

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Стратиграфия
и
палеонтология
древнейшего
фанерозоя



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОТДЕЛЕНИЕ ГЕОЛОГИИ, ГЕОФИЗИКИ И ГЕОХИМИИ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Стратиграфия и палеонтология древнейшего фанерозоя

Ответственные редакторы
доктор геол.-мин. наук А.Б. ИВАНОВСКИЙ
и кандидат геол.-мин. наук И.Б. ИВАНОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"

Москва 1984

Стратиграфия и палеонтология древнейшего фанерозоя. М.: Наука, 1984, 128 с.

Сборник посвящен проблемам, связанным с разработкой основных вопросов стратиграфии венда, ордовика и силура, а также палеонтологии палеозойских кораллов — группе вымерших организмов, важных для стратиграфии.

Для геологов и палеонтологов.

Рецензенты:

кандидат геолого-минералогических наук *Ю.А. Дубатолова*,
кандидат геолого-минералогических наук *А.Д. Григорьева*

ОТ АВТОРОВ

Примерно 650 млн. лет назад возникли первые многоклеточные животные (растения, вероятно, несколько ранее). Этот рубеж ознаменовал собой как начало вендского периода еще допалеозойского этапа эволюции органического мира, так и начало фанерозойского зона и тем самым явился одним из важнейших в нашей истории.

Решению многих геологических проблем начала фанерозоя всю свою жизнь посвятил один из крупнейших наших геологов — академик Б.С. Соколов. Особенно его интересовали три проблемы — вендский этап истории Земли, древние кораллы и стратиграфия ордовикской и силурийской систем. Борису Сергеевичу принадлежит честь установления вендской системы как наиболее молодого стратиграфического подразделения докембрия, он же явился пионером в деле всестороннего изучения такой важной группы древних кораллов, как табуляты. Б.С. Соколов был инициатором объединения исследователей нашей страны и даже зарубежных стран для решения этих задач. Он организовал первые специализированные научные симпозиумы по ископаемым кораллам (1963) и палеонтологии докембрия (1965). Успех этих совещаний привел не только к объединению усилий многих коллективов, разработке и постановке нескольких межведомственных программ, он явился прекрасным примером для специалистов в других областях палеонтологии и стратиграфии как у нас, так и в международном масштабе. Начатая по инициативе Бориса Сергеевича организация международных палеонтологических форумов переросла в регулярное проведение таких встреч.

Этот сборник содержит статьи, обобщающие на современном уровне наши знания именно в этих областях геологии. По его содержанию можно судить о широте круга проблем, решению которых Б.С. Соколов придавал особое значение. Авторы очерков — ученики, последователи или сотрудники Бориса Сергеевича — рады преподнести ему эту книгу как подарок ко дню семидесятилетия, исполняющегося 9 апреля 1984 г.

ВЕНДСКИЙ ЭТАП ИСТОРИИ ЗЕМЛИ

УДК 551.72

Е.М. АКСЕНОВ

ВЕНД И ЕГО ИСТОРИКО-ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ПОЗИЦИЯ

Прошло немногим более тридцати лет, когда Б.С. Соколовым в стратиграфическую шкалу Восточно-Европейской платформы в 1950 г. было введено понятие "венд", как самостоятельной докембрийской системы, которая непосредственно предшествует кембрийской. С каждым годом по мере накопления данных все явственнее становилось, что венд — это самостоятельное, особое подразделение в стратиграфической шкале докембрия и что он отвечает самостоятельному и своеобразному этапу как в историко-геологическом, так и в историко-биологическом аспектах развития Земли.

Становлению венда как общего подразделения стратиграфической шкалы докембрия способствовали обобщающие работы по стратиграфии и палеогеографии верхнего докембрия СССР, проведенные под руководством Б.М. Келлера в 1963—1968 гг.

Столь быстрое его превращение в общее подразделение не удивительно, ибо на венде сфокусированы такие жгучие проблемы геологии, как граница докембрия—кембрия, объем палеозоя и его граница с протерозоем, граница фанерозоя—криптозоя.

Есть два основных признака венда — историко-геологический и палеонтологический, которые позволяют однозначно выделять и трассировать его. В историко-геологическом плане венд, например Восточно-Европейской платформы, представляет собой крупное, сложно лостроенное, со специфическими маркирующими горизонтами, четко картируемое геологическое тело, которое сформировалось в период коренной перестройки структурного плана древней платформы. В это время вместо разобщенных линейно вытянутых рифейских структур типа грабен и авлакогенов начал формироваться собственно платформенный (плитный) чехол в виде обширных внутрикратонных синеклиз, краевых впадин и наложенных краевых прогибов. Этот признак характерен для многих регионов мира.

С вендским периодом историко-геологического развития в целом совпадает своеобразный этап биохронологического развития органического мира (Соколов, 1972). Поэтому вторым, палеонтологическим, признаком венда является приуроченность к его отложениям вендо-эдиакарской биоты бескелетных Metazoa, новых типов Metaphyta и фитопланктона.

Интересно, что и с историко-геологических, и с палеонтологических позиций венд обнаруживает более тесную связь с кембрием, чем с собственно рифейскими отложениями.

Первые находки отпечатков мягкотелых организмов в юго-западной Африке (Gülich, 1930) и в южной Австралии (Sprigg, 1947) не поколебали мнения геологов, что явная жизнь могла быть древнее кембрия. И только после работ М.Ф. Глесснера (Glaessner, 1958, 1959), показавшего, что многочисленная эдиакарская фауна из кварцитов Паунд расположена примерно на 200 м ниже заведомо нижнекембрийских отложений и отделена, кроме того, от нижнего кембрия значительным размывом и несогласием, до-

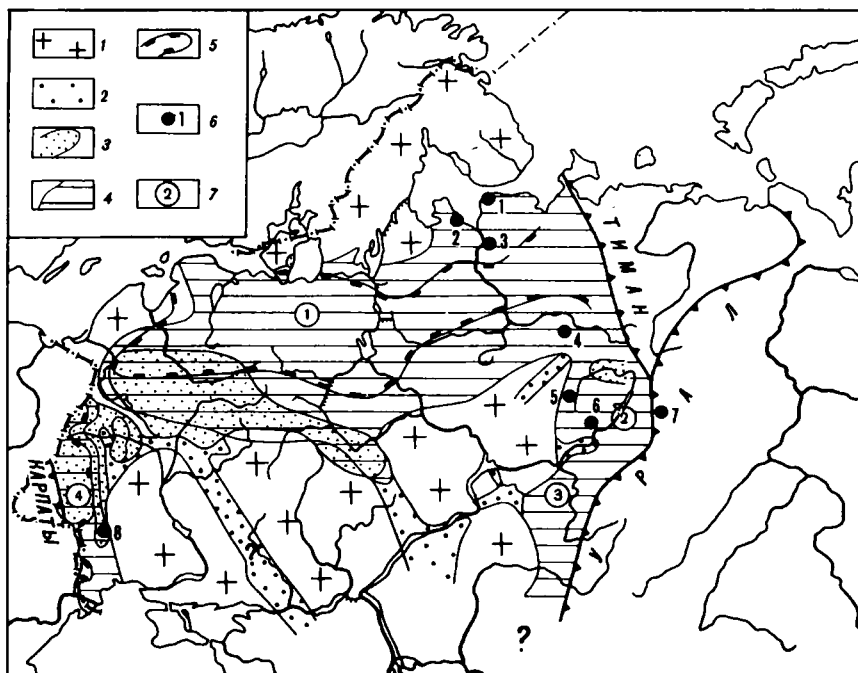


Схема распространения вендских отложений на Восточно-Европейской платформе (кембрийские и более молодые отложения сняты)

1 — щиты и массивы фундамента; 2 — рифейские прогибы; 3 — нижневендские отложения, в том числе под верхневендским чехлом; 4 — верхневендские отложения (валдайская серия и ее аналоги); 5 — контур распространения балтийской серии; 6 — местонахождения вендской фауны (1 — Зимний берег, 2 — Летний берег и Ненокса, 3 — Усть-Пинега, 4 — Яренск, 5 — Кирс и Лейно, 6 — Ножовка, 7 — Средний Урал, 8 — Приднестровье)

Вендские структуры: 1 — Московская синеклиза; 2 — Верхнекамская впадина; 3 — Шаково-Шиханская впадина; 4 — Львовско-Кишиневская впадина




кембрийский возраст мягкотелой фауны был принят. Эти открытия позволили некоторым исследователям (Termier H., Termier G., 1960) предположить, что в составе фанерозоя и палеозоя, но ниже кембрия должна быть выделена новая формальная система.

Широкое применение историко-геологического метода для целей стратиграфии в СССР (Н.С. Шатский, Б.С. Соколов, Б.М. Келлер и многие другие исследователи) позволило создать основу стратиграфической шкалы верхнего докембрия и еще в 1950 г. выдвинуть предложение о выделении докембрийской палеозойской системы — венда (Соколов, 1952). За последние 10–15 лет в различных районах Восточно-Европейской платформы — на Подолии, в Верхнекамской впадине, в Московской синеклизе и особенно в ее северной, Мезенской, части (в юго-восточном Беломорье), а также в складчатом Уральском обрамлении в отложениях венда были найдены и описаны многочисленные находки богатейшей вендской фауны и флоры (Палий, 1975; Соколов, 1972; Келлер и др., 1974; Гниловская, 1971; Федонкин, 1978; Беккер, 1980) (см. рисунок).

В результате сочетания историко-геологических и биостратиграфических исследований была создана реальная основа определения стратиграфической приуроченности находок фауны и флоры, границ их распространения,

Таблица

		Львовско-Кишиневская впадина	Московская синеклиза	Верхнекамская впадина	Средний Урал				
Венд	Балтийский	слои с Mobergella							
		$\gamma \in_1^{in}$	лонтовасский горизонт						
		V_2^V	ровенский горизонт						
	верхний (Валдайский-эдикарский)	V_2^{kt}	суворовская св.	решминская св.	краснокамская св.	усть-сылвицкая			
			каниловская св.	любимская /котлинская/ св.	велвинская св.	чернокаменная св.			
		V_2^{nd}	нагорянская св.	валдайская серия	усть-пинежская св.		V_3	сылвицкая серия	
			ярышевская св.			V_2	верещагинская св.		V_2
			могиловская св.			V_1	V_1		старопечнинская св.
		нижний (серебрянский)	$V_1^ч$	волынская серия	свислочская св.		серебрянская серия		
			$V_1^р$	бродовская св.	вилчанская серия			весьлянская св.	

1-▲ 2-⊙ 3- 4- 5- 6- $V_{1,2,3}$

1 - тиллиты и тиллоиды; 2 - вендская фауна; 3 - флоре; 4 - сабеллитиды;
5 - платисолениды; 6 - вулканокласто-осадочные образования.

места вендской биоты в ряду геологических событий. Поэтому не случайно венд сейчас играет ключевую роль в поисках границы докембрий—кембрий и в раскрытии истории развития жизни на Земле.

Если совсем недавно самым древним, последним "светлым лучом" в фанерозое был кембрий и за так называемым "биостратиграфическим рубежом" лежал темный и неясный докембрий, то теперь вендский луч осветил своеобразную, но богатую и разнообразную жизнь, которая уже была в докембрии.

Венд является самостоятельным подразделением общей шкалы докембрия СССР (Келлер, Кратц, 1979) и на Восточно-Европейской платформе, юго-западные и северо-западные регионы которой являются стратотипической местностью венда (Соколов, 1974), в качестве региональных подразделений включает вильчанскую, волынскую и валдайскую серии (Объяснительная..., 1978).

Современная площадь распространения вендских образований на платформе превышает 2 млн. км². Естественные его выходы известны на северо-западе (Зимний берег Белого моря, Онежский полуостров, бассейн р. Онеги, Онего-Ладожский и Карельский перешейки) и юго-западе (бассейны рек Днестра и Горыни) платформы, а также в пределах Уральской складчатой области.

Венд представлен преимущественно терригенными и в подчиненном количестве вулканогенно-терригенными и эффузивно-пирокластическими образованиями. В сводном разрезе венда на платформе суммарная его мощность достигает 2500 м.

На корреляционной схеме верхнего докембрия Восточно-Европейской платформы, утвержденной МСК СССР (Объяснительная..., 1978), вильчанская серия ледниковых отложений и волынская серия эффузивно-пирокластических образований объединены в древлянский горизонт. А в составе валдайской серии на основании приуроченности фауны и флоры к определенным стратиграфическим подразделениям были выделены редкинский и котлинский биостратиграфические горизонты. Учитывая характер строения и распространения отдельных подразделений венда, приуроченность остатков органического мира, Б.С. Соколов (1974) предложил выделять в составе венда в качестве общих его подразделений нижний и верхний венд. Нижний венд включает лапландский ледниковый горизонт (вильчанская серия и ее аналоги) и волынский эффузивно-пирокластический горизонт (волынская серия и ее аналоги). Верхний венд, как основной элемент венда, представлен валдайской серией и ее аналогами (см. таблицу).

Нижневендские отложения наиболее полно развиты в юго-западном сегменте Восточно-Европейской платформы, где в виде дугообразной полосы прослеживаются (с юго-запада на северо-восток) от Волынской впадины в Оршанскую и затем в северо-западную часть Рязано-Саратовского прогиба. Изолированные поля нижневендских образований установлены в Ладожском прогибе и Верхнекамской впадине. Наблюдается определенная преемственность современного распространения нижнего венда от предшествующего, рифейского структурного плана платформы.

Как уже отмечалось, в составе нижнего венда выделяются два характерных литостратиграфических горизонта — лапландский ледниковый и волынский эффузивно-пирокластический. Типовые разрезы этих горизонтов находятся в Оршанской и Волынской впадинах соответственно.

Вендские ледниковые образования на платформе впервые были установлены Е.П. Брунс, а затем детально изучены и описаны В.Я. Бессоновой, Н.В. Веретенниковым, Н.М. Чумаковым, И.А. Кожемякиной и др. Все основные сведения о ледниковых образованиях платформы и ее обрамле-

ния были обобщены в работах Н.М. Чумакова (1974, 1978) по лапландскому оледенению.

Наиболее крупное поле ледниковых образований площадью свыше 100 тыс. км² расположено в Оршанской впадине и прилегающих районах Крестцовского прогиба и Клиновского грабена, где в составе вильчанской серии выделены блонская и глусская свиты (Махнач и др., 1976).

Основную часть разреза вильчанской серии слагают тиллиты — неотсортированные и неслоистые глинистые, разнозернистые песчаные образования фиолетово-серой, красновато-коричневой и светло-серой окраски, содержащие в большом количестве неокатанные местные и эрратические обломки кварцитов, кварцитовидных песчаников, гранитов, гнейсов, полевых шпатов, кварца. Тиллиты чередуются с косослоистыми разнозернистыми песчаниками, тонкослоистыми глинистыми алевролитами и микрослоистыми (лентоподобными) красновато-коричневыми и темно-зеленовато-серыми аргиллитами, содержащими рассеянную гальку и гравий. Характерной особенностью вильчанской серии является быстрая изменчивость строения ее разрезов. Например, тиллитовые пачки в различных районах Оршанской впадины меняют мощность от первых метров до 100—150, а их количество меняется от 4—5 до одной. Преобладают тиллиты в южных районах впадины (Осиповичи, Блонь). В результате того, что ледниковые отложения выполняют долинообразные понижения предвильчанского рельефа и были размыты в предволынское время, мощность вильчанской серии, как и отдельных ее свит, также резко колеблется даже в пределах отдельных площадей от 0 до 400—500 м. Залегают вильчанская серия с размывом и несогласием на терригенно-карбонатных образованиях лаплической свиты терминального рифея, на различных толщах полесской (белорусской) серии верхнего рифея и на кристаллическом фундаменте платформы. Также с размывом на вильчанской серии в Оршанской впадине и ее бортах залегают либо свислочская туфогенно-осадочная свита, относимая многими исследователями к волинской серии нижнего венда, либо более молодые фанерозойские толщи.

В Волинской впадине установлены лишь два небольших по площади останца ледниковых образований лапландского горизонта — в районе Броды—Кременца и Ровно, где они выделены под названием бродовской свиты. Залегают бродовская свита на полесской серии верхнего рифея и перекрыта с размывом и несогласием волинской серией венда. Сложена она буроцветными тиллитоподобными породами — тиллоидами, состоящими преимущественно из алевроито-глинистых неслоистых образований с неравномерно рассеянными угловатыми обломками различных пород гравийно-галечной размерности. Мощность бродовской свиты не превышает 35 м.

Тиллитоподобные породы в разрезе древних свит Рязано-Саратовского прогиба, так же как и в Оршанской впадине, впервые были установлены Е.П. Брунс (1963) и позднее были выделены в парцинскую свиту (Клевцова, 1968). Парцинская свита залегают с размывом и несогласием на разновозрастных отложениях рифея и перекрыта с размывом зубово-полянкой свитой волинского горизонта.

Парцинская свита сложена тиллитами фиолетово-серой, красновато-коричневой и светло-серой окраски, с подчиненными прослоями косослоистых, разнозернистых песчаников, глинистых алевролитов и ленточнослоистых красновато-коричневых и темно-зеленовато-серых глин с рассеянной галькой и гравием.

Основная масса тиллитов сложена плохо отсортированными, неслоистыми полевошпатово-кварцевыми песчаниками, содержащими в большом количестве неокатанные гравийно-галечной размерности обломки кварцитов,

кварца, полевых шпатов, эффузивных пород, гранитов, гнейсов и доломитов. Мощность свиты колеблется от 45 до 92 м.

Аналоги вильчанской серии присутствуют и в Ладожской впадине на северо-западе платформы, где тиллиты были выделены Е.П. Брунс в 1963 г. Позднее этой толще К.Э. Якобсоном было дано название яблоновская свита. Ледниковые отложения распространены только на западном берегу Ладожского озера (Яблоновка, Денисово). Залегают они с размывом и несогласием на приладожских доломитах кудаша и приозерских песчаниках нижнего рифея. На яблоновской свите с размывом залегают валдайская серия венда. Тиллиты пестрой окраски в зеленовато-серых, фиолетовых и красновато-серых тонах, основная их масса сложена песчаниками разнозернистыми и грубозернистыми, плохо отсортированными, чаще неслоистыми. Пестрый материал состоит из галек и обломков кварца, красноцветных кварцитопесчаников (шокшинского типа), песчаников приозерской свиты и доломитов приладожской свиты. Мощность свиты 75—104 м.

Сложнее обстоит дело с выделением лапландского ледникового горизонта в других районах платформы, в частности на Подолии и особенно в центральных районах Московской синеклизы, на востоке платформы. В этих районах к нему некоторые исследователи (Букатчук, 1975; Клевцова, 1968 и др.) относят либо грубообломочные породы, залегающие в основании волынской серии (сорокская свита Подолии), либо "тиллитоподобные", пудингового типа базальные горизонты (плетневская свита, ольчедаевские слои и их аналоги) верхнего венда. Присутствие "тиллитоподобных" пород в основании верхневендских образований может быть объяснено либо их действительно ледовым происхождением, либо, что более вероятно, формированием их преимущественно за счет размыва ранее широко распространенного нижневендского ледникового горизонта. Но их верхневендский возраст, например на Подолии, устанавливается по несогласному залеганию этих пачек непосредственно на волынском горизонте, который в свою очередь залегают на лапландском.

На северо-востоке платформы, в Верхнекамской впадине, к лапландскому горизонту относятся фиолетово-бурые и темно-зеленовато-серые, пятнистые плохо отсортированные и неслоистые глинисто-алевролитопесчаные отложения веслянской свиты, развитой в верхнем течении р. Камы (Оныл, Усть-Черная). Веслянская свита залегают с размывом на породах кристаллического фундамента, обломки которых гравийно-галечной размерности рассеяны в основной массе. Мощность свиты не превышает 80 м. Возможно, что к востоку эти отложения непосредственно переходят в ледниковые образования Северного и Среднего Урала.

На крайнем северо-западе платформы, в Северной Норвегии, расположена классическая область развития вендских ледниковых отложений (тиллит Смальфьорд, свита Ньюборг и тиллит Мортеншес и их аналоги). Вместе с ледниковыми отложениями Северного (чурочинская свита) и Среднего (таннская и койвинская свиты серебрянской серии) Урала все вышеописанные районы платформы являются опорными точками при трассировании лапландского ледникового горизонта (Чумаков, 1974), базального горизонта венда.

Ныне разобщенные районы развития ледниковых образований континентального генезиса на платформе и замещающих их по периферии мариногляциальных фаций несомненно являются свидетелями покровного характера лапландского оледенения (Чумаков, 1978).

Но, вероятно, впервые в истории древней платформы осадконакопление было связано не только с рифейскими грабенообразными прогибами, хотя ледниковые долины несомненно наследовали довендские понижения релье-

фа, а приобретало уже площадной характер даже в условиях еще высокого стояния платформы. О возрасте лапландского горизонта можно судить по разрезам Северного Урала и Северной Норвегии. На Северном Урале лапландский горизонт (чурочинская серия) находится в возрастной "вилке" между изотопными определениями (калий-аргоновый метод по глаукониту) подстилающих пород усть-чурочинской свиты (658–693 млн. лет) терминального рифея и перекрывающих образований ильважской свиты (622–628 млн. лет) верхов нижнего венда. Эти цифры совпадают с изохронными рубидиево-стронциевыми определениями из межтиллитовых сланцев Ньюборг Северной Норвегии – 668 ± 23 млн. лет (Pringle, 1973).

Второй, волынский, маркирующий литостратиграфический горизонт нижнего венда характеризуется резким преобладанием в типовых его разрезах на юго-западе платформы эффузивно-пирокластических образований над осадочными, что в значительной степени затрудняет выделять этот горизонт в других районах, где отсутствуют в таком формационном выражении его возможные возрастные аналоги.

В пределах Волынской впадины, включающей Вольно-Подолию, юго-западную и южную часть Белоруссии, развиты эффузивно-пирокластические, пирокластические и интрузивные образования волынской серии, которые были выделены и описаны как вендская трапповая формация З.Г. Ушаковой (1962), Б.Я. Воловник (1971), А.С. Махначом и Н.В. Веретенниковым (1970) и др.

Площадь трапповой формации в Волынской подзоне составляет не менее 200 тыс. км². Залегает она с размывом и несогласием в большинстве случаев на полесской серии верхнего рифея, реже на тиллоидах бродовской свиты, а на юго-западе Белоруссии и в Подолии – на породах кристаллического фундамента. Перекрыта трапповая формация с размывом валдайской серией верхнего венда и более молодыми отложениями фанерозоя. Выходы эффузивно-пирокластических образований на земную поверхность известны в бассейне р. Горыни, в районе поселков Берестовец, Иванова долина, г. Славута, с. Ташки и др.

Волынская серия состоит из базальной терригенной толщи, выделяемой под названием горбашевской свиты, и перекрывающей ее эффузивно-пирокластической берестовецкой свиты.

Горбашевская свита сложена преимущественно разнозернистыми песчаниками с прослоями гравелитов, алевролитов и, реже, аргиллитов. Мощность свиты непостоянна и колеблется от первых метров до 60.

Аналогом горбашевской свиты Волыни и юго-западной Белоруссии в Подолии являются сорокские слои каменной свиты, которые сложены конгломератами, гравелитами и грубозернистыми песчаниками с прослоями алевролитов и аргиллитов.

Берестовецкая свита представлена сложно чередующимися в разрезе и на площади базальтами и их туфами. Одни исследователи предполагают возможный расчленить свиту на две (П.Л. Шульга, Н.Е. Стрелкова, О.В. Крашенинникова и др.) или три (А.Е. Бирюлев) подсвиты. Другие исследователи (Воловник, 1971, Власов, 1979 и др.) считают невозможным выделить в составе свиты ряд синхронных подразделений в пределах всей площади ее распространения и выделяют поля с различным ее строением – от преимущественного распространения излившихся пород до преимущественного распространения пирокластических пород.

В пределах большей части Волынской впадины основными типами пород являются миндалекаменные базальты и их туфы. На севере трапповой впадины, в Брестском прогибе, в составе эффузивно-пирокластической толщи,

выделяемой под названием ратайчицкой свиты, в средней части выделяется толща (до 100 м) дацитов, липарит-дацитов и трахилипаритов.

Мощность берестовецкой свиты в пределах Волынской впадины достигает 450–500 м. Многие авторы считают, что эффузивно-пирокластические образования Волыни к северо-востоку, через зону существенно пирокластических пород, замещаются в пределах Оршанской впадины туфогенно-осадочными толщами свислочской свиты, перекрывающей вильчанскую серию ледниковых образований.

Свислочская свита Оршанской впадины состоит из туфопесчаников, туфоалевролитов и туфоаргиллитов с прослоями и пачками песчаников и гравелитов. В составе вулканогенного материала присутствуют как окатанные переотложенные обломки базальтов, андезито-дацитов, так и пирокластический материал. Для свиты характерна пестроцветная окраска с лиловыми и фиолетовыми тонами. Свислочская свита, в основании которой обычно развита пачка (от 4 до 30 м) разнозернистых песчаников и гравелитов, с размывом залегает на вильчанской серии либо на более древних образованиях, вплоть до кристаллического фундамента. Мощность свислочской свиты достигает 60–70 м и более. В северо-западной Белоруссии и особенно в юго-восточной Литве к свислочскому уровню обычно относят так называемые "фангломераты" мяркисской свиты. Аналогом свислочской свиты являются туфогенно-осадочные образования Рязано-Саратовского прогиба, выделенные А.А. Клевцовой (1968) в зубово-полянскую свиту.

Однако существует мнение (К.Э. Якобсон, П.Л. Шульга, Л.Ф. Солонцов и др.), что туфогенно-осадочные образования Оршанской впадины, Рязано-Саратовского прогиба должны коррелироваться не с берестовецкой свитой Волыни, а с туфогенно-осадочными отложениями, перекрывающими с размывом берестовецкую свиту и относимыми уже к валдайской серии верхнего венда. Для окончательного решения этого вопроса нужны дополнительные исследования.

В отложениях свислочской свиты Е.А. Асеевой и Л.В. Пискун обнаружены *Protosphaeridium* aff. *parvulum* Tim. и фрагменты лентовидных водорослей *Oscillatorites wernadskii* Scher. (Бессонова, Чумаков, 1979). По эффузивам волынской серии сделано значительное количество определений их изотопного возраста калий-аргоновым методом, которые дали большие расхождения — от 520–650 млн. лет и до 1038–1120 млн. лет. Последние цифры явились одним из доводов для вывода волынской серии из состава венда.

В других регионах платформы достоверных образований волынского горизонта не установлено. Неисключено, что кварцевые долериты, вскрытые скв. Вайозеро на Онежском полуострове относятся к волынскому уровню.

Развитие трапповых впадин на Восточно-Европейской платформе отразило начало этапа ее общего опускания параллельно с начавшимися байкальскими воздыманиями и горообразованием в смежных геосинклинально-складчатых областях, приведших в верхнем венде к перекрытию платформы обширным эпиконтинентальным морским бассейном.

Нижневендский магматизм в прилегающих к платформе регионах наиболее четко проявился на Среднем Урале, где в составе серебрянской серии широко развиты основные и ультраосновные щелочные эффузивы в парагенезисе с тиллитами, темноцветными фосфатоносными сланцами и, реже, карбонатами. При этом, как отмечает А.М. Зильберман, щелочно-ультраосновные породы приурочены к верхней части серебрянской серии (Аблизин и др., 1982).

Верхний венд составляет основное подразделение венда на Восточно-Европейской платформе. Общая площадь распространения его на платфор-

ме составляет около 2 млн. км². Современные крупные поля верхнего венда связаны с Московской синеклизой — крупнейшей отрицательной структурой платформы, Верхнекамской, Шкапово-Шиханской и Львовско-Кишиневской впадинами.

Московская синеклиза (включая Мезенскую впадину) занимает огромную территорию от Воронежской антеклизы на юго до Тимана на севере, от Балтийского щита и Белорусско-Литовского выступа на западе до Волго-Камского массива на востоке. Львовско-Кишиневская впадина отделена от Московской синеклизы Белорусско-Литовским выступом и Украинским щитом. От Московской синеклизы находящиеся на востоке платформы Верхнекамская и Шкапово-Шиханская впадины отделены обширным Волго-Камским массивом кристаллического фундамента, а между ними расположена Сарапульско-Красноуфимская седловина, выраженная в резком сокращении мощности и фациальной изменчивости отложений верхнего венда.

В целом верхневендские отложения залегают резко несогласно и трансгрессивно в виде обширного, плащеобразного осадочного чехла на погребенных выступах и массивах фундамента, разделенных рифейскими линейными прогибами. В то же время сохраняется определенная преемственность в расположении приосевых зон Московской синеклизы и Шкапово-Шиханской впадины с зонами рифейских прогибов.

Выходы на земную поверхность отложений верхнего венда известны на северо-западе платформы — в юго-восточном Беломорье (Зимний берег, Онежский полуостров), в среднем течении р. Онеги, в Прионежье, на Карельском перешейке и в юго-западном ее сегменте — в бассейне среднего течения р. Днестра, вдоль западного склона Украинского щита.

Максимальные мощности отложений верхнего венда до 1,2—1,5 км и более установлены в краевых частях платформы, в зонах, прилегающих к Тиману, Уралу и Добрудже. В сторону внутренних районов платформы, к выступам и массивам ее фундамента мощность верхнего венда сокращается до 200—100 м и менее за счет срезания сверху последующими размытиями.

Типовым разрезом верхнего венда является разрез валдайской серии приосевой зоны Московской синеклизы, где в ее составе выделены редкинская подсерия, включающая плетневскую и усть-пинижскую свиты, и поваровская подсерия в объеме любимской (котлинской) и решминской свит (Аксенов и др., 1978). Подобное четырехчленное строение имеют на наиболее полных разрезах и аналоги валдайской серии в других зонах платформы (Солонцов, Аксенов, 1970).

Присутствие специфических комплексов органического мира и литологические особенности разреза верхнего венда позволили выделить в его составе два унифицированных биостратиграфических горизонта: редкинский и котлинский (поваровский) (Объяснительная..., 1978).

Редкинский горизонт платформы, включающий плетневскую и усть-пинижскую свиты и их аналоги, характеризуется присутствием на усть-пинижском уровне маркирующих вулканокластических пачек пепловых туфов и монтмориллонитовых глин, а главное — богатым комплексом бесскелетной вендо-эдикарской фауны, в состав которого входят птеридинумы, дикинсонии, сцифомедузы, членистоногие и другие формы.

Котлинский (поваровский) горизонт, включающий любимскую (котлинскую) и решминскую свиты и их аналоги, характеризуется присутствием в нижней, зеленоцветной части разреза (любимская свита и ее аналоги) остатков Metaphyta, среди которых повсеместно встречаются представители родов *Vendotaenia* и *Terasotaenia*. Верхняя, красноцветная часть

разреза в объеме рещминской свиты и ее аналогов фаунистически и флористически на платформе еще не охарактеризована.

В основании редкинского горизонта во всех верхневендских впадинах платформы залегают локально развитые в понижениях довалдайского рельефа грубообломочные терригенные породы с пачками темно-серых аргиллитов — плетневская, смоленская, яшюнайская свиты и тамичские слои в Московской синеклизе, кыквинская свита Верхнекамской впадины, байкибашевская свита Шкапово-Шиханской впадины, ольчадаевские и ломозовские слои Приднестровья и чарторыйская свита Воьлини в Львовско-Кишиневской впадине. Грубообломочные породы (конгломераты, гравелиты и разнозернистые песчаники, нередко с косою слоистостью) развиты на склонах щитов (Балтийского, Волго-Камского, Украинского) и локальных выступов фундамента (Коношский, Пестовский и др.).

Вверх по разрезу и в сторону наиболее погруженных участков палеодолин грубообломочные отложения сменяются толщами тонкого, нередко с пльчатым, типа оползания осадка, рисунком, переслаивания темно-серых, почти черных аргиллитов и глинистых алевролитов, обогащенных органическим веществом угольного ряда и пиритом. Особенно они характерны для районов, примыкающих к Тиману, Уралу и к Воронежскому массиву.

Плетневская свита и ее аналоги повсеместно залегают с размывом и несогласием на разновозрастных образованиях (от воьлинского горизонта до пород кристаллического фундамента) и перекрываются либо с размывом, либо с постепенным переходом отложениями усть-пинежской свиты и ее аналогов. Мощность рассматриваемых отложений колеблется от 20—30 до 50—70 м и увеличивается на севере и востоке платформы до 100—190 м.

На Подолии, в Львовско-Кишиневской впадине, в ольчадаевских базальных песчаниках обнаружены отпечатки *Nemiana simplex* Palij (Букатчук, 1975).

Основным, богато фаунистически охарактеризованным подразделением редкинского биостратиграфического горизонта является усть-пинежская свита Московской синеклизы и ее аналоги в Верхнекамской (верещагинская свита), Шкапово-Шиханской (старопетровская свита), Львовско-Кишиневской (от ямпольских до каяюских слоев включительно в Приднестровье и розничская, колковская свиты на Воьлини) впадинах, а также перевалокская и чернокаменская свиты Среднего Урала.

Усть-пинежская свита в Московской синеклизе трансгрессивно и несогласно залегают на различных пачках плетневской свиты, а также на различных толщах рифея в пределах рифейских прогибов и на породах кристаллического фундамента, там, где нет базальной плетневской свиты. Усть-пинежская свита на 90—75% сложена тонкоотмученными темно-зеленовато-серыми, темно-серыми и шоколадно-коричневыми аргиллитами, с пачками и тонкими прослоями алевролитов и песчаников. На основании циклического анализа и прослеживания трех маркирующих вулканокласто-осадочных горизонтов свита подразделяется на три подсвиты: лямицкую, тексинскую и кижмольскую (Солонцов, Аксенов, 1970). Наиболее полные разрезы свиты установлены в северной части Московской зоны, в Притиманье, где выделяются все три подчиненных цикла в ее составе и мощность свиты превышает 300—400 м (Котлас, Яренск, Лешуконское и др.). К югу, юго-западу и юго-востоку мощность свиты постепенно уменьшается за счет выпадения из разреза все более древних горизонтов.

В бассейне р. Мезени (скважины Койнас, Лешуконское, Сафоново, Усть-Няфта) за счет увеличения в составе глинистых пачек значительного количества глинистых алевролитов такого четкого деления усть-пинежской

свиты на подсвиты не наблюдается. К западу от меридиана Онежское озеро — Москва, где осевая зона Московской синеклизы приобретает субширотное простирание, строение усть-пинезской свиты начинает меняться. Значительно сокращается мощность свиты за счет выпадения из разреза двух верхних подсвит и предлюбимского размыва лямической подсвиты и в большом количестве появляются песчано-алевролитовые пестроцветные и красноцветные породы. Такие изменения наблюдаются и на северо-западе (от Прионежья к Финскому заливу) и на юго-западе (от Зубцова, Старицы к Рудне, Орше и западнее) субширотной полосы синеклизы.

Так, в Приладожье (Олонец, Каргиничи, Паша, Тумазы) мощность свиты не превышает 40 м, но здесь в ее составе еще присутствует характерная пачка массивных, плотных, с полураковистым изломом туфоаргиллитов, содержащих, по данным А.М. Оганесовой, пепловый материал.

В районе Ленинграда, Гатчины, Старой Руссы к усть-пинезскому уровню относится нижневалдайский цикл Л.В. Паасикиви, названный А.Н. Гейслером старорусской свитой. В этих разрезах уже нет характерных маркирующих пачек редкинского горизонта и мощность свиты не превышает 30—35 м, а чуть западнее линии Ленинград — Сиверская старорусская свита полностью выпадает из разреза валдайской серии.

На западе Московской синеклизы, в разрезах Рудни, Межи, Орши, Торопца, Богушевска, где аналоги усть-пинезской свиты выделяются под названием межинской (по В.Я. Бессоновой) свиты (Стратиграфия верхнедокембрийских и кембрийских..., 1979), присутствуют характерные пачки туфоаргиллитов и темно-серых, нередко обогащенных органическими пленками, аргиллитов. Однако разрез межинской свиты приобретает мелкую цикличность из-за присутствия 2—3 пачек светло-серых крупно- и разнозернистых песчаников и алевролитов. Мощность свиты не превышает 80—90 м.

Из-за резкой смены литолого-фациального облика валдайской серии западнее Чашниковско-Полоцкой зоны разломов выделить аналоги усть-пинезской свиты в составе песчано-конгломератовой толщи весьма затруднительно. Можно лишь предположительно к этому уровню отнести конгломераты, гравелиты и песчаники верхней половины "аркозовой толщи" В.Ф. Сакалаускаса в разрезах юго-восточной части Литвы и ее аналоги в северо-западной Белоруссии (Молодечно, скв. 12), где в составе аналога межинской свиты среди маломощной пачки коричневых и фиолетово-коричневых глин и алевролитов В.Я. Бессоновой установлен прослой бело-желтой монтмориллонитовой глины (Стратиграфия верхнедокембрийских и кембрийских..., 1979).

Практически все аналоги отпечатков бесскелетных организмов вендской фауны в пределах Московской синеклизы сделаны в отложениях усть-пинезской свиты. В скважине Яренск из самых верхов усть-пинезской свиты, под базальными глауконитовыми песчаниками любимской свиты, определена лишенная панциря трилобитообразная форма *Vendia sokolovi* Keller. В скважинах Ненокса и Лещуконск округлые отпечатки *Beltanelloides sorschevae* Sok.- *Beltanelliformis brunsaе* Menner найдены в верхней части нижнего, лямического осадочного цикла и в нижней части второго, тексинского осадочного цикла, то есть между первым и вторым вулканокласто-осадочными горизонтами. В скважине Усть-Пинега *Cyclomedusa davidi* Sprigg, найденная на глубине 611 м (Сиверцева, Станковский, 1982), приурочена к песчано-алевролитовой пачке основания третьего, кижмольского осадочного цикла. Стратиграфическое положение обнаруженных *Cyclomedusa davidi* Sprigg, *Tirasiana disciformis* Palij и отпечатков гидромедуз в скважине Патракеевка (Сиверцева, Станковский, 1982)

не столь ясное — либо они расположены между вторым и третьим, то есть в верхней части тексинского осадочного цикла, либо между первым и вторым вулканокласто-осадочными горизонтами, т.е. в верхней части нижнего, лямницкого осадочного цикла. Но самые богатые находки были сделаны в последние годы на Онежском полуострове и на Зимнем берегу Белого моря (Келлер и др., 1974; Келлер, Федонкин, 1976; Федонкин, 1978), среди которых определены птеридиниумы, дикинсонии, сцифомедузы, своеобразные членистоногие и др.

На Летнем берегу Онежского полуострова в окрестностях д. Сюзьма и по берегам р. Сюзьма найдены и описаны *Pteridinium simplex* Gurich., *P. nenoxa* Keller, *Dickinsonia costata* Sprigg, *Albumares brunsaе* Fedonkin, *Vendomia menneri* Keller, *Onega stepanovi* Fedonkin и др., а вся онежская биота насчитывает 13 родов и 15 видов мягкотелых, а также 10 родов и 13 видов ископаемых следов передвижения, пастьбы, питания и покоя (Келлер, Федонкин, 1976; Федонкин, 1978). Вероятнее всего, что эти находки приурочены к пачке алевро-пелитовых и псаммо-алевритовых пород, залегающей в верхней части тексинского (второго) осадочного цикла усть-пинежской свиты, много выше второго вулканокласто-осадочного горизонта.

На Зимнем берегу Белого моря М.А. Федонкиным (1978) обнаружена еще более богатая биота мягкотелых организмов. Здесь в обнажениях почти 100-метровой высоты фауна найдена в основном в двух песчано-алевролитовых горизонтах — почти у уреза воды и в самой верхней части обнажения. В нижнем слое найдены *Cyclomedusa davidi* Sprigg, *C. cf. plana* Glaessner et Wade, *Dickinsonia costata* Sprigg, *Pseudorhizostomites howchini* Sprigg, *Charnia* sp., *Charniodiscus* sp. и др.

В верхнем слое найдены более таксономически разнообразные и высокоорганизованные формы: *Tribrachidium heraldicum* Glaessner, *Dickinsonia costata* Sprigg, *D. cf. lissa* Wade, *D. cf. tenuis* Glaessner et Wade, *Ovatostucum* sp., *Cyclomedusa radiata* Sprigg, а также новые, более сложно устроенные формы медуз и плоских червей (Федонкин, 1978). Стратиграфическое положение зимнегорской биоты не совсем в настоящее время точно установлено. Есть предположения, что она либо целиком приурочена к усть-пинежской свите, либо нижний фаунистически охарактеризованный горизонт относится к усть-пинежской свите (зимнегорские слои), а верхний горизонт — к любимской свите котлинского биостратиграфического горизонта (Сиверцева, Станковский, 1982). Исходя из характера литологического разреза Зимних гор и его корреляции с разрезами глубоких скважин в Усть-Пинеге, Архангельске, Патракеевке, на Зимнем берегу обнажаются только усть-пинежские отложения. При этом верхняя часть обнажения (выше отметки 48 м над уровнем моря, выделенная в ергинские слои, отвечает песчано-алевролитовой пачке основания либо второго, тексинского осадочного цикла, либо основания третьего, кижмольского осадочного цикла усть-пинежской свиты.

В заключение описания находок вендской фауны в юго-восточном Беломорье необходимо отметить, что песчано-алевролитоглинистая толща, которая обнажается в районе с. Лямца (южный берег Онежского полуострова), относится к нижней части второго, тамецкого осадочного цикла усть-пинежской свиты и, так же как другие районы ее выходов на земную поверхность, требует тщательного изучения на предмет нахождения вендской фауны.

Для усть-пинежской свиты имеется ряд определений изотопного возраста (калий-аргоновым методом) по глаукониту — 596–607 млн. лет из разреза Калужской скважины (на юге Московской синеклизы), 600 млн. лет из нижнего песчано-алевритового пласта на Зимнем берегу и по витро-

кластическому туфу из первого (нижнего) вулканокласто-осадочного горизонта в Котласской опорной скважине — 600 млн. лет. В самое последнее время по тонкоотмученным глинам из нижней части разреза Зимних гор изохронным рубидиево-стронциевым методом А.А. Краснобаевым получено значение 627 ± 15 млн. лет. Это первая реперная геохронологическая точка для верхнего венда на Восточно-Европейской платформе.

В Верхнекамской впадине, разрезы верхнего венда которой непосредственно сливаются через Притиманье с Московской синеклизой, аналоги усть-пинежской свиты выделены в верещагинскую (кирсинскую) свиту подобного же трехчленного строения, мощности и в которой прослеживаются те же три вулканокласто-осадочных горизонта. В скважинах Кирс, Лойно и Ножовка в глинистой пачке нижнего осадочного цикла найдены отпечатки *Beltanelloides sorichevae* Sok. По витрокластическому туфу из первого, нижнего, вулканокласто-осадочного горизонта в скважине Кирс получена калий-аргоновым методом цифра изотопного возраста в 580 млн. лет.

На Среднем Урале, где разновозрастные отложения выходят на земную поверхность в бассейне р. Косъвы, Ю.Р. Беккером (1980) в чернокаменной свите сыльвицкой серии были обнаружены и описаны *Tirasiana* cf. *coniformis* Palij и *T. centralis* Becker.

Южнее, в Шкапово-Шиханской впадине к редкинскому горизонту в качестве аналога усть-пинежской свиты отнесена старопетровская свита. Она сложена тонким переслаиванием зеленовато- и темно-зеленовато-серых аргиллитов и алевролитов, с прослоями мелкозернистых песчаников, иногда обогащенных глауконитом. В разрезах Шихана, Караидель, Тастубы, Каирово и др. в составе толщи переслаивания прослеживаются маркирующий горизонт шоколадно-коричневых аргиллитов, сложенных смешанно-слоистыми минералами с содержанием монтмориллонитовых слоев до 30—40%. В старопетровской свите встречены также слои известковистых пород, структура которых, по данным Н.С. Лагутенковой, аналогична кальцитизированным витрокластическим туфам. Мощность свиты постепенно увеличивается от склонов Волго-Камского массива и Сарапульско-Красноуфимской седловины к осевой зоне впадины от первых метров до 220—400. Для старопетровской свиты на северо-востоке Татарии определен изотопный возраст по глаукониту в 595 млн. лет.

На юго-западе платформы, в Львовско-Кишиневской впадине, выделяются три района, отличающихся полнотой и характером построения разрезов отложений редкинського горизонта: Приднестровье, Молдавская плита и Волянь.

В Приднестровье, в долине р. Днестр и его притоков, расположены обнажения верхнего венда, которые не без оснований рассматриваются как типовые для изучения характера распространения и приуроченности к стратиграфическим подразделениям вендской фауны и флоры. Современная детальная стратиграфия разрезов Приднестровья разработана усилиями Л.Ф. Лугерсгаузена, Ф. Вэскэуцану, Г.Х. Дикенштейна, М.Ф. Сташука, Т. Ф. Евсева, П.Л. Шульги, К.Э. Якобсона, П.Д. Букатчука, В.С. Заики-Новацкого, В.А. Великанова и многих других.

Аналогом усть-пинежской свиты в Приднестровье является мощная, сложно построенная толща осадков в объеме ямпольских (косоуцких) слоев могилевской свиты, ярышевской и нагорянской свит. Такое сопоставление подтверждается их стратиграфическим положением, литологическим сходством, присутствием многочисленных отпечатков вендо-эдиарской фауны, "редкинського" комплекса микрофоссилий и данным определений изотопного возраста.

Ямпольские (косоуцкие) слои сложены светло-серыми песчаниками с редкими прослоями алевролитов и аргиллитов. Мощность песчаников выдержана и составляет обычно 15—20 м, реже достигает 30 м. В ямпольских песчаниках найдены многочисленные отпечатки *Nemiana simplex* Paliј.

В составе перекрывающей ярышевской свиты выделяются лядовские, бернашевские, броницкие и зиньковские слои. Лядовские слои, постепенно сменяющие ямпольские, сложены тонкослоистыми пестроцветными аргиллитами с прослоями песчаников, алевролитов и монтмориллонитовых глин. Мощность слоев не превышает 30 м.

Бернашевские слои имеют строение сложное и в их составе выделяют три пачки, которым П.Д. Букатчук (1975) дал собственные названия. Нижняя пачка, или немийские слои, представлены песчаниками с тонкими прослоями алевролитов, аргиллитов и бентонитов. Мощность немийских слоев до 13 м. В них обнаружены отпечатки *Nemiana simplex* Paliј. Средняя пачка, или борщовьярские слои, сложены тонкопереслаивающимися аргиллитами и алевролитами, иногда фосфатоносными, с прослоями бентонитовых глин. Мощность пачки до 6 м. Верхняя пачка, или котлубаевские слои, сложена разнотернистыми, иногда глауконитовыми песчаниками. В основании пачки залегает конгломерат мощностью до 0,6 м. Мощность котлубаевских слоев в Приднестровье не превышает 13 м, а южнее, в Молдавской, наиболее погруженной части впадины, увеличивается до 100 м (Каушаны, Вишневка, Яргара и др.). В котлубаевских слоях в Приднестровье обнаружен богатый комплекс отпечатков фауны: *Cyclomedusa plana* Glaessner, *C. serebriana* Paliј, *Tirasiana disciformis* Paliј, *T. coniformis* Paliј, *Nemiana simplex* Paliј, *Atakia vermiformis* Paliј (Палиј, 1975). По глаукониту из котлубаевских слоев определен изотопный возраст пород, равный 590 млн. лет.

Броницкие слои, как один из наиболее характерных слоев вендских толщ Львовско-Кишиневской впадины, сложены шоколадно-коричневыми, в виде пятен и прослов, светло-зелеными кремнистыми туфами, туфоаргиллитами и аргиллитами, с прослоями монтмориллонитовых глин. Южнее, в погруженной части впадины в их составе преобладают аргиллиты и туфоаргиллиты. Мощность слоев в Приднестровье от 8—10 до 37—40 м, а в погруженной части, в Молдавии, достигает 193 м. В броницких слоях в Подолии найдены *Bronicella podolica* Zaika—Nov., *Charniodiscus planus* Sok., *Medusites patellaris* Sok., *Planomedusites grandis* Sok.

Зиньковские слои, завершающие разрез ярышевской свиты в Приднестровье, сложены тонким переслаиванием аргиллитов, алевролитов и мелкозернистых песчаников. Мощность слоев обычно 14—32 м, а к югу увеличивается до 80 м.

Нагорянская свита в Приднестровье объединяет джуржевские и калюсские слои. Нагорянская свита с размывом залегает на подстилающих образованиях. В ее основании залегают песчаники, нередко крупно- и грубозернистые (джуржевские слои, до 10 м), а завершается разрез свиты характерными темно-серыми, черными битуминозными аргиллитами с конкрециями фосфоритов (калюсские слои, до 50 м). В калюсских слоях обнаружены флористические остатки *Vendotaenia antiqua* Gnilyov. (Гниловская, 1971), а в джуржевских слоях — отпечатки *Nemiana simplex* Paliј.

В южной Молдавской подзоне мощность джуржевских слоев увеличивается до 37 м, а калюсских до 156—240 м. Кроме того, разрез редкинско-го горизонта здесь надстраивается мощной толщей переслаивания темно-серых аргиллитов, алевролитов и мелкозернистых песчаников салкуцких и лунгуцких слоев (Букатчук, 1975) мощностью до 190 м. Эти слои вместе

с джуржевскими и калюсскими слоями объединены П.Д. Букатчуком в каушанскую свиту. В салкуцких слоях обнаружены многочисленные остатки *Vendotaenia antiqua* Gnivol. Суммарная мощность каушанской свиты постепенно увеличивается с севера на юг от 70—189 до 378 м.

В северной, Волынской зоне строение рассматриваемого разреза — аналогов усть-пинезской свиты — меняется. Здесь на чарторьской свите с размывом залегает розничская свита (Власов, 1979). В ее основании пачка вулканомиктовых песчаников и гравелитов, а выше преобладают аргиллиты и алевролиты. Темно-коричневые и шоколадно-коричневые аргиллиты с полураковистым изломом по внешнему виду очень напоминают бронницкие туфы. Мощность розничской свиты от 17 до 48 м.

Выше залегает колковская свита, которая по своему строению аналогична нагорянской свите Подолии. Но в отличие от калюсских слоев, аргиллиты верхней пачки здесь имеют красновато-коричневую и вишнево-бурую окраску. Мощность свиты до 100 м. Выше во всей Львовско-Кишиневской впадине, как и в других зонах платформы, залегают отложения котлинского горизонта, либо более молодые отложения фанерозоя.

Котлинский (поваровский) горизонт Восточно-Европейской платформы состоит из двух основных частей. Нижняя часть сложена преимущественно зеленоцветными, реже пестроцветными ритмически построенными толщами терригенных пород. К ней относятся любимская и котлинская свиты Московской синеклизы, велвинская свита Верхнекамской впадины, верхняя часть старопетровской свиты Шкапово-Шиханской впадины, каниловская и катлабужская свиты Львовско-Кишиневской впадины. Верхняя часть горизонта, сложенная преимущественно красноцветными терригенными образованиями, выделена в решминскую свиту Московской синеклизы, краснокамскую свиту Верхнекамской впадины, салиховскую свиту Шкапово-Шиханской впадины и суворовскую свиту Львовско-Кишиневской впадины.

Отложения любимской свиты, так же как и усть-пинезской, широко развиты в пределах Московской синеклизы и отсутствуют лишь в узких прибортовых ее зонах.

В северной приосевой части синеклизы любимская свита залегает согласно и с постепенным переходом на самых верхних подразделениях усть-пинезской свиты (Котлас, Яренск, Койнас и др.). К бортам синеклизы и особенно в западных районах субширотной ее подзоны наблюдается трансгрессивное, с размывом налегание отложений любимской (котлинской) свиты на различные подсвиты усть-пинезской свиты (Переславль, Редкино, Рудня и др.) и на породы кристаллического фундамента (Тапа, Паламузе и др.).

Мощность любимской свиты в приосевой подзоне достигает 380—480 м (Любим, Котлас, Решма, Аныб и др.) и постепенно сокращается к бортам и на юго-запад до 150—80 м и менее (Валдай, Порхов, Рудня, Рязань, Богущевск, Паламузе, Таученис, Илгай и др.). Детальные исследования, базирующиеся на принципах цикличности (ритмичности) и фациального анализа (Солонцов, Аксенов, 1970) позволили выделить и проследить в составе любимского осадочного цикла четыре подчиненных, более мелких ритма.

В основании каждого ритма залегают песчаниково-алевролитовые пачки, сложенные песчаниками и алевролитами, реже гравелитами и конгломератами, серой, зеленовато-серой, пестроцветной окраски. Завершаются ритмы аргиллито-алевролитовыми пачками, представленными темно-зеленовато-серыми, темно-серыми, в верхних частях пачек нередко пестроцветными аргиллитами, со значительным содержанием тонких прослоев, иногда пластов глинистых алевролитов. Выделенные ритмы достаточно выдержаны в

своем строении, мощности и распространении на значительной части синеклизы.

Нижний ритм, мощность которого обычно не превышает 120–160 м, пользуется наибольшим распространением в пределах синеклизы. Он прослеживается от самых северных до самых южных и западных ее районов. На западе и юго-западе, в Ленинградской области, Эстонии, Латвии, Литве, Белоруссии отложения нижнего ритма выделяются под названием верхне-валдайской или собственно котлинской свиты и объеме гдовских песчаников и ламинаритовых глин.

Наиболее глинистые разрезы ламинаритовой пачки (с содержанием аргиллитов не менее 80%) установлены в полосе, протягивающейся от Ленинграда на Порхов, Старую Руссу, Невель и в районе Рыбинска, Любима. Здесь аргиллиты имеют облик типичных "ляминаритовых глин", нередко приобретающих темно-серую, почти черную окраску за счет массового присутствия пленок органического вещества ("ляминаритовых" пленок). Для этих же районов характерно присутствие стяжений сидерита и пирита.

К западу ламинаритовые (котлинские) глины постепенно обогащаются алевролитами и песчаным материалом, становятся пестроцветными и фациально замещаются песчаниками и гравелитами гдовских слоев. В приосевой части Московской синеклизы, по направлению к Притиманью (Котлас, Яренск) и к северо-западному крылу (Архангельск, Усть-Пинега) алевролит-аргиллитовые пачки всех ритмов обогащаются алевролитовым материалом и содержание аргиллитов не превышает 60–70%.

Аналогична построена и велвинская свита в Верхнекамской зоне. Велвинская свита распространена на значительно меньшей площади, чем верещагинская. В большинстве разрезов, где велвинская свита не подвергалась размыву, в ее составе прослеживается три (Старцево, Кочевое) или четыре (Тимшер) подчиненных цикла, состоящих из песчанико-алевролитовых и алевролит-аргиллитовых пачек.

На юго-западе платформы, в Львовско-Кишиневской впадине, выделяются две зоны, несколько отличные по полноте строения котлинского горизонта. В северной зоне, охватывающей Приднестровье и Волынь, к нему относится каниловская свита, а в южной зоне, наиболее погруженной части впадины, примыкающей к Добрудже, — катлабухская свита.

Каниловская свита залегает с размывом и несогласием на различных свитах редкинского горизонта и на породах кристаллического фундамента.

В основании свиты обычно залегает маломощный (до 5 м) пласт разнородных песчаников, гравелитов и, редко, конгломератов. Для основной части каниловской свиты характерно ритмичное чередование пачек мелкозернистых полимиктовых песчаников и алевролитов и пачек тонкого переослаивания аргиллитов и алевролитов. Окраска пород от зеленовато-серой, темно-серой до фиолетово-коричневой и шоколадно-коричневой. Красноцветная окраска наиболее характерна для глинисто-алевролитовых пачек Подолии. Темно-серая, почти черная окраска аргиллитовых толщ наиболее типична для разрезов Молдавской зоны.

В темноцветных аргиллитовых пачках на плоскостях наслоения часты темно-коричневые и черные пиритизированные пленки органического вещества с обрывками лентовидных бурых водорослей *Vendotaenia antiqua* Gnilov. и в верхней части — *Tyrasotaenia podolica* Gnilov.

Мощность каниловской свиты в северной и восточной части обычно не превышает 200 м и увеличивается до 300–320 м на юго-западе зоны, около Предкарпатского прогиба, а на крайнем юге зоны, в Преддобруджье, мощность ее аналога (но в значительно большем объеме) — катлабухской свиты — достигает 600–700 м.

Красноцветные толщи верхней части котлинского горизонта, в отличие от подстилающих образований валдайской серии, развиты на более ограниченных площадях, тяготеющих к периферическим частям платформ и приосевым, наиболее погруженным участкам зон локализации верхнего венда.

Решминская свита, завершающая разрез валдайской серии Московской синеклизы, залегает на различных толщах любимской свиты и перекрыта в приосевой части сероцветными отложениями ровенского горизонта балтийской серии, включаемого обычно в состав нижнего кембрия. Решминская свита сложена красноцветными и пестроцветными, часто и закономерно чередующимися пластами и пачками полевошпатово-кварцевых и полимиктовых песчаников, алевролитов и аргиллитов. В южных районах содержание песчаников и алевролитов не превышает 30—40% от разреза свиты, а в северных — увеличивается до 60—70%. При этом в северных районах, тяготеющих к Тиману (Котлас, Койнас), песчаники преимущественно полимиктовые, а в расположенных ближе к Балтийскому щиту (Усть-Пинега) — преобладают кварцевые песчаники. Для решминских отложений характерно присутствие трещин усыхания, глиняных катунов, зеркал скольжения и, иногда, пленок галита. Мощность решминской свиты в южных районах Московской синеклизы (Редкино, Переславль-Залесский, Любим) не превышает 150—230 м, а к северу постепенно увеличивается до 420—500 м и более (Котлас, Койнас, Ценогора, Усть-Няфта).

Широко развиты аналогичные красноцветные отложения, выделенные в краснокамскую свиту, и на востоке платформы, в Верхнекамской впадине. Сложена она красноцветными и пестроцветными, невыдержанными в пространстве пластами и пачками полимиктовых песчаников, алевролитов и аргиллитов. В разрезах, тяготеющих к Уралу и Тиману, количество песчаников и алевролитов достигает 60—80% от объема свиты. Мощность свиты от юго-западных районов постепенно увеличивается на северо-восток к Тиману и Уралу от 150—200 до 500 м и более.

Разрез верхней части котлинского горизонта в Шкапово-Шиханской впадине в значительной степени отличается от разрезов Московской и Верхнекамской зон. К этому уровню здесь относятся отложения шкаповской подсерии, в которых красноцветные песчаники слагают только нижнюю часть (салиховская свита), а выше преобладает темноцветная толща тонкого переслаивания аргиллитов и алевролитов (карпинская свита). Максимальная мощность салиховской свиты — до 320 м — установлена в центральной части впадины (Шкапово). К западу и северу мощность свиты постепенно уменьшается до 30—50 м и менее. Мощность карпинской свиты от западных и северо-западных районов постепенно увеличивается на восток до 658 м (Шихан).

Для карпинской свиты И.К. Чепиковой определен валдайский комплекс микрофоссилий.

И, наконец, мощные красноцветные образования котлинского горизонта развиты на крайнем юго-западе платформы, в южной части Львовско-Кишиневской впадины (Вишневка, Яргара, Суворово, Мирное), где они выделены в суворовскую свиту. Суворовская свита представлена преимущественно красноцветными полимиктовыми песчаниками, с прослоями гравелитов, конгломератов, в средней и верхних частях с прослоями и пачками алевролитов и аргиллитов.

На Восточно-Европейской платформе красноцветные отложения верхней части котлинского (поваровского) горизонта палеонтологически не охарактеризованы. Но на Среднем Урале, в их несомненном стратиграфическом аналоге, в усть-сылвицкой свите, Ю.Р. Беккером (1980) найдена

Arumberia banksi Glaessner et Walter. Эта находка, очень важная для определения верхней возрастной границы сylvицкой серии Среднего Урала, особенно ценна тем, что значительно расширен вертикальный диапазон нахождения вендско-здиакарской фауны — практически на весь верхний венд.

В верхневендское время произошло основное развитие байкальского орогенеза в обрамляющих Восточно-Европейскую платформу геосинклинально-складчатых областях и одновременное ее опускание. В результате был впервые образован ее плащеобразный, плитный осадочный чехол, сформировавшийся преимущественно за счет поступления на платформу аллохтонного терригенного и вулканического материала. На стыке древней платформы и возникших складчатых сооружений палео-Урала, палео-Тимана, палео-Добруджи и Карпат развивались вендские краевые прогибы, сменяемые (в сторону платформы) краевыми впадинами и интракратонными синеклизами.

В раннередкинское время (плетневское) происходила ингрессия моря на платформу по наиболее пониженным участкам довалдайского рельефа. В этих впадинах в условиях гумидного, но, скорее всего, холодного климата формировались пролювиально-аллювиальные и озерно-лагунные осадки. Усть-пинезское время характеризуется максимальным развитием трансгрессии эпиконтинентального верхневендского морского бассейна на платформу и мощным проявлением эксплозивного орогенного вулканизма в областях ее обрамления. Поступавший воздушным путем пепловый материал сформировал прекрасные, не зависящие от фациальных особенностей, маркирующие вулканокласто-осадочные горизонты.

По мере развития орогенеза, в котлинское время все в большем количестве поступал аллохтонный терригенный материал, который, заполнив краевые прогибы, оттеснял морской бассейн в глубь платформы. И в рещинское время наступил пик регрессии моря, когда в складчатых сооружениях и краевых прогибах накапливалась только континентальная красноватая моласса, а в резко сократившихся по площади бассейнах в центральных районах платформы формировались пестроцветные песчаноглинистые отложения в мелководно-морских и прибрежно-морских условиях, но уже климат был теплым, с чередованием влажных и сухих сезонов.

В пределах значительной части Восточно-Европейской платформы верхневендские отложения перекрыты терригенными же образованиями балтийской серии, традиционно относимой к дотрилобитовым слоям нижнего кембрия. Но еще при первоначальном выделении венда Б.С. Соколов подчеркнул его тесную связь с балтийской серией. Эта связь проявляется и в литологическом ее облике, строении, условиях залегания и распространения, а главное — в палеонтологической преемственности с подстилающими и перекрывающими ее отложениями, что позволяет видеть в вендско-балтийско-кембрийской последовательности смены органического мира единый, неразрывный процесс его эволюции.

Отложения балтийской серии широко распространены в центральной и западной частях Московской синеклизы, на Волини, в Подолии и на крайнем юго-западе Львовско-Кишиневской впадины. В большинстве разрезов в основании балтийской серии присутствует чрезвычайно выдержанный по своей литологической характеристике (кварцевые, нередко с глауконитом песчаники, гравелиты, реже конгломераты) базальный горизонт, который с размывом залегает на различных свитах верхнего венда и лишь на самом западе Московской синеклизы (в Эстонии) на породах кристаллического фундамента. Однако в некоторых разрезах эта граница очень не четкая и даже допускается наличие постепенного перехода (Кириянов, 1979). В це-

лом можно отметить, что условия залегания балтийской серии не отличаются от условий залегания отдельных свит валдайской серии и ее аналогов.

Балтийская серия сложена преимущественно зеленовато-серыми, в верхней части голубовато-зелеными, так называемыми "синими", реже пестроцветными глинами, алевролитами и в подчиненном количестве песчаниками. Благодаря пачке алевролитов и песчаников в средней части балтийская серия подразделяется на два подчиненных осадочных ритма. При общей мощности серии до 150—175 м, мощность нижнего ритма не превышает 28—62 м, а верхнего ритма достигает 70—109 м.

Для нижнего ритма характерно появление и широкое распространение остатков сабеллидитид — *Sabellidites cambriensis* Jan., *Paleolina* sp., *Saarina tenera* Sok., *Calyptrina striata* Sok., *Sokoloviana costata* Kirjan. В глинистой пачке этого ритма развиты акритархи *Leiosphaeridia* и *Asperatopsophosphaera*, которые типичны для валдайской серии, а также своеобразные *Teophipolia lacerata* Kirjan. Из вендотенид встречены *Tirasotaenia* Gnilov. и *Dvini* Gnilov.

Во втором ритме, в нижней части, наряду с проходящими сабеллидитидами, присутствуют многочисленные *Platisolenites antiquissimus* Eichw., появляются своеобразные трубки *Onuphionella agglutinata* Kirjan. и *Serpulites* (?) *petropolitanus* Jan. Возможно, что к верхней части этого же ритма относятся находки первых *Mobergella* (Рыбинск, скв. 5). Резко изменяется комплекс акритарх, основу которого составляют роды *Leiomarginata*, *Gnomarginata*, *Tasmanites*.

Такое распределение флоры и фауны позволяет надежно трассировать нижнее подразделение как ровенский биостратиграфический горизонт, или зону *Sabellidites*, по В.В. Кирьянову, а верхнее подразделение — как лонтовасский горизонт, или зону *Platisolenites*, по В.В. Кирьянову.

Балтийская серия с размывом и резким несогласием в западных регионах платформы перекрывается песчано-глинистыми отложениями талсинского (-люкатиного) горизонта, охарактеризованного впервые трилобитами, вольбортеллами, брахиподами и другими ископаемыми. В этих отложениях появляются и широко представлены типичные палеозойские роды акритарх — *Baltisphaeridium*, *Cymatiosphaera*, *Estiastra* и др. (Стратиграфия верхнедокембрийских и кембрийских..., 1979).

Все это позволяет относить данные отложения к трилобитовым слоям нижнего кембрия, а подстилающую их балтийскую серию почти в полном объеме, за исключением слоев с *Mobergella* (Хоментовский, 1976), или же только в объеме ровенского горизонта (Rozanov, Sokolov, 1982) включать в состав венда. Таким образом, лонтовасский горизонт целиком или только слои с *Mobergella* отвечают дотрилобитовой ассоциации нижнего кембрия — томмотскому, или алданскому, по В.В. Хоментовскому, ярусу.

В историко-геологическом плане наиболее четкая граница верхневендско-балтийской ассоциации осадков наблюдается в их кровле. И, несмотря на то что во многих районах платформы наблюдается размыв в основании балтийской серии, все же нельзя исключить вероятность постепенной связи балтийской серии с верхневендскими отложениями и, более того, фациального замещения, по крайней мере, верхней части красноцветов решминской свиты (особенно в районах, где ее мощность резко увеличивается) отложениями балтийской серии. Об этом свидетельствуют такие факты, как появление в составе балтийской серии красноцветных пачек по периферии ее распространения, особенно в районах, где одновременно в верхней части увеличивающихся в мощности красноцветных толщах появляются прослойки ярко-зеленых, голубых глин. Именно из этих частей разреза на севере Мос-

ковской синеклизы (Койнас) В.А. Рудавской были определены, наряду с лейосферидиумами и трахисферидиумами, балтисферидиумы.

С другой стороны, необходимо учитывать, что и в отложениях верхнего венда (валдайской серии) отмечено появление, к сожалению точно не определенных, остатков плоских червей.

Таким образом, историко-геологические данные не противоречат отнесению балтийской серии к венду.

В настоящее время получило общее признание, что единственным принципом при установлении типовой нижней границы кембрия и соответственно границы докембрия и кембрия может быть только принцип палеонтологический, т.е. она должна зафиксировать, как и при проведении границ всех систем фанерозоя, этап в развитии органического мира Земли (Cowie, 1978; Rozanov and Sokolov, 1982; Келлер, 1982; и др.).

В результате многолетней работы Международная рабочая группа МПГК по границе докембрия—кембрия пришла к выводу, что наиболее удовлетворительным вариантом границы может быть подошва томмотского яруса Сибири (Cowie, 1978). Поскольку граница докембрия—кембрия—его прежде всего граница венда—кембрия, немакит-далдынский горизонт является в таком случае верхним подразделением венда Сибири, как это уже ранее предлагали Б.С. Соколов (1974), В.В. Хоментовский (1976) и др.

При корреляции разрезов вендско—нижнекембрийской ассоциации Сибирской и Восточно-Европейской платформы большинство исследователей склонны к выводу, что наиболее приемлемым вариантом проведения границы докембрия—кембрия на Восточно-Европейской платформе является кровля ровенского горизонта, как аналога немакит-далдынского (Rozanov, Sokolov, 1982; Келлер, 1982).

В этом случае в составе верхнего венда Восточно-Европейской платформы, как стратотипической его местности, выделяются три четких биостратиграфических горизонта:

1. Редкинский горизонт — слои с богатой фауной бесскелетных Metazoa и, в верхней части, слентовидными многоклеточными растениями рода *Eoholinia*.

2. Котлинский горизонт — слои с флорой *Vendotaenia* и, в верхней части, с *Tyrasotaenia*, редкой фауной бесскелетных организмов и своеобразными следами жизнедеятельности организмов.

3. Ровенский горизонт — слои с древнейшими тубулярными организмами.

Эти уровни являются наиболее стабильными для серии слоев, непосредственно подстилающих отложения с ассоциацией древнейших "скелетных" организмов нижнего кембрия, и имеют глобальный характер (Соколов, 1974; Rozanov and Sokolov, 1982; Келлер, 1982).

Разрезы вендско-кембрийской переходной ассоциации Восточно-Европейской платформы позволяют установить верхнюю границу венда в любом варианте (кровле или подошве ровенского горизонта, или же в кровле лонтовасского горизонта) палеонтологическим методом.

Сложнее обстоит дело с обоснованием нижней границы венда. Сейчас нет данных для установления ее на палеонтологической основе. Это дело будущего. Наиболее же четкой нижней границей венда является его климато-литостратиграфический горизонт — тиллиты лапландского оледенения. В сочетании с историко-геологическими и геохронологическими данными он вполне удовлетворительно трассирует нижнюю границу венда практически на всех континентах (Соколов, 1971; Хоментовский, 1976; и др.).

Таким образом, венд Восточно-Европейской платформы и ее обрамления (Средний Урал), как сложно построенное геологическое тело позднего

докембрия, по степени изученности его историко-геологических особенностей, структуры и возрастного положения, характера границ, биостратиграфического расчленения, соотношения с палеонтологическими последовательностями нижнего кембрия несомненно имеет определенные преимущества перед одновозрастными образованиями других регионов мира и может служить эталоном для самого верхнего докембрийского подразделения общей шкалы.

ЛИТЕРАТУРА

- Аблизин Б.Д., Ключина М.Л., Курбацкая Ф.А., Курбацкий А.М.* Верхний рифей и венд Западного склона Среднего Урала. М.: Наука, 1982. 140 с.
- Аксенов Е.М., Келлер Б.М., Соколов Б.С.* и др. Общая схема стратиграфии верхнего докембрия Русской платформы. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1978, № 12, с. 17–34.
- Беккер Ю.Р.* Обоснование выделения венда на Урале. — В кн.: Доордовикская история Урала. Свердловск, 1980, ч. 2. Стратиграфия, с. 33–47. Препр.
- Бессонова В.Я., Чумаков Н.М.* Оршанская впадина и западная часть Московской синеклизы. — В кн.: Стратиграфия верхнедокембрийских и кембрийских отложений запада Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1979, с. 69–96.
- Брунс Е.П.* Северо-западные, центральные и северные районы. — В кн.: Стратиграфия СССР. М.: Гостоптехиздат, 1963, т. 2. Верхний докембрий, с. 22–46.
- Букатчук П.Д.* Верхнедокембрийские образования осадочного чехла юго-западной окраины Восточно-Европейской платформы: Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Киев, 1975. 28 с.
- Власов Б.И.* Венд Вольныи. — В кн.: Стратиграфия верхнедокембрийских отложений запада Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1979, с. 119–130.
- Воловник Б.Я.* Петрология и минералогия трапповой формации Вольно-Подольи: Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Львов, 1971. 28 с.
- Гилловская М.Б.* Древнейшие растения венда Русской платформы. — Палеонтол. журн., 1971, № 3, с. 101–107.
- Келлер Б.М.* О границе венда и кембрия. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1982, № 2, с. 5–12.
- Келлер Б.М., Кратц К.О.* Общая стратиграфическая шкала докембрия СССР и пути ее совершенствования. — В кн.: Общие вопросы расчленения докембрия СССР. Л.: Наука, 1979, с. 127–146.
- Келлер Б.М., Меннер В.В., Степанов В.А., Чумаков Н.М.* Новые находки Metazoa в вендомии Русской платформы. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1974, № 12, с. 130–134.
- Келлер Б.М., Федонкин М.А.* Новые находки окаменелостей в валдайской серии докембрия по р. Сюзьме. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1976, № 3, с. 38–44.
- Кирьянов В.В.* Кембрий. — В кн.: Стратиграфия верхнедокембрийских и кембрийских отложений запада Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1979, с. 151–177.
- Клевцова А.А.* О глубинном строении Пачелмского прогиба и истории его развития в позднем докембрии. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1968, № 1, с. 3–11.
- Махнач А.С., Веретенников Н. В.* Вулканогенная формация верхнего протерозоя (венда) Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1970. 232 с.
- Махнач А.С., Веретенников Н.В., Шкуратов В.И.* Стратиграфическая схема верхнего протерозоя Белоруссии. — Докл. АН БССР, 1976, т. 18, № 5, с. 453–456.
- Объяснительная записка к схеме стратиграфии верхнего докембрия Русской платформы. Киев, 1978. 36 с. Препр.
- Палий В.М.* Ископаемые остатки Metazoa и следы жизнедеятельности в древней терригенной толще (венд—нижний кембрий) Подольского Приднестровья: Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Киев, 1975. 27 с.
- Сиверцева И.А., Станковский А.Ф.* Новые данные по геологии верхнедокембрийских отложений северо-запада Архангельской области. — Вестн. ЛГУ, 1982, № 12, с. 30–40.
- Соколов Б.С.* О возрасте древнейшего осадочного чехла Русской платформы. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1952, № 5, с. 21–31.
- Соколов Б.С.* Венд севера Евразии. — Геология и геофизика, 1971, № 6, с. 13–22.
- Соколов Б.С.* Вендский этап в истории Земли. — В кн.: Палеонтология: (Международ. геол. конгр. XXIV сес. Докл. сов. геологов). М.: Наука, 1972, с. 114–132.
- Соколов Б.С.* Проблемы границы докембрия и кембрия. — Геология и геофизика, 1974, № 2, с. 3–29.
- Солонцов Л.Ф., Аксенов Е.М.* О стратиграфии валдайской серии Восточно-Европейской платформы. — Изв. вузов. Геология и разведка, 1970, № 6, с. 3–13.

- Стратиграфия верхнедокембрийских и кембрийских отложений запада Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1979. 235 с.
- Ушакова З.Г. Нижнепалеозойская трапповая формация западной части Русской платформы. Л.: Гостеолтехиздат, 1962. 86 с. (Тр. ВСЕГЕИ. Н.С.; № 80).
- Федонкин М.А. Новое местонахождение бесскелетных Metazoa в венде Зимнего берега. — Докл. АН СССР, 1978, т. 239, № 6, с. 1423—1426.
- Хоментовский В.В. Венд. Новосибирск: Наука, 1976. 271 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 243).
- Чумаков Н.М. Лалландское оледенение. — В кн.: Этюды стратиграфии. М.: Наука, 1974, с. 71—96.
- Чумаков Н.М. Докембрийские тиллиты и тиллоиды. М.: Наука, 1978. 202 с.
- Cowie J.M. IUGS/IGCP Project 29. Precambrian—Cambrian boundary working group in Cambridge. — Geol. Mag., 1978, vol. 115, p. 151—152.
- Glaessner M.F. New fossils from the base of the Cambrian in South Australia. — Trans. Roy. Soc. S. Austral., 1958, vol. 88, p. 129—144.
- Glaessner M.F. The oldest fossil faunas in South Australia. — Geol. Rdsch., 1959, Bd. 47, S. 522—531.
- Gürch G. Die bislang ältesten Spuren von Organismen in Südafrika. — In: Intern. Geol. Congr., Pretoria. 1930, vol. 15, p. 670—680.
- Pringle I.R. Rb—Sr age determinations of shales associated with the Varanger ice age. — Geol. Mag., 1973, vol. 109, N 6, p. 465—560.
- Sprigg R.S. Early Cambrian (?) jellyfishes from Flinders Ranges, South Australia. — Trans. Roy. Soc. S. Austral., 1947, vol. 71, p. 212—224.
- Rozanov A. Yu., Sokolov B.S. Precambrian—Cambrian Boundary: Recent state of knowledge. — Precamb. Res., 1982, vol. 17, p. 125—131.
- Termier H., Termier G. L'ediacarien, premier etage paleontologique. — Rev. gén. sci. pures et appl., 1960, vol. 67, N 3/4, p. 79—87.

УДК 561—255

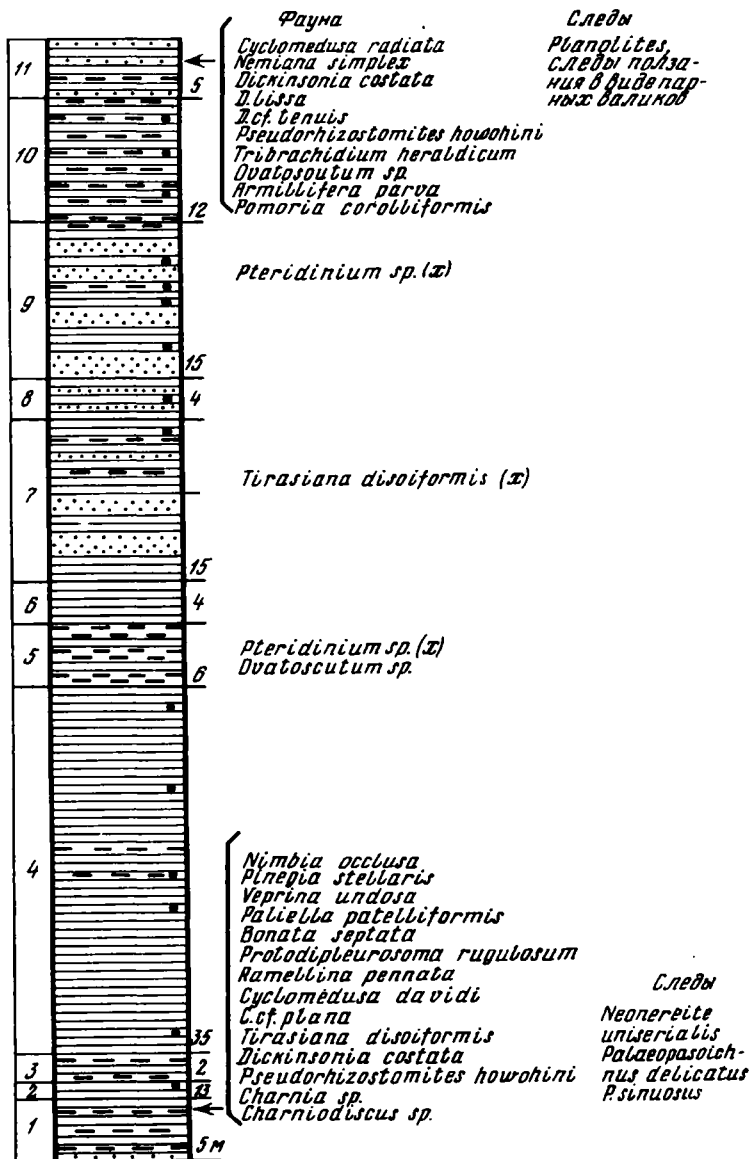
А.Л. РАГОЗИНА

МИКРОФОССИЛИИ БЕЛОМОРСКОЙ БИОТЫ ВЕНДА И ИХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Отложения верхнего венда Зимнего берега Белого моря (север Архангельской области) содержат многочисленные микрорастительные остатки, выделенные в результате химического растворения (Рагозина, 1981). Эти находки представляют интерес в связи с тем, что они обнаружены в слоях, содержащих древнейшую фауну бесскелетных Metazoa, открытых М.А. Федонкиным (Федонкин, 1978, 1981; Соколов, 1976, 1977, 1980). Вендско-эдиакарская биота, как отмечает Б.С. Соколов, имеет исключительно важное значение для выделения и биостратиграфии вендской системы в планетарном масштабе. В составе валдайской серии севера Архангельской области выделяются редкинский и котлинский горизонты, содержащие различные комплексы микрофоссилий.

Нами было проведено микропалеофитологическое исследование мощных (до 120 м) обнажений Зимнего берега Белого моря протяженностью свыше 8 км. По микропалеофитологическим данным возраст этих отложений оценивался по-разному. Б.В. Тимофеев (1966) относил эти образования к нижнему кембрию (синие глины) балтийского комплекса, хотя не исключал возможности присутствия в нижней части разреза верхов вендского комплекса. В работе А.Ф. Станковского и др. (1981) в обнажениях Зимних гор выделяются редкинский и котлинский горизонты. И.А. Сиверцева (Сиверцева и др., 1981) комплекс микрофоссилий зимнегорских слоев сопоставляет с котлинским, но отмечает сходство и с редкинским.

Вендские образования Зимнего берега представлены пологозалегавшими сероцветными и пестроцветными аргиллитами и песчаниками (см.



Разрез верхнего венда (редкинский горизонт) на Зимнем берегу Беломорья (по М.А. Федонкину, 1981)

Примечание: точки — пробы, содержащие микрофоссилии

рисунок). В нижней части разреза преобладают сероцветные алевролиты и аргиллиты с редкими прослоями песчаников. В этих слоях найдены многочисленные отпечатки древнейших мягкотелых организмов (Федонкин, 1981). Непосредственно над этими слоями в глинистой пачке обнаружены немногочисленные микрофоссилии: *Leiosphaeridia minor* (Schep.), *L. pelucida* (Schep.), *L. culta* (Andr.), *L. sp.*, *Trachysphaeridium laminaritum*

Tim., *Stictosphaeridium sinapticuliferum* Tim., *Symplastosphaeridium* sp. Единично отмечены *Orygmatosphaeridium rubiginosum* Andr., нитчатые водоросли *Oscillatoriopsis magna* Tynni et Bonner, *Oscillatorites* sp. В верхней части слоя 4 (см. рисунок), представленного мощной глинистой пачкой, найдены: *Leiosphaeridia minor* (Schep.), *L. pelucida* (Schep.), *L. aperta* (Schep.), *L. effusa* (Schep.), *L. bituminosa* Tim., *L. gigantea* (Schep.). Изредка встречаются *Orygmatosphaeridium rubiginosum* Andr., *Favosphaeridium favosum* Tim., *F. sp.*, *Synsphaeridium conglutinatum* Tim., *Symplastosphaeridium* sp. В этих слоях впервые появляются немногочисленные микрофоссилии, сложно закрученные по спирали, имеющие несколько витков. Они отнесены к *Volyniella valdaica* (Schep.) Aseeva и V. sp. Характерно присутствие обильных нитчатых водорослей. Мелкие (10–20 мк), преимущественно гладкие формы, мы рассматриваем в составе *Leiotrichoides typicus* Herm. Нити, состоящие из многочисленных трихомов, отнесены к *Polytrichoides aff. lineatus* Herm. Лентовидные водоросли, образующие петлеобразные переплетения, шириной 15–30 мк, рассматриваются в составе *Tortunema aff. sibirica* Herm. Фрагменты своеобразных трубчатых организмов шириной от 30 до 80–100 мк, с отчетливо выраженным клеточным строением, присутствием темных дифференцированных зон, включений и кольцеобразных утолщений отнесены к роду *Oscillatoriopsis* Schopf. Выделяются виды *Oscillatoriopsis magna* Tynni et Bonner, *Oscillatoriopsis constricta* Tynni et Bonner, *O. sp.* Среди этих образований, возможно, встречаются микрофоссилии из группы *Rudnjana Golub* (Голуб, 1979), описанных из редкинской (смоленской) и гдовской свит верхнего венда Оршанской впадины (Восточно-Европейская платформа). В нашем материале, по-видимому, присутствуют микрорастительные остатки, характеризующие различные стадии жизненного цикла осцилляториевых водорослей. Они классифицируются в основном по размеру, наличию или отсутствию темных зон и клеточных перегородок. Плоские, лентовидные, плавно изогнутые водоросли (ширина до 15–30 мк) с ясно различимыми клеточными перегородками отнесены к виду *Oscillatorites wernadskii* Schep. В верхней части разреза венда Зимнего берега Белого моря увеличивается количество нитчатых водорослей, появляются обильные растительные пленки, более многочисленны сфероморфные микрофоссилии. Преобладают тонкие оболочки, преимущественно рода *Leiosphaeridia* Eis., среди которых присутствуют *Leiosphaeridia pelucida* (Schep.), *L. culta* (Andr.), *L. minor* (Schep.), *L. effusa* (Schep.), *L. bituminosa* Tim., *L. aperta* (Schep.), *L. sp.* Характерно появление крупных микрофоссилий (до 300–500 мк), отнесенных к *Trachysphaeridium magnum* Tim. и *Leiosphaeridia gigantea* (Schep.). Присутствуют также сложноорнаментированные оболочки *Favosphaeridium favosum* Tim., *F. sp.*, *Stictosphaeridium sinapticuliferum* Tim. и *S. pectinale* Tim. Отмечена своеобразная многослойная форма *Stratimorphis plana* Aseeva, описанная Е.А. Асеевой (1976) из верхнего венда (ломозовская, лиозненская свиты) Вольно-Подолии. Единично присутствуют микрофоссилии *Orygmatosphaeridium rubiginosum* Andr. и *Vavlinella faveolata* Schep. Богатый комплекс микрофоссилий, аналогичный описанному ниже, встречен в верхней глинистой пачке слоя 10 непосредственно под слоем 11 (см. рисунок), в котором содержится разнообразная фауна бесклеточных *Metazoa*. По мнению М.А. Федонкина (1981), в верхней части разреза древнейшие *Metazoa* отличаются более высокой организацией и таксономическим разнообразием. Эти отложения представлены красноцветными и пестроцветными песчаниками, алевролитами и аргиллитами, в которых микрофоссилии отсутствуют.

Стратиграфическое распространение растительных микрофоссилий, встречающихся в беломорской биоте венда, в докембрии-кембрии Восточно-Европейской платформы

Виды микрофоссилий	Система					
	Верхний рифей	Венд				Нижний кембрий
	Серия	Горизонты				Горизонты
	Кудаш	Древянский	Редкинский	Котлинский	Ровенский	Лонтоваский
<i>Kildinella hyperborea</i> Tim.		-----				
<i>Leiosphaeridia minor</i> (Schep.)		-----				
<i>Leiosphaeridia pelucida</i> (Schep.)		-----				
<i>Leiosphaeridia culta</i> (Andr.)						
<i>Leiosphaeridia bituminosa</i> Tim.						
<i>Leiosphaeridia aperta</i> (Schep.)						
<i>Leiosphaeridia effusa</i> (Schep.)						
<i>Leiosphaeridia gigantea</i> (Schep.)		-----				
<i>Trachysphaeridium laminaritum</i> Tim.		-----				
<i>Trachysphaeridium magnum</i> (Schep.)						
<i>Stictosphaeridium sinapticuliferum</i> Tim.		-----				
<i>Stictosphaeridium pectinale</i> Tim.						
<i>Favosphaeridium favosum</i> Tim.						
<i>Stratimorphis plana</i> As.						
<i>Orygmato-sphaeridium rubiginosum</i> Andr.		-----				
<i>Bavlinella faveolata</i> Schep.						
<i>Synsphaeridium conglutinatum</i> Tim.						
<i>Symplassosphaeridium</i> sp.			-----			
<i>Volyniella valdaica</i> (Schep.) As.			-----			
<i>Leiotrichoides typicus</i> Herm.						
<i>Polytrichoides aff. lineatus</i> Herm.						
<i>Tortunema aff. sibirica</i> Herm.						
<i>Oscillatorites wernadskii</i> Schep.						-----
<i>Oscillatoriopsis magna</i> Tynni et Bonner						
<i>Oscillatoriopsis constricta</i> Tynni et Bonner						
<i>Palaeolyngbia</i> sp.			-----			
<i>Rudnjana</i> Golub						

Примечание: _____ широко распространены, ----- редкие находки

Комплекс микрорастительных остатков, характеризующий зимнегорские слои редкинского горизонта Зимнего берега Белого моря, можно сопоставить с комплексом, выделенным Е.А. Асеевой (1976) из ярьшевской свиты (лядовские и зиньковские слои) Вольно-Подполи. К ярьшевской свите приурочены также находки фауны бесскелетных Metazoa (Палий, 1976). Некоторые черты сходства отмечены также с комплексами микрофоссилий, описанных Н.А. Волковой (1964) в отложениях верхнего венда (редкинский горизонт) Подмосковья и И.Н. Голуб (1974) в верхнебавлинских отложениях Пермского Приуралья.

В отложениях верхнего венда (редкинский горизонт) Зимнего берега установлен более богатый и своеобразный комплекс микрорастительных остатков (см. таблицу). Характерной особенностью этого комплекса является присутствие многочисленных нитчатых водорослей и лейосферидий преимущественно с тонкой оболочкой (табл. III, IV). Среди нитчатых водорослей (р. *Oscillatoriopsis* Schopf) с хорошо различимыми клеточными перегородками встречаются фрагменты, ширина которых достигает 90–100 мк. Отмечены нити, содержащие кольцеобразные утолщения с тяжами, напоминающие плазмодесмы и своеобразные "тельца" небольшого

размера. Характерны мелкие (10–20 мк) асепатные формы, часто образующие скопления. Они отнесены к роду *Leiotrichoides* Herm. (*Leiotrichoides typicus* Herm.). Сфероморфные микрофоссилии представлены в основном, родами *Leiosphaeridia* Eis., *Trachysphaeridium* Tim. и *Stictosphaeridium* Tim. Некоторые из них достигают крупных размеров (до 300–500 мк). Кроме того, найдены плотные шагреново-ячеистые образования *Orygmatosphaeridium rubiginosum* Andr., *Bavlinella faveolata* Schep. и проблематичные микрофоссилии из группы *Rudnjana* Golub, отмеченные многими исследователями в верхнем венде Восточно-Европейской платформы. Впервые на севере Восточно-Европейской платформы в отложениях верхнего венда Зимнего берега установлены микрофоссилии, закрученные по спирали *Volyniella valdaica* (Schep.) Aseeva и V. sp. Эти образования встречаются преимущественно в верхневендских отложениях (редкинский и котлинский горизонты) юго-запада Восточно-Европейской платформы (Асеева, 1974, 1976; Янкаускас, 1982).

В отложениях верхнего венда (лямицкие слои) в окрестностях села Лямыца (Онежский полуостров) встречен обедненный комплекс микрофоссилий, представленный редкими нитчатыми формами *Leiotrichoides typicus* Herm., *Oscillatoriopsis* sp., мелкими лейосферидиями *Leiosphaeridia minor* (Schep.), *Leiosphaeridia aperta* (Schep.) и *Orygmatosphaeridium rubiginosum* Andr. Обилие пеплового материала, по-видимому, неблагоприятно сказывалось на сохранности органики. Комплекс микрофоссилий лямыцких слоев мы относим к нижней части редкинского горизонта. Возможно, этот комплекс можно сопоставить с "типично редкинским" комплексом микрофоссилий, выделенным Е.Д. Шепелевой (1974) в центральных районах Восточно-Европейской платформы. Таким образом, в отложениях верхнего венда редкинского горизонта севера Архангельской области выделяются два комплекса микрофоссилий: нижнередкинский (лямыцкие слои) и верхнередкинский (зимнегорские слои). Комплекс микрофоссилий беломорской биоты Зимнего берега в ассоциации с бесскелетной фауной древнейших Metazoa рассматривается нами в составе верхней части редкинского горизонта валдайской серии севера Восточно-Европейской платформы.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреева Е.М. Руководящие комплексы растительных микрофоссилий верхнепротерозойских и нижнепалеозойских отложений Русской платформы. — Тр. ВСЕГЕИ, Л., 1973, вып. 195, с. 188–195.
- Асеева Е.А. О спирале- и кольцевидных образованиях в верхнедокембрийских отложениях Подолии. — Палеонтол. сб. Львов: Вища шк., 1974, вып. 2, с. 95–98.
- Асеева Е.А. Микрофоссилии и водоросли из отложений верхнего докембрия Вольно-Подолии. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы. Киев: Наук. думка, 1976, с. 40–83.
- Волкова Н.А. Фитопланктон древнейших отложений Северо-Западного Подмоскovie и его значение для стратиграфии. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1964, с. 74–84.
- Герман Т.Н. Находки массивных скоплений трихомов в рифее. — В кн.: Микрофоссилии протерозоя и раннего палеозоя СССР. Л.: Наука, 1974, с. 6–10.
- Голуб И.Н. Акритархи верхнебавлинских отложений Пермского Приуралья. — В кн.: Микрофоссилии СССР. М.: Наука, 1974, с. 23–27.
- Голуб И.Н. Новая группа проблематичных микрообразований в вендских отложениях Оршанской впадины (Русская платформа). — В кн.: Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Л.: Наука, 1979, с. 147–155.
- Палий В.М. Остатки бесскелетной фауны и следы жизнедеятельности из отложений верхнего докембрия и нижнего кембрия Подолии. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы. Киев: Наук. думка, 1976, с. 63–77.
- Рагозина А.Л. Микрофоссилии венда беломорской биоты. — В кн.: Систематика.

эволюция, экология водорослей и их значение в практике геологических исследований. Тез. докл. II Всес. палеоальгол. совещ. (Киев). Киев: Наук. думка, 1981, с. 36—37.

Сиверцева И.А., Веричев Е.М., Гриб В.П., Станковский А.Ф. Микрофоссилии верхнего докембрия юго-восточного Беломорья: Литология и палеогеография. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981, вып. 3, с. 133—148.

Соколов Б.С. Metazoa докембрия и вендо-кембрийский рубеж. — Палеонтол. жури., 1976, № 1, с. 3—18.

Соколов Б.С. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации. — В кн.: 250 лет АН СССР. М.: Наука, 1977, с. 423—444.

Соколов Б.С. Вендская система: предкембрийская геобиологическая среда. — В кн.: Палеонтология. Стратиграфия. М.: Наука, 1980, с. 9—21.

Станковский А.Ф., Веричев Е.М., Гриб В.П., Добейко И.П. Венд юго-восточного Беломорья. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1981, № 2, с. 78—87.

Тимофеев Б.В. Микропалеофитологическое исследование древних свит. М.; Л.: Наука, 1966. 146 с.

Тимофеев Б.В., Герман Т.Н., Михайлова Н.С. Микрофитофоссилии докембрия, кембрия и ордовика. Л.: Наука, 1976. 108 с.

Тимофеев Б.В., Герман Т.Н. Докембрийская микробиота лахандинской свиты. — В кн.: Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Л.: Наука, 1979, с. 137—147.

Федонкин М.А. Новое местонахождение бесскелетных Metazoa в венде Зимнего берега. — Докл. АН СССР, 1978, т. 239, № 6, с. 1423—1426.

Федонкин М.А. Беломорская биота венда. М.: Наука, 1981. 98 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 342).

Шепелева Е.Д. Стратиграфическое расчленение вендских отложений центральных районов Русской платформы по акритархам. — В кн.: Микрофоссилии СССР. Н.: Наука, 1974, с. 13—23.

Янкаускас Т.В. Растительные микрофоссилии верхнего докембрия и кембрия Европейской части СССР и их стратиграфическое значение: Автореф. дис. ... докт. геол.-мин. наук. М., 1982. 52 с.

Schopf T.W. Microflora of the Bitter Springs formation, Late Precambrian, central Australia. — J. Paleontol., 1968, vol. 42, p. 651—688.

Tynni R., Donner J. A microfossil and sedimentation study of the Late Precambrian formation of Hailuoto, Finland. Espoo, 1980. 27 p. (Geol. Surv. Finland; Bull. 311).

УДК 561.232 551.72

М.А. ФЕДОНКИН

ПРОМОФОЛОГИЯ ВЕНДСКИХ RADIALIA

В царстве животных венда, если говорить о макроскопических многоклеточных животных, несомненная доминанта принадлежала кишечноплостным: одиночным и колониальным полипам и медузам. Венд можно было бы охарактеризовать как время бурного расцвета кишечноплостных (Соколов, 1976). Действительно, именно этот тип беспозвоночных демонстрирует в венде наибольшую численность, видовое и экологическое разнообразие. Представители кишечноплостных составляют 67% от 1500 образцов бесскелетных метазоа, собранных в районе Флиндерс Рейндж, близ Эдиакары, в Южной Австралии (Глесснер, 1977). Из общего количества описанных видов Беломорской биоты венда около 70% составляют разнообразные кишечноплостные (Федонкин, 1980б, 1981а). Не исключено, однако, что мы несколько преувеличиваем роль этого типа в животном мире вендского периода.

Громадное эволюционное расстояние, которое разделяет вендских и нынеживущих кишечноплостных, и существенные по длительности пробелы в палеонтологической летописи бесскелетных кишечнополостных осложняют выяснение филогенетических связей внутри типа. Попытки сопоставить вендские таксоны бесскелетных кишечноплостных с нынеживущими группами в большинстве случаев сталкивались с противоречиями, несмотря

на то что за основу отнесения тех или иных групп вендских метазоа к классам или отрядам системы современных кишечнополостных был положен принцип непротиворечивости, а не принцип полного соответствия, применение которого исключено характером палеонтологического материала. Тем не менее большая часть групп явно не находит себе места в современной системе кишечнополостных. Поэтому возникла необходимость классифицировать вендский материал, чтобы выявить взаимоотношения между группами кишечнополостных прежде всего на вендском уровне.

В отличие от всех Enterozoa, объединяемых как Bilateria, кишечнополостные составляют особый раздел царства животных — Radialia. Важнейшим таксономическим признаком типа кишечнополостных является радиальная симметрия. Разновидности радиальной симметрии в значительной степени определяют объем систематических таксонов более низкого ранга. Чрезвычайное разнообразие типов радиальной симметрии у кишечнополостных свидетельствует о том, что эволюция типа шла в значительной степени по пути реализации многообразия форм радиальной симметрии. Это становится очевидным даже при первом знакомстве с широчайшим спектром типов симметрии у нынеживущих кишечнополостных.

Докембрийские Radialia также демонстрируют высокое разнообразие, хотя по ряду симметричных характеристик в целом существенно отличаются от их нынеживущих потомков и от известных ископаемых представителей этого типа животных. Ниже мы рассмотрим морфологию медузовидных организмов и одиночных полипоидных форм с особым вниманием к их симметрии. По типу симметрии вендские Radialia могут быть подразделены на три основных группы. К первой относятся многочисленные формы с осью симметрии бесконечно большого порядка. Во вторую группу объединяются формы с конечным, но неопределенным количеством антимер или радиально расположенных элементов, число и порядок симметрии которых обычно увеличиваются по мере роста особи. К третьей группе относятся формы с жестко зафиксированным порядком симметрии (Федонкин, 1983).

ФОРМЫ С ОСЬЮ СИММЕТРИИ БЕСКОНЕЧНО БОЛЬШОГО ПОРЯДКА

Наиболее многочисленную и разнообразную группу вендских кишечнополостных составляют формы, для которых характерно крайне простое строение, отсутствие морфологически оформленных радиальных элементов, а если они и наблюдаются, то, как правило, весьма многочисленны и неупорядочены. Симметрию этих форм мы называем монаксонной гетерополярной, бесконечно большого порядка.

Недифференцированные формы

Наиболее просто устроенными организмами этой группы можно считать седентарные *Nemiana simplex* Paliy и *Beltanelliformis brunsaе* Menner. *Nemiana* сохраняются на нижней поверхности пластов в виде выпуклых дисков, края которых часто загнуты к центру. Встречаются, как правило, группами или колониями, сплошь покрывая плоскости напластования на многие метры (табл. III, фиг. 4). Иногда они расположены настолько тесно, что, взаимно деформируя друг друга, образуют подобия многоугольных ячеек (Палий, 1976). Судя по следам, эти организмы имели чашевидное тело, лишенное каких бы то ни было придатков. Они имели гладкую поверхность

тела без признаков скульптуры. Судя по рельефности слепков, эти формы имели хорошо развитую мезоглею, которая выполняла опорные функции. Оральная сторона, которая иногда сохраняется на слепках, имеет в центре небольшое округлое углубление, отвечающее ротовому отверстию. У нас пока нет свидетельств наличия у немиан каких-либо радиальных элементов (перегородок, щупалец и т. п.). Наиболее крупные экземпляры: *N. simplex* демонстрируют тончайшие концентрические бороздки на аборальной стороне тела. Вполне возможно, что эти структуры свидетельствуют о наличии кольцевой мускулатуры в базальной части полипа.

Близкими к немианам по некоторым деталям строения и по условиям захоронения можно считать *Beltanelliformis brunsaе* Menner. Они также встречаются в массовых количествах и представляют собой выпуклые дисковидные слепки с плоской центральной частью и тонкими концентрическими морщинками по периферии. Края наиболее крупных из них загнуты к центру оральной стороны. Этот вид был описан как аборальная часть зонтика медузоидного организма (Келлер и др., 1974). Однако изучение характера сохранности на массовом материале скорее свидетельствует о том, что эти организмы были седентарными формами, то есть одиночными полипами (Федонкин, 1981а), которые обладали развитой кольцевой мускулатурой, особенно по периферической части аборальной стороны. Каких-либо радиальных элементов не наблюдается. Оральная сторона не известна.

Nemiana и *Beltanelliformis* являются наиболее примитивными организмами из известных нам докембрийских метазоа. Им свойственен тип монаксонной гетерополярной симметрии с осью вращения бесконечно большого порядка, характерный и для многих других вендских Radialia. Но в отличие от последних, у описанных выше форм не наблюдается даже признаков концентрической организации, которая, как мы увидим, широко распространена у докембрийских кишечнотелостных. По своему плану строения *Nemiana* и *Beltanelliformis*, вероятно, близки к тому гипотетическому гастролообразному многоклеточному животному, которое нередко помещается в основание филогенетического древа метазоа. Этот план строения, действительно является самым примитивным и возможно, наиболее древним. Однако и среди нынеживущих кишечнополостных есть редкие формы, имеющие подобную архитектуру, в частности, безщупальцевый гидроид *Protohydra*, *Hydrida* (Беклемишев, 1964, т. 1, с. 51, рис. 15). Трудно удержаться от мысли, что *Nemiana* и *Beltanelliformis* могут представлять прямых потомков тех древнейших первых многоклеточных, с которых началась эволюция эуметазоа. Эти два рода заслуживают того, чтобы выделить их в отдельный таксон более высокого ранга, поскольку остальные вендские Radialia, обладающие осью симметрии бесконечно большого порядка, демонстрируют концентрическую организацию дисковидного тела. Это можно расценивать как следующий шаг в реализации пространственных возможностей монаксонной гетерополярной симметрии с осью вращения бесконечно большого порядка.

Формы с концентрической дифференциацией тела

Концентрический тип строения, пожалуй, является преобладающим у вендских кишечнополостных, и здесь мы могли бы выделить по меньшей мере три группы. Первая из них характеризуется относительно правильной концентричностью широких кольцевых зон, наблюдаемых на аборальной стороне зонтика. Во вторую группу можно объединить медузоидов, у которых наблюдается весьма правильная и частная концентрическая зо-

альность. В обеих группах количество кольцевых зон увеличивается в онтогенезе. Третий тип представляют организмы, у которых мы видим небольшое количество (две или три) концентрических зон, и это строение, будучи жестко детерминированным, сохраняется на всем протяжении жизни особи. Некоторым организмам из указанных групп свойственны и радиальные элементы морфологии, но они крайне неупорядочены и число их непостоянно.

Олигомерные формы

Первую группу наиболее ярко характеризуют некоторые виды рода *Cyclomedusa* Sprigg. Организмы, относящиеся к этому роду, характеризуются медузовидной формой. Их аборальная сторона несет несколько или множество почти концентрических морщин, которые своей эксцентричностью показывают, что центральная часть зонтика, а у некоторых форм и все тело имели коническую форму (табл. III, фиг. 6). Многие, но не все виды этого рода, имеют радиальные структуры, обычно плохо выраженные. Концентрические морщины, низкоконическая форма центральной части или тела в целом указывают на то, что цикломедузы не плавали, как ныне живущие медузы, используя мускулатуру, лежащую на краю зонтика. Наоборот, концентрические морщины предполагают радиальную сократимость всего тела, что имело бы смысл, если бы организм был прикреплен к субстрату вершиной конуса. Эта рельефно выступающая вершина сохраняется у подавляющего большинства видов *Cyclomedusa*, поэтому можно предположить, что она была относительно плотной (табл. IV, фиг. 1). Возможно, цикломедузы выделяли или концентрировали хитин в точке прикрепления, как ныне живущие сцифистома *Aurelia* и *Stephanoscyphus* (Charman, 1966; Wade, 1972a). О прикрепленном образе жизни цикломедуз может свидетельствовать и характер их сохранности в ископаемом состоянии (за редчайшим исключением обычно сохраняется аборальная сторона), и тип размножения этих организмов: по крайней мере, некоторым видам свойственно бесполое размножение в форме простого продольного деления. Оно отмечается у *Cyclomedusa plana* (Glæssner, Wade, 1966, табл. 98, фиг. 3) и, вероятно, у *C. davidi* (Wade, 1972a, табл. 41, фиг. 1). Интересно, что подобный тип бесполого размножения наиболее характерен для класса Anthozoa. Большинство гидромедуз и все сцифомедузы утратили способность к бесполому размножению: свободно-подвижный образ жизни предъявляет повышенные требования к интеграции организма, вследствие чего медузы по общему уровню организации стоят значительно выше полипов. Поэтому продольное деление встречается у гидромедуз в качестве исключения, например, у Aequoreaidae, у некоторых Euscoridae и у личинок *Cunina* (Беклемишев, 1964). Несколько типов бесполого размножения зафиксировано и для других групп вендских кишечнополостных с концентрическим типом организации, поэтому логичнее считать эти формы полипоидными.

Многие формы, в частности *C. davidi* Sprigg и *C. radiata* Sprigg, имеют на аборальной стороне тонкие прямые радиальные бороздки, которые интерпретируются как гастродермальные каналы у *C. davidi*; эти бороздки очень частые и многообразные. Они никогда не доходят до центрального югурка (прикрепительный орган), но, начинаясь у второй от центра кольцевой борозды, могут пересекать весь зонтик до края. В расположении радиальных бороздок не усматривается какой-либо упорядоченности, но в случае хорошей сохранности видно, что радиальные бороздки сохраняют свое положение от кольца к кольцу, в том числе и на внешнем кольце,

нальность. В обеих группах количество кольцевых зон увеличивается в онтогенезе. Третий тип представляют организмы, у которых мы видим небольшое количество (две или три) концентрических зон, и это строение, будучи жестко детерминированным, сохраняется на всем протяжении жизни особи. Некоторым организмам из указанных групп свойственны и радиальные элементы морфологии, но они крайне неупорядочены и число их непостоянно.

Олигомерные формы

Первую группу наиболее ярко характеризуют некоторые виды рода *Cyclomedusa* Sprigg. Организмы, относящиеся к этому роду, характеризуются медузовидной формой. Их аборальная сторона несет несколько или множество почти концентрических морщин, которые своей эксцентричностью показывают, что центральная часть зонтика, а у некоторых форм и все тело имели коническую форму (табл. III, фиг. 6). Многие, но не все виды этого рода, имеют радиальные структуры, обычно плохо выраженные. Концентрические морщины, низкоконическая форма центральной части или тела в целом указывают на то, что цикломедузы не плавали, как ныне живущие медузы, используя мускулатуру, лежащую на краю зонтика. Наоборот, концентрические морщины предполагают радиальную сократимость всего тела, что имело бы смысл, если бы организм был прикреплен к субстрату вершиной конуса. Эта рельефно выступающая вершина сохраняется у подавляющего большинства видов *Cyclomedusa*, поэтому можно предположить, что она была относительно плотной (табл. IV, фиг. 1). Возможно, цикломедузы выделяли или концентрировали хитин в точке прикрепления, как ныне живущие сцифистома *Aurelia* и *Stephanoscyphus* (Схарпан, 1966; Wade, 1972a). О прикрепленном образе жизни цикломедуз может свидетельствовать и характер их сохранности в ископаемом состоянии (за редчайшим исключением обычно сохраняется аборальная сторона), и тип размножения этих организмов: по крайней мере, некоторым видам свойственно бесполое размножение в форме простого продольного деления. Оно отмечается у *Cyclomedusa plana* (Glaessner, Wade, 1966, табл. 98, фиг. 3) и, вероятно, у *C. davidi* (Wade, 1972a, табл. 41, фиг. 1). Интересно, что подобный тип бесполого размножения наиболее характерен для класса Anthozoa. Большинство гидромедуз и все сцифомедузы утратили способность к бесполому размножению: свободно-подвижный образ жизни предъявляет повышенные требования к интеграции организма, вследствие чего медузы по общему уровню организации стоят значительно выше полипов. Поэтому продольное деление встречается у гидромедуз в качестве исключения, например, у Aequoreaidae, у некоторых Euscoridae и у личинок *Cunina* (Беклемишев, 1964). Несколько типов бесполого размножения зафиксировано и для других групп вендских кишечнополостных с концентрическим типом организации, поэтому логичнее считать эти формы полипоидными.

Многие формы, в частности *C. davidi* Sprigg и *C. radiata* Sprigg, имеют на аборальной стороне тонкие прямые радиальные бороздки, которые интерпретируются как гастродермальные каналы у *C. davidi*; эти бороздки очень частые и многообразные. Они никогда не доходят до центрального бугорка (прикрепительный орган), но, начинаясь у второй от центра кольцевой борозды, могут пересекать весь зонтик до края. В расположении радиальных бороздок не усматривается какой-либо упорядоченности, но в случае хорошей сохранности видно, что радиальные бороздки сохраняют свое положение от кольца к кольцу, в том числе и на внешнем кольце,

где изредка появляются и новые бороздки, занимающие промежуточное положение между старыми. Сходным образом умножаются радиальные борозды и *C. radiata* (Wade, 1972a). У некоторых форм радиальные элементы редки или отсутствуют вовсе. Так, например, у *C. plana* Glaessner et Wade, которая демонстрирует несколько кольцевых зон лишь в центре, обширный гладкий зонтик несет редкие радиальные бороздки, которые можно считать случайными трещинами в мезоглее, образовавшимися в процессе захоронения. Вообще вопрос о соответствии радиальных бороздок гастро-дермальным каналам вряд ли можно считать решенным, если обратить внимание на два обстоятельства. Первое — на аборальной стороне наблюдаются концентрические борозды, и они интерпретируются, по сути, как рельеф мезоглеи. В таком случае, почему радиальные бороздки не могут отражать скульптуру мезоглеи аборальной стороны зонтика. Тем более, что они совершенно прямые и неветвящиеся, а новые радиальные бороздки, появляющиеся на внешних кольцах, закладываются между старыми, а не отходят от них. Эти особенности вообще не характерны для каналов гастроваскулярной системы. И второе обстоятельство связано с тем, что у медуз (а по всем морфологическим признакам *Cyclomedusa* близка именно к медузам, несмотря на сидячий образ жизни) каналы гастроваскулярной системы располагаются ближе к оральной поверхности, будучи прикрытыми сверху мезоглеей эксумбреллы, которая у крупных организмов может быть очень мощной. Если у цикломедуз были каналы и занимали то же положение, что и у нынеживущих медуз, то вряд ли можно ожидать, что они могли бы “пропечататься” через толстый слой плотной мезоглеи, которую, судя по всему, цикломедузы имели. Поэтому остается предположить альтернативные суждения: 1) если цикломедузы имели каналы гастроваскулярной системы, то последние располагались в эксумбрелле, что мало вероятно; 2) радиальные борозды цикломедуз отвечают радиально иссеченному рельефу поверхности мезоглеи с аборальной стороны. Второе предположение кажется более вероятным. Этот вопрос может показаться частным, но в данном случае он определяет уровень организации цикломедуз как типичнейших представителей вендских кишечнополостных, и это нам кажется существенным. Кроме того, при исследовании остатков организмов, столь удаленных от нас во времени, методологически оправданным следует считать выдвижение возможно большего числа альтернативных суждений и рабочих гипотез, а при сравнении вымерших и современных форм искать сходства скорее среди редких и нетипичных ныне явлений, поскольку норма уже гипнотизирует нас.

Характерность архитектоники цикломедуз для многих групп вендских кишечнополостных привела к тому, что этот род сейчас объединяет достаточно разнородные организмы. Возможно, последующие работы позволят более четко разграничить виды и обособить новые роды в этой обширной группе. Многообразие морфологии окаменелостей часто объясняется лишь различными формами сохранности бесскелетных — невнимание к этому фактору способствует умножению невалидных таксонов.

Небольшой экземпляр *C. cf. plana*, обнаруженный на Зимнем берегу Белого моря, возможно, демонстрирует оральную сторону, на которой видно гладкую субумбреллу и в центре — рот в виде нескольких вложенных друг в друга чаш (Федонкин, 1981а, табл. III, фиг. 4). Отсутствие концентрических морщин или колец на внешней части зонтика показывает, что радиальной сократимости в этой зоне не было. Это может означать, что *C. plana* не была прикрепленным организмом во взрослом состоянии, но могла плавать, взмахивая краями дисковидного тела. Вполне возможно, что почти плоская форма *C. plana* позволяла ей свободно лежать

на дне, как это делают некоторые современные медузы. Эти две возможности взаимно не исключают друг друга (Wade, 1972a).

М. Уэйд рассматривает цикломедуз как возможных предков хондрофор (*Chondrophora*, *Hydrozoa*), которые в функциональном отношении занимали промежуточную позицию между нормальными, прикрепленными *Hydrozoa* и пелагическими формами с пневматофором. Допустимо предположение о том, что *Cyclomedusa* представляет форму гидроидных, которые могли иметь общего предка с хондрофорами. Аргументы следующие: 1) низкоконическое тело цикломедуз делается тоньше к внешнему краю, который скорее является продолжением края дисковидного ценосарка, а не отдельной краевой каймой, как у медуз; 2) внутренние радиальные структуры напоминают радиальные гастродермальные каналы молодых *Regipta* по форме и по положению; 3) вероятность того, что цикломедузы прикреплялись вершиной конуса, позволяет допускать секрецию хитина в том месте, где в развитии современных хондрофор появляется зачаток пневматофора (Wade, 1972).

Полимерные формы

Возможно, хондрофоры являются единственной группой кишечноплостных, которую мы сразу узнаем среди вендских *Radialia*, и, таким образом, увеличиваем диапазон существования этого отряда до 600 млн. лет или более. Именно этим вендским организмам свойственна достаточно правильная концентрическая организация, которая в ряде случаев сочетается с билатеральной симметрией. В чистом виде концентрический вид симметрии наблюдается у вендской *Eopropita medusa* Wade (Wade, 1972a; Федонкин, 1981б). Это довольно крупные одиночные полипоидные формы круглых или эллиптических очертаний. На оральной стороне относительно плоского тела наблюдаются две группы дубинковидных "щупалец" или полипидов (табл. V, фиг. 4). Во внешней зоне несколькими концентрическими сериями располагаются полипиды, имеющие почти постоянную длину, которые интерпретируются как дактилозоиды. Несколько концентрических серий полипидов внутренней зоны интерпретируются как гонозоиды. Их размеры уменьшаются в направлении к центру, где они окружают крупный одиночный центральный конус (гастрозоид). Аборальная сторона гладкая, но с тончайшей радиальной штриховкой, в центре имеет небольшой и низкий бугорок. Радиальные штрихи, возможно, имеют некоторое отношение к гастродермальным каналам (Wade, 1972a). Пневматофор, который сохраняется довольно редко, очень тонкий, с многочисленными узкими кольцевыми камерами, окружающими маленькую округлую центральную камеру. Гладкую иштрихованную поверхность рассматривают как толстый поверхностный слой на аборальной стороне пневматофора.

Сутуры пневматофора *Eopropita* строго концентрические, и этим он сильно отличается от билатерально симметричных пневматофоров других вендских хондрофор: *Ovatoscutum concentricum* Glaessner и *Chondroplon bilobatum* Wade (Wade, 1971). Пневматоформы последних были, по-видимому, более плотными, чем у *Eopropita*, возможно, хитиноидными, поскольку они, будучи плоскими и тонкими, сохранились самостоятельно (без мягких частей), оставив достаточно рельефные отпечатки.

Форма пневматофора является важным систематическим признаком в классификации хондрофор. *Eopropita*, по-видимому, имела пневматофор с узкими кольцевыми камерами, с редкими мягкими радиальными складками, но без признаков билатеральной симметрии. Это отличает

на дне, как это делают некоторые современные медузы. Эти две возможности взаимно не исключают друг друга (Wade, 1972a).

М. Уэйд рассматривает цикломедуз как возможных предков хондрофор (*Chondrophora*, *Hydrozoa*), которые в функциональном отношении занимали промежуточную позицию между нормальными, прикрепленными *Hydrozoa* и пелагическими формами с пневматофором. Допустимо предположение о том, что *Cyclomedusa* представляет форму гидроидных, которые могли иметь общего предка с хондрофорами. Аргументы следующие: 1) низкоконическое тело цикломедуз делается тоньше к внешнему краю, который скорее является продолжением края дисковидного ценосарка, а не отдельной краевой каймой, как у медуз; 2) внутренние радиальные структуры напоминают радиальные гастродермальные каналы молодых *Prigita* по форме и по положению; 3) вероятность того, что цикломедузы прикреплялись вершиной конуса, позволяет допускать секрецию хитина в том месте, где в развитии современных хондрофор появляется зачаток пневматофора (Wade, 1972).

Полимерные формы

Возможно, хондрофоры являются единственной группой кишечноплостных, которую мы сразу узнаем среди вендских *Radialia*, и, таким образом, увеличиваем диапазон существования этого отряда до 600 млн. лет или более. Именно этим вендским организмам свойственна достаточно правильная концентрическая организация, которая в ряде случаев сочетается с билатеральной симметрией. В чистом виде концентрический вид симметрии наблюдается у вендской *Eopropita medusa* Wade (Wade, 1972a; Федонкин, 1981б). Это довольно крупные одиночные полипоидные формы круглых или эллиптических очертаний. На оральной стороне относительно плоского тела наблюдаются две группы дубинковидных "щупалец" или полипидов (табл. V, фиг. 4). Во внешней зоне несколькими концентрическими сериями располагаются полипиды, имеющие почти постоянную длину, которые интерпретируются как дактилозооиды. Несколько концентрических серий полипидов внутренней зоны интерпретируются как гонозооиды. Их размеры уменьшаются в направлении к центру, где они окружают крупный одиночный центральный конус (гастрозооид). Аборальная сторона гладкая, но с тончайшей радиальной штриховкой, в центре имеет небольшой и низкий бугорок. Радиальные штрихи, возможно, имеют некоторое отношение к гастродермальным каналам (Wade, 1972a). Пневматофор, который сохраняется довольно редко, очень тонкий, с многочисленными узкими кольцевыми камерами, окружающими маленькую округлую центральную камеру. Гладкую исштрихованную поверхность рассматривают как толстый поверхностный слой на аборальной стороне пневматофора.

Сутуры пневматофора *Eopropita* строго концентрические, и этим он сильно отличается от билатерально симметричных пневматофоров других вендских хондрофор: *Ovatoscutum concentricum* Glaessner и *Chondroplon bilobatum* Wade (Wade, 1971). Пневматоформы последних были, по-видимому, более плотными, чем у *Eopropita*, возможно, хитиноидными, поскольку они, будучи плоскими и тонкими, сохранились самостоятельно (без мягких частей), оставив достаточно рельефные отпечатки.

Форма пневматофора является важным систематическим признаком в классификации хондрофор. *Eopropita*, по-видимому, имела пневматофор с узкими кольцевыми камерами, с редкими мягкими радиальными складками, но без признаков билатеральной симметрии. Это отличает

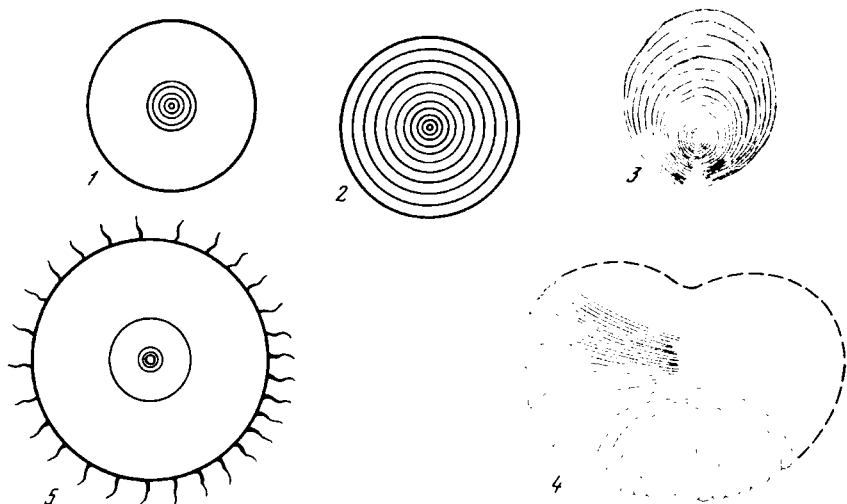
эпорпиту не только от вендских хондрофор, но и от палеозойских Porpitiidae (Harrington, Moor, 1956). Вендская *Eoporpita* морфологически ближе к нынеживущей Porpita, хотя есть и отличия. У *Eoporpita* щупальца, или дактилозоиды, неизменно просты, имеют дубинковидную форму и одинаковые размеры, но у современной Porpita рост тела осуществляется добавлением новых концентрических серий полипидов во внешней зоне. Концентрические серии гонозоидов у нынеживущих Porpita прибавляются также путем внешнего нарастания, а у *Eoporpita* во внутренней зоне наименьшими являются внутренние серии полипидов. Однообразие формы полипидов внутренней и внешней зон *Eoporpita* может означать отсутствие полиморфизма полипидов и их функциональной дифференциации. Интересно, что среди вендских организмов, которые можно интерпретировать как колониальные кишечнополостные, полиморфизм полипов пока тоже не наблюдался. Возможно, функциональная дифференциация полипов у кишечнополостных появилась значительно позже.

Особое место среди многоклеточных у организмов венда занимают представители семейства Chondroplidae, которые представлены отпечатками пневматофоров (Wade, 1971). Этому семейству свойственны билатерально симметричные, плоские пневматофоры, состоящие из тонких концентрически изогнутых трубчатых камер, которые сужаются от одного конца оси к другому и оставляют свободным пространство в виде выреза, вершина которого обращена к середине тела и ориентирована по оси. У одной из форм этот вырез наблюдается в области узких концов трубчатых камер, у другой — с обоих концов оси. Первая форма *Ovatoscutum concentricum* Glaessner в большей степени, чем вторая *Chondroplon bilobatum* Wade, сохраняет признаки концентрического строения.

Ovatoscutum представляют собой щитовидный или овальный диск с очень слабо намечающейся осью билатеральной симметрии (Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1971; Федонкин, 1981б). В центре — маленькая овальная камера, ориентированная вдоль оси, концентрически окружена узкими длинными камерами (табл. III, фиг. 2). С одного конца оси эти камеры имеют максимальную ширину, с другого — на некотором расстоянии от центральной камеры они перестают смыкаться и таким образом оставляют подобие треугольного выреза в периферической части, где камеры имеют наименьшую толщину. Вырез ориентирован вдоль оси вершиной к середине, но не достигает центра.

Chondroplon отличается значительно более крупными размерами (наиболее крупный экземпляр имеет около 19 см в длину и около 24 см в ширину), двухлопастным строением при округлых очертаниях (Wade, 1971). Ось тела выражена достаточно четко за счет вентральной борозды и, возможно, тупого дорсального кия. Начальная камера большая и вытянутая вдоль оси. Ранние камеры, облекающие начальную, кольцевидны. Более поздние камеры не смыкаются, оставляя на одном конце оси (проксимальном), где они имеют максимальную ширину, подобие выреза. Наиболее поздние камеры оставляют вырез на противоположном конце оси (дистальном), где камеры имеют наименьшую ширину и длину и располагаются поперечно. Внешние концы камер образуют фестончатый край пневматофора. Судя по рельефу отпечатка, высота камер превышала их ширину.

По мнению М.Ф. Глесснера, сходство пневматофоров *Ovatoscutum* и *Chondroplon* с пневматофорами нынеживущих Porpitiidae столь велико и, главное, специфично, что нет особой необходимости знать морфологию полипов, чтобы относить эти вендские формы к классу Hydrozoa (Glaessner, 1979).



Проявление концентрической организации в разных группах вендских организмов. Планы строения: 1. *Cyclomedusa plana* Glaessner et Wade. 2. *Kullingia* Føyn et Glaessner. 3. *Ovatoscutum* Glaessner. 4. *Chondroplon* Wade. 5. *Ediacaria* Sprigg

Тип концентрически правильного пневматофора *Eoporpita* представляется более примитивным в сравнении с другими и, возможно, является исходным для камерных хондрофор. Из этого типа архитектоники пневматофора можно вывести тип симметрии *Ovatoscutum* путем незначительных трансформаций сначала вдоль диаметра, что приводит к возникновению билатеральной симметрии, а затем поперек (см. рисунок). Возможно, на первой стадии трансформации мы получили план строения переходной формы, которую когда-нибудь удастся обнаружить в ископаемом состоянии. С возникновением плоскости билатеральной симметрии дальнейшее преобразование (вторая стадия) связано с трансформацией области тонких частей камер по обе стороны плоскости, что могло привести к возникновению выреза. Таким образом, мы нашли еще один возможный путь возникновения билатеральной симметрии из радиальной. Но в отличие от исследователей, которые выводят *Articulata* из *Radialia* с конечным числом радиально расположенных элементов (обзор проблемы см.: Беклемишев, 1964), нам представляется возможным более раннее расхождение этих групп: прямо из формы с радиальной симметрией бесконечно большого порядка с концентрическим типом организации можно вывести билатеральное членистое животное, возможно, неправильно членистое на первых стадиях, но сегментированное (Федонкин, 1983). В этом легко убедиться, если мы продолжим наши преобразования, фиксируя их на стадиях, которые отвечают реальным организмам.

Пневматофор *Ovatoscutum* очень легко преобразуется в пневматофор *Chondroplon* путем дальнейшего усиления билатеральности и уменьшения концентричности за счет увеличения и разворачивания выреза. Здесь трансформация идет в направлении, перпендикулярном плоскости симметрии, в значительной мере продолжая и усиливая те тенденции, которые привели к возникновению *Ovatoscutum*. Таким образом, мы получаем нормальный билатерально симметричный организм. Метод несложных морфологических преобразований, примененный выше для исследования вендских

хондрофор, почерпнут из блестящей книги Д'Арси Томпсона "Рост и форма" (Thompson, 1942).

Самое интересное, что если мы немного продолжим начатую трансформацию, то придем к симметрии Dickinsoniidae – плоских листовидных организмов, организация которых вызывает столько споров (Wade, 1972b; Федонкин, 1981b; Runnegar, 1982). Эти билатеральные сегментированные формы тем не менее не являются еще настоящими артикулятами, а представляют крайне примитивную ветвь метазоа, которая, возможно, и не имела потомков в фанерозойской истории.

Результаты преобразований вендских хондрофор вовсе не означают, что *Eororpita* является предком *Ovatoscutum* и через него предком *Chondroplon*, но они показывают возможность естественной, эволюционной трансформации наиболее примитивного концентрического типа симметрии в билатеральный тип симметрии артикулят, обладающих гомономной метамерией. Этот путь, вехи которого, возможно, документируют вендские бесскелетные метазоа, представляется обоснованным и потому вероятным. Что же касается вендских хондрофор, то все они произошли от примитивной формы с монаксонной гетерополярной симметрией, с осью вращения бесконечно большого порядка и концентрической организацией. Среди докембрийских хондрофор ближе всего к этой гипотетической форме стоит *Eororpita medusa* Wade, хотя среди других групп вендских метазоа есть правильно концентрические формы, в частности *Cyclomedusa minuta* Fedonkin, *C. delicata* Fedonkin (Федонкин, 1981a) и *Kullingia concentrica* Glaessner (Fjøn, Glaessner, 1979). Эти формы демонстрируют правильно концентрическую организацию, которая отражает прежде всего характер роста. Иначе говоря, концентры являются стадиями роста, и таким образом по мере взросления морфология организма меняется за счет прибавления новых кольцевых зон. Однако существует некая матрица, которая угадывается даже у этих поликонцентрических форм, но в наиболее чистом виде выражается у такой характерной формы, как *Ediacaria flindersi* Sprigg и некоторых других.

Формы с постоянным числом концентрических зон

Эта группа представляет иной план строения, хотя имеет тот же тип монаксонной гетерополярной симметрии с осью вращения бесконечно большого порядка. Для этой группы, так же как и для предыдущей, характерна концентрическая организация, но количество концентрических зон обычно небольшое и остается неизменным на протяжении жизни особи. Это может свидетельствовать об отчетливо дифференцированном строении тела и о возможной специализации некоторых его частей, то есть в целом о более высокой организации, чем имели полимерные (поликонцентрические) формы. *Ediacaria* сохраняется обычно в виде плоского слепка с поверхности эксумбреллы и выглядит в виде диска, окруженного плоским, гладким и широким кольцом (Sprigg, 1947; Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972a). Диск обычно слегка приподнят над внешним кольцом. В самом центре часто сохраняется круглый небольшой бугорок (табл. IV, фиг. 2). Радиус центрального диска составляет от одной трети до трех четвертей общего радиуса. Глубокая кольцевая борозда, отделяющая диск от кольцевой зоны, может соответствовать границе гастральной полости. Изредка сохраняются тончайшие радиальные бороздки или штриховка, которая приурочена к внешней кольцевой зоне. Поверхность субумбреллы, которая сохраняется редко (табл. IV, фиг. 4), демонстрирует небольшое ротовое отверстие, расположенное центрально, лишенное каких-либо придатков, и час-

тые, тонкие и длинные краевые щупальца (Великанов, Асеева, Федонкин, 1983).

Эдиакария является самой крупной формой среди вендских медузоидных. Диаметр ее зонтика иногда достигает полуметра и более. Но даже и мелкие формы встречаются очень часто. Возможно, это связано с прикрепленным или сидячим образом жизни эдиакарий. В пользу предположения о седентарности этой формы может свидетельствовать характер размножения. На массовом материале можно видеть бесспорные свидетельства некоторых форм бесполого размножения у *Ediacaria*, в частности, внешнее почкование, продольное деление, и как его разновидность — множественное деление, а также столониальное размножение. Бесполое размножение у современных кишечнополостных в значительной мере характерно для седентарных форм, чем для свободно подвижных медузоидных форм, хотя встречаются и исключения. Поэтому формы размножения и характер сохранности эдиакарий говорит скорее об их седентарности.

По-видимому, это были относительно плоские ступенчато-конические формы, прикреплявшиеся к субстрату вершиной или просто лежащие на дне книзу аборальной стороной. Интересно, что у крайне близких к эдиакарии формам *Tirasiana disciformis* Palij часто можно видеть следующее. В относительно выветрелых породах по слепку тирасианы нередко развивается ожелезнение в виде бурой пленки, но небольшой центральный бугорок обычно имеет свежий скол, что свидетельствует о продолжении его в подстилающую породу. Это наблюдение может говорить нам о том, что тирасианы имели небольшой аппендикс, с помощью которого они прикреплялись ко дну.

Деление эдиакарий (и тирасиан) на две части обычно происходит с образованием перетяжки и двух прикрепительных бугорков по обе стороны от нее. Вероятнее всего, что такое простое продольное деление начинается именно с образования пары прикрепительных бугорков, то есть деление инициируется в наиболее "старой" части тела, которая отвечает начальной стадии развития организма. Перетяжка, разделяющая бугорки, постепенно углубляется, бугорки расходятся. Само тело сначала принимает форму эллипса, затем — восьмерки, после чего зонтики разделяются. Нередко обе особи остаются рядом. Иногда можно наблюдать и множественное деление, когда одно тело сразу делится на три-четыре сегмента (Великанов, Асеева, Федонкин, 1983).

Продольное деление как тип бесполого размножения широко распространено у вендских кишечнополостных и встречается, в частности, у *Cyclo-medusa plana* Glaessner et Wade, *Paliella patelliformis* Fedonkin, *Nimbia occlusa* Fedonkin, *Tirasiana disciformis* Palij, *Ediacaria flindersi* Sprigg и др. (табл. III, фиг. 1, 3). Однако наличие нескольких форм размножения у одного вида *Ediacaria* вне корреляции с индивидуальным ростом выглядит как очень примитивная черта, свидетельствующая об отсутствии механизма, четко канализующего этот процесс. Если почкование и деление можно рассматривать как близкие процессы, то столониальное размножение представляет несколько иной тип. Длинный стеблевидный стolon начинается в центре материнской особи и заканчивается маленькой дочерней особью на его дистальном конце. Обычно стolon имеет одну и ту же ширину от начала до конца (от 1—2 до 6—7 мм) при длине до 15 см и более.

Форму эдиакарий можно интерпретировать следующим образом: центральный диск, по-видимому, действительно отвечает гастральной полости, а внешнее плоское кольцо могло служить для пассивного улавливания взвешенного в воде органического детрита. Вероятно, поэтому среди эдиакарий и подобных им плоскоконических полипов встречаются наиболее

крупные формы: пассивное улавливание органического детрита или планктона из воды при минимальных энергетических затратах на движение было выгодным, а сидячий образ жизни был оптимальным в вендском море при обилии планктона и отсутствии активных фильтраторов и хищников. Может быть, в этом заключается одна из причин гигантизма, характерного прежде всего для седентарных форм.

У эдиакарии и других форм с жестко фиксированным количеством концентрических зон иногда наблюдаются тонкие радиальные борозды, приуроченные главным образом к относительно широкой зоне внешнего кольца. Это наблюдается у *Ediacaria flindersi* Sprigg, *Medusinites asteroides* Glaessner et Wade и у *Paliella patelliformis* Fedonkin. Сохраняются радиальные структуры не всегда, и в благоприятных случаях они выглядят как частые прямые неветвящиеся бороздки или валики. У эдиакарий число радиальных борозд на широком внешнем кольце увеличивается в направлении к периферии, но не путем ветвления (или очень редко), а в результате появления новых бороздок между старыми, как у некоторых *Cyclomedusa* (Wade, 1972a). Эти радиальные борозды скорее являются поверхностными структурами, чем каналами гастроваскулярной системы, однако, судя по особенностям сохранности, эти формы рельефа приурочены не к поверхности тела, а к поверхности мезоглеи.

У форм с фиксированным количеством концентрических зон центральный диск отвечал гастральной полости, а распределение метаболитов по всему телу шло, скорее всего, прямо через мезоглею, которая, кроме опорной и защитной функций, несла функцию распределительную, может быть, в большей степени, чем у нынеживущих книдарий. Гастральная полость у этой группы широко простиралась латерально и не имела ни перегородок, ни иных крупных образований, которые бы способствовали увеличению ее поверхности, необходимому для быстрого усваивания пищи. Если обширный зонт эдиакарий и цикломедуз служил для пассивного улавливания планктонного дождя с последующей транспортировкой пищи к центральному ротовому отверстию, то эти крупные плоскокочковые полипы могли существовать лишь в условиях очень высокой биомассы планктона и низкой плотности других потребителей сестона в пелагиали и на дне. Поэтому наиболее благоприятные условия существования бентосных форм в венде были в мелководных зонах моря. Такие условия были распространены очень широко в мелководных и теплых эпиконтинентальных морях, возникших в ходе постгляциальной трансгрессии.

Завершая характеристику вендских кишечнополостных, которым свойственна ось симметрии бесконечно большого порядка, хотелось бы обратить внимание на следующие их особенности.

1. Формы кишечнополостных с монаксонной гетерополярной симметрией бесконечно большого порядка являются наиболее примитивной и в то же время процветающей группой среди вендских кишечнополостных и метазоо вообще.

2. Общими для представителей этой группы особенностями являются: тип симметрии, концентрическая организация тела, отсутствие оформленных радиальных элементов в строении гастральной полости, отсутствие системы каналов гастроваскулярной системы, широкое распространение бесполого размножения среди представителей этой группы, особенно простого продольного деления.

3. Указанные особенности свидетельствуют о крайней примитивности и архаичности этой группы, а также об общности происхождения ее представителей. Однако при определенной однородности группы мы уже в венде застаем ее достаточно сильно дифференцированной и можем выделить в

составе этой группы три подгруппы, различающиеся основным планом строения, характером роста и, возможно, особенностями размножения.

4. В первую подгруппу объединяются организмы с нерегулярной концентричностью строения или явным отсутствием четких концентрических элементов. Последние формы по своему плану строения близки к тому гипотетическому гастролообразному многоклеточному организму, которое нередко помещается в основание филогенетического древа метазоа. Этот план строения является самым примитивным среди вендских кишечнополостных и, возможно, наиболее древним. Формы с подобным типом симметрии среди нынеживущих кишечнополостных крайне редки и встречаются лишь у их личинок, а среди взрослых форм — у безщупальцевого гидроида *Protohydra*.

5. Вторую подгруппу составляют медузовидные организмы, у которых наблюдается весьма правильная и частая концентрическая зональность, отражающая характер роста. В этой группе можно видеть организмы, близкие формой тела и образом жизни к представителям первой подгруппы, для которых характерна неправильная концентрическая организация. Однако наряду с ними появляются и такие формы, у которых на фоне правильной концентрической организации возникает билатеральная симметрия. Эти формы демонстрируют возможность выведения артикулята из организмов, обладающих правильной концентрической организацией и осью симметрии бесконечно большого порядка. Среди организмов второй подгруппы встречаются формы, чрезвычайно близкие к нынеживущим хондрофорам, и, вероятно, относящиеся к этому отряду *Hydrozoa*.

6. Третью подгруппу кишечнополостных, которым свойственна симметрия бесконечно большого порядка, составляют формы с фиксированным и, как правило, небольшим числом концентрических зон, которое остается постоянным на протяжении жизни особи. Для этой группы характерна функциональная дифференциация разных концентрических зон, что в целом может указывать на относительно более высокую организацию представителей этой подгруппы в сравнении с остальными таксонами группы.

7. Практически в каждой из трех подгрупп отмечаются комбинации типов симметрии и различных планов строения, в частности: радиальной симметрии бесконечно большого или неопределенного порядка с концентрической организацией, билатеральной симметрии с концентрической организацией.

8. Среди организмов с симметрией бесконечно большого порядка и концентрической организацией (концентрическим планом строения) основная часть является седентарными формами, в меньшей степени — плейстонными и лишь небольшая часть могла составлять планктон. Эти пропорции экологического характера в группе наиболее примитивных кишечнополостных могут указывать на первичность полипоидной стадии. Анизотропия спектра разнообразных местообитаний способствовали возникновению наибольшего разнообразия форм. Близость типов симметрии у седентарных полипов и плейстонных организмов может свидетельствовать об их генетической близости и отражать историю освоения поверхности воды как местообитания.

9. Вендские кишечнополостные с симметрией бесконечно большого порядка представляют собой один из путей реализации разнообразия в рамках этого типа симметрии в виде возникновения концентрической организации, ее полимеризации и упорядочения, затем олигомеризации на фоне комбинирования в радиально-лучистой симметрией неопределенного порядка и с билатеральной симметрией.

ФОРМЫ С ОСЬЮ СИММЕТРИИ НЕОПРЕДЕЛЕННОГО ПОРЯДКА

В первой части настоящей статьи наряду с кишечнополостными, обладающими концентрической организацией в чистом виде, указывались формы, у которых на фоне концентрического плана строения развивалась радиальная организация (главным образом, за счет щупалец, полипидов и рельефа мезоглеи). Эти формы представляют собой комбинацию двух типов организации: концентрической и радиальной. Но в этих же формах сочетаются и два типа симметрии: концентрическая симметрия с осью вращения бесконечно большого порядка и радиально лучистая симметрия с осью вращения неопределенного порядка. Неопределенность порядка симметрии в отличие от бесконечно большого порядка определяется конечным, но не фиксированным числом антимер (щупалец, гонад и др.).

В целом среди вендских кишечнополостных довольно много форм с указанной комбинацией типов симметрии. Это может свидетельствовать об исторической связи концентрической и радиальной организаций у кишечнополостных и с другой стороны, показывает условность границы между группой концентрически организованных форм и группой животных, у которых на фоне остаточной концентрической организации развивается радиальная. Те или иные формы концентрической организации наблюдаются и у некоторых современных групп кишечнополостных, однако практически всегда преобладает радиальная организация. Вместе с тем огромная доля кораллов и медуз не имеют никаких признаков концентрической организации и развиваются по пути реализации радиальной организации, которая во многих отношениях оказалась более прогрессивной.

Наиболее простым строением из вендских *Radialia* с осью симметрии неопределенного порядка обладают *Lorenzinites rarus* Glaessner et Wade и *Hiemalora (-Pinegia) stellaris* Fedonkin. Это относительно небольшие низкие полипы с венчиком простых щупалец. *Lorenzinites* был обнаружен в кварцитах паунд Южной Австралии в единственном экземпляре (Glaessner, Wade, 1966), и сейчас статус этого таксона не вполне ясен (Glaessner, 1979). Массовый материал представляет *Hiemalora*, которая обнаружена в двух местонахождениях на Русской платформе и на Оленекском поднятии (Федонкин, 1981а,б, 1982).

Тип сохранности *Hiemalora* может говорить о том, что этот род, возможно, имел медузоидное и полипоидное поколения. Не исключено также, что *Hiemalora* могла иметь полипоидную форму на относительно ранних стадиях онтогенеза, а на более поздних стадиях — половозрелую медузоидную, которая обитала в пелагиали и несла расселительную функцию. Иногда встречаются слепки с рельефно выступающим диском, расположенным значительно ниже плоскости, несущей слепки щупалец (табл. V, фиг. 3). Щупальца довольно толстые, иногда слегка расширяющиеся дистально. Эти окаменелости скорее являются слепками сидячих форм. Но часто встречаются и довольно тонкие, плоские отпечатки и слепки, для которых характерны относительно более крупные размеры диска при более тонких щупальцах, и эта форма сохранности, возможно, отвечает медузоидной стадии (табл. IV, фиг. 6). Несмотря на большое количество образцов хорошей сохранности пока не удалось выявить каких-либо структур в центральной части диска за исключением небольшого круглого рта, который сохраняется редко. Это вполне объяснимо: медузы вообще имеют центр тяжести, смещенный в область мезоглеи ближе к анимальному полюсу, и поэтому после гибели плавают и опускаются на дно, как правило, вниз эксумбреллой. Именно поэтому мы чаще имеем слепки аборальной стороны медуз. Полипы также сохраняются в основном в виде слепков с аборальной стороны, что определяется их прижизненным положением в осадке.

Отсутствие каких-либо признаков радиальных структур в теле полипа или в зонтике *Hiemalora* позволяет предполагать существование обширной гастральной полости, чашевидной у полипа и дисковидной у медузы. Вполне вероятно, что гастральная полость имела продолжения в щупальца — их толщина позволяет сделать такое предположение. Не ясно, каким образом размножались эти организмы, но возможно, им были свойственны как бесполое, так и половое размножение. Один из образцов *Hiemalora* демонстрирует возможное продольное деление зонтика на одной из конечных стадий деления, так как в целом отпечаток выглядит как эллипс с сужением по концам короткого диаметра, окруженный общим венчиком щупалец. Этот образец обнаружен в хатыспытской свите Оленекского поднятия (р. Хорбусунка). Другой экземпляр из венда Зимнего берега представляет интерес потому, что на площади диска видны многочисленные беспорядочно расположенные бугорки (табл. V, фиг. 3). Не исключено, что это примитивные репродуктивные органы, хотя у большинства нынеживущих кишечнополостных расположение органов размножения обычно строго упорядочено. Однако упорядоченное расположение гонад у нынеживущих книдарий связано с упорядоченным расположением гастральных каналов. Если у *Hiemalora* этих каналов не было, что весьма вероятно, то и гонады могли располагаться беспорядочно. Возможен и иной путь интерпретации этих бугорков как личинок, находящихся в выводковой камере или полости. Подобное явление мы наблюдаем у довольно нетипичного ныне рода гидромедуз *Eleutheria* (Нуман, 1940). У этой медузы яйца и сперма вырабатываются вместе в стенках эпидермального выводкового мешка, расположенного над желудком (Нуман, 1940, с. 423, фиг. 126 А). В этом же мешке развиваются личинки планулы. Возможно, таким же мешком обладала и *Hiemalora*.

Наблюдение за ростом *Hiemalora*, которое осуществляется путем построения серий от мелких ювенильных особей до наиболее крупных, показывает, что число краевых щупалец увеличивается по мере роста, но в их количестве не наблюдается кратности какому-либо числу, как у большинства нынеживущих книдарий. Однако и у последних, в частности у многих Leptolida Athecata (Hydrozoa), гидрант несет не строго определенное количество щупалец, разбросанных по головке без особого порядка. Такое строение встречается у *Lanctea* и некоторых других Scyphoidea, у *Clava*, *Myriothele*, *Hydra* и др. (Беклемишев, 1964; Иванов, Полянский, Стрелков, 1981). У нынеживущих книдарий этот тип симметрии считается одним из низших. Но, как пишет В.Н. Беклемишев, это не та диссимметрия, которую мы встречаем в конце рядов развития. Это не "уже отсутствие", а "еще отсутствие" симметрии. Это та неопределенность расположения, которая стоит впереди и ниже, чем настоящая лучевая симметрия. У *Hiemalora*, так же как у наиболее примитивных гидроидов, щупальца лишь нарушают симметрию, но не определяют ее порядок. Если отвлечься от щупалец, то *Hiemalora* будет иметь монаксонную симметрию с осью вращения бесконечно большого порядка, которую мы рассматривали на примере многих вендских кишечнополостных и нынеживущей *Protohydra*.

Радиальная симметрия неопределенного порядка свойственна и другим формам вендских кишечнополостных, даже таким из них, которые демонстрируют относительно высокую организацию, например, *Hallidaya brueri* Wade (Wade, 1969). Эти небольшие дисковидные медузы были найдены в самых верхних слоях докембрия Центральной Австралии и, возможно, отражают относительно позднюю стадию радиации сцифоидных медуз в позднем докембрии (Jenkins, 1981). Основной причиной отнесения *H. brueri* к классу Scyphozoa является довольно сложная система радиальных ка-

налов гастро-васкулярной системы, которые отходят от зигзаговидной границы центральной гастральной полости и по меньшей мере дважды дихотомируют в направлении к краю зонтика. Не вполне ясно, как меняется число радиальных каналов по мере роста этой медузы, но количество округлых "ядер", которые группируются вокруг желудка, увеличивается от 3 до 13. Можно предположить два альтернативных варианта интерпретации этих ядер: либо эти образования отвечают почкам (но тогда почему неизвестны более поздние стадии их развития?), либо эти ядра отвечают гонадам, в частности таким, в которых вынашиваются и развиваются личинки на ранних стадиях развития. Об этом может свидетельствовать "поведение" этих ядер в слепках как мягких, дискретных тел, которые могут даже частично перекрывать друг друга, если их много. Интересно, что у этих медуз рот выглядит в виде неправильной многолучевой щели.

Непостоянное количество репродуктивных органов наблюдается у *Elaenia asseevae* Fedonkin (табл. V, фиг. 2) из венда Подолии (Великанов, Асеева, Федонкин, 1983) и, возможно, у *Armillifera parva* Fedonkin (табл. V, фиг. 6) из венда Зимнего берега Белого моря, если дуговидные образования зонтика этой мелкой медузки действительно отвечают гонадам (Федонкин, 1980).

Неупорядоченность радиальной симметрии лучше всего наблюдается на примере репродуктивных органов потому, что они часто являются наиболее плотными образованиями в теле медуз, особенно у небольших особей. Но иногда эта неупорядоченность хорошо видна и в системе радиальных каналов, например у *Rugoconites* Glaessner et Wade (Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972a). Эти низкокониические медузы имеют множество радиальных каналов, которые отходят от углов небольшого полигонального центра в области желудка и дихотомически ветвятся. По краю зонтика, который нередко сохраняется в виде кольца, идут многочисленные тончайшие щупальца. Они начинаются не от самого края, а чуть ближе к центру, хотя не вполне ясно, на какой стороне краевой части зонтика — на эксумбрелле, как у некоторых современных Hydrozoa, в частности у Trachymedusae, или на субумбрелле, что, судя по характеру сохранности, более вероятно.

Количество радиальных каналов, отходящих от желудка, не может быть точно подсчитано, поскольку в центральной части эти медузы имели максимальную толщину мезоглеи и каналы не всегда могли запечатлеться в осадке. Но изучение центральных частей у нескольких образцов, демонстрирующих наилучшую сохранность области желудка, показало, что количество каналов колеблется от 10 до 20. Экземпляры с наименьшим числом начальных радиальных каналов имеют наиболее разветвленную сеть гастроваскулярной системы (каналы дихотомируют до пяти раз, тогда как у других экземпляров только трижды). Другим явлением, которое также можно расценивать как примитивный признак, является неупорядоченность ветвления радиальных каналов и даже их слияние, что приводит к образованию подобия сети. Кольцевой канал, по-видимому, отсутствует, и дистальные окончания радиальных каналов, тонкие, частые и параллельные пронизывают краевую часть зонтика.

Среди современных медуз *Proboscidactyla* (Hydrozoa), пожалуй, больше всего напоминает *Rugoconites*, но слияние каналов и образование сетки среди современных гидрозоа встречается как редкое тератологическое явление (Wade, 1972a). Эти формы сближает не только простые, ветвящиеся каналы, но и отсутствие кольцевого канала. Возможно, следовало бы искать аналогий среди корнеротых медуз. Например, *Cassiopeia* (Rhizostomeae) имеет довольно густую гастроваскулярную сеть, заполняющую пространство между прямыми радиальными каналами, и не имеет кольцевого канала

(Hyman, 1940, с. 526, фиг. 173 А). Но в отличие и от *Proboscoidactyla*, и от *Cassiopieia* вендские формы *Rugoconites* имеют неопределенное число радиальных каналов гастроваскулярной системы даже в области их выхода из желудка.

Неупорядоченность радиальных структур, или антимер, наблюдается и у ряда других форм, в частности у *Bonata septata* Fedonkin (Федонкин, 1980а, 1981а). Эти медузовидные организмы округлой формы состоят из двух концентрических зон (табл. V, фиг. 1). Внешняя кольцевая зона относительно плоская, широкая, с редкими, случайными концентрическими морщинками, которые свидетельствуют о тонкости и нежности краевой части зонтика. Внутренняя зона более рельефная, относительно выпуклая и состоит из радиально расходящихся клиновидных лопастей, имеющих округлые дистальные и острые проксимальные окончания, не доходящие до центра. Не исключено, что клиновидные лопасти могут соответствовать камерам между радиальными перегородками гастральной полости этого организма, и, таким образом, *B. septata* могла бы представлять одну из ветвей, ведущих к Scyphozoa или (и) к Anthozoa. Но эти лопасти можно интерпретировать и как гонады. Так или иначе количество этих структур увеличивается по мере роста особи (в материале из венда Зимнего берега Белого моря наблюдалось от 11 до 19 лопастей, но колебания, по-видимому, возможны и в более широких пределах).

Близкая по общему плану строения *Evmiaksia akse novi* Fedonkin имеет такое же обширное внешнее кольцо, но в центральной части по кругу располагаются овальные образования, ориентированные длинной осью радиально (табл. V, фиг. 4). Эти образования расположены довольно правильно и интерпретируются как гонады, расположенные по краю гастральной полости (Федонкин, 1983). Их количество также неопределенно и увеличивается по мере роста организма.

Одна из форм вендских медузовидных организмов демонстрирует комбинацию концентрической и радиальной организации, при этом концентричность, сохраняющаяся лишь в центральной части зонтика, выглядит как остаточная и вытесненная радиальной организацией. Эта форма *Mawsonites spriggi* Glaessner et Wade (Glaessner, Wade, 1966) выглядела при жизни как куполовидный, постепенно переходящий в крутоконический в центре диск. Центральная коническая часть гладкая, усеченная, окружена несколькими концентрическими сериями крупных неправильных шишковидных утолщений, размеры которых увеличиваются в направлении от центра. Внешняя половина диска состоит из неправильных лопастей, разделенных глубокими иногда ветвящимися бороздами. Край зонтика лопастной.

В этой форме как бы комбинируются черты двух других видов вендских кишечнополостных. Концентрическое строение центральной части сближает *Mawsonites* с *Cyclomedusa plana* Glaessner et Wade, а наличие серий шишковидных образований напоминает серии полипидов *Eoporpita medusa* Wade. Лопастное строение внешней части зонтика заставляет искать аналогий среди сцифомедуз, особенно среди *Rhizostomeae* и *Coronata*.

Подводя итог характеристике вендских Radialia с осью симметрии неопределенного порядка, хотелось бы подчеркнуть следующие моменты.

1. Формы кишечнополостных с монаксонной гетерополярной симметрией и осью вращения неопределенного порядка составляли обширную и разнообразную группу среди кишечнополостных вендского периода. Вращательная симметрия неопределенного порядка у вендских кишечнополостных охватывала как организм в целом, так и отдельные системы органов (краевые щупальца, каналы гастроваскулярной системы, гонады и пр.). В некоторых случаях эта симметрия могла выражаться в характере рельефа

мезоглеи. Формы с таким типом симметрии были распространены в венде несравненно шире, чем сейчас или даже в палеозое.

2. Главной особенностью представителей этой группы *Radialia* является увеличение порядка вращательной симметрии в онтогенезе, то есть прибавление новых антимер по мере роста особи без соблюдения кратности или какого-либо порядка в процессе их заложения. Эта особенность представляется крайне архаичной.

3. Несмотря на архаичность порядка заложения антимер, описанная группа кишечнополостных в целом представляет значительно более высокую организацию в сравнении с *Radialia*, которые характеризуются осью симметрии бесконечно большого порядка. У представителей группы *Radialia* с неопределенным порядком симметрии мы видим хорошо оформленную систему шупалец, достаточно разнообразные формы радиальных каналов гастроваскулярной системы, которые несколько раз ветвятся по направлению к периферии, а иногда образуют подобие сети (плексус). У подавляющего большинства представителей этой группы наблюдаются вполне сформировавшиеся системы репродуктивных органов (гонады), которые свидетельствуют о преобладании полового размножения в их развитии. Наоборот, примеры бесполого размножения в этой группе *Radialia* весьма редки. Все это может свидетельствовать о том, что описанная группа кишечнополостных с симметрией неопределенного порядка по уровню организации стоит значительно ближе к фанерозойским книдариям, чем *Radialia* с симметрией бесконечно большого порядка (класс *Cyclozoa*).

ВЕНДСКИЕ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ С ОПРЕДЕЛЕННЫМ ПОРЯДКОМ РАДИАЛЬНОЙ СИММЕТРИИ

Формы кишечнополостных с определенным порядком радиальной симметрии не столь многочисленны среди вендских *Radialia* в сравнении с представителями других групп более примитивной организации и симметрии. Это соотношение, явно обратное тому, которое мы наблюдаем у кишечнополостных в современном их состоянии, свидетельствует о том, что упорядочение радиальной симметрии в форме стабилизации количества антимер — относительно позднее явление, представляющее особый путь эволюции кишечнополостных, в итоге ставший главным, магистральным. И действительно, виды докембрийских *Radialia* с осью симметрии определенного порядка по многим своим характеристикам значительно ближе к нынеживущим формам, чем другие их вендские современники. Но даже и у этих организмов мы иногда наблюдаем такие особенности, которые выглядят совершенно неожиданными не только в рамках типа кишечнополостных, но в пределах метазоа вообще.

Одним из таких явлений можно считать трехлучевую радиальную симметрию. Этот порядок симметрии встречается у современных кишечнополостных скорее в виде редчайшего исключения, а в других группах метазоа известен лишь как вторичное явление. Однако в венде он был распространен довольно широко.

Трехлучевая симметрия

Наиболее ярко трехлучевая симметрия проявляется в строении *Albumares brunsaе Fedonkin* (Келлер, Федонкин, 1976; Федонкин, 1981а). Эти мелкие медузки имеют трехлопастное строение (табл. VI, фиг. 6). В каждой из лопастей из центральной части зонтика идут по три канала гастроваскулярной системы. Эти каналы четырежды дихотомируют на пути к краю зонтика,

который несет множество тонких и коротких щупалец (более 100). От центра к периферии отходят три относительно коротких валика, которые и располагаются между лопастями и сужаются радиально. Эти валики, возможно, отвечают гонадам, поскольку нечто похожее мы наблюдаем у некоторых современных медуз. Гонады удлиненной формы, располагающиеся радиально, характерны для многих гидроидных медуз, в частности для *Phialidium* (*Leptomedusa*) и *Homoeonema* (*Trachymedusa*), но у них гонады располагаются вдоль радиальных каналов. Расположение гонад между лопастями у *Albumares* заставляет искать аналогий среди сцифоидных медуз. Именно у них мы часто наблюдаем примеры поворотного смещения одной системы антимер по отношению к другой при полном сохранении порядка их симметрии, одинакового для обеих. При этом антимеры одной системы занимают положение в интеррадиальной зоне другой; например, система оральных рук и гонад у *Aurelia* (Hyman, 1940, с. 523, фиг. 171 А) смещена одна по отношению к другой на 90° при четырехлучевой симметрии обеих систем.

Лопастное строение зонтика, сложность ветвления каналов гастроваскулярной системы и характер расположения гонад сближает *Albumares* прежде всего со сцифоидными медузами, но среди них в норме не известны случаи трехлучевой симметрии. Здесь мы сталкиваемся с таксономическими проблемами, и в данном случае вопрос можно сформулировать так: имеет ли порядок радиальной симметрии такой же (или больший) таксономический вес, как другие признаки, на основе которых автор склонен относить *Albumares* к классу Scyphozoa. В этой проблеме есть несколько существенных моментов, с которыми неизбежно сталкиваются систематики.

Первый вопрос связан со значением того или иного признака для нормальной жизнедеятельности организма. Думается, что широкие вариации радиальной симметрии у кишечнополостных могут свидетельствовать о том, что для радиально симметричного животного относительно безразлично, каким порядком симметрии оно обладает, поскольку с изменением порядка симметрии не происходит кардинальных нарушений отношений животного с изотропной по горизонтали средой. Значительно более важным может оказаться количество, размеры и расположение жизненно важных органов, что в значительной степени определяется порядком симметрии. Поэтому действие естественного отбора будет определяться не столько порядком симметрии, сколько структурами, которые так или иначе коррелируются с ним. У современных кишечнополостных наблюдается существенное колебание числа антимер в пределах индивидуальной изменчивости (Thompson, 1942).

Близкой к описанной выше медузе с трехлучевой радиальной симметрией можно считать другую, явно родственную форму *Anfesta stankovskii* Fedonkin. Ее дисковидный зонтик разделен тремя валиками, которые соответствуют гонадам (табл. VI, фиг. 1). Эти гонады имели сосисковидную форму и расходились радиально от центра, но их внешние концы не достигали краевых частей зонтика. В отличие от *Albumares* зонтик *Anfesta* имеет дисковидную, а не трехлопастную форму, хотя в основе его лежит поворотная симметрия третьего порядка. Дисковидный зонтик *Anfesta* состоит из восемнадцати узких лопастей. Дистальные окончания этих лопастей рассечены на две лопасти второго порядка узким вырезом. Каждая из лопастей второго порядка в свою очередь рассечена небольшой радиальной бороздкой на узкие плавно заостренные маргинальные лопасти, несущие тончайшие щупальца. Интересно, что лопасти первого порядка ориентированы проксимальными концами в сторону одного из ближайших радиусов, совпадающих с осью гонады. Лишь те лопасти, которые расположены пря-

мо над гонадами и по биссектрисе интеррадиуса, имеют строго радиальную ориентировку. Это говорит о том, что *Anfesta* имеет в основе трехлопастное строение, как и *Albumares*, однако у первой оно замаскировано множеством узких лопастей и дисковидной формой зонтика. Мы не видим у *Anfesta* ни кольцевого канала, ни радиальных каналов гастроваскулярной системы, хотя не исключено, что сами лопасти могли быть полыми внутри, и эти полости могли доходить своими аппендиксами вплоть до маргинальных лопастей. Этот тип распределительной системы является более примитивным, чем настоящие гастроваскулярные каналы. В целом же характер расположения лопастей у *Anfesta* очень напоминает план строения гастроваскулярной системы сцифоидных медуз, например *Aurelia*. Сходство это можно усмотреть в следующем. Радиальные лопасти *Anfesta*, расположенные над гонадами, и отходящие от этих лопастей с обеих сторон другие лопасти в целом напоминают перрадиальные ветвящиеся каналы *Aurelia*, а лопасти, расположенные по биссектрисе интеррадиуса у *Anfesta*, могут отвечать адрадialьным неветвящимся каналам *Aurelia*. Но повторим, это сравнение может быть правомочным лишь в аспекте плана строения распределительной системы.

Хотя *Anfesta* и *Albumares* можно рассматривать как родственные формы, но между тонкими, часто ветвящимися каналами *Albumares* и лопастями *Anfesta* различие весьма существенно. Тем не менее, мы можем указать среди вендских медуз такую форму, распределительная система которых по своему строению занимает промежуточное положение между примитивными лопастями и более современными ветвящимися каналами.

Из отложений позднего докембрия Центральной Австралии описана *Skinnera brooksi* Wade (Wade, 1969). Эта медуза также имеет трехлучевую радиальную симметрию, как описанные выше *Albumares* и *Anfesta*, однако ее внутреннее строение имеет некоторые отличия. Центральный относительно гладкий участок может отвечать желудку, вокруг которого симметрично располагаются три крупных полукруглых структуры, выпуклой стороной обращенные к периферии, а с внутренней стороны имеющие два канала или аппендикса, с помощью которых эти структуры соединяются с желудком. М. Уэйд интерпретирует эти структуры как гастральные карманы. По периферии зонтика *Skinnera* располагаются пятнадцать "вторичных карманов", каждый из которых соединен с желудком двумя каналами. Парные каналы, соединяющие вторичные карманы с желудком, хорошо наблюдаются в промежутках между первичными (гастральными) карманами, но в тех местах, где парные каналы пересекают область первичных карманов, первые исчезают в отпечатке, поэтому неясно, соединяются ли вторичные карманы с областью желудка через первичные карманы, или же парные каналы проходят над первичными карманами, минуют их, и впадают в область желудка. В окаменелостях между структурами, которые отвечают вторичным карманам, видны и другие линейные радиальные структуры, которые могут соответствовать радиальным каналам, идущим от желудка прямо к периферии зонтика. Кольцевой канал отсутствует.

Из двадцати шести слепков этой медузы, найденных к настоящему времени, несколько экземпляров демонстрируют одинаковый тип симметрии: три первичных кармана и пятнадцать вторичных карманов, однако встречаются и такие экземпляры, у которых на один первичный карман приходится не пять, а лишь три вторичных кармана. Это свидетельствует о том, что у *Skinnera* устойчивым типом симметрии является радиальная симметрия с осью вращения третьего порядка. Комбинация с вращательной симметрией большего порядка, вероятно, кратного трем, происходит за счет увеличения количества вторичных карманов.

По мнению М. Уэйд, строение *Skinnera* по своей сложности отвечает уровню организации сцифоидных медуз (Wade, 1969). Внутренние крупные структуры, соединенные с областью желудка парными каналами, рассматриваются как прямые гомологи гастральным карманам сцифоидных медуз, но ни у одной из нынеживущих медуз класса Scyphozoa мы не наблюдаем подобных карманов. Система вторичных карманов, которые соединяются с желудком парными каналами, принципиально не отличается от системы первичных (внутренних) карманов, поэтому не исключено, что первичные и вторичные карманы составляют одну физиологическую систему: гастроваскулярную систему, которая, однако, не имеет морфологических аналогов у современных кишечнополостных. Систему вторичных карманов с парными каналами, идущими к ним из области желудка, и промежуточными неветвящимися каналами можно было бы рассматривать как гомологичную плексусу Semaostomeae и Rhizostomeae, однако у этих медуз плексус гораздо более правильно построен. С другой стороны, можно рассматривать систему вторичных карманов как одну из промежуточных стадий на пути от примитивного кольцевого синуса, который, вероятно, имели наиболее простые организмы, к тонким ветвящимся каналам гастроваскулярной системы. Другой, возможно, более ранней стадии становления гастроваскулярной системы у кишечнополостных отвечает лопастное строение *Anfesta*, хотя, конечно, эти два пути могут и не быть связанными как последовательные стадии, а представлять собой независимые пути формирования гастроваскулярной системы (Федонкин, 1983). Вероятно, возможен и другой вариант интерпретации трех структур, расположенных в центральной части зонтика *Skinnera*, а именно как гонады, которые обычно являются наиболее плотными образованиями у мелких медузок.

Заканчивая характеристику кишечнополостных с редчайшим, необычным типом вращательной симметрии третьего порядка, хотелось бы остановиться на проблематичном организме, интерпретация которого вызывает наибольшие трудности. Речь пойдет о *Tribrachidium heraldicum* Glaessner (Glaessner, Daily, 1959; Glaessner, Wade, 1966; Федонкин, 1981a,б; Fedonkin, 1982). Этот дисковидный организм сохраняется в виде отпечатков в негативном гипорельефе и в виде слепков (позитивный эпирельеф). В первом случае мы наблюдаем круто наклоненную периферическую границу, внутри которой видны три выступающих "руки", радиально расходящиеся от центра под равными углами. Эти "руки" (терминология М.Ф. Глесснера) искривляются против часовой стрелки в отпечатке и соединяются с периферией диска, где они постепенно утончаются (табл. VI, фиг. 8,25). В центре между "руками" изредка видна небольшая Y-образная бороздка, которая, возможно, отвечает рту. От каждой "руки" с ее выгнутой стороны отходит небольшой приподнятый отросток ("булла"). Дистальные части "рук" по их внешней стороне несут короткие плотные "щупальца", которые занимают приблизительно семь десятых длины каждой "руки". В промежутках между "руками" сохраняются тонкие длинные, прямые или слегка искривленные линейные структуры (бороздки), которые простираются от вогнутой части каждой "руки" вкrest заостряющейся части соседней "руки". М. Глесснер с известной долей сомнения считает эту сторону оральной.

В австралийском материале и в коллекциях из венда Зимнего берега имеются экземпляры, демонстрирующие иной тип сохранности. Это слепки на кровле алевритистых прослоев, очень плоские, дисковидные и встречающиеся довольно редко (табл. VI, фиг. 7). В средней части наблюдаются три дуговидных углубления, ориентированных своими узкими окончаниями в сторону центра диска. Внешние концы дуговидных углублений отно-

сительно более широкие и глубокие за счет округлых терминальных расширений. Поверхность диска испещрена тончайшими радиальными бороздками, которые впадают в дуговидные углубления. Периферическая часть не несет каких-либо признаков щупалец. Край диска ровный (Glaessner, Wade, 1966; Федонкин, 1981б). Эти особенности строения позволяют предполагать, что в данном случае мы наблюдаем оральную сторону животного, обращенную вверх. Дуговидные углубления с терминальными расширениями могут отвечать ротовым щелям, хотя не исключено, что лишь терминальные расширения отвечают отверстиям, которые служили для ввода пищи. Тончайшие радиальные бороздки, впадающие в дуговидные углубления, можно в этом случае интерпретировать как микрорельеф, способствующий транспортировке питательных частиц со всей площади зонтика к ротовым отверстиям, что могло осуществляться с помощью мерцательного эпителия (Федонкин, 1983).

Если сторону с тремя дуговидными углублениями рассматривать как оральную, то вогнутые отпечатки на подошве алевролита или песчаника можно считать скорее слепком с внутренней части организма. Такой тип сохранности встречается довольно часто; например, мелкие медузы *Albumares*, имеющие размеры, близкие к *Tribrachidium*, сохраняются как вогнутый отпечаток на подошве слоя, но на фоне этого отпечатка рельефно выступают гонады и ветвящиеся каналы гастроваскулярной системы. Поэтому, учитывая возможность запечатления каких-то внутренних структур и вероятность того, что оральная сторона *Tribrachidium* представлена иным типом сохранности, мы можем предположить следующее. "Руки", несущие в их дистальных частях короткие "щупальца", а ближе к центру имеющие ответвление в пространство между соседними "руками", можно рассматривать как распределительную систему, близкую по организации к каналам гастроваскулярной системы. Эти "руки" не смыкаются в центре, но имеют округлые проксимальные окончания, которые, располагаясь близко, образуют Y-образную бороздку, которую М.Ф. Глесснер рассматривал как рот.

В целом этот организм можно себе представить как сидящий, пассивно улавливающий из воды органический детрит. Пищевые частицы, попадающие на диск, с помощью мерцательного эпителия транспортировались по узким радиальным бороздкам к трем ротовым щелям, а оттуда пища попадала сразу в три канала гастроваскулярной системы, в их проксимальные крупные дивертикулы и затем в многочисленные дистальные ответвления, имеющие радиальную ориентировку по краю диска, которые интерпретировались как щупальца. Не исключено, что крупные дивертикулы ("буллы") следует интерпретировать как гонады.

Если такая интерпретация окажется справедливой, то трибрахиидум следует рассматривать как организм целентератного уровня организации, не имеющего родственных форм среди нынеживущих кишечнополостных ни по общему типу симметрии, ни по плану строения отдельных систем органов. Однако среди вендских форм мы уже знаем несколько видов, которые при известных различиях могли бы составить вместе с *Tribrachidium* один таксон высокого ранга в системе кишечнополостных: это радиально симметричные организмы с осью вращения третьего порядка (*Albumares*, *Anfesta*, *Skinnera*). Этот специфический тип симметрии, не характерный для других групп вендских и нынеживущих метазоа, может служить еще одним косвенным доводом в пользу отнесения *Tribrachidium* к кишечнополостным.

Надо отметить, что еще несколько лет назад *Tribrachidium* рассматривался как возможный представитель ветви вторичноротых, ведущих к иглокожим. Форма "рук" и трехщелевое строение "рта" заставляли искать

сходства *Tribrachidium* с иглокожими класса Edrioasteroidea. Тончайшие радиальные бороздки, радиально отходящие от выгнутых частей "рук", интерпретировались как трубчатые ножки или органы дыхания (Glaessner, Wade, 1966). Сходство трибрахидиума с представителями Edrioasteroidea усиливалось еще и тем, что последние иногда демонстрируют реликты трехлучевой симметрии. Среди иглокожих известны и трехлучевые мутанты, например экземпляр рода *Pentremites* May (Blastoidea) из миссисипских отложений США (Macurda, 1964). Как решающий аргумент рассматривалась симметрия ювенильных эдриоастероидей (Bell, 1976). Описывая онтогенез представителей четырех семейств, относящихся к трем отрядам Edrioasteroidea, Б. Белл отмечает большое сходство их онтогенетического развития, в котором он выделил семь стадий. В своем раннем развитии эдриоастероидей отчетливо трехлучевые, однако вряд ли мы можем рассматривать эту симметрию как настоящую поворотную симметрию третьего порядка, поскольку в основе своей она является билатеральной или двулучевой: приобретаемая позже в онтогенезе пятилучевая симметрия формируется путем бифуркации правой и левой боковых первичных осей роста. Поэтому апелляция к трехлучевой симметрии Edrioasteroidea вряд ли является обоснованной. Кроме того, иглокожие вообще произошли от билатеральных предков, поскольку их личинки билатерально симметричны.

В последних работах М.Ф. Глесснер и некоторые его последователи уже не относят трибрахидиум к предкам иглокожих, оставляя открытым вопрос о систематическом положении этого рода (Glaessner, 1972, 1979; Jenkins, 1981). Изогнутые руки со шупальцами чрезвычайно напоминают лофофоры, однако сравнение *Tribrachidium* с *Lophophora* пока не шло дальше констатации этого сходства. Надо отметить, что трехлучевые лофофоры вообще не известны. Лофофоры всегда билатерально-симметричны и развиваются из билатерально-симметричного подковообразного зачатка (Беклемишев, 1964).

Предложенная выше концепция *Tribrachidium* как организма целентератного уровня организации представляется сейчас наименее противоречивой, хотя сам организм во многих отношениях остается необычным. Помимо трехлучевой симметрии и необычного характера гастроваскулярной системы странным может показаться наличие трех ротовых отверстий. Однако последнее обстоятельство, а именно наличие не одного, а нескольких ротовых отверстий не является чем-то исключительным. У некоторых сцифоидных медуз, в частности у корнеротов или ризостом (*Rhizostoma pulmo*, например), во взрослом состоянии рот зарастает и его роль выполняют многочисленные мелкие отверстия в складках ротовых лопастей (Наумов, Пастернак, 1968). Такой тип ротовых отверстий характерен для форм, питающихся самыми мелкими планктонными организмами, которые засасываются вместе с водой в гастральную полость. Интересен пример формирования ротовых рук у другой корнеротой медузы — *Mastigias*: на ранних стадиях развития они имеют нормальную четырехлопастную форму. Затем по мере роста лопасти разветвляются на концах, а их края сходятся. На конечной стадии мы наблюдаем полное смыкание краев ротовых лопастей (на этом месте остается продольная канавка, которая тоже дважды ветвится). Ротовые отверстия в количестве шестнадцати остаются, таким образом, на концах лопастей (Nyman, 1940, с. 526, фиг. 173 С—Е).

Предположение о гомологичности "рук" у *Tribrachidium* ветвящимся каналам гастроваскулярной системы *Albimares* можно подкрепить тем, что первые путем незначительной трансформации легко выводятся из

вторых, то есть изогнутые каналы трибрахиидума легко вывести из ветвящихся каналов такого типа, как у *Albumares*, правда, у исходной формы должно быть три начальных канала, а не девять. Трансформация дихотомически ветвящегося канала должна происходить путем его изгиба против часовой стрелки с одновременной редукцией первого (проксимального) правого ответвления до короткого отростка. Подобную редукцию должны испытать и все правые ответвления первой левой ветви канала, которая и преобразуется затем в "руку" трибрахиидума. Это чисто спекулятивное построение, возможно, свидетельствует в пользу указанной гомологии, и, следовательно, в пользу интерпретации трибрахиидума как представителя кишечнополостных. Однако в этой концепции есть очень щекотливый момент.

Довольно сложным для объяснения остается вопрос о том, как формируется трехлучевая симметрия у этих организмов и почему она не закрепились у книдарий, несмотря на очевидную простоту: три луча и три радиальных направления — это наименьшее число радиальных элементов, которые обеспечивают адекватную реакцию на среду, изотропную в плоскости этих радиусов. Радиально расположенные органы у этих форм, по сути, не являются антимерами в прямом смысле этого слова, поскольку между ними невозможно провести плоскости симметрии. Их заложение, вероятно, не подчинялось общей для всех радиалия закономерности, когда супротивные антимеры закладываются одновременно. Для трехлучевых медузовидных форм заложение идентичных радиальных элементов, по-видимому, происходило как бы на основе невидимой концентрической матрицы. Этими концентрическими зонами являются, например, линии, соединяющие точки ветвления радиальных каналов одного порядка у *Albumares*, то есть точки первого разветвления, второго разветвления и т.д.

Уникальность трехлучевой симметрии делает описанную выше группу достаточно однородной в филогенетическом смысле и позволяет рассматривать ее как таксон довольно высокого ранга, возможно, как особый класс в системе кишечнополостных. Вполне возможно, к этому же классу принадлежит группа древнейших скелетных организмов, известных под названием ангустиокреид, появившихся в самом конце венда и достигших массового развития в начале раннекембрийского времени (Сысоев, 1965; Вальков, 1968; 1982; Вальков, Сысоев, 1969, 1970; Миссаржевский, 1969, 1974; Абаимова, 1978).

К настоящему времени описано 20 видов ангустиокреид, отнесенных к двенадцати родам и четырем семействам. А.К. Вальков, проведший детальное исследование этой группы, выделяет новый подкласс *Angustimedusae* Valkov, в состав которого входит один отряд *Angustiochreida* Valkov et Sysoiev, 1969 (Вальков, 1982). Не исключено, что описанные выше медузы с трехлучевой симметрией, сложность организации которых вполне сравнима с организацией современных сцифоидных медуз, принадлежат к тому же подклассу, что и ангустиокреиды. В данном случае редчайший тип симметрии, каким является трехлучевая симметрия, делает эту связь весьма правдоподобной. Не вполне ясным остается отношение этих организмов к классу *Scyphozoa*, поскольку трехлучевая симметрия для него совершенно не характерна: у сцифоидных чрезвычайно ярко сказывается господство четырехлучевого типа симметрии. В этом отношении сцифоидные или высшие медузы представляют собой единую группу. Некоторые нарушения закона кратности четырем или даже правильной лучевой симметрии встречаются лишь у некоторых специализированных форм, главным образом из подотряда корнеротов *Discomedusae Rhizostomaeae* (Беклемишев, 1964). Поэтому при сравнении вендских медузовид-

ных организмов и ангустиокреид с классом Scyphozoa мы должны иметь в виду две возможности: либо нам придется расширять диагноз и объем этого класса за счет организмов с трехлучевой симметрией, либо следует выделить особый класс кишечнополостных, во многих отношениях близкий к классу Scyphozoa, но отличающийся своей симметрией и столь же однородный в этом отношении.

Четырехлучевая симметрия

Вендские кишечнополостные с четырехлучевой симметрией в целом встречаются реже, чем организмы с осью симметрии третьего порядка, хотя, по крайней мере, с позднего палеозоя и до наших дней этот тип симметрии во многих группах кишечнополостных является господствующим.

Наиболее простой формой среди вендских кишечнополостных этой группы, обладающих радиальной симметрией с осью вращения четвертого порядка, является *Staurinidia Fedonkin* (Федонкин, 1983). Это относительно мелкие медузы, которые в диаметре редко превышают 10 мм. Судя по типу сохранности (негативный гипорельеф), эти медузы обладали выпуклым зонтиком, относительно небольшим желудком, от которого к периферии отходят четыре прямых неветвящихся канала гастроваскулярной системы. На концах каналов располагаются относительно крупные сердцевидные структуры, вероятно, соответствующие гонадам. Продолжение радиальных каналов к краю зонтика не наблюдается, как не видно (возможно, из-за плохой сохранности) признаков кольцевого канала и вельюма. По краю зонтика располагаются тонкие шупальца.

В целом план строения *Staurinidia* очень близок к строению нынеживущей гидроидной медузы *Obelia geniculata* (Leptomedusa). Последние характеризуются широким плоским зонтиком, достигающим 2–3 мм в поперечнике, относительно слабым развитием, а иногда даже рудиментарным состоянием паруса. В центре субумбреллы расположен ротовой стебелек, свисающий вниз и заканчивающийся ротовым отверстием. Четыре радиальных канала гастроваскулярной системы берут начало от небольшого центрального желудка и впадают в кольцевой канал, проходящий по краю зонтика. Гонады в числе четырех располагаются с нижней стороны зонтика по ходу радиальных каналов. Гонады довольно крупные, имеют более или менее правильную сферическую форму (Иванов, Полянский, Стрелков, 1981, с. 221).

Рельефность гонад у *Staurinidia*, возможно, свидетельствует о том, что они, как и у *Obelia*, располагались со стороны субумбреллы. Независимо от того, имела ли *Staurinidia* кольцевой канал или нет, мы вправе рассматривать эту форму как очень близкую к наиболее примитивным из гидроидных медуз. И вероятно, у нас нет серьезных оснований, не позволяющих отнести *Staurinidia* к классу Hydrozoa.

Среди вендских кишечнополостных с четырехлучевой симметрией особое место занимает *Conomedusites lobatus* Glaessner et Wade (табл. VI, фиг. 3, 4). Род этот был выделен на основе изучения трех небольших окаменелостей из позднедокембрийских кварцитов Паунд в Южной Австралии (Glaessner, Wade, 1966). К настоящему времени известно более двух десятков образцов, в том числе в венде Юго-Восточного Беломорья и в Подолии (Федонкин, 1981а, 1983). Представители этого монотипического рода в ископаемом состоянии выглядят как небольшие выпуклые или плоскоконические слепки, состоящие из четырех почти равных лопастей, ограниченных четырьмя резко выраженными радиальными бороздами. Эти борозды углубляются к периферии, где они разделяют соседние лопасти. Обширная внутренняя зона, ограниченная в каждом из четырех секторов

дуговидной бороздой, имеет плоскоконическую форму с острой вершиной и, по-видимому, соответствует теке. Судя по особенностям постмортальных деформаций, тека была достаточно мягкой и гибкой. За текой расположена краевая зона мягкого тела, которая сохраняется не всегда и только у наиболее крупных экземпляров. Иногда можно наблюдать тонкие маргинальные щупальца. Радиальные борозды, обычно прямые, выражены настолько резко, что можно предположить существование септальных валиков (Glaessner, 1971).

Conomedusites своим типом симметрии и низкоконической формой чрезвычайно напоминает *Conchopeltis alternata* Walcott из среднего ордovика штата Миннесота США (Moore, Harrington, 1956, фиг. 22; Основы. . . , 1962, с. 189). Отличия заключаются в том, что у *Conomedusites* нет ни многочисленных радиальных борозд, ни четких концентрических морщин, характерных для теки *Conchopeltis*. Строение мягкого тела последнего пока не известно.

Четыре главных радиальных борозды *Conomedusites* могут интерпретироваться как септальные складки теки. Периферическая граница между ними, особенно у наиболее крупных экземпляров, имеет тенденцию к дальнейшему расчленению, и, таким образом, по краю тела намечаются восемь лопастей. Сходная тенденция наблюдается и у *Conchopeltis* в изогнутой форме внешнего края (Glaessner, 1971).

В свете рассуждений о формировании конической теки у различных представителей кишечнополостных можно с иных позиций взглянуть и на древнейшие тубулярные формы или удлинненно конические окаменелости, которые появляются в самом конце венда и в изобилии встречаются с начала кембрия (Томмотский ярус. . . , 1969). Сложные карбонатом или фосфатом кальция, эти окаменелости обычно интерпретируются как трубки червей или раковины моллюсков, однако не следует исключать возможности, что некоторые из древнейших удлинненно конических окаменелостей имеют отношение к кишечнополостным.

Завершая описание форм с четырехлучевой радиальной симметрией, следует упомянуть еще две медузоидные формы из докембрия Ирана и Франции. Из формации Эсфорди позднего докембрия в Центральном Иране описано несколько слепков мелких медуз *Persimedesites chahgazensis* Hahn et Pflug (Hahn, Pflug, 1980). Этот вид характеризуется следующими особенностями: оральный регион слегка приподнят и занят четырьмя ротовыми щупальцами. Поверхность субумбреллы разделена примерно на 20 радиальных лопастей, отделенных друг от друга глубокими бороздами. Радиальные лопасти начинаются в оральном регионе и продолжают к периферии зонтика, где между их дистальными частями появляются так называемые маргинальные лопасти, несущие на внешних концах щупальца. Последние имеют круглые раздутые основания. Перечисленные особенности *Persimedesites* позволяют относить их к сцифоидным медузам, в частности к *Semaestomeae*.

К сцифоидным медузам относят и *Ichnusa cocozzi* Debrenne et Naud, отпечатки которой обнаружены в черных сланцах существенно терригенной серии Сан Вито на юго-востоке о-ва Сардиния (Debrenne, Naud, 1981). Эти докембрийские медузы характеризуются комбинацией четырехлучевой и восьмилучевой симметрии. Четыре эллиптических валика, радиально отходящих от центра, соответствуют оральным рукам, а возможно, и гонадам. Восемь лопастей, дважды дихотомизирующих к периферии, образуют разветвленную сеть относительно широких каналов гастроваскулярной системы. Короткие парные щупальца, идущие по краю зонтика образуются в результате терминальной бифуркации лопастей 3-его порядка.

Шестилучевая симметрия

Лишь одна форма вендских медуз демонстрирует шестилучевую радиальную симметрию: *Pomoria corolliformis* Fedonkin (Федонкин, 1980). Это небольшие медузки, субумбрелла которых несет два венчика тесно расположенных щупалец. Порядок оси вращения (6) определяется симметрией небольшого манубриума, который в плане имеет форму цветка: круглое ротовое отверстие и полукруглые выступы по внешнему краю. Щупальца приротового венчика расположены пучками, маргинальные щупальца частые, заостренные. Количество щупалец в приротовом и в маргинальном венчике определить не удалось, но не исключено, что их количество не строго определено.

Завершая характеристику вендских кишечноротовых с осью вращения определенного порядка, подчеркнем следующие положения.

1. Несмотря на то что среди вендских *Radialia* формы с симметрией определенного порядка относительно редки, они уже демонстрируют значительное разнообразие как в аспекте симметрических характеристик, так в аспекте проморфологии основных систем органов.

2. Наиболее широко распространенными являются формы с вращательной симметрией третьего порядка. В этой же группе наблюдаются широкие вариации планов строения. Формы с осью вращения более высокого порядка встречаются реже.

3. У форм с осью вращения определенного порядка наблюдается широкое разнообразие распределительных систем в виде прямых одиночных и парных, ветвящихся и неветвящихся радиальных каналов. Кольцевой канал не наблюдается, однако это может быть лишь следствием плохой сохранности. У некоторых форм зонтик расчленен на узкие ветвящиеся лопасти, внутри которых, вероятно, проходят каналы. Последний тип распределительной системы, возможно, является исходным для форм с тонкими ветвящимися каналами гастрораскулярной системы.

4. В отличие от форм с симметрией бесконечно большого и неопределенного порядка вендские *Radialia* с фиксированным порядком симметрии не обнаруживают признаков бесполого размножения. Наблюдается определенное разнообразие репродуктивных органов (гонад), как по форме (округлые, эллипсоидальные, полукруглые, сердцевидные), так и по их расположению.

5. Организмы с определенным порядком симметрии характеризуются наибольшей сложностью и совершенством распределительной и репродуктивной систем. Во многих отношениях они близки к нынеживущим книдариям, особенно к сцифоидным. Вполне вероятно, ветвь сцифоидных здесь представлена единственной формой, обладающей текой *Conomedusites*, который может рассматриваться как докембрийская форма конулят. Параллельной линией в венде были трехлучевые *Radialia*, которые, возможно, дали в конце венда – начале кембрия ветвь ангустиокреид. Группу трехлучевых *Radialia*, вероятно, можно рассматривать как самостоятельный класс или как подкласс в системе Scyphozoa.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение проморфологии вендских *Radialia* открывает большие возможности познания наиболее ранних этапов развития кишечноротовых.

Широчайшее распространение в венде медузовидных организмов с осью симметрии бесконечно большого порядка и концентрическим планом строения позволяет рассматривать эту группу как представителя особо-

го, крупного филетического ствола ранних кишечнополостных. Таксономический ранг этой группы представляется очень высоким, во всяком случае не ниже ранга класса. Поэтому было бы целесообразно выделить многочисленные кишечнополостные с концентрическим планом строения и осью симметрии бесконечно большого порядка в особый класс *Cyclozoa* в системе кишечнополостных. Можно предположить, что на более ранних этапах эволюции *Radialia* симметрия, характерная для класса *Cyclozoa*, была преобладающей. Однако уже в венде мы видим иные тенденции в эволюции кишечнополостных, тенденции, которые возобладали затем в фанерозое. Поэтому венд в значительной степени можно рассматривать как время филогенетического замыкания группы кишечнополостных с осью симметрии бесконечно большого порядка и концентрическим планом строения. И на дне, и в пелагиали они были вытеснены более высокоорганизованными радиальнолучистыми книдариями.

Ряд форм демонстрирует комбинации концентрической и радиальной организаций при явном преобладании последней. Это может указывать на историческую связь концентрической и радиальной организаций, а сами формы можно рассматривать как свидетельства возможности эволюционного перехода от примитивного концентрического к более прогрессивному радиальному плану строения. Прогрессивность радиальной организации объясняется прежде всего обретением еще одной степени свободы в направлении, параллельном оси симметрии.

Если у нынеживущих книдарий ось вращательной симметрии неопределенного порядка встречается крайне редко и справедливо рассматривается как примитивный и архаичный признак, то во многих группах вендских кишечнополостных этот тип симметрии был преобладающим. Богатство и разнообразие вендских кишечнополостных с радиальной симметрией неопределенного порядка ярко показывает, что этот тип симметрии представляет важный и, вероятно, необходимый этап в эволюции *Radialia*.

Поиски аналогий среди вендских кишечнополостных с осью симметрии неопределенного порядка и нынеживущих представителей этого типа показывают, что многие структуры в системах органов, характерные для современных книдарий, формировались уже в докембрии, хотя, судя по их примитивности, вендская летопись кишечнополостных представляет во многих отношениях раннюю фазу эволюции многих групп этого типа.

Организмы с радиальнолучевой симметрией неопределенного порядка, представляющие вендский этап эволюции кишечнополостных, по-видимому, не следует выделять в особый таксон, который был бы однороден с филогенетической точки зрения. Разнообразие морфологии этой группы свидетельствует о значительном расхождении основных стволов *Radialia* уже в венде, и в этой ситуации симметрия неопределенного порядка выступает как естественный и даже необходимый этап в эволюции всех кишечнополостных с радиальным планом строения.

Если это так, то может быть снято одно из противоречий теории Седжвика, который выводит артикулялиз крайне специализированных *Radialia* (*Anthozoa*) с фиксированным порядком симметрии (Sedgwick, 1884). Можно проделать ту же операцию, взяв за основу более примитивную форму *Radialia* с осью вращения неопределенного порядка. В этом случае мы получим проморфологию тех вендских проартикулят, которым свойственна неупорядоченная сегментация или чередующееся расположение сегментов (плоскость симметрии скользящего отражения). Этот тип симметрии присущ, некоторым сегментированным билатеральным организмам венда и, возможно, отражает одно из направлений становления *Articulata*.

Анализ проморфологии вендских *Radialia* допускает и другую возможность возникновения симметрии *Articulata*, которая не была предсказана теоретически. Это направление могло реализоваться через переход от форм с симметрией бесконечно большого порядка и регулярной концентрической организацией (типа *Cyclomedusa* или *Kullingia*) через билатерально-симметричные формы с остатками концентрической организации на ранних стадиях индивидуального развития (типа *Ovatoscutum*, а затем *Chondroplan*) к билатерально-симметричным сегментированным формам типа *Dickinsonia*. Эта возможность могла реализоваться на самых ранних стадиях эволюции *Metazoa*.

ЛИТЕРАТУРА

- Абаимова Г.П.* Анабаритиды — древнейшие ископаемые с карбонатным скелетом. — В кн.: Новые материалы по стратиграфии и палеонтологии Сибири. Новосибирск: Наука, 1978, с. 77—83 (Тр. СНИИГГИМС; Вып. 260).
- Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964. Т. 1, 2.
- Вальков А.К.* К фауне кессюсинской свиты нижнего кембрия Оленёкского поднятия. — В кн.: Тектоника, стратиграфия и литология осадочных формаций Якутии. Якутск: Кн. изд-во, 1968, с. 115—119.
- Вальков А.К.* Биостратиграфия нижнего кембрия востока Сибирской платформы (Учуро-Майский район). М.: Наука, 1982. 92 с.
- Вальков А.К., Сысоев В.А.* О новой группе животных (ангустиокреиды) из древнейших слоев кембрия Сибири. — В кн.: XV сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва Л.: ВПО, 1969, с. 15—16.
- Вальков А.К., Сысоев В.А.* Ангустиокреиды кембрия Сибири. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология протерозоя и кембрия востока Сибирской платформы. Якутск: Кн. изд-во, 1970, с. 94—100.
- Великанов В.А., Асеева Е.А., Федонкин М.А.* Венд Украины. Киев: Наук. думка, 1983.
- Глесснер М.Ф.* Эдиакарская фауна и ее место в эволюции *Metazoa*. В кн.: Корреляция докембрия. М.: Наука, 1977, т. 1, с. 257—261.
- Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А.* Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Простейшие, губки, кишечноротовые, гребневники, плоские черви, немуртины, круглые черви: Учеб. пособие для биологов спец. ун-тов. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. шк., 1981. 504 с.
- Келлер Б.М., Мённер В.В., Степанов В.А., Чумаков Н.М.* Новые находки *Metazoa* в вендомии Русской платформы. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1974, № 12, с. 130—134.
- Келлер Б.М., Федонкин М.А.* Новые находки окаменелостей в валдайской серии докембрия по р. Сюзьме. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1976, № 3, с. 38—44.
- Миссаржевский В.В.* Хиолиты, гастроподы и группы неясного систематического положения. — В кн.: Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. М.: Наука, 1969, с. 93—175. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 206).
- Миссаржевский В.В.* Новые данные о древнейших окаменелостях раннего кембрия Сибирской платформы. — В кн.: Биостратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Европы и Северной Азии. М.: Наука, 1974, с. 179—189.
- Наумов Д.В., Пастернак Ф.А.* Кишечнополостные. — В кн.: Жизнь животных. М.: Просвещение, 1968, т. 1, с. 223—326.
- Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 486 с.
- Палий В.М.* Остатки бесскелетной фауны и следы жизнедеятельности из отложений верхнего докембрия и нижнего кембрия Подолии. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы. Киев.: Наук. думка, 1976, с. 63—77.
- Соколов Б.С.* Вендский этап в истории Земли. МГК. XXIV сес. Докл. сов. геологов. Пробл. 7. Палеонтология. М.: Наука, 1972, с. 114—124.
- Соколов Б.С.* Метазоа докембрия и вендо-кембрийский рубеж. — Палеонтол. журн., 1976, № 1, с. 3—18.
- Сысоев В.А.* Основные черты эволюции хиолитов. — В кн.: Палеонтология и биостратиграфия палеозойских и триасовых отложений Якутии. М.: Наука, 1965, с. 5—20.
- Розанов и др.* Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. М.: Наука, 1969. 380 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 206).
- Федонкин М.А.* Новые представители докембрийских кишечнополостных на севере Русской платформы. — Палеонтол. журн. 1980а, № 2, с. 7—15.

- Федонкин М.А. Вендская фауна севера Русской платформы. — В кн.: Палеонтология. Стратиграфия. М.: Наука, 1980б, с. 21—30.
- Федонкин М.А. Беломорская биота венда (докембрийская бесскелетная фауна севера Русской платформы). М.: Наука, 1981а. 100 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 342).
- Федонкин М.А. Крупнейшее местонахождение докембрийской фауны. Природа, 1981б, № 5, с. 94—102.
- Федонкин М.А. Новое родовое название докембрийских кишечнополостных. — Палеонтол. журн., 1982, № 2, с. 137.
- Федонкин М.А. Органический мир вендского периода. М.: ВИНТИ, 1983. 127 с. (Итоги науки и техники: Стратиграфия. Палеонтология; Т. 12).
- Bell V.M. Phylogenetic implications of ontogenetic development in the class Edrioasteroidea (Echinodermata). — J. Paleontol., 1976, vol. 50, N 6, p. 1001—1019.
- Charman D.M. Evolution of the scyphistoma. — In: The Cnidaria and their evolution. L., 1966, p. 51—75.
- Debronne F., Naud G. Méduses et traces fossiles supposées précambriennes dans la formation de San Vito, Sarrabus, Sud-Est de la Sardaigne. — Bull. Soc. géol. France, 1981, t. 23, N 1, p. 23—31.
- Fedonkin M.A. Precambrian soft-bodied fauna and the earliest radiation of invertebrates. — In: Third N. Amer. Paleontol. Convention. Proc. Montreal, 1982, vol. 1, p. 165—167.

УДК 561.56

М.Б. ГНИЛОВСКАЯ

О ПРИРОДЕ VENDOTAENIDES

Первые сведения о существовании в докембрии организмов, достигших макроскопического уровня организации тела, принадлежат, по-видимому, Уолкотту (Walcott, 1899). Он описал их углефицированные пленки из сланцев супергруппы Belt в Северной Америке (изотопный возраст 1300 млн. — приблизительно граница нижнего и среднего рифея для СССР), однако считал следами жизнедеятельности Metazoa и отнес к роду *Helminthoidichnites* Fitch. Позднее Клауд (Cloud, 1968), проводя ревизию остатков истинных организмов в докембрии, рассматривал их как "возможные водоросли". В наше время ископаемые из этой коллекции были переописаны с применением современной палеонтологической техники (Walter, Oehler, Oehler, 1976). Новые исследователи пришли к выводу, что эти ископаемые являются остатками макроскопических водорослей, возможно бурых, красных или зеленых. Для них предложены новые родовые названия *Proterotaenia*, *Lanceoforma* и *Grypania*, так как типовой вид рода *Helminthoidichnites*, к которому Уолкотт относил эти находки, является следом ископаемого, а они — остатки самого ископаемого. Материал исследовался главным образом на породе, длина лентовидных фрагментов до 125 мм, ширина от 0,1 до 2,0 мм, для рода *Proterotaenia* и *Lanceoforma* отмечается продольная волокнистость, для *Grypania* — поперечная сегментация. Углистые пленки не содержат Са и Mg. В последнее время, однако, высказаны определенные сомнения в правильности такой интерпретации (Hogdyski, 1980). Была собрана новая коллекция углефицированных пленок из отложений супергруппы Belt с возрастом 1400 млн., непосредственно подстилающих те, откуда происходит коллекция Уолкотта. Среди этих находок есть лентовидная с длиной до 20 мм и шириной около 0,7 мм. Остатки изучались в шлифах и в продуктах мацерации, но по представлениям их исследователя, нет достаточных оснований считать их макроскопическими водорослями, так как у них не сохранилось тканевое строение. Высказывается мысль, что это образование типа сапропелевых пленок,

возникших в процессе диагенеза из микрофоссилий, а его лентовидная форма случайна.

Представляется, однако, несколько сомнительным, что достаточно многочисленная в этих отложениях лентовидная форма углефицированных пленок может быть объяснена только случайным положением на поверхности напластования. В то же время естественно предположить, что тканевое строение полностью было уничтожено в процессе диагенеза. Возможно, оно будет выявлено в дальнейшем удачными находками или новыми методами исследования, и тогда вопрос о природе этих макроскопических образований будет решен более определенно.

Из более молодых отложений позднерифейского возраста находки макроскопических лентовидных образований сделаны в нашей стране на Сибирской платформе в терригенных породах лахандинской свиты на р. Мае (изотопный возраст 890 млн. лет, низы верхнего рифея, коллекция Т.Н. Герман) и во второкаменной свите на р. Нижняя Тунгуска (изотопный возраст около 900 млн. лет, верхи среднего рифея, коллекция В.И. Драгунова). Материал изучался во фрагментах, извлеченных из породы растворением в плавиковой кислоте. Лентовидные фрагменты из коллекции Т.Н. Герман имеют ширину 0,20–0,25 мм, иногда до 0,07 мм, длину до 6 мм со слабо выраженным продольно-волокнистым строением (Тимофеев, Герман, 1979, табл. XXVIII, фиг. 4, 6).

В венде первые находки макроскопических лентовидных ископаемых были сделаны М.Э. Янишевским в ламинаритовых глинах Ленинграда и его окрестностей — Новый Петергоф, д. Мартышкино, р. Сапаса у Большой Ижор и скважина, пробуренная во дворе бывшего Геологического комитета (Янишевский, 1939). Первое изображение этих ископаемых, но без монографического описания дано Б.С. Тимофеевым: 1959 г. — как "плаунообразное растение" из ламинаритовых глин скважины Красного Села в окрестностях Ленинграда, 1966 г. — то же ископаемое лучшей сохранности как *Laminarites antiquissimus* Eichwald из отвалов ламинаритовых глин Ленинградского Метростроя. Однако это родовое название не может быть применено к докембрийским организмам, так как типовой вид представляет собой, скорее всего, высшее растение из мезозоя Европы. И М.Э. Янишевский, и Б.С. Тимофеев считали, что эти ископаемые имеют растительную природу. С этой точки зрения интересны результаты химического анализа органических, так называемых ламинаритовых, пленок, в изобилии встречающихся вместе с лентовидными ископаемыми. Они исследовались В.А. Успенским с соавторами в 1951 г., которые пришли к выводу о том, что ламинаритовые пленки представляют собой сапропелиты — тончайшие прослойки глин, обогащенные сапропелевым веществом, образующиеся обычно при анаэробном брожении водородсодержащей массы, отмечается высокая концентрация порфиринов как показатель пигментов типа хлорофилла в исходном веществе. А.И. Гинзбург и М.М. Толстихина (1961) считали, что органическое вещество ламинаритовых пленок — результат разложения растений, стоящих на какой-то более высокой, чем водоросли, ступени организации, так как в их строении участвовали лигнинно-целлюлозные и липоидные вещества. Таким образом, скорее всего, органические ламинаритовые пленки образовались из микрофитопланктона, в изобилии встречающегося в этих отложениях, и лентовидных макрофитов. Из разновозрастных отложений Украинского (Кириянов, 1968) и Молдавского Приднестровья также упоминаются находки "лентовидных остатков водорослей", аналогичные изображенным Б.С. Тимофеевым, но без диагноза.

Систематическое изучение этих макроскопических лентовидных расте-

ний началось в нашей стране с 1969 г. (Гниловская, 1971, 1975, 1976, 1979; Ищенко, 1979, 1982) и шло по двум направлениям — биостратиграфическому и палеонтологическому. Прежде всего выяснилось изобилие материала — массовые скопления на огромных территориях Восточно-Европейской платформы от Ленинградской области до юга Молдавии, от Восточной Польши до Урала. По-видимому, подобным образом обстоит дело и на Сибирской платформе, но там изученность много слабее. Изотопный возраст этих отложений составляет примерно 590—570 млн. лет. Стратиграфически эти ископаемые связаны с верхней частью венда, с валдайской серией в объеме редкинского и котлинского горизонтов и их региональных аналогов. По принадлежности к венду и характерной лентовидной форме они были названы вендотенидами — группа *Vendotaenides* (Гниловская, 1971). Изучение распространения вендотенид в разрезе обнаруживает их определенную биостратиграфическую ценность, однако подобное рассмотрение этого вопроса остается за пределами темы предлагаемой статьи.

Фитоориктоценозы вендотенид и их связь с цикличностью осадкопления исследовались с большой детальностью А.А. Ищенко и Л.В. Коренчук (1982) в разрезах Украинского Приднестровья. Ими была установлена четкая приуроченность таких фитоориктоценозов к наиболее тонкозернистым разностям пород в составе литоцикла. В конкретных условиях нагорянско-каниловского седиментационного бассейна Приднестровья фитоориктоценозы с наиболее хорошо сохранившимися и обильными остатками вендотенид связаны с верхними частями литоциклов первого порядка, где уменьшение грубости обломочного материала идет снизу вверх по разрезу. В аргиллитах, завершающих такие литоциклы, исследователями отмечается гипоавтохтонный характер накопления материала, вендотениды сохраняются в виде крупных фрагментов до 150 м длиной и покрывают до 50% плоскости напластования, мощность флороносных слоев достигает 2 м. Напротив, по мере огрубления осадка до алевролитистых аргиллитов фрагменты слоевищ в фитоориктоценозах сменяются последовательно крупным детритом, мелким детритом и, наконец, нечетких очертаний пятнами черного битумоподобного вещества. Соответственно характер накопления материала становится аллохтонным, площадь покрытия остатками не превышает 5—10%. В алевролитах фитоориктоценозы вендотенид очень редки и только как исключение встречаются в алевролитовых песчаниках.

Морфология вендотенид изучается непосредственно в образцах с фрагментами наилучшей сохранности, поверхность для удобства наблюдения смачивается спиртом или ксилолом. Как уже отмечалось, вендотениды выглядят на породе как коричневые слабо углефицированные пленочной толщины ленты макроскопических размеров (табл. VII, фиг. 1). По морфологии вендотениды распадаются на две группы: собственно вендотениды *Vendotaenides* с лентовидным слоевищем длиной до 150 мм и шириной 0,1—3,5 мм и зохолиниды *Eoholynides* с интенсивно ветвящимся шнуровидным слоевищем высотой до 10 мм и шириной отдельных ветвей 0,2—0,03 мм (Гниловская, 1976). Среди лентовидных вендотенид выделены основные роды *Vendotaenia*, *Dvinia*, *Tyrasotaenia*, зохолиниды представлены пока единственным родом *Eoholynia* (Гниловская, 1971, 1975, 1976, 1979). Самым распространенным является род *Vendotaenia*, давший название всей этой группе организмов. Массовые скопления его лентовидных темно-коричневых эластичных слоевищ иногда почти сплошь покрывают поверхность напластования. Как правило, ленты расположены беспорядочно, но иногда субпараллельно, края лент прямые, четкие, ширина лент

на отдельном фрагменте примерно одинакова, закономерных расширений или сужений не наблюдается. До сих пор не обнаружено структур, которые можно было бы рассматривать как органы прикрепления. Возможно это объясняется небольшими размерами прикрепительного диска или тонкостью волосков ризоидов. Тем не менее вопрос о том, был ли род *Vendotaenia* представителем бентоса, до конца не ясен. Другим не до конца решенным вопросом морфологии *Vendotaenia* является характер ветвления слоевища. В массовых скоплениях при пленочной толщине слоевища зачастую бывает трудно отличить настоящее ветвление от случайного наложения лент друг на друга, создающего нередко причудливые картины. Однако известно по крайней мере несколько экземпляров, где расположение ветвей слоевища может рассматриваться как настоящее ветвление. Это большой образец из ламинаритовых глин отвалов Ленинградского метро, где при средней сохранности лент чувствуется явственно общая тенденция дихотомического ветвления растения (Тимофеев, 1966). Другая находка происходит из любельской серии венда из скв. Лореппик в Восточной Польше и представляет собой фрагмент кустика около 25 мм высотой, разветвляющегося дважды и образующего четыре длинные — до 20 мм — ветви, примерно равные исходной по ширине (табл. VII, фиг. 2). К сожалению, в обоих случаях сохранность такова, что нет надежды выделить кустики из породы мацерацией и окончательно убедиться, что это случаи ветвления, а не наложение лент. Однако методом мацерации из породы извлечен фрагмент слоевища именно в месте его разветвления (Гниловская, 1976, табл. VII, фиг. 4). Большая редкость таких находок может объясняться тонкостью и хрупкостью лент, легко разрывавшихся, а также, возможно, расположением единственного узла ветвления вблизи основания растения. На породе ленты *Vendotaenia* легко различаются по ширине и могут быть разделены по этому признаку на четыре морфологические группы (Гниловская, 1979), из которых наиболее распространенной является *Vendotaenia antiqua forma tertia* с шириной 1–1,5 и 1,5–2 мм. Этим морфологическим группам придан таксономический ранг ниже видового, хотя некоторые исследователи считают ширину лент видовым признаком (Walter и др., 1976). Остается пока неясным и биологический смысл этих морфологических групп монотипного вида *Vendotaenia*. Распределение их в конкретных разрезах исследовалось по скважине Болотино-1 в Молдавии, где в толще черных аргиллитов мощностью около 350 м, равномерно насыщенной остатками вендотенид, образцы отбирались с интервалом 5–8 м (Гниловская, 1979), а также в многочисленных обнажениях Украинского Приднестровья при составлении разрезов в масштабе 1:10 (Ищенко, 1982; Ищенко, Коренчук, 1982). В Приднестровье равномерно насыщены остатками вендотенид только аргиллиты верхней части разреза, а ниже флороносные пачки разделяются интервалами более грубых терригенных пород, не содержащих остатков вендотенид. Из флороносных пачек образцы отбирались из сантиметровых прослоев. Оказалось, что в скважине Болотино различные морфологические группы *Vendotaenia antiqua* приурочены в целом к определенным уровням в разрезе, тогда как в фитоскриктоценозах Украинского Приднестровья состав более смешанный. Так, например, *V. antiqua forma quarta* в скв. Болотино встречается только в калюсских слоях в массовом количестве, а в Украинском Приднестровье она встречается по всему разрезу в небольших количествах.

Слоевища *Dvinia* сохраняются на породе как короткие плотные сплюснутые трубки длиной во фрагментах до 20 мм, шириной примерно 0,2–0,3 мм. Слоевища *Tyrasotaenia* выглядят на породе обычно как тонкие

эластичные короткие ленточки длиной до 40 мм и шириной около 0,5 мм, как правило, они изогнуты, перекручены и этим существенно отличаются от лент *Vendotaenia* такой же ширины, развернутых на плоскости напластования по всей длине и ширине. Ни у *Dvinia*, ни у *Tyrasotaenia* ветвление слоевища не обнаружено. Слоевища *Eoholypia* встречаются в породе в виде хрупких кустиков из тонких ветвящихся нитей общей высотой до 10 мм, часто встречаются разрозненные тонкие нити.

Анатомия вендотенид изучается методами микроскопии во фрагментах, извлеченных из породы растворением ее в 40% плавиковой кислоте с последующим отмыванием нерастворимого осадка дистиллированной водой методом декантации и отбором фрагментов в чашках Петри с помощью иглы. Затем фрагменты, по возможности полностью расправленные, помещаются в глицерин-желатиновую среду в постоянных препаратах.

Основным методом микроскопии, которым изучалась анатомия вендотенид, является световая нормальная (амплитудная) микроскопия, микроскоп Ergaval фирмы Karl Zeiss, Jena. Кроме того, оказался интересным метод фазово-темнопольной микроскопии (насадка МФА-2 на биологический микроскоп АУ-26) и близкий к нему метод аноптральной микроскопии (аноптральный микроскоп системы Wilska Reichert, Wien). Важные детали анатомии были выяснены методом интерференционного контраста (Peraval interphako, Karl Zeiss Jena). Фазовый контраст из-за характерного для него нечеткого изображения деталей оказался неудобным. Из методов электронной микроскопии был применен эмиссионный электронный микроскоп с фиксацией материала глутаровым альдегидом-осмием (Hitachi-11E) и сканирующий микроскоп (Stereoskan 600 Cambridge и Jeol-35C). Каждый из этих шести методов дает определенные результаты, не всегда хорошо сопоставимые друг с другом и, естественно, имеет свое ограниченное применение.

Для достоверной реконструкции прижизненного строения вендотенид очень важным является выбор материала, в наименьшей степени измененного при диагенезе. Первая трудность, с которой исследователь сталкивается при изучении анатомии вендотенид — отличить истинные структуры вендотенид могли сминаться в самые разнообразные по расположению и ширине складки, особенно характерно это для *Tyrasotaenia podolica*. В то же время у некоторых, вендотенид, как у *Tyrasotaenia tungusica*, слоевище было, видимо, достаточно плотным, не способным сминаться в складки. Если слоевище смято в складки, то при достаточной длине фрагмента, как правило, можно различить начало и конец складки, что при исследовании в световом амплитудном микроскопе подчеркивается более интенсивной окраской складок по сравнению с несмятыми участками слоевища. Труднее всего отличить тонкие продольные складки смятия от продольно-волокнистого строения слоевища у *Vendotaenia*. Представляется, однако, что форма и расположение тонких складок определяется исходным анатомическим строением слоевища, подчеркивает его, и складки эти были заложены или при жизни растения, или на очень ранних стадиях диагенеза. Чрезвычайно мелкие продольные складки смятия выявлены с помощью электронного сканирующего микроскопа (табл. VII, фиг. 4). Продольно-волокнистое строение слоевища лучше всего наблюдать в световом амплитудном микроскопе при 15–20-кратных объективах и в интерференционном микроскопе (табл. VII, фиг. 8). В имеющихся фрагментах волокна тянутся непрерывно, сохраняют примерно постоянную толщину и расположены друг от друга на расстоянии приблизительно 2–3 мк, что немного больше, чем их толщина (табл. VII, фиг. 3). В целом вопрос

о природе продольной волокнистости слоевища *Vendotaenia* и о ее соотношении с тонкой продольной складчатостью, безусловно, очень сложен и на настоящем этапе исследования не решен. У *Dvinia* продольная волокнистость слоевища более рельефная, волокна, по-видимому, идут не всегда строго параллельно, иногда пересекаются. У *Tyrasotaenia* подобная продольная волокнистость отсутствует, представляется, что ленты, вернее тонкостенные сплюснутые трубки, были бесструктурными, а иногда встречающаяся тонкая параллельная полосчатость, скорее всего, связана со складчатостью.

Помимо продольно-волокнистого строения в световом амплитудном микроскопе у *Vendotaenia* наблюдается своеобразная сетчатая структура поверхности слоевища, хорошо различимая при 40-кратном объективе, максимальной контрастности изображения и несколько сбитой резкости. Последнее, возможно связано с тем, что эта структура расположена, под прозрачной слоистой пленкой, хорошо различимой на поверхности слоевища в интерференционном микроскопе, в тонких срезах слоевища на электронном микроскопе (табл. VII, фиг. 7). Происхождение этой пленки может объясняться жизнедеятельностью *Vendotaenia* или ее эпибионтов *Primoflagella*. В упомянутой сетчатой структуре отдельные ячеи сильно различаются по размерам и форме, но почти всегда продольные стенки более отчетливы. Размеры ячеек составляют обычно доли микрона.

По-видимому, нет сомнения, что это реально существующая структура, но смысл ее пока совершенно не ясен. Возможно, что она связана со складками смятия на поверхности слоевища, но может представлять собой и какое-то отражение клеточного строения слоевища типа корового слоя современных высших водорослей. Очень интересная структура, которую со значительно большей достоверностью можно считать остатками клеточного строения, наблюдается на слоевище *Vendotaenia* в аноптральном и фазово-темнопольном микроскопах при их нормальной настройке (табл. VII, фиг. 56). Оба эти микроскопа, очевидно, более пригодны для дальнейшего изучения описываемой структуры, чем амплитудная микроскопия, где наблюдение ее возможно только в экстремальных условиях.

Выдающийся интерес для понимания природы вендотенид представляют находки на слоевище *Vendotaenia* сферических тел, рассматриваемых как органы размножения (Гниловская, 1975). Они расположены на слоевище продольными рядами, размеры примерно от 50 до 100 мк. Каждая такая сфера состоит из нескольких долек, числом от 8 штук в имеющемся материале (табл. VII, фиг. 3). Эти сферические образования могут быть сопоставимы со спорангиями, развивающимися на спорофитах бурых и красных водорослей, такая интерпретация поддерживается альгологами.

Помимо изучения морфологии и анатомии, вопрос о природе вендотенид может решаться с помощью палеобиохимических анализов. Одна из первых попыток в этом отношении обнаружила способность слоевища *Vendotaenia* избирательно накапливать Fe, Co, V и Cu, по-видимому, прижизненно (Удельнова, Гниловская, Бойченко, 1981). По аналогии с современными водорослями, это рассматривается исследователями как свидетельство фотогетеротрофного образа жизни этих водорослей.

Таким образом, несмотря на определенную противоречивость и неполноту имеющихся фактов, а также на значительный резерв неиспользованных методов исследования, есть основания считать, что *Vendotaenides* представляют собой древнейшие водоросли-макрофиты, распространившиеся в массовых количествах и на огромных территориях. По-видимому, заросли их покрывали дно мелководных морей с достаточно спокойным гидродинамическим режимом. Эластичные неминерализованные слоевища

вендотенид могли представлять собой многослойные ленты или уплощенные трубки, разветвляющиеся вблизи дна. Вероятнее всего, слоевища имели тканеподобную организацию без проводящей системы, они обладали осмотическим типом питания, были способны к фотосинтезу и имели сферические органы размножения. В целом, таким образом, вендотениды сопоставимы с высшими водорослями бурыми или красными.

ЛИТЕРАТУРА

- Бессонова В.Я., Гниловская М.Б., Пискун Л.В.* Органические остатки пограничных отложений докембрия и кембрия Белоруссии. — В кн.: Палеонтология докембрия и раннего кембрия: Тр. Всесоюз. симпоз. (11–14 мая 1976). Л.: Наука, 1979, с. 166–173.
- Гинзбург А.И., Толстихина М.М.* К вопросу о природе органического вещества из ламинаритовых глин нижнего кембрия. — Сов. геология, 1960, № 1, с. 126–129.
- Гниловская М.Б.* Древнейшие водные растения венда Русской платформы (поздний докембрий). Палеонтол. журн., 1971, № 3, с. 101–108.
- Гниловская М.Б.* Новые данные о природе вендотенид. — Докл. АН, 1975, т. 221, № 4, с. 953–955.
- Гниловская М.Б.* Древнейшие Metaphyta. — В кн.: Палеонтология. Морская геология. М.: Наука, 1976, с. 10–14.
- Гниловская М.Б.* Вендотениды. — В кн.: Палеонтология верхнедокембрийских и кембрийских отложений Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1979, с. 39–48.
- Ищенко А.А.* Новые данные о распространении вендотениевой флоры Приднестровья. — Геол. журн., 1982, № 4, с. 109–116.
- Ищенко А.А., Коренчук Л.В.* Новые данные о флороносности и литологических особенностях нагорянской свиты верхнего докембрия Украины. Геол. журн., 1979, № 1, с. 111–117.
- Ищенко А.А., Коренчук Л.В.* О цикличности каниловских отложений Приднестровья. — В кн.: Тектоника и стратиграфия. Киев: Наук. думка, 1982, с. 39–47.
- Кирьянов В.В.* Палеонтологические остатки и стратиграфия отложений балтийской серии Волыно-Подоллии. Киев: Наукова думка, с. 5–25.
- Тимофеев Б.В.* Микрорепалеофитологическое исследование древних свит. М.: Наука, 1966, с. 3–147.
- Удельнова Т.М., Гниловская М.Б., Бойченко Е.А.* Концентрирование поливалентных металлов в ископаемых водорослях. Докл. АН, 1981, т. 260, № 3, с. 741–743.
- Успенский В.А., Горская А.И., Чернышева А.С.* О природе ламинаритов из кембрийских глин Прибалтики. — Тр. ВНИГРИ, 1951, вып. 57, с. 109–117.
- Янишевский М.Э.* Кембрийские отложения Ленинградской области. — Учен. зап. ЛГУ, 1939, № 25, Сер. геогр. наук, вып. 1, с. 3–31.
- Norodyski R.* Middle Proterozoic hale-factes microbiota from the lower Belt Supergroup, little Belt Mountains, Montana. — J. Paleontol., 1980, vol. 54, N 4, p. 649–663.
- Walcott C.* Cambrian geology and paleontology. III. Precambrian Algonkian Algae flora. — Smiths Miscellan. Coll., 1914, vol. 64, N 2, p. 77–156.
- Walter M.R., Oehler J.H., Oehler D.Z.* Megascopic Algae 1300 million years old from the Belt Supergroup, Montana. — J. Paleontol., 1976, vol. 50, N 5, p. 872–881.

ВЕНДСКИЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Не вызывает сомнения, что из всех палеонтологических данных наиболее существенны те, которые относятся к древнейшему периоду истории Земли. Мы уже знаем, что жизнь возникла на нашей планете, возможно, даже ранее, чем 3,5 млрд. лет назад; в осадочных горных породах системы Свазиленд (возраст около 3,2 млрд. лет) в Южной Африке найдены углестые микроостатки размером около 20 мкм, но биогенная природа этих образований пока что не может считаться доказанной. Сходные остатки установлены и в близких по времени формирования породах Америки, Гренландии, Австралии и др.

Мы знаем также, что из среднего докембрия, из отложений возрастом около 2 млрд. лет (кремнистые породы формации Ганфлинт Канады и их вероятные аналоги) описаны также микроостатки, которые отличаются настолько сложной морфологией, что их биогенная природа несомненна. На границе среднего и позднего докембрия, примерно 1 млрд. лет назад, в живой клетке сформировалось ядро, возникли первые эукариоты и эволюция органического мира вступила в свой следующий этап.

Из низов верхнего докембрия (иотний Скандинавии, верхний рифей Урала, Прибайкалья, серия Бэлт Северной Америки возрастом около 1300 млн. лет, серия Катанга Замбии, виндийская система Индии и т.д.) известны образования неясного происхождения, напоминающие следы чьей-то жизнедеятельности (ходы, норки и др.), но еще не отпечатки каких-либо животных. Естественно, что пока нет никакой уверенности в том, что на самом деле они оставлены живыми существами, а не представляют собой так называемые механоглифы или псевдофоссилии. Из той же серии Бэлт еще в 1914 г. Ч.Уолкоттом были описаны древнейшие напоминающие остатки многоклеточных водорослей лентовидные окаменелости (см. Walter; Oehler, 1976).

В этом не должно быть ничего удивительного. Вся история развития жизни на Земле свидетельствует именно о том, что этапность эволюции флоры как бы предваряет этапность эволюции фауны — границы палеофита и мезофита, а также мезофита и кайнофита значительно опережают границы соответственно палеозоя и мезозоя и мезозоя и кайнозоя. Расцвет же древнейших "настоящих" бурых? водорослей — вендотенид наступил около 650 млн. лет назад, в то время когда появились первые многоклеточные животные (Гниловская, 1971; и др.). Итак, криптозой — время от самых ранних следов жизни на Земле до возникновения первых многоклеточных — охватывает, примерно, четыре пятых нашей истории.

Момент появления исключительно разнообразных в систематическом отношении древнейших Metazoa настолько отчетлив, что создается впечатление, будто буквально из ничего, на протяжении чуть ли не единиц миллионов лет появилась богатейшая фауна, которая заполнила прибрежные области теплых мелководных морей, широко разлившись по всей нашей планете примерно 650 млн. лет назад, вслед за прекращением лапландского (и его аналогов) оледенения. Наступил период господства так называемой вендо-эдиакарской биоты.

Фауна вендо-эдиакарского типа — это бентосные или планктонные многоклеточные организмы, которых отличает прежде всего отсутствие каких бы то ни было плотных скелетных образований.

Самые ранние находки такой фауны были сделаны еще в начале нашего века в Юго-Западной Африке (см.: Gürich, 1930; Richter, 1955; Pflüg, 1970; и др.), в середине сороковых годов — в Южной Австралии (Sprigg, 1947, 1949; Glaessner, Wade, 1966; и др.; см.: Glaessner, 1979), затем она была установлена почти везде, где известны осадочные породы этого возраста: в Англии (Ford, 1958), на о. Ньюфаундленд (Misra, 1969), наконец, на Восточно-Европейской (Заика-Новацкий, 1965 и др.; Келлер, 1969; Келлер и др., 1974; Соколов, 1967; Палий, 1974, 1976; Келлер, Федонкин, 1976; Федонкин, 1981; и др.) и Сибирской платформах (Соколов, 1972; и др.)¹. Естественно, что интерес к этой фауне значительно возрос после того, как был доказан ее докембрийский, а не палеозойский (кембрийский) возраст.

Пожалуй, мы можем достаточно обоснованно предположить, что возраст вендо-эдиакарской биоты повсеместно на Земле геохронологически одинаков или почти одинаков. Несмотря на географическую разобщенность местонахождений и если учесть вероятное позднейшее перемещение континентов, в систематическом отношении все эти комплексы весьма однообразны, отличаясь лишь на уровне видов и родов (конечно, в случае подхода к этому вопросу с позиций фанерозойской таксономии). Если же мы возьмем интервал той же продолжительности (около 50 млн. лет) в палеозое, то разделенные им комплексы органических остатков отличаются настолько разительно, зачастую на уровне семейств или даже отрядов, что это сразу же бросается в глаза. В венде же мы такого не наблюдаем.

Какова судьба вендских мягкотелых организмов? Были ли среди палеозойских образовывавших скелет животных их потомки или все они вымерли еще в докембрии, а начало палеозоя ознаменовалось появлением совершенно новых групп органического мира, отличавшихся от вендских не только способностью строить скелет?

Все позднедокембрийские ископаемые установлены по отпечаткам, и их положение в системе в подавляющем большинстве случаев предположено путем сравнения внешних очертаний с существующими сейчас, на 650—600 млн. лет позднее (!), животными. Можно ли вырисовывающееся таким образом сходство считать доказательством чего-либо? Каковы в таком случае были темпы эволюции? Ведь количество наиболее благоприятных жизненных форм не бесконечно и конвергенция всегда имела место. Любые предпринимаемые на такой основе таксономические построения даже на уровне типа некорректны, и вендские формы можно сравнивать только с раннепалеозойскими.

Б.С.Соколов (1972, 1976 и др.) провел детальный обзор и анализ вендской биоты. В этой статье я попытаюсь коснуться ее систематического состава, будучи настроен, однако, в этом отношении значительно более скептически, чем П.Клауд и М.Глесснер в своей последней работе (Cloud, Glaessner, 1982).

Сразу же оговорюсь, что я не буду делать никаких скидок на так называемую неполноту геологической летописи, по странному стечению обстоятельств безжалостно поглотившую все без исключения "переходные формы", кроме несчастного уroda среди ящериц археоптерикса, но его-то уж никак нельзя представить "промежуточным звеном" между, например, рангеидами и ругозами. К систематическим проблемам мы подойдем, естественно, с фанерозойских позиций, но как бы с другой стороны, исходя из

¹ Посвященная позднедокембрийским организмам литература исключительно обширна, и здесь я цитирую только первые упоминания о находках и наиболее полные сводки.

известных среди вендских организмов жизненных форм, а не из кажущегося сходства отпечатков и живых существ, отдаленных более чем полумиллиардным промежутком времени.

Вслед за М.Уэйд (Wade, 1972) и М.Глесснером (1977; см.: Cloud, Glaesner, 1982) часто принято считать, что не менее двух третей эдиакарской фауны представляют кишидарии, в том числе и Hydrozoa, Scyphozoa и Anthozoa (Octocorallia Pennatulida). К первым отнесены, например, *Ovatoscutum* и *Chondrophon* на основании того, что их симметрия очень близка современной нам *Veleva* (Siphonophorida); сюда же, в состав Chondrophorina в семейство Porpitiidae (род *Porpita* современный) включена *Eoporpita*. Формы типа *Ediacaria* М.Глесснер предполагает сцифоидными и вероятными предками известных с юры Subomedusae (-Carybdeida). Что же касается листообразных организмов, то они, прежде всего *Charniodiscus*, признаны пеннатулидами.

Для вендо-эдиакарской фауны, главнейшие представители которой изображены на фототаблице VIII, характерны следующие жизненные формы:

1. Медузоморфы. Сюда условно отнесем все организмы, имевшие округлый поперечник, иногда шире 20 см, отпечатки которых напоминают современных нам медуз. Медузы известны и из кембрия и из всего палеозоя, великопеленные *Rhizostomites* описаны из юрских литографских сланцев Золенгофена, процветают они и сейчас. На первый взгляд дело кажется весьма простым, естественно предположить, что все эти "медузоиды" являются представителями типа кишечноротовых и что среди них могут быть и гидроидные и сцифоидные. Для таких форм предложено довольно много родовых названий, наиболее распространенное среди них — *Cyclomedusa*, но и этот таксон, скорее всего, является сборным понятием.

В венде мы столкнулись с самым началом эволюции многоклеточных, которые впервые в истории начали осваивать бесчисленное множество экологических ниш, пригодных как для планктона, так и для бентоса, как для животных, так и для растений, когда разные по содержанию попытки живой материи приспособиться к окружающей среде вполне могли принимать близкую или аналогичную форму. В таком случае морфотип "*Cyclomedusa*" бесспорно являлся и одним из самых простых и одним из самых удобных (табл. VIII, фиг. 8). Это значит, что среди древнейших медузоморф вполне могли быть представители не только кишечноротовых, несомненно одного из древнейших и достаточно примитивно организованных типов животного царства, но и совершенно иных групп организмов, в недалеком будущем не прошедших проверки естественным отбором.

В этом отношении сомнения вызывают прежде всего формы типа *Nemiana* и *Beltanelliformis*, у которых заведомо не было характерных для любых медуз — кишечноротовых ни щупалец, ни зонтика. Встречаются они группами (например, огромное количество немиян в бернашевских слоях венды р. Днестр), а каждый индивид имел форму чашечки и, вероятно, был прикреплен. С кишечноротовыми такие существа (если они — на самом деле были живыми существами) вряд ли имели что-то общее. Кроме того, нельзя не учитывать возможности макрофитопланктонной природы *Beltanelliformis* (Соколов, 1976).

2. Кубкообразные организмы типа *Tirasiana* (им, вероятно, очень близки *Ediacaria*). Судя по многочисленным отпечаткам из вендских отложений бассейна р.Днестр, откуда они впервые были установлены (Палий, 1976), тирасианы — организмы низкой конической формы с широким отворотом дистальных краев наподобие чашечной платформы некоторых ругоз, которые вершиной конуса прикреплялись к субстрату. В некотором отношении они напоминают кубки археоциат или губок, например, гексактинеллид

(*Ventriculites*). Для тирасиан характерны попытки размножения различными способами — почковаться, делиться или путем выбрасывания зрелой особью особой нити, на конце которой начинал расти дочерний организм. Встречаются даже ряды, состоящие из нескольких *Tirasiana* каждая из которых соединена со следующей такой нитью, представляющие как бы несколько поколений. Однако этот процесс нельзя признать аналогичным известному среди некоторых *Stolonifera* и *Telestacea* (*Octocorallia*) столональному размножению. Естественно, что к кишечноротовым таким организмам вряд ли имели какое-либо отношение, но может быть в их теле все же были развиты элементы, напоминающие спиккулы?

3. Петаломорфы, которых некоторые исследователи, вслед за М.Глесснером, признают "колониальными целентератами". Эти исключительно эффектные, напоминающие по форме перо, скорее всего бентосные организмы оказались первыми установленными вендскими живыми существами; именно они собственно и создают облик всей вендо-эдиакарской биоты. Для петаломорф также предложено много родовых названий, наиболее распространенные из них *Pteridinium* (табл. VIII, фиг. 1), *Rangea* (табл. VIII, фиг. 2), *Charniodiscus* (табл. VIII, фиг. 3); здесь приведены фотоизображения топотипов типовых видов этих родов, а для сравнения также современная *Pennatula phosphorea* Linné — типовой вид типового рода морских перьев (*Pennatulida*).

Судя по сложности и в то же время разнообразию морфологии, в составе этой группы аналогично "медузоидам" могут оказаться представители нескольких таксонов ранга выше, чем род или даже семейство. Вероятно, такая жизненная форма в условиях венда тоже оказалась одной из наиболее удобных: действительно, прикрепленный ко дну организм такого облика имел прекрасную возможность путем фильтрации извлекать из воды микрорпланктон, которым буквально кишело вендское море.

Тело петаломорф состояло из двух или даже трех петалоидов (Pflüg, 1970), иногда имело вид обычного листа дерева. На отпечатках оно ограничено общим контуром, т.е. об аналогии с перьями здесь не может идти речь.

Морские перья (*Octocorallia Pennatulida*) — не ветвящиеся иногда пассивно перемещающиеся колонии. Основу любой из них составляет оозоид, состоящий из лишенного полипов проксимального конца, которым колония прикрепляется, и дистального рахиса, от которого отходят вторичные полипы. Развиты спиккулы. Общим обликом они более всего напоминают лабораторную щетку для мытья пробирок (табл. VIII, фиг. 4), но никак не древесный лист и не петалоид. Появились они в мезозое, если не считать сомнительных палеозойских форм типа *Spirophyton* Hall или *Alectorurus* Schimper.

Поскольку у вендских организмов не было ни оозоида, ни тем более дистального рахиса, ни пеннатулоидных полипов, правильнее всего было бы до получения новых данных последовать примеру Г.Пфлюга, объединив все такие формы в самостоятельный тип *Petalonamae*, существовавший только в конце позднего докембрия.

Итак, среди вендских организмов можно назвать не так уж много, которые более или менее сопоставимы с раннепалеозойскими кишечноротовыми, а значит нет оснований для утверждения, что вендо-эдиакарская биота на две трети состояла из кндарий.

4. Диплеврозои. Сюда можно отнести уплощенные отчетливо сегментированные формы — округлые типа *Dickinsonia* (табл. VIII, фиг. 6), а возможно, и удлинённые (*Spriggina*). Дж.Харрингтон и Р.Моор (Treatise, 1956) реконструировали диккинсоний как оригинальных медузоидов, составляю-

щих отряд *Dickinsoniida* особого подкласса целентерат *Dipleurozoa*. Другие палеонтологи, вслед за М.Глесснером, принимают их за кольчатых (или даже плоских) червей, находя аналогию — опять же с современными — двусторонне-симметричными аннелидами *Spinther*.

Диккинсонии — ровные плоские билатерально симметричные организмы. В средней части отпечатка сегменты субпараллельны между собой и субперпендикулярны срединной линии, на двух других “концах тела” они расположены почти радиально. Поэтому их не имеет смысла сравнивать с *Platyhelminthes* или другими несегментированными червями. От известных, начиная с кембрия, *Polychaeta Dipleurozoa* отличаются прежде всего уровнем организации — у них нет ни четкой дифференциации тела, ни аннелидных сомитов, ни парapoдий. К аналогичному заключению приводит сравнение диккинсониид и с *Oligochaeta* и с *Gephyrea*.

Однако какие-то червеобразные организмы в венде несомненно существовали и оставили нам многочисленные следы жизнедеятельности. Возможно, они были плоские, а возможно, и кольчатые, в том числе и полихеты; во всяком случае, установленные в валдайском комплексе Восточно-Европейской платформы *Redkinia* весьма напоминают сколекодонты.

Поэтому *Dickinsonia*, скорее всего, специфический вендский организм класса неопределенного систематического положения — *Dipleurozoa*. Что же касается *Spriggina*, то вполне может оказаться, что ее сходство с диккинсониями лишь кажущееся.

Несколько иначе обстоит дело в отношении представителей других вендских фаунистических групп. Так, мы можем предположить, что хотя *Tribrachidium* (*Edrioasteroidea*; табл. VIII, фиг. 5) и был лишен скелета и отличался трехлучевой симметрией (а ведь симметрия живых существ во времени тоже эволюционировала как и живая материя), но он все-таки бесспорно напоминает древнепалеозойских эхинодермат (?морских пузырей; ?лилий). Аналогично и тетраасимметричный *Conomedusites*, конечно, с определенной долей условности может быть представлен гипотетическим предком *Conulata*.

Как ни существенно отличается миниатюрная *Vendia* (табл. VIII, фиг. 7) или близкий ей *Praecambridium* от древнекембрийских трилобитоморф строением и “цефалона” и “торакса” и “пигидия”, но все же она весьма их напоминает. Здесь нельзя упускать из вида и того, что вендииды были лишены скелета, а поэтому на отпечатках их тела просто не могли сохраниться и даже запечатлеться те детали, которые сохранились на панцирях трилобитов. Во всяком случае, *Vendia* — это не медуза, лежащая на боку (Келлер, 1969).

М.А.Федонкин (1981) показал, какое огромное количество ползавших и зарывавшихся в ил существ жило в венде и насколько они разнообразны. Вендские следы жизнедеятельности весьма существенно отличаются от кембрийских, и это наводит на мысль, что значительная часть и позднекембрийских илоедов вымерла к началу палеозоя. Однако сомнительно, чтобы кто-то из этих организмов, приобретя способность формировать скелет, перешел к прикрепленному образу жизни и дал начало какой-либо из известных нам групп раннепалеозойского бентоса.

Из всех бентосных или планктонных животных венда, которые оставили нам свои отпечатки, с кембрийскими могут быть связаны, притом в значительной степени условно, только немногие — медузоиды в принципе, протоконуляты (*Conomedusites*), протоэхинодерматы (*Tribrachidium*), прото трилобитоморфы (*Vendiida*), сабеллидитиды, червеобразные организмы, сколекодонтоносители и, не менее условно, крибрициаты, представителями какой бы группы органического мира они ни оказались. Очевидно также,

что мелкая скелетная фауна начала кембрия не могла быть потомком ни рангеид, ни диккинсоний. Ее предки если и жили в венде, то должны были также быть мелкими, но лишенными скелета, а поэтому поиски их фоссилизированных остатков более чем затруднительны.

Вендо-эдиакарская биота олицетворяла собой набор представителей многих типов животного царства и не может быть речи о том, что две трети ее составляли книдарии. Не будем касаться того, каким путем она могла возникнуть, здесь важно другое — фауна венда появилась геохронологически “мгновенно” и как бы не связана с биотами более древнего этапа истории Земли. С другой стороны, хотя она и весьма существенно отличается от следующей во времени кембрийской, но все-таки несоизмеримо ближе к ней, чем к криптозойской биоте.

По Клауду и Глесснеру (см. выше), эдиакарская фауна представлена 21 родом, но эта цифра явно ниже той, что мы можем назвать сейчас (см.: Федонкин, 1981 и др.). Даже если в дальнейшем выяснится, что среди этих таксонов определенный процент должен быть отнесен на счет псевдофоссилий или ошибок, то все равно систематическое разнообразие вендской биоты потрясающе. Ведь теоретически в тех условиях должны были фоссилизироваться почти все многоклеточные, которые не сгнивали и затем не поедались илоедами. В то время крупные формы либо были прикреплены к субстрату, либо вели планктонный образ жизни; те и другие питались микрофито- или зоопланктоном.

В венде существовали представители многих типов морских организмов. Общеизвестно, что на протяжении венда и кембрия возникло примерно 65% общего числа классов органического мира, тогда как за промежуток времени от перми до плейстоцена всего 4%!

Почти все таксоны вендской фауны от рода и выше монотипны. Это вполне закономерно, поскольку вендский период мы можем рассматривать как ароморфный этап органической эволюции, на протяжении которого произошло резкое повышение уровня организации живой материи и общей энергии жизнедеятельности путем усложнения строения и функций организмов.

Этот этап эволюции может быть охарактеризован как переход от планктонных и бентосных микроорганизмов к планктонным и бентосным многоклеточным. Дивергенция древнейших типов животного царства произошла несомненно раньше кембрия, а проявление способности формировать скелет, что ознаменовало начало кембрия и палеозоя, должно рассматриваться эволюционным явлением более низкого порядка. Поэтому точка зрения (Соколов, Клауд, Глесснер, Дженкинс и др.), согласно которой фанерозойский зон начинается вендским периодом, а не кембрийским, может считаться доказанной. Но мы все же еще не можем ответить на вопросы: какие из существовавших в венде групп фауны имели потомков среди палеозойских скелетных животных? Кто были эти потомки? Вправе ли мы объединять в один таксон ранга класса или отряда одного типа каких-либо докембрийских бесскелетных и имевших скелет палеозойских организмов? — так как решение систематических проблем такого порядка непременно связано прежде всего с реконструкциями.

ЛИТЕРАТУРА

- Гниловская М.Б. Древнейшие водные растения венда Русской платформы. — Палеонтоп. журн., 1971, № 3, с. 101—107.
- Заика-Новицкий В.С. Новые проблематические отпечатки из верхнего докембрия Приднестровья. — 8 кн.: Всесоюзный симпозиум по палеонтологии докембрия и раннего кембрия: Тез. докл. Новосибирск, 1965, с. 98—99.

- Заика-Новацкий В.С., Великанов В.А., Коваль А.П.* Первый представитель эдиакарской фауны в венде Русской платформы (верхний докембрий). — Палеонтол. журн., 1968, № 2, с. 269—270.
- Келлер Б.М.* Отпечаток неизвестного животного из валдайской серии Русской платформы. — В кн.: Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. М.: Наука, 1969, с. 175—176.
- Келлер Б.М., Меннер В.В., Степанов В.А., Чумаков Н.М.* Новые находки Metazoa в вендомии Русской платформы. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1974, № 12, с. 130—134.
- Келлер Б.М., Федонкин М.А.* Новые находки окаменелостей в валдайской серии докембрия по р. Сюзьме. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1976, № 3, с. 38—44.
- Палій В.М.* Про знахідку сліди (білобіти) у відкладах балтійської серії Придністров'я. — Довід. АН УРСР. Сер. Б, 1974, № 6, с. 499—504.
- Палій В.М.* Остатки бесскелетной фауны и следы жизнедеятельности из отложений верхнего докембрия и нижнего кембрия Подолии. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы. Киев: Наук. думка, 1976, с. 63—77.
- Соколов Б.С.* Древнейшие погонофоры. — Докл. АН СССР, 1967, т. 177, № 1, с. 201—204.
- Соколов Б.С.* Вендский этап в истории Земли. — 8 кн.: Палеонтология: (XXIV сес. МГК. Докл. сов. геологов. Пробл. 7). М.: Наука, 1972, с. 114—124.
- Соколов Б.С.* Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации. — Вестн. АН СССР, 1976, № 1, с. 126—143.
- Соколов Б.С.* Metazoa докембрия и вендо-кембрийский рубеж. — Палеонтол. журн., 1976, № 1, с. 13—18.
- Федонкин М.А.* Беломорская биота венда. М.: Наука, 1981. 100 с.
- Cloud P., Glaessner M.F.* The Ediacarian period and system: Metazoa inherit the Earth. — Science, 1982, vol. 217, N 4562, p. 783—792.
- Ford T.* Precambrian fossils from Charnwood forest. — Proc. Yorkshire Geol. Soc., 1958, vol. 31, p. 211—217.
- Glaessner M.F.* The Ediacara fauna and its place in the evolution of the Metazoa. — В кн.: Корреляция докембрия. М.: Наука, 1977, т. 1, с. 257—268.
- Glaessner M.F.* Precambrian. — In: Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence (Kans.), 1979, pt A, p. A79—A118.
- Glaessner M.F., Wade M.* The Late Precambrian fossils from Ediacara, South Australia. — Paleontology, 1966, vol. 9, pt 4, p. 599—628.
- Gürich G.* Die bislang ältesten Spuren von Organismen in Südafrika. — In: XV. Intern. Geol. Congr. Pretoria, 1930, T. 2, S. 670—680.
- Misra S.B.* Late Precambria (?) fossils from South Eastern Newfoundland. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1969, vol. 80, p. 2133—2140.
- Pflüg H.* Zur Fauna der Nama-Schichten in Süd-West Afrika. I. Pteridinia, Bau und systematische Zugehörigkeit. — Palaeontographica A, 1970a, N 134, S. 226—262.
- Pflüg H.* Zur Fauna der Nama-Schichten der Süd-West Afrika. II. Rangeidae, Bau und systematische Zugehörigkeit. — Palaeontographica A, 1970b, N 135, S. 198—231.
- Richter R.* Die ältesten Fossilien-Süd-Afrikas. — Senckenberg. Iethaea, 1955, Bd. 36, S. 243—289.
- Sprigg R.C.* Early Cambrian (?) jellyfishes from the Flinders Banges, South Australia. — Trans. Roy. Soc. S. Austral., 1947, vol. 71, pt 2, p. 212—224.
- Sprigg R.C.* Early Cambrian "jellyfishes" of Ediacara, South Australia and Mount John, Kimberley district, Western Australia. — Trans. Roy. Soc. S. Austral., 1949, vol. 73, p. 72—99.
- Treatise on invertebrate paleontology. Pt F. Coelenterata. Lawrence (Kans.), 1956. 498 p.
- Wade M.* Hydrozoa and Scyphozoa and other medusoids from the Ediacara fauna, South Australia. — Paleontology, 1972, vol. 15, N 2, p. 197—225.
- Walter M.R., Oehler J.H., Oehler D.Z.* Megascopic algae 1300 million years old from the Belt super-group, Montana: A reinterpretation of Walcott's Helminthoidichnites. — J. Paleontol., 1976, vol. 50, N 5, p. 872—881.

СТРАТИГРАФИЯ ОРДОВИКА И СИЛУРА

УДК 551.733.1

И.Ф.НИКИТИН

ОРДОВИК

Ордовикская система установлена Ч.Лапвортом более ста лет тому назад (Lapworth, 1879), но официальное признание получила только в 1960 г. на XXI сессии Международного геологического конгресса. До этого во многих странах она рассматривалась в качестве нижнего (ордовикского) отдела силурийской системы. Таким образом, ордовик и силур в новом объеме являются самыми "молодыми" системами среди других систем фанерозоя. Этим во многом объясняется то, что для ордовика до сих пор не существует общепринятое подразделение на отделы и ярусы, не определены нижняя и верхняя границы, не решены многие другие общие проблемы (Ивановский, 1978).

Современное состояние изученности ордовикских отложений в СССР определяется трудами Ф.Б.Шмидта, В.В.Ламанского, А.Ф.Лесниковой, Б.С.Соколова, много сделавшими в области стратиграфии и палеонтологии ордовика и организации стратиграфических исследований в различных областях нашей страны, а также работами Т.Н.Алиховой, О.И.Никифоровой, А.М.Обута, Р.М.Мянниля, А.К.Рыымусокса, Х.С.Розман, М.Н.Чугаевой и др.

К настоящему времени ордовикские отложения установлены на всех континентах и на многих островах в океанах. Они участвуют в строении платформенного чехла Восточно-Европейской, Сибирской, Северо-Американской и Китайской платформ, обнажаются по периферии Гондваны — в Боливии и Аргентине, на севере и юге Африки, на востоке Австралии, широко распространены во всех складчатых системах, располагающихся между этими платформами (рис. 1). В большинстве случаев ордовикские отложения тесно связаны с кембрийскими, но местами на границе кембрия и ордовика наблюдаются перерывы в осадконакоплении, обусловленные кратковременной регрессией моря. Максимум трансгрессии, особенно отчетливо фиксирующийся на платформах, приходится на средний ордовик. В позднем ордовике наступает регрессивный этап, на фоне которого отмечается несколько кратковременных трансгрессий. В эпиконтинентальных морях, покрывавших в ордовике значительные площади платформ северного полушария, накапливались преимущественно маломощные (в среднем до 500 м) известковистые, реже песчано-глинистые осадки. В миогеосинклинальных зонах Аппалачей, западного склона Урала, Алтае-Саянской области и др. мощности осадков возрастают до 3500 м и наряду с карбонатными отложениями широкое распространение приобретают обломочные осадки. Во внутренних частях геосинклинальных поясов (эвгеосинклинальные

Рис. 1. Обобщенная палеогеографическая схема ордовика

1 — суша; 2 — море на платформах; 3 — моря в геосинклиналях; 4 — континентальные отложения; 5 — вулканизм; 6 — накопления гипсов и ангидридов; 7 — границы платформ



зоны Магог и Фрезер Северной Америки, каледониды Великобритании и Казахстана и др.) интенсивно проявилась вулканическая деятельность и мощности ордовикских отложений достигают 10 тыс. м. Наряду с обломочными, а местами и карбонатными осадками здесь образовались мощные толщи лав и туфов, а также кремнистых пород. Вулканическая деятельность проявилась приблизительно одновременно на огромных пространствах — в эвгеосинклинальных структурах Великобритании, Средней Европы, Северной Америки, Урало-Монгольского пояса и на востоке Австралии. Один из максимумов вулканической деятельности приходится на конец раннего — начало среднего ордовика. С ним связаны мощные накопления вулканического материала, главным образом андезитового и андезито-базальтового, реже базальтового состава. Менее значительный максимум вулканических проявлений отмечается в конце среднего — начале позднего ордовика. Во внутренних частях эвгеосинклинальных зон в это время образовались мощные осадочно-вулканогенные толщи андезитового состава, а во внешних происходили локальные извержения лав и пирокластов кислого состава. Проявления вулканизма предопределили распределение ордовикских кремнистых и кремнисто-сланцевых формаций. Одна из наиболее значительных эпох кремнеаккумуляции приурочена к раннему и к началу среднего ордовика (арениг—планвирн). В эпоху максимума образования кремнистых толщ накопление их, по-видимому, нередко происходило на значительных глубинах. В результате тектонических движений к концу ордовика в каледонских геосинклинальных поясах сформировались складчатые структуры и возникли горные сооружения, обусловившие накопление мощных молассоидных толщ.

В ордовикском периоде существовали представители почти всех типов и большинства классов морских беспозвоночных, а среди растений господствовали бактерии и водоросли. Существуют указания на то, что тогда же появились первые позвоночные и наземные растения. Пышного расцвета достигают известковые зеленые и красные водоросли, обитавшие на глубинах до 50 м в теплых морях. Остатки этих водорослей широко распространены в Казахстане и Прибалтике. Продолжали развиваться синезеленые водоросли, скопления которых в Ленинградской области и Эстонии образуют горючие сланцы — кукурситы.

В толще вод океанов и морей обитали планктонные радиолярии и фораминиферы, граптолиты, хитинозои и конодонты. На дне мелководных морей, в прибрежных зонах и на отмелях селились многочисленные и разнообразные трилобиты, брахиоподы, морские лилии, мшанки, губки, пластинчатожаберные, брюхоногие и головоногие моллюски. В мелководных морях и зонах рифов и органогенных построек на мелководье обитали колониальные и одиночные кораллы.

Наиболее важными в стратиграфии ордовикских отложений группами ордовикской фауны являются граптолиты, конодонты, трилобиты, брахиоподы и колониальные кораллы. Большое значение в стратиграфии ордовикских отложений колониальных кораллов в нашей стране определилось работами Б.С.Соколова и его многочисленных учеников. Разработанные ими схемы расчленения средне- и верхнеордовикских отложений по кораллам используются во многих областях в местной и региональной стратиграфии.

Ордовиком заканчивается крупный этап развития раннепалеозойского органического мира и к началу силура вымирают многие семейства среди граптолитов, брахиопод, кораллов, головоногих моллюсков и трилобитов.

ОБЩИЕ СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ ОРДОВИКСКОЙ СИСТЕМЫ

Отделы или ярусы? Для расчленения ордовикской системы обычно пользуются общепринятой системой соподчиненных стратиграфических подразделений: система — отдел — ярус, но смысл, вкладываемый в них, в разных странах нередко оказывается различным (Никитин, 1979).

Вскоре после того, как ордовикская система была выделена в Великобритании, Ч.Лапворт расчленил ее на две, а затем на три части (Lapworth, 1880, 1889), по содержанию приблизительно отвечающие отделам (series) в современном понимании этих подразделений в СССР и в других странах. При двучленном делении эти подразделения именовались Ч.Лапвортом нижним и верхним ордовиком, а при трехчленном делении им придавались собственные названия местных групп или свит (formation) — аренигской, лландейльской и карадокской. В дальнейшем из состава этих подразделений Хиксом была выделена лланвирнская группа (Hicks, 1881), а затем Марром — ашгиллий (Marr, 1905). Все эти подразделения — арениг, лланвирн, лландейло и карадок укоренились в Великобритании в качестве вторых по рангу подразделений, следующих за системой и стали именоваться сериями (series), т.е. отделами в принятом в нашей стране понимании (Стратиграфический кодекс СССР, 1979). Таким образом, в Великобритании сложилась ситуация, при которой ордовик оказался расчлененным на пять отделов, имеющих собственные названия. Эти подразделения никогда в Великобритании не рассматривались и не считаются в настоящее время ярусами, как это принято в СССР и во многих других странах. К ним следует добавить еще тремадок, который в Великобритании до последнего времени традиционно относился к верхнему кембрию.

Только в последнее время в Великобритании стали вновь расчленять ордовик на две или три части (нижний, верхний или соответственно нижний, средний и верхний) неопределенного ранга (? подсистемы или ?надотделы). Этим частям подчиняются или с ними сопоставляются традиционные отделы ордовикской шкалы (Lexiquus..., 1960, Whittington, Williams, 1964, 1969). Ярусные подразделения (stages) в Великобритании выделены только для карадокского и ашгильского отделов (Bankroft, 1933, 1945, Ingham, Wright, 1970, Williams et al., 1972). Карадокский отдел расчленяется на костонский, харнэджский, саудлейский, лонгвиллский, маршбрукский, актонский и оннийский ярусы, ашгиллийский отдел — на пасгиллийский, котлейский, раутейский и хирнантский ярусы.

В СССР сложилась иная практика расчленения ордовикской системы. Вслед за американскими и скандинавскими геологами здесь принято трехчленное деление на нижний и верхний отделы. Британские отделы ордовикской системы (series) в СССР и в странах континентальной Европы считаются ярусами. К нижнему отделу относятся тремадокский и аренигский ярусы, к среднему — лланвирнский, лландейлский и карадокский ярусы, и только верхний ордовик в последнее время, после сокращения в Великобритании объема карадока (Williams et al., 1972), выделяется в объеме одного ашгилла, утратившего, таким образом, значение яруса. Британские ярусы — костонский, харнэджский, саудлейский и др. — в соответствии с принятой в СССР системой стратиграфических подразделений являются региональными подразделениями, т.е. горизонтами или, в некоторых случаях, зонами общей шкалы (Стратиграфический кодекс СССР, 1979). Это соответствует смыслу и содержанию этих подразделений, так как они пока характеризуются комплексами фауны, имеющими сугубо региональное значение, и даже в самой Великобритании в большинстве своем выделяются

Таблица 1

Корреляция региональных стратиграфических схем ордовикских отложений СССР
(по материалам Межведомственных стратиграфических совещаний)

Общая шкала		Региональные стратиграфические схемы (в горизонтах)						
		В.-Е. платформа (Прибалтика)	Урал	Казахстан	Сибирская платформа	С.-В. СССР		
Ордовик	Верхний (Ашгилл)	G persculptus	Поркунский	Кырьинский	Дурбенский	Тирехтяхский		
		C. extraordinarius			Чокпарский			
		P. pacificus						
		D. anceps		Сурьинский	Бурский			
		D. complanatus		Полуденский	Нирундимский			
		P. linearis		Рассохинский	Долборский			
	Средний	D. clingani	Вормиский	Тылылский	Андеркенский	Баксанский	Харкинджинский	
		C. wilsoni	Набалаский		Чердынский	Еркебидаикский		Чертовский
		C. pettifer	Раквереский	Целиноградский				
		N. gracilis	Идавеский			Эльгеньчакский		
		G. teretiusculus	Ухакусский	Муктейский				
		D. murchisoni	Паснамягский	Анрахайский	Вихоревский			
	Нижний	Аренит	D. bifidus	Азериский	Караколь- Михайловский	Копалинский	Хитинский	
			D. hirundo	Кундаский				
			I. gibberulus	Волховский				
			D. nitidus	Латорпский				Кувагачский
		D. deflexus	Цератопигевый	Колнабукский	Рахметовский	Угорский		
		T. approximatus			Олентинский	Няйский		
>		Мансийский?						
C. tenellus					Лопарский			
Трема- док	D. flabelliforme	Пакерортский	Кидрясовский	Сатпакский	Инаньинский			

лишь на ограниченной площади. Исключение, по-видимому, составляет только хирнант, характерный комплекс которого в настоящее время обнаружен во многих областях, далеко за пределами Великобритании (Грица..., 1980).

Корреляция местных стратиграфических подразделений в СССР осуществляется на основе региональных стратиграфических схем, состоящих из горизонтов или региональных зон (лон), распространяющихся на отдельные геологические регионы (табл. 1). Такими регионами являются Восточно-Европейская платформа, Урал, Казахстан и Северный Тянь-Шань, Алтае-Саянская область, Сибирская платформа, Северо-Восток СССР.

В других странах — в Скандинавии, в Северной Америке, в Китае, в Австралии и др. — подразделения британской шкалы ордовика в том виде, в каком они приняты в Великобритании, используются только в качестве хроностратиграфического стандарта. Для корреляции внутри отдельных территорий (большая часть Северо-Американского континента) или стран (например, Китай) используются автономные схемы с подразделениями на свои отделы и региональные ярусы (табл. 2) (Sheng, 1980; Barnes, Norford, Skevinton, 1981; Webby et al., 1981; Ross et al., 1982). Для корреляции отдельных схем между собой и с британской шкалой используются, главным образом, граптолитовые или конодонтовые зоны.

В СССР, в Китае, во многих других странах континентальной Европы и Азии, а также в Канаде принято деление ордовикской системы на три отдела, но границы между этими отделами проводятся на разных уровнях (табл. 2). Между нижним и средним ордовиком она проводится внутри ариенига, в основании лланвирна (между зонами *bifidus* и *murchisoni*). В качестве границы среднего и верхнего отдела принимается либо основание зоны *wilsoni*, либо подошва зоны *clinganii*, или основание зоны *linearis*. Несмотря на то что трехчленное деление наиболее распространено существует мнение, что более естественным для ордовика является расчленение на два отдела с границей в основании карадока на уровне подошвы зоны *gracilis* (Whittington, Williams, 1964; Whittington, 1966; Williams, 1969; Стратиграфия ордовика..., 1975). В США в последнее время предлагается ордовикские отложения расчленять на четыре отдела (айбиксий, уайтрок, могавк и цинцинатий) с границами, приблизительно совпадающими со всеми тремя наиболее ощутимыми рубежами в развитии ордовикской фауны (Ross et al., 1982).

Нижняя граница ордовикской системы. Проблема границы между кембрийской и ордовикской системами всегда определялась различными вариантами корреляции кембро-ордовикских отложений Северной Америки, Европы и Азии, возникшими из-за несопоставимости фаунистических комплексов "тихоокеанского" и "атлантического" типов. Еще в начале нашего века это послужило основанием для выделения в Северной Америке самостоятельной озаркской системы, якобы пропущенной или отсутствующей в европейской последовательности между кембрием и ордовиком (Ulrich, 1911). После того как в результате сопоставлений кембро-ордовикских отложений Америки, Европы и Азии стало очевидным, что часть озаркских отложений относится к верхнему кембрию, а часть к канадию и вместе с последним к ордовикю (Kobajashi, 1933, 1934), сложилось представление о приблизительно одновременности подошвы канадия и тремадока. На этом уровне стали проводить границу кембрия и ордовика в большинстве стран.

Несмотря на это, при сопоставлении верхнекембрийских шкал Европы и Северной Америки в те годы считалось, что верхняя часть франкона, тремпило и даже большая часть дресбача не находят себе аналогов в европейской

Схемы расчленения ордовикских отложений Великобритании, США, Китая и Австралии и их корреляция

Великобритания Cowie et al., 1972; A. Williams et al., 1972; H. Williams, 1982			США R. Ross et al., 1982		Китай Sheng S., 1980		Австралия B.D. Webby et al., 1981		
Отдел (series)	Ррус (stages)	Зона	Отдел (series)	Ррус (stages)	Отдел	Ррус ?	Ррус (stage)		
					Силур				
Ашгилл	Хирмант	G. persculptus	Цинциннатий	Гамач	Цянцзянцзян	Уфен	Болиндий		
		C. extraordinarius							
	Раутей	P. pacificus		Ричмонд					
	Котлей	D. anceps		Мейсвилл				Линьсян	Истон
	Пасгилл	D. complanatus		Иден					
	Оний	P. linearis		Шерман				Пагода	
Карадок	Актоний	D. clingani	Магак	Киркфилд	Нейцзянцзян	Хуло	Гисборн		
	Маршбрук	C. wilsoni						Рокланд	
	Плонгвилл	C. peltifer							Блек-Ривер
План-дейло	Саудлей	N. gracilis	Уайтрок			Нюшан	Дарриуил		
	Харнздж	G. teretiusculus							
План-вирн	Костон	D. murchisoni				Цун			
		D. bifidus							
Аренг		D. hirundo	Айвикский			Нинго	Рплиний Касгльмейн Чеутон Бендигон		
		I. gibberulus							
		D. nitidus							
		D. deflexus							
		(T. approximatus)							
Тремадок		A. sedgwickii				Синьцзян	Ланцефильд		
		S. pussila							
		C. tenellus							
		Adelograptus							
		D.f. flabelliforme							

схеме, поскольку зоны *Olenus*, *Parabolinella*, *Leptoplastus* и *Peltura* этой схемы соответствуют только низам верхнего кембрия Северной Америки (Howel, 1944, 1947). Иные представления сложились после изучения казахстанских материалов у Н.К.Ившина (1956, рис. 2), который одним из первых стал считать, что тремпило в общих чертах в европейской схеме соответствует зона *Lotagnostus*, *Peltura*, *Sphaerophthalus* и зона *Acerocare*, *Cyclognathus*.

В 50-х и 60-х годах стали появляться данные в пользу корреляции низов кембрия с цератопигиевыми слоями Европы (Hennigsmoen, 1957, Whittington, 1966). Такая корреляция, казалось бы, подтвердилась находками в Южной Мексике (Robison and Pontoja Abar, 1968) в едином комплексе руководящих тремпилских форм (*Richardsonella*, *Saukia* и др.) с нижнетремадокскими элементами Атлантической палеозоогеографической области. В соответствии с этим возник вариант границы между кембрием и ордовиком в основании верхнего тремадока, по подошве цератопигиевых слоев. Независимо от этих данных в пользу границы в основании цератопигиевых слоев в нашей стране высказывались Б.С.Соколов (1953), А.М.Обут (1953), А.В.Розова (1968) и др. Несмотря на определенные доводы в пользу границы между кембрием и ордовиком в основании верхнего тремадока, этот уровень нигде не получил официального признания.

В нашей стране нижняя граница ордовикской системы традиционно проводится в основании тремадока по подошве граптолитовой зоны *Dictyonema flabelliforme* (Алихова, 1956; Постановление..., 1976). Однако маркировка этой границы основанием зоны *D. flabelliforme* оказалась мало удачной из-за неопределенности уровня появления зонального вида (комплекса), сложной диагностики диктионом этой группы, приуроченности их к определенным фациям и ограниченности распространения.

В последнее время все большее значение для корреляции и маркировки уровней в пограничных отложениях кембрия и ордовика приобретают конодонты (Miller in Taylor, 1981). Большое значение отводится основанию зоны *S. proavus*, появление которого обозначает начало нового этапа в развитии конодонтов (Дубинина, 1982). Эта зона известна на огромных пространствах — в Северной Америке, в СССР и в Австралии. С ее помощью трилобитовая зона *Corbinia arponis*, относящаяся к верхам тремпило Северной Америки, или помещающаяся выше (Palmer, 1979), сопоставляется с низами детсонского яруса и с зоной *S. proavus* Австралии. Если принимать подошву зоны *S. proavus* в качестве нижней границы ордовикской системы, как это предлагают многие исследователи, то, очевидно, она окажется несколько ниже традиционно принимающегося уровня по подошве зоны *D. flabelliforme*.

Окончательному решению вопроса об уровне границы кембрия и ордовика должна предшествовать большая работа по выбору оптимального уровня этой границы и ее стратотипа. В настоящее время такая работа проводится в рамках Международной рабочей группы (Bassett and Dean, 1982), а в СССР — рабочей группы при МСК (Постановление..., 1982). В качестве такого разреза в нашей стране предлагался разрез шабактинской свиты хр. Малого Каратау в Казахстане, обнаженный в Аксайском блоке логом Батырбайсай (Аполлонов, Чугаева, 1982). Этот разрез представлен непрерывной стратиграфической последовательностью карбонатных отложений, охарактеризованных трилобитами, брахиоподами и конодонтами и охватывает интервал шабактинской свиты от верхнего кембрия до нижнего ареннга. Таким образом он включает все возможные варианты границы кембрия и ордовика. М.К.Аполлоновым и М.Н.Чугаевой (1982), изучившими трилобитов из этого разреза, а также С.В.Дубининой (1982), занимающейся конодонтами, в качестве границы кембрия и ордовика предлагается основание слоев с *Euloma-Leiostegium*, совпадающее с появлением в разрезе конодонтового комплекса с *Cardilodus proavus*. Именно этот уровень, близкий к основанию тремадокского яруса европейской шкалы (Чугаева, 1976) и охарактеризованный трилобитами и конодонтами, наиболее хорошо прослеживается в пограничных отложениях кембрия и ордовика СССР, Северной Америки, Австралии и других регионов (табл. 3). В качестве другого варианта границы кембрия и ордовика в том же Аксайском блоке хр. Малого Каратау Г.Х.Ергалиевым (1980) предлагается подошва зоны *Trisulcagnostus trisukus* разреза по р. Кыршабакты. Такой вариант, базирующийся на корреляции этого уровня с подошвой североамериканской зоны *Saukia*, которая, по Г.Х.Ергалиеву, сопоставляется с нижним тремадоком европейской схемы, находит сторонников среди специалистов, изучающих верхнекембрийские трилобиты. Очевидно, что при определении границы кембрия и ордовика наряду с трилобитами, на которых основывается расчленение верхнего кембрия, должны использоваться и те группы фауны, которые составляют основу зонального расчленения ордовикской системы, т.е. граптолиты и конодонты. С этих позиций уровень, предложенный М.К.Аполлоновым и М.Н.Чугаевой (основание слоев с *Euloma-Leiostegium*), кажется более предпочтительным.

Корреляция пограничных отложений кембрия и ордовика Малого Каратау, Западной

		Великобритания		Скандинавия		Малый Каратау, Батырбасай				
				трилобиты	коноднты	трилобиты	коноднты			
Ордовик	нижний	арениг нижний	Tetr. approximatus	биллинген	P. estonica	P. evae	9	VIII P. evae 700		
					M. dalecarlicus		P. elegans		625	
				хуннеберг	P. planilimbata P. armata	Par. proteus	8	Nileus 465		
					цератолигивые слои		Apatokephalus serratus		P. deltifer	Szechuanella— Apatokephalus 345
							Shumardia			C. angulatus C. rotundatus
		цератолигивые слои	Platypeltoides Incipiens	зоны не установлены	5	Dikelokephalina 208	VI C. Prion			
		диктиономовые слои	D. flabelli- forme		4	Eulima— Leiostegium 117	V C. lindstro- mi IV C. oklaho- mensis III C. proavus			
				опенидная серия	Acerocare	3	Harpidooides— Platypeltoides 71	II Proconodon- tus notchpeakensis		
		Peltura	Peltura			2	Lophosaukia Ivshinaspis 10	I Saukiidae		
				не установлена		1	Hedinaspis Lotagnostus —35	Proconodontus		
Кембрий	верхний	мерионет								
		Cowie et al. [11]	Lindström [22]; Tjernvik [35]; Westergaard [37].		M. Аполлонов, M. Чугаева, 1982					

Европы, Северной Америки и Австралии (по М. Аполлонову и М.Н. Чугаевой (1982))

Северная Америка				Австралия																						
трилобиты		конодонты		трилобиты		конодонты																				
канадий	G F E D C		D	Oepikodus quadratus Sc. gracilis	поот-уренд	Dikelcephalidae – Asaphidae	зоны не установлены																			
								B A	Sumphusirina	C	Chosonodina herfuthi C. angulatus C. rotundatus	уренд	зоны не установлены	Drepanodus ? gracilis – Scolopodus sexplicatus												
															C	C. prion	детсон	Lelostegillidae	зоны не установлены	Chosonodina herfurthi Acodus						
																					A	C. lindströmi	пейнтон	Mictosaukia perplexa	зоны не установлены, встречаются	C. rotundatus C. angulatus
	C. apopsis	C. proavus	предпейнтон		C. lindströmi C. oklahomensis	зоны не установлены, встречаются	C. prion Scolopodus																			
	A	Missisquoia	Proconodontus	O. minutus P. notchpeakensis	пейнтон			C. proavus																		
	B			P. muelleri																						
	C																									
	D																									
E																										
F																										
G																										
франкон	Hedinaspis																									
								тремилло	Saukia	S. serotina S. junia R. magna																
Ethington, Clark [14]; Hintze et al. [18]; Miller [26] Palmer [28]; Ross [29]; Stitt [31]; Taylor [34]				Jones, Shergold, Druce [2]; Shergold [30].																						

В заключение предпринятого беглого обзора проблемы границы кембрия и ордовика следует отметить, что в настоящее время уже достигнуты успехи в корреляции трилобитовых и конодонтовых последовательностей в пограничных отложениях и это позволило решить многие спорные вопросы параллелизации этих отложений (Taylor, 1981; Bassett, Dean, 1982). Более или менее ясно также соответствие граптолитовой зональности и трилобитовой последовательности в европейских ("атлантических") схемах, но все еще нет определенных данных о соотношении на интересующем нас уровне граптолитовой и конодонтовой зональностей во всем мире. Определенные результаты в этом направлении в нашей стране очевидно могут быть получены в ближайшее время в результате изучения конодонтовой и граптолитовой последовательности в кембро-ордовикских отложениях Балтийско-Ладожского глинта, в которых эти группы сочетаются в единых разрезах (Боровко и др., 1980; Боровко, Сергеева, 1981). Очевидно, что только после увязки граптолитовой, конодонтовой и трилобитовой зональностей в пограничных отложениях кембрия и ордовика можно будет подойти к решению проблемы границы между этими системами, к выбору ее оптимального уровня и стратотипа.

Верхняя граница. Установив ордовикскую систему, Ч.Лапворт отметил, что ее верхней границей является основание нижнего ландовери (Lapworth, 1979). Низы ландоверийской серии в стратотипической области не имеют представительной палеонтологической характеристики, и это породило неопределенность границы между ордовикской и силурийской системами. Ее стали определять кровлей верхнего подразделения ашгиллия—хирнанта, содержащего в Уэльсе характерный комплекс трилобитов и брахиопод, а в граптолитовых фациях проводить между зонами *Dicellograptus anceps* и *Clyptograptus persculptus* (Cocks et al., 1971. Williams et al., 1972).

В стратотипическом разрезе хирнанта (район Бала в Уэльсе) над этим подразделением залегают сланцы с граптолитами зоны *G. persculptus*, но до последнего времени в Великобритании граптолиты не были обнаружены ни в самом хирнанте, ни в низах ландовери—раддана, ни в достоверных аналогах этих подразделений, а представительные комплексы трилобитов и брахиопод не установлены ни в зоне *persculptus*, ни в отложениях вышележащей зоны *acuminatus*. На то, что основание зоны *persculptus* не совпадает с подошвой ландоверийского яруса, определенно указывал Д.Скевингтон (Skevington, 1969). Между тем соответствие низов ландовери зоне *persculptus* мало у кого вызывало сомнение до тех пор, пока в Казахстане, а затем и в других местах не были обнаружены граптолиты зоны *persculptus* совместно с трилобитами, а также брахиоподами, характерными для хирнанта (Михайлова, 1970; Никитин, 1972, 1979; Аполлонов, 1974; Граница..., 1980). После этих находок стало очевидным, что, по крайней мере, часть, если не вся зона *persculptus*, одновозрастна хирнанту и возникли варианты границы ордовика и силура, либо по подошве зоны *persculptus* (*sensu lato*) и хирнанта, либо по подошве зоны *acuminatus* и кровле хирнанта (Граница..., 1980). Эти материалы по пограничным отложениям ордовика и силура привлекли внимание многих исследователей и вызвали оживленную дискуссию по проблеме этой границы в рамках деятельности Международной рабочей группы (ОСПРГ). Граница ордовика и силура стала изучаться во многих странах — в Великобритании (Basset, Cocks, Holland and al. 1979; Williams, 1982), в Центральной и Южной Европе (Jaeger, Havlicek, Schonlaub, 1975; Storch, 1982), в Скандинавии (Cocks, 1982), в Казахстане (Граница..., 1980), в Средней Азии и в Алтае-Саянской области (Пограничные слои..., 1978), на Северо-Востоке СССР (Корень, Соболевская,

1977; Орадовская, 1977; Орадовская, Соболевская, 1979), в Китае (Rong, 1979), в Северной Америке (Lesperance, 1974, Field Meeting..., 1981) и др. Одним из результатов этих исследований явилась попытка расчленить интервал граптолитовой последовательности между зонами *apersis* и *acuminatus* на две зоны — *extraordinarius* и *persculptus* в узком смысле. Оказалось, что зона *extraordinarius*, первоначально выделенная на Северо-Востоке СССР (Koren et al., 1979), имеет очень широкое распространение и в некоторых разрезах сочетается с трилобитами и брахиоподами, которые характерны для хирнанта. Такое сочетание было обнаружено и в разрезе Добс-Линн в Южной Шотландии, который предлагался в качестве стратотипического для рассматриваемой границы (Рикардс, 1979). Это дало возможность британским стратиграфам вновь отстаивать традиционный вариант границы в основании зоны *persculptus*, несмотря на то что хирнантиевый комплекс брахиопод и трилобитов распространяется в Казахстане, на Северо-Востоке СССР и др. не только на зону *extraordinarius*, но и на всю зону *persculptus* в узком смысле.

Наряду с изучением разрезов пограничных отложений в граптолитовых и дальманитиново-хирнантиевых фациях американскими исследователями изучен непрерывный разрез этих отложений на о-ве Антикости в Канаде, представленный карбонатной толщей с кораллами, брахиоподами, трилобитами, остракодами, конодонтами и др. Результаты специально обсуждались на симпозиуме, организованном Международной группой (Field Meeting..., 1981). Возник новый вариант границы ордовика и силура, маркирующей основанием конодонтовой зоны *oldhamensis*.

После всестороннего обсуждения в 1982 г. на IV Международном симпозиуме по ордовикской системе в Осло дискуссия по границе ордовика и силура, очевидно, подходит к концу. Остается сделать выбор между граптолитами и конодонтами в качестве маркирующей группы и соответственно остановиться на одном из стратотипических разрезов — на о-ве Антикости в Канаде, если предпочтение будет отдано конодонтам, или Добс-Линн — в случае граптолитов.

Последний вариант предусматривает необходимость выбора между уровнем основания зоны *acuminatus* и традиционным уровнем по подошве зоны *persculptus*.

Граница по конодонтам, несмотря на все достоинства разреза на о-ве Антикости (простота строения, обилие бентосной фауны наряду с конодонтами), вряд ли на данном этапе может конкурировать с границей по граптолитам. Конодонты на этом уровне все еще остаются слабо изученными, малочисленными, и зона *oldhamensis* установлена лишь в единичных пунктах за пределами о-ва Антикости. Бентосная фауна, встречающаяся в этом разрезе (Field Meeting..., 1981), также пока мало дает для межрегиональной корреляции. Между тем граптолиты, как известно, являются главной, архистратиграфической группой, на которой строится зональное расчленение ордовикской и силурийской систем, а также их пограничных отложений на протяжении более 100 лет. Однако традиционная граница по подошве граптолитовой зоны *persculptus* в свете новых данных не соответствует требованиям, предъявляемым границам систем. Она достоверно устанавливается лишь в единичных разрезах, трудно диагностируется из-за нечеткости морфологических критериев выделения зональных видов, близости по составу зональных комплексов, проходит внутри пределов распространения единого хирнантиевого комплекса фауны и, по существу, не может быть установлена в разрезах, в которых не встречаются граптолиты.

Наиболее приемлимым вариантом очевидно следует признать вариант границы между зонами *acuminatus* и *persculptus*. Зона *acuminatus* широко

прослеживается во всем мире. Ее нижняя граница определяется отчетливым эволюционным изменением граптолитов — появлением диморфограптитов *A. ascensus* Davies и *P. acuminatus* (Nich.), обладающих легко диагностируемыми морфологическими признаками. В ракушняковых фациях эта граница может проводиться по кровле хирнанта, характерные комплексы фауны которого пользуются очень широким распространением. За стратотип границы по рубежу зон *persculptus* и *acuminatus* может быть принят разрез Добс-Линн, в котором в последние годы уточнена и пополнена граптолитовая последовательность и найдена раковинная фауна хирнантиевого типа. Единственным недостатком этой границы является отсутствие конодонтов в ее стратотипе и остатков ракушняковой фауны на уровне зоны *acuminatus*. Задачей дальнейших исследований очевидно является выявление соотношений граптолитовой и конодонтовой последовательности в пограничных отложениях и поиски представительных бентосных ассоциаций на уровне нижнесилурийской зоны *acuminatus*.

В СССР границу ордовика и силура в граптолитовых фациях все еще принято проводить в основании зоны *persculptus* (Постановления..., 1976), и только в Региональной стратиграфической схеме ордовика Казахстана она отнесена к ордовика (Решение..., 1976). На этом же уровне эта граница в настоящее время устанавливается на Северо-Востоке СССР (Орадовская, Соболевская, 1979). На то, что зона *persculptus* может оказаться принадлежащей верхам ашгилия, еще в 60-х годах неоднократно указывал Б.С.Соколов, допуская при этом, что "в граптолитовой шкале граница между ордовиком и силуром могла бы быть повышена до уровня появления настоящих монограптитов или *A. acuminatus*?" (Соколов, 1967, с. 30, 1968).

Зональное расчленение. Межрегиональная корреляция ордовикских отложений обычно осуществляется с помощью граптолитовых или конодонтовых зон. В качестве эталона и мирового стандарта принято использовать граптолитовую зональную шкалу Великобритании (табл. 4). Шкала совершенствуется более 100 лет. Последние изменения в ней связаны с изучением пограничных отложений ордовика и силура (Williams, 1982).

В результате этих работ зональная шкала ордовика Великобритании пополнилась зоной *extraordinarius* и подзоной *pacificus* зоны *anserps*. Появились определенные данные для того, чтобы относить к ордовика зону *persculptus*. В таком дополненном виде стандартная шкала ордовика состоит из 19 зон. Тремадок и низы аренига на Британских островах пока плохо охарактеризованы граптолитами и в нижнеаренигской части пробел в этой шкале заполняется скандинавской зоной *arproximatus*, хорошо прослеживающейся во многих частях мира. В верхах тремадока либо оставляется пропуск, соответствующий безграптолитовым "брахиоподовым" слоям шинетонских аргилитов и трилобитовым зонам *Shumardia pusilla* и *Angelina sedgwickii* (Cowie et al., 1972), либо на этот интервал условно распространяется нижняя зона *Adelograptus*—*Clonograptus tenellus*.

В британском стандарте ордовикской системы границы граптолитовых зон, выделенных в областях распространения граптолитовых фаций, в ряде случаев не совпадают с границами других общих подразделений ордовикской системы, установленных там, где распространены "ракушняковые" фации. Это относится прежде всего к верхним границам лландейлского и карадокского ярусов (см. табл. 4). Такие несовпадения определенно затрудняют использование граптолитовых зон ордовика Великобритании в качестве каркаса общей шкалы ордовикской системы, и в СССР, чтобы избежать этих несовпадений, верхняя граница лландейлского яруса условно приравнена границе зон *N. gracilis* и *C. peltifer*, а верхняя граница карадокского яруса — рубежу зон *D. clingani* и *P. linearis* (Постановление..., 1977).

Таблица 4

Великобритания J.W. Cowie et al., 1972; A. Williams et al., 1972; H. Williams, 1982		Североатлантическая конодонтовая последовательность S. Bergstrom, 1977, 1981	Конодонтовые зоны нижнего ордовика Австралии P.J. Jones, 1971
Отделы (series)	грантолитовые зоны		
Ашгилл	G. persculptus	Amorphognathus ordovicicus	Зоны не установлены
	C. extraordinarius		
	P. pacificus D. anceps		
	D. complanatus		
	P. linearis		
Карадок	D. clingani	Amorphognathus superbus	
	C. wilsoni	Amorphognathus tvaerensis	
	C. peltifer		
Ллан-дейло	N. gracilis	Pygodus anserinus	
	G. teretiusculus	Pygodus serra	
Ллан-вирн	D. murchisoni	Eoplacognathus suecicus	
	D. bifidus	Eopl. variabilis	
Аренниг	D. hirundo	Microz. parva	
	I. gibberulus	Prion. originalis	
		Prion. navis	
		Prion. triangularis	
	D. nitidus	Prioniodus evae	
D. deflexus	Peioniodus elegans		
T. approximatus	Paraistodus proteus Paraistodus deltifer Cordilodus angulatus Cordilodus eofundatus	D. repanodus gracilis Scolopodus explicatus	
Тремадок	?		Chosonodina herfurty-Acodus
	C. tenellus		C. rotundatus – C. angulatus
			C. prion – Scolopodus
	D. flabelliforme		C. oklachom. – C. lindstromi
		Oncotodus bicuspidatus – Cordilodus proavus	

Помимо британской грантолитовой последовательности существует много региональных грантолитовых схем, отражающих особенности зонального расчленения ордовикских отложений в конкретных регионах, или принимающихся геологическими службами отдельных стран. Известна грантолитовая шкала ордовика Австралии, являющаяся одной из наиболее полных грантолитовых последовательностей (Thomas, 1960; Webby, 1960; Riva, 1972, 1974; Churkin et al., 1977) и грантолитовая шкала Китая (Sheng, 1980). В СССР такие схемы разрабатываются для Казахстана

Северного Тянь-Шаня (Цай, 1979), Северо-Востока СССР (Обут, Соловьевская, 1972; Корень, Соболевская, 1977), Таймыра (Обут, Соболевская, 1964) и для всей страны в целом (Обут, Сенников, 1976, 1981).

Намечаются два типа граптолитовых последовательностей — атлантический, типично представленный стандартной шкалой Великобритании и распространяющийся на юг Великобритании, континентальную Европу, Юго-Восточный и Центральный Китай, и тихоокеанский, к которому относятся центральные и западные районы Северной Америки, Шотландия, Казахстан и Северо-Восток СССР, Монголия, Юго-Восточный Китай и Австралия (Skevington, 1973; Цай, 1982).

Зональная граптолитовая шкала ордовика Великобритании сыграла огромную роль в стратиграфии ордовикских отложений во всем мире. Будет ли она в дальнейшем сохранять значение мирового стандарта, зависит прежде всего от того, насколько она будет отвечать всевозрастающим требованиям, предъявляемым к ней как к эталону для корреляции других биостратиграфических шкал. Для этого предстоит проделать большую работу по совершенствованию самой шкалы и ее соотношений с другими общими подразделениями ордовика.

В последнее время наряду с граптолитами в качестве важнейшей зональной группы начинают использоваться конодонты (см. табл. 4), которые, хотя и известны уже более 100 лет, только теперь обрели своего носителя. Признание их стратиграфической значимости также пришло лишь недавно с внедрением в практику стратиграфических исследований микрорепалеонтологических методов. Наиболее широко используется конодонтовая последовательность североатлантического типа. По детальности расчленения верхов нижнего и среднего ордовика эта шкала превосходит граптолитовую. В остальной части дробность ее расчленения пока не велика, особенно это касается верхнего ордовика, в котором, по существу, выделяется одна зона *Amorphognatus ordovicicus*. В Северной Америке разрабатывается зональная конодонтовая схема ордовикских отложений Мидконтинента (Ethington and Clark, 1980; Sweet, Bergstrom, 1976). Пограничные с кембрием и нижнеордовикские отложения хорошо расчленены по конодонтам в Австралии (Jones, 1971; Miller in Taylor, 1981), и эта схема наряду с североамериканской широко используется для корреляции границы кембрия и ордовика по подошве зоны *proavus*. В СССР конодонты успешно используются для расчленения и корреляции ордовикских отложений Прибалтики, всей Восточно-Европейской платформы, Сибирской платформы, Урала и Казахстана. Исключительно важное значение они сыграли для упорядочения стратиграфии раннегеосинклинальных кремнистых и кремнисто-вулканогенных толщ в Казахстане и на Урале, ранее считавшихся немymi. Задачей дальнейшего изучения конодонтов в нашей стране является разработка региональных зональных схем для основных областей распространения ордовикских отложений и корреляция их по конодонтам с общей шкалой. В результате изучения конодонтов несомненно будут получены многие новые материалы, которые позволят упорядочить стратиграфию ордовикских отложений во многих областях нашей страны.

ИЗОТОПНЫЕ ДАТИРОВКИ

Длительность ордовикского периода по радиологическим датировкам оценивается приблизительно в 60 млн. лет и охватывает интервал от 435 ± 10 до 490 ± 15 млн. лет до нашего времени (Афанасьев, Зыков, 1975). Если по верхнему пределу ордовикского периода больших разногласий не существует, то его начало некоторые исследователи относят к 500 млн. лет или считают еще более древним, поскольку цифра в $515 \pm x$ млн. лет приводится для начала аренига. Для середины ордовика (начало

Таблица 5

Система	Отделы и ярусы		Стратиграфическое положение	Возраст по трекам		Номера образцов	
Силур		Раддан	о аргиллиты Биркхилл	437±10		76 DL 41	
Ордовик	Ашгилл	Хирнант	о верхние хартфельские аргиллиты	434±12		76DL39	
		Раутей					
		Котлей					
		Масгилл					
	Карадок	Онний	о св. Актон Скотт	464±21 468±12		ONNY-76Sh31	
		Актон					
		Маршбрук					
		Ллонгвилл	о пеплы Понт-и-Кейнант	460±14	469±12	76 W1 76W2	
		Саудлей	о пеплы Фронбери	450±12		76 W4	
		Харнедж					
	Костон						
	Лландейло	Ярусы не установлены	верх.	о туфы в основании зоны teretiusculus	476±10 478±12		76 SW13
			сред.				
			нижн.				
Лланвиры	Ярусы не установлены	верх.	о вулканогенная св. Стейпли	487±13		76 Sh32	
		нижн.					
Арениг	Ярусы не установлены	верх.	о плитняки Ллифант	493±11		76 W8	
Тремадок	Ярусы не установлены	нижн.					

± Q

 $\lambda F = 7,03 \times 10^{-17} \text{YR}^{-1}$

карадока) указывается цифра в 465 ± 10 млн. лет (Fitch, Forster, Miller in Bassett, 1976).

Все эти представления базируются на пока еще единичных, считающихся достоверными, определениях возраста глауконитсодержащих осадочных пород, вулканогенных и интрузивных образований калий-аргоновым, рубидиево-стронциевым или свинцовым методами.

Интересные данные по изотопному возрасту ряда стратиграфических подразделений британского ордовика в их стратотипах и некоторых подразделений ордовика Северной Америки в последнее время получены методом треков (Ross et al., 1982). Эти материалы согласуются с другими данными и, что особенно важно, позволяют судить о длительности отдельных подразделений ордовикского периода по непосредственным датировкам возраста в британском стандарте ордовикской системы (табл. 5).

В СССР достоверные датировки возраста ордовикских отложений радиологическими методами пока очень малочисленны. Они ограничиваются определениями аргоновым методом по глауконитам нижнего и среднего ордовика северо-запада Восточно-Европейской платформы, в Эстонии, Ленинградской области и др. (Геохронология СССР, 1974).

Наиболее достоверным и опорным для геохронологической шкалы ордовика считается возраст глауконитов мязкюльского (лезтеского) горизонта (верхний тремадок) на месторождении Маарду — 493 ± 6 млн. лет. Такие же датировки для глауконитов получены в Польше близ г. Сандоми-

ра — 492 ± 10 млн. лет, в районе Мендзыгуц — 492 ± 10 и Глуца — 492 ± 9 млн. лет.

Большинство других датировок, как для тремадокских, так и для аренгских отложений, оказывается сильно омоложенными. Это относится также и к определениям возраста глауконитов таллинского горизонта Эстонии (465 млн.лет) и метаабентонитов кейласского горизонта (433 \pm 7 млн.лет). Исключение, вероятно, составляя цифры 513 \pm 10 млн. лет (Пальдиска, Эстония) и 512 \pm 8 млн.лет (с. Любахин, Украина), свидетельствующие о более древнем, чем поздний тремадок, возрасте соответствующих отложений.

Значительно больше материалов существует по изотопному возрасту интрузивных образований, считающихся каледонскими (Геохронология СССР, 1974). Тем не менее случаи, когда ордовикский возраст соответствующих массивов подтверждается геологическими данными и может служить указанием на возраст тех или иных стратиграфических подразделений, по существу единичны.

Приведенные материалы свидетельствуют об очень слабой и крайне неравномерной изученности геохронологии ордовикских отложений. Организация специальных исследований по геохронологическому обоснованию стратиграфической шкалы ордовика с использованием всех, в том числе и новых методов, является одной из первостепенных задач. Она может быть решена только совместными усилиями специалистов в области изотопной геохронологии и стратиграфии — палеонтологами, изучающими ордовикские отложения.

БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ

К биогеографии и к климатической зональности ордовика в последнее время обращались многие исследователи (Spjeldnaes, 1961; Williams, 1969; Whittington, Hughes, 1972; и др.). В нашей стране этим вопросам особенно много внимания уделено Х.С. Розман (1977).

По особенностям распространения различных групп органического мира и типам осадков в ордовике намечается два пояса, существовавших на протяжении всего периода. Первый из них объединял Северную Америку, за исключением крайнего востока, Гренландию, Шотландию, северную и восточную части континентальной Европы, Урал, почти всю азиатскую часть СССР, исключая Памир, по-видимому, большую часть Китая, Австралию и Тасманию. Этот пояс отличался жарким и теплым климатом, о чем говорит разнообразие ископаемых фауны и флоры, широкое распространение органогенных построек, обилие карбонатных отложений, присутствие в центральной зоне пояса эвапоритов.

Второй пояс объединял более холодноводные области и был вероятно приполярным. Он охватывал юг Великобритании, южную часть континентальной Европы, Африку, юг Азии (в СССР Памир) и Южную Америку. Органический мир этого пояса отличается обедненным составом. Преобладали брахиоподы, преимущественно зтелетации и плектомбонитиды, а также трилобиты. Наиболее характерны терригенные или кремнисто-терригенные осадки. В пределах этого пояса на севере Африки и на юге Европы установлены признаки верхнеордовикского оледенения (Destombes, 1971; Lardeux, Chauvel et al., 1977; Sheehan, 1973; Arbey, Tamain, 1971). Приэкваториальный пояс по своему населению оказывается неоднородным. По составу брахиопод, исчерпывающе проанализированному в работах Х.С. Розман, со среднего ордовика в нем выделяются три зоны (надобласти, по Х.С. Розман): Аппалачско-Казахстанская (Норвежско-



Рис. 2. Обобщенная палеогеография и палеоклиматическая зональность в ордовике на основе варианта глобальных реконструкций для среднего ордовика (по А.Н. Хрестову, 1981)

1—5 — средние палеомагнитные полюсы: 1 — Северная Европа, 2 — Африка, 3 — Южная Америка, 4 — Антарктида, 5 — Восточная Сибирь; 6 — суша; 7 — тепловодные (приэкваториальные) морские бассейны; 8 — холодноводные (приполярные) морские бассейны; 9 — границы холодноводных и тепловодных бассейнов; 10 — верхнеордовикские ледниковые отложения; 11 — гипсы и ангидриды в отложениях нижнего палеозоя. Блоки: I — Северо-Американский, II — Северо-Востока Азии, III — Восточно-Сибирский (Сибирская платформа и ее обрамление), IV — Северо-Европейский (Восточно-Европейская платформа и ее обрамление), V — Казахстанский, VI — Юго-Востока Азии, VII — Австралийский, VIII — блоки Южной Европы, IX — Ближневосточный, X — Индийский, XI — Африканский, XII — Южно-Американский, XIII — Антарктида

Казахстанская в позднем ордовике), Канадско-Сибирская и Колымско-Аляскинская. Последняя отчетливо обособляющаяся в позднем ордовике. Канадско-Сибирская зона объединяет области распространения нижнепалеозойских карбонатных эвапоритовых накоплений (Розман, 1977) и вероятно была приэкваториальной. Две другие зоны располагались симметрично по отношению к Канадско-Сибирской по периферии пояса. Внутри каждой из этих зон намечаются палеобиогеографические области. В СССР такими областями являются Прибалтийская и Казахстанская, относящиеся к Аппалачско-Казахстанской зоне. Первая из них распростра-

нялась на всю Восточно-Европейскую платформу и Урал. Она отличалась разнообразием представителей надсемейства Clitambonitacea среди брахиопод и азафид среди трилобитов.

Казахстанская область включала и Северный Тянь-Шань. Для нее характерен плектамбонитидно-пентамеридно-атрипидный тип фауны брахиопод, сочетание представителей Северо-Американских и Европейских фаун шотландско-аппалачского типа. Сибирская область со своеобразными моноракидными родами трилобитов и преобладанием строфоманацей и ринхонеллаций среди брахиопод охватывала Сибирскую платформу и относилась к Канадско-Сибирской зоне. Колымская область располагалась в пределах Северо-Востока СССР и относилась к Колымско-Аляскинской зоне. Она отличается плектамбонитидно-строфоменидно-пентамеридным типом брахиопод, близким по составу фаунам Шотландской, Скандинавской и Казахстанской областей.

Существующие представления о палеобиогеографической зональности, основу которой составляют два пояса, в общих чертах совпадают с реконструкциями расположения крупных блоков земной коры в ордовике по палеомагнитным данным (Храмов, 1981), поскольку и по этим материалам Южная Европа, Африка и Южная Америка группировались в ордовике в приполярной области, а остальные блоки тяготели к более низким широтам вплоть до палеоэкватора (рис. 2). Что же касается более детальной увязки, на уровне намеченных выше палеобиогеографических, а следовательно, и палеоклиматических зон, то она пока не согласуется с палеомагнитными реконструкциями, вероятно, как в силу несовершенства последних, так и из-за все еще ограниченности исходных материалов для палеобиогеографического районирования.

Пути дальнейшего совершенствования шкалы ордовикских отложений в общих чертах определены программой работ Международной подкомиссии по стратиграфии ордовикской системы. Первоочередными задачами эта комиссия считает определение границ системы и составление корреляционных схем ордовикских отложений по всем областям их распространения. Эта работа успешно осуществляется. Уже опубликованы корреляционные схемы Китая (Sheng, 1980), Ближнего Востока (Dean, 1980), Австралии, Новой Зеландии и Антарктики (Webby, Vanden Berg et al., 1981), Канады (Barnes, Norford, Skevington, 1981), США (Ross et al., 1982) и Южной Европы (Hamman, Robardet, Romano, 1982). В этом плане предполагается составить и корреляционные схемы для основных регионов, в которых распространены ордовикские отложения в нашей стране: для Восточно-Европейской платформы на территории СССР, для Урала, Казахстана и Средней Азии, Саяно-Алтайской области, Сибирской платформы и Северо-Востока СССР. После того как будет осуществлена эта программа, можно приступить к обсуждению рационального расчленения ордовикской системы на отделы, ярусы и зоны. Эта работа должна осуществляться наряду с постоянным совершенствованием региональных и местных схем. В нашей стране это становится особенно актуальным в настоящее время в предверии к новому этапу геологического изучения территории страны — переходу к государственной геологической съемке крупного масштаба.

ЛИТЕРАТУРА

- Алихова Т.Н. О границе между кембрием и ордовиком в Европейской биогеографической провинции. — Информ. сб. ВСЕГЕИ, 1956, № 4, с. 5—9.
- Аполлонов М.К. Ашгильские трилобиты Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1974. 135 с.
- Аполлонов М.К., Чугаева М.Н. Батырейский разрез кембрия и ордовика в Малом Каратау (Южный Казахстан). — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1982, № 4, с. 36—46.

- Афанасьев Г.Д., Зыков С.И.* Геохронологическая шкала фанерозоя в свете новых значений постоянных распада. М.: Наука, 1975. 126 с.
- Боровко Н.Г., Попов Л.Е., Сергеева С.П., Хазанович К.К.* Новый комплекс палеонтологических остатков из нижней части оболовых песчаников на р. Ижоре. — Докл. АН СССР, 1980, т. 254, № 5, с. 1192—1194.
- Боровко Н.Г., Сергеева С.П.* Конодонты позднего кембрия и раннего ордовика бассейна р. Ижоры. — Докл. АН СССР, 1981, т. 261, № 1, с. 149—151.
- Геохронология СССР: Фанерозой. Л.: Недра, 1974. Т. 2. 344 с.
- Граница ордовика и силура в Казахстане. Алма-Ата: Наука, 1980. 300 с.
- Дубинина С.В.* Конодонтовые ассоциации пограничных отложений кембрия и ордовика Малого Каратау (Южный Казахстан). — изв. АН СССР. Сер. геол., 1982, № 4, с. 47—54.
- Ергалиев Г.Х.* Трилобиты среднего и верхнего кембрия Малого Каратау. Алма-Ата: Наука, 1980. 208 с.
- Ивановский А.Б.* Стратиграфические подразделения ордовика. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1978, т. 53 (3), с. 92—95.
- Иштин Н.К.* Верхнекембрийские трилобиты Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1956. Ч. 1. 119 с.
- Корень Т.Н., Соболевская Р.Ф.* Новый эталон последовательности комплексов граптолитов на рубеже ордовика и силура (Северо-Восток СССР). — Докл. АН СССР, 1977, т. 236, № 4, с. 950—953.
- Михайлова Н.* О находке *Glyptograptus persculptus* (Salter) в дальманитиновых слоях Казахстана. — Изв. АН ЭССР, 1970, т. 19, № 2, с. 177—178.
- Никишин И.Ф.* Ордовик Казахстана: Стратиграфия. Алма-Ата: Наука, 1972. Ч. 1. 242 с.
- Никитин И.Ф.* Региональная биостратиграфическая шкала ордовика Казахстана и Британский стандарт ордовикской системы. — Изв. АН КазССР, 1979, № 4/5, с. 30—41.
- Обут А.М.* Дендроидаи северо-запада Русской платформы. — Тр. ВНИГРИ. Н.С., 1953, вып. 78, с. 55—57.
- Обут А.М., Сенников Н.В.* О зональной шкале ордовика СССР по граптолитам. — В кн.: Граптолиты и стратиграфия. Таллин, 1976, с. 128—133.
- Обут А.М., Сенников Н.В.* Граптолитовые зоны и комплексы нижнего—среднего палеозоя азиатской части СССР. — Геология и геофизика, 1981, № 6, с. 9—19.
- Обут А.М., Соболевская Р.Ф.* Расчленение и корреляция ордовикских отложений на Северо-Востоке СССР по граптолитам. — Геолог. и геофиз., 1972, № 1, с. 15—24.
- Обут А.М., Соболевская Р.Ф.* Граптолиты ордовика Таймыра. М.: Наука, 1964. 92 с.
- Орадоская М.М.* Верхняя граница ордовика на Северо-Востоке СССР. — Докл. АН СССР, 1977, т. 236, № 4, с. 954—956.
- Орадоская М.М., Соболевская Р.Ф.* Путеводитель экскурсии в Омудевские горы. Тур. VIII. Проблема: "Граница ордовика и силура". Магадан: Кн. изд-во, 1979. 103 с.
- Пограничные слои ордовика и силура Алтае-Саянской области и Тянь-Шаня: Тр. ИГиГ СО АН СССР. Новосибирск: Наука, 1978. Вып. 397. 223 с.
- Постановление Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Л., 1976. Вып. 16. 128 с; 1982. Вып. 20. 70 с.
- Решения Межведомственного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем докембрия и палеозоя Восточного Казахстана, 1971, с унифицированными стратиграфическими корреляционными таблицами. Л., 1976. 96 с., табл. 10.
- Решения Межведомственного регионального стратиграфического совещания по разработке стратиграфических схем Прибалтики, 1976 г., с унифицированными таблицами. Л., 1978. 84 с., табл. 15.
- Решения 2-го межведомственного стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою Северо-Востока СССР. Магадан, 1978. 192 с., табл. 16.
- Решения Всесоюзного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем докембрия, палеозоя и четвертичной системы Средней Сибири, 1979 г. Новосибирск, 1983. Ч. 1.
- Риккардс Р.Б.* Новая информация о некоторых разрезах пограничных отложений ордовика—силура Великобритании. — Изв. АН КазССР, 1979, № 4/5, с. 103—107.
- Розман Х.С.* Биостратиграфия и зоогеография верхнего ордовика Северной Азии и Северной Америки. М.: Наука, 1977. 171 с.
- Розова А.В.* Биостратиграфия и трилобиты верхнего кембрия и нижнего ордовика северо-запада Сибирской платформы. — В кн.: Новые данные по биостратиграфии нижнего палеозоя Сибирской платформы. М.: Наука, 1968, с. 23—34.
- Соколов Б.С.* Стратиграфическая схема нижнепалеозойских (додевонских) отложений северо-запада Русской платформы. — В кн.: Девон Русской платформы. М.: Л.: Гостоптехиздат, 1952, с. 16—38.

- Соколов Б.С.** Основные вопросы стратиграфии ордовикских и силурийских отложений Средней Сибири. — В кн.: Стратиграфия палеозоя Средней Сибири. Новосибирск, 1967, с. 19—43.
- Соколов Б.С.** Стратиграфические границы нижнепалеозойских систем. — В кн.: Стратиграфия нижнего палеозоя Центральной Европы. М.: Наука, 1968, с. 5—15.
- Стратиграфический кодекс СССР: Временный свод правил и рекомендаций. Л.: Наука, 1979. 147 с.
- Стратиграфия ордовика Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1975. 254 с.
- Унифицированные и корреляционные стратиграфические схемы Урала. Свердловск, 1980.
- Цай Д.Т.** Граптолитовая шкала ордовика Казахстана и ее корреляция со шкалами Атлантической и Тихоокеанской провинций. — Изв. АН КазССР, 1979, № 4/5, с. 52—58.
- Цай Д.Т.** Граптолитовая зональная шкала Тихоокеанской провинции. Геология и геофизика, 1982, № 4, с. 9—19.
- Чугаева М.Н.** Граница кембрия и ордовика. — В кн.: Границы геологических систем. М.: Наука, 1976, с. 54—72.
- Храмов А.Н.** Глобальная палеогеография эпох раннего и среднего палеозоя по результатам палеомагнитных исследований. — В кн.: Палеомагнетизм и вопросы палеогеографии. Л., 1981, с. 113—127.
- Arbey F., Tamain G.** Existence d'une glaciation siluro-ordovicienne en sierra Morena (Espagne). — C.r. Acad. sci., 1971, t. 272, p. 1727—1723.
- Bancroft B.B.** Correlation tables of the Stages Costonian-Onnian in England and Wales. Blakeney, 1973, p. 1—4.
- Bancroft B.B.** The brachiopod zonal indices of the Stages Costonian to Onnian in Britain. — J. Paleontol., 1945, vol. 19, p. 181—252.
- Bassett M.G.** The Ordovician system. Cardiff: Univ. Wales press; Nat. Mus. Wales, 1976.
- Bassett M.G., Cocks L.R.M., Holland C.H.** et al. Field meeting, Great Britain, March 30 — April 11, 1979. — Intern. Union. Geol. Sci., 1979, p. 48.
- Bassett M.C., Dean W.T.** The Cambrian-Ordovician boundary sections, fossil distribution and correlations. Cardiff, 1982. 227 p. (Nat. Museum Wales Geol. Ser.; N 3).
- Bergström S.M.** Early Paleozoic biostratigraphy in the Atlantic borderlands. — In: Stratigraphic micropaleontology of Atlantic basin and borderlands. Amsterdam: Elsevier, 1977, p. 85—108.
- Barry W.B.N.** Graptolite faunas of the Marathon region, West Texas. — Univ. Tex. Bur. Econ. Geol., 1960, N 6005, p. 179.
- Churkin M., Reed B.L., Carter C., Winkler G.R.** Lower Paleozoic graptolitic section in the Terra Cotta Mountains, southern Alaska Range. — US Geol. and Natur. Hist. Surv. Inform. Circ., 1971, N 19, p. 140.
- Cocks L.R.M.** The comunes Brachiopods of the Latest Ordovician of the Oslo-Asker district, Norway. — Paleontology, 1982, vol. 25, pt 4, p. 755—781.
- Cocks L.R.M., Holland Ch.H., Rickards R.B., Strachan I.** A correlation of Silurian rocks in the British isles. — Geol. Soc. London, 1971, vol. 127, N 1, p. 103—136.
- Cowie J.W., Rushton A.W.A., Stubblefield C.J.** A correlation of Cambrian rocks in the British Isles. — Mon. Geol. Soc. London, 1972, vol. 2, N 2, p. 1—42.
- Dean W.T.** The Ordovician system in the Near and Middle East. — Intern. Union Geol. Sci., 1980, N 2, p. 1—22.
- Destombes J.** L'Ordovician au Maroc essai de synthèse stratigraphique. — Mém. Bur. rech. géol. et minières, 1971, vol. 73, p. 237—263.
- Ethington R.L., Clark D.L.** Lower Ordovician conodonts in North America. — Geol. Soc. Amer. Mem., 1971, N 127, p. 63—82.
- Hamman W., Robardet M., Romano M.** The Ordovician system in Southwestern Europe. — Intern. Union Geol. Sci., 1981, N 11.
- Henningsmoen C.** The trilobite family Olenidae with description of Norwegian material and remarks on the Olenid and Tremadocian series. — Skr. Norske vid-akad. Oslo, Kl. I, 1957, N 1, s. 303.
- Hicks H.** The classification of the Eozoic and Lower Paleozoic rocks of the British Isles. — Pap. Sci. Rev., 1881, vol. 5, p. 289—308.
- Howell B.F.** Correlation of the Cambrian formations of North America. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1944, vol. 55, N 8, p. 993—1003.
- Howell B.F.** Cambrian correlation between China and North America. — Bull. Geol. Soc. China, 1947, vol. 27, p. 141—162.
- Ingham J.R., Wright A.D.** A revised classification of the Ashgill series. — Lethaia, 1970, vol. 3, p. 233—242.
- Jaeeger H., Havlicek V., Schönlaub H.P.** Biostratigraphie der Ordovizium/Silur Grenze in den Südalpen Ein Beitrag zur Discussion um die Hirnantia Fauna. — Verh. Geol. B.-A, 1975, N. 4, S. 271—289.

- Jones P.J.* Lower Ordovician conodonts from the Bonaparte Gulf basin and the Daly River basin, north-western Australia. — *Bull. Bur. Miner. Resour. Austral.*, 1971, vol. 117, p. 12–80.
- Kobayashi T.* The Ozarkian question and my view. — *J. Geol. Soc. Jap.*, 1933, vol. 40, p. 49–69; 1934, vol. 41, p. 97–124.
- Koren' T.N., Sobolevskaya R.F., Mikhajlova N.F., Tsai D.T.* New evidence on Graptolite succession across the Ordovician-Silurian boundary in the Asian part of the USSR. — *Acta palaeontol. pol.*, 1979, vol. 24, N 1, p. 125–136.
- Lapworth Ch.* On the tripartite classification of the Lower Palaeozoic rocks. — *Geol. Mag.*, 1879, vol. 16, p. 1–15.
- Lapworth Ch.* On the Ballantrae rocks of South Scotland and their place in the Upland sequence. — *Geol. Mag. N.S.*, 1889, dec. III, vol. 6, p. 20–24, 59–69.
- Lapworth Ch.* On the geological distribution of the Rhabdophora. — *Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 5*, 1880, vol. 3, p. 245–257, 449–455; vol. 4, p. 333–341, 423–431.
- Lardeux H., Chauvel J.J., Henry J.L.* et al. Evolution géologique du Massif Armoricain au cours des temps Ordoviciens, Siluriques et Dévonien. — In: *La Chaîne Varisque d'Europe moyenne et occidentale*. Rennes, 1974, o. 181–192.
- Lesperauce P.J.* The Hirnantian fauna of Percé area (Quebec) and the Ordovician-Silurian boundary. — *Amer. J. Sci.*, 1974, vol. 274, N 1, p. 10–30.
- Lexique Stratigraphique International. Congrès Géologique International — Commission de Stratigraphie. Vol. 1. Europe. Fasc. 3a. England, Wales and Scotland. Pt 3a. IV Ordovician. P.: Centre Nat. Rech. Sci., 1960. 296 p.
- Marr J.E.* The classification of the sedimentary rocks. — *Quart. J. Geol. Soc. London*, 1905, vol. 61, p. 61–86.
- Palmer A.R.* Biomere boundaries re-examined. — *Alcheringa*, 1979, vol. 3, N 1/2, p. 33–43.
- Riva J.* Geology of the environs of Quebec City. — In: 24th Intern. Geol. Congr. Guidebook. Montreal, Canada, 1972, p. 53.
- Riva J.* A revision of some Ordovician graptolites of eastern North America. — *Paleontology*, 1974, vol. 17, p. 1–40.
- Robison R.A., Pontoja-Alor J.* Tremadocian trilobites from the Nochixtlan region Oaxaca, Mexico. — *J. Paleontol.*, 1968, vol. 42, p. 767–800.
- Rong Jia-yu.* Фауна Hirnantia в Китае и замечания о границе ордовика-силура. — *Acta stratigr. sinica*, 1979, vol. 3, N 1, p. 1–29.
- Ross R.J., Naeser C.W., Izett G.A.* et al. Fission-track dating of British Ordovician and Silurian stratotype. — *Geol. Mag.*, 1982, vol. 119, N 2, p. 135–153.
- Ross R.J.* The Ordovician system in the United States. — *Intern. Union. Geol. Sci.*, 1982, N 12, p. 1–73.
- Sheehan P.M.* The relation of Late Ordovician glaciation to the Ordovician-Silurian changeover in North American brachiopod faunas. — *Lethaia*, 1973, vol. 6, p. 147–154.
- Sheng Shen-fu.* The Ordovician system in China. — *Intern. Union Geol. Sci.*, 1980, N 1, p. 1–7.
- Sheng Xin-fu.* Problems on the classification and correlation of Ordovician formations in China. — *Bull. Inst. Geol. Chinese Acad. Geol. Sci.*, 1982, N 6, p. 32.
- Skevington D.* The classification of the Ordovician system in Wales. — In: *The Precambrian and Lower Palaeozoic rocks of Wales*. Cardiff: Univ. Wales press, 1969, p. 161–179.
- Skevington D.* Ordovician graptolites. — In: *Atlas of palaeobiogeography*. Amsterdam: Elsevier, 1973, p. 27–35.
- Spjeldnaes N.* Ordovician climatic zones. — *Norsk geol. tidssk.*, 1961, bd 41, s. 45–77.
- Storch P.* Ordovician-Silurian boundary in the northernmost part of the Prague basin (Barrandien Bohemia). — *Vestn. Ústřed. ústravu geol.*, 1982, sv. 57, N 4, s. 231–236.
- Taylor M.R.* Short papers for the Second international symposium of the Cambrian system. — Open File Report, N 81-743, 1981, p. 252.
- Thomas D.E.* The zonal distribution of Australian graptolites. — *Proc. Roy. Soc. N.S.W.*, 1960, vol. 94, p. 1–58.
- Ulrich E.O.* Revision of the Paleozoic systems. — *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1911, vol. 22, p. 281–680.
- Webby B.D., Vanderberg A.H.M., Cooper R.A.* et al. The Ordovician system in Australia, New Zealand and Antarctica. — *Intern. Union Geol. Sci.*, 1981, N 6, p. 1–64.
- Whittington H.B.* Phylogeny and distribution of Ordovician trilobites. — *J. Paleontol.*, 1966, vol. 40, p. 696–337.
- Whittington H.B., Hughes C.P.* Ordovician Trilobite distribution and geography. — *Spec. Pap. Paleontol.*, 1972, N 12, p. 235–240.
- Whittington H.B., Williams A.* The Ordovician period. — *Quart. J. Geol. Soc. London*, 1964, vol. 120S, p. 241–254.
- Williams A.* Ordovician faunal provinces with reference to brachiopod distribution. — In: *The Precambrian and Lower Palaeozoic rocks of Wales*. Cardiff: Univ. Wales press, 1969, p. 117–154.

Williams A., Struchan I., Basset D.A. et al. A correlation of Ordovician rocks in the British Isles. — Mon. Geol. Soc. London, 1972, N 3, p. 1—74.

Williams H. The late Ordovician graptolite fauna of the Anceps Bands at Dob's Linn, Southern Scotland. — Geol. et palaeontol., 1982, vol. 16, p. 29—51.

УДК 551. 733. 3

Д.Л. КАЛЬО

СИЛУР

Завершая свою недавнюю статью об основах стратиграфической классификации, Б.С. Соколов предложил "сосредоточить внимание на наиболее емких по информации отрезках стратиграфической шкалы, которые могут иметь значения модельных для всего фанерозоя" (Соколов, 1980, с. 11). Автору кажется, что силур может претендовать на роль такого модельного отрезка, ведь именно он вместе с девонем дали первую в истории стратиграфии согласованную на международном уровне границу систем (McLaren, 1977). Разработанные международным комитетом принципы и процедура установления стратиграфических границ высокого ранга имеют крупное методическое значение и для других систем.

Предложения комитета были одобрены на Международном геологическом конгрессе (МГК) в Монреале в 1972 г. Через несколько лет началась новая серия активной работы по усовершенствованию стратиграфии силурийской системы. В 1974 г. в Бирмингеме была создана Подкомиссия по стратиграфии силура (ПСС) (с 1976 г. под руководством проф. Ч. Холланда) Международного союза геологических наук (МСГН), и с 1975 г. проводятся исследования в рамках проекта "Экостратиграфия" (лидер проф. А. Буко) Международной программы геологической корреляции. Как известно, проект "Экостратиграфия" также один из последствий деятельности комитета по границе S/D, стимулирующей тщательные разносторонние исследования пограничных отложений и ископаемой фауны. Согласно программе, проект "Экостратиграфия" концентрируется на интервал венлок—жедин и на первый план ставятся методические вопросы, не собственно стратиграфия, но накапливаемый обширный материал по палеонтологии, палеоэкологии, литологии, фациям и т.д., используется и при решении конкретных проблем стратиграфии.

Основу всего прогресса в разработке международной (= общей) стратиграфической шкалы (ОСШ) создают региональные исследования. В последние десятилетия можно констатировать значительные успехи во многих странах мира, в частности в ряде районов Советского Союза. Объем статьи не позволяет привести здесь хотя бы поверхностный обзор результатов по разным регионам мира, но определенное представление легко составить по серии книг по корреляции силурийских отложений, изданных под общим руководством У. Берри и А. Буко (Berry, Voucot, 1970, 1972a,b, 1973, 1974), и др.

В СССР издан ряд больших сводок и крупных работ по Прибалтике, Украине, Уралу, Казахстану, Сибири и другим районам. Ближе рассмотрим состояние изученности силура в нашей стране несколько позже.

СОСТОЯНИЕ ОБЩЕЙ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЙ ШКАЛЫ СИЛУРА

Благодаря деятельности Подкомиссии по стратиграфии силура обсуждению проблем общей шкалы уделялось много внимания. Специальные обзорные статьи недавно опубликованы Б.С. Соколовым и др. (1980) и Ч. Холландом (Holland, 1982). Поэтому в настоящей работе характеризуем лишь общее состояние вопроса без подробного рассмотрения конкретностей. Для этого используем в русском переводе и немного в перестроенном виде таблицу, опубликованную Ч. Холландом в указанной выше статье. В таблице 1, дополненной датировками абсолютного возраста ряда прослоев бентонитов из стратотипических разрезов Великобритании, хорошо видны проблемы стратиграфической классификации, которые уже получили разрешение (утверждены Стратиграфической комиссией МСГН, см.: Martinsson et al., 1981), а также находятся еще в стадии дискуссий. Настоящая статья пишется в периоде до проведения полевой сессии ПСС в Подолии (май, 1983), во время которой предусмотрено ознакомиться с разрезами и подробно обсудить все проблемы, отмеченные в табл. 1 вопросительными знаками, решения по ним будут, по всей вероятности, приниматься во время Московской сессии Международного геологического конгресса. Поэтому ныне ограничимся лишь отдельными комментариями по некоторым проблемам.

Комментарии к таблице хочется начать с проблем ранга британских серий. Подразделение силура на четыре отдела считается официально принятым, но именно это решение нашло впоследствии больше всего возражений (Соколов и др., 1980; Jaeger, 1980; Chlupáč et al., 1981). Основные возражения четырехчленному делению на уровне отдела сводятся: 1) к требованию соразмерности и аналогии подразделений разных систем (силур сравнительно короткая система (см. табл. 1), аналогия с девоном и некоторыми другими системами); 2) к традиции использования британских серий как ярусов (в СССР, в ряде стран Европы и др.). Этим возражениям противопоставляются традиции использования этих терминов в других странах и утверждение, что каждая система имеет свои традиции и специфику подразделения и нет надобности искать аналогию (Holland, 1980).

Свою долю правды имеет и та и другая сторона, и на этом уровне продолжение спора не дает положительного результата — решение принимается в ПСС большинством голосов.

Другой аспект критики современной ОСШ силура, а также новые предложения по подразделению (речь идет о новых подразделениях, а не о переоценке ранга или перегруппировке имеющихся, см. также: Соколов и др., 1980) основываются на результатах изучения некоторых групп ископаемых организмов или последовательностях их остатков в определенных районах мира. Например, Е.А. Елкин (1979) на основе результатов изучения развития трилобитов и некоторых других соображений предложил подразделить силур на два отдела (нижний — лландовери и верхний — подолий) с двумя подотделами (ярусами) в каждом: в первом выделяются нижний и верхний лландовери, во втором — салоп (объединяющий венлок и лудлов) и пржидол.

П.Д. Цегельнюк (1981, 1982) выделил в интервале от подошвы граптолитовой зоны *murchisoni* до подошвы зоны *uniformis* четыре надгоризонта или яруса: китайгородский (до подошвы зоны *nilssonii*, т.е. венлоку), тиритский (до кровли зоны *leintwardinensis*), уличский (до подошвы зоны *ultimus-vetus*) и скальский наверху. Автор считает, что его подразделения соответствуют биохронологическим этапам развития био-

Таблица 1

Состояние хроностратиграфии силура

система	Хроностратиграфия		Местонахождение стратотипов границ	Грантолитовые зоны	Датировки абс. возраста (по Ross et al., 1982)
	отдел (Series)	ярус (Stage)		uniformis	
Силурийская	Даунтонский ? или Пржидольский ? или Скальский ?	(надобность ярусов не установлена)	Велш бордерлэнд ? Баррандиен ? Подолия ?	transgrediens ?	
	Пудловский	Пудфордский	район Лудлова (карьер Сэвнихилл)	leintwardinensis	
		Горстский	район Лудлова (Питч Коппис)	tumescens (= incipiens) nilssoni s.l.	← 404 ± 12 409 ± 9 ← 407 ± 9
	Венлокский	Гомерский	Район Венлока (Витвелл Коппис)	ludensis lundgreni	← 416 ± 9 ~414 ← 412 ± 12
		Шейнвудский	район Венлока (ручей Хагли)	ellesae centrifugus	← 422 ± 10 423 ± 11
Антикостский ? или Лландоверийский ?	ярусы (возможно три) будут определены	о. Антикосты ? район Лландовери ? район Осло ?	crenulata cyphus ? ?	← 437 ± 10 ~436	

Таблица I

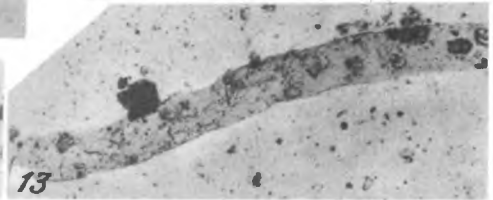
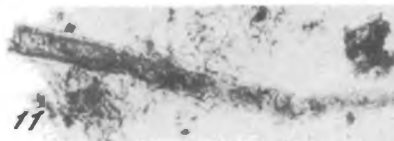
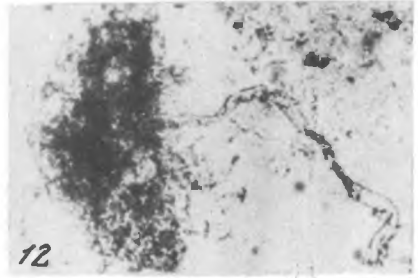
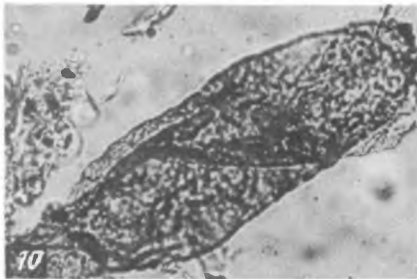
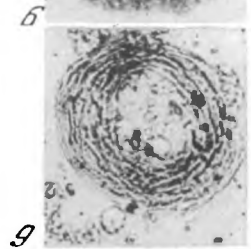
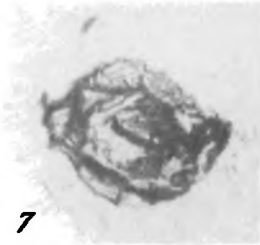
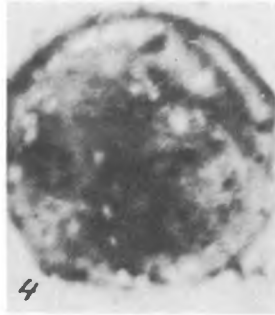
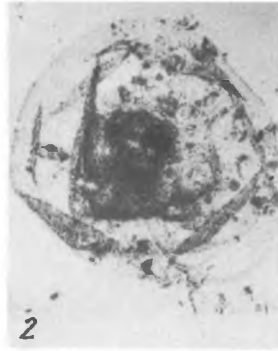


Таблица II

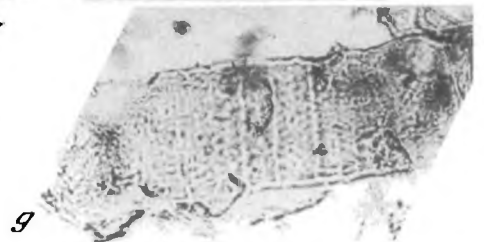
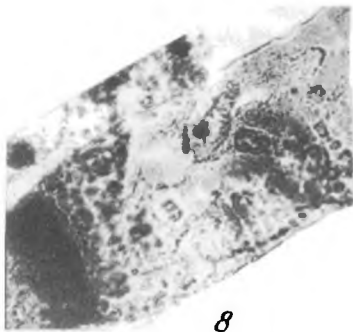
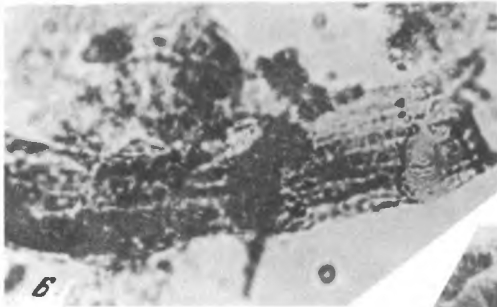
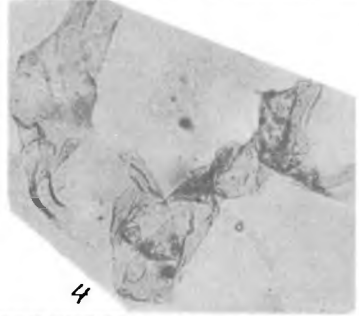
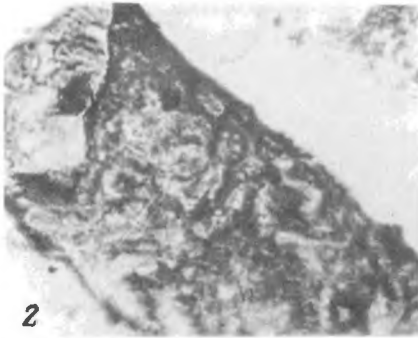
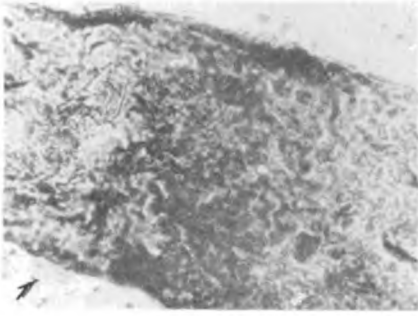


Таблица III

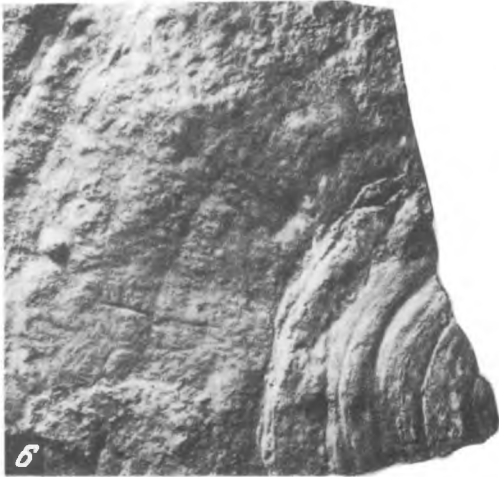


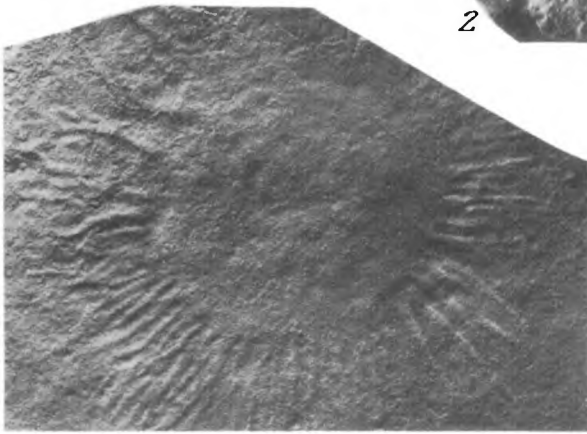
Таблица IV



1



2



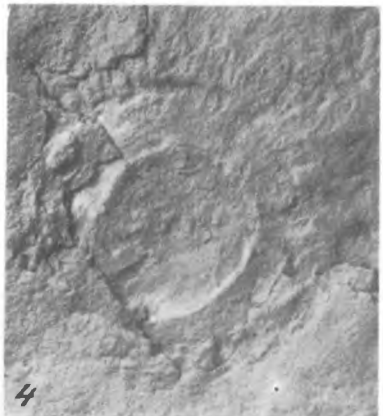
3



4



5



6

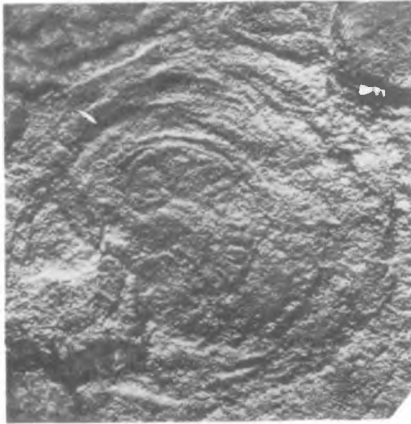
Таблица V



1



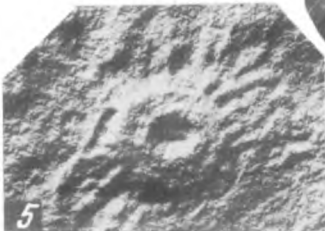
2



7



6



5



4



3

Таблица VI

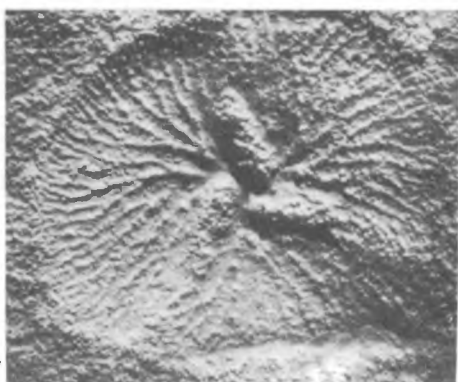
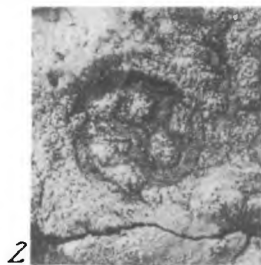


Таблица VII



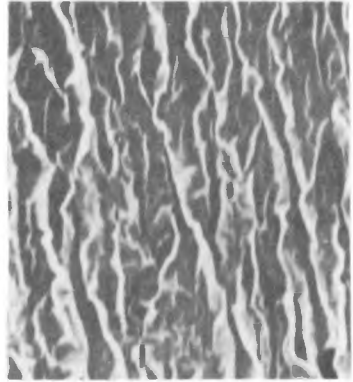
1



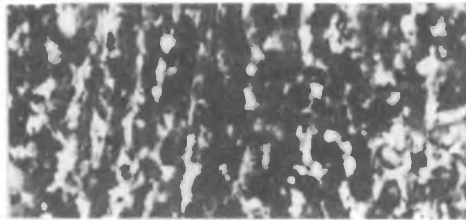
2



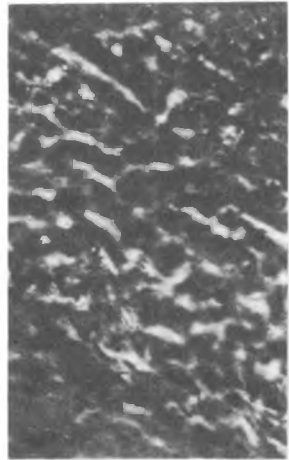
3



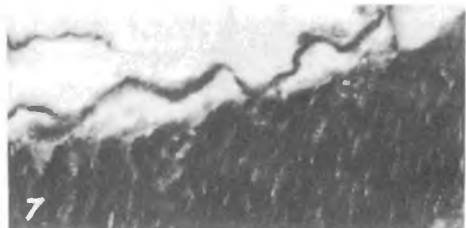
4



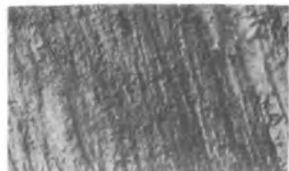
5



6



7

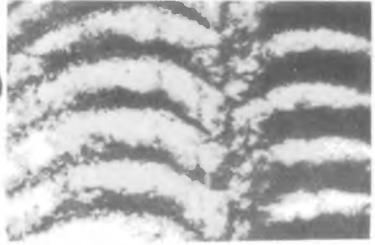


8

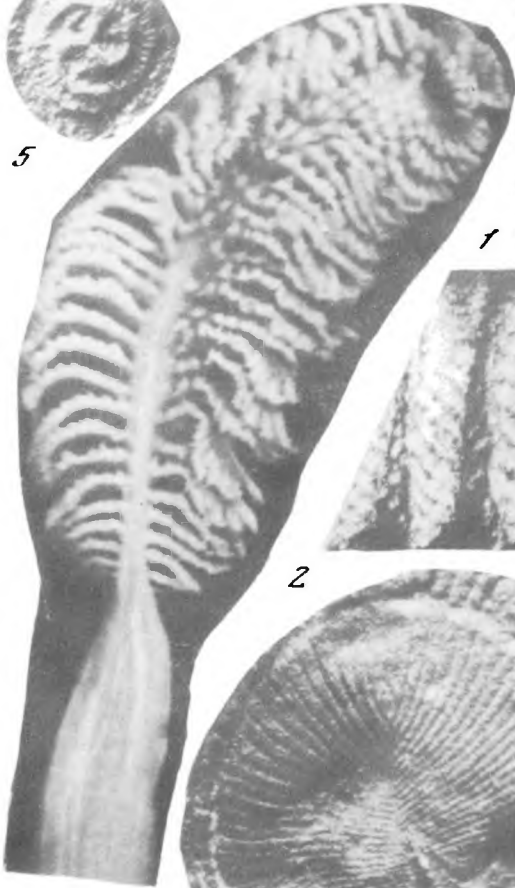
Таблица VIII



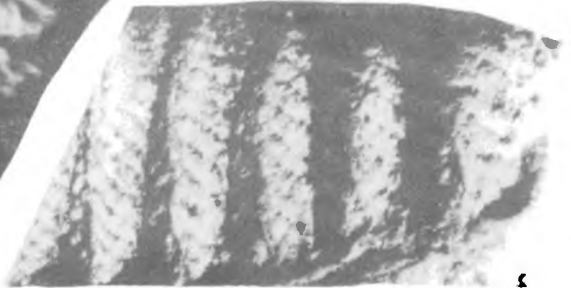
5



1



2



4



6



7



8



3

са, что они "имеют объективные биохронологические эквиваленты в Чехословакии, Польше, Прибалтике и Англии, в связи с чем их можно рассматривать в качестве межрегиональных единиц ярусного ранга". И далее: ". . . корреляция показывает, что центральная догма силурийской стратиграфии об универсальности таких единиц, как венлок, лудлов, даунтон, не выдерживает биостратиграфической критики" (Цегельнюк, 1982, с. 142).

Здесь нет надобности приводить и другие высказывания П.Д. Цегельнюка, интересующийся может их сам прочитать, но несколько замечаний сделать надо. Во-первых, обоснование биохронологических этапов и границ, положенное автором в основу своей региональной схемы и корреляции, содержит столь много противоречий с мировой практикой, что без корректного представления конкретных разрезов с данными о распределении изученных групп организмов, метабазонитов, циклитов и других сведений оно не может быть принято всерьез.

Во-вторых, если смотреть только региональную схему (не касаясь проблем корреляции), то "центральная догма силура", критикуемая П.Д. Цегельнюком, находит подтверждение и в схеме самого критика — различия в положении подошвы некоторых подразделений на ползны или даже на зону нельзя считать принципиальными, тем более что корреляция некоторых границ или неправильна (например, достаточно ясно установлено в Англии, что кровля свиты Мач Венлок находится ниже зоны *nilssonii*, см.: White, 1974), или сомнительна (например, корреляция подошв скальского и даунтонского ярусов, см. подробнее ниже).

Вероятно, можно согласиться с П.Д. Цегельнюком в части положения границы между нижним (горстским ярусом или горизонтом) и верхним лудловом (лудфордским ярусом или горизонтом). Кажется целесообразным использовать не подошву, а кровлю зоны *leintwardinensis*, т.е. границу, уже давно предложенную Х. Томчиком в качестве границы между мельникскими и седлецкими слоями (Tomczyk, 1970).

В-третьих, критик забывает, что, кроме британских разрезов, венлок и другие указанные им стратоны выделяются во многих странах мира (см. указанные выше работы под редакцией У. Берри и А. Буко), причем именно венлок и лудлов вызывают меньше всего затруднений. Вопрос о ранге подразделений приведет нас опять к процедуре голосования, а биохронологическим этапам П.Д. Цегельнюка можно противопоставить такие же этапы Е.А. Елкина по трилобитам (см. выше) или В.П. Сапельникова (1982), разработанные на базе изучения развития пентамерид.

В-четвертых, один из методических результатов работы Комитета по границе силура и девона состоял в выявлении целесообразности устанавливать границы стратонов высокого ранга в стратотипах, а не в схемах биозон. Такое решение обеспечивает конкретность и стабильность границ, возможность их дополнительного изучения.

Вся стратиграфия начинается с разрезов, их местного или литостратиграфического подразделения, затем регионального и, наконец, субглобального, или хроностратиграфического, обобщения. Но на всех этих стадиях изучения сохраняется связь с конкретными разрезами. В принципе каждый хороший разрез может стать международным стандартом, но, став эталоном, он не утрачивает своих качеств обыкновенного разреза. Его можно и надо изучать, дополнять характеристику, выявлять что-то новое и в то же время сохранять, чтобы к нему можно было обращаться повторно, привязываться и т.д. Так же создаются международные стратоны: в ядре каждого сохраняется какое-то местное подразделение — свита, серия и т.д. Разумеется, что каждый из них носит овою местную специфику и в этом

смысле не может отражать всего разнообразия содержания, которое имеет международный стратон в разных районах мира. И этого не надо, нужен единый стратиграфический язык для суждения о последовательности геологических событий.

Всякая стратиграфическая схема, особенно ОСШ, должна быть стабильной, поэтому консерватизм комиссий и комитетов, помогающий сохранить приоритетные и традиционные решения даже времен золотой эпохи стратиграфии, служит правильному делу. Но это не означает остановки прогресса стратиграфии, наоборот, стабильность рамок должна служить обновлению содержания, стабильность (иногда даже условность) языка должна помогать достижению новых результатов, понятных всем.

Выше указывалось, что наиболее острые дискуссии возникли вокруг ранга и количества первичных—вторичных подразделений силура. Приведенные примеры показывают, насколько к различным выводам приводит изучение разного фактического материала (и, конечно, различная стратиграфическая философия авторов). Подольский материал привел П.Д. Цегельнюка к утверждению, что объем старого лудлова в два раза превышает объем венлока, и выделяет вместо первого два новых яруса (тиритский и уличский), тогда как материал Е.А. Елкина заставляет его объединять венлок и лудлов в один салонский ярус (подотдел), равноценный прждиолу.

Если указанные исследования проведены корректно, то разноречивые выводы заставляют усомниться в возможности прогресса стратиграфии по этому пути. Вероятно, лучшие результаты можно достичь сохранением первоначальных и традиционных стратиграфических схем. Несомненно, история (традиции) стратиграфии мешает ее "усовершенствованию", но, с другой стороны, и охраняет от лишних преобразований.

Нижняя граница силура, установление ее уровня и стратотипа — предмет обсуждений рабочей группы по границе ордовика и силура МСГН (РГОС). К настоящему времени проведена обширная дискуссия проблем, связанных с этой границей: характеристика событий (эвстатика, ледниковые, климат, седиментация и т.д.) на границе, изменения биоты и выбор руководящих групп организмов для определения границы, характеристика и категоризация разрезов пограничных отложений, выбор стратотипа границы.

В итоге обсуждения оказалось, что примерно из 40 разрезов лишь такие в Добс-Линн (Южная Шотландия) и на о-ве Антикости (Канада) могут претендовать на роль стратотипа. К сожалению, хорошие разрезы в Чу-Илийских горах Казахстана и на р. Мирный в Омудевских горах Северо-Востока СССР из-за недостаточной доступности не были учтены в подобающей мере. Недостаточно ясен потенциал и некоторых разрезов в Китае. Надо сказать, что и выбранные кандидаты в стратотипы не идеальны. Добс-Линн — это в основном граптолитовый разрез с очень скудным числом представителей раковинной фауны, а разрезы о-ва Антикости содержат лишь единичные остатки граптолитов. Таким образом, в части обоих разрезов возникают серьезные проблемы корреляции граптолитовых и раковинных фацций.

Что касается так называемой политики руководящей группы, предложенной Б.С. Соколовым во время британской полевой сессии в 1979 г., то наибольший потенциал в качестве таковых по единодушной оценке членов РГОС имеют граптолиты и конодонты, меньшую — трилобиты, акритархи и хитинозои и другие группы. Такая оценка требует некоторых разъяснений. В рамках проекта "Экостратиграфия" в Институте геологии АН ЭССР проведен анализ площадного распространения ряда групп фауны

в пределах силурийского бассейна Прибалтики (Кальо, Клааманн, 1982). Установлена строгая приуроченность сообществ фауны к определенным фаціальным зонам: с наиболее глубоководными отложениями связаны граптолиты, в переходной зоне к открытому карбонатному шельфу обитали (имели максимум распространения) трилобиты и хитинозои, определенные брахиоподы, на открытом шельфе увеличивается роль остракод, конодонтов, брахиопод и в сторону берега — кораллов, телодонтов и др. Учитывая это, следует особенно подчеркнуть корреляционный потенциал трилобитов и хитинозой, могущих выполнять роль связующего звена между глубоководными (граптолитовыми) и мелководными (конодонтово-брахиоподово-коралловыми) сообществами.

Из сказанного ясно, что в условиях одного бассейна неправильно выделить какую-либо одну группу в качестве руководящей, так как ни одна группа не может обеспечить корреляцию всех разнофаціальных разрезов. Для этого необходимо более или менее равномерно изучить определенное количество "ключевых" групп.

Совершенно другая ситуация возникает при оценке групп с точки зрения их потенциала для глобальных корреляции и определения границ. Здесь очень существенное значение имеет изученность группы, т.к. именно это качество определяет возможность ее использования. Этот критерий заставляет поставить на первое место граптолитов — в фаціальном смысле весьма специфичную, но очень широко распространенную и сравнительно хорошо изученную группу организмов (попутно отметим, что иногда некоторые авторы указывают на относительную "независимость" граптолитов от фаций как на причину их широкого распространения; действительная же причина последнего состоит в широком распространении "граптолитовых" фаций). Трилобиты в пограничном интервале сравнительно малочисленны, а хитинозои и акритархи недостаточно изучены. Несколько лучше изучены позднеордовикско-раннесилурийские конодонты (особенно в Северной Америке), но конодонтовая зонация разработана лишь для отдельных районов мира, тогда как граптолитовые зоны известны на всех континентах и почти во всех бассейнах.

Исходя из приведенных соображений, нам кажется правильным определить границу ордовика и силура на основе граптолитовой последовательности, позволяющей однообразно установить уровень границы во многих частях мира. Для перенесения этого уровня в карбонатные фации можно использовать другие группы (в частности, трилобиты, хитинозои и конодонты), частично встречающиеся и вместе с граптолитами.

Что касается конкретного уровня границы, то из предложенных разными авторами трех вариантов — подошв зон *extraordinarius*, *persculptus* и *acuminatus* — нам кажется предпочтительнее последний, относящий зону *persculptus* в самые верх ордовика.

Такое решение обосновывается значительным упадком численности и разнообразия граптолитов в интервале зон *extraordinarius* и *persculptus* и существенным обновлением их состава начиная с зоны *acuminatus* (Корень, 1983). Такое обстоятельство, а также таксономическая сложность группы видов *extraordinarius* и *persculptus* (правда, не всеми исследователями подтвержденная) и, с другой стороны, более простая диагностика вида-индекса зоны *acuminatus* делают более практичной (в смысле легкой определяемой) границей подошву последней зоны.

Важно и то, что так называемая хирнантиевая фауна, считаемая характерной для верхов ордовика многих стран, по имеющимся до сих пор данным не встречается выше зоны *persculptus*. Диахронность верхнего предела распространения этой фауны хорошо доказана в Китае, в кото-

ром он установлен на разных уровнях в интервале от зоны *Diceratograptus mirus* до зоны *Diplograptus bohemicus*¹ (Rong, 1982). Самые поздние проявления этой фауны установлены в некоторых разрезах Казахстана и Омуслевских гор Северо-Востока СССР, в которых она поднимается почти до основания зоны *acuminatus* (Аполлонов и др., 1980; Корень, 1983).

Примерно такую же позицию в стратиграфической шкале занимает и так называемая далманитиновая фауна. Это позволяет использовать ее и хирнантневую фауну для характеристики верхов ордовика, хотя точное положение границы систем ввиду диахронности распространения названных фаун не может быть точно установлено.

Общепризнана сложность геологической истории конца ордовика — начала силура (оледенение и вызванные им изменения уровня моря, климата, тектонические движения и изменения биоты и т.д.). Точная датировка всех этих событий еще не достигнута, но явно, что новая ("силурийская") трансгрессия, сменившая глубокую регрессию конца ордовика, началась (проявилась) диахронно. Например, подошва темных сланцев с остатками граптолитов, ознаменующих начало новой трансгрессии, установлена на разных уровнях в зоне *persculptus* (некоторые разрезы в Англии, на Алтае и др.), в начале зоны *acuminatus* и позже (во многих разрезах). Такая ситуация позволяет предполагать, что новый крупный цикл развития земной коры начинается с зоны *persculptus*, но в силу местной специфики проявляется весьма разновременнo, а более или менее обширно — с подошвы зоны *acuminatus*. Здесь имеется определенная аналогия с границей венлока и лудлова, на которой также после глубокой регрессии в интервале зон *passa* и *ludensis* начинается новая трансгрессия еще до подошвы зоны *nilssonii*, принятой в качестве нижней границы лудлова.

Поиски точного момента смены регрессии с трансгрессией показывают лишь ее диахронность в разных регионах, и поэтому в стратиграфических целях для определения нижних границ стратиграфических подразделений высокого ранга целесообразнее использовать уровни, имеющие хорошую прослеживаемость на широких территориях. В части границы ордовика и силура таким уровнем служит подошва зоны *acuminatus*, как и подошва зоны *nilssonii* на границе венлока и лудлова.

В качестве верхнего подразделения силурийской системы предложены даунтон Великобритании, скала Подолии и пржидоли Чехословакии; официально в обсуждениях не учитывается, но следует иметь в виду и подъяс Польши. Как показали Н.П. Кульков и А.Б. Ивановский (1978), все эти стратона представлены разными в фациальном отношении отложениями — от наиболее прибрежно-мелководных (частично континентальных) отложений даунтона до наиболее глубоководной подъясской серии; скала представлена в основном мелководно-шельфовыми, а пржидоли — сравнительно глубоководно-шельфовыми отложениями.

Такой фациальный состав отложений определил и характер биоты. Благодаря богатству и разнообразию палеонтологической характеристики более мористые раздельи имеют преимущество перед прибрежно-мелководными, но в части пржидоли этот потенциал мало реализуется из-за недостаточной изученности фауны.

Очень важным критерием для оценки стратона служит четкость его нижней границы. В этом отношении наиболее ясно положение с даунтоном, палеонтологическая характеристика и корреляция подошвы которого недавно подробно рассмотрены (Bassett et al., 1982). Не повторяя всей

¹ Автор считает возможным упускать в названиях общеизвестных граптолитовых зон родовое название вида-индекса. В части менее известных зон указание необходимо.

аргументации М. Бассетта и других авторов, отметим три обстоятельства, характеризующие состояние этой границы:

1) подошва даунтона хорошо определена остракодами (*Frostiella groenvalliana*, *Londinia fissurata* и др.) и спорами, позволяющими этот уровень надежно коррелировать синхронными интервалами разных районов Северной Америки и Европы, а также приблизиться к решению проблемы сопоставления с граптолитовой последовательностью. В последнем большое значение имеют разрезы Готланда, Прибалтики и Польши;

2) граница лудлов/даунтон не является фациально слишком резкой, и поэтому ряд элементов лудловской фауны продолжает распространение в низах даунтона совместно с новыми элементами, определяющими начало даунтона. Это говорит и об отсутствии существенного перерыва на границе;

3) как полезный ориентир для прослеживания границы служит подошва конодонтовой зоны *Ozark kodina remscheidensis eosteinhornensis*, установленная несколько ниже подошвы даунтона в верхах слоев Витклиф.

Четкое определение нижней границы скальского яруса (отдела) представляет большие трудности из-за скудности палеонтологического материала в пограничных отложениях. Как известно, в отношении положения нижней границы скальского яруса имеется в общем три точки зрения:

1) подошва исаковецких доломитов (оригинальная граница Р. Козловского);

2) подошва пригородокской свиты, составляющей верхнюю часть исаковских доломитов в широком смысле (Цегельнюк, 1982);

3) кровля исаковецких доломитов (Abushik et al., 1981).

Некоторые данные (главным образом Н.Н. Предтеченского, П.Д. Цегельнюка и Р.Э. Эйнасто) по седиментологии и цикличности подольского разреза, приведенные в указанных выше и других трудах, показывают, что первые слабые проявления новой трансгрессии последовавшей регрессии исаковецкого времени наблюдаются уже внутри пригородокской свиты. Следовательно, и на этой границе аналогично с обсужденными выше по цикличности было бы, вероятно, правильнее проводить рассматриваемую границу согласно предложению П.Д. Цегельнюка (см. выше). К сожалению, стратотипические исаковецкие и пригородокские доломиты не содержат в достаточной мере палеонтологических данных, подкрепляющих этот вывод. П.Д. Цегельнюк (1982) считает на основе сопоставления днестровских и глубоководных разрезов, что предложенный им уровень границы совпадает с подошвой граптолитовой зоны *ultimus*, обозначающей существенное изменение состава фауны.

Поскольку использованная П.Д. Цегельнюком (1982) методика корреляции приводит к выводам, противоречащим таковым, полученным другими способами, то без дополнительной проверки они не могут быть приняты, тем более что нужны доказательства возраста самого стратотипа.

К сожалению, и низы рашковской свиты содержат не очень богатую, но специфичную ассоциацию фауны — появляются новые остракоды (*Undulirete aff. balticum*), затем трилобиты, строматопораты и постепенно другие, значительно обновляя состав ассоциации. Здесь важно указать находки *Ozarkodina crispa* и первого представителя *Frostiella* и появление *O. g. eosteinhornensis* и *F. modesta* (близкого к *F. groenvalliana*) в выше подошвы рашковской свиты (Abushik et al., 1981).

Эти данные позволяют считать, что подошвы даунтонского и скальского отделов довольно близки друг другу, но, какому уровню в низах скальского разреза соответствует подошва даунтона, определить трудно.

В целом переход лудлов/скала в Подолии совпадает со сменой регрессии трансгрессией, проходит она в крайне мелководных фациях (лито-

рально-лагунных), но явно без существенного перерыва. Из-за специфичной палеонтологической характеристики несколько затруднена корреляция самих низов скальского разреза.

Оценка нижней границы пржидоли в настоящее время несколько неуверенная. Пограничные отложения весьма богаты, остатками разных групп организмов, встречаются и граптолиты. В последние годы проводились разносторонние исследования фауны и литологии, но они еще не завершены, и поэтому трудно оценить реальный корреляционный потенциал этой границы. Можно лишь предполагать, что он может значительно увеличиться.

В связи с пржидолием следует обратить внимание на четыре обстоятельства. Во-первых, несмотря на то что он как стратон впервые выделен в качестве свиты, его нижняя граница определена не литологически, а по первому появлению *Monograptus ultimus*, т.е. по биостратиграфическому критерию. Тем самым пржидоли существенно отличается от даунтона и скалы, представляющих собой и определенное литологическое единство. Здесь надо добавить, что по обзору Р. Горного и пржидоли составляет особый этап развития бассейна и соответственно имеет четкую литологическую нижнюю границу (Hognu, 1962).

Во-вторых, следует обратить внимание на различные трактовки распространения граптолитов группы *Monograptus formosus* и *M. ultimus*, распространенных в Баррандиене (Пражском бассейне) в одном интервале (Hognu, 1962). Такие же соотношения их распространения в Польше позволили Т.Н. Корень и Д.Л. Кальо (1976) поставить все отложения, содержащие названные виды (вместе или в отдельности), на один уровень в начале пржидоли. Но следует иметь в виду, что представители группы *M. formosus* (= *Formosograptus Tomczyk*, 1979-*Tampograptus Tsegel'nyuk* 1976) наибольшее распространение имеют в верхнеседлецких слоях Польши (Tomczyk, 1970; Tomczykowa, Tomczyk, 1979), а также новинской и мивованской свитах Полесья (Цегельнюк, 1976), сопоставляемых в основном верхами лудлова. В последнем районе разные формы *M. ultimus* (*Pseudomonoclimacis ultimus*, виды *Skalograptus*) появляются выше группы *M. formosus* в верхней части мивованской свиты, относимой на этом основании к скальскому ярусу (Цегельнюк, 1976).

Соотношения распространения и численности группы *M. formosus* и *M. ultimus* позволили Е. и Г. Томчикам выше зоны *N. kozłowskii* выделить в среднеседлецких слоях зону *M. tomczyki* — *M. haupti*, в верхнеседлецких — зону *Formosograptus*, а в нижнеподляских — зону *M. ultimus* (Tomczykowa, Tomczyk, 1979). К такому же выводу пришел П.Д. Цегельнюк (1982), выделивший между зонами *N. kozłowskii* и *M. ultimus* — *Skalograptus vetus* зону *Uncinatograptus caudatus* — *Wolynograptus balticus*.

В верхнекопанинских слоях представители группы *M. formosus* не найдены, но известен *Neocuculograptus cf. inexpectatus* в 15 м ниже и *N. kozłowskii* непосредственно ниже подошвы пржидольских отложений (Urbaneč, 1970).

Если принять за основу последовательность граптолитовых зон, предлагаемую Г. Томчиком и П. Д. Цегельнюком (см. выше), то для интерпретации разрезов Пражского бассейна следует вернуться к предположению Р. Горного (Hognu, 1962) о перерыве в верхах копанинских отложений или искать объяснение в специфике фациально обусловленном распространении граптолитов. Последний аспект необходимо иметь в виду и при оценке последовательностей в Польше и Полесье. Эта проблема имеет существенное значение при выборе пржидоли в качестве четвертого отдела силура.

В-третьих, Х. Шёнлауб (in Chlupač, Kříž and Schönlaub, 1980) подтвердил наблюдения более ранних исследователей, установив, что *O. r. eosteini-*

hornensis впервые появляется совместно с *O. crispa* в верхней части копанинских известняков. На этом основании он предложил выделить подзону *O. crispa* в низах зоны *O. g. eosteinhornensis*.

Из сказанного видно, что появление *O. g. eosteinhornensis* в разрезах Баррандиена, Англии и Прибалтики весьма сходное, вполне вероятно, что это относится и к подольским разрезам. Такая аналогия значительно уменьшает (но не исключает) вероятность перерыва в верхах копанина.

В-четвертых приведенные в указанном выше труде (Chlupáč, Kříž, Schöplaub, 1980) новые списки раковинной фауны копанинского и пржидольского времен содержат очень много специфичных таксонов, неизвестных в других рассмотренных здесь регионах. Биогеографическое своеобразие баррандиенского силура было известно и ранее, и, видимо, новые исследования этого существенно не изменили. Поэтому полезную для корреляции информацию дают в первую очередь граптолиты и конодонты.

БИОЗОНАЛЬНЫЕ СХЕМЫ И ЭКОСТРАТИГРАФИЯ

Проблемы биоzonальных схем и экостратиграфии обсуждаются в последние годы оживленно. Считаем, что их общее значение не должно вызывать у специалистов особых сомнений, а точка зрения автора высказывалась повторно (Кальо, 1982; Kaljo, 1982; Кальо, Клааманн, 1982). Поэтому предлагаем здесь остановиться лишь на одном примере стратиграфических проблем.

Обсуждение разных данных (см. выше) привело нас к мнению о возможности сопоставлять пограничные части третьего и четвертого подразделений силура таким образом, как показано в табл. 2.

За основу расположения границ стратонтов принято их отношение к двум уровням, указанным в левой части таблицы. Временной интервал между этими уровнями установить трудно, вероятно, он небольшой, но в разных регионах представлен весьма различной толщей пород. В Прибалтике лудловская часть зоны *eosteinhornensis* охватывает в общем первые десятки метров, вероятно, примерно такую же мощность она занимает и

Таблица 2
Положение подошвы четвертого подразделения в отношении двух уровней

Уровень данных	Англия	Подолія	Прибалтика	Баррандиен	Полесье	Польша
ultimus	Даунтон	Скала Рашковская	Каугатума	Пржидоли	Милованская-2	Подляс
kozłowskii	Лудлов Витклиф 2		Курессааре	Копанина	Милованская 1 + Новинская caudatus—balticus	Седлец 3+2 Formosograptus tomczyki—haupti
eosteinhornensis+crispa		Витклиф 1	Пригородокская		Паадла	kozłowskii
snajdri						

Примечание: непрерывная линия означает, что уровень границы в данном регионе определен по присутствию указанных в левой части видов, прерывистая линия, что уровень границы установлен на основе корреляции по другим данным. Цифры 1–3 после названия стратона означают соответственно нижний, средний, верхний. Следует иметь в виду, что в зоне *caudatus—balticus* *M. ultimus* не встречается, в зоне *Formosograptus* он распространен.

в Англии, а в Баррандиене всего первые метры (Chlupáč et al., 1980). Мощность интервала зоны *caudatusbalticus* в Полесье 150 м, а зон *Formosograptus-tömczyki-haupti* в Польше — до 1000 м. Различия в мощностях характеризуют тектоническую природу соответствующих бассейнов.

Таким образом решить эту проблему можно лишь комплексным путем, тщательным анализом разных биозональных схем и закономерностей распространения сообществ ископаемых организмов.

О СТРАТИГРАФИЧЕСКИХ СХЕМАХ РЕГИОНОВ СССР

Выше уже отмечался значительный прогресс изучения силурийских отложений и ископаемых организмов в СССР, достигнутый за последние 15 лет. Свидетельство тому большое количество конкретных и обобщающих публикаций, перечислить которые здесь нельзя, но приятно отметить, что наряду с очень нужными работами, описывающими разрезы или палеонтологический материал, все чаще появляются труды, посвященные комплексному изучению седиментационных бассейнов. В последнем направлении больше всего сделано в Прибалтике, Сибири и Советской Арктике, но ожидаются новые результаты и по ряду других областей, в которых активно работают региональные группы проекта “Экостратиграфия”.

В настоящее время геологическая служба страны переходит на крупномасштабную геологическую съемку. Одна из важнейших предпосылок успеха этой работы — надежная детальная стратиграфическая схема. Попытаемся оценить состояние региональных и местных стратиграфических схем силура СССР. Такая оценка может быть в этой статье только общей, без анализа обоснованности схем и т.д. Рассмотрим только детальность схем.

Просмотр небольшого количества обобщающих работ и отдельных статей в качестве примеров позволяет отметить следующее (табл. 3):

1. Расчленение платформенных разрезов, в частности Прибалтики и Подолии, разработано наиболее подробно. В геосинклинальных районах региональные горизонты выделены в объеме традиционных ярусов или даже в большем (Центральный Таджикистан, Казахстан).

На Сибирской платформе, в Арктике и на Полярном Урале малорасчлененным оказывается верхний силур.

2. Смысл выделения столь крупных горизонтов в ряде регионов вызывает серьезные сомнения, в частности, если принять к сведению, что Подкомиссия по стратиграфии силура МСГН считает лландовери, венлок, лудлов и четвертое подразделение отделами.

3. Почти во всех просмотренных стратиграфических схемах (кроме Казахстана) имеются и более подробные подразделения (подсветы, слои, пакки), позволяющие проводить среднемасштабное картирование, но, наверно, не всегда достаточные для крупномасштабных работ. Следует, конечно, иметь в виду, что во многих районах Казахстана и Средней Азии подробное расчленение разрезов ведется по граптолитовым зонам, позволяющим вести детальнейшие работы. Это все же не снимает задачи детализации региональных и местных стратиграфических схем.

Одновременно с решением последней задачи необходимо больше внимания уделять и корреляции разнофациальных разрезов бассейна, а также их сопоставлению с международной стандартной шкалой. Достижение надежной корреляции обыкновенно трудная задача, и для ее решения следует искать подходящего способа, исходя из условий региона.

В данной статье удалось остановиться лишь на отдельных проблемах стратиграфии силурийской системы. Вероятно, в дальнейшем можно было бы составить корреляционную таблицу силура всего мира.

Количество подразделений в силуре ряда регионов СССР

Регион	Количество			Количество схем и литературный источник
	горизонтов	свит	подсвит и др.	
Прибалтика	10			5 местных схем (Решения по Прибалтике 1978)
В том числе				
In	3	4-6	7-9	
w	3	2-5	4-9	
ld	2	2-3	3-5	
IV	2	2	4-5	
Подолгия	9*			региональная схема (Цегельнюк, 1982)
В том числе				
In	1*	1	1	
w	2	2	4	
ld	4	4	8	
IV	2	4	—	
Сибирская пл.	6			11 местных схем (Тесаков и др., 1979)
В том числе				
In	2	2	4-5*	
w	2	2	4	
ld	1	1	1-2	
IV	1	1	1	
Арктика — Полярный Урал	5			5 местных схем (Патрунов и др., 1980; Нехорошева, 1981)
В том числе				
In	1*	—	1	
w	2	—	1-4	
ld	1	—	2-3	
IV	1	—	2-3	
Казахстан	4			25 местных схем (Бандалетов, 1969; Решения по Восточному Казахстану, 1976)
В том числе				
In	1+½	1-3	—	
w	½	1	—	
ld	1	1	—	
IV	1	1	—	
Централь-ный Таджикистан	3			8 местных разрезов
В том числе		1-2	1-4	
In				5 местных разрезов (Лаврусевич, 1976)
w	1	1	1-4	
ld	1	1	1	
IV	1	1	1-2	

* Отсутствует часть лландовери.

ЛИТЕРАТУРА

- Аполлонов М.К., Бандалетов С.М., Никитин И.Ф. Граница ордовика и силура в Казахстане. Алма-Ата: Наука, 1980. 300 с.
- Бандалетов С.М. Силур Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1969. 155 с.
- Елкин Е.А. Номогенез, палеонтология и биохронология. — В кн.: Методологические и философские проблемы геологии. Новосибирск: Наука, 1979, с. 221-254.
- Кальо Д.Л. Биозоны и корреляция разнофациальных свит. — В кн.: Современное значение палеонтологии для стратиграфии. Л.: Наука, 1982, с. 22-27.
- Кальо Д.Л., Клавманн Э.Р. Сообщества и биозоны в экостратиграфии. — В кн.: Сообщества и биозоны в силуре Прибалтики. Таллин, 1982, с. 8-10.

- Корень Т.Н.* Проблема выбора нижней границы силурийской системы. Сов. геология, 1983, № 2, с. 56—67.
- Корень Т.Н., Кальо Д.П.* Граптолитовая зональная шкала силура. — В кн.: Граптолиты и стратиграфия. Таллин, 1976, с. 64—84.
- Кульков Н.П., Ивановский А.Б.* Стратиграфические подразделения силура. — Геология и геофизика, 1978, № 9, с. 23—30.
- Лаврусевич А.И.* Стратиграфические схемы силурийской системы. — В кн.: Расчленение стратифицированных и интрузивных образований Таджикистана. Душанбе: До-ниш, 1976, 2 схемы.
- Нехорошева Л.В.* Региональные и местные стратиграфические подразделения. — В кн.: Объяснительная записка к схеме стратиграфии верхнесилурийских отложений Вайгачско-Южновоземельского района. Л.: ВНИИ океан, геологии, 1981, с. 10—15.
- Патрунов Д.К., Шурыгина М.В., Черкесова С.В.* Силур и нижний девон на острове Долгом. — В кн.: Силурийские и нижнедевонские отложения острова Долгого. Свердловск, 1980, с. 3—26.
- Решения межведомственного регионального стратиграфического совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем Прибалтики 1976 г. Л., 1978, 80 с.
- Решения межведомственного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем докембрия и палеозоя Восточного Казахстана 1971 г. Л., 1976, 97 с.
- Савельников В.П.* Уровни морфологической организации пентамерид как факторы, определяющие их систему и этапность развития. — В кн.: Новые данные по систематике и морфогенезу раннепалеозойских брахиопод. Свердловск, 1982, с. 3—7.
- Соколов Б.С.* Об основах стратиграфической классификации. — В кн.: Стратиграфическая классификация. Л.: Наука, 1980, с. 7—11.
- Соколов Б., Кальо Д., Елкин Е.* Некоторые общие вопросы стратиграфии силурийской системы. — Изв. АН ЭССР. Геология, 1980, № 3, с. 108—117.
- Тесак Ю.И., Предтеченский Н.П., Базарова Л.С.* и др. Региональная стратиграфическая схема силура Пено-Енисейского стратиграфического региона. — В кн.: Силур Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1979, с. 15—28.
- Цегельнюк П.Д.* Стратиграфия отложений силура и нижнего девона Полесского погребенного массива и Брестской впадины. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы. Киев: Наукова думка, 1976, с. 77—91.
- Цегельнюк П.Д.* Хитинозои силура Подолли. Киев: Наукова думка, 1982, 160 с.
- Abushik A.F., Berger A.Y., Koren T.N.* et al. The Skala series as the fourth series of the Silurian system. Intern. com. on stratigr. A submission, Uppsala, 1981, 36 p.
- Bassett M.G., Lawson J.D., White D.E.* The Downton series as the fourth series of the Silurian system. — Lethaia, 1982, vol. 15, p. 1—24.
- Chlupač J., Flügel H., Jaeger H.* Series or stages within Paleozoic systems? — Newslett. Stratigr., 1981, vol. 10, N 2, p. 78—91.
- Chlupač J., Križ J., Schönlauß H.P.* Silurian and Devonian localities of the Barrandian. — Abh. Geol. Bundesanst., 1980, Bd. 35, S. 147—180.
- Holland C.H.* Silurian subdivisions. — Lethaia, 1980, vol. 13, p. 366.
- Holland C.H.* The state of Silurian stratigraphy. — Episodes, 1982, N 3, p. 21—23.
- Horny R.* Das mittelböhmische Silur. — Geologie, 1962, Bd. 11, H. 8, S. 873—916.
- Jaeger H.* Silurian series and stages: a comment. — Lethaia, 1980, vol. 13, p. 365.
- Kaljo D.* Ecostratigraphy — some aspects from East Baltic practice. — In: Ecostratigraphy of the East Baltic Silurian. Tallinn: Valgus, 1982, p. 9—15.
- Martinsson A., Bassett M.G., Holland C.H.* Ratification of standard chronostratigraphical divisions and stratotypes for the Silurian system. — Episodes, 1981, N 2, p. 36.
- McLaren D.J.* The Silurian—Devonian boundary committee: A final report. — In: The Silurian—Devonian boundary. Stuttgart, 1969, p. 1—34. (IUGS Ser. A; N 5).
- Rong J.* Distribution of the Hirnantia fauna and its meaning. — Paleontol. Contribs Univ. Oslo, 1982, N 280, p. 43.
- Ross R.J., jun., Naeser C.W., Izett G.A.* et al. Fission-track dating of British Ordovician and Silurian stratotypes. — Geol. Mag., 1982, N 2, p. 135—153.
- Tomczykowa E., Tomczyk H.* Stratigraphy of the Polish Silurian and Lower Devonian and development of the Proto-Tethys. — Acta palaeontol. pol., 1979, vol. 24, N 1, p. 165.
- Urbanek A.* Neocucullograptinae n. subfam. (Graptolithina) — their evolutionary and stratigraphic bearing. — Acta palaeontol. pol., 1970, vol. 15, N 2/3, p. 163—388.
- White D.E.* The boundary between the Wenlock and Ludlow series. — Geol. Mag., 1974, vol. 111, N 5, p. 448—449.

ПАЛЕОЗОЙСКИЕ КОРАЛЛЫ

УДК 563.6

А. Б. ИВАНОВСКИЙ

СИСТЕМА КОРАЛЛОВ: УСПЕХИ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Что мы знаем о кораллах (Anthozoa)? Это колониальные или одиночные, обладающие твердым скелетом или нет морские кишечнополостные животные, которые в своем жизненном цикле не проходят медузоидной стадии. От других представителей того же типа их отличает наличие стомодеума, несущего сифоноглифы. Нас, палеонтологов, естественно, прежде всего интересуют кораллы, имевшие скелет, так называемые "мадрепоровые", которые могут сохраняться в ископаемом состоянии.

Что мы знаем о системе мадрепоровых кораллов? Уже можно считать установленным, что их древнейшие достоверные представители появились геохронологически почти одновременно на границе раннего и среднего ордовика и составили все главнейшие их естественные группы — табуляты, гелиолитоидей, ругоз, а возможно, и альционарий. Мы знаем также, что гелиолитоидей вымерли в девоне, а в конце перми исчезли последние табуляты и ругозы, что из нижнего триаса кораллы не установлены, а начиная со среднего триаса широко распространены склерактинии и октокораллы, существующие и ныне.

Мы должны себе ясно представлять, что эволюция различных генетических ветвей кораллов, составляющих эту единую крупную группу организмов, вполне могла, а вероятно, и должна была протекать по аналогичным или, во всяком случае, близким направлениям, что как синхронные, так и гетерохронные гомеоморфия и конвергенция, а также итерации всегда имели место и что любые таксономические построения непременно должны быть корректными.

Система табулятоморф, или табулят *s. lato*, разработана Б.С. Соколовым (1955, 1971) и Д. Хилл (Hill, 1981) и достаточно определена. К этой группе без особых оговорок принято относить тетраидид, сарцинулид, фавозитид, аулопорид, сирингопорид (иногда в составе одного таксона более крупного порядка с аулопоридами, что подчеркивает их некоторое морфологическое сходство), альвеолитид (иногда аналогичным образом вместе с фавозитидами), лихенариид (иногда вместе с хететидами). Здесь важно именно единство взглядов в вопросе обособления генетических ветвей; придаваемый же этим группам различными исследователями таксономический ранг (отряд, подотряд или даже надсемейство) в конце концов не имеет существенного значения.

Близость гелиолитоидей и хализитид предполагалась давно и многими палеонтологами. Это нашло отражение в системе, разработанной Д. Хилл (1981), в которой эти кораллы рассматриваются двумя подотрядами единого отряда *Heliolitida*. Таким путем можно идти еще дальше и в составе подотряда *Heliolitina* обособить в ранге надсемейства циртофиллид, подчеркивая тем самым характерное отличие *Cyrtophyllicae* от остальных представителей отряда, сводящееся к специфике септальных элементов.

Из всех организмов, когда-либо относившихся к кораллам, наиболее

просто скелет устроен у хететид, и именно это оказалось причиной того, что их систематическое положение до сего дня еще окончательно не установлено. Их принимали за мшанок, водоросли, считали самостоятельным подразделением Anthozoa или конкретно Tabulata, относили в разных комбинациях к схизокораллам (V.J. Okulitch, B.B. Меннер), к Hydrozoa (Соколов, в последнее время Соловьева). Ж.-К. Фишер (Fischer, 1977) вслед за В.Гартманом и Т. Горо включил всех хететид вместе с Varioparietidae и современными Tabulospongida и Ceratoporellida в состав Sclerospongia. Некоторые палеонтологии (Х. Флюгель, Я. Стел, А. и Ж. Термье и др.) предполагают склероспонгиевую природу и фавозитид, но это встречает серьезные возражения (Oliver, 1979).

Если же действительно мезозойские вариопариетиды оказываются губками (или водорослями?), то это значит, что их нужно рассматривать отдельно от палеозойских хететид s. str. Что же касается водорослей Soleporogaseae, то здесь необходимо учитывать большую вероятность конвергенции, тем более что клетки водорослей в 50 и более раз крупнее, чем у палеозойских хететид.

Целостность группы ругоз, пожалуй, никем не оспаривается. Они были самыми высокоорганизованными среди палеозойских Anthozoa, обладали наружным скелетом, достигшим в своем развитии трабекулярной стадии. Среди ругоз выделяют либо три подразделения первого порядка — Streptelasmatina, Columnariina, Cystiphyllina, либо два — Cystiphyllina (шиповидные септы) и Stauriina (септы пластинчатые). Если за основу систематизации ругоз принят септальный аппарат как наиболее стабильный в эволюции элемент скелета, то второй вариант явно имеет предпочтение, поскольку подчеркивает параллельное развитие обеих главных естественных групп ругоз.

Среди палеозойских Anthozoa известна небольшая кратковременно (?конец девона—начало карбона) существовавшая группа — Heterocorallia, которую все исследователи понимают одинаково как самостоятельный отряд, генетически ближе всего относящийся к ругозам.

Кто были предками кораллов палеозоя, систему которых мы сейчас кратко рассмотрели? Известно, что древнейшие многоклеточные еще бесскелетные животные появились в конце позднего докембрия и целый ряд из них многие исследователи в той или иной мере условно считают представителями кишечнополостных, а птеридиниид (иначе рангеид) совершенно определенно относят к Anthozoa Pennatulida (первоначально предполагалась их близость гребневикам).

Объединение птеридиниид с живущими ныне пеннатулидами вряд ли можно признать убедительно обоснованным, поскольку, во-первых, некорректно сравнивать отпечатки бесскелетных организмов с существующими на 600—700 млн. лет позже современными цельными животными; во-вторых, из кембрия подобные формы неизвестны, а сравнивать вендских организмов логичнее всего было бы именно с кембрийскими; в-третьих, кажущееся внешнее сходство нельзя считать аргументом в пользу генетического родства, поскольку количество жизненных форм не бесконечно и конвергенция всегда была, есть и будет. Самые древние спиккулы Octocorallia установлены в силуре (Bengtson, 1981), но эти организмы не имеют ничего общего с птеридиниидами, и поэтому последних все же пока следует признавать самостоятельным кратко существовавшим типом организмов.

Известна точка зрения Э. Дакэ (Dacque, 1935), согласно которой дивергенция главнейших генетических ветвей кораллов произошла на бесскелетном этапе их эволюции и таксоны образовывавших скелет их представителей могли в разное время возникать от бесскелетных предков. Однако

уже из кембрия известно довольно много организмов, которые обладали наружным карбонатным скелетом и которых многие считали кораллами. Среди них наиболее близки первым кораллам (аулопоридам) *Gastroconus* и *Tabuloconus*, характеризующиеся флетчеризллоидным морфотипом, т.е. ламеллярным скелетом и отсутствием ясных септальных элементов, что и отличает их от всех остальных Anthozoa (Ивановский, 1981). Эти представители отряда Gastroconida существовали все же на 50–70 млн. лет ранее первых достоверных табулят и ругоз, и генетические взаимоотношения перечисленных групп также неясны.

Можно все же предположить, что гастроконида были предками аулопорида, а через них и ругоз и табулят. Почему аулопорида легче всего представить предками ордовикских кораллов? Я думаю, что не только потому, что аулопорида — одни из древнейших Anthozoa и их скелет очень напоминает гастроконид, и не потому, что и ругозы и табуляты проходят в процессе роста скелета так называемую аулопоридадную фазу. Дело в том, что среди всех кораллов именно аулопорида отличаются самым простым морфологическим типом и очень высокой экологической пластичностью.

Ранний этап эволюции кораллов закончился в конце перми вымиранием ругоз и табулят, и в среднем триасе началась новая эра и истории, эра склерактиний. Положение в системе кишечнополостных и таксономический ранг каждой из этих групп кораллов определяется прежде всего генетическими отношениями палеозойских и мезозойских целентерат. Если склерактинии были потомками ругоз, то тех и других можно признать двумя отрядами общего подкласса; если же они возникли независимо, например, от каких-либо бесскелетных анемонов, то вполне допустимо обособление ругоз и склерактиний как самостоятельных подклассов. Первую гипотезу недавно детально аргументировал Ж. Куиф (Cuif, 1980), а вторую в последние годы отстаивают В. Оливер (Oliver, 1980) и Д. Хилл (Hill, 1981).

Я полагаю, что в этом отношении большую помощь должно оказать детальное сравнительное изучение строения скелета палеозойских и современных кораллов. Действительно, еще палеонтологами прошлого века (Дэна, Мильн-Эдвард, Эм, Никольсон, Бернар, Сардесон и др.) было показано близкое сходство *Heliopora* (Octocorallia Coenothecaliida) с силурийскими и девонскими *Heliolites* (Heliolitiida), *Tubipora* (Octocorallia Stoloniifera) с позднеордовикскими *Sarcinula* (Mabulata), *Alveopora* (Scleractinia Fungiida) с силурийскими *Favosites* (Tabulata) и др. Ордовикские *Tianshanophyllum* настолько близки современным *Fungia*, что авторы (Erina, Kim, 1980) включили этот род в состав отряда склерактиний Fungiida. Возможно, такие аналогии свидетельствуют о том, что все перечисленные здесь группы кишечнополостных фанерозоя образуют единый таксон среди кораллов, что их эволюция подчинялась общим законам. Может быть, среди образующих скелет Anthozoa в течение их истории неоднократно итеративно возникали морфологически близкие группы? Может быть, скелет сарцинулид был, как и у тубипорид, внутренним, а фавозитид, как и альвеопорид, наружным (в таком случае ставится под сомнение целостность Tabulata)? Если среди "склерактиний" и правда существуют итеративные аналогии палеозойских табулят, гелиолиитоидей, ругоз? В самом деле, такие кораллы, как *Triadophyllum*, *Margarophyllia*, *Montlivaltia*, *Favia*, *Fungia*, а возможно, и многие другие заведомо морфологически ближе ругозам, чем, например, альвеопорам. При построении системы кораллов все это необходимо иметь в виду; для склерактиний предложено несколько систематических схем (Vaughan, Wells, 1943; Alloiteau, 1952, 1957; Wells, 1956;

Beauvais, 1980), все они основаны на форме размножения, строении и структуре скелета, но только склерактиний мезозоя и кайнозоя, и ни одна не учитывает возможности проявления гетерохронной итеративной дивергенции.

Итак, мы можем утверждать, что основы классификации скелетных кораллов уже заложены, причем в этой области достигнуты значительные успехи. В то же время мы не можем признать ни одной из предложенных для них систематических схем окончательной; система *Arthozoa* должна усовершенствоваться и несомненно будет усовершенствоваться, но проблема может быть решена только после установления генетических взаимосвязей между всеми относящимися к кораллам группами организмов независимо от того, образуют они скелет или нет, и от времени их существования. Поэтому главная задача, стоящая перед кораллистами-систематиками, может быть определена так: выяснение филогенетических отношений возможных целентерат венда с кембрийскими скелетными организмами (прежде всего с гастроконидами), возможности связей гастроконид и близких им форм с аулопоридами, а через них с первыми достоверными среднеордовикскими кораллами; решение проблемы происхождения триасовых склерактиний (были ли ругозы их предками?) и целостности самой этой группы животных. Очень важно также установить положение в системе гелиопорид (*Coenothecaliida*), бесспорно стоящих как бы особняком по отношению к альционариям, к которым они пока относятся. И все же первостепенное значение имеет проблема происхождения кораллов, "заполнение" хронологического перерыва длительностью много миллионов лет между позднедокембрийскими бесскелетными организмами и табулятами, гелиолитоидами и ругозами.

Основной таксономической единицей в палеонтологии принято считать род. Поскольку палеосистематик не может использовать генетический и очень часто — экологический критерии, он выделяет морфологические виды. Морфологический вид — искусственная единица, которая в принципе может заключать в себе несколько различных, но не отличимых по ископаемым остаткам видов. Это и побуждает нас считать не вид, а род основной систематической единицей. Не следует, однако, забывать и о том, что иногда такие "роды" на самом деле могут представлять собой политипические виды.

В итоге можно заключить, что, вероятно, прав был Ж.Аллоату (Alloiteau, 1952), предложивший коренным образом различать палеозойских и послепалеозойских madreporарий, хотя он и не присваивал этим группам конкретного таксономического ранга. Если же мы примем эту гипотезу и будем ее развивать, то вполне возможно, что когда-нибудь мы докажем базирующуюся на монофилии аналогию палеозойского и мезозойско-кайнозойского этапов эволюции кораллов и целесообразность выделения среди так называемых склерактиний итеративно-эволюционных аналогов и табулят, и гелиолитоидей, и ругоз.

ЛИТЕРАТУРА

- Ивановский А.Б. О происхождении ругоз. — Изв. АН ЭССР. Геология, т. 30, с. 56—60.
Соколов Б.С. 1955. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Введение. — Тр. ВНИГРИ, н. сер., вып. 85, 527 с.
Соколов Б.С. 1971. Успехи и задачи изучения древних кишечнополостных. — В кн.: Табуляты и гелиолитоиды палеозоя СССР, М.: Наука, с. 6—11.
Alloiteau J. *Ordre des Madreporaria*. — In: *Traité de paléontologie*. P.: Masson et Co, 1952, vol. 1, p. 417—418.

- Alloiteau J.* Contribution à la systématique des Madréporaires. P., 1957. Vol. 1. 462 p.
- Bengtson S.* Atractosella, a silurian Alcyonacean octocoral. — *J. Paleontol.*, 1981, vol. 55, N 2, p. 281–294.
- Beauvais L.* Sur la taxinomie des Madréporaires mésozoïques. — *Acta palaeontol. pol.*, 1980, vol. 25, N 3/4, p. 345–360.
- Cuif J.-P.* Microstructure versus morphology in the skeleton of Triassic Scleractinian corals. — *Acta palaeontol. pol.*, 1980, vol. 25, N 3/4, p. 361–374.
- Dacque E.* Organische Morphologie und Paläontologie. B., 1935. 476 S.
- Erina M., Kim A.* On some ordovician Scleractinia-like corals from the South Tien-Shan. — *Acta palaeontol. pol.*, 1980, vol. 25, N 3/4, p. 375–379.
- Fischer J.-C.* Biogéographie des Chaetetida et des Tabulospongida post-paléozoïques. — *Mém. Bur. rech. géol. et minières*, 1977, vol. 89, p. 530–534.
- Hill D.* Rugosa and tabulata. — In: *Treatise on invertebrate paleontology*. Lawrence (Kans), 1981, vol. 1, pt F, suppl. 1, p. F37B.
- Oliver W.A., jun.* Sponges, they are not. — *Paleobiology*, 1979, vol. 5, N 2, p. 188–190.
- Oliver W.A., jun.* On the relationship between Rugosa and Scleractinia. — *Acta palaeontol. pol.*, 1980, vol. 25, N 3/4, p. 395–402.
- Vaughan T.W., Wells J.W.* Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia. — *Geol. Soc. Amer. Spac. Pap.*, 1943, vol. 44, p. 363.
- Wells J.W.* Scleractinia. — In: *Treatise on invertebrate paleontology*. Lawrence (Kans.), 1956, pt. F, p. F32B–F444.

УДК 563.67

Ю. И. ТЕСАКОВ

ПРИНЦИПЫ УСТАНОВЛЕНИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТАКСОНОВ ТАБУЛЯТ

В последние 30 лет в Советском Союзе и за рубежом резко возрос интерес к изучению кораллов табулята — группы организмов, имевшей широкое распространение в природных системах палеозойских седиментационных бассейнов. В первую очередь этому способствовали исследования по разработке общей системы табулят Б.С. Соколовым (1950, 1955) в Советском Союзе и Д. Хилл (Hill, Stumm, 1956) за рубежом. Созданная на этой основе Б.С. Соколовым школа табулятистов практически одновременно охватила своими исследованиями все палеозойские системы на всей территории СССР. Основная цель этих исследований сводилась к выявлению разнообразия палеозойских кораллов и совершенствования системы табулят. В многочисленных монографиях по этим вопросам к настоящему времени раскрыт основной состав этой группы ископаемых организмов и в значительной степени расширена и уточнена общая система табулят (Соколов, 1962, 1965, 1971, 1974). Кроме того, представленная система табулят в новом издании "Treatise on invertebrate palaeontology" (Hill, 1981) по принципам построения мало чем отличается от системы, принятой отечественными специалистами, что дает новый толчок к целенаправленному исследованию табулят кораллистами всего мира.

К концу 60-х годов накопился также новый в качественном отношении материал, происходящий из древних седиментационных бассейнов эпи- и периконтинентального типа, позволивший перейти на популяционный путь исследований, основанный на послыном изучении опорных разрезов. Это дало толчок к установлению широкой фенотипической изменчивости низших таксонов табулят и их подразделений (Соколов, Тесаков, 1968, 1984; Тесаков, 1968, 1971, 197В), что, в свою очередь повлияло и на установление объемов таксонов родового ранга (Тесаков, 1982).

Накопленные материалы по систематике, морфологии, изменчивости

табулят, успехи в изучении изменчивости нынеживущих кораллов (Veron, Pichon, 1976; Veron, Pichon, Wijsman — Best, 1977; Златарски, Эстелелла, 1980), современные достижения смежных с палеонтологией наук позволяют перейти на новую, более высокую ступень в исследовании кораллов табулята на популяционном, биоценотическом и биогеоценотическом уровне. В первую очередь это касается низших таксонов табулят, без ясного представления о которых не может быть создана обоснованная филогенетическая схема на уровне любого таксона группы. Поэтому здесь будет уделено основное внимание обобщению имеющихся материалов по установлению категорий табулят низшего ранга, а именно: зооидов, колоний, популяционных поколений и населений, популяций, мутантов, морф, популяриев (групп популяций), полувидов, надвидов, подвидов и видов.

Зооид — одиночный бионт, обособленный живой организм коралла. В общем плане организации живого вещества зооид соответствует понятию — „особь“. Внешний скелет зооида именуется кораллитом, который и сохраняется в ископаемом состоянии. Единичные зооиды табулят, а следовательно и кораллиты существовали только кратковременно, а именно на первой стадии образования колонии, непосредственно после стадии планулы. Кораллит, являющийся основателем колонии, именуется протокораллитом. У колоний с массивным сложением кораллитов, протокораллит, как правило, выявить не представляется возможным, так как окружен многочисленными, ему подобными кораллитами следующей генерации. Четко протокораллиты обособлены только у колоний с кустистым сложением кораллитов. Основываясь на гипотезе, что все табуляты — мономорфные организмы, можно полагать, что все кораллиты в колонии подобны друг другу, по типу особой клонов, и обладали одним генотипом. В пределах колонии могут различаться только материнские и дочерние кораллиты и у некоторых ветвистых табулят — осевой кораллит, являющийся центральным в постройке колонии.

Каждый кораллит обладает практически всеми морфологическими признаками, характерными для колонии в целом. Основные из них: стенка, септальные и соединительные образования, днища. При значительной интеграции зооидов кораллиты обладают эпитекой. При слабой изоляции зооидов эпитека у кораллитов отсутствует, а стенка — общая для двух смежных кораллитов.

Для реконструкции мягкого тела зооидов табулят разных таксонов в настоящее время нет каких-либо данных, кроме общего представления о полипах, по аналогии с нынеживущими кораллитами. В большей степени это объясняется тем, что у табулят еще не разгадан принцип заложения и развития септального аппарата.

При изучении кораллита по всей его длине возможно восстановление онтогенетических стадий развития зооидов, которые зафиксированы стадиями быстрого роста и вегетативного размножения и стадиями приостановки роста, которые, по-видимому, совпадают со стадиями половозрелости зооида и полового размножения. Имеется два основных метода в изучении онтогенетического развития зооидов (кораллитов). Основной, наиболее трудоемкий, заключается в изучении серий последовательных шлиф-вок. И второй сводится к изучению толстых шлифов, сделанных по всей длине кораллита. Этот метод эффективен только для изучения при сильном освещении мелкочаеистых табулят в случае заполнения их висцерального пространства прозрачным карбонатом кальция, причем толщина шлифа индивидуальна для конкретного кораллита (колонии). Таким образом, исследование изменчивости табулят начинается с изучения ее в конкретных кораллитах. В общем это исследование сводится к рассмотре-

нию вариации в кораллите всех количественных показателей признаков, их качественное изменение, и что наиболее важно, к восстановлению заложения септального аппарата и способов вегетативного размножения.

Колония — совокупность соматически связанных зооидов, представляющих единое целое; так как все табуляты — колониальные организмы, то колония у них является наименьшим биологическим подразделением. Она обозначает низшую степень интеграции зооидов в бионт высшего порядка. Зооиды в колонии индивидуальны, все они возникли бесполом путем, все состояли в органической связи между собой и между ними осуществлялся прижизненный обмен веществ, связанный системой корреляции; все зооиды имели один генотип. Внешний скелет колонии табулят именуется полипняком.

Ареал колонии определяется местом, которое она занимала при жизни. Для табулят, ведущих сидячий образ жизни, ареал колонии определяется местом ее прикрепления. Для табулят, ведущих перекатывающийся образ жизни (обычно шаровидные колонии), ареал предположительно может быть установлен при реконструкциях тех частей бассейна, где эти колонии обнаружены. Колонии табулят также прикреплялись к растениям и животным, обрастая их, в этом случае ареал их определяется степенью радиуса подвижности этих животных или растений. Колонии табулят часто создавали экосистемы низшего ранга, именуемые моноценами; ареалы моноценов в этом случае определяются радиусом экологической активности колоний.

Колонии табулят мономорфные, и их структура определяется только строением и функциональными связями. В этом отношении каждая из колоний представляет собой конкретный фенотип, который может быть изучен морфологическими, анатомическими и физиологическими методами. А это значит, что из анализа динамики признаков фенотипа колонии (в частности, полипняка) может быть почерпнута и информация о динамике генотипических частот. В этом отношении большое значение приобретает понятие о фене. Фены — “это любые дискретные, альтернативные вариации признаков и свойств индивидуумов, которые на всем имеющемся (обязательно многочисленном) материале далее неподразделимы без потери качества; фены отражают определенные черты генетической конституции данной особи, а своей частотой — генетическую структуру группы” (Яблоков, 1982, с. 8). Модификация фенотипа (связанная особыми условиями среды), напоминаящая изменение фенотипа, обусловленное мутацией, именуется фенокопией, а негенетическая модификация фенотипа в ответ на воздействие внешних условий — экофенотипом (Майр, 1968, 1974).

Колонии (полипняки), естественно, обладают всеми суммарными признаками, характерными для отдельных зооидов (кораллитов). Кроме того, здесь добавляются и новые признаки. К ним относятся компоновка зооидов и структуры соединительных образований в случае свободного роста зооидов. На основании этих признаков при восстановлении морфофункциональных связей в ряде случаев возможна реконструкция уже целых колоний. Такие реконструкции с гипотетическими зооидами практически полностью могут характеризовать колонию, так как в сохранившихся кораллитах и их компоновке в прижизненном положении полностью запечатлены жизненные формы табулят.

Практически все колонии табулят имели стадийное развитие, особенно те, как полагают, которые жили вдали от тропической зоны и были подвержены сезонным колебаниям климата. Зональность колоний проявляется прежде всего в развитии зон вегетативного размножения и быстрого роста всей колонии (утонение скелетных образований, слабая выраженность

септального аппарата, увеличение количественных показателей соединительных образований) и в развитии половозрелых зон с ярким выражением всех морфологических признаков коралла. Кроме того, существует ряд фенотипов с четким циклическим развитием всех зоонидов, которое отражено в одинаковых морфологических структурах кораллитов на всех стадиях роста колонии.

Методика изучения отдельных колоний (полипняков) в общем сводится к следующему. Изучение полипняков в основном ведется по поперечным и продольным срезам (шлифам) через колонию. В случае необходимости делается последовательная серия шлифов либо пришлифовок с пленочным их покрытием. Одним из основных методов исследования полипняков должен стать метод травления или отмачивания чашек полипняков, так как чашка является слепком мягкого тела коралла. Кроме того, на поверхности полипняка имеются чашки как юных, так и зрелых кораллитов, поэтому при подборе непрерывного ряда чашек разных стадий развития кораллитов можно четко воссоздать онтогенетическое развитие гипотетического кораллита в целом. К сожалению, этот метод редко применяется при повседневном изучении кораллов и чаще всего подменяется методом изучения шлифов.

Помимо изучения общей морфологии и структуры колонии, важное место занимает изучение изменчивости в ее пределах. Это касается в основном взрослых кораллитов, достигших стадии половозрелости. Изучение такой изменчивости достигается методами статистики, которыми могут исследоваться полипняки в целом при однородности строения колонии либо части полипняков при разнородности колоний. Отмечены случаи, когда в разных частях колонии количественные признаки взрослых кораллитов отличаются друг от друга на два с половиной порядка (Тесаков, 1973). В случае отсутствия стадийного развития колонии и базального почкования количественные признаки в колонии достаточно стабильны. При наличии явно выраженного стадийного развития и внутрикониального почкования, а также наличия нескольких центров роста в одной колонии изменчивость количественных показателей в ее пределах может достичь видовой изменчивости и определяться порядком до десяти. В общем же изменчивость всех признаков в пределах одной колонии четко подчиняется биномиальному закону, и это естественно, так как в одной колонии все кораллиты имеют один генотип. При изучении изменчивости в пределах колоний наиболее показателен метод вариационных кривых, т.е. показа частоты встречаемости признака. Кроме того, при изучении признаков одной колонии могут быть выведены истинные закономерности корреляции признаков (прямые или обратные), которые могут стать правилом для вида в целом. Так, например, с увеличением размеров кораллитов возрастает, пропорционально размер соединительных образований.

В классификационном отношении существует несколько понятий, которые характеризуют конкретные наборы колоний с точки зрения генотипической и фенотипической. Это биотип, объединяющий группу генетически идентичных особей (Johannsen, 1903; Мюнтцинг, 1967; Майр, 1974), и фенон — серия фенотически сходных особей, т.е. выборка, однородная фенотически (Вавилов, 1931; Майр, 1974). Наиболее же важными для понимания структуры группы являются понятия о мутантах и морфах, которые будут рассмотрены после характеристики популяций.

Популяционное поколение — совокупность одновозрастных колоний в пределах популяционного населения, т.е. группа колоний популяции, одинаково отдаленных от общих по происхождению предков, колонии одного помета или одной генерации. Ареал популяционного поколения

определяется латеральными рамками популяции. Градации по поколениям устанавливаются на основе изучения стадийности развития колоний, т.е. стадий, включающих вегетативный рост и половозрелую зону колоний. Условно такая стадия именуется сезоном. Таким образом, выделяются одно-, двух-, трех- и т.д. сезонные колонии. В пределах популяционного населения колонии первой генерации обладают самым большим числом стадий. Самая молодая генерация зафиксирована в односезонных колониях. Изучение поколений важно с целью прослеживания онтогенетического развития колоний, так как некоторые признаки табулят появляются только на поздних стадиях их роста. Как, например, у парастриатопор ювенильные стадии полипняка морфологически тождественны взрослым формам стриатопор и только на поздних стадиях развития появляются типичные для парастриатопор признаки ("стереоплазматическое кольцо").

Популяционное население — совокупность колоний, живших (или живущих) одновременно в пределах непрерывного ареала. Непрерывность ареала исчисляется радиусом половой активности бионтов (колоний). Популяционное население складывается из живших (или живущих) одновременно популяционных поколений. В ископаемом состоянии популяционное население устанавливается по автохтонным захоронениям колоний, приуроченных к одной поверхности напластования пород, т.е. древнему дну бассейна (биотопу), в период седиментационной паузы. В плане (по латерали) различаются центральная часть населения с большой плотностью колоний и периферическая часть с малой плотностью бионтов. Латеральные границы населений, таким образом, могут устанавливаться на основе изучения частот плотности колоний, которые фиксируют дискретность между смежными совокупностями.

Изменчивость в пределах популяционного населения обусловлена физиологическими связями живущих и перекрестно оплодотворяющихся колоний и единственно реальна. Популяционная и видовая изменчивость является обобщенной, так как она суммирует изменчивость разобценных во времени поколений и населений. Таким образом, изменчивость некоторых признаков населения основателей популяции может дискретно соотноситься с изменчивостью тех же признаков у населений на заключительном этапе развития популяции. Это в основном обуславливается направленным отбором или экологическими причинами.

Основной метод изучения изменчивости в популяционных населениях сводится к установлению частот распределения количественных признаков или фенотипов. Как показывает практика (Тесаков, 1978; Соколов, Тесаков, 1984), распределение частот признаков у населений табулят подчиняется биномиальному или логарифмическому законам при изменении некоторых вариантов признака в 10 раз.

Наиболее ценные сведения при изучении популяционных населений могут быть получены по генетике популяций, т.е. по выявлению генетически обусловленных признаков, так как здесь анализируются разные частоты признаков у колоний, в общем существовавших в одинаковых условиях среды. Так, например, значительная разница модальных диаметров кораллитов у колоний одного вида, живущих рядом на плоском дне, может быть объяснена только генетически.

Популяция — совокупность популяционных населений, непрерывно развивающихся во времени, т.е. это совокупность особей определенного вида в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений, населений), населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров. Эта совокупность отделена от соседних таких же

совокупностей данного вида той или иной степенью давления или иных форм изоляции. Генетической основой популяции является общий генофонд (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Готов, 1973; Майр, 1968; Тесков, 1978).

Ареал популяции устанавливается на основе суммирования ареалов популяционных населений. Ареал разных популяций может быть: стабильным, при продолжительном развитии на одном биотопе; пульсационным, при наличии значительных флуктуаций численности и сокращения ареалов популяционных населений, и миграционным, в случае резких односторонних смещений популяционных населений при развитии во времени.

Тафономия коралловых популяций достаточно проста по сравнению с другими организмами, ведущими неприкрепленный образ жизни, так как установление автохтонности захоронения колоний не представляет никаких трудностей. Зарождение популяции определяется по первым ее основателям, т.е. по установлению в стратиграфической последовательности первого населения табулят какого-либо вида, после полного отсутствия полипняков в нижележащих слоях, либо после стратиграфических перерывов. Вымирание же определяется по полному исчезновению колоний этого вида в непрерывной смене популяционных населений или ограничивается стратиграфическим перерывом в изучаемой последовательности слоев. Латеральные границы устанавливаются, как и у популяционных населений, по частотам распределения полипняков при изучении геологических или стратиграфических профилей.

Популяции табулят, как и у других групп организмов, представляют собой генетически, морфологически и физиологически гетерогенные совокупности колоний, поэтому их изменчивость является естественной как в отдельных населенных, так и в ряду последовательных населений формирующихся в результате естественного отбора. В результате этого изучения изменчивости популяций табулят ведется параллельно с установлением объема самой популяции. А это значит, что популяционный анализ начинается с момента исследования всей автохтонной совокупности табулят (таксоцена), входящей в тафоценоз последовательно сменяющихся друг друга слоев. И только после того, как все, входящие в тафоценоз, колонии без "остатка" будут отнесены на основе дискретности признаков к той или иной биологической совокупности, т.е. к популяциям, может вестись исследование в пределах каждой такой совокупности. Этим существенно отличается методика установления биологических категорий и их изменчивости при популяционном анализе от методики установления таксонов при типологических исследованиях на основе типовых экземпляров, т.е. голотипов, когда формально, на усмотрение исследователя, определяется шаг возможного отклонения по признакам в пределах одного таксона. В этом случае в пределах одной популяции может быть выделено множество таксонов.

Основными методами изучения изменчивости популяций табулят в настоящее время являются методы вариационной статистики, основанные на анализе распределения частот признаков, подчиняющихся биномиальному закону и анализу корреляционных связей признаков, который позволяет обосновывать морфофункциональное единство этих биологических совокупностей.

Изменчивость в пределах видовых популяций иногда бывает очень значительной. Так, крайние варианты популяции по количественным константам признаков могут отличаться друг от друга в 10 раз. В среднем же изменение количественных и мерических признаков в популяциях табулят определяется в 2—4 порядка. Широта изменчивости популяций

табулят определяется генофондом и тесно связана с условиями их обитания. Генофонд популяций во многом зависит от генофонда основателей популяций и ширины и качества экологической ниши. Реализованная экологическая ниша в ареале распространения популяции в биоценотическом аспекте именуется биосинузией, а в биогеоценотическом аспекте — синузией. Эти подразделения удобны для рассмотрения изменчивости популяции не только как таковой, но и в связи с развитием ее совместно с другими видами и в зависимости от условий косной среды. В случае узкого генофонда у основателей популяции и постоянства реализованной экологической ниши изменчивость популяции также узка и постоянна на протяжении всего существования популяции. Если в будущей нише большой процент составляет прогрессирующая ниша, то создаются условия для расширения генофонда путем перекрестного оплодотворения с постоянным наращиванием крайних вариантов изменчивости признаков. При таких условиях популяция может достигнуть очень широкой гено- и фенотипической изменчивости. В случае реализации будущей экологической ниши основателями популяции, обладающими широким генетическим запасом, фенотипическая изменчивость популяций является сразу широкой. Это происходит при быстрой миграции на новый биотоп многочисленных разнообразных планул из центральных популяций, обладающих практически всем набором фенотипической изменчивости вида. При развитии такой популяции имеющаяся изменчивость может расширяться (при наличии прогрессирующей ниши) или сужаться под действием стабилизирующего отбора. Таким образом, разные популяции одного вида могут иметь и разную, до дискретной, фенотипическую изменчивость.

В пределах популяций табулят, помимо возрастных групп (поколений и населений), иногда четко обособляются группировки колоний банкового и биогермного типов, которые, по-видимому, могут именоваться демами. Кроме того, в пределах популяций табулят развивались мутанты и морфы.

Мутант (ы) — мутантная форма по фенотипу или группа мутантных бионтов (колоний). К мутантным формам относятся организмы, отличающиеся от первоначального типа индивидуальным отклонением, возникшим в результате мутаций. Исходя из этого определения, мутанты можно зафиксировать на палеонтологическом материале только при тщательном изучении смены популяционных поколений и населений, так как они выявляются не сами по себе, а на основе сопоставления с исходными формами.

Наиболее четко мутанты могут быть установлены в популяциях, образующих моновидовые сообщества, или в популяциях, входящих в таксономические ценозы табулят, представленные видами, значительно удаленными друг от друга в родственном отношении, т.е. значительно расходящиеся по морфологии. В этом случае мутантные формы обычно устанавливаются однозначно, так как исключается возможность выбора их происхождения. Отличие мутантов от предковых форм, как правило, незначительное и выражается в отклонениях по одному, реже по двум зависимым признакам. В этом случае мутанты выявляются на основе изучения частот развития этого (этих) признака в процессе развития популяции. Развитие остальных признаков в мутантных колониях полностью подчиняется законам развития признаков исходного населения популяции.

Примером мутантных форм могут служить колонии в популяциях шпигельных фавазитид с развитием сквамупного или септального типа септальных образований, появления в популяциях поровых табулят соединительных образований типа солений, появления в совокупностях табулят, обладающих угловыми порами, бионтов со стенными порами

и т.д. В процессе микроэволюционных преобразований мутанты могут быть реализованы, когда становятся основателями новых таксонов, либо могут быть растворены в исходных формах. Этот процесс будет обсуждаться при характеристике полувидов.

Морфа — различные экологические формы, т.е. группы бионтов в популяции с разными вариантами признаков. Полиморфизм в популяциях табулят наиболее ярко проявляется только по типу строения колоний и их форме. Например, в популяциях массивных табулят встречаются морфы с цепочечным габитусом колонии, или в популяциях с полусферическими и комковатыми формами колоний могут встречаться морфы с пальцеобразными, ветвистыми выростами.

Популярый — совокупность в пространстве и времени слабо изолированных популяций, в пределах которой наблюдается клинальная или волновая изменчивость (Тесаков, 1974, 1978, 1982). Ареал популярия обычно не выходит за рамки седиментационного бассейна. Популярый является составной частью биома бассейна, так же как конкретные популяции составляют биоценозы. Поскольку седиментационный бассейн в какой-то степени представляет собой замкнутую систему (биогеом), то и развитие в нем видовых популяций подчинено этой системе и связано определенными правилами.

При равномерном расселении популяций в бассейне и плавной смене условий среды в ряду центральных и периферических популяций наблюдается клинальная изменчивость. В этом случае понятие о популяции отвечает понятию клина (Huxley, 1939). Для такого типа популярия могут быть составлены фенографические карты по изменениям в пределах популярия каких-либо фенотипических признаков. При значительной дифференциации бассейна седиментации, а значит, и популяций изменчивость становится волновой (Тесаков, 1978). В этом случае смежные популяции могут иметь значительные разрывы по величинам признаков, но для популярия в целом изменение признаков является непрерывным. В развитии клинальной и волновой изменчивости и заключается новое качество выделяемой биологической категории.

При развитии вида в одном бассейне популярий может соответствовать всему объему вида. При политипической структуре вида популярий может соответствовать подвиду или выступать как его подразделение. Такая структура внутривидовых подразделений свойственна политипическому виду при аллопатрическом видообразовании, когда оно протекает при географической изоляции популяций.

При симпатрически-аллопатрическом видообразовании стадии популярия и подвида обычно минуются, заменяясь стадией полувида и надвида.

Полувид — популяции, не достигшие уровня вида. Процесс образования полувидов закладывается при образовании в исходной популяции вида мутантных форм. Вначале мутантные формы являются неотъемлемой частью исходного вида (популяции), расширяя его фенотипическую изменчивость. Стадия же образования полувидов начинается с момента расщепления исходной видовой популяции и расселения мутантных форм, которые уже могут образовывать самостоятельные популяции. Дальнейшее развитие может идти в двух направлениях — по пути репродуктивной изоляции, т.е. полного расщепления исходной популяции и обособления мутантных популяций в самостоятельный вид, либо по пути растворения мутантных популяций в исходных, когда стадия полувида не достигает видовой стадии. В неразрывной связи с понятием о полувиде находится понятие о надвидах.

Надвид — монофилетическая группа популяций в стадии развития полу-

видов. При бинарном расщеплении видов на полувиды надвид состоит из двух полувидов. При интенсивном расщеплении надвид может включать достаточно большое количество полувидов, причем на разных стадиях развития надвида число включаемых в него полувидов может быть различным. Так, в филетической цепи развития видов *Calamopora alveolaris* Goldf. — *Favosites gothlandicus* Lam. на первой и последней стадиях развития одноименный надвид включает только по два полувида, тогда как на средней стадии развития в его состав входят пять полувидов (Тесаков, 1982). Такая структура надвида была создана последовательным появлением мутантов, обладающих солениями и стенными порами, при последовательном исчезновении исходных форм.

При установлении полувидов и надвидов необходимо площадное изучение седиментационного бассейна для анализа симпатрически и аллопатрически развитых популяций, существовавших одновременно и в развитии. В какой-то степени этот процесс может имметироваться и только по центральной зоне видообразования, т.е. восстанавливаться при изучении стратиграфического разреза в одной фациальной зоне. В этом случае в стратиграфической последовательности слоев фиксируются перемежающиеся смешанные и изолированные популяции полувидов. В нижней части разреза развиты популяции только родоначального вида, а в верхней его части — только популяции вида потомка. Таким образом, стадия надвида может быть зафиксирована в стратиграфической последовательности первым появлением изолированных популяций мутантов и по исчезновению смешанных популяций, включающих разные полувиды.

Подвид — изолированные в пространстве и времени популяции, популярии, потенциально способные скрещиваться, но обладающие специфическим набором наследованных признаков. В краткой формулировке подвид — это географическая или хронологическая разновидность вида. У табулят наиболее определено о понятии подвида можно судить на примере *Favosites gothlandicus* Lam. у которого подвиды обособляются по разным способам бесполого размножения и по некоторой перестройке в структуре скелетных элементов (Тесаков, 1973). Методы изучения подвидов аналогичны методам изучения популярий или видов.

Вид — совокупность популяций, популярий, подвидов, потенциально способных скрещиваться. В естественных условиях среды разные виды биологически изолированы друг от друга. С политипических позиций вид представляет сложную развивающуюся систему в большинстве случаев гетерогенных популяций, которая в каждом конкретном случае может иметь свои специфические черты. Каждый вид индивидуален, имеет свой ареал, свою изменчивость и требует специфического подхода в его изучении. Табуляты в этом отношении не являются исключением из правил. По широте географического, временного распространения и изменчивости виды табулят достаточно четко подразделяются на несколько групп, каждая из которых характеризуется определенным типом морфологии и развивается по определенным правилам.

Виды, существовавшие кратковременно в пределах одного бассейна, обычно монотипичны, их популяции слабо изолированы, фенотипическая изменчивость слабая или отсутствует. Объем видов и их ареал четко оконтурены. Популяции вида существуют в различных фациальных обстановках, а влияние на изолированность вида биотических и косных факторов среды также слабое. Это связано с географической изоляцией популяций, несущих незначительный запас генотипической изменчивости, а при кратковременном существовании они не успевают реализовать свой потенциальный запас в этом отношении. К этой же группе относятся и

виды, кратковременно существовавшие в пределах нескольких или многих бассейнов, характерной чертой которых является быстрое расселение основателей популяций, содержащих узкий запас гено- и фенотипической изменчивости.

Виды, непрерывно продолжительно существовавшие в одном бассейне и кратковременно — в смежных бассейнах, обладают широкой фенотипической изменчивостью как по количественным признакам, так и по образованию разных морф. Однако у таких видов наблюдается резкая дифференциация по изменчивости признаков в разных районах (бассейнах). В бассейне, в котором вид развивался непрерывно продолжительное время, легче всего наблюдать его изменчивость. Это связано со способностью вида занимать будущую экологическую нишу, постоянно наращивая численность и наследственную изменчивость, в результате чего расширяется и потенциальный запас приспособительной изменчивости. При пульсирующем кратковременном расселении вида в смежных бассейнах образуются популяции, несущие только часть гено- и фенотипической изменчивости, уже развивающиеся по принципу кратковременного существования вида в одном бассейне. Кроме того, в разные бассейны могут расселиться и разные морфы. В этом случае популяции вида в смежных бассейнах могут иметь даже дискретную изменчивость по некоторым признакам. Это правомочно и при пульсирующем заселении смежного бассейна иммигрантами основного бассейна, так как в разное время в смежный бассейн попадают основатели, несущие разный запас изменчивости. Таким образом, при изучении этих видов необходимо вести исследование по всему их ареалу, в противном случае кратковременные популяции, содержащие небольшой и разный запас фенотипической изменчивости, могут быть отнесены на основе разницы морфологических признаков к разным видам.

Виды, продолжительно, но прерывисто существовавшие в пределах смежных или многих бассейнов, имеют достаточно широкую фенотипическую изменчивость. Это обычно стенобионтные формы, приспособленные к жизни в определенных фациях и захороненные в пределах монофациальных слоев. Они обладают лоскутным или линейным развитием популяций, приуроченных к определенным зонам бассейна. В пределах одного бассейна экологические ниши таких видов возникают спорадически либо латерально мигрируют, иногда с резким смещением фациальных зон. В силу этого популяции стенобионтных видов значительно разобщены как в пространстве, так и во времени, как в пределах одного, так и в пределах нескольких бассейнов. А это значит, что каждая из них имеет свои специфические черты развития, в силу чего изменчивость популяций таких видов является, как правило, волновой, а у многих популяций, расположенных в крайних средах, может быть и дискретной. Чтобы доказать наличие непрерывной изменчивости между такими популяциями, необходим достаточно большой материал по промежуточным популяциям этого вида, что можно осуществить при исследовании всего бассейна седиментации в целом. Методы исследования таких видов наиболее сложные, а иногда для отнесения нескольких популяций к одному виду может помочь только использование биологических правил и законов, установленных по анализу других, близко родственных или гомологичных видов.

Виды, непрерывно и продолжительно существовавшие в пределах многих бассейнов, имеют чрезвычайно широкую фенотипическую изменчивость. Это эврибионтные виды, жившие в широком диапазоне фациальной гаммы бассейна. Центральные популяции, обладающие большой численностью населения, несут практически полный запас фенотипической изменчивости и приурочены к оптимальной для существования вида фациальной

зоне. Периферические популяции располагаются в смежных фациальных зонах, причем численность и широта изменчивости в них уменьшается клинально к периферии. Широта распространения вида по фациальным зонам контролируется его эврибионтностью. Наиболее пластичным по отношению к условиям среды у табулят являлся *Favosites gothlandicus*, который мог существовать практически во всех типовых фациальных зонах, за исключением зон сильно засоленных или опресненных лагун и глубоководной бассейновой зоны, где практически не мог существовать ни один из видов табулят. Захоронения популяций табулят эврибионтных видов приурочены, как правило, к непрерывной гамме полифациальных слоев как в латеральной, так и в стратиграфической последовательности. А это значит, что в одном стратиграфическом разрезе можно установить непрерывную смену захоронений популяционных населений на протяжении значительного отрезка, включающего непрерывные ритмы или циклы фациальных обстановок, благоприятных для развития таких видов. Ввиду широты географического и стратиграфического диапазона захоронений центральных популяций и большой их численности изучение изменчивости таких видов не представляет больших трудностей, так как широта изменчивости периферических и изолированных популяций обычно не выходит за рамки изменчивости центральных популяций и отражена в возрастных их флуктуациях.

Для установления изменчивости и объемов таксонов видового ранга, кроме традиционных методов, необходим стратиграфический, биологический, биоценотипический контроль. Методы контроля, как правило, упускаются при исследовании видов, полностью подменяясь морфологическими методами, хотя в некоторых случаях только они могут давать ответы на интересующие исследователя вопросы.

Стратиграфический контроль осуществляется с помощью соотношений конкретных, местных, региональных биозон вида с общей его биозонной. Конкретная биозона определяется по распределению конкретных популяций вида в пределах одного стратиграфического участка (разреза). Местная и региональная биозоны определяются соответственно рамками распространения вида в пределах стратиграфических районов и регионов. Общая биозона охватывает все время существования вида. Уровни появления и исчезновения видов отмечают биогоризонты, а интервалы между этими уровнями, характеризующие совместное распространение видов, — интерзоны (Хедберг, 1978; Соколов, Тесаков, 1984). На основании анализа биогоризонтов и интерзон устанавливается последовательность геологических событий, а по анализу биозон разного ранга — последовательность развития вида и пути его миграций. Основное внимание при стратиграфическом контроле уделяется установлению в популяциях последовательности появления и исчезновения признаков и соотношения признаков по всему ареалу вида в его развитии.

Биологический контроль основан на анализе близкородственных видов, т.е. гомологического их развития. Установленные правила и законы в развитии одних видов помогают установить и объяснить структуру других видов и выявить общее закономерности в их развитии. К биологическому контролю относится и сравнительный анализ в параллельном развитии эври- и стенобионтных видов. Этот анализ позволяет наиболее определенно фиксировать генетические и модификационные признаки у разных видов, так как при совместном существовании видов модификационные их признаки часто развиваются гомологично, генетические же признаки остаются неизменными.

Биоценотипический контроль заключается в сравнительном анализе био-

ценозов, в которые входит исследуемый вид. Анализ таких сообществ позволяет выявить прямые и обратные связи исследуемого вида с разными членами сообществ и на основании этих связей проследить направленное развитие вида в пространстве и времени. Доминантные и субдоминантные виды биоценозов имеют, как правило, яркую выраженность всех признаков и обладают значительной фенотипической изменчивостью. Если вид входит в биоценоз как рядовой член, часть этой характеристики теряется. Кроме того, синхронное (прямое или обратное) изменение признака у многих членов в разных биоценозах дает основание считать этот признак модифицированным.

Биогеоценотический контроль заключается в сравнительном анализе биогеоценозов, приуроченных к определенным фаціальным зонам бассейна. При наличии экосистемной модели развития биогеоценозов в седиментационном бассейне анализ развития вида ведется в рамках этой модели, где учитывается влияние на исследуемый вид как биотических, так и абиотических факторов в их взаимосвязи. Биогеоценотический контроль может быть осуществлен и при исследовании отдельных участков и районов седиментации. В этом случае в стратиграфическом разрезе участка или района устанавливается общая биозона вида. Далее, по анализу биогеоценозов, входящих в эту биозону, строится идеализированный профиль фаціальных зон бассейна, на который и разносятся все популяции вида, существовавшие в рамках общей его биозоны. Основным методом построения такого профиля является метод разворота временного фаціального ряда на латераль (Соколов, Тесаков, 1984) в соответствии с правилом Головкинского-Вальтера. Таким образом, могут быть выявлены закономерности в развитии вида в бассейне как общие, так и по отдельным фаціальным зонам. Этому анализу у видов табулят могут быть подвержены такие признаки, как численность, плотность, жизненные формы, размерность колоний и размерность признаков внутри колоний. Все это позволяет рассматривать виды табулят как сложно развивающуюся систему и достаточно четко оконтуривать объемы видов, несмотря на их широкую фенотипическую изменчивость, которая при комплексном изучении объектов в конечном итоге всегда может быть объяснена теми или иными биологическими или экологическими правилами и законами.

Классификация видов табулят основана в основном на двух способах. Первый связан с выделением родовых групп по способу морфологического родства, а второй — по способу филогенетических взаимоотношений. Наиболее эффективна классификация, основанная на комплексе этих способов. Учитывая, что филогенетические связи на уровне видов у табулят еще слабо выявлены, основной способ их классификации в настоящее время — морфологический.

Существует также целая система экологической классификации, в которую включаются и виды табулят (по способу отношения к факторам среды, питанию и т.д.). Учитывая, что экологическая классификация является классификацией функций, а не видов как таковых (Одум, 1975), здесь она не рассматривается.

Установление таксонов табулят крупного ранга основано на филогенетических связях, определяемых по способу морфологического родства, при контроле стратиграфического распространения видов и родов (Соколов, 1955). Установление рангов и объемов этих подразделений специфично для каждой филетической линии и нуждается в специальном обсуждении.

ЛИТЕРАТУРА

- Вавилов Н.И.* Линеевский вид как система. — Тр. Бюро прикл. ботаники, генетики и селекции, 1931, 26, с. 109–134.
- Златарски В.Н., Эстеллелла Н.М.* Склерактинии Кубы. София: Изд-во Болг. АН, 1980. 312 с.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 598 с.
- Майр Э.* Популяции, виды, эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Международный стратиграфический справочник/Под ред. Х. Хедберга. М.: Мир, 1978. 226 с.
- Мюнтцинг А.* Генетика: Общая и прикладная. М.: Мир, 1967. 610 с.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Соколов Б.С.* Систематика и история развития палеозойских кораллов Anthozoa Tabulata. В кн.: Вопросы палеонтологии. Л.: Изд-во. 1950. ЛГУ, т. 1, с. 103–134.
- Соколов Б.С.* Табуляты палеозоя европейской части СССР. Введение. Общие вопросы систематики и истории развития табулят (с характеристической морфологически близких групп). Л.; М.: Гостоптехиздат, 1955. 527 с.
- Соколов Б.С.* Табуляты. — В кн.: Основы палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 192–265.
- Соколов Б.С.* О системе кораллов табулята. — В кн.: Табулятоморфные кораллы ордовика и силура СССР. М.: Наука, 1965, с. 5–9.
- Соколов Б.С.* Успехи и задачи изучения древнейших кишечноротовых. — В кн.: Табуляты и гелиопитиды палеозоя СССР. М.: Наука, 1971, с. 6–11.
- Соколов Б.С.* Древние Cnidaria. Введение. — В кн.: Древние Cnidaria. Новосибирск: Наука, 1974, т. 1, с. 5–7.
- Соколов Б.С., Тесаков Ю.И.* Новый род табулят раннего девона Подолии. — ДАН СССР, 1968, т. 179, № 1, с. 202–205.
- Соколов Б.С., Тесаков Ю.И.* Популяционный биоценотический и биостратиграфический анализ табулят. Подольская модель. Новосибирск: Наука, 1984. 000 с.
- Тесаков Ю.И.* Оценка количественных признаков фавозитид на примере *Pachyfavosites kozlowskii* Sokolov. — Палеонтол. журн., 1968, № 2, с. 14–20.
- Тесаков Ю.И.* Фавозитиды Подолии. М.: Наука, 1971. 116 с.
- Тесаков Ю.И.* Изменчивость диаметра кораллитов и пор у *Favosites gothlandicus* и ее связи с условиями обитания. — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. Новосибирск: Наука, 1973, с. 84–92.
- Тесаков Ю.И.* Внутривидовые подразделения табулят и их изменчивость с позиций биологической концепции вида. — В кн.: Древние Cnidaria. Новосибирск: Наука, 1974, с. 128–131.
- Тесаков Ю.И.* Табуляты. Популяционный, биоценотический и биостратиграфический анализ. М.: Наука, 1978. 262 с.
- Тесаков Ю.И.* О видообразовании у табулят (полувиды, надвиды). — В кн.: Силур Сибирской платформы. Разрезы, фауна и флора северо-западной части Тунгусской синеклизы. М.: Наука, 1982, с. 101–114.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.* Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Яблоков А.В.* Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций. — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982, с. 3–14.
- Hill D.* Tabulata. — In: Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence (Kans.), 1981, pt F, p. F430–F762.
- Hill D., Stumm E.C.* Tabulata. — In: Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence (Kans.), 1956, pt F, p. F444–F447.
- Huxley J.S.* Cines an auxiliary method in taxonomy. — Bijdr. dierk., 1939, bd. 27, blz. 491–520.
- Johannsen W.* Uber Erbllichkeit in Populationen und reinen Linien. Jena: Fischer, 1903.
- Veron J.E.N., Pichon M.* Scleractinia of Eastern Australia. Canberra: Austral. Gov. Publ. Serv., 1976. Pt I. 86 p.
- Veron J.E.N., Pichon M., Wijsmann-Best M.* Scleractinia of Eastern Australia. Canberra: Austral. Gov. Publ. Serv., 1977. Pt II. 233 p.

ОБЪЯСНЕНИЯ ТАБЛИЦ¹

Т а б л и ц а I

- Фиг. 1— 2. *Trachysphaeridium magnum* Tim., X 400
Арх. обл., Зимний берег; верхний венд, редкинский горизонт, зимнегорские слои
- Фиг. 3. *Leiosphaeridia gigantea* (Scher.), X 400
Отложения и возраст те же
- Фиг. 4. *Leiosphaeridia effusa* (Scher.), X 600
Отложения и возраст те же
- Фиг. 5. *Leiotrichoides typicus* Herm., X 600
Отложения и возраст те же
- Фиг. 6. *Orygmatosphaeridium rubiginosum* Andr., X 600
Отложения и возраст те же
- Фиг. 7. *Kildinella hyperboreica* Tim., X 600
Отложения и возраст те же
- Фиг. 8. *Volyniella valdaica* Scher. et Aseeva, X 600
Отложения и возраст те же
- Фиг. 9. *Volyniella* sp., X 600
Отложения и возраст те же
- Фиг. 10. *Leiosphaeridia* sp., X 600
Отложения и возраст те же
- Фиг. 11. *Oscillatorites wernadskii* Scher., X 600
Отложения и возраст те же
- Фиг. 12. *Leiotrichoides typicus* Herm., X 600
Отложения и возраст те же
- Фиг. 13. *Oscillatoriopsis* sp.,
Отложения и возраст те же

Т а б л и ц а II

- Фиг. 1,2. *Oscillatoriopsis magna* Tynni et Donner, X 600
Арх. обл., Зимний берег, верхний венд, редкинский горизонт, зимнегорские слои
- Фиг. 3,4. *Tortunema* aff. *sibirica* Herm., X 600
Отложения и возраст те же
- Фиг. 5. *Oscillatoriopsis constricta* Tynni et Donner., X 600
Отложения и возраст те же
- Фиг. 6. *Polytrichoides lineatus* Herm., X 600
Отложения и возраст те же
- Фиг. 7. *Oscillatoriopsis* sp., X 600
Отложения и возраст те же
- Фиг. 8. *Rudnjana* sp., X 600
Отложения и возраст те же
- Фиг. 9. *Palaeolyngbia* sp., X 600
Отложения и возраст те же

Т а б л и ц а III

- Фиг. 1. *Nimbia dniesteri* Fedonkin, X 1
Сохранилась в стадии деления. Ломозовские слои могилевской свиты венда Подольского Приднестровья
- Фиг. 2. *Ovatoscutum concentricum* Glaessner, X 1

¹ Фототаблицы см. между стр. 96—97.

Радиальные складки — результат деформаций, зимнегорские слои усть-пинежской свиты венда, Зимний берег Белого моря

- Фиг. 3. *Paliella patelliformis* Fedonkin, X 1
Ломозовские слои могилевской свиты венда, Подольское Приднестровье
- Фиг. 4. *Nemiana simplex* Palij, X 0,5
Хатыспытская свита венда, р. Хорбусуонка, Оленекское поднятие
- Фиг. 5. *Protodipleurosoma rugulosum* Fedonkin, X 1
Аборальная сторона с характерной поперечной бороздкой и отходящими от нее более тонкими морщинами. Слегка выступает округлая гастральная полость. Овальные и полукруглые образования по периферии зонтика возможно соответствуют дочерним особям
- Фиг. 6. *Cyclomedusa plana* Glaessner et Wade, X 0,7
Фрагмент аборальной стороны. Рельефо выступает центральная коническая часть в виде концентрических валиков; зимнегорские слои усть-пинежской свиты венда, Зимний берег Белого моря

Т а б л и ц а IV

- Фиг. 1. *Cyclomedusa delicata* Fedonkin, X 1
Аборальная сторона, вершина центрального конуса разрушена, на нижней трети снимка видна тонкая и регулярная концентрическая зональность. Сюзминские слои усть-пинежской свиты венда; Летний берег Белого моря
- Фиг. 2. *Ediacaria* sp., X 1
Аборальная сторона, в центре сохранился рельефо выступающий короткий прикрепительный орган. Зимнегорские слои усть-пинежской свиты венда, Зимний берег Белого моря.
- Фиг. 3. *Medusinites asteroides* (Sprigg), X 1
Ломозовские слои могилевской свиты венда, Подольское Приднестровье
- Фиг. 4. *Ediacaria* cf. *flindersi* Sprigg, X 1
Вероятно оральная сторона, хорошо заметен краевой венчик шупалец, которые берут начало на субумбрелле. Местонахождение то же
- Фиг. 5. *Kaisalia mensae* Fedonkin gen. et sp. nov., X 0,5
Голотип, ПИН № 3993/284; крупное дисковидное тело дифференцировано на три зоны: внутреннюю, среднюю и внешнюю, разделенных рельефными валиками. В каждой из зон наблюдаются относительно широкие и плоские концентрические кольца близкой ширины, разделенные тонкими бороздками. Зимнегорские слои усть-пинежской свиты венда. Зимний берег Белого моря
- Фиг. 6. *Hiemalora stellaris* Fedonkin, X 0,7
Хатыспытская свита венда, р. Хорбусуонка. Оленекское поднятие

Т а б л и ц а V

- Фиг. 1. *Bonata septata* Fedonkin, X 1
Зимнегорские слои усть-пинежской свиты венда, Зимний берег Белого моря
- Фиг. 2. *Elaenia asevae* Fedonkin, X 2
Ломозовские слои могилевской свиты венда, Подольское Приднестровье
- Фиг. 3. *Hiemalora stellaris* Fedonkin, X 1
Аборальная сторона. У экземпляра вверху хорошо видны многочисленные бугорки в области зонтика, вероятно отвечающие репродуктивным органам. Зимнегорские слои усть-пинежской свиты венда, Зимний берег Белого моря
- Фиг. 4. *Eoporpita medusa* Wade, X 1
Оральная сторона, месторождения то же
- Фиг. 5. *Hiemalora* cf. *stellaris* Fedonkin, X 1,3
Оральная сторона. Ломозовские слои могилевской свиты венда, Подольское Приднестровье
- Фиг. 6. *Armillifera parva* Fedonkin, X 3
Ергинские слои усть-пинежской свиты, Зимний берег Белого моря
- Фиг. 7. *Evmiaksia aksionovi* Fedonkin gen. et sp. nov., X 1
Голотип, ПИН № 3993/657, в центре уплощенного зонтика располагается округлая зона с рельефо выступающими образованиями, расположенными радиально. Эти образования вероятно соответствуют гонадам. Зимнегорские слои усть-пинежской свиты венда, Зимний берег Белого моря

Т а б л и ц а V I

- Фиг. 1. *Anfesta stankovskii* Fedonkin gen. et sp. nov., X 1
Голотип внизу, ПИН № 3993/260. Мелкие дисковидные медузы с характерной трехлучевой симметрией. Зонтик расчленен на узкие клиновидные лопасти, внешние части которых дважды раздваиваются. Удлиненные широкие валки, отходящие от центра, соответствуют гонадам. Зимнегорские слои усть-пинежской свиты венда, Зимний берег Белого моря
- Фиг. 2. 5, 7, 8. *Tribrachidium heraldicum* Glaessner
2,5 — негативный гипорельеф, хорошо сохранились отпечатки дуговидных каналов, изогнутых против часовой стрелки и отходящих от их проксимальных частей коротких дивертикул, которые могут интерпретироваться и как репродуктивные органы, 2 — X 2, 5 — X 6, ергинские слои усть-пинежской свиты венда, Зимний берег Белого моря, 7 — позитивный эпирельеф, многочисленные тонкие радиальные бороздки впадают в три дуговидных углубления, которые, возможно, соответствуют ротовым щелям. Слеспек соответствует поверхности оральной стороны, X 4, зимнегорские слои усть-пинежской свиты венда, Зимний берег Белого моря. 8 — негативный гипорельеф, X 3, хорошо сохранилась распределительная система, в том числе тончайшие радиальные каналы, отходящие от дистальных частей трех главных каналов. Бугорки на вогнутых частях главных каналов возможно соответствуют углублениям ротовых щелей. Ломозовские слои могилевской свиты венда Подольского Приднестровья
- Фиг. 3. *Conomedusites* sp., X 1
Юная особь, зимнегорские слои усть-пинежской свиты венда, Зимний берег Белого моря
- Фиг. 4. *Conomedusites lobatus* Glaessner et Wade, X 1
Аборальная сторона. Ломозовские слои могилевской свиты венда, Подольское Приднестровье
- Фиг. 6. *Albumares brunsaе* Fedonkin, X 5
Зонтик слегка деформирован, что вызвало небольшое смещение гонад относительно центра. Сюзминские слои усть-пинежской свиты, Летний берег Белого моря

Т а б л и ц а V I I

- Фиг. 1—8. *Vendotaenia antiqua* Gnilovskaya
1 — обр. Др-537, X 1, слоевица на породе; Белоруссия, скв. Дрисса (Вернедвинск), гл. 537—541 м, валдайская серия, котлинский горизонт; 2 — обр. L-80-1, X 2, ветвящееся слоевище на породе; Восточная Польша, скв. Лопанник, гл. 5448, 4—5449, 3 м, верхний венд, любельская серия; 3 — преп. Ров-29—1, X 100, фрагмент слоевища со спорангиями, амплитудный микроскоп; 4 — преп. Др-537-1, X 6000, сканирующий микроскоп; 5 — преп. Др-537-2, X 800, аноптральный микроскоп; 6 — преп. Др-537-3, X 900, фазово-темнопольная насадка; 7 — преп. Др-537-4, X 7000, пленка на поверхности слоевища, тонкий срез, электронный микроскоп; 8 — преп. Д-537-5, X 150, фрагмент слоевища, интерференционный микроскоп

Т а б л и ц а V I I I

- Фиг. 1. *Pteridinium simplex* Gürich, X 2
Топотип, кварциты Куибиц (Pflüg, 1970a)
- Фиг. 2. *Rängea schneiderhöhni* Gürich, X 2
Топотип, кварциты Куибиц (Pflüg, 1970b). Ранее (Gürich, 1930; Treatise, 1956) считалась представителем гребневиков (Stenophora)
- Фиг. 3. *Charniodiscus concentricus* Ford (-Arborea arborea Glaessner et Wade) (Cloud, Glaessner, 1982).
Серия Чаривуд Англии
- Фиг. 4. *Pennatulula phosphorea* Linnaeus
Типовой вид типового рода пеннатулид. Приведен для сравнения (Urania Tierreich, Bd 1, Berlin, 1967)
- Фиг. 5. *Tribrachidium heraldicum* Glaessner
Голотип (Glaessner, 1979). Кварциты Паунд Южной Австралии
- Фиг. 6. *Dickinsonia costata* Sprigg, X 1,25
Голотип (Sprigg, 1947). Кварциты Паунд Южной Австралии
- Фиг. 7. *Vendia sokolovi* Keller, X 3
Голотип, венд Восточно-Европейской платформы (Келлер, 1969)
- Фиг. 8. *Cyclomedusa davidi* Sprigg, X 1,3
Голотип (Sprigg, 1947). Кварциты Паунд Южной Австралии

СОДЕРЖАНИЕ

От авторов	3
ВЕНДСКИЙ ЭТАП ИСТОРИИ ЗЕМЛИ	4
<i>Е.М. Аксенов.</i> Венд и его историко-геологическая позиция	4
<i>А.Л. Рагозина.</i> Микрофоссилии беломорской биоты венда и их стратиграфическое значение	25
<i>М.А. Федонкин.</i> Проморфология вендских Radialia	30
<i>М.Б. Гниловская.</i> О природе Vendotaenides	58
<i>А.Б. Ивановский.</i> Вендский этап эволюции органического мира	65
СТРАТИГРАФИЯ ОРДОВИКА И СИЛУРА	72
<i>И.Ф. Никитин.</i> Ордовик	72
<i>Д.Л. Кальо.</i> Силур	94
ПАЛЕОЗОЙСКИЕ КОРАЛЛЫ	107
<i>А.Б. Ивановский.</i> Система кораллов: успехи и перспективы	107
<i>Ю.И. Тесаков.</i> Принципы установления и изменчивость таксонов табулят	111
Объяснения таблиц	124

СТРАТИГРАФИЯ И ПАЛЕОНТОЛОГИЯ ДРЕВНЕЙШЕГО ФАНЕРОЗОЯ

Утверждено к печати Отделением геологии, геофизики и геохимии

Редактор издательства **Е.Ю. Федорова**. Художник **Н.А. Фильчагина**
Художественный редактор **И.Ю. Нестерова**. Технический редактор **Г.И. Астахова**
Корректор **Л.А. Агеева**

Набор осуществлен в издательстве на наборно-печатающих автоматах

ИБ № 27752

Подписано к печати 09.04.84. Т—05562. Формат 60 X 90 1/16
Бумага для глубокой печати. Гарнитура Универс. Печать офсетная
Усл.печ.л. 8,0 + 0,5 вкл. Усл.кр.-отт. 8,7. Уч.-изд.л. 11,6
Тираж 650 экз. Тип. зак. 1330. Цена 1 р. 70 к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП—7, Москва В—485, Профсоюзная ул., д.90
Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В—34, 9-я линия, 12

УДК 551.72

Венд и его историко-геологическая позиция. Аксенов Е.М. — В кн.: Стратиграфия в палеонтология древнейшего фанерозоя. М.: Наука, 1984.

В стратотипической области, на Восточно-Европейской платформе, венд широко распространен и представлен нижним (лапландский и волынский горизонты) и верхним (валдайская серия и ровенский горизонт) подразделениями. Балтийская серия историко-геологически тесно связана с вендом.

Илл. 1, табл. 1, библиогр. 39 назв.

УДК 551.72 (470.11) + 561.232

Микрофоссилии беломорской биоты венда и их стратиграфическое значение. Рагозина А.А. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология древнейшего фанерозоя. М.: Наука, 1984.

В отложениях верхнего венда (зимнегорские слои) севера Архангельской области (Зимний берег Белого моря) установлен богатый комплекс микрофоссилий растительного происхождения в ассоциации с древнейшей фауной бесскелетных Метазоя. Илл. 1, табл. 1, библиогр. 23 назв.

УДК 561.232 : 551.72

Проморфология вендских Radialia. Федонкин М.А. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология древнейшего фанерозоя. М.: Наука, 1984.

Проморфологический анализ плана строения основных групп вендских Radialia позволяет понять логику развития кишечнополостных в докембрии, указывает возможные пути становления метамерии. Илл. 1, фототабл. 4, библиогр. 29 назв.

УДК 56 (112)

О природе вендотенит. Гниловская М.Б. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология древнейшего фанерозоя. М.: Наука, 1984.

Обобщены все известные сведения о древнейших многоклеточных растениях — вендотенидах. Фототабл. 1, библиогр. 17 назв.

УДК 551.72

Вендский этап эволюции органического мира. Ивановский А.Б. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология древнейшего фанерозоя. М.: Наука, 1984.

Вендский период можно охарактеризовать как период возникновения, расцвета и вымирания древнейших многоклеточных животных.

Фототабл. 1, библиогр. 28 назв.

УДК 56 (113.3)

Ордовик. Никитин И.Ф. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология древнейшего фанерозоя. М.: Наука, 1984.

Дается общий обзор ордовикской системы, приводятся сведения о ее распространении и главных тенденциях в осадконакоплении. Илл. 2, табл. 5, библиогр. 98 назв.

УДК 56 (113.3)

Силур. Кальо Д.Л. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология древнейшего фанерозоя. М.: Наука, 1984.

Обобщены все известные данные по стратиграфии и проблеме границ силура. Табл. 3, библиогр. 35 назв.

УДК 563.6

Система курганов — достигнутые успехи и перспективы. Ивановский А.Б. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология древнейшего фанерозоя. М.: Наука, 1984.

Главнейшая задача в области разработки системы курганов — установление связей палеозойских и мезозойско-кайнозойских их представителей.

Библиогр. 16 назв.

УДК 563.67

Принципы установления и изменчивость таксонов табулят. Тесак Ю.И. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология древнейшего фанерозоя. М.: Наука, 1984.

В статье разбираются принципы установления внутривидовых подразделений табулят. Библиогр. 30 назв.

1р. 70 к.

42075