

УДК 563.67:551.733.13

О. Б. БОНДАРЕНКО

НАПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЯ И СИСТЕМАТИКА ПОЗДНЕОРДОВИКСКИХ КОРАЛЛОВ PROHELIOLOTIDAE

Изложены результаты ревизии семейства Proheliolitidae. Род Proheliolites и его типовой вид Heliolites dubius отнесены к категории nomen dubium. Даны диагнозы семейства, двух подсемейств — Proheliolinae Kiaer, 1899 и Sibiriolitinae subfam. nov., шести родов — Protoheliolites gen. nov., Schmidtella gen. nov., Sibiriolites Sokolov, 1955, Mongoliolites Bondarenko et Minzhin, 1977. Рассмотрено развитие подсемейств, которое шло разными темпами, но с близким типом морфогенеза и сходным конечным результатом. Подтверждено происхождение Proheliolitidae от табулята Lichenariidae.

В конце позднего карадок и ашгилле были широко распространены гелиолиитоиды с тесно расположенными кораллитами и скудной цененхимой. Среди них прогелиолиитиды являются одной из многочисленных групп, насчитывающей около 20 видов. Ревизия показывает, что все разнообразие видов не укладывается в объем двух родов — Proheliolites и Sibiriolites, составляющих это семейство. Анализ прогелиолиитид проведен на собственном, литературном и музейном материале. Использование литературных данных иногда затруднено, так как в ряде работ отсутствуют изображения или они взяты из прежних публикаций, или прогелиолиитиды только названы (Schmidt, 1858, 1861; Billings, 1858a; Lindström, 1873, 1888; Nicholson and Etheridge, 1880; Roemer, 1883; Wentzel, 1895; Wiman, 1902, 1907; Kiaer, 1903; Gerth, 1909; Bassler, 1915; Ma, 1937; Jones and Hill, 1940; Lang, Smith and Thomas, 1940; Hill, 1951; Lecompte, 1952; Hill and Stumm, 1956; Flower, 1961; Flügel, 1970; Соколов, 1950, 1960, 1962; Кальо, Клааманн и Нестор, 1963; Розман и др., 1970; Ядренкина, 1971; История изучения..., 1973; Преображенский, 1974; Чехович, 1975; Бондаренко и Улитина, 1976). При подготовке статьи к печати были просмотрены коллекции Б. С. Соколова по Прибалтике и Сибири (№ 599, ВНИГРИ, Ленинград), Э. Р. Клааманна по Эстонии и Швеции (АН ЭССР, Таллин), О. П. Ковалевского по Казахстану (№ 8257, ЦНИГРМузей, Ленинград), В. Д. Чехович по Туве (ВСЕГЕИ, Ленинград). Автор приносит глубокую благодарность за ценные консультации и советы А. С. Алексееву, И. С. Барскову, Э. Р. Клааманну, О. П. Ковалевскому, Л. Е. Попову, Х. С. Розман, В. А. Сытовой, Г. А. Стукалиной, В. Д. Чехович.

В первой части статьи описаны основные направления развития прогелиолиитид, во второй даны диагнозы ранее установленных и новых систематических единиц с учетом астогенетических стадий (Бондаренко, 1975а). Геохронологическая индексация дана согласно современным стратиграфическим схемам (Вильямс и др., 1976; Решения IV и V пленумов комиссии МСК., 1975).

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЯ ПРОГЕЛИОЛИТИД

Кораллы прогелиолиитидного типа строения появились в позднем караоке и раннем ашгилле. Предполагают, что их предками могли быть табуляты: аулопориды, тетрадииды, хализитиды или лихенарииды (Lindström, 1899; Sardeson, 1924; Bassler, 1950; Hill, 1947; Flower, 1961; Меннер, 1947; Фомин, 1971). На происхождение Proheliolitidae от табулят

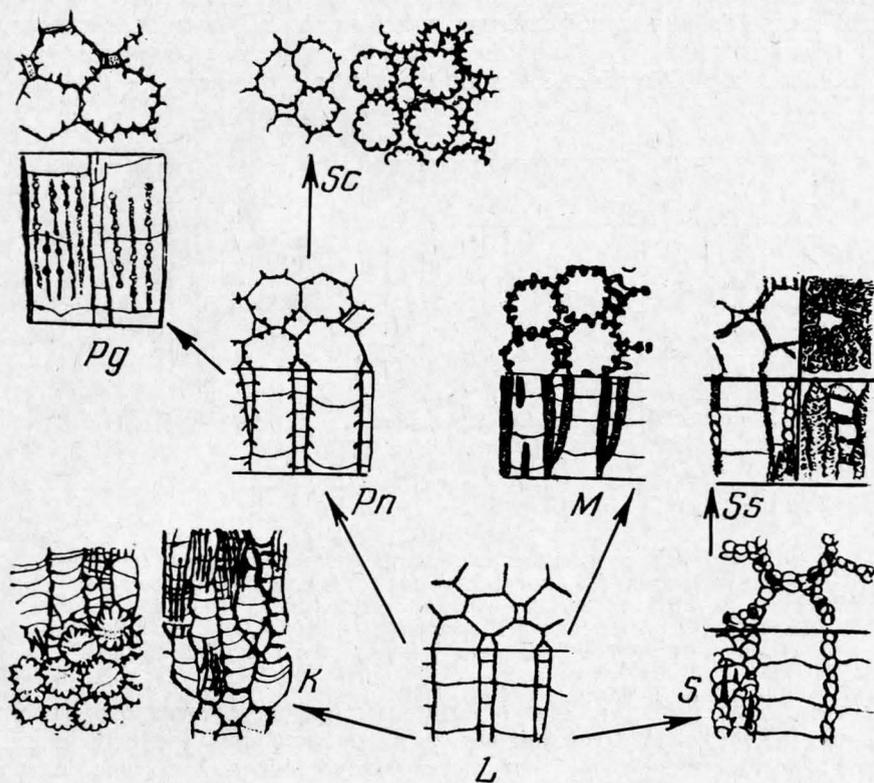


Рис. 1. Основные направления развития прогелиолиитид: *L* — гипотетический предок из отряда Lichenariida; *K, Pn, Pg, Sc* — подсемейство Proheliolitinae; *K* — *Kiaerolites* (*K. kalstadensis*), *Pn, Pg* — *Protoheliolites* (*Pn* — *P. norvegicus*, *Pg* — *P. goldfussi*), *S* — *Schmidtella* (*S. schmidti*); *S, Ss, M* — Sibiriolitinae; *S* — *Sibiriolitella* (*S. reticulata*), *Ss* — *sibiriolites* (*S. sibiricus*), *M* — *Mongoliolites* (*M. paradoxides*)

Lichenariida указывают астогенез, бластогенез, время появления и сравнительно-морфологический анализ (участки цериоидного строения, многоугольные кораллиты, продольное деление кораллитов и цененхимы, первоначально фиброзная структура вертикальных элементов). Появление цененхимы у лихенариид было вызвано неоднородностью — анизотропией колонии, что проявлялось прежде всего в разном темпе роста отдельных зооидов-кораллитов. В результате появились лихенарииды с дифференцированными по размерам кораллитами. Расстояние между днами в крупных и мелких кораллитах сначала было сходным, затем в мелких кораллитах дна стали располагаться чаще, чем в крупных, что усилило разнородность колонии (рис. 1, *L*). По мере роста трубочки цененхимы могли вновь превращаться в нормальные кораллиты (Nicholson, 1876b, 1889; Wentzel, 1895; Sardeson, 1896; Kiaer, 1899; Lindström, 1899; Hill, 1951; Бондаренко и Минжин, 1977). Интересно, что у современной Hydractinia не исключена возможность перехода зооидов одного типа в другой (гастрозооиды ↔ дактилозооиды; Stockes, 1974). Таким образом, однотипность зооидов-кораллитов внутри колоний лихенариид бы-

ла нарушена из-за неоднородных морфофизиологических преобразований, что привело к появлению полиморфных колоний¹. От каких именно лихенариид произошли прогелиолитиды — неясно. Возможно, прогелиолитидный морфотип возникал неоднократно у разных или одних и тех же лихенариид на протяжении всего позднего ордовика (итерация). Из трех вариантов, предлагаемых на рис. 2, каждый можно аргументировать. В зависимости от варианта происхождения должна меняться и систематика. В статье избран монофилитический вариант III не только по традиции, но также исходя из общности структуры вертикальных элементов у Proheliolitinae и Sibiriolitinae на ранних стадиях астогенеза.

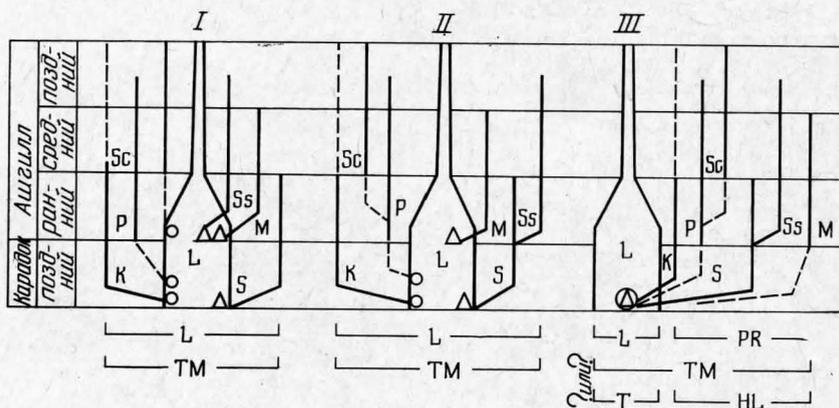


Рис. 2. Некоторые варианты происхождения прогелиолитидных кораллов: I—II — гетерогенные, III — моногенный. Обозначения: HL — подкласс Heliolitoidea, K — Kiaerolites, L — отряд Lichenariida, M — Mongoliolites, P — Protoheliolites, PR — отряд Proporida, S — Sibiriolitella, Sc — Schmidtella, T — подкласс Tabulata; TM — подкласс Tabulatomorpha

Подсемейство Proheliolitinae в позднем карадоке существовало в тропическом поясе южного полушария, а в ашгилле оно распространилось и в северное полушарие, частично захватив субтропический пояс (рис. 3). Наиболее древним, по-видимому, является род Kiaerolites. У него цененхима в начале колонии практически отсутствует (рис. 1, K, справа), а выше она развита в виде изолированных зон и неполного кольца (рис. 1, K, слева); стенки кораллитов от неоднородно изгибающихся до волнистых и складчатых; септальные пластины зазубрены, их число равно или немного меньше 12. У рода Protoheliolites, появившегося, вероятно, независимо, но от общего предка с Kiaerolites, цененхима имеет сходное с ним строение, но стенки кораллитов прямые на всем протяжении колонии (рис. 1, Pn) или фрагментарно и слабо изгибаются на поздних стадиях астогенеза или бластогенеза (рис. 1, Pg). У Protoheliolites, кроме того, септальные пластины развиты слабее, чем у Kiaerolites, число их небольшое и редко достигает 12, септы очень короткие, от них через правильные промежутки могут отходить шипы, ориентированные вниз или горизонтально. Р. Бэслер (Bassler, 1950) предполагал, что Protoheliolites произошел от Nystopora, Р. Флауэр (Flower, 1961) — от Saffordophyllum. Но возможно, что род Protoheliolites возник от более примитивных прямостенных лихенариид с плохо развитым септальным аппаратом. Protoheliolites дает начало роду Schmidtella, у которого цененхима в начале развития колонии имеет сходное с ним строение в виде изолированных зон, а затем постепенно оформляется в полное кольцо (рис. 1, Sc). Стенки кораллитов Schmidtella сначала напоминают

¹ В таком случае термин «цененхима» использовать при описании гелиолитоидей нельзя. Этому вопросу будет посвящена следующая специальная статья.

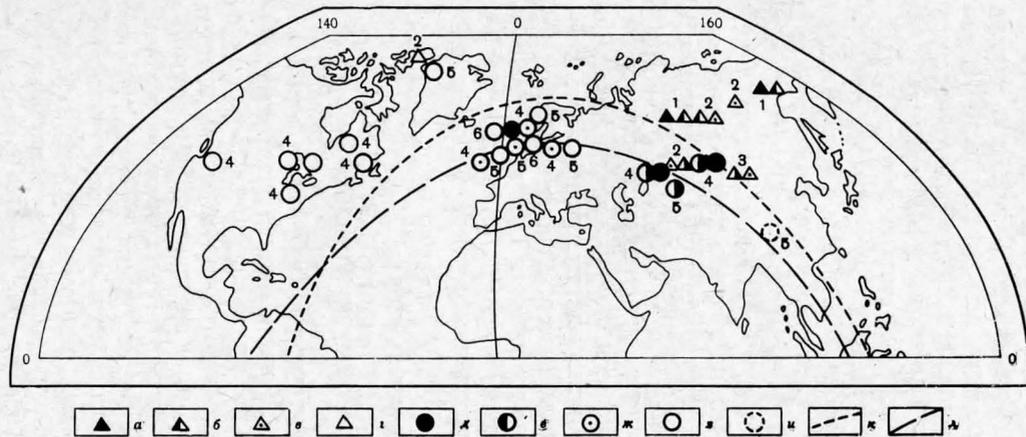


Рис. 3.

Рис. 3. Распространение Proheliolitidae. Обозначения: а — г — местонахождения Sibriolitininae (а — в позднем карадоке, б — в раннем ашгилле, в — в среднем ашгилле, г — в позднем ашгилле); д — з — местонахождения Proheliolitinae: д — в позднем карадоке, е — в раннем ашгилле, ж — в среднем ашгилле, з — в позднем ашгилле, и — ярус неизвестен; к, л — положение экватора: к — в конце карадока, л — в конце ашгилла (по Долицкому, 1975); 1 — Sibriolitella, 2 — Sibriolites, 3 — Mongololites, 4 — Protoheliolites, 5 — Schmidtella, 6 — Kiaerolites

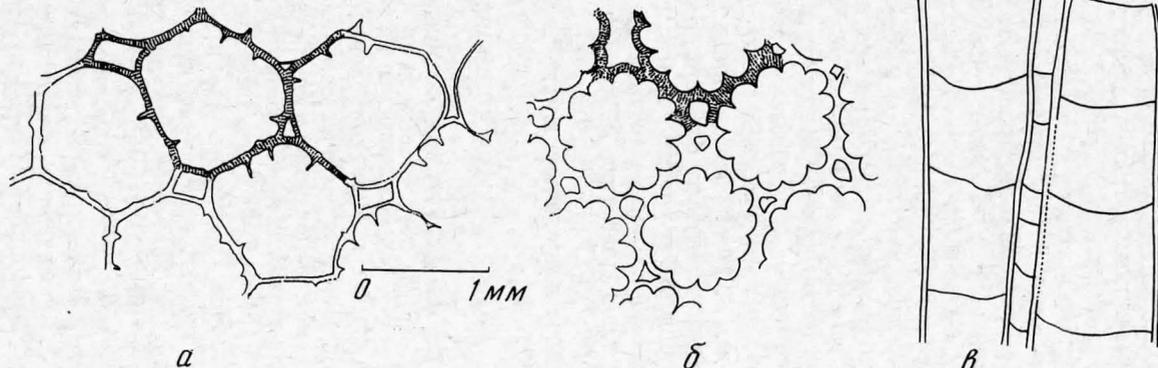


Рис. 4.

Рис. 4. *Schmidtella gracilis* (Sokolov); голотип ВНИГРИ, № 130/599; а — поперечное сечение лихенарийной стадии, где многоугольные кораллиты имеют прямые стенки и нефиксированное число септ; б — поперечное сечение прогелиолиитной стадии с звездчатыми кораллитами, имеющими равномерно-волнистые стенки и фиксированное число септ; в — продольное сечение; Эстония, Поркуни; верхний ашгилл, поркуни-ский горизонт

стенки лихенариид и *Protoheliolites*, они прямые или неоднородно изогнутые (рис. 1, *Sc*, слева; рис. 4, *a*), на следующих стадиях бласто- и астогенеза они становятся равномерно-волнистыми и складчатыми (рис. 1, *Sc*, справа; рис. 4, *b*). Число септ увеличивается и быстро достигает 12.

Подсемейство *Sibiriolitinae* появляется в позднем карадоке и исчезает в начале позднего ашгилла, оно известно пока только из северного полушария тропического пояса (рис. 3). Наиболее древним родом является *Sibiriolitella*. У него уже на эфебастической стадии имеется полное кольцо цененхимы, но пузыри цененхимы расположены преимущественно незакономерно, а септы и периферическое утолщение колонии наблюдаются спорадически (рис. 1, *S*). У *Sibiriolites* пузыри цененхимы образуют вертикальные ряды, а септы и утолщение по периферии колонии развиты полностью и постоянно (рис. 1, *Ss*). У рода *Mongoliolites* структура вертикальных элементов и септы близки к таковым *Sibiriolites*, но цененхима на эфебастической стадии в виде изолированных зон и неполного кольца, периферическое утолщение колонии отсутствует (рис. 1, *M*).

Общие направления в асто- и морфогенезе в обоих подсемействах были следующими: увеличение количества цененхимы, изменение формы кораллитов от многоугольной до округлой и звездчатой, учащение днщ и диафрагм, усиление септального аппарата и самостоятельности стенок кораллитов. Таким образом, направление и конечный результат развития в обоих семействах совпадают. Но темпы изменений у *Sibiriolitinae* были выше, на что указывает образование уже в позднем карадоке полного кольца цененхимы вокруг кораллитов на эфебастической стадии, присутствие трабекулярно-бакулярных комплексов. У *Proheliolitinae* развитие шло медленнее, так как полное кольцо цененхимы появилось только в ашгилле, и то на геронгастической стадии, вертикальные элементы были фиброзными и тонкими. Тип морфогенеза в обоих подсемействах также отличался. Развитие цененхимы у *Sibiriolitinae* шло в таком направлении: пузырчатые диафрагмы расположены незакономерно → ориентированы в вертикальные ряды → замещены трабекулярно-бакулярными комплексами. У *Proheliolitinae* направления развития цененхимы менее четкие: на всех стадиях преобладали прямые диафрагмы, спорадически появлялись пузырчатые, дуговидно изогнутые и вторично уплощенные с вертикальными пластинами, в различной степени слившиеся. Усложнение пищеварительной полости у *Sibiriolitinae* осуществлялось за счет интенсификации септ, у *Proheliolitinae* — в результате перехода прямых стенок кораллитов в продольно изогнутые с одновременным усилением септального аппарата.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО PROHELIOITIDAE KIAER, 1899

Диагноз. Колонии без базальной эпитеки, разнообразной формы, от уплощенных и округло-желвакообразных до неправильно-вытянутых, цилиндрических и ветвистых. Они состоят из многочисленных кораллитов и скудной цененхимы. Поперечное сечение кораллитов менялось в асто-морфогенезе от многоугольного до округлого и звездчатого. Многоугольные кораллиты всегда имеются в колонии, хотя бы локально. Стенки кораллитов от прямых до продольно-волнистых и складчатых. Иногда развиты и поперечные изгибы стенок. Септы были представлены шиповатыми трабекулами, бакулами, пластинами, шипами или отсутствуют. Количество цененхимы возрастало в асто-морфогенезе от изолированных зон в углах между кораллитами до кольцевой зоны вокруг каждого кораллита. Цененхима состоит из горизонтальных, дуговидно изогнутых, иногда пузырчатых диафрагм, нередко вторично уплощенных и вытянутых или замещенных трабекулярно-бакулярными комплексами. В цененхиме могли развиваться вертикальные пластины, образующие при сли-

нии трубки. Днища полные, горизонтальные, различно изогнутые или вздутые в осевой части. Бластогенез кораллитов на ранних стадиях асто- и морфогенеза происходит продольным делением у внутреннего края чашки кораллитов, на поздних стадиях — цененхимальным почкованием. Часть кораллитов возникала в результате простого увеличения цененхимальных полостей и изменения частоты диафрагм.

Состав. Два подсемейства: *Proheliolitinae* Kiaer, 1899 и *Sibiriolitinae* subfam. nov.

З а м е ч а н и я. Для *Proheliolitidae* характерно сочетание признаков табулят *Lichenariida* и гелиолиитоидей. От лихенариид унаследовано продольное деление у внутреннего края кораллитов, первично фиброзная структура вертикальных элементов, многоугольные кораллиты и их плотное сотовое-цериоидное расположение, сохраняющееся у разных родов в различной степени. С гелиолиитоидеями прогелиолиитид сближают присутствие цененхимы, цененхимальное почкование, число септ (12), округлая и звездчатая форма кораллитов. Строение скелета рода *Avicenia*, условно включенное Лелешусом (1974) в *Proheliolitidae*, иное.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний ордовик; Азия; Европа; Северная Америка.

ПОДСЕМЕЙСТВО PROHELIOLITINAE KIAER, 1899

Д и а г н о з. Септы представлены шиповатыми пластинами, шипами или отсутствуют. Септы не выходили за пределы кораллитов. Стенки кораллитов самостоятельные, общие или отдельные, от прямых и плавных до продольно-волнистых и складчатых. Полное кольцо цененхимы вокруг кораллитов появлялось на геронтастической стадии. На предыдущих стадиях цененхима в виде изолированных зон, неполного кольца или отсутствует. Диафрагмы горизонтальные, дуговидно изогнутые, пузырчатые, нередко вторично уплощенные и вытянутые, могут нести различные вертикальные пластины, образующие при слиянии трубки. Структура вертикальных элементов фиброзная.

Состав. Три рода: *Proheliolites* gen. nov., *Schmidtella* gen. nov. и *Kiaerolites* gen. nov.

С р а в н е н и е дано при описании подсемейства *Sibiriolitinae*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний карадок—ашгилл; Китай; Казахстан; Тува; ? Сибирь; Северо-Восток СССР; Эстония; Швеция; Норвегия; Англия; Шотландия; Ирландия; Гренландия; Канада; США.

Род *Protoheliolites* Bondarenko, gen. nov.

Columnaria (part.): Billings, 1859, стр. 420.

Heliolites (part.): Schmidt, 1858, стр. 228; Nicholson and Lydekker, 1889, стр. 336.

Proheliolites (part.): Kiaer, 1897, стр. 10; 1899, стр. 21; 1903, стр. 32, 48; 1930, стр. 66; Lindström, 1899, стр. 70; Kulling, 1933, стр. 239; Соколов, 1955, стр. 87; 1962, стр. 281; Ковалевский, 1968, стр. 11.

Nucupora (*Proheliolites*): Bassler, 1950, стр. 263.

Типовой вид — *P. norvegicus* sp. nov.; средний ашгилл, слой 5 а; Норвегия, район Рингерике, местонахождение Ставнестанген (табл. III, фиг. 1).

Д и а г н о з. Поперечное сечение кораллитов от многоугольного до округлого. Стенки кораллитов прямые ровные и только иногда фрагментами слабо и неоднородно волнистые. Септы развиваются в бласто- и астогенезе постепенно: от полного отсутствия до тонких и низких септальных пластин, от которых могут отходить септальные шипы, обычно ориентированные горизонтально или вниз. Септы немногочисленные, их число непостоянное. Цененхима в виде изолированных зон и неполного кольца. Диафрагмы горизонтальные, дуговидно изогнутые до пузыревидных и вторично уплощенных с короткими пластинами на верхней поверхности.

Видовой состав. К этому роду отнесены три вида:

1) *P. norvegicus* sp. nov. [= *Proheliolites dubius* Kiaer, 1899, non *Heliolites dubius* Schmidt, 1858. Голотип — экземпляр, изображенный Чьером (Kiaer, 1899, табл. III, фиг. 5, 6)]; Норвегия, район Рингерике, местонахождение Ставнестанген, слой 5а, средний ашгилл; район Бергена, Верхний Викенес, Лимбувикен, средний ашгилл; Ирландия, известняки Портрэн, средний ашгилл; Эстония, Нийби, пиргуский горизонт F1с, средний ашгилл; Швеция, Далекарлия, Осмундсберьет, известняки Буда, средний — верхний ашгилл; Южная Лапландия, лептеновые известняки, верхний ашгилл; о. Готланд, ледниковые валуны, возраст неясен;

2) *P. koskolensis* (Kovalevsky, 1968); Северный Казахстан, оз. Большой Косколь и район пос. Гоголевка, ангренсорская свита, слои с *Amsassia chaetetoides*, верхний карадок или нижний ашгилл; Тува, каргинский горизонт, верхнекаргинский подгоризонт, верхний карадок или нижний ашгилл;

3) *P. goldfussi* (Billings, 1858); Канада, штат Квебек, о. Змеиный, Траверс Поинт, оз. Сан-Джон, район Персей, известняки Уайнесвилл и Уайтхед, ричмонд, нижняя часть верхнего ашгилла; о. Антикости, штат Онтарио, район оз. Гурон, известняки Уайнесвилл, ричмонд; о. Манитолин, формация Кагауонд, оз. Тимискаминг, формация Лискирд, ричмонд; США, юго-запад штата Огайо, юго-восток штата Индиана и север штата Кентукки, известняки Уайнесвилл, Либерти; север штата Мичиган, ричмонд; штат Орегон, Оксфорд и Бланчестер, низы верхнего ашгилла.

Сравнение дано при описании следующих родов.

Замечания. В состав рассматриваемого подсемейства не включен типовой род, отнесенный к числу сомнительных. История выделения *Proheliolites* чрезвычайно запутанна. В 1830 г. Х. Пандер описал новый вид *Favosites petropolitanus* из среднего ордовика южной части Ленинградской обл. (Красное село, Дюдедорф, Пулковка, Царское село, Поповка, Подолово) и изобразил внешнюю форму шести экземпляров, не указав их конкретных местонахождений (Pander, 1830, стр. 100, табл. I, фиг. 6—11)².

Позже вид *Favosites petropolitanus* Pander рассматривали среди хетид (Lonsdale, 1845, стр. 596; Keyserling, 1846, стр. 180; Orbigny, 1850, стр. 25, 108; Milne-Edwards et Haime, 1851, стр. 263). Мильн-Эдвардс и Гейм отнесли к *Chaetetes petropolitanus* только четыре экземпляра Пандера (Pander, 1830, табл. I, фиг. 6, 7, 10, 11), а один — к новому виду *Chaetetes panderi* (Pander, 1830, табл. I, фиг. 8). В 1854 г. эти авторы уже считали оба вида мшанками рода *Monticulipora*. Спустя несколько лет Ф. Шмидт (Schmidt, 1858), изучая фауну ордовика Прибалтики, выделил новый вид гелиолитид — *Heliolites dubius* (Schmidt, 1858, стр. 226, 228), но не дал изображения установленного им нового вида, а сослался на рисунки *Favosites petropolitanus* в работе Пандера (Pander, 1830, табл. I, фиг. 6, 7, 10, 11) считая их, по-видимому, достаточно типичными для своего нового вида. Позже Никольсон (Nicholson, 1879) избирает эти же экземпляры Пандера как типовые для своего нового рода мшанок *Diplotrura* (Астрова, 1965).

Коллекция Пандера по ордовика Ленинградской обл. сейчас обнаружена в музее Горного института в Ленинграде. В ней *Favosites petropolitanus* представлен многочисленными колониями, но среди них отсутствуют экземпляры, изображенные в монографии Пандера (Pander, 1830). В Геологическом музее АН ЭССР в Таллине имеется коллекция Шмидта (Schmidt, 1858), но в ней нет экземпляров *Heliolites dubius* (Каталог..., 1974, кол. № 38). Просмотр синтипов *Favosites petropolitanus* из коллекции Пандера и его топотипов, собранных Л. Е. Поповым, указывает на их принадлеж-

² Изображения на таблицах II и XXIX Пандер назвал просто *Favositen* или *Favosit*, и поэтому их в дальнейших ревизиях вида не использовали.

ность к мшанкам *Trepostomata*. Исследование некоторых эстонских топотипов *Heliolites dubius* Schmidt, хранящихся в коллекции Э. Р. Клаамана (АН ЭССР, Таллин), свидетельствует об их принадлежности к гелиолитидам. При изучении только внешней поверхности колоний можно перепутать табулят, хететид, мшанок *Trepostomata* и древних гелиолитид. Такая ошибка, по-видимому, и была совершена Шмидтом (Schmidt, 1858), отождествившим эстонские позднеордовикские прогелиолитиды с среднеордовикскими мшанками.

В конце прошлого столетия Чьер (Kiaer, 1897) выделил, но не описал новый род *Proheliolites*. Типовым видом его он назвал *Heliolites dubius* Schmidt, с которым идентифицировал свой норвежский материал. Позднее одновременно появились монографии Чьера (Kiaer, 1899) и Линдстрёма (Lindström, 1899). Чьер привел описание своего нового рода, а под названием *Proheliolites dubius* (Schmidt) изобразил три разных экземпляра из двух местонахождений Норвегии. Два из них были найдены в слое 5а среднего ашгилла в местонахождении Ставнестанген у Рингерике. У первого экземпляра (Kiaer, 1899, табл. III, фиг. 5, 6) кораллиты многоугольные и округло-многоугольные, стенки прямые, септальные шипы ориентированы вниз. Чьер считал, что у этого экземпляра шипы отходили от очень низких и тонких пластин. Второй экземпляр назван Чьером «*forma primaria*», (Kiaer, 1899, табл. VI, фиг. 5), у него кораллиты круглые, больше дененхимы, остальные признаки неизвестны. Третий экземпляр описан как *mutatio* из слоя 5b верхнего ашгилла местонахождения Остре Сварто. У этого экземпляра продольно-складчатые стенки, но тип и структура септ неясны. Линдстрём (Lindström, 1899) под названием *Proheliolites dubius* (Schmidt) изобразил три экземпляра с септальными шипами, ориентированными вниз. Возможно, первые два экземпляра (Lindström, 1899, табл. XI, фиг. 10—13; фиг. 14—15) с продольно-складчатыми стенками были переданы ему Шмидтом, так как они происходят с о. Вормси Эстонии. Третий экземпляр (Lindström, 1899, табл. XI, фиг. 16—17) с прямыми стенками извлечен из ледниковых отложений о. Готланд Швеции.

Таким образом, в настоящее время содержание, объем и номенклатура рода *Proheliolites* оказались весьма запутанными. Во-первых, оригиналы *Favosites petropolitanus* в коллекции Пандера (Pander, 1830, табл. I, фиг. 6—11) и *Heliolites dubius* в коллекции Шмидта (Schmidt, 1858) не обнаружены (?потеряны). Во-вторых, синтипы и топотипы *Favosites petropolitanus* Pander оказались мшанками, а топотипы *Heliolites dubius* Schmidt — гелиолитоидеями. В-третьих, диагноз рода *Proheliolites*, типовым видом которого Чьер (Kiaer, 1899) назвал *Heliolites dubius* Schmidt, основан на норвежских экземплярах гелиолитоидей. В-четвертых, палеонтологи уже на протяжении 78 лет считают типовым норвежский экземпляр, изображенный у Чьера (Kiaer, 1899, табл. III, фиг. 5, 6). Согласно Международному кодексу (1966), выход из такой ситуации может быть следующим. Названия *Favosites petropolitanus* Pander и *Heliolites dubius* Schmidt следует отнести к категории *nomen dubium*, т. е. к сомнительным названиям, не применимым с уверенностью ни к табулятам, ни к хететидам, ни к мшанкам, ни к гелиолитидам. Отсюда и название рода *Proheliolites*, типовым видом которого был выбран *Heliolites dubius* Schmidt, также является *nomen dubium*. Тогда норвежские экземпляры Чьера (Kiaer, 1899, табл. III, фиг. 5, 6) должны получить новое родовое и видовое название (в статье они названы *Protoheliolites norvegicus*). Вопрос о названиях семейства *Proheliolitidae* и подсемейства *Proheliolitinae* должен быть передан на рассмотрение Международной комиссии, а пока они остаются прежними (Международный кодекс зоологической номенклатуры, 1966, статьи 65 и 70). Согласно второму варианту, можно сохранить прежнее родовое название *Proheliolites* со всеми вытекающими отсюда последствиями, но только после принятия специального решения Международной комиссии по зоологической номенклатуре.

Род *Schmidtella* Bondarenko, gen. nov.

Heliolites (part.): F. Schmidt, 1858, стр. 228; Sardeson, 1896, стр. 270.

Callopora (part.): Dybowski, 1878, стр. 113.

Heliolithes (part.): Lindström, 1880, стр. 39.

Proheliolites (part.): Lindström, 1899, стр. 70; Poulsen, 1941, стр. 14; Соколов, 1955, стр. 87; Бондаренко, 1958, стр. 216; Юй Чан-мин, 1960, стр. 100.

Типовой вид — *Sch. schmidti* sp. nov.; средний ашгилл? Эстония, о. Вормси (табл. III, фиг. 2).

Диагноз. Поперечное сечение кораллитов от многоугольного до звездчатого. Стенки кораллитов на ранних стадиях бласто- и астогенеза неоднородно-волнистые, реже прямые; на поздних стадиях они равномерно волнистые и складчатые с образованием 12 выступов. Септы представлены ориентированными вниз и горизонтально шипами, которые, по-видимому, отходят от низких тонких пластин. Число септ равно 12 или несколько меньше. Цененхима от изолированных зон до полного кольца. Диафрагмы горизонтальные или изогнутые.

Видовой состав. К этому роду отнесены два вида:

1) *Sch. schmidti* sp. nov. [= *Proheliolites dubius* Lindström, 1899, non *Heliolites dubius* Schmidt, 1858. Голотип — экземпляр, изображенный Линдстрёмом (Lindström, 1899, табл. XI, фиг. 10–13)]; Эстония, о. Вормси, ?средний ашгилл; ?Норвегия, Осло; ?Швеция, Даларне, известняки Буда, средний — верхний ашгилл; известняки лептеновые, верхний ашгилл; Германия, ледниковые валуны;

2) *Sch. gracilis* (Sokolov, 1955); Эстония, район поркуни, поркуниский горизонт, верхний ашгилл (рис. 4).

Кроме того, к этому роду мы относим условно четыре вида: *Sch. divergens* (Poulsen, 1941); Северная Гренландия, мыс Шухерт; формация Оффли Айленд, ричмонд, нижняя часть верхнего ашгилла; *Sch. sp.* (= *Proheliolites* sp.; Бондаренко, 1958); Казахстан, Чу-Илийские горы; дуланкаринский горизонт, нижний ашгилл; *Sch. orientalis* (Yü, 1960), *Sch. convexus* (Yü, 1960) и *Sch. squameosus* (Yü, 1960); Китай, Синцзянь; верхний ордовик.

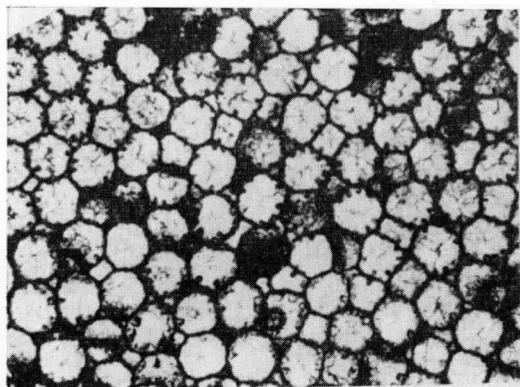
Сравнение. На поздних стадиях бласто- и астогенеза отличается от *Protoheliolites* равномерно-волнистыми и складчатыми стенками кораллитов, за счет чего они приобретают звездчатое поперечное сечение. Кроме того, отличается развитием полного кольца цененхимы вокруг кораллитов, интенсивным развитием септ, число которых равно или приближается к 12. На ранних стадиях строение *Schmidtella* и *Protoheliolites* может совпадать, но обычно у первого рода стенки кораллитов на этой стадии уже изгибаются, хотя и неравномерно.

Объяснение к таблице III

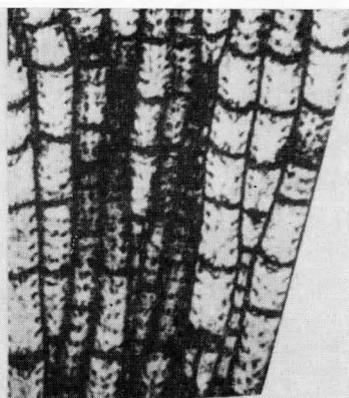
Фиг. 1. *Protoheliolites norvegicus* sp. nov.; голотип (×7): 1а — поперечное сечение, 1б — продольное сечение; Норвегия, район Рингерике, Ставнестанген, слой 5а; средний ашгилл (Kjaer, 1899, табл. III, фиг. 5, 6).

Фиг. 2. *Schmidtella schmidti* sp. nov.; голотип (×10): 2а, б — различные участки внешней поверхности колонии; 2в — поперечное сечение той же колонии ниже внешней поверхности; Эстония, о. Вормси; ? средний ашгилл (Lindström, 1899, табл. XI, фиг. 10–13).

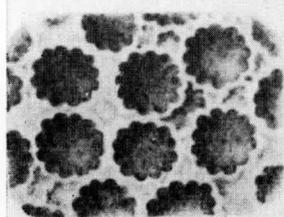
Фиг. 3. *Kiaerolites kalstadensis* sp. nov.; голотип (×10): 3а — поперечное сечение, 3б — продольное сечение; Норвегия, район Тронхейма; известняки Кальстад, верхний карадок — нижний ашгилл (Kjaer, 1932).



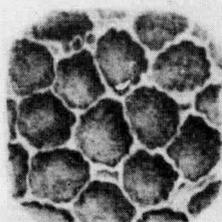
1a



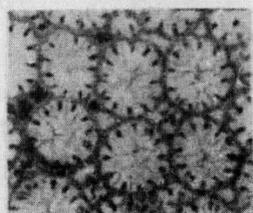
1б



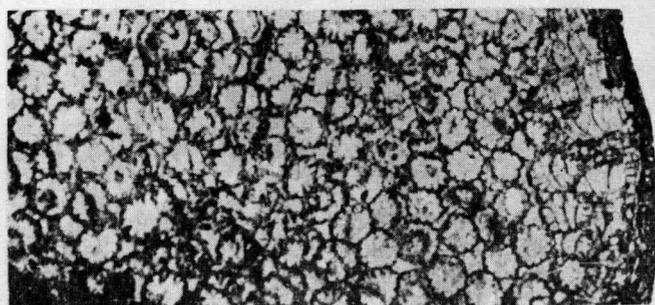
2a



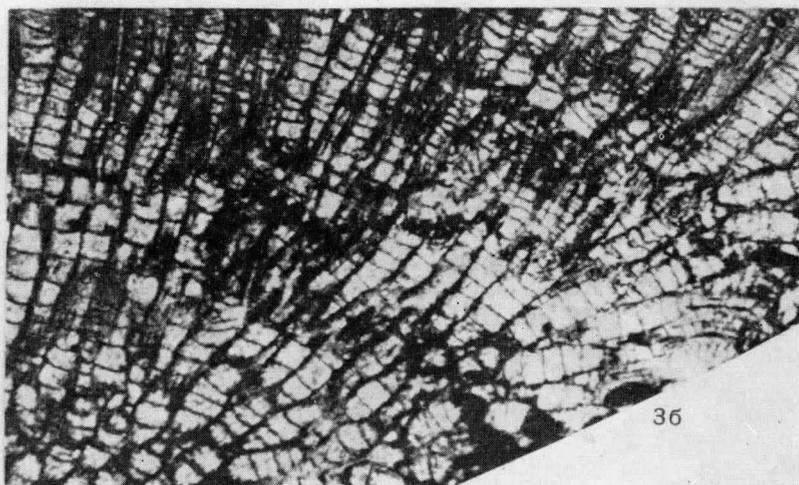
2б



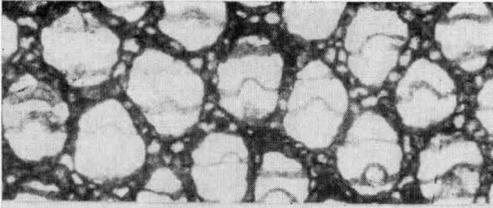
2в



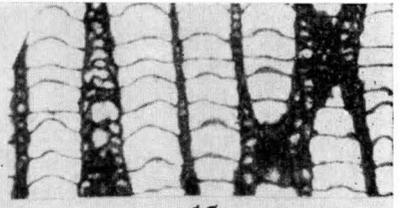
3a



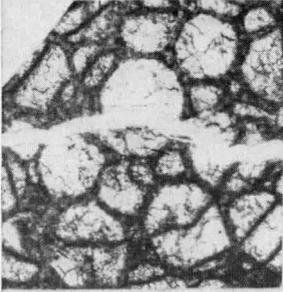
3б



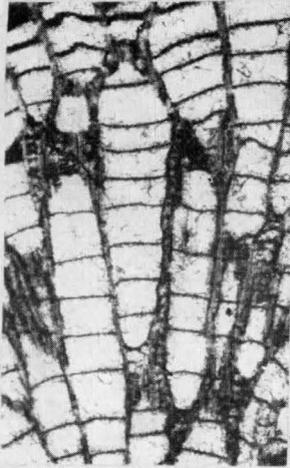
1а



1б



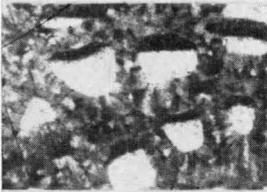
2а



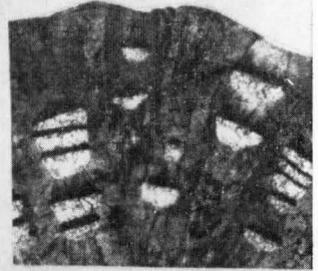
2б



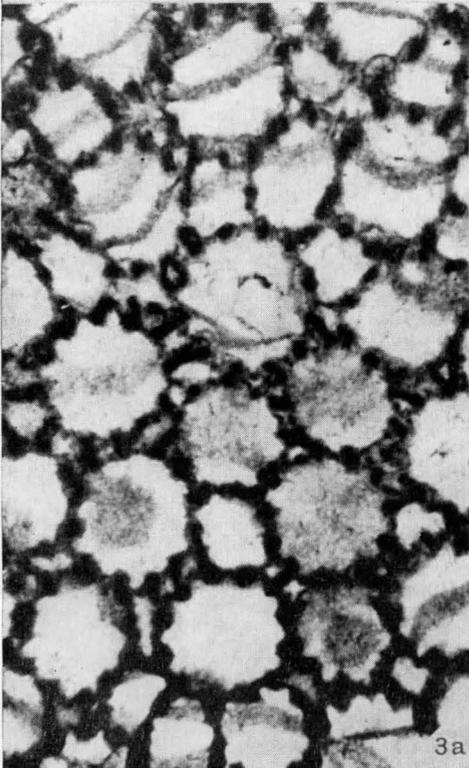
2г



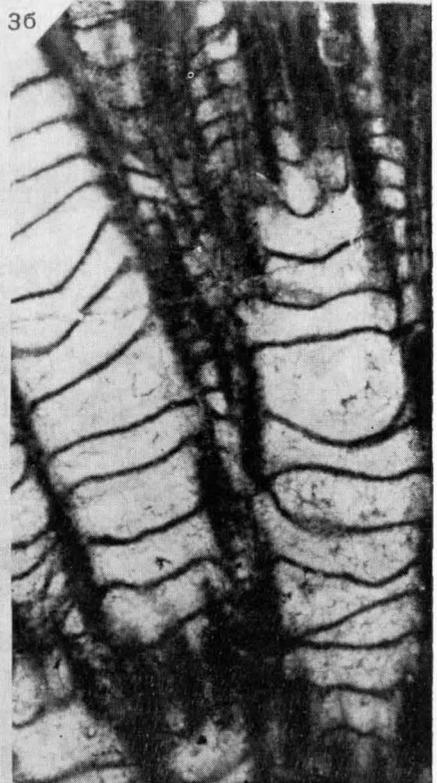
2в



2д



3а



3б

Род *Kiaerolites* Bondarenko, gen. nov.

Proheliolites (part.): Kiaer, 1899, стр. 21.

Propora (part.): Kiaer, 1932, стр. 109.

Типовой вид — *K. kalstadensis* sp. nov.; известняки Кальстад, верхний карадок — нижний ашгилл; Норвегия, район Тронхейма (табл. III, фиг. 3).

Диагноз. Поперечное сечение кораллитов от многоугольного до звездчатого. Стенки кораллитов вначале неоднородно продольно изгибающиеся, а затем быстро приобретающие правильное волнистое и складчатое строение. Септы представлены пластинами, зубренными вдоль осевого края. Число септ у большинства кораллитов постоянно и равно 12. Цененхима сначала отсутствует или скудная, а затем в виде изолированных зон и неполного кольца. Диафрагмы горизонтальные или изогнутые, ограниченные на последних стадиях астогенеза вертикальными пластинами, образующими трубки.

Видовой состав. Типовой вид *K. kalstadensis* sp. nov. [= *Propora* cf. *goldfussi* Kiaer, 1899, non *Columnaria goldfussi* Billings, 1858. Голотип — экземпляр, изображенный Чьером (Kiaer, 1932, табл. 14, фиг. 2, 3)]; верхний карадок — нижний ашгилл; Норвегия. Кроме того, к этому роду мы условно относим *K. dubius mutatio* (Kiaer, 1899) (*Proheliolites*); Норвегия, район Рингерике, местонахождение Остре Сварто, слой 5b; верхний ашгилл.

Сравнение. Отличается от *Protoheliolites* равномерно изогнутыми стенками кораллитов и постоянным числом хорошо развитых септальных пластин, от *Schmidtella* — наличием четких септальных пластин, иным строением цененхимы.

Замечания. Выделение среди прогелиолитин родов с прямыми стенками кораллитов и родов с правильно-волнистыми и складчатыми стенками, на наш взгляд, кажется целесообразным. Развитие складчатости, как отражение усложненной пищеварительной полости, имеет большое биологическое значение. Так, например, у современных коралловых полипов складчатость гастроваскулярной полости приводит к появлению двух отделов, центрального и периферического. В центральном отделе происходит полостное и внутриклеточное пищеварение; в периферическом — распределение путем циркуляции, всасывание и внутриклеточное переваривание (Беклемишев, 1964).

ПОДСЕМЕЙСТВО SIBIRIOLITINAE BONDARENKO, SUBFAM. NOV.

Диагноз. Септы представлены шиповатыми трабекулами и багулами, связанными с цененхимой по пространственному положению, а иногда и по происхождению. Стенки кораллитов от несамостоятельных до само-

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1. *Sibiriolitella reticulata* (Sokolov); голотип ВНИГРИ, № 141/599 (×10): 1а, б — поперечное и продольное сечения эфебастической стадии; Сибирская платформа, бассейн Подкаменной Тунгуски, ручей Байкитик; верхний карадок — нижний ашгилл, долборский горизонт.

Фиг. 2. *Sibiriolites sibiricus* Sokolov; голотип ВНИГРИ, № 139/599: 2а, б — поперечное и продольное сечения участка интенсивного роста эфебастической стадии в осевой зоне колонии; 2в — поперечное сечение участка замедленного роста эфебастической стадии в периферической зоне колонии; 2г — поперечное сечение геронтастической стадии; 2д — продольное сечение эфебастической и геронтастической стадий в периферической зоне колонии; Сибирская платформа, бассейн Подкаменной Тунгуски, р. Чуня; нижний ашгилл, долборский горизонт.

Фиг. 3. *Mongoliolites paradoxides* Bondarenko et Minzhin; голотип ПИН, № 1/3634: 3а — поперечное сечение (×10), 3б — продольное сечение (×14) эфебастической стадии; Центральная Монголия, южное подножье Хангайского хребта, гряда Чагаан-Дэл; нижний ашгилл, слой 3.

стоятельных, неравномерно продольно-волнистые, реже поперечно-волнистые. Полное кольцо цененхимы вокруг кораллитов обычно появляется на эфебастической стадии, реже — на геронтастической. Цененхима представлена изогнутыми диафрагмами, пузырями и трабекулярно-бакулярными комплексами. Структура вертикальных элементов от неравномерно-фиброзной (ранние стадии асто- и blastогенеза) до трабекулярно-бакулярной.

С о с т а в. Три рода: *Sibiriolites* Sokolov, 1955, *Mongoliolites* Bondarenko et Minzhin, 1977 и *Sibiriolitella* gen. nov.

С р а в н е н и е. Отличается от подсемейства *Proheliolitinae* трабекулярно-бакулярной структурой вертикальных элементов, более ранним появлением полного кольца цененхимы вокруг кораллитов, строением цененхимы, состоящей из изогнутых диафрагм, пузырей и трабекулярно-бакулярных комплексов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний карадок — ашгилл; Сибирь; Горный Алтай; Северо-Восток СССР; Таймыр; Канада; Центральная Монголия.

Род *Sibiriolitella* Bondarenko, gen. nov.

Sibiriolites (part.): Соколов, 1955, стр. 87; 1962, стр. 281; Соколов и Тесаков, 1963, стр. 105.

Т и п о в о й в и д — *Sibiriolites reticulatus* Sokolov, 1955; верхний карадок — нижний ашгилл, нижняя часть долборского горизонта; Сибирская платформа, ручей Байкитик.

Д и а г н о з. Кораллиты постепенно изгибаются от оси к периферии, располагаясь косо к внешней поверхности. Поперечное сечение кораллитов округло-многоугольное. Они отделены друг от друга кольцом цененхимы уже на эфебастической стадии. Стенки кораллитов несамостоятельные, образованы поверхностями пузырей, которые придают стенке продольно- и поперечно-волнистое строение. Самостоятельная стенка встречается фрагментами и спорадически. Роль септ иногда выполняют вертикальные образования цененхимы, примыкающие к кораллитам (аналоги ценосепт?). Цененхима состоит из беспорядочно или закономерно расположенных пузырей, образующих один — четыре ряда, спорадически пронизанных трабекулами и бакулами. Зона утолщения по периферии колонии отсутствует или очень узкая и прерывистая.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид; Сибирская платформа, бассейн Подкаменной Тунгуски, р. Нижняя Чунку и ручей Байкитик; нижняя часть долборского горизонта, верхний карадок — нижний ашгилл. Кроме того, к этому роду мы условно относим *S. septentrionalis* (Preobrazhensky, 1968); Северо-Восток СССР, среднее течение р. Колымы, верховья р. Ясачной; низы должинской свиты, верхний карадок — нижний ашгилл.

С р а в н е н и е. В отличие от *Sibiriolites* и *Mongoliolites* стенки кораллитов несамостоятельные, а внутренняя поверхность кораллитов мелкобугорчатая из-за выступающих поверхностей многочисленных пузырей; самостоятельные септы отсутствуют, их роль спорадически выполняют цененхимальные трабекулярно-бакулярные комплексы. Кроме того, у *Sibiriolitella* в отличие от *Sibiriolites* утолщение по периферии колонии отсутствует или развито в виде узких фрагментов; а в отличие от *Mongoliolites* цененхима состоит из пузырей, образующих полное кольцо вокруг кораллитов уже на эфебастической стадии.

Род *Sibiriolites* Sokolov, 1955

Sibiriolites (part.): Соколов, 1955а, стр. 87; 1955б, стр. 33; 1962, стр. 281; Соколов и Тесаков, 1963, стр. 105; Norford, 1971, стр. 5.

Т и п о в о й в и д — *S. sibiricus* Sokolov, 1955а; нижний ашгилл, долборский горизонт; Сибирская платформа, р. Чуя (табл. IV, фиг. 2).

Диагноз. Кораллиты резко меняют направление роста, располагаясь перпендикулярно к внешней поверхности. Поперечное сечение кораллитов от многоугольного до округлого. Они отделены узким кольцом цененхимы уже на эфебастической стадии. Стенки кораллитов самостоятельные, от неравномерно-фиброзных до трабекулярно-бакулярных. На эфебастической стадии слабо и незакономерно изогнутые как в продольном, так и в поперечном направлении; к геронтастической стадии стенки замещаются септами. Септы тесно связаны с цененхимой и обычно являются общими для соседних кораллитов. Число септ равно 12, реже 13—15. Цененхима меняется в астогенезе от пузырчатой (один-два вертикальных ряда) до трабекулярно-бакулярной (четыре).

Видовой состав. К этому роду мы относим два вида:

1) *S. sibiricus* Sokolov, 1955; Сибирская платформа, р. Чуня; долборский горизонт, нижний ашгилл; Канада, о. Элмир, район Франклина; формация Зебра Клиффс, ричмонд, нижняя часть верхнего ашгилла;

2) *S. elegans* Sokolov et Tesakov, 1963; Сибирская платформа, р. Мойеро, бассейн р. Чуни; средняя — верхняя часть долборского горизонта, нижний — средний ашгилл; хребет Сетте-Дабан, ручей Большой Куранах; верхняя кулонской свиты, средний ашгилл.

Кроме того, к этому роду мы условно относим *S. koldorakensis* Dzuibo, 1960; Горный Алтай, бассейн реки Большая Шиверта, Колдорак, Верхний Турочак, Самыш; нижний — средний ашгилл, зона *Trochiscolithus micraster* — *Sibiriolites koldorakensis*.

Сравнение дано при описании *Sibiriolitella* и *Mongoliolites*.

Род *Mongoliolites* Bondarenko et Minzhin, 1977

Mongoliolites: Бондаренко и Минжин, 1977, стр. 21, 22.

Типовой вид — *M. paradoxides* Bondarenko et Minzhin, 1977; нижний ашгилл; Центральная Монголия, южное подножье Хангайского хребта (табл. IV, фиг. 3).

Диагноз. Кораллиты постепенно изгибаются от оси к периферии, располагаясь косо к внешней поверхности. Кораллиты от многоугольных до округлых и звездчатых. Стенки кораллитов самостоятельные от плавных до продольно-волнистых. Септ 12, они обычно общие у соседних кораллитов. Цененхима на ранних стадиях астогенеза отсутствовала, на эфебастической стадии — в виде изолированных зон, на геронтастической создает узкое кольцо вокруг некоторых кораллитов. Диафрагмы от полных горизонтальных до изогнутых и слабовыпуклых.

Видовой состав. Типовой вид — Центральная Монголия, южное подножье Хангайского хребта, гряда Цагаан-Дэл, слой 3; нижний ашгилл; *M. sp.* — местонахождение и разрез те же, слой 6 и средняя часть слоя 7; средний ашгилл.

Сравнение. Отличается от *Sibiriolitella* наличием самостоятельной стенки и 12 септ, обычно общих для соседних кораллитов; неполным развитием цененхимы на эфебастической стадии, строением диафрагм. В отличие от рода *Sibiriolites* у *Mongoliolites* кораллиты косо открываются к поверхности, полное кольцо цененхимы появляется позже, иной тип цененхимы, отсутствует утолщение по периферии колонии.

Неясна в настоящее время родовая принадлежность следующих прогелиолитид: *Heliolites dubius* Roemer, 1861, 1885; *H. dubius* Nicholson et Etheridge, 1880; *Proheliolites dubius forma primaria* Kiaer, 1899; *P. evenkensis* nom. nud. (Ядренкина, 1971); *P. sp.* (Преображенский, 1974); *P. proheliolitoides* (Barskaja), *P. aff. koskolensis* Kovalevsky, *P. sp.*, *Proheliolitidae* (Бондаренко и Улитина, 1976); *Sibiriolites sp.* (Соколов, 1955). *S. compactus* nom. nud. (Мягкова и др., 1963); *S. sibiricus* Sokolov, *S. sp.* (Бонда-

ренко и Улитина, 1976). Не относятся к Proheliolitidae: *Heliolites dubius* Weissermel, 1894; *Nyctopora* (*Proheliolites*) *parvotubulata* Kiaer, 1932; *Proheliolites* sp., *P. mirandus* (Соролов, 1955), *P. ex. gr. mirandus* Sokolov, *P. (?)* sp. (Бондаренко, 1958).

ЛИТЕРАТУРА

- (Приведены только работы, не вошедшие в справочник «История изучения...», 1973).
- Астрова Г. Г.* 1965. Морфология, история развития и система ордовикских и силурийских мшанок. Тр. Палеонтол. ин-та, т. 106, стр. 3—432.
- Беклемышев В. Н.* 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1, 2. «Сов. наука», стр. 3—432, 3—445.
- Бондаренко О. Б.* 1975а. Об астогенетическом методе изучения колониальных кишечнополостных (на примере гелиолиитоидей). Палеонтол. ж., № 2, стр. 17—27.
- Бондаренко О. Б.* 1975б. Типы морфогенеза гелиолиитоидей. Палеонтол. ж., № 3, стр. 3—10.
- Бондаренко О. Б. и Улитина Л. М.* 1976. Нижне- и среднепалеозойские кораллы Монголии (обзор местонахождений). В сб.: Ископаемая фауна и флора Монголии. Тр. Совместн. Сов.-Монгольск. палеонтол. экспед. «Наука», вып. 3, стр. 308—328.
- Бондаренко О. Б. и Минжин Ч.* 1977. Морфология и астогенез позднеордовикских кораллов Баян-Хонгора (Центральная Монголия). В сб.: Беспозвоночные палеозоя Монголии. Тр. Совместн. Сов.-Монгольск. палеонтол. экспед. «Наука», вып. 5, стр. 20—31.
- Вильямс А., Строн И., Бассет Д. А., Дин У. Т., Ингем Д. К., Райт А. Д. и Виттингтон Х. Б.* 1976. Корреляция ордовикских отложений на Британских островах. В кн.: Кембрий, ордовик и силур стратотипических районов. Сб. статей 1971—1972 гг. Пер. с англ. «Мир», стр. 5—258.
- Дзюбо П. С.* 1960. Группа *Anthozoa Heliolitida*. Тр. Сиб. н.-и. ин-та геол., геофиз. и минеральн. сырья, т. 1, вып. 19. Новосибирск, стр. 382—387.
- Долицкий А. В.* 1975. Об интерпретации наблюдаемого расположения палеомагнитных полюсов фанерозоя. Геомagnetизм и аэрономия, т. 15, № 2, стр. 331—340.
- История изучения палеозойских кораллов и строматопороидей. 1973. Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, вып. 131. «Наука», стр. 5—288.
- Каталог палеонтологических коллекций. 1974. Составитель В. Нестор. Таллин, стр. 3—114.
- Лелешус В. Л.* 1974. Новые позднесилурийские гелиолиитоидеи Южного Тянь-Шаня. Изв. АН ТаджССР. Отд. физ.-мат. и геол.-хим. наук, № 4, стр. 94—101.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры, принятый XV Международным зоологическим конгрессом. 1966. «Наука», стр. V—XXXII, 1—100.
- Мяжкова Е. И., Никифорова О. И., Высоцкий А. А. и Ивановский А. Б.* 1963. Стратиграфия ордовикских и силурийских отложений долины р. Мойеро. Сибирская платформа. Изд-во АН СССР, стр. 1—65.
- Преображенский Б. В.* 1974. Табуляты. В кн.: Опорный разрез верхнего ордовика на Северо-Востоке СССР. Магадан, стр. 3—160.
- Решения IV и V пленумов комиссии МСК по ордовикской и силурийской системам (май 1972 — январь 1975). 1975. Ленинград, ОНТИ ВСЕГЕИ, стр. 1—6.
- Розман Х. С., Иванова В. Л., Красилова И. Н. и Модзалевская Е. А.* 1970. Биостратиграфия верхнего ордовика Северо-Востока СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, вып. 205, стр. 5—280.
- Фомин Ю. И.* 1971. Изменчивость и принципы систематики некоторых древнейших хелиолиитид. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., № 4, стр. 161.
- Чехович В. Д.* 1975. К истории развития позднеордовикских и силурийских кораллов Тувы (Саяно-Алтайская горная область). В сб.: Древние Cnidaria, т. 2. Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, вып. 202, стр. 113—120.
- Ядренкина А. Г.* 1974. О возрасте долборского горизонта Сибирской платформы и о границе среднего и верхнего ордовика. Тр. Сиб. н.-и. ин-та геол. геофиз. и мин. сырья, вып. 110, стр. 116—121.
- Dybowski W. N.* 1878. Die Chaetetiden der Ostbaltischen Silurformation. Dorpat, S. 1—134.
- Norford B. S.* 1971. Upper Ordovician corals Chaetetipora and Sibiriolites from northern Ellesmere Island, district of Franklin. Bull. Geol. Surv. Can., № 197, p. 1—10.
- Pander C. H. J.* 1830. Beiträge zur Geognosie des Russischen Reiches. St. Petersburg, S. IX—XVIII, 1—165.
- Schmidt F.* 1858. Untersuchungen über die Silurischen Formationen von Ehistland, Nord-Livland und Oesel. Archiv für die Naturkunde Liv-Ehst. und Kurlands, Ser. 1, Bd 2, Dorpat, S. 1—246.
- Stokes D. R.* 1974. Physiological studies of conducting systems in the colonial hydroid *Hydractinia echinata*. 1. Polyp specialization. J. Exp. Zool., vol. 190, № 1, p. 1—17.