

В. К. ХАЛФИНА и В. И. ЯВОРСКИЙ

О ДРЕВНЕЙШИХ СТРОМАТОПОРОИДЕЯХ

В статье Х. Э. Нестора (1966), посвященной древнейшим строматопоридеям, автор поставил цель доказать, что кембрийские ископаемые организмы, отнесенные к строматопоридеям, лишь конвергентно сходны с последними и на деле являются археоциатами. В действительности, произведенный нами детальный анализ приводимых Нестером фактов не подтверждает такого заключения.

В 1957 г. Дж. Гэлловей и Ст. Джин (Galloway, 1957) в отложениях среднего ордовика Северной Америки установили очень примитивный род *Cystostroma*, у представителей которого ценостеум построен только пузырьчатой тканью. Этот везикулярный тип строения скелета авторы рода считали первичным и исходным для всех строматопоридей, хотя из отложений того же возраста они описали несколько видов, отнесенных под вопросом к роду *Pseudostylodictyon*, у которых, как они пишут, развиты правильные ламины (Galloway and Jean, 1961). Таким образом, у древнейших ордовикских строматопоридей, по свидетельству Гэлловей и Джина, установлено уже два типа горизонтальных элементов скелета. В отложениях блакriverского возраста в Северной Америке (Parks, 1910; Galloway and Jean, 1961), и особенно в среднем ордовике Восточной Азии (Yabe and Sugiyama, 1930; Ozaki, 1938) известны разнообразные строматопоридеи. Здесь присутствуют формы с хорошо развитыми длинными столбиками (например, *Labechia*), с вертикальными пластинами (*Stromatocerium*) и с ложными столбиками (*Lophiostroma*) с везикулярной тканью (*Rosenella* и др.) и с горизонтальными пластинами (*Labechiella* и др.). У рода *Synodictyon* периферическая часть цилиндрического ценостеума построена по типу *Clathrodiction* (ламины с инфлексиями). Ламини с инфлексиями обладает и *Lophiostroma* (копачкообразные наложенные инфлексии). Более того, формы с типично везикулярным типом строения среди этих среднеордовикских строматопоридей составляют незначительный процент (Власов, 1961). Из сказанного выше вытекает, что в среднем ордовике обитали уже разнообразные строматопоридеи, прошедшие, очевидно, длинный путь предшествующего развития по различным направлениям (разные типы вертикальных и горизонтальных элементов скелета — короткие и длинные настоящие столбики, вертикальные пластины, ложные столбики, разные типы пузырьчатой ткани и ламины с инфлексиями). Поэтому едва ли можно сомневаться в достаточно длительной досреднеордовикской истории развития всего отряда, а род *Cystostroma* рассмагивать как родоначальный.

Считая, что предковым для строматопоридей является род *Cystostroma*, Гэлловей (Galloway, 1957) предложил филогенетическую схему их развития. С этого времени при характеристике семейства *Clathrodictionidae* и рода *Clathrodiction* стало широко применяться выражение «cysts side by side» (Fritz and Waines, 1956; Galloway, 1957; Galloway and Jean, 1957). Но в тангенциальных шлифах любого представителя рода *Clathrodiction* нет даже намека на кольцевые сечения пузырей (cysts), которые должны быть, если скелет построен пузырьками, тесно примыкающими друг к другу и расположенными на одном уровне. Больше того, у всех строматопоридей вертикальные элементы скелета любого типа растут от основания колонии к ее вершине (снизу вверх). Ложные столбики *Lophiostroma* образуются копачкообразными изгибами ламин вверх; у представителей рода *Labechia* при хорошей сохранности можно видеть, что пластинки вблизи столбиков резко изгибаются вверх и в самом столбике образуют остроконечные копачки, также вершинами направленные вверх. Но для рода *Clathrodiction* принимается утверждение, что его столбики растут сверху вниз (Нестор, 1966, стр. 9, рис. 2), и таким образом доказывается его происхождение от пузырьчатых форм. Такое утверждение резко выделяет этот род среди строматопоридей и позволяет делать далеко идущие выводы.

У рода *Clathrodiction* настоящих столбиков нет вообще, на что в свое время обратил внимание В. Парк (Parks, 1936). Ценостеумы этого рода построены пеленообразными ламинами, в различной мере волнообразно изогнутыми, на которых через некоторые промежутки возникают мельчайшие, короткие воронкообразно-остроконечные вздутия (инфлексии), вершинами обращенные вверх. Подобные ламины Парк предложил называть ламинами с инфлексиями. Тангенциальное сечение представителей рода *Clathrodiction* убедительно показывает, что к везикулярным строматопоридеям этот род отношения не имеет. По своему строению и способу образования ложных столбиков (инфлексий) он близок к роду *Lophiostroma*, только у *Clathrodiction* инфлексии рассеянные, а у *Lophiostroma* — наложенные.

Нестор в своей работе (1966) пишет, что Гэлловей удалось создать детальную филогенетическую схему строматопоридей только тогда, когда он исключил из состава этого отряда кембрийские формы. Разделяя точку зрения Гэлловей, Нестор приходит к выводу, что строматопоридеи появились лишь со среднего ордовика, что произошло они от везикулярных лабехид и что кембрийские роды *Korovinella* и *Præactinostroma* нужно отнести к археоциатам. Но почти одновременно с работой Нестора вышла в свет монография А. Г. Вологодина (1966), одного из крупнейших

специалистов по археоциатам, в которой он названные кембрийские роды и выделенный им некогда род *Altaicyathus* относит к строматопороидеям.

Коснемся доводов Нестора в пользу принадлежности упомянутых кембрийских родов к археоцитам. «Род *Korovinella*, — пишет Нестор (1966, стр. 5), — имеет пористые (перфорированные) горизонтальные элементы», «что, — как отмечает А. Г. Вологдин, — является главной особенностью археоциат». Вологдин (1962) указывает, что у археоциат являются пористыми не только днища, но и другие элементы скелета, кроме пленок пузырчатой ткани, иногда перегородок и стержневидных образований. Последние, действительно, напоминают столбики строматопороидей. У археоциат, у которых развиты и стержневидные образования и пористые днища (подотряд *Archaeosyconina*), поры в последних крупные и располагаются между смежными радиальными рядами стержней (Журавлева, 1960). Строение ламин у *Korovinella* иное: в тангенциальном сечении, когда плоскость шлифа проходит через ламину, видны округлые пятнышки из плотной темной ткани (субпрямоугольные, субтреугольные, круглые, овальные), ничем не отличающиеся от разрезов столбиков, выступающих в межлампачных промежутках. От этих пятнышек (поперечных разрезов столбиков) радиально отходят короткие отростки из плотной же ткани, но более светлого тона. Срастаясь, последние образуют ламину с круглыми петлями (Халфина, 1960, табл. XIII, фиг. 1а и табл. XIV, фиг. 1б). Аналогичный способ образования ламин наблюдается у представителей семейства *Actinostromatidae*, но с иными типами петель: полигональными у *Actinostroma* и меандрообразными у *Atelodictyon*. К последнему типу близка петельчатость ламин у рода *Praeactinostroma* (Yavorsky, 1932, фиг. 1 и 2). Наличие такой петельчатости у *Praeactinostroma* с несомненностью указывает на принадлежность этого рода к строматопороидеям. Кроме того, у более поздних палеозойских строматопороидей также часто наблюдается, что скелетная ткань горизонтальных и вертикальных элементов имеет различную окраску.

По мнению Нестора, кембрийские строматопороидеи обладают многими признаками, приближающими их к археоциатам. Они чаще всего имеют конусообразную форму, которая характерна для археоциат, но «почти не встречается у строматопороидей» (Нестор, 1966, стр. 5). Действительно, такая форма редка, но исключением не является (Яворский, 1955, табл. 36, фиг. 3; 1957, табл. 28, фиг. 5). У *Praeactinostroma*, кстати, все изученные ценостеумы являются или плоскожелвакообразными, или субсферическими, с неравномерно бугристой верхней поверхностью. Вторым из таких признаков Нестор считает пористые перфорированные горизонтальные элементы, являющиеся особенностями археоциат. Но им же установлен род *Fogolinia* из верхнего ордовика с перфорированными ламинами.

Нестор полагает, кроме того, что расположение скелетных элементов в почти конусообразных или цилиндрических ценостеумах у кембрийских форм принципиально отличает их от настоящих цилиндрических строматопороидей, так как у последних ламин в продольном сечении параллельны осевому каналу, а у *Korovinella* они пересекают ценостеум поперек. Далее он отмечает, что «часто *Korovinella* и *Praeactinostroma* имеют своеобразные боковые выросты, напоминающие настоящие почки. Такие выросты еще никогда не описывались у строматопороидей» (там же, стр. 5). Наконец, по мнению Нестора, у строматопороидей, колониальных животных, не может быть одного единственного канала, занимающего центральное положение в цилиндрических ценостеумах; поэтому вертикальные каналы *Korovinella* он сравнивает с центральной полостью кубков археоциат. Нам непонятна такая постановка вопроса, так как, во-первых, расположение ламин поперек цилиндрического ценостеума известно у ряда строматопороидей, например, у *Paramphipora tschusovensis* (Яворский, 1955, табл. 38, фиг. 1—4). Следовательно, принципиального отличия здесь нет. Во-вторых, у *Praeactinostroma* никогда не наблюдались выросты, которые можно было бы сравнить с «почками», так как у представителей этого рода неизвестны ни цилиндрические, ни конусообразные ценостеумы. Боковые же выросты («почки») встречаются у ряда дендронидных строматопороидей, например у *Idiostroma yavorskyi* (Халфина, 1960, табл. Д-16, фиг. 2а), у *Stachyodes tu berosa*, *S. inexplorata* (Яворский, 1963, табл. 24, фиг. 1; табл. 26, фиг. 1). В-третьих, у большой группы родов с цилиндрическими ценостеумами (*Amphipora*, *Aulocera*, *Idiostroma* и др.) в подавляющем большинстве имеется один единственный осевой канал.

Коснемся кратко расположения таких вертикальных каналов в массивных ценостеумах *Korovinella* и *Praeactinostroma*. Каналы в колонии многочисленны и располагаются на разных уровнях по отношению друг к другу, и часто рост отдельных каналов прекращается, в то время как рост ценостеума над ними продолжается. Эти каналы самостоятельных стенок не имеют и располагаются аналогично астроразальным вертикальным системам в массивных ценостеумах более поздних палеозойских строматопороидей, тогда как у археоциат такого явления не наблюдается.

Нужно отметить к тому же, что у представителей двух названных кембрийских родов отсутствуют наружные и внутренние стенки и возрастные изменения у них также не наблюдаются: сразу же формируются их родовые и видовые признаки, сохраняющиеся на протяжении всего времени формирования ценостеума, что харак-

терно для строматопоройдей, но не для археоциат. Предпринятые попытки выяснения ранней стадии развития ценостеумов на обширном сибирском материале не дали никаких результатов. Об этом же пишет Гэллоуей (Galloway, 1957). Только у *Cystostroma vermontense* (по мнению Гэллоуей, предковой формы), построенной везикулярной тканью, в основании ценостеума была обнаружена сферическая камера из трех везикул, которой Гэллоуей дал название «протоценостеум».

Korovinella и *Praeactinostroma* с их массивными ценостеумами, по мнению Нестора (1966, стр. 6), «являются колониальными археоциатами (*Protopharetta*)». Род *Protopharetta*, по данным А. Г. Вологодина (1962) и И. Т. Журавлевой (Журавлева и др., 1964) характеризуется сплетением пористых теней (вертикальные элементы скелета) и пузырчатой ткани, заполняющих интерваллюм; кроме того, он обладает наружной пористой стенкой. Специфические признаки этого рода делают его несравнимым с указанными кембрийскими строматопоройдеями.

Наиболее близкими к роду *Korovinella* Нестор считает *Claruscyathus* и особенно *Abakanoscyathus*. У первого рода кубки с двумя самостоятельными стенками, наружная стенка тесно связана с дном кубка, пористые тени располагаются в интерваллюме радиально, в периферической зоне они переходят в стержневидные образования, внутренняя стенка их с одним рядом пор (Журавлева, 1960; Вологдин, 1962). Род *Abakanoscyathus* (Журавлева и др., 1964) характеризуется очень мелкими размерами кубков (диаметр до 2,2 мм), с наружной и внутренней стенками, причем последняя со стороны интерваллюма имеет вытянутые внутренние ребра. Дно кубка пористое, со стерженьками на них, при этом дно кубка составляют единое целое с наружной стенкой на каждом этапе их существования. Морфологические особенности названных родов резко отличаются от *Korovinella*.

Представителей рода *Praeactinostroma* Нестор сравнивает с *Sphinctocyathus* (*Dictyosycon*) *gravis* Zhur. У этого единственного вида подрода *Dictyosycon* интерваллюм расширяется с ростом кубка, дна кубка образованы горизонтальными и тангенциальными стерженьками, перпендикулярными к вертикальным. От узлов решетки в сторону центральной полости отходят короткие шипики. Наружная стенка пористая. Стенки сохраняются редко, чаще заменяются пленками пузырчатой ткани. Пузырчатая ткань присутствует во всех внутренних полостях (Журавлева, 1960). Стерженьки, образующие дно кубка, у этого вида располагаются на одном уровне, в то время как характерная особенность *Praeactinostroma* — неправильные ламини, возникающие тогда, когда радиальные отростки (*arms*) отходят от столбиков на разных уровнях, как у более позднего рода *Plectostroma* (Нестор, 1964). Таким образом, по основным морфологическим признакам эти формы не сопоставимы.

По мнению Нестора (1966, стр. 8), стратиграфическая обособленность *Korovinella* и *Praeactinostroma* («исчезают так же внезапно, как и появляются»), тоже говорит в пользу их принадлежности к археоциатам.

В изучении строматопоройдей еще много «белых пятен», и на данном этапе их изученности рано категорически говорить о «внезапных появлениях и исчезновении». Например, мы знаем, что семейство *Labechiidae* в ряде стран пользуется распространением в среднем и верхнем ордовике. Представители его существуют и в силуре, но не все ордовикские роды переходят в силур. В нижнем девоне, в изученных к настоящему времени районах, это семейство отсутствует, а в среднем — только в Англии известен один вид *Labechia stylophora* Nich., но в верхнем девоне и в зоне этрель лабехиды вновь широко распространяются (СССР, Китай) и представлены почти всеми ордовикскими родами. В Северной Америке, где особенно поддерживалось мнение, что лабехиды вымерли в силуре (Galloway, 1957), в верхнем девоне сейчас также установлен вид рода *Labechia* (Stearn, 1961).

Итак, по морфологии кембрийские строматопоройдей резко отличаются от археоциат. Прежде всего их различает форма колоний. У колониальных археоциат встречаются колонии массивные, ветвистые и цепочковидные. «По существу только ветвистая форма является настоящей колонией, а все остальные могут быть отнесены к случаям слабо выраженной индивидуальности (промежуточные образования между одиночными и колониальными формами)» (Журавлева, 1960, стр. 18). У кембрийских строматопоройдей нет пористых скелетных элементов, стенок и центральных полостей. Астроразильные каналы в массивных ценостеумах располагаются на разных уровнях, под ними и над ними ценостеум растет нормально, порой на расстоянии, намного превышающем длину этих каналов. Как у одиночных, так и у колониальных археоциат обязательно наблюдаются возрастные изменения. Каждая особь у них в начале роста «рекапитулирует» признаки филогенетического развития последовательно или с выпадением некоторых звеньев, обычно более ранних, с воспроизводством преимущественно признаков относительно поздних предковых форм (Вологдин, 1962, стр. 103). Возрастные изменения у строматопоройдей, в том числе и у кембрийских, отсутствуют. Среднеордовикские строматопоройдей не могут считаться родоначальными. Род *Clathrodictyon* к везикулярным строматопоройдеям не имеет никакого отношения. Наиболее древними, известными к настоящему времени, являются кембрийские строматопоройдей с петельчатыми ламинами.

ЛИТЕРАТУРА

- Власов А. Н. 1961. Кембрийские строматопороидеи. Палеонтол. ж., № 3, стр. 22—32.
- Вологдин А. Г. 1962. Археоциаты. Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные черви. Изд-во АН СССР, стр. 89—133.
- Вологдин А. Г. 1966. Крибрициаты кембрия СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 109, стр. 1—64.
- Журавлева И. Т. 1960. Археоциаты Сибирской платформы. Изд-во АН СССР, стр. 1—344.
- Журавлева И. Т., Конюшков К. Н., Розанов А. Ю. 1964. Археоциаты Сибири. Двустенные археоциаты. Изд-во «Наука», стр. 1—133.
- Нестор Х. Э. 1964. Строматопороидеи ордовика и лландовери. Ин-т геол. АН ЭстССР, стр. 5—92.
- Нестор Х. Э. 1966. О древнейших строматопороидеях. Палеонтол. ж., № 2, стр. 3—12.
- Халфина В. Ю. 1960. Строматопороидеи. Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области, т. 1. Тр. Сиб. н.-и. ин-та геол., геофиз. и минер. сырья, вып. 19, стр. 370—373.
- Яворский В. И. 1955. Строматопороидеи СССР. Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, нов. сер., т. 8, стр. 5—166.
- Яворский В. И. 1957. Строматопороидеи СССР. Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, нов. сер., т. 18, стр. 4—75.
- Яворский В. И. 1963. Строматопороидеи СССР. Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, нов. сер., т. 87, стр. 7—89.
- Fritz M. and Wainnes R. H. 1956. Stromatoporoids from the Upper Abitibi River limestone. Proc. Geol. Assoc. Canada, vol. 8, pt. 1, p. 87—118.
- Galloway J. J. 1957. Structure and classification of the Stromatoporoidea. Bull. Amer. Palaeontol., vol. 37, No. 164, p. 345—457.
- Galloway J. J. and J. St. Jean. 1957. Middle Devonian Stromatoporoidea of Indiana, Kentucky, and Ohio. Bull. Amer. Paleontol., vol. 37, No. 162, p. 30—260.
- Galloway J. J. and J. St. Jean. 1961. Ordovician Stromatoporoidea of North America. Bull. Amer. Paleontol., vol. 43, No. 194, p. 9—82.
- Ozaki K. 1938. On some stromatoporoids from the Ordovician of Shantung and South Manchuria. J. Shanghai Sci. Inst., vol. 2, sect. 2, p. 15—61.
- Parks W. A. 1910. Ordovician stromatoporoids. Univ. Toronto Stud., geol. ser., No. 7, p. 3—49.
- Parks W. A. 1936. Devonian stromatoporoids of North America. Pt. 1. Univ. Toronto Stud., geol. ser., No. 39.
- Stearn C. W. 1961. Devonian stromatoporoids from Canadian Rocky Mountains. J. Paleontol., vol. 35, No. 5, p. 932—947.
- Yabe H. and Sugiyama T. 1930. An some Ordovician stromatoporoids from South Manchuria, North China and Chosen (Corea). Sci. Rep. Tohoku Univ., sec. ser. (geol.), vol. 14, No. 1, p. 48—62.
- Yavorsky B. 1932. Ein Stromatoporen und im Cambrium. Central. Min. Geol. u. Paläontol., Abt. B., No. 12, S. 613—616.