

И. Т. ЖУРАВЛЕВА Е. И. МЯГКОВА

НИЗШИЕ  
МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ  
ФАНЕРОЗОЯ



«НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
Институт геологии и геофизики  
им. 60-летия Союза ССР

И.Т. ЖУРАВЛЕВА  
Е.И. МЯГКОВА

# НИЗШИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ФАНЕРОЗОЯ

*Труды, вып. 695*

Ответственный редактор  
доктор геолого-минералогических наук  
В.А. ЗАХАРОВ



МОСКВА "НАУКА"

1987

Academy of Sciences of the USSR

Siberian branch

Institute of geology and geophysics

Zhuravleva I.T., Miagkova E.I.

**PHANEROZOIC PRIMITIVE MULTICELLULARS**

*Transactions, vol. 695*

Журавлева И.Т., Мягкова Е.И. Низшие многоклеточные фанерозоя. М.: Наука, 1987.

Предлагается сводка данных по ископаемым и современным организмам, относимым к низшим многоклеточным — царству Inferibionta, в состав которого включаются два подцарства — Archaeata и Porifera и подраздел Phagocytellozoa. Обосновываются особая важность низших многоклеточных в общей системе органического мира и выделение их в самостоятельное царство.

Для палеонтологов, стратиграфов, биологов-эволюционистов и работников высшей школы.

Рецензенты:

*О.А. Бетехтина, В.Н. Шиманский, Г.В. Беллева*

Zhuravleva I.T., Miagkova E.I. Phanerozoic primitive multicellulars. M.: Nauka, 1987.

The book revises the data on the fossil and recent organisms referred to the primitive multicellulars — kingdom Inferibionta. There are two subkingdoms — Archaeata and Porifera and the superdivision Phagocytellozoa — in the taxon.

Comparative-morphological, palaeological and historical and geological analysis permitted to estimate a special significance of the primitive multicellulars of the whole system in the organic world and select them as an original kingdom.

The book is intended for palaeontologists, stratigraphers, biologists dealing with evolution and workers of High School.

Reviewers:

*O.A. Betehtina, V.N. Shimansky, G.V. Beljaeva*

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Работая много лет над изучением ископаемых проблематических организмов, авторы настоящей монографии пришли к необходимости обобщения накопленного материала по низшим (первичным) многоклеточным, как ископаемым, так и современным. Авторы понимают под ними организмы с низким уровнем интеграции и слабо выраженной индивидуальностью, лишенные тканей и органов. Из современных организмов к ним относятся Porifera и Placozoa, а из вымерших — Archaeata, фаретронные губки, Stromatoporida и Chaetetida.

Неонтологи обычно избирают для характеристики организмов с низким уровнем интеграции лишь одну группу — современные губки. Палеонтологи, как правило, ограничиваются описанием только вымерших форм и лишь для сравнения приводят краткие сведения по современным Porifera. В итоге такого разобщения материала специалисты двух названных направлений не могут дать единую систему, которая охватывала бы в одном масштабе как современных, так и вымерших организмов, относимых к низшим многоклеточным. Второй недостаток подобного подхода заключается в недооценке биостратиграфического значения малоизученных групп палеозоя и мезозоя, природа которых остается не до конца выясненной.

Выпал из рассмотрения столь важный этап в истории органического мира, как переход от одноклеточности к многоклеточности, занявший большой интервал времени. Это создает значительные затруднения при решении общих вопросов эволюции и системы органического мира. Частичному восполнению этого пробела и посвящается настоящая работа, использующая палеонтологический и современный материал, позволяющий расширить представление об этапе перехода от одноклеточных организмов к многоклеточным; при этом предлагается гипотеза о самостоятельном царстве низших многоклеточных.

Прежде чем дать анализ понимания проблемы, во второй главе монографии излагаются конкретные данные по каждой группе организмов, входящих, по мнению авторов, в названный таксон. После синтеза фактического материала в последующих главах рассматривается проблема низших многоклеточных, причем во многих аспектах, с учетом реального существования многоцарственности органического мира, дивидуальности, специфической формы проявления конвергенции и т.д.

Это позволило полнее оценить биологическое и геологическое значение низших многоклеточных.

Большую помощь в накоплении материала оказали многие специалисты Института геологии и геофизики СО АН СССР, СНИИГГиМСа (Новосибирск), а также геологи из Магадана, Таллина, Москвы, Ленинграда, Владивостока и других городов, за что авторы им искренне признательны.

Авторы сердечно благодарят академиков Б.С. Соколова и А.Л. Яншина за помощь на всех этапах подготовки этой работы и многочисленные консультации. Авторы выражают особую благодарность профессору В.Н. Шиманскому, который в течение всего времени работы оказывал неоценимую помощь своими советами и критическими замечаниями.

В процессе написания монографии авторы консультировались у многих специалистов по отдельным разделам работы, за что выражают глубокую благодарность И.С. Барскову, Г.В. Беляевой, Э.В. Бойко, О.Б. Бондаренко, З.В. Бородаевской, В.Н. Дубатолову, В.М. Колтуну, В.А. Лучининой и В.Г. Хромых.

На первом этапе работы серьезные советы и критические замечания были получены также от профессора МГУ В.В. Друщица.

Авторы благодарят д-ра Ф. Туми, д-ра М.Г. Нитецкого и администрацию Музея Естественной истории Филда (г. Чикаго, США) за коллекцию *Salathium* из Северной Америки, переданные в дар Центральному Сибирскому Геологическому музею (Институт геологии и геофизики СО АН СССР); этот материал был включен в изучение. Д-р М.Г. Нитецкий специально посещал два раза г. Новосибирск для совместного с авторами сравнительного изучения различных групп *Archaeata*; он принимал активное участие в коллективных обсуждениях проблемы [Нитецкий и др., 1981], чем оказал существенную помощь. В распоряжении авторов был также материал по *Rescartilida* из девона Австралии, любезно предоставленный Дж. Джеллом (г. Сидней, Австралия), за что авторы искренне ему признательны.

Большую помощь оказали специалисты по *Euarchaesyatha* многих стран, приславшие авторам сравнительный материал. Так Фр. Дебрени (г. Париж, Франция) прислала коллекции археоциат из Западной Европы, Северной Африки, частично — Северной Америки; Р. Ганглов и А. Пальмер (США) передали коллекции *Euarchaesyatha* из Северной Америки; М. Волтер (г. Сидней, Австралия) прислал большую коллекцию *Euarchaesyatha* Австралии. Кроме того, И.Т. Журавлева во время пребывания во Франции (1975, 1978 гг.) познакомилась с коллекциями *Euarchaesyatha* Фр. Дебрени и коллекцией современных губок с известковым скелетом Ж. Васле (г. Марсель). Авторы глубоко благодарят всех названных исследователей.

Фотографии изготовлены в Институте геологии и геофизики СО АН СССР С.Г. Моториным, В.Г. Кашиным, О.Н. Ульяновой и В.В. Ермаком. Большую помощь в работе на электронном сканирующем микроскопе оказали Б.В. Дакус (г. Владивосток, ДВНЦ АН СССР), И.В. Варюшкина (г. Новосибирск, ИГиГ СО АН СССР) и С. Ларош (г. Париж, Институт палеонтологии, Франция).

Авторы благодарят Дж. Лентин (г. Калгари, Канада) за фотографирование некоторых объектов на предмет изучения микроструктуры *Archaeata*.

В изготовлении рисунков большую помощь оказали Е.Б. Пещевская, В.И. Кузнецова и Л.С. Гудкина. В.В. Ермак выполнил серию шлифовок *Euarthaeoscyatha* (см. рис. 3). Всем названным лицам авторы также признательны.

Изученные коллекции хранятся в монографическом отделе Центрального Сибирского геологического музея ИГиГ СО АН СССР под № 98, 205, 206, 207, 247, 325, 583, 660, 720, 751, 758, 761, 800, 804.

Терминология, используемая в настоящей работе, объясняется как в тексте, так и в подписях к рисункам.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Накопление фактического материала.** Исследование отдельных групп Archaeata было начато каждым из авторов монографии отдельно и в разное время. Так, Е.И. Мягкова, работая на Урале (г. Свердловск, Горно-геологический институт УФ АН СССР), собрала первую коллекцию Aphrosalpingata в 1939 г. [Мягкова, 1955а, б]. Коллекция Reserptaculida была собрана Е.И. Мягковой совместно с известным уральским геологом А.Н. Ивановым на Среднем Урале в сороковых годах [Иванов, Мягкова, 1955]. Начало сборам Soanitida было положено Е.И. Мягковой в 1960 г. на р. Мойеро [Мягкова, 1965].

И.Т. Журавлева приступила к изучению археоциат в 1944 г. В ее распоряжении имеются коллекции археоциат из самых различных регионов Советского Союза. Позднее у И.Т. Журавлевой начал накапливаться материал по Sphinctozoa (Армения, Средняя Азия) и некоторым губкам. Первые сборы Radiocyatha были сделаны И.Т. Журавлевой в 1960 г. (Забайкалье). Наряду с изучением морфологии, истории развития, стратиграфического значения и палеобиогеографии названных групп окаменелостей, авторы исследовали специально роль этих организмов в сооружении органогенных построек.

**Начало совместных исследований.** Впервые вопрос о совместном сравнительном анализе материала, накопленного за многие годы отдельно И.Т. Журавлевой и Е.И. Мягковой, был поднят после перехода обоих авторов в Институт геологии и геофизики СО АН СССР (г. Новосибирск) в конце пятидесятых годов. Работы велись по изучению нескольких групп одновременно, а именно: Euarchaeocyatha раннего кембрия, Soanitida ордовика, Aphrosalpingata силура и Reserptaculida ордовика—девона. В это же время была поставлена первоочередная задача дальнейшего, уже целенаправленного сбора материалов. Наряду с продолжением специальных полевых и камеральных исследований каждой из названных групп в отдельности, проводились планомерно и совместные полевые работы с целью выработки единого представления о тафономии и палеозологии исследуемых комплексов организмов, а также накопления сравнительного морфолого-систематического материала. С 1966 г. по 1984 г. таких совместных выездов на полевые исследования было проведено девять.

В процессе лабораторных работ велось также микроскопическое исследование окаменелостей с применением обычного биологического

микроскопа (МБС-1,2) и специального микроскопа NU-2 (с большой разрешающей способностью) для сравнительного исследования микро-структуры четырех основных групп в составе Archaeata. Предварительно микроструктура Archaeosyatha, Aphrosalpingata, Soanitida и Receptaculida, а также групп, сходных в чем-либо с названными (ископаемые Cyclocriniteae), или сопутствовавших им цианобактерий Epiphyton, Renalcis, Nuia и т.д., изучалась с использованием электронной микроскопии (JSM-U3, г. Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВНЦ; JSM-U3, г. Новосибирск, Институт геологии и геофизики СО АН СССР; Jeol-JSM-35, г. Париж, Палеонтологический институт Национального центра научных исследований) [Журавлева, Мягкова, 1981б]. Благодаря любезности Дж. Лентин (г. Монреаль, Канада), работавшей в Монографическом музее ИГиГ СО АН СССР с микроскопом Фотоскоп-35 осенью 1985 г., авторам удалось просмотреть микро-структуру скелета Euarchaeosyatha и Soanitida на этом микроскопе.

**Первый этап установления надтипового таксона Archaeata.** Впервые Archaeata как таксон, объединяющий на морфолого-эволюционной основе Euarchaeosyatha, Aphrosalpingata, Soanitida и Receptaculida, был предложен в 1970 г. в тезисах материалов к III коллоквиуму по археоциатам (г. Москва), однако ранг таксона не был окончательно определен. В 1972 г. в докладе к XXIV сессии Международного геологического конгресса авторы допустили отнесение Archaeata к самостоятельному царству органического мира [Журавлева, Мягкова, 1972]. С этого времени авторы начали рассматривать исследуемые группы в качестве обособленного таксона высокого ранга — царства.

**Метод сравнительного изучения Archaeata и других групп низших многоклеточных.** Следующим этапом в исследовании Archaeata было всестороннее сравнение отдельных групп, включенных в его состав, с близкими по морфологии и другим характеристикам таксонами, принадлежащими к иным подразделениям в принятой в настоящее время иерархии органического мира. Помимо сравнительного изучения коллекционных материалов в музеях Советского Союза и за рубежом, всестороннего ознакомления с литературой и многочисленных научных консультаций, авторы на этом этапе исследования широко знакомили специалистов, работающих в различных разделах палеонтологии и эволюционной биологии, с основными выводами по концепции Archaeata. В течение 1969—1985 гг. было сделано свыше 10 докладов в самых различных аудиториях — среди геологов, палеонтологов и биологов — как в Институте геологии и геофизики СО АН СССР, так и в других учреждениях и на заседаниях научных обществ.

К заключительному этапу исследований авторов уже сформировалось мнение ведущих специалистов по проблеме Archaeata. После публикации серии статей авторов (см. список литературы) появились отклики в печати: в одних публикациях таксон высокого ранга Archaeata принимался как таковой [Guo, 1983]; в других имелись упоминания об этой группе; наконец, авторы третьих считали преждевременным определять ранг таксона, но категорических утверждений, полностью отвергавших концепцию Archaeata как самостоятельной таксономической категории, почти не было [Пяновская, 1981, 1985; Богоявлен-



ская, 1984; Бойко, 1981; Саютина, 1983; Журавлев, 1985; Бондаренко, Михайлова, 1984; Debrenne et al., 1970, 1971; Nitecki, Debrenne, 1979; Fischer, Nitecki, 1982a, b; Rozanov, Sayutina, 1982; и др.]. Лишь в публикациях 1984—1985 гг. появились отдельные отклики в печати, в которых были приведены доводы против объединения в одном таксоне Archaeocyatha и Receptaculita [Debrenne, Vacelet, 1984; Журавлев, 1985; Журавлев, Нитецкий, 1985; и др.]. Мнение этих специалистов учтено в настоящей работе.

В итоге авторы имеют достаточное число суждений самых различных специалистов — как палеонтологов, так и биологов, причем не только советских, но и зарубежных, — по поводу концепции группы Archaeata, внутренней структуры этой группы, положения в системе органического мира и, наконец, ранга.

Помимо всестороннего изучения Archaeata, авторы поставили своей задачей дать одновременно и литературный обзор остальных групп организмов, относимых к низшим многоклеточным, как современных [Тимофеев-Ресовский и др., 1969], так и ископаемых. В главе 2 этот материал проводится сразу после характеристики групп, относимых к Archaeata.

## Глава 2

### ТАКСОНЫ, ОТНОСИМЫЕ К НИЗШИМ МНОГОКЛЕТОЧНЫМ

В настоящей главе рассматриваются 14 групп организмов, ранее относившихся к самым различным ветвям органического мира — от простейших до животных и высших растений в разном таксономическом ранге. Первые два типа, относимые к таксону Archaeata (здесь — подцарство); Archaeocyatha (с подтипами Euarchaeocyatha и Aphrosalpingata) и Receptaculita (с классами Radiocyatha, Soanitida, Receptaculida) — исследованы авторами на собственном фактическом материале, естественно, с привлечением опубликованных данных других специалистов. Остальные группы низших многоклеточных — Porifera (с типами Symplasma, Cellularia и Pharetronita), а также Stromatopora и Chaetetida (для которых тип и класс не установлены) и Phagocytellozoa (тип Placozoa) — изучены в основном по литературным данным с учетом ранее известных материалов и результатов новейших исследований и только отчасти по собственным сборам (Sphinctozoa, Inozoa и Symplasma).

Терминология для типов Archaeocyatha и Receptaculita [Журавлева, Мягкова, 1981б] принята единая; терминология при описании остальных групп сохранена в том виде, как она применяется традиционно.

## ПОДЦАРСТВО ARCHAЕАТА

Вымершие морские бентосные низшие многоклеточные организмы с нерезко выраженной индивидуальностью; могли образовывать колонии дивидуальных организмов, а также кормусы. Скелет карбонатный, представлен кальцитом; облекал археплазму или возникал внутри групп клеток. Микроструктура гранулярная (характерна для всех представителей Archaeata). Четко выражена способность к образованию выростов. Размножение в основном вегетативное, личиночная стадия неизвестна. Существовали только на литорали и, как правило, принимали участие в сооружении органогенных построек. Распространены от кембрия до перми включительно.

Дискуссия. От других низших многоклеточных Archaeata отличаются однообразием микроструктуры скелета, способностью давать обильные и разнообразные выросты и ограниченным временем существования. Поскольку современные низшие многоклеточные классифицируются в первую очередь по строению личинки и характеристике живых клеток (однойядерных или многоядерных), включение Archaeata в состав Porifera невозможно без большого числа допущений. Например, Фр. Дебрэнн и Ж. Васле [Debrenne, Vacelet, 1984] для обоснования принадлежности Euarchaeocyatha (входящих, по мнению И.Т. Журавлевой и Е.И. Мягковой, в состав Archaeata) к Porifera приписывают им обязательное присутствие жгутиковых клеток и первично арагонитового скелета; ни то, ни другое для Euarchaeocyatha доказать невозможно.

Некоторые исследователи считают почти всех представителей Archaeata (за исключением Radiocyatha), принадлежащими к растительному миру, начиная от конкретного указания ранга и группы (например, Dasycladales) и кончая отнесением их (Receptaculita) к сборной группе неопределенного систематического положения Thallophyta [Rietschel, Nitecki, 1984]. Известно мнение, что некоторые Archaeata (Euarchaeocyatha) по уровню организации должны были стоять выше Porifera, на что указывают некоторые общие черты в строении Euarchaeocyatha и Cnidaria [Gravestock, 1984]. Я.И. Старобогатов [1984б] пишет, что археоциаты сближают (руководствуясь поверхностным сходством скелета и размерами) с губками, однако многолетние и многократные попытки связать эти группы кончились полной неудачей; он ставит вопрос: есть ли серьезные доказательства, что археоциаты — многоклеточные организмы, а не многоядерные одноклеточные, подобные ведущим тот же самый образ жизни ксенофиофориям?

При таком разноречивом понимании статуса ведущей (в составе Archaeata) группы, а именно — Archaeocyatha (Euarchaeocyatha), по нашему мнению, наименьшая погрешность будет получена в том случае, если эту группу совместно с Receptaculita обособить в таксон достаточно высокого ранга (Archaeata), не подчиняющийся Porifera. Единственным допущением в настоящей работе является предположение о жизненных отправлениях Archaeata на клеточном уровне (питание, дыхание, выделение).

Ранее авторы [Журавлева, Мягкова, 1972, 1974а, б; 1981а, б;

Zhuravleva, Miagkova, 1979] предлагали ранг таксона Archaeata принять равным царству. Дополнительный сравнительный анализ всех низших многоклеточных, как ныне живущих, так и вымерших, показал, что ранг царства, сопоставимый с рангом таких крупных категорий, как царства Animalia, Plantae и др., может соответствовать подразделению, объединяющему всех низших многоклеточных; исходя из сказанного, логичнее считать ранг Archaeata равным подцарству.

## ТИП ARCHAEOCYATHA

Archaeocyatha — вымершая группа раннепалеозойских морских организмов, которая характеризует специфический этап становления и развития жизни в кембрии—силуре. Archaeocyatha имели в своей морфологии некоторые черты как *Receptaculita* (двустенность, известковый скелет, дивидуальность), так и *Porifera* (центральная полость — аналог оскулума, пористость стенок, известковый скелет и др.). Микроструктура скелета *Archaeocyatha* не отличается от микроструктуры обызвествленных *Cyanobacteria*.

*Archaeocyatha* рассматриваются как группа с примитивной дивидуальной организацией; их дивидуальность близка колониальности одноклеточных (см. главу 4, рис. 70). Допускается, что индивид *Archaeocyatha* мог быть морфологически обособлен только у некоторых *Euarchaeocyatha* — *Monocyatha*, т.е. у камерных форм с внутренней стенкой инвагинационного типа или одностенных без обызвествленной внутренней стенки. У всех остальных *Archaeocyatha*, существовавших в кубковой форме, индивид как таковой или не был обособлен совершенно, или обособлялся в виде группы клеток, образывавших интерсептальную камеру в форме локулы (у *Coscipocyathina*), синринги (у *Syringospematida* и *Aphrosalpingata*) и т.д. Такой обособленный участок дивидуального организма назван лотецелом [Журавлева, 1985]. Группируясь, лотецелы создавали дивидуальную конструкцию в виде кубка, которая, в свою очередь, отвечала специфической жизненной форме — микротоллу. При соответствующих условиях и на определенной стадии развития лотецелы могли давать различной формы выросты и разрастания, в том числе и скелетные. Некоторые из выростов преобразовывались позднее в новые кубки. Подобный способ формирования дивидуального организма характерен только для низших многоклеточных, которых нельзя отнести ни к животным, ни к растениям.

Состав. Два подтипа: *Euarchaeocyatha* Zhuravleva, 1960 и *Aphrosalpingata* Zhuravleva, Miagkova, 1979.

Распространение. Кембрий—силур; все континенты.

## ПОДТИП EUARCHAEOCYATHA

*Euarchaeocyatha* — вымершие примитивные многоклеточные бентосные морские организмы, дивидуальные или колониальные (рис. 1). Основное организменное подразделение в строении их кубка — лотецел; лотецелы располагались обычно по периферии центральной

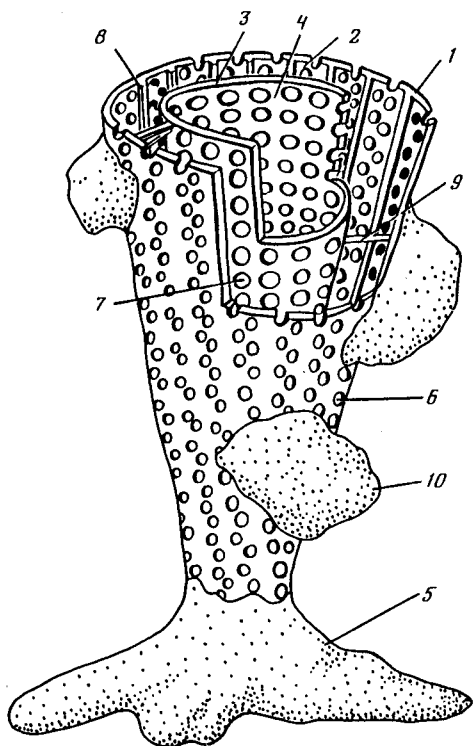


Рис. 1. Внешний вид кубка *Euarchaeocyatha* — *Dokidocyathus lenaicus* Roz., реконструкция [Нитецкий и др., 1981, рис. 1А]

1 — наружная стенка, 2 — интерваллюм, 3 — внутренняя стенка, 4 — центральная полость, 5 — радикулус (каблочек прирастания), 6 — поры наружной стенки, 7 — поры внутренней стенки, 8 — редимикула, 9 — радиаль, 10 — терсиевые выросты

полости дивидуального организма (кубка). Наружная поверхность кубка представлена пористой обызвествленной наружной стенкой; внутренняя — такой же, но обычно более массивной. Межстенное пространство — интерваллюм — полое или заполненное скелетными элементами: радиальями, перегородками, днищами, глюмой, могли развиваться различно ориентированные стерженьки (рис. 2). Реже интерваллюм был заполнен трубками — сирингами. В этом случае сиринги непосредственно отвечали лотецелам. Обычны самые разнообразные разрастания и выросты (аморфа, терсии, мембранный воротничок, кривры, крассаты и др.).

*Euarchaeocyatha* распространены в нижнем кембрии повсеместно; в среднем кембрии — единичные находки; в верхнем — только проблематические формы.

**Морфология.** Морфологическое разнообразие *Euarchaeocyatha* — наибольшее среди низших многоклеточных с карбонатным скелетом и может быть сравнено только с разнообразием современных *Demospongiae* или мезозойских — современных *Symplasma*, т.е. форм в основном

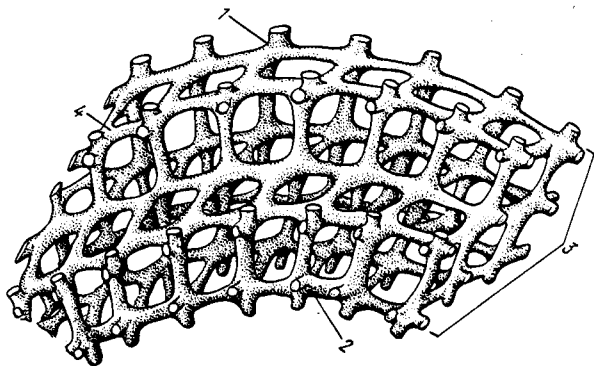


Рис. 2. Правильная диктиональная конструкция интерваллюма, заполненная стерженьками в трех взаимно перпендикулярных направлениях — род *Duliscosyathus* Debr., реконструкция (рисунок В.Д. Фомина, передан им специально для настоящей работы)

1 — сторона интерваллюма, обращенная к внешней поверхности кубка, 2 — то же, к центральной полости, 3 — интерваллюмом, 4 — стерженьки

с кремневым скелетом. Разнообразие *Euarchaeosyatha* проявляется в вариациях и сочетаниях типов пористости обеих стенок кубка и в меньшей степени — в строении интерваллюма.

**Размеры.** Величина отдельных кубков колеблется от 3 до 700 мм (и более) в поперечнике и от немногих миллиметров до полуметра в высоту. Наиболее часто встречающиеся формы не превышают 20—30 мм в диаметре и 50—60 мм в высоту.

**Форма.** При свободном, не стесненном развитии форма кубков *Euarchaeosyatha* могла быть узкоконической, цилиндрической, неправильной; встречались ширококонические, грибообразные и даже дисковидные (тарельчатые) кубки (табл. I, 1). Если выросты и разрастания были обильными, они также могли деформировать внешний облик кубков. При стесненном развитии кубки были роговидно или неправильно изогнутыми, могли иметь сильные вмятины, изгибы (табл. V, 4). Кубок отвечал жизненной форме в виде микроатолла, подобной той, что наблюдается в колониях *Coelenterata* [Преображенский, 1982], а также характерной для некоторых колоний *Protista*, клубневидных растений и т.д., не говоря уже о других низших многоклеточных. Аналогия с формой кольцевых органогенных построек — атоллов — несомненна. Форма кубков отражала в первую очередь приспособляемость к внешним условиям и лишь в меньшей степени — биологическую сущность таксона.

Форма колоний кубков варьировала от древовидно-ветвистых, цепочечных до массивных и неправильных (см. рис. 71, табл. II, 1).

**Симметрия.** При равномерном расположении радиалей, вертикальных перегородок, тений или сиринг в интерваллюме кубка симметрия *Euarchaeosyatha* приближалась к радиальной; при незакономерном заполнении интерваллюма стерженьками и глюмой (у многих *Irregularia*) симметрия *Euarchaeosyatha* могла быть названа (по аналогии с симметрией *Stromatoporida* и других низших многоклеточных)

монаксонной с осью симметрии неопределенно большого порядка, Двусторонней симметрией обладали многие из лотецелов и крибр; однако это было связано не с повышением уровня организации, а только с расположением названных обособленных частей дивидуального организма вокруг центральной оси кубка (рис. 3Б). К асимметричным формам должны быть отнесены многие выросты и разрастания.

Внешние очертания выростов легко меняли форму в процессе роста. Разрастания и выросты у *Euarthaeosyatha* были всех типов — от крассат до тубусов в центральной полости (табл. I, 2—6; II, 2, 4; III, 1—3; IV, 1—4). Причинная связь между появлением выростов того или иного типа и систематической принадлежностью дивидуального организма — кубка — установлена пока для очень немногих форм, например для *Acanthopyrgus* Handfield, 1967 (см. рис. 3А). Многие камерные *Monosyatha* имели выросты, заканчивавшиеся крибрами<sup>1</sup> (см. рис. 3Б; табл. III, 3; см. также [Журавлева, Окунева, 1981; Беляева, 1985]), а *Regularia* с перегородками и тениальные *Iregularia* — терсиями (см. рис. 3В; табл. IV, 1—4). Кубок с закономерно и постадийно отходящими от него выростами переходил со стадии дивидуального организма, отвечавшего колонии лотецелов, на стадию кормуса (см. рис. 3).

Постадийное расположение выростов рассмотрено наиболее детально для *Acanthopyrgus* [Handfield, 1967, 1971]. Специально для настоящей работы были изучены постадийно расположенные выросты терсиевого типа у *Aldanosyathus* sp. (см. рис. 3В; табл. V, 1). Видно, что терсии, отходя постепенно от кубка по мере роста вверх, увеличиваются в размере и несколько меняют свою внутреннюю структуру; на более поздней стадии они могли отрываться от основного кубка. Отмечено также [Журавлева, 1960], что на самой конечной стадии терсии могли преобразовываться в кубковую форму. Выросты могли паразитировать на других кубках (при жизни кубка и после его смерти), как существуя в свободной форме, так и будучи органически связанными с основным кубком. Особой разновидностью пластинчатых разрастаний — крассат (табл. I, 2) была бесскелетная оболочка вокруг кубка — пеллис (см. рис. 5; табл. V, 2), впервые отмеченная А.Г. Вологдиным [1931]. Видимо, обезвреживание внешнего, поверхностного слоя кубка в этом случае почти не происходило; в ископаемом состоянии эта оболочка сохраняется не всегда. Можно допустить, что скелет кубка был покрыт слоем археплазмы особой, очень слабо минерализованной консистенции: мы имеем лишь след структуры, как при инкрустации, что косвенно указывает на предельное мелководье и возможное кратковременное осушение участка дна бассейна, занятого *Euarthaeosyatha*. М.Д. Брэзьер [Brasier, 1976] дает такой оболочке специальный термин — кониотолит.

Индивидуальность, дивидуальность и колониальность. Исключительная пластичность строения кубков *Euarthaeosyatha* может быть объяснена только низким уровнем их органи-

<sup>1</sup> О многообразии крибр см. [Вологдин, 1966; Янкаускас, 1972; и др.]. Эти и другие авторы рассматривают их как особые организмы — *Cribricyatha*.

зации, когда индивидуальность организма была выражена очень слабо или не выражена совершенно [Журавлева, 1985]. В качестве элементарного организменного подразделения у *Euarthaeoscyatha* (часто условного) устанавливается лотецел (см. рис. 69) — минимальная группа клеток, способная к выделению первичных скелетных образований как внутри себя, так и по внешней своей поверхности. Такими скелетными образованиями, обрамлявшими лотецел, могли быть участки обеих стенок, перегородок, днищ. Лотецелы могли существовать как обособленно (в модификации стратума и других выростов или на стадии кривры), так и в совокупности с себе подобными. Имеются случаи, когда лотецел и кубок совпадали по своей сущности у одностенных и двустенных мешковидных *Euarthaeoscyatha*.

По отношению к лотецелу (условному носителю индивидуума) кубок был уже колонией лотецелов. Как уже отмечалось, в такой трактовке кубок отвечал лишь жизненной форме, называемой микроатолл. На следующем этапе дивидуальный организм *Euarthaeoscyatha*

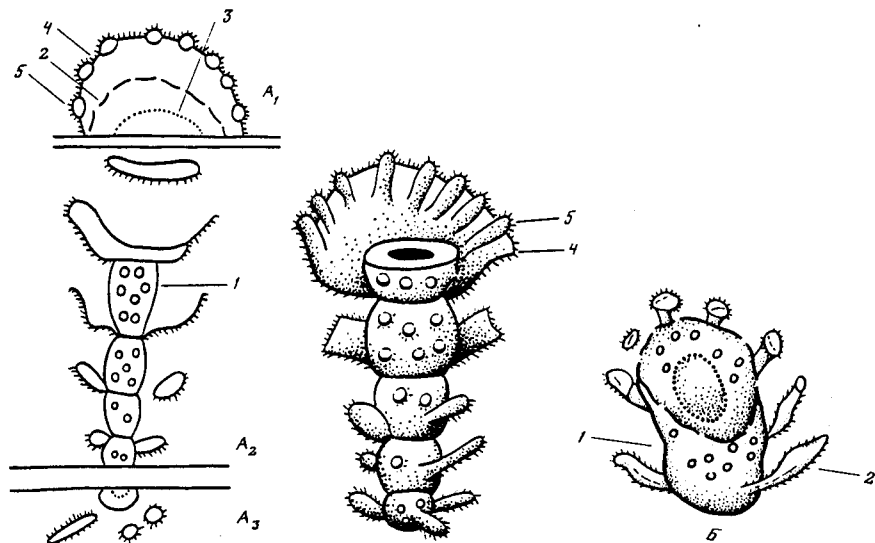


Рис. 3. Типы выростов у различных представителей *Euarthaeoscyatha*

*A* — выросты в виде мембранного воротничка вокруг камерного кубка *Acanthopyrgus* (колл. Фр. Дебрени, обр. 5156 (4), нижний кембрий, ботомский ярус, США, Аляска; зарисовка при шлифовки и шлифа выполнена И.Т. Журавлевой по материалу Фр. Дебрени в 1975 г. в Париже; рисунок публикуется с любезного разрешения Фр. Дебрени): *A*<sub>1</sub>–*A*<sub>1</sub> — пришлифовки в поперечном (*A*<sub>1</sub> и *A*<sub>3</sub>) и продольном (*A*<sub>2</sub>) направлениях; *A*<sub>4</sub> — реконструкция

*1* — камеры двустенного кубка, *2* — наружная стенка с тумуловыми порами, *3* — внутренняя стенка с более мелкими простыми порами, *4* — мембранный воротничок, *5* — полный шип

*B* — выросты криврового типа (по Г.В. Беляевой [1985, рис. 16])

*1* — камеры двустенного кубка, *2* — кривра, реконструкция

*B* — выросты терсиевого типа вокруг кубка *Aldanoscycathus* (рисунок И.Т. Журавлевой, распилы пришлифовки и фото — см. табл. V, *1* — изготовлены В.В. Ермаковым); *B*<sub>1</sub>–*B*<sub>3</sub> — последовательные поперечные пришлифовки через 3 мм (*B*<sub>1</sub> — *B*<sub>3</sub>) и 1 мм (*B*<sub>3</sub> — *B*<sub>6</sub>); *B*<sub>10</sub> — реконструкция

*1* — собственно кубок, *2* — терсиевый вырост

*Г* — выросты в виде почек, отходящих от внешней поверхности обыкновенной губки *Tethya* (*Demospongiae*, современная форма) [Bergquist, 1978, fig. 5, 14]

*1* — внешняя поверхность губки, *2* — кремниевые спикулы, *3* — почка

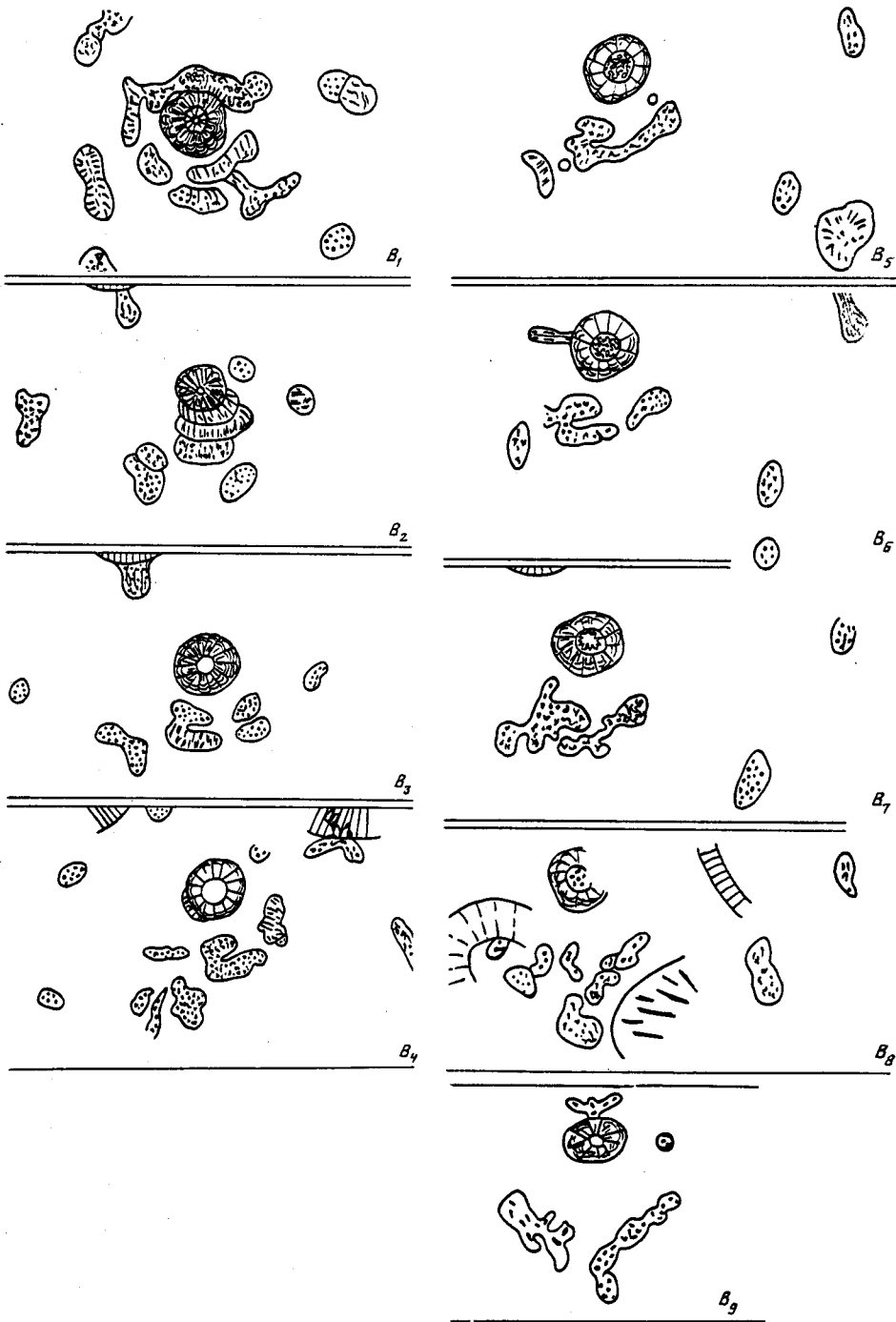


Рис. 3 (продолжение)



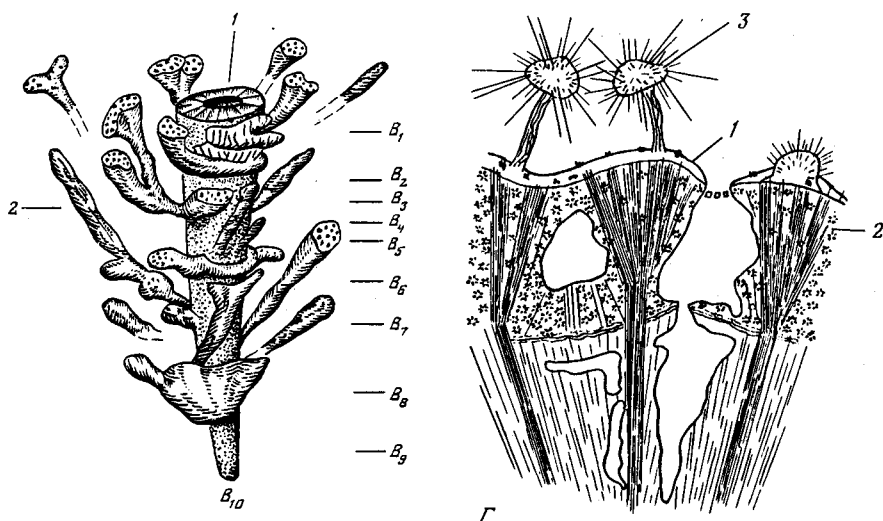


Рис. 3 (окончание)

давал колонию кубков (см. рис. 71; табл. II, 1) или переходил в кормус, когда организм мог существовать в двух модификациях — в форме кубка и в форме выростов — одновременно (диморфизм, см. рис. 3). Таким образом, *Euarchaeosyatha* обладали настолько высокой степенью биологической пластичности, что границы между индивидуумом, дивидуальным организмом, кормусом и колонией дивидуальных организмов у них в большинстве случаев были размыты.

Способ прикрепления. Среди *Euarchaeosyatha* встречались прикрепленные и (реже) неприкрепленные формы. Прикрепление осуществлялось с помощью радикулуса (каблучка прирастания) или просто любым участком внешней поверхности кубка. Некоторое время радикулус имел способность к продолжению роста одновременно с кубком, что явно указывает на его самостоятельность, полную или частичную, как стадии в развитии *Euarchaeosyatha* [Журавлева, 1960, рис. 45, 46]. Нередко начальной стадии развития кубка предшествовала стадия радикулуса в виде пластины неопределенных очертаний и достаточно больших размеров<sup>1</sup>. Радикулус пластинчатой формы выполнял одновременно роль ризоидов или пластинчатой гидроризы, свойственных другим группам организмов. Свойство радикулуса обрастать начальную часть кубка, т.е. полностью закрывать поры наружной поверхности кубка на базальных уровнях, указывает на то, что живыми в составе кубка были каждый раз лишь лотелы верхних латеральных рядов, еще не закрытые крассатными пластинами радикулуса. Различаются два типа прикрепления кубка посредством радикулуса: в первом случае прикрепление было изначальным, т.е. существовало с момента зарождения кубка или даже ранее,

<sup>1</sup> Т.А. Саютина обособленным пластинам радикулуса дала особое название — хасактия [Саютина, 1980, 1983; Журавлева, Саютина, 1984].

а во втором — возникало на любой стадии, в том числе и значительно более поздней, чем начальная стадия кубка (табл. II, 3). Прикрепление кубка осуществлялось также с помощью терсиевых и других выростов; механизм прикрепления был аналогичен второму типу (боковое или базальное прирастание). Инеродной поверхностью, к которой крепился кубок, чаще всего служила поверхность соседних кубков других *Euarthaeoscyatha*.

При отсутствии элементов прикрепления кубки *Euarthaeoscyatha* могли свободно лежать на грунте, пассивно перекатываясь по дну, и даже "парить" в придонном слое воды. К перекатыванию по дну (или "парению") были приспособлены только двустенные мешковидные *Euarthaeoscyatha* (камерные формы типа *Capsulocyathus* и др.).

Скелет. У *Euarthaeoscyatha* он карбонатный ( $\text{CaCO}_3$ ). Судя по отсутствию арагонита в палеозое<sup>1</sup>, первичным минералом следует считать кальцит. Последний в скелете *Euarthaeoscyatha* обязан своим происхождением процессам биоминерализации, а сам скелет был наиболее примитивного — индуцируемого — типа [Lowenstam, 1981; Барсков, 1984].

Микроструктура скелета любых *Euarthaeoscyatha* гранулярная (табл. VI) [Журавлева, 1960; Hill, 1972]; размер зерен кристаллов колеблется от 2 до 10 мкм, в среднем — 6—7 мкм [Debrenne, Lafuste, 1972; Cuif et al., 1979; Журавлева, Мягкова, 1981; Журавлев, 1985; и др.]. При красном обростании скелетных элементов отдельные микрослои становятся различимыми по незначительной смене размеров кристаллов (табл. VI, 1, 2). Более темные под микроскопом микрослои, характеризующиеся наименьшим размером кристаллов, как правило, сильнее обогащены органическим веществом, следы которого сохраняются в виде оторочек из комочков гидроокислов железа и других вторичных минералов вокруг кристаллов (рис. 4). Более прозрачные в шлифах слои, отвечавшие кратковременным приостановкам в росте, отличаются (наряду с несколько большей величиной кристаллов) меньшей насыщенностью их оторочек остаточным и преобразованным в другую минералогическую форму органическим веществом. Наиболее крупные зерна кальцита характерны для пеллис (рис. 5); размеры кристаллов при этом соизмеримы с размерами кристаллов в скелете некоторых *Resertaculita*, что говорит о возможных процессах перекристаллизации, затронувших первичную микроструктуру пеллис.

*Центральная полость.* Она рассматривается как необязательный элемент дивидуального организма *Euarthaeoscyatha*, возникавший только при организации микроатолловой жизненной формы — кубка и при условии, что нарастание латеральных рядов лотецелов вверх было непрерывным: именно тогда кубок приобретал коническую (грибообразную) или цилиндрическую форму. В случае беспорядочного роста лотецелов (или роста в одной плоскости) кубковая жизненная форма нарушалась и центральная полость не возникала (табл. I, 1; табл. II, 2). Центральная полость не была гомологом оскулума

<sup>1</sup> Консультация З.В. Бородаевской; ею также был любезно выполнен петрографический анализ.

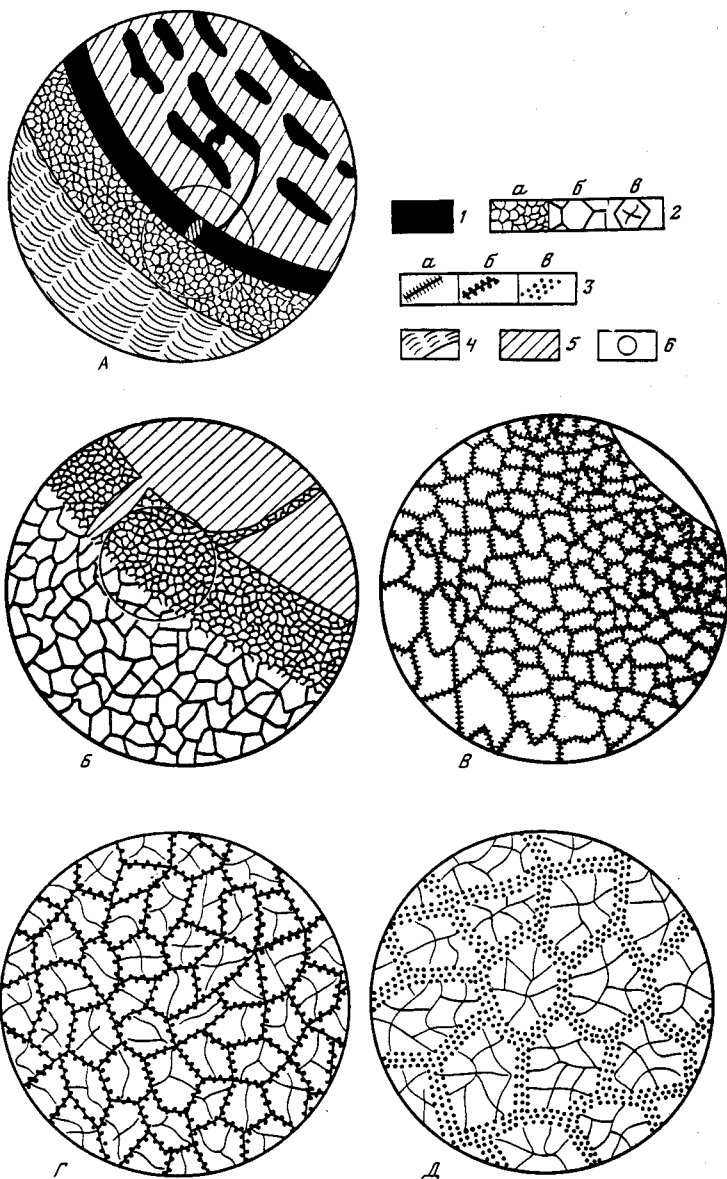


Рис. 4. Гранулярная микроструктура "Protopharettra polymorpha" Born., под микроскопом NU-2

А — часть поперечного сечения кубка,  $\times 36$ ; Б — участок, видна гранулярная микроструктура наружной стенки и пеллис,  $\times 120$ ; В — то же,  $\times 240$ ; Г — гранулярная микроструктура наружной стенки,  $\times 460$ ; Д — то же,  $\times 920$  (сборы В.С. Лукьянова, 1970 г., обр. 8/66, шл. 1, экз. 1, нижний кембрий, ботомский ярус, Южный Тянь-Шань)

1 — скелет кубка при малом увеличении; 2 (а, б, в) — гранулярная микроструктура скелета при различных увеличениях; 3 (а, б, в) — следы органического вещества вокруг кристаллов, замещенного на гидроокись железа, при разных увеличениях; 4 — красчатые слои; 5 — внутренняя полость кубка; 6 — участок шлифа под микроскопом, увеличенный на следующем изображении

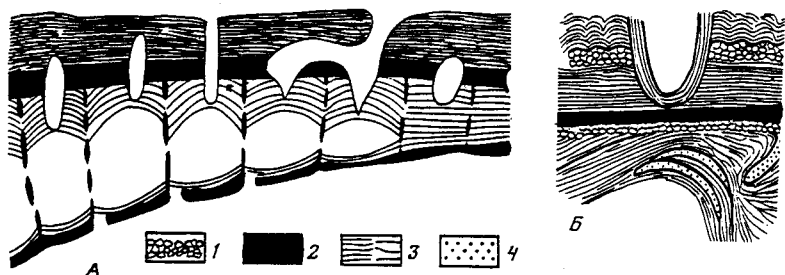


Рис. 5. Разрастания красчатого типа у *Parapsocyathus* sp. (сборы И.Т. Журавлевой, 1967 г., обр. 75/6, шл. 1, экз. 1; нижний кембрий, атдабанский ярус, р. Лена, Якутия)  
 А — часть поперечного сечения кубка; Б — деталь строения наружной стенки,  $\times 50$

1 — гранулярная микроструктура пеллис; 2 — основной скелет кубка; 3 — крассаты; 4 — полости со скоплением органического вещества

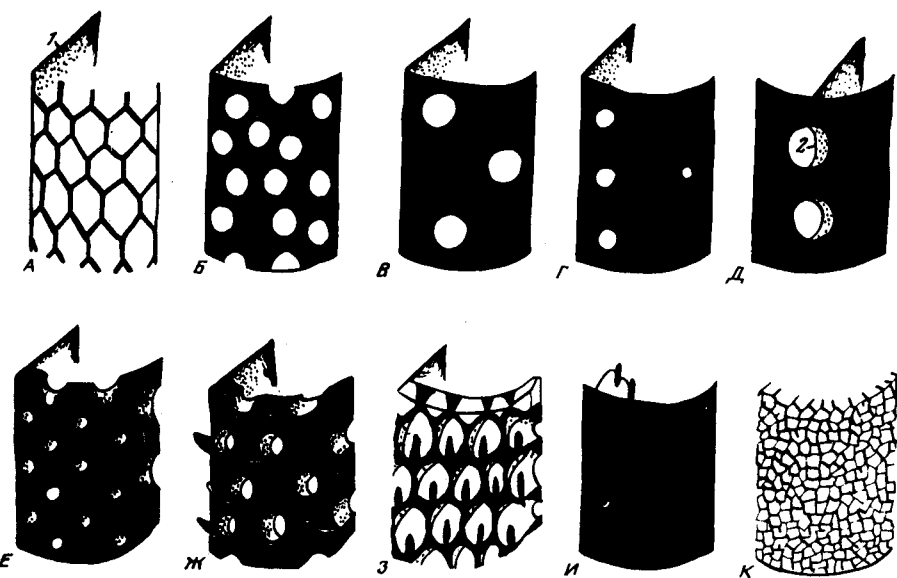


Рис. 6. Типы простой пористости наружной стенки

А — сетчатая пористость (*Syringoscycinus*); Б — равномерная пористость (*Degeletticyathus*); В—Д — неравномерная редкая пористость (*Robustocyathus*, *Tumulocyathellus*, *Archaeocyathellus* соответственно); Е — пористость молоточковая или с диафрагмами (*Baikalocyathus*); Ж — поры с козырьками (*Dailiocyathus*); З — воронковидные поры с вертикальным шипом (*Carpicocyathus*); И — почти непористая наружная стенка (*Batchatocyathus*); К — пчельчатая, образованная концами стерженьков (*Dictyocyathus*)

1 — перегородка, 2 — стремевидная пора (справа просвечивает участок перегородки на стыке с наружной стенкой)

**Porifera**, поскольку у *Euarchoocyatha* фиксируется ток воды через центральную полость как вверх, в направлении открытого ее пространства, так и в обратном направлении (извне в центральную полость и далее в интерваллюм) [Журавлева, 1974; Журавлева, Елкина, 1974]. В.Л. Бэлзам и С. Фогель [Balsam, Vogel, 1973] приписывают *Euarchoocyatha* односторонний ток воды в кубке, основываясь на экспери-

ментальных данных; при этом они исходят из существования у них пассивного тока воды без участия хоаноцитов. Напротив, Ф. Дебрэнн и Ж. Васле [Debrenne, Vacelet, 1984] считают, что именно жгутиковые камеры у *Euarchoesyatha* обеспечивали односторонний водный ток. И то и другое заключения являются умозрительными.

Если интерваллюм не был обособлен от центральной полости за счет развития обызвествленной внутренней стенки, то эти две структуры различались только скелетными элементами. У одностенных *Monocyathina* и *Rhizocyathida* интерваллюм и центральная полость вообще часто не разделены (тогда говорят о внутренней полости).

**Наружная стенка.** В зависимости от принадлежности к одному из трех классов *Euarchoesyatha* (*Monocyathina*, *Regularia* и *Irregularia*) строение наружной стенки сильно различается [Zhuravleva, 1970a; Розанов, 1973, 1984a; Журавлева, Елкина, 1974].

Наружная стенка с простой пористостью известна у *Monocyathina* и *Regularia*. Различаются три давно известные группы пористости в этом типе: сетчатая (или ситовидная), частая равномерная и редкая (рис. 6). Размеры пор — от сотых долей до полутора миллиметра. Число рядов пор колеблется от одного-двух на интерсептум до 12—14, редко более.

У *Irregularia* известны непористая (или почти непористая, образованная крассатами или глеммой, с редкими спорадическими порами, расположенными в 2—7 рядов на интерсептуме) и сетчатая наружные стенки. Сетчатая пористость часто возникает в результате слияния внешних концов стерженьков интерваллюма (см. рис. 2).

Наружная стенка с "защитными образованиями" у пор (молоточки или диафрагмы, козырьки, шипики) встречается у *Monocyathina* и *Regularia*. Сами поры могут быть, как и в первом случае, сетчатыми, равномерными округлыми или редкими (см. рис. 6). Размер пор тот же. Среди *Irregularia* этот тип пористости отсутствует.

Наружная стенка с тумулами характерна для *Monocyathina* и *Regularia*. Различаются тумулы простые и бугорчатые (рис. 7). Размеры пор наружной стенки в основании тумул 0,15—0,2 мм, число рядов пор на интерсептум 1—2. Простые тумулы могут быть осложнены боковыми отверстиями (род *Plicocyathus* Vologd.) Бугорчатые тумулы обычно имеют значительное число мелких отверстий, однако известен случай, когда центральное отверстие в тумуле было более крупным, чем боковые. Тумуловая пористость не известна у *Irregularia*, а бугорчатые тумулы не характерны для *Monocyathina*.

Наружная стенка, пронизанная каналами, известна у всех трех классов. Среди *Monocyathina* каналы единственной стенки (соответствующей наружной стенке других *Euarchoesyatha*) отмечены только у представителей родов *Ethmolythus* Zhur.<sup>1</sup> и *Cryptarocyathus* Zhur. Во втором случае каналы прямые, реже слегка расширенные в центральной части и даже сообщающиеся (рис. 8).

У *Regularia* известны, по крайней мере, четыре разновидности каналов (рис. 9): горизонтальные прямые; наклонные книзу, с объемлю-

<sup>1</sup> А.Ю. Розанов [1973] высказывает сомнение в реальности рода *Ethmolythus* Zhur.

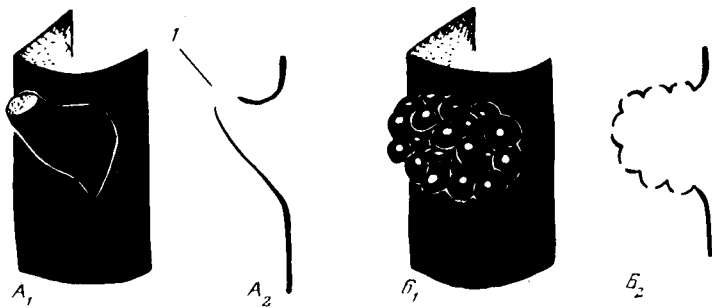


Рис. 7. Наружная стенка с тумуловыми порами

А — пористые тумулы (*Tumulocyathellus*; А<sub>1</sub> — реконструкция, А<sub>2</sub> — продольное сечение); Б — бугорчатые тумулы (*Alatacyathus*; Б<sub>1</sub> — реконструкция, Б<sub>2</sub> — продольное сечение)  
 l — тумуловое отверстие

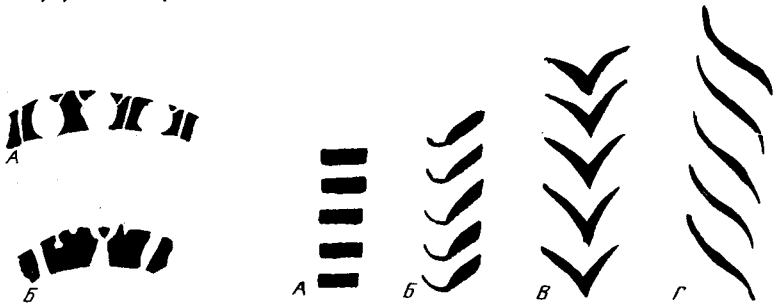


Рис. 8. Стенка, пронизанная каналами, у *Monocyathia* (часть поперечного сечения [Журавлева, 1963, рис. 16А и 62])

А — ветвистые каналы с расширением в центральной части (*Cryptaporocyathus*); Б — ветвистые поровые каналы (*Rhabdocyathella*)

Рис. 9. Наружная стенка, пронизанная каналами, у *Regularia* (каналы в продольном сечении, центральная полость справа)

А — *Fragilicyathus*; Б — *Fansicyathus*; В — *Jukonocyathus*; Г — *Russocyathus*

щими козырьками с внешней стороны; коленчато-изогнутые и S-образные в сечении. Коленчато-изогнутые каналы — результат преобразования наклонных каналов с козырьками, а S-образные — близки к тумуловым с той лишь разницей, что тумулы обособлены друг от друга, а S-образные каналы сближены. Диаметр каналов 0,2—0,5 мм, число рядов каналов 1—2 на интерсептум (при удвоении — до четырех).

У *Irregularia* известны прямые горизонтальные каналы (род *Dzhagdycyathus* Bel.), однако сечение их не округлое, а стенки каналов более массивные, чем у правильных *Euarthaeocyatha*.

Наружная стенка, состоящая из колец, характерна только для *Regularia*. Кольца могут быть сплошными (пластина на несколько смежных интерсептумов) и сплошными. Последние могли переходить в каналы в сторону внешней поверхности кубка. Близкой к этому типу была наружная стенка с щелевидными порами.

Наружная стенка может иметь микропористую оболочку вокруг основного каркаса, обособленную (самостоятельную) или образован-

ную за счет ветвления крупных воронковидных пор каркаса (рис. 10). Обособленная оболочка могла облекать каркас любого типа — с горизонтальными, коленчато-изогнутыми или S-образными каналами. Все разновидности рассматриваемого типа пористости известны у *Regularia*; для *Monocyathus* характерна только ветвистая пористость, а среди *Irregularia* известны формы только с самостоятельной микропористой оболочкой. Формы с микропористой оболочкой наружной стенки хорошо изучены Д.И. Грэйвстоком [Gravestock, 1984].

Наружная стенка с решетчатой пористостью известна у *Regularia* и *Irregularia*. Наиболее часто к внешним концам перегородок примыкает щелевидный (за счет развития горизонтальных пластинок — ламин или табелл) каркас; число щелей на интерсептум 1—2. Каркас снаружи покрывается серией тонких вертикальных пластин (рим). Сочетание тех и других образует решетку наружной стенки (род *Tercyathus* Vologd.). Н.П. Бородина [1972] установила, что редкие горизонтальные перемычки между смежными римами позволяют рассматривать всю структуру (римы и перемычки) также как особый род микропористой оболочки. В.Д. Фонин [1963, 1985] выделяет среди *Irregularia* табеллорешетчатые и табеллопористые разновидности (рис. 11).

"Несамостоятельная" наружная стенка может быть образована за счет внешних участков потолочков—днищ (все три класса) или за счет срастания внешних окончаний стерженьков интерваллюма (*Irregularia*).

Обособленной является наружная стенка рода *Rhabdolyntus* Zhur., у которого она несет с внутренней стороны короткие, частые, свободные радиальные стержни [Журавлева, 1960]. Наконец, у некоторых *Euaerhaeosyatha* наружная стенка может отсутствовать (род *Syringosnema* Taylor, некоторые виды рода *Dictyocyathus* Born.).

Основные типы пористости наружной стенки (простая, с тумулами, кольцами, каналами и с оболочками) служат критерием для выде-

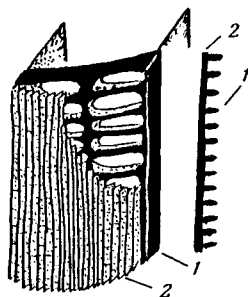


Рис. 10. Наружная стенка с микропористой оболочкой: А — ветвистого типа (*Syringocyathus*; А<sub>1</sub> — реконструкция, А<sub>2</sub> — продольное сечение); Б—Г — претиозоциатового типа: Б — *Pretiosocyathus* (Б<sub>1</sub> — реконструкция; Б<sub>2</sub> — продольное сечение); В — *Maiandrocyathus*; Г — *Schumncyathus*

1 — каркас, 2 — оболочка

Рис. 11. Наружная стенка с решетчатой пористостью (Ter-suathus); реконструкция; справа — часть продольного сечения)

1 — горизонтальные табеллы,  
2 — вертикальные рими



ления большинства надсемейственных категорий в системе Euarthaeo-suatha. А.Ю. Розанов [1973] рассматривает их как базу построения таблицы гомологических рядов, т.е. рядов параллельной изменчивости на уровне надсемейств. Происхождение сложной пористости наружной стенки из простой в процессе дивидогенеза Euarthaeosuatha (см. главу 5) несомненно.

**Интерваллюм.** Межстенное пространство (рис. 12) имело у Euarthaeo-suatha самое различное строение: могло быть свободным от скелетных элементов; иметь только радиальные стержни-радиали, или глыбу, или и то и другое одновременно; быть перегородженным вертикальными перегородками или тениями, причем в сочетании с днищами или без них; быть заполненным беспорядочно или упорядоченно ориентированными стерженьками; наконец, быть расчлененным на радиальные пористые трубки — сиринги. Присутствие или отсутствие тех или иных скелетных образований или их сочетание характерны для крупных таксонов — классов, отрядов, подотрядов.

Интерваллюм без скелетных элементов бывает трех типов: без ограничения со стороны центральной полости (одностенные Monosuathina); свободный интерваллюм у двустенных кубков (род Coelosuathus Vologd) и, наконец, свободный интерваллюм у кубков с камерным строением (Capsulosuathina) (см. рис. 12, Л). У одних в межстенном пространстве камер нет скелетных элементов или развиты редкие пленки глыбы, у других — в массе могут быть развиты стерженьки (род Tchojasuathus Roz.).

Интерваллюм может быть перегороджен днищами (Putarasuathina; см. рис. 12, Д). Потолочек предыдущей камеры служит днищем последующей (верхней). Интерваллюм с радиальными стержнями (Dokidosuathina). Радиали плоские или округлые в сечении; последние очень напоминают радиали Reseptaculita, но не являются гомологичными им.

Интерваллюм с перегородками или тениями, иногда усложненный за счет дополнительного присутствия синаптикул или глыбы, наблюдается у Ajacisuathina и Arthaeosuathina. Эти скелетные элементы могут сочетаться с днищами (Coscinosuathina, см. рис. 12, Ж), что аналогично в ряде случаев камерному строению кубка.

Интерваллюм со стерженьками наиболее характерен для Dictyosuathina (см. рис. 2); стерженьки могут быть в сочетании с днищами (род Sphinctosuathus Zhur.).



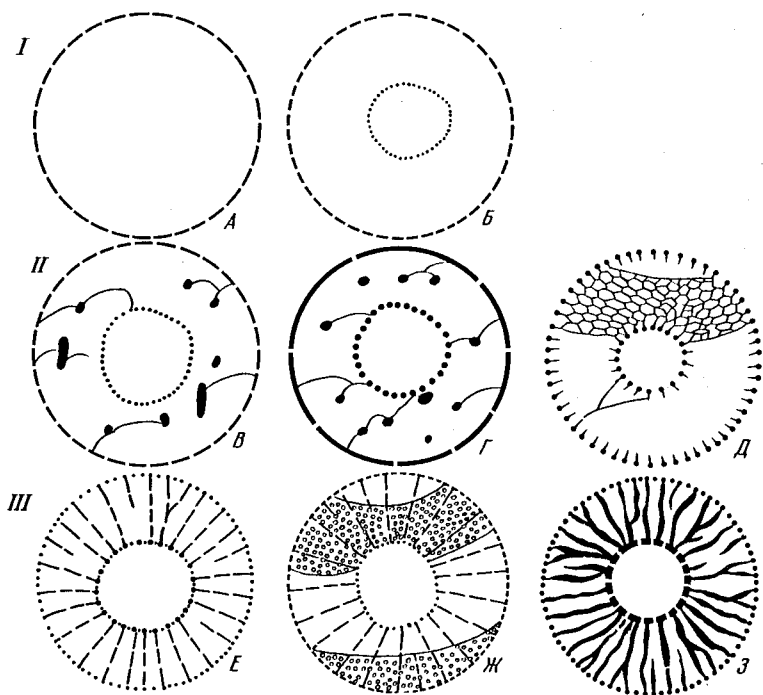


Рис. 12. Типы строения интерваллюма (в поперечном сечении)

I — без скелетных элементов, II — без перегородок и теней в интерваллюме, III — с перегородками, днищами и тенями

А — интерваллюм не отделен от центральной полости (Archaeolyntus); Б — интерваллюм камерного строения (Capsulocyathus); В — интерваллюм Regularia с вертикальными стерженьками и глумой (Tchojasyathus); Г — интерваллюм Irregularia с вертикальными стерженьками и глумой (Bicyathus); Д — интерваллюм с днищами и глумой (Putarasyathina), видны редимикулы, прилегающие к стенкам со стороны интерваллюма; Е — интерваллюм с перегородками (Aldanocyathus); Ж — интерваллюм с перегородками и днищами (Coscinocyathina); З — интерваллюм Irregularia с тенями

Интерваллюм с сирингами известен у Syringocnematida. Сиринги могут обладать редкой и равномерной частой пористостью (см. рис. 69, Б). Разделение кубка на лотечелы у этих представителей Euarchoesyatha наиболее отчетливое.

**Перегородки и тени.** Различаются (рис. 13) сетчато-пористые, равномерно-пористые и непористые (или почти непористые) перегородки (Regularia) и тени (Irregularia). У сетчато-пористых перегородок поры значительно крупнее, чем толщина перемычек между ними. Число вертикальных рядов пор может достигать до 7—8 (см. рис. 13, А). Для равномерно-пористых перегородок характерны поры, диаметр которых близок к ширине перемычек между ними (поровый коэффициент близок к 1,0). Поры обычно овальной формы, вытянуты в длину. Число вертикальных рядов пор зависит от ширины интерваллюма и может достигать до 18—22. Перегородки этого типа иногда сочетаются с глумой, синаптикулами и днищами, пористыми и гребенчатыми. Редкопористым перегородкам свойственно разнообразие (см.

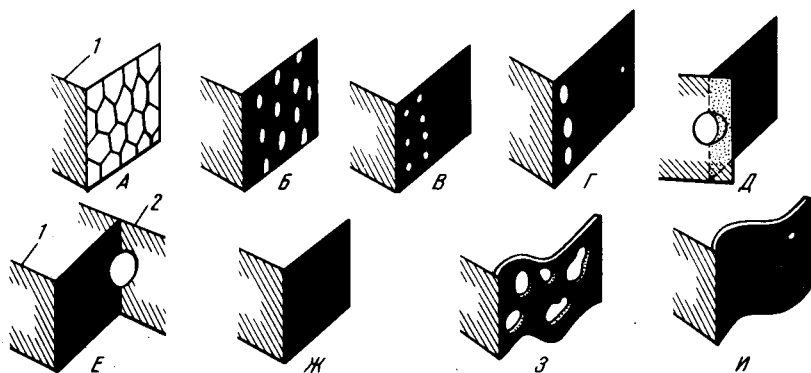


Рис. 13. Типы пористости перегородок и тений

А—Ж — перегородки: А — сетчатая пористость (*Ascocyathus*); Б — равномерная пористость (*Urcyathus*); В — редкие поры вблизи наружной стенки (*Heckericyathus*); Г — редкие поры с одним обязательным рядом вблизи наружной стенки (*Tumulocyathellus*); Д — стрелевидные поры на стыке с наружной стенкой (*Plicocyathus*); Е — то же, на стыке с внутренней стенкой (*Stapicyathus*); Ж — пористость отсутствует (*Russocyathus*); З—И — тении: З — частые крупные поры в тениях (*Archascocyathus*); И — непористые или почти непористые тении (*Anthomorpha*)

1 — наружная стенка, 2 — внутренняя стенка

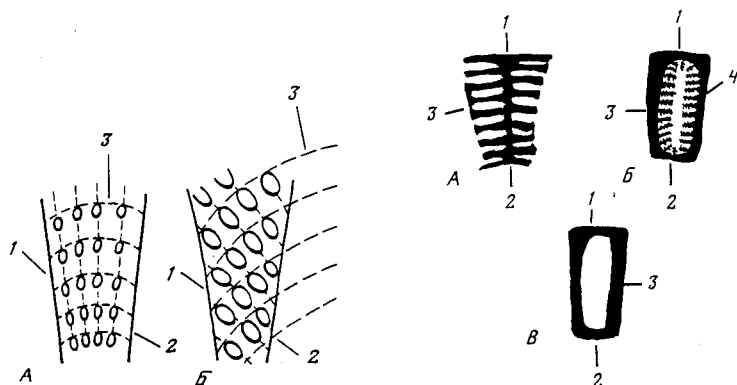


Рис. 14. Характер расположения пор в перегородках (А) и в тениях (Б)

А — поры располагаются веерообразно, перпендикулярно к касательным, с осью перегиба по середине перегородки; Б — поры располагаются так же, но ось перегиба совпадает с осью кубка [Журавлева, 1960, рис. 24]

1 — наружная стенка, 2 — внутренняя стенка, 3 — касательные к рядам пор

Рис. 15. Шелевидные (А), гребенчатые (Б) днища и кольцевой валик (В) [Журавлева, 1960, рис. 25Б, 26 и 27]

1 — наружная стенка, 2 — внутренняя стенка, 3 — перегородка, 4 — кольцевой валик

рис. 13, Г—Е). Так, представители рода *Heckericyathus* Zhur, сохраняют равномерную пористость перегородок у наружной стенки и лишены пор у внутренней; перегородки у рода *Sajanocyathus* Vologd. характеризуются рассеянными редкими мелкими порами; представители рода *Tumulocyathellus* Zhur. имеют, наряду с подобными же рассеянными порами, один ряд обычных пор вблизи наружной или внутренней стенки; иногда имеется только один ряд стрелевидных пор — на стыке

с наружной (род *Plicocyathus* Vologd.) или внутренней (род *Stariocyathus* Vologd.) стенками. Совершенно непористые перегородки встречены у представителей рода *Russocyathus* Zhur. (см. рис. 13, Ж).

Сказанное о перегородках почти полностью распространяется и на тени с той оговоркой, что поры в перегородке, располагаясь дугообразно (след поверхности роста), имеют ось перегиба рядов пор в срединной части перегородки, а ось перегиба рядов пор в тенях совпадает с осью кубка (рис. 14).

**Днища.** Как уже неоднократно упоминалось, днища являлись в действительности потолочками [Краснопеева, 1953; Журавлева, 1974]. Подразделяются они на пористые и гребенчатые (рис. 15). Среди первых известны сетчатые, которые могут сочетаться с сетчато-пористыми перегородками или развиваться без такого сочетания. У бесперегородочных *Putarascyathina* днища всегда сетчатые (табл. V, 3).

Среди равномерно-пористых днищ различаются синхронные, т.е. появившиеся на одном уровне в смежных интерсептальных камерах, и асинхронные (например, у рода *Syringocoscinus* Jazmir). Первые сочетаются с перегородками, обладающими самыми различными типами пористости. Разновидностью пористых днищ являются щелевидные (роды *Retecoscinus* Zhur. и *Rozanoviccyathus* Korsch.; см. рис. 15, А), которые никогда не встречаются у представителей *Irregularia*<sup>1</sup>. Ось перегиба пористых днищ у *Regularia* располагается в срединной части интерваллюма, а у *Irregularia* — в центральной части кубка (ось перегиба совпадает с осью кубка; см. рис. 14). Гребенчатые днища однотипны: развиваются в каждой интерсептальной камере обособленно, но синхронно. Характеризуются кольцевым валиком, примыкающим к перегородкам, и тонкими стерженьками, гладкими или бахромчатыми, идущими от валика в горизонтальной плоскости к центру интерсептальной камеры (см. рис. 15, Б). Они сочетаются с равномерно-пористыми и редкопористыми перегородками, не сочетаются с сетчатыми и не встречаются среди *Irregularia*. Разновидностью гребенчатых днищ является кольцевой валик, лишенный стерженьков (см. рис. 15, В).

У камерных *Euarthaeocyatha* (*Capsulocyathina*, некоторые *Coscino-cyathaceae* и *Irregularia*) днища являются продолжением наружной стенки; естественно, пористость последней сочетается с пористостью днищ. Днища никогда не бывают лишены пор, что указывает на большую связь археплазмы в направлении роста индивидуального организма по сравнению с таковой по латерали (в случае непористых перегородок связь по латерали в пределах интерваллюма не фиксируется вовсе).

Таксономическое значение днищ различно: пористые и щелевидные имеют таксономический вес от рода до подотряда включительно, гребенчатые днища не являются таксономическим признаком (см. ниже).

**Стерженьки.** Следует отличать стерженьки в собственном смысле

<sup>1</sup> А.Ю. Журавлев [1986] различает по происхождению среди пористых днищ камерные (*Capsulocoscini*) и некамерные (*Erismacoscini*).

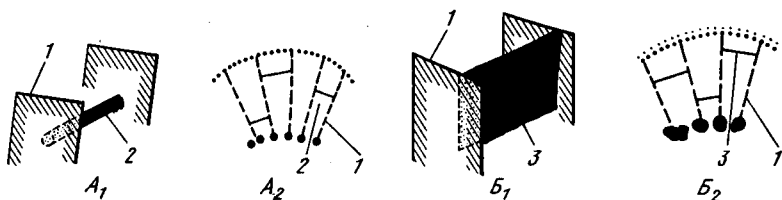
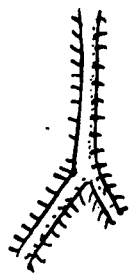


Рис. 16. Синаптикулы (А) и синаптины (Б)

1 — перегородка, 2 — синаптикула, 3 — синаптина  
 А<sub>1</sub>, Б<sub>1</sub> — реконструкция, А<sub>2</sub>, Б<sub>2</sub> — часть поперечного сечения кубка

Рис. 17. Шипики на поверхности стерженьков Irregularia [Журавлева, 1960, рис. 23]



слова, характерные только для Irregularia, от синаптикул — тех же стерженьков, но только между перегородками или тениями. Стерженьки могут быть ориентированы вертикально (род *Vicyathus* Vologd.) или в трех взаимно перпендикулярных направлениях, давая в результате подобие диктионального скелета *Symplasma* (см. рис. 2); могут сочетаться с глюмой, реже — с сетчатыми днищами. В.Д. Фонин [1985; Граница..., 1982] считает ранг диктиональных Irregularia (т.е. со стерженьками в интерваллюме) достаточно высоким.

**Синаптикулы.** Стерженьки, пронизывающие интерсептальную камеру и соединяющие смежные перегородки или тении (рис. 16, А), характерны обычно для форм с пористыми перегородками (у *Regularia*); в сочетании с днищами встречены лишь однажды (род *Palmeicyathus* Roz.). Синаптикулы — признак рода.

Вертикальные пористые пластины — синаптины<sup>1</sup> — встречены только у представителей рода *Syringocyathus* Vologd. (см. рис. 16, Б).

**Глюма.** Тончайшие (0,02 мм толщиной) непористые пленки, выпуклые кверху или центробежно (табл. III, 2), развиваются в смежных интерсептальных камерах независимо; глюма может быть развита в центральной полости и даже за пределами наружной стенки на поверхности кубка.

**Сиринги.** Это трубки, различающиеся по числу рядов пор: с несколькими рядами (род *Syringospema* Tayl.) и с одним рядом (род *Pseudosyringospema* Hand.). Сочетание сиринг с глумой обычное. Поперечное сечение сиринг — многоугольное, чаще — шестиугольное (принцип плотнейшей упаковки). Сиринги располагаются в интерваллюме радиально и наклонно вверх по направлению к наружной стенке (см. рис. 69, Б). Стенки кубка не всегда четко выражены, иногда отсутствуют.

<sup>1</sup> Название вводится впервые.

*Шипики на поверхности стерженьков.* Эти редкие скелетные элементы характерны только для Irregularia. Шипики короткие, заостренные, не орнаментированные (рис. 17).

*Редимикулы.* Они характерны для многих Monocyathina (Putarasyathina) и для бесперегородочных Dokidocyathina Regularia, реже — для Ajacisyathina. Среди Irregularia никогда не встречаются. Это вертикальные узкие пластинки в интерваллуме, одной стороной прилегающие к наружной (или внутренней) стенке [Журавлева, 1981, а]. В одних случаях они никогда не переходят в другие скелетные элементы (род Artocyathus Vologd.), в других (Ajacisyathina) — легко могут переходить в перегородки. В первом случае редимикулы не являются показателем деления камеры или внутренней полости кубка на лотецеллы (см. рис. 1; табл. V, 3).

Все основные скелетные элементы интерваллума обозначают границы интерсептальных камер, отвечающих лотецеллам. Степень разграничения камер различная — от полностью обособленных (редкопористые сининги или интерсептальные камеры, разграниченные непористыми перегородками или тениями) до едва намечающихся (в случае, если интерваллум заполнен вертикальными стержнями или горизонтальными радиалами) и, наконец, с полным отсутствием обособления.

Связь между интерсептальными камерами в направлении роста больше, чем в горизонтальном направлении. Вблизи внутренней стенки наблюдается также большая разобщенность камер, чем у наружной. У тениальных Euarchaeocyatha это выражается в том, что тени нередко бывают расщеплены у наружного края (табл. V, 4); у септальных Euarchaeocyatha иногда сохраняется пористость в перегородках только вблизи наружной стенки.

*Внутренняя стенка* (рис. 18). Структуры внутренней стенки отличаются большим разнообразием, чем структуры наружной или интерваллума. Как правило, внутренняя стенка массивнее, чем наружная; происхождение внутренней стенки различно у всех трех классов [Zhuravleva, 1970a].

Внутренняя стенка инвагинационного типа характерна для большинства представителей Monocyathina. Она простая, тоньше наружной, не несет никаких усложнений, в том числе и шипиков. Пористость сетевидная (Monocyathina, Capsulocyathina; см. рис. 18, А).

Внутренняя стенка центрипетального типа характерна для Regularia. Пористость простой внутренней стенки в случае отсутствия защитных образований у пор бывает сетевидной (род Dokidocyathus; см. рис. 1) или частой равномерной (Ajacisyathina), причем поры располагаются в один-два — восемь и более рядов на интерсептуме; такая стенка может не выпячиваться в центральную полость (род Aldanocyathus Voron.), но может давать и звездчатые выступы (род Urcyathus Vologd.). Звездчатые выступы бывают и в направлении роста (род Iljinciyathus Zhur.; рис. 19). Если поры располагаются в один ряд на интерсептуме, то они, как правило, более крупные.

В случае наличия защитных образований у пор последние образуют от одного до нескольких рядов на интерсептуме. Защитные

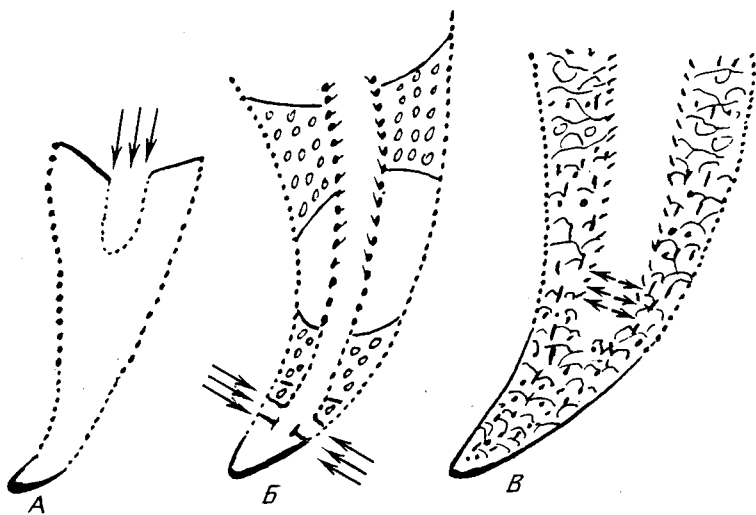


Рис. 18. Типы образования внутренних стенок у *Euarchaeocyatha* [Журавлева, 1974, рис. 5]

А — инвагинационный тип (*Monocyatha*); Б — центрипетальный тип (*Regularia*); В — центробежный тип (*Irregularia*)

Стрелками показано направление роста скелетных элементов, образующих внутреннюю стенку

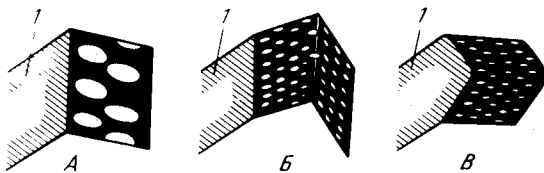


Рис. 19. Внутренняя стенка центрипетального типа с простой пористостью

А — равномерная пористость (*Aldanocyathus*); Б — звездчатая внутренняя стенка с частыми мелкими порами (*Urcyathus*); В — гофрированная по горизонтали внутренняя стенка с частыми мелкими порами (*Iljincyathus*)

1 — перегородка

образования (рис. 20) — шипики, козырьки, простые, объемлющие или слитные, для трех-четырех смежных по латерали пор (род *Tenpicyathus* Roz.). Звездчатая или сетевидная пористость для этого типа внутренней стенки не характерна. Изредка встречаются стремевидные поры (род *Dailucyathus* Debr.). Нередко стремевидные поры сочетаются с потерей пористости в перегородках. Поры всегда крупнее пор наружной стенки, а сама внутренняя стенка более массивная.

Внутренняя стенка с каналами всегда массивная, а диаметр каналов менее их длины (рис. 21). У каналов различаются элементы  $\alpha$  (на стыке с интерваллюмом) и  $\beta$  (направленный в сторону центральной полости) [Вологдин, 1932; Бородина, 1972].

Каналы могут быть прямыми и располагаться в один ряд или (реже) в 2—4 ряда на интерсептум, как исключение — до 13 рядов (род *Orienticyathus* Beljaeva). Однорядовые каналы, горизонтальные (род

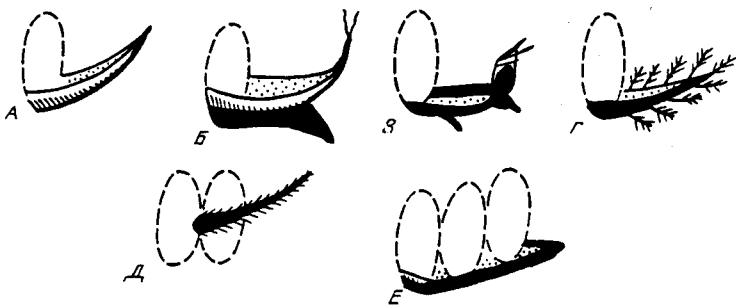


Рис. 20. Типы "защитных" образований внутренней стенки со стороны центральной полости (А—Г — Regularia [Журавлева, 1960, рис. 30а—г], Д — Irregularia, Е — Regularia)

А — гладкий шипик, Б — объемлющий козырек с антенной на свободном конце и оттянутым книзу небольшим шипом, В — плоский козырек, Г — ворсинчатый козырек, Д — ворсинчатый шипик, приуроченный к промежутку между порами; Е — слитный козырек (для трех смежных пор)

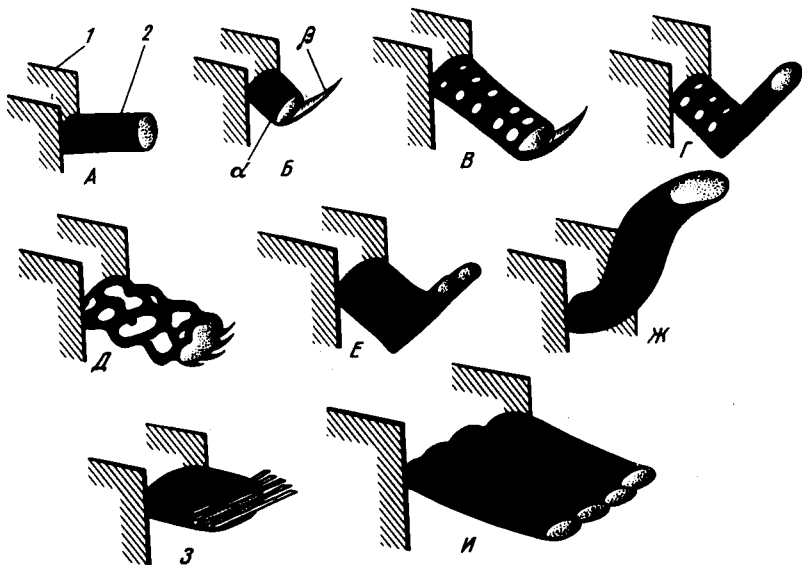


Рис. 21. Каналы внутренней стенки (Regularia): А — горизонтальные (Inessocyathus); Б — наклонные книзу (α) с козырьком, поднятым кверху (β) (Baikalocyathus); В — с отверстиями в стенке канала (Irinaecyathus); Г — коленчато-изогнутые (Ethmophyllum); Д — "губчатые", с отверстиями разной величины (Zonacyathus); Е — коленчато-изогнутые, с раздвоением элемента β (Heckericyathus); Ж — S-образные (Rasetticyathus); З — с устьем, защищенным серией горизонтальных пластинок (Ethmocyathus); И — несколько каналов на интерсептуме (Orienticyathus)

1 — перегородка, 2 — канал

Jukonocyathus Hand.) или слегка наклонные книзу (род Baikalocyathus Jazmir), снабжены козырьками. Каналы могут быть стремевидными. В стенках каналов бывают отверстия, причем число их может быть постоянным на длину канала (род Chakassicyathus Osadchaja) или последовательно увеличиваться (род Irinaecyathus Zhur.; табл. V, б).

Элементу  $\alpha$  отвечает сам канал, а элементу  $\beta$  — козырек (см. рис. 21, Б).

Каналы, фигурные в сечении (род *Ethmophyllum* Neek.), имеют четко выраженные элементы  $\alpha$  и  $\beta$  (см. рис. 21, Г). Пористость в стенках каналов обязательна.

Каналы, губчатые, т.е. искривленные, не прямые (см. рис. 21, Д), имеют в стенках отверстия разной величины (род *Zonacyathus* Bedf.). Иногда наблюдается расщепление каналов в сторону центральной полости (см. рис. 21, Е). Каналы S-образные всегда направлены вверх (род *Rasetticyathus* Okul.; см. рис. 21, Ж).

У некоторых форм только элемент  $\alpha$  представлен каналом, а  $\beta$  заменен на кольца (т.е. пластины, общие для всех интерсептальных камер в одном латеральном ряду). Наиболее специфичным является род *Ethmocyathus* Bedf. (см. рис. 21, З).

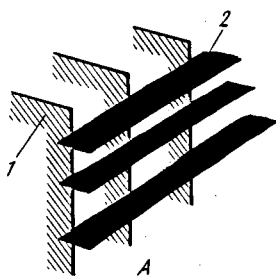
У внутренней стенки с кольцами форма колец в их поперечном сечении повторяет форму каналов, т.е. может быть плоской (род *Compositocyathus* Zhur.; рис. 22, А), коленчато-изогнутой (род *Votomocyathus* Zhur.; рис. 22, Б), S-образной (род *Taylorcyathus* Vologd.). Как правило, кольца открыты сверху, но известны случаи как обратной ориентировки, так и смешанной (рис. 22, В). Число щелей, образованных кольцами на стыке с перегородками, обычно равно одному; есть формы с двумя рядами пор внутренней стенки, обрамленных кольцами (род *Denacyathus* Zhur.). Внешний край колец, обращенный в центральную полость, обычно гладкий, реже шиповатый (род *Cricoretinus* Debr.). Исключения составляют два рода — уже упомянутый *Compositocyathus* Zhur. и *Angaricyathus* Zhur. У первого плоские кольца переходят в шипы (к которым, в свою очередь, крепится микропористая оболочка), а у второго — в каналы. При этом пластины колец имеют отверстия, а устья каналов ворсинчатые. Никогда не бывает губчатых колец.

До сих пор выявлены только два рода с чешуйчатой внутренней стенкой (роды *Leptosocyathus* Vologd. и *Sanarkocyathus* Zhur.). Чешуи служат прообразами колец, но никогда не перерастают в них. Чешуи — пластины, соединяющие 3—5 интерсептальных камер по латерали и располагающиеся кулисообразно. Последнее и мешает им переходить в кольца (рис. 23).

Общими свойствами для сложных массивных внутренних стенок являются близкий размер промежутков между скелетными элементами (каналов или щелей у кольцевых) и двухзональное строение, т.е. присутствие, как правило, двух элементов —  $\alpha$  и  $\beta$ . Образование в одних случаях каналов, а в других — колец может быть объяснено характером расположения отверстий внутренней стенки. Если изначальные отверстия располагались по латерали с чередованием в шахматном порядке, то при усложнении (утолщении) внутренней стенки будут образовываться каналы; при расположении отверстий без чередования, горизонтальными рядами, будут образовываться кольца; при смешанном расположении возникнут чешуи. Истинные тумулы внутренней стенки не известны, хотя указывается, что род *Mmassocyathus* Krasn. имел такие тумулы.

Внутренняя стенка центробежного типа характерна для *Irregularia*





*B<sub>1</sub>*

*B<sub>2</sub>*

*B<sub>1</sub>*

*B<sub>2</sub>*

Рис. 22. Кольца внутренней стенки (Regularia): *A* — плоские (*Compositocyathus*); *B<sub>1,2</sub>* — колечато-изогнутые (*Botocyathus* и др.); *B<sub>1,2</sub>* — S-образное [*Taylorcyathus* и др.]

1 — перегородки, 2 — кольца

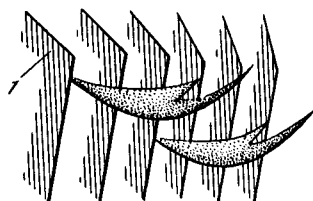


Рис. 23. Чешуи внутренней стенки (Regularia, род *Leptosocyathus* [Журавлева, 1960, рис. 94])

1 — перегородка

(см. рис. 18). Ряд форм был лишен обособленной внутренней стенки; она или отсутствовала (род *Syringosnema* Taylor; см. рис. 69, *B*), или была заменена утолщенными проксимальными концами стерженьков интерваллюма (многие диктиональные *Euarthaeoscyatha*).

Массивная внутренняя стенка, пронизанная каналами (одним-двумя рядами), никогда не имела усложнений. Каналы, как правило, горизонтальные или слегка изогнутые, без сообщений в стенках (исключение — род *Voznesenskicyathus* Rod.) [Журавлева и др., 1967].

Внутренняя стенка с кольцами встречена только у одного рода — *Protocyclocyathus* Vologd.; кольца плоские в сечении, направлены сверху, без элемента  $\beta$ .

Защитные образования внутренней стенки в виде шипов, козырьков, микропористых оболочек встречаются очень редко, будучи нехарактерным таксономическим признаком. Ворсинчатые шипики приурочены не к нижней части канала или поры, а к боковой перемычке между двумя смежными каналами.

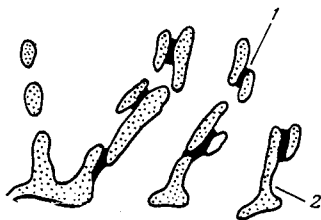
Сравнение типов внутренних стенок, характерных для Regularia и Irregularia, частично указывает на их параллельное развитие, но в еще большей степени — на различное происхождение. Если учесть, что и пористость перегородки и теней, и расположение днщ в интерваллюме подчинялись разным закономерностям (несовпадение оси перегиба; см. выше), то различие между Regularia и Irregularia станет еще очевиднее.

**Верхний край кубка (маргис).** В зависимости от структуры скелетных элементов верхнее обрамление кубка было выражено различно.

У *Monocyathes*, кубки которых в большинстве случаев отвечали индивидууму, верхний край кубка был представлен пельтой (*Monocyathina*) или верхней частью очередной камеры (*Capsulocyathina*). Остальные *Euarthaeoscyatha* или имели истинный верхний край, пред-

ставленный скелетными элементами, типичными для старческой стадии дивидуального организма, когда меняется не только структура интерваллюма, но и стенок (см. рис. 27), или его функцию брали на себя такие элементы, как очередное верхнее днище (пористое или гребенчатое, т.е. потолок), пленки глюмы и т.д. В ряде случаев верхний край кубка (т.е. поверхность живой части дивидуального организма) мог, очевидно, не иметь скелетного ограничения (например, у некоторых *Ajascyathina*). Именно изучение строения верхнего края кубка позволило ранее сделать вывод, что присутствие пленок глюмы в интерваллюме не имеет существенного таксономического значения; сейчас подобный вывод распространен и на гребенчатые днища.

Рис. 24. Залечивание поврежденных перегородок у *Robustocyathus* [Журавлева, 1960, рис. 39]  
 1 — вторичные скелетные образования, залечивающие повреждение,  
 2 — перегородка



Прижизненные патологические изменения. Они фиксируются у *Euaerchaocyatha* очень хорошо [Журавлева, 1960, 1974; Розанов, Ганглов, 1979]. При этом отмечают: 1) упрощение структуры скелета, если он имел сложное строение; 2) возникновение вторичной скелетной массы вокруг поврежденного участка (рис. 24), причем "залечивается" поврежденное место скелетной массой с той же структурой, что и у структуры красат, глюмы и т.д. Это лишний раз подтверждает эуархеотиатную природу последних [Журавлева, 1960, 1974] (табл. V, 4, 5).

Рост. Следует различать рост элементарной составляющей кубка, т.е. интерсептальной камеры (живой ее части), и развитие (рост) дивидуального организма — самого кубка (дивидогенез).

При росте интерваллюма наблюдается постепенное его расширение как в сторону наружной стенки, так и в сторону внутренней. Процесс этот у перегородочных *Regularia* и теньяльных *Irregularia* протекал по-разному, в зависимости от расположения оси перегиба латеральных поверхностей, нормальных по отношению к вертикальным рядам пор в перегородках или тенях (см. рис. 14). В первом случае отчетливо видно, что ширина интерваллюма увеличивалась как во внешнюю сторону, так и в сторону центральной полости; во втором — только во внешнюю сторону [Debrenne, 1980]. Пористость перегородок и теней могла изменяться в процессе роста от частой до редкой, вплоть до полной ее потери [Розанов, 1973; Журавлева, Елкина, 1974]. Этот процесс частной олигомеризации означает в то же время, что развитие шло в сторону обособления смежных интерсептальных камер.

Наружная стенка имела однонаправленный рост — во внешнее пространство. Рост заключался не только в ее усложнении, но и в увеличении размеров скелетных элементов — толщины стенки, размеров каналов, расстояния между ними, изменении их конфигурации. Все

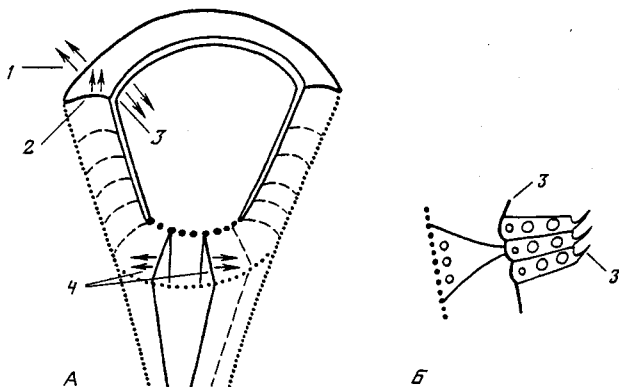


Рис. 25. Направление роста поверхностей обрамления кубка у *Euarchaeocyatha Regularia* [Журавлева, 1974, рис. 3 и 4]

А — различные направления роста скелетных элементов в кубке; Б — приуроченность поверхности роста массивной внутренней стенки к стыку с перегородками

Поверхность и направление роста: 1 — наружной стенки, 2 — дна, 3 — внутренней стенки, 4 — перегородок

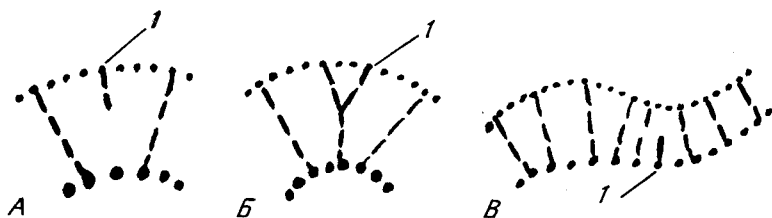


Рис. 26. Возникновение новой перегородки (1): А — путем вклинивания со стороны наружной стенки, Б — путем расщепления перегородки со стороны наружной стенки, В — путем вклинивания со стороны внутренней стенки

усложнения типа пористости наружной стенки трактуются как возникающие постепенно вследствие увеличения вязкости археплазмы, устремленной во внешнее пространство. Последовательное многократное или непрерывное излияние археплазмы приводило к утолщению каналов и усложнению их конфигурации (рис. 25). Явление "тургора" (выпячивание наружной стенки во внешнее пространство) — подтверждение этому. Рост массивной внутренней стенки (например, у этмофиллоидных *Euarchaeocyatha* [Журавлева, Елкина, 1974]) происходил на стыке с перегородками, т.е. за счет постепенного увеличения ширины зоны  $\alpha$  на контакте ее с интерваллюмом (см. рис. 25). Наконец, рост камер у днищевых *Euarchaeocyatha* (независимо от строения днищ и систематической принадлежности той или иной формы) шел только вверх; в результате при равномерном расположении днищ расстояние между ними постепенно увеличивается (до известного предела).

Расстояние между радиально-вертикальными скелетными элементами в интерваллюме не могло увеличиваться беспредельно: после достижения определенной ширины интерсептальной камеры в ее

средней части закладывается со стороны наружной стенки новая перегородка (или тения), возвращающая со временем интерсептуму его прежнюю величину [Журавлева, 1960]. В случае искривления кубка с большим радиусом изгиба внутренней стенки по сравнению с наружной новая перегородка (или тения) могла возникнуть и со стороны внутренней стенки (рис. 26, В). Эти процессы хорошо контролируются подсчетом числа рядов пор в стенках на ширину интерсептума, величиной интерсептального коэффициента и т.д. Возникновение новой интерсептальной камеры возможно также путем расщепления перегородки вблизи наружной стенки (рис. 26, Б). Совершенно очевидно, что возникновение новой интерсептальной камеры со стороны наружной стенки обусловлено только тем, что при конической форме кубка (только тогда и необходимы новые камеры) диаметр наружной стенки более диаметра внутренней.

Таким образом, рост интерсептальных камер у дивидуальных организмов *Euarchoeocyatha*, представленных кубковой формой, шел по всем плоскостям роста вверх и в стороны, хотя скорость и характер этого процесса в разных направлениях были различными [Журавлева, Елкина, 1974].

Рост скелетных элементов в интерваллуме *Euarchoeocyatha Regularia* подчинялся тем же закономерностям, что и рост скелетных элементов (меромов) в интерваллуме *Receptaculita* (см. ниже).

При росте кубка можно наблюдать два взаимопроникающих и противоречивых процесса. Первый из них — увеличение размеров кубка, обусловленное увеличением размеров камер, сининг и других элементов, их числа и вследствие этого удалением их от центра кубка с одновременным увеличением диаметра центральной полости<sup>1</sup>. Это естественный процесс развития дивидуального организма, и у некоторых форм с относительно примитивным строением скелета усложнение кубка этим и заканчивалось. Второй процесс связан с усложнением системы пористости, что вело к последовательному усложнению скелета, наружной и внутренней стенок и т.д. Ранее этот процесс сводили к онтогенезу [Журавлева, 1960], однако трактовка низших многоклеточных как организмов с низким уровнем интеграции и неясно выраженной индивидуальностью приводит к выработке нового понятия — дивидогенеза, промежуточного между онтогенезом, т.е. развитием особи, и астогенезом, т.е. развитием колоний особей [Бондаренко, 1983]. Дивидогенез у *Monocyathea*, *Regularia* и *Irregularia* протекал по-разному [Журавлева, 1960, 1974; Розанов, 1973; Журавлев, 1986] (рис. 27).

Гомологические ряды, параллельное развитие и конвергенция. *Euarchoeocyatha* благодаря разнообразию морфологических типов скелета и их сочетаний, а также вследствие примитивности своей организации имели бесконечно большое число повторений одних и тех же признаков в различных ветвях разного ранга (начиная с внутривидового) вплоть до предвосхищения плана строения значительно более поздних организмов — *Stromatoporida*, *Sphinctozoa* и др.

<sup>1</sup> Приобретение так называемой микроатолловой жизненной формы.

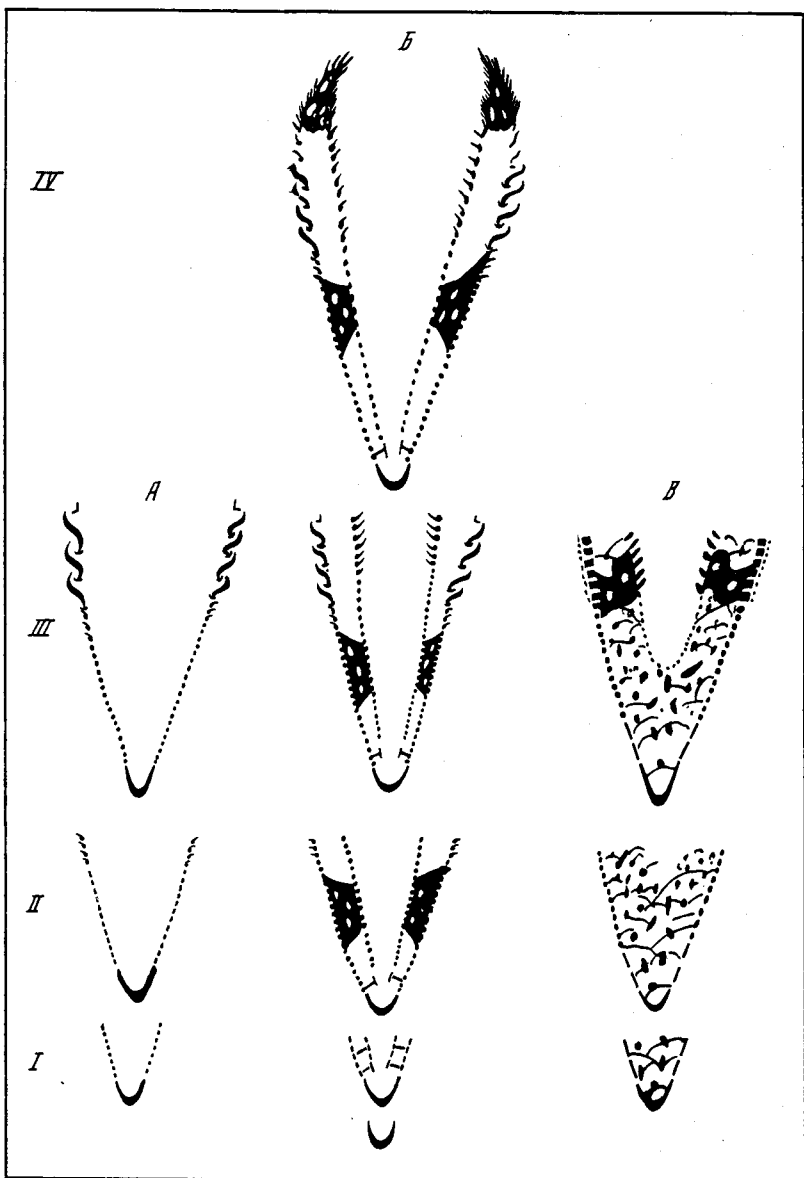


Рис. 27. Стадии дивидогенеза в развитии *Euarchaeosyatha*, характерные для: *A* — *Monosyatha*; *B* — *Regularia*; *B* — *Irregularia*

Стадии: I — начальная, II — становления, III — зрелая, IV — старческая. Для *Monosyatha* и *Irregularia* старческая стадия не известна; стадии I предшествует общая ("эмбриональная") стадия непористого кубочка

У *Euarchaeocyatha Regularia* на таксономических уровнях от вида до надсемейства четко наблюдается параллельное развитие, определяемое как гомологическая изменчивость, подчиняющаяся закону гомологических рядов [Вавилов, 1965]. При этом одни и те же структуры стенок, элементов интерваллюма и т.д. возникают параллельно в разных ветвях. Это позволило А.Ю. Розанову [1973; Розанов, Миссаржевский, 1966; Розанов и др., 1969; Rozanov, 1974] предложить таблицу гомологических рядов *Regularia*, т.е. создать инструмент для предсказания возможных, пока не найденных форм. Его работы были продолжены [Окунева, Репина, 1973; Журавлева, Елкина, 1974; Debrenne, 1973].

На более высоком таксономическом уровне (отряд, класс) параллельное развитие у *Euarchaeocyatha* проявляется так же отчетливо. Известны формы с почти непористыми плоскими вертикальными перегородками у представителей подотряда *Ajascyathina* и с такими же тениями среди *Archaeocyathina*, т.е. в таксонах разных классов — *Regularia* и *Irregularia*. Пористые днища известны у *Coscinocyathina* и *Putaracyathina* (*Regularia*), а также у *Archaeosyconida* и *Archaeocyathida* (*Irregularia*) и т.д.

Результатом параллельного развития можно считать в пределах типа *Archaeocyatha* появление сиринг в интерваллюме (*Euarchaeocyatha* и *Aphrosalpingata*).

Явления конвергенции наиболее многочисленны при сравнении *Euarchaeocyatha* с другими группами низших многоклеточных: с *Soanitida* (выросты и разрастания); со *Stromatopora* (днища-потолочки и латиламины; астроризы); со *Sphinctozoa* (камерное строение скелета и др.); с "живым ископаемым" из *Demospongiae* (массивный камерный известковый скелет *Vaceletia*) и т.д. По микроструктуре (гранулярная микроструктура индуцируемого типа) *Euarchaeocyatha* конвергентно сходны со многими группами, существовавшими от кембрия до конца мезозоя включительно. Пленки глыбы конвергентно сходны с пленками пузырчатой ткани у *Sphinctozoa*, а диктиональный скелет — с таковым у *Symplasma*, но кремневым, и т.д. (см. табл. 3). Нередко какому-либо одному из проявлений конвергентного сходства *Euarchaeocyatha* с другой группой ошибочно приписывается эволюционный смысл. Так, *Sphinctozoa* рассматриваются как потомки камерных *Euarchaeocyatha* [Zhuravleva, 1970a; Беляева, Никитина, 1984; Журавлев, 1985; и др.]; *Stromatopora* — как потомки днищевых *Irregularia* [Поспелов, 1962; и др.]; *Soanitida* с радиальными в интерваллюме — как потомки радиально-двустенных *Dokidocyathina* [Нитецкий и др., 1981] и пр.

При всех таких построениях непрерывность в развитии от *Euarchaeocyatha* к названным группам приписывается только одной какой-либо линии, а все остальные попросту не рассматриваются. Но *Euarchaeocyatha* — единая в эволюционном плане группа, не поддающаяся искусственному расчленению. Поэтому остальные линии сходства тот или иной исследователь вынужденно объясняет проявлением конвергенции. Это лучшее доказательство тому, что все такие случаи внутреннего сходства *Euarchaeocyatha* и других групп низших

многоклеточных являются конвергентными, а само сходство — типологическим.

**Система.** Первые находки *Euarchoeocyatha* относятся к 1850 г., когда Н. Меглицкий обнаружил в красноцветных отложениях по р. Лене (Якутия) цилиндрические окаменелости, определенные им ошибочно как *Calamites* [Геккер, 1927; Журавлева, 1960]. Первоописание *Euarchoeocyatha* было выполнено Э. Биллингсом [Billings, 1861], изучившим в составе различных раннепалеозойских окаменелостей и род *Archoeocyathus*, название которого дало позднее название всему типу.

В течение второй половины XIX в. и начала XX в. шло накопление материала, описывались отдельные формы — виды, роды, семейства, открывались новые местонахождения, разрабатывались первые классификации *Euarchoeocyatha*. Эта группа с трудом находила место в системе органического мира; мнение об их принадлежности к тому или иному типу животных или растений менялось неоднократно [Журавлева, Мягкова, 1981б].

Сейчас большинство исследователей рассматривает *Archoeocyatha* как самостоятельный тип животных. Однако до последнего времени высказывалось несколько противоположных мнений об их принадлежности: к губкам (причем к разным классам *Porifera* [Zigler, Rietschel, 1970; Debrenne, Vacelet, 1984]), к животным проблематической природы с уровнем организации выше губок [Старобогатов, 1984б; Gravestock, 1984] и к водорослям [Орик, 1976; Бондарев, 1981]. Авторы настоящей работы начиная с 1970 г. обособляют *Euarchoeocyatha* в совокупности с другими организмами низкого уровня организации в особый таксон высокого ранга — *Archoeata* [Zhuravleva, 1970a; Журавлева, Мягкова, 1972].

Первое семейство среди *Euarchoeocyatha* установлено Э. Борнеманом [Bornemann, 1884]: группа в целом рассматривалась им в составе кишечнополостных. Этапной работой в истории изучения *Euarchoeocyatha* следует считать монографию Г. Тэйлора [Taylor, 1910], который предложил для них первую систему. Его система насчитывала 5 семейств и 15 родов.

На протяжении следующих пятидесяти лет (1910—1960 гг.), наряду с продолжавшимся накоплением материала, проводились уже научная инвентаризация и ревизия группы. Интенсивное изучение *Euarchoeocyatha* проведено А.Г. Вологдиным [1931, 1932, 1937, 1940, 1962, 1966, 1977], который одним из первых в СССР обратил внимание на важность *Euarchoeocyatha* для понимания кембрийской биоты. Несколько позднее начала изучение *Euarchoeocyatha* Сибири П.С. Краснопева [1937, 1953, 1955, 1969].

В сороковые годы почти одновременно различными исследователями [Вологдин, 1940; Bedford, Bedford, 1939; Okulitch, 1943] были предложены схемы классификации *Euarchoeocyatha*, близкие в своей основе.

Выдержали испытание временем такие категории, как классы *Regularia* и *Irregularia* [Вологдин, 1940], класс *Monocyatha* [Okulitch, 1943], хотя объемы их и диагнозы со временем были значительно изменены. Приняты такие отряды В.И. Окулича, как *Monocyathida*,

Ajascyathida, Syringocnemida; отряд Metacyathida также существует, но под другим названием — Archaeocyathida. Семейство Anthomorphidae не возводится ныне в ранг отряда, а отряды Uranosphaerina [Bedford, Bedford, 1939; Okulitch, 1943] и Hetairacythina [Bedford, Bedford, 1939] исключены из состава Euarchaeocyatha (см. Radiocyatha). Дискутируется самостоятельность семейства Somphocyathidae [Okulitch, 1943].

Несколько особняком стоит классификация В. Симона [Simon, 1939], который в ее основу положил такой признак, как строение внутренней стенки. Подобный подход был характерен и для классификации П.С. Краснопеевой [1937, 1953, 1955, 1969].

К середине нашего столетия число известных родов археоциат превышало 140, а видов — доходило до 800. В 1945—53 гг. А.Г. Вологдин и И.Т. Журавлева [1947] и В.И. Окулич и М. Лобенфелс [Okulitch, Laubenfels, 1953] независимо друг от друга пришли к заключению о возможности рассматривать эту группу в качестве таксона типового ранга. Это мнение преобладает и в настоящее время [Debrenne, 1964; Finks, Hill, 1967; Hill, 1972; Ярусное..., 1983; Справочник..., 1984; и др.].

Дальнейшая разработка системы Euarchaeocyatha с использованием данных по онтогенезу и филогенезу позволила придать ей более законченный вид. В основу было положено разделение Euarchaeocyatha на Regularia и Irregularia, предложенное еще А.Г. Вологдиным [1937, 1940]. И.Т. Журавлева [1960] предложила систему Euarchaeocyatha, в которой по присутствию или отсутствию внутренней стенки классы разделялись на отряды, а по присутствию или отсутствию днщ — на подотряды. Впервые были введены надсемейства для правильных Euarchaeocyatha. Семейство Putarascyathidae Bedford было отнесено к Regularia как incerti ordinis. Эта система Euarchaeocyatha (у других авторов — Archaeocyatha) использована Ф. Дебренин [Debrenne, 1964], Д. Хилл [Hill, 1972] и др. Система Д. Хилл близка к ней, отличаясь тем, что в состав неправильных Earchaeocyatha был включен дополнительный отряд Thalassocyathida Vologdin, 1962. В состав отряда Ajascyathida Д. Хилл включила 20 надсемейств в основном по данным советских авторов.

А.Ю. Розанов [1973], основываясь на схеме классификации Euarchaeocyatha Regularia [Журавлева, 1960; Debrenne, 1964], предложил более глубоко разработанную систему этого класса. Все таксоны имеют четкую привязку к таблице гомологических рядов. Общее число известных родов в его таблице — 140; в то же время таблица предусматривает места для 480 и более родов, большинство из которых пока не открыты. В атласе окаменелостей нижнего кембрия Сибири [Ярусное..., 1983] для Regularia принята близкая система; для Irregularia система предложена В.Д. Фониным [Граница..., 1982].

Более поздняя публикация системы Euarchaeocyatha принадлежит Д.Г. Грэйвстоку [Gravestock, 1984]. Автор принял выделение надсемейств уже для всех подразделений этого таксона и восстановил название семейства Bronchocyathidae Bedford, 1936 для форм с кольцевой внутренней стенкой (взамен Cyclocyathellidae).



В настоящей работе принята следующая система *Euarchoesyatha*:

**ПОДТИП EUARCHAEOCYATHA ZHURAVLEVA, 1960**

**КЛАСС MONOCYATHEA OKULITCH, 1943**

**ОТРЯД MONOCYATHIDA OKULITCH, 1935**

**ПОДОТРЯД MONOCYATHINA OKULITCH, 1935**

**CAPSULOCYATHINA ZHURAVLEVA, 1964**

**КЛАСС REGULARIA VOLOGDIN, 1937**

**ОТРЯД AJACICYATHIDA OKULITCH, 1943**

**ПОДОТРЯД DOKIDOCYATHINA ZHURAVLEVA, 1960**

**AJACICYATHINA ZHURAVLEVA, 1960**

**COSCINOCYATHINA ZHURAVLEVA, 1955**

**PUTAPACYATHINA VOLOGDIN, 1962**

**КЛАСС IRREGULARIA VOLOGDIN, 1937**

**ОТРЯД RHIZACYATHIDA ZHURAVLEVA, 1955**

**ОТРЯД ARCHAEOSYCONIIDA ZHURAVLEVA, 1955**

**ПОДОТРЯД SNOUBERTICYATHINA DEBRENNE, 1970**

**DICTYOCYATHINA VOLOGDIN, 1956**

**ARCHAEOSYCONIINA ZHURAVLEVA, 1960**

**ОТРЯД ARCHAEOCYATHIDA OKULITCH, 1935**

**ПОДОТРЯД ARCHAEOCYATHINA OKULITCH, 1935**

**ОТРЯД SYRINGOCNEMATIDA OKULITCH, 1935**

Ниже следует характеристика этих таксонов.

**ПОДТИП EUARCHAEOCYATHA ZHURAVLEVA, 1960**

*Euarchoesyatha*: Журавлева, 1960, с. 79; Журавлева, Елкина, 1974, с. 65.

*Euarchoesyatha*: Журавлева, Мягкова, 1981б, с. 59; Ярусное..., 1983, с. 6.

**Диагноз.** Морские примитивные, большей частью прикрепленные организмы с формой кубка от цилиндрической до неправильной; двустенные и реже одностенные; стенки кубка пористые; пористость может быть простой и усложненной. В интерваллюме — пористые перегородки или тени, стерженьки, радиали, днища, сининги, различные дополнительные скелетные элементы. Выросты всех типов. Центральная полость может быть свободной или заполненной частично или полностью скелетными элементами, различными выростами.

**Сравнение.** Отличается от подтипа *Aphrosalpingata* строением обеих стенок и большим разнообразием строения интерваллюма.

**Состав.** Три класса — *Monocyathea* Okulitch, 1943; *Regularia* Vologdin, 1937; *Irregularia* Vologdin, 1937.

**Распространение.** Кембрий, преимущественно нижний кембрий, повсеместно; средний кембрий, Сибирская платформа;? верхний кембрий, Антарктида.

## КЛАСС MONOCYATHEA OKULITCH, 1943

Monocyatha: Okulitch, 1943, p. 44; Вологдин, 1977, с. 32.

Monocyathida: Журавлева, 1960, с. 80; 1963, с. 73; Журавлева // Ярусное..., 1983, с. 6.

Monocyathia: Вологдин // Основы палеонтологии, 1962, с. 116.

**Диагноз.** Одиночные, реже колониальные кубки без обызвестленной внутренней стенки или с внутренней стенкой инвагинационного типа. Выросты и разрастания в виде краصات, терсий, крибр, мембранного воротничка с полыми шипами.

**Сравнение.** Отличается от двух других классов типом внутренней стенки.

**Состав.** Один отряд Monocyathida.

**Распространение.** Нижний кембрий, томмотский—ботомский ярусы, повсеместно.

### ОТРЯД MONOCYATHIDA OKULITCH, 1935

Monocyathina: Okulitch, 1935, p. 75; 1943, p. 44.

Monocyathida: Okulitch, 1955, p. E9; Журавлева, 1960, с. 80; 1963, с. 73; Журавлева, Конюшков, Розанов, 1964, с. 59; Вологдин, 1977, с. 32.

**Диагноз.** См. диагноз класса.

**Сравнение.** Единственный отряд в составе класса.

**Замечание.** А.Ю. Журавлев [1986] признает реальным существование особого отряда камерных Euarchoocyatha — Capsulocoscina — с двумя подотрядами: Coscinoocyathina и Capsulocyathina, но в составе Regularia.

**Состав.** Два подотряда<sup>1</sup> — Monocyathina Okulitch, 1935 и Capsulocyathina Zhuravleva, 1964.

**Распространение.** См. распространение класса.

### ПОДОТРЯД MONOCYATHINA OKULITCH, 1935

Monocyathina: Okulitch, 1935, p. 75; 1943, p. 44; Окунева, Репина, 1973, с. 86.

**Диагноз.** Одностенные кубки с верхним краем кубка в виде пельты.

**Сравнение.** Отличается от подотряда Capsulocyathina отсутствием камерного строения и обязательным развитием пельты.

**Состав.** 5 семейств: Monocyathidae Bedford, 1936; Tumuliolythidae Rozanov, 1966; Propriolythidae Rozanov, 1973; Cryptarocyathidae Zhuravleva, 1960; Rhabdocyathellidae Zhuravleva, 1963.

**Распространение.** См. распространение класса.

### ПОДОТРЯД CAPSULOCYATHINA ZHURAVLEVA, 1964

Capsulocyathina: Журавлева, Конюшков, Розанов, 1964, с. 59; Окунева, Репина, 1973, с. 96.

**Диагноз.** Двустенные кубки, иногда камерные, с внутренней стенкой инвагинационного типа; при непрерывном росте кубок приобретает камерное строение.

**Сравнение.** См. раздел "Сравнение" подотряда Monocyathina.

**Состав.** Три семейства: Capsulocyathidae Zhuravleva, 1964; Fransuaesyathidae Debrenne, 1964; Uralocyathellidae Zhuravleva, 1964.

**Распространение.** См. распространение класса.

<sup>1</sup> Самостоятельность подотряда Globosocyathina Okuneva, 1969 не подтвердилась.

## КЛАСС REGULARIA VOLOGDIN, 1937

Regularia: Вологдин, 1937, с. 465; 1940, с. 39; Ярусное..., 1983, с. 6.

Septoidea: Краснопева, 1953, с. 55; 1955, с. 76; Вологдин // Основы палеонтологии, 1962, с. 117.

Regulares: Журавлева, 1960, с. 80; Воронин, 1979, с. 60.

**Диагноз.** Одиночные, реже колониальные кубки с внутренней стенкой центрального типа. Выросты и разрастания всех типов, кроме мембранного воротничка.

**Сравнение.** Отличается от двух других классов типом строения внутренней стенки.

**Состав.** Один отряд *Ajascyathida* Okulitch, 1943

**Распространение.** Нижний кембрий, повсеместно.

### ОТРЯД АЖАСИЦАТНИДА OKULITCH, 1943

*Ajascyathina* (pars): Bedford, Bedford, 1939, p. 70; Okulitch, 1943, p. 51.

*Ajascyathida* (pars.): Okulitch, 1955, p. E 10; Журавлева, 1960, с. 94; Воронин, 1979, с. 60; Ярусное..., 1983, с. 10.

**Диагноз.** См. диагноз класса.

**Сравнение.** Единственный отряд в составе класса.

**Состав.** Четыре подотряда<sup>1</sup>: *Dokidocyathina* Zhuravleva, 1960; *Ajascyathina* Zhuravleva, 1960; *Coscinocyathina* Zhuravleva, 1955; *Putarasyathina* Vologdin, 1962.

### ПОДОТРЯД DOKIDOCYATHINA ZHURAVLEVA, 1960

*Dokidocyathina*: Журавлева, 1960, с. 95; Журавлева, Конюшков, Розанов, 1964, с. 77; Ярусное..., 1983, с. 10.

**Диагноз.** Двустенные кубки с радиальными в интерваллюме.

**Сравнение.** Отличается от других подотрядов отсутствием перегородок и днищ в интерваллюме.

**Состав.** 4 надсемейства: *Dokidocyathaceae* Rozanov, 1973; *Kaltacyathaceae* Rozanov, 1973; *Soanicyathaceae* Rozanov, 1973; *Papillocyathaceae* Rozanov, 1973.

**Распространение.** Нижний кембрий, томмотский—ботомский ярусы, СССР, Монголия, Австралия, Северная Африка.

### ПОДОТРЯД АЖАСИЦАТНИДА ZHURAVLEVA, 1960, NON OKULITCH, 1943

*Ajascyathina*: Журавлева, 1960, с. 106; Воронин, 1979, с. 60. *Nochoroicyathina*: Журавлева, 1960, с. 198.

**Диагноз.** Двустенные кубки с перегородками, реже с гребенчатыми днищами в интерваллюме.

**Сравнение.** Отличается от *Dokidocyathina* отсутствием радиалей, а от *Coscinocyathina* и *Putarasyathina* — отсутствием пористых или щелевидных днищ в интерваллюме.

**Замечание.** Работами последних лет [Дебрени и др., 1973; Gravestock, 1984], обсуждениями на V Всесоюзном коллоквиуме по археоциатам (Новосибирск, 1985 г.) было показано, что гребенчатые

<sup>1</sup> Подотряд *Nochoroicyathina* [Журавлева, 1960] рассматривается как синоним подотряда *Ajascyathina* (см. ниже).

днища не имеют систематического значения и присутствуют в интерваллюме спорадически. В настоящей работе подотряд *Nochogocyathina* рассматривается как синоним *Ajascyathina*; самостоятельность таксонов на уровне подсемейств и семейств этого подотряда признается частично, если им нет аналогов среди валидных таксонов того же ранга в составе *Ajascyathina*. Требуется ревизия бывшего таксона *Nochogocyathina* на всех уровнях, от семейства до вида включительно.

**Состав.** 10 надсемейств: *Ajascyathacea* Zhuravleva, 1969; *Tumulocyathacea* Rozanov, 1973; *Annulocyathacea* Zhuravleva, 1960; *Pretiosocyathacea* Rozanov, 1973; *Annulocyathacea* Zhuravleva, 1960; *Pretiosocyathacea* Rozanov, 1964; *Rewardocyathacea* Rozanov, 1973; *Sigmocyathacea* Rozanov, 1973; *Terocyathacea* Zhuravleva, 1960; *Lenocyathacea* Zhuravleva, 1960; *Erbocyathacea* Zhuravleva, 1960; *Hupecyathellacea* Rozanov, 1973.

**Распространение.** Нижний кембрий, повсеместно.

#### ПОДОТРЯД COSCINOCYATHINA ZHURAVLEVA, 1955

*Coscincocyathida*: Журавлева, 1955, с. 10.

*Coscynocyathina*: Журавлева, 1960, с. 245; Ярусное..., 1983, с. 43.

**Диагноз.** Двустенные кубки с перегородками и пористыми или щелевидными днищами в интерваллюме.

**Сравнение.** Отличается от *Dokidocyathina* отсутствием радиалей, от *Ajascyathina* — присутствием пористых или щелевидных днищ, от *Putarasyathina* — присутствием перегородок в интерваллюме.

**Замечание.** А.Ю. Журавлев [1986], разделяя днищевые *Regularia* на два подотряда (причем в разных отрядах): *Coscincocyathina* с камерным строением и *Erimascoscina* с самостоятельными стенками, оставляет в отряде *Ajascyathida* только последних.

**Состав.** 7 надсемейств: *Coscincocyathacea* Zhuravleva, 1960; *Alatacyathacea* Zhuravleva, 1960; *Tumulocoscincinea* Rozanov, 1973; *Rozanoviccyathacea* Rozanov, 1973; *Mmassucyathacea* Rozanov, 1973; *Anaptyucyathacea* Rozanov, 1973; *Clathricoscincinea* Rozanov, 1973.

**Распространение.** Нижний кембрий, томмотский—ботомский ярусы, повсеместно; тойонский ярус (низы), Забайкалье, Северная Америка.

#### ПОДОТРЯД PUTARASYATHINA VOLOGDIN, 1962

*Putarasyathida*: Вологдин // Основы палеонтологии, 1962, с. 118.

*Putarasyathina*: Журавлева, Конюшков, Розанов, 1964, с. 101.

**Диагноз.** Одиночные и колониальные кубки с пористыми днищами в интерваллюме. Глюма и редимикулы частые.

**Сравнение.** Отличается от *Dokidocyathina* отсутствием радиальных стержней в интерваллюме; от *Ajascyathina* и *Coscincocyathina* — отсутствием перегородок в интерваллюме.

**Замечания.** 1. Отличается от подотряда *Capsulocyathina* (класс *Monocyathae*) отсутствием камерного строения кубка, а от семейства *Tabulacyathellidae* (класс *Irregularia*) — отсутствием стерженьков в интерваллюме. 2. Степень изученности *Putarasyathina*, несмотря на многочисленные публикации [Журавлева, Конюшков, Розанов, 1964; Gravestock, 1984; и др.] еще недостаточна для определения их места в системе *Euarchaeocyatha* и ранга; в то же время установлено, что внут-

ренная стенка у них развивается по центрипетальному типу. А.Ю. Журавлев [1986] принимает для этого таксона ранг отряда.

Состав. Два семейства: Aptocyathidae Konjushkov, 1964; Putaracyathidae Bedford, 1936.

Распространение. Нижний кембрий, атдабанский—ботомский ярусы, СССР, Австралия.

## КЛАСС IRREGULARIA VOLOGDIN, 1937

Irregularia: Вологдин, 1937, с. 465; 1940, с. 39; Ярусное..., 1983, с. 83.

Syringoidea: Краснопеева, 1953, с. 55.

Irregularia: Краснопеева, 1955, с. 100; Журавлева, 1957, с. 39; Вологдин // Основы палеонтологии, 1962, с. 129.

Irregulares: Журавлева, 1960, с. 267; Журавлева и др., 1967, с. 83.

Диагноз. Одиночные и колониальные кубки с внутренней стенкой центробежного типа; реже внутренняя стенка отсутствует. Наружная стенка различного типа, реже отсутствует. Выросты и разрастания всех типов, кроме мембранного воротничка.

Сравнение. Отличается от двух других классов типом строения внутренней стенки.

Состав. Четыре отряда: Rhizacyathida Zhuravleva, 1955; Archaeosyconiida Zhuravleva, 1955; Archaeocyathida Okulitch, 1935; Syringosomatida Okulitch, 1935.

Распространение. Нижний кембрий, повсеместно; низы среднего кембрия, Сибирская платформа;? верхний кембрий, Антарктида.

### ОТРЯД RHIZACYATHIDA ZHURAVLEVA, 1955

Rhizacyathida: Журавлева, 1955, с. 629; 1960, с. 268; Ярусное..., 1983, с. 47.

Диагноз. Одностенные кубки неправильной формы с развитием начальных стадий по центробежному типу. Во внутренней полости — глума, стерженьки. Стенка редкопористая или почти непористая.

Сравнение. Отличается от остальных представителей Irregularia отсутствием разделения внутренней полости на интерваллюм и центральную полость.

Замечания. 1. Одностенные кубки Rhizacyathida отличаются от одностенных Mopocyathea иным происхождением внутренней полости (развитие по центробежному типу), заполнением ее скелетными элементами, отсутствием пельты или камер, а также редкой, неравномерной пористостью единственной стенки. 2. Khassaktiidae Sajutina, 1980 рассматриваются как вариант стенки Rhizacyathida.

Состав. Два семейства: Rhizacyathidae Bedford, 1939; Batchatocyathidae Zhuravleva, 1960.

Распространение. Нижний кембрий, томмотский—ботомский ярусы, СССР, Монголия, Австралия.

### ОТРЯД ARCHAEOSYCONIIDA ZHURAVLEVA, 1955

Archaeosyconiidae: Журавлева, 1955, с. 12; Фонин. // Граница..., 1982, с. 83; Ярусное..., 1983, с. 49.

Диагноз. Одиночные и колониальные кубки с отчетливым интерваллюмом, заполненным различно ориентированными стерженьками

(в трех плоскостях), иногда в сочетании с пористыми днищами. Стенки могут быть несамостоятельными.

**Сравнение.** Отличие от *Rhizocyathida* см. выше; от *Archaeocyathida* отличается отсутствием теней; от *Syringonematida* — отсутствием синринг в интерваллюме.

**Состав.** Три подотряда: *Chouberticyathina* Debrenne, 1970, nom. transl. Fonin, 1982; *Archaeosyconiina* Zhuravleva, 1960; *Dictyocyathina* Vologdin, 1956, nom. transl. Fonin, 1982.

**Распространение.** Нижний кембрий, повсеместно.

#### ПОДОТРИД CHOUBERTICYATHINA DEBRENNE, 1970, NOM. TRANSL. FONIN, 1982

*Chouberticyathida*: Debrenne, 1970, p. 25.

*Chouberticyathina*: Фонин // Граница..., 1982, с. 83.

**Диагноз.** Двустенные кубки со стерженьками, межстенными перемышками и глюмой в интерваллюме.

**Сравнение.** См. раздел "Сравнение" подотряда *Archaeosyconiina*.

**Состав.** Два семейства<sup>1</sup>: *Bicyathidae* Vologdin, 1939; *Chouberticyathidae* Debrenne, 1970.

**Распространение.** Нижний кембрий, атдабанский—ботомский ярусы, СССР, Северная Африка.

#### ПОДОТРИД DICTYOCYATHINA VOLOGDIN, 1956, NOM. TRANSL. FONIN, 1982

*Dictyocyathida*: Вологдин, 1956, с. 878; Основы палеонтологии, 1962, с. 131.

*Dictyocyathina*: Фонин // Граница..., 1982, с. 89; Ярусное..., 1983, с. 49.

**Диагноз.** Кубки с диктиональной конструкцией в интерваллюме.

**Сравнение.** Отличается от двух других подотрядов присутствием в интерваллюме диктиональной конструкции.

**Состав.** Два семейства: *Dictyocyathidae* Taylor, 1910<sup>2</sup>; *Salanocyathidae* Fonin, 1982.

**Распространение.** Нижний кембрий, томмотский—ботомский ярусы, повсеместно.

#### ПОДОТРИД ARCHAEOCYCONIINA ZHURAVLEVA, 1960

*Archaeosyconiina*: Журавлева, 1960, с. 303; Фонин // Граница..., 1982, с. 83; Ярусное..., 1983, с. 49.

**Диагноз.** Кубки с пористыми днищами, в интерваллюме разобщенные стерженьки или псевдотении.

**Сравнение.** Отличается от двух других подотрядов присутствием пористых днищ.

**Состав.** Два семейства: *Archaeosyconiidae* Zhuravleva, 1950<sup>3</sup>; *Tabulacyathellidae* Fonin, 1982.

**Распространение.** Нижний кембрий, атдабанский—тойонский ярусы, повсеместно.

<sup>1</sup> Ранг надсемейства для *Irregularia* используется не всегда и здесь опускается.

<sup>2</sup> *Prismocyathidae* Fonin, 1963 — синоним *Dictyocyathidae* Taylor, 1910.

<sup>3</sup> Семейство *Korovinellidae* Khalfina, 1960 исключается из состава подотряда, поскольку оно — синоним *Archaeosyconiidae* Zhuravleva, 1950.

## ОТРЯД ARCHAEOCYATHIDA OKULITCH, 1935

Archaeocyathida: Okulitch, 1935, p. 78; Журавлева, 1955, с. 9; Фонин // Граница..., 1982, с. 68.

Metacyathina: Okulitch, 1943, p. 78.

**Диагноз.** Одиночные и колониальные кубки с тениями или с тениями и днищами в интерваллюме. Могут быть дополнительные скелетные элементы в виде синаптикул, глюмы и др.

**Сравнение.** От отрядов Rhizocyathida и Archaeosyconiiida отличается отсутствием самостоятельных стержневидных или диктиональных конструкций; от отряда Syringocnematida — отсутствием сиринг в интерваллюме.

**Состав.** Один подотряд Archaeocyathina Okulitch, 1935.

**Распространение.** Нижний кембрий, повсеместно; низы среднего кембрия, Сибирская платформа.

## ПОДОТРЯД ARCHAEOCYATHINA OKULITCH, 1935, NOM. TRANSL. FONIN, 1982

Archaeocyathida: Okulitch, 1935, p. 78

Archaeocyathina: Журавлева, 1960, с. 271; Ярусное..., 1983, с. 51; Фонин, 1985, с. 69.

**Диагноз.** Кубки двустенно-тениальные, с пористыми днищами в интерваллюме. Глюма присутствует часто.

**Сравнение.** Один подотряд в составе отряда.

**Состав.** Два надсемейства: Archaeocyathacea Hinde, 1889 и Metacyathacea Bedford, 1934.

**Распространение.** Нижний кембрий, атдабанский—тойонский ярусы, повсеместно; низы среднего кембрия, Сибирская платформа.

## ОТРЯД SYRINGOCNEMATIDA OKULITCH, 1935

Syringocnemina: Okulitch, 1935, p. 98.

Syringocnemida: Журавлева, 1955, с. 12.

Syringocnemida: Журавлева, 1960, с. 51.

Syringocnemidida: Debrenne, 1964, p. 117; Hill, 1972, p. E128.

Syringocnematida: Журавлева и др., 1967, с. 106.

**Диагноз.** Кубки с сирингами в интерваллюме. Наружная и внутренняя стенки могут отсутствовать. Глюма присутствует часто.

**Сравнение.** Отличается от остальных отрядов класса Irregularia присутствием сиринг в интерваллюме.

**Состав.** Одно семейство Syringocnematidae Taylor, 1910.

**Распространение.** Нижний кембрий, ботомский ярус, СССР, Сев. Америка, Австралия, Антарктида.

**Геологическая история и стратиграфическое значение.** Геологическая история Euarchoesyatha исследовалась в филогенетическом [Журавлева, 1960, 1963; Журавлева, Елкина, 1974; Журавлева, Конюшков, Розанов, 1964; Воронин, 1979; Фонин, 1985; Debrenne, 1964; и др.], морфогенетическом [Розанов, 1973; Debrenne, 1970] и других аспектах. А.Ю. Розанов [1973; Rozanov, Debrenne, 1974] показал, что на начальном этапе своего развития Euarchoesyatha пережили первое появление в скелетной форме<sup>1</sup> и становление (томмотский век раннего

<sup>1</sup> Допускается существование бесскелетных Euarchoesyatha в венде [Журавлева, 1960].

кембрия), на втором — расцвет и морфологическое разнообразие (атдабанский век), на третьем — стабилизацию и географическую экспансию (ботомский век) и, наконец, на четвертом, завершающем — вымирание (тойонский век раннего кембрия).

Этапность развития *Euarchaesyatha* (в совокупности с данными о других раннекембрийских организмах), изучавшаяся специально в связи с подготовкой схемы ярусного расчленения нижнего кембрия [Журавлева, 1968а; Zhuravleva, 1970b; Журавлева и др., 1979; Фанерозой Сибири, 1984; и др.] подтвердила намеченную ранее картину их эволюции [Журавлева, 1960; Репина и др., 1964]. Реликты, представленные *Archaesyatha* (класс *Irregularia*), смогли просуществовать до конца первой трети среднего кембрия [Вологдин, 1963; Журавлева, 1960; Журавлева, Кашина, 1983], но в целом группа прекратила существование на рубеже ранне- и среднекембрийской эпох (см. рис. 77). Указание на находку *Euarchaesyatha* в позднем кембрии [Debrenne et al., 1984] еще требует дополнительного изучения: не исключено, что это близкие морфологически, но не прямо родственные формы. Анализ конвергентного и параллельного развития низших многоклеточных (см. главу 5) отчетливо показывает, что повторение в среднем—позднем палеозое и даже в мезозое не только внешней формы, но в ряде случаев и внутреннего плана строения, характерного для *Euarchaesyatha*, обусловлено явлениями конвергенции, специфической для рассматриваемого уровня интеграции организмов. С этих позиций отрицается прямое родство *Euarchaesyatha* и *Sphinctozoa* или *Euarchaesyatha* и *Stromatopora*, с одной стороны, и допущение находок "современных археоциат" [Журавлев, 1985], с другой; конвергентным является и сходство двустенно-радиальных *Euarchaesyatha* и некоторых *Receptaculita*.

Стратиграфическое значение *Euarchaesyatha* — наибольшее среди остальных низших многоклеточных. В нижнем кембрии по комплексам этих окаменелостей (в совокупности с данными по другим группам) установлены четыре яруса планетарного значения, а также планетарные и региональные зоны [Розанов и др., 1969; Розанов, 1973; Ярусное расчленение..., 1984; Zhuravleva, 1970b; Rozanov, Debrenne, 1974; и др.]. В СССР существуют схемы биостратиграфического расчленения по комплексам *Euarchaesyatha* для всех регионов развития нижнекембрийских отложений [Окунева, Репина, 1973; Беляева и др., 1975; Языр и др., 1975; Осадчая, 1979]; есть такие схемы и за рубежом (Debrenne, 1964, 1970; Debrenne, Rozanov, 1983; Handfield, 1971; Daily, 1956; Kruse, 1982; Gravestock, 1984; и др.).

Ниже (см. главу 6, табл. 4) приводится в качестве примера схема расчленения нижнего кембрия Сибирской платформы.

**Географическое распространение.** На разных этапах своего развития *Euarchaesyatha* имели различный ареал. В отложениях томмотского века достоверные *Euarchaesyatha* известны только в пределах Сибирской платформы [Журавлева, 1968б; Zhuravleva, 1968; Ярусное..., 1984; Фанерозой Сибири, 1984], к юго-востоку которой был приурочен центр расселения этой группы. Начиная с атдабанского века, *Euarchaesyatha* широко расселились по всему мировому раннекембрийскому



бассейну (Сибирь, Урал, Средняя Азия и Казахстан, Забайкалье, Дальний Восток в пределах СССР, Западная Европа, Северная Африка, Австралия, Северная Америка), однако число местонахождений в отложениях этого века еще не велико, хотя морфолого-систематическое разнообразие достигло к концу века максимума. Время наибольшего расселения *Euarthaeosyuatha* — ботомский век, когда они проникли в Антарктиду. Ему соответствует максимальное число местонахождений. В этом же веке *Euarthaeosyuatha*, принимая активное участие в каркастроении, четко прорисовали тропическо-экваториальный пояс раннего кембрия, к которому в основном были приурочены органогенные постройки [Журавлева, 1968б, 1979; 1981б; Розанов, 1976, 1984б, 1985, 1986; Debrenne, Rozanov, 1983]. Таким образом, эта группа проявила себя и как индикатор палеоклимата, и как один из аргументов в пользу теории мобилизма. В тойонский век ареал *Euarthaeosyuatha* резко сократился [Журавлева, 1968,б; Журавлева, Кашина, 1983], причем наибольшее распространение они имели в пределах Сибири (Алтае-Саянская складчатая область, Сибирская платформа). Как уже говорилось, на рубеже среднего кембрия *Euarthaeosyuatha* практически прекратили свое существование: сохранились реликтовые формы, известные в одном местонахождении на Сибирской платформе [Вологдин, 1963; Журавлева, 1960; Стратиграфия..., 1979; Журавлева, Кашина, 1983; Ярусное..., 1984].

**Палеоэкология.** *Euarthaeosyuatha*, будучи морскими донными организмами, были приурочены в основном к теплым водам и небольшим глубинам [Журавлева, 1960, 1972, 1979; Николаева и др., 1986; Brasier, 1976; Gravenstock, 1984]. В наиболее благоприятной обстановке (иловые холмы — биогермы; рис. 28) они были каркастроителями, но могли проявлять себя и как каркасолюбы (цианобактериевые заросли — биостромы) или просто существовать вне органогенных построек. Симбиоз с цианобактериями был очень частым, возможно, обязательным [Журавлева, Мягкова, 1983; Журавлева, Саютина, 1984; Brasier, 1976; Correr, 1974]. Донные осадки, избираемые *Euarthaeosyuatha*, — карбонатные илы (мягкое илистое дно [Пяновская, 1981]), нередко уплотненные (твердое биогенное дно). Прикрепленные формы преобладали, хотя известны случаи свободного лежания кубков на грунте и даже "парения" или "перекатывания" их в придонном слое воды. Питание *Euarthaeosyuatha* было пассивным, они относились к фильтраторам низкого и высокого уровня. В то же время нет никаких оснований по аналогии с современными *Porifera* приписывать им способность к созданию особого тока воды за счет предполагаемых жгутиковых камер [Debrenne, Vacelet, 1984]. Напротив, все данные, позволяющие фиксировать ток воды в кубке *Euarthaeosyuatha*, показывают, что следует допускать инверсию направления этого тока [Журавлева, 1974; Журавлева, Елкина, 1974]. Питание — внутриклеточное.

По мнению М.Д. Брэзьера [Brasier, 1976], питание *Euarthaeosyuatha* происходило по способу фильтрации, но не было активным, чем эта группа существенно отличается от *Porifera s.l.* Были ли *Euarthaeosyuatha* сессильными бактериофагами или суспензионными питателями

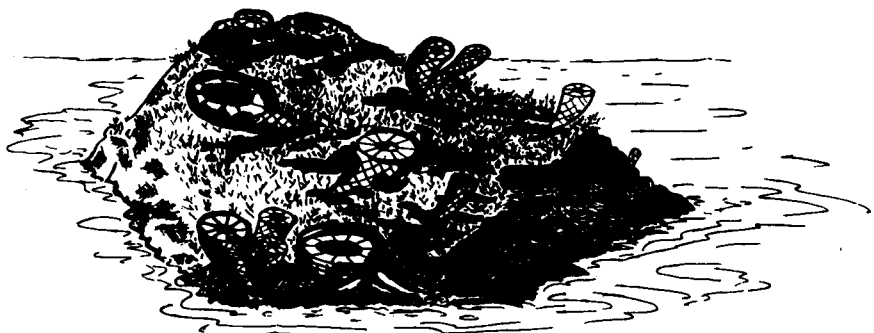


Рис. 28. Иловый холм-биогерм с каркасостроителями *Euarthaeosyuatha* и цианобактериями *Renalcis* и *Eriphyton*, реконструкция: справа — пластины хасактий (черные участки) [Журавлева, Саютина, 1984, рис. 3]

общего типа — не ясно. М.Д. Брэзьер считает, что наиболее благоприятной обстановкой для *Euarthaeosyuatha* были участки, подобные *backreef*, или лагунные. Положительное отношение к свету контролировалось у *Euarthaeosyuatha* небольшими глубинами, где они селились, и симбиозом их с цианобактериями. Вероятно, свет помогал им усваивать продукты фотосинтеза.

*Euarthaeosyuatha* — стеногалинные формы (оптимум  $35^{\circ}/\infty$ ), лишь изредка некоторые из них селились за пределами участков бассейна с нормальной соленостью [Николаева и др., 1986]. Наиболее благоприятные гидродинамические условия — мелководные участки литорали с умеренно активным движением воды. Несомненно, *Euarthaeosyuatha* реагировали, как и любые другие каркасостроители, на содержание  $\text{CaCO}_3$  в морской воде. Повышенное содержание солей кальция приводило к дополнительной садке  $\text{CaCO}_3$  на внешних поверхностях кубков (крассаты) и способствовало образованию различных скелетизированных выростов.

Характеристика органогенных построек (см. рис. 28), в сооружении которых принимали участие *Euarthaeosyuatha*, дана в работах И.Т. Журавлевой [1960, 1972, 1979; Николаева и др., 1986; и т.д.], Ф. Дебрэнн [Debrenne, 1964; Debrenne, Rozanov, 1983; Debrenne, James, 1981], П. Коппера [Corper, 1974] и др. Иловые холмы не отличались от таковых, сооружаемых в раннем—среднем палеозое с участием других низших многоклеточных [Журавлева, Мягкова, 1974,6], но только в первой половине раннего кембрия *Euarthaeosyuatha* участвовали активно в сооружении сложной органогенной постройки — рифоида [Журавлева, 1972, 1979; Николаева и др., 1986]. Так, размер Атдабанского рифоида, приуроченного к Сахайской органогенной полосе в раннекембрийском эпиконтинентальном бассейне Сибирской платформы, достигал в поперечнике 120 км, а мощность этого сооружения превышала 200 м.

**Заключение.** Несмотря на высокую степень изученности *Euarthaeosyuatha* и продолжающееся активное их исследование большой группой специалистов, многие вопросы остаются нерешенными. Общая система этой группы, хотя и обосновывается всеми специалистами

исходя из близких принципов, проработана не до конца; спорными являются положение в системе и ранг подотрядов Putarasyathina, Dictyosyathina, самостоятельность отдельных семейств и надсемейств. В настоящей работе вопрос о невалидности подотряда Nochoroicyathina решен лишь на первой стадии; нужна глубокая и осторожная ревизия этой искусственной группировки. Тревожит хорошо известное всем специалистам обстоятельство, когда для одного местонахождения и одной обстановки устанавливаются многие виды одного рода. Только начато изучение микроструктуры скелета Euarchaesyatha, их тафономии, палеоэкологии, палеобиогеографии. Несомненно, наметившийся в настоящей работе комплексный, сравнительно-морфологический подход к изучению этой группы поможет в дальнейшем еще более полному раскрытию природы этой целиком вымершей группы организмов. Назрел вопрос о ревизии Euarchaesyatha на родовом и видовом уровнях с целью исключения синонимов.

### ПОДТИП APHROSALPINGATA

Aphrosalpingata — вымершие, примитивные, многоклеточные бентосные морские организмы, дивидуальные или колониальные, с непостоянной формой тела (рис. 29). Основным элементом в строении карбонатного скелета являлись сиринги (трубки), которые обозначали живую зону организма и отвечали лотецелам Euarchaesyatha или мероцелам *Receptaculita*. Они располагались по периферии центральной полости (см. рис. 29,1), создавали внутреннюю и наружную поверхности кубка концами сиринг. Центральная полость могла быть свободной или заполненной выростами типа аморф или тубусами. В сирингах обильно могли развиваться глеммы (см. рис. 29,5).

Наружным концам сиринг свойственно было разделяться перемычками (см. рис. 29,6); благодаря этому создавалась своеобразная зона вблизи наружной поверхности, которая впоследствии, развиваясь, переходила в различного типа выросты. Последние отвечали другой стадии существования организма — без центральной полости. Aphrosalpingata — слабоизученная группа с узким стратиграфическим диапазоном и ограниченным ареалом. Она известна из верхнего силура Мугоджар, Северного и Полярного Урала, Пай-Хоя и Салаирского края. Для этой группы нет ни определителей, ни каталогов. Она вошла только в справочник "Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви" [1962] и в "Treatise on Invertebrate Paleontology" [1972]. а, также в Справочнике... (1984).

**Морфология.** Морфологическое разнообразие Aphrosalpingata известно еще не полностью.

**Размеры.** Величина отдельных дивидуальных организмов различна, она колеблется от нескольких единиц до нескольких десятков миллиметров. У относительно крупных экземпляров с ясно выраженной радиальной симметрией высота кубка достигала 65 мм, поперечник — 11—25 мм; пластинчатые формы тянутся иногда на 150—200 мм.

**Форма.** Внешний облик Aphrosalpingata находится в большой зависимости от условий существования. Часто дивидуальные организ-

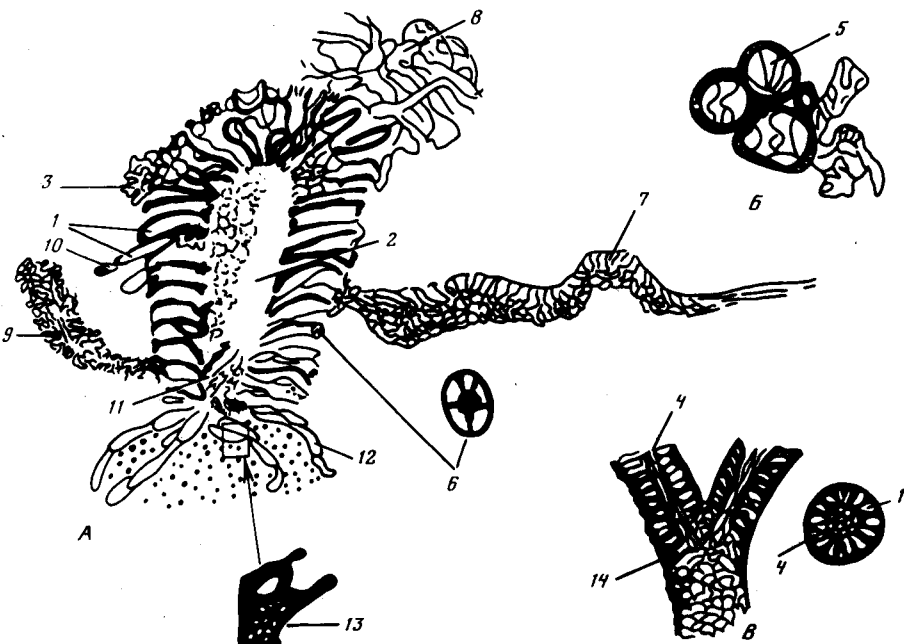


Рис. 29. Строение скелета кубка *Aphrosalpingata*

*A* — кубок *Aphrosalpinx*; *Б* — *Aphrosalpinx* в палеосадной стадии — деталь строения (разрастания типа буллузусов); *В* — кубок *Nematosalpinx* в продольном (слева) и поперечном (справа) сечениях

1 — сиринги, 2 — центральная полость, 3 — аморфы, 4 — тубусы, 5 — глыбы, 6 — перемычки на концах сиринг, 7 — стратумы, 8 — буллузусы, 9 — молодой кубок, 10 — запаянные трубочки сиринг, 11 — выросты внутренней стенки типа аморф, 12 — радикутус, 13 — пористость скелетных элементов радикутуса, 14 — связь тубусов и горизонтальных сиринг у *Nematosalpinx*

мы *Aphrosalpinx* поселялись среди зарослей водорослей и формировались согласно с контактом двух соседних таллусов водоросли. При свободном развитии *Aphrosalpingata* форма кубка была субцилиндрической или слегка узкоконической. Нередко кубки изогнуты. Форма тела могла быть симметричной или асимметричной. Симметричная форма могла быть одиночной или ветвистой, цилиндрической, прямой или сфероидальной, чаще с радиальной симметрией; сиринги, формировавшие межстенное пространство (живую зону) и центральную полость, могли характеризоваться правильным или неправильным расположением; центральная полость отсутствовала или присутствовала, могла быть полой или заполненной вертикальными сирингами или губчатой массой (см. рис. 29,2; табл. VII).

Асимметричные формы — выросты, иногда свободные или кажутся нарастающими на субстрат (см. рис. 29), одиночные или ветвистые. Наклонные или горизонтальные пластинчатые выросты, называемые стратумами, состояли из сиринг (см. рис. 29,7) тех же размеров, что и у сиринг, строящих радиально-симметричный кубок. Стратумы большей частью параллельны друг другу.

Разрастания и выросты влияли на общий контур тела. Известны бесформенные выросты типа аморф (см. рис. 29,3), а также выросты,

сформированные из ячеистой массы скелетного вещества (выросты типа буллозус) (см. рис. 29,8). Обе разновидности выростов подобны зуархеоциатовым.

В процессе роста кубка выросты могли менять свою морфологию, теряя или приобретая новые черты. Это хорошо видно на аморфах, которые у одного и того же экземпляра могли быть массивными или тонкими (табл. VII,3). Будучи способными к видоизменению, выросты нередко давали сильные отклонения от своих типичных форм, и в случае отчленения их от основного кубка можно ошибочно принять их за самостоятельные организмы. Так, *Palaeoschada* [Мягкова, 1955б], описанная вначале как самостоятельный организм, являлась в действительности выростами типа буллозус у *Aphrosalpingata* (см. рис. 29,Б). Большинство наружных выростов на более поздних стадиях перестраивалось в самостоятельные кубки. Выросты, как правило, не повторяли полностью тип симметрии, присущий основному кубку, а именно: не имели центральной полости и радиального расположения сиринг.

Выросты возникали по мере роста кубка (с некоторым запозданием по отношению к нему) и становились основанием для формирования самостоятельных радиально-симметричных кубков. Выросты типа дуктусов не имеют сколько-нибудь постоянных размеров. Ветвистые колониальные формы вырастали из общей массы пластинчатых выростов (табл. VIII,1).

Своеобразную форму кубка имел *Nematosalpinx* — одна из разновидностей *Aphrosalpingata*. Это обычно некрупные цилиндрические формы с радиальной симметрией, часто дихотомирующие (см. рис. 29,В), состоящие из вертикальных полых трубочек — тубусов и горизонтальных сиринг, близких по величине между собой.

Индивидуальность, дивидуальность и колониальность. При описании *Aphrosalpingata* нельзя дать единого простого определения формы тела. Возможно, наиболее важным признаком, несмотря даже на его небольшую морфологическую и таксономическую ценность, является пластичность группы. Эти организмы начинаются как простые трубки — сиринги и могут существовать как совокупность некоторого числа их. Если есть постоянство в толщине стенок сиринг и тубусов, то нет никакого постоянства в их положении при формировании дивидуального организма, специализации или дифференциации. Радиальные формы *Aphrosalpingata* легко переходят в другие различные формы (см. рис. 29). Возможно, что нет корреляции, которая могла бы оказывать влияние на особенности роста (смежных сиринг). Следовательно, форма тела могла быть просто результатом соединения индивидуумов (сиринг), которые могли существовать в пределах одного дивидуального организма.

Определить индивид невозможно. Мы предпочитаем рассматривать *Aphrosalpingata* как дивидуальные организмы. Уровень организации кажется таким же, как у *Syringocnematida* (*Euarchaesyatha*).

Способ прикрепления. Среди *Aphrosalpingata* встречаются формы, прикрепленные с помощью радикатуса (каблучка прираста-

ния) в виде корешковидных выростов, состоящих из соединенных в единую цепочку и вытянутых в длину сиринг или трубочек, стенки которых имели поры, расположенные рядами, с диаметром 0,16—0,18 мм. Можно наблюдать, как из сиринг округлой формы формируется кубок с определенными чертами; ячейка разрастается за счет несимметрично расположенных сиринг, часто изогнутых, облегающих друг друга (см. рис. 29,12, 13; табл. VII, фиг. 4).

Скелет. Карбонатный скелет имел органоинеральную природу. Кубки — двустенные, имеющие в интерваллюме систему сиринг, в которых располагались глыбы. Сиринги объединены в различные агрегаты: от одной сиринги до нескольких сотен в каждом кубке. Они размещались радиально в горизонтальной плоскости или беспорядочно. Дивидуальный организм — кубок *Aphrosalpingata* — мог состоять из одного или нескольких слоев сиринг, мог быть с центральной полостью или без нее. У некоторых форм отчетливые правильные сиринги одинаковой величины располагались центрально по отношению к центральной полости, образуя зону интерваллюма, ограниченную двумя поверхностями, образованными за счет окончаний сиринг (табл. VII,3); эти поверхности служили наружной и внутренней стенками организма. Сиринги чаще располагались параллельно друг другу, но могли быть ориентированы и под углом до 90°, тогда они различались на более короткие (тангенциальные) и более длинные (радиальные); стратумы формировались только за счет коротких, линейно расположенных сиринг. Сиринги со стенками почти одинаковой толщины (0,04—0,5 мм) обычно плотно упакованы, с редкими порами. Стенки сиринг иногда сплоены. Горизонтальные сиринги могли соединяться с продольно ориентированными тубусами, заполнявшими центральную полость (у *Nematosalpinx*). Тубусы нередко ветвятся, протягиваясь на всю длину центральной полости. Контакт вертикальных тубусов и горизонтальных сиринг ясно виден (см. рис. 29,14) благодаря появлению тубусов, переходящих в горизонтальные сиринги (табл. VIII,3).

Сиринги, обычно полые, с обоих концов открытые или частично закрытые, иногда заполнены глыбами толщиной 0,02—0,04 мм; строгой ориентировки пленки глыбы не имели. Наружное отверстие сиринг называется устьем; оно иногда перегораживалось перемычками на более мелкие участки (см. рис. 29,6). Характерным являлось отшнуровывание пальцеобразных выростов от сиринг в виде запаянных трубочек (см. рис. 29,10), которые, по-видимому, были своеобразной формой роста, какой-то стадией развития сиринг. Некоторые ячеистые сиринги имели массивную стенку с порами (или без них) и канальцами, пронизывающими всю толщину стенки ячейки или часть ее.

Микроструктура скелета *Aphrosalpingata* — гранулярная (табл. VIII,2), сходная с микроструктурой скелета *Euarchaeoscyatha*. Размер зерен кристаллов достигает 5—7 мкм и соизмерим со средней величиной кристаллов основного скелета *Euarchaeoscyatha*. На плоскостях кристаллов наблюдаются хорошо выраженная спаянность и точки зарождения новых кристаллов (табл. VIII,2). В большинстве случаев

очертания зерен сглажены. Скелетное вещество контактирует с породой (карбонатом кальция) отчетливо, но не так резко, как у *Euarthraeo-syatha*. Контакт фиксируется сменой величины кристаллов. Пространство между кристаллами было занято органическим веществом. При увеличении в 1000 раз видно, что агрегаты просветленных кристаллов обогащены им; в некоторых случаях виден переход первичного скелета, обогащенного органическим веществом, в скелет, замещенный крупнозернистым доломитом. Замещение произошло на изолированных участках. Микроструктура одинакова у стенок сиринг, крассат и других частей скелета.

*Центральная полость* у дивидуального организма образуется в результате правильного расположения сиринг, она чаще — полая, реже — с вертикальными тубусами или заполнена губчатой массой.

*Наружная стенка* не самостоятельная; она образуется из окончания сиринг. Устья сиринг усложнены дополнительными выростами скелета типа недоразвитых перегородок — перемычек.

*Внутренняя стенка* по своему строению тонкая, пористая, может давать выросты внутрь центральной полости.

*Интерваллюм* — полость между внутренней и наружной стенками, образованными за счет плотной упаковки сиринг, расположенных радиально.

*Верхний край* кубка образовывали сиринги, расположенные в последнем ряду.

**Система.** В 1939 г. при маршрутных исследованиях немых толщ на Северном Урале (р. Вишера) Е.И. Мягковой и известным уральским геологом А.Н. Ивановым в лудловских отложениях совместно с *Favosites* sp., *Lisatripa linguata* Buch. и *Heliolites* sp. были найдены остатки своеобразных организмов, напоминающих по своему внешнему виду и ругозы и археоциаты. Сборы этих загадочных организмов теми же исследователями были повторены в 1949 и 1951 гг.

Первое описание их было дано лишь в 1955 г. [Мягкова, 1955а,б] под названиями *Aphrosalpinx textilis*, *Nematosalpinx dichotomica* и *Paleoschada crassimuralis*. Тогда же была предложена система *Aphrosalpingata*.

**ТИП ARCHAEOSUATHA**  
**КЛАСС APHROSALPINGOIDA MIAGKOVA, 1955**

**ОТРЯД APHROSALPINGIFORMES MIAGKOVA, 1955**

**СЕМЕЙСТВО APHROSALPINGIDAE MIAGKOVA, 1955**

**Род Aphrosalpinx Miagkova, 1955**

**СЕМЕЙСТВО NEMATOSALPINGIDAE MIAGKOVA, 1955**

**Род Nematosalpinx Miagkova, 1955**

**ОТРЯД PALAEOSCHADIDA<sup>1</sup> MIAGKOVA, 1955**

**СЕМЕЙСТВО PALAEOSCHADIDAE MIAGKOVA, 1955**

**Род Palaeoschada Miagkova, 1955**

А.Г. Вологдин [1956], разбирая вопрос о классификации типа Archaeosuatha, объединил Aphrosalpingata и Syringocnematida (Archaeosuatha) в составе класса Aphrosalpingidea; одновременно он изменил написание класса — Aphrosalpingidea, приняв окончание "-idea", и отряда — Aphrosalpingida с окончанием "-ida". В этом же виде система Aphrosalpingata была включена в "Основы палеонтологии" [Вологдин, Мягкова, 1962].

Д. Хилл [Treatise, 1972] предложила еще один вариант классификации Aphrosalpingata, которая близка к предложенной [Вологдин, Мягкова, 1962]. Она [Treatise, 1972] предполагает, ссылаясь на Б. Циглера и З. Ритшеля [Zigler, Rietschel, 1970], что класс и отряд Aphrosalpingidea, возможно, следует относить к кодиациевым водорослям.

На данный момент система Aphrosalpingata представляется в следующем виде:

**ПОДТИП APHROSALPINGATA ZHURAVLEVA,  
MIAGKOVA, 1979**

**КЛАСС APHROSALPINGIDEA MIAGKOVA, 1955**

**ОТРЯД APHROSALPINGIDA MIAGKOVA, 1955**

**СЕМЕЙСТВО APHROSALPINGIDAE MIAGKOVA, 1955**

**Род Aphrosalpinx Miagkova, 1955**

**СЕМЕЙСТВО NEMATOSALPINGIDAE MIAGKOVA, 1955**

**Род Nematosalpinx Miagkova, 1955**

Видовой состав Aphrosalpingata беден, он представлен всего двумя видами: *Aphrosalpinx textilis* Miagkova, 1955 и *Nematosalpinx dichotomica* Miagkova, 1955.

Ниже следует характеристика каждого из таксонов.

**ПОДТИП APHROSALPINGATA ZHURAVLEVA, MIAGKOVA, 1979**

Aphrosalpingata: Zhuravleva, Miagkova, 1979, p. 521.

Диагноз. Совпадает с диагнозом класса Aphrosalpingidea Miagkova, 1955.

<sup>1</sup> Отряд в класс Aphrosalpingoidea был включен условно.



**Сравнение.** Отличается от подтипа *Euarchaoscyatha* строением наружной и внутренней поверхностей кубка, которые создавались за счет окончания сиринг.

**Состав.** Единственный класс в составе подтипа.

**Распространение.** Силур, лудловский ярус, Урал, Салаирский кряж.

### КЛАСС APHROSALPINGIDEA MIAGKOVA, 1955

*Aphrosalpingoidea*: Мягкова, 1955а, с. 638; Друшиц, 1974, с. 163.

*Aphrosalpingidea*: Вологдин, Мягкова, 1962, с. 134; Hill, 1972, p. E134.

**Диагноз.** Морские примитивные прикрепленные дивидуальные или колониальные организмы, преимущественно с цилиндрической или неправильной формой кубка; двустенные, с интерваллюмом, заполненным сирингами. Наружная и внутренняя стенки образованы концами сиринг. Выросты могут быть в виде стратумов, крассат, дуктусов и аморф. Центральная полость может быть свободной или заполненной скелетными элементами в виде тубусов и аморф или может отсутствовать. Глюмы у разных представителей развиты неравномерно. Скелетные элементы не все и не всегда пористые.

**Сравнение.** Единственный класс в составе подтипа.

**Состав.** Один отряд *Aphrosalpingida*.

**Распространение.** Силур, лудловский ярус, Урал от Пай-Хоя до Мугоджар, гряда Чернышева, Салаирский кряж.

### ОТРЯД APHROSALPINGIDA MIAGKOVA, 1955

*Aphrosalpingiformes*: Мягкова, 1955а, с. 638.

*Aphrosalpingida*: Вологдин, Мягкова, 1962, с. 136.

*Palaeoschadida*: Вологдин, Мягкова, 1962, с. 137.

**Диагноз.** См. диагноз класса.

**Сравнение.** Единственный отряд в составе класса.

**Состав.** Два семейства: *Aphrosalpingidae*, Мягкова, 1955 и *Nematosalpingidae*, Мягкова, 1955.

**Распространение.** См. распространение класса.

### СЕМЕЙСТВО APHROSALPINGIDAE MIAGKOVA, 1955

*Aphrosalpingidae*: Мягкова, 1955а, с. 639; Вологдин, Мягкова, 1962, с. 136.

*Palaeoschadidae*: Вологдин, Мягкова, 1962, с. 137.

**Диагноз.** Кубок цилиндрический или слабоконический, интерваллюм образован сирингами с редкими порами. В устьях сиринг развиваются перемычки. Наружная и внутренняя стенки несамостоятельные. Центральная полость свободная или заполненная выростами типа аморф. Выросты типа стратумов, дуктусов и аморф. Радикатус выражен корневидными разветвлениями. Глюмы распределены неравномерно.

**Сравнение.** От семейства *Nematosalpingidae* отличается свободной от тубусов центральной полостью, присутствием радикатуса и обилием выростов.

**Состав.** Один род *Aphrosalpinx*.

**Распространение.** См. распространение класса.

Nematosalpingidae: Мягкова, 19556, с. 478.

**Диагноз.** Кубок цилиндрической формы, способный к дихотомическому делению. Центральная полость занята тубусами, покрытыми крассатами, другие типы выростов не наблюдаются. Глюмы развиты слабо. Радикатус неизвестен.

**Сравнение.** См. раздел "Сравнение" в описании семейства Aphrosalpingidae.

**Состав.** Один род *Nematosalpinx*.

**Распространение.** См. распространение класса.

**Геологическая история и стратиграфическое значение.** *Aphrosalpingata*, относимые по плану строения к типу *Archaeosyatha*, отдалены значительным временным интервалом от них (кембрий—силур, лудлов). Продолжительность существования *Aphrosalpingata* относительно короткая — в пределах 10 млн лет (см. рис. 77). Их остатки известны только из лудлова.

Представители *Aphrosalpingata* недостаточно используются в стратиграфических целях, потому что обычно вместе с ними встречаются представители более известных групп (табуляты, брахиоподы и др.), которые являются привычными, однако короткий период существования, отсутствие потомков характеризуют их узкое стратиграфическое значение, что также важно.

**Географическое распространение.** *Aphrosalpingata* найдены на территории Урала от Пай-Хоя до Мугоджар, на гряде Чернышева; единственная находка известна на Салаирском кряже.

**Палеоэкология.** *Aphrosalpingata* — типично морские организмы; они были обитателями мелководья, существовали среди зарослей водорослей и участвовали вместе с ними в создании органогенных построек биогермного типа, хотя и не являлись основными каркасостроителями. Не исключено, что они были с водорослями в симбиотических отношениях. Существование *Aphrosalpingata* среди водорослей часто отражалось на их форме. Под воздействием водорослей их кубки могли приобретать любую форму. В свободном же существовании при оптимально благоприятных условиях они формировали кубки с центральной полостью.

**Заключение.** *Aphrosalpingata* — безусловно самостоятельное таксономическое подразделение, высокий ранг которого характеризуется не только морфологическими чертами, подтверждающими дивидуальное состояние организмов, но и геохронологической особенностью: они просуществовали относительно короткое время (поздний лудлов, возможно, начало девона).

*Aphrosalpingata* — ценная группа для стратиграфических и палеоэкологических построений.

В дальнейшем потребуются дополнительные исследования *Aphrosalpingata* с повторными и расширенными планомерными сборами, а также с тщательным изучением микроструктуры.

## ТИП RECEPTACULITA

Receptaculita — вымершая группа морских организмов, которая является важным биологическим звеном в ходе формирования жизни на Земле и не имеет аналогов среди современных представителей органического мира. Характеризуя специфический этап становления жизни в палеозое, Receptaculita имели в своей морфологии черты, сходные с таковыми у губок, с одной стороны, и у низших растений, с другой. Некоторые исследователи сопоставляют меромы Receptaculita со спикулами губок, а центральную полость — с их оскулумом; другие видят в радиалах меромов осевые каналы сифоновых водорослей, а центральную полость отождествляют с их центральной осью.

Receptaculita — группа с примитивной дивидуальной организацией; дивидуальность рецептакулитов отчасти соответствует колониальности низших одноклеточных организмов. Допускается, что индивид у рецептакулитных организмов мог существовать в виде группы клеток — мероцела [Мягкова, 1985], способного выделять скелетный карбонатный элемент — мером, незастер или археастер<sup>1</sup>. Группируясь, мероцеллы создавали дивидуальную конструкцию в виде кубка. При соответствующих условиях клетки в пределах дивидуальной организации, вероятно, могли перегруппироваться и давать выросты различной формы, в том числе и скелетные. Позднее на базе выростов могли возникать новые кубки. Подобный способ образования скелета неизвестен у других типов многоклеточных организмов за пределами низших многоклеточных. Фактический материал, полученный за последние годы, углубившееся понимание морфологии этой группы, более отчетливое представление о систематических признаках — все это позволило выделить ее в самостоятельный таксон высокого ранга — тип Receptaculita [Мягкова, 1981a, 1985]. В настоящей работе объем типа Receptaculita расширен за счет включения отряда Heteractinida в состав класса Radioscyatha.

## ТИП RECEPTACULITA MIAGKOVA, 1981

Receptaculita: Мягкова, 1981a, с. 39; 1985, с. 49.

**Диагноз.** Бентосные дивидуальные морские организмы с кубками от чашеобразной до сферической формы, с радиальной симметрией и карбонатным скелетом. Меромы являются основным скелетным элементом, формирующим кубки или стратумы. Кубки главным образом двустенные, пористые; центральная полость открыта наружу, интервалом заполнен радиалами. Некоторые представители обладали большим количеством выростов и прикреплялись к субстрату с помощью массивного радикатуса. Вегетативное размножение шло путем почкования или с помощью выростов. Основной единицей рецептакулитного организма являлся мероцел, образовывавший скелетный элемент — мером.

**Сравнение.** Receptaculita по своей морфологии могут быть сравнены с типом Archaeoscyatha, отличаясь от него структурной элементарной единицей — мероцелом и более четко выраженной радиальной симметрией.

<sup>1</sup> Термин введен К. Цуем [Sdzuy, 1969].

Замечания. Имея некоторое морфологическое сходство с Cellularia (Calcareia), *Receptaculita* отличаются от них способом выделения скелета — меромов и незастеров; у известковых губок луч спикулы строится двумя клетками, а мером *Receptaculita*, скорее всего, — группой клеток. Кроме того, спикулы известковых губок имеют совершенно иную морфологию по сравнению с морфологией стеллат, незастеров, археастеров. Иным способом выделения скелета отличаются *Receptaculita* и от водорослей (в том числе и дазикладиевых), к которым пытаются отнести их некоторые исследователи [Nitecki, 1969a, 1972a и др.; Nitecki, Toomey, 1979a; Kesling, Graham, 1962; Rietschel, 1969; Rietschel, Nitecki, 1984]. Наблюдаемые различия в образовании скелета у *Receptaculita* и водорослей убедительно подтверждают характерной процесс выделения известки у различных организмов, данной В.П. Масловым [1973]. Он подразделяет этот процесс на две категории: 1) когда из клеточного сока внутри клетки или на ее стенках выделяются кристаллы карбоната (этот процесс он назвал "органическим"), что характерно для всех животных и некоторых водорослей; 2) когда известка выделяется на наружной поверхности клеток, облекая их (этот процесс он назвал "физиологическим"), что характерно для сифоновых водорослей. При органическом процессе кристаллы кальцита чередуются с органическим веществом. Такую картину мы наблюдаем под оптическим микроскопом при исследовании *Receptaculita*. К тому же выделение мерома мероцелом логичней объясняется "органическим" процессом выделения известки.

Состав. Классы: *Radiocyatha* Debrenne, Termier H. et G., 1970; *Soanitida* Miagkova, 1981b и *Receptaculida* Suschkin, 1958.

Распространение. Кембрий—пермь, известны на всех континентах.

Дискуссия. Самым трудным и до сих пор дискуссионным при изучении *Receptaculita* остается вопрос о положении их в системе органического мира. По сей день существуют разные точки зрения на это, а именно: одними исследователями утверждается безусловная водорослевая природа *Receptaculita*, другими — самостоятельность подразделения среди низших многоклеточных (*Porifera* s.l.).

Представление о водорослевой природе *Receptaculita* наиболее полно отражено в работах З. Ритшеля 1969—1984 гг. и М.Г. Нитецкого 1967—1985 гг. (см. табл. 1). Цель первой работы Э. Ритшеля [Rietschel, 1969] показать принадлежность *Receptaculita* к *Thallophyta*; при этом он не учитывал в составе *Receptaculita* *Radiocyatha* и *Soanitida*. Он обстоятельно аргументировал отсутствие сходства *Receptaculita* с *Porifera* и невозможность отнести их какой-либо группе животных.

Позднее З. Ритшель [Rietschel, 1977] специально рассмотрел вопрос о невозможности включения *Receptaculita* в состав *Dasycladales*; он оставался на прежней позиции, которая выражается в том, что *Receptaculita* следует включить в состав *Thallophyta*. Однако термин *Thallophyta*, которым ранее обозначали искусственное объединение низших водорослей, грибов и лишайников, давно не употребляется ни палеоальгологами, ни альгологами, изучающими современные водоросли [Ископаемые..., 1986]. Таким образом, в пользу растительной природы

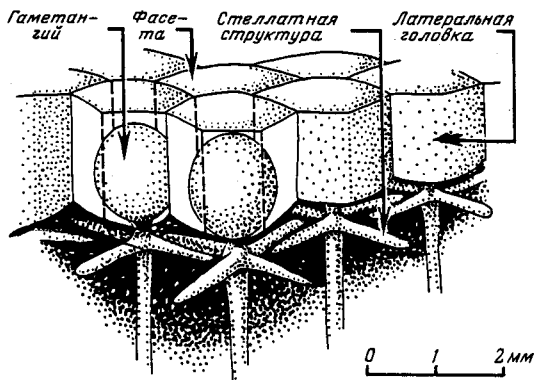


Рис. 30. Строение "гаметангий" у Resceptaculita, по М.Г. Нитецкому [Nitecki, 1972b, fig. 2]

Resceptaculita у автора имеется только один довод: наличие гипотетической точки роста [Rietschel, 1969]. Такая аргументация только подтверждает мнение, что Resceptaculita по своей организации не могут быть ни растениями, ни животными, поскольку центральная полость кубка у них открыта сверху.

М.Г. Нитецкий, на первом этапе изучения Resceptaculita (1968—1977 гг.) ориентировал их кубок обратно прижизненному положению; он приписывал им наличие гаметангиев (за которые принимались поперечные сечения рыб (рис. 30), присутствие центральной оси, замкнутой со всех сторон (опять же за счет обратной ориентировки кубка), и на этом основании определял их как водоросли Dasycladales. Позднее М.Г. Нитецкий [Fisher, Nitecki, 1977] меняет ориентировку кубка Resceptaculita на прижизненную, т.е. апикальным концом (лакуной) вверх, а наиболее узким, закрытым концом — книзу, и считает, что это позволяет вести дальнейшее сопоставление их с водорослями и с Archaeosyatha. Следует отметить, что приняв ориентацию кубка противоположную первой, М.Г. Нитецкий не привел никаких новых аргументов в пользу водорослевой природы Resceptaculita. Однако он использует терминологию, принятую при описании водорослей. На этом этапе М.Г. Нитецкий [Nitecki, Toomey, 1979a, b] относил Resceptaculita к типу Chlorophyta. Затем вместе с другими авторами [Нитецкий и др., 1981] он высказывает мысль о выделении таксона высокого ранга Archaeata, который объединил бы Resceptaculita и Archaeosyatha, но уже в 1982 г. отказывается от этого представления, считая такую точку зрения ошибочной [Rietschel, Nitecki, 1982]. В другой работе этого года [Fischer, Nitecki, 1982b] М.Г. Нитецкий показал на кладограмме (табл. 1) далеко разошедшиеся линии Dasycladales и Archaeosyatha, отдаленную от Archaeosyatha ветвь Cyclocrinitea и близко расположенные к Archaeosyatha ветви Resceptaculitales и Radiosyatha, т.е. подчеркнул общность Resceptaculitales, Radiosyatha и Archaeosyatha независимо от их положения в органическом мире. С 1984 года М.Г. Нитецкий примкнул

к мнению З. Ритшеля [Rietschel, 1969, 1977], приняв для себя новую точку зрения о принадлежности *Receptaculita* к *Thallophyta* и не приводя при этом специальных аргументов.

Такое непостоянство взглядов М.Г. Нитецкого и неубедительная аргументация в пользу водорослевой природы *Receptaculita* не позволяют довериться его выводам. Мешает этому и существующее представление ряда специалистов о природе водорослей, в частности — *Dasycladales*. Например, К.Б. Кордэ (письменное сообщение, 1986 г.) считает, что: 1) ни у одного из отделов водорослей нет двустенного слоевища; 2) это относится и к дазикладиевым водорослям, которые также имеют одностенное слоевище, всегда замкнутое на апикальном конце; 3) известь, откладывающаяся на поверхности слоевища в процессе метаболизма, создает слепок, но не скелет как таковой, который наблюдается у *Receptaculita* и *Archaeocyatha*; 4) поскольку у водорослей нет второй стенки, то соответственно нет и не может быть интерваллюма; 5) боковые ответвления у *Dasycladales* располагаются на слоевище беспорядочно, и выростов, подобных стеллатным структурам и их лучам (рибам), у них нет.

На основании приведенных доводов К.Б. Кордэ подчеркивает, что у водорослей нет ни меромов, ни стеллатных структур, укрепляющих стенку и слагающих ее, нет также открытой центральной полости. Эти доводы убедительны, а потому более правильным будет не относить *Receptaculita* к организмам растительного происхождения, а кажущиеся сходными черты оценивать как конвергентные.

В общей статье А.Ю. Журавлев и М.Г. Нитецкий [1985], не высказывая определенного мнения о таксоне *Archaeata*, делают попытку доказать отсутствие родства между *Receptaculita* и *Archaeocyatha*. Заметим, что И.Т. Журавлева и Е.И. Мягкова [1981б], обосновывая таксон *Archaeata*, не утверждали прямого родства между этими группами. Доказывая отсутствие родственных связей между этими группами, А.Ю. Журавлев и М.Г. Нитецкий аргументируют следующим образом.

1. Они утверждают, что у *Receptaculita* форма скелета не бывает кубковидной, а у *Archaeocyatha* овоидной. Но как же быть с *Soanitida* (они же — составная часть *Receptaculita*), которые имеют только кубковидную форму, или с некоторыми *Euarchaeocyatha*, которые также обладают мешковидной (почти овоидной) формой (*Capsulocyathina*)?

2. Авторы отмечают существующие различия между этими группами в строении скелета. Да, различия имеются, что является основным признаком при разделении их на типы. Но имеется и сходство, а именно: скелет у представителей обоих типов создается группой клеток, что характерно для низших многоклеточных.

3. Авторы далее аргументируют различие между *Receptaculita* и *Archaeocyatha*, исходя из данных о происхождении пористости, что характеризует специфичность каждой группы. Это действительно так, но для таксонов высокого ранга вполне допустимо подобное различие.

Таблица 1

Сравнение взглядов З. Ритшеля и М.Г. Нитецкого на систематическое положение *Receptaculita*

Положение <i>Receptaculita</i> в системе органического мира		Ранг <i>Receptaculita</i>
З. Ритшель	М.Г. Нитецкий	З. Ритшель
Особая группа <i>Thalophyta</i> [Rietschel, 1969]	Семейство <i>Dasycladaceae</i> [Nitecki, 1969b]	Отряд <i>Receptaculitales</i> Rietschel, 1969 [Rietschel, 1969]
<i>Thallophyta</i> [Rietschel, 1970]	Класс <i>Chlorophyceae</i> Kützling, 1845 [Nitecki, 1970]	
	Отряд <i>Dasycladales</i> Pascher, 1931 [Nitecki, 1972a]	
	Положение в системе не указано [Fisher, Nitecki, 1977]	
	Тип <i>Chlorophyta</i> [Nitecki, Toomey, 1979a]	
	Царство <i>Archaeata</i> [Нитецкий и др., 1981]	
Царство <i>Archaeata</i> [Rietschel, Nitecki, 1982]		
	<p><i>Dasycladales</i></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>— <i>Cyclocriniteae</i> <ul style="list-style-type: none"> <li>— <i>Amphispongiae</i> <ul style="list-style-type: none"> <li>— <i>Receptaculitales</i> <ul style="list-style-type: none"> <li>— <i>Radiocyatha</i></li> </ul> </li> <li>— <i>Archaeocyatha</i></li> </ul> </li> <li>— <i>Porifera</i></li> </ul> </li> </ul> <p>[Fischer, Nitecki, 1982b, Fig. 1, кладограмма]</p>	
<i>Thallophyta</i> [Rietschel, Nitecki, 1984]		Класс <i>Receptaculitaphyceae</i> Weiss, 1954 [Rietschel, Nitecki, 1984]

Ранг <i>Receptaculita</i>	Таксоны в составе <i>Receptaculita</i>	
М.Г. Нитецкий	З. Рицшель	М.Г. Нитецкий
Триба <i>Receptaculitae</i> Nitecki, 1969 [Nitecki, 1969b]	Семейства: <i>Receptaculitaceae</i> Eichwald, 1860 pro <i>Receptaculitideae</i> Eichwald, 1969; <i>Sphaerospongiaceae</i> Rietschel, 1969; <i>Tetragonaceae</i> Rietschel, 1969 [Rietschel, 1969]	Род <i>Receptaculites</i> Род <i>Ischadites</i> Murchison, 1839
Семейство <i>Receptaculitaceae</i> Eichwald, 1860 [Nitecki, 1970]		Указывается только триба <i>Receptaculitae</i> Nitecki, 1969 [Nitecki, 1970]
Семейство <i>Receptaculitaceae</i> Eichwald, 1860 [Nitecki, 1972a]		Трибы: <i>Cyclocriniteae</i> Pia, 1920; <i>Calathieae</i> Nitecki, 1969; <i>Receptaculitae</i> Nitecki, 1969 [Nitecki, 1972a]
Ранг не указан [Fisher, Nitecki, 1977]		Состав <i>Receptaculita</i> не указан [Fisher, Nitecki, 1977]
Класс <i>Receptaculitaphyceae</i> Weiss, 1954 [Nitecki, Toomey, 1979a]		Отряд <i>Receptaculitales</i> James, 1885 (сем. <i>Receptaculitaceae</i> , <i>Sphaerospongiaceae</i> , <i>Tetragonaceae</i> , <i>Soanitaceae</i> ) Отряд <i>Radiocyatales</i> Debrenne, Termier 1971 (сем. <i>Radiocyataceae</i> , <i>Uranosphaeraceae</i> , <i>Girfanovellaceae</i> ) Отряд <i>Cyclocrinales</i> Nitecki et Toomey, 1979 (сем. <i>Cyclocrinaceae</i> , <i>Pasceolaceae</i> , <i>Amphispongiaceae</i> ) [Nitecki, Toomey, 1979a]
Ранг не указан		Состав <i>Receptaculita</i> не указан
Ранг не указан		Состав <i>Receptaculita</i> не указан
	Отряд <i>Receptaculitales</i> Семейство <i>Receptaculitaceae</i> Eichwald, 1860 [Rietschel, Nitecki, 1984] Положение остальных семейств в отряде не рассматривается	



4. В качестве весомого довода приводится утверждение, что возникновение новых меромов (рост) у *Receptaculita* шло от центральной оси к наружной стенке, тогда как у *Archaeocyatha* — от наружной стенки к внутренней. На самом деле меромы возникали на наружной стенке, и рост шел в сторону центральной полости (табл. XVIII, 1), а у *Archaeocyatha* рост в ширину шел за счет внедрения новых перегородок или тений как со стороны наружной, так и со стороны внутренней стенки [Журавлева, 1960]. Таким образом, характер роста у этих групп показывает одинаковый уровень их интеграции. Способ роста *Receptaculita* не противоречит утверждению, что центральная полость у них аналогична таковой у *Archaeocyatha*.

5. Сравнивая *Receptaculita* и *Archaeocyatha* с губками и водорослями, авторы доказывают морфологическое сходство центральной полости *Archaeocyatha* с оскулумом губок, а центральной оси *Receptaculita* — с центральной осью сифоновых водорослей; при этом они называют в первом случае верхнее отверстие устьем кубка, а во втором — лакуной. Отсюда ими делается вывод, что "в скелете археоциат лакуна отсутствует" [Журавлев, Нитецкий, 1985, с. 122]. Фактически назначение отверстия у той и другой группы одно — обеспечивать циркуляцию водного тока для всех участков дивидуального организма, и едва ли изменение названия отверстия может служить признаком при оценке принадлежности организма к крупному таксону.

В то же время А.Ю. Журавлев и М.Г. Нитецкий, исключая *Soaninitida* и *Radiocyathida* из анализа материала, не рассматривают такие значительные общие признаки для *Receptaculita* и *Archaeocyatha*, как прикрепление с помощью радикутуса, наличие выростов, однотипная микроструктура (см. ниже). При допущении отдаленных родственных связей этих двух типов организмов имеется в виду существование в венде их предшественников в бесскелетном состоянии. Присутствие археоциатово-рецептакулитоподобной формы *Suvorovella* [Вологдин, Маслов, 1960] в докембрии Сибирской платформы подтверждает это.

Следует иметь также в виду, что для таксонов типового ранга, какими являются *Receptaculita* и *Archaeocyatha*, большая морфологическая близость не является необходимой.

## КЛАСС РАДИОЦАТНА

*Radiocyatha* — вымершие донные морские многоклеточные дивидуальные организмы с карбонатным скелетом, время существования которых было ограничено палеозоем. Они не обладали колониальностью. Форма кубка чаще всего была узкоконической или близкой к сферической, реже — блюдцеобразной (табл. IX, 1а); обычно четко различаются интерваллюм, в котором размещались радиали меромов, и центральная полость. Основные элементы в строении скелета — звездчатые незастеры или археастеры, являвшиеся разновидностью стеллатных структур *Receptaculida* (рис. 31). Прилежавшие к меромам группы клеток ограничивали живую зону организма, отвечавшую индивидууму, т.е. мероцел. Наружная и внутренняя поверхности кубка создавались соответственно внешними и внутренними скелетными элементами мерома, образующая стенки кубков (скелетизированная внут-

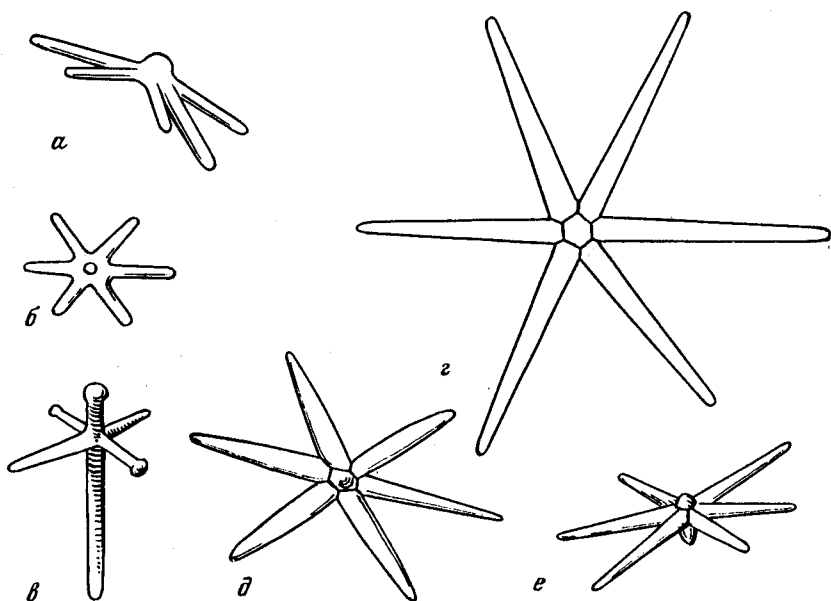


Рис. 31. Типы архастерев у Heteractinida: а, б, в — Hyalostelia; з — Eiffelia; д, е — Astraespongiium [Treatise..., 1955, fig. 77]

рения стенка у некоторых форм могла отсутствовать). Центральная полость всегда была свободна от скелетных образований, выросты и радикутус неизвестны. Наружным концам незастерев свойственно было раздваиваться, разветвляться, сплетаться в губчатую массу (табл. IX, 16, 2). Обычно Radiocyatha включались или в состав Arachaeocyatha (отряд Radiocyathida) или в Porifera Calcarea (отряд Heteractinida). Сейчас обособление Radiocyatha от названных таксонов вне сомнения; в его составе выделяются отряды Radiocyathida и Heteractinida.

**Морфология.** Размеры. Величина отдельных кубков варьирует от 2—3 мм (Uranosphaera) до 100—120 мм (Girphanovella) в диаметре. Средние размеры кубков Radiocyatha колеблются от 20 до 30 мм. Высота кубков изучена значительно меньше, известны лишь колебания в пределах от 5 до 50 мм.

**Форма.** Помимо сферической, субсферической, отмечается также широко- и узкоконическая, цилиндрическая форма кубков. Вероятно, могли быть и асимметрично развитые кубки (такие наблюдения имеются). Выросты у Radiocyatha отсутствовали.

**Симметрия.** Благодаря радиальному расположению меромов симметрия Radiocyatha может считаться радиальной.

**Индивидуальность, дивидуальность и колониальность.** Наименьший неделимый жизненный элемент у Radiocyatha был, как и у остальных Resertaculita, мероцел, т.е. группа клеток, объединяемых одним меромом. Именно на меромы рассыпается скелет

Radiocyatha, если по каким-либо причинам они не были в ископаемом состоянии скреплены между собой. Совокупность мероцелов по мере их разрастания по периферии и нарастания друг на друга давала кубок, т.е. дивидуальный организм. Истинная колониальность (деление или ветвление кубков) у представителей Radiocyatha отмечена лишь однажды — у *Girphanovella georgensis* [Журавлев, Саютина, 1985].

**Способ прикрепления.** Для кубков Radiocyatha способ прикрепления к субстрату неизвестен. По преобладающей субсферической форме кубков можно допустить свободное лежание их на грунте; не исключено, что конические или цилиндрические формы могли иметь подобие радикутуса, тенденция к разрастанию незастеров наружной стенки служит подтверждением этому.

**Скелет.** Он — карбонатный. Н.И. Васильева [1985] допускает, что скелет Chancelloriidae был сложен фосфатно-карбонатным веществом. Микроструктура скелета у Radiocyatha не изучена; по некоторым наблюдениям, она по своему типу была близкой таковой у других представителей *Receptaculita*. Кубки двустенные или одностенные; первые имели в интерваллюме радиальные стержни — радиали, которые в сочетании с незастерами обеих стенок давали полноразвитый мером. Одностенные Radiocyatha (в том числе *Heteractinida*) характеризовались неполноразвитым меромом. Число меромов в кубке достигало нескольких десятков и сотен. Внешние незастеры или археастеры составляли в совокупности наружную стенку, внутренние — соответственно внутреннюю. Внутренняя стенка у представителей *Heteractinida*, как правило, отсутствовала. Пространство между стенками представляло собой интерваллюм, а полость, ограниченная внутренней стенкой от интерваллюма, именуется центральной.

**Центральная полость.** Для подавляющего большинства Radiocyatha есть указание на свободное сообщение центральной полости с внешней средой в верхней части кубка. Центральная полость свободна от скелетных образований (табл. IX, 1а).

**Наружная стенка.** Она образована незастерами или археастерами меромов, т.е. не была самостоятельной. Ее толщина могла быть увеличена в результате вторичного разветвления лучей незастеров. Толщина стенки колеблется от 0,1 до 3 мм и в ряде случаев — до 5 мм. Длина лучей незастеров колеблется от 0,5 мм до 6 мм; диаметр незастеров соответственно мог достигать 12 мм, расстояние между их центрами — 10—15 мм. Толщина лучей находится в некоторой зависимости от их длины и варьирует от 0,16 до 2 и даже до 3 мм; однако есть случаи, когда крупные незастеры снабжены тонкими лучами и наоборот. Центры незастеров могут быть небольшими, если число лучей невелико, а сами лучи тонкие, и могут достигать до 3 мм в поперечнике (за счет слияния внутренних концов лучей) (табл. IX, 1б).

Лучи незастеров наружной стенки гладкие или покрыты гранулами до 0,2—0,44 мм в поперечнике. Кроме гранул лучи незастеров иногда имеют боковые отростки (табл. IX, 1б, 2), а также подвергаются бифуркации. Число лучей, отходящих от центра незастера, всегда превышает 6 и доходит до 9—12. В связи с образованием но-

вых незастеров (вследствие увеличения диаметра кубка), а также в связи с бифуркацией лучей незастеров число последних, т.е. лучей второго порядка, может достигать 20. Лучи второго порядка легко искривляются, сливаются друг с другом и иногда перерождаются в губчатую массу типа аморф (табл. IX, 16). В этом случае можно говорить о двухслойном строении наружной стенки [Kruse, West, 1980]: внутренний слой более массивный, созданный основными лучами незастеров, и внешний, более тонкий и местами прерывистый, образованный разрастаниями вторичных лучей. Незастеры могут быть соединены друг с другом как концами основных лучей, так и за счет массы разрастания.

Археастер представляет собой звездчатую фигуру с числом лучей от 6 до 13. Лучи сходятся в центре или прикрепляются к внешнему концу радиали, если она есть (ранее радиаль рассматривалась как один из лучей "спикулы"). Радиаль оканчивалась во внутренней полости кубка свободно или отсутствовала, и тогда мером был представлен только археастером (см. рис. 31). Археастеры вблизи наружной поверхности могли располагаться однослойно или в два-три слоя. Длина лучей археастеров могла достигать 3,7 мм, а диаметр их при основании — 0,3 мм. Лучи в большинстве случаев сплошные, у представителей Chancelloriidae — полые [Sdzuy, 1969; и др.]. Радиали обычно длиннее лучей, строение их аналогичное.

Различия незастеров и археастеров следующие: 1) археастеры, как правило, меньше незастеров; 2) лучи незастеров наружной стенки могли разветвляться и соединяться со смежными лучами, а лучи археастеров почти всегда разобщены; 3) археастеры были в ряде случаев полыми, что не наблюдается у незастеров.

Порами наружной стенки служили щели между лучами незастеров или археастеров, как основных, так и второго порядка. Размер этих искривленных, неправильных по форме отверстий (часто их называют каналами) достигал 8 мм.

*Интерваллюм.* Он четко очерчен только у тех Radiocyatha, которые имели или внутреннюю стенку, или, по крайней мере, радиали. Ширина интерваллюма (в соответствии с размерами кубка) могла колебаться от 1,1 до 6 мм. Радиали в интерваллюме располагались достаточно редко, через 4—6 мм. Толщина радиалей, соединяющих незастеры обеих стенок, от 0,2 до 1,5 мм. Вблизи сочленения с незастерами радиали меромов могли быть утолщены. Поверхность радиалей лишена гранулирования, осевой канал отсутствует.

*Внутренняя стенка* у Radiocyathida построена за счет незастеров и всегда имеет более простое строение, чем наружная. Толщина ее колеблется от 0,15 до 5 мм, но, как правило, меньше толщины наружной стенки. Длина лучей незастеров доходит до 0,6 мм у крупных форм, а толщина — до 0,5 мм. Лучи гладкие, без гранулирования и бифуркации. Число лучей от 6 до 18, т.е. даже может быть большим, чем число основных лучей наружной стенки. Расстояние между центрами незастеров внутренней стенки 6 мм и более. Пористость также имеет вторичное происхождение.

*Верхний край кубка.* Он установлен для Radiocyathida только на

материале Р. и Дж. Бедфордов [Bedford R., Bedford J., 1936b], где показано слияние обеих стенок в естественно завершенной верхней части кубка. Верхний край кубка у Heteractinida сферической или блюдцеобразной формы является продолжением наружной стенки.

**Система.** В связи с расширением объема класса Radiocyatha за счет включения в него отряда Heteractinida история исследования этого таксона дается отдельно для каждого из отрядов. Впервые Radiocyathida (в понимании Ф. Дебрэнн, А. Термье и Ж. Термье [Debrenne et al., 1970, 1971] — класс) были обнаружены в нижнем кембрии Австралии в тридцатых годах [Bedford R., Bedford W., 1934]. Различные их представители первоначально рассматривались авторами в разных таксонах. Так, семейство Heterocyathidae включалось в состав Archaeocyatha, а род Uranosphaera — в состав Porifera s.l. Эту точку зрения они подтвердили и позднее [Bedford R., Bedford W., 1936a]. В том же году в другой работе авторы [Bedford R., Bedford J., 1936b] отчленили Radiocyatha от Archaeocyatha и отнесли их к двум семействам: уже известному Heterocyathidae и вновь выделенному Uranosphaeridae. Позднее авторы повысили ранг семейств до отрядов, причем Uranosphaerida рассматривались как имеющие несомненную губковую природу. Тогда же В.И. Окулич [Okulitch, 1943] установил отряд Hetairacyathina, причем он не сомневался в принадлежности Hetairacyathina к Archaeocyatha. В то же время В. Симон [Simon, 1939], вводя в свой список синонимов родов Archaeocyatha названия Heterocyathus и др., считал их синонимами рода Dictyocyathus, понижая их ранг до подрода.

В течение длительного времени Radiocyatha изучались только В.И. Окуличем [Okulitch, 1955]. В составе класса Archaeocyatha (и типа Archaeocyatha) он выделяет:

**ОТРЯД НЕТАИРАСЯТИНА OKULITCH, 1943**  
**СЕМЕЙСТВО РАДИОСЯТИДИДЕ ОКУЛИЧ, 1937**  
**Род Radiocyathus Okulitch, 1937**  
**Hetairacyathus Bedford, 1937**

В СССР Radiocyathida были впервые описаны А.Ю. Розановым как *Dokidocyathina? georgensis* из нижнего кембрия Забайкалья. Автор сомневался в докидоциатовой природе нового вида и допускал сближение его с Soanitidae<sup>1</sup>.

В 1967—1968 гг. появились описания сразу трех новых родов Radiocyathida, которые трактовались различно. И.Т. Журавлева описывает род и вид *Girphanovella girphanovae* из нижнего кембрия Тувы [Журавлева и др., 1967], отнеся его к семейству Heterocyathidae Bedford, 1934 и отряду Heteractinellida, т.е. к губкам. В 1968 г. Е.В. Романенко публикует описание рода *Kuraya* из нижнего кембрия Горного Алтая, а В.И. Коршунов — *Gonamispingia* из томмотского яруса Якутии. Род *Kuraya* отнесен к семейству Octactinellidae Hinde, 1888,

<sup>1</sup>В последнее время подобные организмы обнаружены Е.И. Мягковой из отложений чуньского яруса Сибирской платформы" (А.Ю. Розанов, см. [Журавлева и др., 1964, с. 101]; имеется в виду работа Е.И. Мягковой [1965]).

а род *Gonamispongia* — к семейству *Chancelloriidae* Walcott, 1920, хотя уже тогда были ясны резкие отличия в строении археастеров ханцеллорий и специфических скелетных образований у *Gonamispongia*, т.е. незастеров.

Первая ревизия некоторых из названных выше таксонов была выполнена Ф. Дебрени совместно с супругами А. и Ж. Термье [Debrenne., 1970]. Основные их положения сводились к упорядочению номенклатуры, установлению особого класса *Radiocyatha* и рассмотрению вопроса о месте *Radiocyatha* в системе органического мира. Они считали модель строения *Radiocyatha* наиболее близкой к *Echinodermata*. В следующей статье те же авторы [Debrenne et al., 1971] дали сводку всего фактического материала по *Radiocyathida*, в основном литературного:

## КЛАСС RADIOCYATHA DEBRENNE, TERMIER, 1970

СЕМЕЙСТВО URANOSPHERIDAE BEDFORD, 1936

Род *Kuraya* Romanenko, 1968

*Uranosphaera* Bedford, 1934

*Gonamispongia* Korschunov, 1968

СЕМЕЙСТВО GIRPHANOVELLIDAE DEBRENNE ET TERMIER, 1971

Род *Blastasteria* Debrenne et Termier, 1971

*Girphanovella* Zhuravleva, 1967

Семейство *Heterocyathidae* (с родом *Radiocyathus*), анализирувавшееся в предыдущей статье, здесь не рассматривалось, но учитывалось в таблице [Debrenne et al., 1971, pl. I]. Основным различием между семействами считалось присутствие одной или двух стенок кубка. Давалось определение первичному элементу скелета — незастеру, с тем чтобы отличить его от спикул губок: "...сложные скелетные элементы, повторяющие контуры звезды" [Debrenne et al., 1971, p. 439]. *Radiocyatha* уже не сближались и не сравнивались с иглокожими, но рассматривались как примитивные организмы, находящиеся в начале эволюции *Metazoa*, сходные с *Archaeocyatha* и более примитивные, чем губки.

Д. Хилл [Hill, 1972] поместила класс *Radiocyatha* среди других многочисленных проблематических групп, принадлежность которых к типу неизвестна (возможно, не *Archaeocyatha*).

В эти же годы Дж.К. Ригби и М.Г. Нитецкий [Rigby, Nitecki, 1975] допускали, что представители кембрийского рода *Uranosphaera* (т.е. *Radiocyathida*) являлись тупиковой ветвью разнолучевых губок — *Heteractinellida*. По их мнению, они были потомками *Chancelloriidae*. В следующем году Дж.К. Ригби исключил из схемы род *Uranosphaera*.

Позднее Ф. Дебрени совместно с М.Г. Нитецким еще раз вернулась к рассмотрению вопроса о природе *Radiocyathia*. В аннотации к статье вывод авторов сформирован так: "Морфологический анализ структурного плана скелета *Radiocyatha* показывает более тесное сродство с *Resertaculita*, чем с *Archaeocyatha*. В качестве рабочей гипотезы допускается, что они могут формировать линию (ветвь) между частями

этих двух групп или (даже) между этими двумя группами в полном их объеме и использоваться в качестве теста на проверку валидности нового царства Archaeata, предлагаемого И.Т. Журавлевой и Е.И. Мягковой" [Nitecki, Debrenne, 1979, p. 5]. Система Radiocyatha полностью повторяет таковую из работы Ф. Дебрени и А.Ж. Термье [Debrenne et al., 1971] с добавлением семейства Radiocyathidae Okulitch, 1937 с родом Radiocyathus Okulitch, 1937<sup>1</sup>. Авторы уточнили определение незастеров: это звездчатые скелетные образования одной или двух стенок, аналогичные (гомологичные?) стеллатам Resceptaculida. Таким образом, именно М.Г. Нитецкий и Ф. Дебрени [Nitecki, Debrenne, 1979] указали впервые на возможное родство Soanitida и Resceptaculida с Radiocyathida и допустили, пусть с многочисленными оговорками, возможность их отнесения к Archaeata.

В том же году М.Г. Нитецкий и Д.Ф. Туми [Nitecki, Toomey, 1979b] предложили рассматривать всех Resceptaculita, в том числе и Radiocyathida, в качестве представителей зеленых водорослей (см. табл. 1). Соответственно, в их системе установлен класс Resceptaculitaceae Weiss, 1954 и отряд Radiocyathales Debrenne, Termier, 1971. В составе последнего выделены те же три семейства, что и в системе М.Г. Нитецкого и Ф. Дебрени [Nitecki, Debrenne, 1979], но окончания названий семейств пишутся в соответствии с правилами ботанической номенклатуры. В этой работе впервые элементарный скелетный элемент Radiocyathida назван меромом. Затем Р.Д. Круз и П.В. Вест [Kruse, West, 1980] впервые указали на двухслойное строение стенки Radiocyathida (род Radiocyathus) и отнесли их в группу Incertae sedis.

И.Т. Журавлева и Е.И. Мягкова вслед за М.Г. Нитецким и Ф. Дебрени допустили (вначале, правда, условно) [Журавлева, Мягкова, 1981б, с. 48, рис. 2] отнесение класса Radiocyatha к типу Resceptaculita.

В последние годы появилось сразу несколько работ, показывающих, что интерес к изучению Radiocyathida все возрастает. Так, Д. Фишер и М.Г. Нитецкий [Fisher, Nitecki, 1982b], исходя из сохраняющейся дискуссионности положения Resceptaculita в системе органического мира (включая Radiocyatha), предпочли на специальной кладограмме (см. табл. 1) показать более тесное родство Radiocyatha с Cyclocriniteae, чем с Porifera s.l. В то же время они отметили, что скелетные элементы Radiocyathida (меромы с незастерами на концах радиалей) можно сравнивать со спикулами разнолучевых губок.

Ф. Дебрени и Ж. Васле [Debrenne, Vacelet, 1984], ревизуя Archaeocyatha и включая их в тип Porifera s.l., подчеркивают невозможность объединения в одном крупном таксоне (подразумевается Archaeata. — *Примеч. И.Т. Журавлевой*) таких полифилетических групп, как Radiocyatha и дзикаладиевые Resceptaculida, проблематическая группа Soanitida и губки. Обращает на себя внимание тот факт, что Resceptaculida отнесены к водорослям. Не отрицается родство Resceptaculida и Radiocyathida. Следовательно, авторы допускают в скрытой форме растительное происхождение и Radiocyathida.

<sup>1</sup> Название семейства дано взамен временно восстановленного ранее названия Heterocyathidae.

А.Ю. Журавлев и Т.А. Саютина [1985] в процессе изучения Radiocyathida нижнего кембрия Монголии допускают их принадлежность к Receptaculita, но резко понижают ранг всех подразделений. Они утверждают большую степень родства Radiocyathida и Soanitida, чем Radiocyathida и Receptaculida. Важным является определение почти повсеместной приуроченности Radiocyathida к ботомскому веку раннего кембрия (за исключением Gonamispungia, относящихся к томмотскому веку).

Одновременно со статьей А.Ю. Журавлева и Т.А. Саютиной была опубликована работа Е.И. Мягковой [1985], где она показала положение класса Radiocyatha в системе типа Receptaculita Miagkova, 1981. Схема классификации Radiocyatha взята Е.И. Мягковой из цитированных выше работ Ф. Дебрени и ее соавторов, только название семейства Radiocyathidae Okulitch, 1937 заменено ею на Heteracyathidae Bedford, 1937 (вслед за Д. Хилл [1972]).

Таким образом, к настоящему времени намечается несколько тенденций в определении природы Radiocyathida — близость их: 1) к губкам [Rigby, Nitecki, 1975]; 2) к Receptaculida, принимая последних за дазикаладиевые водоросли [Nitecki, Toomey, 1979a; Fisher, Nitecki, 1982b; Debrenne, Vacelet, 1984]; 3) к Receptaculita в составе Archaeata [Журавлева, Мягкова, 1981б; Мягкова, 1985]; 4) к Receptaculita как группы incertae sedis [Журавлев, Саютина, 1985].

Ранг Radiocyathida дискутируется меньше; большинство исследователей признает в настоящее время их ранг в качестве класса, и только А.Ю. Журавлев и Т.А. Саютина допускают надсемейственный ранг.

Впервые представители другого отряда Radiocyatha — Heteractinida — были описаны Г.Дж. Хайндом [Hinde, 1887—1893] в составе двух подотрядов: Octactinellida и Heteractinellida. Долгое время представители Heteractinida рассматривались в составе кремневых губок — Hexactinellida (здесь Symplesma), реже — Demospongiae. Полная ревизия Heteractinida в ранге отряда дана М. Лобенфелсом [Laubenfels, 1955]; он включал в состав этого отряда три семейства и одиннадцать родов.

Дж.К. Ригби и М.Г. Нитецкий [Rigby, Nitecki, 1975] дали исчерпывающую историческую справку о таксонах различного ранга в составе этого отряда (см. ниже). В "Основах палеонтологии" [1962] эта группа также рассматривалась в ранге отряда, но относилась к группе Incertae sedis.

З. Ритшель [Rietschel, 1968] первым поместил отряды Octactinellida и Heteractinellida в класс Calcarea. Начиная с работы К. Цуя [Sdzuy, 1969], Heteractinida всегда относятся к классу Calcarea, и вопрос о первично-кремневой природе их "спикул" не возобновляется.

Природа семейства Chancelloriidae до сих пор дискутируется. Так, В.Ю. Горянский [1973] сделал вывод, что многолучевые пустотелые спикулообразные скелетные элементы рода Chancelloria не являются истинными спикулами и потому Chancelloria должна быть исключена из состава Porifera s.l. С. Бенгтсон и В.В. Миссаржевский [Bengtson, Missarzhevsky, 1981] полностью изъяли семейство Chancelloriidae из состава Porifera s.l., включив его в класс Coeloscleritophora (I.s.). Н.И. Ва-



ильева [1985] не согласилась с выводом этих авторов, однако пользуется при описании *Chancelloria* и других родственных форм терминологией, разработанной для описания склеритов. Она указывает, что скелетное вещество склеритов представлено карбонатом с заметным содержанием фосфора. Н.И. Васильева относит *Chancelloriidae* в ранге отряда к типу *Incertae sedis* и устанавливает в его составе три семейства: собственно *Chancelloriidae*, *Archiasterellidae* и *Platyspinitidae*.

Ревизия низших категорий отряда *Radiocyathida* объективно проведена А.Ю. Журавлевым и Т.А. Саютиной [1985]<sup>1</sup>, и эта часть системы требует только небольшой корректировки. Что касается таксонов семейственной группы этого отряда, то здесь позиция авторов настоящей монографии кажется более правильной. Система отряда *Heteractinida* принята та же, что у Дж.К. Ригби и М.Г. Нитецкого [Rigby, Nitecki, 1975], с некоторыми уточнениями.

Предлагается следующая система *Radiocyatha*.

## КЛАСС RADIOCYATHA DEBRENNE ET TERMIER, 1970

ОТРЯД RADIOCYATHIDA DEBRENNE ET TERMIER, 1970

НАДСЕМЕЙСТВО RADIOCYATHACEAE OKULITCH, 1955

СЕМЕЙСТВО RADIOCYATHIDAE OKULITCH, 1955

ПОДСЕМЕЙСТВО RADIOCYATHINAE OKULITCH, 1955

ПОДСЕМЕЙСТВО GONAMISPONGIINAE ZHURAVLEVA,  
SUBFAM. NOV.

СЕМЕЙСТВО URANOSPHERIDAE BEDFORD, 1936

ОТРЯД HETERACTINIDA HINDE, 1888

ПОДОТРЯД CHANCELLORIINA ZHURAVLEVA ET  
MIAGKOVA SUBORDO NOV.

СЕМЕЙСТВО CHANCELLORIIDAE WALCOTT, 1920

СЕМЕЙСТВО ARCHIASTERELLIDAE SDZUY, 1969

СЕМЕЙСТВО PLATYSPINITIDAE VASSILIJEVA, 1985

ПОДОТРЯД ASTRAESPONGIINA ZHURAVLEVA ET  
MIAGKOVA SUBORDO NOV.

СЕМЕЙСТВО ASTRAESPONGIIDAE MILLER, 1889

Ниже дается характеристика этих таксонов.

## КЛАСС RADIOCYATHA DEBRENNE ET TERMIER, 1970, EMEND.

ZHURAVLEVA ET MIAGKOVA, NOV.

Heteracyathina: Okulitch, 1943, p. 49.

Heteracyathida: Okulitch, 1955, p. E18.

Radiocyatha: Debrenne et al., 1970, p. 120; 1971, p. 442; Hill, 1972, p. E141; Nitecki, Debrenne, 1979, p. 9; Журавлева, Мягкова, 1981в, с. 48; Debrenne, Vacelet, 1984, p. 368; Мягкова, 1985, с. 49.

Radiocyathales: Nitecki, Toomey, 1979а, p. 728.

Radiocyathaceae: Журавлев, Саютина, 1985, с. 54.

<sup>1</sup> У названных авторов — надсемейство *Radiocyathaceae* [Журавлев, Саютина, 1985].

**Диагноз.** Морские донные дивидуальные организмы, двустенные или одностенные; форма кубка от сферической до цилиндрической, интерваллюм заполнен редкими радиальными (если они выражены). Основной скелетный элемент — мером, состоящий в полном виде из незастеров обеих стенок и радиали, соединяющей их, или археастера с радиалью или без нее. Наружная и внутренняя стенки образованы окончаниями меромов. Выросты и глыба отсутствуют. Стенки пористые за счет щелей между лучами незастеров или археастеров.

**Сравнение.** Отличается от *Resceptaculida* и *Soanitida* строением лучей меромов звездчатого типа, а не стеллатного, крестообразного.

**Замечание.** Диагноз класса дается впервые; в предыдущих работах [Debrenne et al., 1970, 1971] было лишь установление ранга таксона; состав класса расширен за счет включения в него отряда *Heteractinida*.

**Состав.** Два отряда: *Radiocyathida* Debrenne et Termier, 1970 и *Heteractinida* Hinde, 1888.

**Распространение.** Кембрий — пермь, Европа, Азия, Северная Америка, Африка, Австралия, Антарктида.

**ОТРЯД RADIOCYATHIDA DEBRENNE ET TERMIER,  
1970, EMEND.**

**ZHURAVLEVA ET MIAGKOVA NOV.**

*Radiocyathida*: Debrenne et al., 1970, p. 120.

*Hetairacyathina*: Okulitch, 1943, p. 49.

*Hetairacyathida*: Okulitch, 1955, p. E18.

*Radiocyathales*: Nitecki, Toomey, 1979a, p. 728.

**Диагноз.** *Radiocyatha* с наружной стенкой, сформированной многолучевыми незастерами. В интерваллюме — радиали; внутренняя стенка присутствует не всегда. Незастеры с радиальными составляют меромы, всегда сплошные.

**Сравнение.** Отличается от отряда *Heteractinida* присутствием незастеров, никогда не бывающих полыми.

**Замечание.** В.И. Окулич [Okulitch, 1955, p. 18] дает следующий диагноз отряда: "Стенка сетчатоподобная, укрепленная радиально расположенными спикүлоподобными структурами; возможно, аберрантные *Archaeocyathacea*".

**Состав.** Одно надсемейство *Radiocyathaceae* Okulitch, 1955.

**Распространение.** Нижний кембрий, на всех континентах (в СССР — на Урале, в Средней Азии, Сибири).

**НАДСЕМЕЙСТВО RADIOCYATHACEAE OKULITCH, 1955.**

**NOM. TRANSL. ZHURAVLEV, SAYUTINA, 1985**

*Radiocyathaceae*: Okulitch, 1943, p. 18; Журавлев, Саютина, 1985, с. 54.

**Диагноз.** См. диагноз отряда.

**Сравнение.** Одно надсемейство в составе отряда.

**Состав.** Два семейства: *Radiocyathidae* Okulitch, 1955 и *Uranosphaeridae* Bedford, 1936.

**Распространение.** См. распространение отряда.

## СЕМЕЙСТВО RADIOCYATHIDAE OKULITCH, 1955

Radiocyathidae: Okulitch, 1937, nom. transl., 1955, p. E18; Nitecki, Debrenne (pars), 1979, p. 8; Журавлев, Саютина, 1985, с. 54.

Heterocyathidae: Bedford R., Bedford W., 1934, p. 6; Bedford R., Bedford J., 1936b, p. 22; Debrenne et al., 1970, p. 121.

Girphanovellidae: Debrenne et al., 1971, p. 442; Мягкова, 1985, с. 50.

Hetairacyathidae: Bedford R., Bedford W., 1934, p. 6; Bedford R., Bedford J., 1939, p. 82.

Radiocyathaceae: Nitecki, Toomey, 1979a, p. 728.

**Диагноз.** Radiocyathida с двумя стенками (реже одной), сложенными незастерами. В интерваллюме — радиали. Меромы полного или неполного развития. Наружная стенка может быть двухслойной.

**Сравнение.** Отличается от семейства Uranosphaeridae присутствием радиалей в интерваллюме и почти всегда — внутренней стенки; наружная стенка часто более сложная (двухслойная).

**Замечания.** М.Г. Нитецкий и Ф. Дебрэнн [Nitecki, Debrenne, 1979] выделяли из состава этого семейства еще одно — Girphanovellidae — на основании несколько иного строения наружной стенки. А.Ю. Журавлев и Т.А. Саютина [1985] считают этот признак характерным только для рода.

**Состав.** Два подсемейства — Radiocyathinae Okulitch, 1955 и Gonamispongiinae Zhuravleva, subfam. nov.

**Распространение.** См. распространение отряда, класса.

### ПОДСЕМЕЙСТВО RADIOCYATHINAE OKULITCH, 1955

Radiocyathidae: Okulitch, 1955, p. E18.

Radiocyathinae: Журавлев, Саютина, 1985, с. 54.

**Диагноз.** Radiocyathidae с полноразвитыми меромами.

**Сравнение.** Отличается от подсемейства Gonamispongiinae Zhur. subfam. nov. строением меромов — с двумя незастерами и, следовательно, с двумя стенками.

**Состав.** Три рода: Radiocyathus Okulitch, 1937; Girphanovella Zhuravleva, 1967; ?Blastasteria Debrenne et Termier, 1971.

**Распространение.** Нижний кембрий, ботомский ярус, СССР, Монголия, Австралия, Северная Америка, Африка, Антарктида.

### ПОДСЕМЕЙСТВО GONAMISPONGIINAE ZHURAVLEVA, SUBFAM. NOV.

**Диагноз.** Меромы неполноразвитые; внутренняя стенка отсутствует.

**Сравнение.** См. раздел "Сравнение" в описании подсемейства Radiocyathinae.

**Состав.** Один род Gonamispongia Korschunov, 1968.

**Распространение.** Нижний кембрий, томмотский ярус (вторая половина), СССР (Якутия).

## СЕМЕЙСТВО URANOSPHERIDAE BEDFORD, 1936

Uranosphaeridae: Bedford R., Bedford J., 1936, p. 22; Debrenne et al., 1971, p. 440; Nitecki, Debrenne, 1979, p. 8; Мягкова, 1985, с. 49.

Uranosphaeraceae: Nitecki, Toomey, 1979a, p. 728.

**Диагноз.** Radiocyathida с одной наружной стенкой, сложенной незастерами. Интерваллюм не отделен от центральной полости, ра-

диали отсутствуют. Меромы неполного развития: незастеры простые (стенка не двухслойная), иногда разобщенные.

Сравнение. См. раздел "Сравнение" в описании семейства Radiocathidae.

Состав. Два рода: *Uranosphaera* Bedford, 1936; *Kuraya* Romanenko, 1968.

Распространение. Нижний кембрий, ботомский ярус, Австралия, СССР (Горный Алтай).

#### ОТРЯД НЕТЕРАКТИНИДА HINDE, 1888.

Heteractinida: Hinde, 1888; Laubenfels, 1955, p. E93.

Диагноз. Radiocyatha с наружной стенкой, сформированной многолучевыми археастерами. Интерваллюм — с радиальными или свободен от скелетных элементов. Археастеры совместно с радиальными составляют меромы, сплошные или полые.

Сравнение. См. раздел "Сравнение" отряда Radiocyathida.

Состав. Два подотряда: *Chancelloriina* Zhuravleva et Miagkova subordo nov. и *Astraespongiina* Zhuravleva et Miagkova subordo nov.

Распространение. Кембрий—пермь, Англия, Франция, ГДР, ФРГ, Монголия, США, Канада, Австралия, СССР (на Урале, в Средней Азии, Сибири и на Дальнем Востоке).

#### ПОДОТРЯД CHANCELLORIINA ZHURAVLEVA ET MIAGKOVA SUBORDO NOV.

Диагноз. Heteractinida с полыми археастерами.

Сравнение. Отличается от другого подотряда полыми археастерами.

Состав. Три семейства: *Chancelloriidae* Walcott, 1920; *Archiasterellidae* Sdzuy, 1969; *Platyspinitidae* Vassilijeva, 1985.

Распространение. См. распространение отряда Heteractinida.

#### СЕМЕЙСТВО CHANCELLORIIDAE WALCOTT, 1920, EMEND. ZHURAVLEVA ET MIAGKOVA, NOV.

*Chancelloriidae*: Walcott, 1920, p. 327; Журавлева, Кордэ, 1955, с. 476; Sdzuy, 1969, S. 129; Rigby, Nitecki, 1975, p. 329; Васильева, 1985, с. 117.

Диагноз. *Chancelloriina* от сферической до конической формы, с полыми археастерами.

Сравнение. Отличается от семейства *Archiasterellidae* присутствием радиалей, от семейства *Platyspinitidae* — простым строением археастеров.

Состав. Три рода: *Chancelloria* Walcott, 1920; *Stellaria* Vasilijeva, 1985; *Lenastella* Missarzhevsky et Mambetov, 1981.

#### СЕМЕЙСТВО ARCHIASTERELLIDAE SDZUY, 1969.

*Archieasterellidae*: Sdzuy, 1969, S. 133; Васильева, 1985, с. 122.

Диагноз. *Chancelloriina* без радиалей; археастеры того же строения, что и у семейства *Chancelloriidae* Walcott, 1920.

Сравнение. См. раздел "Сравнение" в описании семейства Chancelloriidae.

Состав. Два рода: Archiasterella Sdzuy, 1969; Allonia Doré et Reid, 1965.

Распространение. Нижний кембрий, Франция, СССР (Сибирь).

#### СЕМЕЙСТВО PLATYSPINITIDAE VASSILJEVA, 1985

Platyspinitidae: Васильева, 1985, p. 125.

Диагноз. Chancelloriina с массивными радиалами и сложными археастерами типа покровов.

Сравнение. См. раздел "Сравнение" в описании семейства Chancelloriidae.

Состав. Один род — Platyspinites Vassiljeva, 1985.

Распространение. Нижний кембрий, СССР (Сибирь).

#### ПОДОТРЯД ASTRAESPONGIINA ZHURAVLEVA ET MIAGKOVA SUBORDO NOV.

Диагноз. Heteractinida со сплошными археастерами.

Сравнение. См. раздел "Сравнение" в описании подотряда Chancelloriina.

Состав. Одно семейство Astraespongiidae Miller, 1889.

Распространение. Кембрий—пермь, Европа, Северная Америка, Австралия.

#### СЕМЕЙСТВО ASTRAESPONGIIDAE MILLER, 1889, EMEND. ZHURAVLEVA ET MIAGKOVA NOV.

Astraespongiidae: Miller, 1889; Laubenfels, 1955, p. E94; Rigby, Nitecki, 1975, p. 333.

Диагноз. Astraespongiina от сферической до блюдцеподобной формы. Археастеры массивные, с шестью и более лучами, могли располагаться в поверхностном слое беспорядочно.

Состав. Роды Astraespongium Roemer, 1854; ?Zangerlispongia Rigby et Nitecki, 1975; ?Toquimiella Rigby, 1967; Eiffelia Walcott, 1920; ?Astraeconus Rietschel, 1968.

Распространение. Ордовик—карбон, Европа, Северная Америка.

**Геологическая история и стратиграфическое значение.** Анализ геологического распространения Radiocyathida проведен А.Ю. Журавлевым и Т.А. Саютиной [1985]: вертикальный диапазон всех Radiocyathida, за исключением рода Gonamispongia с Сибирской платформы, — ботомский век, ранний кембрий. Род Gonamispongia приурочен к концу томмотского века [Коршунов, 1968]. Таким образом, исключив Сибирскую платформу как центр расселения многих групп кембрийских организмов, в том числе и Radiocyatha, мы можем говорить о высоком стратиграфическом значении Radiocyathida в целом — ботомский ярус нижнего кембрия (группа-репер).

История становления в геологическом прошлом отряда Heteractinida наиболее полно отражена в работе Дж.К. Ригби и М.Г. Нитецкого [Rigby, Nitecki, 1975, fig. 3]. Подотряд Chancelloriina характери-

зовал кембрийский период от начала раннего до конца среднего кембрия. Максимальное развитие представители этого подотряда имели в середине раннего кембрия. Подотряд *Astraespongiina* приурочен в основном к среднему и началу позднего палеозоя [Rigby, Nitecki, 1975]; роды *Eiffelia* и *Toquimiella* распространены в кембрии и начале ордовика. Стратиграфическое значение подотряда *Asterospongiina* в связи со слабой изученностью не устанавливается.

**Географическое распространение.** В последнее время выяснилось широкое географическое распространение *Radiocyatha* — их остатки известны в палеозойских отложениях всех материков, кроме Южной Америки. В СССР *Radiocyathida* установлены в Якутии, Горном Алтае, Забайкалье, Туве, Средней Азии [Клишевич, Журавлева, 1983], на Дальнем Востоке. *Heteractinida* известны, помимо названных регионов, в Алтае-Саянской складчатой области, на Урале а также в Прибалтике и Ленинградской области.

**Палеоэкология.** *Radiocyatha* — морские организмы, преимущественно обитатели мелководных зон моря; они селились вблизи органогенных построек или в самих органогенных постройках в качестве каркасолюбов.

**Заключение.** Степень изученности отрядов *Radiocyathida* и *Heteractinida* различна. Если *Radiocyathida* — целостное таксономическое подразделение, что подтверждается не только морфологической характеристикой, но и геохронологической обособленностью (ранний кембрий), то *Heteractinida* не имеют законченной внутренней классификации (на уровне родов). Назрела необходимость всесторонней ревизии этого отряда.

## КЛАСС SOANITIDA

*Soanitida* — вымершие морские бентосные низшие многоклеточные организмы, дивидуальные или колониальные, преимущественно с формой тела в виде перевернутого конуса. Основным элементом скелета, так же как и у *Receptaculida*, является производная мероцела — мером, состоящий из стеллатных структур, соединенных радиально. Своеобразной чертой этих организмов является способность существовать в виде выростов типа аморф, которые в процессе роста могли преобразовываться в новые кубки. Прикрепление к субстрату осуществлялось с помощью радикутуса. Время существования *Soanitida* — с конца раннего ордовика до конца силура. *Soanitida* были короткой ветвью в развитии и становлении первичных многоклеточных организмов в составе типа *Receptaculita*.

**Морфология.** Размеры. Высота кубков до 60—70 мм, диаметр 5—50 мм.

**Форма.** *Soanitida* в своем дивидуальном состоянии независимо от размеров имеют кубки в виде перевернутого изогнутого, рогообразного конуса (реже — прямостоящего) иногда с резким переходом от узкоконического к ширококоническому. Дисковидные формы отсутствуют. Сечение кубков обычно округлое. Очертания кубков *Soanitida* часто изменены большим количеством выростов типа аморф (рис. 32; табл. X, 1,2).

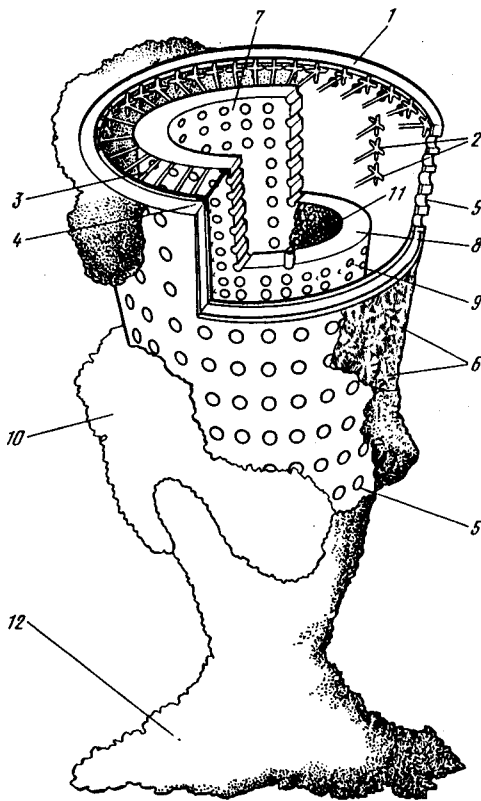


Рис. 32. Внешний вид кубка *Soanitida*; реконструкция [Нитецкий и др., 1981, рис. 1Б]

1 — наружная стенка, 2 — стеллаты, 3 — радиаль, 4 — мером (показан черным цветом), 5 — поры наружной стенки, 6 — фасеты, 7 — центральная полость, 8 — внутренняя стенка, 9 — поры внутренней стенки, 10 — выросты наружной стенки типа аморф, 11 — выросты внутренней стенки типа аморф, 12 — радикутус

**Симметрия.** Кубки *Soanitida* имеют радиальную симметрию (см. рис. 32).

**Индивидуальность, дивидуальность и колониальность.** У *Soanitida* они проявлялись по-разному. Являясь биологически пластичной группой, *Soanitida* имели слабо выраженную индивидуальность. В качестве индивидуума принята группа клеток — мероцел, способная выделять скелетный элемент — мером (рис. 33). Совокупность мероцелов создавала дивидуальный организм в виде кубков с обособленной центральной полостью. Одиночный кубок может рассматриваться одновременно как дивидуальный организм и как колония мероцелов. Совместное существование кубков и выростов (см. рис. 32) порождало своеобразную колонию более сложного порядка, приближающуюся по своей организации к кормусу.

**Способ прикрепления.** Кубки *Soanitida* прикреплены к субстрату с помощью радикутуса (см. рис. 32, 12) — скелетной массы,

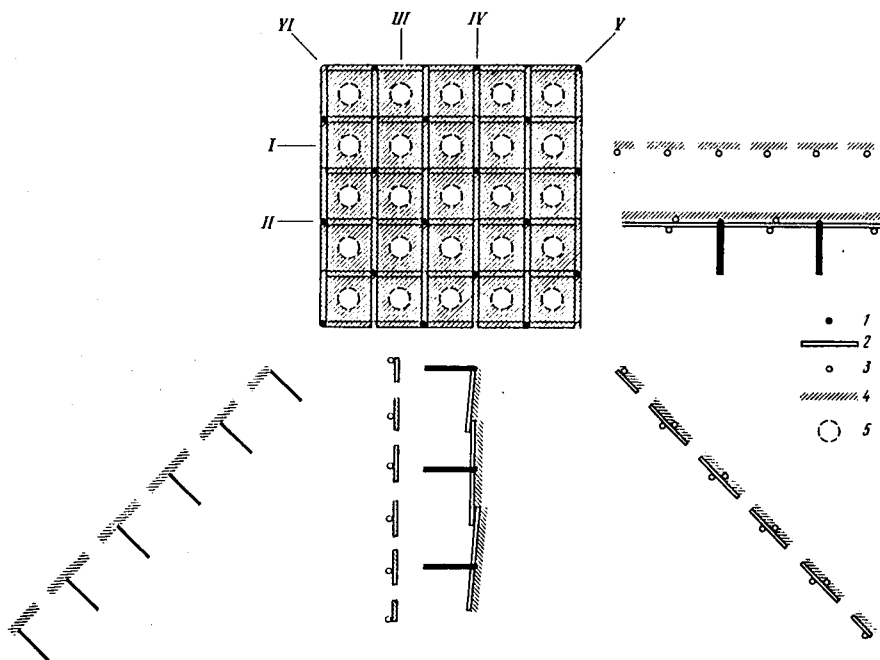


Рис. 33. Стеллатные структуры и их взаимоотношения в решетке наружной стенки *Soanitida* [Мягкова, 19816, рис. 3]

1 — радиали, 2 — продольный разрез рыбы, 3 — поперечный разрез рыбы, 4 — разрастания скелетного вещества, 5 — пора

I — поры и стеллатные структуры в одном ряду поперечного сечения кубка, II — чередование стеллатных структур и радиалей в направлении поперечного сечения кубка, III — чередование стеллатных структур и пор в продольном направлении кубка, IV — чередование стеллатных структур и радиалей в направлении продольного сечения кубка, V — чередование радиалей и пор в косом направлении кубка, VI — поры и стеллатные структуры в косом направлении кубка

представляющей собой дистальную часть дивидуального организма в виде губчатого разрастания (табл. XII, 2,3).

**Скелет.** Карбонатный скелет представлен наружной (см. рис. 33) и внутренней стенками, радиальями, располагавшимися в интерваллюме, и стеллатами, а также выростами. Основной элемент скелета — мером, отсутствующий в выростах. Мером состоит из стеллатных структур, соединенных радиалью (табл. X, 3,4; XI, 1—3). Первичный скелет при жизни организма был, по-видимому, гелеобразный, однородный; в процессе роста и в диагенезе он постепенно раскристаллизовывался и переходил в крупнокристаллический кальцит, иногда с последующим замещением. Под микроскопом наблюдается органическое вещество, которое обволакивает мелкие зерна кальцита.

Микроструктура *Soanitida* близка к таковой у *Euarchaeocyatha* и *Reserataculida*; она также представлена гранулярным типом. Фоссилизованный скелет *Soanitida* характеризуется микроагрегатным состоянием в виде изометрических зерен и органического вещества, иногда в довольно больших количествах. Размеры зерен чаще 5—10 мкм,



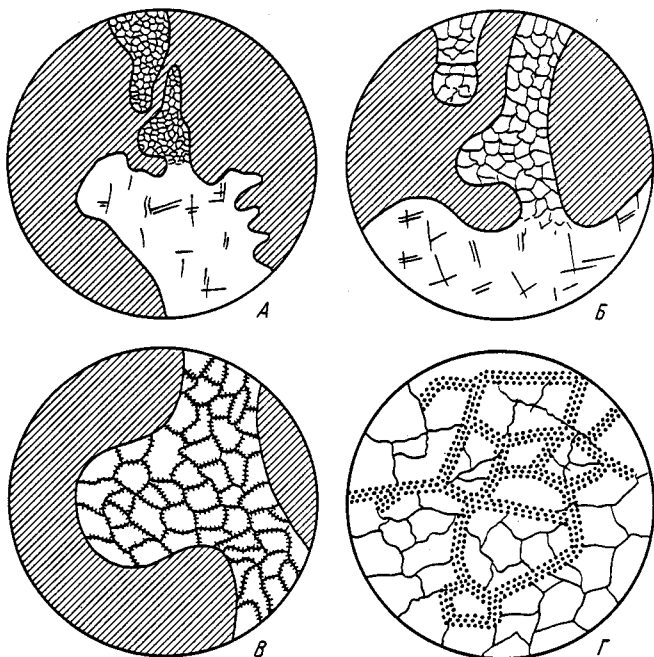


Рис. 34. Гранулярный тип микроструктуры скелета у *Soanitida* (Колл. ИГиГ 98/106, сборы Е.И. Мягковой, 1964 г.; зарисовка выполнена под микроскопом NU-2)

А — часть наружной стенки (головка мерома),  $\times 80$ ; Б — деталь того же участка,  $\times 160$ ; В — то же,  $\times 360$ ; Г — то же,  $\times 600$

Условные обозначения см. на рис. 4

иногда 30—60 мкм. На плоскостях кристаллов видны мелкие кристаллики. Обычно скелет легко подвергается перекристаллизации; только в отдельных участках улавливается первичная микроструктура, и тогда она напоминает пеллис *Euarchoocyatha* (рис. 34; табл. XI, 4, 5).

**Центральная полость.** У кубка *Soanitida* она формируется постепенно, одновременно с ростом дивидуального организма; на начальной стадии она отсутствует, а четкое свое выражение приобретает на более поздней (табл. XI, 2, 3).

**Наружная стенка.** У *Soanitida* она по своей организации сложная; представляет собой решетку, созданную стеллатными структурами, которые переходят в фасеты за счет продолжения процесса выделения скелетного вещества и последующего его осаждения на стеллатах. На сформированных фасетах могут развиваться выросты типа аморф (см. рис. 32; табл. XI, 1; XII, 3). При фоссилизации стеллатные структуры и фасеты сливаются, образуя головки меромов. В ходе выделения скелетного вещества одновременно с возникновением стеллат между ними происходит закладка пор (см. рис. 33).

Стеллатные структуры, образующие решетки наружной стенки, представляют собой крестообразное пересечение реб, обычно четырех, располагающихся под прямым углом друг к другу и к радиалам

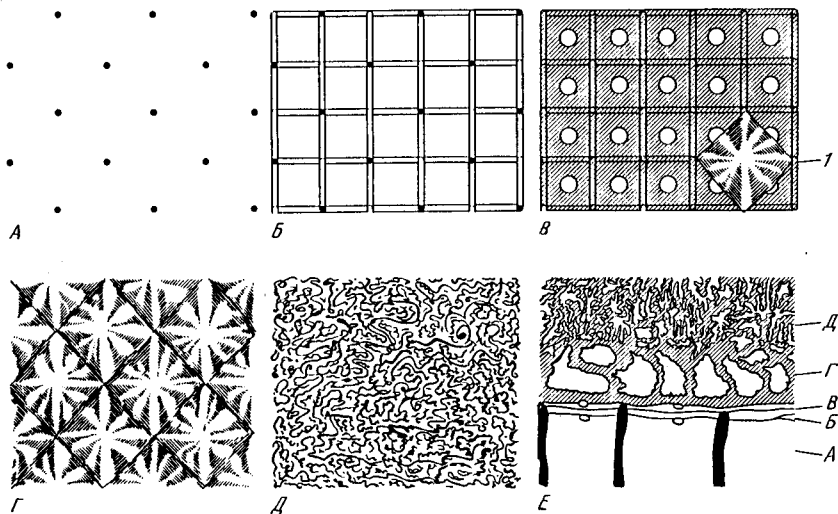


Рис. 35. Срезы наружной стенки параллельно поверхности кубка *Soanitida* по направлению от интерваллюма к внешней стороне стенки: А — через радиали, В — через стеллатные структуры, В — через поры (I — вышележащая ромбоидальная табличка), Г — через ромбоидальные таблички, Д — по уровню разрастания стенки, Е — схема расположения уровней А—Д в поперечном сечении стенки кубка [Мягкова, 1981б, рис. 2]

на их внешнем конце (рис. 35, А, В), соединяющим наружную и внутреннюю стенки. Рыбы смежных стеллат соприкасаются в строгой последовательности. По длине кубка рыбы стеллат взаимодействуют таким образом: верхняя рыба приподнимается своим концом и ложится на нижнюю рыбу выше расположенной стеллаты (см. рис. 35, В); нижняя рыба продольного расположения проходит под верхнюю рыбу лежащую ниже стеллаты. Поперечные рыбы в точке пересечения проходят между окончаниями двух смежных продольных рыб, располагаясь параллельно. Рыбы стеллатных структур соседних радиалей по диагонали ограничивают пространства, в середине которых располагаются поры (см. рис. 35, В, табл. X, 3, 4; XI, 1).

Фасеты на поверхности кубка *Soanitida* наблюдаются редко (имеется в виду материал из ордовика Сибирской платформы): они главным образом выявляются при выщелачивании, обнаруживая ромбоидальные очертания (см. рис. 35, В).

**Интерваллюм.** Он заполнен радиалами. Радиали, соединяющие наружную и внутреннюю стенки, округлые в сечении, расположены в шахматном порядке. Длина радиалей равна ширине интерваллюма, диаметр 0,2 мм.

**Внутренняя стенка.** У *Soanitida* она строится подобно наружной. В основе ее заложения — стеллатные структуры. Она всегда массивная, пронизана каналами, иногда разветвляющимися, контролируемые расположением стеллат. Каналы, округлые в сечении, расположены горизонтальными рядами. Диаметр каналов несколько крупнее пор наружной стенки (табл. X, 3; XII).

Рост. Он происходил путем увеличения меромов и за счет возникновения новых, располагающихся между существующими, увеличивая таким образом диаметр кубка. Такое вклинивание возникало спорадически. Закладка меромов происходила на наружной стенке, и рост был направлен к внутренней.

**Система.** Первые представители этой группы были найдены и описаны под названием *Calathium* еще в прошлом веке Э. Биллингом [Billings, 1865], который отнес их к кремневым губкам. Р. и Дж. Бедфорды [Bedford, Bedford, 1939] относили *Calathium* к *Archaeoscypha*; другие исследователи, как указывают Д.Ф. Туми и Дж.С. Ингелс [Toomey, Ingels, 1964], относили их к *Cnidaria*; сами же эти авторы определяют *Calathium* как квазигубку. Также ими было отмечено нахождение *Calathium* с *Archaeoscyphia* (*Porifera*). Д.Ф. Туми и Дж.С. Ингелс делают предположение, что *Calathium* стоит по своей организации ближе к археоциатам, чем к губкам. Д.Ф. Туми [Toomey, 1964] отмечает, что ассоциация *Calathium* уникальная, т.к. совместно с ними присутствует *Renalcis*.

В 1965 г. Е.И. Мягковой под названием *Soanites bimuralis* была описана форма, представленная многочисленным материалом из раннего ордовика Сибирской платформы. Е.И. Мягкова выделила самостоятельное семейство *Soanitidae*, положение которого в системе органического мира не было определено (*incerti ordinis*); тогда же было высказано мнение, что *Soanitidae* обладают специфическими чертами, на основании которых можно выделить более высокий таксон, чем семейство [Мягкова, 1965]. Позднее ею были опубликованы статьи, посвященные вопросам морфологии *Soanitida* [Мягкова, 1981б, 1984а] и их экологии [Мягкова, 1973], а также сравнению их с другими вымершими организмами — археоциатами, рецептакулитами и др. [Журавлева, Мягкова, 1972, 1974а,б; Нитецкий и др., 1981]. Е.И. Мягкова [1981, 1984а, б] сделала вывод, что эта группа должна быть выделена в самостоятельное крупное таксономическое подразделение — класс *Soanitida*. После знакомства с коллекциями *Calathium* из ордовика Северной Америки<sup>1</sup> она пришла к заключению, что род *Calathium* совершенно идентичен роду *Soanites*. Используя правило приоритета, она приняла название рода *Calathium* Billings, 1865, сохранив в то же время название семейства *Soanitidae* Miagkova, 1965 [Мягкова, 1984а].

Начиная с 1967 г. в многочисленных работах М.Г. Нитецкого неоднократно уделялось внимание морфологии, систематике и палеобиогеографии рода *Calathium*. Им было отмечено [Nitecki, 1969в] сходство формы кубка *Ischadites koenigi* с перевернутыми *Soanites*. В этой и других работах М.Г. Нитецкий [Nitecki, 1969а, б, с, d] принимает обратную прижизненной ориентировку кубка *Calathium*. Он называет *Calathium* двустенной водорослью с короткой или отсутствующей центральной осью и выделяет трибу *Calathieae*. (см. табл. 1). Отмечается, что у *Calathium* присутствуют стеллатные структуры, а наружная

<sup>1</sup> Была изучена коллекция *Calathium*, состоящая более чем из 50 экземпляров из различных местонахождений Северной Америки и подаренная Музеем ИГиГ СО АН СССР профессором Музея Естественной истории Филда М.Г. Нитецким (г. Чикаго, США).

поверхность подобна таковой у *Ischadites*. Он показал время существования *Calathium* в диапазоне от раннего ордовика до раннего силура (ниагара) и высказал мысль, что *Calathium* и *Soanites* — родственные группы. Наиболее полно род *Calathium* охарактеризован у этого автора в работе 1972 г. [Nitecki, 1972]. В ней дается система:

ОТРЯД *DASYCLADALES* PASCHER, 1931

СЕМЕЙСТВО *RECEPTACULITACEA* EICHWALD, 1860

Триба *Calathieae* Nitecki, 1969

Род *Calathium* Billings, 1865

Ориентировка кубка по-прежнему была принята обратная естественной. Приведены диагнозы трибы и рода.

В 1977 году М.Г. Нитецкий [Fisher, Nitecki, 1977] изменил свое представление о прижизненной ориентировке кубков *Calathium*, относимого им и Д. Фишером к *Receptaculitaceae*. Он признал за правильное положение кубка расположение широкого конца кверху. В совместных работах М.Г. Нитецкого и Д.Ф. Туми [Nitecki, Toomey, 1979a] подтверждается естественная ориентировка кубков рода *Calathium*, т.е. широким концом кверху. Авторы [Nitecki, Toomey, 1979a] предлагают развернутую классификацию класса *Receptaculitaphyceae* с указанием в ней места *Soanitidae* (см. табл. 1). Они высказывают мнение, что валидность концепции *Archaeata* продемонстрирована еще недостаточно убедительно, а род *Calathium* требует дальнейшего изучения. В следующей своей совместной работе М.Г. Нитецкий и Д.Ф. Туми [Toomey, Nitecki, 1979b] дают палеобиогеографическую характеристику рода *Calathium* и сопровождающих его форм, называя основными каркасостроителями иловых холмов *Pulchralamina spinosa* (по мнению авторов — *Coelenterata*), кремневых губок *Archaeoscyphia annulata* и *Renalcis* — *Epiphyton*. К.С. Кемпбелл и др. [Campbell et al., 1974] описали из нижнего силура Австралии новый род *Hexabactron*, который они отнесли к *Receptaculida* (триба *Receptaculiteae* Nitecki). Однако сами авторы указывают на сходство *Hexabactron* с родом *Calathium*. Возможно, что это первый представитель *Soanitida* в Австралии (см. рис. 39).

С. Черч [Church, 1974] дал палеоэкологическую характеристику пятнистых рифов штата Юты (США), содержащих *Calathium* в большом количестве. Этот автор обращает внимание на то, что прижизненная ориентировка кубков *Calathium* такова, что верхняя часть кубка была расширенной. Л. Альберштадт и К. Волкер [Alberstadt, Walker, 1976], изучая пионерные сообщества в среднеордовикском рифе Теннесси, отметили доминирующую роль *Calathium* как каркасостроителя.

С.З. Гуо [Guo, 1983] дал описание нового вида *Soanites delicatulus* и попутно определил свое отношение к пониманию родов *Soanites* и *Calathium* различных авторов. Рассматривая представления М.Г. Нитецкого [Nitecki, 1972a, p. 41] о том, что род *Calathella* Rauff, 1884 отличается от рода *Calathium* Billings, 1865 присутствием обширных ризоидных "корней", С.З. Гуо высказывает мнение, что *Soanites* и *Calatella* могут быть одним родом. Он допускает, что *Calathium*

мог являться связующим звеном между рецептакулитами и археоциатами, а также принимает точку зрения И.Т. Журавлевой и Е.И. Мягковой [1972] относительно выделения *Receptaculitida*, *Archaeocyatha* и других групп в самостоятельное царство *Archaeata*.

А.Ю. Журавлев и Т.А. Саютина [1985] при описании *Radiocyatha* Монголии высказывают мнение о большей близости *Soanitida* с *Radiocyatha*, чем с *Receptaculida*.

Система *Soanitida* представляется нам в следующем виде:

## КЛАСС SOANITIDA MIAGKOVA, 1981

### ОТРЯД SOANITIDEA MIAGKOVA, 1981

#### СЕМЕЙСТВО SOANITIDAE MIAGKOVA, 1965

#### Род *Calathium* Billings, 1965

Ниже дается характеристика этих таксонов.

## КЛАСС SOANITIDA MIAGKOVA, 1981

*Soanitida*: Мягкова, 1981б, с. 36; 1984б, с. 111.

**Диагноз.** Одиночные или колониальные, с радиальной симметрией, двустенные дивидуальные организмы. Наружная стенка относительно тонкая, подвержена разрастанию на всех стадиях развития кубка, в своей основе построена стеллатными четырехлучевыми структурами, расположенными в шахматном порядке. Интерваллюм заполнен радиальными, которые связывают наружную и внутреннюю стенки. Внутренняя стенка массивная, пронизана каналами, прямыми, реже разветвленными. Стеллаты обеих стенок совместно с радиалью образуют мером. На начальных стадиях роста кубка внутренняя стенка соединена губчатой массой с наружной стенкой. Центральная полость четко выражена, формируется по мере роста кубка. Выросты типа аморф. Радикатус массивный.

**Сравнение.** От класса *Receptaculida* отличается наличием большого количества выростов, в которых зарождаются новые кубки. От класса *Radiocyatha* отличается отсутствием незастеров или археастеров и наличием выростов.

**Состав.** Один отряд *Soanitidea* Miagkova, 1981.

**Распространение.** Ордовик—силур, СССР, Северная и Южная Америка, Азия, Австралия.

### ОТРЯД SOANITIDEA MIAGKOVA, 1981

*Soanitidea*: Мягкова, 1981б, с. 36.

**Диагноз.** Совпадает с диагнозом класса.

**Сравнение.** Единственный отряд *Soanitidea* Miagkova, 1981.

**Состав.** Отряд представлен одним семейством *Soanitidae* Miagkova, 1965.

**Распространение.** См. распространение класса.

Soanitidae: Мягкова, 1965, с. 18

Soanitaceae: Nitecki, Toomey, 1979a, p. 728.

**Диагноз.** Кубки узкоконические, рогообразные, субцилиндрические, с отчетливо выраженными двумя пористыми стенками. Поры наружной и внутренней стенок размещены в горизонтальные ряды, образуются на контакте двух соседних прилегающих друг к другу меромов, расположенных в шахматном порядке. Основанием стенок служат стеллатные структуры, четыре рыбы которых расположены чаще под прямым углом по отношению друг к другу. Внутренняя стенка массивнее наружной. Центральная полость открыта кверху. Выросты типа аморф. Радикатус массивный.

**Сравнение.** Единственное семейство в составе отряда.

**Замечания.** Для семейства Soanitidae продолжительное время типичным считался род Soanites [Мягкова, 1965]. К настоящему времени отношение к названию типового рода изменилось в связи с тем, что произведена сравнительная ревизия двух родов — Soanites Miagkova, 1965 и Calathium Billings, 1865 [Мягкова, 1984a]. Оба рода оказались тождественными, и по приоритету было оставлено название Calathium Billings, данное еще в 1865 году.

Требуется ревизия видов этого рода. Вполне возможно, что к семейству Soanitidae после ревизии и доизучения нужно относить род Нехабастрон, выделенный на не очень большом количестве экземпляров, но обладающий такими ведущими признаками, как пористость обеих стенок, близким строением мерома и т.д.

**Состав.** Семейство представлено родом Calathium Billings, 1865. В литературе изредка упоминается род Calathella Rauff, 1894 [Nitecki, 1972a; Guo, 1983], однако Calathella является синонимом Calathium Billings.

**Распространение.** См. распространение класса.

**Геологическая история, географическое распространение.** Soanitida известны начиная с верхней половины нижнего ордовика до верхов силура. Особенно широко они распространены в нижнем ордовике. Известны они из многих районов США, Сибири, Малайзии, Китая. В Советском Союзе находки ордовикских Soanitida известны с Сибирской платформы (Норильское плато и бассейн р. Мойеро) и с левобережья р. Колымы.

**Палеоэкология.** В средне- и позднекембрийских, а также в раннеордовикских экосистемах возрождаются водорослево-строматолитовые органогенные сооружения. В раннем ордовике некоторые строматолитовые органогенные постройки содержали совместно с Calathium и губок [Rigby, 1971]. Со второй половины раннего ордовика активными биогермостроителями вместе с цианобактериями и губками становятся Soanitida (род Calathium). Они существовали в различных обстановках, но большинство их находок приурочено к органогенным известнякам (серым, темно-серым), богатым органическим веществом, и красноцветам с большим количеством оолитов.

На Сибирской платформе море, в котором обитали Soanitida, образуемая совместно с другими организмами биогермы, было

теплым и характеризовались тропическими или субтропическими условиями. Основным доказательством этому служит разрез верхней части нижнего ордовика в бассейне р. Мойеро [Мягкова и др., 1977]. Его характеристика удивительно близко совпадает с характеристикой условий "сабхи", описанных для конкретного нижнеордовикского разреза о-ва Элсмир в Канадском Арктическом архипелаге [Mossop, 1979]. Современные образования, возникшие в условиях сабхи, известны в Персидском заливе. Сабха, установленная в разрезе по р. Мойеро, указывает на предельную мелководность этой части раннеордовикского бассейна, близкое расположение береговой линии и на способность к существованию *Soanitida* в условиях повышенной солености, где они процветали совместно с цианобактериями. В этой обстановке биогермы, построенные выделявшими известь цианобактериями, *Soanitida* и губками, являются замкнутыми экосистемами.

Обращает на себя внимание факт своеобразной ассоциации *Soanitida* с цианобактериями. Цианобактерии, образстая кубки *Soanitida*, не закрывали полностью поры наружной стенки и не встречались в центральной полости. Они, возможно, выполняли иногда роль сита, предохраняя кубок от воздействия грубого материала.

На территории Северной Америки *Soanitida* существовали в приливо-отливной зоне, что подтверждается наличием в нижнеордовикском разрезе Центрального Техаса кремневых оолитов, волноприбойных знаков и трещин усыхания. Такая характеристика указывает на мелководье, а присутствие "солевых структур" — на повышенную соленость [Тоомей, 1964], что говорит о близости условий существования *Soanitida* Сибирской платформы и Северной Америки.

Иловые холмы (биогермы р. Мойеро), в создании которых принимали участие *Soanitida*, были не крупные, примерно от 0,5 до 3 м высотой и до 7 м в диаметре. По количественному соотношению присутствующих биогермостроителей постройки неодинаковы: одни из них были представлены столбчатыми строматолитами, *Soanitida* и губками *Archaeoscyphia*, другие — желвакообразными строматолитами и *Soanitida*. Сопутствующими организмами являлись трилобиты, ракообразные *Tolmachovia concentrica* Kob., головоногие. *Soanitida* были составным элементом пионерного сообщества и в то же время могли существовать на вершине иловых холмов [Мягкова, 1973].

Л.Н. Альберштадт и К. Волкер [Alberstadt, Walker, 1976] при изучении биогермных построек с *Soanitida* на р. Элк (на границе штатов Теннесси и Алабамы в США) рассмотрели четыре стадии развития их во времени. Стадия стабилизации характеризуется развитием в основном инкрустирующих мшанок, *Calathium*, губок, водорослей и иглокожих. *Soanitida* — каркасостроители — существовали в условиях высокой энергии, создавая структуры, выдерживающие действие волн.

Как указывает С. Черч [Church, 1974], высота биогермов, основным каркасостроителем которых был *Calathium*, достигала 1,5 м над субстратом, что отвечало мощности межбиогермных слоев в 10—15 см.

**Заключение.** *Soanitida*, как любая тупиковая группа, исчезая, фиксирует определенный этап развития органического мира, в данном случае она зафиксировала стадию дивидуального состояния. Свое-

образии этой группы особенно ярко усматривается в пластичности форм существования и способности перехода от одной формы к другой. Эта специфичность *Soanitida* подтверждает необходимость выделения их в самостоятельный крупный таксон.

*Soanitida* хорошо определяют возрастной диапазон пород, содержащих их остатки, прекрасно характеризуют палеоэкологическую обстановку мелководья, в которой существовали.

В дальнейшем при исследовании этой группы следует сосредоточить внимание на изучении начальных стадий возникновения кубков, а так же более полно исследовать скелетные образования под электронным микроскопом. Нужна тщательная ревизия форм на видовом уровне.

## КЛАСС RECEPTACULIDA

*Receptaculida* — вымершие многоклеточные бентосные морские организмы примитивной организации, дивидуальные, с различной формой тела (табл. XIII, 1, 2, 3; табл. XIV, 1; XVII, 2). Основным элементом в строении карбонатного скелета являлся производный мероцела — мером [Fisher, Nitecki, 1978]. Он состоял из стеллатных структур, соединенных радиально (рис. 36). Им свойственны выросты типа стратумов и аморф, реже — крассат.

*Receptaculida* существовали со среднего ордовика до перми. Расцвет их падает на ордовик и девон, в отложениях карбона и перми известны единичные находки.

**Морфология.** Для *Receptaculida* она по сей день трактуется различными исследователями неоднозначно, что говорит о неполном знании функциональной роли основных составляющих элементов скелета у представителей этой группы. За последние десятилетия много было уделено внимания изучению поверхностной ромбоидальной структуры наружной стенки [Fisher, Nitecki, 1982a], хотя в силу пластичности организмов она весьма изменчива.

**Размеры.** Диаметр кубков *Receptaculida* меняется от единиц до сотен миллиметров, высота достигает 200 мм. Максимальные известные размеры до 800 мм в поперечнике. Крупные формы были распространены в ордовике в отложениях межбиогермных фаций в условиях, где рост их не был стеснен. Так, на Урале в ордовикских отложениях был встречен фрагмент кубка (*Receptaculites meandriiformis* Ivanov) в виде пластины до 800 мм протяженностью, с четко выраженными наружной и внутренней стенками, с хорошо представленными радиальными [Иванов, Мягкова, 1955].

**Форма.** Внешняя форма кубков *Receptaculida* весьма пластична; они варьируют от правильно шарообразных, грушевидных, конусоподобных до меандрирующих (табл. XIII; XIV, 1a; XVII, 2). Последние представлены волнообразными пластинчатыми выростами — стратумами у которых невозможно отличить наружную стенку от внутренней. Остатки крупных кубков *Receptaculida* (главным образом из рода *Receptaculites*) в большинстве своем встречаются в обломках, и их форма не всегда реконструируема; мелкие сохраняются хорошо



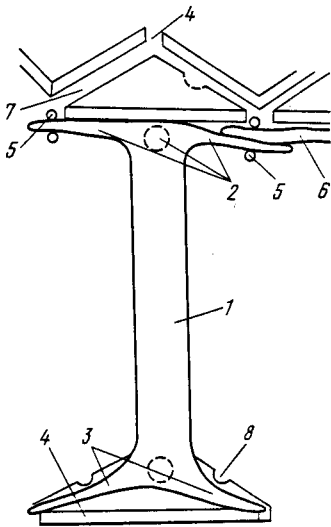


Рис. 36. Мером Resceptaculida, продольное сечение

1 — радиаль, 2—3 — скелетная структура стенки: 2 — наружной, 3 — внутренней; 4 — фасета; 5—6 — поперечное сечение реб: 5 — продольных; 6 — поперечных; 7 — щель между фасетами; 8 — поры между скелетами внутренней стенки (4—6 — отвечают головке мерома)

и имеют обычно форму, близкую к шарообразной. Выросты представлены как часть общего скелета у Resceptaculites poelmi Miagkova [Мягкова, 1981a] в виде своеобразных аморф (табл. XIV, 1). Выросты типа красст обычно облекают радиали. Все разновидности выростов асимметричны, не повторяют полностью тип симметрии кубка и являются показателями особого состояния дивидуального организма.

**Симметрия.** Для представителей Resceptaculida (как организмов с сидячим образом жизни) характерна радиальная симметрия.

**Индивидуальность, дивидуальность и колониальность.** У Resceptaculida, как и у многих организмов с низкой степенью интеграции, индивидуальность выражена нечетко и определяется группой клеток, объединенных в мероцел, выделяющий скелетный элемент — мером [Мягкова, 1985]. Более отчетливо выражено дивидуальное состояние, представленное разнообразными кубками. Колониальность Resceptaculida на более высоком уровне усложнения организма наблюдается исключительно редко [Журавлев, Нитецкий, 1985] (табл. XVII, 1).

**Способ прикрепления.** В связи с тем, что среди Resceptaculida редко встречаются полные экземпляры, имеется мало данных о способе их прикрепления. Одни исследователи [Сушкин, 1958] говорят о стеблевидном отростке, другие [Fisher, Nitecki, 1977] о корникуле — начальной стадии в виде выступа, окруженного вдавленностью. По-видимому, блюдцеподобные и ширококонические формы могли лежать свободно на илистых грунтах. Нередко наблюдаются искривленные кубки, лежащие на боку. Падение их при жизни может быть объяснено, кроме других причин, и слабым прикреплением (табл. XVII, 2).

**Скелет.** Все Resceptaculida имели карбонатный скелет, представленный наружной и внутренней стенками, радиальями, заполнявшими интерваллюм, и различными выростами. У Resceptaculida нет разнообразия в строении скелетного вещества. Скелет относительно однороден и состоит из мелких зерен кальцита. Просмотр материала под электронным микроскопом позволил получить основные характеристики гранулярной микроструктуры скелета Resceptaculida.

Под оптическим микроскопом (NU-2) при значительных увеличениях на участках, соответствующих щелям (наблюдаемым в элект-

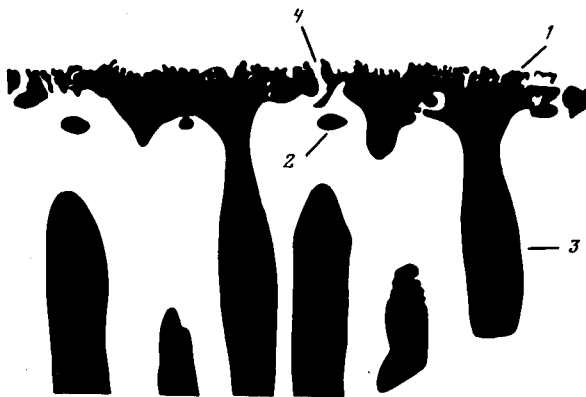


Рис. 37. Часть поперечного сечения кубка *Receptaculites*, шлиф,  $\times 3$  (ордовик, Сеттэ-Дабан, сборы А.В. Каныгина, 1965 г., обр. 6563а; колл. ИГиГ 758/7)

1 — внешняя поверхность наружной стенки, видны неровные поверхности фасет; 2 — рыбы стеллатных структур в поперечном сечении; 3 — радиаль мерома; 4 — шель между фасетами

ронном микроскопе), располагаются сгустки измененного органического вещества. Основная микроструктура, выраженная крупными кристаллами (200 мкм), является вторичной, и потому при более сильных увеличениях сквозь них видны более мелкие изометричные зерна, окруженные органическим веществом. Тем самым микроструктура *Receptaculida* приближается к микроструктуре *Euarthraeocyatha* и *Aphrosalpingata*. Возможно, участки, занятые органическим веществом и видимые в оптический микроскоп (NU-2), под электронным микроскопом выражены пустотами, образованными в результате протравливания образца при подготовке к исследованию.

Основным скелетным элементом кубка *Receptaculida* является мером, выделяемый мероцелом (группой клеток) (см. рис. 36). Совокупность этих элементов создает кубок. Мером состоит из стеллатных структур, соединенных радиалью (рис. 37).

Стеллатная структура сооружена четырьмя рибами, размещенными почти под прямым углом или под углом  $60^\circ$  друг к другу (рис. 38). Стеллатные структуры являются основой (арматурой) наружной и внутренней стенок, они расположены перпендикулярно к радиалам. Над крестом стеллат наружной стенки надстраивается фасета, она формируется не сразу. Вначале возникают дополнительные лучики между рибами и над ними, а на эти дополнительные лучи наслаивается скелетный карбонатный материал, создавая фасету, несколько выпуклую кнаружи. Фасета и стеллатная структура образуют головку мерома (рис. 39). Прилегая плотно друг к другу головки меромов образуют наружную стенку и наружную поверхность кубка (см. рис. 38).

Стеллатные структуры, образующие арматурную решетку наружной стенки, располагаются в шахматном порядке на поверхности кубка. Одни рибы у стеллаты (противоположные друг другу) ориентированы вдоль кубка, другие две направлены поперек кубка (см. рис. 37). Те рибы, которые имеют продольную ориентировку, располагаются так: нижняя риба стеллаты верхнего ряда проходит под параллельно

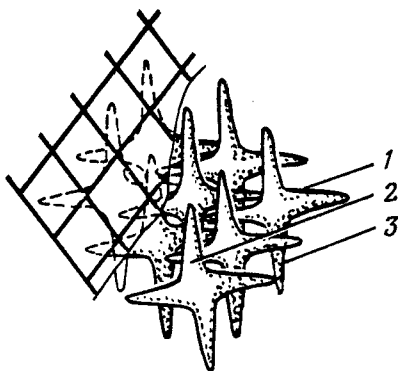


Рис. 38. Расположение стеллатных структур наружной стенки у Resectaculida [Foster, 1973, fig. 2]

1 — поперечные рыбы, 2 — продольные верхние рыбы, 3 — продольные нижние рыбы

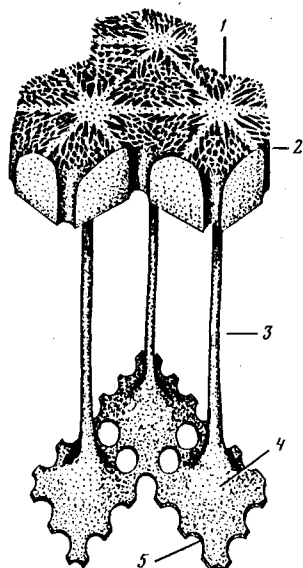


Рис. 39. Строение меромов у Hexabactron, реконструкция, вид сбоку и сверху на группу меромов [Campbell et al., 1974, fig. 5]

1 — фасета, 2 — головка мерома, 3 — радиаль, 4 — стеллата внутренней стенки, 5 — поры внутренней стенки

расположенные концы поперечных рыб нижних соседних стеллат; верхняя рыба верхнего ряда ложится сверху на параллельные концы поперечных стеллат следующего ряда (см. рис. 38). По причине перекристаллизации скелетного вещества у Resectaculida поры наружной стенки различаются обычно только в шлифах.

**Наружная стенка.** У Resectaculida она с внешней стороны покрыта фасетами различного очертания — от ромбовидных, гексагональных до прямоугольных. Величина, форма и число фасет варьируют у различных экземпляров (табл. XV, 1). Сочетание на поверхности кубка продольных и поперечных рядов фасет создает еще и видимость спиральных рядов (табл. XIV, 2; XV, 2).

**Интерваллюм.** Пространство между наружной и внутренней стенками может быть непостоянным по своей ширине у одного и того же экземпляра (табл. XVI, 1). Интерваллюм заполнен радиалами. Радиали — круглые в сечении, диаметром 0,2—3 мм, расположены в шахматном порядке, соединяют наружную и внутреннюю стенки. Длина их непостоянна и зависит от ширины интерваллюма (табл. XV, 3; XVI).

**Внутренняя стенка.** Так же как и наружная, она образована стеллатными структурами, состоящими каждая из четырех рыб. Угол между стеллатными структурами и радиалами всегда прямой [Сушкин, 1958]. Внутренняя стенка всегда пористая (табл. XIV, 3).

**Верхний край кубка.** У представителей Resectaculida грушевидной (или близкой к шаровидной) формы, он образовывался за счет сужения

интерваллюма и уменьшения диаметра центральной полости (табл. XVIII, 1); у более крупных ширококонических форм верхний край кубка обычно не сохраняется.

Рост. У кубков *Receptaculida* он осуществлялся так же, как у *Soanitida* — за счет возникновения новых меромов, располагавшихся между существующими, и за счет увеличения отдельных меромов. Возникали новые меромы на наружной стенке и росли в сторону внутренней (табл. XVI, 1, 2).

**Система.** Собственно *Receptaculida* стали известны еще полтора века назад. За это время их представителей относили ко многим, далеко отстоящим в систематическом отношении группам организмов: от *Protista* до высших растений. Так, Р. Кеслинг и А. Грэхем [Kessling, Graham, 1962] приводят таблицу, из которой видно, что из 50 описаний (с 1939 по 1960 г.) род *Ischadites* Murchison в 16 публикациях был отнесен к губкам, в 7 — к простейшим, два раза — к водорослям и 25 — к группе неопределенного систематического положения.

Начало изучения *Receptaculida* ранее было принято считать с работы французского палеонтолога И.Л.М. Дефранса [Defrance, 1827], который предложил название рода "Receptaculite"; однако название рода *Receptaculites*, как показал М.Г. Нитецкий [Nitecki, 1972a], вошло в литературу, начиная с работ Г. Дешайе [Deshayes, 1828]. Более чем за полтора века, прошедших со времени первых упоминаний и описаний *Receptaculida*, было написано относительно немного стратиграфических и палеонтологических работ, посвященных этой группе.

Историю изучения *Receptaculida* можно разделить на три периода. Первый начался в двадцатых годах XIX столетия и характеризовался на раннем своем этапе упоминанием отдельных находок и первыми описаниями. К этому времени относятся работы С. Куторги [Kutorga, 1842], который описал находки рецептакулид с Алтая как растения высокой организации — *Zammia*. В тот же период Э. Эйхвальд описал из ордовика Прибалтики *Tetragonis* Eichwald, выделив одновременно семейство *Receptaculitidae* [Eichwald, 1860]. Во второй половине XIX столетия были проведены более полные исследования *Receptaculida* [Gümbel, 1876; Hinde, 1884; Rauff, 1892].

Наиболее полное и морфологически обстоятельное описание этой группы дал Г. Рауфф [Rauff, 1892]. Суммируя результаты исследования своих предшественников и пересмотрев ранее сделанные определения, он написал блестящую работу по морфологии *Receptaculida*; и все же даже такой обстоятельный анализ не привел его к окончательному решению относительно положения их в существовавшей тогда системе животного и растительного миров.

В течение второго периода изучения этой группы, в первой половине нашего столетия, публикуются немногочисленные отдельные статьи, приводятся упоминания о *Receptaculida* в учебной и справочной литературе. Эти сведения не внесли сколько-нибудь существенных изменений в представления об этой группе [Bassler, 1915; Циттель, 1934; и др.].

Третьим периодом изучения *Receptaculida* следует считать период, начавшийся в 1955 г. работой М.В. Лобенфелса и длящийся до наших

дней. В классификации *Receptaculida*, предложенной М.В. Лобенфелсом [Laubenfels, 1955], выделялось одно семейство *Receptaculitidae* в составе 11 родов; из них только роды *Receptaculites* и *Ischadites* могут считаться валидными. Более высокие таксоны им не устанавливались.

В эти же годы в палеонтологической литературе появилось значительное число работ, в которых приводятся новые морфологические описания, дается ревизия группы, предлагаются различные типы классификации, ставится вопрос о положении *Receptaculida* в системе органического мира [Сушкин, 1958, 1962; Easton, 1960; Byrnes, 1968; Nitecki, 1967—1977; Rietschel, 1969, 1977; Nitecki, Toomey, 1979a, b; Finney, Nitecki, 1979; Нитецкий и др., 1981; Мяжкова, 1981a, 1985; Fisher, Nitecki, 1982a, b; Rietschel, Nitecki, 1982, 1984; Журавлев, Нитецкий, 1985; и др.].

М.А. Сушкин [1958] провел тщательное изучение морфологии скелета *Receptaculida*, в частности изучение решетки внутренней стенки, присутствие которой иногда ставится под сомнение. На основании полученных результатов он отметил родственную связь *Receptaculida* и *Archaeosyatha*, сравнил их с губками и пришел к выводу, что они должны быть выделены в самостоятельный класс *Squamiferida* (*Receptaculida*), который содержит единственный отряд *Receptaculitida*, объединяющий одно семейство и 10 родов. Предложенная им классификация выглядит следующим образом [Сушкин, 1962]:

#### PORIFERA INCERTAE SEDIS

### КЛАСС *SQUAMIFERIDA* (*RECEPTACULIDA*) SUSCHKIN, 1962

#### ОТРЯД *RECEPTACULITIDA* SUSCHKIN, 1962

#### СЕМЕЙСТВО *RECEPTACULITIDAE* EICHWALD, 1860

#### Род *Receptaculites* DeFrance, 1827

#### *Ischadites* Murchison, 1839

#### *Acanthochonia* Hinde, 1884

#### *Sphaerospongia* Pengelly, 1861

#### *Sphaeronites* Phillips, 1841

#### *Cerionites* Meek et Worthen, 1868

#### *Dictyocrinus* Hall, 1859 (*Dictyocrinites* Hall) 1859

#### *Anomaloides* Ulrich, 1878

#### *Pasceolus* Billings, 1857

Для родов *Receptaculites* DeFrance и *Ischadites* Murchison М.А. Сушкин приводит диагнозы, названия остальных родов только упоминает. Он не нашел возможным включить род *Cyclocrinites* Eichwald в состав *Receptaculida*. Существенное отличие его классификации от классификации М.В. Лобенфелса [Laubenfels, 1955] заключается в выделении таксонов высокого ранга. Он выделил новый отряд *Receptaculitida* и класс *Squamiferida*, а М.В. Лобенфелс не дал таксонов выше семейственного ранга.

Позднее В. Истон [Easton, 1960], не выводя *Receptaculida* из типа *Porifera*, высказал интересную мысль, что не исключено отнесение

этой группы к особому таксону высокого ранга — к типу или даже царству. Кроме весьма общей морфологической характеристики, В. Истон обратил внимание на пути циркуляции воды у *Receptaculida* — через стенки и центральную полость, отмечая, что доступ воды должен происходить между фасетами. Он также подчеркнул значение *Receptaculida* как пороодообразователей в среднем ордовике (трентон) и их стратиграфическое значение для этого диапазона.

Р. Кеслинг и А. Грэхем [Kesling, Graham, 1962] на примере описания *Ischadites iowensis* (Owen) обосновывали принадлежность рода *Ischadites* к дазикладиевым водорослям и вели описание в водорослевой терминологии. Они называли радиали ветвями, поперечные сечения стеллатных риб рассматривали как гаметоцисты, кубок (у них таллом) дали в перевернутом виде, получив замкнутую внутреннюю полость и назвав ее центральной осью. Авторы предположительно считали, что *Ischadites* прикреплялись ризоидными выростами.

Значительной работой, привносящей интересные данные, представляется статья Дж. Бирнса [Byrnes, 1968], написанная на основании изучения австралийского материала. Этот исследователь высказал мысль, что из 10 родовых и 67 видовых наименований, которые относятся к *Receptaculida*, только роды *Receptaculites* и *Sphaerospongia*, вероятно, не имеют синонимов, а остальные 7 родов воспринимаются как синонимы рода *Ischadites*.

Дж. Бирнс считает, что эта группа принадлежит к водорослям и определяет водорослевую природу рецептакулитных организмов, исходя из обратной ориентировки их кубков. Он подчеркнул неясность таксономической позиции *Receptaculida* и высказал мысль, что их карбонатный скелет был внешним. Он категорически исключает присутствие у них гаметоцита, за которые приняты в разрезе поперечные сечения риб [Kesling, Graham, 1962]. Дж. Бирнс выделяет новый подрод *Neoischadites*, в основном отличающийся от *Ischadites* присутствием под фасетой только трех лучей стеллатной структуры.

В том же году появилась работа А.Г. Мюллера [Müller, 1968], в которой он довольно детально разбирает морфологию *Receptaculida*, анализирует различные взгляды на систематическое положение группы и утверждает, что попытка присоединить их к какой-либо уже известной группе животных, несмотря на интенсивные усилия, безуспешна. Автор указывает, что сходство с археоциатами оспаривается, и считает, что речь идет о своеобразной беспотомственной группе животных, которая должна быть в системе органического мира расположена между *Porifera* и *Archaeocyatha*. На основании сказанного А.Г. Мюллер повышает ранг *Receptaculida* до отряда<sup>1</sup>.

М. Фостер [Foster, 1973] на основании детального изучения *Ischadites mammilaris* (Walcott) высказала ряд общих положений относительно группы *Receptaculida*. Она предполагает прижизненную мягкость скелета с последующим его обызвествлением, отрицает ориентировку кубков замкнутым узким концом кверху и допускает, что *Receptaculida* могут представлять собой вымерший тип, не родствен-

<sup>1</sup> По-видимому, А.Г. Мюллеру не были известны работы М.А. Сушкина [1958, 1962].

ный ни губкам, ни водорослям, с характерными чертами обоих; не исключено, что *Receptaculida* — отдельная промежуточная линия эволюции между этими двумя царствами.

Весьма интересной в изучении *Receptaculida* оказалась работа группы исследователей — К.С.В. Кэмпбелла, Д.Дж. Голловея и В.Д. Смита [Campbell et al., 1974], посвященная описанию своеобразного рода *Hexabactron* из силура Австралии. Описывая подробно морфологию этого рода, авторы отмечают, что внешняя форма, присутствие внутренней и наружной стенок, расположение головок, колонок (радиалей) и ножек у меромов и наличие ручек (стеллат) — все это указывает на родство с *Receptaculitaceae* (см. рис. 39). Одновременно они обращают внимание на сходство *Hexabactron* с представителями трибы *Salathieae* (в настоящей работе — *Soanitidae*) по внешней форме и заостренному концу тела. В качестве главного отличительного признака от *Receptaculida* авторы принимают пористость обеих стенок. Кубок они ориентируют широким концом вниз. По-видимому, это должно послужить причиной пересмотра принадлежности рода к *Receptaculitaceae* и отнесение его в семейство *Soanitidae*.

В 1981 г. появилась работа Х. Таппан [Tappan, 1981], в которой еще раз подчеркивается дискуссионность систематического положения *Receptaculida*. Х. Таппан первая признала приоритет М.А. Сушкина в обосновании таксона *Receptaculida* в ранге отряда.

Особого внимания заслуживают работы З. Ритшеля и М.Г. Нитецкого, посвященные *Receptaculida* (см. табл. 1). З. Ритшель [Rietschel, 1969] дает обстоятельную морфологическую характеристику группы, уделяя особое внимание изучению внешней поверхности наружной стенки *Receptaculida*, описывает строение табличек (фасет), объясняет способ их роста, подробно анализирует структуру меромов и отдельных их частей. Он считает, что корпус *Receptaculida* был закрытым, а рост его осуществлялся из особой точки роста в верхней части корпуса, что и подтверждает, по его мнению, их растительную природу. З. Ритшель предполагает, что если не рассматривать кубок *Receptaculida* как колонию меромов, то надо допустить в меромах и в центральной полости присутствие органической ткани, которая связывала бы меромы. Он также считает, что меромы обывествлялись иначе, чем боковые ветви зеленых водорослей *Dasycladaceae*. Одновременно он подчеркивает, что *Receptaculida* не имели никаких следов репродуктивных органов, и обращает также внимание на тот факт, что все попытки отнести *Receptaculida* к какой-либо группе представителей царства *Animalia* не увенчались успехом, а также подчеркивает, что отнесение *Receptaculida* к *Porifera* не выдерживает критики [Rietschel, 1969]. В то же время он делает предположение, что если *Receptaculida* не имели близкой родственной связи с губками, то можно отнести их к изолированной ветви животных. В последующих работах З. Ритшель [Rietschel, 1977; Rietschel, Nitecki, 1982, 1984] сосредоточивает внимание на том, что *Receptaculida* не могут быть *Dasycladaceae*, однако от их водорослевой природы он не отказывается (см. табл. 1).

Начиная с 1967 г. М.Г. Нитецкий изучал *Receptaculida* как дазикладиевые водоросли. В 1972 г. он высказал мнение, что для разделения

этой группы на семейства следует использовать такой признак, как расположение радиалей по отношению к главной оси таллуса. При выделении триб М.Г. Нитецкий учитывал не только расположение радиалей, но и степень обызвествления их и присутствие или отсутствие ризоидов прикрепления. При установлении родовых категорий важное значение имеют, с его точки зрения, признаки, которые сильно варьируют (форма тела, форма фасет) и детали анатомии "головок". Виды, как считал М.Г. Нитецкий, должны различаться внутренней анатомией скелета: формой радиали и сложностью стеллатных структур. Придерживаясь мнения о дазикладиевой природе *Receptaculida*, М.Г. Нитецкий [1967—1977] (см. табл. 1) в качестве доказательств приводил: 1) обратную прижизненную ориентировку кубков представителей родов *Ischadites* и *Calathium*, когда нижний заостренный конец принимался за верхний край кубка [Nitecki, 1972a, b]; при такой ориентировке кубок *Receptaculida* "становился" замкнутым, центральная полость называлась центральной осью, что характерно для *Dasycladales*; 2) наличие выделяемых им гаметангий; 3) описание морфологических элементов в дазикладиевой терминологии.

Через несколько лет М.Г. Нитецкий вместе с Д.К. Фишером [Fischer, Nitecki, 1977] принял новую точку зрения на прижизненную ориентировку *Receptaculida*, а именно: он признал, что они своей широкой апикальной частью кубка всегда были обращены кверху. В более поздних работах М.Г. Нитецкий совместно с Д.Ф. Туми [Nitecki, Toomey, 1979a] изменил мнение о систематическом положении *Receptaculida*: авторы отнесли их уже не к *Dasycladales*, а к другим зеленым водорослям (тип *Chlorophyta*, в ранге класса *Receptaculitales* Weiss, 1954). Двумя годами позднее М.Г. Нитецкий с соавторами [Нитецкий и др., 1981] на примере сравнения *Soanites bimuralis* и *Dokidocyathus lenaicus* провели анализ сходства *Arachaeocyatha* и *Receptaculita* и пришли к выводу о возможности включения обеих групп в таксон высокого ранга *Archaeata*.

В работе М.Г. Нитецкого и Д. Фишера [Fisher, Nitecki, 1982a] предлагается "стандартизация" некоторых морфологических черт *Receptaculida*<sup>1</sup>. С этой целью авторы вводят своеобразную терминологию для отдельных морфологических элементов. Они считают, что на настоящем этапе исследований нельзя определить, какой конец кубка был обращен к субстрату. В следующей их совместной работе [Fischer, Nitecki, 1982b], представленной в виде доклада "Проблема анализа родственных отношений рецептакулитов" на III съезде североамериканских палеонтологов, дано развернутое сравнение *Receptaculida* с *Porifera*, *Amphospongiae*, *Radiocyatha*, *Cyclocrinatae* и *Dasycladales*. В итоге такого сопоставления авторы подтвердили свой вывод, что *Receptaculida* имели с водорослями более тесные родственные связи, чем с губками или другими группами.

В том же году М.Г. Нитецкий и З. Ритшель [Rietschel, Nitecki, 1982] отметили, что *Receptaculida* трудно интерпретировать как животных,

<sup>1</sup> Под стандартизацией авторы термина понимают при радиальной симметрии *Receptaculida* ориентацию их в прижизненном положении.



а Archaeocyatha — как водоросли, и сделали заключение, что таксономическое положение этих групп не решено, а отношение к Archaeata недостаточно понятно. Интерпретация близости Archaeocyatha и Receptaculida (на основе морфологии Calathium) сочтена ими ошибочной (см. выше). В следующей совместной работе [Rietschel, Nitecki, 1984], говоря о незнании точной природы репродуктивных органов у Receptaculida, эти же авторы решили, что не могут приписать Receptaculida какую-либо степень сходства с другими специфическими группами Thallophyta (см. табл. 1). А.Ю. Журавлев и М.Г. Нитецкий [1985], посвящая свою статью сравнительной морфологии Archaeocyatha и Receptaculita, настойчиво проводят мысль об отсутствии родства между этими группами и считают, что на этом основании не следует выделять крупных таксонов.

Е.И. Мягкова опубликовала материалы, касающиеся истории изучения Receptaculida [Мягкова, 1977], описания нового вида Receptaculites roelmi [Мягкова, 1981a) и систематического положения группы в органическом мире; она же предложила выделение самостоятельного таксона — типа Receptaculita [Мягкова, 1985].

В настоящей работе принята следующая система Receptaculida:

## КЛАСС RECEPTACULIDA SUSCHKIN,

1962, EMEND. MIAGKOVA

ОТРЯД RECEPTACULITIDA SUSCHKIN, 1962

СЕМЕЙСТВО RECEPTACULITIDAE EICHWALD, 1860

Род Receptaculites Deshayes, 1828

Fisherites Finney et Nitecki, 1979

Ischadites Murchison, 1839

?Hexabactron Campbell, Holloway et Smith, 1974

Ниже дается характеристика этих таксонов.

## КЛАСС RECEPTACULIDA SUSCHKIN, 1962

Squamiferida: Сушкин, 1958, с. 14; 1962, с. 81.

Receptaculita: Друшиц, 1974, с. 163.

Receptaculitaphyceae: Nitecki, Toomey, 1979a, p. 728.

**Диагноз.** Дивидуальные, двустенные, с центральной полостью организмы с хорошо выраженной наружной стенкой, с четкими стеллатами; интерваллюм заполнен радиальными различной толщины, внутренняя стенка бывает слабо обызвествлена (также со стеллатами) или не обнаруживается. Стеллатные структуры состоят из четырех или шести реб. Основной скелетный элемент — мером.

**Сравнение.** От классов Soanitida и Radiocyatha отличаются отсутствием незастеров или археастеров и обильных выростов типа аморфа, из которых возникали кубки.

**Замечания.** М.А. Сушкин [1958, 1962], выделяя класс Squamiferida, использовал название Receptaculida лишь как второе. Учитывая высказывания многих исследователей [Nitecki, Toomey, 1979a; и др.], за традиционное название, идущее от рода Receptaculites, здесь принято

Receptaculida. В.В. Друщиц [1974], принимая название класса Receptaculita, сомневался только в ранге этого таксономического подразделения. Название класса Receptaculitaphyceae Nitecki et Toomey [Nitecki, Toomey, 1979a, b] неприемлемо по причине отнесения этими авторами данной группы к растительному миру.

Состав. Один отряд Receptaculitida Suschkin, 1962

Распространение. Ордовик—пермь, встречается на всех континентах, кроме Антарктиды.

#### ОТРЯД РЕСЕРТАКУЛИТИДА СУШКИН, 1962

Receptaculitida: Сушкин, 1962, с. 83; Müller, 1968, S. 5.

Receptaculitales: Rietschel, 1969, p. 506; Nitecki, Toomey, 1979a, p. 728.

Диагноз. Совпадает с диагнозом класса.

Сравнение. Единственный отряд Receptaculitida Suschkin, 1962.

Состав. Единственное семейство Receptaculitidae Eichw., 1860.

Распространение. См. распространение класса.

#### СЕМЕЙСТВО РЕСЕРТАКУЛИТИДАЙ ЭЙХВАЛД, 1860

Receptaculitidae: Eichwald, 1860; Сушкин, 1958, с. 14, 1962, с. 83; Müller, 1968, S. 8.

Receptaculitaceae: Byrnes, 1968, p. 374; Rietschel, 1969, S. 505; Nitecki, 1972a, p. 33; Nitecki, Toomey, 1979a, p. 728.

Tettragonaceae: Rietschel, 1969, S. 506.

Ischaditidae: Murchison, 1839, p. 697; Müller, 1968, S. 9.

Диагноз. Форма кубка от конической, чашеподобной, узкоконической, воронкообразной до шаровидной; размеры — от единиц миллиметров до 800 мм. Кубок двустенный, реже одностенный. Интерваллюм заполнен радиальными, которые совместно со стеллатами образуют меромы. Фасеты субквадратные или субромбические.

Сравнение. Единственное семейство Receptaculitidae Eichwald, 1860.

Замечание. Выделенное З. Ритшелем [Rietschel, 1969] семейство Tettragonaceae (см. синонимику) не подкреплено диагнозом, и, кроме того, следует иметь в виду, что ревизии рода Tettragonis Eichwald, 1842 не было проведено. По поводу этого рода в литературе имеются противоречивые сведения. Так, в справочнике Р.С. Баслера [Bassler, 1915] у рода Ischadites Murchison типовым видом указан Tettragonis murchisoni Eichwald (1842). Известно, что род Ischadites Murchison выделен в 1839 году, а Tettragonis Eichwald в 1842 г., первый — на английском материале, второй — на прибалтийском. У Р. Мурчисона типовым видом к роду Ischadites показан *I. koenigii*. Позднее М.Г. Нитецкий [Nitecki, 1972a] для рода Ischadites Murchison указывает типовой вид *I. koenogii*. К.Г. Мюллер [Müller, 1968] отмечает, что синонимами Ischadites Murchison, 1839 являются Tettragonis Eichwald, 1842 и Tettragonis Lonsdale, 1845.

Семейство Ischaditidae Müller, 1968 также невалидно, потому что выделено на основании отсутствия внутренней стенки. Этот признак не выдерживается, поскольку есть представители рода Ischadites с четкой выраженной внутренней стенкой [Сушкин, 1958].

Не все роды, когда-либо относившиеся к семейству Receptaculitidae, учитываются в составе этого семейства, так как часть их не имеет

отношения к этой группе, а другие — не валидные, будучи установленными на неустойчивых признаках и фрагментарном материале.

**Состав.** В составе семейства *Receptaculitidae* Eichwald, 1860 нами рассматриваются 4 рода: *Receptaculites* Deshayes, 1828; *Ischadites* Murchison, 1839; *Fisherites* Nitecki, 1979; ?*Hexabactron* Campbell, Holloy et Smith, 1974 (см. рис. 39).

**Распространение.** См. распространение класса.

**Геологическая история и стратиграфическое значение.** Наибольшая распространенность *Receptaculida* характерна для ордовика, в отложениях которого они иногда являются руководящими формами. Широкое распространение они имели в силурийском периоде и в позднедевонскую эпоху. Карбон и особенно пермь характеризуются единичными находками.

На территории Советского Союза *Receptaculida* известны из ордовикских, силурийских и девонских отложений. Об их стратиграфическом значении судить еще трудно, но достоверно известно, что они хорошо отражают фациальные обстановки.

**Географическое распространение.** *Receptaculida* встречены на всех континентах, за исключением Антарктиды [Nitecki, 1972b]; они обычны в Северной и Южной Америке, Европе, известны в Австралии, в Центральной и Юго-Восточной Азии, Западной Африке. На территории Советского Союза *Receptaculida* найдены в ордовике Эстонии, Среднего и Полярного Урала, Казахстана, хр. Сеттэ-Дабан, Чукотки, в силуре Средней Азии, девоне Урала, Сибири, Закавказья. Известно [Рыбусов, 1970], что наибольшее количество находок *Receptaculida* отмечается в вазалемских известняках среднего ордовика Эстонии, в том числе в мшанково-водорослевых биогермах.

На Урале *Receptaculida* встречены в средне- и верхнеордовикских темно-серых мелкзернистых, массивных известняках (р. Тыпыл), очень близких по составу и облику к таковым из разрезов хр. Сеттэ-Дабан и Чукотки [Иванов, Мягкова, 1955]. *Receptaculida* известны также из верхнедевонских отложений Южного и Среднего Урала. На Северо-Востоке СССР в хр. Сеттэ-Дабан *Receptaculida* были встречены в темно-серых, почти черных (иногда криноидных) известняках [Каныгин, 1971].

Находки *Receptaculida* в силуре Средней Азии (р. Исфара) приурочены к серым и темно-серым (с коричневатым оттенком) глинистым разномелким тонкослоистым известнякам, содержащим прослой (до 5 см) известково-глинистых серых (с фиолетовым оттенком) сланцев. Как видно из приведенного материала, *Receptaculida* имеют широкое географическое распространение.

**Палеоэкология.** На основании материала, изученного на территории Советского Союза, выявляется, что остатки *Receptaculida* встречаются в зернистых и пелитово-зернистых разновидностях известняков и доломитов, а также в детритовых и биогермных разновидностях известняков, образовавшихся в зоне активного волнения, в сообществе криноидей, головоногих и представителей других групп вымерших организмов. Эти факты, в свою очередь, дают возможность восстановить экологическую обстановку, к которой были приурочены *Receptacu-*

lida. Они селились вместе с водорослями, создавая биогермы и занимая межбиогермные участки, были терпимы к привносу терригенного материала, характеризовали мелководье. В биогермах ордовика Эстонии [Рыбусокс, 1970] совместно с *Ischadites* встречены табуляты, мшанки, брахиоподы.

Исследователи, изучавшие *Receptaculida* на других континентах, дают близкие к приведенным выше характеристики пород, в которых находили остатки, и обстановок. З. Ритшель [1969] отмечал, что *Receptaculida* были очень уживчивыми по отношению к шламу и водной мути. Он также подчеркивает повсеместную приуроченность *Receptaculida* к мелководным осадкам. В ордовике Европы (Балтийский щит, Эстония и другие регионы) вмещающие породы представлены органогенно-детритовыми, частично глауконитовыми известняками. В силуре они показывают отчетливую принадлежность к рифовой области Англии, о-ва Готланда (Швеция) и Чехословакии. Кроме того *Receptaculida* встречаются в карбонатно-глинистых породах с вулканическим материалом, чередующихся с органогенно-детритовыми глинистыми известняками, но не собственно органогенных построек. Мелководные шламовые ванны по соседству с ними были основным местом обитания *Receptaculida*. Девонские местонахождения в Европе (в эйфеле Бельгии, Южной Англии, Сицилии) также тесно связаны с органогенными постройками.

Все изученные подробно местонахождения показывают, что осадки, характерные для поселения *Receptaculida*, были мелководными. Это говорит в пользу биотопа, характерного для органогенных построек, а присущая им экологическая ниша находилась в центральной зоне, где седиментация тончайшего материала протекала в мелководных чашах, образованных рельефом [Rietschel, 1969].

М.Г. Нитецкий в многочисленных работах упоминает, что *Receptaculida* очень обычны и в североамериканских местонахождениях являются руководящими ископаемыми. Они встречаются в карбонатных породах, связаны с коралловыми рифами и биогермами [Nitecki, 1968—1972]. В палеогеографическом отношении Нитецкий считает *Receptaculida* индикаторами теплых тропических морских обстановок.

Дж.Г. Бирнс [Byrnes, 1968], изучивший *Receptaculida* девона Австралии, обращает внимание на приуроченность их к палеоэкваториальной зоне. По его мнению, с учетом современного их распространения на континентах, они не были распространены севернее 20° широты от девонского экватора. Он также отмечает, что *Receptaculida* встречаются совместно с водорослями.

**Заключение.** *Receptaculida*, как и *Soanitida*, фиксируют своеобразный этап в развитии органического мира — существование в индивидуальном состоянии. Поскольку накопленный материал по этой группе изменил и подход и понимание ее, что связано также с изменением метода исследования, назрела потребность в тщательной и полной ревизии группы на родовом и видовом уровнях. Относительно многочисленные сведения, известные в литературе, разноречивы и подчас сбивчивы; некоторые роды и виды выделены на весьма фрагментарном материале плохой сохранности и небольшого объема.

## ПОДЦАРСТВО PORIFERA

Porifera — современные и вымершие морские, реже пресноводные, бентосные низшие многоклеточные со слабо выраженной индивидуальностью. Скелет различного состава: карбонатный (спикуловый или массивный), кремневый (спикуловый), органический или смешанного состава. Встречаются бесскелетные формы. Микроструктура массивного карбонатного скелета — от гранулярного до ламеллярного типа; она не характеризует за редкими исключениями таксоны выше отряда. Размножение вегетативное и половое; личинка известна у большинства ныне живущих представителей; тип личинки — один из ведущих признаков при классификации Porifera. Питание, дыхание, выделение — на клеточном уровне; особое значение имеют жгутиковые клетки — хоаноциты. Клетки могут быть одно- или многоядерными. Ткани и органы отсутствуют, нет также специализированных нервных клеток. Важное значение имеет система фильтрации водного тока: через небольшие вводящие отверстия на поверхности и более крупные выводящие отверстия и далее — в атриальную полость. Симбиоз с бактериями и водорослями обычен. Различные представители Porifera занимают разные экологические ниши — от предельного мелководья до абиссали. На мелководье они могут быть каркасостроителями или обитать вблизи органогенных построек. Время существования — от кембрия до настоящего времени.

Дискуссия. Сравнение Porifera с Archaeata было дано выше. При сравнении следует подчеркнуть такие особенности Porifera, как присутствие жгутиковых клеток, разнообразие химического состава и микроструктуры скелета, а также завоевание значительно большего числа биотопов. До сих пор ведется дискуссия по отдельным вопросам биологии Porifera и в еще большей степени об объеме этого таксона и его ранга. До недавнего времени Porifera традиционно считались типом животного царства, однако подтверждение Г. Рейс-вигом и Дж. Макки [Reiswig, Mackie, 1983a, b] мнения К. Биддера [1927, 1930] о резком различии в строении клеток у шестилучевых и остальных губок привели к разделению Porifera s.l. вначале на два подтипа — Symplasma и Cellularia [Reiswig, Mackie, 1983a, b], а позднее — на типы (П. Бергквист, см. [Barnes, 1983]). Этот вывод автоматически влечет за собой повышение ранга Porifera. Дж. Лидейл [Leedale, 1974] приписывал Porifera ранг царства, отделяя его от царства Animalia. Я.И. Старобогатов [1984б] считает, что анализ некоторых ультраструктурных особенностей губок не позволяет отвергать мнение, что губки вместе с их несомненными одноклеточными родичами — воротничковыми жгутиконосцами — развились независимо от многоклеточных животных. Исходя из сказанного, мы считаем возможным рассматривать Porifera в ранге подцарства и совместно с другими низшими многоклеточными в качестве таксона, не принадлежащего ни к Plantae, ни к Animalia.

## ТИП SYMPLASMA (КЛАСС HEXACTINELLIDA)

Symplasma — современные и вымершие морские донные колониальные организмы, лишенные пинакодерма в дермальных мембранах; мезохил представлен симплазматической трабекулярной структурой, в которой рассеяны дискретные клеточные элементы. Воротнички хоаноцитов являются слабовыраженными структурами в многоядерном синцитиуме, соединенном с хоанобластами; соединение осуществляется с помощью цитоплазматических мостиков — симплазмы [Reiswig, Mackie, 1983a, b]. Скелет спикуловый, кремневый.

**Морфология.** Размеры. Symplasma — довольно крупные организмы, до 10—50 см в высоту, реже до 1 м и более [Колтун, 1967].

**Форма.** Тело мешковидное, бокаловидное, реже неправильной формы, вплоть до колониальных образований [Колтун, 1967]. Индивидуальность не выражена резко; колониальными считаются формы, имеющие несколько оскулумов. Некоторые исследователи [Резвой, 1936, 1937; Резвой и др., 1962 и др.] считают их дивидуальными организмами (табл. XIX, 56).

**Симметрия.** Благодаря строгому расположению шестилучевых спикул, заполняющих тело в виде диктиональной решетки, скелет Symplasma может рассматриваться в большинстве случаев как имеющий радиальную симметрию.

**Способ прикрепления.** Будучи донными формами, большинство Symplasma были специально приспособлены для прикрепления (табл. XIX, 6). Они или прирастали основанием к твердому субстрату, или укоренялись с помощью пучков игл в мягком илистом грунте [Колтун, 1967].

**Скелет.** У Symplasma он кремневый ( $\text{SiO}_2$ ), представлен набором спикул двух размеров — макросклер и микросклер. Макросклеры длиной 0,4—1,5 мм, реже до нескольких сантиметров. Диаметр лучей макросклер 0,05—0,2 мм. У *Monogharhis chuni* осевая прикрепительная игла имеет длину до 3 м. Микросклеры значительно мельче — до 0,1 мм в диаметре. Они бывают двух типов — гексастеры и амфидиски (рис. 40; табл. XVIII).

Макросклеры — шестилучевые; лучи спикул расходятся под углом  $90^\circ$  друг к другу. Если все лучи развиты, то спикулы называются гексактины; при пяти лучах — пентактины; при четырех — ставрактины. Могут быть и одноосные спикулы. Поверхности лучей могут быть гладкими и шиповатыми. Спикулы-макросклеры могут быть спаянными в диктиональный скелет и свободными (табл. XVIII, 1, 2). Спикулы-микросклеры всегда свободные.

Диктиональные спикулы бывают сплошными в месте пересечения лучей (табл. XXII, 4) и с особой фонарной структурой — лихнисками (табл. XVIII, 4, 5).

У представителей типа Symplasma спикулы макросклеры располагаются упорядоченно. У форм с особо сложным скелетом намечается внешний дермальный слой спикул, средний слой и внутренний дермальный слой спикул, окружающий атриальную полость (рис. 41).

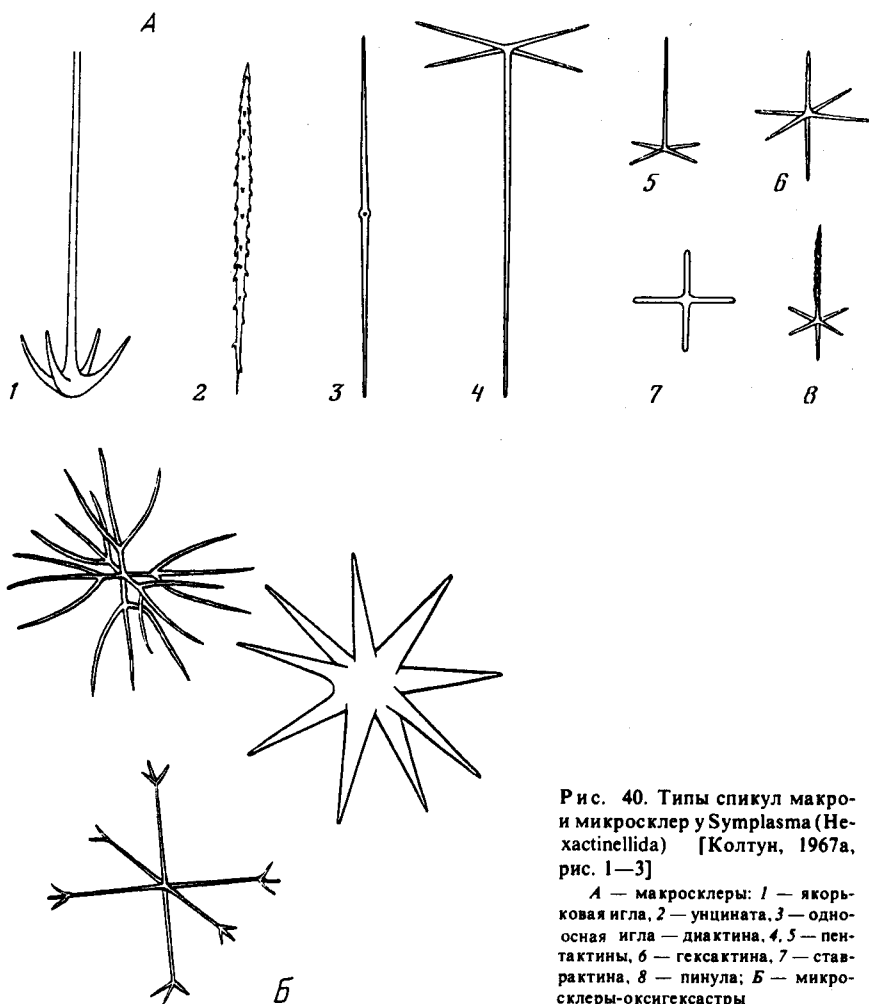


Рис. 40. Типы спикул макро- и микросклер у *Sympasma* (Hexactinellida) [Колтун, 1967а, рис. 1—3]

А — макросклеры: 1 — якорь- ковая игла, 2 — унцината, 3 — одно- осная игла — диактина, 4, 5 — пента- ктины, 6 — гексактина, 7 — став- рактина, 8 — пинула; Б — микро- склеры-оксигекастры

Что касается микроструктуры, то спикулы или лучи спикул представляют собой монокристаллы.

**К биологии современных *Sympasma*.** На внешней поверхности тела расположены многочисленные мелкие отверстия, служащие для вхождения тока воды извне. С внутренней стороны (в сторону оскулярной или атриальной полости) имеются более крупные отверстия выводящей системы. Эти два типа отверстий совместно с хоаноцитными камерами составляют ирригационную систему *Sympasma*, обеспечивающую все основные жизненные функции организма, в том числе питание, выделение и дыхание.

Трабекулярная сеть мезохила, заполняющая пространство между внешней поверхностью и оскулярной полостью, представляет собой

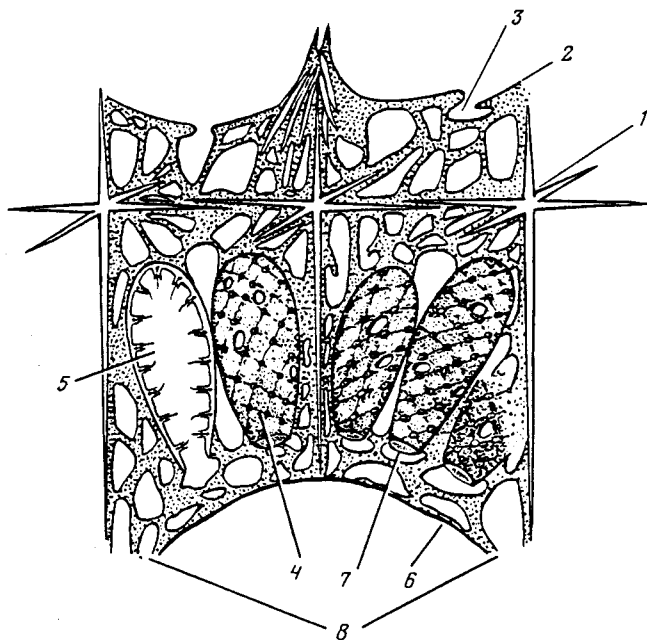


Рис. 41. Зональное расположение спикул у *Symplasma*; часть сечения тела губки *Euplectella* [Bergquist, 1978, fig. 1, 6]

1 — крупные шестилучевые макроспикулы, 2 — субдермальная трабекулярная сеть, 3 — субдермальные лакуны, 4 — хоаноцитные камеры с прозопилями (входящими отверстиями), 5 — сечение хоаноцитной камеры, 6 — внутренняя трабекулярная сеть, 7 — апопиль (выводящее отверстие), 8 — атриальная полость

синцитий с рассеянными ядрами, с клетками типа тезоцитов и склероцитов. Непрерывные полосы синцитиального трабекулама мезохила, представляющего сеть с крупными полостями, резко отличаются от мезохила *Cellularia*. Отсутствие экзо- и эндопинакоцитов, а также миоцитов, синцитиальная природа хоанодерма — составляют специфику *Symplasma*. Это особый признак не только для класса, но и типа в целом. Сходство *Symplasma* и *Demospongiae* (*Cellularia*) по минералогическому составу спикул ( $\text{SiO}_2$ ) только внешнее [Bergquist, 1978; Barnes, 1983].

Специальные клетки (склеробласты) выделяют кремневые спикулы, причем каждая клетка отвечает за один луч спикулы. Вначале в склеробласте закладывается органическая нить — основа оси будущей спикулы. Затем эта ось облекается  $\text{SiO}_2$ , выделяемым склеробластом. Форма, толщина и длина спикулы зависят от принадлежности к тому или иному таксону в составе *Symplasma*, а также от длительности образования спикулы (см. рис. 40, табл. XXII, 4).

Питание — внутриклеточное; размножение — половое и бесполое; личинки у подавляющего большинства современных *Symplasma* неизвестны [Bergquist, 1978; Reising, Mackie, 1983a, b].



**Система.** Шестилучевые кремневые губки, относимые в настоящее время к особому типу *Symplasma* с одним классом *Hexactinellida* в своем составе, начали активно изучаться в первой половине прошлого столетия [Cuvier, 1817; и др.]. В то время биологи уже обсуждали вопрос, являются ли губки растениями или животными. В отличие от всех других таксонов, рассматриваемых в настоящей работе, морфология и систематика шестилучевых губок оказалась фундаментально изученной уже во второй половине XIX века.

Первая система современных *Symplasma* (*Hexactinellida*) была предложена О. Шмидтом [Schmidt, 1870], который придерживался теории, что губка с одним оскулумом отвечает индивиду. К. Циттель [Zittel, 1876, 1878] использовал систему О. Шмидта для создания классификации ископаемых губок. Ф. Шульце [Schulze, 1875—1880] предложил разделение класса *Hexactinellida* на два подкласса: *Amphidiscophora* и *Hexasterophora* — по строению микросклер. Это деление сохранило свое значение и до настоящего времени. Г. Картер [Carter, 1880], изучив *Hexactinellida* девона Северной Америки, доказал впервые их большое стратиграфическое значение. Ему принадлежит также одна из систем *Hexactinellida*. После большого количества работ по региональному изучению современных и ископаемых *Hexactinellida* большим событием было появление исследований К. Биддера [Bidder, 1927, 1930], доказавшего впервые уникальную биологию этой группы по сравнению с другими *Porifera s.l.*

А. Шраммен [Schrammen, 1902, 1924, 1936], изучивший юрские и меловые *Hexactinellida* Германии, доказал присутствие микросклер и у ископаемых форм.

В последнее десятилетие *Hexactinellida* изучаются особенно активно и во многих планах; это связано как со специфической морфологией и экологией группы, так и с ее физиологией. В результате этих работ [Колтун, 1967; Bergquist, 1978; Barnes, 1983; Hartman et al., 1980; Reising, Mackie, 1983 a, b; и др.] стало возможным решить вопрос об отделении *Hexactinellida* в ранге типа или, по крайней мере, подтипа *Symplasma* от остальных губок.

В настоящее время исследователи придерживаются разделения класса *Hexactinellida* (тип *Symplasma*) на два подкласса по строению микросклер и далее — на отряды в зависимости от характера скелета (спаянные или неспаянные спикулы). Один из отрядов подразделяется по типу соединения лучей спикул — с лихнисками или без лихнисков. Система *Hexactinellida*, созданная по этому принципу, пригодна для классификации как современных, так и ископаемых представителей. Ниже приводится классификация современных *Hexactinellida*, предложенная П. Бергквист [Bergquist, 1978].

К Л А С С HEXACTINELLIDA SCHMIDT, 1869  
ПОДКЛАСС AMPHIDISCOPHORA SCHULZE, 1875

О Т Р Я Д AMPHIDISCOSA SCHULZE, 1875

ПОДКЛАСС HEXASTEROPHORA SCHULZE, 1875

О Т Р Я Д LYSSACINA ZITTEL, 1878

О Т Р Я Д DICTYONINA ZITTEL, 1878

(с подотрядами Lichniscosa и Hexactinosa; см.

[Основы палеонтологии, 1962])

**Геологическая история и стратиграфическое значение.** Самые ранние известные *Symplasma* относятся к самому началу кембрия [Ярусное расчленение..., 1983, 1984]. На протяжении всего палеозоя преобладали представители только отряда *Lyssacina* (подкласс *Hexasterophora*), т.е. формы с беспаянными шестилучевыми спикулами. Расцвет их приходится на середину палеозоя (девон). Для девона эта группа имеет определенное стратиграфическое значение [Rauff, 1883; Hall, Clarke, 1898; и др.]. Со второй половины палеозоя и до настоящего времени были распространены наряду с *Lyssacina* и представители *Dictyonina*, которые, в свою очередь, разделялись на *Hexactinosa* и *Lichniscosa*. Стратиграфическое значение этого отряда в юре и мелу особенно велико [Schrammen, 1902, 1924, 1936; Laubenfels, 1955; и др.]. Обращает на себя внимание почти полное отсутствие *Symplasma* на рубеже палеозоя и мезозоя. Численность родов современных *Symplasma* достигает 153, в то время как в меловом периоде существовало 170 родов.

**Географическое распространение.** Современные *Symplasma* распространены на всех широтах мирового океана — как в тропических морях, так и на Арктическом побережье [Колтун, 1967; Bergquist, 1978]. Ископаемые представители этого таксона известны на всех континентах.

**Палеозоология и экология.** Представители палеозойских *Symplasma* расселялись в теплых мелководных бассейнах, нередко вблизи органогенных построек, однако сами они каркасостроителями не были. Начиная с мезозоя *Symplasma* становятся обитателями все больших глубин, вплоть до абиссали в настоящее время. Наибольшая глубина 6670 м [Hartman et al., 1980].

Современные *Symplasma* приурочены либо к скальному основанию, либо к илистому мягкому дну. Соответственно способ прикрепления тела ко дну бывает различным. *Symplasma* — отчетливо преобладающие обитатели нормально-морских вод. В ряде случаев отмечается симбиоз *Symplasma* с цианобактериями [Bergquist, 1978].

**Дискуссия.** Нет противоречий во взглядах исследователей на биологию и систематику этой группы. В то же время остаются нерешенными такие крупные вопросы, как происхождение мезозойских *Dictyonina* от представителей палеозойских с рассеянными спикулами; родственные отношения между *Hexactinosa* и *Lichniscosa* (произошли они независимо от различных *Lyssacina* или это одна ветвь названной группы). Неясны причины почти полного исчезновения *Symplasma* в конце палеозоя, а также резкой смены экологической ниши в

мезозое (уход многих из них на глубину). Основной вопрос дискуссии — понимание места *Symplasma* в системе органического мира. Имеются три точки зрения на положение *Symplasma*:

- 1) *Hexactinellida* — класс в составе типа *Porifera* [Bergquist, 1978];
- 2) *Symplasma* — подтип в составе *Porifera* [Reiswig, Mackie, 1983b];
- 3) *Symplasma* — особый тип низших многоклеточных, не имеющий прямого родства с *Cellularia* [Bidder, 1927; Barnes, 1983].

В настоящей работе принята последняя точка зрения.

## Т И П CELLULARIA

*Cellularia* — примитивные морские организмы, существующие с раннего кембрия до настоящего времени. Скелет кремневый или карбонатный, реже органический (спонгиновый); в исключительных случаях скелет отсутствует. Кремневый скелет представлен только спикулами. Массивный карбонатный скелет может быть базальным, формирующим ячейки, или образовывать камеры; микроструктура разнообразная: ортогональная, сферулитовая, клиногональная, иррегулярная или смешанная. Спикулы — монокристаллы. Для всех *Cellularia* характерна фильтрационная система. Питание, дыхание, выделение и другие функции — внутриклеточные; обязательны жгутиковые клетки — хоаноциты с одним ядром; положение ядра в клетке может быть различным.

Размножение — половое и вегетативное; личинки представлены амфибластулой, целобластулой или паренхимеллой; в процессе развития наблюдается извращение зародышевых листков. Индивидуальность выражена в исключительных случаях, обычно организмы представлены дивидуальной или колониальной формой.

В палеозое и начале мезозоя *Cellularia* были приурочены к мелководным обстановкам; с юры они начали осваивать морские глубины, вплоть до абиссали. В настоящее время известны на всех глубинах во всех климатических областях, в том числе в Арктике и Антарктике; имеют представителей, живущих в пресных водах. В настоящее время *Cellularia* могут самостоятельно образовывать небольшие органогенные постройки — биогермы [Wiedenmayer, 1979] и существовать на рифах, в том числе в обстановках, лишенных света, — в гротах и пещерах.

Симбиоз обычен с цианобактериями и различными водорослями, реже с другими организмами. В составе *Cellularia* выделяются три класса — *Demospongiae*, *Sclerospongiae* и *Calcarea*.

*Cellularia* отличаются от *Symplasma* отсутствием синцитиальных многоядерных жгутиковых клеток.

**Дискуссия.** Тип *Cellularia* был предложен (первоначально в ранге подтипа) Г. Рейсвигом и Дж. Макки в 1983 г. и поддержан П. Бергквист (см. [Barnes, 1983]), однако единодушного признания этого таксона и его ранга еще нет. До сих пор не выработан единый принцип построения системы этой группы, и в зависимости от того, что принимается за основной признак — строение личинки или состав скелета, в ней выделяются два или три класса. Так, класс *Sclerospongiae*, предло-

женный В.Д. Хартманом и Т.Ф. Горо [Hartman, Goreau, 1970], не признается Ж. Васле [Vacelet, 1979a,b, 1980; Debrenne, Vacelet, 1984]. Большинство неонтологов признают гетерогенность основных ветвей этого таксона. Соглашаясь с последним мнением, мы считаем, что ископаемые представители Porifera с массивным известковым скелетом (Pharetronita) не должны включаться в состав ни Demospongiae, ни Sclerospongiae, ни Calcareia, так как прямые родственные связи между ними не установлены.

## К Л А С С DEMOSPONGIAE

Demospongiae — морские или пресноводные губки с кремневым скелетом, макросклеры которых представлены обычно монаксонами или тетраксонами; триаксоны характерны только для одного подкласса. Микросклеры — различных типов. К спикуловому скелету добавляется спонгиновый, который может полностью его замещать, образуя фибры. Некоторые формы — бесскелетные [Bergquist, 1978]. В соответствии с данными Ж. Васле [Debrenne, Vacelet, 1984], согласно которым в этот таксон включена и ныне живущая форма с камерным известковым скелетом (Vaceletia), скелет некоторых Demospongiae может быть также карбонатным, массивным.

**Морфология.** Р а з м е р ы. Тело Demospongiae достигает от 0,8 до 30 см в диаметре и от 2 до 40 см в высоту. Колониальные формы бывают крупные.

**Форма.** Demospongiae варьируют от уплощенной, массивной, сферической формы до узкоконической и цилиндрической (см. рис. 44; табл. XIX, 1—5; табл. XXI, 1). Колонии встречаются ветвистые, древовидные, а также цепочковидные. Симметрия может быть определена как монаксонная с осью симметрии неопределенно большого порядка. Разрастания и выросты не указываются.

**Способ прикрепления.** В основном это заякоривание в грунте пучком игл. Реже губки прирастали к субстрату основанием. Свободнолежащие формы почти неизвестны.

**Индивидуальность, дивидуальность и колониальность.** Будучи организмами с низким уровнем интеграции, Demospongiae не имели четко выраженной индивидуальности. Тело губки с одним оскулумом принимается в соответствии с точкой зрения П.Д. Резвого [1936] за дивидуальный организм, а со многими оскулулами — за колонию.

**Скелет.** Различают два типа скелета у Demospongiae — неорганический и органический. Неорганический кремневый скелет (SiO<sub>2</sub>) представлен спикулами или десмами (преимущественно у ископаемых форм). Известные формы с массивным кремневым (Lithistida палеозоя) и, как исключение, с известковым (Vaceletia) скелетом. Органический скелет представлен коллагеном в виде фибр или спонгиновых волокон. Известны формы, совершенно лишенные скелета.

Основная форма спикул — четырехлучевой калътроп и монаксонные иглы (табл. XX; XXI, 3,4). Вариация форм спикул многообразна; существуют специальные названия для каждого типа спикул. Спикулы —

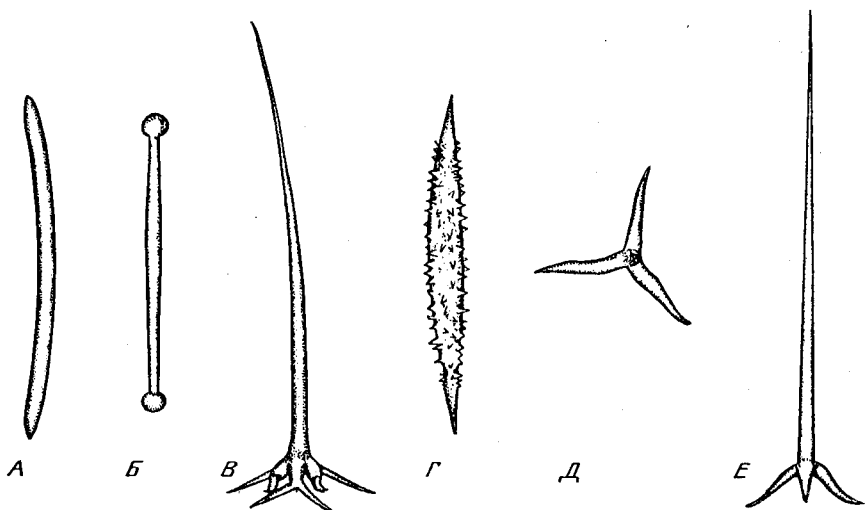


Рис. 42. Типы микросклер Demospongiae [Bergquist, 1978, fig. 3.3]

А — окс, Б — тилот, В — плагиотриэн, Г — акантоокс, Д — кальтроп, Е — ортотриэн

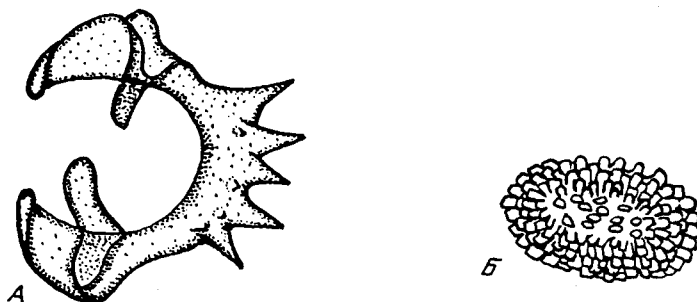


Рис. 43. Типы микросклер Demospongiae [Bergquist, 1978, fig. 3.4]

А — изохел, Б — стерастер

монокристаллы, подразделяются на макросклеры (рис. 42) и микросклеры (рис. 43). Основная форма микросклер — сигмы, хелы и астры. Основываясь на типах микросклер и их комбинаций, строится классификация Demospongiae на уровне отрядов. Кремневые десмы имеют ветвистую форму и располагаются в теле кубка свободно или могут быть спаяны в массивный скелет. Коллаген либо рассеян в виде отдельных клеток или тонких фибр в мезохиле (рис. 44, Б), либо создает эластичный спонгиновый скелет неправильной или древовидной формы. Известковые массивные образования (табл. XXI, 1,2) в теле губки у современных Demospongiae могут иметь иррегулярную микроструктуру.

Спикулы в теле губки располагаются беспорядочно или с соблюдением горизонтальной зональности; они в последнем случае имеют различную характеристику для каждой зоны. Радиальное расположение спикул свойственно монаксонным Demospongiae.

**К биологии Demospongiae.** Demospongiae имеют только лейко-

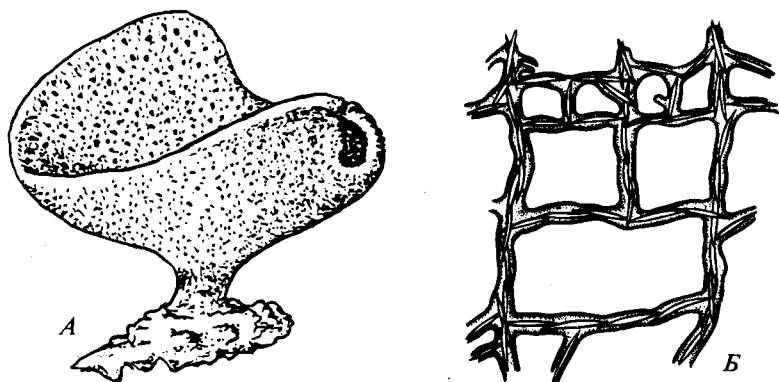


Рис. 44. Внешний вид губки *Phakellia ventilabrum* (Linn.) (А) и сеть из спонгиновых волокон с рассеянными в них кремневыми спикулами (Б), *Halyclona* (А — [Hartman et al., 1980, fig. 1.3—21], Б — [Bergquist, 1978, fig. 1.8])

ноидный тип водной системы [Reiswis, 1975; Bergquist, 1978]; личинка — типа паренхимеллы (рис. 45); постличиночная стадия представлена рагоном. Личинка может быть свободно плавающей, иногда — с элементами передвижения по дну. Некоторые формы не имеют личинки. Спикула выделяется одной клеткой (рис. 46). Пресноводные и некоторые морские Demospongiae имеют геммулы [Bergquist, 1978].

**Система.** К. Циттель [Zittel, 1878], модифицировав классификацию О. Шмидта [Schmidt, 1870], подразделил кремневых губок без шестилучевых спикул на отряды Tetraxonida и Monaxonida. Губки с мягким скелетом ("роговым") он также считал отдельным отрядом.

Е. Гентшель [Hentschel, 1923] ввел существенное изменение в классификацию Porifera s.l., в составе которых он выделял отряд Tetraxonida с четырьмя подотрядами и большим числом семейств. Основой его классификации было различие в строении микросклер. Губки со спонгиновым скелетом относились им к двум отрядам — Cognaspongiida и Dendroceratida.

А. Шраммен [Schrammen, 1924, 1936] уделил много внимания изучению мезозойских Demospongiae Западной Европы и установил несколько новых крупных таксонов в составе этой группы, по возможности приблизив систематику ископаемых четырехлучевых кремневых губок к систематике современных.

М.В. Лобенфелс [Laubenfels, 1936, 1955] впервые после работы В.Дж. Солласа 1888 г. объединил кремневых четырехлучевых губок, кремнеуголовых и роговых губок в составе класса Demospongiae. Внутренняя структура этого таксона была представлена восемью отрядами, в том числе отрядом Lithistida.

К. Леви [Levi, 1956, 1957, 1964, 1979 и др.] разработал систему Demospongiae настолько глубоко, что со времени публикации его работ эта система уже существенно не менялась. В составе Demospongiae он предложил выделить три подкласса — Ceractinomorpha, Tetractinomorpha и Homoscleromorpha. Для Ceractinomorpha характерны

только монаксонные кремневые спикулы, часто со спонгином. *Tetractinomorpha* имеет как монаксонные, так и тетраксонные макросклеры (сборная группа); *Homoscleromorpha* характеризуется макросклерами различной формы и почти всегда отсутствием микросклер.

В "Основах палеонтологии" [1962] использована классификация Е. Гентшеля [Hentschel, 1923], и потому единый таксон *Demospongiae* оказался разобщенным. Та же классификация была принята и В.М. Колтуном [1966].

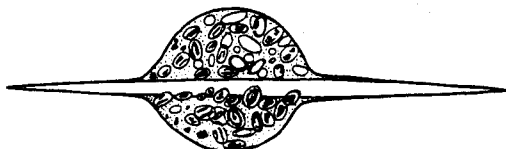
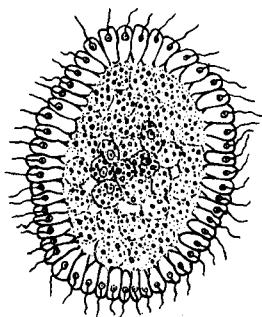


Рис. 45. Личинка типа паренхимеллы (без внутренней полости) у *Tethya* [Bergquist, 1978, fig. 4.6]

Рис. 46. Образование спикулы одной клеткой-склеробластом у *Demospongiae* [Rozenfeld, 1978, fig. 1]

П. Бергквист [Bergquist, 1978] подтвердила валидность классификации *Demospongiae*, предложенной К. Леви [Levi, 1957]; она приняла в составе трех названных выше подклассов 12 отрядов. *Lithistida* (каменистые губки) включаются ею также в подкласс *Tetractinomorpha*.

В последней сводке В.Д. Хартмана с соавторами [Hartman et al., 1980] сохраняется та же структура: класс *Demospongiae*, три подкласса, число отрядов равно 13.

*Demospongiae*, будучи исключительно многочисленной и разнообразной группой (к ним относится 95% современных *Porifera s.l.*), изучена наиболее многосторонне: имеется масса публикаций по морфологии скелета, анатомии мягких частей (с использованием электронной микроскопии), физиологии, экологии и т.д. Из числа общих работ в первую очередь следует отметить работы Ж. Васле [1979a,b; Debrenne, Vaselet, 1984], Ж. и А. Термье [Termier, Termier, 1979]. На различной основе эти исследователи предложили сходные схемы филогенетических взаимоотношений *Demospongiae* с другими современными губками (в том числе и губками с массивным известковым скелетом), а также с некоторыми ископаемыми группами — *Stromatoporata*, *Phaetrones* (включая *Sphinctozoa*), считая их в составе *Desmospongiae*.

В работе принята система, созданная К. Леви [Levi, 1956, 1957] на основании репродуктивной характеристики *Demospongiae*, с дополнениями П. Бергквист [Bergquist, 1978] и В.Д. Хартмана [Hartman et al., 1980].

К Л А С С DEMOSPONGIAE SOLLAS, 1884  
ПОДКЛАСС CERACTINOMORPHA LEVI, 1956

О Т Р Я Д HALICHONDRIDA

POECILOSCLERIDA

HAPLOSCLERIDA

DICTYOCERATIDA

DENDROCERATIDA

VERONGIIDA

ПОДКЛАСС TETRACTINOMORPHA LEVI, 1956

О Т Р Я Д ASTROPHORIDA

SPIROPHORIDA

LITHISTIDA

HADROMERIDA

AXINELLIDA

AGELASIDA

ПОДКЛАСС HOMOSCLEROMORPHA LEVI, 1956

О Т Р Я Д HOMOSCLEROPHORIDA

Эта система должна быть дополнена таксоном в ранге отряда или выше, в который вошли бы губки с массивным карбонатным камерным скелетом (*Vaceletia* [Debrenne, Vacelet, 1984]).

**Геологическая история и стратиграфическое значение.** Первые известные *Demospongiae* относятся к раннему кембрию. Они сохранились в виде рассеянных в породе одноосных и четырехосных спикул [Hartman et al., 1980]. В ордовике и силуре были широко представлены так называемые каменистые губки (*Lithistida*). *Demospongiae* с четырехлучевыми спикулами начинают появляться с позднего палеозоя. Их остатки хорошо сохранили внешние очертания. Только со средней юры четко различаются формы, сходные с современными. В эту же эпоху представители *Lithistida* становятся исключительно редкими; их почти полное исчезновение приурочено к началу мелового периода. Самый большой расцвет *Demospongiae* — в позднем мелу [Schrammen, 1924, 1936]. Третичные и четвертичные *Demospongiae* очень редки и плохо изучены. Что касается современных представителей этого класса, то число родов достигает 600.

**Стратиграфическое значение палеозойских *Demospongiae* очень невелико.** А. Шраммен сделал попытку установить вертикальное распространение губок юры и мела Центральной Европы, в том числе и *Demospongiae* [Schrammen, 1924, 1936].

**Географическое распространение.** Современные *Demospongiae* существуют повсеместно.

**Экология и палеоэкология.** *Demospongiae* завоевали все типы водных обстановок: они известны в пресных, нормальных и солоноватых водоемах; в морях они встречаются от приливо-отливной зоны до глубоководных впадин (глубиной 4000—7000 м). Расселены *Demospongiae* повсюду — от полярных областей до тропиков. В тропической зоне на мелководье *Demospongiae* нередко входят в состав организмов — обитателей рифов, однако сами они не являются карка-



строителями. Некоторые из них приспособились к обитанию в темных гротах и пещерах у подножия рифов. Для Demospongiae характерен симбиоз с бактериями и цианобактериями, что помогало им участвовать в фотосинтезе. Роль Demospongiae в качестве фильтраторов исключительно велика.

В высоких широтах Demospongiae иногда покрывают дно почти сплошь, причем на разных глубинах [Колтун, 1966].

Сверлящие формы известны только среди Demospongiae (сем. Clionidae). Под воздействием Clionidae разрушаются известковые скелеты: раковины моллюсков, кораллы и др. Вымершие Demospongiae вплоть до конца палеозоя были мелководными теплолюбивыми формами и в ордовике даже каркастроителями. Начиная с юры и мела отмечается завоевание представителями этого класса больших глубин, вплоть до абиссали.

**Дискуссия.** Несмотря на разнообразие и хорошую изученность современных Demospongiae, все еще остаются нерешенными следующие вопросы.

Подкласс Tetractinomorpha, в состав которого входят палеозойские Litisthida, является полифилетическим, и вследствие этого он может быть расчленен на несколько обособленных линий [Hartman et al., 1980]. Ни в одной из существующих классификаций Demospongiae не определены ни таксон, ни конкретное место в системе для форм с массивным известковым скелетом (Vaceletia; табл. XXI, 1,2).

Ж. Васле [1970, 1979a,b; Debrenne, Vacelet, 1984], который детально изучил Vaceletia срупта и доказал принадлежность ее к Demospongiae (на основании сходства личиночных стадий), тем не менее не определил ее таксономический статус, хотя и рассматривал эту форму в качестве "живого ископаемого" — представителя Sphinctozoa. Продолжая развивать его идею, можно прийти к заключению, что все Sphinctozoa должны войти в состав класса Demospongiae. Однако целостность группы и иная морфология скелета Sphinctozoa, отсутствие данных о строении личинки и большой временной интервал между последними меловыми Sphinctozoa и первыми Vaceletia (эоцен) не позволяют включать Sphinctozoa в Demospongiae.

Ж. Васле относит к Demospongiae, кроме Vaceletia, и другие "живые ископаемые" (например, Merlia), которые справедливо В.Д. Хартманом [Hartman, 1980] и П. Бергквист [Bergquist, 1978] отнесены к особому классу Sclerospongiae.

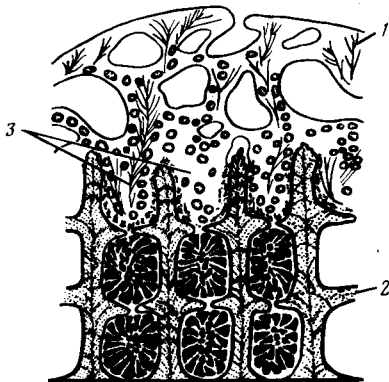
Таким образом, еще раз подтверждается, что представители Cellularia с известковым массивным скелетом имеются во всех трех классах — Demospongiae, Sclerospongiae и Calcarea.

## К Л А С С SCLEROSPONGIAE

Sclerospongiae — современные морские губки со смешанным скелетом, состоящим из кремневых спикул и базальной скелетной массы, формирующей ячейки и представленной арагонитом или кальцитом. Кремневые спикулы подвержены растворению. Живая субстанция в виде покровного слоя на карбонатной массе, погружена неглубоко в ячейки или неправильные бороздки. От оскулумов могут отходить

Рис. 47. Часть сечения тела *Sclerospongiae* с вертикальными ячейками, род *Merlia* [Bergquist, 1978, fig. 5.27]

1 — кремневые спикулы, 2 — карбонатный массивный скелет, 3 — ячейки



горизонтальные радиальные каналы наподобие астрориз. Число представителей *Sclerospongiae* невелико (2 семейства, 5 родов).

**Морфология. Размеры.** *Sclerospongiae* сильно варьируют в поперечнике — от 4—10 (род *Stromatospongia*) до 50—100 см у крупных *Ceratoporella*. Высота тела достигает 10 см, реже — более.

**Форма.** Тело не имеет характерных очертаний, его форма может повторять неровности субстрата; отмечаются иногда пластинчатые, блюдцеобразные, субсферические формы. Встречаются формы простые (с одним оскулумом) и ветвистые (с двумя и более оскулумами) (рис. 47; табл. XXII, 1—3a).

Симметрия *Sclerospongiae*, как и у всех организмов с низким уровнем организации, не превышала первых ее типов. По аналогии с симметрией *Stromatorogata* она может быть определена как монаксонная с осью симметрии неопределенно большого порядка.

**Способ прикрепления.** Будучи бентосными организмами и имея массивный базальный известковый скелет, *Sclerospongiae* легко прирастают к субстрату основанием тела; кроме того, у рода *Goreauilla* наблюдается аналог каблучка прирастания (педункул).

**Индивидуальность, дивидуальность и колониальность.** При описании *Sclerospongiae* В.Д. Хартман и Т.Ф. Горо [Hartman, Goreau, 1970, 1971, 1975, 1976] указывают, что за индивид можно принять часть живого тела, находящегося в ячейке (см. рис. 47); исходя из этого, массивную известковую структуру, облекаемую живой субстанцией, можно принимать по аналогии с *Archaeata* [Журавлева, Мягкова, 1981б] и *Porifera s.l.* [Резвой, 1936, 1937] за дивидуальный организм. Тогда ветвистые *Ceratoporella* можно называть колониями дивидуальных организмов.

**Скелет.** У *Sclerospongiae* он смешанного состава; представлен кремневыми одноосными спикулами, карбонатной массой (арагонит или кальцит) и органическими фибрами. Кремневые спикулы — стили или акантостили — иногда собраны в пучки (см. рис. 47). Размер спикул — 230—300 мкм в длину и 3—4 мкм в поперечнике. Головка каждой спикулы окружена органической матрицей, ее заостренный конец направлен в сторону верхней поверхности организма (табл. XXIII, 1).

Спикулы погружены в мягкое тело губки (см. рис. 47); по мере роста организма мягкое тело выделяет массивный базальный карбонатный скелет, который осаждается непрерывно. Большинство кремневых спикул в процессе роста растворяется. В.Д. Хартман [Hartman et al.,

1980], который включает в состав *Sclerospongiae* и ископаемых *Stromatopora*, допускает у последних первоначальное присутствие кремневых спикул, подвергаемых по аналогии со *Sclerospongiae* растворению в процессе диагенеза. Массивный карбонатный скелет, бесформенный в своем основании, в верхней части представлен неглубокими вертикальными трубками (ячейками), плотно прилегающими друг к другу. Диаметр трубок 0,4 мм, толщина их стенок 300—650 мкм (табл. XXIV, 1). Стенки трубок образованы сетью перфорированных слоев арагонита. Главные выводящие каналы идут вертикально от жгутиковых камер и выходят на поверхность карбонатного скелета через каждые 15—20 мм друг от друга. Диаметр выводящих каналов (оскулумов) равняется 1,5—2 мм. Звездчатые участки горизонтальных выводящих каналов открываются в главный вертикальный канал. Вводящие каналы, или остии, диаметром 150 мкм открываются в субдермальную полость, располагающуюся над каждой ячейкой.

Горизонтальные скелетные элементы в виде днщц присутствуют у рода *Merlia*. Подобие пузырчатой ткани отсутствует.

Верхний край тела *Sclerospongiae* не оформлен; к нему приурочена живая пленка, пронизанная кремневыми спикулами. Но если освободить массивный известковый скелет от покровной живой пленки, то отчетливо будет видна ячеистая поверхность с звездчатыми образованиями — астроризами, расположенными на определенном расстоянии друг от друга (рис. 48; табл. XXII, 36; XXIII, 2).

Микроструктура массивного арагонитового скелета изучена достаточно хорошо [Hartman, Goreau, 1975; Cuif et al., 1979; Wendt, 1979]. Она довольно разнообразна и может быть сферулитовой, клиногональной или иррегулярной. Микрористаллы представлены арагонитом, реже — магнизиальным кальцитом. Размеры сферулитов 100 мкм, а отдельных кристаллов 10—80 мкм. В случае клиногональной микроструктуры кристаллы достигают 60 мкм в длину и 0,5 мкм в поперечнике (табл. XXIV, 2).

**Система.** Представители коралловых губок (*Sclerospongiae*) стали известны с 1878 г., когда *Seratoporella nicholsoni* была впервые поднята со дна моря у побережья Кубы; этот неизвестный ранее организм был принят за табулятный коралл из группы *Favosites*. Р. Киркпатрик [Kirkpatrick, 1911] сравнивала их с *Chaetetida*. Другой представитель этой группы (*Astrosclera*) был описан в эти же годы [Lister, 1900]. Тогда же стала известна *Merlia normani* [Kirkpatrick, 1911].

Долгое время природа этих организмов изучалась недостаточно, и только начиная с работ В.Д. Хартмана и Т.Ф. Горо [Hartman, Goreau, 1970, 1971, 1975, 1976], стало ясным, что современная *Seratoporella* и другие сходные с ней формы, являясь губками, не могут быть отнесены ни к *Demospongiae*, ни к *Calcarea*. Исходя из биологии коралловых губок эти исследователи выделили особый класс *Sclerospongiae*. Одновременно В.Д. Хартман и Т.Ф. Горо, основываясь на морфологических аналогиях в строении известкового массивного скелета, предложили включить в этот класс также ископаемых *Stromatoporoidea* и *Chaetetida*, традиционно относимых к *Coelenterata*

Рис. 48. Строение астрориз у *Sclerospongiae*, реконструкция [Bergquist, 1978, fig. 5.25]

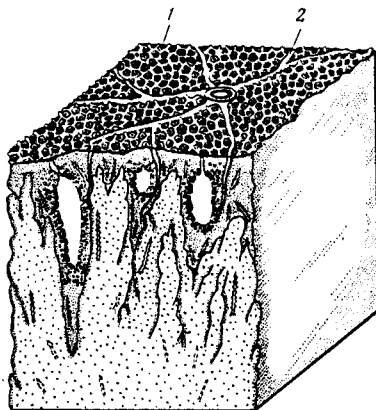
1 — ячейки, 2 — астроризы

Hydrozoa. В последние годы В.Д. Хартман [Hartman, 1979; Hartman et al., 1980] дал законченную систему класса *Sclerospongiae*, объединив в его составе отряды *Ceratoporellida*, *Stromatoporoidea*, *Tabulospongiida* и *Merliida*. Он же изучил их микроструктуру, экологию и распространение их во времени.

Микроструктура скелета *Sclerospongiae* изучалась также Й. Вендтом [Wendt, 1979], Ж.П. Кюифом [Cuif et al., 1979] и др. П. Бергквист [Bergquist, 1978] приняла в принципе для этой группы классификацию В.Д. Хартмана. Исследователи А. и Ж. Термье [Termier, Termier, 1974—1979], выделив массивных известковых губок в особый таксон подтипового ранга *Ischyrospongia*, включили в него классы *Sclerospongiae*, *Tabulospongiae* и *Stromatoporoidea*. При сравнении классификации, предложенной А. и Ж. Термье, с классификацией В.Д. Хартмана и Т.Ф. Горо, отмечается, что А. и Ж. Термье повысили ранг большинства отрядных подразделений и отчленили современные *Sclerospongiae* от ископаемых форм. Ю. Казмирчак [Kazmierchak, 1979], описав новый род и вид *Murania lefeldi* из меловых отложений Словакии, отнес эту форму к *Sclerospongiae*. Таким образом, благодаря ему класс *Sclerospongiae* стал представленным и в мезозое.

Резко иную точку зрения на систематическое положение *Sclerospongiae* принимает Ж. Васле [Vacelet, 1979a,b, 1980, 1981, 1983, 1984; Debrenne, Vacelet, 1984] который большую часть современных видов и родов *Sclerospongiae* относит к классу обыкновенных губок *Demospongiae* (на основании присутствия кремневых спикул). В то же время он считает, что *Sclerospongiae* недостаточно изучены, чтобы говорить окончательно об их систематической принадлежности.

Из четырех отрядов, включаемых В.Д. Хартманом [Hartman, et al., 1980] в состав класса *Sclerospongiae*, мы принимаем, вслед за А. и Ж. Термье [Termier, Termier, 1979], только два: *Ceratoporellida* и *Merliida*. Оба отряда представлены только современными формами; мезозойская форма *Murania lefeldi* из меловых отложений Словакии [Kazmierchak, 1974] в классификации В.Д. Хартмана [Hartman et al., 1980] не учитывается. Ниже приводится система *Sclerospongiae*, принятая в настоящей работе.



## О Т Р Я Д CERATOPORELLIDA

(одно семейство с тем же названием)

## О Т Р Я Д MERLIIDA

(одно семейство с тем же названием)

**Геологическая история.** Собственно Sclerospongiae, представленные отрядами Ceratoporellida и Merliida, характерны только для настоящего времени. Переопределение А. и Ж. Термье рода *Stellispongia* (Phaetronita), описание Ю. Казмирчаком из мела Словакии рода *Murania* [Kazmierchak, 1979], а Ж.П. Кюифом [Cuif, 1973] — трех родов из триаса могут расширить характеристику Sclerospongiae мезозоя.

**Географическое распространение.** Современные Sclerospongiae известны только из Карибского бассейна (вблизи побережья Кубы и Ямайки) и на западе Тихого океана.

**Экология.** Sclerospongiae — относительно глубоководные организмы, обитающие на глубине 70—95 и даже 200 м. Отдельные формы известны с меньших глубин — 15—18 м. Местом обитания этих организмов служат пещеры и тоннели в основании рифа на его внешнем склоне. Оптимальными условиями для них являются достаточно высокая температура воды — 26—27°, недостаток освещенности (проникает 1% света) и недоступность; это типичные представители криптофауны низкой фотической зоны. Их сопровождают фораминиферы, кремневые губки, агерматипные кораллы, брахиоподы, серпулиды и др.

**Дискуссия.** Класс Sclerospongiae — наиболее дискуссионная группа среди Cellularia. Смешанный состав скелета и не до конца изученный процесс биоминерализации не позволяют ответить на вопрос, является ли у современных Sclerospongiae массивный скелет первичным или вторичным по происхождению. Известно лишь, что в теле организма отсутствуют специальные клетки, выделяющие арагонит [Jones, 1979].

Неясно положение Sclerospongiae в системе Cellularia: являются ли они представителями самостоятельного класса, как считают В.Д. Хартман [1979; Hartman et al., 1980] и П. Бергквист [Bergquist, 1978], или же это специфические представители класса Demospongiae, как предлагают считать Ж. Васле [Vacelet, 1979a,b; Debrenne, Vacelet, 1984], а также А. и Ж. Термье [Termier, Termier, 1974, 1978]. Решение вопроса зависит от того, что берется за основу — спикуловый кремневый или массивный карбонатный скелет. Однозначному определению места Sclerospongiae в системе помогло бы знание типа их личинки, однако эти данные отсутствуют.

В.Д. Хартман [Hartman et al., 1980] расширяет состав класса Sclerospongiae за счет включения в него вымерших отрядов неопределенного систематического положения — Stromatoporata и Tabulospongiida (здесь Chaetetida). Уже А. и Ж. Термье [Termier, Termier, 1979] указывали на отсутствие доказательств родственных связей между современными Sclerospongiae и названными группами. Вероятно, некоторое сходство в морфологии скелета этих организмов есть проявление конвергенции.

## К Л А С С CALCAREA

*Calcareea* — примитивные морские организмы со скелетом из рассеянных известковых спикул, реже — с массивным, не спикуловым скелетом.

**Морфология.** Размеры. *Calcareea* в отличие от других *Cellularia* имеют очень небольшие размеры.

**Форма.** Она варьирует от цилиндрической, конической до грушевидной, лабиринтообразной; колонии — древовидные, цепочковидные или массивные, неправильной формы (табл. XXV, 1—3). Разрастания и выросты у *Calcareea* не отмечаются.

**Симметрия.** При расположении рассеянных спикул радиально в теле губки можно говорить о симметрии радиального типа. Однако строго радиальная симметрия у *Calcareea* наблюдается только на личиночной стадии [Bergquist, 1978]. В целом *Calcareea* имели монаксонную симметрию с осью симметрии неопределенно большого порядка.

**Индивидуальность, дивидуальность и колониальность.** П.Д. Резвой [1936, 1937] рассматривал губок как дивидуальные организмы, основываясь на их низкой степени интеграции и невозможности провести резкую грань между колониями и одиночной особью. Это было принято В.М. Беклемишевым [1964], который считал, что губки, входя в состав колонии, легко утрачивают свою индивидуальность. По В.М. Колтуну [1983], тело губки сиконоидного или лейконоидного плана строения может рассматриваться как состоящее из деиндивидуализированных особей аскона (рис. 49). Существует и иная точка зрения [Hartman, Reiswig, 1973; Tuzet, 1973], согласно которой любая функционально обособленная губка рассматривается в качестве индивида, независимо от числа оскулумов и формы строения (ветвистой или массивной). В связи со сказанным колониальность у *Calcareea* или отсутствует (вторая точка зрения), или соответствует таковой у других низших многоклеточных (много оскулумов — колония).

**Способ прикрепления.** Большинство *Calcareea* — прикрепленные формы, они закрепляются на субстрате с помощью ножки или прирастают своим основанием. Не исключено, что некоторые из них лежали свободно на грунте.

**Скелет.** У *Calcareea* он известковый, монокристаллический, если образуются спикулы, или массивно-кристаллический (у родов *Murrayona* и *Petrobiona*). Спикулы представлены рабдами, трирадиатами и реже тетрарадиатами длиной 60—120 мкм, реже — до 1 см. Трехосные спикулы (см. рис. 50) бывают равномерно-симметричными, когда лучи расположены под углом 120°, и вилкообразными (2 луча из трех сближены между собой). Спикулы состоят из  $\text{CaMgCO}_3$ . Иногда наблюдается концентрическое наслоение, что указывает на постепенный рост спикулы. Кроме  $\text{CaMgCO}_3$  и воды (3,7%) спикулы содержат в значительном количестве Sr, Na и  $\text{SO}_4$  [Jones, 1979]. Органическая нить в осевой части известковой спикулы отсутствует. У очень редких представителей *Calcareea*, таких, как *Murrayonidae* и *Petrobiona*, имеется массивный скелет, который выделяется поверхностью тела [Vacelet,

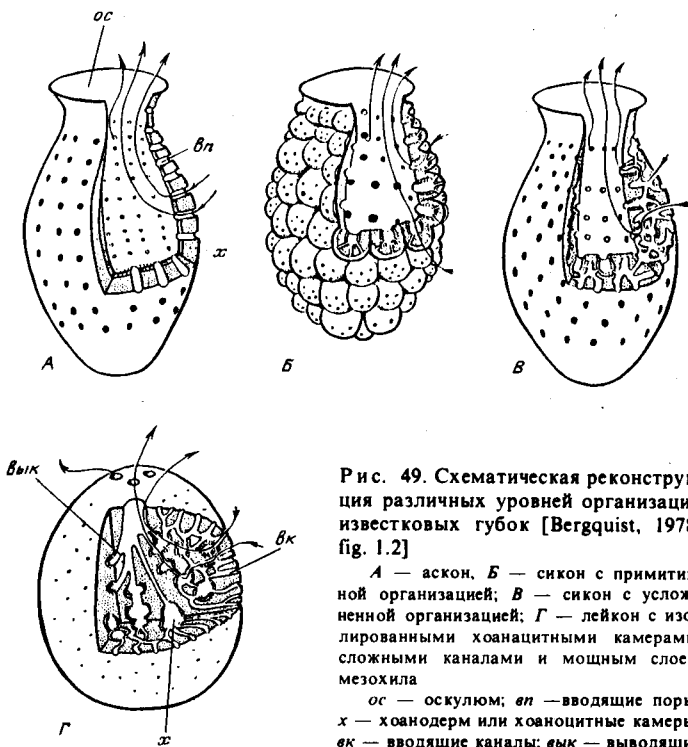


Рис. 49. Схематическая реконструкция различных уровней организации известковых губок [Bergquist, 1978, fig. 1.2]

А — аскон, Б — сикон с примитивной организацией; В — сикон с усложненной организацией; Г — лейкон с изолированными хоаноцитными камерами, сложными каналами и мощным слоем мезохила

ос — оскулюм; вл — вводящие поры; х — хоанодерм или хоаноцитные камеры; вк — вводящие каналы; вык — выводящие каналы

1970; Debrenne, Vacelet, 1984]. Химический состав спикул и массивного скелета близок и никогда не бывает представлен арагонитом [Wendt, 1979].

Спикулы рассеяны в теле губки различно, и в зависимости от их расположения устанавливаются три плана строения Calcaea: радиальный, неправильный и парарадиальный [Колтун, 1983]. Обычно Calcaea не имеют деления спикул на микро- и макросклеры, а лучи почти всегда гладкие. Скорость роста и величина спикул зависят от температуры и концентрации солей Ca и Mg в морской воде (табл. XXVIII, 4).

Поверхность тела отчетливо оформлена у асконоидных форм и менее четко — у других. Обычно верхний край выражен одноосными спикулами, направленными вверх.

Микроструктура Calcaea специально изучалась Ж. Васле [Cuif et al., 1979], Й. Вендтом [Wendt, 1979] и В.С. Джонсом [Jones, 1970, 1979]. Лучи карбонатных спикул являются монокристаллами. Массивный скелет может иметь сферулитовую микроструктуру (табл. XXIV, 3,4).

**К биологии Calcaea.** Поскольку нередко известковые губки сравнивают с Archaeocyatha и Receptaculita [Foster, 1973; Debrenne, Vacelet, 1984; и др.], имеется необходимость привести краткие сведения по их биологии. Calcaea — примитивные многоклеточные, лишённые

настоящих тканей и органов; их жизнедеятельность связана с фильтрацией морской воды через тело; в зависимости от сложности фильтрационной системы *Calcarea* подразделяются на 3 типа: асконоидный, сиконоидный и лейконоидный (см. рис. 49). Асконоидный тип — двухслойный мешок; хоаноциты выстилают атриальную полость. Между рассеянными спикулами в теле такой губки размещаются вводящие каналы (внутри пороцитов), а выводящим каналом служит атриальная полость. У двух других типов — сиконоидного и лейконоидного — хоаноциты выстилают специальные жгутиковые камеры; различия между ними выражаются в усложнении строения тела губки. Атриальная полость аскона — гомолог одной жгутиковой камеры и выводящего канала у представителей двух других типов фильтрационной системы. Тело губки покрыто пинакочитами; в средней части находится бесклеточный мезохил. Вводящие каналы проходят через специальные клетки — пороциты. По строению хоаноцитов (расположению ядер) различают два крупных таксона в составе *Calcarea* — *Calcinea* и *Calcaronea*. Вводящие поры иногда называются остиями. Питание, дыхание и выделение — внутриклеточное. Реакция на внешние раздражения исключительно замедленна, специальные нервные клетки отсутствуют; клетки — миоциты — при особом расположении могут брать на себя функцию передачи раздражений (координированная ритмическая активность) [Bergquist, 1978]. Известковые спикулы (табл. XXV, 4) создаются специальными клетками — склероцитами (рис. 50). *Calcinea* и *Calcaronea* различаются по типу личинки: целобластула — у первых и амфибластула — у вторых [Vacelet, 1964; Bergquist, 1978] (рис. 51).

**Система.** Впервые известковые губки были открыты Р. Грантом [Grant, 1826]. До работ К. Циттеля [Zittel, 1878] в составе этого подразделения рассматривались только современные формы; именно К. Циттель предложил включить ископаемые организмы с известковым скелетом, названные им *Pharetrones*, в состав *Calcarea* (*Calcispongiae*). Благодаря исследованиям Э. Геккеля [Haesckel, 1872] было доказано, что только известковые губки имеют три типа ирригационной системы — асконоидную, сиконоидную и лейконоидную; это было использовано им позднее в систематических целях. А. Денди [Dendy, 1893] учитывал при классификации известковых губок план строения и характеристику личиночных стадий. К.П. Биддер [Bidder, 1927] впервые выделил в составе класса *Calcarea* два подкласса *Calcinea* и *Calcaronea*, основываясь на положении ядра в жгутиковых клетках и типе личинки. А. Денди и Р.В. Рой [Dendy, Row, 1913], ревизовав известковых губок, свели в синонимику значительное число родовых и видовых названий; число семейств по их классификации равно десяти. Эти авторы не приняли деления современных известковых губок на подклассы.

С пятидесятих годов большое значение приобрели работы В.Д. Хартмана [Hartman et al., 1980]. Он поддержал идею К.П. Биддера о выделении двух подклассов в составе класса *Calcarea*. Кроме того, к классу *Calcarea* он отнес подкласс *Pharetronida*, подразделив его вслед за Г. Штейнманом [Steinman, 1882] на два отряда: *Inozoa* и



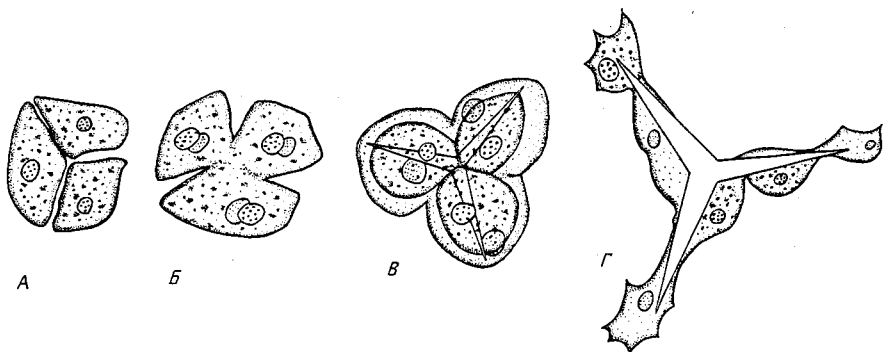


Рис. 50. Образование трирадиатной известковой спикулы [Bergquist, 1978, fig. 3.5]

А — склероциты сблизились, образовав триаду; Б — начало деления ядер в каждой клетке; В — кальцитовые лучи будущей спикулы образуются между каждой парой ядер; Г — клетки склероциты и сформированная спикула

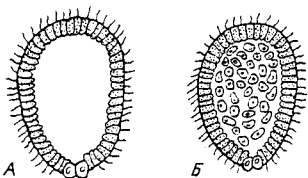


Рис. 51. Типы личинок Calcareo: целобластула у ранней (А) и более поздней (Б) стадии у Calcareo [Bergquist, 1978, fig. 4.9]

Sphinctozoa (или Inozoida и Sphinctozoida). Те и другие, по В.Д. Хартману, представлены в основном ископаемыми формами. Массивные известковые губки с кремневыми спикулами он отнес в особый класс Sclerospongiae [Hartman, 1969, 1979].

Большое значение для исследования современных Calcareo имело нахождение в затененных гротах и пещерах "живых ископаемых" — известковых губок с массивным скелетом. Три рода из шести оказались внешне близкими к ископаемым представителям Pharetronida, и по этой причине их включили в состав последних [Vacelet, 1964, 1970; 1979a,b; Debrenne, Vacelet, 1984].

В.М. Колтун [1968, 1983], вслед за М. Бэртоном (Burton, 1963), сократил число родов современных губок с 52 до 13 и резко понизил ранг таксонов, которые ранее рассматривались как подклассы.

Большой вклад в изучения Calcareo внес И. Вендт [Wendt, 1975; Hartman et al., 1980]. Он восстановил название Calcispongiae для класса и признал в его составе два подкласса — Calcinea и Calcareo — для современных форм, а также включил в него подклассы Pharetronida, Heteractinida и Stromatoporoidea — для ископаемых. Особым подклассом в составе класса Calcispongiae И. Вендт считает Sclerospongiae.

Для современных Calcareo хорошо изучены морфология, микроструктура, систематика, экология, а также физиология и онтогенетическое развитие. Среди микроструктурных исследований следует отметить работы В.С. Джонса [Jones, 1970, 1979], В.Д. Хартмана и др.

[Hantman et al., 1980], Ж. Васле [1964, 1970, 1979a,b], Ж.П. Кюифа с соавторами [Cuif et al., 1979] и др. Для установления эволюции известковых губок имеют значение работы Р. Боровича [Wojewich, 1979 и др.] и П. Бергквист [Bergquist, 1978].

В настоящее время существуют несколько типов классификации *Calcarea*, близкие между собой; их различия касаются ранга соподчиненных групп, систематическое положение которых неясно.

В работе принята система П. Бергквист [Bergquist, 1978] и В.Д. Хартмана [Hartman et al., 1980], за исключением того, что вымершие формы, как уже говорилось, рассматриваются обособленно.

## К Л А С С CALCAREA BOWERBANK, 1864

### ПОДКЛАСС CALCINEA BIDDER, 1898

#### О Т Р Я Д CLATHRINIDA

#### LEUCETTIDA

### ПОДКЛАСС CALCARONEA BIDDER, 1898

#### О Т Р Я Д LEUCOLENIDA

#### SYCETTIDA

**Геологическая история.** Поскольку *Pharetronita* (см. ниже) из класса *Calcarea* исключаются, то рассматриваемый таксон оказывается характерным только для настоящего времени. Некоторые считают, что *Calcagonea* документируются уже в отложениях нижней юры (например, род *Leucandra* [Bergquist, 1978]). *Calcinea* отсутствуют среди ископаемых форм. Если учесть, что в отложениях палеогена и неогена достоверные остатки *Calcarea* в рассматриваемом объеме неизвестны, то к находкам из мезозоя следует относиться с большой осторожностью.

**Географическое распространение.** *Calcarea* встречаются в Тихом океане (побережье Калифорнии, о-в Кристимас, о-ва Новые Гебриды) и в Средиземном море у берегов Италии, а также у берегов других морей тропического пояса.

**Экология.** *Calcarea* характерны для латерали (литораль, сублитораль), обитают на глубине не более 100 м. Формы с массивным скелетом — обитатели темных лабиринтов, подводных пещер — встречаются в водах с высокой среднегодовой температурой (тропики и субтропики). Длительность жизни особи *Calcarea* не более одного года. Рост тела губки в большинстве случаев происходит зимой, смерть наступает летом [Johnson, 1979].

**Дискуссия.** Основным нерешенным вопросом является взаимоотношение *Calcarea* и вымерших *Pharetronita* и других групп с известковым скелетом, положение которых в системе органического мира не установлено.

## Т И П PHARETRONITA PHYLUM NOV.

Pharetronita — вымершие морские бентосные организмы с массивным карбонатным пористым скелетом (кальцит, арагонит). Кубок может иметь камерное или некамерное строение. Помимо массивного скелета, могут присутствовать известковые спикулы (рис. 52). Pharetronita — группа с примитивной дивидуальной организацией, переходящей часто в колониальную стадию. Для некоторых из них характерны выросты за пределы кубка.

Микроструктура — нескольких типов, изучена не у всех представителей. Пузырчатая ткань, если она присутствует, может быть как в интерваллуме, так и в центральной полости.

Сравнение и замечания. Pharetronita отличаются от Stromatoporida отсутствием астрориз, присутствием (редко) известковых спикул; от Chaetetida они отличаются отсутствием ламеллярной микроструктуры и ячеистого строения и наличием почти у всех представителей центральной полости, а также (у некоторых) присутствием известковых спикул. От Sclerospongiae они отличаются отсутствием кремневых спикул и астрориз. От Calcareia и Demospongiae (Vaceletia) Pharetronita отличаются присутствием пузырчатой ткани и иным типом микроструктуры массивного карбонатного скелета; незнание типа личинки у Pharetronita еще более затрудняет это сравнение. Имея некоторые морфологические черты, сходные с Archaeocyatha (Archaeata), Pharetronita отличаются от них присутствием спикул, своеобразием микроструктуры и меньшим разнообразием различных выростов и разрастаний, а также присутствием арагонитового скелета (в некоторых случаях).

Состав. Классы Sphinctozoa Steinman, 1882 и Inozoa Steinman, 1882.

Распространение. Карбон—мел, повсеместно.

Дискуссия. До сих пор обсуждаются многие вопросы, связанные с номенклатурой, рангом и положением Pharetronita в системе. Как известно, название Pharetrones ввел К. Циттель [Zittel, 1878]. С этого времени и особенно после работ Г. Штейнмана [Steinmann, 1882] закрепилось деление этой группы на два крупных таксона с камерным и некамерным скелетом. Однако М. Лобенфелс [Laubenfels, 1955] понимает под Pharetronida (в ранге отряда) только некамерные формы, отнеся камерные к отряду Thalamida. На этой же позиции стоит В.Д. Хартман [Hartman et al., 1980], считая Pharetronoidea и Inozoa синонимами (у него это подкласс). Мы разделяем мнение А. Зайлахера [Seilacher, 1961] и Э. Отта [Ott, 1967] об отнесении Sphinctozoa и Inozoa на равных основаниях к единому таксону (здесь Pharetronita).

В некоторых работах [Pickett, 1967, 1982; Pickett, Jell, 1983; Pickett, Rigby, 1983; Rigby, Blodgett, 1983] указывают на находки представителей Pharetronita (Sphinctozoa) в отложениях нижнего и среднего палеозоя Австралии и Аляски и в палеогеновых отложениях Австралии; но, как будет показано ниже, кембрийские—девонские Sphinctozoa резко отличаются от типичных представителей этого таксона составом

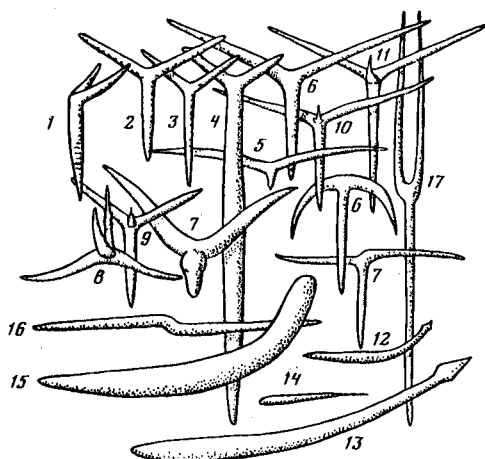


Рис. 52. Типы спикул известковых губок [Hartman et al., 1980, fig. 3.4.1—1]

1—7 — трирадиаты; 8—11 — квадрирадиаты; 12—15 — монаксоны; 16 — диактина; 17 — вилкообразная спикула, характерная для *Inozoa*

скелета (нередко кремневым), иной микроструктурой и др. Форма из эоцена Австралии (*Vaceletia*) неотличима, по мнению одного из исследователей [Pickett, 1982], от современного представителя этого рода и потому, естественно, должна быть отнесена к *Demospongiae* [Vacelet, 1979a,b, 1980].

В исследованиях форм низших многоклеточных с массивным карбонатным скелетом наблюдается ход рассуждения, необычный для неонтологии: ныне живущие редкие виды отнесены к ископаемым "фареетронным губкам" и объявлены "живыми ископаемыми". Доказательством послужило только сходство строения массивного карбонатного скелета, т.е. проявление конвергенции, столь обычной среди низших многоклеточных. В результате оказалось, что единая группа *Pharetronita* представлена среди *Demospongiae* и *Calcarea*, по данным Ж. Васле [Vacelet, 1979a,b, 1983] и *Sclerospongiae* по данным В.Д. Хартмана [Hartman et al., 1980]. Критерием такого допущения послужил тип личинки в первом случае и растворение кремневых спикул, характерное для современных *Sclerospongiae*, — во втором, что не является доказательством. Поэтому мы считаем, что В.М. Колтун [1983] прав, отрицая прямое родство вымерших *Pharetronita* и современных представителей *Cellularia* с массивным карбонатным скелетом, что позволяет рассматривать *Pharetronita* как обособленный таксон высокого ранга — типа.

## К Л А С С SPHINCTOZOA

*Sphinctozoa* — вымершие морские бентосные организмы с карбонатным пористым скелетом камерного строения. Камеры нарастают последовательно или беспорядочно друг на друга. Центральная полость присутствует не всегда. В камерах могут быть скелетные

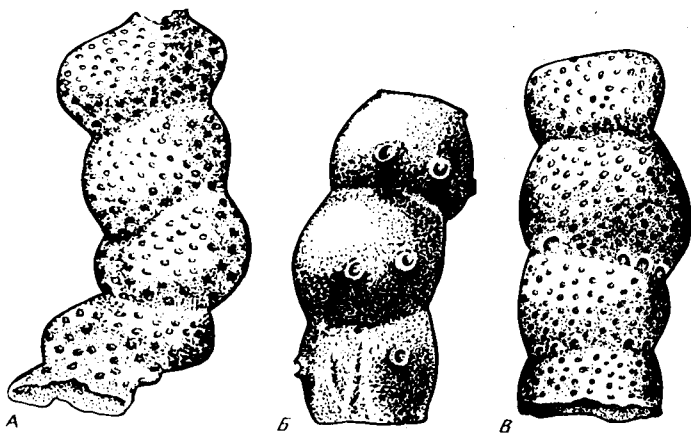


Рис. 53. Внешний вид кубков Sphinctozoa: А — Sphaerocoelia, Б — Sollasia, В — Colospongia [Основы..., 1962, рис. 114, 115 и 117а]

элементы в виде различно ориентированных стерженьков и пузырчатой ткани. Пузырчатая ткань может пересекать центральную полость (см. рис. 54).

**Морфология. Размеры.** Кубки достигают от 3—6 до 30—50 мм в диаметре. Наиболее обычный диаметр 12—18 мм. Высота кубков могла достигать 50—60 и даже 250 мм.

**Форма.** Преобладает цилиндрическая форма кубков, осложненная сильными пережимками за счет камерного строения скелета. Реже встречаются пластинчатые, массивные или ширококонические формы (рис. 53; табл. XXVI, 1; XXVIII, 1).

Симметрия кубков Sphinctozoa специально не исследовалась, однако по аналогии с симметрией губок и некоторых Euarchaeosyatha она может быть определена как монаксонная с осью симметрии неопределенно большого порядка.

Разрастания и выросты, характерные для Sphinctozoa, в литературе не указываются. Наблюдения одного из авторов (И.Т. Журавлевой) позволяют утверждать, что для Sphinctozoa характерны выросты и разрастания того же типа, что и для Euarchaeosyatha, Aphrosalpingata, Soanitida, а именно — глумы, крассаты, разнообразные аморфы. Эти наблюдения могут быть подтверждены ссылкой на изображения в работе Э. Отта [Ott, 1967], Э.В. Бойко [1981] и др.

**Индивидуальность, дивидуальность и колониальность.** Если сравнивать кубки Sphinctozoa и Archaeosyatha, то можно допустить, что кубок Sphinctozoa со скелетными элементами в камерах отвечал дивидуальному организму. Встречаются колонии кубков дендронидной формы, реже — массивные.

**Способ прикрепления.** Прикрепление было того же типа, что и у Archaeosyatha и других донных неподвижных форм. Допускается существование форм, свободно лежавших на грунте.

**Скелет.** У Sphinctozoa он известковый ( $\text{CaCO}_3$ ), кальцитовый или

арагонитовый. Считать первичным только арагонитовый скелет нет оснований.

Различают три типа микроструктуры, два первых из которых встречаются наиболее часто:

1) гранулярный, характеризуется микрокристаллами кальцита, расположенными незакономерно, реже скомпонованными наподобие фибр [Wendt, 1979; Cuif et al., 1979; Журавлев, 1985]. Близкий тип микроструктуры имеется у *Archaeocyatha*;

2) сферулитовый, характеризуется компактно расположенными сферулами размером до 0,4 мм, реже — более. Сферулы сложены радиально-лучистыми фибрами толщиной 1,0 мм. Скелет арагонитовый, кальцитовый. Сферулитовый тип микроструктуры некоторыми исследователями считается вторичным [Cuif, 1973; Cuif et al., 1979; Debrenne, Lafuste, 1972; Finks, 1970; Журавлев, 1985; и др.];

3) клиногональный, характеризуется фибрами того же строения, но расположенными клиногонально, как у *Stromatopora* [Debrenne, Lafuste, 1972; Cuif et al., 1979; Hartman et al., 1980; и др.] (табл. XXVII, 4).

Спикулы отмечены только у меловых *Barroisia*, архитектура скелета которых не типична для *Sphinctozoa* [Reid, 1968, 1970]. У некоторых отмечаются палочковидные образования типа псевдоспикул, возникавшие за счет линейного расположения кристалликов при гранулярном типе микроструктуры (например, у рода *Verticillites* Defrance, 1929 [Бойко, 1981; и др.]). Все остальные представители *Sphinctozoa* спикул лишены<sup>1</sup>. Исходя из различного типа микроструктуры, предполагают гетерогенное происхождение *Sphinctozoa* [Finks, 1970; Журавлев, 1985].

Камеры представляют собой полые образования, разделенные в пространстве пористой известковой стенкой. Высота камер достигала 5 и даже 11 мм; ширина их менялась: в местах пережима кубка была равна 5—6 мм, а в местах максимального расширения — до 12—18 мм в поперечнике. Камеры сильно выпуклые и уплощенные, сплошные в поперечном сечении или разделенные на множество радиальных камер второго порядка. В последнем случае они уподоблялись сиригам *Aphrosalpingata* и некоторых *Euarchoocyatha* (рис. 54).

Наружная стенка камеры обызвествлена всегда, внутренняя может отсутствовать или быть недоразвитой. Наблюдаются случаи эксцентричного расположения центральной полости (сифона), пронизывающей камеры. Если центральная полость отсутствует, камера лишена центрального отверстия (табл. XXVI, 2—4; XXVII, 1—3).

Толщина стенки камер у ископаемых форм могла достигать 0,15—1,5 мм, увеличиваясь во внутренней части камеры. Поры в наружной стенке камеры имеют размер 0,2—0,3 мм и называются апопорами; диаметр пор внутренней стенки (пропоры) достигает 0,5 мм. Если поры наружной стенки камеры располагались редко и на возвышениях

<sup>1</sup> Истинные спикулы встречены у рода *Tremacystia* (см. [Reid, 1968]). Однако в последних схемах классификации [Ott, 1967; Hartman et al., 1980] этот род исключен из состава *Sphinctozoa*.

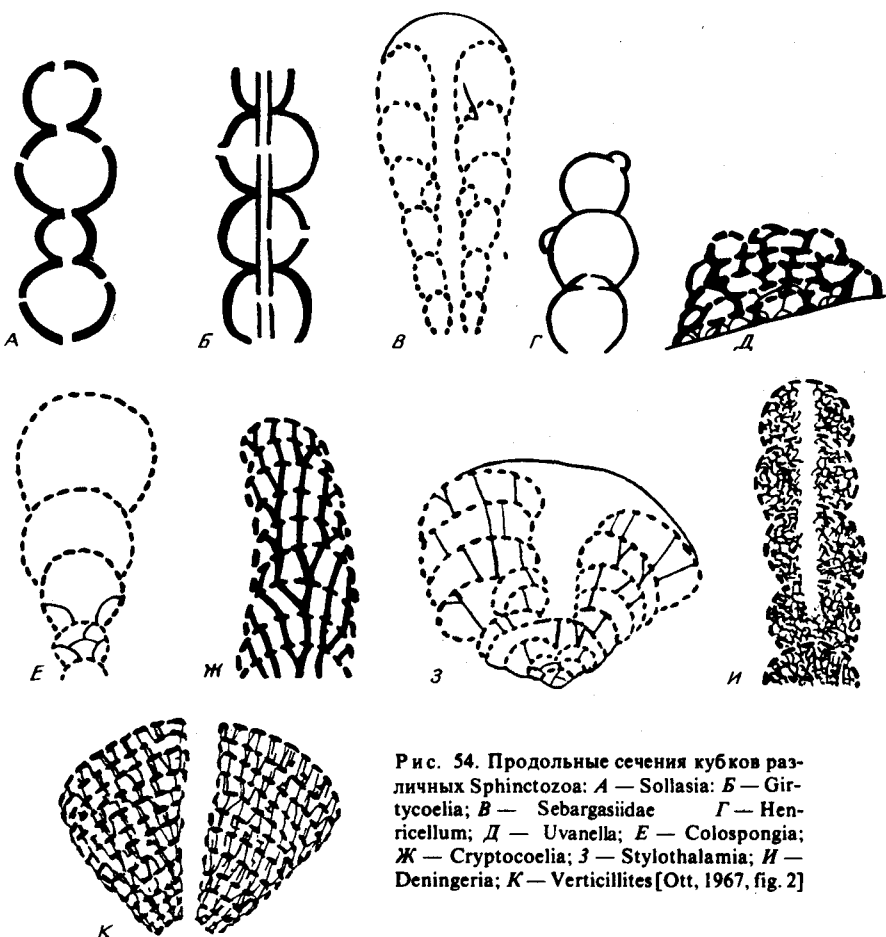


Рис. 54. Продольные сечения кубков различных Sphinctozoa: А — Sollasia; Б — Girtycoelia; В — Sebergasiidae; Г — Henticellum; Д — Uvanella; Е — Colospongia; Ж — Cryptocoelia; З — Stylothalamia; И — Deningeria; К — Verticillites [Ott, 1967, fig. 2]

(например, у рода *Sollasia*), то размер их был еще большим. Одновременно могут встречаться остии и обычные поры (апопоры).

Верхним краем кубка у Sphinctozoa является верхняя часть последней камеры. Полости камер могли быть свободными от скелетных элементов, заполнены только пузырчатой тканью, вертикальными стерженьками или беспорядочно расположенными, соединенными между собой и разветвленными стержневидными скелетными элементами (табл. XXVIII, 2). Толщина скелетных элементов могла равняться толщине стенки камеры.

**Система.** Первые находки Sphinctozoa были сделаны еще в начале прошлого века во Франции [Defrance, 1827]. Долгое время положение Sphinctozoa в системе органического мира было крайне неустойчивым — их относили к мшанкам, кишечно-полостным, наутилоидеям и т.д. Только после работы К.Циттеля [Zittel, 1878] эта группа

стала включаться в состав фаретронных известковых губок. Г. Штейнман [Steinmann, 1882] впервые подразделил фаретронных губок на Inozoa и Sphinctozoa.

Конец XIX и начало XX в. — период накопления новых данных, инвентаризации группы в целом. Особое значение имеют в этот период работы В. Ваагена и Дж. Вентцеля [Waagen, Wentzel, 1887], изучавших пермских Sphinctozoa Индии, а также Г. Джерти [Girty, 1908], монографии которого посвящены Sphinctozoa перми и триаса. К этому времени выявилась избирательная приуроченность позднепалеозойских представителей названной группы к широтной палеотропической полосе — Тетису и почти полное их отсутствие к северу и югу от этой полосы.

Интенсивно исследовались Sphinctozoa в тридцатые годы: для этого времени важны работы К.Ф. Пароны [Parona, 1933], Г. Ябе и Т. Сугиямы [Yabe, Sugiyama, 1935]. К сороковым годам нашего века Sphinctozoa были хорошо изучены в морфологическом плане, а также на уровне семейств и родов — в систематическом. По-прежнему оставались малоизученными онтогенез, история развития, микроструктура скелета, биостратиграфическое значение и положение в системе органического мира.

В 1955 г. появилась сводка по палеонтологии беспозвоночных, раздел Sphinctozoa (отряд *Thalamida*) которой был написан М.В. Лобенфелсом [Laubenfels, 1955].

И.Т. Журавлева и П.Д. Резвой [1956], развивая взгляды Г. Штейнмана [Steinmann, 1882], говорили о независимости Sphinctozoa от *Porifera* и возможной связи их с *Archaeosyatha*. В "Основах палеонтологии" [1962] в составе класса неопределенного систематического положения Sphinctozoa выделяется монотипный отряд *Thalamida* и шесть семейств. По сравнению с классификацией М.В. Лобенфелса [Laubenfels, 1955] здесь дополнительно дается семейство *Verticillidae* Steinmann (1882).

В эти же годы вышли две сводки по Sphinctozoa, которые не потеряли своего значения и до настоящего времени. Автор первой из них А. Зайлахер [Seilacher, 1961] впервые установил два надсемейства — *Porata* и *Aporata*, выделенные по основному, с его точки зрения, признаку — типу пористости наружной стенки. Автор второй сводки Э. Отт [Ott, 1967] вслед за А. Зайлахером и другими исследователями относит Sphinctozoa к известковым губкам. Он принял [Ott, 1967] подразделение отряда Sphinctozoa на два надсемейства: *Aporata* и *Porata* и девять семейств.

Э. Отт впервые показал стратиграфическую приуроченность Sphinctozoa (карнийский ярус, триас Альп). Им прослежено распространение Sphinctozoa в мире, начиная с карбона и до конца мела, и дана палеоэкологическая характеристика этой группы. Всего Э. Оттом описаны представители 31 рода, из них пять — новые. В семидесятые и последующие годы описательные работы исчисляются единицами [Termier, Termier, 1974; Jablonski, 1971, 1973; Cuif, 1973; Kovacs, 1978; Бойко, 1981; Pickett, 1982; Pickett, Rigby, 1983; и др.]. В то же время много внимания уделяется изучению микроструктуры массивного и спикуло-



вого (у отдельных родов) скелета Sphinctozoa. Р.Е. Рейд [Reid, 1968, 1970] ревизовал типовые виды родов *Barroisia* и *Tremacystia*, представленные образцами, хранящимися в Британском музее. Он подтвердил присутствие известковых спикул различного типа у этих мезозойских форм. Активно изучалась микроструктура массивного скелета Sphinctozoa французскими исследователями Ж.П. Кюйфом, Ф. Дебрени, Ф.Ж. Лафюстом, Ж.Васле [Cuif, 1973; Debrenne, Lafuste, 1972; Cuif et al., 1979; и др.], которые установили несколько типов микроструктур, характерных для Sphinctozoa. Э.В. Бойко [1981, 1983] изучала микроструктуру скелета *Verticillites* из мезозоя Памира. Г.В. Беляева [Никитина, Беляева, 1983] впервые указала на находку пермских Sphinctozoa на Дальнем Востоке.

В последние годы активно продолжаются работы по ревизии группы Sphinctozoa, начатые Р.М. Финксом [Finks, 1970], И.Т. Журавлевой [Zhuravleva, 1970a], а также Б. Циглером и С. Ритшелем [Zigler, Rietschel, 1970]. Р.М. Финкс вслед за Э. Оттом предложил разделение Sphinctozoa на три ствола, независимые по происхождению, показав этим возможную гетерогенность группы и необходимость ревизии ее системы. Позицию Р.М. Финкса поддерживает А.Ю. Журавлев [1985], который допускает прямую связь диктиональных археоциат с современной *Vaceletia*. Дж. Пикетт [Pickett, 1982], обнаружив эоценовую форму, отнесенную им к роду *Vaceletia*, а также ряд среднекембрийских "*Amblysisiphonella*" и др., предположил возможность проследить непрерывную геологическую историю Sphinctozoa начиная со среднего кембрия. Все названные выше исследователи, в том числе Ф. Дебрени и Ж. Васле [Debrenne, Vacelet, 1984], не сомневаются в губковой природе Sphinctozoa, а некоторые из них — и в принадлежности Sphinctozoa к Demospongiae.

Положение в системе типа Porifera и ранг Sphinctozoa рассматривались в работах многих авторов, начиная со Г. Штейнмана [Steinmann, 1882] и кончая А.Ю. Журавлевым [1985].

Sphinctozoa в ранге от класса до отряда совместно с Inozoa относят в состав *Calcarea* или *Sclerospongiae* или, наконец, *Demospongiae* [Laubenfels, 1955; Vacelet, 1964—1984; Hartman et al., 1980; Termier, Termier, 1974—1979; Pickett, 1982; и др.]. Классификация Sphinctozoa наиболее детально дана Э. Оттом [Ott, 1967], который вслед за А. Зайлахером [Seilacher, 1961] подразделил отряд Sphinctozoa на два надсемейства: *Porata* и *Aporata* (у В.Д. Хартмана — подотряды). Гетерогенность Sphinctozoa отражена во многих работах [Ott, 1967; Finks, 1970; Журавлев, 1985; и др.]

В настоящей работе принята система, предложенная Э. Оттом [Ott, 1967], с последующими уточнениями.

## О Т Р Я Д SPHINCTOZOA

## ПОДОТРЯД APORATA

## С Е М Е Й С Т В О THAUMASTOCOELIIDAE

## CELYPHIIDAE

## ПОДОТРЯД PORATA

## С Е М Е Й С Т В О SPHAEROCOELIIDAE

## GUADALUPIIIDAE

## CYSTOTHALAMIIDAE

**Геологическая история и стратиграфическое значение.** Sphinctozoa — одна из немногих групп, рассматриваемых в настоящей работе, которая является связующим звеном между низшими многоклеточными палеозоя и мезозоя. Самые древние Sphinctozoa указаны из среднего кембрия Австралии [Pickett, Jell, 1983], откуда описано три рода. Однако очень небольшие размеры (1—3 мм), кремневый скелет и приуроченность к возрастному диапазону, в котором они существовали, не позволяют в настоящее время рассматривать эти организмы бесспорно в составе Sphinctozoa, тем более что один род (*Blastulospongia*) сравнился авторами с фораминиферами.

Известны указания на находки Sphinctozoa в ордовике—девоне Австралии и Аляски [Pickett, Rigby, 1983; Rigby, Blodgett, 1983; Rigby, Potter, 1986], однако недостаточная изученность этих форм, кремневый скелет некоторых из них и специфическое строение других (с радиальными пластинами) не позволяют в настоящее время отнести их к Sphinctozoa.

Бесспорные Sphinctozoa появляются только в конце позднего карбона и существуют до конца мела включительно, расцвет этих организмов приурочен к триасу. В юрском и меловом периодах число таксонов Sphinctozoa резко сокращается. В эоцене Австралии обнаружена форма, названная *Vaceletia progenitor* [Pickett, 1982] и неотличимая от *Vaceletia crupta* (Vacelet), относимой к Demospongiae, т.е. к губкам в основном с кремневым скелетом [Vacelet, 1979a,b, 1980; Debrenne, Vacelet, 1984]. Это ставит вопрос о неправомерности установления связи между представителями рода *Vaceletia* (эоцен—ныне) с вымершими в меловом периоде Sphinctozoa.

Стратиграфическое значение Sphinctozoa в диапазоне карбон—триас несомненно [Ott, 1967].

**Географическое распространение.** Находки Sphinctozoa известны на всех континентах, за исключением Антарктиды. Как правило, расселение Sphinctozoa было связано с палеоэкваториальной областью. Исключение составляет местонахождение рода *Barroisia*, остатки которого найдены значительно севернее — на территории Англии.

**Палеоэкология.** Sphinctozoa были типичными морскими организмами, обитателями мелководья. В карбоне—триасе они были активными каркасостроителями совместно с цианобактериями, зелеными и другими водорослями. Органогенные постройки, созданные при участии Sphinctozoa, изучены в СССР из перми Армении [Журавлева, Мягкова, 1974б], Дальнего Востока [Беляева, Никитина, 1984], триаса Па-

мира [Бойко, 1983]. Наиболее значительной работой по палеоэкологии Sphinctozoa является монография Э. Отта [1967], посвященная анализу структуры органогенных построек триаса Альп.

**Дискуссия.** При изучении Sphinctozoa предлагаются различные толкования их положения в системе низших многоклеточных, в основном в составе Porifera. Как уже указывалось, Sphinctozoa в ранге отряда включаются то в класс Calcarea, то в Sclerospongiae, то в Demospongiae, в зависимости от принятия той или иной концепции природы этой группы. Особенно четко эти противоречия выявляются при сравнении огромного числа ископаемых форм с современной Vaceletia сугрта (Vacelet), для которой характерны значительно меньшие размеры, совершенно чуждая вымершим формам экология, бесспорная принадлежность к Demospongiae, в основном имеющим кремневый спикуловый скелет (табл. XXI, 1,2). Классификация Sphinctozoa органически не связана с основными подразделениями, предложенными Р.М. Финксом [Finks, 1970], которые отражают принципиальные линии развития этой группы.

## К Л А С С I N O Z O A

Inozoa — вымершие морские бентосные организмы с известковым скелетом некамерного строения. Центральная полость присутствует не всегда. П. Бергквист считает, что "Inozoa являются Pharetronida с несегментирванной структурой и с системой каналов, обычно лейконоидной" [Bergquist, 1978, p. 152].

**Морфология.** Тело Inozoa может достигать 1—2 см в поперечнике, редко больше, и до 5—6 см в высоту. Форма массивная, цилиндрическая, неправильная, иногда с поперечными пережимами (табл. XXVIII, 3).

Колонии цепочковидные или ветвистые (рис. 55). Симметрия отчетливо не выражена, может быть определена как монаксонная с осью симметрии неопределенно большого порядка.

Inozoa — слабо интегрированные дивидуальные организмы с резко выраженной колониальностью. Способ прикрепления — основанием тела.

Скелет известковый, массивный. В.Д. Хартман [Hartman et al., 1980] указывает, что более древние представители Inozoa имели арагонитовый скелет, а начиная со средней юры встречаются формы с кальцитовым скелетом. Основой скелета являются фибры (табл. XXVIII, 3б), которые, соединяясь и переплетаясь между собой, дают сложно построенный скелет, резко отличный от такового современных "живых ископаемых" Calcarea (Petrobiona и др.). Фибры у некоторых форм могут содержать спикулы самой различной формы: однолучевые, трехлучевые и четырехлучевые (табл. XXVIII, 4,5). Перекристаллизация фибр затрудняет распознавание Inozoa, которые приобретают вследствие этого сходство с Hydrozoa [Zigler, Rietschel, 1970]. П.Бергквист [Bergquist, 1978] считает, что фибры могли быть вторичными образованиями: присутствие фибр, которые не характерны для современных "живых ископаемых", служит иллюстрацией того, насколько трудно

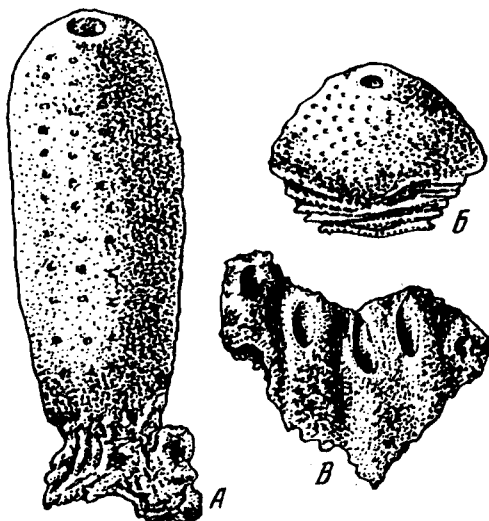


Рис. 55. Внешний вид кубков Inozoa. А. — Peronitella; Б — Epitheles; В — Elasmojerea [Основы..., 1962, рис. 32, 37, 38]

классифицировать ископаемый и современный материал в одной системе. Помимо ветвистых и расщепляющихся фибр, имеются фибры, составляющие непористый кортикальный слой, т.е. подобие наружной стенки. Последний признак также не характерен для "живых ископаемых". Пористость скелета присуща только верхней части индивидуального организма Inozoa. Тело пронизано извилистыми каналами, иногда сообщающимися между собой и открывающимися в центральную полость (рис. 56).

Центральная полость открыта сверху, она может быть округлой в плане или звездчатой, напоминающей по своей форме астроризы у Stromatoporida или Sclerospongiae.

Микроструктура Inozoa изучена слабо. В.Д. Хартман [Hartman et al., 1980], различает сферулитовую структуру у некоторых Inozoa.

**Система.** К. Циттель [Zittel, 1878] относил к группе Pharetronas всех представителей ископаемых губкоподобных организмов с массивным известковым скелетом. Г. Штейнман [Steinman, 1882] разделил группу Pharetronas Zittel на два подотряда: формы, лишенные камерного строения, он отнес к подотряду Inozoa, а формы с камерами — к Sphinctozoa (см. выше). Inozoa относились им к Calcaea с большой долей условности. До находок "живых ископаемых" — губок, рассматриваемых многими исследователями в качестве реликтов мезозойских форм, Pharetronida считались характерными только для ископаемых. М.В. Лобенфелс [Laubenfels, 1955], считая название Inozoa младшим синонимом Pharetronida, отделял последних от Sphinctozoa. Он же подразделил отряд Pharetronida (Inozoa) на подотряды Chalalina и Stereina, оставив большую группу родов в качестве Incertae sedis. В составе отряда Pharetronida им выделены 9 семейств, а общий объем Inozoa по классификации М.В. Лобенфелса [Laubenfels, 1955] достигает

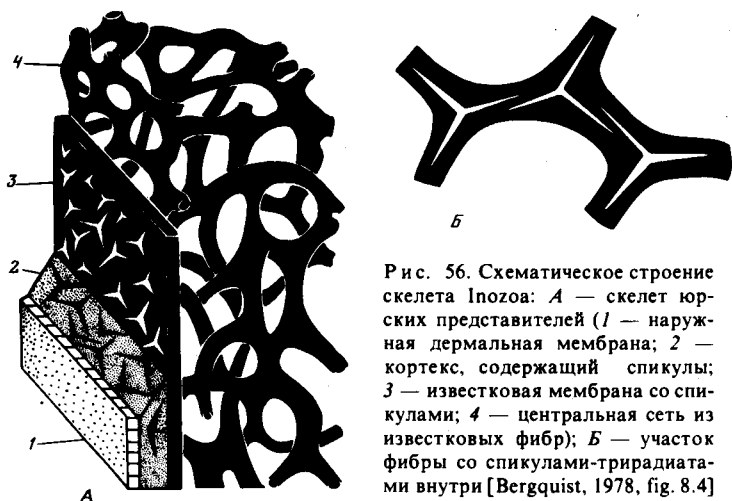


Рис. 56. Схематическое строение скелета Inozoa: А — скелет юрских представителей (1 — наружная дермальная мембрана; 2 — кортекс, содержащий спикулы; 3 — известковая мембрана со спикулами; 4 — центральная сеть из известковых фибр); Б — участок фибры со спикулами-трирадиатами внутри [Bergquist, 1978, fig. 8.4]

66 родов. В "Основах палеонтологии" [1962] Inozoa рассматриваются как группа Pharetrones без подразделения на отряды и семейства; число родов определяется равным 50.

В.Д. Хартман [Hartman et al., 1980] также считает Pharetronoidea и Inozoa синонимами и рассматривает эту группу в ранге подкласса.

Представители современных "Pharetronida" были известны давно, однако только Ж. Васле [Vacelet, 1979; Debrenne, Vacelet, 1984] свел воедино все материалы по этим губкам и привел доказательства в пользу их родства с вымершими Inozoa. По его классификации современные Inozoa подразделяются на 6 семейств и 9 родов в зависимости от типа организации; одни из них включены им в состав подкласса Calcaronea, а другие — подкласс Calcinea в составе класса Calcarea. Таким образом, по его классификации Inozoa являются гетерогенной группой.

А. и Ж. Термье [Termier, Termier, 1974], выделив таксон надклассового ранга Ischyrospongia, включили в него в качестве самостоятельного класса таксон Pharetronidea, подразделив его вслед за Г. Штейнманом [Steinman, 1882] на Inozoa и Sphinctozoa. Они сближают Inozoa со Stromatoporata и относят к последним некоторые роды из состава ископаемых Pharetronita.

В.С. Джонс [Jones, 1979] подробно изучил микроструктуру известковых губок и отчетливо показал, что современные "Inozoa" имеют специфическую микроструктуру, отличающуюся от микроструктуры ископаемых форм.

По мнению В.М. Колтуна [1983], современные "живые ископаемые" губки происходят от мезозойских Inozoa.

Несмотря на то что на протяжении более чем ста лет изучения Inozoa несколько раз делались попытки выделения в их составе семейственных категорий [Zittel, 1878; Laubenfels, 1955; и др.], до сих пор ни одна из предложенных классификаций Inozoa не принята.

**Геологическая история и стратиграфическое значение.** В литературе есть указания на единичные находки Inozoa в карбоне и перми [Bergquist, 1978]. По мнению И. Вендта [Wendt, 1979], во второй половине пермского периода Inozoa были достаточно широко распространены; их совсем не было в раннем триасе, а в среднем они встречались очень редко. Начало максимума развития Inozoa приходится на поздний триас, а сам максимум совпадает с юрским периодом. На границе юры и мела число Inozoa вновь уменьшается, но в конце раннего мела наступает второй максимум. В позднем мелу были известны только единичные формы. В третичный период достоверные Inozoa неизвестны.

Поскольку Inozoa остаются слабо изученной группой, стратиграфическое значение их не установлено, хотя для юры и мела эта группа могла бы иметь определенную стратиграфическую ценность.

**Географическое распространение.** Будучи теплолюбивыми формами, вымершие Inozoa были приурочены к Тетису и редко выходили за его пределы. Их находки многочисленны в Западной Европе, Турции, Индии, Японии, Австралии, в Южной и Центральной Америке, Алжире, Тунисе. В СССР Inozoa встречены на Северном Кавказе, в Крыму, на Мангышлаке, в Поволжье, на Украине и т.д.

**Палеоэкология.** Inozoa — морские, донные организмы, приуроченные к мелководью тропических и субтропических областей. Очевидно их участие в сооружении органогенных построек, но этот вопрос специально не изучался.

**Дискуссия.** Ни одна группа из рассматриваемых в настоящей работе не требует столь неотложной и всесторонней ревизии, как Inozoa. Начиная с К. Циттеля [Zittel, 1878] и Г. Штейнмана [Steinmann, 1882] и кончая работами Ж. Васле [Debrenne, Vacelet, 1984], обсуждаются следующие вопросы, связанные с Inozoa: 1) место этой группы в системе Porifera; 2) гетерогенность; 3) систематическое положение родов современных "живых ископаемых". Ж. Васле [1964—1984], не признавая реальности класса Sclerospongiae, относит почти все современные формы с массивным известковым скелетом к Inozoa. В то же время часть из них он сближает с Calcareia (роды Murrayona и Petrobiona), а другие — с Demospongiae, признавая тем самым гетерогенность группы [Debrenne, Vacelet, 1984]. В.Д. Хартман [Hartman et al., 1980] относит большинство современных родов с массивным известковым скелетом и рассеянными кремневыми спикулами к классу Sclerospongiae, оставляя, таким образом, в составе Inozoa только два современных рода — Murrayona и Petrobiona.

По нашему мнению, такая характеристика, как массивность известкового скелета, не является доказательством прямого родства вымерших Inozoa и некоторых современных родов известковых губок, относимых к ним. Как известно, массивный известковый скелет с близкой к Inozoa микроструктурой встречается у вымерших Stromatoropata, Chaetetida и др. Это проявление конвергенции, столь распространенной у низших многоклеточных. В.М. Колтун [1983] был прав, не включив в систему Calcareia вымерших Inozoa. Различия в микроструктуре вымерших Inozoa и современных Murrayona и Petrobiona,

разрыв геологической летописи между последними мезозойскими Inozoa и современными формами (около 35 млн лет), а также резко отличающиеся условия существования рассматриваемых групп подтверждают сказанное.

## ТИП, КЛАСС INCERTAE SEDIS

В составе низших многоклеточных есть еще две группы, систематическое положение которых не определено: это Stromatoropata и Chaetetida. Известна традиционная точка зрения, согласно которой Stromatoropata должны быть отнесены к Hydrozoa, а Chaetetida сближены с Tabulata. Однако уже давно высказывалось и иное суждение, а именно — об исключении Chaetetida из Anthozoa и сближении их со Stromatoropata [Соколов, 1955, 1962; Fischer, 1970]. В свою очередь, последняя группа все более основательно рассматривается как имеющая отношение к губкам. В настоящей работе Chaetetida сближены со Stromatoropata, как это предложили Б.С. Соколов [1955] и В.Д. Хартман [Hartman et al., 1980]. Мы не считаем возможным рассматривать их в составе какой-либо конкретной группы среди низших многоклеточных — известковых губок или Sclerospongiae, как это было предложено ранее.

Stromatoropata и Chaetetida отнесены здесь к типу и классу Incertae sedis, но не к Cellularia.

## ПОДКЛАСС STROMATOROPATA

Stromatoropata — вымершие морские прикрепленные колониальные организмы с внешним известковым скелетом. Обязательным является присутствие астрориз.

**Морфология.** Размеры. Диаметр колоний изменяется в пределах от нескольких миллиметров до 1 м. Высота колоний до 10 см и более.

**Форма.** Колонии исключительно разнообразны по форме, которая сильно зависит от окружающих условий (рис. 57; табл. XXIX, 1) и может быть пластинчатой, желвакообразной и дендроидной [Халфина, 1971]. Следует также отметить существование бесформенных и цепочечных колоний (табл. XXIX, 1).

**Симметрия.** Для Stromatoropata она специально изучалась О.В. Богоявленской [1984]. Она оценивает симметрию колоний Stromatoropata как монаксонную с осью симметрии бесконечно большого порядка. Цепочечные формы подчиняются законам симметрии подобия.

**Разрастания и выросты.** Для Stromatoropata в литературе они специально не указываются. Однако ознакомление с изображениями Stromatoropata подтверждает наше предположение, что в процессе роста колонии на определенных стадиях могли образовывать специфические структуры, подобные выростам Archaeata. О.В. Богоявленская изображает выросты у рода Amphiroga на завершающей стадии развития дендроидной колонии [Богоявленская, 1985, рис. 2]. Цепочечные формы и полиценостеумы имели промежуточные разрастания между отдельными колониями. (рис. 57).

**Астогенез.** Изменение структуры колонии в процессе роста,

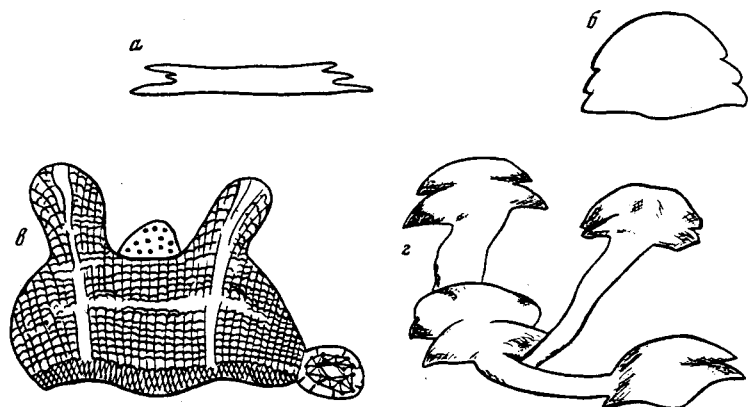


Рис. 57. Внешняя форма колоний *Stromatoporata*; а — пластинчатая, с неровной боковой поверхностью; б — полусферическая, с неровной боковой поверхностью; в — с дендроидными выростами на верхней поверхности; г — полицистеум, представленный двумя жизненными формами, — комбинация полусферических и пластинчатых колоний (а, б, г — [Богоявленская, Янет, 1983, рис. б, а, г соответственно]; в — [Богоявленская, 1985, рис. 2])

называемое астогенезом, изучено недостаточно [Богоявленская, 1984]. Но уже теперь во многих случаях можно наблюдать такие стадии, как начальную (заложение эпитеки), раннюю (или цистозную), зрелую и, наконец, старческую [Богоявленская, 1984, рис. 12].

Способ прикрепления. Он мог быть двояким: или с помощью концентрической морщинистой эпитеки [Хромых, 1974], или с помощью ножки (педункул) [Основы палеонтологии, 1962; Богоявленская, 1973]. Педункул аналогичен ножке других *Coelenterata*, *Porifera* и радикатусу *Archaeata*. Уже на поверхности эпитеки могли закладываться астроризисы. Центр роста колоний мог быть одиночным и множественным.

Скелет. У *Stromatoporata* он известковый ( $\text{CaCO}_3$ ), у мезозойских форм — арагонитовый, магниевый-кальцитовый; представлен горизонтальными и вертикальными элементами. О.В. Богоявленская [1973] выделяет также инфлекссионные скелетные элементы (рис. 58).

Основные горизонтальные элементы — ламины, табулы, цистозные пластинки; дополнительные — диссепименты и астроризальные пластинки. Ламины подразделяются на петельчатые, инфлекссионные и сплошные (однослойные или трехслойные); они могут быть непрерывными и прерывистыми (параламины), а также лишенными отверстий и пронизанными ими [Халфина, 1971]. Отверстиями в ламинах служат щели (если ламины петельчатые или инфлекссионные) либо форамены (в сплошных ламинах). Кроме того, отверстиями были поперечные сечения астроризальных каналов и зоонидных трубок, если они не перегораживались табулами. Диссепименты (аналоги глюмы у *Archaeata*) не выходили за пределы ламинарных промежутков (табл. XXIV, 5; XXIX, 2; XXX, 1, 3).

В процессе роста колонии отдельные ламины периодически утолщались, образуя латиламины, к которым обычно и были приурочены



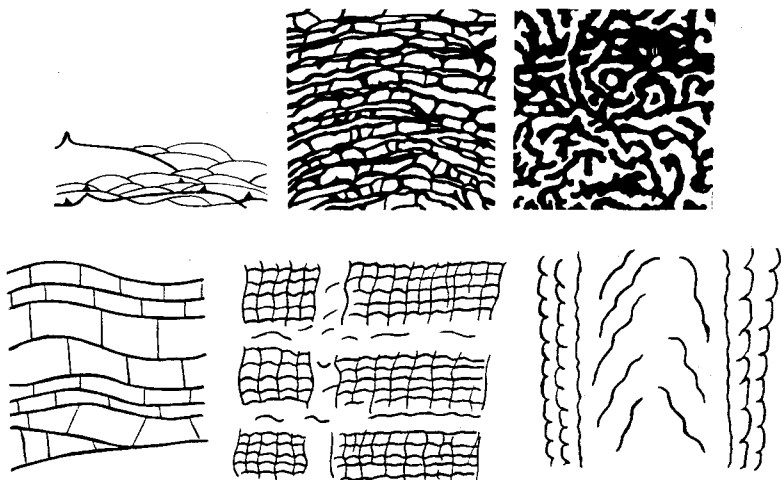


Рис. 58. Различные типы поперечных и продольных сечений *Stromatopora* [Нестор, 1964, рис. 2; Нестор, 1966а, рис. 7; Богоявленская, Янет, 1983, рис. 2; Нестор, 1966а, рис. 13в]

астроризы [Халфина, 1971]. Э.В. Бойко считает, что *Stromatopora* были нестареющими организмами (письменное сообщение).

Вертикальные скелетные элементы подразделяются на столбики, пластины, дентикулы (или вилли), а также ложные столбики [Халфина, 1971]. Х.Э. Нестор [1966а] и О.В. Богоявленская [1973] дополнительно выделяют ценостелы. Столбики, округлые в поперечном сечении, могли проходить несколько ламин или ограничиваться одним межламинарным промежутком. Дентикулы (вилли) — вертикальные отростки на поверхности цистозных пластинок. Ценостелы — вертикальные меандрические скелетные элементы, они могли срастаться друг с другом.

Инфлексионными скелетными элементами названы такие, ориентировка которых не совсем ясна (горизонтальная или вертикальная). Утолщенные инфлексионные скелетные элементы называются ценостромами [Богоявленская, 1973]. В зависимости от соотношения горизонтальных и вертикальных скелетных элементов все *Stromatopora* могут быть подразделены на три группы, в которых: а) те и другие скелетные элементы возникли одновременно, и одни не преобладают над другими; б) горизонтальные преобладают над вертикальными; в) вертикальные преобладают над горизонтальными [Steiner, 1932; Богоявленская, 1973] (см. рис. 58).

Межскелетное пространство разделяется на горизонтальные промежутки (параламинарные или латиламинарные) и вертикальные — между столбиками. Они названы: ячейка, камера, галерея. Промежутки между цистозными пластинками называются везикулами или пузырьками; межинфлексионные промежутки — меандрами [Халфина, 1971]. Х.Э. Нестор [1966а] называет извилистые пространства ценотубами, а округлые замкнутые — автотубами. А. Стейнер [Steiner, 1932] связы-

вает протяженные вертикальные полости с зооидными трубками, а Р. Хадсон [Hudson, 1960] — с астроризами (табл. XXIV, 5).

Астроризы — система звездообразно ветвящихся каналов, располагающихся на поверхности ламин и свободно сообщающихся со смежными участками (см. рис. 73, Б). М. Леконт [Lecompte, 1956] считал, что астроризы были у всех представителей *Stromatoporata*. Дж. Гэллоуэй [Galloway, 1957], напротив, допускал частое отсутствие астрориз. Астроризы называются обособленными, т.е. параастроризами, если они не соединены по вертикали через центральный канал [Халфина, 1971; Богоявленская, 1973]. На горизонтальной поверхности астроризы располагались равномерно. Если ламины подходили к центру астроризы с подъемом, то образовывался мамелон (сосочек). Бывают астроризы и без мамелонов. Астроризы лишены скелетных стенок, а их звездчатые горизонтальные каналы с удалением от центра уменьшаются в диаметре. Иногда эти каналы могут пересекать ламины. У раннепалеозойских форм астроризы слабо развиты, у форм позднего палеозоя и мезозоя астроризы четкие [Бойко, 1979; Богоявленская, 1984].

Цилиндрические *Stromatoporata* имеют центральный или осевой канал (табл. XXX, 1), который некоторые исследователи отождествляют с астроризальным каналом [Халфина, 1971]. В.Г. Хромых [1976] различает у дендроидных форм как обособленный центральный канал, так и астроризы обычного типа одновременно; он допускает, что некоторые *Stromatoporata* имели астроризы двух типов. Табулы могут пересекать центральный осевой канал.

Некоторые *Stromatoporata* имели так называемые зооидные трубки — промежутки округлой в поперечнике формы, расположенные между столбиками. Зооидные трубки также пересекаются горизонтальными табулами. У мезозойских *Stromatoporata* могут быть одновременно и астроризы и зооидные трубки [Бойко, 1979].

Зональность бывает выражена как по вертикали, так и по горизонтали (см. рис. 58). В первом случае различается зональность, связанная с периодическим сближением и удалением горизонтальных элементов по вертикали или связанная с периодическим же удлинением горизонтальных астроризальных каналов. Во втором случае наблюдается образование осевой и периферической зон с различной структурой скелета (у дендроидных *Stromatoporata* [Богоявленская, 1984]). На протяжении палеозоя зональность у *Stromatoporata* становится все более резко выраженной; зональность палеозойских и мезозойских представителей имеет общие черты.

Колонны — специфические образования, характерные только для *Stromatoporata*. Это сложные вертикальные структуры, скелетные элементы которых отличаются от таковых межскелетного пространства [Хромых, 1969, 1974]. Х.Э. Нестор [1966а] различает 7 типов колонн.

Верхняя поверхность ценостеумов *Stromatoporata* образуется либо верхней ламиной, либо (у *Amphiporida*) она не связана с горизонтальными элементами скелета. Последнее объясняется тем, что *Amphiporida* имели настоящую стенку ценостеума. Ламинарная поверхность может

быть бугорчатой за счет развития мамелонов или возвышений верхних окончаний столбиков. На поверхности ламины могут быть также извилистые бороздки. Боковые поверхности ценостеума образуются толстыми пластинками — краевыми частями латиламин.

Впервые классификацию микроstructures *Stromatopora* предложил Дж. Гэллоуэй [Galloway, 1957]. К.В. Стирн [Stearn, 1966] предложил 14 типов микроstructures, которые В.К. Халфина [Морфология..., 1971] свела к трем: компактному, целлюлярному и микроретикулянтному. У мезозойских *Stromatopora* описаны ортогональный и клиногональный типы микроstructures [Dehorne, 1920; Yabe, Sugiyama, 1935; и др.]. Э.В. Бойко [1984a] подтвердила существование этих типов микроstructures исследованиями на сканирующем электронном микроскопе; она противопоставляет их сферулитовому типу современных и ископаемых губок. Вторичные изменения микроstructures в процессе диагенеза допускаются, однако наложение диагенетических изменений не уничтожает различия в типах микроstructures у разных представителей *Stromatopora*. Х.Э. Нестор наблюдал переход микроstructures от плотного типа к поперечно-волокнутому, пористому или ретикулянтному: *Stromatopora* с компактной микроstructure появляются в геологической истории раньше других (табл. XXX, 2).

**Система.** *Stromatopora* известны с начала XIX в. До работ Г.А. Никольсона [Nicholson, 1886—1892] продолжался период накопления материала — описание отдельных новых родов и видов, установление их стратиграфического значения, разработка основ морфологии и систематики. Г.А. Никольсон дал первую характеристику морфологии этой группы, относя их первоначально к *Porifera*, а затем к *Hydrozoa*.

В первой половине XX столетия система Г.А. Никольсона подверглась ревизии [Heinrich, 1914; Trapp, 1929; и др.]. Большое значение приобретают работы М. Леконта [Lecompte, 1956; и др.]. В результате этих и других исследований были сильно расширены представления об объеме и стратиграфическом значении *Sptomatopora*, уточнена их морфологическая характеристика и, что особенно важно, разработаны принципы их систематики.

В России изучение *Stromatopora* началось с работ В. Лонсдейла и Э. Эйхвальда [Lonsdale, 1839; Eichwald, 1829, 1842, 1860]. В советское время особенно много сделали для исследования этой группы В.Н. Рябинин [1928, 1953] и В.И. Яворский [1929, 1955, 1962]. Им принадлежит серия монографий по *Stromatopora* палеозоя СССР. В.К. Халфина [1967, 1971; Морфология..., 1971], помимо изучения *Stromatopora* Сибири и Казахстана, создала словарь терминов (свыше 300 названий), который сохраняет свое значение до настоящего времени [Морфология..., 1971].

А.Н. Иванов [Иванов, Мягкова, 1955] изучал *Stromatopora* ордовика Среднего и Северного Урала. В настоящее время *Stromatopora* фанерозоя активно исследуются во всем мире — в Западной Европе, Северной Америке, Австралии, зарубежной Азии. В СССР особое значение имеют работы О.В. Богоявленской [1973, 1984, 1985], Л.Н. Большаковой [Большакова, Улитина, 1985], Х.Э. Нестора [1964, 1966а, б, 1977; Nestor, 1981]; В.Г. Хромых [1969, 1974, 1976], Э.В. Бойко

[1975, 1984а, б], А.И. Лесовой [1977], О.В. Богоявленской и Э.В. Бойко [1979] и др.

К настоящему моменту определилась морфология группы, разработана систематика; накоплен материал по палеоэкологии и биогеографии. До сих пор отдельные исследователи оспаривают принадлежность *Stromatororata* к Hydrozoa, относя их либо к Porifera [Hartman, Goreau, 1970; Hartman, 1979; Hartman et al., 1980; Stearn, 1966, 1972, 1980; Termier, Termier, 1974—1979], либо к Algae [Kazmierchak, Krumbein, 1983]. И.Т. Журавлева и Е.И. Мягкова [1974а, 1981б] высказывали предположение о возможной близости *Stromatororata* к Archaeata.

Существует значительное число схем классификации *Stromatororata*, начиная со схемы Г.А. Никольсона [1886—1892]. Наиболее распространены классификации Дж. Гэллоуэя [Galloway, 1957], М. Леконта [Lecompte, 1956], Х.Э. Нестора [1966а], В.К. Халфиной и В.И. Яворского [1972] и О.В. Богоявленской [1973, 1984]. Сложность заключается в том, в каком таксономическом ранге рассматривать *Stromatororata* — в ранге отряда или подкласса, или даже подтипа [Stearn, 1972]. Не решен окончательно вопрос о родственных связях палеозойских и мезозойских *Stromatororata*. О.В. Богоявленская [1973, 1984], повышая ранг группы до подкласса, предложила систему палеозойских представителей этого таксона, которая насчитывает 6 отрядов, 26 семейств, 75 родов. В составе подкласса *Stromatororata* она выделяет следующие отряды:

*Lebechiida* Kühn — 5 семейств, ордовик—девон (единичные — карбон);  
*Clathrodictyida* Bogoyavlenskaya — 5 семейств, ордовик—карбон;  
*Actinostromatida* Bogoyavlenskaya — 5 семейств, силур—карбон;  
*Gerronostromatida* Bogoyavlenskaya — 3 семейства, силур—карбон;  
*Syringostromatida* Bogoyavlenskaya — 5 семейств, девон;  
*Stromatororida* Nicholson, 1886 — 5 семейств, девон.

Для мезозойских *Stromatororata* существует система Р. Хадсона [Hudson, 1960]:

#### ОТРЯД STROMATOROROIDEA

##### НАДСЕМЕЙСТВО АСТИНОСТРОМАРИЦЕАЕ HUDSON

(3 семейства, триас—нижний мел)

##### НАДСЕМЕЙСТВО МИЛЛИПОРЕЛЛИЦЕАЕ HUDSON

(5 семейств, триас—нижний мел)

Кроме того, Ж. Аллуато [Alloiteau, 1952] предложил отряд *Spongioromorpha* (триас—юра), а О. Кюн [Kühn, 1927] — отряд *Sphaeractinida*. Состав и положение этих отрядов в системе спорные.

**Геологическая история и стратиграфическое значение.** Палеозойские *Stromatororata* известны с середины ордовика до конца девона включительно. Для карбона и перми указываются только единичные формы, относимые к этому таксону. Затем *Stromatororata* вновь появляются в триасе и существуют до конца мела. По мнению большинства специалистов, изучающих эту группу [Богоявленская, Бойко, 1979; Яворский, 1962; Lecompte, 1956; Steiner, 1932; Hudson, 1960;

Hartman et al., 1980; и др.], Stromatorogata прошли единую историю развития в течение палеозоя и мезозоя.

Стратиграфическое значение Stromatorogata особенно повысилось в последнее время, когда для их изучения начали применять комплексную методику. Stromatorogata характеризуют в ордовике и силуре ярусы и более дробные подразделения (слои) [Нестор, 1977; Хромых, 1976; и др.] (см. рис. 79).

**Географическое распространение.** Остатки Stromatorogata широко распространены в палеозойских отложениях всего мира, особенно в ордовике—девоне. Они известны в Западной Европе, Северной Америке, Африке, Австралии, Азии. В СССР палеозойские Stromatorogata встречаются на территории Восточно-Европейской платформы, Урала, Средней Азии, Сибири, Северо-Востока и Дальнего Востока. Мезозойские Stromatorogata распространены по всей Западной Европе, на Ближнем Востоке, в Японии, на Аляске. В СССР они известны на Кавказе, Памире и Северо-Востоке.

**Палеоэкология.** Stromatorogata — активные каркасостроители палеозойских и мезозойских органогенных построек. Экология Stromatorogata изучалась как за рубежом [Lecompte, 1956; и др.], так и в нашей стране [Хромых, 1974; Лесовая, 1977; Богоявленская, 1982; Большакова, Улитина, 1985; и др.].

Stromatorogata жили в мелководных морях на различных расстояниях от берега. Наиболее часто остатки их встречаются в чистых известняках, реже — в мергелях и глинистых известняках и совсем редко — в терригенных породах. В доломитах их остатки представлены угнетенными формами; в то же время В.Г. Хромых [1974] отмечает, что для Amphiporida доломитистые илы — не препятствие для широкого расселения.

Форма колоний легко изменялась в зависимости от внешних условий: течения, привноса терригенного материала, характера субстрата, глубины бассейна. В оптимальных условиях развивались пластинообразные колонии, которые не так сильно подвергались действию волн и подводных течений. Сезонные изменения вызвали образование латиламин [Galloway, 1957]. Отмечаются случаи симбиоза Stromatorogata с Cyanobacteria, кораллами и червями (комменсализм) [Основы палеонтологии, 1962; Kazmierczak, Krumbain, 1983]. Помимо органогенных построек, колонии Stromatorogata могли жить и обособленно. Stromатопороидные органогенные постройки изучены достаточно хорошо. Л.Н. Большакова исследовала органогенные постройки палеозоя Монголии, образовавшиеся на глубине до 20—30 м, на разном расстоянии от берега, при слабой волновой активности, нормальных — солености, аэрации, газовом режиме. Сопутствующие организмы многочисленны и представлены мшанками, кораллами, криноидеями, водорослями, а также брахиоподами, но Stromatorogata почти всегда являлись основными каркасостроителями [Большакова, Улитина, 1985].

**Дискуссия.** 1. Stromatorogata — разнородная группа, отдельные члены которой в результате ревизии могут оказаться в составе *Pogifera* s. l., истинных Hydrozoa и т.д. До сих пор идет обсуждение проблемы родства Stromatorogata в целом с губками, в том числе и со

Sclerospongiae, а также с Archaeocyatha, Hydrozoa, Chaetetida и др. Односторонний подход (с позиции какой-либо одной группы) не решает проблему; нужен комплексный подход к их изучению.

2. Понимание астрориз и зооидных трубок как мест обитания зооидов важно не только для объяснения гидроидной природы Stromatorogata, но и для трактовки более частных моментов. О.В. Богоявленская [1984] и Э.В. Бойко [1979] утверждают, что именно астроризы могут быть единственным местом обитания зооидов при жизни колонии. Однако не все специалисты считают, что астроризы были связаны с гидрантами. Так, К.В. Стерн [Stearn, 1972] трактует астроризы как аналоги выводящих каналов губок, а Ю. Казмирчак [Kazmierczak, Krumben, 1983] — как обиталище симбионтов — цианобактерий и т.д. Х.Э. Нестор [1966а], не отрицающий гидрозойной природы Stromatorogata, исключает присутствие зооидов в астроризах. Вывод из сказанного: проблема толкования природы и функционального значения астрориз является одной из основных для понимания Stromatorogata в целом.

3. Палеозойские и мезозойские Stromatorogata разделены во времени; отнесение некоторых проблематических форм (Permolioeclema и др.), характерных для перми, к Stromatorogata не меняет дела. Система, предложенная О.В. Богоявленской [1984], отчетливо показывает, что объединение палеозойских и мезозойских Stromatorogata в один крупный таксон затруднено.

## ПОДКЛАСС ЧАЕТЕТИДА

**Chaetetida** — морские вымершие колониальные донные организмы с карбонатным скелетом, тело которых сложено полигональными, меандрическими или округлыми в поперечном сечении трубками [Соколов, 1955, 1962]. Трубки разделены во внутренней полости субгоризонтальными перемычками — днищами. Стенки трубок сплошные или пористые; микроструктура фиброрадиальная (клиногональная), гранулярная или ламеллярная [Fischer, 1970]. Время распространения: ордовик—эоцен.

**Морфология.** Размеры. У Chaetetida они колеблются от нескольких до десятков сантиметров.

**Форма.** Колонии имеют шаровидную, полусферическую, желваковидно-неправильную, пластинчатую, реже — древовидную форму (табл. XXXI, 1).

**Симметрия.** У Chaetetida симметрия не изучалась; по аналогии с симметрией Stromatorogata она может быть определена как монаксонная с осью симметрии неопределенно большого порядка.

**Способ прикрепления.** Колонии Chaetetida прирастали к субстрату нижней уплощенной стороной.

**Индивидуальность, дивидуальность и колониальность.** За индивиду у представителей Chaetetida считают организм, обособленный в трубке (табл. XXI, 3); совокупность организмов давала колонию. При развитии меандрических трубок, т.е. разделенных не до конца, индивидуальные черты организма оказываются расплыв-

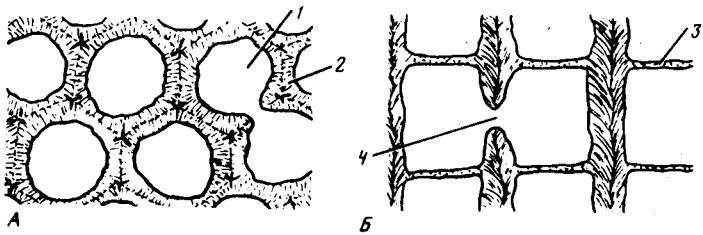


Рис. 59. Поперечное (А) и продольное (Б) сечения Chaetetida [Fischer, 1970, fig. 15]  
 1 — ячейка, 2 — стенка ячейки, 3 — перемычка (днище), 4 — пора

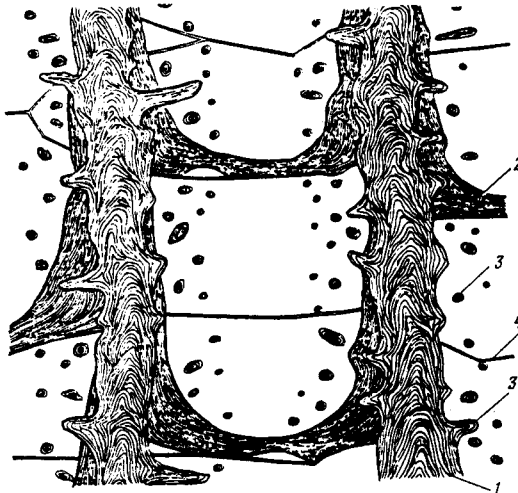


Рис. 60. Ламелярный тип микроструктуры скелета у мезозойских Chaetetida, часть продольного сечения [Fischer, 1970, fig. 16]

1 — стенка ячейки, 2 — ламелярное строение дна, 3 — шипики в поперечном и продольном сечениях, 4 — пленки

чатыми [Соловьева, 1980а]: намечается переход к дивидуальному организму (табл. XXXI, 2).

**Скелет.** У Chaetetida он карбонатный, представлен вертикальными трубками и горизонтальными или субгоризонтальными перемычками (рис. 59; табл. XXXII, 1).

Установлены три основных типа микроструктуры: фиброрадиальная (аналог клиногональной микроструктуры Stromatorogata), гранулярная (близкая к таковой у Archaeosyatha) и ламеллярная (рис. 60). Последняя ни разу в качестве микроструктуры не описывалась у низших многоклеточных, но по мезоструктуре очень напоминает многократно наложенные на основном скелете Euarchaeosyatha красчатные разрастания. По типам микроструктуры выделены семейства в составе Chaetetida [Fischer, 1970], а в ряде случаев — роды [Соловьева, 1980а, б] (табл. XXXII, 26).

Трубки в составе колоний Chaetetida призматические, плотно прилегают друг к другу; ориентированы вертикально, с радиальным

отклонением периферических трубок в колонии. Размер поперечного сечения трубок 0,15—1,2 мм. Трубки имеют обызвествленные стенки (по терминологии Ж.Кл. Фишера [Fischer, 1970] — перегородки — *paroïis*). Толщина стенок трубок 0,2—0,5 мм. Стенки непористые или с редкими порами. В трубках развиты многочисленные горизонтальные или субгоризонтальные перемычки (днища). Вертикальные элементы преобладают над горизонтальными. Помимо сплошных перемычек, в трубках могут быть развиты небольшие, горизонтально направленные шипики (табл. XXXI, 2, 3; XXXII).

Размножение вегетативное и, возможно, половое. Вегетативное размножение происходит путем продольного деления трубок, межстенного (вклинивания) или базального почкования. Последние два способа проявляются редко. При неполном продольном делении трубок образуются меандры.

**Система.** Первое описание *Chaetetida* дано русским палеонтологом Э.И. Эйхвальдом [Eichwald, 1829]. Г. Милн-Эдвардс и Дж. Гейм [Milne-Edwards, Haime, 1851] отнесли их в качестве особого подсемейства в состав подотряда *Tabulata*. В конце прошлого века эта группа активно изучалась, и все же по поводу их систематического положения существовало одновременно несколько точек зрения. Г. Линдстром [Lindstrom, 1896] разделил эту группу на две неравные части, отнеся род *Labechia* к *Hydrozoa* (*Cnidaria*), а всех остальных — к *Bryozoa*, т.е. к разным типам животных. Мшанковую природу *Chaetetida* подтвердил К. Циттель [Zittel, 1876]. В. Окулич [1936] включил их в особый отряд под названием *Schizocoralla*, однако Б.С. Соколов [1955] считает это подразделение искусственным. М. Леконт [Lecompte, 1956] не считает их ни мшанками, ни растительными организмами, исключая в то же время из состава *Anthozoa*. В.П. Маслов (1973) доказал, что род *Solenopora* и некоторые другие роды, относимые ранее к *Chaetetida*, являются истинными водорослями и должны быть исключены из их состава.

Основные исследования палеозойских *Chaetetida* проведены в 1939—1962 гг. Б.С. Соколовым (который рассмотрел все основные вопросы, связанные с морфологией и систематикой этой группы, и привел убедительные доказательства в пользу отделения *Chaetetida* от *Tabulata*), а позднее В.Н. Дубатовым [1963]. Характерными признаками палеозойских *Chaetetida*, по Б.С. Соколову [1955], являются следующие: 1) отсутствие септальных образований в трубках; 2) особый тип вегетативного размножения — путем продольного деления трубок; 3) отсутствие диморфизма и цененхимы; 4) изменчивость поперечного сечения трубок, что является результатом неполной индивидуализации "зоондов"; 5) отсутствие пор в стенках; 6) "слоистость" колоний. Большую работу по изучению мезозойских *Chaetetida* проделал Ж.Кл. Фишер [Fischer, 1970]. Он впервые после публикаций Э. Кёхлина [Koechlin, 1947] и А. Шнорф-Стейнер [Schnorf-Steiner, 1956] систематизировала все материалы по постпалеозойским представителям этой

<sup>1</sup> Ж.Кл. Фишер [Fischer, 1970] допускает развитие редких пор в стенках трубок мезозойских *Chaetetida*.



группы, начиная от изучения микроструктуры вплоть до описания новых таксонов, включая одно семейство. Благодаря её работам для мезозоя и более позднего времени (триас—эоцен) известны теперь представители 3 семейств, 11 родов и около 40 видов Chaetetida. Особенно важны исследования Ж.Кл. Фишера по микроструктуре и морфологии, а также по сравнению Chaetetida с представителями других крупных таксонов от Bryozoa до Stromatoporida включительно. Он подтвердил вывод Б.С. Соколова о наибольшей близости Chaetetida со Stromatoporida (в составе Hydrozoa).

В.Д. Хартман и Т.Ф. Горо [Hartman, Goreau, 1971, 1975; Hartman et al., 1980], а вслед за ними К. Стирн [Stearn, 1972] включили Chaetetida в состав современных Sclerospongiae, однако, по мнению Д. Хилл [Treatise..., 1981], которая сближает Chaetetida с Tabulata, микроструктура скелета Chaetetida противоречит отнесению их в качестве вымершего отряда к Sclerospongiae. Д. Хилл ни разу при исследовании Chaetetida в шлифах не нашла указания на присутствие у них кремневых спикул, обязательных для так называемых коралловых губок (Sclerospongiae) или их псевдоморф. Следует упомянуть крайнее мнение Ж. Васле [Vacelet, 1979a, b], который, основываясь на природе мезозойского Acanthochaetetes, рассматривает всех Chaetetida в качестве представителей Demospongiae (Cellularia).

Не может быть единой и система этого таксона в целом. Исходя из сказанного, здесь приводится (так же как и для Stromatoporida) не одна общепринятая система для Chaetetida, а две: Б.С. Соколова [1962] и Д. Хилл [Treatise..., 1981] для палеозойских форм; Ж.Кл. Фишера [Fischer, 1970] для мезозойских. Одновременно мы принимаем в этой работе для Chaetetida ранг подкласса, что было предложено В.В. Друщицем [1974].

## ПОДКЛАСС ШАЕТЕТИДА ДРУЖИЦ, 1974

ОТРЯД ШАЕТЕТИДА ОКУЛИТЧ, 1936, NOM. TRANSL.,  
СОКОЛОВ, 1932 (EX ШАЕТЕТИНА ОКУЛИТЧ; 1936)

### СЕМЕЙСТВО ШАЕТЕТИДАЕ

#### CRYPTOLICHENARIIDAE

#### DESMIDOPORIDAE

#### LAMOTTIDAE

#### TIVERINIDAE

#### LICHENARIIDAE

Эти семейства известны в палеозое [Соколов, 1962; Treatise..., 1981].

### СЕМЕЙСТВО ШАЕТЕТИДАЕ

#### VARIOPARICTIDAE

#### ACANTOCHAETETIDAE

Эти семейства указываются Ж.Кл. Фишером [Fischer, 1970] для мезозоя—эоцена. Таким образом, общим является одно семейство — Chaetetidae.

**Геологическая история и стратиграфическое значение.** Chaetetida известны со среднего ордовика до эоцена включительно<sup>1</sup>. Максимальный расцвет приурочен к карбону. В палеозое известно десять родов, в мезозое — одиннадцать. Для девона и карбона эта группа имеет стратиграфическое значение [Соколов, 1962]. Представители Chaetetida почти неизвестны в триасе, но обычны в юре и мелу [Бойко, 1975; Fischer, 1970]; если учесть бросающееся в глаза различие природы палеозойских и мезозойских представителей этой группы, то вывод может быть сделан только один: Chaetetida в диапазоне ордовик—эоцен — сборная группа, не единая в эволюционном плане.

**Географическое распространение и палеоэкология.** Chaetetida известны в Западной Европе, Северной Америке, Юго-Восточной и Юго-Западной Азии, в Австралии. В СССР они известны в европейской части, на Урале, в Сибири, Казахстане, Средней Азии, в арктических областях.

Chaetetida — донные морские организмы, приуроченные, по-видимому, к мелководью, вели прикрепленный образ жизни; могли быть каркасостроителями, однако сведения по этому вопросу в литературе почти отсутствуют.

**Дискуссия.** Chaetetida — наиболее дискуссионная группа в составе низших многоклеточных. Дискуссионными являются их биология, ранг таксона, система. Сближение их со Stromatorogata и отнесение тех или других к подцарству Porifera делается в настоящей работе на основании допущения их близости [Соколов, 1955, 1962; Hartman et al., 1980]. В то же время следует иметь в виду высказываемые выше противоречивые мнения как по поводу положения Chaetetida в системе органического мира, так и в отношении внутренней системы этой группы. Специальное детальное исследование Chaetetida еще предстоит.

## ПОДЦАРСТВО НЕ УСТАНОВЛЕНО, НАДРАЗДЕЛ PHAGOCYTELLOZOA

В.А. Догель [1981] предложил надраздел Phagocytellozoa. См. характеристику типа Placozoa.

### ТИП PLACOZOA

Впервые тип Placozoa был предложен К.Г. Греллом в 1971—1972 гг. [Догель, 1981]. В составе типа известен только один род (с двумя видами) — Trichoplax. Размеры организмов достигают нескольких миллиметров. По О.М. Ивановой-Казас [1977], Trichoplax adhaerens имеют уплощенное лепешкообразное тело, лишенное тканей и органов. Они передвигаются (ползают по дну), однако передний и задний концы тела, а также правая и левая стороны их не дифференцированы. Покровные клетки снабжены жгутиками. Между двумя эпите-

<sup>1</sup> Современная форма, называемая Acanthochaetetes по аналогии с мезозойским родом того же названия [Hartman, Goreau, 1975], относится к Sclerospongiae, но не к Chaetetida.

лиальными слоями — верхним и нижним — имеется рыхлая прослойка, состоящая из звездчатых клеток, соединение которых дает сетевидную структуру. В звездчатых клетках рыхлого слоя наблюдаются крупные полости, которым приписывается значение пищеварительных вакуолей, т.е. питание у *Trichoplax* было внутриклеточным. Нервные клетки отсутствуют. Передвижение *Trichoplax* осуществляется за счет сокращения рыхлого слоя звездчатых клеток (движение амебоидного типа). Скольжение по субстрату происходит с помощью жгутиков или псевдоподиальных отростков. Движение может происходить в переднезаднем направлении. *Trichoplax adhaerens* размножается делением и почкованием; К.Г. Грелл обнаружил у него и половое размножение. Представители *Trichoplax* — водные организмы. К.Г. Грелл трактует их как модель гипотетического предка Metazoa — плакулы, но присутствие аморфной клетчатой массы скорее сближает *T. adhaerens* с фагоцителлой И.И. Мечникова [Иванова-Казас, 1977]. Все исследователи Placozoa признают, что он является примитивным многоклеточным организмом с крайне низким уровнем организации.

В.А. Догель [1981] обособил Placozoa в особый таксон более высокого ранга — Phagocytellozoa. В.В. Малахов<sup>1</sup> [Малахов, Незлин, 1983] не возражал против сближения Placozoa и Porifera в составе надраздела Prometazoa. В.А. Догель рассматривает Placozoa как боковую ветвь родословного древа многоклеточных.

### Глава 3

## О МНОГОЦАРСТВЕННОСТИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Начало систематизации органического мира положил К. Линней, который выделил два царства: растительное — Vegetabilia и животное — Animalia, принятые и в настоящее время. Позднее, начиная с работ Е. Фриза 1821 г., некоторые исследователи считали возможным выделить еще одно царство — Fungi; при этом они не подразделяли грибы на высшие и низшие. Э. Геккель [Haeckel, 1866] был первым, кто предложил царство Protista (с группой Monera) для одноклеточных организмов. Впоследствии концепция Э. Геккеля наиболее убедительно была разработана в публикациях Г. Коуплэнда [Copeland, 1947 и др.] и Р. Уиттэйкера [Whittaker, 1969] (рис. 61). Первый из них предложил четырехцарственную систему органического мира, а второй — пятицарственную. Основным возражением Г. Коуплэнда и Р. Уиттэйкера против двуцарственной системы органического мира является то, что она не всеобъемлюща; главное упущение — отсутствие подразделения органического мира по такому важному принципу, как наличие ядра в клетке, т.е. деление на Prokaryota и Eukaryota. Двуцарственная система не решает многих задач, связанных с упорядочением системы органического мира, в частности: 1) многие

<sup>1</sup> Имеется в виду также доклад В.В. Малахова в 1979 г. на Первом совещании школы по брахиоподам и древнейшим организмам [Воронова и др., 1980].

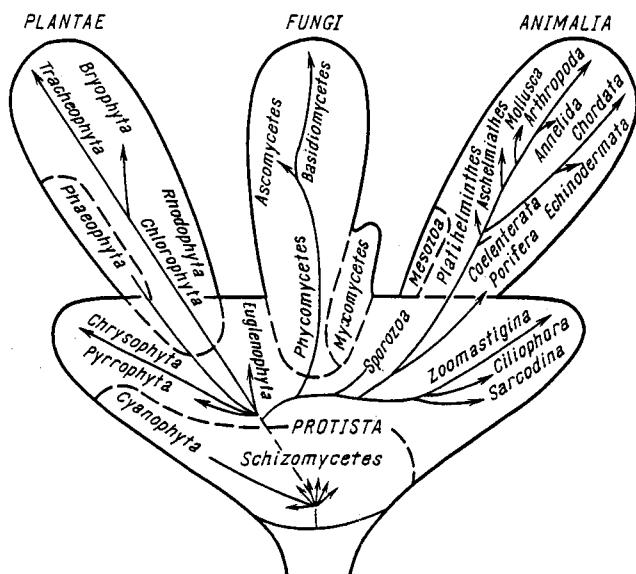


Рис. 61. Схема многоцарственности органического мира, предложенная Р. Уайт-тэйкером [Whittaker, 1969, fig. 3]

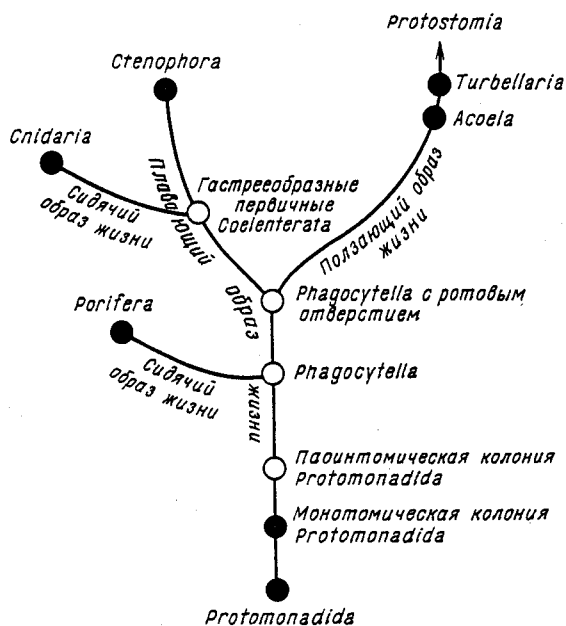


Рис. 62. Схема развития органического мира, по А.В. Иванову [1968, рис. 2]

Таблица 2

## Царства многоклеточных организмов

Экологическая группа	Тип питания	Царство
Редуценты	Всасывание	Fungi
Продуценты	Фотосинтез	Plantae
Консументы	Внутриполостное пищеварение	Animalia

одноклеточные организмы, не являясь ни растениями, ни животными, не "вписываются" в двуцарственную систему; 2) в соответствии с этой системой бактерии и синезеленые водоросли включаются в царство растений, что неверно; 3) доказано, что грибы отличаются резко от растений.

Согласно схеме Р. Уиттэйкера [Whittaker, 1969], могут быть выделены следующие пять царств: Monera (Prokaryota), Protista, Fungi, Animalia и Plantae (Eukaryota). В основу выделения царств положены два признака: структура организма (одноклеточная или многоклеточная) и тип питания (табл. 2).

Из трех царств многоклеточных организмов (Fungi, Animalia, Plantae) ни одно не является монофилетическим.

В эти же годы А.В. Иванов [1968], принимая подразделение органического мира на два надцарства — Prokaryota и Eukaryota, признавал в составе последнего только два царства: Metazoa и Metaphyta. В то же время он считал происхождение Porifera независимым от Cnidaria и остальных Animalia (рис. 62).

А.Л. Тахтаджян [1973], давая подразделение органического мира также на два надцарства — Prokaryota и Eukaryota, нашел возможным в составе Eukaryota рассматривать уже три царства — Mucetalia, Animalia и Vegetabilia, приняв за основу названия, впервые предложенные К. Линнеем. Вслед за Б.М. Козо-Полянским [1924], А.С. Фаминциным [1907], К.С. Мережковским [1909] и Л. Маргелис [1983; Margulis, 1971, 1974, 1976], А.Л. Тахтаджян допускает происхождение простейшего эукариотного организма от прокариотного в результате многократного симбиогенеза.

Л. Маргелис [Margulis, 1971, 1974, 1976; Маргелис, 1983], принимая за основу схему Р. Уиттэйкера [Whittaker, 1969], модифицировала ее, исходя из концепции симбиогенеза. Согласно этой схеме в надцарстве Prokaryota имеется особое царство Monera для безъядерных одноклеточных, а в надцарстве Eukaryota — царство Protista (клетка с ядром) и названные выше три царства для многоклеточных. Она в последние годы активно разрабатывает теорию симбиогенеза, в соответствии с которой все эукариотные организмы произошли от Prokaryota в результате многократного симбиогенеза простейших безъядерных клеток (рис. 63). Л. Маргелис [1983] дополняет характеристику многоклеточных царств, данную Р. Уиттэйкером [Whittaker, 1969] (по способу питания), характеристикой по способам развития. Для царства Fungi характерны гаплоидные споры; царству Plantae присуще

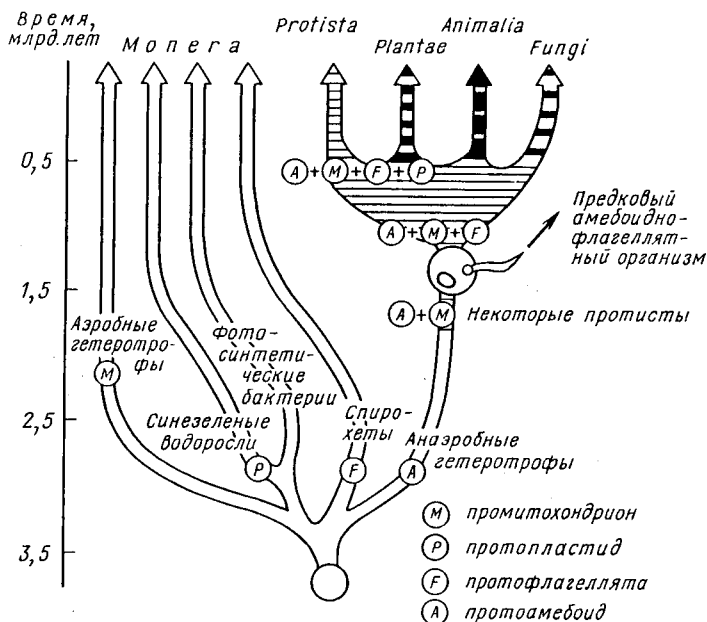


Рис. 63. Развитие органического мира в результате многократного симбиогенеза [Margulis, 1974, fig. 4]

развитие из многоклеточных диплоидных зародышей; у Animalia зигота в процессе развития переходит в бластулу.

Царство Monera, по Л. Маргелис, объединяет 16 типов, царство Protoctista<sup>1</sup> имеет в своем составе 27 типов. В царство Fungi она относит 5 типов, в том числе и лишайники; низшие грибы исключены из состава этого царства. В составе царства Plantae — 8 типов, а царство Animalia объединяет 29 типов, в том числе Placozoa и Porifera. В рассмотренной выше классификации Л. Маргелис не учитывает вымершие группы организмов, возведенные в ранг типа. Ссылаясь на данные палеонтологов, она допускает включение в состав Animalia еще 3—4 типов, полностью вымерших. Если тип Porifera ранее Л. Маргелис [Margulis, 1971] относил в состав царства Protista, то в последней схеме [Маргелис, 1983] она относит его в царство Animalia. Вирусы она не включает ни в одно из пяти царств, но поддерживает Р. Уиттэйкера, указывающего на проблему размытости границы между растениями и грибами, с одной стороны, и границы между Protoctista и грибами и растениями, с другой.

В работе К. Джеффри [Jeffrey, 1971] допускается существование трех надцарств органического мира: помимо Prokaryota и Eukaryota, он предлагает также надцарство Acytota (вирусы). Л.Н. Хахина [1979; см. также: Развитие..., 1983] принимает генеральную четырехцарственную систему органического мира А.Л. Тахтаджяна [1973]. О.Г. Кусакин и Я.И. Старобогатов [1973] предлагают ввести в классификацию орга-

<sup>1</sup> Здесь принято название Protista.

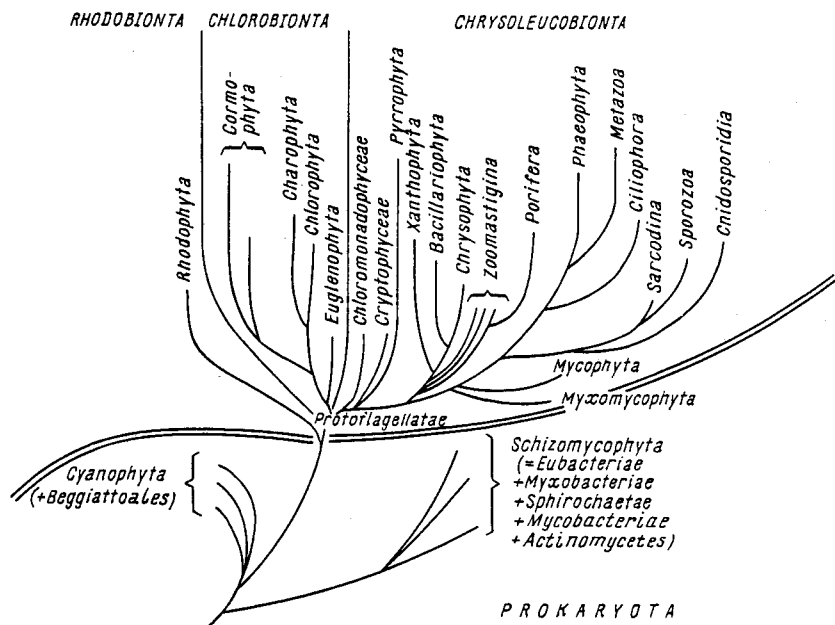


Рис. 64. Схема соотношений основных таксонов органического мира, по О.Г. Кускину и Я.И. Старобогатову [1973, с. 101]

нического мира наивысший таксон — империю. В составе империи выделяются два доминиона — Prokaryota и Eukaryota и три надцарства, установленные для Eukaryota по типу строения клеток (рис. 64). Они считают, что Porifera находятся внутри дополнительного ствола Zoomastigina, будучи резко отделены по положению в схеме и происхождению от Metazoa (см. рис. 64). Позднее Я.И. Старобогатов [1984а, б] объединил губок в составе царства Animalia с остальными многоклеточными животными и одноклеточными воротничковыми жгутиконосцами на основании обязательного присутствия жгутиковых клеток на разных стадиях развития организма, а также присутствия особого типа митохондрий в клетках — с пластинчатыми кристами. При этом он принимает во внимание такие черты отличия низших многоклеточных от Animalia, как иной, более низкий уровень интеграции, слабо выраженную индивидуальность (индивид у Porifera растворен в колониальности), другой тип эмбриогенеза [Короткова, 1981] и др. Следует учитывать, что Porifera имеет значительно большую автономизацию частей организма, подобную автономизации растений, но не животных [Токин, 1959].

Особняком стоит работа Г.Ф. Лидейла [Leedale, 1974], который предложил (наряду с традиционными Fungi, Animalia, Plantae, Monera) двенадцать царств для ядерных простейших, считая происхождение каждого царства независимым от Prokaryota. Он же выделил впервые

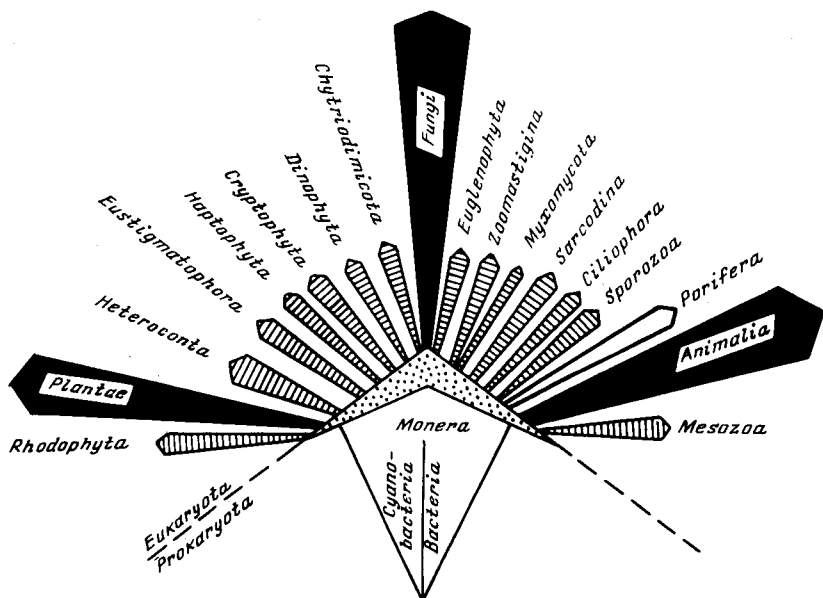


Рис. 65. Схема строения органического мира, по Г.Ф. Лидейлу [Leedale, 1974, fig. 6]

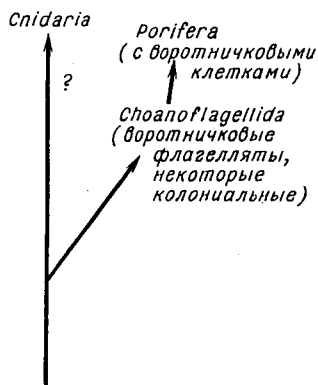


Рис. 66. Схема взаимоотношения Porifera и Cnidaria, по М.А. Слейгу [Sleigh, 1979, fig. 5]

Зоофлагелляты''  
(свободно живущие  
и паразиты)

губок в состав особого царства — Porifera. Г.Ф. Лидейл обосновывал свою схему обстоятельной критикой работ Р. Уиттэйкера [Whittaker, 1969] и Л. Маргелис [Margulis, 1974]; выделяя Porifera в особое царство, он не приводит никаких аргументов (рис. 65).

М.А. Слейг [Sleigh, 1979], развивая положения Л. Маргелис и Г.Ф. Лидейла, утверждает, что: а) различия между отдельными группами Protista большие, чем между Porifera и Plantae или Protista и Animalia (без Porifera); б) эволюция Protista дала три ветви Eukaryota — чистые автотрофы (Plantae), чистые гетеротрофы (Animalia без Porifera) и промежуточная группа автотрофов и гетеротрофов (рис. 66). М.А. Слейг согласен с Г.Ф. Лидейлом [Leedale, 1974], что царства



органического мира должны характеризоваться особым планом строения, т.е. специфической жизненной моделью. Он настаивает на справедливости теории симбиогенеза. В царстве Protista были заложены, по его мнению, элементы колониальности и многоклеточности. М.А. Слейг [Sleigh, 1979] считает, что Porifera отличается от Metazoa по типу мейоза: у Metazoa он закрытого типа, а у Porifera — открытого. Исходя из положений, выдвигаемых М.А. Слейгом [Sleigh, 1979] и Г.Ф. Лидделлом [Leedale, 1974], Porifera должны быть исключены из состава Animalia.

Авторы данной монографии в свое время предложили высокий таксон в ранге царства — Archaeata [Журавлева, Мягкова, 1972, 1981б и др.], — объединивший два типа: Archaeocyatha и Rhodophyta. В настоящей работе дается обзор не только Archaeata, но и других групп организмов, близких по уровню организации и относимых в целом к группе низших многоклеточных. К ним отнесены типы Symplesma, Cellularia (классы Demospongiae, Sclerospongiae, Calcareia), Placozoa, а также группы Pharetronita (предложенная в ранге типа с классами Sphinctozoa и Inozoa) и подклассы Stromatoporida и Chaetetida (тип, класс incertae sedis). В этом составе низшие многоклеточные (первичные, по Н.Н. Воронцову)<sup>1</sup> объединили всех организмов, многоклеточных, ископаемых и современных, характеристика которых не совпадает с характеристикой ни одного из царств, включаемых в надцарство Eukaryota (рис. 68)<sup>2</sup>.

Отличие низших многоклеточных от Protista выражается в первую очередь многоклеточностью. От царства Fungi (в трактовке Л. Маргелис [1983]) они отличаются отсутствием мицелиального развития и иным типом питания. Для Fungi характерно гетеротрофное питание путем всасывания, а для низших многоклеточных — гетеротрофное внутриклеточное питание путем заглатывания.

Низшие многоклеточные отличаются от Plantae также типом питания (которое у последних является гетеротрофным фотосинтетическим), характером клеточных оболочек, отсутствием специализированных тканей, а также иным строением зародышевых стадий.

Отличие низших многоклеточных от Animalia выражается в отсутствии тканей, иным типом гетеротрофного питания, осуществляемым у Animalia в большинстве случаев через посредство специальных пищеварительных органов (гастральная полость), а также иным типом полового эмбриогенеза. Если у Animalia четко выражена индивидуальность, даже при колониальном способе существования, то у низших многоклеточных преобладает дивидуальность. Еще одним важным отличием является отсутствие у них нервной организации, характерной для всех Animalia. В отличие от Animalia мейоз у низших многоклеточных открытого типа, а автономизация частей организма подобна таковой у растений. Все это позволяет рассматривать низших многоклеточных в качестве группы организмов с особым планом строения,

<sup>1</sup> Термин предложен Н.Н. Воронцовым [Тимофеев-Ресовский и др., 1969] (рис. 67, А).

<sup>2</sup> Термин "низшие многоклеточные" принят в понимании В.В. Друщица [1974] (рис. 67, Б).

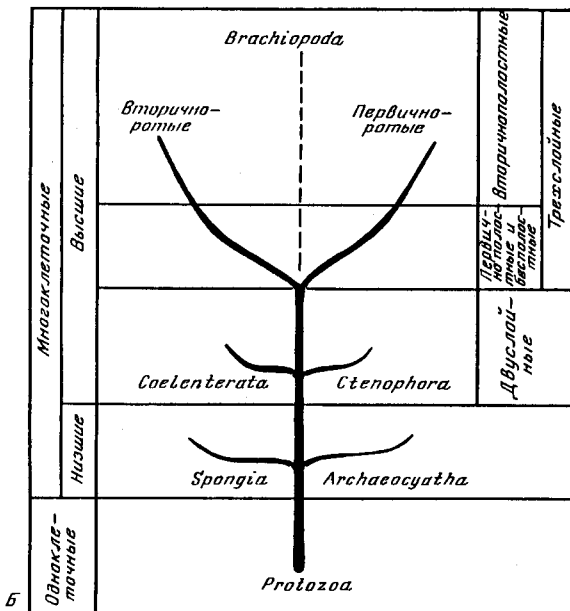
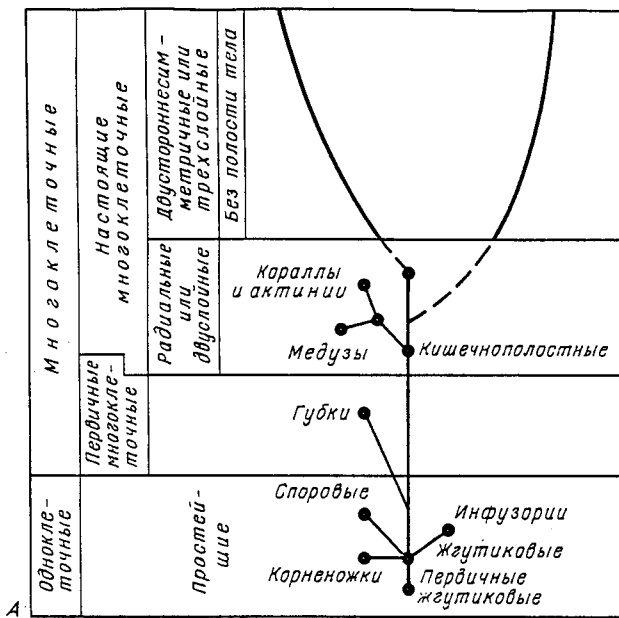


Рис. 67. Схемы строения органического мира: А — по Н.Н. Воронцову [Тимофеев-Ресовский и др., 1966, фиг. 1, часть]; Б — по В.В. Друщицу [1974, фиг. 36, часть]

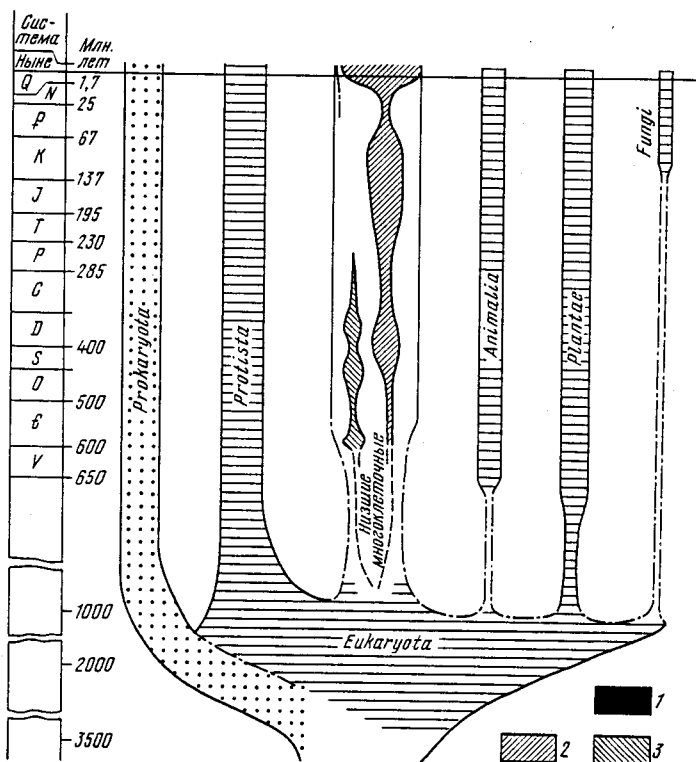


Рис. 68. Схема строения органического мира, по И.Т. Журавлевой и Е.И. Мягковой  
1 — надраздел Phagocytellozoa; 2 — подцарство Porifera; 3 — подцарство Archaeata

т.е. обладающей специфической жизненной моделью. Объединяя в едином таксоне высокого ранга низших многоклеточных, как вымерших, так и ныне живущих, мы не можем использовать признаки, на которых основывается Я.И. Старобогатов [1984а], включая Porifera в состав Animalia: обязательное присутствие жгутиковых клеток и специфическое строение митохондрий в клетках (с пластинчатыми кристами), поскольку они не сохраняются у ископаемых форм. Кроме того, не исключено конвергентное проявление этих признаков.

Нельзя также согласиться с М.Р. Шультер [Schulter, 1986], которая предлагает четыре основных градации для распознавания степени сложности органического мира. Она различает: одноклеточность (Unicellularity; присуща Prokaryota, Protista, Fungi), однотипную многоклеточность (Pluricellularity; присуща кубоидальным Prokaryota); простую многоклеточность (Simple multicellularity — без тканей, но с дифференциацией клеток; характерна для некоторых Prokaryota, а также Protista — Volvox и мицелиальных грибов); сложную многоклеточность (Complex multicellularity; присуща всем остальным многоклеточным с тканями как Eumetazoa, так и Plantae). Ни одна из четырех градаций, предложенных М.Р. Шультер, не предусматривает

особого большого подразделения, предлагаемого здесь в качестве таксона высокого ранга — низших многоклеточных (*Inferibionta*). Однако, судя по тому, что в градацию "простая многоклеточность" отнесены как *Prokaryota*, так и другие одноклеточные с тенденцией к многоклеточности (тот же *Volvox*), и не указаны *Porifera*, можно сделать вывод, что М.Р. Шультер совершенно исключает из рассмотрения анализируемую здесь группу организмов. Как показано на рис. 70, низшие многоклеточные *Inferibionta* не имеют ничего общего (ни по уровню организации, ни по положению в системе органического мира) с предлагаемой М.Р. Шультер названной градацией.

Таким образом, в этой работе предлагается многоцарственная система органического мира в составе двух надцарств и шести царств с учетом обособления низших многоклеточных (см. рис. 68). Вслед за Г.Ф. Лидейлом [Leedale, 1974] принимается выведение *Porifera* из состава *Animalia*. Низшие многоклеточные объединяют не только ныне живущие многоклеточные организмы, но и значительное число вымерших в разное время групп с низким уровнем организации.

#### Глава 4

### ИНДИВИДУАЛЬНОСТЬ, ДИВИДУАЛЬНОСТЬ И КОЛОНИАЛЬНОСТЬ НИЗШИХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ

Так же как и Дж. Иберт [1968], авторы считают выяснение биологической основы индивидуальности одним из наиболее важных вопросов при изучении низших многоклеточных. Последнее десятилетие проблема колониальности в органическом мире активно обсуждается среди специалистов — как неонтологов, так и палеонтологов. (Этой проблеме были посвящены несколько международных совещаний, труды которых опубликованы [*Animal colonies...*, 1973; *Biology...*, 1979]. Она рассматривалась и на других, более частных конференциях).

Как правило, проблема колониальности изучается на представителях *Protista* и низших многоклеточных — *Porifera*, а также *Cnidaria*. Одним из первых, вслед за В.М. Исаевым [Isajev, 1926], П.Д. Резвой [1936, 1937] обратил внимание на проблему соотношения индивидуального и колониального у *Porifera*. Им показано особое состояние организма почти у всех *Porifera* и почти на всех стадиях их развития, которое он называл дивидуальностью, понимая под этим слабо выраженную индивидуальность и неприобретение еще четко выраженных признаков колониальности. Согласно П.Д. Резвому [1937, с. 253], «понятия "индивид" и "колония", выработанные для более высокоорганизованных животных, с трудом приложимы к губкам. Здесь мы не можем с достаточной ясностью разграничить эти категории».

Классический анализ соотношения индивидуальности и колониальности у низших беспозвоночных дал В.Н. Беклемишев [1964]. В отдельной характеристике формы колоний и их принадлежности к той или иной группе многоклеточных организмов он показал усложнение структуры колоний в процессе развития (от особи до кормидия и далее к особи высшего порядка); он наметил также пути развития

колониальности — через ослабление индивидуальности особи (т.е. усиление дивидуальности), образование колонии и возникновение кормидиев. В.Н. Беклемишев показал сходство и различие в типах и способах образования колоний у Metazoa и Protozoa, с одной стороны, и Porifera and Cnidaria, с другой. Особой заслугой следует считать уточнение определений и введение некоторых новых понятий.

Особь: "есть органический индивид, достигший высших возможных степеней индивидуализации" [Беклемишев, 1964, с. 74].

Колония: "характеризуется определенной степенью объединения особей в высшее целое" [Там же, с. 74]. «Условимся слово "колония" сохранить для обозначения слабых степеней объединения в одно высшее целое» [Там же, с. 74].

Кормус: этот термин употребляется "для обозначения... высшего целого, образованного путем объединения особей многоклеточных, независимо от уровня интеграции, которого достигло это целое... Практически говоря, почти все кормусы... являются ничем иным, как колониями многоклеточных" [Там же, с. 74].

Кормидии: "суть закономерно повторяющиеся внутри кормуса группировки особей, объединенных для совместного выполнения какой-либо функции" [Там же, с. 428].

Кормогенез: "онтогенез колоний" [Там же, с. 427].

А.В. Иванов [1968] обратил особое внимание на анализ конструктивных уровней одноклеточных. Так, для Protozoa он устанавливает 5 типов организации: 1) моноэнергидные простейшие; 2) моноэнергидные простейшие с полиэнергидным ядром; 3) полиэнергидные простейшие; 4) колониальные простейшие, как моноэнергидные, так и полиэнергидные; 5) многоклеточные простейшие (например, Volvox).

Как видно из изложенного, последний тип организации простейших по своему структурному уровню может быть сравним с таковым низших многоклеточных. А.В. Иванов [1968] предложил схему эволюции, согласно которой Porifera произошли независимо от остальных Metazoa, (см. рис. 62). О.М. Иванова-Казас [1967, 1977] в своих работах использует такое понятие, как бластогенез, для характеристики развития организмов, возникших в результате бесполого размножения.

Б.П. Токин [1959], обосновывая теорию соматического эмбриогенеза, т.е. развитие целых организмов из единичных соматических клеток низших многоклеточных, отмечает, что имеется неясность в понимании термина "индивид", применяемого к губкам; он считает, что за индивид можно принять участок тела с одним устьем. Основой бесполого размножения губок является их дезинтеграция. У всех губок как индивидуальность особи, так и интеграция колоний остаются на крайне низком уровне. Особь губки, входя в состав колонии, легко теряет свою индивидуальность именно потому, что эта индивидуальность слабо развита.

При сравнении животных и растений Б.П. Токин подчеркивает большую автономизированность частей растений по сравнению с таковой у животных; исключением являются лишь губки и низшие кишечнополостные, уровень интеграции которых сходен с таковым у растений. Вопрос об индивидуальности у растений крайне сложен и,

по мнению Б.Н. Токина, который, в свою очередь, поддерживает позицию Б.М. Козо-Полянского, индивид у растений растворился в колониальности. Некоторые проявления вегетативного размножения растений принципиально сходны с явлениями соматического эмбриогенеза у губок и гидр.

Г.П. Короткова и Б.П. Токин [1979] рассмотрели специально вопрос о закономерностях эволюции и восстановительных морфогенезах и снова обратили внимание на соматический эмбриогенез, т.е. развитие новых особей из соматических клеток. Такой тип эмбриогенеза появляется в ходе эволюции у тех организмов, которые на определенной стадии жизненного цикла переходят к колониальному образу жизни или размножаются бесполом путем. Позднее Г.П. Короткова [1981], не отрицая низкого уровня интеграции *Porifera*, вводит понятие "ткань" для губок и признает у них индивидуальность, считая за особь участок тела с одним оскулумом. Рассматривая несколько типов полового эмбриогенеза губок и закономерность его эволюции, она допускает, что типы развития *Calcarea*, *Demospongiae* (*Cellularia*), *Hexactinellida* (*Symplasma*) сформировались достаточно рано и протекли длительную параллельную эволюцию. Ею также отмечается, что половой эмбриогенез известковых и неизвестковых губок не полностью гомологичен эмбриогенезу более сложно организованных *Metazoa*. Это близко к концепции Г.А. Кнорре [1968] об эволюции целостности.

В.М. Колтун [1968, 1983], анализируя усложнение структуры *Porifera* и проблему индивидуальности у губок, считает, что губки являются примитивными многоклеточными, целостность и интеграция которых лишь незначительно превосходят целостность и интеграцию полиморфной колонии простейших. Как и многие исследователи, В.М. Колтун разделяет мнение, что у *Porifera* нет настоящих тканей и органов.

О. и Д. Солбриги [1982] отмечают, что иногда индивидуальный организм представляет собой такой уровень организации, который бывает трудно определить (особенно в колониях). Отдельные члены колонии при этом становятся неспособными к самостоятельному существованию (*Volvox* и др.). Они рассматривают индивидуальные формы как проявление высоко интегрированной системы организации.

Таким образом, дискуссионность проблемы "индивидуальности" и "колониальности" низших многоклеточных сохраняется и в настоящее время; указывается, что *Porifera* резко обособлены от *Animalia* и, напротив, сближены по этому признаку с колониальными простейшими и растениями. Ниже эта проблема рассматривается с привлечением материала по некоторым группам низших *Metazoa*. Учен также материал по колониальности *Archaeosyatha* и *Receptaculita*.

О.Б. Бондаренко [1975, 1982, 1983], изучая морфогенез и пути развития табулятоморфных кораллов палеозоя, использовала при описании у них вегетативного способа размножения такое понятие, как астогенез<sup>1</sup> — развитие колонии от протокораллита до конца существования колонии. По аналогии с онтогенезом в астогенезе

<sup>1</sup> Термин "астрогенез" ввел Э. Камингс [Cumings, 1904].

намечаются пять стадий [Cumings, 1904]: от филастической до геронтастической, выделенных первоначально на мшанках. О.Б. Бондаренко детально показала соотношение различных "генезов" у ископаемых колониальных кораллов.

Изучая ископаемые колониальные ругозы, Л.М. Улитина [1974; Ulitina, 1982] наметила стадии развития колонии: 1) протокораллит; 2) становление колонии; 3) равномерный рост; 4) старение колонии. Это близко отвечает стадиям астогенеза, предложенным О.Б. Бондаренко [1983]. Л.М. Улитина наметила два направления развития колониальности у ругоз — полиморфизм и слияние кораллитов вплоть до образования единой гастровакулярной полости.

Е.И. Кузьмичева [1982] показала, что эволюция колониальности у Scleractinia идет в сторону ослабления индивидуальности особей в колонии и усиления ее целостности. В ряде случаев колония достигает меандроидной стадии развития, при которой наблюдается полная утрата индивидуальности особей и повышение индивидуальности колонии в целом.

Детальное рассмотрение материалов по индивидуальности и колониальности у Archaeocyatha и Receptaculita [Журавлева, Мягкова, 1981б; Журавлева, 1985; Мягкова, 1985] привело нас к выводу, что индивидуальность у представителей этих групп выражена настолько слабо, что лишь условно, и то не всегда, можно определить участок тела организма, отвечающий понятию "особь" (лотецел и мероцел соответственно). Состояние организма, образовавшего в свободном развитии кубок, полностью отвечает понятию "дивидуальный организм". Колониальность у этих групп организмов выражена слабо, а сами колонии дивидуальных организмов встречаются достаточно редко. Названный тип развития близок к таковому у некоторых простейших и растений, с одной стороны, а также Symplesma и Cellularia, с другой. Таким образом, у подавляющего большинства низших многоклеточных преобладает дивидуальность над индивидуальностью, а колониальность выражена через образование колоний дивидуальных организмов (см. рис. 71). Это резко отличает низших многоклеточных от Cnidaria и других Metazoa, а также от Protista (cp. [Schulter, 1986]).

Рассматривая, например, Symplesma, Cellularia, Archaeocyatha, Receptaculita в качестве дивидуальных организмов, мы допускаем, что понятие индивид у них может отвечать не кубку в целом, а только его части, представлявшей агрегат клеток, достаточных для отправления жизненных процессов (рис. 69).

Только "аскон" у Calcareia с обособленной оскулярной полостью отвечает понятию "индивид", тогда как остальные губки, развивающиеся по типам "сикон" и "лейкон" (см. рис. 49) отвечают дивидуальным организмам или колониям независимо от формы тела и числа оскулумов. Поскольку у Symplesma и Demospongiae стадия "аскон" отсутствует, то их следует считать дивидуальными.

Понятия индивидуальности и колониальности для Archaeata отличаются от аналогичных понятий для Animalia тем, что у последних индивидом является особь со сложной внутренней организацией, но

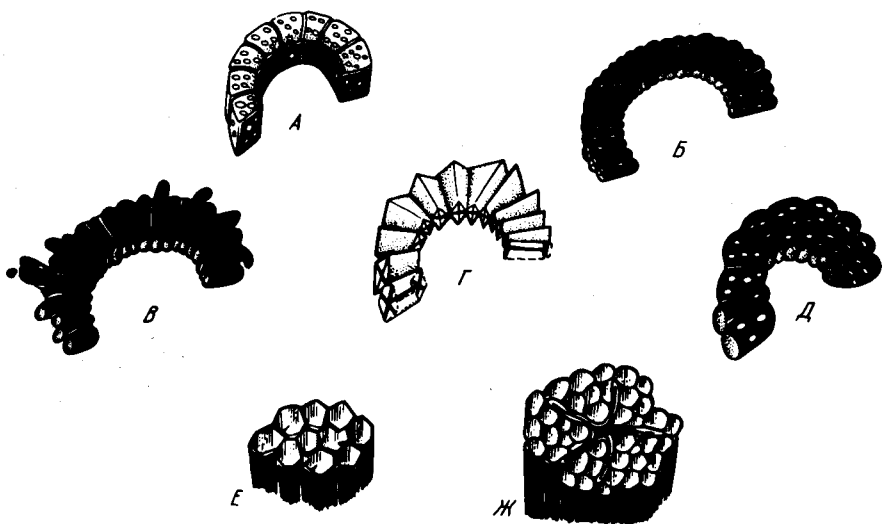


Рис. 69. Условные составляющие дивидуальных организмов, которые могут отвечать индивидууму низших многоклеточных (изображение дано для одного латерального ряда)

А — лотецелы у *Euarchaeocyatha*, представленные локулами; Б — те же, представленные сирингами; В — лотецелы, представленные сирингами у *Aphrosalpingata*; Г — мероцелы у *Receptaculita*; Д — камеры, аналогичные сирингам у *Sphinctozoa*; Е — ячейки у *Chaetetida*; Ж — ячейки у *Sclerospongiae* (в центре астроразильный канал)

не участок тела, условно за нее принимаемый. У *Archaeata* стадия дивидуальности, выраженная наиболее отчетливо, предшествует стадии колониальности, а у *Animalia* стадия слияния особей в колонию с единой гастральной полостью встречается в астогенезе крайне редко и наступает на завершающей стадии развития колонии (например, у ископаемых *Scleractinia* на стадии меандрической колонии [Кузьмичева, 1982]). Дивидуальность *Archaeata* и потеря индивидуальности у низших *Metazoa* — принципиально различные понятия. В первом случае это стадия агрегации клеток, достаточных для выполнения жизненных функций (в том числе, для воссоздания целого дивидуального организма); во втором случае — надорганизм, сохраняющий черты особи.

Различие в толковании термина "колония" при описании простейших и *Metazoa* было обосновано В.Н. Беклемишевым [1964], различия в толковании этого термина по отношению к *Archaeata* и *Porifera*, с одной стороны, и *Animalia*, с другой, показаны выше. Характеристики индивидуальности, дивидуальности и колониальности и последовательное усложнение уровня организации для трех названных групп показаны на рис. 70. Так, у *Protista* после стадии моноэнергидной клетки, отвечающей особи, наблюдаются последовательно стадии колонии и примитивного многоклеточного организма [Schulter, 1986].

У низших многоклеточных стадия, отвечающая индивиду, четко различима у "аскона" (*Calcarea*) и *Archaeolynthus* (*Euarchaeocyatha*). В большинстве остальных случаев эта стадия слабо выражена. После стадии индивидуального развития наблюдаются последовательно резко



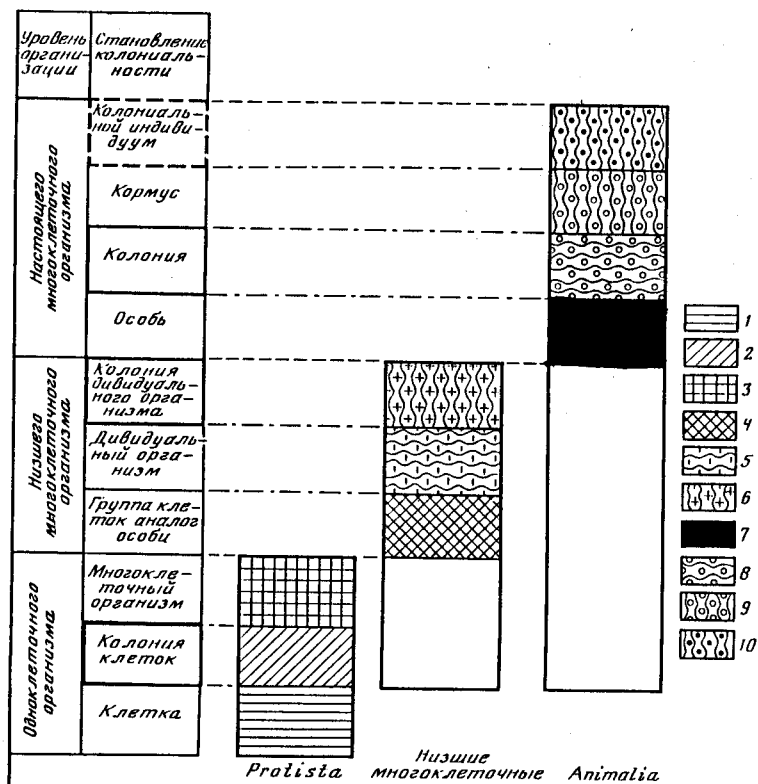


Рис. 70. Стадии развития колониальности у Protista, низших многоклеточных и Animalia  
 1—3 — Protista: 1 — стадия клетки, 2 — стадия колонии клеток, 3 — стадия многоклеточного организма; 4—6 — низшие многоклеточные: 4 — стадия группы клеток (особь или соответствует особи), 5 — стадия дивидуального организма, 6 — стадия колонии дивидуального организма; 7—10 — Animalia: 7 — стадия особи, 8 — стадия колонии, 9 — стадия кормуса, 10 — стадия колониального индивидуума

выраженная дивидуальная стадия и затем более слабая колониальная. Для Euarchozoatha и некоторых Porifera отмечается также стадия кормуса, однако она соответствует, скорее всего, уровню колониальности.

У низших Metazoa (Cnidaria) развитие колонии начинается с особи, несущей ткани; эта стадия отсутствует у низших многоклеточных. При дальнейшем развитии колонии у низших Metazoa (астогенез) наблюдается последовательная смена примитивной по своей организации колонии все более сложной, вплоть до образования в некоторых случаях "колониального индивидуума". Таким образом, астогенез низших Metazoa не имеет ничего общего с процессом развития колониальности у Archaeata и Porifera. По аналогии с астогенезом подобный процесс у низших многоклеточных может быть назван дивидогенезом, а общий процесс развития колониальности у Protista, низших многоклеточных и Animalia должен называться кормогенезом, как было предложено В.Н. Беклемишевым [1964]. Вывод о специфике

типа развития колониальности у низших многоклеточных подтверждает таксономическую обособленность этой группы. Следует отметить, что показанные здесь различные типы колониальности не исчерпывают всего разнообразия направлений развития этого процесса; очевидно, что у Prokaryota, с одной стороны, и у высших Animalia, с другой, типы колониального развития должны быть иными (см. рис. 70).

## Глава 5

### К БИОЛОГИИ НИЗШИХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ

Изложенный во второй главе работы материал, основанный на фактических данных, позволяет охарактеризовать общую схему строения низших многоклеточных. Статус этого подразделения рассмотрен с учетом объединения Archaeata (Archaeocyatha и Receptaculita), Porifera (Symplasma, Cellularia, а также группы Stromatoporida и Chaetetida) и Placozoa. Используются новые данные по морфологии (в том числе по микроструктуре) и экологии Archaeata.

Уточнение общей характеристики низших многоклеточных стало возможным в результате привлечения материалов по эволюции органического мира на ранних стадиях развития и становлению многоклеточности, а также в результате принятия концепции многоцарственности органического мира (с учетом теории симбиогенеза). Были специально проанализированы материалы, касающиеся индивидуальности, дивидуальности и колониальности низших многоклеточных, а также конвергенции и параллельного развития среди представителей этого подразделения.

**Общая схема строения.** Низшие многоклеточные — водные, преимущественно морские, в исключительных случаях пресноводные (например, отдельные Demospongiae) организмы с хорошо выраженной дивидуальностью. Среди них преобладают донные, свободно лежащие формы; некоторые из них способны к передвижению (Placozoa), индивидуальность проявляется у Placozoa, изредка у Calcareia и Euarchaeocyatha.

Обычно дивидуальный организм имеет форму кубка, цилиндра, конуса, сферы (реже — диска) или мешковидную, неправильную форму; колонии могут быть ветвистыми, цепочковидными, массивно-неправильными или столовыми (рис. 71).

Симметрия низших многоклеточных как организмов с преобладающим сидячим образом жизни монаксонная, с осью симметрии неопределенно большого порядка, реже — радиальная; на начальных стадиях развития (личинки) или определенной стадии полиморфизма (крибры у Euarchaeocyatha) наблюдается двусторонняя, билатеральная симметрия; то же характерно для подвижных Placozoa.

Центральная полость (оскулярная или атриальная) свободна или заполнена скелетными элементами (но может и отсутствовать).

Тело современных низших многоклеточных, судя по строению дивидуального организма у Symplasma и Cellularia, состоит из мезохила с включенными в него различными специализированными клетками

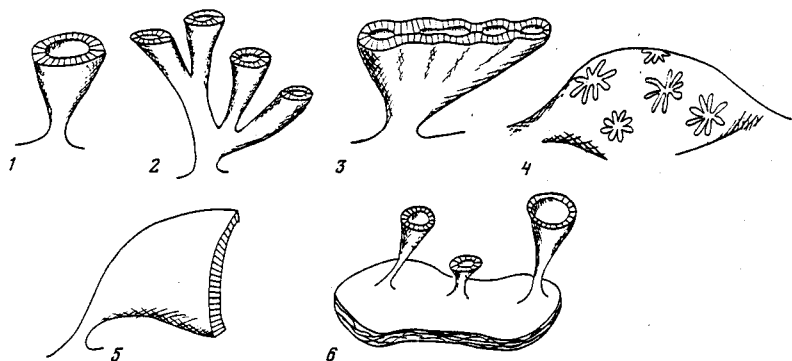


Рис. 71. Типы колоний у низших многоклеточных: 1 — колония лотецелов — кубок у *Euarchaeocyatha*; 2 — ветвистая колония; 3 — катенулятная колония; 4 — массивная колония у *Stromatopora*; 5 — пластинчатая колония; 6 — столональная колония

(амебоциты — для питания, пинакоциты — покровные, склероциты — опорные и др.). Для *Symplasma* и *Cellularia* обязательно присутствие хоаноцитов, которые выстилают атриальную полость или камеры и каналы внутри мезохила. Жгутиковые клетки покрывают тело *Placozoa*, т.е. расположены на поверхности. У *Archaeata* и других вымерших низших многоклеточных присутствие хоаноцитов не доказано. Пинакоциты характерны для *Cellularia* и *Placozoa* и отсутствуют у *Symplasma*. У *Placozoa* внутри тела нет разнообразия клеток. Клетки способны переходить из одного состояния в другое, меняя свою специализацию и местонахождение. Клетки могут быть одноядерными и многоядерными (симплазматическими); нервная система отсутствует. Типы клеток у низших многоклеточных близки к таковым у *Protista* и *Animalia*. У *Protista* каждая разновидность клеток есть организм; у низших многоклеточных в отличие от *Animalia* клетки не образуют тканей и органов.

Питание низших многоклеточных гетеротрофное внутриклеточное (заглатывание); выделение и дыхание также внутриклеточные. Все они — фильтраторы, но у некоторых из них эта функция была выражена неотчетливо. У *Symplasma* и *Cellularia* направление водного тока однонаправленное: извне через тело дивидуального организма в атриальную полость и далее через устье наружу. Различаются три типа водного тока, называемые асконоидным, сиконоидным и лейконоидным (см. рис. 49) и присущие *Calcarea*; у всех остальных современных форм — *Symplasma* и *Cellularia* (без *Calcarea*) — тип водного тока только лейконоидный. Допускается, что у вымерших *Euarchaeocyatha* впитывающей была вся поверхность тела, как наружная, так и внутренняя; следовательно, ток воды мог быть как аналогичным такому у губок, так и обратным [Журавлева, 1974]. Размножение у низших многоклеточных — половое и вегетативное, последнее преобладает.

Низшие многоклеточные, помимо индивидуального состояния (стадия "аскон" у *Calcarea*, *Archaeolynthus* у *Euarchaeocyatha*, *Trichoplax*

у Placozoa), существовали и существуют в виде дивидуальных организмов или колоний последних. Часть дивидуального организма, условно отвечающая особи, могла быть представлена лотецелом (Archaeocyatha), мероцелом (Receptaculita) или ячейкой (Sclerospongiae и Chaetetida), а также радиальной камерой (некоторые Sphinctozoa) (см. рис. 69). В остальных случаях индивидуальность в типичной форме не проявляется. Большинство низших многоклеточных полиморфны. Для некоторых Cellularia характерны геммулы, для других — почки, а для Euarchaeocyatha — кривы (см. рис. 3). При половом размножении у большинства представителей современных низших многоклеточных возникают личинки типа амфибластулы, целобластулы или паренхимеллы. У Symplasma стадия личинки неизвестна.

Среди низших многоклеточных встречаются как бесскелетные (Placozoa и некоторые Demospongiae), так и скелетные формы. Скелет может быть органическим и минеральным: кремневым — в виде спикул; карбонатным — в виде спикул или меромов (Receptaculita) или массивным. Карбонат кальция может быть представлен двумя формами: кальцитом или арагонитом. В исключительных случаях скелет бывает смешанного состава — кремневым в сочетании с карбонатным и органическим (Sclerospongiae). Спикулы или их лучи — монокристаллические; меромы — поликристаллические. Среди спикул по форме различаются: одноосные (присущие Symplasma и Cellularia); трехосные с лучами, расположенными под прямым углом (Symplasma) и под углом  $120^\circ$  (Cellularia); встречаются также четырехосные спикулы (Demospongiae) и разновидности всех названных выше. Спикулы бывают гладкие и орнаментированные. У некоторых представителей низших многоклеточных имеются спикулы двух типов — макро- и микроскелеры (см. рис. 40 и др.). Мером — основной элемент скелета у Receptaculita. Головки меромов различаются числом лучей: четырехлучевые — стеллаты и многолучевые — незастеры и археастеры; в исключительных случаях радиаль мерома может быть редуцирована, и тогда он представлен только незастером или археастером (Radio-cyatha). У Receptaculida и Soanitida стеллатная структура, разрастаясь в волне, переходит в фасету, давая в совокупности головку мерома (см. рис. 36).

Массивный карбонатный скелет в отличие от спикул и меромов является внешним по отношению к живому веществу дивидуального организма, но по размещению в теле низших многоклеточных он может быть базальным (у Sclerospongiae), наружным (Archaeocyatha и др.) и промежуточным (на границе лотецелов или их частей). Это относится как к кубку, так и к выростам и разрастаниям. При сочетании карбонатного и кремневого скелета у одного организма первый обычно массивный, а второй в виде спикул (Sclerospongiae). Базальный массивный скелет однотипен по своей форме; в других случаях форма скелетных элементов могла сильно варьировать в зависимости от систематической принадлежности, стадии развития дивидуального организма и длительности образования скелета. Это особенно резко проявляется у Euarchaeocyatha. Органический скелет в свободном состоянии известен только у современных Demospongiae; он может




















Геологическое время	Типы микроструктуры						Таксоны низших многоклеточных
	I	II	III	IV	V	VI	
Ныне							V - Demospongiae (Vaceletia) III; IV - Sclerospongiae III; IV - Calcareia
Кайнозой	N						
	P						V - Demospongiae (Vaceletia)
Мезозой	K						III; IV - Sphinctozoa III - Inozoa II; IV - Stromatoporata IV; VI - Chaetetida
	J						I; III; IV - Sphinctozoa III; V - Inozoa II; IV - Stromatoporata IV; VI - Chaetetida
	T						
Палеозой	P						III - Sphinctozoa III; IV - Inozoa III; IV - Stromatoporata
	C						III - Sphinctozoa
	D						II - Stromatoporata I - Receptaculita
	S						I - Aphrosalpingata I - Receptaculita
	O						I - Receptaculita
	E						I - Euarchaeocyata

Рис. 72. Последовательное появление в геологическом времени различных типов микроструктуры массивного карбонатного скелета у низших многоклеточных (микроструктура показана только для тех групп и тех геологических интервалов, в пределах которых она изучена) [Hartman et al., 1980, fig. 3.4.2—11]

Типы: I — гранулярный; II — ортогональный; III — сферулитовый; IV — клиногональный; V — иррегулярный; VI — ламеллярный

быть представлен рассеянными включениями, нитями и фиброзной сетью, иногда с дополнительным облеканием кремневых спикул.

Микроструктура скелета низших многоклеточных не менее разнообразна, чем его форма. Как уже говорилось, все кремневые спикулы и большинство карбонатных (или их лучи) являются монокристаллами. Массивный карбонатный скелет Archaeata выражен только гранулярным типом и является разновидностью индуцируемого типа микроструктуры [Барсков, 1984; Lowenstam, 1981]; он никогда не бывает представлен арагонитом. Микроструктура массивного карбонатного скелета других низших многоклеточных более разнообразна: известны, помимо гранулярного, иррегулярный, сферулитовый, клиногональный, ортогональный и ламеллярный типы микроструктуры (рис. 72). Только у Sphinctozoa наблюдаются почти все перечисленные типы микроструктуры.

Специфика гранулярного типа выражается в том, что между отдельными микрокристаллами бывают различимы скопления мельчайших

частичек органического вещества (как правило, замещенного в процессе диагенеза), что доказывает биоминеральное происхождение скелета (см. рис. 4 и др.). Особенно хорошо остаточное органическое вещество различается под оптическим микроскопом при увеличении в 600 и более раз. Размер кристаллов, характерных для гранулярной микроструктуры, равен у *Archaeocyatha* 2—10 мкм. Что касается *Receptaculita*, у которых почти всегда сохранность скелетного вещества хуже, размер наблюдаемых кристаллов равен 140—240 мкм, однако при исследовании под оптическим микроскопом NU-2 и с помощью фотоскопа-35, при тщательном отборе участков (с лучшей сохранностью скелета) для наблюдения, у них фиксируются те же размеры микрокристаллов, что и у *Archaeocyatha*. Это позволяет считать микроструктуру *Receptaculita* также гранулярной; сходство в микроструктуре подчеркивается еще и тем, что расположение органического вещества вокруг кристаллов аналогично у *Receptaculita* и *Archaeocyatha*.

Индукцируемый тип микроструктуры характерен для организмов с низким уровнем развития и слабо развитой или неразвитой опорной функцией скелета.

Остальные 4 типа микроструктуры различаются между собой лишь ориентировкой линейно вытянутых кристаллитов: неупорядоченной (иррегулярная микроструктура), радиальной — из одного центра (сферулитовая), под острым углом к центральной оси структуры (клиногональная), под прямым углом к оси (ортогональная). Особняком стоит ламеллярная микроструктура, когда отчетливо наблюдается первичная слоистость скелета, сходная внешне с таковой у краصات *Archaeata*. Все названные типы резко отличаются от гранулярного типа микроструктуры не только своей морфологией, но и значительно более поздним появлением в геологическом времени (ордовик—ныне; см. рис. 72). Один и тот же тип микроструктуры мог появиться независимо от принадлежности к конкретному таксону низших многоклеточных.

**Полиморфизм.** Будучи исключительно пластичными дивидуальными организмами с низким уровнем интеграции, низшие многоклеточные очень легко переходили и переходят в полиморфное состояние в процессе дивидогенеза, т.е. в процессе развития и становления колонии дивидуального организма. Различаются два основных типа полиморфизма: экологический и вегетативный. Изменение формы дивидуального организма под влиянием внешней обстановки наблюдается почти у всех представителей низших многоклеточных, как вымерших, так и современных; у *Archaeocyatha* и *Receptaculita*, наряду с кубковой формой дивидуального организма, наблюдаются выросты в форме стратума, т.е. потеря кубка, но без потери внутренней структуры (см. рис. 29). Может меняться форма кубков у одного и того же вида — от цилиндрической и до дисковидной.

Вегетативный полиморфизм выражается [Журавлева, 1960] в последовательной смене архитектоники дивидуального организма у того или иного вида: кубок — вырост — модификация выроста — снова кубок; такое явление в триморфном выражении известно у *Euarthaeocyatha*

(см. рис. 3), а в диморфном, кроме *Euarthaeocyatha*, — у *Aphrosalpingata*, *Soanitida*, *Receptaculida*, *Sphinctozoa*, *Stromatoporata*. Такая морфология может быть оценена как морфология на стадии кормуса [Беклемишев, 1964]. Обращает на себя внимание тот факт, что формы со спикулами или меромами (*Radiocyatha*, *Receptaculita*) менее подвержены вегетативному полиморфизму. У *Demospongiae* и некоторых других *Cellularia* известны в процессе вегетативного размножения стадия дивидуального организма (тело губки) и стадия покоя (геммулы). Следует оговорить, что явление полиморфизма у большинства низших многоклеточных специально не изучалось, а потому сведения по названному вопросу нельзя считать исчерпывающими.

**Онто- и дивидогенез у низших многоклеточных.** Введенное ранее понятие дивидогенеза (см. главу 4) для представителей низших многоклеточных подразумевает, что развитие дивидуальных организмов может идти разными путями и достигать колониальной стадии также по-разному. Среди них различаются две крупные группы:

1) дивидуальные организмы, первоначальная стадия развития которых неизвестна. Это современные *Symplasma*, *Sclerospongiae*, а среди вымерших — *Receptaculita*, *Aphrosalpingata*, *Stromatoporata* и *Pharetronita* (*Sphinctozoa*, *Inozoa*), у которых дивидогенез выражен лишь в росте организма и переходе к колониальной стадии;

2) дивидуальные организмы с четко выраженной первоначальной стадией, а также с более заметными изменениями в процессе развития. Это современные *Demospongiae* и *Calcarea*, у которых изучены все стадии развития от клетки до послеличиночной стадии, и вымершие *Euarthaeocyatha*, у которых очень хорошо охарактеризован процесс дивидогенеза (см. рис. 27).

**Конвергенция и параллелизм.** Низшие многоклеточные объединяют организмы с настолько низким уровнем интеграции и малым числом признаков (как у ныне живущих, так и у вымерших представителей), что при исследовании эволюционного процесса, характерного для этого царства в целом, оказалось невозможным обойтись без анализа явлений конвергенции и параллелизма, присущих этой группе.

Конвергенция как общебиологическая проблема впервые была рассмотрена Г.А. Осборном [Osborn, 1907], который определил различия между понятиями конвергенции и параллелизма. Развитие идей Г.А. Осборна нашло отражение в работах И.И. Шмальгаузена [1968, 1969], который различает, наряду с конвергенцией и параллелизмом, также и дивергенцию, или адаптивную радиацию.

Согласно И.И. Шмальгаузену [1969], под дивергенцией следует понимать независимое приобретение родственными организмами различных признаков; сходство объясняется родством, различия — приспособлениями к разной среде. Конвергенция — независимое приобретение неродственными организмами сходных признаков. Сходство объясняется приспособлением к сходной среде, различия — отсутствием близкого родства. Параллелизм — независимое приобретение родственными организмами сходных признаков; сходство объясняется частично общностью происхождения, частично приспособлением к общей среде, а различие — начальным расхождением признаков.

Как объясняет И.И. Шмальгаузен, в явлениях параллельного развития ярко выражается закономерность эволюции целой группы организмов, определяемая не средой и организмом, взятыми в отдельности, а конкретными взаимосвязями между ними. На практике проведение надежной границы между конвергенцией и параллелизмом затруднено: каждый раз при изучении конкретного проявления конвергенции или параллелизма нужно устанавливать природу сходства. Идеи И.И. Шмальгаузена нашли свое отражение во многих капитальных палеонтологических работах и справочниках [Основы палеонтологии, 1959; Парамонов, 1967; Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Друщиц, 1974; и др.].

В.Е. Руженцев [1960] категорически возражал против типологического подхода к систематике, согласно которому все, что сходно, заслуживает объединения в ту или иную таксономическую категорию. Он справедливо считал типологическую систематику ложным методом обобщения, поскольку сходство по форме не всегда равнозначно единству по происхождению. В.Е. Руженцев различает при параллельном развитии как прямую гомологию, так и параллельную (гомологические ряды, см. [Вавилов, 1965]). Последняя может указывать на отдаленное родство форм. При правильной оценке признаков параллельные гомологии ведут к построению филогенетических линий. Аналогии, связанные с явлением конвергенции, вовсе не говорят о родстве форм: они только вуалируют истинную картину. Выводы В.Е. Руженцева имеют особое значение при анализе соотношения прямого родства и конвергентного сходства среди групп с исключительно низким уровнем организации.

Большое значение для понимания рассматриваемой проблемы имеет капитальная работа Г.Г. Симпсона [Simpson, 1965], который определил конвергенцию как феномен, при котором есть видовое, функциональное и структурное сходство, но не общего предка. Параллелизм, по Г.Г. Симпсону, представляет собой феномен, при котором есть видовое, функциональное и структурное сходство при наличии общего предка.

В.Н. Шиманский [1967] детально остановился на проблеме типов конвергенции. Он считает возможным различать несколько отдельных форм конвергенции: 1) специализированное сходство представителей двух групп; 2) относительное сходство, при котором у отдаленно родственных групп оказываются похожими гомологичные части скелетных организмов; 3) гомеоморфию — наиболее сложную форму конвергенции, которая предусматривает сходство у форм, принадлежащих к одной группе организмов, но не связанных друг с другом непосредственно. В пределах этой формы конвергенции различаются, в свою очередь, разновидности: а) сходство между представителями одной филогенетической ветви, не связанными друг с другом непосредственно; б) сходство в строении между представителями параллельно развивающихся групп, сменяющих друг друга во времени и достаточно близко родственных. В.Н. Шиманский также считает, что при исследовании эволюции органического мира особое внимание должно быть уделено степени несходства у конвергентных форм.



Таблица 3

## Явления конвергенции у низших многоклеточных

Признак		Таксоны в составе низших многоклеточных				
		Archaeocyatha		Receptaculita		
		Euarcaeocyatha	Aphrosalpingata	Radiocyatha	Soanitida	Receptaculida
1	2	3	4	5	6	
Форма дивидуального организма			•	•	•	•
Форма колонии дивидуального организма		•	•		•	
Микро-структура	гранулярная	•	•	•	•	•
	иррегулярная					
	сферулитовая					
	клиногональная					
	ортогональная					
	ламеллярная					
Спикулы	кремневые					
	карбонатные					
Массивный карбонатный скелет	пластинчатый	•				
	фиброзный					
Отсутствие скелета						
Симметрия	монаксонная, с осью не-определенно большого порядка	•	•	•	•	•
	радиальная	•	•	•	•	
	билатеральная	•*				
Пористость (фльтрация)		•	•	•	•	•
Общий план строения	двустенность	•	•	•	•	•
	интерваллюм	•	•	•	•	•
	одностенность	•		•		•
	камерность	•	•			
	трубчатое строение					
	сиринги	•	•			

Таксоны в составе низших многоклеточных

Symplasma (Hexactinellida)	Cellularia			Pharetronita		Incertae sedis		Placozoa
	Demospongiae	Sclerospongiae	Calcarea	Sphinctozoa	Inozoa	Stromatopora	Chaetetida	
7	8	9	10	11	12	13	14	15
•	•	•	•	•	•	•	•	
•	•	•	•	•	•	•	•	
				•			•	
	•			•		•		
	•	•		•		•	•	
	•	•		•		•		
			•		•			
•	•	•						
								•
•	•	•	•	•	•	•	•	
•	•		•	•	•	•		
•	•		•	•	•			
•	•		•	•		•		
		•					•	

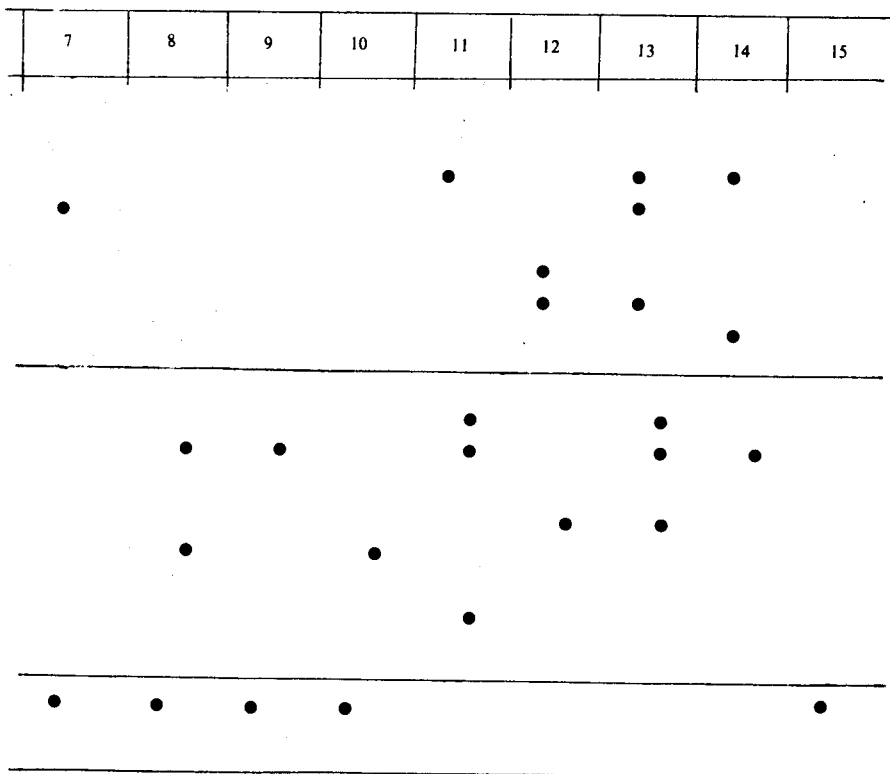
Таблица 3 (окончание)

1		2	3	4	5	6
Радиали		●		●	●	●
Перегородки		●				
Днища (потолочки)		●	●			
Диктиональное строение		●				
Арматура (редимикулы, стеллаты)		●			●	●
Синаптикулы		●				
Астроризы		●				
Шипики		●				
Выросты и разрастания	глюма	●	●			
	крассаты	●	●		●	●
	аморфы	●	●		●	●
	терсии	●				
	гираты	●				
	тубусы	●	●			
	стратумы	●	●			
	заполнение центральной полости	●	●			●
Жгутиковые клетки						
Примечание. ● — наличие признака. * — имеются в виду кривы.						

А.Ю. Розанов [1973; Розанов, Миссаржевский, 1966; Розанов и др., 1969; Rozanov, 1974 и др.] начиная с 1962 г. уделяет специальное внимание изучению явления гомологической изменчивости у *Euarchaesuatha*; это позволило ему оценить таксономическое значение многих признаков. Сравнивая *Euarchaesuatha* с простейшими и губками и рассматривая гомологию на макроуровне, А.Ю. Розанов предложил таблицу гомологических рядов, которая не только позволяет прогнозировать неоткрытые таксоны в составе этой группы, но и рассматривать эволюцию *Euarchaesuatha* как происходящую по принципу исчерпания возможностей морфологических преобразований.

Как видно из сказанного к проблеме конвергенции и параллелизма привлечено внимание не только неонтологов-эволюционистов, но и палеонтологов. Это объясняется тем, что основной фактический материал для решения проблемы составляет палеонтология. Палеонтологи ввели также понятия гетерохронной конвергенции и гетерохронного параллелизма, поскольку явления сходства в органическом мире могут быть прослежены в пределах больших временных интервалов и даже могут быть разобщенными во времени.

Конвергенция, выраженная у низших многоклеточных, имеет свою специфику. Если у высших многоклеточных конвергенция затрагивает



только внешнюю форму или отдельные органы, то у исследуемых здесь групп конвергентность может в ряде случаев проявляться во всей архитектонике организма. Первая попытка дать характеристику явлениям конвергенции и параллелизма у низших многоклеточных ограничивается здесь уровнем высших таксонов. В табл. 3 показаны основные случаи конвергенции внутри таксона низших многоклеточных. Обращает на себя внимание то, что только Euarchaosyatha несут почти весь набор конвергентных признаков, за исключением разнообразия микроструктуры скелета, а также присутствия жгутиковых клеток. При сравнении конвергентных черт у отдельных представителей низших многоклеточных с таковыми у других царств органического мира обращает на себя внимание то, что сравнение можно проводить только с Cnidaria, водорослями и (отчасти) высшими растениями — у многоклеточных, а также с Foraminifera (Protista, Eukaryota) и Cyanobacteria (Prokaryota) — у одноклеточных. Это еще раз указывает на низкий структурный уровень организации низших многоклеточных. Сказанное не относится к внешней форме индивидуального организма, поскольку она обуславливается в первую очередь средой обитания, типичной для седентарных организмов.

Явления параллелизма отчетливо обнаруживаются у представителей

тех низших многоклеточных, для которых характерно морфологическое и систематическое разнообразие, а именно — у *Euarchaeocyatha*; так, на определенных возрастных стадиях развития дивидуального организма перегородки *Euarchaeocyatha Regularia* и тени *Irregularia* становятся неотличимыми (см. рис. 12). То же относится к деталям строения поровой системы наружной и внутренней стенок, днищ и т.д. Одни и те же типы выростов также встречаются у представителей разных стволов *Euarchaeocyatha*, например у одностенных и у форм с перегородками. Мером как основная скелетная структура характерна для всех трех ветвей *Receptaculita* — *Radiocyatha*, *Soanitida* и *Receptaculida*. Радиаль и внутренняя стенка у представителей этих подразделений построены одинаково; что касается головки мерома, то имеются случаи, когда шестилучевые стеллаты, незастер и археастер имеют сходное строение. Так называемый фиброзный скелет у *Sphinctozoa* и *Inozoa* в ряде случаев выражен одинаково.

Авторы отчетливо представляют сложность рассматриваемой проблемы, тем более что это первая попытка обобщить явления конвергентного и параллельного развития у организмов с таким низким уровнем организации. В случае, если для нескольких сравниваемых групп общность происхождения оказывается доказанной (например, *Euarchaeocyatha Regularia* и *Irregularia* или *Soanitida* и *Receptaculida*), сходство в морфологии скелета оценивается как проявление параллельного развития. Обычно такие сравниваемые группы геологически одновременны. В случае, если общность происхождения не доказана или доказано происхождение от разных предков (например, *Symplasma* и *Cellularia*), то сходство в морфологии тех или иных признаков оценивается как проявление конвергенции (например, астроризальная структура у некоторых *Euarchaeocyatha*, *Stromatoporida* и *Sclerospongiae*; см. табл. 3; рис. 73). При дальнейшем исследовании этой проблемы низшие многоклеточные могут дать богатейший материал, что позволит перейти к определению у них явлений моно-, пара- и полифилии [Тимофеев-Ресовский и др., 1967].

**Система низших многоклеточных.** Характеристика системы *Archaeata* была дана авторами в 1981 г., когда в состав этого подразделения включались два типа — *Archaeocyatha* и *Receptaculita*; тогда же ставился вопрос о возможном увеличении объема этого таксона за счет включения в него близких по уровню организации групп организмов. В эти же годы В.В. Малахов [Малахов, Незлин, 1983] (см. также [Воронова и др., 1980]) предложил объединить в одном таксоне надтипового ранга *Prometazoa* два типа низших многоклеточных — *Porifera* и *Placozoa*. В.А. Догель [1981] предложил выделить для названных таксонов (в ранге типа) два обособленных подраздела — *Parazoa* для *Porifera* и *Phagocytellozoa* для *Placozoa*.

Независимо от названных выше направлений исследований специалисты по современным губкам Г.М. Рейсвиг и Г.О. Макки [Reiswig, Mackie, 1983] и П. Бергквист (см. [Barnes, 1983]) вернулись к идее К.П. Биддера [Bidder, 1927] о необходимости разделения единого типа *Porifera* на два самостоятельных: *Symplasma* и *Cellularia*, исходя из их глубоко различной внутренней (клеточной) структуры. В настоя-

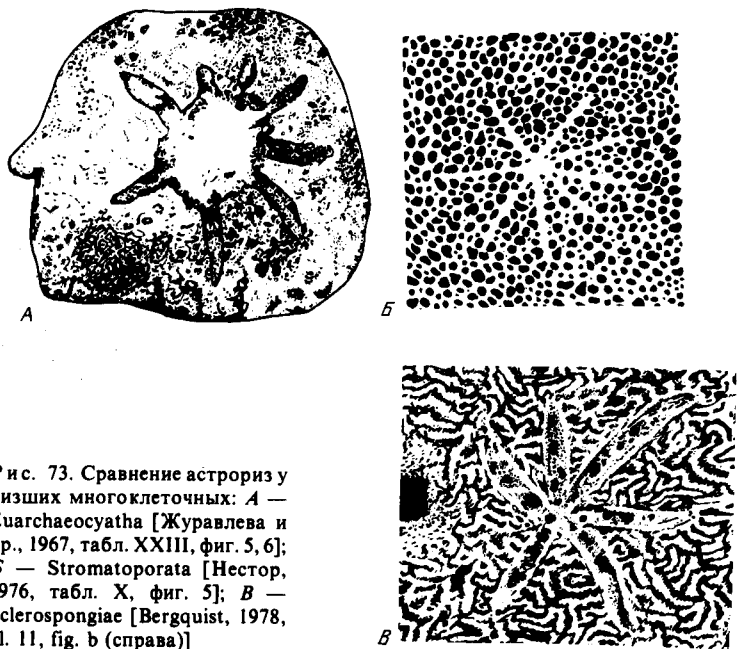


Рис. 73. Сравнение астрориз у низших многоклеточных: А — *Euarchaeocyatha* [Журавлева и др., 1967, табл. XXIII, фиг. 5, 6]; Б — *Stromatoporata* [Нестор, 1976, табл. X, фиг. 5]; В — *Sclerospongiae* [Bergquist, 1978, pl. 11, fig. b (справа)]

щей работе приняты как воззрения В.А. Догеля [1981] в отношении *Plasozoa*, так и воззрения названных исследователей в отношении расчленения *Porifera* на два типа и соответственно повышения ранга этого таксона. В итоге низшие многоклеточные, рассматриваемые как таксон самого высокого ранга (царство *Inferibionta*), подразделены на два подцарства — *Archaeata* и *Porifera* (для *Phagocytellozoa* подцарство не установлено). Названные категории объединяют шесть типов (для двух таксонов — *Stromatoporata* и *Chaetetida* — принят ранг подкласса без обозначения более высоких категорий). Три типа представлены целиком вымершими организмами (*Archaeocyatha*, *Reser-taculita*, *Pharetronita*), один — только современными (*Plasozoa*).

Большинство таксонов приняты в том же объеме и том же ранге, как это предлагается в последних исследованиях специалистов, за исключением следующих групп: 1) отряд *Heteractinida* включен в состав класса *Radiocyatha*<sup>1</sup>; 2) группа "фаретронных губок" в составе классов *Sphinctozoa* и *Inozoa* возведена в ранг типа *Pharetronita*, что подтверждается заключением В.М. Колтуна [1983] об отсутствии прямого родства между "фаретронными губками" и "живыми ископаемыми"; 3) п/классы *Stromatoporata* и *Chaetetida* обособлены как от *Hydrozoa* [Hartman, Goreau, 1970, 1972, 1975, 1976 и др.], так и от *Sclerospongiae*. Присутствие астрориз у *Stromatoporata* и *Sclerospongiae* объясняется конвергенцией. Ниже предлагается система царства низших многоклеточных.

<sup>1</sup> Это мнение совпадает с мнением Дж.К. Ригби и М.Г. Нитецкого [Rigby, Nitecki, 1975].

**ЦАРСТВО INFERIBIONTA<sup>2</sup>**  
**ПОДЦАРСТВО ARCHAЕАТА**  
**ТИП ARCHAЕОСУАТНА**  
**ПОДТИП EUARCHAЕОСУАТНА**  
**КЛАСС MONOCYATHEA**  
**КЛАСС REGULARIA**  
**КЛАСС IRREGULARIA**  
**ПОДТИП APHROSALPINGATA**  
**КЛАСС APHROSALPINGIDEA**  
**ТИП RECEPTACULITA**  
**КЛАСС RADIOCYATHA**  
**КЛАСС SOANITIDA**  
**КЛАСС RECEPTACULIDA**  
**ПОДЦАРСТВО PORIFERA**  
**ТИП SYMPLASMA**  
**КЛАСС НЕХАКТИНЕЛЛИДА**  
**ТИП CELLULARIA**  
**КЛАСС DEMOSPONGIAE**  
**КЛАСС SCLEROSPONGIAE**  
**КЛАСС CALCAREA**  
**ТИП PHARETRONITA**  
**КЛАСС SPHINCTOZOA**  
**КЛАСС INOZOA**  
**ТИП, КЛАСС INCERTAE SEDIS**  
**ПОДКЛАСС STROMATORPORATA**  
**ПОДКЛАСС CHAETETIDA**  
**ПОДЦАРСТВО НЕ УСТАНОВЛЕНО**  
**НАДРАЗДЕЛ RHAGOCYTELLOZOA**  
**ТИП PLACOOZA**

**Экология и палеоэкология.** Низшие многоклеточные, независимо от времени существования (кембрий — ныне) и систематической принадлежности отдельных представителей, подразделяются на две крупные, достаточно четкие экологические группировки. Одна из них приурочена только к теплым мелководным обстановкам, другая, напротив, представлена обитателями самых разнообразных глубин — от мелководья до абиссали. Первая группа, в составе которой находятся Archaeocyatha, Receptaculita, Sclerospongiae, Calcarea, Pharetronita, Stromatorporata и Chaetetida, характеризуется в основном карбонатным скелетом.

<sup>2</sup> Название образовано от inferiora (лат.) — "низшие". В работе авторы используют русский эквивалент этого названия — "низшие многоклеточные".

том (кальцит, арагонит) и способностью к сооружению органогенных построек. Скелет представителей второй группы только кремневый; в ее составе — *Symplasma*, *Demospongiae* (за исключением *Vaccetia*). Основные экологические характеристики, в которых учитывается и геологическое время, приведены на рис. 74, а также на рис. 75.

**Каркасостроение.** В различные геологические периоды те или иные представители низших многоклеточных принимали участие в сооружении органогенных построек [Журавлева, 1960, 1972; Журавлева, Мягкова, 1974б; Журавлева, Равикович, 1973; Мягкова, 1973; Лесовая, 1977; Бойко, 1983; Розанов, 1986; Ott 1967; Hartman, Goreau, 1976; Ruetzler, 1978; Nitecki, Toomey, 1979a; Toomey, Nitecki, 1979; Wiedenmayer, 1979; и др.]. Одни из низших многоклеточных были активными каркасостроителями, другие — каркасолюбями. Во всех случаях в процессе каркасостроения наряду с ними участвовали цианобактерии или истинные водоросли.

*Euarchoeocyatha*, характерные для раннего кембрия, сооружали небольшие иловые холмы, дававшие в ископаемом состоянии биогермы [Николаева и др., 1986]. В биостромах представители этой группы играли роль каркасолюбов. Кроме *Euarchoeocyatha*, в это время в каркасостроении принимали участие *Radiocyatha*, но их роль была резко подчиненной.

Ордовикский период характеризуется резко другим составом каркасостроителей, представленных низшими многоклеточными, а именно *Soanitida* и *Stromatoporida* были основными каркасостроителями; другие группы — *Receptaculida*, *Radiocyatha* (*Heteractinida*) и *Demospongiae* не играли существенной роли в каркасостроении. Органогенные постройки были представлены биогермами и реже — биостромами. Истинные рифы отсутствовали.

Та же картина сохранялась в силуре, но число каркасостроителей увеличилось за счет *Aphrosalpingata* и некоторых *Demospongiae*; усилилась роль *Stromatoporida*.

В девоне основными каркасостроителями стали *Stromatoporida*, которые сооружали, наряду с биогермами и биостромами, уже большие органогенные сооружения типа рифов [Lecompte, 1956; и др.]. Кроме *Stromatoporida*, в каркасостроении принимали участие *Receptaculida* (рис. 76), *Heteractinida*, а также некоторые *Demospongiae*. На рубеже девона и карбона исчезли все предшествующие группы каркасостроителей из состава *Archaeata*.

В конце карбона появилась новая группа — *Sphinctozoa* (*Pogonozoa*), которая в перми и триасе стала основной (из низших многоклеточных) в каркасостроении. В это время в сооружении органогенных построек принимали участие *Inozoa*, *Demospongiae* и триасовые

Рис. 74. Экологическая характеристика низших многоклеточных

1, 2 — *Euarchoeocyatha* (1 — много, 2 — мало); 3 — *Aphrosalpingata*; 4 — *Radiocyatha*; 5 — *Soanitida*; 6 — *Receptaculida*; 7, 8 — *Symplasma* (7 — мало; 8 — много); 9–11 — *Demospongiae* (9 — мало, с кремневым скелетом; 10 — много, с кремневым скелетом; 11 — *Demospongiae* — живое ископаемое *Vaccetia*); 12 — *Sclerospongiae*; 13 — *Calcarea*; 14, 15 — *Sphinctozoa* (14 — мало, 15 — много); 16, 17 — *Inozoa* (16 — мало; 17 — много); 18, 19 — *Stromatoporida* (18 — мало; 19 — много); 20 — *Chaetetida*; 21 — *Placozoa*



Геологическое время	Степень удаленности от орудно-зачинных построек		Каркасастроение			Эталогия					
	вдали	вблизи	Орудованные постройки			Прирастание		свободно летит	предви-женье		
			био-строимы	биовермы	риффы	основа-нием	радика-тусом		назад-Валюга	Вперед-Ютиса	
Мыне											
Q											
N											
P											
K											
J											
T											
P											
C											
D											
S											
O											
G											



Температура		Хемодинамика					Этапы экогенеза	
тропический пояс	борейский пояс	арктический пояс	пресные воды	Соленость			основные этапы	этапы второго разряда
				нормальная	переходная	повышенная		
							III	2
								1
							II	2
								1
							I	2
								1



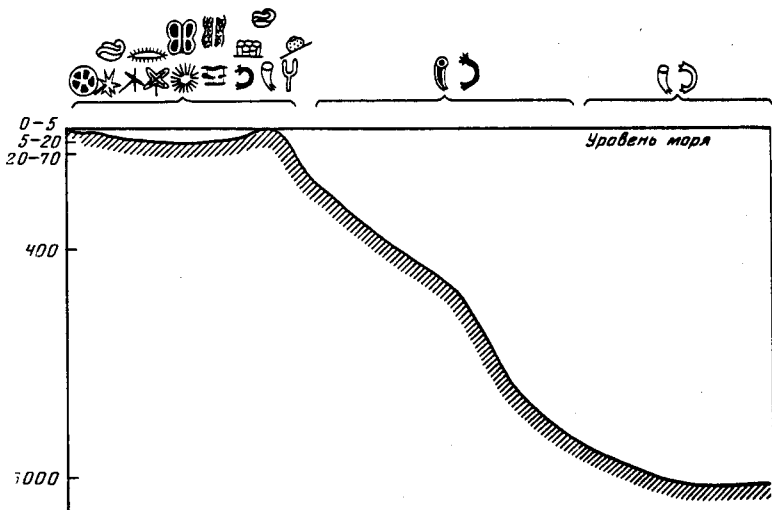


Рис. 75. Приуроченность низших многоклеточных к глубинам моря  
Условные обозначения — см. на рис. 74

*Stromatoporata*, но их роль не была столь значительной. Начиная с юрского и на протяжении мелового периода *Porifera* потеряли свое ведущее значение в каркасостроении, на смену им пришли *Scleactinia* (*Cnidaria*). Из *Porifera* преобладающими в каркасостроении были *Stromatoporata*, а роль *Sphinctozoa*, *Inozoa* и *Demospongiae* была ограниченной.

В последующие периоды (палеоген, неоген, четвертичный период) низшие многоклеточные (*Porifera*) не принимали участия в каркасостроении, что указывает на их резкую экологическую перестройку перед наступлением современного этапа, для которого характерны такие группы, как *Demospongiae*, *Sclerospongiae* и *Calcarea*. Все они оказались каркасолюбями, за исключением *Demospongiae*, которые приобрели способность в отдельных случаях сооружать небольшие органогенные постройки типа биогермов [Wiedenmayer, 1979]. *Porifera*, принимающие участие в сооружении коралловых рифов, занимают иногда экологические ниши типа затененных пещер и гротов [Vacelet, 1964; Debrenne, Vacelet, 1984].

Анализ расселения низших многоклеточных по степени удаленности от органогенных построек (глубина не учитывается) показывает обособление кембрийского периода (ведущая группа — *Euarthaeoscyatha*), ордовикско-девонского этапа (*Receptaculita*, *Symplasma*, *Demospongiae*). Начиная с карбона и до настоящего времени только две группы *Porifera* сохранили способность расселяться на самом различном расстоянии от зоны органогенных построек — *Demospongiae* и *Symplasma*, т.е. формы с кремневым скелетом.

Распространение низших многоклеточных в пространстве на всем протяжении их истории, выявляемое по этологии, было близко к таковому, выявляемому по каркасостроению, поскольку подавляющее

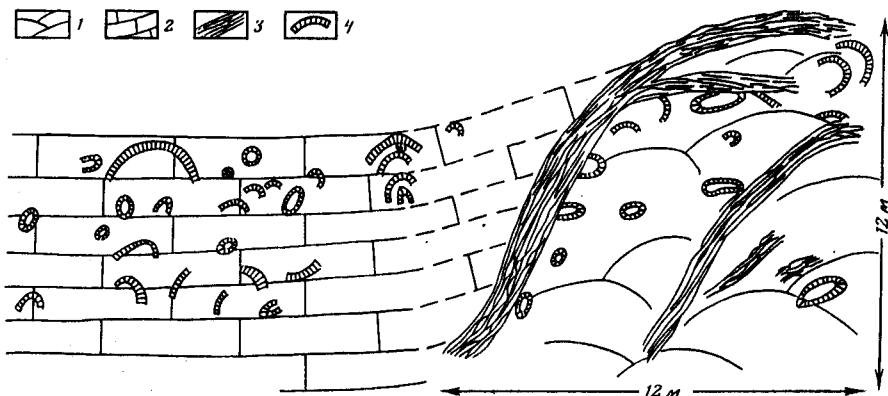


Рис. 76. Биогермы и распределение в них кубков (зарисовка с натуры И.Т. Журавлевой, Е.И. Мягковой; верхний девон, Урал, р. Чусовая, полевые работы 1982 г.)

1 — биогермы; 2 — слоистые известняки; 3 — водорослевые прослои; 4 — кубки Receptaculida

большинство в их составе представлено неподвижными формами (прикрепленный бентос). Прикрепление дивидуального организма могло осуществляться основанием тела или за счет радикулуса; в редких случаях формы лежали свободно на грунте. В настоящее время сохранились те же этологические группировки, что были известны и ранее, но к ним добавилась группа, способная к передвижению (Plasozoa).

**Температура.** Низшие многоклеточные с карбонатным скелетом в большинстве случаев приурочены к тропическому и субтропическому поясу, т.е. к условиям, когда температура воды не опускается ниже  $18^{\circ}\text{C}$  [Николаева и др., 1986]. Исключение составляли редкие Euarthaeosyatha и Receptaculita, которые в раннем и среднем палеозое соответственно могли жить изредка и за пределами субтропических условий.

Porifera с кремневым скелетом начиная с позднего палеозоя были обычными во всех климатических поясах, но преобладали в бореальном поясе. К настоящему времени они первые из низших многоклеточных завоевали и полярные области [Колтун, 1966, 1967, 1968].

**Хемодинамика.** По отношению к солёности вод низшие многоклеточные вели себя по-разному на протяжении своей геологической истории: ранне-среднепалеозойские представители Arthaeata, преобладая в нормально-морских обстановках, могли существовать и в переходных и в осолоненных участках бассейнов (Euarthaeosyatha — в раннем кембрии и Soanitida — в ордовике); то же относится к Stromatopora девона. Начиная с позднего палеозоя и до настоящего времени другая группа низших многоклеточных — Porifera — характеризуется способностью существовать только в водах с нормальной солёностью; некоторые из них приспособились еще к одной экологической обстановке — пресным водам (Spongillidae из Demospongiae).

Жизненные формы у низших многоклеточных, как было показано ранее ([Журавлева, Мягкова, 1981б], см. также главу 2 настоящей работы), отражают в первую очередь внешние условия и лишь опосредо-

ванно внутреннюю сущность организмов. Поэтому в отличие от Scle-gastinia и других групп с более высокой организацией жизненная форма дивидуальных Archaecata и Porifera не является полным синонимом фенотипа.

Ранне-среднепалеозойские представители Archaecata (Euarchaeocyatha и Reserptaculita) могли обитать как в чистых, так и в замутненных водах [Журавлева, 1960; Мягкова, 1984; Николаева и др., 1986; Rietschel, 1969; и др.].

Низшие многоклеточные, приуроченные к мелководью, существовали и существуют совместно с цианобактериями, бактериями и водорослями, причем для раннего—среднего палеозоя это были в основном цианобактерии, а позднее к ним присоединились и различные водоросли. Отношения между теми или иными низшими многоклеточными, с одной стороны, и цианобактериями и различными водорослями, с другой, могут быть симбиотическими. Не исключено, что в отдельные моменты эти отношения переходили в симбиогенетические (Archaecata [Журавлева, Мягкова, 1983]). Известны случаи симбиоза современных представителей Porifera с другими организмами (членистоногими и другими группами), но они специально здесь не рассматриваются [Ruetzler, 1974; Ruetzler, Macintyre, 1978; Wiedenmayer, 1979].

На протяжении всего времени существования низших многоклеточных они пережили три больших экогенетических этапа (см. рис. 74). На первом этапе (кембрий—девон) они обитали на относительно небольших глубинах, преимущественно в теплых водах и создавали органогенные постройки небольших размеров типа иловых холмов (биогермов), подводных зарослей (биостромы). Лишь в конце девона отмечаются органогенные постройки больших размеров (риффы по М. Леконту [Lecompte, 1958]). Для второго этапа (карбон—мел) характерна тенденция к распространению представителей низших многоклеточных на большие глубины (в юрском и меловом периодах — до абиссали включительно [Schrammen, 1902]). Низшие многоклеточные перестали быть характерными для осолоненных вод и для биостромов. Участие их в крупных органогенных сооружениях, вплоть до рифов, было обычным. Спецификой третьего этапа в экогенезе низших многоклеточных (палеоген—ныне), который может быть охарактеризован по ныне живущим формам, является приобретение способности существовать в пресных водах, в полярных бассейнах, на абиссали, а также для некоторых приобретение подвижности (Plасozoa). Последний этап резко делится на две части: 1) палеоген — четвертичный период и 2) ныне. Первой части этапа присуще резкое уменьшение численности, морфологического и систематического разнообразия и одновременное угнетение представителей этого таксона. Настоящее время характеризуется вновь увеличением экологического разнообразия.

## Глава 6

# ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ НИЗШИХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ

В настоящей главе рассматриваются как эволюция отдельных групп низших многоклеточных (рис. 77), так и их стратиграфическое значение.

**Эволюция.** На протяжении кембрия существовали *Euarthaeocyatha*. В самом начале кембрийского периода были известны представители уже четырех отрядов этого таксона [Журавлева, 1960, 1976; Журавлева и др., 1979], что позволяет сделать допущение о возникновении бесскелетных *Euarthaeocyatha* в докембрии. Расцвет группы приходится на середину раннего кембрия, угасание приурочено к рубежу раннего и среднего кембрия. Есть сведения об отдельных находках остатков *Euarthaeocyatha* в среднем и верхнем кембрии [Журавлева, 1960; Debrenne et al., 1984; и др.], однако большинство из них нуждается в дополнительной проверке.

Потомками *Euarthaeocyatha* явились позднесилурийские *Aphrosalpingata*, время существования которых было ограничено (лудловский век). Не настаивая на прямом родстве *Aphrosalpingata* силура с раннекембрийскими *Syringocnematida* [Основы..., 1962], мы обращаем внимание на глубокое внутреннее сходство в строении скелета у представителей этих двух таксонов, что может находить свое объяснение в явлении параллельного развития родственных групп. Тип *Arthaeocyatha*, объединивший *Euarthaeocyatha* и *Aphrosalpingata*, закончил свое существование на рубеже силура и девона.

Одновременно с раннекембрийскими *Euarthaeocyatha* появились представители типа *Receptaculita*, а именно *Radiocyatha* (*Heteractinida* и чуть позднее — *Radiocyathida*). *Heteractinida* жили начиная с раннего кембрия и до первой половины пермского периода включительно [Rigby, Nitecki, 1975]. Наибольший расцвет этой группы связан с кембрийским и каменноугольным периодами; их присутствие отмечается также в начале ордовика и на протяжении позднего силура, всего девона и, далее, карбона. Отсутствие остатков *Heteractinida* в верхнем кембрии, во второй половине ордовика и в низах силура может указывать на гетерогенность группы.

Длительность существования *Soanitida* ограничена диапазоном от конца раннего ордовика до начала силура с максимумом, приуроченным к аренигскому веку (ордовик).

*Receptaculida*, начав свое существование с середины ордовика, известны на протяжении почти всего палеозоя. К середине ордовика был приурочен и первый максимум их развития. Второй максимум они пережили в конце девонского периода. Эти два максимума более связаны с широким географическим распространением группы, чем с морфолого-таксономическим ее разнообразием. Последние единичные представители *Receptaculida* отмечены в каменноугольном периоде. Указываемая единичная находка *Receptaculida* из пермских отложений является сомнительной. Таким образом, представители типа *Receptaculita* существовали от начала кембрийского и до середины пермского

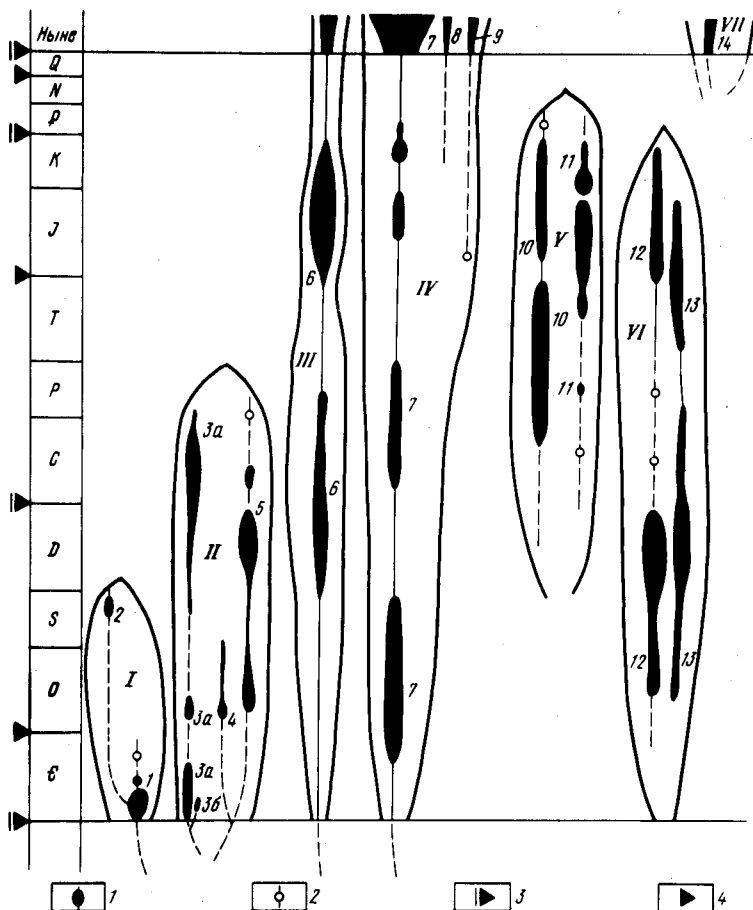


Рис. 77. Историческое развитие низших многоклеточных: I — тип Archaeocyatha; II — тип Receptaculita; III — тип Symplasma; IV — тип Cellularia; V — тип Pharetronita; VI — тип, класс не установлены; VII — тип Placozoa (1 — подтип Euarchaeocyatha; 2 — подтип Aphrosalpingata, 3 — класс Radiocyatha; 3б — Radiocyathida, 3а — Heteractinida; 4 — класс Soanitida, 5 — класс Receptaculida; 6 — класс Hexactinellida; 7 — класс Demospongiae; 8 — класс Sclerospongiae; 9 — класс Calcarea; 10 — класс Sphinctozoa; 11 — класс Inozoa; 12 — подкласс Stromatoporata; 13 — подкласс Chaetetida; 14 — класс Placozoa); I—II отвечают подцарству Archaeata, III—VI — подцарству Porifera, VII — надразделу Phagocytellozoa  
1 — достоверные находки, 2 — предполагаемые находки, 3 — границы между этапами I порядка, 4 — границы между этапами II порядка (см. рис. 74)

периода. Достоверные скелетные остатки Receptaculita в докембрийских отложениях не установлены, но можно допустить существование их предшественников в венде в бесскелетной форме. А.Г. Вологдин и А.Б. Маслов [1960], описывая представителей семейства Suvorovellidae, указали, что остатки этих проблематических организмов из низов юдомской свиты Сибирской платформы могли быть предками Receptaculita. Одновременно эти авторы указывают на сходство Suvorovellidae с Euarchaeocyatha. Эта очень интересная группа, к сожалению,

не была в дальнейшем более детально изучена. Возможно, что мы имеем дело с одним из наиболее ранних представителей *Archaeata*.

Тип *Symplasma* (с одним классом *Hexactinellida*) известен на протяжении всего фанерозоя. В своей истории развития названная группа пережила три эпохи расцвета, приуроченные к девонскому, юрско-меловому периодам и к настоящему времени. Обладая кремневым скелетом, *Hexactinellidae* оказались одной из наиболее адаптивных групп в составе низших многоклеточных; тем не менее не исключена ее некоторая гетерогенность, поскольку на протяжении длительного геологического времени (пермь—триас) они не оставили почти никаких следов своего существования. Практически нет остатков *Hexactinellida* и в постмезозойских отложениях (палеоген—четвертичный период). Докембрийские представители *Symplasma* неизвестны; по аналогии с ранее высказанными суждениями допускается существование *Symplasma* в венде в бесскелетной форме. Отделение *Symplasma* в качестве самостоятельного типа от остальных *Porifera* [Reiswig, Mackie, 1983a, b; Barnes, 1983] помогло лучше понять общую структуру низших многоклеточных, с одной стороны, и историю развития *Hexactinellida*, с другой.

Тип *Cellularia*, в который входят группы с кремневым, карбонатным, органическим и со смешанным известково-кремневым или органическо-кремневым скелетом и спикулами многообразной формы, подразделен на три класса: *Demospongiae*, *Sclerospongiae* и *Calcarea*. *Demospongiae* также известны с начала кембрия и доныне и так же характеризуются кремневым скелетом, как и *Symplasma*, за исключением одного рода с массивным известковым скелетом (*Vaceletia*). Судя по большому количеству максимумов (до пяти) и качественному различию *Demospongiae* на отдельных этапах их развития, эта группа была гетерогенной; например, так называемые каменистые губки (отряд *Lithistida*, класс *Tetractinomorpha*) пережили расцвет в раннем и позднем палеозое, а резко отличные от них *Tetractinomorpha* с разобщенными четырехосными спикулами преобладали в мезозое и господствуют ныне. *Demospongiae* доминируют среди современных низших многоклеточных: на их долю приходится свыше 90% ныне живущих форм и наибольшее морфологическое разнообразие. В докембрии достоверные остатки *Demospongiae* неизвестны, но не исключена возможность, что предковые формы этой группы были лишены скелета.

*Sclerospongiae* со смешанным, кремнево-карбонатным скелетом приурочены только к современной эпохе, хотя В.Д. Хартман и некоторые другие исследователи [Hartman, Gureau, 1970—1976; Hartman et al., 1980; Stearn, 1972; и др.], включая *Stromatoporata* и *Tabulatomorpha* в состав *Sclerospongiae*, допускают существование этой группы начиная с середины ордовика. Мы придерживаемся мнения, что ни *Stromatoporata*, ни *Tabulatomorpha* не могут быть включены в состав *Sclerospongiae*. Поэтому на рис. 77 *Sclerospongiae* показаны как группа, достоверные предки которой не известны.

*Calcarea*, так же как и *Sclerospongiae*, бесспорно известны только для настоящего времени, тем не менее большинство исследователей традиционно включают в состав этого класса вымершие группы *Sphinc-*



tozoa и Inozoa, самые древние остатки которых относятся к концу карбона. Нами принята точка зрения, признающая обособленность этих групп от истинных Calcarea и объединение их в составе особого типа Pharetronita. По мнению В.М. Колтуна [1983], формы, относимые здесь к Pharetronita, не связаны прямым родством с Calcarea. Таким образом, на протяжении всего палеозоя нет следов существования ни Sclerospongiae, ни Calcarea. На основании сказанного в составе Cellularia выделяются одна консервативная группа с кремневым скелетом, существование которой в бесскелетной форме допускается в докембрии (Demospongiae), и две группы с карбонатным скелетом (или смешанным), появление которых приурочено к последним этапам геологической истории (Sclerospongiae и Calcarea).

Тип Pharetronita с массивным известковым скелетом (Sphinctozoa и Inozoa) существовал со второй половины палеозоя и до конца мезозоя. Sphinctozoa являются единственной группой в составе низших многоклеточных, расцвет которой приурочен к концу палеозоя и началу мезозоя (пермь—триас). Они практически не известны на рубеже триаса и юры, а позднюрско-меловые представители этой группы резко отличаются от пермско-триасовых. Следует обратить внимание на род *Vargoisia* (мел Англии [Reid, 1970; и др.]), для которого, помимо массивного камерного скелета, характерны и известковые спикеры. Объяснение присутствия спикера может быть двояким, а именно: или *Vargoisia* не относится к Sphinctozoa, а камерность является конвергентным признаком, или приобретение спикера может рассматриваться как вторичное явление. Систематическая принадлежность единичных находок "Sphinctozoa" из кембрийских—девонских отложений, относимых Дж. Пиккетом и др. [Pickett, Jell, 1983; Pickett, Rigby, 1983; и др.] к этой группе, является сомнительной. Находка "Sphinctozoa" из палеогена Австралии [Pickett, 1982] отнесена нами к Demospongiae. Время существования Sphinctozoa определяется, таким образом, с конца каменноугольного и до конца мелового периода; не исключается гетерогенность группы, т.е. различное происхождение каменноугольно-триасовых и юрско-меловых ее представителей [Ott, 1967; Finks, 1970]. Есть предположение о прямых родственных связях отдельных *Euarthaeosyatha* и Sphinctozoa [Журавлев, 1986; Беляева, Никитина, 1984; Debrenne, Vacelet, 1984; и др.], основанное на внешнем сходстве скелета, а в отдельных случаях — микроструктуры. По нашему мнению, такое сходство объясняется конвергенцией.

Inozoa — наименее изученная группа среди низших многоклеточных; среди ее представителей есть формы, относимые к этому таксону с большим допущением. Указание на существование Inozoa с карбона до конца мела нуждается в подтверждении. Расцвет Inozoa приходится на вторую половину мезозоя (юра—мел). Обращает на себя внимание параллелизм в развитии Sphinctozoa и Inozoa, выраженный в сходном в ряде случаев строении скелетных элементов (за исключением камерности). Такого же типа параллелизм наблюдается у некоторых *Euarthaeosyatha* (*Regularia*, *Irregularia*), но на более низком таксономическом уровне.

По данным В.Д. Хартмана [Hartman et al., 1980], Pharetronita в целом

являются предками современных *Calcareea*, в состав которых он вводит также формы, называемые "живыми ископаемыми" (*Petrobionta* и др.), однако, по мнению В.М. Колтуна [1983], этому утверждению нет прямых доказательств. Ф. Дебрени и Ж. Васле [Debrenne, Vacelet, 1984] придерживаются взгляда, что большинство "фаретронных губок" (*Sphinctozoa* и *Inozoa*) не имеют ничего общего с *Calcareea*, а, напротив, относятся к *Demospongiae*. Такой вывод они делают на основании общности в строении личинок у современных форм с кремневым скелетом (*Demospongiae*) и у современных форм с массивным известковым скелетом, которые они также относят к *Demospongiae*.

Представление о самостоятельности *Stromatoporata* по отношению к *Hydrozoa* и *Porifera s.l.* было обосновано авторами ранее [Журавлева, Мягкова, 1974а]. Здесь (см. рис. 77) показывается отсутствие прямых связей *Stromatoporata* с другими низшими многоклеточными, а также возможная гетерогенность палеозойских и мезозойских представителей этой группы. Сходство в строении *Stromatoporata* и *Sclerospongiae* (присутствие астрориз) может быть объяснено конвергенцией, так же как и сходство их с некоторыми *Sphinctozoa* и *Euarchaeocyatha*.

*Chaetetida*, история развития которых начинается с раннего палеозоя и завершается в конце мезозоя, скорее всего, является гетерогенной группой; их близость к *Stromatoporata* была показана неоднократно [Соколов, 1955, 1962; Fischer, 1970]. Поэтому на настоящей схеме (см. рис. 77) *Chaetetida* в качестве подкласса неопределенного систематического положения сближены с подклассом *Stromatoporata* (тип, класс *Incertae sedis*).

*Plasozoa* стоят особняком среди других низших многоклеточных, известны они только для настоящего времени. Однако примитивность их организации и сходство с личиночной стадией некоторых современных низших многоклеточных позволяет с большой долей осторожности сделать допущение о возможном присутствии предков этой группы в докембрии.

Общая картина развития низших многоклеточных позволяет наметить следующие этапы.

В докембрии достоверные скелетные находки низших многоклеточных пока неизвестны, но присутствие в раннем кембрии представителей шести классов из четырнадцати показывает на их возникновение в докембрии и возможное существование на этом этапе в бесскелетной форме. Такие роды из состава вендской биоты, как *Nemiana* и др. [Федонкин, 1981; Гуреев, 1985; и др.], по ряду признаков могут отвечать бесскелетным предковым формам *Archaeata*. Б.С. Соколов и М.А. Федонкин [Вендская система..., 1985] допускают возникновение низших многоклеточных в венде (рис. 78).

Кембрий (и особенно ранняя его эпоха) представляет собой самостоятельный этап в истории развития низших многоклеточных, в том числе *Archaeata*. Только для этого этапа был характерен подтип *Euarchaeocyatha*. Тип *Resectaculita* был представлен на этом этапе классом *Radiocyatha*. Кембрий характеризуется первым появлением скелетных форм, причем состав скелета был разнообразным ( $\text{SiO}_2$ ,  $\text{CaCO}_3$  и др.). Присутствие на этом этапе как *Symplesma*, так и *De-*

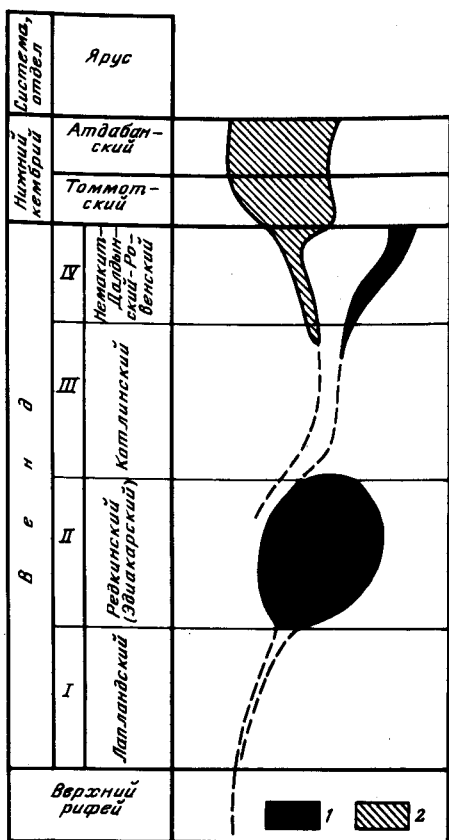


Рис. 78. Возникновение бесскелетных форм жизни в докембрии, по Б.С. Соколову и М.А. Федонкину [Вендская..., 1985, рис. 1]

1 — Radialia; 2 — Metazoa

mospongiae указывает на произошедшее уже разделение дивидуальных организмов подцарства Porifera на две группы — с одноядерными и многоядерными клетками. Опорные элементы скелета в виде редикул у *Euarchoocyatha* или обособленных незастеров или археастеров у *Radiocyatha* были еще слабо представлены.

В раннем и среднем палеозое (ордовик—девон) увеличилось разнообразие таксонов низших многоклеточных и их число (семь классов; см. рис. 77); все они характерны для мелководья. Отмечается усложнение строения скелетных элементов, как карбонатных, так и кремневых. Большое значение приобретают формы с опорными скелетными образованиями — меромами. Микроструктура

карбонатного скелета становится более разнообразной (см. рис. 72).

Конец палеозоя и начало мезозоя (карбон—нижний триас) характеризуются резкой сменой состава низших многоклеточных: исчезли типы *Archoocyatha* и *Receptaculita*, появился тип *Pharetronita*. В составе последнего типа только *Sphinctozoa* явились процветающей группой для этого этапа. В рассматриваемом интервале наблюдается наибольшее разнообразие микроструктуры (см. рис. 72).

На следующем этапе (юра—мел) отмечается расцвет форм с кремневым скелетом (*Symplesma*, *Demospongiae*), а из *Pharetronita* — *Inozoa*. В это время шло завоевание формами с кремневым скелетом больших глубин, вплоть до абиссали.

Резкое угасание низших многоклеточных наблюдалось с палеогена до конца четвертичного периода включительно, когда почти полностью исчезли представители *Symplesma*, а формы с массивным известковым скелетом — *Pharetronita*, *Stromatoporida*, *Chaetetida* — почти вымерли.

К настоящему времени приурочена новая вспышка развития низших многоклеточных: появились три новых класса, бурный расцвет наступил

для Demospongiae, причем не только в количественном отношении, но и в отношении морфологии и состава скелета. Впервые оформилась группа со смешанным, кремнево-карбонатным скелетом (Sclerospongiae); широко расселились формы с органическим скелетом. Наряду с предшествующими экологическими обстановками, низшие многоклеточные завоевали еще две экологические ниши — пресные воды и затененные пещеры и гроты на рифах (см. рис. 74).

**Стратиграфическое значение.** По своей значимости для расчленения тех или иных толщ фанерозоя низшие многоклеточные могут быть разделены на три группы: имеющие определенное стратиграфическое значение (ортостратиграфические группы), группы-реперы и не играющие какой-либо роли в биостратиграфических построениях (например, современные формы). Для стратиграфии нижнего кембрия большое значение имеют Euarchaeosyatha. Детальное изучение их комплексов, последовательно сменяющих друг друга во времени, позволило расчленить нижнекембрийские отложения на ярусы и зоны [Стратиграфия., 1979; Ярусное расчленение..., 1983, 1984] (табл. 4).

Отсутствие зонального расчленения для большей части ботомского яруса на территории Сибирской платформы объясняется неблагоприятными обстановками существования Euarchaeosyatha в этом диапазоне. Для локального участка (среднее течение р. Лены) сделана попытка дать еще более дробное расчленение по комплексам Euarchaeosyatha.

Подобные схемы расчленения нижнекембрийских отложений по комплексам окаменелостей Euarchaeosyatha существуют для других регионов СССР [Коршунов, 1972; Беляева и др., 1975; Язмир и др., 1975; и т.д.], для Северной Африки, Австралии, Северной Америки [Ярусное..., 1984; Debrenne, 1964; Debrenne, Rozanov, 1973; 1983; Handfield, 1971; Perejon, Moreno, 1978; Kruse, 1982; Gravestock, 1984; и др.].

Несмотря на длительное изучение *Receptaculida*, их стратиграфическое значение выяснено не до конца; нет схем зонального расчленения, составленных на основе изучения данных об этой группе. В то же время есть местные схемы, показывающие широкое вертикальное распространение отдельных представителей *Receptaculida* в ордовике — девоне (табл. 5).

Аналогичные таблицы вертикального распространения *Receptaculida* могут быть составлены для девона СССР (Южный Урал), Австралии [Bugnes, 1968] и Северной Америки [Nitecki, 1972a], однако такие схемы в литературе не приводятся.

Для нижнего и среднего палеозоя большое стратиграфическое значение имеют *Stromatopora* [Хромых, 1976; Богоявленская, 1973; Нестор, 1977; Lecompte, 1956; и др.] и *Chaetetida* [Соколов, 1955, 1962]. На рис. 79 в качестве примера приводится схема расчленения ордовика и силура по р. Мойеро (Сибирская платформа) на основании смены во времени последовательных комплексов *Stromatopora*.

Во второй половине XIX в. была сделана попытка дать вертикальное расчленение девонских отложений по комплексам *Hexastinellida* (*Symplasma*), остатки которых многочисленны в этом интервале [Hall, Clarke, 1898; Laubenfels, 1955; Основы палеонтологии..., 1962],

Таблица 4  
 Схема расчленения нижнего кембрия Сибирской платформы [Ярусное расчленение..., 1984]

Ярус	Зона (или слои) по <i>Euarchoocyatha</i>
Тойонский	<i>Irinaocyathus grandiperforatus</i> <i>Adaocyathus solidus</i>
Ботомский	<i>Porocyathus squamosus</i> — <i>Botomocyathus zelenovi</i>
Атдабанский	<i>Fansyathus lermontovae</i> <i>Nochoroicyathus kokoulini</i> <i>Porocyathus pinus</i> <i>Retecoscinus zegebarti</i> — <i>Leptosocyathus poeyseptus</i>
Томмотский	<i>Dokidocyathus lenaicus</i> — <i>Tumuliolythus primigenius</i> <i>Dokidocyathus regularis</i> <i>Aldanocyathus sunnaginicus</i>

Таблица 5

Вертикальное распространение *Receptaculida* в среднеордовикских отложениях Эстонии (по А. Рымыусоку [1970])

Горизонт	Виды	Горизонт	Виды
Оандуский	<i>Ischadites</i> sp. <i>Receptaculites poelmi</i>	Кукрузеский Ухакусский	<i>Ischadites</i> sp.
Кейлаский	<i>Ischadites</i> sp.	Ласнамягиский	<i>Receptaculites orbis</i>
Йыхвиский	<i>Ischadites murchisoni</i>	Изерский	
Идаверский	<i>Ischadites murchisoni</i>		

однако ревизия этих данных позднее не проводилась. Для расчленения пермских и особенно триасовых отложений большое значение приобретают комплексы *Sphinctozoa* [Seilacher, 1961; Ott, 1967].

Низшие многоклеточные с кремневым скелетом (*Symplasma*, *Demospongiae*) имеют большое значение для расчленения юрских и меловых отложений, что было прекрасно показано А. Шрамменом [Schrammen, 1902, 1924, 1936] для Северо-Западной Европы.

Имеют определенное стратиграфическое значение комплексы мезозойских *Stromatorporata*, *Chaetetida* и *Inozoa*, но обилие остатков более стратиграфически важных и более изученных групп (аммониты, брахиоподы и т.д.), видимо, отвлекло внимание исследователей от целенаправленного изучения низших многоклеточных в этом аспекте. В то же время их морфология, систематика, экология изучены достаточно полно.

Начиная с палеогена стратиграфическое значение низших многоклеточных резко снижается, что объясняется почти полным их исчезновением.

Система		Отдел		Ярус		Мощность, м		Литология — чешуйчатая — желваки		Строматолиты — порайды		Распределение видов строматопорайд	
С и л у р	Н и ж н и й	Венгский	~ 200		D	D	D	D	D	D	D		<i>Simplexodictyon validum</i> , <i>Stromatopora obrutsohevi</i> , <i>S. sibirica</i> , <i>Parallelostroma malinourzense</i> , <i>Jabodictyon crispatum</i> , <i>Cystocercium stellatum</i>  <i>Pachystylostroma sibiricum</i> , <i>Cystocercium sincerum</i> , <i>Clavidictyon cylindricum</i> , <i>Labechia aff. regularis</i> , <i>Nebeatricea nikiforovae</i> , <i>Yavorskiina aspectabilis</i>
													<i>Ecclimadictyon fastigiatum</i> , <i>E. magnum</i> , <i>Clathrodictyon muriei</i> , <i>Stelodictyon molerense</i> , <i>Stromatopora lenensis</i>
Ордовик	Средний	Ландоверский	~ 235		D	D	D	D	D	D	D		<i>Clavidictyon circumtextum</i> , <i>Labechia bajagirica</i> , <i>Clathrodictyon kudriavzevi</i>  <i>Clathrodictyon kudriavzevi</i>  <i>Clathrodictyon kudriavzevi</i> , <i>Labechia venusta</i>
												<i>Aulacera tenuipunctata</i> , <i>Cystostroma evenkiense</i> , <i>Pachystylostroma woyuense</i> , <i>Lophiostroma sp.</i> , <i>Stromatocercium australe</i> , <i>S. pergratum</i>	
Ордовик	Средний	Криблицкий	48		D	D	D	D	D	D	D	<i>Stromatocercium cf. sacuense</i>	
												<i>Cystostroma insectum</i>	

Рис. 79. Распределение Stromatopora в разрезе ордовика-силура Сибирской платформы [Нестор, 1976, рис. 2]

1 — известковый мергель; 2 — аргиллит; 3—5 — известняк: 3 — детритовый, 4 — глинистый, 5 — афанитовый; 6 — тонкоплитчатая листовая текстура; 7 — комковатая текстура; 8 — граптолитовый аргиллит; 9 — грубообломочный материал; 10 — оолиты; 11 — находки Stromatopora

Распространение групп-реперов изучено только для раннепалеозойских Radiocyathida, Soanitida и Aphrosalpingata. Крайне узкий вертикальный диапазон подавляющего большинства представителей названных групп позволяет рассматривать их как своеобразные стратиграфические маркеры, указывающие возраст с точностью до яруса: Radiocyathida — середина раннего кембрия; Soanitida — арунигский век (ордовик); Aphrosalpingata — поздний силур (лудлов).

## ПОЛОЖЕНИЕ НИЗШИХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ В СИСТЕМЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Более 150 лет предпринимались попытки обособить некоторые группы организмов (промежуточных по своей природе между Protista и многоклеточными Radialia, с одной стороны, и растениями и животными, с другой) в особую категорию высокого ранга — до царства включительно. История этого вопроса приводится во многих публикациях (см. также главу 3).

Как было показано выше, неонтологи (кроме В.Н. Беклемишева [1964]) ограничивают обычно группу низших многоклеточных, близкую по уровню интеграции к Porifera, только современными организмами. Палеонтологи, имея дело уже со многими вымершими группами, значительно расширяют объем этого подразделения [Журавлева, 1959; Шиманский 1967, 1971; Termier, Termier, 1968, 1974; Zhuravleva, 1970b; Журавлева, Мягкова, 1972, 1981b, 1983; Друщиц, 1974; Brasier, 1979; и др.]. Защищая концепцию низших многоклеточных как высокой таксономической категории в ранге царства (Inferibionta), авторы ясно понимают, что рассматриваемая проблема является дискуссионной.

Анализ многочисленных схем эволюционного развития органического мира [Brooks, Schaw, 1973; Barnes, 1983; и др.] отчетливо показывает, что большинство исследователей единодушно в представлениях о неоднократных попытках становления многоклеточности в ходе этого развития; подчеркивается, что такие попытки должны были быть в большинстве случаев инадаптивными [Маргелис, 1983; и др.]. Только немногие группы таких организмов имели возможность дожить до настоящего времени (см. рис. 77).

Рассмотрение структурного уровня организации некоторых групп низших многоклеточных неизбежно приводит к заключению, что, кроме двух крайних структурных уровней (организм, эквивалентный одной клетке, и организм, состоящий из тканей и органов [Замарский, 1967; Основы общей биологии, 1982]), неминуемо должен существовать и промежуточный структурный уровень, на котором организм эквивалентен только группе клеток. В таблице 6 показано соответствие каждого из структурных уровней одному или нескольким царствам организмов.

Первый структурный уровень отвечает всем Prokaryota и Protista, третий — эквивалентен Plantae, Animalia и Fungi. Второй структурный уровень для организмов, промежуточных по своему плану строения между одноклеточными и многоклеточными с тканями и органами, обособляется закономерно. Как уже было показано выше, такие организмы имеют в большинстве случаев слабо выраженную индивидуальность, т.е. являются дивидуальными. Этому структурному уровню и отвечает таксон высокого ранга — царство Inferibionta (низшие многоклеточные).

Низшие многоклеточные имеют черты конвергентного сходства со многими группами организмов, относящихся к таксонам различного

Таблица 6

Сравнение различных структурных уровней организации организмов

Структурные уровни				
Низший	Промежуточный	Высший		
		только ткани	ткани и органы	ткани и система органов
Компартменты*	Компартменты	Компартменты	Компартменты	Компартменты
Отдельная клетка	Отдельная клетка	Отдельная клетка	Отдельная клетка	Отдельная клетка
	Группа клеток	Группа клеток	Группа клеток	Группа клеток
		Ткани	Ткани	Ткани
			Органы	Органы
				Система органов
Одноклеточные организмы	Низшие многоклеточные организмы	Многоклеточные организмы с более высоким уровнем организации		

\*См. "Основы общей биологии" [1982].

ранга, и сильно разобщенным эволюционным стволам органического мира. Есть черты сходства даже с некоторыми Prokaryota — с известными выделяющими цианобактериями. Отдельные представители Archaeata (тип Archaeocyatha) могут быть сопоставлены по гранулярной микроструктуре скелета с цианобактериями Renalcis, Epiphyton и др. [Журавлева, Мягкова, 1981a; Debrenne, Lafuste, 1972; Debrenne, Rozanov, 1978; и др.].

Некоторые низшие многоклеточные обнаруживают сходство с Protista, а именно с Foraminifera; оно выражается в ряде случаев в сходстве микроструктуры скелета, в способе обызвествления поверхностей дивидуального организма (в первом случае) и одноклеточного (во втором), в способности к диморфизму. Выросты у Archaeata (Archaeocyatha и Soanitida) могут быть уподоблены вновь возникающим камерам иной морфологии у Foraminifera при вегетативном способе их размножения [Ганелина и др., 1972; Фурсенко, 1978]. Колониальные Protista, в том числе и Foraminifera, приближаются по уровню организации к начальной стадии развития колониальности у дивидуальных организмов (см. рис. 70). Резкое отличие низших многоклеточных от Protista выражается в строении клетки. У современных их представителей (Symplasma, Cellularia, Placozoa) клетки примитивней, чем клетка Protista, которая представляет собой самостоятельный организм. Следует также учитывать при сравнении низших многоклеточных и Protista различные размеры тела.

Отдельные исследователи сравнивают Resectaculita, относимые нами к низшим многоклеточным, с представителями растительного царства — Chlorophyta (Dasycladales и др.) и даже Thallophyta (см. табл. 1). Как было показано выше, архитектоника Resectaculita не имеет ничего общего с таковой у зеленых водорослей. Что касается Thallophyta,



то это искусственная, сборная группа, объединяющая как некоторые Prokaryota (Cyanobacteria), низшие грибы, водоросли, так и симбиотические организмы — лишайники. В настоящее время этим названием никто из специалистов-ботаников не пользуется [Жизнь растений..., 1977; Тарпан, 1981; Ископаемые..., 1986 и др.]. Несмотря на то что положение Resectaculita в системе органического мира активно обсуждается, дискуссию по этому вопросу нельзя считать законченной.

Сравнение отдельных представителей низших многоклеточных с Cnidaria показывает, что личинки современных Cellularia (амфибластула, целобластула и паранхимелла) имеют некоторые общие черты с личинкой — планулой, характерной для кишечнорастных. Однако исследованиями П. Бергквист [Bergquist, 1978], Р. Расмонта [Rasmont, 1979], В.Д. Хартмана [Hartman et al., 1980] и других специалистов показало, что это лишь внешнее, конвергентное сходство. Для большинства низших многоклеточных, как вымерших, так и современных, стадия личинки неизвестна.

Подкласс Stromatoporata, включаемый в настоящей работе в состав низших многоклеточных (тип и класс не установлены), многими исследователями рассматривается как представитель класса Hydrozoa в составе Cnidaria. Возражения против такой точки зрения изложены нами в главе 2 настоящей работы, а также в специальной статье [Журавлева, Мягкова, 1974а]. В то же время не исключается, что Stromatoporata как гетерогенная группа скрывает в своем составе, возможно, и прямых предков Hydrozoa; после ревизии такие формы должны быть исключены из состава Stromatoporata. То же относится и к Chaetetida.

В состав низших многоклеточных включается также тип Placozoa, единственным общим признаком которого с другими их представителями является низкий уровень интеграции (отсутствие тканей и органов). Можно допустить, что допалеозойские предки отдельных стволов низших многоклеточных были сходны с современными Placozoa по уровню организации и нескелетной форме жизни.

Детальное сравнение низших многоклеточных с Fungi не делается из-за резкого отличия этих двух групп как по плану строения, так и по типу питания.

В итоге низшие многоклеточные представляют собой единую, целостную группу организмов, как приобретших сходные черты с более специализованными многоклеточными, так и сохраняющих ряд примитивных признаков, характерных для одноклеточных. Этого достаточно для обособления их в самостоятельный таксон высокого ранга — до ранга царства включительно; для него предлагается здесь название Inferibionta. В состав низших многоклеточных включены как современные, так и вымершие формы с близким уровнем организации, а также группы, существовавшие на протяжении всего фанерозоя. Современные его представители относятся к трем типам: Placozoa (надраздел Phagocytellozoa), Symplesma и Cellularia (подцарство Porifera). Полностью вымершими являются представители подцарства Archaeata, а также тип Pharetronita и два таксона неясного систематического положения — подкласс Stromatoporata и подкласс Chaetetida в под-

царстве Porifera. На протяжении всего фанерозоя существовали Cellularia и Symplasma с кремневым скелетом.

Объем таксона Inferibionta не может считаться окончательно установленным, вследствие того что изучение низших многоклеточных, в том числе и проблематических групп, близких к ним, активно продолжается. Известны многие группы, тяготеющие к названному таксону; например, Archaeohydroconozoa [Кордэ, 1984], Suvorovellidae [Вологдин, Маслов, 1960], Miassocyathus [Фомин, 1963] и др.

Следует иметь в виду, что таксоны, близкие по их трактовке к Inferibionta, рассматривались в качестве высшего раздела Enantiozoa [Беклемишев, 1964] или Prometazoa [Малахов, Незлин, 1983], подраздела Parazoa [Догель, 1981; Бондаренко, Михайлова, 1984], таксона выше типового ранга Parazoa [Друщиц, 1974] или царства Porifera [Leedale, 1974]. Ни одно из перечисленных названий не может быть использовано, поскольку все названия давались (кроме "Porifera") для таксонов значительно низшего ранга, чем царство. Название "Porifera" в ранге царства невалидно.

Принимая за основу представление о многоцарственности органического мира, предложенное Р. Уиттэйкером [1969], Л. Маргелис [1983] и другими исследователями, мы дополняем их схему еще одним царством — Inferibionta (см. рис. 68).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучая Archaeata во многих аспектах и накапливая материал по другим группам, близким к ним по уровню организации, мы пришли к необходимости рассматривать низших многоклеточных в полном объеме вымерших и современных их представителей. Выяснилось, что по крайней мере 14 групп различного таксономического ранга могут быть включены в предлагаемый таксон — царство Inferibionta.

В итоге мы пришли к следующим выводам.

1. Подтверждается самостоятельность Archaeata в качестве таксона надтипового ранга; в то же время, исходя из целостности подразделения низших многоклеточных — царства Inferibionta, ранг Archaeata понижен до подцарства.

2. Для Resceptaculita как самостоятельного типа в составе Archaeata подтверждена природа, исключающая отнесение их к растительному миру, в том числе и к Thallophyta. Как было показано ранее, Thallophyta являются сборной группой, в составе которой находятся Prokaryota, различные водоросли (Eukaryota), а также организмы-симбионты (лишайники). Thallophyta как таксономическое подразделение не включается в классификацию Plantae.

3. Допускается обособленность Porifera в составе низших многоклеточных в ранге подцарства. Одновременно мы подразделяем Porifera на три типа: Symplesma, Cellularia и Pharetronita, а также включаем в состав этого подцарства организмы, принадлежность которых к типу и классу не установлена (Stromatoporida и Chaetetida). Это соответствует суждению о гетерогенности и сложной структуре Porifera.

4. В отличие от существующей точки зрения авторы обособляют в составе подцарства Porifera тип Pharetronita для вымерших групп низших многоклеточных с массивным карбонатным скелетом и различной микроструктурой. По нашему мнению, так называемые современные "живые ископаемые", относимые к различным классам типа Cellularia, не являются прямыми потомками Pharetronita.

5. Placozoa, относимые также к низшим многоклеточным, приняты в объеме надраздела Phagocytellozoa.

6. Исходя из всестороннего анализа современных и вымерших низших многоклеточных, нами устанавливаются специфические черты этой категории организмов, а именно: низкий уровень интеграции, отсутствие тканей и органов; слабо выраженная индивидуальность; особое состояние — дивидуальность; особая форма колониальности, присущая

только им; явление параллелизма и конвергенции, в том числе и для признаков внутренней структуры. К этому следует добавить специфическое строение скелета: спикулы, различные типы микроструктуры массивного карбонатного скелета, в том числе индуцируемого типа.

7. Все это позволило обособить низших многоклеточных в качестве единого таксона — царства *Inferibionta*. Его место в системе органического мира определяется как самостоятельное, независимое от других таксонов того же ранга — *Protista*, *Plantae*, *Animalia*, *Fungi*. Мы понимаем, что в настоящее время еще невозможно создать филогенетическую схему как для отдельных стволов в составе низших многоклеточных, так и для всего таксона в целом.

8. Присутствие бесскелетных форм (*Placozoa* и некоторые *Demospongiae*) среди современных низших многоклеточных, а также известные доводы в пользу существования бесскелетных предков *Euaerhaeocyatha* и некоторых других позволяют допустить, что в венде несомненно были, наряду с бесскелетными *Radialia* и *Bilateralialia*, и бесскелетные низшие многоклеточные.

Изучение низших многоклеточных в сравнительном аспекте показывает особое значение этого таксона для понимания эволюции всего органического мира и подчеркивает принципиальную важность и специфичность уровня развития, присущего им. Рассматриваемый таксон отличается также от других большим числом инадаптивных групп, образующих тупиковые ветви в его эволюции (неоднократные попытки становления).

9. При всей дискуссионности рассматриваемых здесь вопросов мы имеем постоянно в виду, что наивысшие таксоны характеризуются иным набором признаков по сравнению с характеристикой таксонов дотипового ранга.

Основываясь на нераспространении действия закона приоритета на названия высших таксономических категорий, мы сделали попытку пересмотреть ранее предложенные названия, которые отвечали бы понятию и объему таксона, предлагаемого здесь (*Parazoa*, *Enantiozoa*, *Porifera* и др.). Оказалось, что ни одно из названий не объединяет всех перечисленных групп и не отвечает содержанию этого таксона; поэтому нами введено новое название — *Inferibionta*.

Мы надеемся, что настоящая работа, несмотря на дискуссионность и недоработку отдельных вопросов, поможет в дальнейшем подойти к более углубленному изучению низших многоклеточных, что повысит их значимость и для понимания своеобразия эволюционного процесса (на эту проблему одним из первых указал Ю.И. Полянский [1981], приводя в качестве примера *Porifera*).

## ЛИТЕРАТУРА

- Барсков И.С.* Палеонтологические аспекты биоминерализации // Палеонтология. М.: Наука, 1984. С. 61—66. (Докл. на XXVII сес. Междунар. геол. конгр. Т. 2. Секция 02).
- Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964. Т. 1. 432 с.; Т. 2. 446 с.
- Беляева Г.В.* Еще о крибрициатах // Проблематики позднего докембрия и палеозоя. М.: Наука, 1985. С. 33—38.
- Беляева Г.В., Лучинина В.А., Назаров Б.Б.* и др. Кембрийская фауна и флора хребта Джэгды (Дальний Восток). М.: Наука, 1975. 207 с.
- Беляева Г.В., Никитина Н.П.* Сфинктозоа Дальнего Востока // Докл. АН СССР. 1984. Т. 276, N 3. С. 711—713.
- Богоявленская О.В.* Силурийские строматопоридеи Урала. М.: Наука, 1973. 96 с.
- Богоявленская О.В.* Экологические типы строматопорат силурийского бассейна Подольи // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Палеоландшафты и биофауны. Новосибирск: Наука, 1982. С. 115—126. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 510).
- Богоявленская О.В.* Систематическое положение строматопорат и некоторые проблематики // Проблематики палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1984. С. 43—58. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 597).
- Богоявленская О.В.* К познанию природы рода *Amphipora* (Stromatoporata) // Проблематики позднего докембрия и палеозоя. М.: Наука, 1985. С. 62—70.
- Богоявленская О.В., Бойко Э.В.* Систематическое положение строматопорат // Палеонтол. журн. 1979. N 1. С. 22—35.
- Богоявленская О.В., Янет Ф.Е.* О генетических связях *Stromatoporata* и некоторых *Anthozoa* // Палеонтол. журн. 1983. N 4. С. 18—28.
- Бойко Э.В.* О юрских хететидах Памира // Вопросы палеонтологии Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1975. С. 89—107.
- Бойко Э.В.* Келловейские сферактинии (Porifera) Памира // Палеонтол. журн. 1979. N 4. С. 13—18.
- Бойко Э.В.* О семействе *Verticillitidae* Steinmann, 1882, его составе и систематическом положении // Проблематики фанерозоя. М.: Наука, 1981. С. 74—82. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 481).
- Бойко Э.В.* Губки из поздне триасовых органогенных построек Юго-Восточного Памира // V Всесоюз. симпоз. по кораллам и рифам: Тез. докл. Душанбе: Дониш, 1983. С. 16—17.
- Бойко Э.В.* Микроструктура келловейских строматопорат Памира // Проблематики палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1984а. С. 67—73. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 597).
- Бойко Э.В.* Раннеюрские строматопораты Юго-Восточного Памира // Там же. 1984б. С. 58—67. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 597).
- Большакова Л.Н., Улитина Л.М.* Строматопораты и биостратиграфия нижнего палеозоя Монголии. М.: Наука, 1985. 94 с. (Тр. Совмест. сов.-монг. палеонтол. экспедиции; Вып. 27).
- Бондарев В.И.* Методические вопросы изучения археоциат с помощью электронного микроскопа // Материалы Всесоюз. науч. студ. конф. Новосиб. ун-т. 1981. С. 12—18.
- Бондаренко О.Б.* Об астенотетическом методе изучения колониальных кишечнополостных (на примере гелиолитоидеи) // Палеонтол. журн. 1975. Т. 2. С. 17—27.

- Бондаренко О.Б.* Соотношение онто-, гистеро-, асто- и филогенеза у ископаемых колониальных кораллов // Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1982. С. 3—25.
- Бондаренко О.Б.* Соотношение различных "генезов" у ископаемых колониальных кораллов // Палеонтол. журн. 1983. N 3. С. 3—12.
- Бондаренко О.Б., Михайлова И.А.* Краткий определитель ископаемых беспозвоночных. М.: Недра, 1984. 537 с.
- Бородина Н.П.* О диагнозе и составе семейства *Tercyathidae* Vologdin, 1937 // Проблемы биостратиграфии и палеонтологии нижнего кембрия Сибири. М.: Наука, 1972. С. 157—160.
- Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избр. тр. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 1. С. 179—222.
- Васильева Н.И.* К систематике отряда *Chancelloriida* Walcott, 1920 (*Incertae sedis*) из нижнекембрийских отложений востока Сибирской платформы // Проблематики позднего докембрия и палеозоя. М.: Наука, 1985. С. 115—126.
- Вендская система. М.: Наука, 1985. Т. 1: Палеонтология. 220 с.
- Вологдин А.Г.* Археоциаты Сибири. Л.: Геолиздат, 1931. Вып. 1. 119 с.; Л.: Всесоюз. геол. об-ние, 1932. Вып. 2. 106 с.
- Вологдин А.Г.* Археоциаты и результаты их изучения в СССР // Проблемы палеонтологии. М.: Изд-во МГУ, 1937. Т. 2/3. С. 453—481.
- Вологдин А.Г.* Археоциаты и водоросли среднего кембрия Южного Урала // Там же. 1939. Т. 5. С. 209—277.
- Вологдин А.Г.* Археоциаты // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. М.; Л.: Госгеолиздат, 1940. Т. 1: Кембрий. С. 1—97.
- Вологдин А.Г.* К классификации типа *Archaeocyatha* // Докл. АН СССР. 1956. Т. 111, N 4. С. 877—880.
- Вологдин А.Г.* О нескольких видах планктонных и бентических археоциат / Там же. 1957. Т. 116. N 3. С. 493—496.
- Вологдин А.Г.* Тип *Archaeocyatha*. Археоциаты // Основы палеонтологии: Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 89—139.
- Вологдин А.Г.* Позднесреднекембрийские археоциаты бассейна реки Амги (Сибирская платформа) // Докл. АН СССР. 1963. Т. 151, N 4. С. 946—949.
- Вологдин А.Г.* Крибрициаты кембрия СССР. М.: Наука, 1966. 62 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 109).
- Вологдин А.Г.* Моноциаты кембрия СССР. М.: Наука, 1977. 156 с.
- Вологдин А.Г., Журавлева И.Т.* Морфология правильных археоциат // Рефераты науч.-исслед. работ АН СССР за 1947 г. Отделение биол. М.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 227—228.
- Вологдин А.Г., Маслов А.Б.* О новой группе ископаемых организмов из низов юдомской свиты Сибирской платформы // Докл. АН СССР. 1960. Т. 134, N 3. С. 691—693.
- Вологдин А.Г., Мягкова Е.И.* Класс *Aphrosalpingidea*. Афросальпингиды // Основы палеонтологии: Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 134—137.
- Воронин Ю.И.* Аяциатииды СССР. М.: Наука, 1979. 146 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 176).
- Воронова Л.Г., Жегалло Е.А., Мананов И.Н., Эрлангер О.А.* Всесоюзная школа "Современное состояние и основные направления изучения брахиопод и древнейших скелетных организмов" // Палеонтол. журн. 1980. N 2. С. 152—155.
- Ганелина Р.А., Гроздилова Л.П., Лебедева Н.С., Соснина М.Н.* Таксономическое значение признаков выпрямления раковины у палеозойских фораминифер // Вопр. микропалеонтологии. 1972. Вып. 15. С. 30—39.
- Геккер Р.Ф.* Геологический очерк Якутской Республики // Якутия. Л.: Изд-во АН СССР, 1927. С. 22—24.
- Горянский В.Ю.* О необходимости исключения рода *Chancelloria* Walcott из типа губок // Проблемы палеонтологии и биостратиграфии нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1973. С. 39—44. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 49).
- Граница докембрия и кембрия в геосинклинальных областях: (опорный разрез Саланы-Гол, МНР). М.: Наука, 1982. 150 с. (Тр. Совмест. сов.-монг. геол. экспедиции; Вып. 18).
- Гуреев Ю.А.* *Vendia* — примитивные докембрийские *Radialia* // Проблематики позднего докембрия и палеозоя. М.: Наука, 1985. С. 92—103.
- Даценко В.А., Журавлева И.Т., Лазаренко Н.П.* и др. Биостратиграфия и фауна кембрий-

- ских отложений северо-запада Сибирской платформы. Л.: Недра, 1968. 213 с. (Тр. НИИГА; Т. 155).
- Дебрин Ф., Журавлева И.Т., Розанов А.Ю. Гребенчатые днища у археоциат и их систематическое значение // Проблемы палеонтологии и биостратиграфии нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1973. С. 33—38. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 49).
- Догель В.А. Зоология беспозвоночных. М.: Высш. шк., 1981. 606 с.
- Друщиц В.В. Палеонтология беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1974. 527 с.
- Дубатово В.Н. Позднесилурийские и девонские табуляты, гелиолитиды и хететиды Кузнецкого бассейна. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 196 с.
- Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977. Т. 3: Водоросли и мхи. 488 с.
- Журавлев А.Ю. Современные археоциаты? // Проблематики позднего докембрия и палеозоя. М.: Наука, 1985. С. 24—33.
- Журавлев А.Ю. Днищевые археоциаты (Regulares): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ПИН АН СССР, 1986. 22 с.
- Журавлев А.Ю., Нитецкий М.Г. О сравнительной морфологии археоциат и рецептакулитов // Палеонтол. журн. 1985. N 4. С. 121—123.
- Журавлев А.Ю., Саютина Т.А. Радиоциаты Монголии: к ревизии "класса" Radiocyatha // Проблематики позднего докембрия и палеозоя. М.: Наука, 1985. С. 52—62.
- Журавлева И.Т. К познанию археоциат Сибири // Докл. АН СССР. 1955. Т. 104, N 4. С. 626—629.
- Журавлева И.Т. Археоциаты, их развитие и стратиграфическое значение // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1957. Т. 32, вып. 3. С. 174.
- Журавлева И.Т. О положении археоциат в "филогенетической" системе // Палеонтол. журн. 1959. N 4. С. 30—40.
- Журавлева И.Т. Археоциаты Сибирской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 344 с.
- Журавлева И.Т. Археоциаты Сибири: Одностенные археоциаты. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 139 с.
- Журавлева И.Т. Биогеография и геохронология нижнего кембрия по археоциатам // Стратиграфия нижнего палеозоя Центральной Европы. М.: Наука, 1968а. С. 33—45. (Междунар. геол. конгр. 23-я сес. Докл. сов. геол. Пробл. 9).
- Журавлева И.Т. Морские фауны и проблема стратиграфии нижнего кембрия // Итоги науки. Палеонтология. М.: ВИНТИ, 1968б. С. 135—159.
- Журавлева И.Т. Раннекембрийские фациальные комплексы археоциат (р. Лена, среднее течение) // Проблемы биостратиграфии и палеонтологии нижнего кембрия Сибири. М.: Наука, 1972. С. 31—109.
- Журавлева И.Т. Биология археоциат // Этюды по биостратиграфии. М.: Наука, 1974. С. 107—124.
- Журавлева И.Т. Геологическая и биологическая эволюция на рубеже протерозоя и фанерозоя // Палеонтология. Морская геология. М.: Наука, 1976. С. 14—23. (Междунар. геол. конгр. 25-я сес. Докл. сов. геол. [4]).
- Журавлева И.Т. Сахайская органогенная полоса // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Вопросы экостратиграфии. Новосибирск: Наука, 1979. С. 128—154. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 431).
- Журавлева И.Т. Типы опорных образований у Euarchaeocyatha // Проблематики фанерозоя. М.: Наука, 1981а. С. 9—22. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 481).
- Журавлева И.Т. Палеобиогеография раннего кембрия // Палеонтология, палеобиогеография и мобилизм. Магадан: Кн. изд-во, 1981б. С. 43—52. (Тр. XXI сес. ВПО).
- Журавлева И.Т. Жизненные формы, модификации и стадии развития у Euarchaeocyatha // Проблематики позднего докембрия и палеозоя. М.: Наука, 1985. С. 20—24.
- Журавлева И.Т., Елкина В.Н. Археоциаты Сибири: Этнофиллоидные археоциаты. М.: Наука, 1974. 166 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 230).
- Журавлева И.Т., Задорожная Н.М., Осадчая Д.В. и др. Фауна нижнего кембрия Тувы. (Опорный разрез р. Шивелиг-Хем). М.: Наука, 1967. 181 с.
- Журавлева И.Т., Кашина Л.Н. Археоциаты пограничных отложений нижнего и среднего кембрия // Биостратиграфия и фауна пограничных отложений нижнего и среднего кембрия. Новосибирск: Наука, 1983. С. 100—112.
- Журавлева И.Т., Коношкова К.Н., Розанов А.Ю. Археоциаты Сибири: Двустенные археоциаты. М.: Наука, 1964. 133 с.

- Журавлева И.Т., Кордэ К.Б.* Находка губки *Chancelloria Walcott* в отложениях нижнего кембрия Сибири // Докл. АН СССР. 1955. Т. 104, N 3. С. 474—477.
- Журавлева И.Т., Коршунов В.И., Розанов А.Ю.* Атдабанский ярус и его обоснование по археоциатам в стратотипическом разрезе // Биостратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 3—58.
- Журавлева И.Т., Мешкова Н.П., Лучинина В.А.* и др. Этапность в развитии органического мира в начале фанерозоя // Биостратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. С. 3—24.
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И.* Высший раздел *Archaeata* // Материалы к III коллоквиуму по археоциатам. М.: ГИН АН СССР, 1970. С. 2.
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И.* *Archaeata* — новая группа организмов // Палеонтология. М.: Наука, 1972. С. 7—14. (Международ. геол. конгр. 24-я сес. Докл. сов. геол. Пробл. 7).
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И.* Сравнительная характеристика *Archaeata* и *Stromatoporoidea* // Древние *Chidaria*. Новосибирск: Наука, 1974а. Т. 1. С. 63—70. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 201).
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И.* Особенности биотопов в некоторых органогенных постройках (археоциаты, соаниты, афросальпингиды и сфинктозоа) // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Палеоэкологические проблемы. Новосибирск: Наука, 1974б. С. 117—121. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 84).
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И.* Археата и сравнение их с водорослями // Тез. докл. на симпозиум по ископаемым водорослям. Киев: Наук. думка, 1981а. С. 166—167.
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И.* Материалы к изучению *Archaeata* // Проблематики фанерозоя. М.: Наука, 1981б. С. 41—74. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 481).
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И.* Положение *Archaeata* в системе развития органического мира / Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983. С. 60—65. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 538).
- Журавлева И.Т., Окунева О.Г.* О природе крибрициат // Проблематики фанерозоя. М.: Наука, 1981. С. 23—30. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 481).
- Журавлева И.Т., Равикович А.И.* Морфология и эволюция органогенных построек // Среда и жизнь в геологическом прошлом. (Поздний докембрий и палеозой Сибири). Новосибирск: Наука, 1973. С. 48—53. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 169).
- Журавлева И.Т., Резвой П.Д.* К систематике ископаемых губок и археоциат // Докл. АН СССР. 1956. Т. 111, N 2. С. 449—451.
- Журавлева И.Т., Саятина Т.А.* Симбиоз археоциат и хасактий // Проблематики палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1984. С. 33—38. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 597).
- Замарский А.Д.* Главные структурные уровни биосферических систем // Структурные уровни биосфер. М.: Наука, 1967. С. 119—129.
- Иберт Дж.* Взаимодействующие системы в развитии. М.: Мир, 1968. 192 с.
- Иванов А.В.* Происхождение многоклеточных животных: Филогенетические очерки. Л.: Наука, 1968. 287 с.
- Иванов А.Н., Мягкова Е.И.* Фауна ордовика западного склона Среднего Урала. Свердловск: Урал. кн. изд-во, 1955. 75 с. (Тр. Горно-геол. ин-та УФ АН СССР; Вып. 23).
- Иванова-Казас О.М.* Бесполое размножение животных. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. 240 с.
- Иванова-Казас О.М., Иванов А.В.* О происхождении Metazoa и их онтогенезе // Морфология беспозвоночных животных. Л.: Наука, 1967. С. 5—25.
- Ископаемые известковые водоросли: Морфология, систематика, методы исследования. Новосибирск: Наука, 1986. 230 с.
- Каныгин А.В.* Остракоды и биостратиграфия ордовика хребта Сетте-Дабан. М.: Наука, 1971. 105 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 128).
- Клишевич В.П., Журавлева И.Т.* Находка радиациоподобных организмов в Северном Тянь-Шане // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1983. N 5. С. 127—129.
- Кнорре А.Г.* Уровни органической индивидуальности в связи с эволюцией целостности // Проблемы целостности в современной биологии. М.: Наука, 1968. С. 140—171.
- Козо-Полянский Б.М.* Новый принцип биологии: Очерк теории симбиогенеза. Л.: М.: Пучина, 1924. 147 с.
- Колтун В.М.* Четырехлучевые губки северных и дальневосточных морей СССР. М.; Л.: Наука, 1966. 112 с. (Определители по фауне СССР; Вып. 90).
- Колтун В.М.* Стекланные, или шестилучевые губки северных и дальневосточных морей СССР (класс *Hyalospongiae*). Л.: Наука. 1967. 125 с. (Определители по фауне СССР; Вып. 94).



- Колтун В. М.* Тип губки (Porifera или Spongia) // Жизнь животных. М.: Просвещение, 1968. Т. 1: Беспозвоночные. С. 182—220.
- Колтун В. М.* Известковые губки. Calcispongiae: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1983. 44 с.
- Кордэ К. Б.* Новая находка представителей рода *Inessia* Pjanovskaja, 1981 // Проблематики палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1984. С. 71—73. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 597)
- Короткова Г. П.* Общая характеристика организации губок // Морфогенезы у губок. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. С. 5—52. (Тр. Биол. НИИ ЛГУ; Вып. 33).
- Короткова Г. П., Токин Б. П.* О закономерности эволюции восстановительных морфогенезов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1979. N 11. С. 5—17.
- Коршунов В. И.* *Gonamisporgia*, новый род губок семейства Chancelloriidae // Палеонтол. журн. 1968. N 3. С. 127—129.
- Коршунов В. И.* Биостратиграфия и археоциаты нижнего кембрия северо-востока Алданской антеклизы. Якутск: Кн. изд-во, 1972. 126 с.
- Краснопеева П. С.* Водоросли и археоциаты древнейших толщ Потехинского района Хакассии. Томск, 1937. 51 с. (Материалы по геологии Красноярского края; Вып. 3).
- Краснопеева П. С.* Особенности камешковского комплекса археоциат в фации эффузивно-осадочных отложений на примере археоциат западной части Тувы // Вопросы геологии Западной Сибири. Томск, 1953. С. 51—62. (Тр. Том. ун-та; Т. 124).
- Краснопеева П. С.* Археоциаты // Атлас руководящих форм ископаемых фаун и флоры Западной Сибири. М.: Госгеолтехиздат, 1955. Т. 1. С. 74—102.
- Краснопеева П. С.* Основные особенности морфологии археоциат // Биостратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 60—65.
- Кузьмичева Е. И.* Пути развития колониальности и морфогенез склерактиний // Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1982. С. 26—44.
- Кусакин О. Г., Старобогатов Я. И.* К вопросу о наивысших таксономических категориях органического мира // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973. Т. 3. С. 104—118.
- Лесовая А. И.* Некоторые палеоэкологические наблюдения над строматопоронидеями силура и раннего девона Средней Азии // Среда и жизнь в геологическом прошлом (фации и организмы). Новосибирск: Наука, 1977. С. 11—19. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 302).
- Малахов В. В., Незлин Л. П.* Трихоплакс — живая модель происхождения многоклеточных // Природа. 1983. N 3. С. 32—41.
- Маргелис Л.* Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983. 351 с.
- Маслов В. П.* Атлас порообразующих организмов (известковых и кремневых). М.: Наука, 1973. 267 с.
- Мережковский К. С.* Теория двух плазм как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов. Казань, 1909. 102 с.
- Морфология и терминология кишечноротовых. М.: Наука, 1971. 159 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 133).
- Мягкова Е. И.* Новые представители типа Archaeocyatha. // Докл. АН СССР. 1955а. Т. 104, N 4. С. 638—641.
- Мягкова Е. И.* К характеристике класса Aphrosalpinogoida Miagkova, 1955 // Там же. 1955б. Т. 104, N 3. С. 478—481.
- Мягкова Е. И.* Соаниты — новая группа организмов // Палеонтол. журн. 1965. N 3. С. 16—22.
- Мягкова Е. И.* К экологии раннеордовикских соанитов // Среда и жизнь в геологическом прошлом: (Поздний докембрий и палеозой Сибири). Новосибирск: Наука, 1973. С. 65—68.
- Мягкова Е. И.* О систематическом положении палеозойских Squamiferida // Геология и геофизика. 1977. N 4. С. 43—48.
- Мягкова Е. И.* *Receptaculites poelmi* Miagkova sp. nov. // Проблематики фанерозоя. М.: Наука, 1981а. С. 38—41. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 481).
- Мягкова Е. И.* К морфологии Soanitida // Там же. 1981б. С. 30—38. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 481).
- Мягкова Е. И.* Сравнительная морфология *Calathium Billings*, 1865 и *Soanites* Miagkova, 1965 // Проблематики палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1984а. С. 38—42. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 597).
- Мягкова Е. И.* Тип *Receptaculita*. Класс *Soanitida*. Соаниты // Ордовик Сибирской платформы: Палеонтологический атлас. Новосибирск: Наука, 1984б. С. 111—112.

- Мягкова Е.И. Тип *Receptaculita* // Проблематики позднего докембрия и палеозоя. М.: Наука, 1985. С. 44—51.
- Мягкова Е.И., Нестор Х.Э., Эйнасто Р.Э. Разрез ордовика и силура реки Мойеро. Новосибирск: Наука, 1977. 175 с.
- Нестор Х.Э. Строматопороидеи ордовика и лlandoвери Эстонии. Таллин: Валгус, 1964. 111 с.
- Нестор Х.Э. Строматопороидеи венлока и лудлова Эстонии. Таллин: Валгус, 1966а. 85 с.
- Нестор Х.Э. О древнейших строматопороидеях // Палеонтол. журн. 1966б. N 2. С. 3—12.
- Нестор Х.Э. Строматопораты ордовика и лlandoвери бассейна р. Мойеро. Таллин: Валгус, 1976. 110 с.
- Никитина А.П., Беляева Г.В. Позднепермский Находкинский "риф" и его основные каркасостроители // V Всесоюз. симпозиум по ископаемым кораллам и рифам. Душанбе: Донш, 1983. С. 121—122.
- Николаева И.В., Журавлева И.Т., Бородаевская З.В. и др. Нижний кембрий Юго-Востока Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1986. 239 с.
- Нитецкий М.Г., Журавлева И.Т., Мягкова Е.И., Туми Ф. Сравнение *Soanites bimuralis* археоциатами и рецептакулитами // Палеонтол. журн. 1981. N 1. С. 5—9.
- Окунева О.Г. К биостратиграфии нижнего кембрия Приморья (Спасский и Черниговский районы) // Биостратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 66—85.
- Окунева О.Г., Репина Л.Н. Биостратиграфия и фауна кембрия Приморья. Новосибирск: Наука, 1973. 284 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 37).
- Ордовик Сибирской платформы: Палеонтологический атлас. Новосибирск: Наука, 1984. 241 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 590).
- Основы общей биологии. М.: Мир, 1982. 437 с.
- Основы палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1959. Общая часть: Простейшие. 612 с.; 1962. Губки, археоциаты, кишечноротовые, черви. 485 с.
- Парамонов А.А. Пути и закономерности эволюционного процесса // Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967. С. 342—442.
- Полянский Ю.И. О специфике эволюционного процесса в крупных таксонах (на примере эволюции простейших) // Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л.: Наука, 1981. С. 156—169.
- Поспелов А.Г. К вопросу о систематическом положении археоциат // Материалы по геологии Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1962. С. 11—13. (Тр. ТГУ; Вып. 63).
- Преображенский Б.В. Морфология и палеоэкология табулятоморфных кораллов. М.: Наука, 1982. 156 с.
- Пяновская И.А. Проблематичные среднекембрийские организмы и их ассоциации с цианеями // Проблематики фанерозоя. М.: Наука, 1981. С. 105—118. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 481).
- Пяновская И.А. Проблематические лучистые организмы *Radialia Pjanovskaja* gen. nov. из кембрия Южного Тянь-Шаня // Проблематики позднего докембрия и палеозоя. М.: Наука, 1985. С. 133—144. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 632).
- Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970-е гг.). Л.: Наука, 1983. 613 с.
- Резвой П.Д. Пресноводные губки. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 125 с. (Фауна СССР; Т. 2, вып. 2).
- Резвой П.Д. Тип губок (Porifera, Spongia) // Руководство по зоологии. М.: Биомедгиз, 1937. Т. 1: Беспозвоночные. С. 228—267.
- Резвой П.Д., Журавлева И.Т., Колтун В.М. Тип Porifera (Spongia). Губки // Основы палеонтологии: Губки, археоциаты, кишечноротовые, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 17—67.
- Репина Л.Н., Хоментовский В.В., Журавлева И.Т., Розанов А.Ю. Биостратиграфия нижнего кембрия Саяно-Алтайской складчатой области. М.: Наука, 1964. 364 с.
- Розанов А.Ю. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука, 1973. 164 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 241).
- Розанов А.Ю. Биогеография и ярусы раннего кембрия // Палеонтология. Морская геология. М.: Наука, 1976. С. 31—36. (Международ. геол. конгр. 25-я сесс. Докл. сов. геол. [4]).
- Розанов А.Ю. Археоциаты (Archaeocyatha) // Справочник по систематике ископаемых организмов. М.: Наука, 1984а. С. 14—19.
- Розанов А.Ю. Некоторые аспекты изучения био- и палеогеографии раннего кембрия //

- Палеонтология. М.: Наука, 1984б. Т. 2. С. 85—93. (Междунар. геол. конгр. 27-я сес. Доклады. Секция С02).
- Розанов А. Ю.* Палеогеография и палеобиогеография раннего кембрия // Вестн. АН СССР. 1985. N 11. С. 79—92.
- Розанов А. Ю.* Что произошло 600 миллионов лет тому назад, М.: Наука, 1986. 93 с.
- Розанов А. Ю., Ганглов Р.* О некоторых случаях патологических изменений скелета у археоциат // Биостратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. С. 57—58. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 406).
- Розанов А. Ю., Миссаржевский В. В.* Биостратиграфия и фауна нижних горизонтов кембрия. М.: Наука, 1966. 126 с. (Тр. ГИН; Вып. 148).
- Розанов А. Ю., Миссаржевский В. В., Волкова И. А.* и др. Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. М.: Наука, 1969. 380 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 206).
- Романенко Е. В.* Кембрийские губки отряда Heteractinida Алтая // Палеонтол. журн. 1968. N 2. С. 134—137.
- Руженцев В. Е.* Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 331 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 83).
- Рызмусков А.* Стратиграфия ордовика Прибалтики. Тарту: Изд. Тарт. ун-та, 1970. 106 с.
- Рябинин В. Н.* Заметки о силурийских строматопороидеях // Изв. геол. ком. 1928. N 9/10. С. 1041—1054.
- Рябинин В. Н.* Силурийские строматопороидеи Подолии. Л.; М.: Гостоптехиздат, 1953. 68 с. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 67).
- Саятина Т. А.* Раннекембрийское семейство Khasaktiidae fam. nov. — возможные строматопораты // Палеонтол. журн. 1980. С. 13—28.
- Саятина Т. А.* К вопросу о сходстве и различии некоторых археоциат с возможными строматопоратами из нижнего кембрия // Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983. С. 149—151. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 538).
- Соколов Б. С.* Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Л.; М.: Гостоптехиздат, 1955. 524 с. (Тр. ВНИГРИ. Н. С.; Вып. 85).
- Соколов Б. С.* Группа Chaetetida. Хететиды // Основы палеонтологии: Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 169—176.
- Солбриг О., Солбриг Д.* Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.
- Соловьева В. В.* Некоторые новые мезозойские хететиды и их микроструктура // Палеонтол. журн. 1980а. N 4. С. 29—38.
- Соловьева В. В.* Происхождение псевдосепт хететид и пути развития группы // Там же. 1980б. N 2. С. 44—51.
- Соловьева В. В.* О систематическом положении хететид // Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: Наука, 1986. С. 12—17.
- Справочник по систематике ископаемых организмов. М.: Наука, 1984. 225 с.
- Старобогатов Я. И.* Сколько царств у природы? // Знание — сила. 1984а. N 11. С. 23—26.
- Старобогатов Я. И.* Введение // Справочник по систематике ископаемых организмов. М.: Наука, 1984б. С. 6—8.
- Стратиграфия и археоциаты нижнего кембрия Алтае-Саянской складчатой области. М.: Наука, 1979. 214 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 406).
- Сушкин М. А.* Новые данные о рецептакулитах силура и девона // Палеонтологический сборник. М.: Гостоптехиздат, 1958, С. 3—18. (Тр. ВНИГНИ; Вып. 9).
- Сушкин М. А.* Класс Squamiferida. Сквामीфериды // Основы палеонтологии: Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 81—83.
- Тахтаджян А. Д.* Четыре царства органического мира // Природа. 1973. N 2. С. 22—32.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.
- Токин Б. П.* Регенерация и соматический эмбриогенез. Л.: Изд-во ЛГУ, 1959. 268 с.
- Улитина Л. М.* Рост массивных колоний ругоз // Древние Spidaria. Новосибирск: Наука, 1974. Т. 1. С. 172—179. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 201).
- Фаминцын А. С.* О роли симбиоза в эволюции организмов // Тр. имп. С.-Петербург. о-ва естествоиспытателей. 1907. Т. 38, вып. 1. С. 141—143.
- Фанерозой Сибири. Новосибирск: Наука, 1984. Т. 1: Венд. Палеозой. 189 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 585).
- Федонкин М. А.* Беломорская биота венда. М.: Наука, 1981. 100 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 342).

- Фомин Ю. М.** О находке археоциатоподобных организмов в среднедевонских отложениях восточного склона Южного Урала // Палеонтол. журн. 1963. N 2. С. 17—19.
- Фонин В. Д.** К познанию теняльных археоциат Алтае-Саянской складчатой области // Там же. 1963. N 4. С. 14—29.
- Фонин В. Д.** Теняльные археоциаты Сибири (Irregularia). М.: Наука, 1985. 152 с.
- Фурсенко А. В.** Введение в изучение фораминифер. Новосибирск: Наука, 1978. 242 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 391).
- Халфина В. К.** Строматопороиды // Морфология и терминология кишечнополостных. М.: Наука, 1971. С. 14—22. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 133).
- Халфина В. К., Яворский В. И.** О древнейших строматопороидеях // Палеонтол. журн. 1967. N 3. С. 133—136.
- Халфина В. К., Яворский В. И.** Основные элементы морфологии строматопороидей // Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии. М.: Наука, 1972. С. 55—67. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 112).
- Хахина Л. Н.** Проблема симбиогенеза: Историко-критический очерк исследований отечественных ботаников. Л.: Наука, 1979. 156 с.
- Хромых В. Г.** Строматопороиды из среднедевонских отложений Омолонского массива // Верхний палеозой Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 29—37. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 68).
- Хромых В. Г.** Девонские строматопороиды Северо-Востока СССР. Новосибирск: Наука, 1974. 103 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 64).
- Хромых В. Г.** Стратиграфия девонских отложений и строматопороиды хребта Улахан-Сиг. М.: Наука, 1976. 102 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 302).
- Циттель К.** Основы палеонтологии. М.: ОНТИ НКТП СССР, 1934. Ч. 1: Беспозвоночные. 1056 с.
- Шиманский В. Н.** О некоторых проблемах исторического развития органического мира // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1967. N 2. С. 140—151.
- Шиманский В. Н.** Некоторые проблемы систематики вымерших беспозвоночных. М.: Наука, 1971. С. 309—330 (Тр. ПИН АН СССР; Вып. 130).
- Шмальгаузен И. И.** Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 232 с.
- Шмальгаузен И. И.** Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968. 223 с.
- Шмальгаузен И. И.** Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 492 с.
- Яворский В. И.** Силурийские Stromatoroidea. // Изв. геол. ком. 1929. Т. 48, N 1. С. 77—114.
- Яворский В. И.** Stromatoroidea Советского Союза. Л.: Госгеолтехиздат, 1955. Т. 1. 168 с. (Тр. ВСЕГЕИ. Н.С.; Т. 8).
- Яворский В. И.** Группа Stromatoroidea // Основы палеонтологии: Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 157—162.
- Язмир М. М., Далматов Б. А., Язмир И. К.** Атлас фауны и флоры палеозоя и мезозоя Бурятской АССР. М.: Недра, 1975. 181 с.
- Янкаускас Т. В.** Крибрициаты нижнего кембрия Сибири // Проблемы биостратиграфии и палеонтологии нижнего кембрия Сибири. М.: Наука, 1972. С. 161—183.
- Ярусное расчленение нижнего кембрия Сибири: Атлас окаменелостей.** М.: Наука, 1983. 216 с.
- Ярусное расчленение нижнего кембрия Сибири: Стратиграфия.** М.: Наука, 1984. 184 с.
- Alberstadt L. R., Walker K. R.** A receptaculitid — echinoderm pioneer community in a Middle Ordovician reef // Lethaia. 1976. Vol. 9. P. 261—272.
- Alloiteau J.** Classe des Hydozoaires // Piveteau J.: Traité de paléontologie. P.: Masson, 1952. Vol. 1. P. 377—398.
- Animal colonies: Development and function through time.** Strousburg, 1973. 603 p.
- Balogh K., Kovacs S.** Sphinctozoa form the Reef Facies of the Wetterstein limestone of Alsonegy Mount (South gemericum, West Carpathians, Northern Hungary) // Acta mineral.-petrogr. Szeged. 1976. T. 22, N 2. P. 297—310.
- Balsam W. L., Vogel S.** Water movement in archaeocyathids evidence and implications of passive flow in model // J. Paleontol. 1973. Vol. 47, N 5. P. 969—984.
- Barnes R. D.** Origins of the Lower Invertebrata // Nature. 1983. Vol. 306, N 5940. P. 224—225.
- Bassler R. S.** Bibliographic index of American ordovician and silurian fossils. Wash., 1915. Vol. I/II. 152 p.

- Bedford R., Bedford W.* New species of Archaeocyathinae and other organisms from the Lower Cambrian of Beltana, South Australia // *Ibid.* 1934. N 1. P. 1—7.
- Bedford R., Bedford W.* Further notes on Archaeocathi (Cyathospongia) and other organisms from the Lower Cambrian of Beltana, South Australia // *Ibid.* 1936a. N 2. P. 9—19.
- Bedford R., Bedford J.* Further notes on Cyathospongia (Archaeocyathi) and other organisms from the Lower Cambrian of Beltana, South Australia // *Ibid.* 1936b. N 3. P. 21—26.
- Bedford R., Bedford J.* Further notes on Archaeos (Pleospungia) from the Lower Cambrian of South Australia // *Ibid.* 1937. N 4. P. 27—38.
- Bedford R., Bedford J.* Development and classification of Archaeos (Pleospungia) // *Ibid.* 1939. N 6. P. 67—82.
- Bengtson S., Missarzhevsky V.V.* Coeloscleritophora — a major group of enigmatic Cambrian Metazoans // Short Pap. 2nd Intern. Symp. Cambrian System. Golden, 1981. P. 19—21.
- Bergquist P.R.* Sponges. Berkeley: Univ. Cal. press, 1978. 268 p.
- Bidder Q.P.* The ancient history of sponges and animals // *Rep. Brit. Assoc. Advant. Sci.* 1927. Vol. 95. P. 58—74.
- Bidder Q.P.* On the classification of sponges // *Proc. Linn. Soc. London.* 1930. Vol. 141. P. 44—47.
- Billings E.* On some new or little-known species of Lower Silurian fossils from the Potsdam group // Pamphlet Geol. of Vermont. 1861. Vol. 1. P. 944—946.
- Billings E.* Paleozoic Fossils // *Geol. Surv. Canada.* 1865. Vol. 1. P. 208—211.
- Biology and systematics of colonial organisms.* L.; N.Y.: Acad. press, 1979. 589 p.
- Bornemann J.W.* Bericht über die Fortsetzung seiner Untersuchungen cambrischer Archaeocyathus — Formen und verwandter Organismen von der Insel Sardinien // *Ztschr. Dt. geol. Ges.* 1884. Bd. 36. S. 702—706.
- Borojevic R.* Evolution des Calcarea // *Colloq. intern. CNRS.* 1979. Vol. 291. P. 527—529.
- Brasier M.D.* Early Cambrian intergrowth of archaeocyathids, Renalcis and pseudostromatolites from South Australia // *Paleontology.* 1976. Vol. 19, N 2. P. 223—245.
- Brasier M.D.* The Cambrian radiation event // *The origin of major invertebrate groups.* L., 1979. P. 103—159.
- Brooks J., Shaw G.* Origin and development of living systems. L.; N.Y.: Acad. press, 1973. 412 p.
- Burton M.* A revision of the classification of the Calcareous Sponges. London: Brit. Mus. Nat. History, 1963. 693 p.
- Byrnens J.C.* Notes on the nature and environmental significance of the Receptaculitaceae // *Lethaia.* 1968. Vol. 1, N 4. P. 368—381.
- Campbell K.S.W., Holloway D.J., Smith W.D.* A new Receptaculitid genus, Hexabactron, and the relationships of Receptaculitaceae // *Palaeontographica.* A. 1974. Bd. 146. S. 52—77.
- Carter H.J.* Report on specimens dredged up from the gulf of Manaar and presented to the Liverpool Free Museum by Capt. *Annu. Mag. Nat. Hist. Ser. 5/6.* 1880. P. 35—61, 129—156.
- Church S.B.* Lower Ordovician patch reefs in Western Utah // *Brigham Young. Univ. Geol. Stud.* 1974. Vol. 241. P. 41—61.
- Copeland H.F.* Progress report on Basic classification // *Amer. Natur.* 1947. Vol. 81, N 800. P. 340—361.
- Copper P.* Structure and development of early Paleozoic Reefs // *Proc. II Coral Reef Symp.* Brisbane. 1974. P. 365—386.
- Cuif J.P.* Histologie des quelques Sphinctozoaires (Porifères) triassiques // *Geobios.* 1973. Vol. 6, fasc. 2. P. 115—125.
- Cuif J.P., Debrenne F., Lafuste J.G., Vacelet J.* Comparaison de la microstructure du squelette carbonaté non spiculaire d'Eponge actuelles et fossiles // *Colloq. intern. CNRS.* 1979. N 291. P. 459—465.
- Cummings E.* Development of some Paleozoic Bryozoa // *Amer. J. Sci.* 1904. Vol. 17. P. 49—78.
- Cuvier G.* Le règne animale. P., 1817. Vol. 4. 255 p.
- Daily B.* The Cambrian in South Australia // *Trans. XX Intern. Geol. Congr. Mexico,* 1956. Vol. 2. P. 91—147.
- Debrenne F.* Archaeocyatha: Contribution à l'étude des faunes cambriennes du Maroc, de Sardaigne et de la France // *Notes et mém. Serv. géol. Maroc.* 1964, N 179. 111 p.
- Debrenne F.* A revision of Australian genera of Archaeocyatha // *Trans. Roy. Soc. South Austral.* 1970. Vol. 94, P. 21—49.

- Debrenne F.* Les Archaeocyathes irregulares d'Aiax Mine (Cambrien inferieur, Australie du Sud) // Bull. Mus. nat. hist. natur. 3<sup>e</sup> ser. 1973. N 195. P. 185—258.
- Debrenne F.* Phenomenes de la croissance periodique chez les Archaeocyathes (fossiles du Cambrien inferieur) // Bull. Soc. zool. France. 1980. Vol. 105, N 2. P. 285—292.
- Debrenne F., James N.P.* Reef-associated archaeocyathans from the Lower Cambrian of Labrador and Newfoundland // Paleontology. 1981. Vol. 24, pt. 2. P. 343—378.
- Debrenne F., Lafuste F.G.* Microstructures du squelette de quelques Sphinctozoa // Bull. Soc. géol. France. 1972. Vol. 14. P. 325—330.
- Debrenne F., Rozanov A.Ju.* Associations et interactions organiques chez les Archaeocyathes (Cambrien inférieur) // C.r. Soc. géol. France. 1978. Fasc. 5. P. 235—237.
- Debrenne F., Rozanov A.Ju.* Paleogeographic and stratigraphic distribution of regular Archaeocyathia (Lower Cambrian Fossils) // Geobios. 1983. Vol. 16, fasc. 6. P. 727—736.
- Debrenne F., Rozanov A.Ju., Webers G.F.* Upper Cambrian Archaeocyathia from Antarctica // Geol. Mag. 1984. Vol. 121, N 4. P. 291—299.
- Debrenne F., Termier H., Termier G.* Radiocyathia: Une nouvelle classe d'organismes primitifs du Cambrien inferieur // Bull. Soc. géol. France. 1970. Vol. 12, N 1. P. 120—125.
- Debrenne F., Termier H., Termier G.* Sur les nouveaux representants de la classe des Radiocyathia: Essai sur l'évolution des Metazoaires primitifs // Ibid. 1971. Vol. 13, N 3/4. P. 439—444.
- Debrenne F., Vacelet J.* Archaeocyathia: is the Sponge model consistent with their structural organization? // Paleontogr. Amer. 1984. Vol. 54. P. 358—369.
- Defrance I.L.M.* Receptaculite // Dictionnaire des sciences naturelles. P.: Le — Rocher, 1827. Vol. 45. P. 5—7.
- Dehorne Y.* Les stromatoporoides des terrain secondaires // Mém. serv. à l'explication de la carte géologique détaillée de la France. P., 1920. 170 p.
- Dendy A.* Studies on the comparative anatomy of sponges. V: Observations on the structure and classification of the Calcareo Heterocoela // Quart. J. Microsc. Sci. 1893. Vol. 2, N 35. P. 159—257.
- Dendy A., Row R.W.H.* The classification and phylogeny of the calcareous sponges with a reference list of all the described species systematically arranged // Proc. Zool. Soc. London. 1913. Vol. 3. P. 704—813.
- Deshayes G.P.* Receptaculite // Dictionnaire classique d'histoire naturelle. 1828. Vol. 14. P. 486.
- Doré F., Reid R.E.* Allonia tripodophora nov gen., nov. sp., nouvelle Eponge du Cambrien inferieur de Carteret (Manche) // C.r. Soc. géol. France. 1965. Vol. 1. P. 20—21.
- Dunn P.R.* Triact spicules in Proterozoic rocks of the Northern territory of Australia // J. Geol. Soc. Austral. 1964. Vol. 11. P. 195—197.
- Easton W.H.* Invertebrate paleontology. N.Y.; L.: Harper. 1960. 701 p.
- Eichwald E.* Zoologia specialis. Vilnae. 1829. Vol. I. 314 p.
- Eichwald E.* Die Urwelt Russlands durch Abbildungen erlauffert. St.-Petersburg, 1842. Bd. 1. 84 S.
- Eichwald E.* Lethaea Rossica on paleontologie de la Russia. Stutthart, 1860. 1637 p.
- Finks R.W.* The evolution and ecologic history of sponges during Palaeozoic times. Symp. Zool. Soc. London. 1970. Vol. 25. P. 3—22.
- Finks R.M.* A new Permian Eutaxioclade Demosponge, mosaic evolution and the origine of Dicranocladine // J. Paleontol. 1971. Vol. 45, N 6. P. 117—122.
- Finks R.M., Hill D.* Porifera and Archaeocyathia // The fossil record: Symp. with doc. L.: Geol. Soc. London, 1967. Chap. 9. P. 333—345.
- Finney S.C., Nitecki M.H.* Fischerites n. gen. reticulatus (Owen, 1844) a new name for Receptaculites Oweni Hall, 1861 // J. Paleontol. 1979. Vol. 53, N 3. P. 750—753.
- Fischer J.C.* Revision et essai de classification des Chaetetida (Cnidaria) postpaléozoïques // Ann. paléontol. 1970. T. 56, fasc. 2. P. 151—220.
- Fischer D.C., Nitecki M.H.* Life orientation and morphogenesis of Receptaculitids // Abstr. Geol. Soc. Amer. 1977. Vol. 9, N 7. P. 974—975.
- Fisher D.C., Nitecki M.H.* Morphology and arrangement of meromes in Ischadites dixonensis, and Ordovician receptaculitids // Fieldiana: Geol., 1978. Vol. 39, N 2. P. 17—31.
- Fisher D.C., Nitecki M.H.* Standartization of the anatomical orientation of Receptaculitids // Mem. Paleontol. Soc. US. 1982a. Vol. 13. P. 1—40.
- Fisher D.C., Nitecki M.H.* Problems in the analysis of Receptaculitid affinities // Proc. Third N. Amer. Paleontol. Convent. 1982b. Vol. 1. P. 1—6.
- Foster M.* Ordovician receptaculitids from California and their significance // Lethaia. 1973. Vol. 6, N 1. P. 35—65.

- Galloway J.J.* Structure and classification of the Stromatoporoidea // *Bull. Amer. Paleontol.* 1957, Vol. 37, N 164. P. 345—488.
- Girty G.H.* The Guadalupian Fauna // *Geol. Surv. Profess. Pap.* 1908. N 58. 649 p.
- Grant R.E.* Remarks on the structure of some Calcareous sponges // *Edinburgh New Philos. J.* 1826. Vol. 1. P. 166—171.
- Gravestock D.I.* Archaeocyatha from lower parts of the Lower Cambrian carbonate sequence in South Australia // *Mem. Assoc. Australas. Palaeontol.* 1984. Vol. 2. 139 p.
- Gümbel C.W.* Beiträge zur Kenntnis der Organisation und systematischen Stellung von Receptaculites // *Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math-naturwiss. Kl.* 1876. Bd. 12. S. 169—215.
- Guo S.Z.* The receptaculites Soanites from the Early Ordovician of China // *Mem. Assoc. Australas. Palaeontol.* 1983. Vol. 1. P. 75—84.
- Haeckel E.* *Generelle Morphologie der Organismen.* B., 1866.
- Haeckel E.* Die Kalkschwamme. B., 1872. 805 S.
- Hall J., Clarke J.M.* A memoir on the Paleozoic reticulate sponges constituting the Family Dictyospongiidae // *Mem. N.Y. State Mus.* 1898. Vol. 2. 197 p.
- Handfield R.C.* A new Lower Cambrian Archaeocyatha? // *J. Paleontol.* 1967. Vol. 41, N 1. P. 209—212.
- Handfield R.C.* Archaeocyatha from the Mackenzie and Cassiar Mountains, northwest territories, Yukon territory and British Columbia // *Bull. Geol. Surv. Canada.* 1971. Vol. 201. P. 1—119.
- Hartman W.D.* New genera and species of Coralline sponges (Porifera) from Jamaica // *Postilla Peabody Mus. Yale Univ.* 1969. Vol. 137. 39 p.
- Hartman W.D.* A new Sclerosponge from the Bahamas and its relationship to mesozoic Stromatoporoids // *Colloq. intern. CNRS.* 1979. N 291. P. 467—474.
- Hartman W.D., Goreau T.F.* Jamaican Coralline sponges: their morphology, ecology and fossil relative // *Bull. Zool. Soc. London.* 1970. Vol. 25. P. 204—245.
- Hartman W.D., Goreau T.F.* Ceratoporella (Porifera: Sclerospongiae) and the Chaetetid "corals" // *Trans. Connect. Acad. Arts and Sci.* 1972. Vol. 44. P. 133—148.
- Hartman W.D., Goreau T.F.* A Pacific tabulate sponge, living representative of a new order of Sclerosponges // *Postilla Peabody Mus. Yale Univ.* 1975. Vol. 167. 14 p.
- Hartman W.D., Goreau T.F.* A new ceratoporellid sponge (Porifera: Sclerospongiae) from the Pacific // *Aspect of sponge biology.* N.Y.: Acad. press, 1976. P. 329—347.
- Hartman W.D., Reiswig H.M.* The individuality of sponges // *Animal colonies.* Strousburg, 1973. P. 568—584.
- Hartman W.D., Wendt J.W., Wiedenmayer F.* Living and fossil sponges // *Sedimenta.* Miami: Univ. Miami, 1980. Vol. 8. 274 p.
- Heinrich M.* Über den Bau und das System der Stromatoporoids: Actinostromina, Astrostylopsis, Trupetostromaria Germovsek // *Paleontology.* 1914. Vol. 2. P. 49—52.
- Hentschel E.* Parazoa // *Kükenthal-Krumbach Handb. Zool.* 1923. Bd. 1, Lfg. 2/3. S. 307—418.
- Hill D.* Archaeocyatha // *Treatise on invertebrate paleontology.* Lawrence: Kans. Univ. press, 1972. Pt. E. P. 1—158.
- Hinde G.J.* On the structure and affinities of the family of the Receptaculitidae // *Quart. J. Geol. Soc. London.* 1884. Vol. 40. P. 785—849.
- Hinde G.J.* A monograph of the British fossil sponges. L., 1887—1893. 254 p.
- Hudson R.G.S.* The Tethyan jurassic Stromatoporoids-Stromatoporina, Dehornella and Astroporina // *Paleontology.* 1960. Vol. 2, pt. 2. P. 180—199.
- Isaev V.M.* // *Arch. Entwicklungsmech. Org.* 1926. Bd. 108. N 1/2. S. 1—67.
- Jablonsky E.* Segmentierte kalkschwamme — Sphinctozoa der Westkarpaten (von der localitat Liptovska Osada) // *Geol. zb. Slov. Akad. vied.* 1971. Vol. 22, N 2. P. 333—346.
- Jablonsky E.* Segmentierte Kalkschwamme (Sphinctozoa) aus Wittersteinkalken einiger Gebirge der Westkarpaten // *Acta geol. et geogr. Univ. comen.* 1973. N 26. P. 189—202.
- Jeffrey C.* Thallophtyes. A critique // *Kew. Bull.* 1971. Vol. 25, N 2. 72 p.
- Johnson M.E.* Recruitment, growth, mortality and seasonal variation in the Calcareous sponges *Clathrina coriacea* (Montagu) and *Clathrina blanca* (Miklucho-Maclay) from Santa Catalina Island, California // *Colloq. intern. CNRS.* 1979. N 291. P. 325—334.
- Jones W.S.* The composition, development form and orientation of Calcareous sponge spicules // *Symp. Zool. Soc. London.* 1970. Vol. 25. P. 91—121.
- Jones W.S.* The microstructure and genesis of sponge biominerals // *Colloq. intern. CNRS.* 1979. N 291. P. 425—448.

- Kazmierczak J.* Sclerosponge nature of chaetetids evidenced by spiculated *Chaetetopsis favrei* (Deninger 1906) from the Barremian of Crimea // *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh.* 1979. H. 10. S. 97—108.
- Kazmierczak J., Krumbein W.E.* Identification of calcified cocoid cyanobacteria forming Stromatoporoïd Stromatolites // *Lethaia.* 1983. Vol. 16. P. 207—213.
- Kesling R.V., Graham A.* *Ischadites* is a dasycladacean algae // *J. Paleontol.* 1962. Vol. 36, N 5. P. 943—952.
- Kirkpatrick R.* On *Merlia normani*, a sponge with a siliceous and calcareous skeleton // *Quart. J. Microsc. Sci.* 1911. Vol. 56. P. 657—702.
- Koehlin E.* Chaetetiden aus dem Malm des Berner Jura // *Schweiz. Palaeontol. Abh.* 1947. Bd. 65. S. 476—480.
- Koroitkova G.P.* Regeneration and somatic Embryohenesi in Sponges // *Symp. Zool. Soc. London.* 1970. Vol. 25. P. 423—436.
- Kovacs S.* New Sphinctozoan sponges from the North Hungaria // *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh.* 1978. H. 11. S. 685—697.
- Kruse P.D.* Archaeocyathan biostratigraphy of the gnalta group at Mt Wright, New South Wales // *Palaeontographica A.* 1982. Bd. 177. S. 129—212.
- Kruse P.D., West P.W.* Archaeocyatha of the Amadeus and Georgina Basins // *J. Austral. Geol. and Geophys.* 1980. Vol. 5. P. 165—181.
- Kühn O.* Zur systematik und Nomenklatur der Stromatoporen // *Ztschr. Miner. Geol. und Palaeontol. Abt. B.* 1927. N 3. S. 544—552.
- Kutorga S.* *Zamia rossica.* St.-Petersburg, 1842.
- Laubensfels M.W.* A discussion of the sponge fauna and the West Indies in general, with material for a revision of the families and orders of the Porifera // *Publ. Carnegie Inst. Wash.* 1936. Vol. 467. 225 p.
- Laubensfels M.W.* Porifera // *Treatise on invertebrate paleontology.* Pt E. N.Y.: Geol. Soc. Amer. and Univ. Kans. press. 1955. P. E22—E113.
- Lecompte M.* Stromatoporoïde // *Treatise on invertebrate paleontology.* Pt F: Coelenterata. N.Y.: Geol. Soc. Amer. and Univ. Kans. press, 1956. P. 107—144.
- Lecompte M.* Les récifs paleozoïques en Belgique // *Geol. Rdsch.* 1958. Bd. 47. S. 384—401.
- Leedale G.F.* How many are the kingdoms of organisms? // *Taxon.* 1974. Vol. 23, N 2/3. P. 261—270.
- Levi C.* Étude des Haliscarca de Roscoff: Embryologie et systematique des Demosponges // *Arch. zool. exp. et gén.* 1956. Vol. 93. 181 p.
- Levi C.* Ontogeny and Systematics in sponges // *Syst. Zool.* 1957. Vol. 6. P. 174—183.
- Levi C.* Spongiaires des zones Bathyale, Abyssale et Nadale // *Galathea Rep.* 1964. Vol. 7. P. 63—112.
- Levi C.* Remarques sur la taxonomic des Demospongea // *Colloq. intern. CNRS.* 1979. N 291. P. 497—502.
- Lindstrom G.* Beschreibung einiger Obersulurischer Korallen aus der Insel Gotland // *Bih. K. Sven. Verenskapskad. Handl.* 1896. Bd. 21. S. 1—50.
- Lister J.J.* *Astrosclera willejana* the type of a new family in sponges // *Zool. Results.* 1900. Vol. 4. P. 459—482.
- Lonsdale W.* Cirals // *The silurian system.* L., 1839. Pt. 2. P. 676—680.
- Lowenstam H.A.* Minerals formed by organisms // *Science.* 1981. Vol. 211, N 4487. P. 1126—1131.
- Margulis L.* Symbiosis and evolution // *Sci. Amer.* 1971. N 2. P. 48—57.
- Margulis L.* Five-kingdom classification and the origin and evolution of cells // *Evol. Biol.* 1974. Vol. 8. P. 45—78.
- Margulis L.* The genetic and evolutionary consequences of symbiosis // *Exp. Parasitol. Rev.* 1976. Vol. 39. P. 277—342.
- Miller S.A.* North American geology and palaeontology // *Publ. Cincinnati (Ohio).* 1889. P. 152—167.
- Milne-Edwards H., Haime J.* Monograph of the polypiers British fossil Corals. Pt I. L., 1850. 502 p.
- Mossop G.D.* The evaporites of the Ordovician Baumann Fiord. Formation Ellesmere Island, Arctic // *Bull. Geol. Surv. Canada.* 1979. N 298. 52 p.
- Müller A.H.* Über Receptaculites (Miscelanea Receptaculitida N.) // *Freiberg. Forschungsh.* 1968. Bd. 221. S. 5—13.
- Murchison S.R.L.* The silurian system. L., 1839. P. 697—698.



- Nestor H.* The relationship between Stromatoporoids and Heliolitids // *Lethaia*. 1981. Vol. 14. P. 21—25.
- Nicholson H.A.* Monograph of British stromatoporoids. L., 1886—1892. 234 p. (Monogr. Paleontol. Soc.; Vol. 39).
- Nitecki M.H.* Receptaculites Deshayes, 1828 (Receptaculitid) proposed validation under the plenary powers // *Bull. Zool. Nomencl.* 1967. Vol. 24, pt 2. P. 119—120.
- Nitecki M.H.* The nature and the systematic position of receptaculitids // XXIII Intern. Geol. Congr. Intern. Paleontol. Union. Prague, 1968. P. 19—20.
- Nitecki M.H.* Nature and variations of *Ischadites koenigi* Murchison // *Abstr. Geol. Soc. Amer.* 1969a. N 6. P. 33—34.
- Nitecki M.H.* Redescription of *Ischadites koenigii* Murchison. 1839 // *Fieldiana. Geol.*, 1969b. Vol. 16, N 13. P. 341—359.
- Nitecki M.H.* Sufficial pattern of Receptaculitids // *Ibid.* 1969c. Vol. 16, N 14. P. 361—376.
- Nitecki M.H.* Algal nature of Calatieds // *Abstr. XI. Intern. Bot. Congr.* 1969d. 159 p.
- Nitecki M.H.* Redescription of *Ischadites elrodi* (S.A. Miller. 1892), a lower dewonian Receptaculitid // *Fieldiana: Geol.*, 1970. Vol. 20, N 5. P. 77—83.
- Nitecki M.H.* North American silurian receptaculitid algae // *Ibid.* 1972a. Vol. 28. P. 1—108.
- Nitecki M.H.* The paleogeographic significance of Receptaculitids // Intern. Geol. Congr. XXIV Sess. Montreal, 1972 b. Sect. 7: Paleontology. P. 303—309.
- Nitecki M.H.* Gametangia of Silurian *Ischadites hemisphericus* (Receptaculitaceae, Dasycladales // *Phycologia*. 1972c. Vol. 11, N 1. P. 1—4.
- Nitecki M.H., Debrenne F.* The nature of Radiocyathids and their relationship to Receptaculitids and Archaeoctahids // *Geobios*. 1979. N 12, fasc. 1. P. 5—27.
- Nitecki M.H., Toomey D.F.* Nature and classification of Receptaculitids // *Bull. Cent. rech. explor.-prod. Elf Aquitaine*, 1979a. Vol. 3, N 2. P. 725—732.
- Nitecki M.H., Toomey D.F.* The nature and distribution of Calathid Algae. P.: CNRS, 1979b. P. 132.
- Okulitch V.I.* Cyathospongia — a new class of Porifera to include the Archaeocyathinae // *Trans. Roy. Soc. Canada. Sec. 4.* 1935. Vol. 29. P. 75—106.
- Okulitch V.I.* On the genera *Heliolites*, *Tetradium* and *Chaetetes* // *Amer. J. Sci.* Vol. 32. 1936. P. 361—379.
- Okulitch V.I.* Some changes in nomenclature of Archaeocyathi (Cyathospongia) // *J. Paleontol.* 1937. Vol. 11, N 33. P. 251—252.
- Okulitch V.I.* North American Pleospongia // *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.* 1943. N 48. 112 p.
- Okulitch V.I.* Archaeocyatha // *Treatise on invertebrate paleontology*. Pt E. N.Y.: Geol. Soc. Amer. and Univ. Kans. press, 1955. P. E2—E20.
- Okulitch V.I., Laubenfels N.W.* The systematic position of Archaeocyatha (Pleosponges) // *J. Paleontol.* 1953. Vol. 27. P. 481—485.
- Öpik A.A.* Cymbric Vale fauna of new South Wales and Early Cambrian biostratigraphy. Canberra, 1976. 78 p.
- Osborn H.F.* Evolution as it appears to the Paleontologist // *Science*. 1907. Vol. 26, N 674. P. 744—749.
- Ott E.* Segmentierte kalkschwamme (Sphinctozoa) aus der alpinen Mitteltrias und ihre Bedeutung als Riffbildners im Wettersteinkalk // *Abh. Bayer Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. N.F.* 1967. H. 131. 96 S.
- Parona C.F.* Le apuque della Fauna permiana di Palazzo Adriano (Pacino del Sosio) in Sicilia // *Mem. Soc. geol. Ital.* 1933. Vol. 1. P. 1—56.
- Pérezon A., Moreno E.* Nuevos datos sobre de la fauna de Arqueciatos y las facies carbonatados de la serie de los Campillos (Urda, Montes de Toledo orientales) // *Estudios geol.*, 1978. Vol. 34. P. 193—204.
- Pickett J.* Middle and Upper Paleozoic Sponges from New South Wales // *Mem. Geol. Surv. S. Wales. Palaeontol.* 1967. N 16. 24 p.
- Pickett J.* Vaceletia progenitor, the first Tertiary Sphinctozoan (Porifera) // *Alcheringa*. 1982. Vol. 6. P. 241—247.
- Pickett J., Jell P.A.* Middle Cambrian Sphinctozoa (Porifera) from New South Wales // *Mem. Assoc. Austral. Paleontol.* 1983. Vol. 1. P. 85—92.
- Pickett J., Rigby K.* Sponges from the Early Devonian Garra formation. New South Wales // *J. Paleontol.* 1983. Vol. 57, N 4. P. 720—741.

- Rasmont R. Des Metozoaires et des sociétés de cellules // Colloq. intern. CNRS. 1979. N 281. P. 21—29.
- Rauff H. Paleospongiologie // Paleontographica (Stuttgart). 1883. Bd. 40. 346 S.
- Rauff H. Untersuchungen über Organisation und systematische Stellung der Receptaculiden // Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math-naturwiss. Kl. 1892. Bd. 17. S. 645—722.
- Reid R.E.H. The Carboniferous Sponge *Doryderma dalryense* Hinde (class Demospongia) and the origin of Heloclones and Megaclones // J. Paleontol. 1968. Vol. 42, N 5. P. 1249—1254.
- Reid R.E.H. Tetraxons and demosponge phylogeny // Symp. Zool. Soc. London. 1970. Vol. 25. P. 63—89.
- Reif W.E., Robinson J. On functional morphology of skeleton in lychnic sponges (Porifera, Hexactinellida) // Paläontol. Ztschr. 1976. Bd. 50, N 1/2. S. 57—69.
- Reiswig H.M. The aquiferous system of three Marine Demosponges // J. Morphol. 1975. Vol. 145, N 4. P. 493—502.
- Reiswig H.M., Mackie G.O. Studies on Hexactinellid sponges. The Taxonomic status of Hexactinellida within Porifera // Philos. Trans. Roy. Soc. London. B. 1983a. Vol. 301. P. 365—400.
- Reiswig H.M., Mackie G.O. The taxonomic status of Hexactinellida within Porifera // Ibid. 1983b. Vol. 301. P. 419—428.
- Rietschel S. Die Octactinellida und ihnen verwandte paläozoische Kalkschwämme (Porifera, Calcarea) // Paläontol. Ztschr. 1968. Bd. 42. S. 13—39.
- Rietschel S. Die Receptaculiten: Eine Studie zur Morphologie, Organisation, Ökologie und Überlieferung einer problematischen Fossilgruppe und die Deutung der ihrer Stellung in System // Senckenberg. lethaea. 1969. Bd. 50, N 5/6. S. 465—517.
- Rietschel S. Rekonstruktion als Hilfsmittel bei der Untersuchungen von Receptaculiten (Receptaculitales, Thallophyta) // Ibid. 1970. Bd. 51, N 5/6. S. 429—447.
- Rietschel S., Nitecki M.H. Concept of Kingdom Archaeata // J. Paleontol. Suppl. 1982. Vol. 56, N 2. P. 22.
- Rietschel S., Nitecki M.H. Ordovician Receptaculitid Algae from Burma // Paleontology. 1984. Vol. 27, pt 2. P. 415—420.
- Rigby J.K. Two new upper Devonian Hexactinellid sponges from Alberta // J. Paleontol. 1970. Vol. 44. P. 7—16.
- Rigby J.K. Sponges and reef and related facies through time // Proc. N. Amer. Paleontol. Conv. 1971. Pt J. P. 1374—1388.
- Rigby J.K., Blodgett R.B. Early middle Devonian sponges from the Magrath Quadrangle of West-Central Alaska // J. Paleontol. 1983. Vol. 57, N 4. P. 773—786.
- Rigby J.K., Gosney T.C. First reported Triassic Lyssacid sponges from North America // Ibid. P. 787—796.
- Rigby J.K., Nitecki M.H. An unusually well preserved heteractinid sponge from the Pennsylvanian of Illinois and a possible classification and evolutionary scheme for the Heteractinellida // Ibid. 1975. Vol. 49. P. 329—339.
- Rigby J.K., Potter A.W. Ordovician Sphinctozoan Sponges from the eastern Klamath Mountains, N. California // J. Paleontol. 1986. Vol. 60. Suppl. to N 4. Part II. 47 p.
- Rozanov A.Ju. Homological variability of archaeocyathids // Geol. Mag. 1974. Vol. 111, N 2. P. 107—120.
- Rozanov A.Ju., Debrenne F. Age of Archaeocyathid assemblages // Amer. J. Sci. 1974. Vol. 274. P. 833—848.
- Rozanov A.Ju., Sayutina T.A. Microstructures of certain Algae, Archaeocyathids and Cribrocyathids // Proc. Third N. Amer. Paleont. Conv. Montreal, 1982. Vol. 2. P. 453—455.
- Rozenfeld E. Les effets de la pyromycine sur la différenciation cellulaire au cours de l'éclosion des gémules d'éponges // Thèse de la Colloque Intern. sur la biologie des spongiaires, 18—22 Décembre, 1978. P.: CNRS, 1978.
- Ruetzler K. Bredin-Archbold-Smithsonian biological survey of Dominica: Burrowing sponges, genus *Siphonodictyon* Begquist from the Carribean // Smithsonian Contr. Zool. 1971. Vol. 77. P. 1—37.
- Ruetzler K. The borrowing sponges of Bermuda // Ibid. 1974. Vol. 165. P. 1—32.
- Ruetzler K., Macintyre J.G. Siliceous sponge Spicules in Coral Reef sediments // Mar. Biol. 1978. Vol. 49. P. 147—159.
- Schmidt O. Grundzüge einer spongieng-fauna Atlantischen Gebietes. Leipzig: Engelman, 1870.

- Schnorf-Steiner A.* Étude du squelett chez *Burgundia trinorchii* Munierchalmers // *Ecol. Geol. Helv.* 1956. Vol. 49, N 2. P. 545—551.
- Schrammen A.* Neue Hexactinelliden aus der oberen Kreide // *Mitt. Roemer. Mus. Hildesheim.* 1902. Bd. 15. 26 S.
- Schrammen A.* Die kiesel-spongien der oberen Kreide von Nordwestdeutschland // *Mon. Geol. Palaeontol.* 1924. 159 S.
- Schrammen A.* Die kiesel-spongien des oberen Jura von Süddeutschland // *Paleontographica* (Stuttgart). 1936. Bd. 84. 194 S.
- Schulter M.R.* Five kingdoms and four grades in three eons // *Lethaia.* 1986. Vol. 19. P. 3—51.
- Schulze F.E.* Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien // *Ztschr. Wiss. Zool.* 1875—1880. Bd. 25, 28, 30, 33.
- Sdzuy K.* Unter- und mittelkambrische Porifera (Chancelloriida und Hexactinellida) // *Paläontol. Ztschr.* 1969. Bd. 43, N 3/4. S. 115—147.
- Seilacher A.* Die Sphinctozoa, eine Gruppe fossiler Kalkschwämme // *Abh. Bayer. Akad. Wiss. Mat.-naturwiss. Kl.* 1961. Bd. 10. S. 1—70.
- Simon W.* Archaeocyathacea // *Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges.* 1939. Abh. 448. 87 S.
- Simpson G.G.* The geography of evolution. Philadelphia; N.Y.: Chilton Co., 1965. 249 p.
- Sleigh M.A.* Radiation of eukaryotic Protista // The origin of major invertebrate groups. L., 1979. P. 23—54.
- Sokolov B.S., Fedonkin M.A.* The Vendian as the Terminal system of the Precambrian // *Episode.* 1984. Vol. 7, N 1. P. 12—19.
- Stearn C.W.* The microstructure of stromatoporoids // *Paleontology.* 1966. Vol. 9. P. 74—124.
- Stearn C.W.* The relationship of the stromatoporoids to the sclerosponges // *Lethaia.* 1972. Vol. 5. P. 369—388.
- Stearn C.W.* Classification of the Paleozoic stromatoporoids // *J. Paleontol.* 1980. Vol. 54. P. 881—909.
- Steiner A.* Contribution à l'étude des Stromatopores secondaires // *Bull. Lab. géol. Univ. Lausanne.* 1932, N 50. P. 1—117.
- Steinmann G.* Pharetronen — Studien // *Neues Jb. Mineral. Paleontol.* 1882. Bd. 2. S. 139—191.
- Tappen H.* The paleobiology of plant protists. San Francisco: Freeman, 1981. 1028 p.
- Taylor T.G.* The Archaeocyathinae from the Cambrian of South Australia with an account of the morphology and affinities of the whole class // *Mem. Roy. Soc. South. Austral.* 1910. Vol. 2, pt 2. P. 55—188.
- Termier G., Termier H.* Hypothèse environnementale et symbiotique sur l'origine des spongiaires // *Colloq. intern. CNRS.* 1979. N 291. P. 513—520.
- Termier H., Termier G.* Evolution et biocène. P.: Masson, 1968. 231 p.
- Termier H., Termier G.* Stromatopores, Sclerosponges et Pharetrones: les Ischyrospongia // *Ann. Min. géol. Tunis.* 1974. Vol. 26. P. 285—297.
- Termier H., Termier G.* Texture du squelette et evolution du système aquifère chez les spongiaires hypercalcifiés // *C.r. Acad. sci. D.* 1975. Vol. 280. P. 271—274.
- Termier H., Termier G.* Spongiaires hypercalcifiés et Ectoproctes *Stenolemes* fossiles // *Ibid.* 1976. Vol. 282. P. 1269—1272.
- Termier H., Termier G.* Ischyrosponges Sphinctozoa et Demosponges primitifs: prédominance de la morphologie fonctionnelle // *Ibid.* 1978. Vol. 286. P. 599—601.
- Toomey D.F.* Ellenburger (Lower Ordovician) sponge beds of Central Texas // *Tulsa Geol. Soc. Dig.* 1964. Vol. 32. P. 98—111.
- Toomey D.F., Ingels J.S.* Reported Silurian occurrence of *Calathium* from the Thornton Reef. Illinois // *J. Paleontol.* 1964. Vol. 38, N 6. P. 1102—1104.
- Toomey D.F., Nitecki M.H.* Organic buildups in the Lower Ordovician (Canadian) of Texas and Oklahoma // *Fieldiana: Geol. N. S.* 1979. N 2. 181 p.
- Treatise on invertebrate paleontology. N.Y.: Geol. Soc. Amer. and Univ. Kans. press. Pt. E. 1955. 122 p.; 1972. 158 p.; Pt. F. 1981. 762 p.
- Tripp K.* Untersuchungen über den Skelettbau von Hydractinien und einer vergleichender Betrachtung der Stromatoporen // *Neus Jb. Mineral. Geol. und Paläontol.* 1929. Bd. 62. S. 47—58.
- Tuzét O.* Introduction et place des spongiaires dans la classification // *Traite de zoologie.* P.: Masson, 1973. Vol. 3. P. 1—26.
- Ulitina L.M.* Astogeny in some colonial Rugosa // *Acta paleontol. Pol.* 1982. Vol. 27, N 1/4. P. 137—146.
- Vacelet J.* Étude monographique de l'Eponge *Calcare Pharetronide* de Méditerranée *Petrobionia*

- massiliana Vacelet et Levi: les Pharetronides actuelles et fossiles // Thèse diss. Marseille. 1964. 125 p.
- Vacelet J. Les éponges pharetronides actuelles // Symp. Zool. Soc. London. 1970. Vol. 25. P. 189—204.
- Vacelet J. Quelques stades de la reproduction sexuée d'une éponge sphinctozoaire actuelle // Colloq. intern. CNRS. 1979a. N 291. P. 95—101.
- Vacelet J. Description et affinités d'une éponge sphinctozoaire actuelle // Ibid. 1979b. N 291. P. 483—493.
- Vacelet J. Squelette Calcaire facultatif et corps de regeneration dans le genre Merlia, Eponges apparentées aux Chaetetes fossiles // C.r. Acad. sci. D. 1980. Vol. 290. P. 227—330.
- Vacelet J. Eponges hypercalcifiées (Pharetronides, Sclerosponges) des cavités de récifs coralliens de Nouvelle Calédonie // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. A. 1981. Vol. 3. P. 313—351.
- Vacelet J. Les éponges calcifiées et les résifs anciens // Science. 1983. Vol. 68. P. 14—22.
- Vacelet J. Les éponges hypercalcifiées relique des organismes constructeurs des récifs du Paléozoïque et du Mésozoïque // Bull. Soc. zool. France. 1983b. T. 108, N 4. P. 547—557.
- Waagen W., Wentzel J. Salt-Range fossils. Pt 1. Productus-limestones fossils Coelenterata, Amorphozoa, Protozoa // Mem. Geol. Surv. India. 1887. P. 925—998.
- Walcott C.D. Middle Cambrian Spongiae // Smithsonian Misc. Coll. 1920. Vol. 67. P. 261—364.
- Wendt J. Aragonitische Stromatoporen aus dem alpinen Obertrias // Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh. 1975. Bd. 150. S. 111—125.
- Wendt J. Development of skeletal formation microstructure and mineralogy of rigid calcareous sponges from the late paleozoic to recent // Colloq. intern. CNRS. 1979. Vol. 291. P. 449—457.
- Whittaker R.H. New concepts of kingdoms of organisms // Science. 1969. Vol. 163, N 3863. P. 26—35.
- Wiedenmayer F. The Nepheliospongiidae Clarke, 1900 (Demospongiae, Upper Devonian to Recent), an ultraconservative, chiefly shallowmarine Sponge family // Eclog. Geol. Helv. 1977. Vol. 70, N 3. P. 885—918.
- Wiedenmayer F. Modern sponge bioherms of the Great Bahama bank and their likely ancient analogues // Colloq. intern. CNRS. 1979. N 291. P. 289—296.
- Yabe G., Sugiyama T. Jurassic stromatoporoïds from Japan // Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Sendai. Ser. II. 1935. Vol. 14. P. 135—192.
- Zhuravleva I.T. Early Cambrian biogeography and geochronology according to the Archaeocyatha // Abstr. Intern. Paleontol. Union. Prague, 1968. P. 56—57.
- Zhuravleva I.T. Porifera, Sphinctozoa, Archaeocyatha — their connections // Symp. Zool. Soc. London. 1970a. N 25. P. 41—49.
- Zhuravleva I.T. Marine faunas and Lower Cambrian biostratigraphy // Amer. J. Sci. 1970b. Vol. 263. P. 417—445.
- Zhuravleva I.T., Miagkova E.I. Comparaison entre les Archaeata et les Porifera // Colloq. intern. CNRS. 1979. N 291. P. 521—526.
- Zigler B., Rietschel S. Phylogenetic relationships of fossil Calcisponges // Symp. Zool. Soc. London. 1970. Vol. 125. P. 23—40.
- Zittel K. Studien über fossile Spongien // Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. 1876. Bd. 12. H. 3. S. 1—138.
- Zittel K. Zur Stammgeschichte der Spongien. München, 1878. 20 S.

## ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ

### Т а б л и ц а I

#### 1. *Nochoroiocyathus mirabilis* Zhur.

Грибовидная форма кубка, вид сверху,  $\times 2$ ; нижний кембрий, томмотский ярус, р. Лена; кол. ИГиГ 804/100, сборы И.Т. Журавлевой, 1981 г.

#### 2. *Robustocyathus* sp.

Крассаты в интерваллюме и центральной полости кубка (лотецелы полностью заполнены крассатами),  $\times 10$ ; нижний кембрий, атдабанский ярус, Якутия, р. Лена; кол. ИГиГ 804/95, сборы В.В. Латина, 1950 г.

3 — терсиевый вырост *Euarchoeocyatha* в свободном развитии, продольное сечение (видны поры во внешней оболочке выроста),  $\times 10$ ; нижний кембрий, ботомский ярус, Батеневский краж; кол. ИГиГ 804/27, сборы В.А. Вершковской, 1958 г.

4 — выросты типа аморфы с внешней стороны кубка *Robustocyathus* sp., в центральной полости и интерваллюме — дополнительные выросты другой конфигурации,  $\times 5$ ; нижний кембрий, ботомский ярус, Восточный Саян; кол. ИГиГ 804/47, сборы Е.А. Шнейдера, 1963 г.

#### 5. *Tercyathus altaicus* Vologd.

Поперечное сечение юного кубка, в центральной полости — выросты типа тубусов (вертикальные трубки),  $\times 15$ ; нижний кембрий, ботомский ярус, Западный Саян; кол. ИГиГ 804/93, сборы И.Т. Журавлевой, 1959 г.

#### 6. *Okulitchicyathus disciformis* (Zhur).

Часть поперечного сечения, видно начало удвоения интерваллюма (сверху),  $\times 10$ ; нижний кембрий, атдабанский ярус, Якутия, р. Ботома; кол. ИГиГ 804/28, сборы Л.Н. Репиной, 1961 г.

### Т а б л и ц а II

#### 1. *Abakanicyathus edelsteini* (Javorsk.)

Продольное сечение, ветвистая колония,  $\times 5$ ; нижний кембрий, ботомский ярус, Западный Саян [Нестор, 1866б. табл. I, фиг. 1].

#### 2. *Aldanocyathus arteintervallum* (Vologd.)

Часть поперечного сечения крупного кубка с выростом в виде стратума (слева),  $\times 5$ ; нижний кембрий, атдабанский ярус, Горная Шория, р. Мрассу; кол. ИГиГ 804/57, сборы Л.Н. Репиной, 1964 г.

#### 3. *Loculicyathus membranivestites* Vologd.

Продольное сечение кубка с обильными пленками глыбы в интерваллюме и центральной полости (пленки радикутуса — слева),  $\times 5$ ; нижний кембрий, ботомский ярус, Тува; кол. ИГиГ 804/64, сборы А.В. Благодравова, 1956 г.

#### 4. *Tercyathus altaicus* Vologd.

Косопродольное сечение юного кубка (кубок изображен в лежачем положении) с обильными терсиевыми выростами особого типа,  $\times 15$ ; нижний кембрий, ботомский ярус, Кузнецкий Алатау; кол. ИГиГ 804/80, сборы И.Т. Журавлевой, 1958 г.

### Т а б л и ц а III

#### 1. *Robustocyathus* sp.

Косопоперечное сечение кубка с выростами гиратного типа вокруг наружной стенки. в центральной полости и интерваллюме выросты других конфигураций,  $\times 10$ ; нижний

кембрий, ботомский ярус, Тува, р. Большой Шанган; кол. ИГиГ 804/31, сборы И.Т. Журавлевой, 1964 г.

2. *Anthomorpha gatchkovskii* Vologd.

Продольное сечение части кубка с центральной полостью, занятой разрастаниями в форме глыбы и стерженьков,  $\times 5$ ; нижний кембрий, ботомский ярус, Тува, р. Большой Шанган; кол. ИГиГ 804/65, сборы Н.П. Родионовой, 1962 г.

3. *Dokidocyathus* sp.

Поперечное сечение кубка с выростами в форме кривб, образующих периферическую зону вокруг основного кубка,  $\times 20$ ; нижний кембрий, атдабанский ярус, Дальний Восток [Беляева, 1985, табл. XVII, фиг. 1].

Т а б л и ц а IV

1. *Anthomorpha* sp.

Поперечное сечение с обильными выростами типа терсий,  $\times 5$ ; нижний кембрий, ботомский ярус, Тува, р. Большой Шанган; кол. ИГиГ 804/97, сборы Н.М. Задорожной, 1957 г.

2. *Paranasyathus* sp.

Тангенциальное сечение кубка с выростами типа терсий, в которые преобразуется наружная стенка,  $\times 5$ ; нижний кембрий, ботомский ярус, Восточный Саян; кол. ИГиГ 804/34, сборы Е.А. Шнейдера, 1963 г.

3. *Paranasyathus* sp.

Поперечное сечение (выросты типа терсий в одном случае преобразуются в новый кубок),  $\times 10$ ; нижний кембрий, атдабанский ярус, Кузнецкий Алатау, р. Кия; кол. ИГиГ 804/11, сборы Л.В. Алабина, 1957 г.

4. *Loculicyathus membranivestites* Vologd.

Часть поперечного сечения кубка с терсиевыми выростами, отходящими от наружной стенки (а) и терсиевый вырост того же кубка в поперечном сечении (б),  $\times 5$ ; нижний кембрий, ботомский ярус, Тува; кол. ИГиГ 804/53, сборы А.К. Бухарова, 1969 г.

Т а б л и ц а V

1. *Aldanocyathus* sp.

Поперечное сечение, кубок в окружении терсиевых выростов, отходящих от него (см. рис. 3а),  $\times 2$ ; нижний кембрий, атдабанский ярус, Кузнецкий Алатау, р. Кия; кол. ИГиГ 804/98, сборы И.Т. Журавлевой, 1985 г.

2. *Archaeolynthus nalivkini* (Vologd).

Косопродольное сечение кубка с каблучком прирастания и оболочкой (пеллис) вокруг стенки,  $\times 10$ ; кубок вырос на более крупную форму — *Anthomorpha sisovae* (Vologd.); нижний кембрий, ботомский ярус, Тува, р. Серлиг; кол. ИГиГ 804/19, сборы Н.М. Задорожной, 1960 г.

3. *Artocyathus gordonii* Vologd.

Поперечное сечение кубка, видны редимиккулы, прилегающие к наружной и внутренней стенкам со стороны интерваллюма, и пленки глыбы; пористость дна сетчатая,  $\times 15$ ; нижний кембрий, ботомский ярус, Западный Саян, р. Казлы; кол. ИГиГ 804/73, сборы Н.П. Бородиной, 1969 г.

4. ?*Ruspoidocyathus* sp.

Поперечное сечение кубка, видно обрастание его вокруг юного кубка *Terocyathus* sp. (вверху), с пережимом интерваллюма до внутренней стенки,  $\times 10$ ; нижний кембрий, ботомский ярус, Батеневский кряж; кол. ИГиГ 804/5, сборы Л.Н. Релиной, 1956 г.

5. *Aldanocyathus khemtshikensis* (Vologd.)

Часть косопродольного сечения (справа — прижизненное повреждение кубка, захватившее всю ширину интерваллюма),  $\times 10$ ; нижний кембрий, ботомский ярус, Тува, р. Шивелиг-Хем; кол. ИГиГ 804/16, сборы Н.М. Задорожной, 1969 г.

6. *Irinaocyathus ratus* (Vologd.)

Часть поперечного сечения кубка, видны каналы внутренней стенки с шипами,  $\times 10$ ; нижний кембрий, ботомский ярус, Западный Саян, ключ Санаштыкгол; кол. ИГиГ 804/32, сборы Н.П. Бородиной, 1969 г.

Т а б л и ц а VI

1. *Archaeocyathus erbiensis* (Zhur.)

Гранулярная микроструктура скелета,  $\times 2080$  (JSM-35); нижний кембрий, тойонский ярус, Батеневский кряж; кол. ИГиГ 583/1, сборы И.Т. Журавлевой, 1958 г. [Журавлева, Мягкова, 1981а, табл. XXI, фиг. 2]

2. *Baikalocyathus rossicus* (Zhur.)

Гранулярная микроструктура скелета внутренней стенки (фотоскоп-35, фото Дж. Лентин); нижний кембрий, атдабанский ярус, Якутия, р. Лена; кол. ИГиГ 804/99, сборы З.В. Бородаевской, 1982 г.; 2а —  $\times 1500$ ; 2б — 2000, видны темные полосы между кристаллами, обогащенные ОВ (в преобразованном виде).

Т а б л и ц а VII

*Aphrosalpinx textilis* Miagkova

Силур, лудловский ярус, Урал, р. Вишера; сборы Е.И. Мягковой, 1939 г.

1 — внешний вид кубка: 1а — вид сбоку,  $\times 1$ ; 1б — вид сверху, видно отверстие центральной полости,  $\times 2$ ; кол. ИГиГ 206/10.

2 — разрастание, сиринги обильно заполнены глиями,  $\times 5$ ; кол. ИГиГ 206/11.

3 — часть продольного сечения кубка, видны сиринги в продольном и поперечном сечении, слияние их окончаний в центральной полости, что создает внутреннюю стенку,  $\times 5$ ; кол. ИГиГ 206/12.

4 — косоперечное сечение кубка (в правом нижнем углу видно облекание субстрата); кол. ИГиГ 206/13.

Т а б л и ц а VIII

1, 2. *Aphrosalpinx textilis* Miagkova

Силур, лудловский ярус, Урал, р. Вишера; сборы Е.И. Мягковой, 1939 г.

1 — сиринги со стороны центральной полости и большое число одиночных сиринг вблизи кубка,  $\times 5$ ; кол. ИГиГ 206/14.

2 — гранулярная микроструктура скелета; кол. ИГиГ 206/2: 2а —  $\times 208$ ; 2б — деталь микроструктуры стенки сиринги,  $\times 2080$  [Мягкова, 1981б, табл. XXV, фиг. 2., табл. XXVII, фиг. 1].

3. *Nematosalpinx dichotomica* Miagkova

Часть продольного сечения кубка, видны тубусы и их связь с сирингами,  $\times 3$ ; силур, лудловский ярус, Урал, р. Вишера; кол. ИГиГ 207/12; сборы Е.И. Мягковой, 1938 г.

Т а б л и ц а IX

1. *Girphanovella girphanovae* Zhur.

Нижний кембрий, ботомский ярус, Тува, з. Шивелиг-Хем [Журавлева и др., 1967, табл. LIX, фиг. 1—3].

1а — поперечное сечение кубка, видны массивные стенки с крупными порами и редкие радиали (меромы),  $\times 4$ ; 1б — часть незастера с внешней стороны наружной стенки, видно переплетение лучей смежных незастеров,  $\times 30$ ; 1в — внешний вид кубка,  $\times 2$ .

2. *Zangerlispongia richardsoni* Rigby et Nitecki

Часть внешней поверхности, видны лучи археастеров [Rigby, Nitecki, 1975, фиг. 1, 3]: 2а —  $\times 6$ ; 2б —  $\times 10$ .

Т а б л и ц а X

1, 2. *Calathium bimuralis* Miagkova

Внешний вид кубка; нижний ордовик, кимайский ярус, Сибирская платформа, р. Мойерокан; сборы Е.И. Мягковой, 1961 г.

1 — видна выветрелая поверхность наружной стенки,  $\times 1$ , колл. ИГиГ 98/24\*; 2 — часть колонии, на поверхности кубка видны следы стеллатных структур,  $\times 1$ , обр. 98 I [Мягкова, 1984, табл. XXV, фиг. 2].

3. *Calathium* sp.

Часть поперечного сечения кубка, виден переход радиалей в стеллатные струк-

\* В музее ИГиГ СО АН СССР номер коллекции 98 указан в знаменателе.

4, 5 — микроструктура; кол. ИГиГ 720/14; фотоскоп-35, фото Дж. Лентин: 4 —  $\times 160$ ; 5 —  $\times 400$ .

туры наружной и внутренней стенок,  $\times 15$ ; ордовик, аренигский ярус, формация Филмор, Северная Америка, штат Юта (США); колл. ИГиГ 720/12—1а, сборы М.Г. Нитецкого (дарственная коллекция).

4. *Calathium bimuralis* (Miagkova)

Наружная стенка,  $\times 15$ ; нижний ордовик, кимайский ярус, Сибирская платформа, р. Мойерокан; кол. ИГиГ 98/15—16, сборы Е.И. Мягковой, 1961 г.

Т а б л и ц а X I

*Calathium* sp.

Ордовик, аренигский ярус, формация Филмор, Северная Америка, штат Юта (США); сборы М.Г. Нитецкого (дарственная коллекция).

1 — часть поперечного разреза кубка, отчетливо видны стеллаты и головки меромов,  $\times 5$ ; кол. ИГиГ 720/12—2.

2, 3 — кол. ИГиГ 720/12—1: 2 — продольный и поперечные разрезы трех кубков, 3 — поперечное сечение кубка, видно расположение радиалей между наружной и внутренней стенками.

Т а б л и ц а X I I

*Calathium bimuralis* (Miagkova)

Ордовик, кимайский ярус, Сибирская платформа, р. Мойерокан; сборы Е.И. Мягковой, 1961 г.

1 — продольный разрез кубка, видны наружный край кубка и пористая внутренняя стенка,  $\times 2$ ; кол. ИГиГ 98/78.

2 — то же, видны наружная стенка с порами и край кубка,  $\times 2$ ; кол. ИГиГ 98/179—4.

3 — продольный разрез нижней части кубка, прослеживается возникновение кубка из аморфного выроста и отделение наружной стенки от внутренней,  $\times 1$ ; кол. ИГиГ 98/203—26.

Т а б л и ц а X I I I

1. *Receptaculites orbis* Eichwald

Вид кубка снизу,  $\times 1$ ; ордовик, Эстония; кол. МГРИ 13/39.

2. *Fischerites arcticus* (Etheridge)

Косое сечение кубка, форма близка к меандрической, видна пористость наружной стенки,  $\times$ ; верхний ордовик, п-ов Чукотка, г. Рэуней; кол. ИГиГ 800/10, сборы А.В. Каныгина, 1968 г.

3. *Receptaculites* sp.

Кубок, вид сбоку,  $\times 1$ ; верхний ордовик, Казахстан, хр. Чингиз; кол. ИГиГ 800/41, сборы Т.Б. Рукавишниковой, 1960 г.

Т а б л и ц а X I V

1. *Receptaculites poelmi* Miagkova

Верхний ордовик, Эстония, Вазалемаа, карьер N 2; кол. ИГиГ 660/1,  $\times 1, 5$  [Мягкова, 1981б, табл. IX, фиг. 1, 2]; 1а — продольное сечение; 1б — косопоперечное сечение.

2. *Receptaculites* sp.

Вид со стороны центральной полости, средний ордовик, п-ов Чукотка, г. Потунэй; кол. ИГиГ 800/21, сборы А.В. Каныгина; 2а — видны фрагменты внутренней и наружной стенок, связанных радиалами,  $\times 1$ , 2б — деталь наружной стенки, видны стеллаты,  $\times 3$ .

3. *Fischerites arcticus* (Etheridge)

Внутренняя стенка с порами,  $\times 5$ ; средний ордовик, Северо-Восток СССР, хр. Сетте-Дабан; кол. ИГиГ 800/5, сборы А.В. Каныгина, 1965 г.

Т а б л и ц а X V

1. *Receptaculites poelmi* Miagkova

Протравленная поверхность фасет,  $\times 15$ ; верхний ордовик, Эстония, Вазалемаа, карьер N 2; кол. ИГиГ 660/3, сборы Л.Я. Пылма [Мягкова, 1981б, табл. XII, фиг. 2].

2. *Fischerites arcticus* (Etheridge)

Расположение стеллат на наружной стенке,  $\times 1$ ; средний ордовик, п-в Чукотка, г. Потунэй; кол. ИГиГ 800/22, сборы А.В. Каныгина, 1968 г.



### 3. "Receptaculites biconstrictus" Bassler

Расположение радиалей в интерваллуме,  $\times 2$ ; средний ордовик, аренигский ярус, Северная Америка, штат Юта (США): кол. ИГиГ 720/7, сборы М.Г. Нитецкого (дарственная коллекция).

#### Т а б л и ц а X V I

1. *Receptaculites* sp. Появление новых меромов,  $\times 3$ ; средний—верхний ордовик, п-ов Чукотка, р. Четунь; кол. ИГиГ 758/3, сборы А.Д. Чехова, 1961 г.

#### 2. *Receptaculites* sp.

Внедрение дополнительного мерома,  $\times 3$ ; силур, Средняя Азия, бассейн р. Исфары; кол. ИГиГ 751/10, сборы Е.И. Мягковой, 1972 г.

#### 3. *Ischadites strugi* Byrnes

Свободные меромы,  $\times 4$ ; девон, Австралия [Byrnes, 1968, fig. 4].

#### Т а б л и ц а X V I I

#### 1. *Receptaculites* sp.

Часть наружной стенки и молодой экземпляр, сформировавшийся на ней в результате почкования,  $\times 1$ ; средний—верхний ордовик, п-ов Чукотка, р. Четунь; кол. ИГиГ 758/1, сборы А.Д. Чехова, 1961 г. [Мягкова, 1985, т. XXI, фиг. 1].

#### 2. "Receptaculites biconstrictus" Bassler

Вид кубка снизу,  $\times 2$ ; ордовик, аренигский ярус, Северная Америка, штат Юта (США); кол. ИГиГ 720/7, сборы М.Г. Нитецкого (дарственная коллекция).

#### Т а б л и ц а X V I I I

#### 1. *Mattaspongia araches* Rigby, 1970

Спикулы — ставрактини и гексактини на выветрелой поверхности,  $\times 1$ ; верхний девон, формация Хавк-сайзек, Альберта, Канада [Rigby, 1970, pl. 3, fig. 1].

2 — фрагменты трехлучевых спикул длиной около 0,1 мм,  $\times 100$ ; средний кембрий, Австралия, Северная Территория [Dunn, 1964, fig. 1] (Среднекембрийский возраст отложений переопределен И.А. Пяновской [1985]).

#### 3. *Protospongia* sp.

Спикулы-ставрактини на выветрелой поверхности,  $\times 20$ ; нижний кембрий, томмотский ярус, р. Лена, Якутия; кол. ИГиГ 804/102, сборы И.Т. Журавлевой, 1981 г.

#### 4, 5. *Phlyctaenium coniforme* (Goldf.) (Symplasma)

Юра, ФРГ [Reif, Robinson, 1976, pl. 8, fig. A].

4 — часть скелета с фонарными спикулами,  $\times 60$ .

5 — центральная часть фонарной спикулы, деталь,  $\times 500$ .

#### Т а б л и ц а X I X

#### 1. *Cribrochalina vasculum* (Lamarck)

Внешний вид,  $\times 1/4$ ; современная форма, Багамские острова [Wiedenmayer, 1977, fig. 9].

#### 2. *Chondrocladia multichella* Levi

Внешний вид,  $\times 3/4$ ; современная глубоководная форма, Кения [Levi, 1964, pl. IV, fig. 2B].

#### 3. *Devonospongia clarkei* (Koninck.)

Внешний вид,  $\times 1/2$ ; средний девон, Австралия, Новый Южный Уэльс [Pickett, 1969, pl. 6, fig. 4].

#### 4. *Suberites domuncula* (Schmidt)

Внешний вид,  $\times 1$ ; современная форма, северные моря СССР [Колтун, 1966, табл. XXXI, фиг. 7, 8, 9].

#### 5. *Rhizopoterion cervicornis* (Goldf.)

Внешний вид,  $\times 1/3$ ; сантон, Саратовское Поволжье [Основы палеонтологии, 1962, табл. III, фиг. 2].

#### 6. *Cyliconema polycaulum* Lend.

Внешний вид,  $\times 1$ ; современная глубоководная форма (1500 м), о-в Минданао [Levi, 1964, pl. 6, fig. 4E].

## Т а б л и ц а XX

- 1 — спикулы *Doryderma*, описторабды (а) и хелоклоны (б),  $\times 15$ ; нижний карбон, Шотландия [Reid, 1968, fig. 2c, g].
- 2 — спикулы мегаризоклоны и краноклоны у *Scheiella thesarium* Finks, 1971,  $\times 3$ ; пермь, США, Техас [Finks, 1971, pl. 117, fig. 8].
- 3 — скелет *Siphonodictyon coralliphagum* Ruetzler, 1971,  $\times 2$ ; современная форма, о-в Барбадос [Ruetzler, 1971, pl. 4, fig. 1].
- 4 — изохел *Ectouomuxilla* (электронная микрофотография); современная форма [Bergquist, 1978, pl. 6, fig. C].
- 5 — спикулы-спирастры *Sphaciospongia ottela* Laubenfels,  $\times 3000$ ; современная форма, Бермудские острова [Ruetzler, 1974, fig. 26].

## Т а б л и ц а XXI

- 1, 2. *Vaceletia crypta* (Vacelet)  
Современная форма, Индийский океан: 1 — внешний вид и внутреннее строение скелета, 2 — поверхность того же экземпляра,  $\times 70$  [Vacelet, 1979b, fig. 2, 5].
- 3 — спикула-стерастер *Geodia neptuni* Sollas, внешний вид,  $\times 1100$ ; современная губка, Белиз [Ruetzler, Macintyre, 1978, fig. 3].
- 4 — спикула-сферастер *Chondrilla nucula* Schmidt, внешний вид,  $\times 1300$ ; там же.
- 5 — поверхность фибр *Siphonodictyon coralliphagum* Ruetzler,  $\times 16$  [Ruetzler, 1971, fig. 4a].

## Т а б л и ц а XXII

1. *Ceratoporella nicholsoni* (Hickson)  
Внешний вид,  $\times 1/2$ , современная форма, Ямайка [Hartman, Goreau, 1970, fig. 1].
2. *Stromatospongia porae* Hartman  
Внешний вид,  $\times 1, 5$ ; современная форма, Ямайка [Hartman, 1969, fig. 5].
3. *Astroscлера willeyana*  
Внешний вид (а) и часть верхней поверхности с ячейками и астроризой (б); современная форма, Ямайка [Hartman, 1969, fig. 6, 7].
4. *Cypellospongia fimbriartis* Rigby et Gosney  
Фрагмент, показывающий расположение спикул вблизи центральной части тела,  $\times 60$ ; нижний триас, Центральная Невада (США) [Rigby, Gosney, 1983, fig. 3].

## Т а б л и ц а XXIII

1. *Stromatospongia porae* Hartman  
Кремневые спикулы погружены в массивный арагонитовый скелет,  $\times 132$ ; современная форма, Ямайка [Hartman, 1969, fig. 22].
2. *Ceratoporella nicholsoni* (Hickson)  
Внешняя поверхность с астроризами,  $\times 2, 5$ ; современная форма, Ямайка [Hartman, Goreau, 1970, fig. 5].

## Т а б л и ц а XXIV

1. *Ceratoporella nicholsoni* (Hickson)  
Вид сверху на ячейки, видны массивные известковые стенки ячеек и тонкие кремневые спикулы,  $\times 75$ ; современная форма [Hartman, Goreau, 1972, fig. 6].
2. *Merlia*  
Микроструктура трабекулярная,  $\times 500$ ; современная форма [Cuif et al., 1979, pl. II, fig. 12].
3. *Murrayona*  
Микроструктура скелета сферулитовая и трабекулярная,  $\times 500$ ; скелет представлен кальцитом, современная форма [там же, pl. II, fig. 13].
4. *Petrobiona*  
Микроструктура трабекулярная, сферулитовая,  $\times 180$ ; представлена кальцитом [там же, pl. II, fig. 14].
5. *Aculatostroma verrucosum* V. Khalf.  
Часть тангенциального сечения: астроризальные системы, плосковыпуклые, с мелонами,  $\times 5$ ; нижний девон, Салаирский краж [Морфология..., 1971, табл. CVIII, фиг. 6].

Т а б л и ц а XXV

1. *Sycon lingua* Schmidt  
Внешний вид сдвоенной губки,  $\times 10$ ; современная форма [Korotkova, 1970, fig. 1].
2. *Petrobiona massiliana* Vacelet et Levi  
Внешний вид; современная форма [Vacelet, 1964, fig. 159].
3. *Leucettusa lancifer*  
Внешний вид,  $\times 1$ ; современная форма [Bergquist, 1978, pl. 8, fig. b].
- 4 — спикулы-стилы, изохелы и токси семейства Clathriidae (электронная микрофотография [там же, pl. 7, fig. d]).

Т а б л и ц а XXVI

1. *Amblysiphonella* sp.  
Внешний вид,  $\times 1$ ; пермь, Дальний Восток, г. Находка; кол. ИГиГ 804/103, сборы Г.В. Беляевой, 1984 г.
2. *Vesicoscaulus carinthiacus* Ott  
Продольное сечение,  $\times 5$ , триас, ладинский ярус, Чехословакия, Западные Карпаты [Jablonsky, 1973, Taf. LXVII, Abb. 2].
3. *Colospongia catenulata* Ott  
Продольное сечение,  $\times 15$ ; триас, ладинский ярус, Чехословакия, Западные Карпаты [там же, Taf. LXVIII, Abb. 1].
4. *Stylothalalmia dehmi* Ott.  
Часть косопродольного сечения кубка, видны вертикальные стерженьки и пузырчатая ткань в камерах,  $\times 5$ ; триас, ладинский ярус, Венгрия, Западные Карпаты [Balogh, Kovacs, 1976, pl. IV, fig. 3].

Т а б л и ц а XXVII

1. *Vesicoscaulus depressus* Ott  
Продольное сечение кубка,  $\times 6$ ; триас, ладинский ярус, Чехословакия, Западные Карпаты [Jablonsky, 1971, Abb. 3].
2. *Cystothalamia bavarica* Ott  
Поперечное сечение,  $\times 6, 5$ ; там же [там же, Abb. 6].
- 3, 4. *Eoplocoelia armata* (Klipstein)  
3 — вид сверху, видно внутреннее строение кубка,  $\times 17$ ; триас, Альпы [Cuif, 1973, pl. 8, fig. 1];  
4 — фиброзная микроструктура (клиногональная) арагонитового состава,  $\times 900$  [там же, fig. 4].

Т а б л и ц а XXVIII

1. *Eoplocoelia armata* (Klipstein)  
Внешний вид кубка с отчетливо видимыми отверстиями (остии) на поверхности камер, расположенными горизонтальными рядами,  $\times 6$ ; средний триас, Альпы [Ott, 1967, taf. 4, fig. 5].
2. *Verticillites triassicus* Kovacs  
Часть продольного сечения кубка,  $\times 10$ ; триас, ладинский и карнийский ярусы, Венгрия, Западные Карпаты [Kovacs, 1978, fig. 3B].
3. *Siphonocoelia expansa* Loriol  
Нижний мел, Крым, Симферополь [Основы палеонтологии, 1962, табл. I, Porifera, фиг. 5]; 3a — внешний вид,  $\times 2$ ; 3б — поперечное сечение,  $\times 6$ .
4. *Pegonidella* sp.  
Часть поперечного сечения, просматривается фиброзная микроструктура; нижний мел, Крым, Симферополь [там же, фиг. 2].
5. *Pegonidella* sp.  
Фиброзная микроструктура скелета, видны триактинные спикулы (темные),  $\times 500$ ; нижний мел, Англия [Cuif, et al., 1979, pl. II, fig. 11].

Т а б л и ц а XXIX

- 1 — внешний вид колонии *Feostroma krupennikovi* Yavor.,  $\times 4/5$ ; верхний девон, франский ярус, Северо-Восток СССР, Омудевские горы; кол. ИГиГ 665/1; сборы В.Г. Хромых, 1966 г.

2. *Pachystylostroma exile* Nestor

Часть радиального сечения,  $\times 5$ ; силур, лландовери, Эстония, о-в Хиумаа [Нестор, 1964, табл. VII, фиг. 4].

Т а б л и ц а XXX

1. *Clathrodictyella issensis* Bogoyavl.

Цилиндрический ценостеум,  $\times 10$ ; силур, лудлов, восточный склон Урала [Бого-  
явленская, 1973, табл. XII, фиг. 2]: *1a* — продольное сечение, *1в* — поперечное сечение.

2. *Ecclimadictyon fastrigiatum* Nicholson

Микроструктура; силур, венлок, Швеция, о-в Готланд [Kazmierczak, Krumben, 1983,  
fig. 2BC]: *2a* — рябоватая поверхность при небольшом увеличении; *2б* — видны от-  
дельные кристаллы микроструктуры при большом увеличении.

1б. *Ecclimadictyon tschernovi* Riabinin

Часть продольного сечения,  $\times 15$ ; силур, венлок, Восточная Монголия, г. Шовдел-Обо  
[Большакова, Улитина, 1985, табл. VII, фиг. 2а].

Т а б л и ц а XXXI

1. *Chaetetes septosus* Fleming

Внешний вид колонии,  $\times 2/3$ ; нижний карбон, визейский ярус, Подмосковский  
бассейн, Подборье [Соколов, 1955, табл. XXXIII, фиг. 1].

2. *Chaetipora textilis* Sokolov

Колония,  $\times 2, 5$ ; нижний карбон, визейский ярус, Подмосковский бассейн, р. Андома  
[Соколов, 1955, табл. XXXVIII, фиг. 7, 8]: *2a* — поперечное сечение части колонии,  
видны меандрические ячейки; *2б* — продольное сечение, видны тонкие перемычки —  
днища.

3. *Cyclochaetetes rotundus* (Lecompte)

Колония,  $\times 17$ ; средний девон, эйфельский ярус, Северный Урал, р. Кожим [там же,  
табл. XC, фиг. 6—7]: *3a* — поперечное сечение, видны полигональные ячейки; *3б* —  
продольное сечение, видны поперечные перемычки — днища.

Т а б л и ц а XXXII

1. *Vauneia sensoriensis* (Fischer)

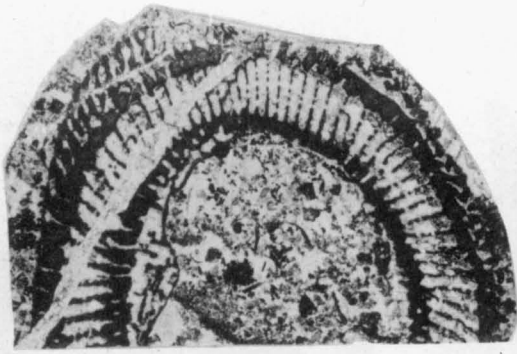
Колония,  $\times 15$ ; юра, оксфорд, Франция [Fischer, 1970, pl. A, fig. 4, 5]: *1a* — поперечное  
сечение части колонии; *1б* — продольное сечение колонии.

2. *Blastochaetetes bathonicus* Fischer

Батский ярус, Арденны [там же, pl. B, фиг. 1, 3, 4]: *2a* — внешний вид поверхности  
колонии,  $\times 5$ ; *2б* — продольное сечение части колонии, видна клиногональная микро-  
структура,  $\times 100$ ; *2в* — продольное сечение части колонии,  $\times 15$ .

3. *Acantochaetetes ramulosus* (Michelin)

Колония,  $\times 15$ ; мел, сеноман, Франция [там же, pl. F, fig. 3, 4]: *3a* — часть поперечного  
сечения, видны шипики в ячейках; *3б* — часть продольного сечения.



4



2



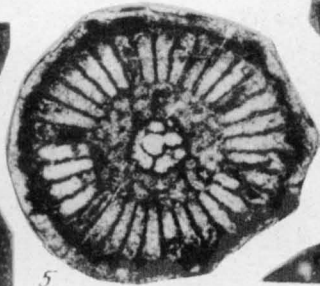
1



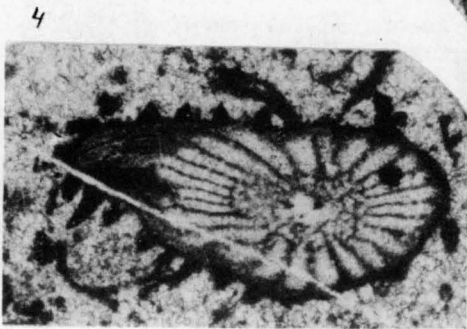
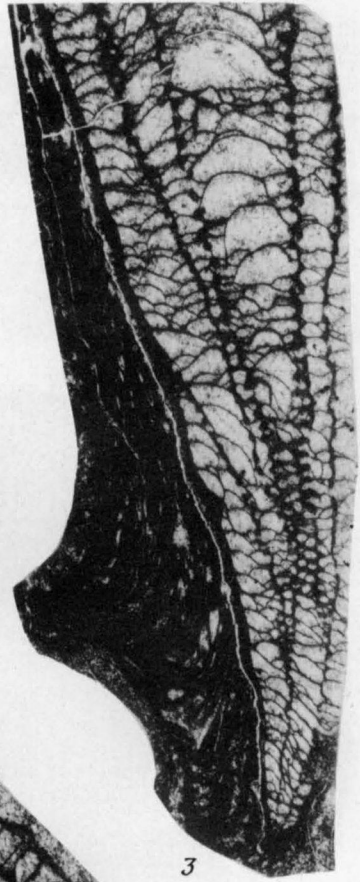
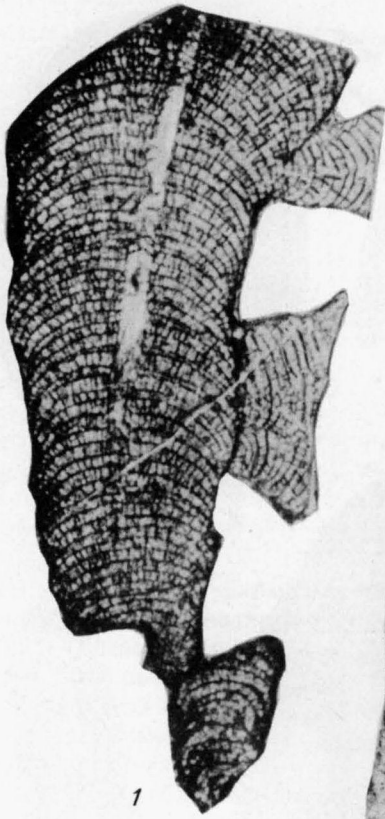
3

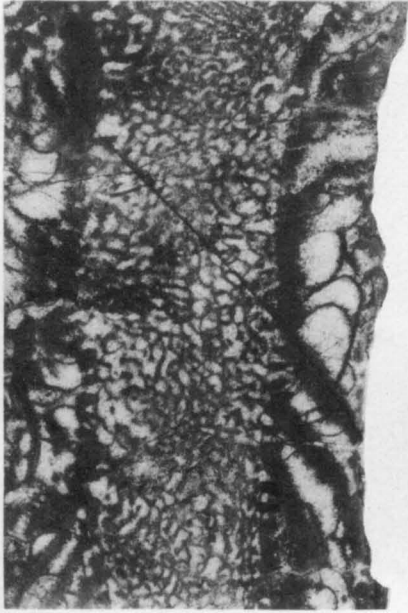


6

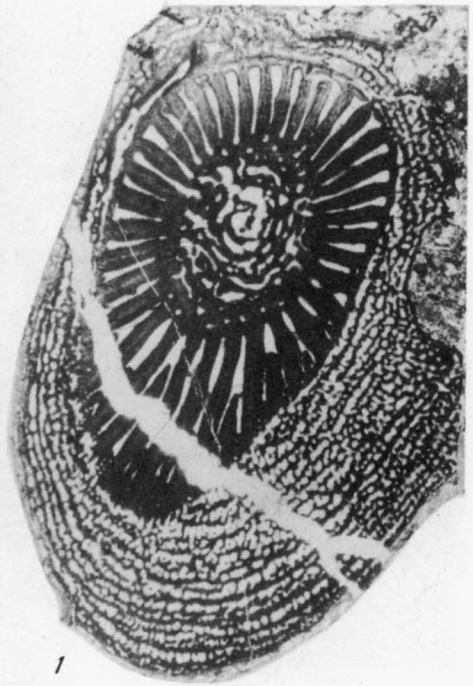


5



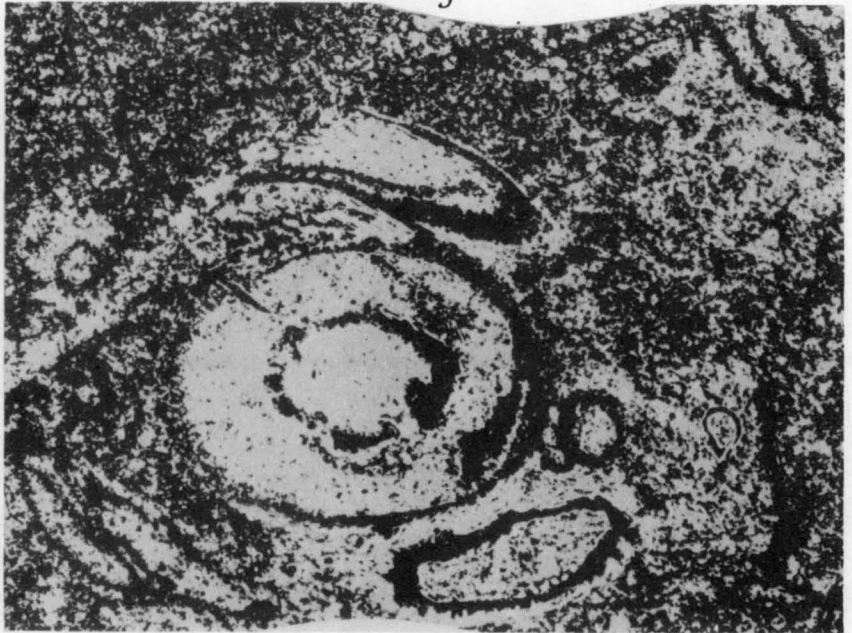


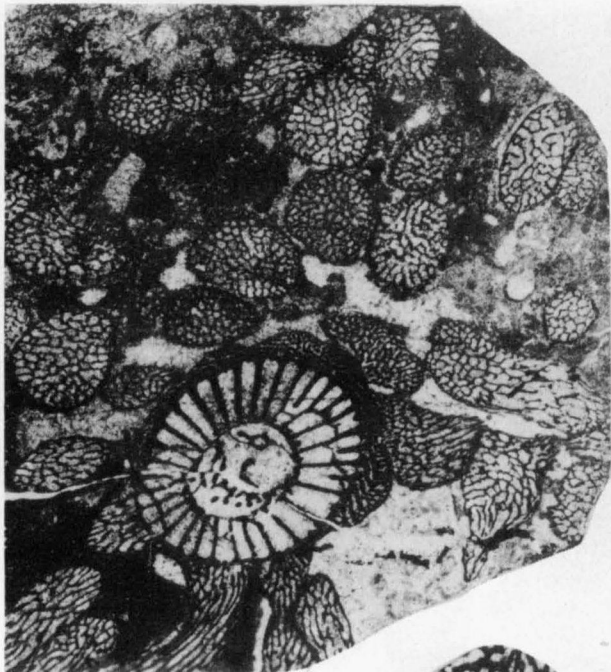
2



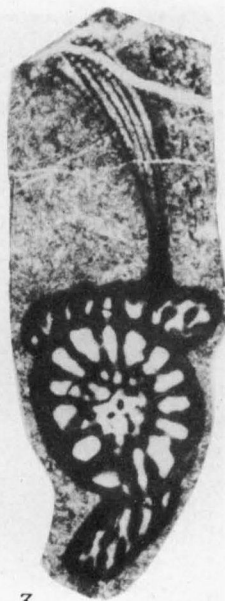
1

3





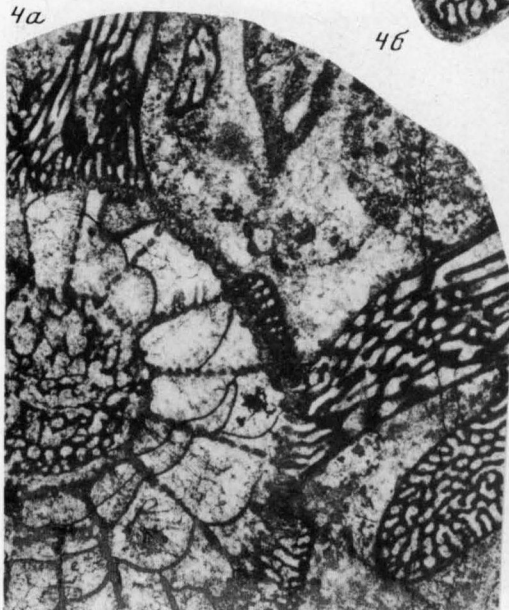
1



3



4б

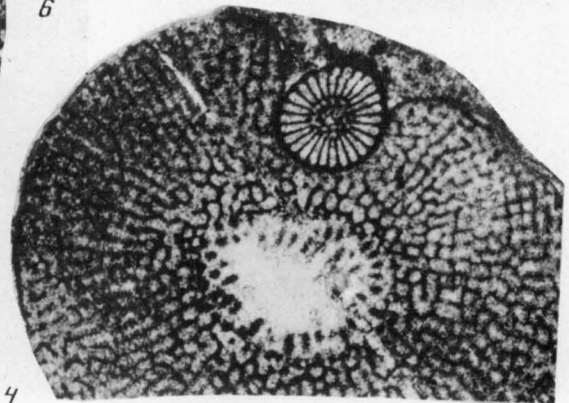
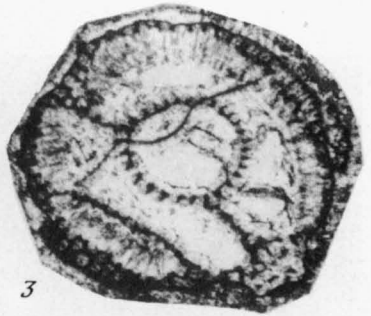
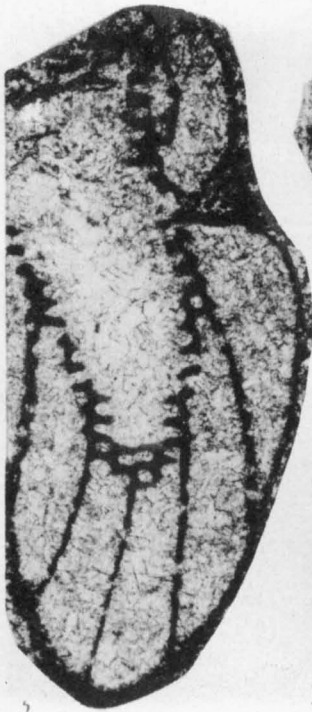
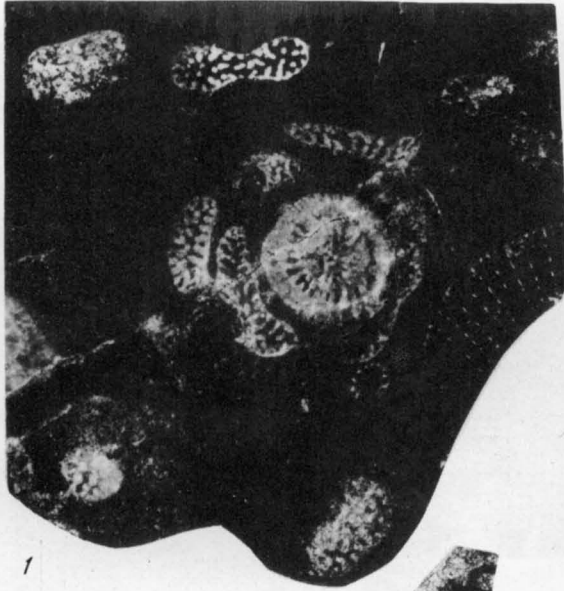


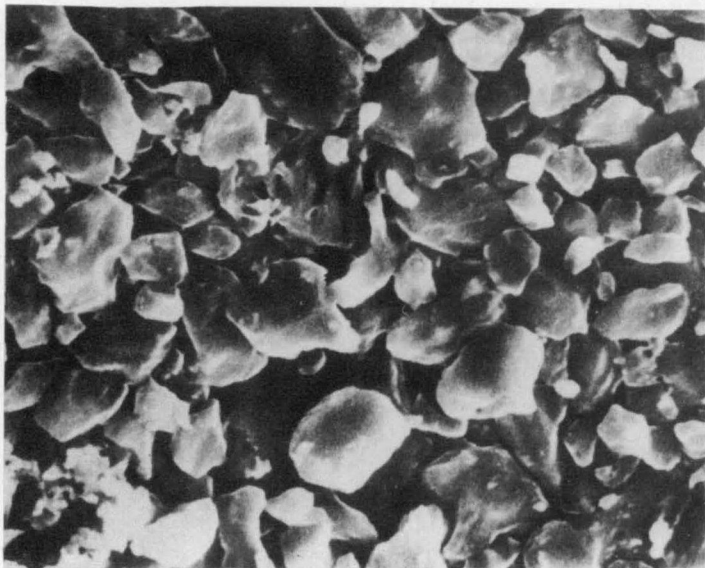
4а



2

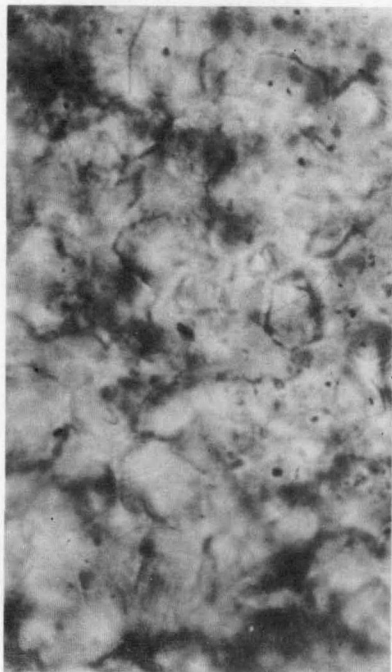




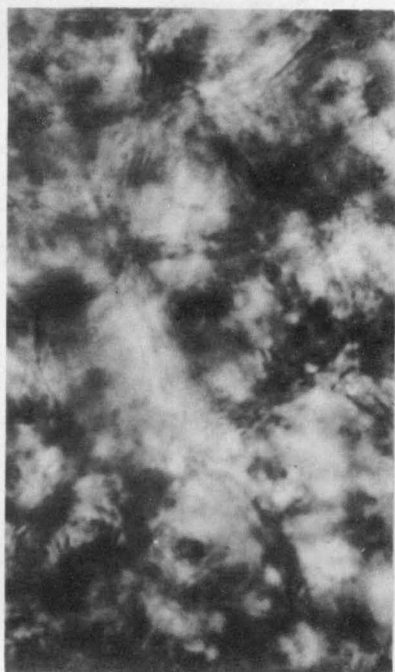


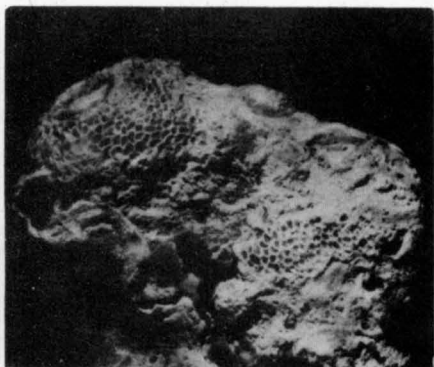
1

2a

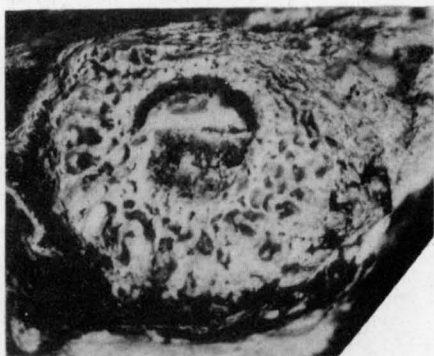


2б

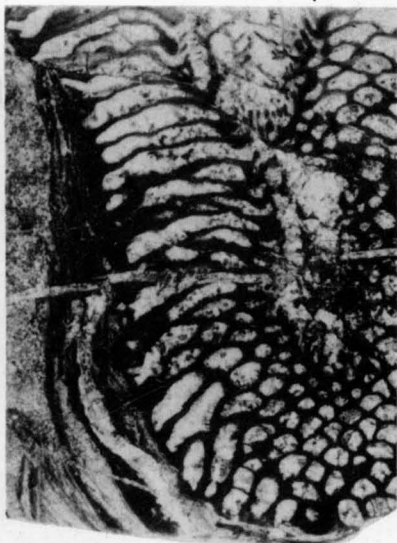




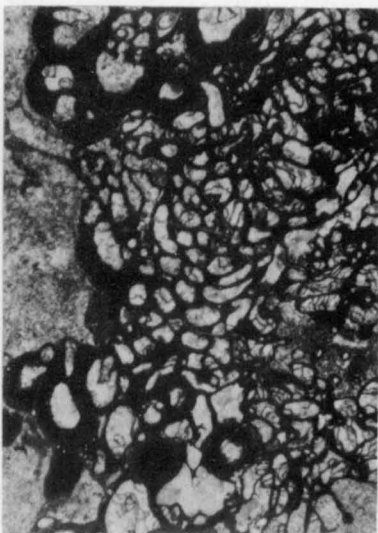
1a



1b



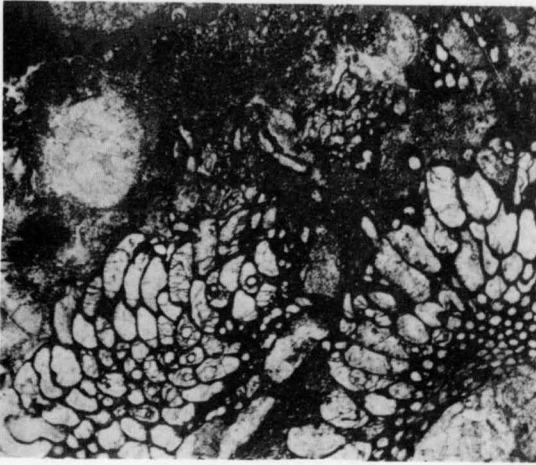
3



2



4

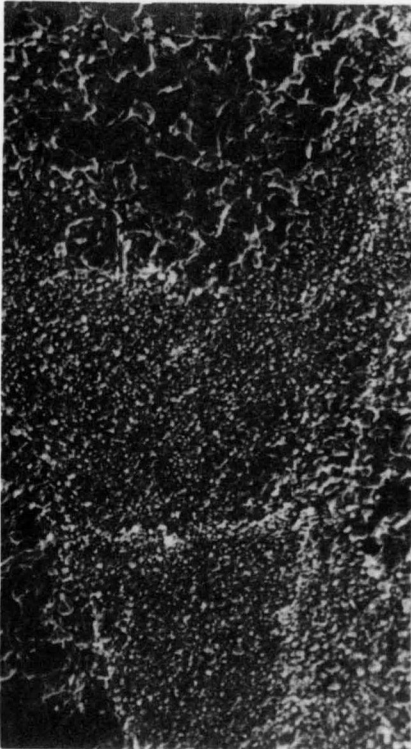


1



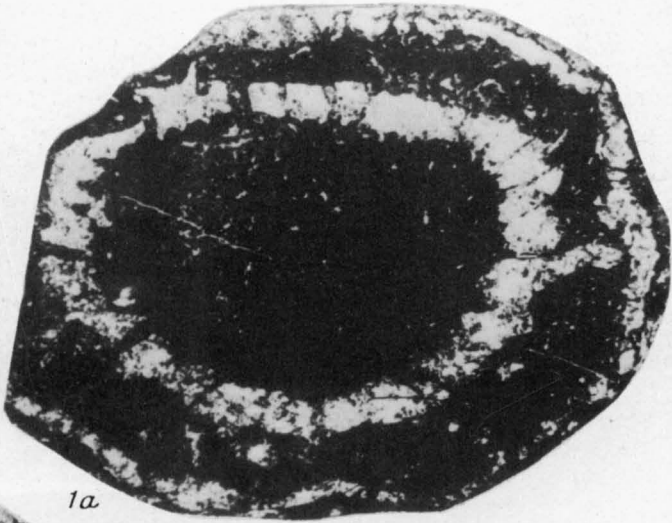
3

2a

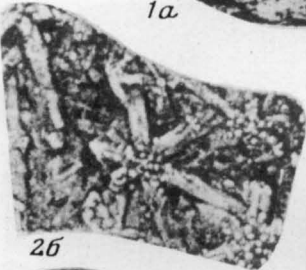


2б

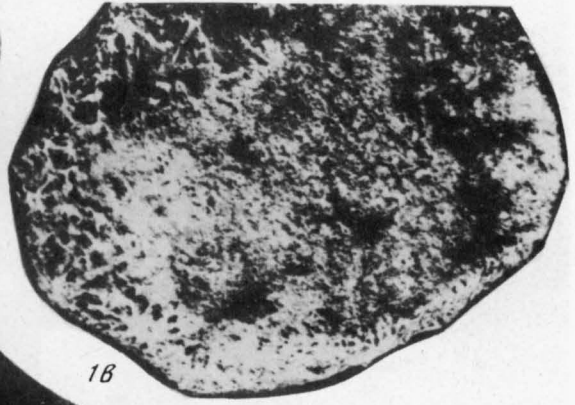




1a



2b



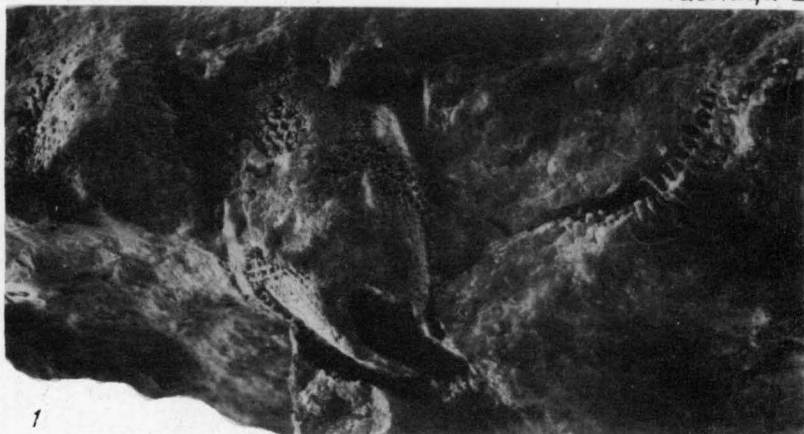
1b



1b



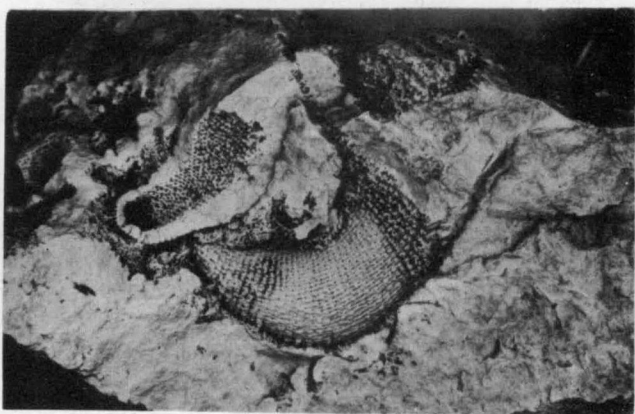
2a



1



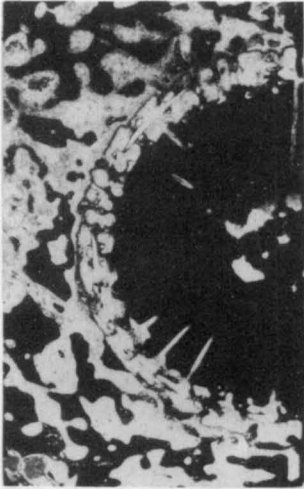
4



2



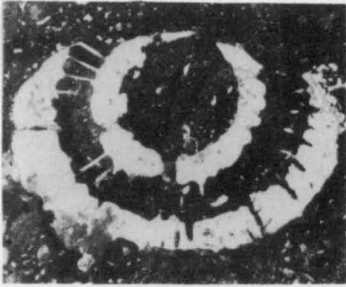
3



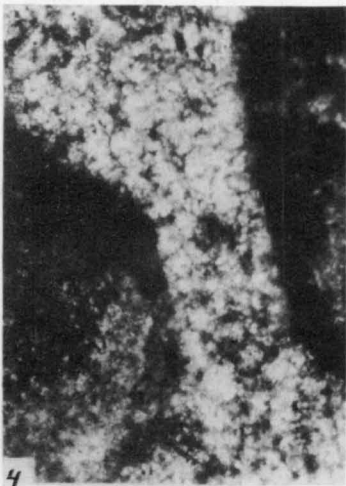
1



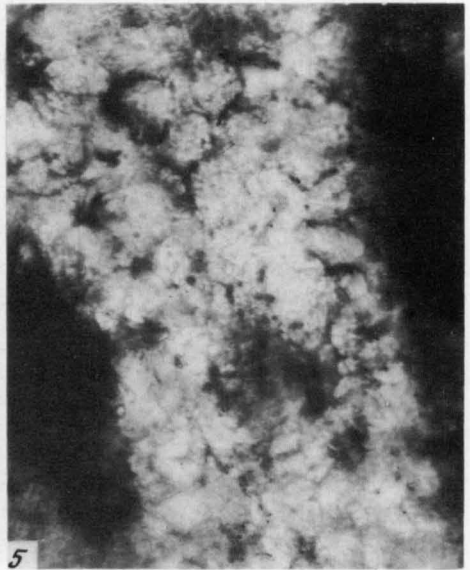
2



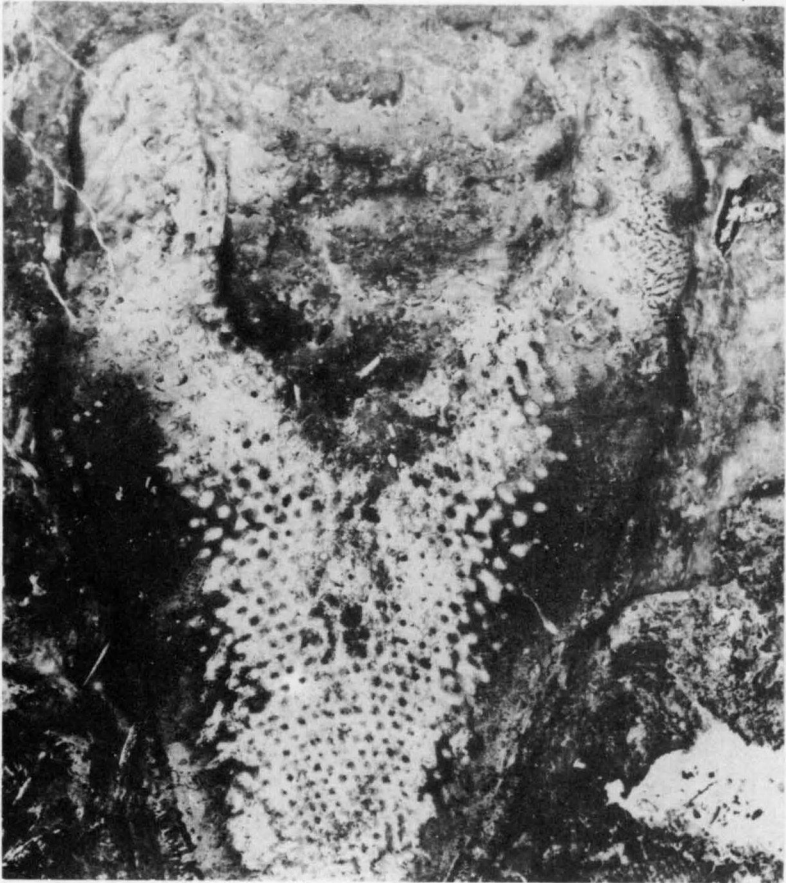
3



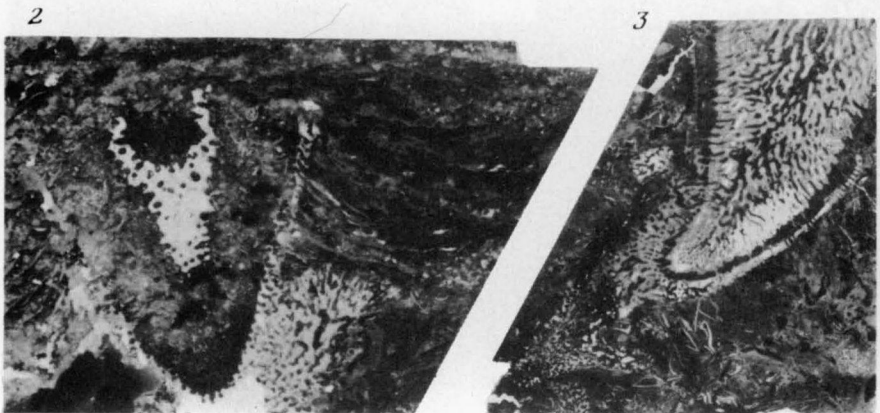
4



5



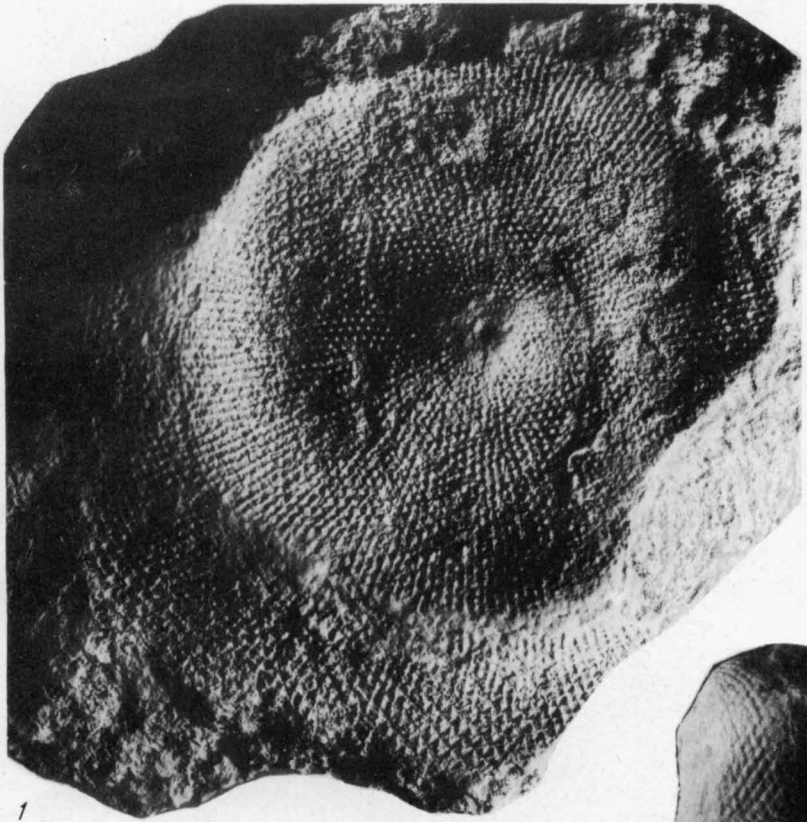
1



2

3



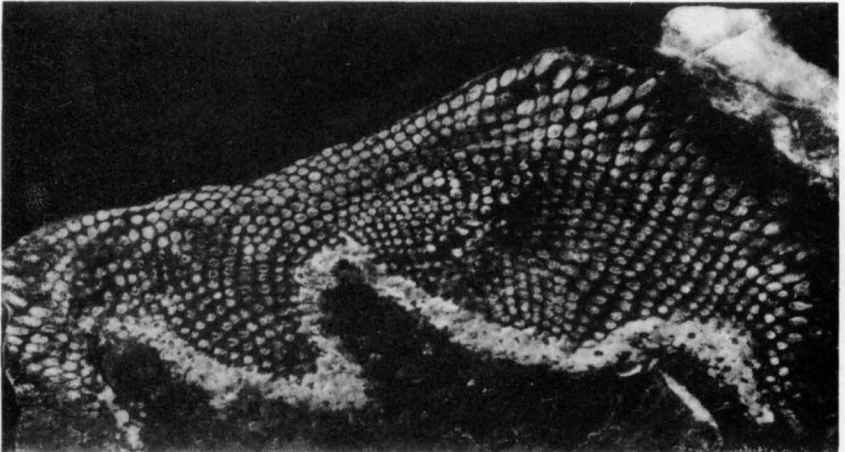


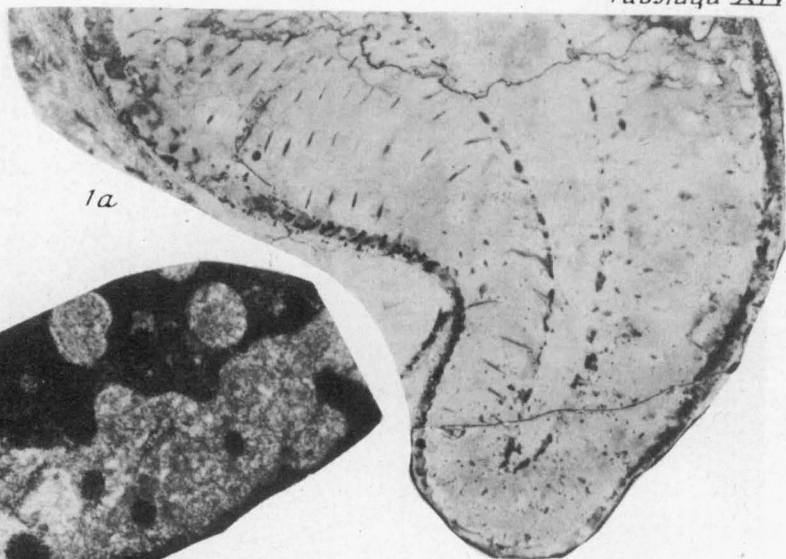
1



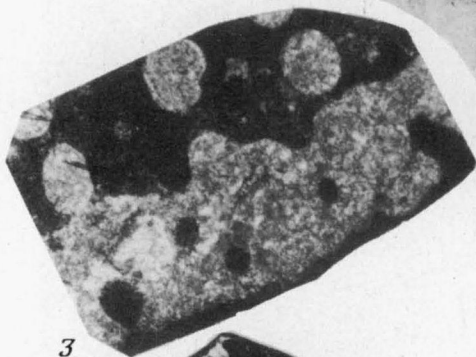
3

2

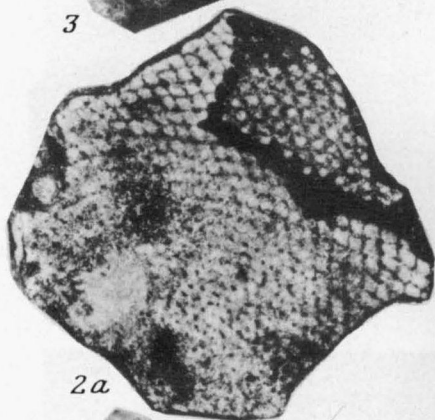




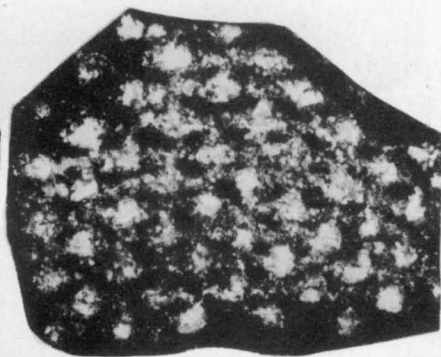
1a



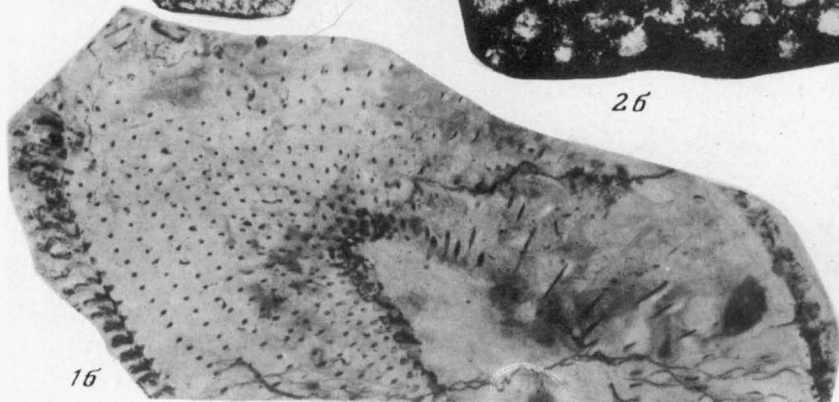
3



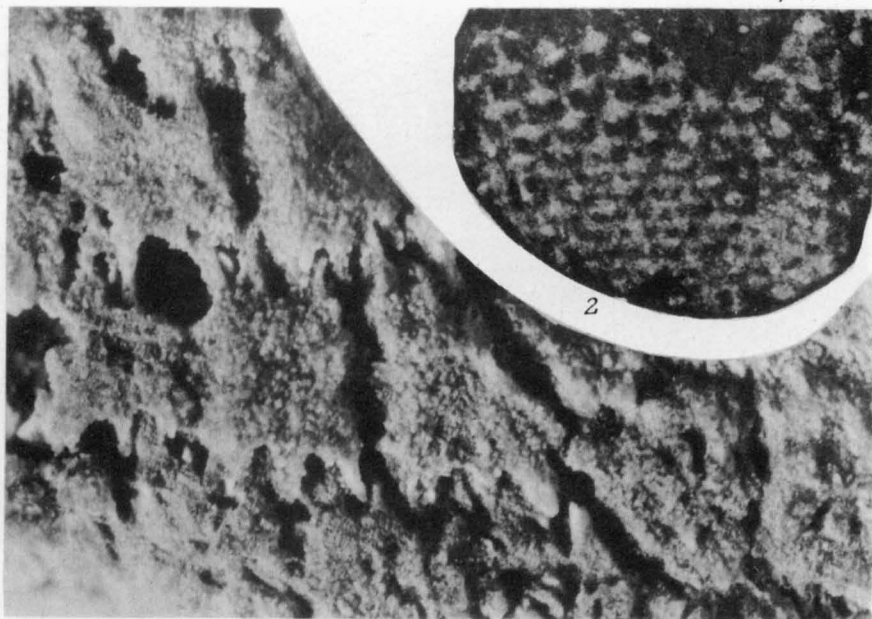
2a



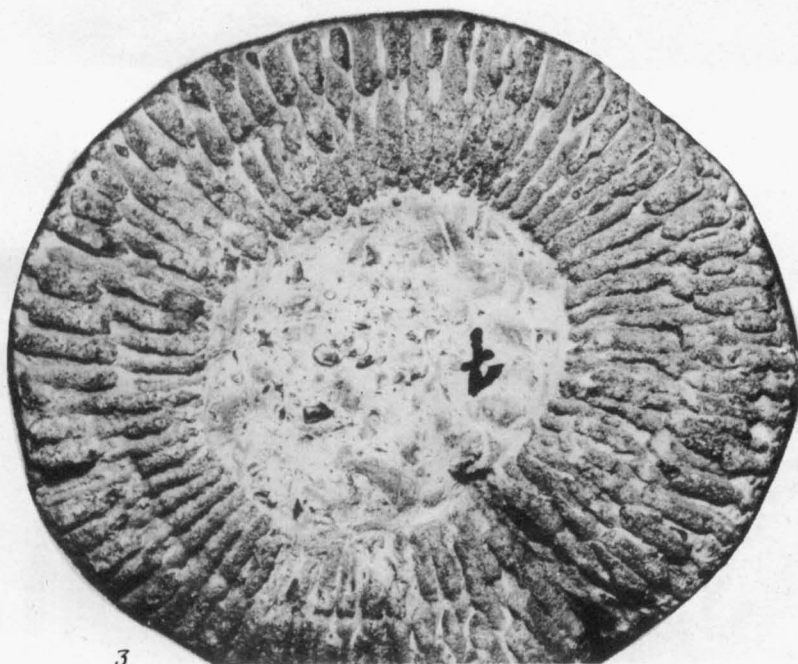
2b



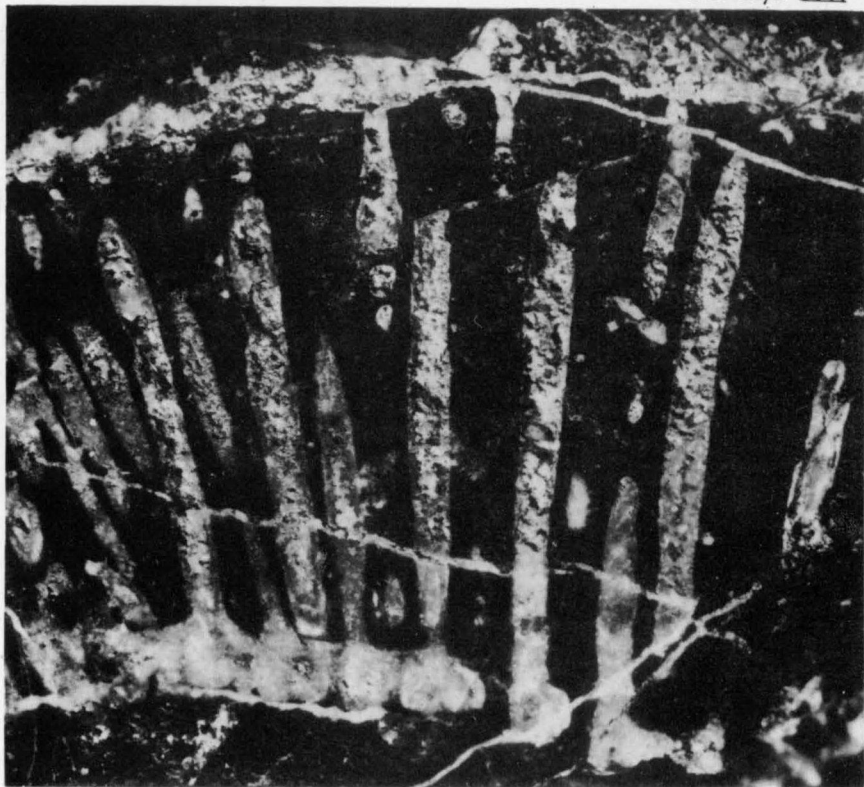
1b



1

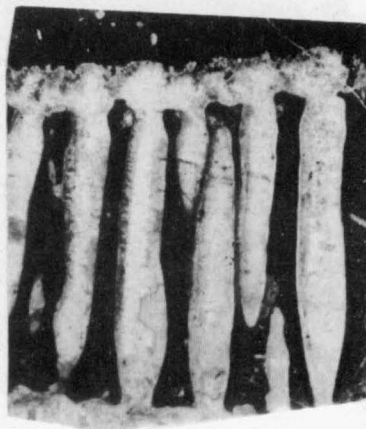


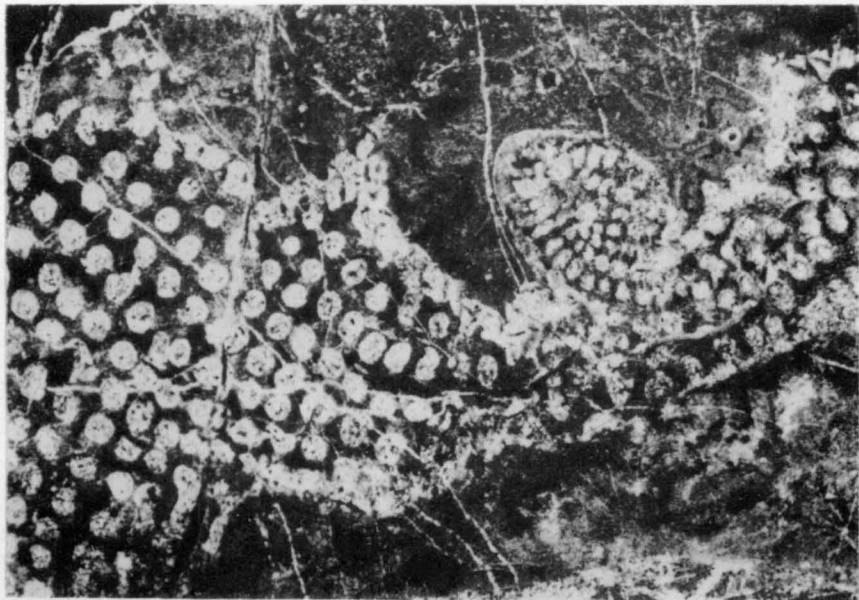
3



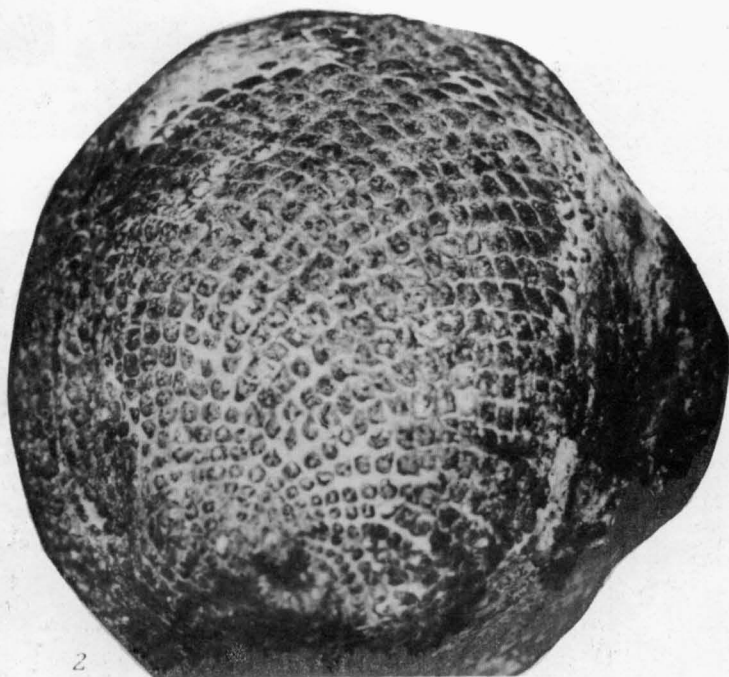
1

3





1



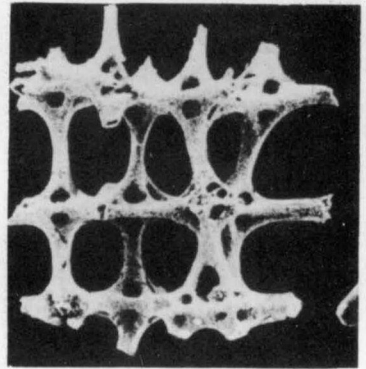
2



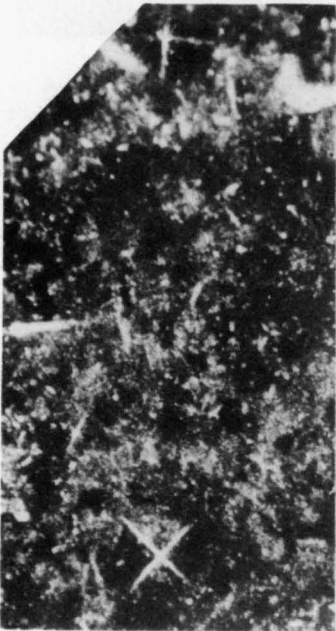
1



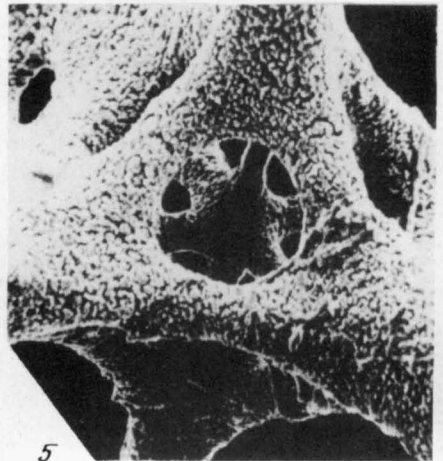
2



4



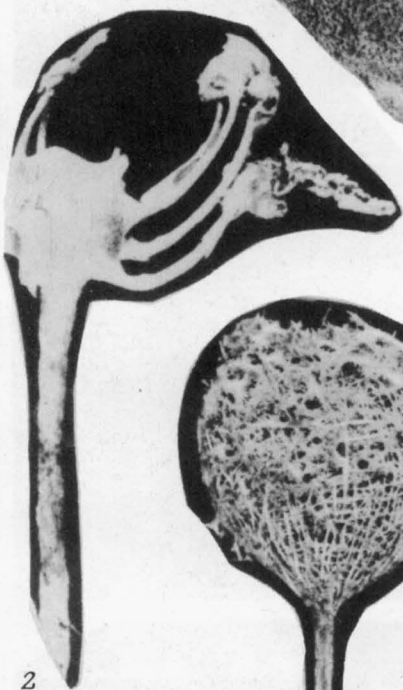
3



5



1



2



6



3



4a



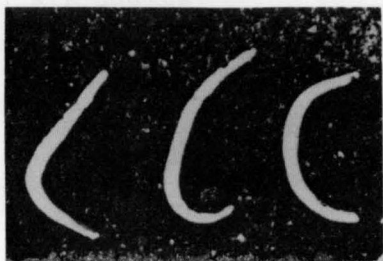
4b



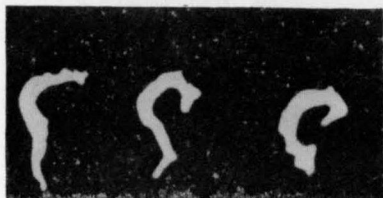
4b



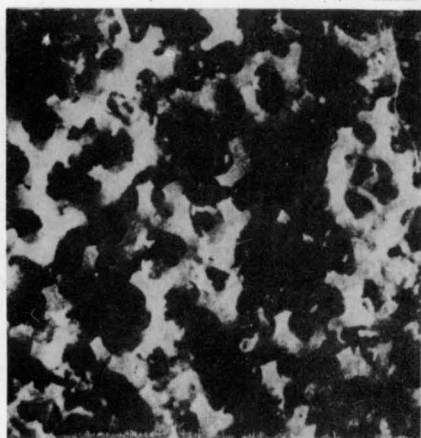
5



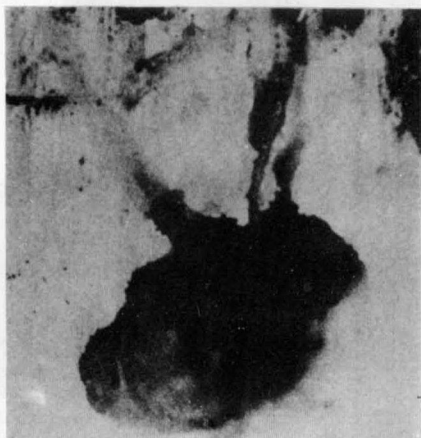
1a



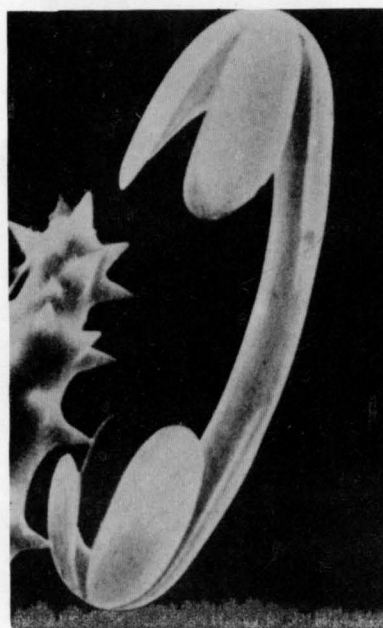
1b



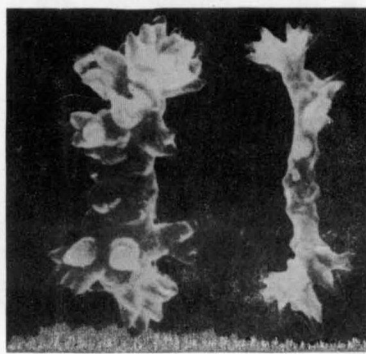
2



3

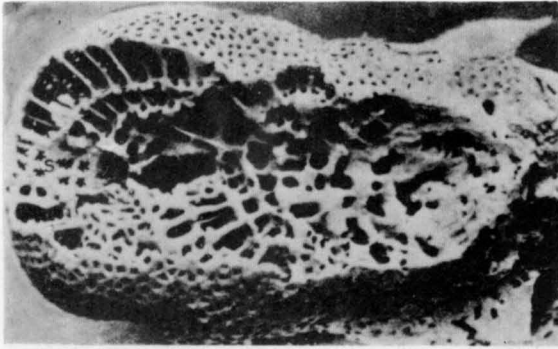


4



5

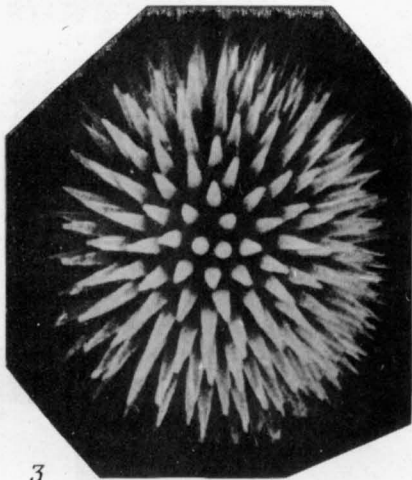




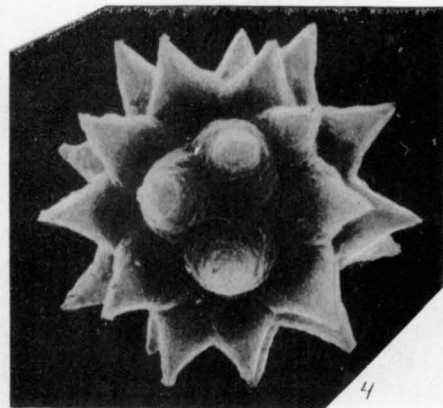
1



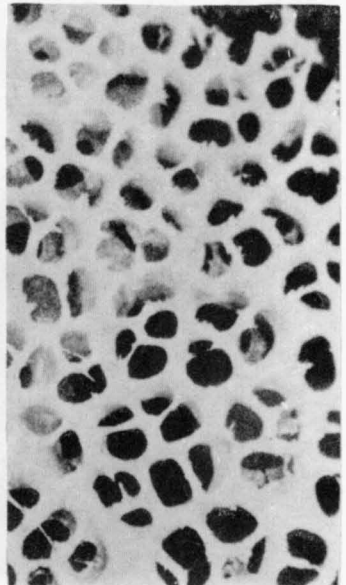
2



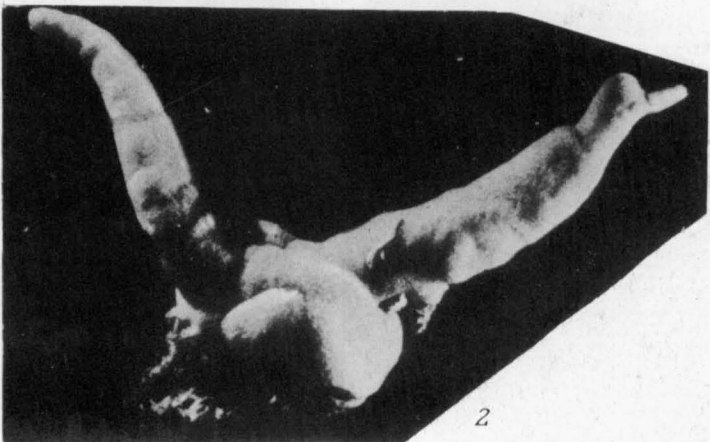
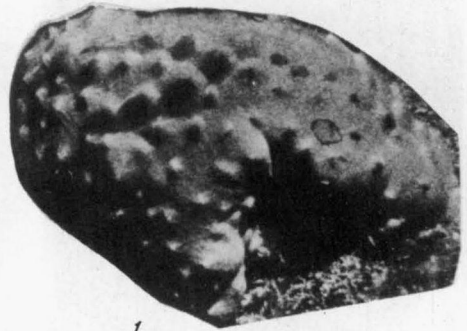
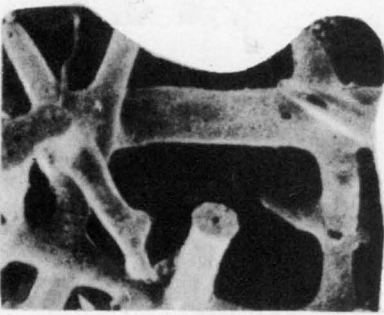
3

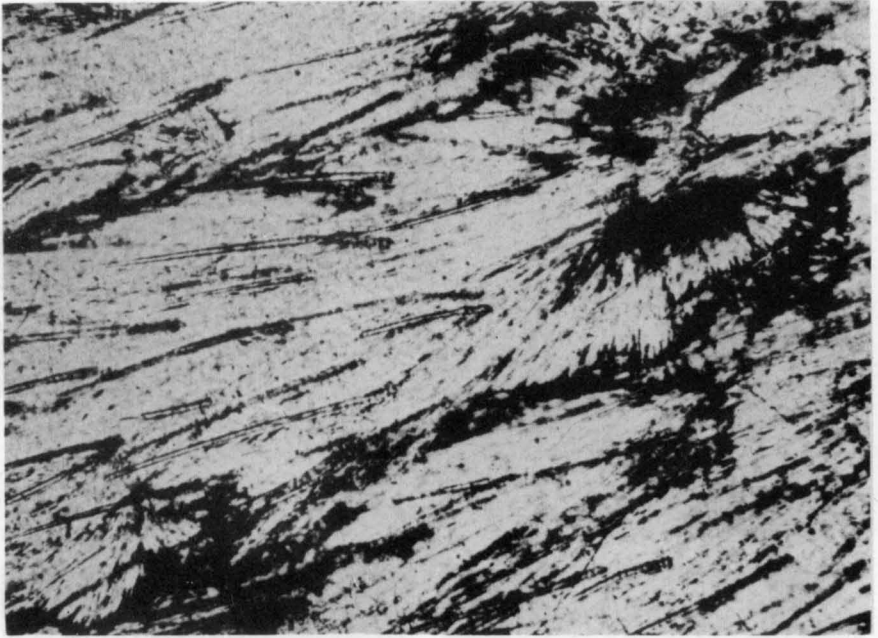


4

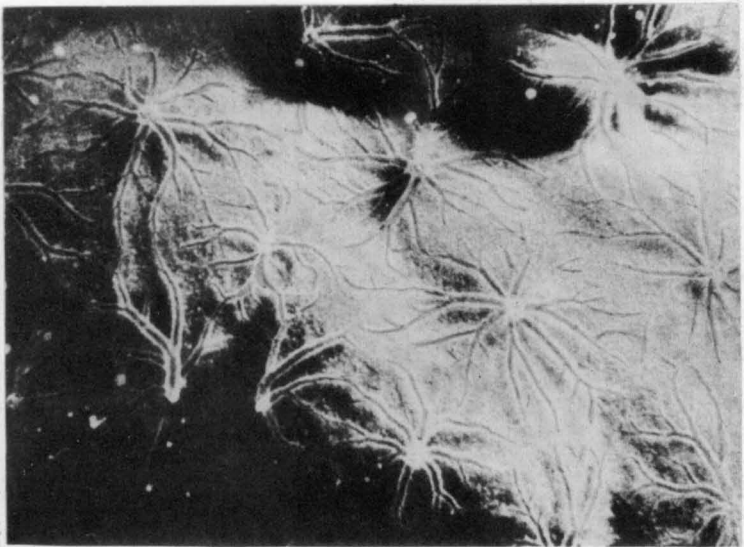


5

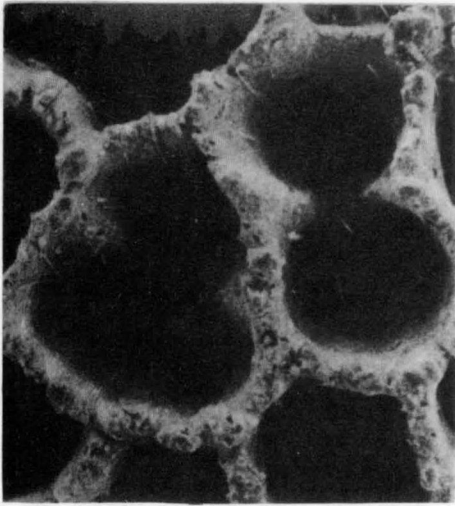




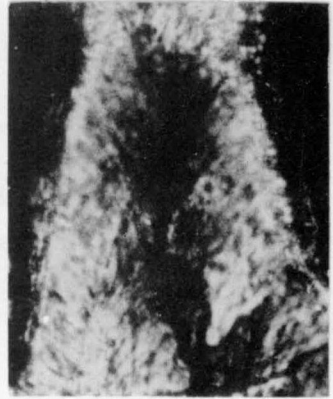
1



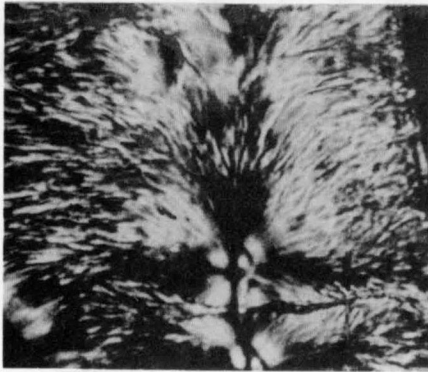
2



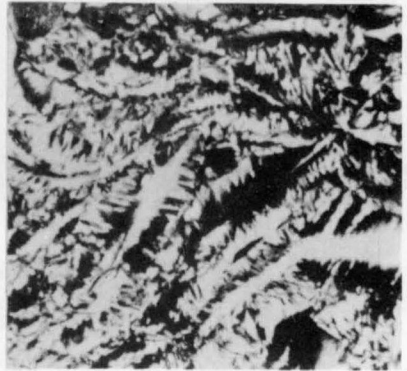
1



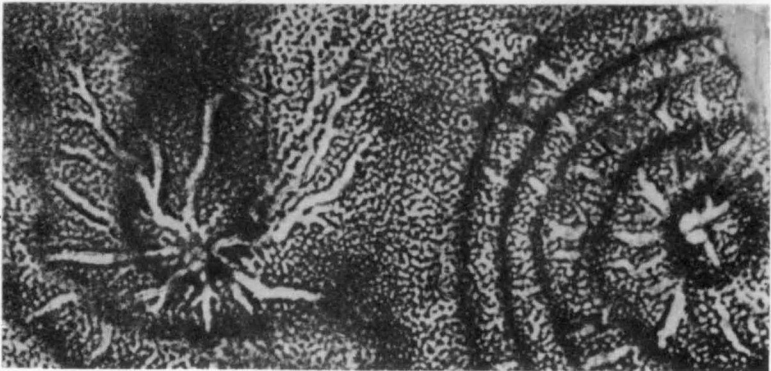
2



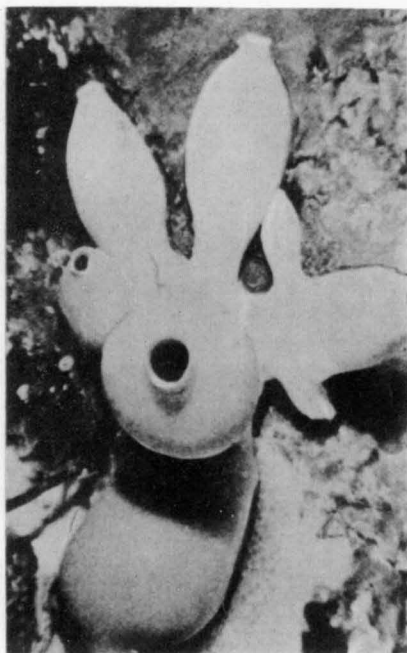
3



4



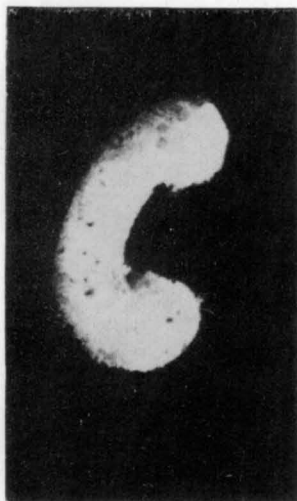
5



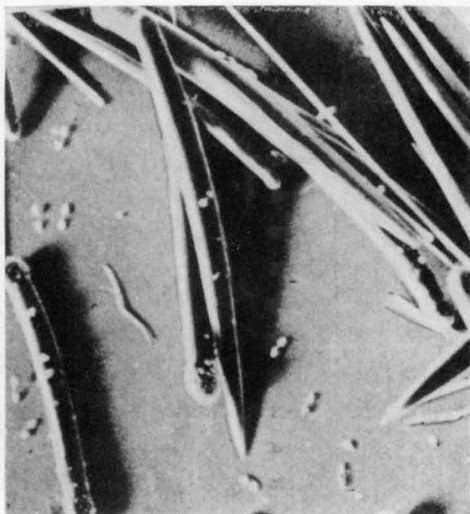
3



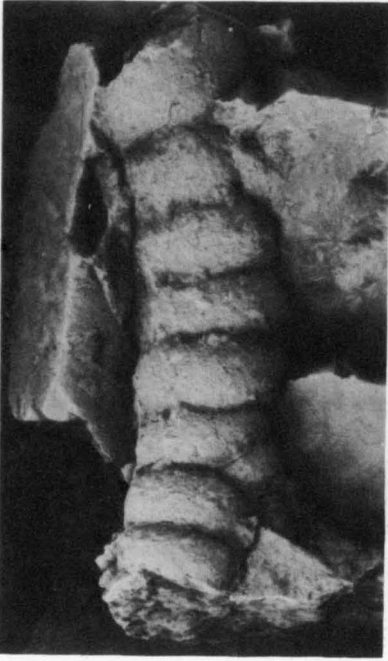
2



1



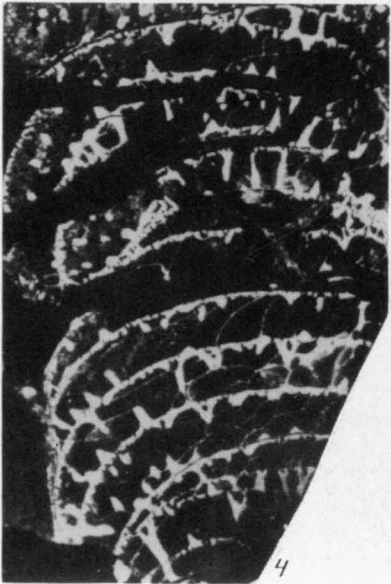
4



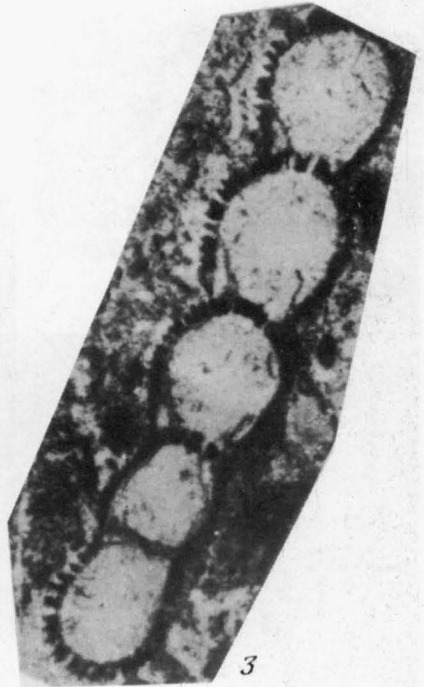
1



2



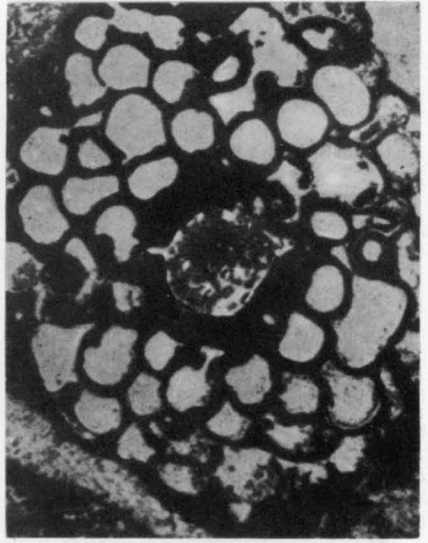
4



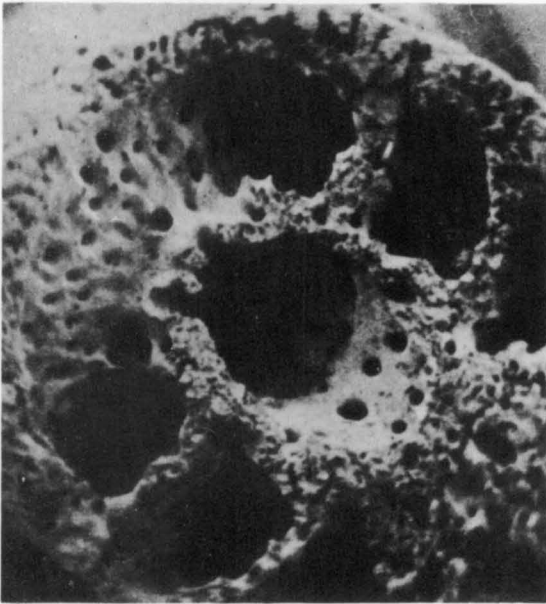
3



1



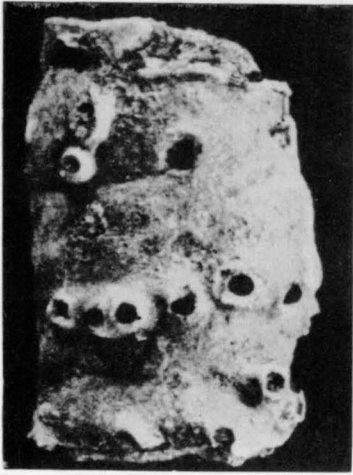
2



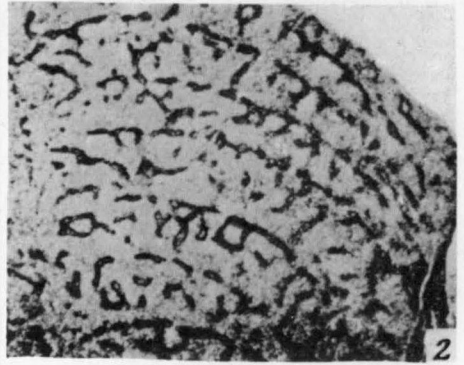
3



4



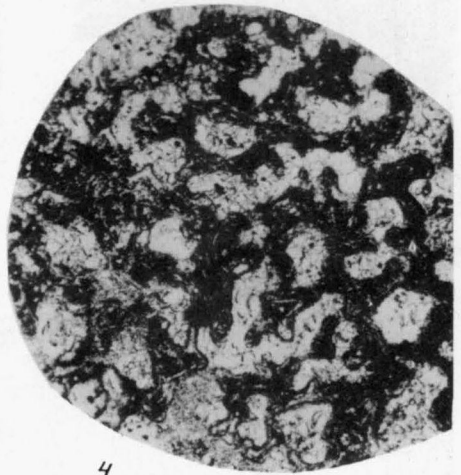
1



2



3a



4

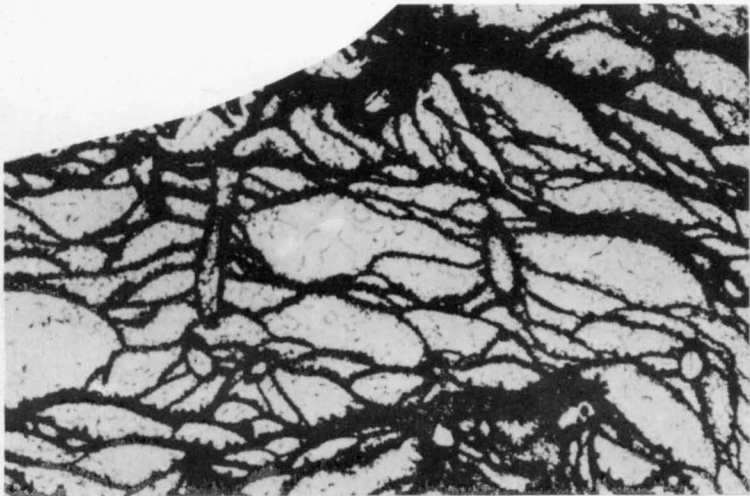


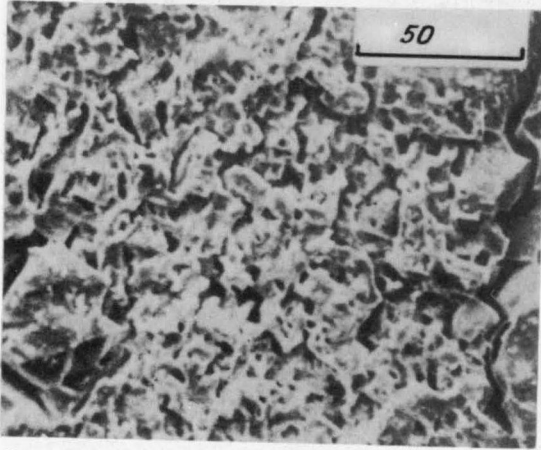
3b



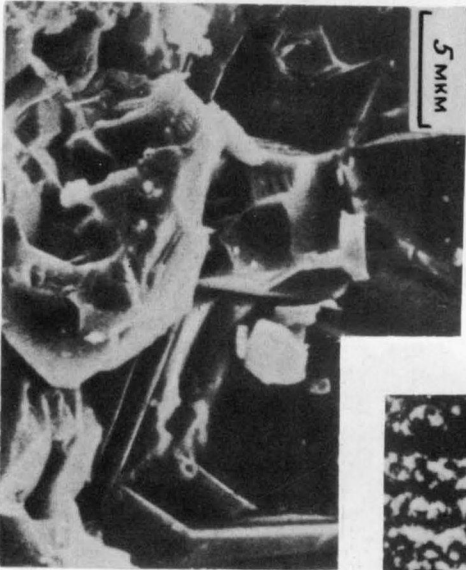
5







2a



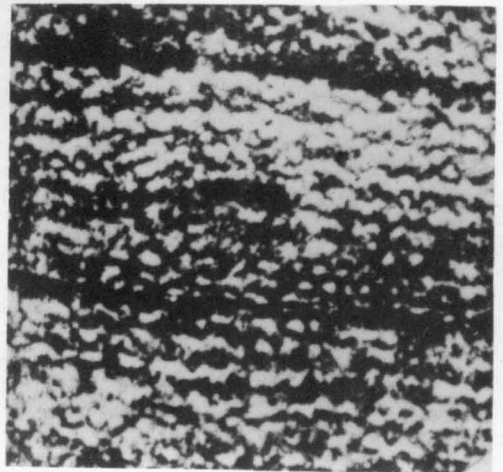
2b



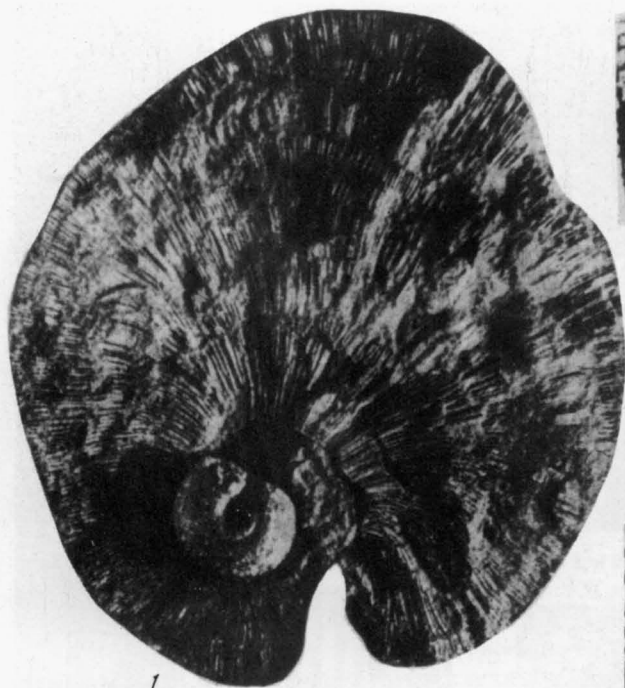
1a



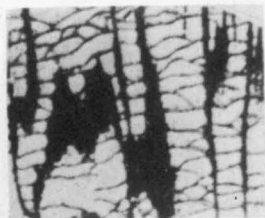
18



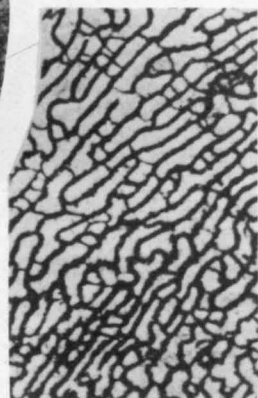
16



1

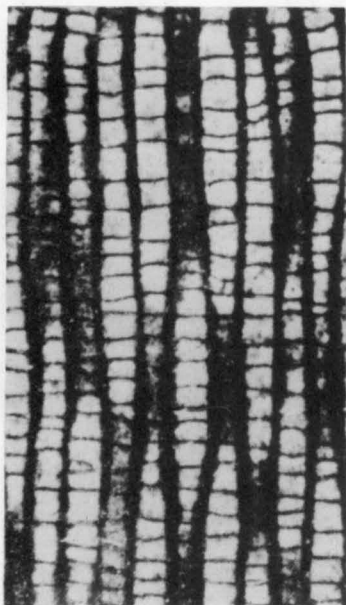


2б

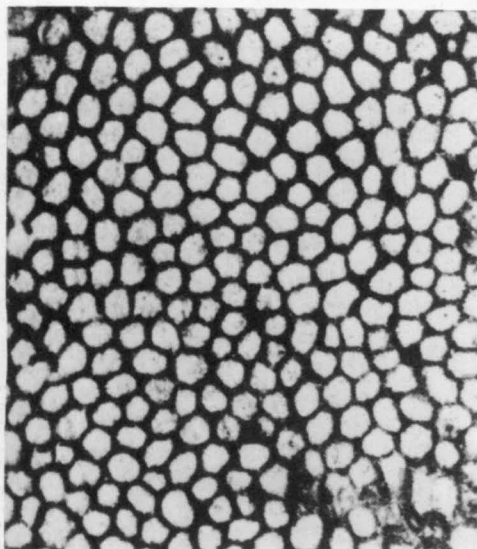


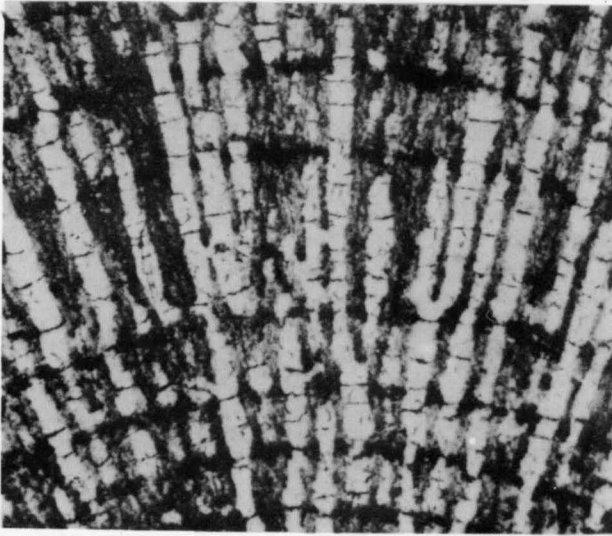
2а

3б

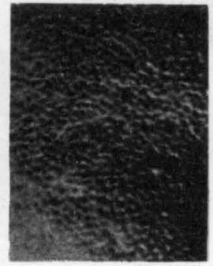


3а

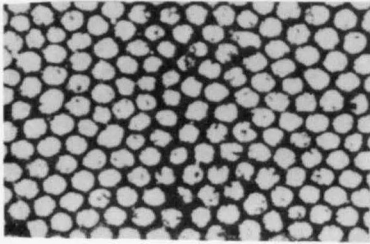




2б



2а



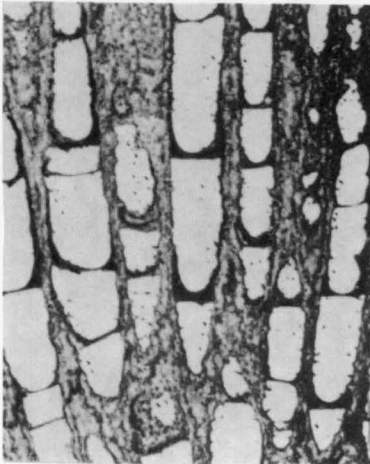
1а



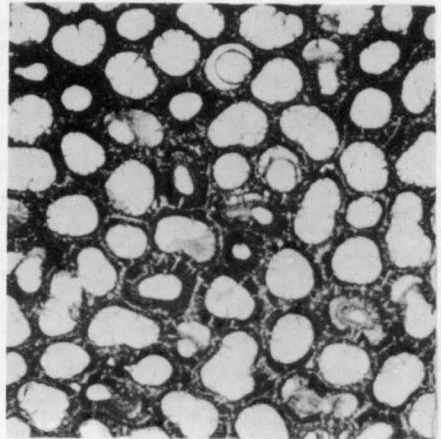
1б



2б



3б



3а

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие ( <i>И.Т. Журавлева, Е.И. Мягкова</i> ).....	3
Г л а в а 1	
Материал и методы исследования ( <i>И.Т. Журавлева, Е.И. Мягкова</i> ).....	6
Г л а в а 2	
Таксоны, относимые к низшим многоклеточным.....	8
Подцарство Archaeata ( <i>И.Т. Журавлева, Е.И. Мягкова</i> ).....	9
Тип Archaeocyatha ( <i>И.Т. Журавлева</i> ).....	10
Подтип Euarchaeocyatha ( <i>И.Т. Журавлева</i> ).....	10
Класс Monocyathea.....	41
Класс Regularia.....	42
Класс Irregularia.....	44
Подтип Aphrosalpingata ( <i>Е.И. Мягкова</i> ).....	50
Класс Aphrosalpingidea.....	56
Тип Receptaculita ( <i>Е.И. Мягкова</i> ).....	58
Класс Radiocyatha ( <i>И.Т. Журавлева, Е.И. Мягкова</i> ).....	64
Класс Soanitida ( <i>Е.И. Мягкова</i> ).....	77
Класс Receptaculida ( <i>Е.И. Мягкова</i> ).....	87
Подцарство Porifera ( <i>И.Т. Журавлева, Е.И. Мягкова</i> ).....	100
Тип Symplasma (класс Hexactinellida) ( <i>И.Т. Журавлева</i> ).....	101
Тип Cellularia ( <i>И.Т. Журавлева</i> ).....	106
Класс Demospongiae.....	107
Класс Sclerospongiae.....	112
Класс Calcarea.....	117
Тип Pharetronita phylum nov. ( <i>И.Т. Журавлева, Е.И. Мягкова</i> ).....	122
Класс Sphinctozoa ( <i>И.Т. Журавлева</i> ).....	123
Класс Inozoa ( <i>И.Т. Журавлева</i> ).....	130
Тип, класс Incertae sedis ( <i>И.Т. Журавлева, Е.И. Мягкова</i> ).....	134
Подкласс Stromatoporata.....	134
Подкласс Chaetetida.....	141
Подцарство не установлено, подраздел Phagocytellozoa ( <i>И.Т. Журавлева, Е.И. Мягкова</i> ).....	145
Тип Placozoa.....	145
Г л а в а 3	
О многоцарственности органического мира ( <i>И.Т. Журавлева, Е.И. Мягкова</i> ).....	146
Г л а в а 4	
Индивидуальность, дивидуальность и колониальность низших многоклеточных.....	155

Глава 5	
К биологии низших многоклеточных (И.Т. Журавлева, Е.И. Мягкова).....	161
Глава 6	
Геологическое значение низших многоклеточных (И.Т. Журавлева, Е.И. Мягкова) .....	181
Положение низших многоклеточных в системе органического мира (И.Т. Журавлева, Е.И. Мягкова).....	190
Заключение .....	194
Литература .....	196
Объяснения к фототаблицам .....	212

## CONTENTS

Preface ( <i>I.T. Zhuravleva, E.I. Miagkova</i> ) .....	3
<b>Chapter 1</b>	
Materials and methods of research ( <i>I.T. Zhuravleva, E.I. Miagkova</i> ) .....	6
<b>Chapter 2</b>	
Taxons referred to the primitive multicellulars .....	8
Subkingdom Archaeata ( <i>I.T. Zhuravleva, E.I. Miagkova</i> ) .....	9
Phylum Archaeocyatha ( <i>I.T. Zhuravleva</i> ) .....	10
Subphylum Euarchaeocyatha ( <i>I.T. Zhuravleva</i> ) .....	10
Class Monocyathea .....	41
Class Regularia .....	42
Class Irregularia .....	44
Subphylum Aphrosalpingata ( <i>E.I. Miagkova</i> ) .....	50
Class Aphrosalpingidea .....	56
Phylum Receptaculita ( <i>E.I. Miagkova</i> ) .....	58
Class Radiocyatha ( <i>I.T. Zhuravleva, E.I. Miagkova</i> ) .....	64
Class Soanitida ( <i>E.I. Miagkova</i> ) .....	77
Class Receptaculida ( <i>E.I. Miagkova</i> ) .....	87
Subkingdom Porifera ( <i>I.T. Zhuravleva, E.I. Miagkova</i> ) .....	100
Phylum Symplasma (class Hexactinellida) ( <i>I.T. Zhuravleva</i> ) .....	101
Phylum Cellularia ( <i>I.T. Zhuravleva</i> ) .....	106
Class Demosporingiae .....	107
Class Sclerosporingiae .....	112
Class Calcarea .....	117
Phylum Pharetronita phylum nov. ( <i>I.T. Zhuravleva, E.I. Miagkova</i> ) .....	122
Class Sphinctozoa ( <i>I.T. Zhuravleva</i> ) .....	123
Class Inozoa ( <i>I.T. Zhuravleva</i> ) .....	130
Phylum, class Incertae sedis ( <i>I.T. Zhuravleva, E.I. Miagkova</i> ) .....	134
Subclass Stromatoporata .....	134
Subclass Chaetetida .....	141
Subkingdom not established, superdivision Phagocytellozoa ( <i>I.T. Zhuravleva, E.I. Miagkova</i> ) .....	145
Phylum Placozoa .....	145
<b>Chapter 3</b>	
On polykingdoms of the organic world ( <i>I.T. Zhuravleva, E.I. Miagkova</i> ) .....	146
<b>Chapter 4</b>	
Individuality, dividuality and coloniality of the primitive multicellulars .....	155

C h a p t e r 5	
On the biology of the primitive multicellulars ( <i>I.T. Zhuravleva, E.I. Miagkova</i> ) . . . . .	161
C h a p t e r 6	
Geological significance of the primitive multicellulars ( <i>I.T. Zhuravleva, E.I. Miagkova</i> ) . . .	181
C h a p t e r 7	
Position of the primitive multicellulars in the system of the organic world ( <i>I.T. Zhuravleva, E.I. Miagkova</i> ) . . . . .	190
Conclusions ( <i>I.T. Zhuravleva, E.I. Miagkova</i> ) . . . . .	194
Literature . . . . .	196
Notes on plates . . . . .	212



Инесса Тихоновна Журавлева  
Елизавета Ивановна Мягкова  
**НИЗШИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ  
ФАНЕРОЗОЯ**

*Труды, вып. 695*

*Утверждено к печати  
Институтом геологии и геофизики  
имени 60-летия Союза ССР  
Сибирского отделения Академии наук СССР*

Редактор *И.С. Сидоров*  
Редактор издательства *Е.Ю. Федорова*  
Художественный редактор *М.Л. Храмцов*  
Технический редактор *Г.И. Астахова*  
Корректор *О.А. Разуменко*

Набор выполнен в издательстве  
на электронной фотонаборной системе

ИБ N 34786

Подписано к печати 04.03.87. Т — 06050  
Формат 60×90 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офсетная N1  
Гарнитура Таймс. Печать офсетная  
Усл.печ.л. 14,0+2,0 вкл. Усл.кр.-отт. 16,3. Уч.-изд.л.19,9  
Тираж 600 экз. Тип.зак. 1217. Цена 3р.10к.

Ордена Трудового Красного Знамени  
издательство "Наука"  
117864 ГСП-7, Москва В-485  
Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени  
1-я типография издательства "Наука"  
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

В настоящее время недостаточно исследован столь важный этап в истории органического мира как переход от одноклеточности к многоклеточности, занявший большой интервал времени. Это создает значительные затруднения при решении общих вопросов эволюции и системы органического мира. Частичному выполнению этого пробела и посвящается настоящая работа, использующая палеонтологический и современный материал, позволяющий расширить представление об этапе перехода от одноклеточных организмов к многоклеточным; при этом предлагается гипотеза о самостоятельном царстве низших многоклеточных.

