

10 10084

МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ТРУДОВОГО  
КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ  
М.В. ЛОМОНОСОВА

---

Геологический факультет

На правах рукописи

НЕСТОР Хелдур Эдуардович

ЭВОЛЮЦИЯ И УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПАЛЕЗОЙСКИХ  
СТРОМАТОПОРАТ

04.00.09 - палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
доктора геолого-минералогических наук

Москва - 1978

Работа выполнена в Институте геологии Академии наук Эстонской ССР.

Официальные оппоненты:

доктор геолого-минералогических наук, академик В.В.Меннер;  
доктор геолого-минералогических наук, профессор Р.Ф.Геккер;  
доктор геолого-минералогических наук О.В.Богоявленская.

Ведущее предприятие - Институт геологии и геофизики Сибирского отделения АН СССР.

Защита диссертации состоится "24" ноября 1978 г. в 13<sup>00</sup> часов на заседании Специализированного совета (Д.053.05.28) по палеонтологии и стратиграфии при Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова - П17234 Москва, В-234, Ленинские горы, МГУ, Геологический факультет, аудитория 415.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке геологического факультета МГУ.

Автореферат разослан "3" октября 1978 г.

Заверенные отзывы в двух экземплярах просим направить ученому секретарю Совета по вышеуказанному адресу.

Ученый секретарь Специализированного совета

Н.И.Маслякова

## I. Общая характеристика работы

Актуальность работы. Скелетные образования строматопорат многочисленны в карбонатных отложениях раннего и среднего палеоя. С толщами строматопоровых известняков связаны крупные месторождения нефти, бокситов, строительных материалов. Стратиграфическое расчленение, корреляция и фацциальный анализ таких перспективных на полезные ископаемые толщ часто возможны лишь при помощи строматопорат. В связи с этим в течение последних двадцати пяти лет резко возросло количество региональных таксономических и биостратиграфических работ по строматопоратам, требующих углубленного научного обобщения. В последнее время предложено несколько существенно отличающихся вариантов классификации строматопорат. Серьезные разногласия отмечаются в толковании их биологической сущности и систематического положения. Основной причиной этих разногласий является недостаточное знание происхождения и закономерностей эволюционного развития строматопорат. Практически необобщенными остались пока палеоэкологические наблюдения над строматопоратами, что тормозит их применение в фацциальном анализе и экостратиграфических последованиях. Поэтому на данном этапе исследований наиболее актуальным является выяснение общих закономерностей развития и расселения строматопорат, необходимых для стабилизации систематики и успешного применения их в биостратиграфических целях и фацциальном анализе.



Цель и задачи. Главная цель работы заключается в разработке теоретических основ для эффективного использования строматопорат в качестве индикаторов геологического времени и условий осадконакопления. Основные задачи работы следующие:

1) обоснование систематической принадлежности строматопорат; 2) выяснение путей и закономерностей их филогенетического развития; 3) разработка естественной систематики группы; 4) установление фацальной приуроченности, места и роли строматопорат в экосистемах геологического прошлого; 5) разработка некоторых теоретических вопросов эволюции биотических сообществ.

Структура работы. Работа состоит из шести основных глав (гл. 2-7), представленных так, что сначала (гл. 2) обосновывается систематическое положение и биологическая сущность группы, необходимые для интерпретации как морфологии, так и образа жизни строматопорат. Затем (гл. 3) выясняются пути и закономерности внутренней эволюции группы, послужившие основой для разработки ее естественной систематики (гл. 4). Во второй половине работы анализируются взаимоотношения строматопорат с окружающей средой. Сперва дается анализ фацального распространения строматопорат в отдельных бассейнах (гл. 5), затем обобщаются данные по фацальной приуроченности строматопорат (гл. 6) и, наконец (гл. 7), проводится экосистемный анализ представленного в двух предыдущих главах материала и формулируются некоторые общие закономерности развития экосистем.

Основные положения. Систематическое положение строматопорат нельзя определить формально, на основе морфологического сходства случайных форм, а лишь совместно с учетом страти-

графического распространения и исторического развития представителей сравниваемых групп организмов. Ранняя эволюция строматопорат проходила параллельно с ранней эволюцией гелиолитонидей. Мезозойские строматопораты через представителей семейства *Sporoporidae* эволюционируют в современные мшлепоронидея гидрокораллы. Это позволяет считать данные группы организмов родственными, занимающими в типе *Coelenterata* промежуточное положение между типичными *Hydrozoa* и *Anthozoa* и заслуживающими, очевидно, их выделения в качестве самостоятельного класса *Coenozoa*. В эволюции ранне- и среднепалеозойских строматопорат автором выделены пять крупных филогенетических стволов: массивные, пузырьчатые, ламинарные, решетчатые и неправильные строматопораты, рассматриваемые соответственно как отряды *Lophiostromatida*, *Labachiida*, *Clathrodactyida*, *Actinostromatida*. Эти филогенетические стволы отражают прогрессирующее расчленение ценосарка и скелетной постройки, обеспечивающие колонии более быстрый рост в высоту, а ценосарку — лучшую защиту от нападения врагов. Разработана филогенетическая классификация строматопорат, в которой впервые учитываются предполагаемые взаимоотношения скелетной постройки и мягких тканей. Наиболее благоприятными для обитания строматопорат были теплые платформенные и мезогеосинклинальные мелководные моря, прилегающие к низменной суше. В течение палеозойского этапа развития постепенно расширялся фацальный диапазон распространения строматопорат, сопровождавшийся дифференциацией строматопоровой фауны на экологические сообщества. Сначала строматопораты обитали в зоне волнения, затем распространились на огороженный и открытый

шельф ниже базиса волн. Наблюдается также увеличение рифостроящего и породобразующего потенциала строматопорат, кульминация которого приходится на конец среднего и начало позднего девона. Строматопораты вошли в состав палеозойского кораллово-строматопорового рифового сообщества, появление которого в начале ордовика объясняется эволюционной вспышкой зоопланктона и массовым переходом беспозвоночных к выделению известкового внешнего скелета. В начале девона, в связи с возникновением современного типа океанических течений, впервые сложились условия для образования настоящих кораллово-строматопоровых барьерных рифов. Предпосылкой названных явлений было постепенное увеличение уровня кислорода в биосфере Земли. На протяжении фанерозоя циклически изменялась трофическая структура рифовых сообществ, отражая колебания биопродуктивности Мирового океана. Организмы, находящиеся на более высоком трофическом уровне были более чувствительными к колебаниям биопродуктивности и эволюционировали быстрее, чем трофически менее развитые организмы.

Научная новизна. Впервые систематическое положение строматопорат обосновано филогенетически, приведены принципиальные реконструкции всех основных типов строения колоний строматопорат, раскрыта их эволюционная сущность и биологически обосновано выделение крупных таксономических подразделений строматопорат. Заложены основы палеоэкологии строматопорат. Установлены общие закономерности экогенеза строматопорат и эволюции рифовых экосистем. На палеонтологическом материале экосистемный анализ применяется впервые в столь полном объеме.

Методика исследований. При решении вопросов систематики и эволюции строматопорат (гл. 2-4) диссертант основывался на филогенетическом методе, учитывающим комплексно данные биологии, палеонтологии, стратиграфического распространения организмов и эволюционной теории. В палеоэкологической части работы (гл. 5-7) широко использовался экосистемный анализ, основывающийся на комплексном применении современных знаний по экологии, седиментологии, гидробиологии и геологии моря. Преимущество данных методов заключается в системном подходе к исследуемому объекту.

Фактический материал. В работе обобщаются результаты проведенных автором исследований, длившихся двадцать лет, и литературные данные. Автором монографически изучены ордовикские и силурийские строматопораты северо-запада Русской и севера Сибирской платформ. При разработке вопросов эволюции и систематики строматопорат учитывались также данные, полученные при исследовании коллекций из Подолья, Волни, с Главного девонского поля, из Предуралья, Центрального Казахстана, с о-ва Готланд, из Норвегии, собранные автором лично или переданные ему О.П. Ковалевским, А. Антошкиной, В.П. Гриценко, В. Януссоном. Ценный сравнительный материал (образцы, шпалы, фотографии) из многих районов мира был получен от В.К. Хаджиной, О.В. Богоявленской, В.Г. Хромых, И.Т. Дуравлевой, Дж. Галлюэя, К. Стирна, У. Капп, К. Мори, Б. Весби, Д. Казьмирчана, К. Экенторпа. Кроме того автор неоднократно изучал музейные коллекции оригиналов или рабочие коллекции В.И. Яворского, В.Н. Рязинина, О.В. Богоявленской, В.К. Хаджиной, Г.С. Гриненко, А.И. Лесовой, Л.Н. Большаковой, К. Мори, Дж. Галлюэя и Дж. Сент-Джона. Автор глубоко признате-



лен всем названным последователям за предоставленный ему для изучения материал.

Палеоэкологические выводы основываются во многом на опыте, полученном при полевых исследованиях стратиграфии, фаций и рифовых образований в Прибалтике, Подолии, на Сибирской платформе (бассейн р. Мейеро). Палеоэкологические наблюдения проводились также во время кратковременных поездок на Главное девонское поле, на Урал и в Предуралье, в Крым и Молдавию, на Северный Тянь-Шань, в Среднюю Швецию и на о-в Готланд.

Апробация работы. Основные положения диссертации обсуждались на заседаниях Эстонского отделения НИО, на совместном собрании секторов биостратиграфии и микропалеонтологии Института геологии АН ЭССР и на кафедре палеонтологии МГУ.

Материалы диссертации докладывались на I Международном (в 1971 г.) и на II и IV Всесоюзных симпозиумах по изучению ископаемых кораллов (1967 и 1978 гг.), на VII, XII и XIII сессиях Всесоюзного палеонтологического общества (1962, 1966, 1976 гг.), на III и IV Всесоюзных литолого-палеоэкологических сессиях (1965 и 1966 гг.), на II совещании секции методов фациального анализа и палеогеографии и секции геохимии Комиссии по осадочным породам АН СССР (1978 г.), на III Всесоюзном семинаре по цикличности и стратиграфии (1978 г.).

По теме диссертации опубликованы 4 монографии и 32 статьи.

Объем работы — 276 страниц машинописного текста, II текстовых таблиц, 40 рисунков, 398 библиографических названий, 25 палеонтологических фототаблиц.

Автор глубоко признателен В.И. Яворскому, О.В. Богоявлен-

ской, В.Г. Хромых, А.И. Лесовой, Л.Н. Большаковой, В.К. Халфиной, И.Т. Муравилевой, О.П. Ковалевскому, Б.И. Мягковой, Ю. Казьмирчаку, Дл. Сент-Джину, К. Мори, У. Капп, В. Вебб, В. Януссону, К.К. Орвику, Д.Л. Кальо, Р.М. Мянниль, Э.Р. Клааману, Р.Э. Эйнасто и др., с которыми обсуждались различные аспекты палеонтологической строматопорат, фациального и экосистемного анализа.

## 2. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ СТРОМАТОПОРАТ

### 2.1. Развитие взглядов на природу строматопорат

Во второй и третьей четверти прошлого столетия, соответствующих первоначальной, аналитической стадии изучения строматопорат, исследователи сравнивали их с различными кораллами и губками, реже со мшанками, с простейшими и водорослями. В конце прошлого столетия, после появления работ Г. Линдстрёма (Lindström, 1873, 1876), Х. Картера (Carter, 1877–1879), К. Циттеля (Zittel, 1877, 1879) и Х. Никольсона (Nicholson, 1886) господствующим стало мнение о родстве строматопорат с гидродидными полипами. Отдельные высказывания в пользу губковой (Heinrich, 1914, Twitchell, 1928, Newell, 1935) или фораминиферовой (Kirkpatrick, 1912, Hickson, 1934, Parks, 1935) природы строматопорат имели эпизодическое значение. В последнем десятилетии, в связи с детальным исследованием современных склероспонгий — инкрустирующих губок с базальным эктодермальным скелетом (Hartman, 1969; Hartman, Goreau, 1970 и др.) вновь серьезно ос-

паривается кишечнополостная природа строматопорат.

## 2.2. О сравнительно-морфологическом сопоставлении строматопорат

Принципиальные различия между губками и кишечнополостными связаны с построением их мягкого тела и во многих случаях вообще не проявляются в строении скелета. Строматопораты являются именно такой группой организмов, скелет которых лишен морфологических признаков, позволяющих однозначно определять их систематическое положение среди низших метазоа. Даже такие специфические образования, как астроризы, не позволяют определять природу строматопорат. Они конвергентно сходны с гидроризами гидрархива, с циклосистемами гидрокораллов и с системой отводящих каналов и оскулима у губок, но на самом деле они не являются полными функциональными аналогами ни одного из них. Поэтому систематическое положение строматопорат можно определять лишь установлением их филогенетических связей и общего происхождения с одновременно существовавшими группами организмов, а не сравнением отдельных морфологических признаков у случайных форм, имеющих совершенно различный геологический возраст.

## 2.3. Происхождение строматопорат

В течение долгого времени установлению эволюции строматопорат и разработке их естественной систематики препятствовала неясность в вопросе о том, какие формы считать родоначальниками группы. В.И.Яворский (1932, 1940, 1947), В.К.Халфина (1960а, б),

А.Н. Власов (1961) описали из нижнего кембрия Саянов ряд форм, отнесенных к строматопоратам.

Автор установил (Нестор, 1966), что представителям наиболее типичных кембрийских "строматопорат" - родам *Korovinella* и *Praeaectinostroma* присуди свойственные всем археоциатам признаки, позволяющие отнести эти роды к темальным археоциатам из отряда *Archaeosyconida*.

После исключения кембрийских форм из состава строматопорат широко укоренилась точка зрения, что родоначальниками их являются примитивные представители пузырчатых строматопорат (род *Systostroma*), появившихся в начале среднего ордовика в группе Чехи Североамериканской платформы. Однако последние данные (Karr, Stearn, 1975) подтверждают, что эта чехская фауна строматопорат проявляет уже четкие следы эволюционной дивергенции, и ей в геологической истории должны были предшествовать формы с плотным недифференцированным пластинчатым ценостеумом. Такой могла быть проблематичная раннеордовикская форма *Pulchri-lamina spinosa* Toomey et Nam 1967, являвшаяся, очевидно, представителем так наз. массивных строматопорат из установленного автором отряда *Lophiostromatida*. Исходя из этого, родоначальниками строматопорат следует считать лопхостроматид, возникших в раннем ордовике из бесскелетных предшественников, как свидетельствует об этом слабая минерализация скелета древних ордовикских строматопорат.



## 2.4. Филогенетические соотношения с другими группами и систематическое положение строматопорат

Из раннепалеозойских групп организмов наибольшее сходство со строматопоратами наблюдается у гелиолитондидей. Сходство общего плана строения проявляется особенно четко у более архаичных филогенетических стволов этих групп. Массивный трабекулярный скелет представителей отряда *Protaraeida* очень похож на массивный фибро-ламеллярный ценостеум *Lophiostromatida*. У пузырчатой ценоцимы *Proporida* отмечается полное сходство с ценостеумом некоторых типичных представителей *Labeschiida*. Основные различия у представителей названных таксонов объясняются, вероятно, разным расположением зоондов относительно ценосарка. У гелиолитондидей зоонды занимали сравнительно низкое положение и поэтому участвовали в скелетообразовании, а у строматопорат они располагались сравнительно высоко и не выделяли скелета.

Из современных организмов наиболее четкие филогенетические связи со строматопоратами проявляются у миллипоронидных гидрокораллов. У верхнетриасовых и юрских представителей семейства *Sporadoporidiidae* Germovšek, 1954 (напр. *Pamiropora* Boiko, 1970; *Sporadoporidium* Germovšek, 1954; *Tubuliella* Turnă, и др.) имеются одновременно астроризы, крупные (зоонидные) и мелкие (ценосарковые) табулированные трубки, свидетельствующие о непосредственной трансформации строматопорат, обладающих астроризами, в гидрокораллы с несомненными зоонидными трубками.

Филогенетические связи строматопорат с гелиолитондидеями и гидрокораллами подтверждают кишечнополостную природу строматопорат. Эти три группы организмов занимают как бы промежуточное положение между типичными *Hydrozoa* и *Anthozoa* и, очевидно, могут быть выделены в качестве самостоятельного класса — *Coelezoa*. От типичных представителей *Hydrozoa* они отличаются наличием известкового скелета и, судя по гидрокораллам, замаскированным чередованием поколений в метагенезе. От *Anthozoa* они отличаются хорошо развитым промежуточным скелетом, экстрацеллярным ценосарковым почкованием, отсутствием мезентеральных складок или простым радиально-симметрическим делением кишечной полости.

## 3. ФИЛОГЕНИЯ ПАЛЕЗОЙСКИХ СТРОМАТОПОРАТ

### 3.1. Основные типы строения ценостеума и их эволюционная сущность

В эволюции ранне- и среднепалеозойских строматопорат выделяются пять крупных филогенетических стволов: 1) массивные, 2) пузырчатые, 3) ламинарные, 4) решетчатые, 5) неправильные, отличающиеся друг от друга по типу роста ценостеума и по степени расчлененности ценосарка. В классификации, предложенной автором, эти подразделения рассматриваются соответственно как отряды *Lophiostromatida*, *Labeschiida*, *Clathrodictyida*, *Actinostromatida* и *Stromatoporida*. У наиболее примитивных, массивных строматопорат (*Lophiostromatida*) ценосарк и ценостеум имели вид сплошной нерасчлененной пластинки. Единственной функцией базальной скелетной пластинки было создание для кело-

нии упора на грунте. У пузырчатых строматопорат ( *Labechiida* ) ценосарк остался сплошным, в то время как базальный скелет колонии был сложен из тонких выпуклых скелетных пластинок, между которыми образуются пузырчатые пустоты. Переход к пузырчатому типу выделения скелета обеспечил колонии при одинаковом расходе скелетного вещества более быстрый рост в высоту, уменьшив опасность погребения под осадками и создав зооидам более благоприятные условия для питания. У представителей остальных трех типов строматопорат (ламинарные, ренетчатые, неправильные) ценосарк превратился, очевидно, в столональный, сетчатый, а ценостеум стал каркасообразным. Преимуществом такого расчлененного сетчатого ценосарка было существенное увеличение общей площади эктодермы и вместе с тем способности к скелетообразованию. Кроме того ценостеум приобрел дополнительную защитную функцию. Живая мягкая ткань проникла внутрь ценостеума и становилась менее доступной для всевозможных врагов. У ламинарных строматопорат ( *Clathrodactyloida* ), с более или менее сплошными ламинами, сообщение в ценостеуме в вертикальном направлении было неполным и поэтому ценосарк занимал лишь самые верхние галереи. У ренетчатых и неправильных строматопорат ( *Actinostromatida* и *Stromatoporida* ), обладавших уже совершенно каркасообразным ценостеумом, сообщение в вертикальном направлении улучшилось, а глубина зоны активной жизнедеятельности внутри ценостеума увеличилась. Следовательно, наиболее существенной тенденцией в эволюции палеозойских строматопорат было прогрессирующее расчленение ценосарка и скелетной постройки, обеспечившее колонии более быстрый рост в высоту, а ценосарку - защиту от нападения врагов.

### 3.2. Филогенетическое развитие строматопорат

Родинальниками строматопорат можно считать представителей отряда *Lophiostromatida* с примитивным сплошным пластинчатым или корковидным ценостеумом, лишенным всяких пустот. Представители этого филогенетического ствола появились в раннем ордовике (*Pulchrilamina*) и продолжали существовать до триаса. В филогенетическом отношении лопхостроматиды представляют собой консервативную, слабодивергирующую группу. Это характерно для примитивных родинальных филогенетических стволов.

Древнейшие представители пузырчатых строматопорат (роды *Pseudostylodictyon* и *Pachystylstroma*) появляются в начале среднего ордовика. В их ценостеуме перемежаются участки с массивно-ламинарной и пузырчатой структурами, позволяющими считать эти роды переходными между *Lophiostromatida* и *Labechiida*. В эволюции представителей *Labechiida* большое значение имело образование длинных вертикальных скелетных элементов, а затем усложнение их поперечного сечения. Таким способом от исходного семейства *Rosenellidae* со слабо развитыми короткими вертикальными скелетными элементами обособились три филогенетические ветви - *Aulaceridae*, *Labechiidae* и *Plumateliniidae*, у которых вертикальные скелетные элементы проходили одинаковые стадии развития.

Представители отряда *Clathrodactyloida* появляются в позднем ордовике. Древнейшая группа ламинарных строматопорат - семейство *Clathrodactyloidae* имеет пузырчато-ламинарное строение це-



ностеума, и ее происхождение от лабехидных предков хорошо доказано фактами (Нестор, 1966). Эволюция пузырчато-ламинарных строматопорат шла в нескольких основных направлениях. Одно из направлений связано с образованием дополнительных ровных ламин и с редукцией пузырчато-ламинарной структуры (сем. Tienodictyidae). Другое направление характеризуется дифференциацией скелетных элементов на четко обособленные столбики и двураздельные или медианопористые ламини (сем. Synthetostromatidae и Stromatoporellidae). Третье направление связано с образованием совмещенных длинных столбиков, развивающихся позже в ценостелы (сем. Actinodictyidae и Hemmatostromatidae).

Наименее четкие филогенетические взаимоотношения отмечаются в отряде Actinostromatida, древнейшие представители которого появляются в раннем силуре. Существует несколько вариантов происхождения актиностроматид. По одному варианту предковыми для отряда Actinostromatida считается семейство Labechiidae, из представителей которого развивались груборешетчатые строматопораты семейства Actinostromatidae (Нестор, 1974). По другому варианту исходным считается семейство Plumataliniidae, развивающееся в Pseudolabechiidae и обладающее решетчатыми колоннами (Боговянская, 1969, 1976). По третьему варианту родоначальными для Actinostromatida считаются тонкорешетчатые строматопораты из семейства Densastromatidae (Kazmierczak, 1971). Не исключена возможность и параллельного развития названных групп.

Недостаточно ясно также происхождение и развитие представителей отряда Stromatoporida, известных начиная с венлок-

ского века. Представители семейств Syringostromatidae и Yavor-skiinidae, отнесенные к этому отряду, имеют расплывчатые вертикальные скелетные образования - субколонны или ценостелы с клиногонально-трабекулярной или клиноретикулярной микроструктурой. Они происходят, вероятно, от представителей семейства Labechiidae. Представители семейства Stromatoporidae могут быть филогенетически связаны с сирингостроматидами или могут развиваться из пузырчато-ламинарных клатредиктиид.

#### 4. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ СТРОМАТОПОРАТ

##### 4.1. Некоторые общие принципы систематики

Колониальный скелет строматопорат - ценостеум сравнительно слабо дифференцирован и в нем практически не отражаются биологически важные особенности отдельных особей. Набор элементов скелета и их комбинаций невелик, и они могут конвергентно повторяться у генетически отдаленных таксонов. Поэтому обладание филогенетического принципа имеет для систематики строматопорат особое значение. В таксономии строматопорат опасно ориентироваться на отдельные морфологические признаки, принимаемые за фундаментальные. Необходимо дублировать мезоструктурные признаки с микроструктурными. Морфологическая информация в таксономических работах по строматопоратам весьма неравноценна, поэтому автор при разработке систематики строматопорат уделил много внимания изучению коллекций оригиналов и сравнительного типового материала. Авторы последних классификаций строматопорат чрезмерно придерживались типологической концепции таксо-

нев, вследствие чего систематика была перегружена большим количеством монотипических родов и семейств, не имеющих общего признания. В настоящей работе под семействами подразумеваются генетически связанные формы одного эволюционного ряда или филогенетической ветви, которым присуща направленная изменчивость. Это позволяет сократить количество спорных монотипических таксонов.

#### 4.2% Классификация ранне- и средне-палеозойских строматопорат

В диссертации для каждого отряда и семейства приводятся диагнозы, состав, стратиграфическое распространение и, при необходимости - замечания. Эти таксоны большей частью описаны в монографиях автора (Нестер, 1964, 1966, 1976).

##### Подкласс Stromatoporata

Колониальные гидродные полипы с базальным эктодермальным известковым скелетом - ценостеумом, продуцируемым слоевидным или столональным ценосарком, выпочковывающим на себе зоонды, вероятно, не участвовавшие в скелетообразовании. Ценостеум имеет вид плотной базальной пластинки, пузырьчатой массы или образуется различными горизонтальными и вертикальными скелетными элементами, между которыми остаются различные ходы ценосарка, в том числе и астроризы. Ордовик - мел.

##### Отряд Lophiostromatida

Ценостеум массивного строения, не дифференцируется на скелетные элементы, линий пустот. Ценосарк покрывал ценостеум

оплошным слоем, выделяя ценосарку равномерно всей своей нерасчлененной нижней поверхностью. Нижний ордовик - триас.

Семейство Lophiostromatidae Nestor, 1966: Pulchrilamina Toomey et Nam, Dermatostroma Parks, Lophiostroma Nich., ?Solidostroma Khromyukh.

##### Отряд Labechiida

Ценостеум пузырьчатого строения, сложен везикулярными пластинками и различными вертикальными элементами. Скелетные полости - пузырьки сравнительно изолированы друг от друга. Слоевидный, слабо расчлененный ценосарк выделял скелет в виде отдельных выпуклых пластинок. Средний ордовик - нижний карбон.

Семейство Rosenellidae Yavorsky, 1973: Pachystylostroma Nestor, Pseudostylodictyon Ozaki, Cystostroma Gall. et St. Jean, Cryptophragmus Raymond, Rosenella Nich., Sinodictyon Yabe et Sug., Rosenellinella Yavor., ?Forolinia Nestor.

Семейство Aulaceridae Kühn, 1927: Cystistroma Etheridge, Stromatocerium Hall, Stratodictyon Webby, Alleynodictyon Webby.

Семейство Labechiidae Nicholson, 1879: Labechia Edw. et Haime, Labechiella Yabe et Sug., Cystocerium Nestor, Labechiina Khalf. Stylostroma Gorsky.

Семейство Plumataliniidae Bogoyavl., 1969: Plumatalinia Nestor, ?Stromatodictyon Khalf., nom. nud.

##### Отряд Clathrodityida

Ценостеум ламинарного строения, состоит из ламин и вертикальных элементов, между которыми остаются послойно расположенные галереи. Ценосарк был, вероятно, столональным, петельчатым



занимал лишь самые верхние галереи и выделял скелет поэтапно.  
Верхний ордовик - нижний карбон.

Семейство Clathrodictyidae Kühn, 1939: Clathrodictyon Nich. et Mur., Eoclimaldictyon Nestor, Stelodictyon Bogoyavl., Coenellostroma Bogoyavl., ?Bullulodictyon Yavor., Neobeatricea Rukhin.

Семейство Actinodictyidae Khalf. et Yavor., 1973: Actinodictyon Parks, Yabeodictyon Mori.

Семейство Tienodictyidae Bogoyavl., 1965: Intexodictyon Yavor., Schistodictyon Less., Flexodictyon Nestor, Atelodictyon Lec., Pseudoactinodictyon Flügel, Anostylostroma Parks, Tienodictyon Yabe et Sug.

Семейство Synthetostromatidae Khromych, 1969: Simplexodictyon Bogoyavl., Clavidictyon Sugiyama, Clathroccilona Yavor.

Семейство Stromatoporellidae Lecompte, 1951: Stictostroma Parks, Stromatoporella Nich., Tubuliporella Khalf., Dendrostroma Lec., Styloporella Khalf.

Семейство Hermatostromatidae Nestor, 1964: Gerronodictyon Bogoyavl., Gerronostroma Yavor., Praeidiostroma Bogoyavl., Flexiostroma Khalf., Trupetostroma Parks, Hermatoporella Khrom., Hermatostroma Nich.

Семейство Amphiporidae Rukhin, 1938: Clathrodictyella Bogoyavl., Amphipora Schulz, Euryamphipora Klovan.

#### Отряд Actinostromatida

Ценостеум решетчатого строения, состоит из стерильных вертикальных столбиков и горизонтальных связок, объединяющихся в пространственную решетку. Ценосарк был также решетчатым

и занимал в ценостеуме довольно глубокую зону. Нижний силур - нижний карбон, возможно мезозой.

Семейство Actinostromatidae Nicholson, 1886: Plectostroma Nestor, Trigonostroma Bogoyavl., Actinostroma Nich., Bifariostroma Khalf., Stellopora Bogoyavl.

Семейство Pseudolabechiidae Bogoyavl., 1969: Pseudolabechia Yabe et Sug.

Семейство Densastromatidae Bogoyavl., 1977: Densastroma Flügel, Desmostroma Bolschakova, Araneosustroma Less., ?Lamellistroma Bogoyavl.

Семейство Actinostromellidae Nestor, 1966: Actinostromella Boehnke, Parallelopora Barg., Stachyodes Barg.

Семейство Pseudotruperostromatidae Khalf. et Yavor., 1971: Parallelostroma Nestor, Coenostroma Winchell, Pseudotruperostroma Khalf. et Yavor.

#### Отряд Stromatoporida

Ценостеум неправильного строения, слабо дифференцирован на вертикальные и горизонтальные элементы, между которыми располагаются извилистые ходы, по которым столони ценосарка проникали внутрь ценостеума. Нижний силур - верхний девон, возможно мезозой.

Семейство Syringostromatidae Lecompte, 1956: Vikingia Bogoyavl., Colummostroma Bogoyavl., Ferestromatopora Yavor., Syringostroma Nich., Neosyringostroma Kazmierczak.

Семейство Yavorskiinidae Khalfina, 1973: Yavorskiina Khalf., Syringostromella Nestor, Salairella Khalf.

Семейство Stromatoporidae Winchell, 1867: Stromatopora Gold - fuss, Idiostroma Winchell, Taleastroma Galloway, ?Amnestostroma Bogoyavl.

## 5. РАСПРОСТРАНЕНИЕ СТРОМАТОПОРАТ В НЕКОТОРЫХ РАЗНОВОЗРАСТНЫХ И РАЗНОТИПНЫХ БАССЕЙНАХ

В целях исследования истории расселения строматопорат и для установления их экогенеза автор проанализировал распространение строматопорат в отложениях некоторых наиболее полно изученных бассейнов разного возраста и различного тектонического типа. При этом оказалось, что недостаточно было просто фиксировать, в каких типах пород строматопораты встречаются, а требовалось произвести бассейновый фациальный анализ материала с помощью фациально-седиментологических моделей, разработанных в последние годы, в том числе автором вместе с соавторами (Кальо и др., 1970; Эйнасто, Нестор, 1970, 1973; Нестор, Эйнасто, 1977).

В этой главе рассматривается фациальное распространение строматопорат в следующих ранне- и среднепалеозойских бассейнах: 1. Ордовикский эпиконтинентальный бассейн на юго-восточной окраине Североамериканской платформы; 2. Раннепалеозойский Балтийско-Скандинавский платформенный бассейн; 3. Ордовикско-силурийский геосинклинальный бассейн Центрального Казахстана; 4. Девонский геосинклинальный краевой бассейн Кузнецкой котловины; 5. Арденно-Рейнский девонский геосинклинальный бассейн.

Аналізу распространения строматопорат в каждом бассейне

посвящен особый раздел, в котором приводится общая характеристика фациально-палеогеографической обстановки и развития бассейна, затем рассматривается распространение строматопорат в породах различного типа, в фациях и формациях, и, наконец, интерпретируются условия их обитания в данном бассейне. Материал и выводы, приведенные в этой главе, обобщены в двух следующих главах диссертации.

## 6. ФАЦИАЛЬНАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ СТРОМАТОПОРАТ

### 6.1. Типы пород, содержащие строматопораты, и фациальные условия их образования

Скелетные остатки строматопорат встречаются преимущественно в карбонатных и терригенно-карбонатных породах. При анализе распределения строматопорат автор исходил из типизации карбонатных пород, учитывающей наряду с вещественным составом и гранулометрический состав первичных структурных компонентов, являющийся существенным показателем фациальных условий (см. Эйнасто в Кальо, ред. 1970). Строматопораты обильны в зернистых и зернисто-илистых разновидностях известняков, но весьма редки в илистых (скрито- и микрокристаллических) известняках. В чистых зернистых (детритовых, биоморфных, оолитовых) известняках, образовавшихся в зоне активного волнения, скелетные остатки строматопорат распространены неравномерно и максимальные концентрации их связаны с органогенными постройками (первичная концентрация) и строматопоровыми банками (вторичная концентрация).

Зернисто-илистые, в различной степени глинистые известняки,



включающие детритовые, биоморфные и ступковные породы с микрокристаллической основной массой, часто содержат строматопораты в большом количестве. Частота встречаемости строматопорат в таких породах зависит от количества детрита. Вопреки распространенному мнению, степень глинистости не оказывает решающего влияния на распределение строматопорат. Зернисто-иллистые известняки образовались в участках бассейна, дно которых защищено от прямого воздействия волн.

В первичных доломитах строматопораты встречаются в виде включения (амфипориды в верхнесилурийских и девонских отложениях). Доломитовые толщи и слои, содержащие следы богатой строматопоровой фауны, являются эпигенетическими. В терригенных и вулканогенных породах строматопораты чрезвычайно редки.

## 6.2. Роль строматопорат в сложении органогенных построек

В данном разделе анализируется почти вся многочисленная литература по ранне- и орднепалеозойским органогенным постройкам с целью установления роли строматопорат в рифтогенезе на различных этапах геологической истории.

Бросается в глаза постепенное увеличение рифтообразующего потенциала строматопорат. Сложенные строматопоратами органогенные постройки укрупнялись, усложнялись и перемещались в сторону от открытого моря.

Ордовик. В ордовике строматопораты участвовали в построении биогермов во внутренней части материкового шельфа, на мелко-

водных отмелях в зоне постоянного волнения. Такие биогермы распространены на Североамериканской, Восточноевропейской и Сибирской платформах.

Строматопораты не участвовали в сложении более крупных биогермных и рифовых массивов на окраинах континентов и на узких шельфах океанических островов, где в ордовике рифтообразителями являлись водоросли или мшанки, образующие более глубоководную ассоциацию каркасных организмов (например, позднеордовикские рифы Центрального Казахстана).

Силур. Силурийские органогенные постройки установлены в районе Больших Озер Северной Америки, на о-ве Антикосты, в Англии, на о-ве Готланд, в Прибалтике, Подолии, на Урале, в Туве и на Сибирской платформе. Аналогично ордовику строматопораты еще не участвовали в образовании мощных органогенных построек на внешнем крае материкового шельфа. В органогенных постройках самого шельфа роль строматопорат в течение силура постепенно увеличивалась. В лудлове в зоне волнения впервые отмечаются сравнительно крупные постройки, почти целиком сложенные колониями строматопорат.

Девон. Девонские рифовые образования хорошо изучены в Западной Канаде, в районе Больших Озер, в Англии, Арденно-Рейнском районе, в Богемии, в Северо-Западной Африке, на востоке Русской платформы, на Урале, Новой Земле, в Кузбассе, в восточном Тянь-Шане, в Пакистане и Северо-Западной Австралии. В раннем девоне и в начале среднего строматопораты на Урале впервые стали участвовать в строительстве настоящих крупных барьерных рифов. В живете и в позднем девоне они стали уже преобладающей

группой в крупных рифовых массивах и барьерных рифах, расположенных вдоль внешнего края материкового шельфа (Западная Канада, Арденно-Рейнский регион, Северо-Западная Австралия). Внутри открытых шельфов они по-прежнему образовали различные биостроми, банки и биогермы. Рифовые строматопоровые постройки развиты также в эвгеосинклинальных областях (например, восточный склон Урала, Рейские Сланцевые горы) и связаны там с вулканическими островами и подводными возвышенностями.

### 6.3. Распределение строматопорат на древних шельфах и их экологическая экспансия

Наиболее благоприятными для обитания строматопорат были платформенные шельфовые моря в тропическом поясе Земли, развивавшиеся по окраинам или внутри низменных кратонов и характеризующиеся незначительным приносом грубого терригенного материала. Благоприятными для них были условия также в многоэосинклинальных бассейнах на средних стадиях геосинклинального развития, когда принос терригенного материала был наименьшим. В эвгеосинклинальных бассейнах только в стадии образования кордильер и моласовых прогибов эпизодически складывались условия для существования строматопорат.

В течение раннего и среднего палеозоя наблюдается некоторое расширение фациального диапазона распространения строматопорат. Прежде всего строматопораты заселяли подвижноводную отмельную зону материкового шельфа, где накапливались скелетные и солитерные пески. Уже в среднем ордовике началась экспансия стромато-

порат в прибрежную тихоходную зону огороженного шельфа, а в конце среднего ордовика и на открытый шельф, где возникали их отдельные изолированные поселения. В позднем ордовике строматопораты колонизировали уже и районы океанических островных дуг (например, в Центральном Казахстане). В силуре открытый шельф платформенных бассейнов заселялся более равномерно и практически до его внешнего края. Одновременно началась определенная дифференциация строматопоровой фауны на экологические сообщества. В девоне, в ряде случаев, бросается в глаза перемещение оптимальной зоны обитания строматопорат из внутренней части материкового шельфа к его внешнему краю, где строматопораты активно участвовали в построении мощных рифовых массивов и сложных барьерных рифов (см. раздел 6.2). В то же время углубляется экологическая дифференциация строматопоровой фауны: формируется эвригалинное сообщество амфишпорид, способных обитать в лагунных условиях. В среднем девоне строматопораты поселялись также на крупных океанических карбонатных банках типа современной Багамской банки (например, в Сауэрланде, в Рейских Сланцевых горах).

## 7. СТРОМАТОПОРАТЫ В ПАЛЕЗОЙСКИХ ЭКОСИСТЕМАХ

### 7.1. Абиотические экологические факторы

На основании анализа вмещающих отложений и биотических сообществ оцениваются параметры и влияние следующих факторов:

1. Климат. Наличие первично арагонитового скелета и тесная связь с отложениями багамского типа свидетельствуют, что строматопораты обитали в тропических климатических условиях.



2. Соленость. Большинство строматопорат было нормальноморскими, океаногайнными организмами, лишь позднесилурийские и девонские амфипории представляли собой эвригалную группу.

3. Глубина. Согласно гидродинамическим и биотическим критериям максимальная глубина существования для ордовикских строматопорат составляла 30-40 м; глубинным пределом силурийских и девонских строматопорат считают 60-70 м. 4. Гидродинамика оказывает прямое и косвенное воздействие на обитание строматопорат. Форма колонии существенно зависит от этого фактора. 5. Поверхностный материал влияет на характер грунта. Прямое влияние этого фактора - значение переоценивалось. 6. Грунты можно подразделить на мягкие (глистые), полутвердые (песчаные и глинто-песчаные) и твердые (литифицированные). Полутвердые грунты бывают стабильными (глисто-песчаные) или нестабильными (песчаные). Строматопораты предпочитали стабильные полутвердые и твердые грунты.

### 7.2. Некоторые биотические взаимоотношения

У строматопорат нередко наблюдаются различные формы срастания с другими организмами. Некоторые из срастаний можно квалифицировать как мутуализм и паразитизм. Наиболее часто встречается нарастание на скелетные образования кораллов, мшанок, водорослей, моллюсков, брахиопод, иногда проходившее при жизни этих организмов. Строматопоратам обычно удавалось подавить своих соперников в конкуренции за жизненное пространство. Из биотических взаимоотношений наиболее существенными считаются пищевые, устанавливаемые лишь косвенно. Автор считает строматопораты

книжечнополостными (стрекающими), что позволяет отнести их к сестимофагам, питающимся зоопланктоном. Возможной кормовой базой палеозойских строматопорат можно считать хитиновой, стратиграфическое распространение которых совпадает с распространением палеозойских строматопорат. Наблюдается также совпадение во времени максимумов и минимумов таксономического разнообразия строматопорат и фитопланктона, служившего пищей для зоопланктона и в конечном счете определяющее существование всех сестимофагов.

### 7.3. Палеозойское кораллово-строматопоровое рифовое сообщество и его эволюция

Палеозойские строматопораты вместе с различными кораллами, мшанками, известковыми водорослями и сидячими иглокожими вошли в определенное сообщество бентонных организмов, способных в подходящих условиях создавать органогенные постройки. Данное сообщество замещало водорослево-губковое рифовое сообщество позднего кембрия - раннего ордовика и уступило в карбоне свое место различным водорослевым, мшанковым и губковым сообществам (НескеI, 1974). Существенным отличием кораллово-строматопорового сообщества от предшествующих рифовых сообществ было то, что в нем руководящую роль начали играть беспозвоночные, питающиеся зоопланктоном (книжечнополостные, иглокожие) и обладающие эктодермальным известковым скелетом. По-видимому, объективные предпосылки для возникновения кораллово-строматопорового сообщества (то есть обеспеченность зоопланктоном и массовый переход беспозвоночных к выделению известкового внешнего скелета) окон-

чательно созрели только в начале ордовика. Это связано, с одной стороны, с общим увеличением уровня кислорода в гидросфере Земли, а с другой — с обширным развитием мелких тепловодных платформенных морей, в которых резко повышались концентрации фито- и зоопланктона и насыщенность воды карбонатом кальция.

В дальнейшем развитии кораллово-строматопорового рифового сообщества постепенно увеличивалась породообразующая и рифостроющая роль кораллов и строматопорат, отраженная продолжавшийся рост концентрации зоопланктона в морской воде. Второй существенной тенденцией было перемещение зоны оптимального рифообразования из внутренней части материкового шельфа к его внешнему краю, что, предположительно, связано с возникновением в девоне современного типа океанических течений, обеспечивающих в Мировом океане круговорот соединений азота и фосфора и создающих на окраинах континентов апвеллинги — локальные участки повышенной биопродуктивности.

Резкий упадок кораллово-строматопорового рифового сообщества в конце девона связан с катастрофическим уменьшением концентрации фито- и зоопланктона, объясняемым пенициляцией континентов и развитием мощного растительного покрова, вследствие чего заметно уменьшилось поступление в море питательных (удобрительных) веществ.

#### 7.4. Значение трофической структуры в эволюции экосистем на примере развития рифовых сообществ прошлого

Среди рифостроителей представлены организмы трех разных

трофических уровней: продуценты (водоросли), первичные консументы (губки, археоприаты, мшанки, рудисты, серпулиды) и вторичные консументы (кишечнополостные, иглокожие). В течение фанерозоя количественные соотношения представителей этих трофических группировок в рифовых сообществах циклично изменялись. В начале цикла в рифовом биосе преобладали представители более низких трофических уровней, а в конце цикла — более высоких. В течение цикла рифогенеза наблюдается также увеличение общей интенсивности рифообразования. Циклы рифогенеза завершаются максимальным развитием коралловых или кораллово-строматопоровых органогенных построек. Это — конец среднего девона, поздняя яра и современный период. Согласно законам Элтона, организмы каждого следующего трофического уровня требуют для создания единицы биомассы в несколько раз большую первичную продуктивность экосистемы, нежели организмы предыдущего трофического уровня. Поэтому циклическое изменение трофической структуры рифовых сообществ и интенсивности рифообразования отражает колебание биопродуктивности шельфовых морей, которое Х.Талпан (Talpan, 1968) связывает с изменениями расчлененности рельефа материков и термического градиента Земли, определяющими круговорот азотных и фосфорных соединений в гидросфере. Высокая биопродуктивность была, очевидно, характерна для поздних стадий геократных периодов, когда на континентах максимума достигает химическое выветривание. В таласократных периодах с низким приносом питательных веществ и слабой циркуляцией океанических вод биопродуктивность начинает в гидросфере падать. Уменьшение пищевых ресурсов прежде всего сказывается на трофически более сложных экосистемах, в которых по-



тери энергии из-за длинных пищевых цепей наиболее. В рифовых экосистемах больше всего страдают организмы третьего трофического уровня, т.е. кишечнорастворимые, вымирающие в конце цикла рифогенеза или уступающие свое место трофически менее развитым каркасным организмам.

Анализ эволюции трофической структуры рифовых сообществ позволяет заключить, что колебания биопродуктивности отдельных экосистем или всей биосферы воздействуют селективно на различные трофические группы организмов. Представители низших трофических уровней более толерантны к колебаниям биопродуктивности и поэтому эволюционно более консервативны. Трофически развитые группы организмов сильнее подвержены колебаниям биопродуктивности, что заставляет их быстрее эволюционировать.

### 8. Заключение

I. В диссертации впервые филогенетически обосновано систематическое положение строматопорат среди кишечнорастворимых. Родоначальниками группы считаются появившиеся в раннем ордовике происходящие от бесскелетных предвестников представители отряда *Lophiostromatida*. Установлено, что ранняя эволюция строматопорат происходила параллельно с ранней эволюцией гелиолитонидей, что подтверждает их происхождение от общего корня. Доказывается, что мезозойские строматопораты филогенетически связаны с современными миллипоридными гидроразветвлениями. Поднимается вопрос о выделении названных родственных групп в качестве самостоятельного класса *Coelozoa* в типе *Coelenterata*.

2. Установлены конкретные пути и общие закономерности развития палеозойских строматопорат, причем автором впервые даны реконструкции всех основных типов строения строматопорат и раскрыты их эволюционная сущность. Выделены пять крупных филогенетических стволов строматопорат: массивные, пузырчатые, ламинарные, решетчатые и неправильные. Установлено, что в эволюции палеозойских строматопорат наиболее существенным было прогрессирующее расчленение ценосарки и скелетной постройки, обеспечивавших колонии более быстрый рост в высоту, а ценосарку - защиту от нападения врагов.

3. Разработана филогенетическая классификация строматопорат, в которой впервые учитываются предполагаемые взаимоотношения скелетной постройки и мягких тканей. Отряды строматопорат *Lophiostromatida*, *Labeschiida*, *Clathrodictyida*, *Actinostromatida* и *Stromatoporida* отличаются друг от друга по типу роста ценосарки и по степени расчлененности ценосарки. У строматопорат часто наблюдаются явления конвергенции и поэтому в систематике желательно дублировать диагностические признаки, например, мезоструктурные с микроструктурными.

4. Впервые систематически обобщены данные по палеоэкологии и фацальной приуроченности строматопорат. Наиболее благоприятными для обитания строматопорат были платформенные и геосинклинальные шельфовые моря в тропическом климатическом поясе, прилегающие к низменной суше. Строматопораты обитали в зоне волнения и на открытом шельфе ниже базиса воли. Установлен экогенез строматопорат, заключавшийся в расширении фацального диапазона их распространения, сопровождавшегося дифференциацией строматопоро-

вой фауны на экологические сообщества. Параллельно увеличивался рифостроящий и породообразующий потенциал строматопорат. Сложные ими органогенные постройки стали более крупными, разнообразными и распространились в сторону внешнего края шельфа. Последнее объясняется возникновением в девоне донных океанических течений и апвеллингов, вызывавших увеличение биопродуктивности у шельфового перегиба.

5. Впервые в исследовании распространения строматопорат применены экосистемный и трофический анализы. Выяснена эволюция палеозойского кораллово-строматопорового рифового сообщества и ее связь с эволюцией биосферы. Появление дельного сообщества в начале ордовика объясняется эволюционной вспышкой зоопланктона и массовым переходом беспозвоночных к выделению внешнего известкового скелета. Упадок этого сообщества в конце девона обусловлен резким уменьшением концентрации фито- и зоопланктона в связи с убыванием поступления в море соединений азота и фосфора с пене-пленизированных континентов.

6. Установлены некоторые общие закономерности развития рифовых экосистем. Выяснено циклическое изменение трофической структуры рифовых сообществ и его связь с колебанием биопродуктивности Мирового океана. Уменьшение пищевых ресурсов воздействует селективно на различные трофические группы организмов: наиболее чувствительными к изменениям биопродуктивности были представители более высоких трофических уровней, которые поэтому эволюционировали более быстро.

Опубликованные работы автора по теме диссертации:

1. *Plumatulina* – новый род отряда *Stromatoporoidea* из верхнего ордовика Эстонской ССР. – "Изв. АН ЭССР, сер. физ.-мат. и техн. наук", 1960, т. IX, № 3, с. 225–228.
2. О распространении строматопоронидей в ордовике (на эст. яз.). В кн.: "Геологические заметки", I, АН ЭССР, Об-во ко-пнт. природы, 1961, с. 15–19.
3. Ревизия строматопоронидей, описанных Ф. Розеном в 1867 году. – "Тр. Ин-та геол. АН ЭССР", 1962, вып. IX, с. 3–23.
4. Некоторые общие черты фауны кораллов и строматопоронидей Англии Эстонии и Норвегии. – "Тр. Ин-та геол. АН ЭССР", 1963, вып. XIII, с. 75–81. Соавторы Д.Л. Кальо, Э.Р. Клаамани.
5. Строматопоронидей ордовика и лlandoверии Эстонии. Ин-т геол. АН ЭССР. Таллин, 1964, III с.
6. Строматопоронидей. – В кн.: Стратиграфия СССР. Силурийская система. М., "Недра", 1965, с. 420–423.
7. Этапность формирования лlandoверийских строматопоронидей и ругоз Эстонии. – "Тр. УИИ сесс. Всес. палеонтол. об-ва "Недра", 1966, с. 139–143. Соавтор Д.Л. Кальо.
8. О древнейших строматопоронидеях. – "Палеонтол. ж.", 1966, № 2, с. 3–12.
9. Строматопоронидей венлока и лудола Эстонии. Таллин, "Валгус", 1966, 87 с.
10. Роль рифовой фации в формировании фауны строматопоронидей и табулат ордовика и силура Эстонии. – В кн.: Ископаемые



рифы и методика их изучения. Тр. III палеозоол. и литол. сессии. Свердловск, 1968, с. 79-83. Соавтор Э.Р.Клааманн.

11. Ревизия стратиграфии низов силура Северной Прибалтики. - В кн.: Стратиграфия нижнего палеозоя Прибалтики и корреляция с другими регионами. Вильнюс, "Минтис", 1968, с. 212-240. Соавтор Э.А.Кала.

12. Stratigraphic range of the Early Silurian Virgianiidae (Brachiopoda) - "Изв. АН ЭССР, Хим., Геол.", 1969, т. XVII, № 1, с. 76-79. Соавторы А.Буко, Д.Л. Кальо.

13. Палеобногеографический обзор ордовикских и силурийских кораллов и строматопоронидей. - В кн.: Закономерности распространения палеозойских кораллов СССР. Тр. II Всес. симп. по изуч. ископаемых кораллов СССР, вып. 3. М., "Наука", 1970, с. 6-15. Соавторы Д.Л.Кальо, Э.Р.Клааманн.

14. Строматопоронидей. - В кн.: Силур Эстонии. Таллин, "Валгус", 1970, с. 106-114.

15. Дурусский горизонт. - Там же, с. 204-221.

16. Фацны и развитие бассейна. - Там же, с. 301-317. Соавторы Д.Л. Кальо, Э.Р.Клааманн, Р.Э. Эйнасто, Э.А. Юргенсон.

17. О типе вида *Stromatopora astroites* Rosen, 1867 (*Stromatoporoidea*). - "Изв. АН ЭССР, Хим., Геол.", 1970, т. 19, № 3, с. 258-259.

18. О фациальной зональности и седиментационной цикличности карбонатных отложений силура Прибалтики. - Тезисы докладов VII научной конф. геологов Прибалтики и Белоруссии. Таллин, 1970, с. 87-90. Соавтор Р.Э.Эйнасто.

19. О филогении палеозойских строматопоронидей. -

Тезисы докладов Междунар. симп. по изуч. ископаемых кораллов. "Новосибирск", 1971, с. 70-71.

20. Сопоставление верхнелландоверийских разрезов в Западной Эстонии. - "Изв. АН ЭССР, Хим., Геол.", 1972, т. 21, № 4, с. 332-343. Соавторы Р.Э. Эйнасто, Э.А. Кала, К.Ф. Каяк.

21. О возрастном диапазоне слоев с *Pentamerus oblongus* и о характере позднеландоверийской трансгрессии в Северной Европе. - Там же, с. 344-350.

22. Общая схема фациальной зональности Балтийского бассейна в силуре и ее палеогеографо-седиментологическая интерпретация. - Тезисы докладов II совещания секции методов фац. анализ. и палеогеогр. и секции геохим. осадочных пород. Л. - Таллин, 1973, с. 38-40. Соавтор Р.Э.Эйнасто.

23. О филогении палеозойских строматопоронидей. - В кн.: Древние Cnidaria, т. I. Новосибирск, "Наука", 1974, с. 27-38.

24. On the ecogenesis of Paleozoic stromatoporeoids. - In: Abstracts II International Symposium on fossil corals and coral reefs, Paris, 1975.

25. Раннепалеозойские строматопоронидей бассейна реки Мойеро (север Сибирской платформы). Таллин, "Валгус". 1976. 95 с.

26. Разрез ордовика и силура реки Мойеро (Сибирская платформа). Новосибирск, "Наука". 1976. 175 с. Соавторы Е.И.Мягкова, Р.Э.Эйнасто.

27. Стратиграфическая схема силура Эстонии. - "Изв. АН ЭССР, Хим., Геол.", 1976, т. 25, № 1, с. 38-45. Соавторы А.О. Аалое, Д.Л. Кальо, Э.Р. Клааманн, Р.Э. Эйнасто.

28. Место строматопоронидей в мейловых экосистемах палео-