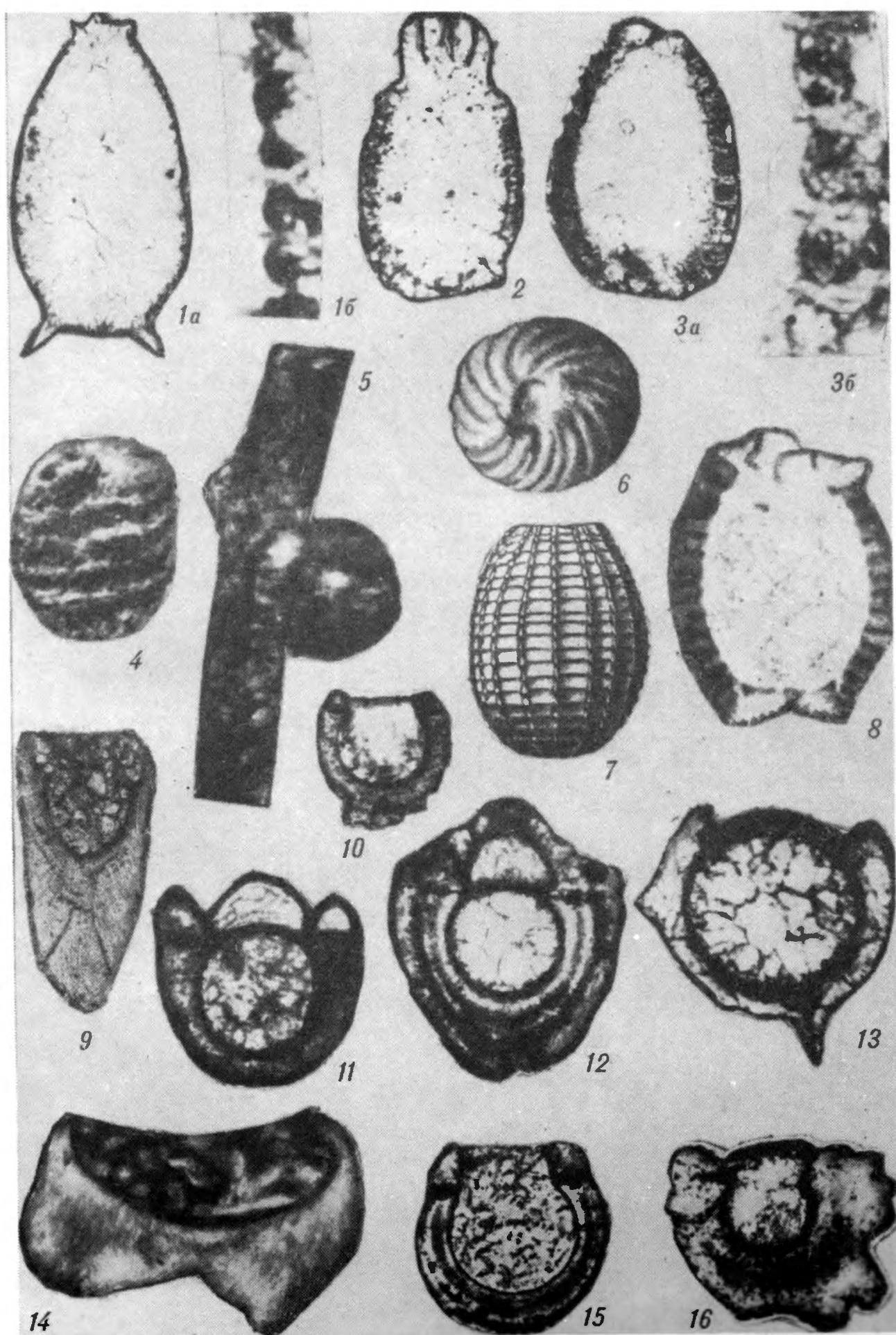
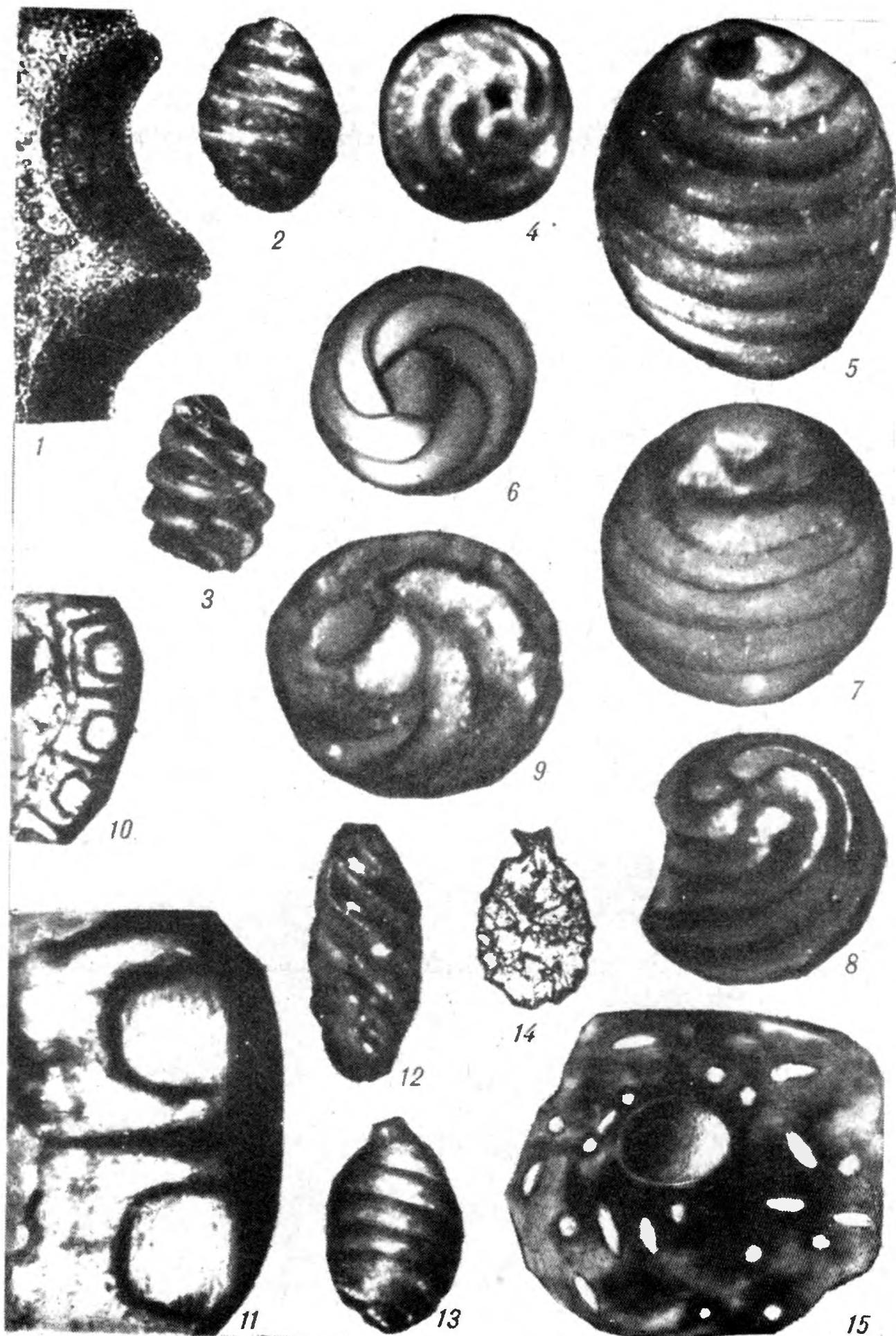


Таблица XXIV



ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение (Б. И. Чувашов)	3
Г л а в а I. Место известковых водорослей в системе органического мира. Общие принципы систематики, методы изучения (Б. И. Чувашов)	5
Общая характеристика водорослей	—
Характеристика известковых водорослей, типы обывзвествления слоевища	7
О методике изучения известковых водорослей	10
Особенности систематики известковых ископаемых водорослей	11
Г л а в а II. Синезеленые водоросли (<i>Cyanobacteria</i>) (В. А. Лучинина)	12
Способы обывзвествления современных синезеленых водорослей	13
Краткая характеристика современных синезеленых водорослей	15
Основные черты морфологии ископаемых известковых синезеленых водорослей	18
Принципы систематики ископаемых известковых синезеленых водорослей	22
Основные черты палеэкологии ископаемых известковых синезеленых водорослей	31
Стратиграфическое распространение ископаемых известковых синезеленых водорослей	36
Г л а в а III. Зеленые водоросли (<i>Chlorophyta</i>) (В. П. Шуйский)	38
Принципы систематики и методы изучения зеленых водорослей	—
Общий систематический обзор зеленых водорослей	41
Водоросли неясного систематического положения	84
Материалы к систематике сифоновых водорослей	86
Г л а в а IV. Красные водоросли (<i>Rhodophyta</i>) (Б. И. Чувашов)	109
Общая характеристика современных красных водорослей	—
Основные черты морфологии ископаемых красных водорослей	115
Предлагаемая система ископаемых красных водорослей	124
Развитие красных водорослей	134
Г л а в а V. Харовые водоросли (<i>Charophyta</i>) (И. М. Шайкин)	140
Методы изучения, принципы классификации, основные черты палеэкологии, филогения и стратиграфическое значение	—
Словарь терминов	161
Перечень родов	166
Литература	174
Фототаблицы и объяснения к ним	191