

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Геологический факультет
Кафедра палеонтологии

А.Ю. Розанов, Н.А. Скорлотова

ПРАВИЛЬНЫЕ АРХЕОЦИАТЫ

Учебно-методическое пособие

Москва
ПИН РАН
2013

Утверждено к печати Ученым советом Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН

А.Ю. Розанов, Н.А. Скорлотова. Правильные археоциаты. Учебно-методическое пособие. Москва, ПИН РАН, 2013. 55 с., 56 илл., приложение, 2 таблицы, 3 фототаблицы. ISBN 978-5-903825-33-2.

Приведены основные сведения о типе Archaeocyatha, дан исторический обзор важнейших этапов изучения археоциат и систематика правильных археоциат. Подробно изложены базовые принципы морфологической конструкции, индивидуальное и историческое развитие правильных археоциат, разобраны сложные вопросы эволюции этой группы. Показано географическое и геологическое распространение родов и семейств. В приложении даются особенности морфологии неправильных археоциат и сравнение онтогенетического развития этих двух групп. Предназначено для старших курсов и магистрантов геологических и биологических специальностей.

Ответственный редактор Е.Б. Наймарк

Введение	4
Исторический обзор	4
О разделении Regulares и Irregulares	6
Систематика правильных археоциат	6
Система правильных археоциат	7
Таблица гомологических рядов	8
Основные особенности морфологии правильных археоциат	10
Типы колоний	10
Форма и строение кубков	10
Типы наружной стенки	12
Стенки с простой пористостью	12
Стенки с тумулами	14
Стенки с козырьками, каналами и дополнительными образованиями	14
Стенки с дополнительными оболочками	16
Внутренняя стенка	18
Стенки с простой пористостью	18
Стенки с козырьками и чешуями	18
Кольцевые стенки	20
Стенки с каналами (не сообщающимися и сообщающимися)	20
Стенки с тумулами и дополнительными оболочками	23
Комбинированные стенки	23
Элементы интерваллюма	24
Стержни	24
Перегородки	24
Синаптикулы и интерсептальные пластины	26
Днища	26
<i>Пластинчатые днища (простые)</i>	26
<i>Гребенчатые днища</i>	30
<i>Синаптикульные днища</i>	30
Структуры верхнего края кубка	31
Пузырчатая ткань и стереоплазма	31
Гистология скелета археоциат	32
Явление гетерохронии	33
Пути морфогенетических преобразований	34
Олигомеризация	34
Компенсация	36
Гомологическая изменчивость	36
Геологическое и географическое распространение	38
Стратиграфическое распространение правильных археоциат в различных районах мира	39
Список рекомендуемой литературы	40
Приложение. Особенности морфологии неправильных (тениальных) археоциат	42
Онтогенез кубка. Сравнительная характеристика онтогенетического развития правильных и неправильных археоциат (по И.Т. Журавлёвой, 1960)	44
Фототаблицы и объяснения к ним	49

ВВЕДЕНИЕ

Начало раннего кембрия стало рубежом появления у многих организмов скелета. Часть организмов обзавелась кремневым скелетом – губки, у некоторых появился фосфатный скелет – зоопроблематики: хиолительминты, томмотииды, а у остальных организмов возник известковый наружный скелет – это моллюски и археоциаты.

Археоциаты – морские донные организмы, совместно с типом губки включены в подцарство Parazoa (примитивные многоклеточные), противопоставляемые Eumetazoa – многоклеточным с тканевым строением.

Археоциаты составляли основную часть неподвижного бентоса раннего кембрия и являлись первыми животными-рифостроителями (точнее – биогермостроителями).

Биогермы¹ раннего кембрия располагались на небольшой глубине, были построены археоциатами и водорослями с включениями некоторых других организмов.

Археоциаты были весьма широко распространены в раннекембрийских морях и очень быстро эволюционировали, поэтому по их остаткам можно достаточно точно определить геологический возраст вмещающих пород. Появившись в начале томмотского века, археоциаты достигли наибольшего разнообразия в атабанском и ботомском веках. Большая их часть, относимая к правильным археоциатам, вымерла к концу тойонского века, и лишь один род неправильных археоциат дожил до позднего кембрия.

Археоциат изучают в шлифах, пришлифовках, с помощью химического препарирования образцов и томографии.

ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР

Археоциаты изучаются более 150 лет. Первая их находка была сделана горным инженером Н. Меглицким в России на р. Лене в 1850 г. у устья р. Синеи, однако в то время эта находка была признана

¹ Биогерм – известковый нарост на дне водоема, образованный прикрепленными организмами, сохраняющими после своей смерти прижизненное положение (кораллами, мшанками, губками, червями, фораминиферами, археоциатами, а также цианобактериями и красными водорослями) (Геологический словарь, М.: Недра, 1978).

остатками *Calamites cannaeformis*. Так как *Calamites* характерен для каменноугольных отложений, то и породы на р. Синеи посчитали каменноугольными.

В 1861–1865 гг. Э. Биллингс (Billings) открыл археоциат на полуострове Лабрадор (Северная Америка). Он определил их как кораллы силурийского возраста и описал род *Archaeocyathus* с двумя видами *A. atlanticus* и *A. profundus*.

В период 1868–1907 гг. ученые из разных стран: Ф.Б. Мик (Meek, 1869), Г. Бергерон (Bergeron, 1887), Р.Д. Этеридж (Etheridge, 1890) нашли и описали новые роды и виды археоциат из Австралии, Северной Америки, Франции (Черные горы). Примерно в 1880 г. на острове Сардиния археоциаты были обнаружены и описаны профессором Г. Менежини (Meneghini). Первую работу по сибирским археоциатам выполнил Э. Толль (Toll, 1899).

Начало XX в. ознаменовалось появлением работ Т.Г. Тэйлора (Taylor), Бедфордов (R. Bedford, W.R. Bedford, J. Bedford), В.И. Окулича (Okulich), А.Г. Вологодина, П.С. Краснопеевой, В. Симона (Simon) и др. В их работах не только дано описание разнообразия археоциат разных районов, но и предложены первые систематики. Так, Тэйлор (Taylor, 1910) в своей работе «Археоциаты из кембрия Южной Австралии», помимо подробного разбора вопросов морфологии археоциат и описания новых видов и родов, сделал первую попытку отделить правильных археоциат от неправильных.

В 1928 г. у Вологодина вышла работа, посвященная морфологии скелета археоциат из кембрия Сибири. Он присоединил к установленным пяти семействам еще два новых. Вологдин придерживался существовавшей на тот момент классификации Тэйлора (Taylor, 1910), и разделял археоциат условно на правильных и неправильных. В тридцатые-сороковые годы Вологдин описал археоциат из многочисленных местонахождений кембрия Сибири, Казахстана, Кавказа, исследовал возрастные (онтогенетические) изменения археоциат и построил филогенетические схемы на основе онтогенетических данных.

Работу по систематике археоциат вел и В.И. Окулич – крупнейший специалист по археоциатам Северной Америки. Он выделил археоциат в отдельный тип (Treatise on Invertebrate Paleontology, Part E, Archaeocyatha and Porifera, 1955).

В Австралии с 1934 по 1939 гг. большую работу по изучению археоциат провели Бедфорды (Bedfords). Они описали ряд новых родов и видов, выделили семейства и отряды. Кроме того, Бедфорды одними из первых уделили пристальное внимание онтогенетическому развитию археоциат.

В 1949–1954 гг. археоциаты изучались в Палеонтологическом институте АН СССР И.Т. Журавлёвой, впоследствии ставшей родоначальницей мощной российской школы археоциатчиков и создавшей фундамент системы археоциат. Журавлёва воспитала большое количество учеников, внесших впоследствии немалый вклад в изучение этой группы.

В 1949–1950 гг. Журавлёва изучала коллекции археоциат с восточного склона Кузнецкого Алатау, собранные Вологдиным, О.К. Полетаевой и другими исследователями, результатом этой работы стали монография и ряд статей (1949, 1951в, 1955б).

В 1960 г. вышла капитальная работа Журавлёвой – ее докторская диссертация, посвященная археоциатам нижнего кембрия Сибирской платформы. В этой работе она подробно разбирает вопросы систематики, стратиграфического и геологического распространения археоциат в кембрийских отложениях Сибири, четко обозначает значение археоциат для стратиграфии кембрия.

В период с 1960 по 1979 гг. российскими палеонтологами было опубликовано большое количество монографий и сборников, посвященных морфологии, биологии и стратиграфии археоциат, собран большой фактический материал. В Западно-Сибирском геологическом управлении вела свои работы П.С. Краснопеева (1937, 1941, 1947, 1953, 1955 и 1959 и др.). Она описала новые роды и виды археоциат, сопоставила комплексы окаменелостей, собрала богатейшие коллекции археоциат Усинского месторождения (Алтае-Саянский регион). В Иркутском геологическом управлении изучением археоциат занимался В.В. Латин (1953), а в Дальневосточном филиале АН СССР В.Н. Яковлев (1956). В Красноярском геологическом управлении археоциат изучал В.М. Ярошевич (1957). В Палеонтологическом институте Ю.И. Воронин и В.Д. Фонин посвятили ряд работ исследованию правильных и неправильных археоциат (1975, 1980, 1982, 1988).

В период активного изучения нижнекембрийских отложений вышли статьи

Д. Хилл, Д.И. Грэвстока и Д. Гриффита, добавившие к существовавшим таксономическим спискам археоциат множество австралийских представителей (Hill, 1964, 1972; Gravestock, 1984; Griffith, 1974).

Е.Н. McKee (1963) в своей работе детально описал морфологические изменения, происходящие в процессе онтогенеза археоциат. Он также сделал попытку разделить их на два рода *Ethmophyllum* и *Ajascyathus* на основании сложной структуры внутренней стенки.

В 1965 г. Хилл (Hill, 1965) опубликовала сведения об археоциатах, найденных в Антарктиде в ходе Трансантарктической экспедиции.

Начиная с первой попытки систематизации археоциат (Taylor, 1910), последующее совершенствование их системы так или иначе строилось на основе анализа гомологической изменчивости их признаков (Simon, 1939; Краснопеева, 1955; Вологдин, 1956 и др.; Журавлёва, 1960; Debrenne, 1964 и др.). Нужно подчеркнуть, что при этом большинство авторов не слышали о работах Н.И. Вавилова, основоположника учения о гомологической изменчивости.

В 1958 г. к изучению археоциат приступил А.Ю. Розанов (1960, 1966, 1969, 1973 и др.), который в полной мере использовал разработки Вавилова о гомологических рядах (Розанов, 1964, 1969, 1971; Розанов, Миссаржевский, 1966). Это позволило выстроить четкую и логическую систему археоциат, уточнить и упростить диагнозы родов и надродовых категорий.

Проанализировав материалы по археоциатам всего мира (Алтае-Саянской складчатой области, Сибири и Дальнего Востока, Австралии, Канады, США), Розанов подробно разобрал морфологию всех элементов кубка и некоторых вторичных скелетных образований, их морфогенез и значение для систематики. В ходе этой работы составлена детализированная таблица гомологических рядов для родов правильных археоциат, приведены списки синонимов и невалидных форм, даны краткие диагнозы родов. Уточненное стратиграфическое и географическое распространение родов археоциат позволило осветить биогеографию нижнего кембрия, выявить центры происхождения и диверсификации фауны, пути миграций. Розанов предложил новую систему правильных археоциат, которая с незначительными изменениями публикуется и в современных изданиях.

В 1989 г. вышла работа коллектива авторов (Дебрэнн, Розанов, Журавлёв, 1989), результат переизучения практически всех известных мировых коллекций правильных археоциат. В этой работе была подробно рассмотрена морфология правильных археоциат, составлена новая таблица гомологических рядов, а также дана уточненная систематика правильных археоциат.

Р.К. Хандфилд (Handfield, 1967, 1975) и П.Д. Круз (Kruse, 1967, 1971, 1978, 1982) описывали и систематизировали ряд новых форм, изучали морфологию скелета археоциат, их микроструктуру, а также большое внимание уделяли происхождению и эволюции археоциат.

Огромный вклад в изучение археоциат был сделан Ф. Дебрэнн, которая исследовала и описывала археоциат Франции, Марокко, Австралии, Китая и многих других стран (Debrenne, 1969, 1970, 1974, 1975, 1978, 1984 и др.). В 1990 г. во Франции вышла работа (Debrenne, Rozanov, Zhuravlev, 1990), посвященная правильным археоциатам, в 1992 г. была опубликована аналогичная работа по неправильным археоциатам (Debrenn, Zhuravlev, 1992). Система археоциат, предложенная в этих работах, стала основой для всех специалистов, занимающихся археоциатами.

Много морфологических и эволюционных данных, особенно касающихся неправильных археоциат, было опубликовано А.Ю. Журавлёвым. Он описал целый ряд видов и родов правильных и неправильных археоциат днищевых форм (1984, 1985).

Ученые Китая Zhang Sengui, Zhi Wen, Jiang, Yuan Kexing, Jang Aihua изучили коллекции археоциат, собранные на территории Китайской платформы (1984, 1985).

Работа по описанию фаун археоциат в разных странах и упорядочиванию системы археоциат суммируется таким образом: в 1973 г. считались валидными около 140 родов правильных археоциат, в настоящее время их более 220.

О РАЗДЕЛЕНИИ REGULARES И IRREGULARES

По строению интерваллюма и характеру онтогенеза тип Archaeocyatha традиционно разделяют на два класса: правильные (Regulares) и неправильные (Irregulares).

К классу правильных археоциат относятся одностенные и двустенные археоциаты с радиальными простыми стержень-

ками или различными сочетаниями септ и днищ в интерваллюме.

К классу неправильных также относятся одностенные и двустенные археоциаты, интерваллюм которых заполнен системой стерженьков, тениями, но в центральной полости находятся дополнительные скелетные элементы (см. Приложение 1 и 2).

СИСТЕМАТИКА ПРАВИЛЬНЫХ АРХЕОЦИАТ

Начало систематики правильных археоциат было положено Тэйлором еще в 1910 г., который сгруппировал рода в пять семейств на основе разницы в строении интерваллюма. Вот семейства, предложенные Тэйлором: Archaeocyathidae, Coscinocyathidae, Spirocycyathidae, Dictyocyathidae и Syringocnemitidae.

В работах Вологодина, опубликованных в период с 1928 по 1940 гг., не только описываются новые таксоны, но и ставится вопрос о необходимости рассмотрения археоциат как самостоятельного подтипа в типе Porifera и выделения трех классов Regularia, Irregularia и Archaeocyathospongia. С 1945 г. поднимался вопрос о самостоятельности типа археоциат среди остальных групп животных. Так, в 1948 г. Вологдин выделил археоциат в отдельный тип.

Окончательное определение археоциат как типа завершилось в 1953 г. в результате появления статьи Окулича и Лобенфелса (Okulitch, Laubenfels, 1953). Они также посчитали возможным рассматривать археоциат как особый тип животного царства и выделили в его составе три класса (прежде имевших ранг подклассов), несколько отрядов и значительное число семейств. При построении своих схем Окулич (1943, 1955) и, особенно, Бедфорды (1939) пытались использовать все известные сведения по индивидуальному развитию археоциат.

Все упомянутые исследователи за основу систематики археоциат принимали особенности строения скелетных элементов в интерваллюме. Строение поровых систем в наружной и внутренней стенках считалось важным при выделении семейств или более низких систематических категорий.

Иную точку зрения высказывали в своих работах Т. Тинг (Ting, 1937) и В. Симон (Simon, 1939). Симон считал археоциат надсемейством одного из отрядов кремневых губок. За основу систематики они брали строение внутренней стенки.

В результате в одном семействе оказывались роды с днищами и лишенные днищ.

Краснопеева (1953), начав изучать археоциат, относила их в качестве подтипа к типу Губки, а позднее (Атлас, 1955) считала самостоятельным типом. Она использовала название класса Septoidea вместо Regularia, а Syringoidea вместо Irregularia.

В 1960 г. в работе «Археоциаты Сибирской платформы» Журавлёва опубликовала систему археоциат, которая является основой существующих сегодня представлений. Немного позже Дебрэнн (1964) и Розанов (1973) дополнили и детализировали эту схему.

Итогом многолетних работ «археоциатовых школ» стало ясное понимание морфологии, анатомии и онтогенеза этих животных. Стала ясна эволюция отдельных таксонов и группы в целом.

Ключевым моментом в построении системы археоциат стало выделение параллельно эволюционирующих групп и придание таксономического значения морфологическим признакам, по которым эти параллельные линии вычлняются (Розанов, 1973). Именно применение этого принципа способствовало упорядочиванию систематики археоциат (таблица

гомологических рядов) (табл. 1). Далее морфологические признаки археоциат рассматриваются в порядке, соответствующем их таксономическому рангу.

Признаки отряда – присутствие или отсутствие внутренней стенки; конструкция кубка, в основе которой может быть конус, либо сфера.

Признаки подотряда – наличие стержней, перегородок и пластинчатых днищ в интерваллюме.

Признак надсемейства – строение наружной стенки.

Признак семейства – строение внутренней стенки.

Признаки рода – тип перегородок и пластинчатых днищ (характер пористости); наличие синаптикул; особенности сочетания перегородок со стенками (появление стремявидных пор); один или несколько рядов пор в стенке на ширину интерсептума; форма и строение элементов, слагающих стенки (каналов, колец и т. д.); особые формы кубка, не меняющиеся в зависимости от фаций; очертания стенок в поперечном сечении.

Признаки вида – детали строения элементов кубка, их размерностные соотношения.

СИСТЕМА ВЫСШИХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ КАТЕГОРИЙ ПРАВИЛЬНЫХ АРХЕОЦИАТ

Тип Archaeocyatha Вологдин, 1948

Класс Regulares Vologdin, 1936

Отряд Monocyathida Okulitch, 1935

Отряд Ajacicyathida R. Bedford & J. Bedford, 1939

Подотряд Dokidocyathina Vologdin, 1957

Подотряд Ajacicyathina R. Bedford & J. Bedford, 1939

Подотряд Erismacosinina Debrenne, Rozanov et A. Zhuravlev, 1989

Подотряд Tabulacyathina Vologdin, 1956

Отряд Capsulocyathida Zhuravleva, 1964

Подотряд Capsulocyathina Zhuravleva, 1964

Подотряд Coscinocyathina Zhuravleva, 1949

Таблица 1

ТАБЛИЦА ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ

Стенки		Монотрихиды	Ajacicyathida						Capsulocyathida		
Наружные	Внутренние	V	Tabula-cyathina	Dokidocyathina	Ajacicyathina			Erismacoscina			
J	VI	V									
	V										
	IV					191					
	III					137	136				
	II										
	I										
I	VI	V									
	V					59,184	184				
	IV					58	58				
	III					143				190	
	II					61	170				
	I					62		224		197	
H	VI	V									
	V										
	IV					57					
	III										
	II							142			
	I								107		
G	VI	V									
	V										
	IV		28,203				101	45,166			
	III					155	104,217,220		82,204	82	
	II					65,222			134		
	I					64	159,165			106	
F	VI	V									
	V										
	IV		3,8								
	III										
	II										
	I										
E	VI	V									
	V										
	IV		103								
	III										
	II										
	I										
D	VI	V									
	V										
	IV		2								
	III										
	II										
	I										
C	VI	V									
	V										
	IV										
	III										
	II										
	I										
B	VI	V									
	V										
	IV										
	III										
	II										
	I										
A	VI	V									
	V										
	IV		1,7,24								
	III										
	II										
	I										
Вертикальные элементы интерваллюма				Δ	α	β	γ	α	β	γ	α

- 1 Archaeolynthus
- 2 Tumuliolynthus
- 3 Propriolynthus
- 4 Palaeoconularia
- 5 Capsulocyathus
- 6 Fransuaeacyathus
- 7 Rhabdolythus
- 8 Melkaniacyathus
- 9 Tubericacyathus
- 10 —
- 11 Stapicyathus
- 12 Tabulacyathus
- 13 Aptocyathus
- 14 Aptocyathella
- 15 Rotundocyathus
- 16 —
- 17 Putapacyathus
- 18 Dokidocyathus
- 19 Incurvocyathus
- 20 Alphacyathus
- 21 Dokidocyathella
- 22 Kaltatocyathus
- 23 Papillocyathus
- 24 Kyarocyathus
- 25 Zhuravlevaacyathus
- 26 Batschkykiacyathus
- 27 Kidrjasocyathus
- 28 Robertiolynthus
- 29 Robustocyathus
- 30 Orbicyathus
- 31 Urcyathus
- 32 Ajacicyathellus
- 33 Ajacicyathus
- 34 Hemithalamocyathus
- 35 Sibirecyathus
- 36 Tennericyathus
- 37 Leptosocyathus
- 38 Taylorcyathus
- 39 Gordonicyathus
- 40 Cyclocyathella
- 41 Kymbecyathus
- 42 Compositocyathus
- 43 Denaacyathus
- 44 Gordonifungia
- 45 Ethmophyllum
- 46 Zonacyathus
- 47 Degeletticyathus
- 48 Afacyathus
- 49 Robertocyathus
- 50 Pretiosocyathus
- 51 Urcyathella
- 52 Krasnopeevaacyathus
- 53 Peregrinicyathus
- 54 Butakovicacyathus
- 55 Erbocyathus
- 56 Tegerocyathus
- 57 Hupecyathellus
- 58 Tercyathus
- 59 Clathricyathus
- 60 Joanaacyathus
- 61 Botomocyathus
- 62 Pamaacyathellus
- 63 Kordecyathus
- 64 Fallocyathus
- 65 Carinacyathus
- 66 Fansyacyathus
- 67 Kotuyicoscinus
- 68 Lenocyathus
- 69 Geocyathus
- 70 Japhaniacyathus
- 71 Nochoroicyathus
- 72 Deceptioncyathus
- 73 Leptosocyathellus
- 74 Formosocyathus
- 75 Coscinocyathus
- 76 Retecoscinus
- 77 Asterocyathus
- 78 Salairocyathus
- 79 Coscinocyathellus
- 80 Tumulocoscinus
- 81 Alataacyathus
- 82 Porocoscinus
- 83 Asterotumulus
- 84 Rozanovicacyathus
- 85 Coscinocyathella
- 86 Membranacyathus
- 87 Kasyricyathus
- 88 Mrassocyathus
- 89 Tumulocyathus
- 90 Plicocyathus
- 91 Sanarkocyathus
- 92 Vologdinocyathus
- 93 Tumulifungia
- 94 Gloriosocyathus
- 95 Rossocyathella
- 96 Russocyathus
- 97 Ringifungia
- 98 Ussuricyathus
- 99 Annulocyathus
- 100 Annulofungia
- 101 Squamosocyathus
- 102 Kijacyathus
- 103 Sajanolynthus
- 104 Inessocyathellus
- 105 Churanocyathus
- 106 Muchattocyathus
- 107 Schumnyicyathus
- 108 Ethmocoscinus
- 109 Cryptoporocyathus
- 110 Erugatocyathus
- 111 Polycoscinus
- 112 Sigmocoscinus
- 113 Gagarinicyathus
- 114 Yudjaicyathus
- 115 Densocyathus
- 116 Svetlanocyathus
- 117 Orienticyathus
- 118 Inessocyathus
- 119 Cadniacyathus
- 120 Mattajacyathus
- 121 Anaptyctocyathus
- 122 Kellericyathus
- 123 Bractocyathus
- 124 Arturocyathus
- 125 Jacutocarinus
- 126 Ethmocyathus
- 127 Kiwicyathus
- 128 Cyathocricus
- 129 Pachycoscinus
- 130 Frinalicyathus
- 131 Rozanovicoscinus
- 132 Stillicidocyathus
- 133 Thalamocyathus
- 134 Tubicoscinus
- 135 Dailycyathus
- 136 Sigmocyathus
- 137 Didymocyathus
- 138 Sekwicyathus
- 139 Rasetticyathus
- 140 Zonacoscinus
- 141 Isiticyathus
- 142 Lunulacyathus
- 143 Olgaacyathus
- 144 Retetumulus
- 145 Jebileticoscinus
- 146 Nalivkinicyathus
- 147 Korshunovicacyathus
- 148 Veronicacyathus
- 149 Inacyathella
- 150 Agyrekocyathus
- 151 Syringocyathus
- 152 Rectannulus
- 153 Annulocyathella
- 154 Kisasacyathus
- 155 Porocyathellus
- 156 Antoniocoscinus
- 157 Orbicyathellus
- 158 Ichnusocyathus
- 159 Aporosocyathus
- 160 Kolbicyathus
- 161 Orbicoscinus
- 162 Alconeracyathus
- 163 Chakassicyathus
- 164 Sanarkophyllum
- 165 Flexanulus
- 166 Irinaacyathus
- 167 Sclerocyathus
- 168 Stephenicyathus
- 169 —
- 170 Clathrithalamus
- 171 —
- 172 Mikhnoacyathus
- 173 Cordobicyathus
- 174 Statanulocyathus
- 175 Erismacoscinus
- 176 Crassicoscinus
- 177 Conannulofungia
- 178 Dentatocoscinus
- 179 —
- 180 Torosocyathus
- 181 Morenicyathus
- 182 Subtilocyathus
- 183 Baikalocyathus
- 184 Tercyathellus
- 185 Tylocyathus
- 186 Dupliporocyathus
- 187 Mawsonicoscinus
- 188 Borocyathus
- 189 Jangidocyathus
- 190 Lanicyathus
- 191 Wrighticyathus
- 192 Xestecyathus
- 193 Gnaltacyathus
- 194 Angaricyathus
- 195 Gumbicyathus
- 196 Calyptocoscinus
- 197 Clathricoscinus
- 198 Cordilleracyathus
- 199 Coscinoptycta
- 200 Bipallicyathus
- 201 Diplocyathellus
- 202 Carpicyathus
- 203 Favilynthus
- 204 Geniculicyathus
- 205 Halysicyathus
- 206 Yukonocyathus
- 207 Heckericyathus
- 208 Iljinyacyathus
- 209 Ladaacyathus
- 210 —
- 211 Mackenziacyathus
- 212 Tologoicyathus
- 213 Mennericyathus
- 214 Orbiasterocyathus
- 215 Palmericyathus
- 216 Prethmophyllum
- 217 Hyptocyathus
- 218 Robustocyathellus
- 219 Rudanulus
- 220 Sajanocyathus
- 221 Sylviacoscinus
- 222 Vologdinocyathellus
- 223 Triniacyathus
- 224 Mootwingecyathus
- 225 Acanthopyrgus
- 226 Aulocricus
- 227 Parethmophyllum

Таблица гомологических рядов правильных археоциат (табл. 1) (по: Розанов, 1973, с дополнениями по: Дебрэнн, Журавлёв, Розанов, 1989).

Условные обозначения: вертикальные элементы интерваллюма: α – полнопористые перегородки, β – неполнопористые перегородки, γ – перегородки с синаптикулами, Δ – радиальные стержни; каждая ячейка таблицы поделена по диагонали: в левой верхней части помещены роды с несколькими рядами пор во внутренней стенке на ширину интерсептума, в правой нижней – с одним рядом пор; квадратом помечены роды с кубком орбициатусовой формы, треугольником с основанием внизу – со звездчатой наружной стенкой, треугольником с основанием сверху – со звездчатой внутренней стенкой.

Наружные стенки (признак надсемейств): А – простые, В – с претиозоциатусовой дополнительной оболочкой, С – с эробициатусовой дополнительной оболочкой, D – с простыми тумулами, E – с бугорчатыми тумулами, F – с козырьками, G – с каналами, H – каркас с каналами и дополнительной оболочкой, I – терциатусовая стенка, J – кольцевые стенки. О разных типах наружных стенок написано в разделе «Стенки с дополнительными оболочками».

Внутренние стенки (признак семейств): I – простые, II – с объемлющими козырьками или чешуями, III – кольцевые, IV – с несообщающимися каналами, V – с сообщающимися каналами, VI – с дополнительной оболочкой.

Роды в таблице обозначены цифрами.

ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ПРАВИЛЬНЫХ АРХЕОЦИАТ

Типы колоний

Подавляющее большинство правильных археоциат одиночные, но известны и колониальные формы (рис. 1).

Форма и строение кубков правильных археоциат

Скелет правильных археоциат – кубок, может состоять из одной или двух (наружной и внутренней) стенок (рис. 2).

У одностенного кубка пространство, ограниченное стенкой, называется внутренней полостью (Табл. I, фиг. 3, 5).

У двустенного кубка пространство, заключенное между внутренней и наружной стенками, называется интерваллюм. Пространство, ограниченное внутренней стенкой – центральная полость. Наружная и внутренняя стенки могут быть связаны

различными элементами интерваллюма: радиальными стержнями, вертикальными пластинами (перегородками) и горизонтальными пористыми пластинами (днищами). Часть интерваллюма, ограниченная соседними перегородками, называется интерсептум, между смежными днищами – интертабулюм (рис. 2, 3).

Пузырчатая ткань у правильных археоциат развивается редко и может заполнять пространство всей внутренней полости, или быть развитой лишь частично, только в основании кубка. У неправильных археоциат пузырьчатая ткань развита почти всегда и заполняет пространство всей центральной полости.

Стереоплазма – тонкие известковые наслоения, параллельные скелетным элементам. Стереоплазма может покрывать все скелетные элементы кубка: внутреннюю и наружную стенки, перегородки, поры и т. д., а в некоторых случаях приурочена к местам прижизненных повреждений кубков. Стереоплазма развита в случае стесненного роста или повреждений кубков.

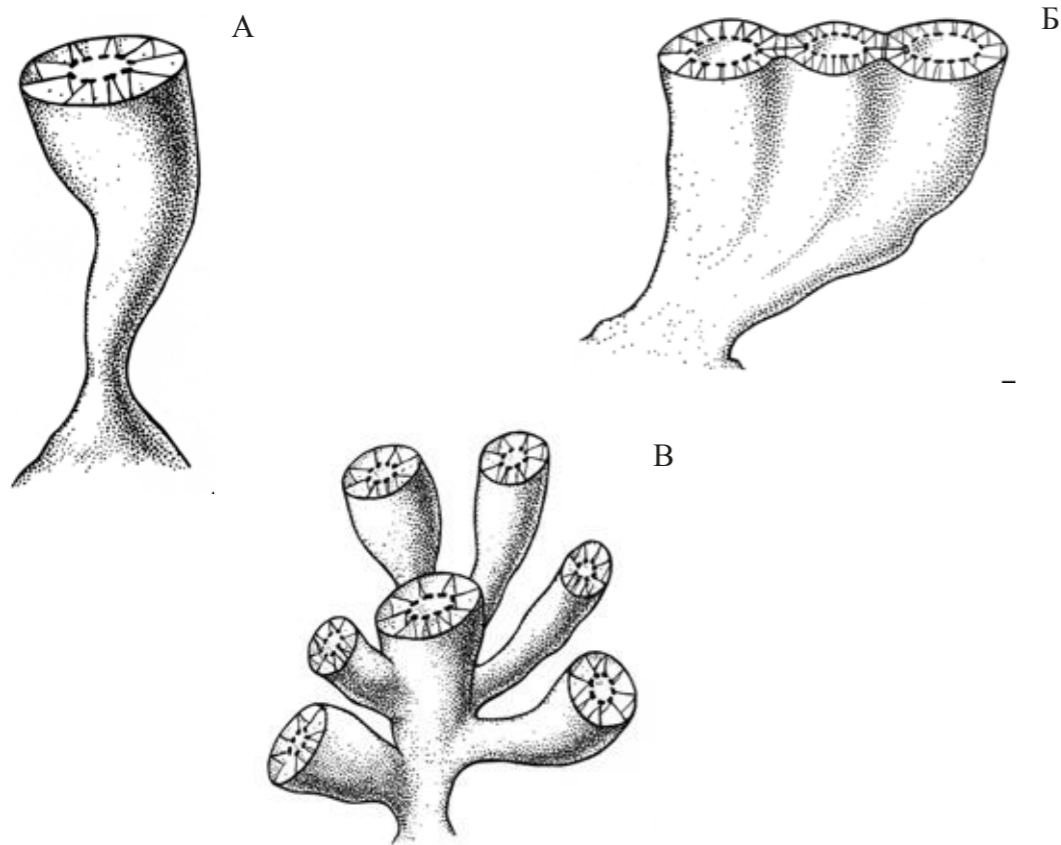


Рис. 1. Одиночные и колониальные *Erbocyathus heterovallum* (Vologd., 1928) (см. табл. III, фиг. 7–8 наст. изд.), внешний вид. Реконструкция (по: Журавлёва, 1960): А – одиночный кубок; Б – цепочковидная колония; В – кустистая колония.

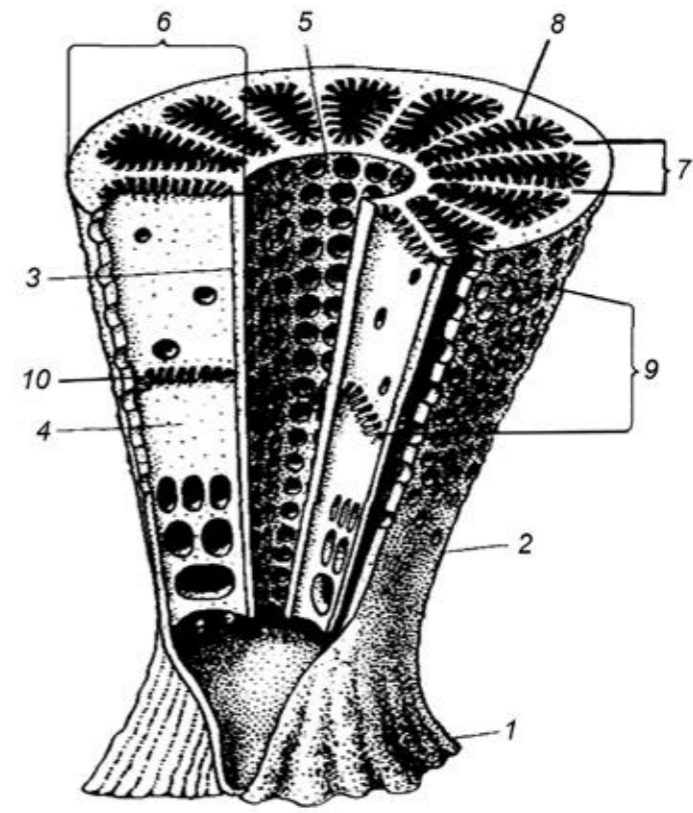


Рис. 2. Обобщенная схема строения двустенного кубка правильных археоциат (по: Дебрени, Журавлёв, Розанов, 1989). 1 – каблук прирастания, 2 – наружная стенка, 3 – внутренняя стенка, 4 – перегородка, 5 – поры внутренней стенки, 6 – интерваллюм, 7 – интерсептум, 8 – гребенчатые днища, 9 – интертабулюм, 10 – днище.

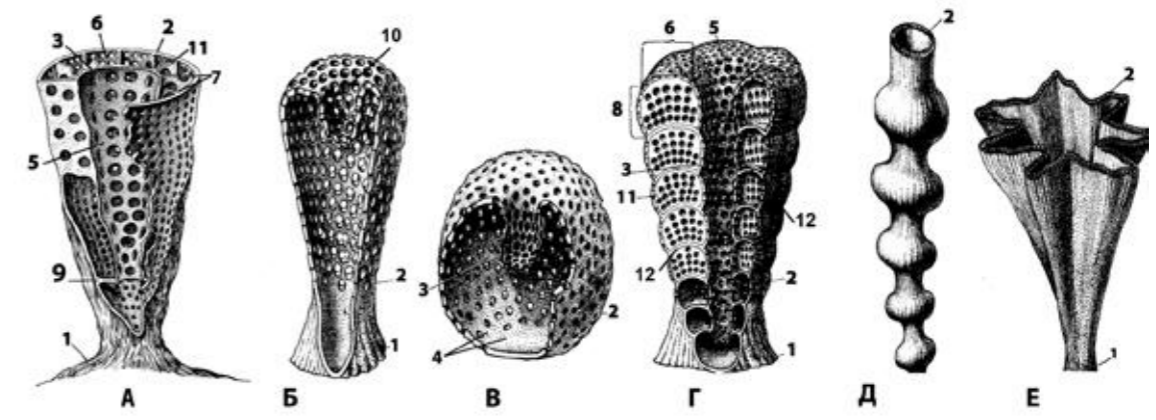


Рис. 3. Основные типы кубков правильных археоциат (по: Дебрени, Журавлёв, Розанов, 1989; Воронин, 1979). А – двустенный конический (Табл. II, фиг. 6); Б – одностенный конический; В – одностенный однокамерный субсферический; Г – многокамерный конический (Табл. III, фиг. 1); Д – двустенный конический орбициатусовый (по названию рода *Orbicyathus*) с равномерно поперечными пережимами, Е – двустенный конический орбиастероциатусовый с глубокими продольными складками обеих стенок (по названию рода *Orbiasterocyathus*). 1 – каблук прирастания, 2 – наружная стенка, 3 – внутренняя стенка, 4 – внутренняя полость, 5 – центральная полость, 6 – интерваллюм (пространство между наружной и внутренней стенками), 7 – интерсептум (пространство между септами), 8 – интертабулюм (пространство между днищами), 9 – стержень, 10 – пельта, 11 – полнопористая перегородка, 12 – пластинчатые днища.

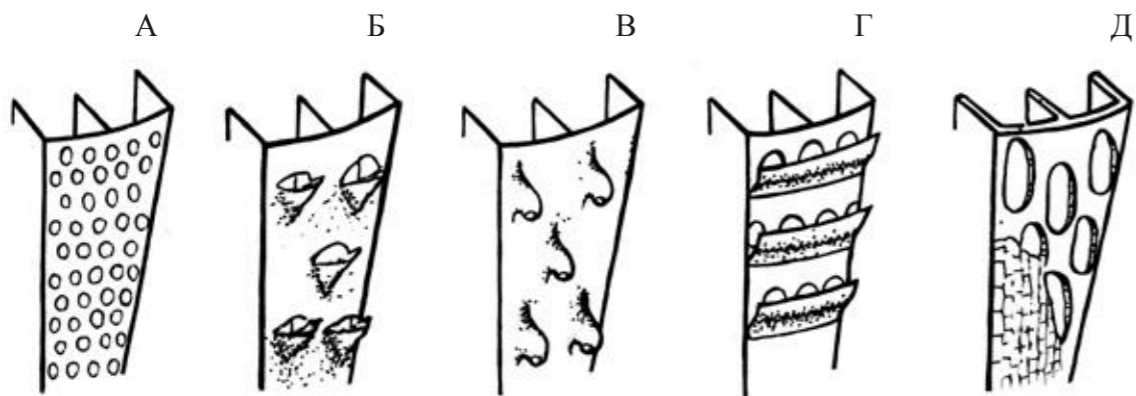


Рис. 4. Реконструкции основных типов наружной стенки: А – с простым типом пор, Б – с козырьками, В – с простыми тумулами, Г – кольцевая, Д – с дополнительной оболочкой (Розанов, 1974).

Типы наружной стенки

Наружная стенка может быть просто пористой, или может нести ряд усложняющих структур (рис. 4). Различают следующие типы наружных стенок:

А) стенка с простой пористостью (с шипиками около пор или без них);

Б) стенки, имеющие козырьки и чешуи;

В) тумуловые стенки (тумулы могут быть простыми – то есть с одним наружным отверстием, или бугорчатыми – со многими наружными отверстиями);

Г) стенки, имеющие каналы и кольцевые образования;

Д) стенки с дополнительными оболочками разных типов (претиозоциатусовая, эрбоциатусовая, терциатусовая).

Стенки с простой пористостью

Наружные стенки с простой пористостью представляют собой единую перфорированную пластину (рис. 4А).

У правильных археоциат, за редким исключением, поры расположены четко выраженными рядами, чаще всего вертикальными, реже горизонтальными (рис. 5). Гораздо реже поры расположены неравномерно и ряды не выражены.

Поры в большинстве случаев округлые, эллиптические или округло-шестигранные. Специфические щелевидные поры имеют представители *Cordobicyathus* и *Svetlanocyathus* (рис. 5В, 6).

На наружной стороне внешней стенки около пор могут присутствовать шипики (рис. 7А), а в самой поре может распо-

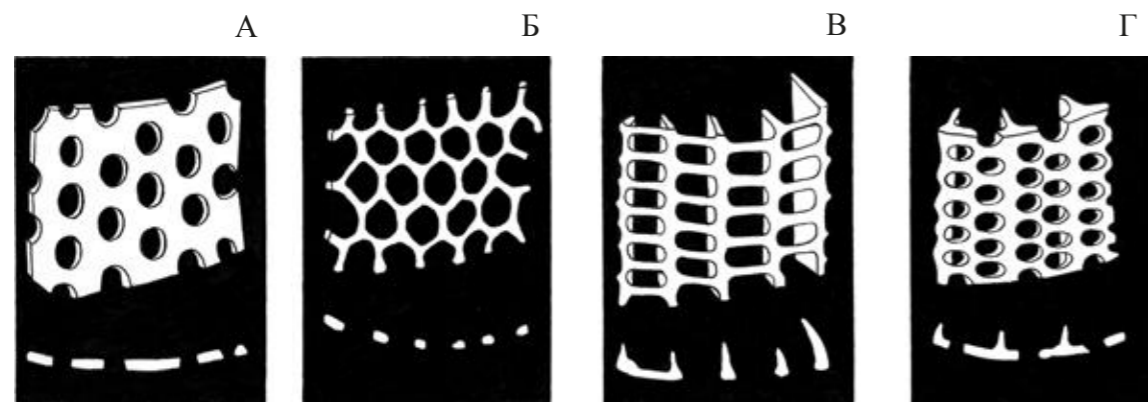
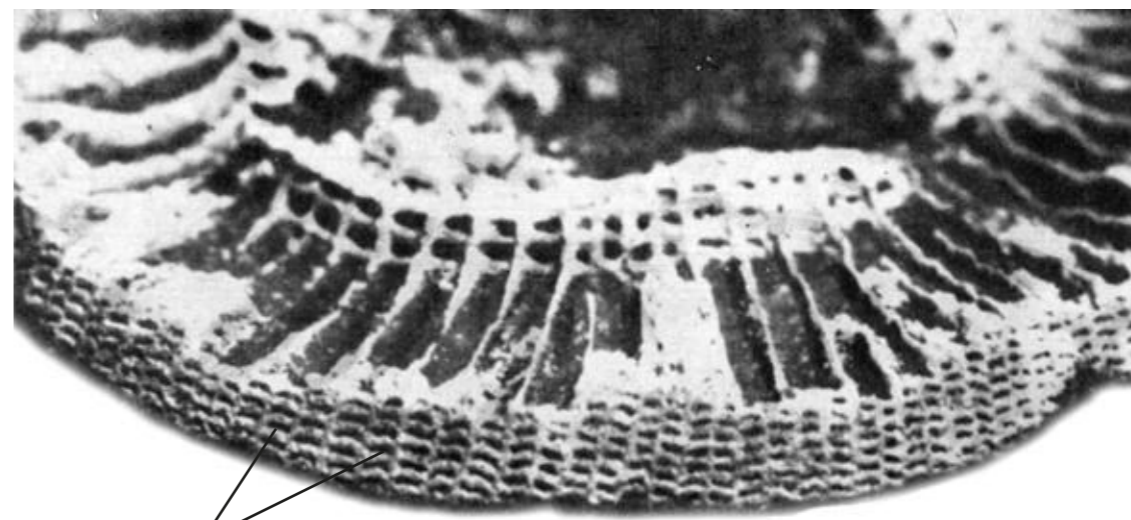


Рис. 5. Типы простых пор наружной стенки. Наверху – вид сбоку, внизу – поперечное сечение. Реконструкция: А – нормальнопористая, Б – с крупными порами (сетевидная), В – со щелевидными порами, Г – с эллиптическими порами (по: Журавлёва, Конюшков, Розанов, 1964).



щелевидные поры

Рис. 6. Щелевидные поры наружной стенки у рода *Svetlanocyathus* (по: Миссаржевский, Розанов, 1962).

гаться поперечный стерженек. Со стороны интерваллюма по наружной стенке иногда тянутся вертикальные ребра – редимикулы, как например, у *Dokidocyathus lenaicus* Roz., 1964 (рис. 7Б).

Чаще всего встречаются стенки, на которых имеется несколько рядов пор на ин-

терсептум, однако иногда можно наблюдать только один ряд, причем в некоторых случаях это ряд стремявидных пор.

По мере роста кубка диаметр пор несколько увеличивается, однако практически постоянным остается отношение диаметра пор к ширине промежутков между ними.



Рис. 7. А – шипики на межпоровых перемычках наружной стенки *Nochoroicyathus turbidus* (Roz., 1969), прорисовка шлифа; Б – редимикулы на наружной стенке *Dokidocyathus lenaicus* Roz., 1964, прорисовка шлифа (по: Дебренин, Журавлёв, Розанов, 1989).

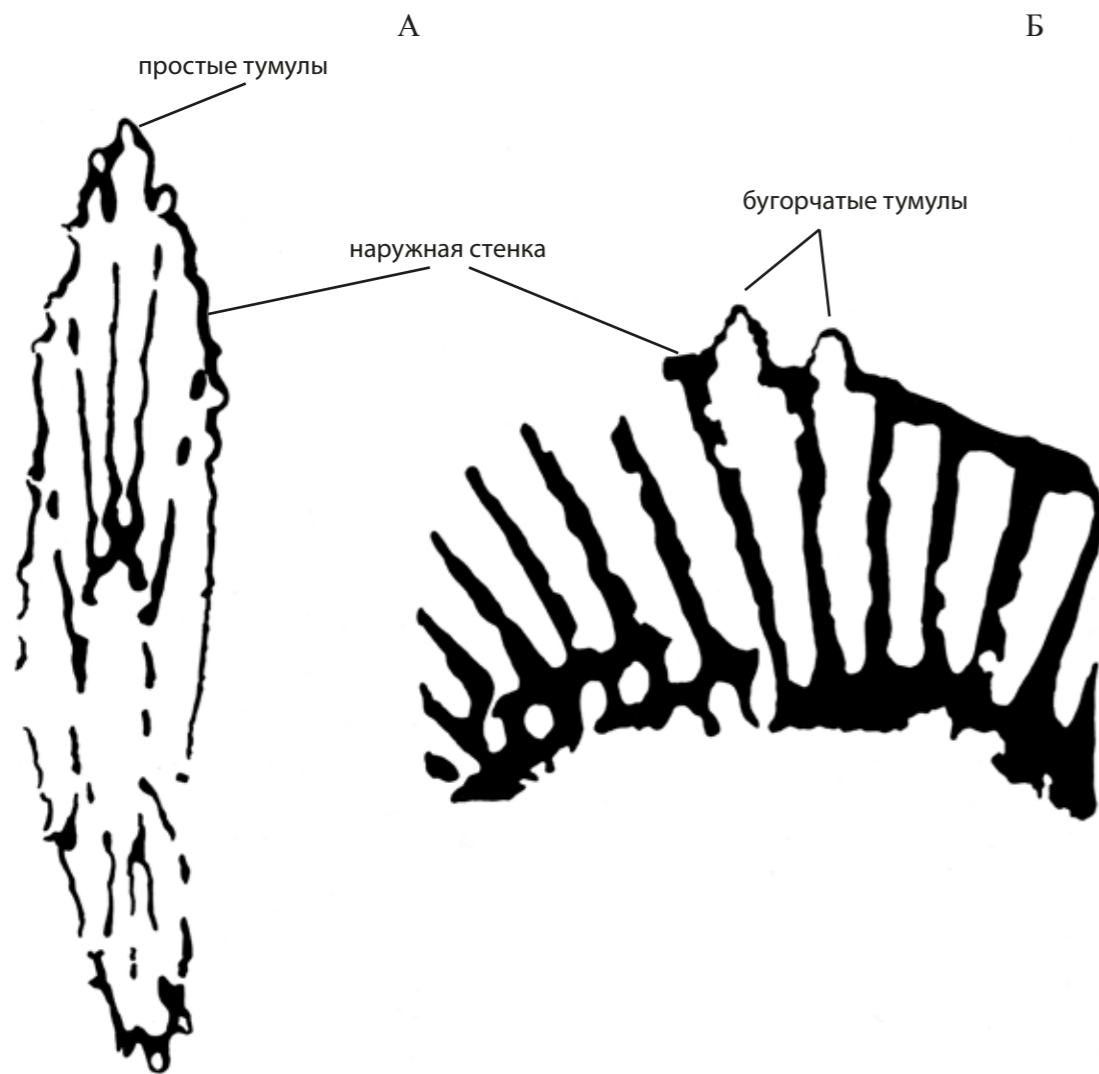


Рис. 8. А – тумулы на наружной стенке *Plicoscyathus rozanovi* (Handf., 1971). Прорисовка шлифа, косопроходное сечение кубка; Б – бугорчатые тумулы на наружной стенке *Torosocyathus provisus* Kash., 1972; прорисовка шлифа, часть поперечного сечения кубка (по: Розанов, 1973).

Стенки с тумулами

Тумулы представляют собой полые вздутия, окружающие поры, с одним или многими отверстиями на поверхности вздутия. Количество тумул на интерсептуме чаще всего одна-две, очень редко больше.

Различаются два вида тумул: простые (рис. 8А) и бугорчатые (рис. 8Б). Бугорчатые тумулы, возможно, являются гомологом дополнительных оболочек (Табл. II, фиг. 4, 5, 6).

Форма тумул обычно куполообразная или несколько вытянутая, а их высота, особенно в случае бугорчатых тумул, может достигать величины, вдвое превышающей диаметр основания.

Стенки с козырьками, каналами и дополнительными образованиями

Козырьки – это выросты наружной стенки, прикрывающие поры (рис. 9А).

Козырьки могут прикрывать и простые поры, и каналы (рис. 9Б). Эти два типа козырьков, вероятно, принципиально различны по таксономическому смыслу.

Форма козырьков варьирует от довольно плоских до объемлющих. Канал и козырек тесно связаны между собой и рассматриваются как единое целое. Как правило, они называются V-образно изогнутыми каналами, S-образно изогнутыми или коленчато-изогнутыми каналами и т. д. Эти разнообразные формы козырьков лучше всего видны в продольном сечении кубка.

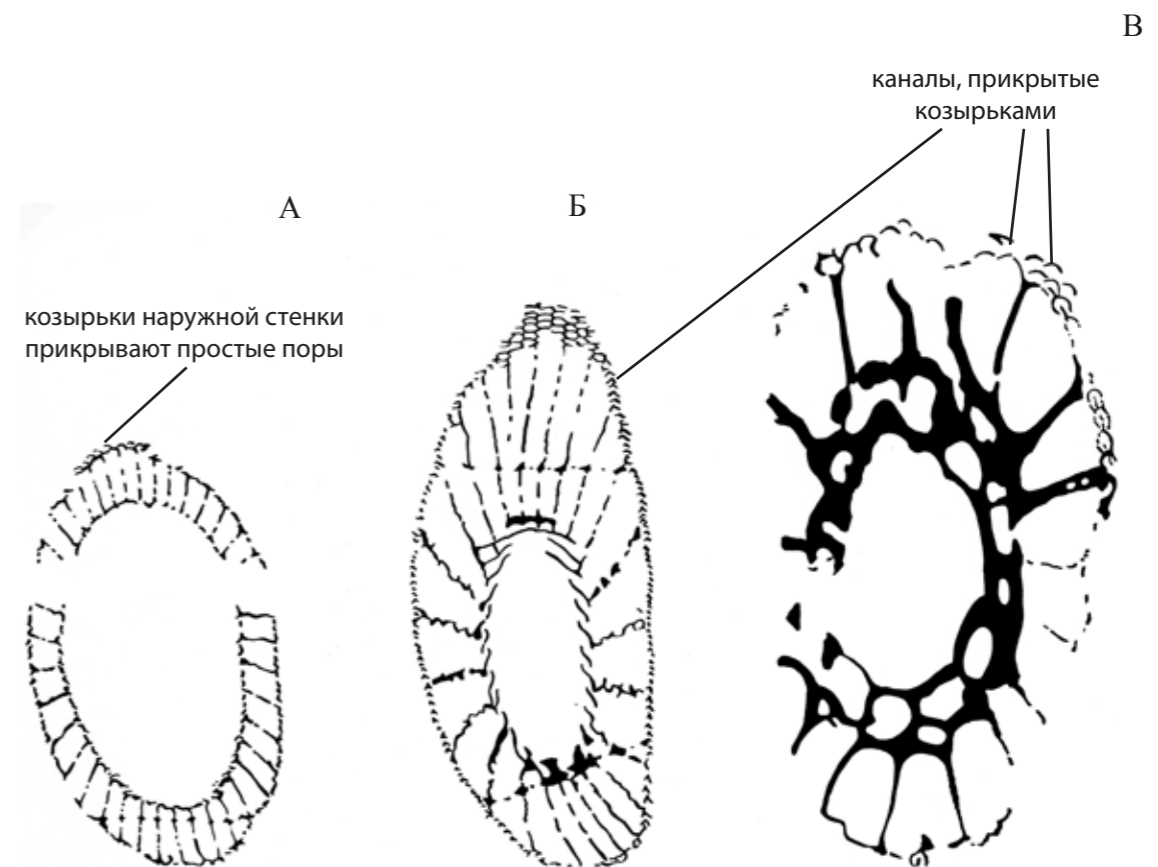


Рис. 9. А – козырьки на наружной стенке с простыми порами *Kisaacyathus bogradi* (Roz., 1964); прорисовка шлифа, голотип, косоперечное сечение кубка (по: Дебринн, Журавлёв, Розанов, 1989). Б – каналы с козырьками на наружной стенке *Yudjaicyathus astashkini* A. Zhur., 1983; прорисовка шлифа, голотип, косоперечное сечение кубка (по: Дебринн, Журавлёв, Розанов, 1989). В – наружная стенка *Ethmophyllum whitneyi* Meek., 1868; прорисовка шлифа, косоперечное сечение кубка (по: Дебринн, Журавлёв, Розанов, 1989).

Поры, прикрытые козырьками, имеют чаще всего округлую форму, однако, как и поры без козырьков, они могут быть сплюснуты по вертикали или горизонтали.

У кубков рода *Ethmophyllum* стенка пронизана направленными вверх каналами, прикрытыми снаружи загнутыми вниз козырьками. На стыке канала и козырька в полость канала опускается изогнутый шип (рис. 9В).

Особую группу составляют козырьки, охватывающие сразу несколько интерсептумов – их называют чешуями. Такой тип козырьковых чешуй имеют представители

рода *Sigmocoscinus*. Вероятно, эти образования являются промежуточными между обычными козырьками и кольцами на наружной стенке.

Кольца на наружной стенке достоверно установлены лишь у представителей двух австралийских монотипных родов семейства *Sigmocyathidae* (рис. 4Г). Оба рода имеют S-образные в продольном сечении кольцевые пластины, построенные по такому же принципу, как и обычные кольцевые внутренние стенки. Об этом типе внутренней стенки более подробно написано ниже.

Стенки с дополнительными оболочками

Для форм с дополнительной оболочкой сложная стенка со всеми своими элементами – каналами, козырьками, чешуями, кольцами, шипиками называется каркасом.

Типы дополнительных оболочек (термины сформированы по названиям характерных представителей):

- 1) претиозоциатусовая;
- 2) ербоциатусовая;
- 3) терциатусовая.

Первый тип дополнительной оболочки, распространенный у правильных археоциат с начала атдабанского века, претиозоциатусовый (по роду *Pretiosocyathus*), представляет собой сплошную тонкую самостоятельную оболочку, пронизанную обычными округлыми порами (рис. 10А).

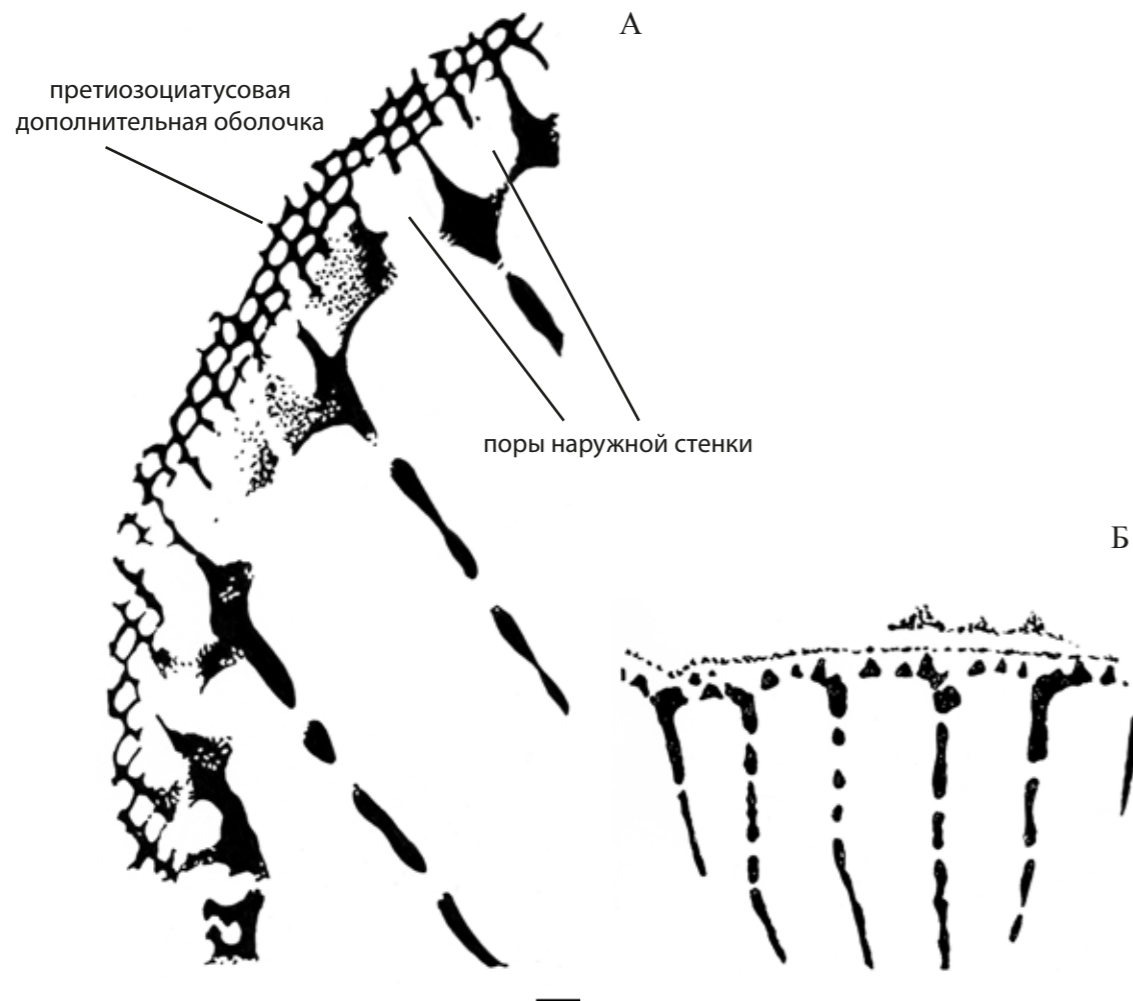


Рис. 10. А – дополнительная оболочка *Nupresyathus schuberti* Roz., 1968, тангенциальное сечение части наружной стенки (Даченко, Журавлёва и др., 1968). Б – дополнительная оболочка *Tegerocyathus spinosum* (Vol.), 1932, часть поперечного среза (по: Вологдин, 1932).

Второй тип, ербоциатусовый (по роду *Erbocyathus*), представляет собой пористые плоские мембраны, прикрывающие только устья пор. Мембраны образованы срастанием шипиков, расположенных в устьях пор (каналов) каркаса наружной стенки (рис. 11). При воронковидном строении пор (каналов) с наружной стороны промежутки между порами (каналами) могут сильно утоняться, и тогда в тангенциальных сечениях наружной стенки трудно отличить ербоциатусовый тип оболочки от претиозоциатусового, так как оболочка ербоциатусового типа становится практически непрерывной, покрывающей всю наружную поверхность кубка. В этом случае важно рассмотреть в шлифе разные по глубине срезы, на части которых (наиболее глубоких) будут видны изолированные поровые отверстия с находящейся внутри мембраной из сросшихся шипиков (рис. 11А, Б).

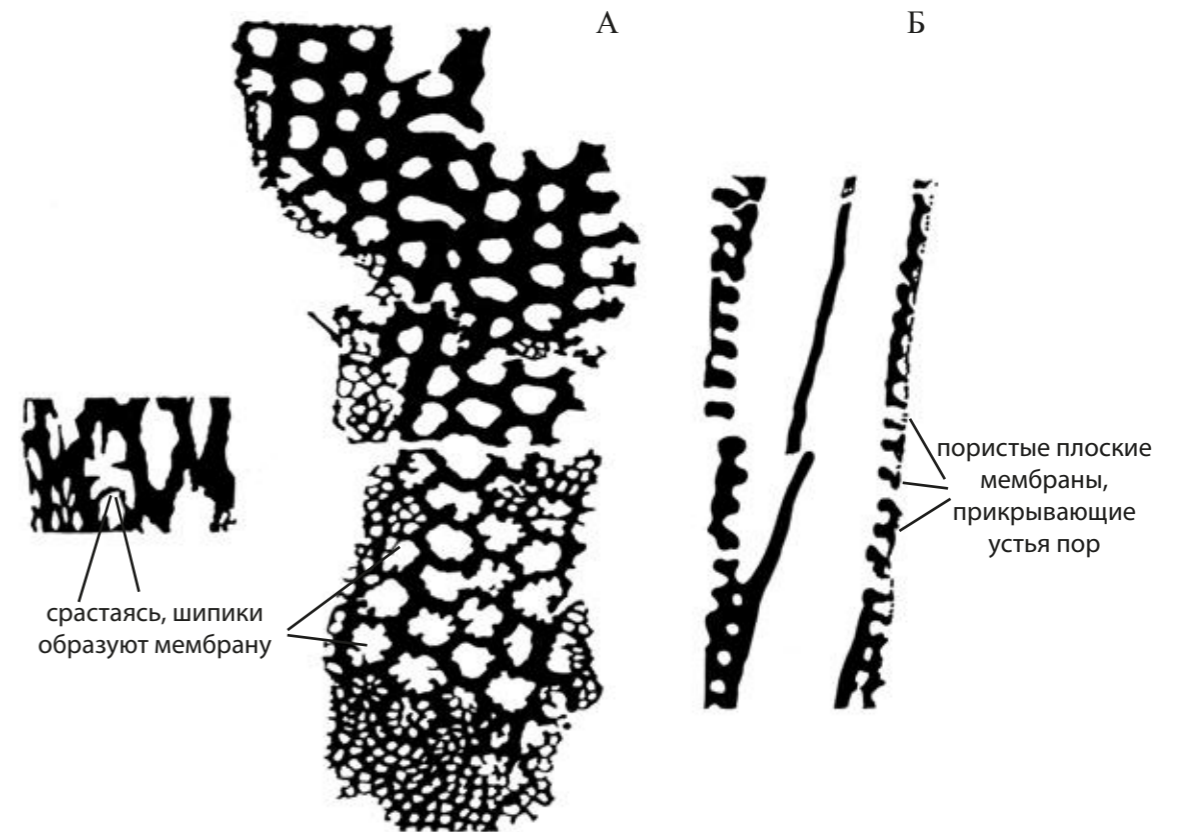


Рис. 11. Наружные стенки с дополнительными оболочками ербоциатусового типа: А – *Ladaesyathus* sp., тангенциальное сечение; Б – *Tegerocyathus* sp., часть продольного сечения кубка (по: Дебренин, Журавлёв, Розанов, 1989).

Третий тип дополнительной оболочки – терциатусовый (рис. 12) (по роду *Tercyathus*). Терциатусовая дополнительная оболочка сложена горизонтальными пластинками, образующими щели, а значительно более тонкие вертикальные

перемычки слагают дополнительную оболочку. Такая дополнительная оболочка напоминает наружную стенку с сетевидными порами, но отличается четко выраженными горизонтальными элементами.

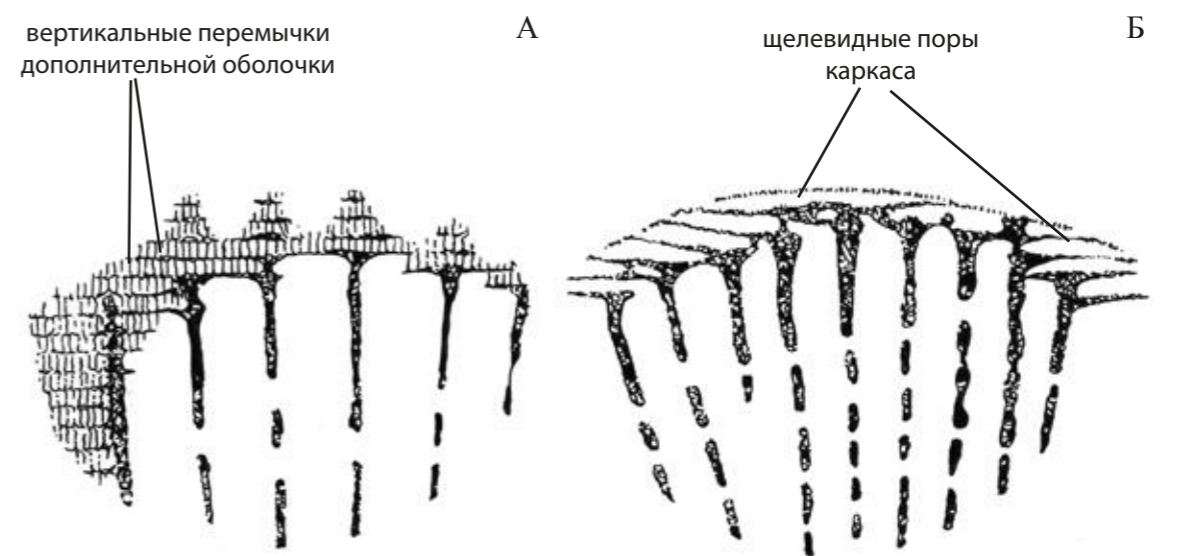


Рис. 12. *Clathricyathus fossangulatus* Vol., 1932. Косой (А) и поперечный (Б) срезы наружной стенки с дополнительной оболочкой терциатусового типа (по: Вологдин, 1932).

Внутренняя стенка

Структурные элементы внутренней стенки формируют несколько морфологических типов.

1. Стенки с простой пористостью (с шипиками около пор или без них) (рис. 13А).
2. Стенки с козырьками и чешуями (рис. 13Б).
3. Стенки с кольцевыми образованиями и разнообразными каналами, аналогичными наружной стенке (не сообщающимися и сообщающимися) (рис. 13В, Г).
4. Стенки с тумулами.

5. Стенки с дополнительными оболочками (рис. 13Д).

6. Комбинированные стенки, состоящие из двух элементов, например, сочетания каналов и кольцевых образований, кольцевых образований и микропористой оболочки и т. д.

Как мы видим, элементы внутренней стенки и наружной аналогичны, хотя на внутренней стенке встречаются комбинации элементов, а также морфологические усложнения, которые отсутствуют на наружной стенке.

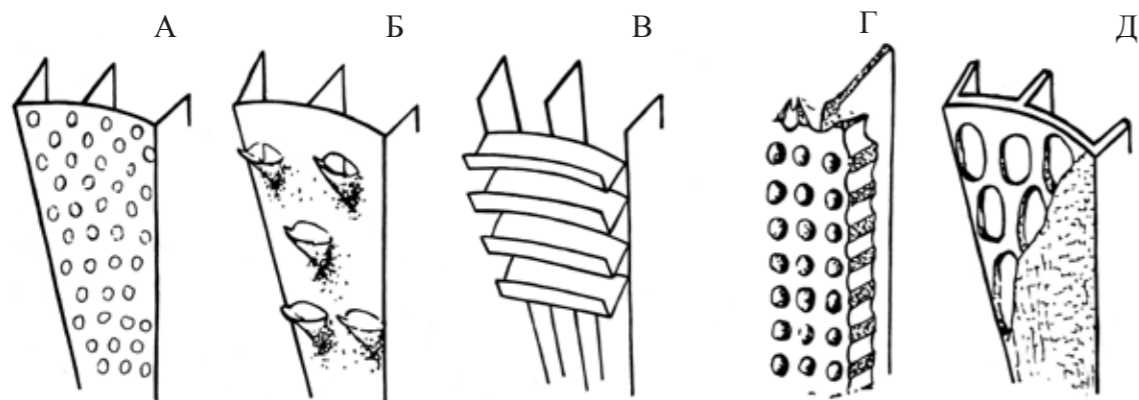


Рис. 13. Основные типы строения внутренней стенки (Розанов, 1974): А – стенка с простыми порами; Б – с козырьками; В – с кольцевыми пластинами; Г – с каналами; Д – с дополнительной оболочкой.

Стенки с простой пористостью

Характерной особенностью простых пор внутренней стенки является их больший диаметр по сравнению с порами наружной стенки, при этом часто толщина внутренней стенки больше, чем наружной. Размер пор обычно увеличивается с ростом диаметра кубка, однако, как и в случае с наружной стенкой, соотношение

диаметра пор и ширины промежутков между ними остается более или менее постоянным (Журавлёва и др., 1964; Розанов, Миссаржевский, 1966).

Стенки с козырьками и чешуями

Как и на наружной стенке, козырьки (рис. 14) закрывают пространство только одной поры, а чешуи перекрывают ряд



Рис. 14. Сросшиеся козырьки на каналах внутренней стенки *Rectannulus* sp. Часть поперечного сечения кубка (по: Дебрэнн, Журавлёв, Розанов, 1989).

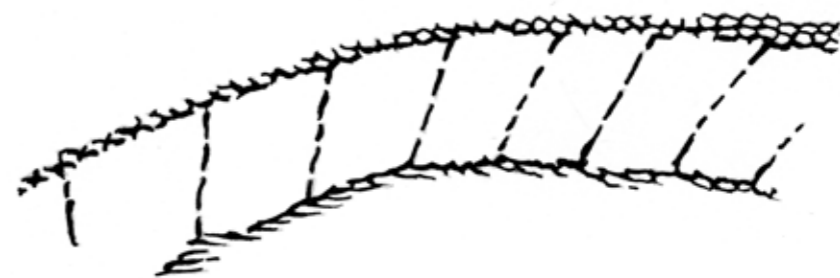


Рис. 15. Чешуи на внутренней стенке *Tennericyathus malycanicus* Roz., 1969. Часть поперечного сечения кубка (прорисовка шлифа из работы: Журавлёва, Коршунов, Розанов, 1969).

пор или даже интерсептумов (рис. 15), но еще не образуют сплошного кольца (рис. 16). Козырьки и чешуи чаще всего открыты вверх и могут иметь в сечении различную форму (Табл. III, фиг. 7–8).

Козырьки и чешуи иногда могут сливаться в горизонтальные конструк-

ции, трудно отличимые от колец, тогда определение возможно только благодаря изучению серии различно ориентированных шлифов.

На концах козырьков могут располагаться различной формы шипики: простые, шиповатые и ветвистые (рис. 17).

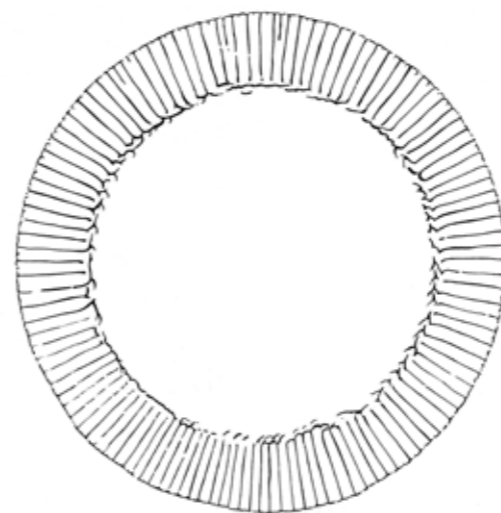


Рис. 16. Сросшиеся козырьки внутренней стенки *Leptocyathus regularis* (Vol., 1940) (по: Вологдин, 1940).

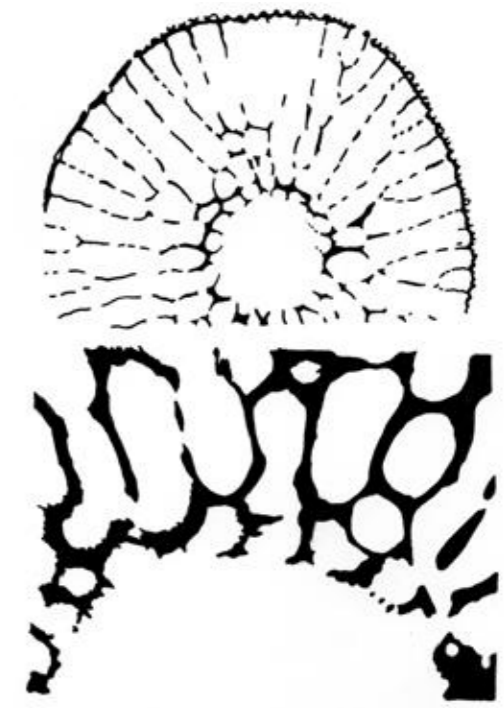


Рис. 17. *Gloriosocyathus permultus* Roz., 1969 (Розанов, 1969). Строение внутренней стенки – S-образные несросшиеся козырьки с ворсинками.

Кольцевые стенки

Кольцевые стенки имеют вид пластинчатых образований, расположенных в горизонтальной плоскости (рис. 18). Они различаются по форме пластин в продольном сечении кубка (Табл. II, фиг. 4). Если кольцевые пластины соединены с простой внутренней стенкой, тогда между перегородками и кольцевыми пластинами могут располагаться несколько пор (рис. 18Е, 19Б).

Кольца могут нести дополнительные «защитные» образования типа зубцов и шипиков.

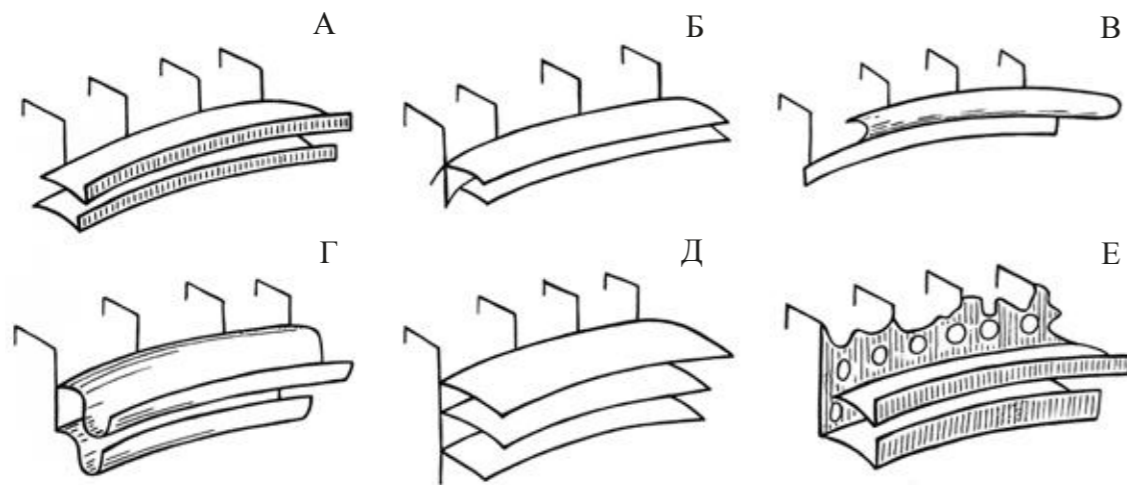


Рис. 18. Различная форма колец внутренней стенки. Тип А встречается у *Gordonicyathus*, Б – у *Cyclocyathella*, В – Г – у *Taylorcyathus*, Д – у *Compositocyathus*, Е – у *Kellericyathus* (по: Розанов, 1974).

Стенки с каналами (несообщающимися и сообщающимися)

Если между каналами отсутствуют поры, то это несообщающиеся каналы (Табл. I, фиг. 5; Табл. III, фиг. 5). Сообщающиеся каналы пронизаны порами, через которые они сообщаются между собой (Табл. II, фиг. 2, 3).

Эти две основные группы могут быть подразделены на подгруппы по количеству каналов (один, много) и их положению в интерсептуме, и по форме самих каналов.



Рис. 20. Несообщающиеся стремявидные каналы во внутренней стенке *Pretiosocyathus subtilis* Roz., 1966, часть поперечного сечения кубка (прорисовка шлифа по: Розанов, 1973).

Подгруппы у несообщающихся каналов могут быть следующими:

- 1) простые непористые каналы, расположенные по одному на интерсептуме;
- 2) простые непористые каналы, но расположенные в несколько рядов на интерсептуме;

3) простые непористые каналы, но расположенные «стремлявидно» (рис. 20, 21 Б, В, 22).

Со стороны центральной полости все типы каналов могут быть прикрыты «защитными образованиями» того же типа, что и поры простых внутренних стенок.

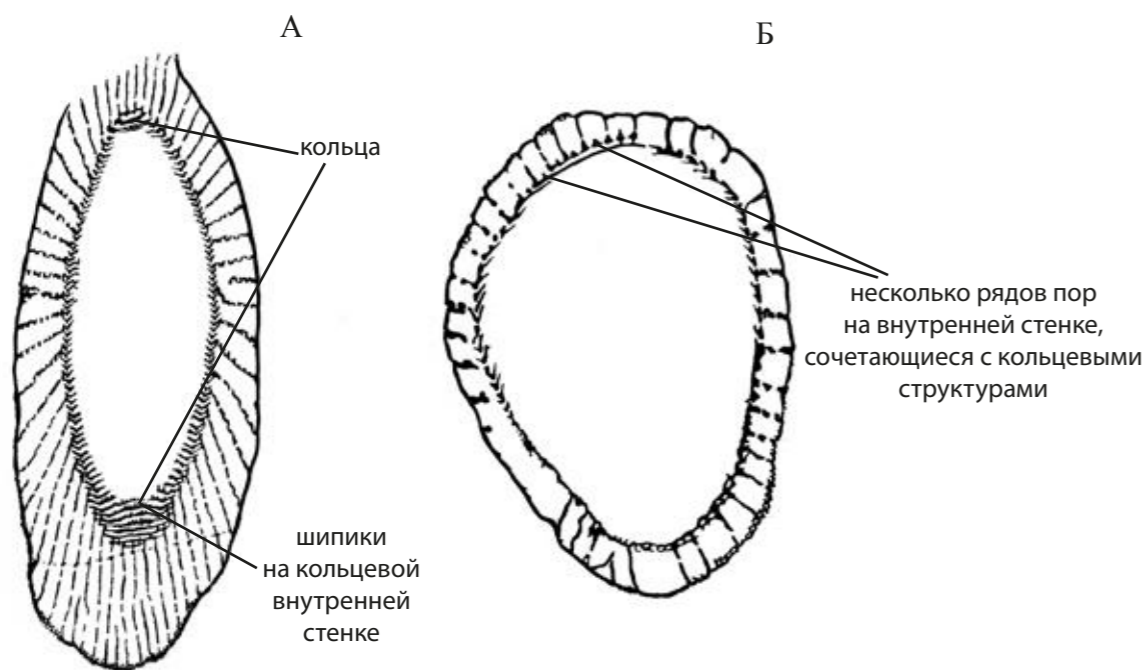


Рис. 19. А – кольца с шипиками на внутренней стенке *Gordonicyathus* sp. Косоперечное сечение кубка (по: Дебрени, Журавлёв, Розанов, 1989). Б – кольца в сочетании с несколькими рядами пор на ширину интерсептума внутренней стенки *Kellericyathus altaicus* Roz., 1973, косоперечное сечение кубка (по: Розанов, 1973).

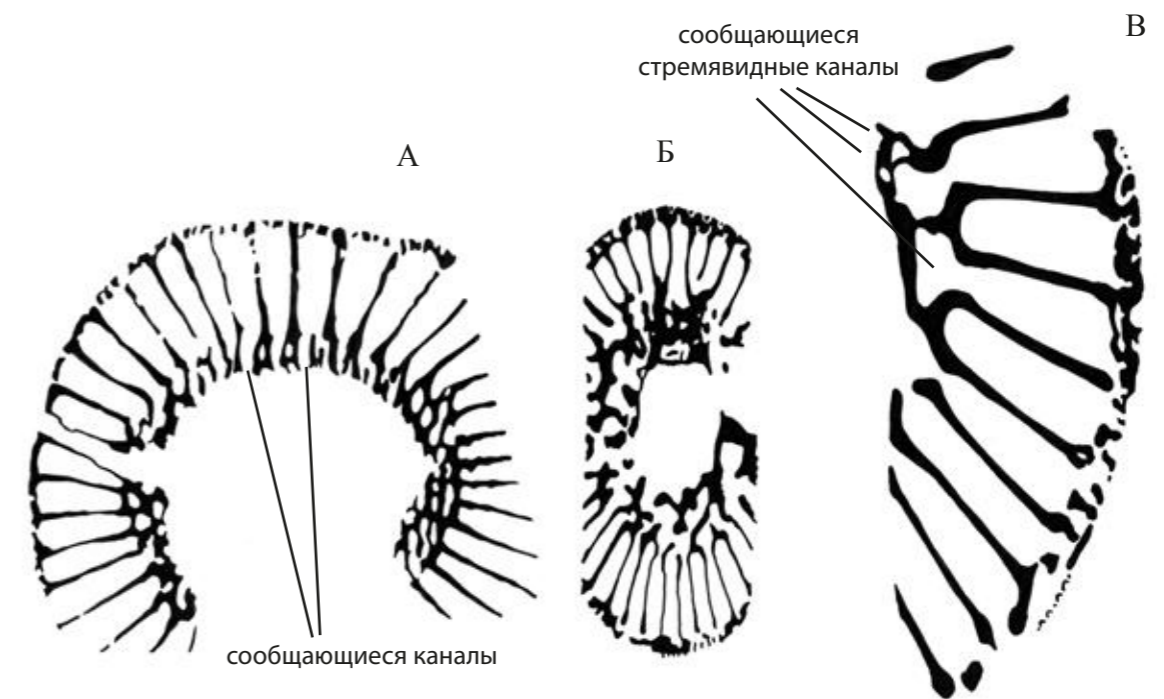


Рис. 21. Сообщающиеся каналы во внутренней стенке: А – *Irinaesyathus grandiperforatus* Vol., 1940, косоперечное сечение кубка (прорисовка шлифа по: Розанов, 1973); Б и В – *Tegerocyathus edelsteini* (Vol., 1931), часть поперечного сечения кубка (по: Дебрени, Журавлёв, Розанов, 1989).

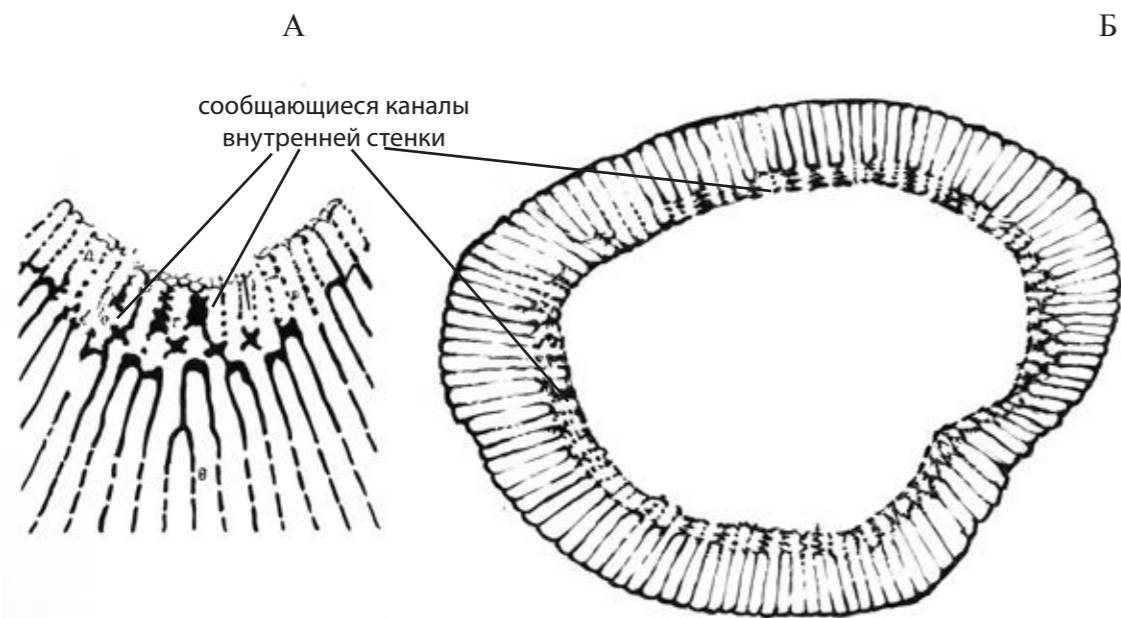


Рис. 22. А – сообщающиеся каналы на внутренней стенке *Clathricyathus robustus* (Vol., 1932) (прорисовка шлифа из работы А.Г. Вологодина, 1932 г., табл. III, фиг. 3, 4); Б – *Irinaecyathus grandiperforatus* (Vol., 1940), поперечное сечение кубка.



Рис. 24. Астероциатусовая (звездообразная) внутренняя стенка в сочетании с сообщающимися каналами *Krasnopreevaesyathus tyrgaensis* Roz., 1964; часть поперечного сечения кубка (по: Репина и др., 1964).

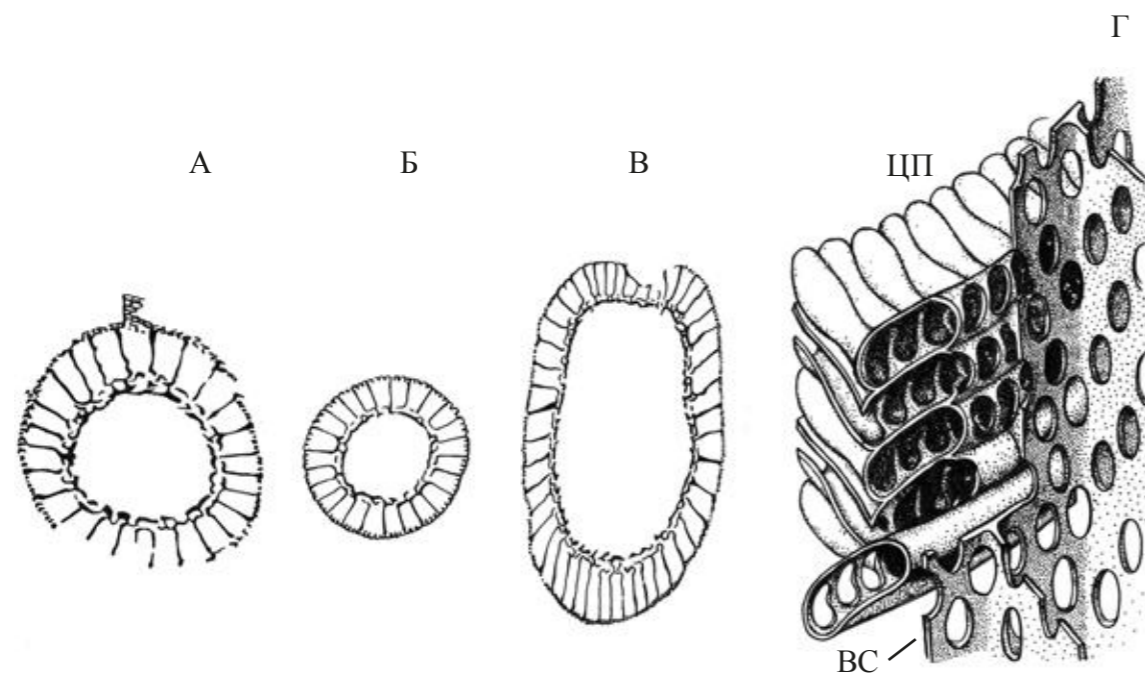


Рис. 23. Этмофиллумовая внутренняя стенка *Cordilleracyathus blussoni* Handf., 1971: А – косопоперечное сечение кубка, Б – поперечное сечение кубка, В – косопродольное сечение кубка, Г – реконструкция внутренней стенки *Ethmophyllum whitneyi* Meek., 1868; ВС – внутренняя стенка, ЦП – центральная полость (по: Дебринн, Журавлёв, Розанов, 1989).

Большие сложности вызывает интерпретация морфологии так называемой этмофиллумовой стенки (рис. 23), типичной для североамериканских родов *Ethmophyllum* (табл. III, фиг. 6) и *Cordilleracyathus*.

Каналы этмофиллумовой стенки колеччато изогнуты и образуют две зоны. Первая зона прилегает к интерваллюму и состоит из горизонтальных волнистых трубок, расположенных по типу кольцевых структур (рис. 23Г).

От этой зоны проходят отверстия в интерсептумы, а в сторону центральной полости снизу от горизонтальных трубок отходят ответвления, поднимающиеся вверх (рис. 23Г).

Структуры, аналогичные этмофиллумовым стенкам американских родов, встречаются и у родов, найденных на Сибирской платформе (род *Clathricyathus*), но с небольшой разницей, которая заключается в характере и степени «волнистости» перегородок вблизи внутренней стенки. В шлифах зрительно эти стенки отличаются очень легко от всех остальных стенок с каналами.

Стенки с тумулами и дополнительными оболочками

Эти типы строения внутренних стенок встречаются довольно редко. Образования, напоминающие бугорчатые тумулы наружных стенок, встречены только у *Mmassocyathus microporus* Krasn., 1960. Тумулоподобные образования у рода *Kogdecyathus* прикрывают выход каналов в центральную полость, а иногда несут еще дополнительный шип.

Тумулы представляют собой тонкопористую мембрану, сильно выпуклую (в виде бугорка) в сторону центральной полости на участке каждого канала.

На внутренней стенке редко присутствует дополнительная оболочка (рис. 13Д), но, тем не менее, она характерна для представителей разных родов.

Нужно иметь в виду, что в шлифах очень часто трудно отличить реальную дополнительную оболочку на внутренней стенке (род *Vipalicyathus* A. Zur., *Membranacyathus* Roz. и др.) от мелких кустистых шипиков (род *Alataucyathus* Zhur.). Особенно осторожно следует интерпретировать картину, полученную в поперечных срезах.

Комбинированные стенки

Впервые эту морфологическую структуру описала И.Т. Журавлёва у *Compositocyathus muchattensis* (Zhur., 1955), когда в сочетании с кольцевой стенкой была обнаружена тонкопористая мембрана, держащаяся на тонких стержнях. Затем Розанов описал род *Krasnopreevaesyathus* Roz., у которого простопористая звездчатая внутренняя стенка сочетается с «губчатой массой» (рис. 24).

Элементы интерваллюма

Стержни

Наружная и внутренняя стенки правильных археоциат соединены различными элементами. Это либо стержни, плоские или округлые в сечении, либо перегородки.

Стержни – самостоятельный, горизонтальный элемент, связывающий наружную и внутреннюю стенки. Обычно стержни располагаются хорошо выраженными вертикальными рядами (видны на рис. 25B; Табл. I, фиг. 6, 7). У некоторых видов в онтогенезе кубка можно проследить переход от округлых стержней к плоским, а затем к обычным пористым перегородкам.

Редимикулы также являются элементами интерваллюма, но не связывают стенки. Редимикулы представляют собой узкие вертикальные пластины, протягивающиеся по всей высоте кубка, чаще расположенные на внутренней поверхности наружной стенки при наличии перегородок между соседними перегородками, а иногда и обеих стенок (Tabulacyathus) (рис. 26).

Перегородки

Наиболее часто встречающиеся элементы интерваллюма – это пористые или перфорированные пластины, называемые перегородками. Обычно они рас-

полагаются в интерваллюме радиально (рис. 26). Однако в ряде случаев перегородки разветвляются, как, например, у родов *Tennericyathus*, *Syringocyathus*. Разветвление перегородок наблюдается у форм с синаптикулами или по ходу образования цепочковидных колоний (*Erbocyathus*).

Новые перегородки появляются на наружной стенке в виде зачаточных пластинок. В момент, когда количество рядов пор на ширину интерсептума достигает максимума для данного вида, пластинка быстро растет по направлению к внутренней стенке, образуя тем самым перегородку.

Если перегородка развивалась медленно в течение периода роста, в кубке существовали неполные перегородки, а если развитие проходило быстро, то образовывались полные перегородки. Новые перегородки могли образовываться за счет расщепления уже существующих, что, впрочем, нехарактерно для правильных археоциат.

Различаются четыре основных типа пористости перегородок:

- 1) с частыми, равномерно расположенными порами – частопористые;
- 2) с редкими, беспорядочно разбросанными порами – редкопористые;
- 3) одновременно с двумя типами пор: стремявидными порами на стыках с обеими стенками и редкими дополнительными порами;
- 4) сетчатопористые перегородки.

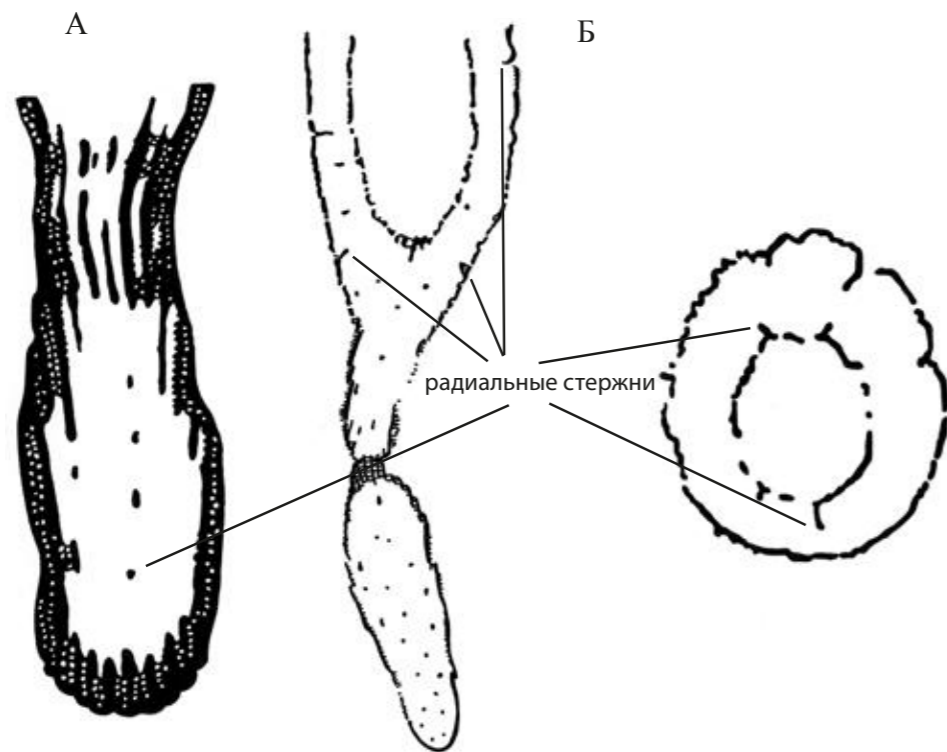


Рис. 25. Радиальные стержни в интерваллюме: А – *Dokiocyathus lenaicus* Roz., 1964, часть косопродольного сечения; Б – *Dokiocyathella incognita* Zhur., 1960, часть продольного сечения; В – *Dokiocyathus* sp., часть косопоперечного сечения кубка (по: Дебренин, Журавлёв, Розанов, 1989).

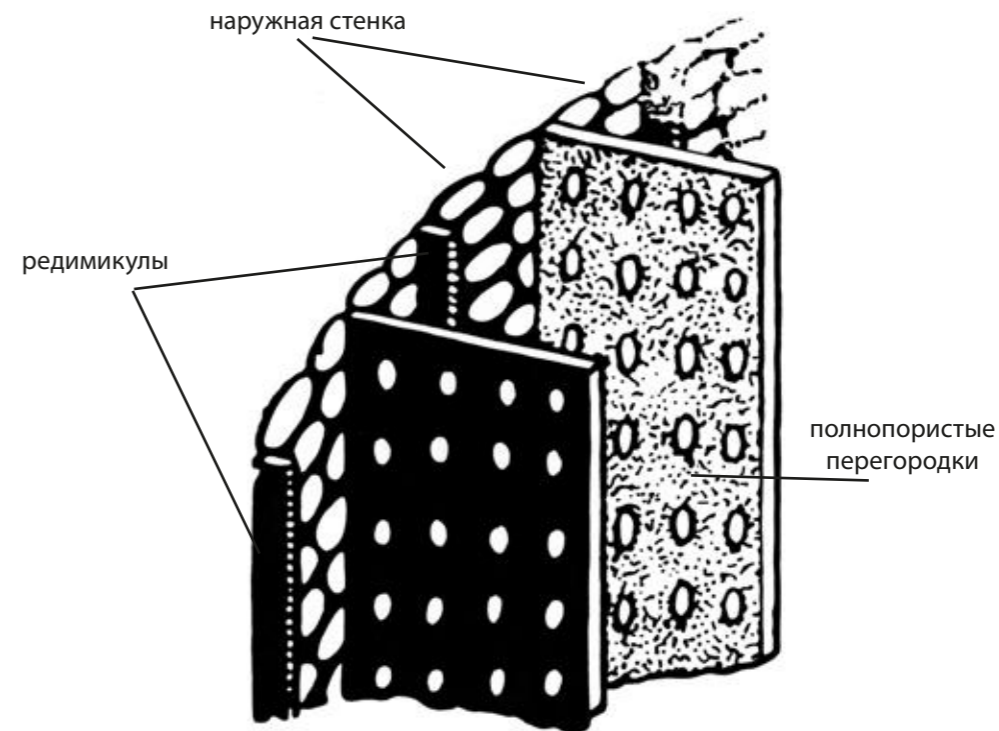


Рис. 26. Реконструкция наружной стенки и перегородок у *Nochorocyathus virgatus* (Zhur., 1960) (по: Журавлёва, 1960).

Следует отметить, что абсолютно непористых перегородок не существует: есть или редкие небольшие поры, или стремявидные поры на стыке с одной или обеими стенками. Количество пор может быть разным.

Среди полнопористых перегородок можно выделить нормальнопористые (диаметр пор примерно равен расстоянию между ними) и сетчатопористые, крупно- и мелкочаеистые (размеры пор значительно больше толщины межпоровых перемычек). А среди неполнопористых – редкопористые ограниченнопористые и перфорированные (рис. 27).

Редкопористыми называют перегородки с редкими порами по всей площади перегородки.

Ограниченнопористые характеризуются пористостью только части пластины.

Обычно считается, что виды с непористыми и редкопористыми перегородками произошли от предков с полнопористыми перегородками в результате редукции пор. Это видно в онтогенезе кубков. Формы с полнопористыми перегородками, существовавшие в томмоте и атдабанае, постепенно сменились формами с неполнопористыми перегородками в ботомском и тойонском веках.

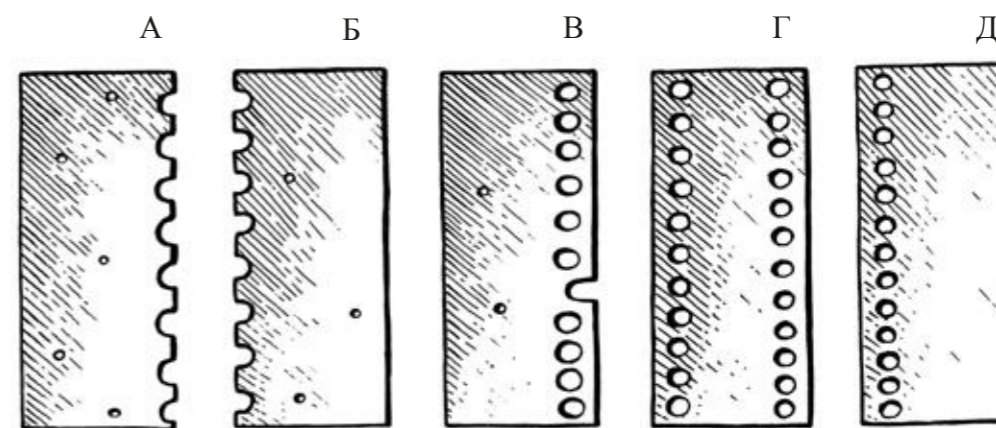


Рис. 27. Редкопористые перегородки (по: Воронин, 1979): А – с редкими мелкими порами и стремявидными порами вдоль внутренней стенки; Б – с редкими мелкими порами и стремявидными порами вдоль наружной стенки; В – с одним рядом пор вдоль внутренней стенки; Г – с двумя рядами пор вдоль наружной и внутренней стенок; Д – с одним рядом пор вдоль наружной стенки.

Синаптикулы и интерсептальные пластины

Синаптикулы – это небольшие стерженьки, соединяющие перегородки. Они располагаются обычно перпендикулярно перегородкам, отходя от межпоровых промежутков и соединя соседние перегородки.

Развитие синаптикул связано с пористыми перегородками, обычно крупноячеистыми и часто разветвленными. Чем шире интерсептум, тем более волнистыми становятся перегородки, при этом синаптикулы сидят в основном в точках их максимального сближения. В ряде случаев отдельные синаптикулы концентрируются в какой-либо одной горизонтальной плоскости и образуют синаптикульные днища. При формировании синаптикульного днища синаптикулы часто бывают раздвоены и могут соединяться дополнительными стерженьками (рис. 35).

Синаптикулы, по-видимому, являлись элементами укрепления основных структур, это становится очевидным в случае повреждений, так как залечивание интерваллюма проходило с помощью синаптикул даже у тех форм, у которых они при нормальном развитии отсутствовали.

У форм с хорошо развитыми синаптикулами этому признаку придается родовой ранг; если они случайны и редки, их рассматривают как видовой или даже внутривидовой признак.

Интерсептальные пластинки представляют собой плоские пористые образования, расположенные вертикально и соединяющие перегородки. В месте сочленения перегородки и интерсептальной пластинки перегородка может изгибаться. Виды с интерсептальными пластинками известны уже в начале томмотского века (*Nochoroicyathus sunnaginicus*) (Zhur., 1960).

Днища

Днища – горизонтальные элементы скелета, располагающиеся в интерваллюме в виде пористых сплошных или не сплошных пластинок.

У правильных археоциат различают три основных типа днищ:

- 1) пластинчатые или простые;
- 2) гребенчатые;
- 3) синаптикульные.

Пластинчатые днища (простые)

Они представляют собой пористые, плоские или выпуклые горизонтальные пластины, соединяющие наружную и внутреннюю стенки кубка. Они обычно располагаются на одном уровне во всех интерсептумах и называются регулярные днища, но они также могут располагаться на разных уровнях, и тогда это нерегулярные днища. У разных видов в днище на ширину интерсептума может приходиться два и более рядов пор.

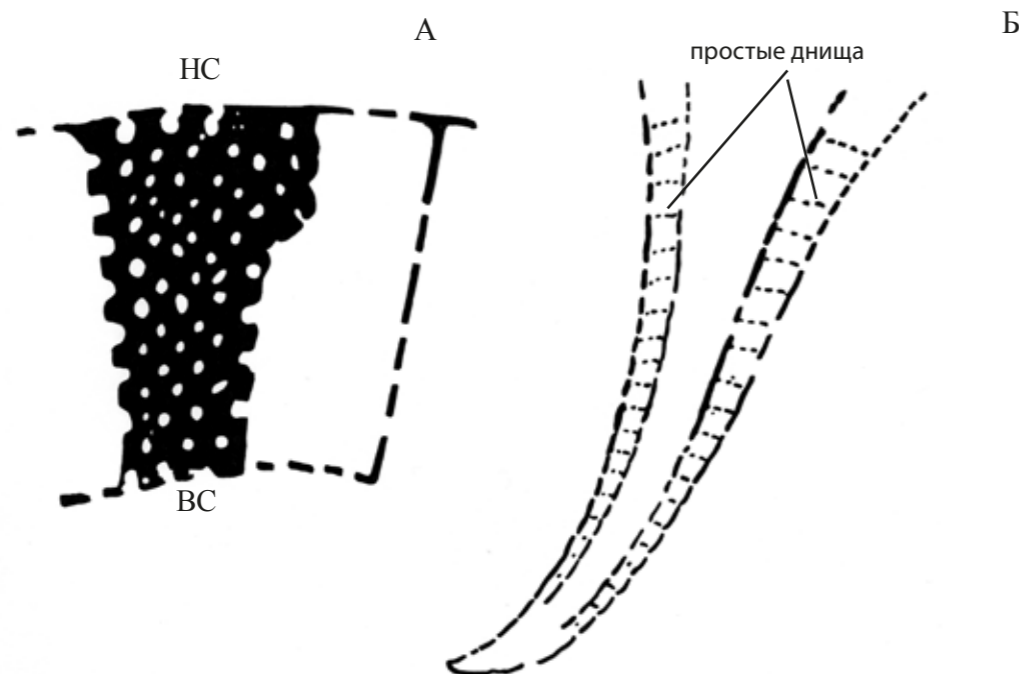


Рис. 28. Схема строения пластинчатых регулярных днищ. А – часть поперечного сечения кубка, на котором видно днище, Б – продольное сечение кубка с регулярным расположением днищ (по: Розанов, 1973). НС – наружная стенка, ВС – внутренняя стенка.



Рис. 29. Нерегулярное нормальнопористое днище *Anaptyctocyathidae* gen. et sp. indet., часть поперечного сечения кубка (прорисовка экземпляра из работы Дебрени, Журавлёв, Розанов, 1989, таблица XXIII, фиг. 4).

Пластинчатые днища могут быть частыми, т. е. через каждые четыре горизонтальных ряда пор в перегородках, или редкими, т. е. через 18 и более рядов пор.

Характер пористости днищ различен. По форме и расположению пор можно выделить четыре основных типа пластинчатых днищ: нормальнопористые, сетчатопористые, разнопористые и щелевидные.

В нормальнопористых днищах поры имеют округлую форму, диаметр пор не превышает расстояния между ними (рис. 28, 29).

В сетчатопористых днищах размер пор превышает расстояние между ними, а сами поры имеют неправильную – изометричную форму (рис. 30). Отчетливо выраженная рядность пор тоже отсутствует. По размеру пор различают мелкоячеистые и крупноячеистые сетчатопористые днища.



Рис. 30. Сетчатопористое днище; часть поперечного сечения кубка (прорисовка экземпляра из работы Дебрени, Журавлёв, Розанов, 1989, табл. XXIII, фиг. 9).



Рис. 31. Разнопористое днище *Rozanovicoscinus stellatus* Grav., 1984; часть поперечного сечения кубка, ботомский ярус (прорисовка экземпляра из работы Дебрени, Журавлёв, Розанов, 1989, табл. XXIII, фиг. 7).

Разнопористые днища (рис. 31) пронизаны порами неправильной формы с закругленными краями. Размеры, форма пор и толщина перемычек между ними значительно варьируют в пределах одного днища.

Рядность в расположении пор в разнопористых днищах не выражена. Такие днища характерны для археоциат со сложными стенками (*Tumulocoscinus*, *Porocoscinus*).

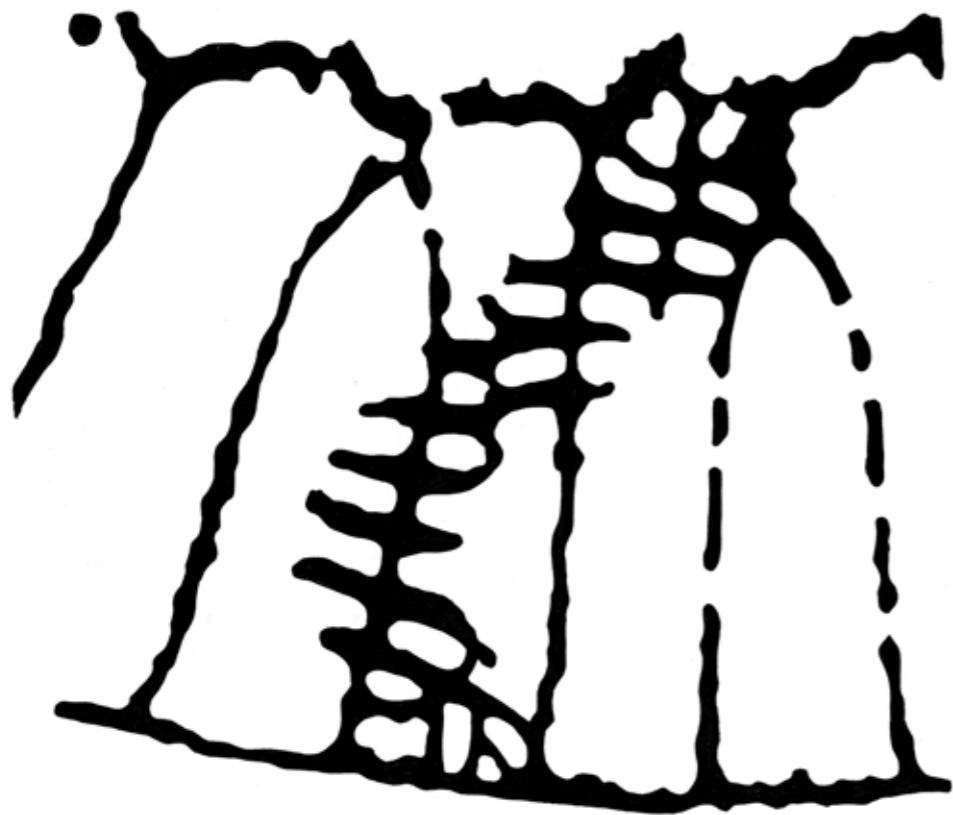


Рис. 32. Щелевидные поры в нормальнопористом днище *Retecoscinus proximus* Korsh. et Zhur., 1967, часть поперечного сечения кубка (прорисовка экземпляра из работы Дебрени, Журавлёв, Розанов, 1989, табл. XXIII, фиг. 5).

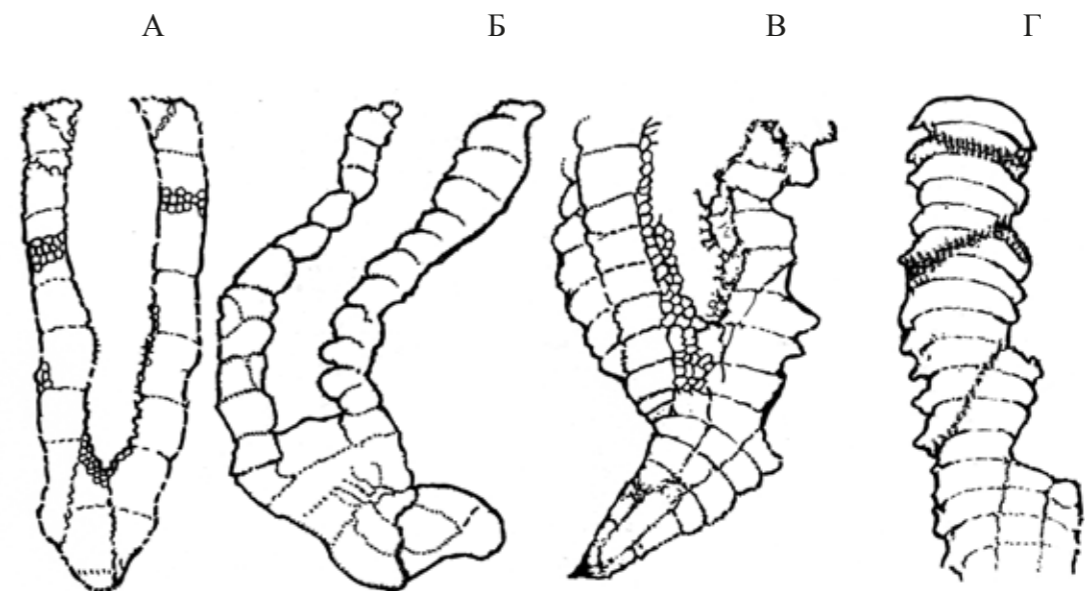


Рис. 33. Варианты соотношений стенок и днищ: А – обе стенки самостоятельные, *Egismacoscinus bedfordi* (Vol., 1977), часть продольного сечения кубка (прорисовка экземпляра из работы Дебрени, Журавлёв, Розанов, 1989, табл. XXV, фиг. 5); Б – внутренняя стенка табулярная, *Clathricoscinus porovi* Vlasov., 1964, часть продольного сечения кубка (прорисовка экземпляра из работы Дебрени, Журавлёв, Розанов, 1989, табл. XXX, фиг. 1а); В – наружная стенка табулярная, *Egismacoscinus mollis* (Vol., 1940), часть продольного сечения кубка (прорисовка экземпляра из работы Дебрени, Журавлёв, Розанов, 1989, табл. XXVIII, фиг. 6); Г – обе стенки табулярные, *Clathricoscinus* sp., часть продольного сечения кубка (прорисовка экземпляра из работы Дебрени, Журавлёв, Розанов, 1989, табл. XIII, фиг. 5).

Щелевидные днища (рис. 32) можно считать частным случаем нормальнопористых или сетчатопористых днищ. В таком днище имеется всего два ряда пор на ширину интерсептума, причем эти поры вытянуты в направлении, параллельном стенкам кубка.

Характер пористости пластинчатых днищ хорошо соотносится с характером пористости перегородок: нормальнопористым днищам соответствуют нормальнопористые перегородки или реже – редкопористые, с сетчатопористыми днищами встречаются сетчатопористые или редкопористые перегородки, а с разнопористыми – только редкопористые перегородки.

Существуют четыре варианта сочетания днищ со стенками:

А – наружная и внутренняя стенки «самостоятельные» (не образованы днищами) (рис. 33А);

Б – наружная стенка «самостоятельная», а внутренняя образуется заги-

бающимся вниз днищем (табулярная) (рис. 33Б);

В – наружная стенка «образовалась» днищем (табулярная), а внутренняя «самостоятельная» (рис. 33В);

Г – обе стенки «образованы» днищами (рис. 33Г).

С пластинчатыми днищами связан и особый тип стенок кубка, названный табулярным. Такая стенка представляет собой единую с днищем пластину, где собственно стенкой будет называться часть этой пластины, обращенная наружу или в центральную полость, а днищем – ее часть, заключенная в интерваллюме. Табулярной стенкой можно назвать только такую стенку, где каждая последующая пластина хотя бы частично загибается на предыдущую и своим краем смыкается с ней.

Таким образом, правильные археоциаты с пластинчатыми днищами можно разделить на две морфологические группы – с самостоятельными стенками и с табулярными.

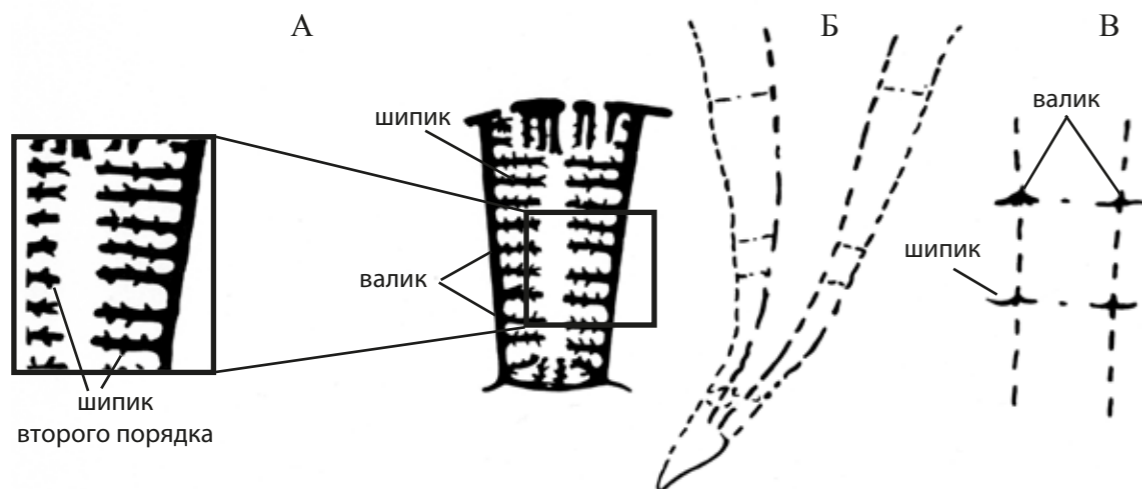


Рис. 34. Схема строения гребенчатых днищ: А – часть поперечного среза интерсептума с гребенчатыми днищами, Б – часть продольного сечения кубка, В – часть продольного сечения проходит по интерваллюму, видны гребенчатые днища (по: Розанов, 1973).



Рис. 35. Синаптикульное днище Afasyathus tabulatus Debr., 1964; прорисовка шлифа, часть поперечного сечения кубка (по: Дебренин, Розанов, 1976).

Гребенчатые днища

Гребенчатое днище – это расположенное в одной горизонтальной плоскости образование, состоящее из валика, опоясывающего по периметру интерсептум, и шипиков. Шипики отходят от этого валика к плоскостям перегородок и стенок. Они могут иметь различную форму. В простейшем случае шипики тонкие, гладкие. Иногда они несут шипики второго порядка по всей своей длине (ворсинчатые шипики) или только на конце (кустистые шипики). В некоторых случаях эти шипики второго порядка соединяются своими окончаниями.

Характерной особенностью гребенчатых днищ является их неравномерное расположение по высоте кубка (рис. 34Б).

Синаптикульные днища

Синаптикульные днища представляют собой конструкцию из расположенных в одной горизонтальной плоскости синаптикулов, которые перекрывают весь интерваллюм или несколько интерсептумов (рис. 35). Такие днища могут быть построены только из синаптикулов и соединяющих их перемычек.

Структуры верхнего края кубка

Существуют два типа структур верхнего края кубка: 1) пельты и 2) маргусы. Пельты встречаются у одностенных археоциатов. Маргусы присущи двустенным археоциатам, не имеющим пластинчатых днищ. Это, по-видимому, образования геронтической (старческой) стадии, поскольку они, во-первых, всегда закрывают кубки сверху, а во-вторых, внутри самих кубков остатки подобных структур не обнаружены.

Пельты – горизонтальные, почти непористые слабовыпуклые пластины, являющиеся непосредственным продолжением стенки, с центральным прогибом, в котором находится отверстие. Отверстие может быть перекрыто вогнутой, провисающей во внутреннюю полость сетчатой мембраной (рис. 36).

У двустенных археоциатов верхняя часть кубка выглядит иначе: возникающее очередное пористое днище становится потолком (маргусом) и ограничивает полость интерваллюма от внешнего пространства.

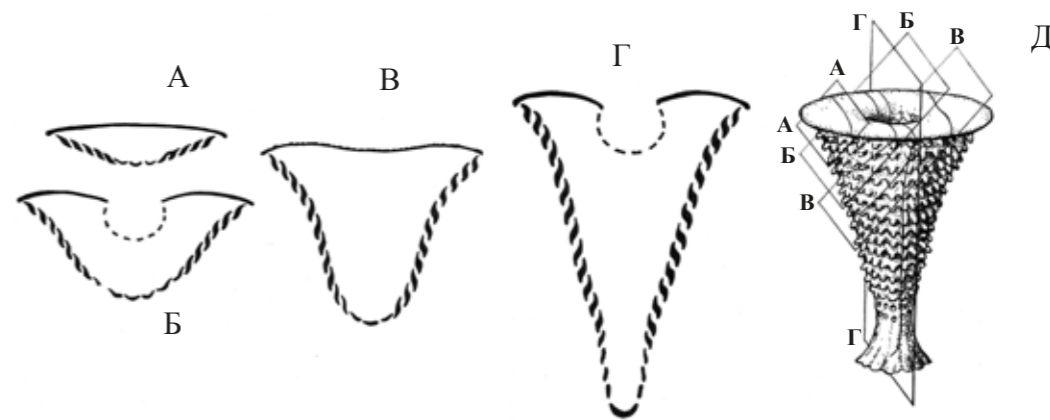


Рис. 36. Д – Реконструкция одностенного кубка Propriolynthus vologdini (Jak., 1956) с пельтой и различные варианты его сечений (А – Г). Сечение плоскостью «Б» соответствует Globosocyathus bellus Okun, 1969 (по: Дебренин, Журавлёв, Розанов, 1989).

Пузырчатая ткань и стереоплазма

Пузырчатая ткань – это система самостоятельных тонких непористых пластинчатых образований (фоссилизированных пленок), расположенных в интерваллюме и центральной полости (рис. 37). Пузырчатая ткань чаще характерна для неправильных археоциатов (Приложение, рис. 56А) и редко встречается у правильных, заполняя пространство всей внутренней полости, или может быть расположена лишь локально, в основании кубка. Пузырчатая ткань у неправильных археоциатов заполняет все камеры и полости, иногда являясь единственным скелетным образованием интерваллюма и центральной полости (семейство Batchatocyathidae). У правильных археоциатов она может быть новообразованием в местах повреждения скелета или в местах тесного соприкосновения кубков.

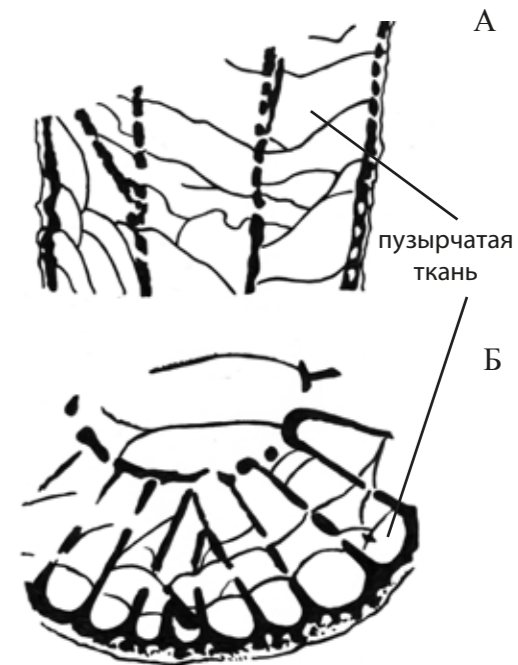


Рис. 37. Loculicyathus membranivestites Vol., 1932 в продольном (А) и поперечном (Б) срезах (Табл. I, фиг. 1, 2).

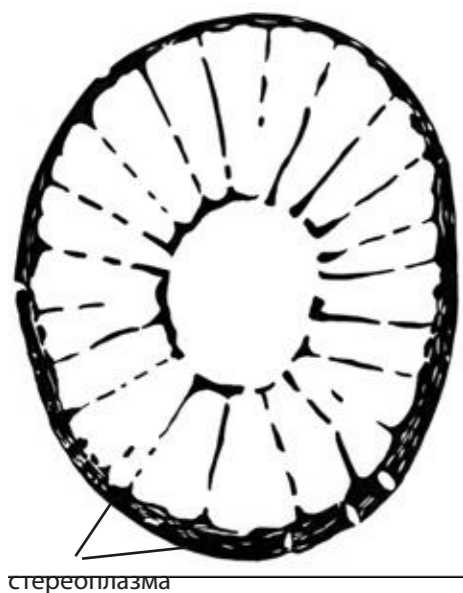


Рис. 38. Стереоплазматические образования на наружной стенке, *Robustocyathus robustus* (Vol., 1937).

Стереоплазма – это тонкие известковые наложения, параллельные скелетным элементам кубка (рис. 38). Стереоплазма может покрывать все скелетные элементы кубка: внутреннюю и наружную стенки, перегородки, поры и т. д. В некоторых случаях стереоплазма приурочена к местам прижизненных повреждений кубков как правильных, так и неправильных археоциат.

Стереоплазматические образования очень часто ограничены нижней частью кубка. Обычно наблюдается градиент распределения стереоплазмы в кубке, поскольку по мере роста кубка образовывались новые слои стереоплазмы, которые протягивались в его нижнюю часть, иногда полностью заполняя ее и блокируя все поры. В этом случае только в верхней части кубка оставалась функционирующая (живая) часть животного.

Так как эти образования непористые, они могли полностью перекрывать сообщение между живыми тканями. Кроме того, за счет разрастающейся пузырчатой ткани сокращался объем жилой части кубка, а за счет стереоплазмы укреплялось основание кубка. Пузырчатая ткань и стереоплазма начинали образовываться после окончания формирования каркаса кубка.

Гистология скелета археоциат

Скелет состоит из идиоморфных (одинаковых по форме и размеру) зерен. Размер зерен более или менее постоянен, в среднем 4–8 мкм. Поверхность зерен часто покрыта нерегулярными вмятинами и выступами (рис. 39). Исследования микроструктур скелета показали их явную однотипность и у разных систематических групп, и на разных онтогенетических стадиях, и в разных вмещающих породах.

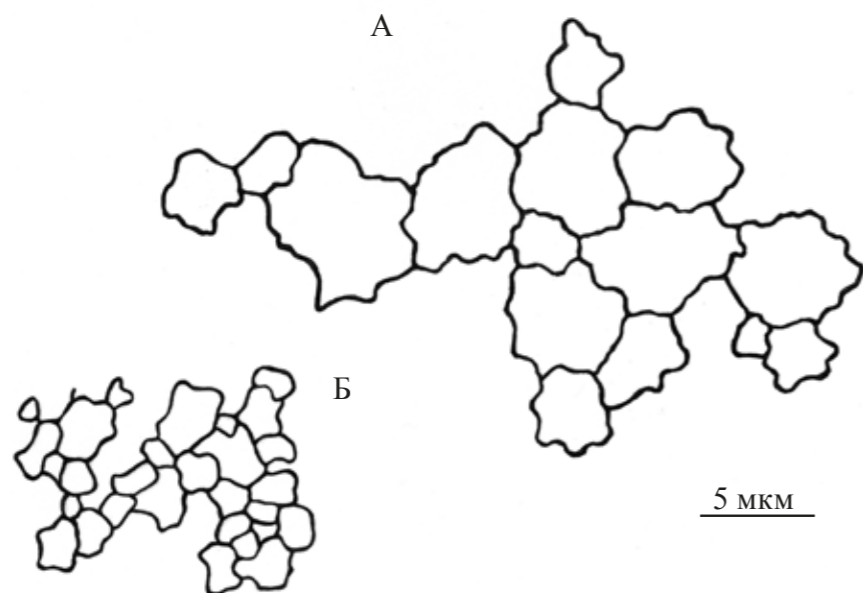


Рис. 39. Микроструктура скелета археоциат в ультратонких срезах. Прорисовка среза *Archaeocyathus atlanticus* Billings, 1861: А – основной скелет, Б – диссепименты и стереоплазма (по: Дебрени, Журавлёв, Розанов, 1989).

ЯВЛЕНИЕ ГЕТЕРОХРОНИИ

Гетерохрония (*греч.* heteros – другой и *chronos* – время) – эволюционное изменение момента закладки и темпа развития отдельных органов в онтогенезе. Иными словами, это более раннее появление в онтогенезе продвинутых признаков по сравнению с примитивными. Ярким примером гетерохронии является эволюция видов рода *Leptosocyathus* (Розанов, 1973).

В онтогенезе *Leptosocyathus polyseptus* проходит следующие стадии.

1. Простой одностенный кубок, эта морфология соответствует роду *Archaeolythus*.
2. Двустенный кубок с простыми стенками (в интерваллюме радиальные стержни, перегородки отсутствуют), соответствующий род – *Dokidocyathus*.
3. Двустенный кубок, обе стенки простые, внутренняя с одним рядом пор на ширину интерсептума. В интерваллюме полнопористые перегородки и гребенчатые днища. Соответствующий род – *Rotundocyathus*.
4. Двустенный кубок, обе стенки простые, внутренняя с одним рядом пор на ширину интерсептума. В интерваллюме непористые перегородки. Соответствующий род – *Robustocyathellus*.
5. Наружная стенка простая, с рядами стремявидных пор, внутренняя с одним

рядом пор на ширину интерсептума, прикрытых крупными объемлющими козырьками. В интерваллюме непористые перегородки. Соответствующий род – *Joanaecyathus*.

6. Наружная стенка простая, внутренняя с одним рядом пор на ширину интерсептума, несет чешуи. В интерваллюме непористые перегородки. Соответствующий род и вид – *Leptosocyathus polyseptus*.

Таким образом, полученный морфологический ряд следующий: *Archaeolythus* – *Dokidocyathus* – *Rotundocyathus* – *Robustocyathellus* – *Joanaecyathus* (рис. 40).

Благодаря детально разработанной стратиграфии нижнего кембрия Сибирской платформы, на примере *Leptosocyathus polyseptus*, мы видим четкое проявление гетерохронии. Этот вид, следуя порядку формирования признаков в онтогенезе, теоретически должен был бы появиться в тойонском веке, но он появляется в начале атдабанского. Несмотря на то, что *L. polyseptus* является самым древним представителем группы археоциат с чешуйчатой внутренней стенкой, он имеет непористые перегородки. Однако в онтогенезе мы наблюдаем естественную потерю пористости перегородок, свойственную большинству групп правильных археоциат (Розанов, 1973).

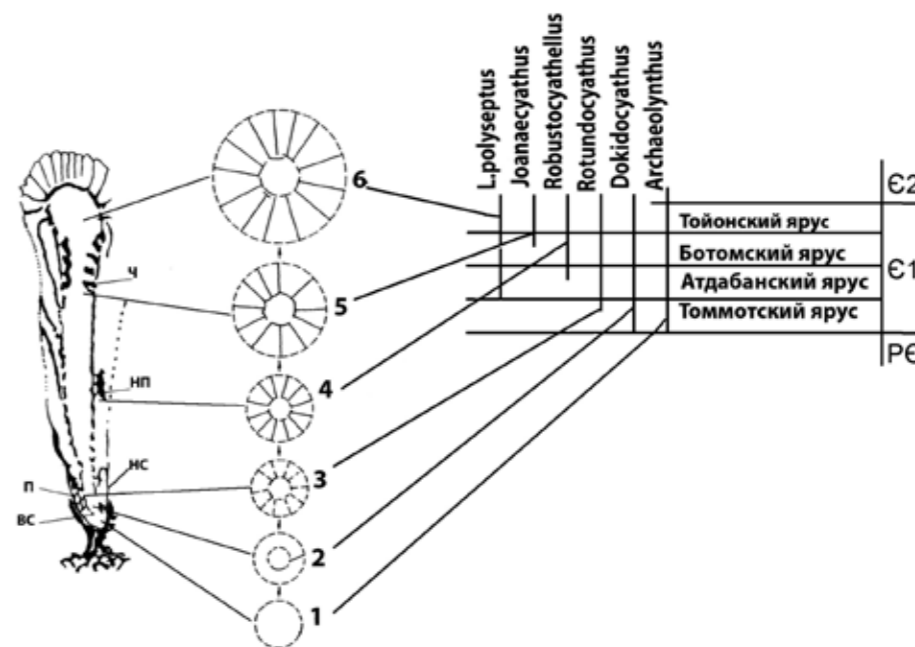


Рис. 40. Поэтапные срезы кубка *Leptosocyathus polyseptus* (Latin., 1953), отображающие возрастные стадии и усложнение морфологических признаков в процессе эволюции. Прорисовка продольного сечения кубка, атдабанский ярус (по: Розанов, 1973). Ч – чешуи, НП – непористые перегородки, НС – наружная стенка, П – полнопористая перегородка, ВС – внутренняя стенка. 1 – поперечное сечение, соответствующее *Archaeolythus*, 2 – поперечное сечение, соответствующее *Dokidocyathus*, 3 – поперечное сечение, соответствующее *Rotundocyathus*, 4 – поперечное сечение, соответствующее *Robustocyathellus*, 5 – поперечное сечение, соответствующее *Joanaecyathus*, 6 – поперечное сечение, соответствующее *Leptosocyathus polyseptus*.

ПУТИ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ

Олигомеризация

Олигомеризация – уменьшение числа метамеров или однородных органов в ходе эволюции.

Процесс олигомеризации простой пористости наружной стенки можно проследить особенно ясно.

На рисунке 41 видно, что самая ранняя форма – *Monocyathus sibiricus* (Toll., 1899) – имела наибольшее количество пор на единицу площади стенки по сравнению с более поздними представителями этого же рода – *M. macrospinus* (Zhur., 1963), *Monocyathus* sp.

Аналогичная тенденция выявляется в изменении числа тумул у *Tumuliolynthus* (рис. 42). Самые ранние формы *Tumuliolynthus* имели большее количество тумул по сравнению с поздними формами, где количество тумул явно уменьшается.

На рисунке 43 видно, что более ранние формы археоциат имели большее количество пор дополнительной оболочки по сравнению с поздними формами, где количество пор значительно уменьшается.

Возникновение дополнительных оболочек является интересным моментом в эволюции археоциат и прослеживается во всех группах.

Уменьшение числа пор на дополнительной оболочке также является следствием процесса олигомеризации (рис. 43).

Процессы олигомеризации поровой системы имели огромное значение для эволюции археоциат, особенно на начальных стадиях развития (сначала с простыми стенками и тумулами, а затем и с дополнительными оболочками). После появления дополнительной оболочки число пор уменьшается.

В случае, если компенсация, т. е. восполнение слабого развития одних органов усиленным развитием других, выполняющих биологически равноценную функцию, выражена появлением дополнительной оболочки, вместо одной поры наружной стенки появляются новые поры дополнительной оболочки (Розанов, 1973).

Таким образом, во всех группах тенденция к уменьшению числа пор наружной стенки выражена достаточно отчетливо.

В ходе исторического развития археоциат можно выделить два разных типа компенсации (рис. 44).

1 этап – образование у устьев пор своеобразного сита, очень сходного по функциям с дополнительной оболочкой, но образованного за счет срастания радиально расположенных шипиков.

2 этап – образование бугорчатых тумул, т. е. тумул с многочисленными отверстиями, представляющими собой структуру по типу дополнительной оболочки.

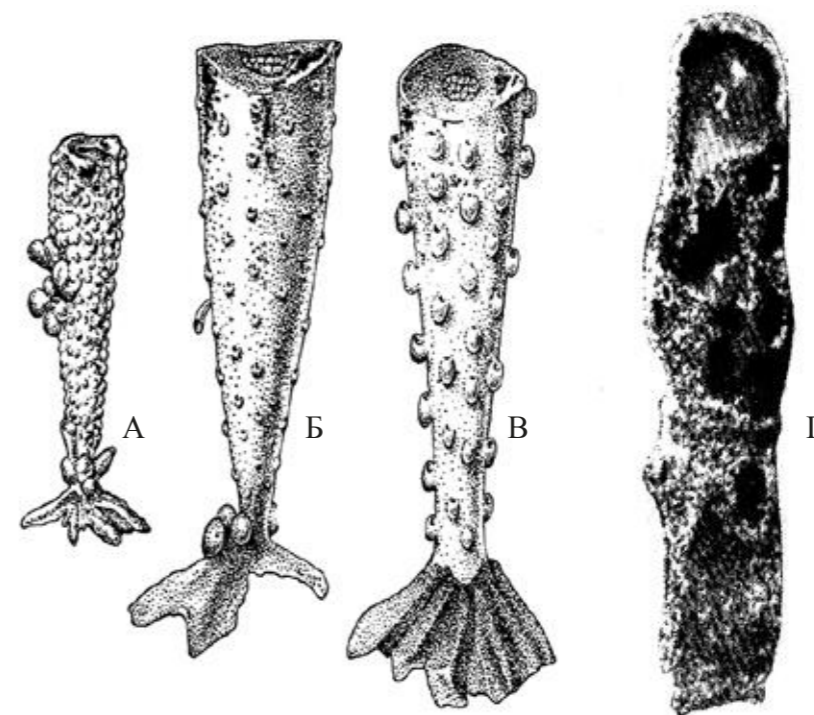


Рис. 42. Реконструкции видов: *Tumuliolynthus* (по: Журавлёва, 1963). А – *T. tubexternus* (Vol., 1932), ранняя форма; Б – *T. musatovi* (Zhur., 1961); В – *T. karakolensis* (Zhur., 1963); Г – *Tumuliolynthus irregularis* (Bedf., 1934) – тумулы частично разрушены (поздняя форма).

Рассмотрение в совокупности процессов компенсации и олигомеризации позволяет установить, что реализация возможностей изменчивости морфологических признаков археоциат в каждой группе одинакова и включает два этапа.

Первый этап – направленный процесс олигомеризации поровой системы. Завершение первого этапа связано

с образованием форм, имеющих определенную (наименьшую) размерность пор и их количества на интерсептум. На первом этапе реализуются не все возможности морфологических преобразований внутри групп. Поэтому второй этап характеризуется реализацией оставшихся возможностей («этап остаточной реализации»).

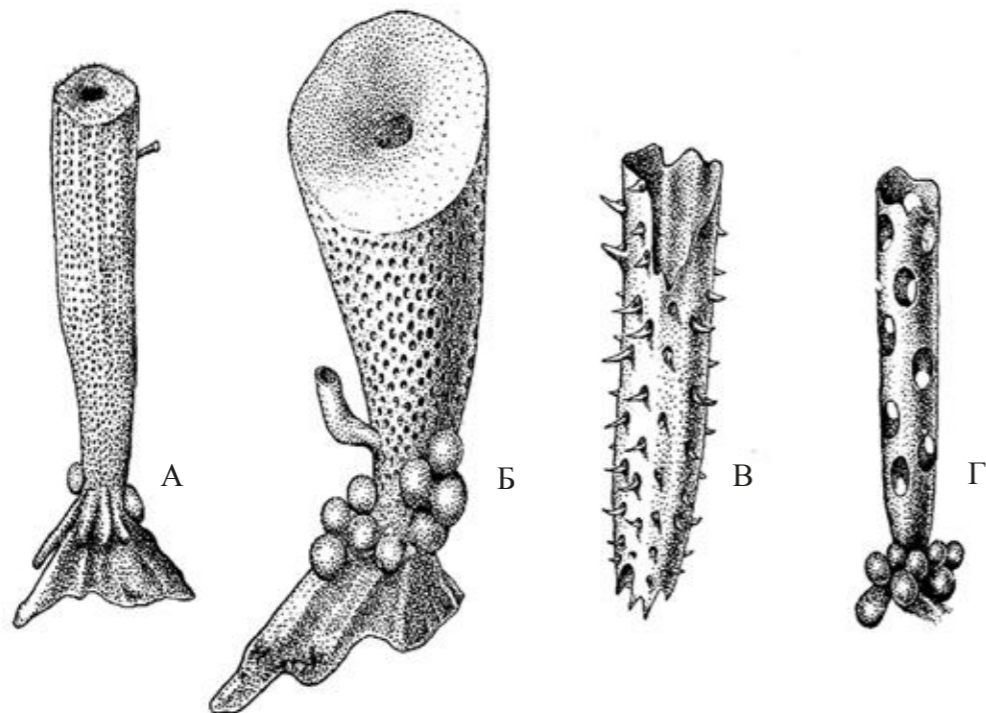


Рис. 41. Реконструкция видов *Monocyathus* (по: Журавлёва, 1963); А – *M. sibiricus* (Toll., 1899); Б – *M. nalivkini* (Vol., 1939); В – *M. macrospinus* (Zhur., 1963); Г – *Monocyathus* sp.

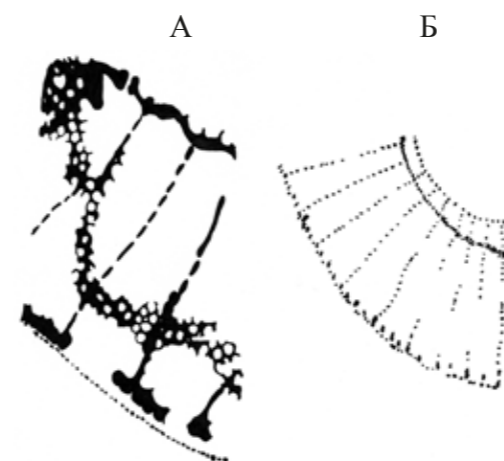


Рис. 43. Уменьшение числа пор на дополнительной оболочке у *Eugatocyathus gratus* (Debrenne, 1969) ($\times 4$) по сравнению с *Eugatocyathus kundatus* (Roz., 1966), прорисовка шлифов (по: Розанов, 1973). А – более поздняя форма *Eugatocyathus gratus* (Debrenne, 1969), часть поперечного сечения; Б – более ранняя форма – *Eugatocyathus kundatus* (Roz., 1966), часть поперечного сечения.



Рис. 44. Схема соотношения этапов развития археоциат (по: Розанов, 1973).

На границе двух этих этапов происходит образование дополнительной оболочки, связанной с процессом компенсации (см. ниже).

Параллельно с «остаточной реализацией» возможностей преобразования структур с простой пористостью начинает меняться дополнительная оболочка на наружной стенке и (каналы и чешуйчатые образования) на внутренней, по принципу олигомеризации.

Продолжительность этапов у разных групп разная и определяется морфологической сложностью представителей тех или иных таксонов (Розанов, 1973).

Компенсация

Компенсация – процесс, в результате которого развитие одних органов усиливается или восполняется развитием других, выполняющих биологически равноценную функцию. Так, например, мелкие поры

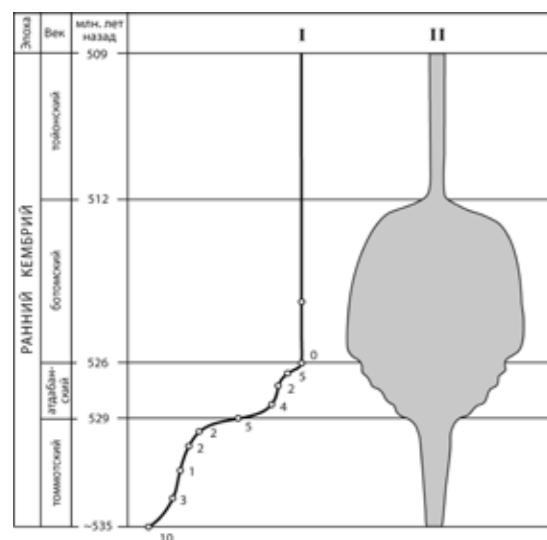


Рис. 45. Схема соотношения появления новых морфологических признаков (структур) у правильных археоциат. I – число новых признаков; количество родов по зонам и ярусам нижнего кембрия. II – этапы эволюционного развития правильных археоциат. 1 – томмотский ярус – этап становления правильных археоциат с использованием большинства возможностей простой пористости скелетных элементов; 2 – аттабанский ярус – быстрое увеличение разнообразия за счет использования более сложных скелетных элементов; 3 – ботомский ярус – этап остаточного перераспределения, новые таксоны создаются за счет перекомбинации уже выработанных признаков; 4 – тойонский ярус – резкое вымирание группы, доживание возникших ранее родов (по: Розанов, 1973).

каркаса не могут пропустить крупные частицы взвеси извне. Для увеличения пропускной способности происходит увеличение диаметра пор путем слияния их или путем олигомеризации (процесс разобран в предыдущем разделе). Также в процессе олигомеризации у археоциат не только увеличивается диаметр пор каркаса, но и появляется дополнительная оболочка с более мелкими порами. Таким образом, дополнительная оболочка выполняет функцию «фильтра», с которыми раньше справлялись мелкие поры каркаса.

Суммарная картина динамики разнообразия правильных археоциат соотносится определенным образом с эволюцией их морфологии (рис. 45).

Морфологические инновации, имевшие место в основном в аттабанском веке, отразились быстрым ростом в динамике родового разнообразия. Исчерпание морфологических возможностей группы регистрируется в ботомском веке – в это время не появляется никаких новых морфологических структур. Новые роды в ботомском веке формируются за счет перекомбинации уже имеющихся в морфологическом арсенале признаков. Ограниченное число морфологических преобразований приводит к специализации и вымиранию группы в тойонском веке.

ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

В 1920 г. Н.И. Вавилов опубликовал закон гомологических рядов, устанавливающий параллельную изменчивость признаков у близких таксонов. Это означает, что спектр возможных преобразований у близких видов сходен, изменчивость имеет мозаичное (или еще говорят – параллельное) распределение у близких видов. Проявляется гомологическая изменчивость признаков и на уровне таксонов более высокого ранга. Именно эта параллельная изменчивость признаков наиболее интересна для палеонтологов.

Розанов показал широкое распространение параллельной изменчивости у археоциат. Наиболее отчетливо наличие гомологических рядов прослеживается на уровне рода.

Бликие роды характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная

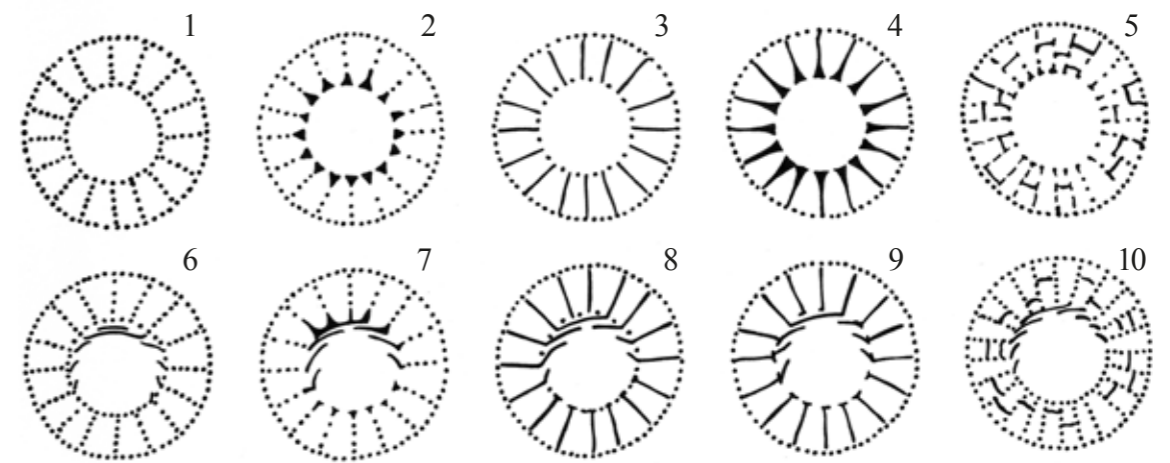


Рис. 46. Гомологические ряды в семействах Ajacicyathidae (1–5) и Bronchocyathidae (6–10) (по: Розанов, 1973). 1 – Nochoroicyathus, 2 – Rotundocyathus, 3 – Ajacicyathus, 4 – Robustocyathellus, 5 – Sibirecyathus, 6 – Kellericyathus, 7 – Taylorcyathus, 8 – Denaecyathus, 9 – Stillicidocyathus, 10 – Gordonifungia.

ряд форм в пределах одного рода, можно предвидеть существование параллельных форм у других видов и родов (Розанов, 1973). Вероятно, чем генетически ближе роды и семейства, тем полнее сходство в рядах их изменчивости.

Сравним для примера роды двух семейств Ajacicyathidae и Bronchocyathidae (рис. 46). Эти два семейства отличаются строением внутренней стенки. У семейства Ajacicyathidae внутренняя стенка простая, а у семейства Bronchocyathidae с усложнениями – с кольцами. У семейства Bronchocyathidae повторяются те же морфологические признаки кубка, что и у семейства Ajacicyathidae.

При сравнении видно, что род Nochoroicyathus (Ajacicyathidae) имеет пористые перегородки и несколько рядов пор на внутренней стенке, аналогичным образом у рода Kellericyathus (Bronchocyathidae) – пористые перегородки, а внутренняя стенка имеет две-три поры на интерсептум плюс кольцевые пластины. У рода Rotundocyathus (Ajacicyathidae) – пористые перегородки и один ряд пор на внутренней стенке, и у рода Taylorcyathus (Bronchocyathidae) такая же морфология. Род Robustocyathellus (Ajacicyathidae) имеет непористые перегородки и один ряд пор на внутренней стенке, то же самое имеет и Stillicidocyathus (Bronchocyathidae), но с кольцевыми пластинками. Род Ajacicyathus имеет непористые перегородки и несколько рядов

пор на внутренней стенке, то же мы видим и у рода Denaecyathus. И, наконец, у рода Sibirecyathus (Ajacicyathidae) наблюдаются синаптикулы, как и у рода Gordonifungia (Bronchocyathidae).

При сравнении набора видов отдельных родов, особенно многовидовых, легко увидеть практически полную повторяемость признаков. Не менее удивительная картина полной повторяемости структур наружной стенки может быть прослежена при сравнении даже таких крупных категорий, как подотряды.

Выявление гомологических рядов у археоциат (как, по-видимому, и в любой другой группе) позволяет с большой степенью достоверности предсказать морфологические особенности форм, которые могут быть еще найдены. Иными словами – в таблице гомологических рядов пустые ячейки говорят о возможности нахождения форм, морфология которых соответствовала бы их месту в данной координатной системе признаков (Таблица гомологических рядов правильных археоциат). Исключение составляют три рода (Cryptoporocyathus Zhur., Ethmolythus Zhur., Salopicyathus Vol.). Их нет в таблице.

Наличие гомологической изменчивости заставляет думать, что эволюция археоциат (как, по-видимому, и других групп) могла происходить и, очевидно, происходила по принципу перебора и исчерпания комбинаторных возможностей морфологических преобразований.

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Правильные археоциаты распространены исключительно в нижнекембрийских отложениях, в карбонатных и реже в терригенно-карбонатных породах. Они обнаружены на всех материках, легко узнаются и так же легко указывают на ярусную принадлежность. Центром происхождения археоциатов была Сибирская платформа, отсюда они мигрировали (рис. 47), образовав в некоторых районах вторичные центры диверсификации (Rozanov, 1974).

Более наглядно расселение археоциатов можно представить, пользуясь палеогеографической картой раннего кембрия. На этой карте (рис. 48) основные районы с местонахождениями правильных археоциатов показаны звездочками (центр происхождения и вторичные центры диверсификации). Хорошо видно, что они располагаются в экваториальной зоне, а также в умеренной зоне Южного полушария. Именно в Южном полушарии в раннем кембрии находились основные площади мелководных шельфов.

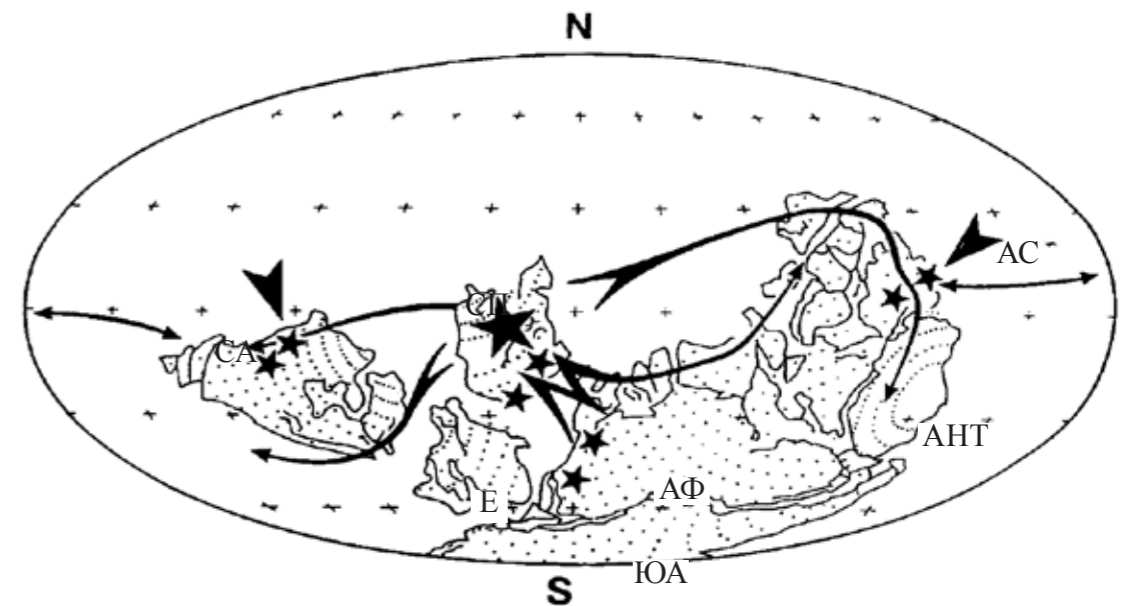


Рис. 48. Схема миграций археоциатов в раннем кембрии (Rozanov, 1974): АС – Алтае-Саянская складчатая область, АНТ – Антарктида, СП – Сибирская платформа, СА – Средняя Азия и Казахстан, Аф – Африка, ЮА – Южная Америка.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПРАВИЛЬНЫХ АРХЕОЦИАТ В РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНАХ МИРА

В комплексах археоциатов, положенных в основу выделения четырех ярусов раннего кембрия, содержатся многие роды и виды, которые имеют широкое распространение как в разрезах Сибири, так и за ее

пределами. Это дает возможность проводить корреляцию разрезов и проследить четыре яруса в пределах нижнекембрийских отложений земного шара.

В результате интенсивного изучения археоциатов разных регионов и материков сложилось более или менее устойчивое представление о возрасте комплексов археоциатов. В связи с этим приводится стратиграфическое положение комплексов археоциатов (рис. 49).

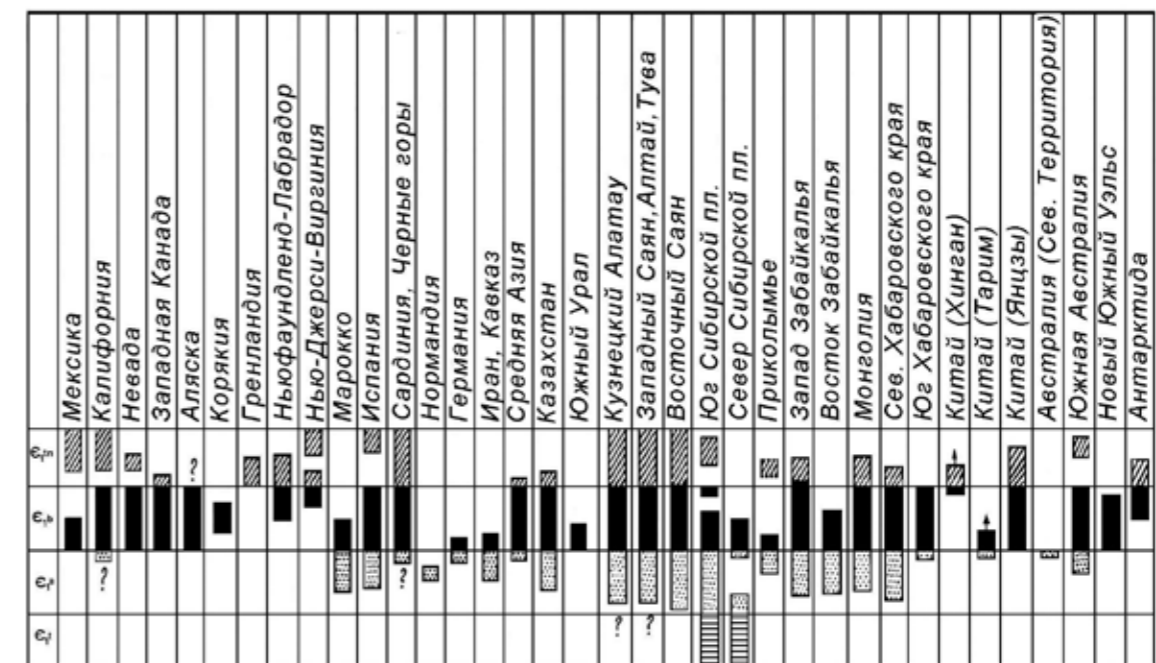


Рис. 49. Стратиграфическое положение комплексов археоциатов в различных регионах (по: Rozanov, 1974).

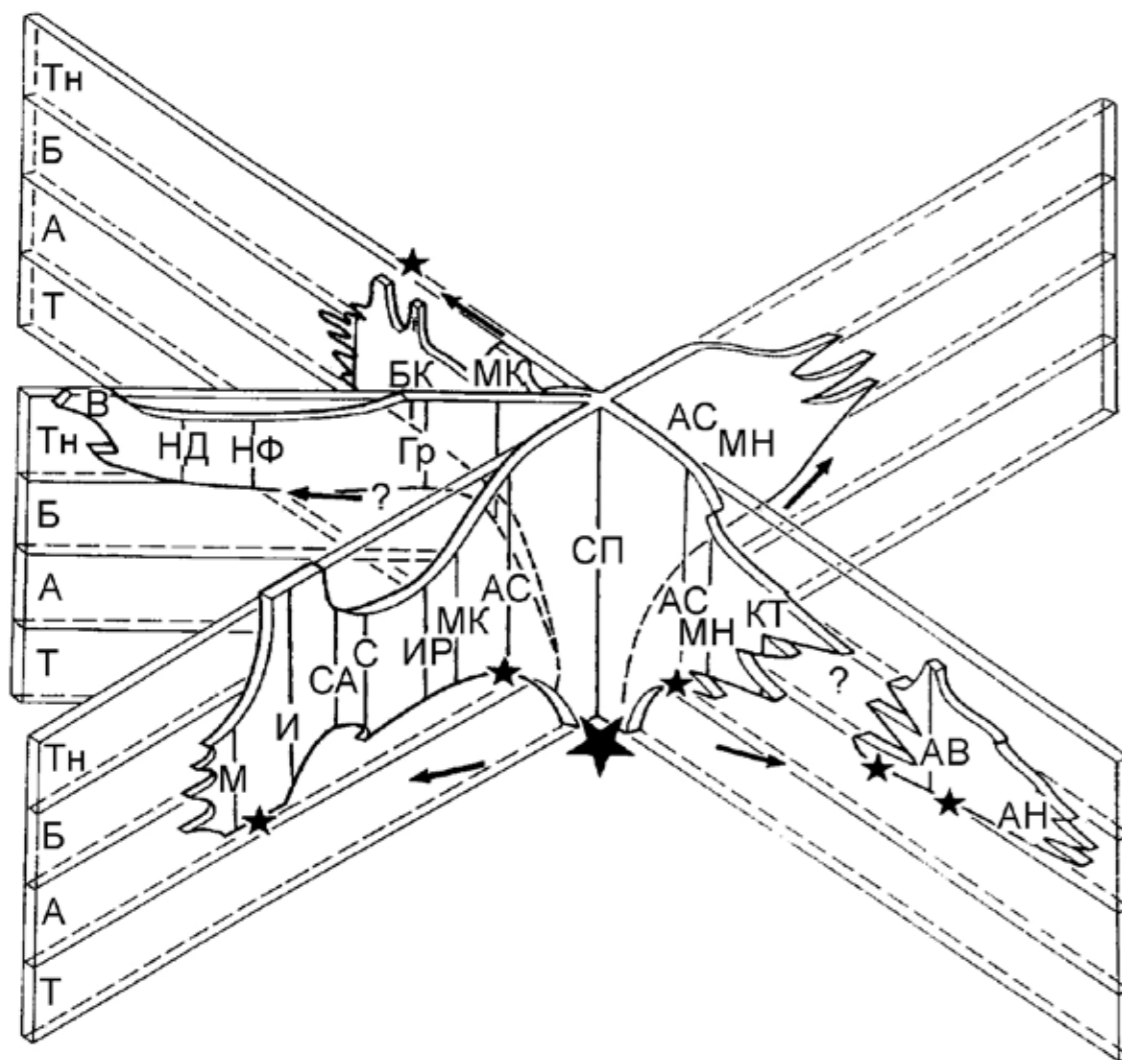


Рис. 47. Схема расселения археоциатов в карбонатных фациях различных регионов (по: Rozanov, 1974). АВ – Австралия, АС – Алтае-Саянская складчатая область, АН – Антарктида, БК – Британская Колумбия (Канада), В – Виргиния (США), Гр – Гренландия, И – Испания, ИР – Иран, КТ – Китай, М – Марокко, МК – Макензи (Канада), МН – Монголия, НД – Нью-Джерси (США), НФ – Ньюфаундленд, С – Сардиния, СА – Средняя Азия и Казахстан, СП – Сибирская платформа. Стрелками на рисунке показаны пути миграции (прохорезов) археоциатов в раннем кембрии. По вертикали – геологическое время (Т – томмот, А – атдабан, Б – ботома, ТН – тойон). Большой звездочкой обозначен центр происхождения археоциатов, а маленькими звездочками – центры вторичной диверсификации.

СПИСОК РЕКОМЕНДОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронин Ю.И. Аяциатида СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1979. Т. 176. 148 с.
- Воронин Ю.И., Воронова Л.Г., Григорьева Н.В. и др. Граница докембрия и кембрия в геосинклинальных областях (опорный разрез Саланы-Гол, МНР) // Тр. ССМПЭ. 1982. Вып. 18. С. 152–??
- Дебрени Ф., Журавлёв А.Ю., Розанов А.Ю. Правильные археоциаты // Тр. Палеонтол. ин-та. 1989. Т. 233. 200 с.
- Доценко В.А., Журавлёва И.Т., Лазаренко Н.П. и др. Биостратиграфия и фауна кембрийских отложений Северо-Запада Сибирской платформы // Тр. НИИГА. 1968. Т. 155. 242 с.
- Егорова Л.И., Шабанов Ю.Я., Савицкий В.Е. и др. Еланский и куонамский фациостратотипы нижней границы среднего кембрия Сибири // Тр. СНИИГГиМС. 1976. Вып. 211. 228 с.
- Журавлёва И.Т. Археоциаты Сибирской платформы. М.: АН СССР, 1960. 344 с.
- Журавлёва И.Т. Археоциаты Сибири. Одностенные археоциаты (отряды Monocyathida и Rhizocyathida). М.: АН СССР. 1963. 139 с.
- Журавлёва И.Т., Конюшков К.Н., Розанов А.Ю. Археоциаты Сибири. Двустенные археоциаты. М.: Наука, 1964. 132 с.
- Журавлёва И.Т., Елкина В.Н. Этомфиллоидные археоциаты; Археоциаты Сибири // СО ИГиГ. 1974. 167 с.
- Журавлёва И.Т., Задорожная Н.М., Осадчая Д.В. и др. Фауна нижнего кембрия Тувы (опорный разрез р. Шевелиг-Хем) // АН СССР СО ИГиГ. Мин. геологии СССР ВНИИГИ. 1967. 180 с.
- Журавлёва И.Т., Розанов А.Ю. Атлас окаменелостей. Ярусное расчленение нижнего кембрия Сибири // Тр. ИГиИГ. 1983. Вып. 558. 184 с.
- Журавлёва И.Т., Коришунов В.И., Розанов А.Ю. Атдабанский ярус и его обоснование по археоциатам в стратотипическом разрезе / В сб.: Биостратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука. 1969. 228 с.
- Коришунов В.И. Биостратиграфия и археоциаты нижнего кембрия Северо-Востока алданской антеклизы. Якутск: Якутское книжное издательство. 1972. 128 с.
- Краснопеева П.С. Археоциаты. Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. Госгеолтехиздат. 1955. Т. 1. 195 с.
- Михайлова И.А., Бондаренко О.Б. Палеонтология. Учебник. Ч. 1. М.: Изд-во МГУ. 1997. С. 195–202.
- Михайлова И.А., Бондаренко О.Б. Палеонтология. Учебник. Ч. 2. М.: Изд-во МГУ. 1997. С. 81–95.
- Окунева О.Г., Репина Л.Н. Биостратиграфия и фауна приморья. Новосибирск: Наука. 1973. 284 с.
- Осадчая Д.В., Кашина Л.Н., Журавлёва И.Т. и др. Стратиграфия и археоциаты нижнего кембрия Алтае-Саянской складчатой области. М.: Наука. 1979. 216 с.
- Репина Л.Н., Хоментовский В.В., Журавлёва И.Т., Розанов А.Ю. Биостратиграфия нижнего кембрия Саяно-Алтайской складчатой области. М.: Наука. 1964. 365 с.
- Розанов А.Ю., Миссаржевский В.В. Биостратиграфия и фауна нижних горизонтов кембрия // Тр. ГИН АН СССР. 1966. Вып. 148. 126 с.
- Розанов А.Ю., Миссаржевский В.В., Волкова Н.А. и др. Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия // Тр. ГИН АН СССР. 1969. Вып. 206. 380 с.
- Розанов А.Ю. Проблемы ярусного расчленения нижнего кембрия // ВИНТИ, Итоги науки и техники. Стратиграфия. Палеонтология. 1972. Т. 3. 173 с.
- Розанов А.Ю. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия // Тр. ГИН АН. 1973. Вып. 241. 164 с.
- Фонин В.Д. Тениальные археоциаты Алтае-Саянской складчатой области // Тр. ПИН АН. 1985. Т. 209. 144 с.
- Bedford R., Bedford J. Development and classification of Archaeos (Pleospongia) // Ibid. 1939. № 6. P. 67–82.
- Bedford R., Bedford W.R. New species of Archaeocyathinae and other organisms from the Lower Cambrian of Beltana, South Australia // Ibid. 1934. № 1. P. 1–7.
- Debrenne F. Lower Cambrian Archaeocyatha from the Ajax Mine, Beltana, South Australia // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Geol. 1969. V. 17. № 7. P. 295–376.
- Debrenne F. Les Archeocyathes Irreguliers d'Ajax Mine (Cambrien inferieur, Australie du Sud) // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. Ser. 3. (1973). 1974. № 195. P. 195–258.
- Gravestock D.I. Archaeocyatha from lower parts of the Lower Cambrian carbonate sequence in South Australia // Ibid. 1984. V. 2. P. 1–139.
- Handfield R.C. Archaeocyatha of the Mackenzie and Cassiar Mountains, Northwestern Canada // Geol. Surv. Can. Bull. 1971. V. 201. 119 p.
- Hill D. The phylum Archaeocyatha // Biol. Rev. 1964. V. 39. P. 232–258.
- Hill D. Archaeocyatha. Treatise on invertebrate paleontology / Ed. C. Teichert. Boulder; Lawrence: Univ. Kansas press. 1972. Pt E. V. 1. P. 1–158.
- Kruse P.D. Archaeocyathan biostratigraphy of the Gnalta Group at Mt. Wright, New South Wales // Palaeontographica. A. 1982. Bd. 177. P. 129–212.
- Okulitch V.J. Cyathospongia – a new class of Porifera to include the Archaeocyathinae // Trans. Roy. Soc. Canada. Ser. 3. Sec. IV. 1935. V. 29. P. 75–106.

Особенности морфологии неправильных (тениальных) археоциат

Особенно отчетливо различия правильных и неправильных археоциат видны в онтогенезе (рис. 50). Скелет неправильных археоциат состоит из одной или двух стенок разного строения, теней – представляющих собой продольно ориентированные пластинчатые пористые и непористые образования, соединяющие стенки и разделяющие интерваллюм на интертениальные камеры, а также решетчатых диктиональных конструкций, пористых трубок, днщ, образований пузырьчатой ткани, фоль (листовидных скелетных образований и др.) (рис. 50, Б2–Ж2).

У неправильных одностенных археоциат внутренняя полость кубка заполнена скелетными образованиями – разрозненными или сросшимися между собой фольями или пленками пузырьчатой ткани.

У неправильных двустенных археоциат основные элементы скелета располагаются в межстенном пространстве – интерваллюме.

Центральная полость у двустенных археоциат чаще всего бывает свободной от скелетных образований. В нижней части кубка обычно наблюдается скопление пленок пузырьчатой ткани.

ДИАМЕТР КУБКА	ПРОДОЛЬНОЕ СЕЧЕНИЕ REGULARES	ПРОДОЛЬНОЕ СЕЧЕНИЕ IRREGULARES
1.8 мм и более	УСЛОЖНЕНИЕ ВНУТРЕННЕЙ СТЕНКИ ДАЛЬНЕЙШЕЕ УСЛОЖНЕНИЕ НАРУЖНОЙ СТЕНКИ Ж1	ВОРСИНКИ НА КОНЦАХ КАНАЛОВ ШИПИКИ НА ТЕНИЯХ КАНАЛЫ Ж2
1.1 - 1.7 мм	ДАЛЬНЕЙШЕЕ УСЛОЖНЕНИЕ НАРУЖНОЙ СТЕНКИ КАНАЛЫ ЗАЧАТКИ КАНАЛОВ Е1	ЗАЧАТКИ КАНАЛОВ ПОРОВЫЕ КАНАЛЫ ЛОКУЛЫ Е2
0.8-1.0 мм	УСЛОЖНЕНИЕ НАРУЖНОЙ СТЕНКИ КАНАЛЫ ВНУТРЕННЕЙ СТЕНКИ Д1	ВЫПУКЛЫЕ ДНИЩА ТЕНИИ Д2
0.5-0.7 мм	УСЛОЖНЕНИЕ НАРУЖНОЙ СТЕНКИ Г1	ПРОСТАЯ ВНУТРЕННЯЯ СТЕНКА ПРОСТАЯ НАРУЖНАЯ СТЕНКА Г2
0.22-0.45 мм	ПОРИСТЫЕ ПЕРЕГОРОДКИ ПОРИСТЫЕ ДНИЩА ГРЕБЕНЧАТЫЕ В1	ПУЗЫРЧАТАЯ ТКАНЬ СТЕРЖНИ В2
0.13 - 0.20 мм	ВНУТРЕННЯЯ СТЕНКА С ПРОСТЫМИ ПОРАМИ РАДИАЛЬНЫЕ СТЕРЖНИ пористая наружная стенка Б1	ПУЗЫРЧАТАЯ ТКАНЬ ХАОТИЧНЫЕ СТЕРЖЕНЬКИ Б2
0.05 - 0.12 мм	ТИП АЖАСИУАТНУС ПРАВИЛЬНЫЕ А	ТИП МЕТАСУАТНУС НЕ ПРАВИЛЬНЫЕ И

Рис. 50. Стадии возрастного развития археоциат. А – общая зародышевая стадия; Б1–Ж1 – стадии развития представителей Regulares; Б2–Ж2 – стадии развития представителей Irregulares (Журавлёва, 1960).

Онтогенез кубка.

Сравнительная характеристика онтогенетического развития правильных и неправильных археоциат (по И.Т. Журавлёвой, 1960)

Под онтогенезом кубка археоциат принято понимать период его роста до появления видовых признаков включительно.

Изучение онтогенеза кубка археоциат было начато еще Тейлором (Taylor, 1910), но первые значительные результаты были получены Бедфордами (Bedfords, 1934–1939). Именно они установили два принципиально различных типа онтогенеза – *Ajascyathus* и *Metascyathus*. В ряде работ Окулича (Okulitch, 1935, 1943) и Вологодина (1957, 1959) также приводятся данные по онтогенезу. Пользуясь методом постепенной сошлифовки молодых кубков, Вологдину удалось выявить строение скелета у представителей рода *Ajascyathus* на очень ранних стадиях (диаметр изученных им экземпляров меньше 1 мм). Специальное детальное изучение онтогенеза и соответственно появление многих новых данных связано с работой Журав-

лёвой 1960 г. – «Археоциаты Сибирской платформы», в которой как итог приведена общая система развития правильных и неправильных археоциат.

Развитие кубка археоциат, как правильных так и неправильных, начинается с образования едва различимых плотных, непористых известковых кубков (рис. 51А). Иногда в продольном сечении правильных археоциат видно, что ювенильный кубок начинался с горизонтальной пластинки, входящей потом в состав каблочки прирастания (рис. 51Б). Позднее возникают новые пластинки каблочки прирастания. Независимо от присутствия или отсутствия каблочки, стадия непористого одностенного кубка имеется всегда (рис. 50А). Продолжается эта стадия до момента достижения кубком диаметра до 0.12 мм. Высота молодого кубка при этом не превышает 0.4–0.5 мм.

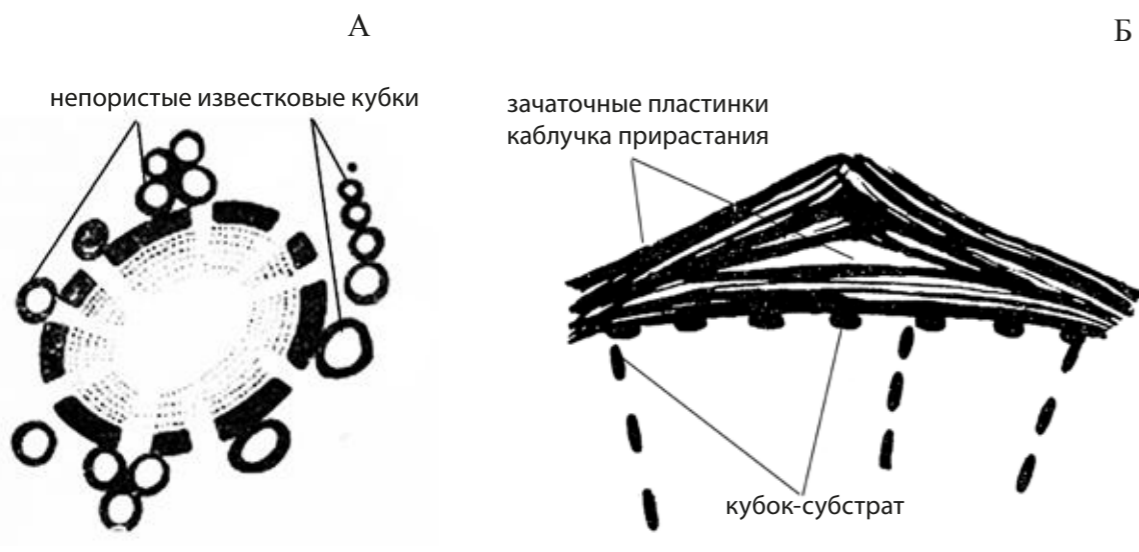


Рис. 51. А – стадии непористых кубочков рядом со взрослым *Archaeolynthus polaris* (Vologd.) (по Журавлёвой, 1960); Б – зачаточные пластинки каблочки прирастания у *Tumulocyathus* sp., растущего на другом кубке.

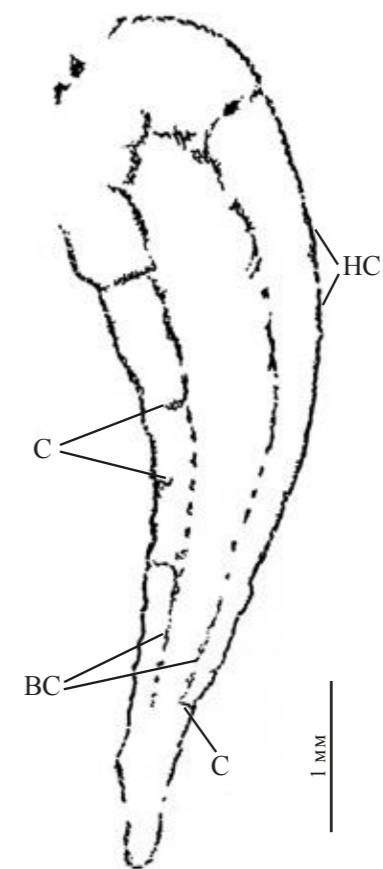


Рис. 52. *Dokidocyathus missarzhevskii* Roz. Прорисовка шлифа, продольное сечение кубка (по: Розанов, 1973). ВС – внутренняя стенка, НС – наружная стенка, С – стержни.

Затем развитие у правильных и неправильных археоциат идет по-разному. Существуют два типа раннего онтогенеза правильных двустенных археоциат с внутренней стенкой: центрипетального² и инвагинационного типа заложения. Центрипетальный тип – по этому типу проходил онтогенез кубков в подотрядах *Dokidocyathina*, *Ajascyathina* и *Eristacoscina*. Инвагинационный тип заложения – такое начало онтогенеза было свойственно представителям подотрядов *Capsulocyathina* и *Coscincyathina*.

Первый стержень одновременно являлся основанием перегородки, с одним вертикальным рядом пор (рис. 52). Затем появлялся второй ряд пор, третий, после чего перегородки приобретали характерные для данного вида черты. Таким образом, начальные части перегородок всегда были с очень крупными порами (следовательно,

ювенильные перегородки всегда сетчато-пористые).

У правильных археоциат, за исключением одностенных *Monocyathida*, при диаметре 0.2 мм появляется внутренняя стенка с мелкими порами и упорядоченные расположенные радиально стерженьки, соединяющие ее с наружной стенкой.

У неправильных археоциат при таких размерах кубков внутренней стенки еще нет, а центральная полость заполнена пузырьчатой тканью и беспорядочно ориентированными стержнями.

На стадии 0.22–0.45 мм (рис. 50В) у правильных археоциат в интерваллуме становятся различимы пористые перегородки, расположенные радиально, появляются простые и гребенчатые днища. У неправильных археоциат на этой стадии роста строение скелета не изменяется.

При диаметре кубка 0.5–0.7 мм (рис. 50Г) (только на этой стадии, не раньше) неправильные археоциаты образуют внутреннюю стенку с простыми порами. Пузырчатая ткань часто заполняет всю

² Центрипетальный (от *лат.* peto – направляться, устремляться) – центростремительный, направленный от периферии к центру.

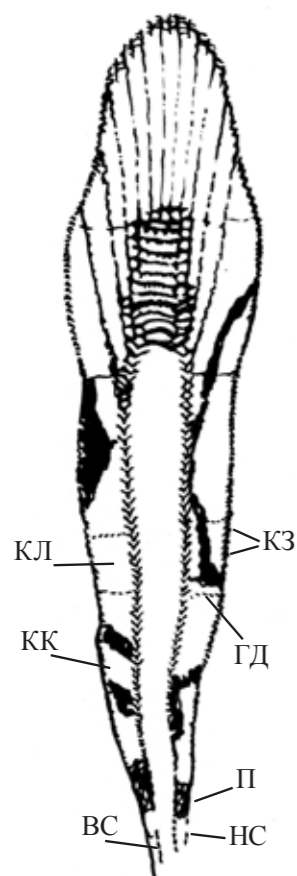


Рис. 53. *Fansycyathus lermontovae* Korsh. et Roz. Прорисовка шлифа (по: Розанов, 1973). ВС – внутренняя стенка, ГД – гребенчатое днище, HC – наружная стенка, П – полнопористая перегородка, КЗ – козырек, КК – канал с козырьком, КЛ – кольцо, П – перегородка с одним вертикальным рядом пор, С – стержень.

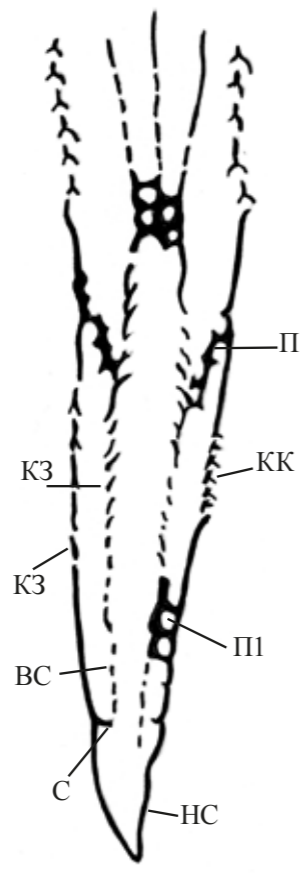


Рис. 54. *Carinacyathus* sp. Прорисовка шлифа (по: Розанов, 1973). Расшифровку буквенных обозначений см. рис. 53.

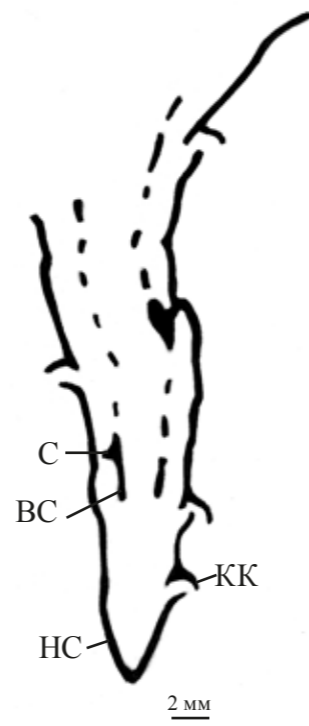


Рис. 55. *Sekwicyathus nahanniensis* Handf. Прорисовка шлифа (по: Дебрени, Розанов, Журавлёв, 1989). Расшифровку буквенных обозначений см. рис. 53.

центральную полость и интерваллюм. У правильных археоциат происходит усложнение пор наружной стенки (образование тумул, козырьков) (рис. 53–55).

На стадии 0.8–1.0 мм (рис. 50Д) у правильных археоциат начинается усложнение наружной стенки, появляются тумулы, козырьки. Внутренняя стенка также продолжает усложняться, появляются каналы, кольца. У неправильных появляются тени и днища.

При диаметре кубка 1.1–1.7 мм (рис. 50Е) для правильных и неправильных археоциат заканчивается формирование родовых признаков: формируются поры внутренней стенки, тени могут выпрям-

ляться и становятся похожими на прямые перегородки с порами. У неправильных археоциат образуются, кроме того, локулы³.

У кубка диаметром от 1.8 до 2.5–3 мм (рис. 50Ж) появляется большинство признаков вида: защитные образования стенок, тениальные шипики, у гребенчатых днищ формируются стерженьки второго порядка, устанавливается видоспецифическое число рядов пор, перегородок и днищ.

³ Локула (*лат.* *loculus*) – место, ящик. Часть интерсептальной камеры археоциат, отделенная от другой такой же части горизонтальной скелетной перегородкой (днищем).

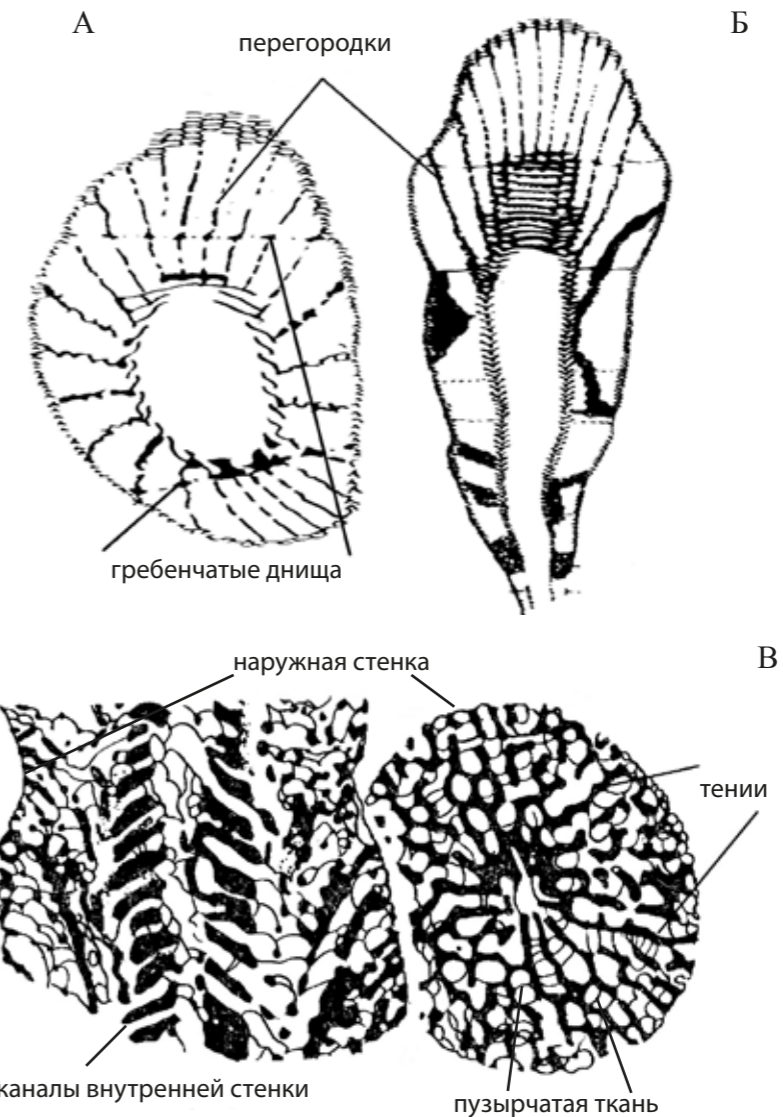


Рис. 56. А – *Yudjaicyathus astashkini* A. Zhur, 1983, прорисовка шлифа, часть косопоперечного сечения кубка, $\times 10$; Б – *Fansycyathus lermontovae* Korsh. et Roz., 1969, прорисовка шлифа, голотип, часть продольного сечения кубка (по: Розанов, 1973); В – *Retecyathus* sp., продольное и поперечное сечения кубка (по: Краснопеева, 1960).

У неправильных археоциат развитие более растянуто по сравнению с правильными: аналогичные структуры формируются у них позже (Журавлёва, 1960).

На поперечных сечениях большого диаметра можно наблюдать очевидные различия в строении кубков правильных и неправильных археоциат (рис. 56А, Б, В; Табл. II, фиг. 1).

Таблица 2.

SYSTEM	SERIES	STAGES	ZONES					
			Archaeocyaths	index	Trilobites	index	SSF / Mollusca	index
CAMBRIAN	LOWER CAMBRIAN	Toyonian			Anabaraspis splendens	E_1tn^{sp}		
			Irinaecyathus grandiperforatus	E_1tn^g	Lermontovia grandis	E_1tn^{gr}		
					Bergeroniellus ketemensis	E_1tn^k		
		Botomian			Bergeroniaspis ornata	E_1b^{or}		
					Bergeroniellus asiaticus	E_1b^{as}		
					Bergeroniellus gurarii	E_1b^{gur}		
			Porocyathus squamosus-Botomocyathus zelenovi	E_1b^{sq}	Bergeroniellus micmaciformis-Erbiella	E_1b^m		
		Atdabanian	Fansycyathus lermontovae	E_1a^{lm}	Judomia - Uktaspis (Prouktaspis)	E_1a^{uk}		
			Nochoroicyathus kokoulini	E_1a^{kk}				
			Carinacyathus pinus	E_1a^{pn}	Delgadella anabara	E_1a^{an}		
			Retecoscinus zegebarti-Leptosocyathus polyseptus	E_1a^{zb}	Repinaella	E_1a^r		
					Profallotaspis jakutensis	E_1a^{jk}		
	Tommotian	Dokidocyathus lenaicus-Tumuliolynthus primigenius	E_1t^{ln}					
		Dokidocyathus regularis	E_1t^{rg}			Lapwortella bella	E_1t^{rg2}	
		Nochoroicyathus sunnaginicus	E_1t^{sn}			Lapwortella tortuosa	E_1t^{rg1}	

ФОТОТАБЛИЦЫ
И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

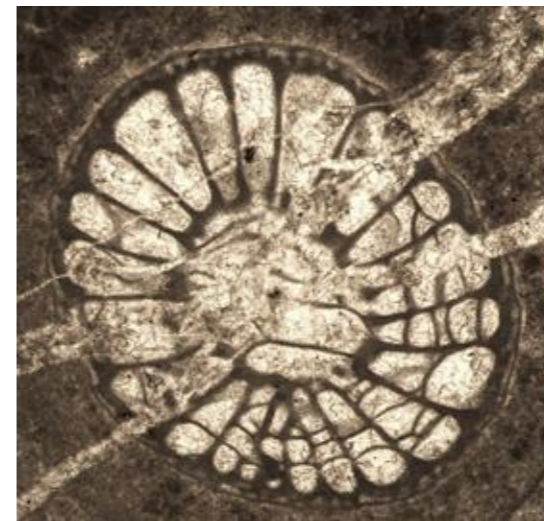
Таблица I

Фиг. 1, 2. *Loculicyathus membranivestites* Vologdin, 1932; 1 – синтип, ЦНИГРмузей, № 2957/244, обр. 38а из шлифа № 244, поперечный срез кубка, диаметр кубка 0.8 мм; 2 – синтип, ЦНИГРмузей, № 2957/245, обр. 38б из шлифа № 245, продольное сечение кубка, видимая высота кубка 15 мм. Оригиналы из работы Вологодина, 1932 г., табл. VIII, фиг. 1, 2.

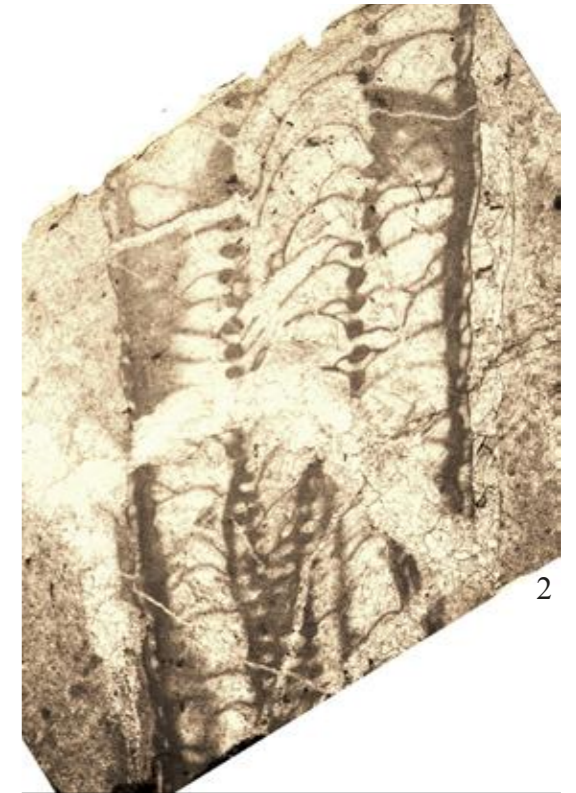
Фиг. 3. *Tumuliolynthus primigenius* Zhuravleva, 1983; № А-06-Bd-10-Б-ХIII – 1е – экз. 4, продольный срез кубка, 39 мм, томмотский ярус, зона *D. regularis*.

Фиг. 4, 5. *Срукторосциатус junicanensis* Zhuravleva 1960; 4 – № А-06-Bd-Б-IV – 2f – экз. 2, фрагмент стенки, 1.3 мм, томмотский ярус, зона *D. regularis*; 5 – № А-06-Bd-Б-IV – 1d – экз. 0, продольный срез кубка, 2.3 мм, р. Лена, разрез в руч. Бадынгайя, томмотский ярус, зона *D. regularis*.

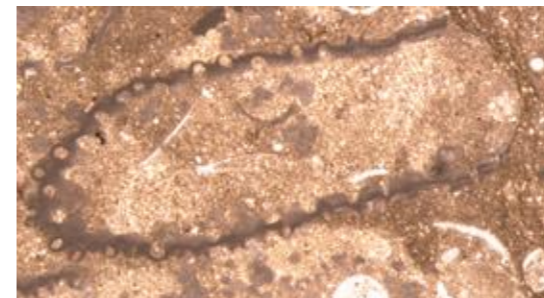
Фиг. 6, 7. *Dokidoscyathella incognita* Zuravleva, 1960; 6 – экз. ПИН, № 5370/17 из шлифа № 3А-01-16-4, поперечное сечение кубка, 1.3 мм; 7 – экз. ПИН, № 5370/18 из шлифа № 3А-01-16-1, поперечное сечение кубка, 3.7 мм, р. Лена разрез «Ой-Муран», зона *C. squamosus*.



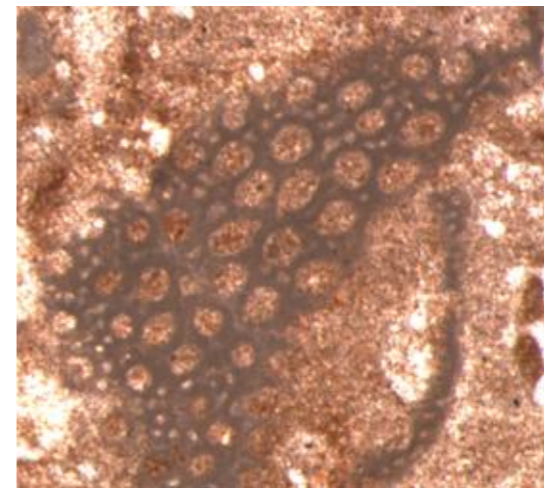
1



2



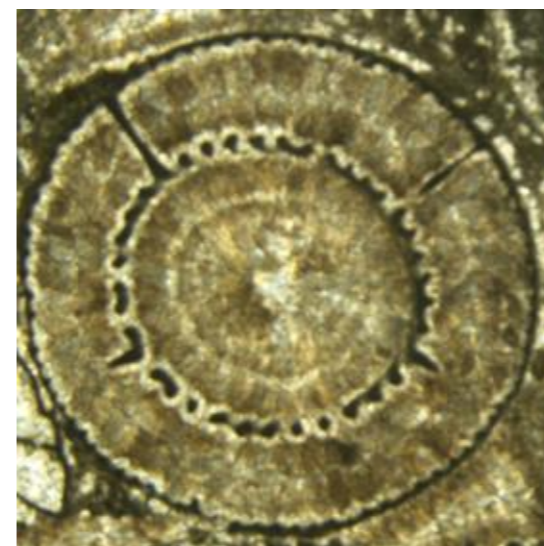
3



4



5



6



7

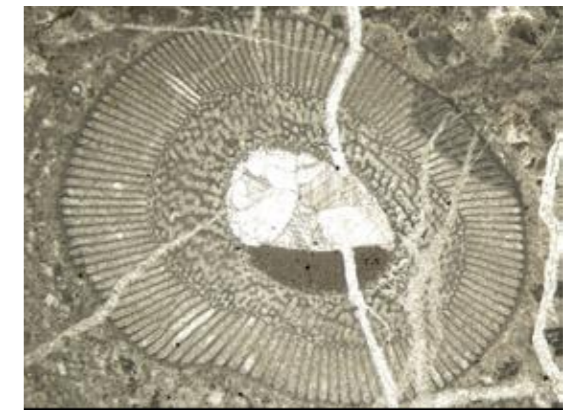
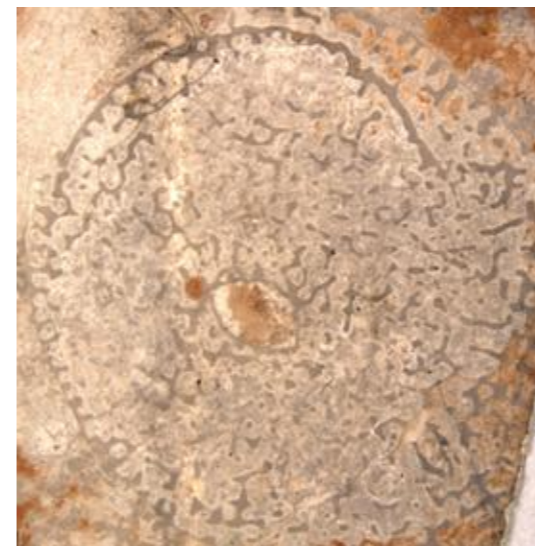
Таблица II

Фиг. 1. *Dictyocyathus translucidus* Zuravleva, 1960; экз. ПИН, № 4297/78, продольное сечение, диаметр кубка 3 мм, р. Лена, разрез «Ой-Муран», зона *Leptosocyathus polyseptus* – *Reticoscinus zegebarti*.

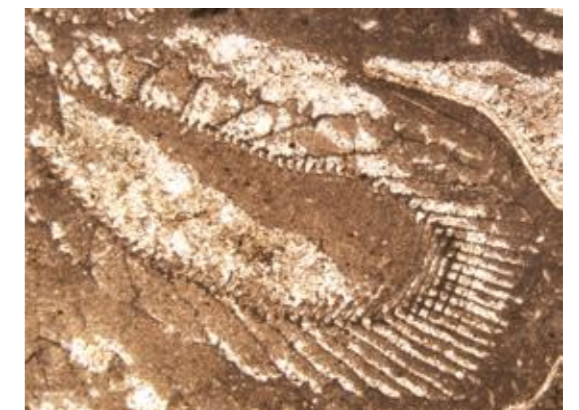
Фиг. 2, 3. *Tercyathus altaicus* Vologdin, 1932; 2 – поперечный срез кубка, диаметр кубка 5 мм, известняки р. Лебедь; 3 – поперечный срез кубка, диаметр кубка 7.3 мм, известняки р. Лебедь (оригиналы из работы Вологодина 1932 г., табл. XIV, фиг. 7).

Фиг. 4, 5, 6. *Japhanicyathus genurosus* Korsh., 1969; 4 – часть продольного сечения кубка, видимая длина кубка 15.2 мм, экз. ПИН, № А-315-130-129; 5 – фрагмент части интерваллюма со стенками, 5.0 мм, экз. ПИН, № А-315-130-129; 6 – продольное сечение кубка, длина кубка 33 мм, экз. ПИН, № А-315-130-129, р. Лена, разрез «Ой-Муран», зона *Porocyathus squamosus* – *Botomocyathus zelenovi*.

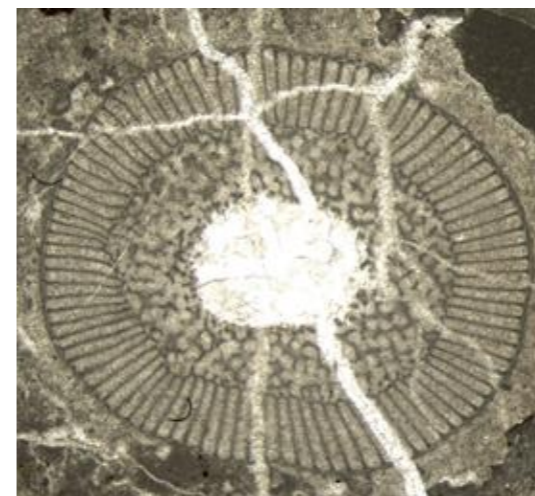
Фиг. 7, 8. *Coscinocyathus isointervallum* Zuravleva, 1960; поперечное сечение кубка, диаметр кубка 3–5 мм, экз. ПИН, № А-315-130-129; 8 – часть поперечного сечения кубка (увеличенная), экз. ПИН, № А-315-130-129, р. Лена, разрез «Ой-Муран», зона *Porocyathus squamosus* – *Botomocyathus zelenovi*.



2



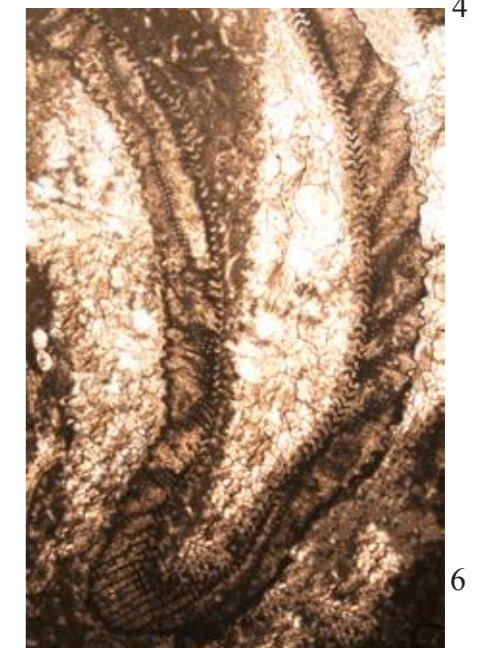
4



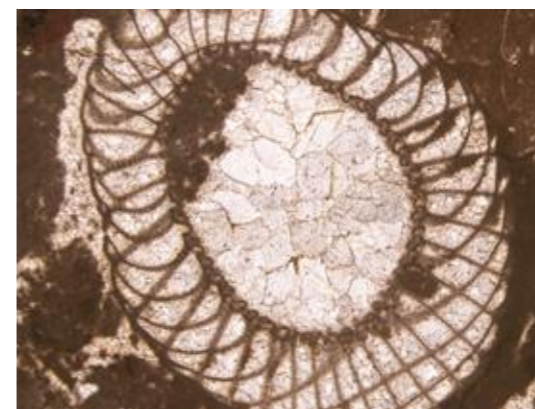
3



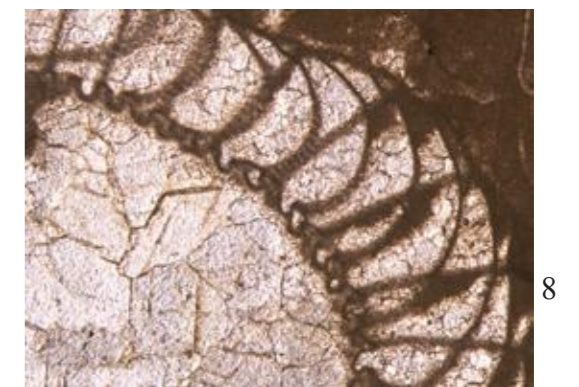
5



6



7



8

Таблица III

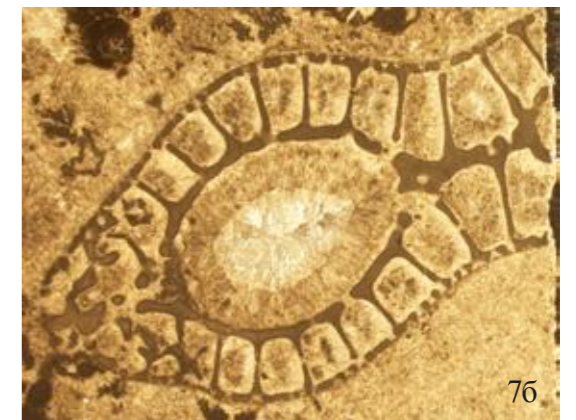
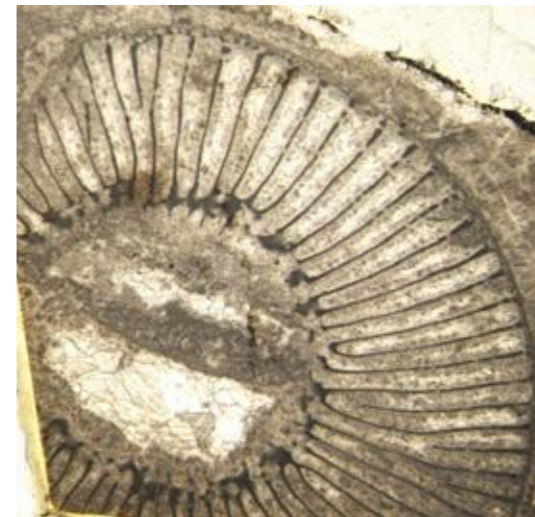
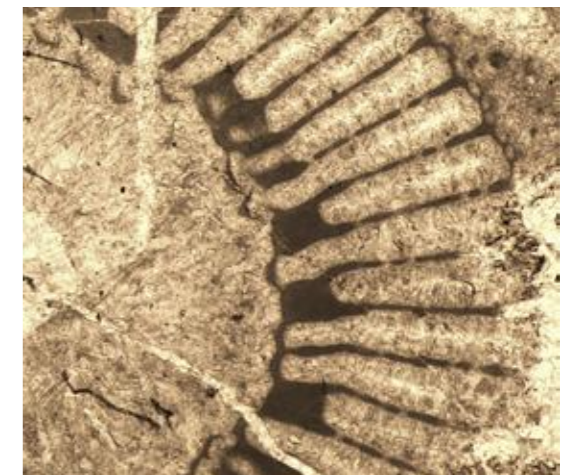
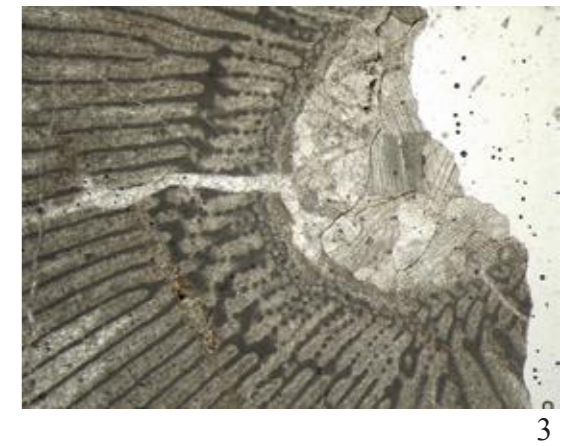
Фиг. 1, 2. Крупным планом по центру расположен кубок *Coscinocyathus «dianthus»* Bornemann, 1884; 1 – шлиф, экз. ПИН, № 3А01-16-1, продольное сечение кубка, высота кубка 4.1 мм, р. Лена, разрез «Ой-Муран»; 2 – более мелкий кубок справа – *Taylorcyathus subtaylori* Zhur., экз. ПИН, № 3А01-16-1, продольное сечение кубка, 2.5 мм в диаметре, р. Лена, разрез «Ой-Муран», зона *Porocyathus squamosus* – *Botomocyathus zelenovi*.

Фиг. 3, 4. *Clathricyathus robustus* Vologdin, 1932; 3 – часть косо-поперечного сечения кубка, № 68а, известняки р. Лебедь; 4 – часть продольного сечения кубка, видимая длина 10.5 мм, 7.5 мм в диаметре, № 69б (оригиналы из работы Вологодина 1932 г., табл. XII, фиг. 6, 8).

Фиг. 5. *Carinacyathus loculatus* Vologdin, 1932; № 45а, фрагмент поперечного сечения кубка, 8.0 мм в диаметре, известняки р. Лебедь (оригиналы из работы Вологодина 1932 г., табл. X, фиг. 5).

Фиг. 6. *Tegerocyathus spinosum* Vologdin, 1932; № 58а, часть поперечного сечения кубка, 1.3 мм в диаметре, известняки уч. Ивановского (оригиналы из работы Вологодина 1932 г., табл. X, фиг. 6).

Фиг. 7. *Erbocyathus heterovallum* (Vologdin), 1928: а – цепочковидная колония, фото образца, длина 25 мм; б – шлиф той же колонии; р. Ерба, Долгий Мыс. ЦНИГРмузей, из коллекции А.Г. Вологодина, 1928 г.



Алексей Юрьевич Розанов, Надежда Анатольевна Скорлотова

Правильные археоциаты

Учебно-методическое пособие

Москва, ПИН РАН, 2013
Профсоюзная ул., 123

Компьютерная верстка: М.К. Емельянова
Обложка: А.А. Ермаков

Формат 60x90/8, бумага офсетная, гарнитура Таймс
7 усл. п. л., 4 уч.-изд. л.
Тираж 300 экз.
Подписано в печать 16.01.2013 г.

Отпечатано в «Типографии Офсетной Печати»
Москва, ул. Дербеневская, д. 20, стр. 8

Заказ №

ISBN 978-5-903825-33-2



9 785903 825332