

СКЛЕРАКТИНИИ  
МЕЗОЗОЯ  
С С С Р



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

---

СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ИНСТИТУТ ГЕОЛОГИИ И ГЕОФИЗИКИ

СКЛЕРАКТИНИИ  
МЕЗОЗОЯ  
СССР

*(Труды I Всесоюзного симпозиума  
по изучению ископаемых кораллов, вып. 4)*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

---

Москва 1965

ОТВЕТСТВЕННЫЕ РЕДАКТОРЫ:  
*Б. С. СОКОЛОВ и А. Б. ИВАНОВСКИЙ*

## ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ СКЛЕРАКТИНИИ

С 1958 года автором изучаются кораллы из отряда Scleractinia, в результате чего были получены новые данные о систематическом положении этого отряда. На основе анализа зарубежной и отечественной литературы по мезозойским кораллам с учетом полученных данных по их юрским представителям в настоящей статье произведена оценка значения различных морфологических, микроструктурных и гистологических признаков для характеристики таксономических единиц. Особое внимание при этом обращалось на эволюционные и адаптивные изменения признаков, разграничение которых является основным условием выработки эволюционной систематики.

### 1. ОБЗОР КЛАССИФИКАЦИИ КОРАЛЛОВ МЕЗОЗОЯ И КАИНОЗОЯ

Первые классификации кораллов, предложенные Ламарком (Lamarck, 1816), Гольдфуссом (Goldfuss, 1826—1833), Блэнвиллем (Blainville, 1830) и некоторыми другими исследователями, представляют сейчас лишь исторический интерес, так как были основаны на очень ограниченном фактическом материале в силу слабой изученности этой группы организмов.

Эренберг (Ehrenberg, 1834) после длительного изучения кораллов Красного моря впервые выделил эту группу животных в качестве самостоятельного класса — Anthozoa, принимаемого таковым и в наши дни. Для более дробных подразделений на отряды Эренберг использовал признаки прикрепленности и свободного плавания отдельных форм, по которым он и выделил два отряда — Zoocorallia и Phytocorallia. Эренбергом были сделаны впервые попытки выделения семейств, естественно несовершенные, так как он оперировал всего с 86 известными ему родами.

Дэна (Dana, 1846), обработавший богатые коллекции тихоокеанских кораллов, собранных за 1838—1842 гг. специальной экспедицией США, предложил разделять среди кораллов мадрепорариевый и алционариевый типы строения шупалец, резко различающиеся между собой, что в дальнейшем послужило для большинства зоологов основой для выделения подклассов.

Многолетние исследования Мильн-Эдвардса и Эма (Milne-Edwards et Haime, 1848—1860 гг.) позволили им создать уже более детальную классификацию, в которой в составе подкласса Scleractinia были выделены два отряда — Alcyonaria и Zoantharia. В составе последнего отряда Мильн-Эдварсом и Эмом рассматривается подотряд Madrepogaria, состоящий из секций Aporosa, Perforata, Rugosa, Tabulata и Tubulosa, в основе которых лежат крупные различия в строении скелетных элементов, и два подотряда бесскелетных форм — Actiniaria и Antipatharia. Хотя в дальнейшем выяснилось, что наличие стрекательных клеток, послуживших Мильн-Эдвардсу и Эму основной причиной выделения под-

класса *Cnidaria*, характерно не только для *Anthozoa*, но также для *Hydrozoa* и *Scyphozoa*, все же систематика рассматриваемых авторов выдвинула крупным шагом вперед по сравнению с предыдущими. Выделенные ими секции *Aporosa* и *Perforata* по существу соответствуют *Scleractinia* в современном понимании, секции *Tabulata* и *Tubulosa* — подклассу табулят, секция *Rugosa* соответствует *Tetracogalla*.

Мильн-Эдвардом и Эмом было установлено существование у скелетобразующих кораллов микроструктуры септ, состоящей из трабекул. Следует также отметить, что ими впервые была предложена научная терминология основных скелетных элементов.

Фроментелем (Fromentel, 1861), д'Орбиньи (d'Orbigny, 1849—1850), Рейссом (Reuss, 1854) и другими палеонтологами было установлено большое количество неизвестных ранее родов кораллов и некоторых семейств, не утративших своего значения и поныне. В классификациях исследователей уделялось особое внимание внешним морфологическим признакам кораллов.

Дунканом в 1884 г. на основе изучения как современных, так и ископаемых кораллов была сделана попытка ревизии отдельных отрядов, семейств и родов. Из группы *Madreporaria* им была исключена секция *Rugosa*. Наиболее существенным в работе Дункана является установление им секции *Fungida* и исключение соответствующих родов из секций *Aporosa* и *Perforata*.

С 1880 г. начинается систематическое изучение микроскопической структуры скелета современных, а затем и ископаемых кораллов, в результате чего появились предпосылки для создания новых классификаций, в основу которых кладутся особенности микроструктуры.

Струве, Гейдер, Кох, Пратц, Огильви и другие в деталях исследовали микроструктуру скелета у некоторых современных и ископаемых кораллов. Вследствие этого было выявлено у одних кораллов наличие своеобразных соединительных балочек (синаптикул) между двумя соседними септами и отсутствие подобных образований у других. Значительную работу в этом направлении провела Огильви (Ogilvie, 1896), у которой мы встречаем большое количество сравнительного материала по микроструктуре как в описаниях, так и в рисунках. Огильви впервые обратила внимание на существование диссепиментальной ткани, на различные способы сочетаний трабекул в септах. Ею было показано, что среди кораллов имеются две большие группы, различающиеся по микроструктуре септ (с простой и сложной трабекулярной структурой). Ортманном (Ortmann, 1890) было указано на большое классификационное значение типов строения стенок. Ортманн отметил, что у одних кораллов стенка образована срастанием периферических краев септ, у других — кроме септ, в образовании стенок участвуют синаптикулы, у третьих она вообще отсутствует. По типу строения стенок Ортманном было предложено выделение отрядов *Athecalia* и *Euthecalia*.

Геккель (Haeckel, 1896) предложил разделить класс *Anthozoa* на три подкласса: *Tetracogalla*, *Hexacogalla* и *Octocogalla*, положив в основу их выделения симметрию септальных аппаратов. Внутри подкласса *Hexacogalla* Геккель выделил отряд скелетообразующих кораллов — *Madreporaria* и два отряда бесскелетных форм — *Actiniaria* и *Antipatharia*. Огильви, Ортманн и, как будет видно из дальнейшего изложения, ряд позднейших исследователей оспаривали отделение *Hexacogalla* от *Tetracogalla*, указывая на одинаковую микроструктуру септ тех и других, на присутствие у мезозойских *Hexacogalla* двусторонней симметрии в расположении скелетных элементов, так же как и у палеозойских кораллов — *Tetracogalla*.

Дальнейшие исследования Коби (Koby, 1881—1905), Вогана (Vaughan, 1913—1943) и многих других привели к детализации в понимании

объемов отдельных семейств и родов мезозойских и кайнозойских кораллов, обладающих твердым скелетом. Эти исследования отличались значительной несогласованностью и различными подходами к определению значения того или иного признака для систематики.

Неймайр (Neumaier, 1890) впервые подчеркнул наличие двусторонней симметрии у палеозойских ругоз в отличие от *Hexacoralla*; указал также, что типом ругоз следует считать конический и рогообразно согнутый полипняк. Хотя Неймайр и не дал объяснения причин согнутости, сам факт ее обнаружения заставил связывать эти причины с биологическими и другими особенностями жизни кораллов. В дальнейшем согнутость и ряд связанных с ними признаков приобрели значение для систематики.

Н. Н. Яковлев (1956), исходя из экологических особенностей обитания палеозойских четырехлучевых кораллов в условиях мелководий, объяснил появление у них согнутости, бокового прикрепления одиночных форм, эксцентричность прикрепления дисковидных колониальных форм, неодинаковую скорость роста различных частей их скелета, перистое расположение септ. Указанные признаки Яковлев считал важными для систематики, полагая, что они являются исключительно принадлежащими палеозойским кораллам. Яковлев (1956) высказал также мысль, что в конце палеозоя, в силу тектонических и других связанных с ними причин, четырехлучевые кораллы становятся глубокоководными, утрачивают тенденцию к боковому прикреплению и согнутости и переходят к прямым цилиндрическим и коническим формам, типичным для мезозойских и кайнозойских кораллов. Другим важным систематическим отличием палеозойских четырехлучевых кораллов от мезозойских и кайнозойских представителей класса *Anthozoa* Яковлев вслед за Неймайром считает наличие у палеозойских форм двусторонней, а у мезозойских и кайнозойских — преимущественно радиальной симметрии. Яковлев указывает, что в целом для характеристики и обособления систематических группировок важное значение имеет установление экологии ископаемых организмов. Необходимо быть твердо уверенным, говорит Яковлев, в происхождении тех или иных особенностей организации, тогда и выясняется их роль для решения вопроса об отнесении организма к определенной систематической группе.

Крупным событием в деле разработки классификации мезозойских и кайнозойских кораллов следует считать сводки Карла Циттеля (Zittel, 1876—1924) «Основы палеонтологии», суммировавшие весь известный материал по этой группе животных, рассматривавшейся Циттелем в составе отряда *Hexacoralla* и подкласса *Zoantharia*. В этой работе представители *Hexacoralla* объединены в 11 больших семейств, установленных Эдвардсом, Эмом, Дэна, д'Орбиньи, Огильви. В составе некоторых семейств выделены подсемейства. Бройли (Broily) в 6-м издании сводки Циттеля показан сборный характер семейства *Astraeidae* Edwards et Haime и сделана попытка выделения групп родов по способам размножения и группировкам отдельных особей в колониях.

Шиндевольф (Schindewolf, 1930), изучая вопросы происхождения мезозойских и кайнозойских кораллов, убедительно показал, что морфологические, микроструктурные признаки и время существования мезозойских кораллов приводят к единственному логически выдержанному выводу о происхождении мезозойских кораллов, именуемых большинством как *Hexacoralla*, от палеозойских ругоз.

В 1943 г. Воган и Уэллс (Vaughan and Wells, 1943) создают новейшую классификацию мезозойских и кайнозойских кораллов, рассматриваемых ими в составе отряда *Scleractinia*<sup>1</sup>. Новые данные по микро-

<sup>1</sup> Термин предложен Бурном (Boone, 1900); Воган и Уэллс показали неприемлемость термина *Madreporagia* для названия отряда, так как впервые этот термин был

структуре и гистологии скелета позволили Вогану и Уэллсу подразделить отряд Scleractinia на подотряды: Caryophyllina, Faviina, Astrocoenina, Fungiina и Dendrophyllina. В основу выделения этих подотрядов были положены следующие основные признаки:

1) строение септ (трабекулы простые или сложные, наличие или отсутствие пор, структура верхних и боковых сторон септ);

2) наличие или отсутствие синаптикул;

3) строение стенки.

В составе подотрядов Воган и Уэллс выделили надсемейства (частично), семейства и роды.

Вгодно отличаясь от прежних классификаций использованием комплекса признаков и прежде всего микроструктуры септ, рассматриваемая классификация не лишена, вместе с тем, значительных недостатков, выражающихся в объединении под рубрикой одного подотряда групп весьма далеких в генетическом отношении. В ряде случаев Воган и Уэллс отходят от основных принципов, положенных ими же в основу выделения подотрядов. Например, в подотряде Astrocoenina объединены археотекальные Acropora, Seriatophora и Astrocoenia с паратекальными и септотекальными представителями семейства Stylinidae. Непонятно включение в состав подотряда Caryophyllina группы рипидогироидных кораллов. Основу подотряда составляют конические, цилиндрические и уплощенные одиночные кораллы родов *Thecocyathus* Edw. et H., *Discocyathus* Edw. et H., *Turbinolia* Lam., которые, как правило, снабжены синаптикулами, тогда как рипидогироидная группа состоит из колониальных форм, лишенных синаптикул. Микроструктурные различия группы рипидогироидных и других кораллов, представляющих подотряд Caryophyllina, велики; если у первых септы всегда лишены каких бы то ни было пор, то остальные представители имеют пористые септы. Наиболее несовершенным в классификации Вогана и Уэллса является выделение подотряда Faviina, в составе которого объединены весьма различные группы кораллов. Одну из этих групп образуют роды *Amphiastraea* Etall., *Latusastraea* d'Orb. и близкие к ним формы со сплошными септами археотекального типа и четко выраженной двусторонней симметрией; вторую группу родов — *Thecosmilia* Edw. et H., *Latiphyllia* From., *Complexastraea* d'Orb., представители которых обладают пористостью внутренних краев септ.

Аллуато (Alloiteau, 1952, in Piveteau) в результате пересмотра старых и анализа новых материалов по морфологии, микроструктуре и гистологии скелетных элементов кораллов мезозоя и кайнзоя предложил последнюю из известных классификаций, особо подчеркнув при этом отсутствие глубоких различий у мезозойских и кайнозойских форм с палеозойскими представителями. Аллуато доказывает, что: а) двусторонняя симметрия септального аппарата возвращается в мезозое и кайнозое к кораллам, а радиальная симметрия не является редкой у палеозойских форм; б) при микроскопическом изучении мезозойских форм в них встречены все виды симметрии (от 3- до 9-лучевых); в) как в палеозое, так и в мезозое мало форм, имеющих типичную радиальную симметрию.

Указанные признаки послужили Аллуато основанием для объединения как мезозойских «шестилучевых», так и палеозойских «четырёхлучевых» кораллов в отряд Madreporaria, рассматриваемый в составе подкласса Actinanthides. В составе отряда Madreporaria им выделяются две группы — палеозойские и мезозойско-кайнозойские Madreporaria, различающиеся одна от другой отсутствием общих родов, семейств и надсемейств. Хотя Аллуато и не придает выделенным группам строго систематического значения, ясно, что различия между ними не случай-

употреблен Эдвардсом и Эмом (1848) для обозначения не только мезозойских, но и палеозойских кораллов Rugosa и Tabulata.

ны, а обусловлены эволюционными причинами и поэтому должны быть определены в систематике.

Среди мезозойских и кайнозойских *Madreporaria* Аллуато выделяет 8 подотрядов: *Archaeoacaeniida*, *Styliniida*, *Astraeoidea*, *Fungiida*, *Amphistraeida*, *Meandriida*, *Caryophyllida*, *Eupsanmiida*.

В основу выделения подотрядов Аллуато положены такие признаки:

- 1) способ вегетативного размножения;
- 2) строение септ (характер фибр, склеродермитов, трабекул, скульптура боковых, внутренних и верхних краев септ);
- 3) строение стенки;
- 4) строение эндотеки (днища, диссепименты, синаптикулы).

Нетрудно заметить сходство признаков, на основе которых выделялись подотряды Воганом, Уэллсом и Аллуато, но последним автором устранены основные недостатки предыдущей классификации. При выделении надсемейств Аллуато использует те же критерии, что и при выделении подотрядов, однако с большей детализацией по отдельным признакам. При выделении семейств гистологические особенности строения скелетных элементов Аллуато почти не учитывает, обращая основное внимание на эндотекальные элементы (днища, диссепименты, синаптикулы), на соединение кораллитов в колонии, морфологию колоний и одиночных кораллитов. Морфологические признаки являются основными в классификации Аллуато при выделении родов и видов.

## 2. ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ ПРИНИМАЕМОЙ СИСТЕМАТИКИ

### А. Основы выделения подклассов и отрядов

В современных палеонтологических работах наблюдаются две противоположные тенденции относительно определения систематического положения мезозойских и кайнозойских, так называемых шестилучевых кораллов. Аллуато (Alloiteau, 1952) на основании большого сходства гистологии септ и микроструктуры скелета кораллов мезозоя (*Madreporaria postpaleozoiques*) и палеозоя (*Madreporaria paleozoiques*) рассматривает тех и других в составе отряда *Madreporaria* и подкласса *Actinanthides*. В «Основах палеонтологии», изданных в СССР (1962), мезозойских *Hexacoralla* рассматривают в качестве самостоятельного подкласса, и считают, следовательно, что различия между *Rugosa* и *Hexacoralla* столь велики, что могут быть приравнены к различиям тех и других от такой группы кораллов, как *Alcyonaria*. Такое противопоставление *Hexacoralla* палеозойским *Rugosa* обосновывается признанием только у *Rugosa* двусторонней симметрии и перистости в расположении септ и бокового прикрепления кораллитов.

Однако на богатом фактическом материале по изучению ископаемых кораллов мезозоя Западной Европы Аллуато (Alloiteau, 1952, 1957), а еще ранее Ортманн, Огильви и другие установили, что как в палеозое, так и в мезозое мало форм, имеющих типичную радиальную симметрию, и, напротив, двусторонняя симметрия преобладает среди мезозойских представителей, так же как и среди палеозойских. Изучаемые нами позднеюрские кораллы подтверждают эти данные. Двусторонняя симметрия встречается у очень большого числа родов, из которых отметим: *Pleurosmilia* From., *Thamnasteria* Les., *Dermosmilia* Koby, *Calamophyllia* Blainv., *Brachyseris* All., *Epistreptophyllum* Milasch., *Latiphylla* From., *Placogyra* Koby, *Amphistraea* Etall., *Actinaraea* d'Orb.

Перистое расположение септ и рогообразная согнутость кораллов также встречается у позднеюрских склерактиний. К ним относятся роды *Pleurosmilia* From., *Montlivaltia* Lam., *Actinaraea* d'Orb., *Epistreptophyllum* Milasch. Среди позднеюрских кораллов Крыма у некоторых



представителей родов *Pleurosmilia* и *Epistreptophyllum* встречается и боковое прикрепление. Таким образом, все те признаки, которые считались типичными для палеозойских ругоз, при изучении мезозойских кораллов обнаруживаются и у них.

Микроскопические исследования кораллов при помощи специальных методов (серии параллельных поперечных срезов, позволяющие изучать развитие септального аппарата в онтогенезе) показывают, что в начальных стадиях роста у мезозойских кораллов нередко встречается двустороннее-симметричное расположение септ, во взрослых сменяющееся радиальным. Лафюстом (Lafuste, 1957) это отмечено для некоторых представителей семейства *Stylinidae* d'Orb.

Все вышесказанное несомненно указывает на глубокое генетическое родство ругоз и мезозойских кораллов, до сих пор называемых шестилучевыми. Вместе с тем, состав их резко отличен — они не имеют общих родов, семейств и надсемейств. Причины изменения фауны на границе палеозоя и мезозоя еще не вполне выяснены, достоверно лишь то, что при великих трансгрессиях развились новые, хотя и сохранившие преемственность от палеозойских форм, группы морских беспозвоночных животных. Преемственность для кораллов выражается в развитии септального аппарата, состоящего чаще всего из мощных хорошо развитых септ. Как у ругоз, так и у склерактиний число щупалец, в отличие от *Alcyonaria* не остается постоянным в течение всего онтогенеза, а увеличивается с возрастом. То же можно сказать и о септах, число которых у альционарий всегда равно 8, а у ругоз и склерактиний меняется от 4—6 до нескольких, иногда многих сотен. Это одно из самых значительных отличий их от альционарий, септы которых, к тому же, очень плохо развиты или совсем отсутствуют.

Вывод, к которому мы приходим, следующий: систематика должна отражать генетическое родство ругоз и тех мезозойских и кайнозойских кораллов, которые рассматриваются как шестилучевые. Как тех, так и других мы считаем необходимым рассматривать в качестве самостоятельных отрядов, входящих в состав одного подкласса. Название для подкласса, предложенное Аллуато (Alloiteau, 1952) — *Actinanthides* вполне приемлемо, так как объединяет в качестве отрядов также ряд бесскелетных групп — *Actiniaria*, *Antipatharia*, *Zoanthida*, *Ceriantharia* и др. В связи с наличием двусторонней симметрии у мезозойских и кайнозойских кораллов, именуемых «шестилучевыми», это название становится лишенным смысла. Для названия отряда наиболее удовлетворительным является термин *Scleractinia*, предложенный Бурном (Bourne, 1900).

Предлагаемая классификация, следовательно, такова:

Тип Coelenterata

Класс Anthozoa

Подкласс Actinanthides

Отряд Rugosa

Отряд Scleractinia

Отряд Actiniaria

Отряд Antipatharia

Отряд Zoantharia

Отряд Ceriantharia

Рассмотрение классификационных подразделений подклассов *Tabulata*, *Alcyonaria* и других выходит за рамки настоящей работы.

## Б. Основы выделения таксономических единиц внутри отряда Scleractinia

В настоящей работе подразделение Scleractinia на подотряды, большинство надсемейств и семейств произведено по Аллуато (Alloiteau, 1952), поэтому мы проанализируем признаки, положенные этим автором для выделения различных таксономических единиц.

### *Значение вегетативного размножения*

Аллуато при характеристике подотрядов всегда отмечает способ вегетативного размножения; однако легко убедиться, что для всех восьми подотрядов типичны одни и те же способы размножения. У большинства подотрядов встречается как внутриващечное, так и вневащечное боковое почкование. Единственным исключением может служить подотряд *Amphiastraeina*, у представителей которого наряду с почкованием встречается и размножение делением.

### *Значение гистологии и микроструктуры скелета*

Очень большое значение при выделении подотрядов Аллуато придает гистологическому и микроструктурному строению септ, поэтому на этих признаках следует остановиться подробнее. К гистологической структуре септ относятся фибры и их сочетания между собой (склеродермиты, трабекулы и т. д.), к микроструктуре септ — структура краев и боковых поверхностей септ, поры.

**Фибры и их сочетания.** Фибры — игольчатые или пластинкообразные кристаллы кальцита — являются наименьшими элементарными частицами, из которых состоят септы, столбики и синаптикулы кораллитов. Гистологическая структура остальных скелетных элементов не изучена. Известны три основных типа сочетаний фибр: склеродермитно-трабекулярный, пластинчатый (куда мы относим и выделяемый Аллуато фиброзный тип) и турбиноидный<sup>1</sup>.

В пределах подотрядов рассматриваемого отряда сочетания фибр очень изменчивы. Так, у представителей *Astraeoina* известны сочетания фибр в виде простых и сложных склеродермитов, но встречается и пластинчатый тип сочетаний. Аналогичная картина наблюдается в подотрядах *Fungiina* и *Eupsammiina*. У представителей подотрядов *Meandriina* и *Eupsammiina*, обладающих склеродермитным типом строения септ, размеры склеродермитов очень малы, тогда как у *Astraeoina* размеры склеродермитов весьма значительны. В остальных подотрядах различия размеров склеродермитов очень изменчивы даже у представителей отдельных родов и видов (в некоторых видах наблюдается чередование больших и малых склеродермитов). Для всех подотрядов вариации в расположении фибр укладываются в очень небольшое число типов, так как для большинства склерактиний преобладающим является склеродермитно-трабекулярный тип. Типы сочетаний фибр относятся нами к числу признаков более высоких таксономических подразделений, чем подотряды. В пределах подотрядов, выделенных Аллуато, сходные типы сочетаний фибр встречаются у представителей, далеких в возрастном и генетическом отношении, и как классификационные признаки должны быть отвергнуты.

**Трабекулы и их сочетания.** Среди различных склерактиний наиболее часто встречается склеродермитный тип сочетания фибр. Склеродермиты, в свою очередь, группируются в ряды, называемые трабекулами.

<sup>1</sup> Мы употребляем термин «турбиноидный» взамен термина «ламельлярный», так как последний в дословном переводе означает «пластинчатый», а это название уже употреблено для наименования другого типа сочетания фибр.

В отдельных подотрядах встречаются как простые, так и сложные трабекулы; одни из них располагаются простыми сериями—параллельно друг другу, другие образуют одну или несколько систем дивергенции. Под последними обычно понимают веерообразное расхождение трабекул от одной линии — линии дивергенции<sup>1</sup>. В качестве признака подотрядов характер трабекул и их сочетаний не может быть использован, так как простые и сложные трабекулы, параллельные серии и дивергентные системы трабекул наблюдаются почти в каждом из подотрядов, выделенных Аллуато.

Однако характер трабекул и их сочетаний используется в качестве признаков надсемейств и семейств, которые в классификации Аллуато выделены с учетом группирования склеродермитов в простые и сложные трабекулы, а самих трабекул — в простые серии или дивергентные системы.

Так, надсемейство *Thamnasteriacea* характеризуется простыми и сложными трабекулами, располагающимися в одной системе дивергенции, тогда как у надсемейства *Synastraeacea* того же подотряда *Fungiina* трабекулы группируются не только в систему дивергенции, но и параллельными сериями. В надсемействе *Fungiacea* для семейства *Agathiphylidae* Vaughan and Wells характерно расположение трабекул в двух системах дивергенции, тогда как для семейств *Microbaciidae* и *Fungiidae* общим признаком является расположение трабекул в одной системе дивергенции.

Таким образом, выявляется важное значение трабекул и их сочетаний для выделения надсемейств и семейств.

**Поры септ и стенок.** При изучении микроструктуры скелета у представителей отдельных подотрядов септы, а иногда и стенки оказываются пористыми, в других случаях они сплошные. На внутренних краях септы иногда пористы у представителей подотряда *Astraeoïna*, всегда пористы у представителей *Fungiina*. В подотрядах *Eupsammiina* и *Caryophylliina* пористыми оказываются не только септы, но и стенки. Напротив, в подотрядах *Archaeosaniina*, *Stylinina*, *Amphiastreaeina*, *Meandriina* септы и стенки всегда сплошные.

Рассматривая во времени процесс появления пористости септ и стенок, можно заметить четкую закономерность, выражающуюся в отсутствии пор у более древних триасовых и частично у юрских представителей отряда склерактиний, появление пор в септах у меловых и палеогеновых групп и, наконец, мощное развитие пор не только в септах, но и в стенках у позднекрейдов и современных кораллов. Наличие или отсутствие пористости позволяет дифференцировать большую часть подотрядов, надсемейств и даже некоторых семейств.

Такие близкие семейства, как *Synastraeidae* All. и *Microsoleniidae* Kobu отличаются именно по наличию пористости септ. Если у представителей первого семейства поры имеются не всегда, то у второго септы всегда пористы, поры при этом располагаются правильными рядами. Отсутствие пор в септах у представителей семейства *Dermosmiliidae* All. служит наиболее резким отличием их от кораллов семейства *Montlivaltiidae* Dietrich.

Приведенные примеры указывают, какое важное значение имеет пористость септ и стенок для классификации склерактиний.

Систематическое значение скульптуры верхних краев септ недостаточно выяснено, что же касается скульптуры боковых поверхностей септ, то она резко меняется у отдельных родов и видов ныне живущих кораллов в зависимости от колебаний условий внешней среды и относится к числу наиболее ясно выраженных адаптивных признаков.

<sup>1</sup> Дивергенция (лат.) — расхождение.

Изучение различных признаков, характеризующих подотряды склерактиний, говорит об определенной закономерности изменения комплекса признаков в процессе филогенеза, что должно, по нашему мнению, быть положено в основу выделения подотрядов. К числу этих признаков относятся:

- 1) переход от особей со сплошными септами к особям с пористыми септами и стенками,
- 2) появление в процессе филогенеза эндотеки синаптикул,
- 3) исчезновение в процессе филогенеза эндотеки днщ,
- 4) изменение типов стенок в следующей последовательности: архотека — паратека — септотека — синаптикулотека.

В классификации Аллуато (Alloiteau, 1952, 1957) следующей систематической единицей дробнес подотряда являются надсемейства, однако последние выделяются Аллуато лишь в подотрядах *Astraeoïna*, *Fungiïna* и *Caruophylliïna*; в остальных подотрядах дальнейшие подразделения начинаются непосредственно с семейств. При выделении надсемейств по тем принципам, которым руководствовался Аллуато, в них можно заметить ряд закономерных общих черт, которые можно считать комплексом признаков надсемейств:

1) детали строения сплошных или пористых септ (отсутствие пор, наличие пор на внутренних краях септ или по всей поверхности, расположение пор правильными рядами или беспорядочно, величина пор и их форма);

2) тип стенки;

3) трабекулы и их сочетания (простые, серии, системы дивергенции).

По мнению Аллуато, в признаки надсемейств следует включить также характер эндотеки и перитеки, но эти же признаки им рассматриваются при характеристике большинства семейств. Наличие или отсутствие днщ, синаптикул и диссепиментов, взаимное расположение этих элементов в эндотеке — все это несомненно более детальные признаки, чем те, которые приняты для надсемейств.

По данным Аллуато и с учетом материалов исследования позднесюрских склерактиний СССР, мы считаем, что признаками семейства являются:

1) характер эндотеки (наличие днщ, диссепиментов и синаптикул, их относительное количество, форма и расположение);

2) наличие или отсутствие перитеки и цененхимы, их характер; относительное количество, форма и расположение днщ, септальных ребер, диссепиментов и пор;

3) наличие или отсутствие эпитеки;

4) тип строения септального аппарата (стиллиноидный, циатофорондный, тамнастероидный, рипидогироидный и т. д.);

5) тип стенки<sup>1</sup>;

6) трабекулы и их сочетания (простые или сложные трабекулы, серии или системы дивергенции).

Выделение критериев для низших систематических единиц кораллов — родов и видов является наиболее грудной задачей в связи с широкой индивидуальной изменчивостью, какую обнаруживают как современные, так и ископаемые кораллы. По справедливому замечанию Гравье (Gravier, 1911), «нет группы животного царства, где бы искусственный характер, в значительной мере субъективный, наших видовых различий, или совершенно временное значение наших определений, были бы так очевидны, как в отношении *Madreporagia*». Будучи донными, чаще всего прикрепленными, реже свободно лежащими организмами, кораллы

<sup>1</sup> Этот и следующий признаки повторяются при характеристике комплекса признаков надсемейств, что несомненно указывает на несовершенство их выделения.

исключительно быстро отзываются на малейшие изменения в характере волнения воды, осадконакопления и другие внешние причины. Эти изменения часто привели даже самых сведущих зоологов и палеонтологов к ошибкам в выделении видов и даже родов там, где на самом деле мы имеем дело с обычными разновидностями одного и того же вида. Исследования экологических особенностей современных кораллов, произведенные Граві (Gravier, 1911), Яковлевым (1913—1956) и другими, показали, что для выделения родов и видов почти полностью неприемлемы такие, казалось бы, важные признаки, как характер роста колоний и одиночных кораллов, форма чашечек и кораллитов, размеры отдельных особей. Указанные признаки часто не являются постоянными даже у одной и той же колонии, отражая явления широкой изменчивости в пределах одного и того же вида. Подобная изменчивость, как указывал Борисяк (1947), является адаптационной и не должна служить основанием для выделения новых видов и тем более родов. Для выделения действительных систематических категорий необходимы исследования направленных изменений внутри вида в процессе филогенеза, приводящие в конечном счете к скачку и образованию нового вида.

Изучение фактического материала по признакам, на основании которых выделялись роды, приводит нас к выводу о следующем комплексе признаков, который необходимо учитывать при выделении родов:

1) способ группировки отдельных кораллитов (одиночные, колониальные с перитекой или цененхимой, колониальные без внекораллитных образований),

2) степень развития септального аппарата,

3) наличие столбика и сваек (осевой комплекс).

К числу признаков наиболее низких таксономических единиц — видов относятся: 1) число септ; 2) относительные размеры септ разных циклов; 3) характер заложения септ в онтогенезе (радиальное, перистое, различные вариации двусторонней симметрии); 4) размеры чашечек кораллитов; 5) расстояние между центрами кораллитов (у колониальных форм).

Заканчивая рассмотрение принципов систематики склерактиний, необходимо подчеркнуть, что комплексы признаков для выделения отдельных таксонов предлагаются лишь в качестве примерной схемы, которая должна быть в начале всякой работы подобного рода. Следующий этап этой работы нам представляется в детальном изучении филогенетических ветвей и онтогенеза отдельных групп склерактиний и в сопоставлении их между собой, что позволит выявить направленность эволюционных изменений признаков для всех систематических категорий.

## ЛИТЕРАТУРА

- Борисяк А. А. 1947. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. Изд-во АН СССР, М.—Л., стр. 1—77.
- Основы палеонтологии. 1962. Губки, археоциаты, кишечнополостные. Изд-во АН СССР, стр. 357—422.
- Яковлев Н. Н. 1956. Организм и среда. Статьи по палеонтологии беспозвоночных за 1913—1956 гг. Изд-во АН СССР, Л., стр. 1—120.
- Alloiteau J. in Piveteau. 1952. *Traité de paléontologie*. Paris, p. 539—684.
- Alloiteau J. 1957. Contribution à la systématique des Madreporaires fossiles, v. 2. Ed. Centre Nat. Rech. Sci. Paris, p. 1—252.
- Blainvielle H. M. 1830. Zoophytes in: *Dictionnaire des sciences naturelles*, v. 60, Paris, p. 310—358.
- Bourne J. C. 1900. Anthozoa in: *Treatise on zoology*, 117, by Ray Lancaster.
- Dana J. D. 1836—1849. Zoophytes, U. S. Expl. Exptd., 1836—1842, 7, VI, p. 740.
- Duncan P. M. 1884. A revision of the families and genera of the sclerodermic Zoantharia Edw. et H., or Madreporaria.—*J. Linnean Soc. London (Zool.)*, v. 18, p. 1—204.
- Edwards (H. Milne), Haime J. 1848—1850. Recherches sur les polypiers.—*Ann. sci. natur.*, 3 ser. (7 mém. dans les t. 9, 10, 12, 13, 15, 16).

- Edwards (H. Milne), Haime J. 1857—1860. Histoire naturelle des coralliaires, t. 1, 2 (1857), t. 3 (1860). Paris.
- Ehrenberg C. J. 1834. Corals des Rot Meer. Beiträge zur physiologischen Kenntniss der Corallentiere im Allgemeiner. Berlin, K. Akad. Wiss., S. 225—380.
- Fromentel E. 1862—1887. Paleontologie français. Terrains cretaces, v. VII, Zoophytes.
- Goldfuss J. A. 1826—1833. Petrefacta Germaniae, v. 1, pt. 1, Dusseldorf, p. 1—114.
- Gravier C. 1911. Les recifs de coraux et le madréporaires de la océanogr., t. 11, fasc. 3, p. 1—7.
- Haeckel E. 1896. Systematische Phylogenie. Berlin.
- Lamarck J. B. 1816. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, t. 2, Paris, p. 568.
- Ogilvie M. 1896. Microscopic and systematic study of madreporarian types of corals.—Philos. Trans. Roy. Soc. London, v. 187, p. 83—345.
- Orbigny A. 1850. Prodrome de Paleont., t. II. Paris.
- Ortmann A. 1890. Die Morphologie des Skelets der Steinkorallen in Beziehung zur Koloniebildung.—Z. wiss. Zool., Bd. 50, S. 278—316.
- Schindewolf O. F. 1930. Über die Symmetrie der Steinkorallen.—Palaeontol. Z., Bd. 12.
- Vaughan T. W., Wells J. W. 1943. Revision of the subordes, familles and genera of the Scleractinia.—Geol. Soc. America Spec. Paper, N 44, p. 363.
- Wells J. W. 1956. Scleractinia. In: Treatise on Invertebrate Paleontology.—Geol. Soc. America, p. 1—443.
- Zittel K. A. 1924. Handbuch der Palaeontologie. I. Palaeozoologie. Munich, S. 1—733.

## ГЕРМАТИПНЫЕ И АГЕРМАТИПНЫЕ КОРАЛЛЫ

Из области естествознания можно привести немало примеров, когда общепризнанное суждение о каких-либо явлениях оказывается справедливым лишь в первом приближении; их изучение во всей сложности взаимосвязей иногда приводит к выводам, противоречащим в той или иной мере общезвестному и широко распространенному мнению. Один из таких случаев и будет рассмотрен в настоящей статье.

Кораллы издавна считались жителями мелководного теплого моря, и поэтому может показаться невероятным утверждение, что тот или иной комплекс ископаемых кораллов рассматривается как глубоководный (несколько сот и тысячи метров глубины), что эти кораллы жили при температурах, близких к нулю, что участок дна, на котором обитали кораллы, был илистым, а мутные потоки были обычным явлением для этого биотопа. Тем не менее, многие современные кораллы живут именно в такой экологической обстановке. Сейчас можно с уверенностью утверждать, что глубоководные кораллы известны и в ископаемом состоянии, однако их диагностика в качестве глубоководных встречает немало трудностей.

Современные и ископаемые шестилучевые кораллы, имеющие твердый скелет, относят к группе *Scleractinia*. Современные рифостроящие кораллы не встречаются на глубинах свыше 90 м; а оптимальная глубина их существования — до 20 м. Эти кораллы, жизнедеятельность которых находится в непосредственной зависимости от проникновения солнечных лучей в толщу морской воды, называют герматипными. Кораллы, не участвующие в строительстве рифов (биогермов) и представленные, как правило, одиночными и слабоветвистыми формами, относятся к другой экологической группе, это — агерматипные кораллы. Существование последних не находится в прямой зависимости от влияния солнечных лучей, они обитают на различных глубинах, от литорали до абиссали.

### ГЕРМАТИПНЫЕ КОРАЛЛЫ

Кораллы-рифостроители живут в тесном экологическом сообществе с гидрондными полипами, водорослями и другими организмами, населяющими биогерм. Этот термин был предложен для холмоподобных и линзовидных структур строго органического происхождения, чтобы отличить их от мореходного термина «риф», который может быть представлен не только органогенными породами (Cumings, 1932).

Помимо экзосимбиоза, герматипным кораллам свойствен эндосимбиоз. В эндодерме современных герматипных кораллов обнаруживаются в изобилии одноклеточные водоросли зооксантеллы. Они имеют желто-коричневый цвет, сферическую форму, диаметр 6—14 мк (Vaughan, Wells, 1943). Зооксантеллы обнаружены, помимо кораллов, в теле других рифостроителей. О существовании зооксантелл вне тела симбионтов сведений не имеется.

Симбиоз герматипных кораллов с зооксантеллами настолько тесный, что есть основания полагать невозможность существования одного симбионта без другого. Так, герматипные кораллы, помещенные в темноту, теряют зооксантеллы, которым необходим солнечный свет для фотосинтеза, и погибают. То же наблюдается при повышении температуры воды выше оптимальной. Для питания зооксантелл необходим азот, углекислый газ и фосфор; все эти вещества они получают в достаточном количестве за счет процессов метаболизма, протекающих в теле кораллов. Существует предположение, что кораллы переваривают зооксантеллы, которые служат им дополнительной пищей.

Симбиоз зооксантелл и кораллов сложился, видимо, в отдаленнейшие времена, зооксантеллы обнаруживаются на самых ранних стадиях развития герматипных кораллов, даже на стадии личинки (планулы). Возможно, что этот симбиоз был характерен и для древних рифостроителей мезозойского и палеозойского времени. Количество зооксантелл в теле коралловых полипов зависит от степени освещенности зоны, в которой живут герматипные кораллы. Наибольшее количество зооксантелл обнаруживается у кораллов, живущих на глубинах от 4 до 7 м.

Жизненная необходимость такого симбиоза подтверждается также и тем обстоятельством, что герматипные кораллы никогда не поселяются на глубинах, недоступных для проникновения солнечных лучей. Этим и только этим обстоятельством можно объяснить, что герматипные кораллы населяют и населяли исключительно мелководные области моря. Максимальная глубина, на которой герматипные кораллы могут строить рифы, равна 46 м.

### АГЕРМАТИПНЫЕ КОРАЛЛЫ

В современных морях и океанах агерматипные кораллы населяют перитовую область, батиналь и абиссальные глубины. Например, коралл *Fungiacyathus marenzelleri* был поднят с глубины 5870 м (Северное море), где он живет при температуре около 2° С. Однако наибольшее количество агерматипных кораллов известно из батинальной области, на глубинах от 180 до 550 м. Это — область континентального склона, с илистым грунтом («mud-line» по Муррею). Здесь кораллы находят богатую пищу в виде мелких животных организмов и личинок (все современные кораллы, как это сейчас доказано, являются плотоядными животными). Оптимальные температурные пределы для агерматипных кораллов определяются диапазоном 8—20° С.

Ввиду того, что на больших глубинах экологическая обстановка boreальных и теплых морей приблизительно одинакова, среди агерматипных кораллов встречаются подлинные космополиты, живущие, в отличие от герматипных кораллов, в различных широтах. Кроме того, один и тот же вид может жить на большой глубине в тропическом бассейне и на малой — в boreальном. В данном случае для кораллов большее значение имеют температурные условия, чем изменение давления с глубиной. Глубинные слои воды теплых морей по своим температурным условиям приближаются к поверхностным водам boreальных бассейнов. Надо сказать, что для беспозвоночных и некоторых позвоночных животных галобиоса температура является наиболее лимитирующим фактором, в сравнении с прочими условиями среды.

Если к сказанному добавить, что кораллы, имеющие личиночную стадию до 23 суток, могут расселяться с удивительной быстротой (несмотря на бентонный образ жизни во взрослом состоянии), то станет ясно, сколь своеобразна группа кораллов, называемых агерматипными. Почти все-светное распространение имеют космополиты-убиквисты, относящиеся



к родам: *Caryophyllia*, *Deltocyathus*, *Dendrophyllia*, *Desmophyllum*, *Flabellum*, *Fungiacyathus*, *Lophelia*, *Madrepora*, *Solenosmia* и *Stephanocyathus*.

Главное отличие агерматипных кораллов от герматипных заключается в том, что они не содержат в своем теле зооксантеллы, независимы от последних в своей жизнедеятельности и поэтому могут жить на различных глубинах. Характерно, что агерматипные кораллы не поселяются на рифах, но могут быть встречены вблизи от коралловых рифов и в межрифовых лагунах. Будучи более примитивно организованными, чем герматипные кораллы, одиночные и слабоветвистые агерматипные кораллы не выдерживают конкуренции с рифостроителями и поэтому не встречаются в биогермах.

На фиг. 1—4 (табл. I) изображены два современных, сравнительно глубоководных, агерматипных коралла, которые были выбраны для иллюстрации потому, что точно зафиксирована глубина, на которой они обитали. На приведенных изображениях видно, насколько просто выглядит внешняя форма этих агерматипных кораллов.

Особый интерес для палеонтологии и палеобиогеографии представляет вопрос о нахождении агерматипных кораллов, и, в частности, их глубоководных<sup>1</sup> представителей в ископаемом состоянии. Достоверно агерматипные кораллы известны с середины мелового периода, когда величайшая трансгрессия в истории Земли захватила обширные территории континентов и появились глубоководные некомпенсированные прогибы. Несомненно глубоководными агерматипными кораллами следует считать те из них, которые обнаруживаются в фации писчего мела, так как глубины, с которыми связано накопление осадков, образовавших мел, находятся в пределах 80—500 м (Бушинский, 1954). Примером глубоководного коралла мелового возраста может служить *Smilotrochus libyca* из коллекции, любезно предоставленной нам Д. П. Найдиным (табл. I, фиг. 5—6). Обращает на себя внимание то обстоятельство, что данный вид впервые был найден в Ливии, расположенной на большом расстоянии от Западного Казахстана. Этот пример показывает, что агерматипные кораллы, будучи космополитами, могут служить хорошими руководящими организмами.

На табл. I, фиг. 7—8 изображен агерматипный коралл *Caryophyllia babkovi* sp. nov., который мы также склонны считать глубоководным. Местонахождение этих кораллов, впервые обнаруженное К. В. Бабковым, приурочено к центральным частям бывшего сузакского бассейна, к его некомпенсированному глубокому участку. Глубины, вероятно, были батнальными, на что косвенно указывает ряд фактов: характер породы, в которой обнаружены кораллы (тонкозернистый аргиллит зеленовато-серого цвета), мелкие, с тонкой скульптурой, панцири правильных ежем и раковинки пелиципод, сильная ожелезненность всех органических остатков (гидрогематит?) и др. Примечательно, что сузакские глины, отлагавшиеся по периферии бассейна, содержат крупные раковины мелководных пелиципод, а кораллы в них отсутствуют вовсе. В коллекции, собранной К. В. Бабковым и нами, имеется несколько тысяч экземпляров, но все это — один вид коралла.

Такие «коралловые луга», населенные одним-двумя видами кораллов, неоднократно наблюдались естественными испытателями на батнальных глубинах современных морей.

Агерматипные глубоководные кораллы произошли, вероятно, от герматипных, время их появления можно датировать меловым периодом.

<sup>1</sup> Глубоководными кораллами следует называть те из них, которые могут существовать глубже нижней границы сублиторали, т. е. глубже 50 м.

То, что все раннемезозойские и палеозойские кораллы (табуляты, ругозы, восьмилучевые кораллы и склерактинии) не поселялись глубже сублиторали, вряд ли может вызвать сомнение. Однако мы не можем с уверенностью утверждать, что все они были герматипными. Неоднократно отмечался факт симбиоза у табулят и ругоз, что косвенно может свидетельствовать о их герматипности, а наше предположение о происхождении агерматипных кораллов от герматипных в какой-то мере подтверждается этими фактами. Возможно, однако, что некоторые палеозойские одиночные ругозы, жившие в условиях илистого грунта, были мелководными, но агерматипными, например ордовикско-силурийские одиночные ругозы Прибалтики (Рейман, 1959, стр. 44).

Если высказанное предположение справедливо, то тогда экологический ряд всех Anthozoa будет выглядеть так: мелководные агерматипные (ранний палеозой) — герматипные (средний палеозой — ранний мезозой) — герматипные рифостронтели, агерматипные мелководные и глубоководные (поздний мезозой и кайнозой). Эти мысли высказаны нами в самой предположительной форме и требуют дальнейшего уточнения и обоснования.

Проблема происхождения сравнительно просто устроенных агерматипных кораллов от высокоспециализированных герматипных кораллов переплетается с проблемой длительного существования сравнительно низкоорганизованных организмов, обладающих большей вагильностью и неприхотливостью. Возможно, что изучение явлений неотении поможет в дальнейшем разрешить эту проблему.

Возможно ли, на основании находки остатков агерматипных кораллов в ископаемом состоянии, с уверенностью относить отложения к глубоководным? Ведь не все агерматипные кораллы принадлежат к глубоководным. Например, представители семейства Rhizangiidae являются агерматипными, но населяют исключительно литораль и сублитораль. Можно думать, что поставленный вопрос должен решаться при комплексном учете ряда обстоятельств. Необходимо, чтобы соблюдались следующие условия:

- 1) отложения не должны быть древнее верхнемеловых;
- 2) прочие органические остатки должны обладать признаками, свидетельствующими о их жизни в глубоком море;
- 3) палеофацальный анализ должен показать, что осадки, образовавшие породу, отлагались на глубинах свыше 50 м;
- 4) остатки кораллов должны принадлежать тем таксономическим единицам, представители которых известны в современных морях, как агерматипные. К таковым относятся представители семейств: Rhizangiidae, Micrabaciidae, Anthemiphillidae, Flabellidae, Guyniidae, большинство из Dendrophyllidae и Caryophyllidae, некоторые из представителей семейств Pocilloporidae, Fungiidae, Fawiidae и Oculinidae.

\* \* \*

Появление глубоководных кораллов в середине мелового периода не является случайным. Именно в конце мезозойской эры — в начале кайнозоя происходит резкая смена палеогеографической обстановки, и многие морские организмы приспособляются к жизни в глубоководных условиях. К таким группам относятся: брахиоподы, морские лилии, гастроподы и пеллециподы, правильные морские ежи и др. Параллельно идет процесс вымирания высокоспециализированных организмов, приспособившихся к жизни на мелководье. Примером могут служить аммониты, иноцерамы и др. Вымирают многие мелководные кораллы, а агерматипные кораллы завоевывают глубоководные участки. Таким образом, можно говорить об адаптивной радиации многих групп фауны, на-

правленной в глубокие части бассейнов. На суше наземные организмы заселяли все более высокие гипсометрические уровни, а те из них, которые приспособились к жизни в прибрежных низменных участках, вымерли в борьбе за существование (динозавры и др.). Площади мелководья и прибрежных равнин сокращаются, что и обусловило вертикальную адаптивную радиацию организмов вверх — в водораздельные и высокогорные участки и вниз — в батинальные и абиссальные глубины.

По нашему мнению, с меловым периодом следует связывать появление некомпенсированных прогибов в Мировом океане. Глубоководной фауны не было до этого времени не потому, что организмы еще не приспособились к глубоководным условиям, а потому, что этих условий еще не существовало<sup>1</sup>. Начиная с верхнемеловой эпохи, появляются высокие горы, темп и амплитуда тектонических движений возрастают. Сказанное подтверждается отсутствием ископаемых глубоководных фаций вплоть до позднего мезозоя, возрастанием средних мощностей осадков, увеличением мощности конгломератов во времени и усложнением геологических структур.

В связи с усилением темпа тектонических движений, начиная с верхнемеловой эпохи, герматипные кораллы строят мощные рифовые постройки. Приуроченность современных и ископаемых рифов к зонам разломов, вдоль которых происходят вертикальные перемещения, благоприятствующие рифообразованию, хорошо показал В. Е. Хаин (1962). Примечательно, что в палеозое и раннем мезозое роль кораллов, как рифообразователей, была незначительной. Даже верхнетриасовые рифы на Юго-Восточном Памире, развивавшиеся в полосе разлома, лишь в незначительной своей верхней части представлены коралловыми ассоциациями (Рейман, 1962).

Большинство палеозойских органогенных рифов представлено гидрактинидами (на Урале), археоциатовыми и водорослевыми (в Сибири), губковыми (на Русской платформе), мшанковыми и, в незначительной степени, коралловыми известняками. Это обстоятельство можно объяснить тем, что древние кораллы морфологически не были так приспособлены к строительству рифов, как позднемезозойские и кайнозойские их потомки. Интенсивному росту рифов после нижнемеловой эпохи способствовали также интенсивные вертикальные тектонические движения. Рифы обычно наращиваются на опускающемся и обращенном к открытому океану блоке.

Герматипность кораллов определяется, прежде всего, их симбиозом с одноклеточными водорослями зооксантеллами. Нам представляется необходимым расширить это понятие и включить в него жизненные необходимые симбиотические взаимоотношения не только в применении к склерактиниям, но и к ругозам, табулятоморфным кораллам и другим организмам, образующим биогермы. Герматипность может характеризоваться как внутренним симбиозом (например, эндосимбиоз кораллов с зооксантеллами), так и симбиозом внешним — экзосимбиозом, например кораллов с гидрактиниями.

---

<sup>1</sup> Подробнее эти вопросы рассматриваются в специальной работе автора, доложенной на IX сессии ВПО.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бушинский Г. И. 1954. Литология меловых отложений Днепровско-Донецкой впадины.— Труды Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 156.
- Рейман В. М. 1959. Некоторые особенности морфологии четырехлучевых кораллов.— Изв. отд. естеств. наук АН Тадж. ССР, вып. 1 (28).
- Рейман В. М. 1962. Приразломные триасовые рифы на Памире.— Докл. АН Тадж. ССР, т. V, № 1.
- Хан В. Е. 1962. Рифы и тектоника. Значение биосферы в геологических процессах.— Труды V и VI сессий. Всес. палеонт. об-ва.
- Cummings E. R. 1932. Reefs or Bioherms?— Bull. Geol. Soc. America, v. 43.
- Duncan P. M. 1876. Notices of some deep-sea and littoral corals from the Atlantic Ocean, Caribbean, Indian, New Zealand, Persian Gulf.— Proc. Zool. Soc. London.
- Vaughan Th., Wells J. W. 1943. Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia.— Geol. Soc. Amer., Baltimore, spec. pap. N 44.
- Wanner J. 1902. Die Fauna der obersten Weissen Kreide der libyschen Wüste.— Palaeontographie, Bd. 30, t. 2, Lief. 3.

К ЭКОЛОГИИ, ОНТОГЕНЕЗУ И СИСТЕМАТИКЕ  
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ВЕРХНЕМЕЛОВОГО РОДА  
*DIPLOCTENIUM GOLDFUSS*

Описание рода *Diploctenium*, выделенного Гольдфуссом в 1826 г., было основано на изучении отпечатка наружной стороны и не освещало внутреннего строения кораллита. Тип рода — *D. cordatum* Goldf. В сороковых годах прошлого века Мишлен (Michelin, 1840), уже располагавший более полным материалом, выделил новый вид *Diploctenium matheironi* и впервые описал и иллюстрировал полный экземпляр *D. lunatum*, описанный ранее Бругером (Bruguere, 1792). В дальнейшем Рейсс (Reuss, 1854) обработал коллекцию из верхнемеловых отложений Восточных Альп (долины Гозау), выделив несколько новых видов. Мильн-Эдвардс и Эм в 1857 г. дают описание еще некоторых представителей этого рода, подтверждая тем самым диагноз, данный Гольдфуссом. Названные авторы предлагают морфологический критерий для различения видов.

Существование у *Diploctenium* осевого органа — пластинчатой коллумы — было впервые установлено Фроментелем в 1864 г. на примере *D. lunatum* (Brug.). Подобный вывод, относительно типового вида *D. cordatum* Goldfuss получен Квенштедтом (Quenstedt, 1881). Феликсом (Felix, 1903) проведена ревизия богатой коллекции Рейсса и впервые изучено строение скелетных элементов рассматриваемых нами кораллов.

Необходимо подчеркнуть, что всеми упомянутыми авторами диплоктениумы принимались за одиночные кораллы. Но уже в сводке Вогана и Уэллса (Vaughan and Wells, 1943) этот род отнесен к группе колониальных кораллов.

Наиболее полные данные приведены Аллуато (Alloiteau, 1952) в статье, специально посвященной развернутой характеристике рода *Diploctenium*.

Ко времени составления сводки по шестилучевым кораллам СССР для «Основ палеонтологии», т. е. к 1956 г., нами принимался следующий диагноз рода *Diploctenium*:

«*Diploctenium* Goldfuss, 1826. Тип рода — *D. cordatum* Goldfuss, 1826; свободные, обычно подковообразные колонии, сильно сжатые с арочным расположением чашечек. Дистальные концы колонии порой соприкасаются и продолжают расти за точкой слияния (*D. conjugens*). Диссепиментальная эндотека только в нижней части колонии. Часто имеется ножка. Столбик пластинчатый» (Бендукидзе и Чиковани, 1962, стр. 399).

Этот диагноз, помимо литературных данных, был основан на материале из верхнесантонских отложений Западной Грузии, собранном в вулканогенно-осадочной свите «мтавари», окрестностей сел Годогани и Удзлоури (Бендукидзе, 1954, 1956). Здесь впервые на территории СССР верхнемеловые кораллы были обнаружены А. И. Джанелидзе (1940), затем Г. С. Дзоценидзе (1948); в 1950 г. нами произведены систематические сборы. Описание этих кораллов и стратиграфические выводы уже опубликованы (Бендукидзе, 1954, 1956). Однако уникальное обилие, сохранность и разнообразие экземпляров *Diploctenium lu-*

*natum* (Brug.)<sup>1</sup> побудило нас снова рассмотреть их более детально уже с точки зрения онтогенеза, экологии и, отчасти, также систематики.

Полученные данные существенно отличаются от представлений Аллуато и, на наш взгляд, в корне противоречат принятому им принципу группировки видов по внешним морфологическим признакам (по соотношению  $\frac{h}{H}$ , см. Alloiteau, 1952).

Попытка характеристики онтогенеза представителя рода *Diploctenium*, приводимая ниже, дается впервые и указывает на тесную связь характера развития колонии коралла с условиями среды обитания.

На табл. II изображен онтогенетический ряд *D. lunatum* (Brug.). Наблюдается непрерывная последовательность от наиболее ранней стадии роста колонии, где она пока еще имеет облик одиночного коралла (фиг. 1) — до геронтической стадии, когда возможности роста колонии практически исчерпаны (фиг. 13). Сохранение особей различного возраста в большом количестве стало возможным благодаря своеобразным условиям захоронения диплоктениумов Западной Грузии. Они приурочены к вулканогенно-осадочным образованиям верхнего мела. Примерно одновременная гибель особей самого различного возраста, по-видимому, связана с подводной вулканической активностью (в частности, с заносом туфогенным песком и илом).

На стадии, соответствующей фиг. 12 (табл. II), благодаря наличию нескольких экземпляров, удается установить, что длина ножки — пальцевидного отростка, варьирует от примерно 1/3 всей высоты колонии ( $h$  — по Аллуато) до почти полного отсутствия. Это наблюдается наряду с полной идентичностью всех остальных признаков. Поэтому длина ножки нам представляется второстепенным признаком, зависящим от условий обитания.

Следовательно, стадии от 1-й до 13-й, независимо от присутствия ножки и ее величины можно рассматривать как «нормальный» онтогенетический ряд. Наиболее интересны отклонения от этого «нормального» ряда. Одним из любопытных отклонений является гипертрофирование ножки, изображенное на табл. III, фиг. 1а, б.

Изучение ряда продольных и поперечных серийных разрезов ножки позволило выяснить последовательность стадий ее роста (см. рисунок).

На рисунке дан продольный разрез фрагмента колонии, где указаны места проведения серийных поперечных разрезов на ножке. В поперечном разрезе заключительной стадии роста ножки соответствует стадия *a* (разрез I), в следующем разрезе (II), внутри заключительной стадии *a* видна еще одна — предпоследняя стадия роста (*b*). В третьем разрезе (III) обнаруживается начальная стадия роста ножки (стадия *b*), и, наконец, в четвертом разрезе (IV) видна продольная чашечка, т. е. начальная, веерообразная стадия уже развивающейся колонии.

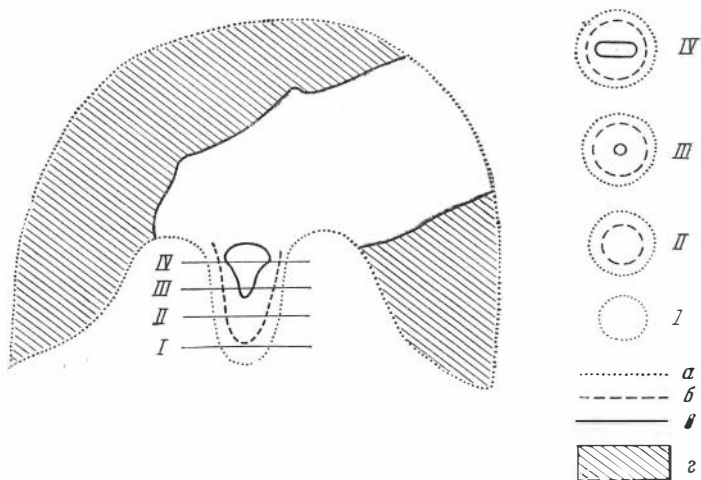
Здесь (см. рисунок) привлекает внимание то обстоятельство, что нарастание ножки (удлинение пальцевидной части коралла) происходило не вверх от основания, как обычно, а в сторону точки прикрепления, которая сама оказывается внутри кораллита (см. продольный разрез колонии, рисунок). Из этих наблюдений следует, что в начальной стадии роста коралл прикреплен к субстрату и, как бы соответствуя стадии одиночного коралла, растет дистально, от основания вверх. Вероятнее всего, он находится в положении, близком к вертикальному. После некоторого времени кораллит перестает быть прикрепленным и свободно ложится на дно; в данном случае грунт был представлен грубозернистым туфогенным песком, щебнем и гравием,

<sup>1</sup> Коллекция хранится в монографическом музее Геол. ин-та АН Грузинской ССР под № 54.

что, вероятно, способствовало удовлетворительному омыванию боковой стороны коралла, обращенной к грунту.

Вместе с ростом ножка загибалась в определенном направлении, в частности на табл. III, фиг. 1 а, б — кверху.

Обратимся снова к форме колонии. Рассмотрим отклонения от нормального развития, наблюдаемые у ветвей («крыльев» по Аллуато) колонии. На табл. III, фиг. 2 и 3 привлекает внимание загибание обоих дистальных концов ветвей колонии в одном определенном направлении (на фиг. 2 и 3 — кверху).



Зарисовка продольного и серийных поперечных разрезов *Diploctenium lunatum* (Brug.).

а — линия среза последней стадии роста; б — линия предпоследней стадии роста; в — линия начальной стадии роста колонии; з — реставрированная часть колонии

Крайним выражением этой тенденции является резкое изменение направления дистального роста одной из ветвей, изображенное на табл. III, фиг. 5 а, б, в. Это один и тот же экземпляр, зарисованный в разных курсах.

Условия обитания представителей *Diploctenium* рассмотрены Даке (Dacqué, 1952) в работе «Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere». Даке относил этот род к одиночным кораллам и считал веерообразную форму начальной стадии коралла за наследственный признак, а дальнейшее подковообразное разворачивание ветвей веера — признаком, зависящим уже от конкретных условий обитания. Даке также принимал, что коралл вначале был прикреплен, а позже он лежал свободно. Причину такого изменения положения коралла он объяснял механистически — «силой роста» ветвей. Он предполагал, что ветви разрастаясь упираются в субстрат, давят на него и отламывают ножку. Создается неустойчивое равновесие и коралл ложится боком на грунт. «Сила роста» рассматривается как нечто отвлеченное, не зависящее от полипа. Упущено из виду, что то пространство, которое в дальнейшем займут нарастающие части скелетных элементов, предварительно должно быть занято мягкой тканью. Таким образом, мягкая ткань должна была «силой» проникнуть в грунт, что представляется совершенно невероятным.

По-видимому, переход в лежачее положение объясняется просто увеличением веса коралла и потерей устойчивости в условиях подвижной воды и рыхлого щебенисто-гравелисто-песчаного грунта.

Учитывая, что загиб как концов ветвей коралла (табл. III, фиг. 2, 3 и 5), так и конца ножки (фиг. 1) происходит в одном направлении, единственным возможным допущением для свободно лежащего положения является то, что загиб происходит сверху от грунта.

Можно отметить как характерную деталь, что на ножке часто имеются скрученные или «курчавые» ребра. Это можно объяснить тем, что на ранее существовавших ребрах происходило проксимальное нарастание, сопровождаемое изгибанием и как бы кручением их в связи с загибанием их сверху от грунта.

Изменение направления роста ветви коралла, и в особенности резкое, происходило путем изменения направления почкования. При этом роль направляющей септы берет на себя одна из боковых, примыкающих к ветви перисто. Эта септа дает начало новому направлению почкования дирекциосептального типа (табл. III, фиг. 5). На некоторых экземплярах наряду с новым направлением роста сохраняется старое и тогда формируются трихотомирующие (трехветвистые) колонии. Уникальный экземпляр такой колонии, переданный нам профессором А. И. Джанелидзе, изображен на табл. III, фиг. 5а, в (см. также Бендукидзе и Чиковани, 1962; табл. VI, рис. 2).

Подобная трехконечная колония уже не сможет лечь, и ветви в результате разрастания должны упереться в грунт. Можно предположить, что если в дальнейшем каждая из этих ветвей приобретет способность резко и неоднократно менять направление роста чашечного ряда, это в конечном счете приведет к формированию меандридной колонии.

На другой возможный путь формирования меандридной колонии указывают случаи отпочковывания от ножки флабеллоидного кораллита (табл. IV, фиг. 1 и 2).

Такое разнообразие способов почкования, наблюдаемое на одном и том же экземпляре *Diploctenium lunatum* (Brug.), свидетельствует о сомнительности критерия способа почкования для классификационных целей (см. также Бендукидзе, 1951).

Из вышеизложенного ясно, что длина ножки плюс высота веерообразной части колонии (т. е. *h*, по Аллуато) не может быть использована для различения видов рода *Diploctenium*, вопреки мнению Аллуато (1952). Трудно согласиться также с утверждением Аллуато о наличии у *D. lunatum* септ только двух порядков. На материале Западной Грузии различаются септы трех циклов.

На присутствие септ трех порядков указывает и их число, близкое к 24, наблюдаемое в начальной стадии кораллита, имеющего пока еще округлую чашечку.

Приведенный материал позволяет сделать следующие выводы:

1. Представители рода *Diploctenium* образуют колонии, по морфологии переходные от простых флабеллоидных к сложным меандридным.

2. В начале онтогенеза колония проходит стадию одиночного кораллита, прикрепленного конусовидной ножкой, потом флабеллоидную стадию, напоминая *Phylosmia* From., затем чашечка постепенно приобретает веерообразную форму, тяжелея, коралл теряет устойчивость в условиях подвижной воды на рыхлом грубозернистом грунте, ложится на бок. В случае удовлетворительного водообмена он продолжает расти как в дистальном, так и в проксимальном направлениях. Проксимальный рост связан с наращиванием существующих скелетных элементов, дистальный же с почкованием дирекциосептального типа, а также с ростом кораллитов вверх.

3. Ножка, после того как колония принимает горизонтальное положение, растет подобно одиночному кораллу.



4. Длина ножки зависит от условий обитания и не может служить классификационным признаком.

5. Отсутствие, как правило, эпитеки и экзотеки, по-видимому, вызвано тем, что скелет коралла почти весь прикрыт мягкими, проникающими за пределы чашечных краев, частями полипа; начальная стадия колонии оказывается внутри коралла, а не в нижней части ее.

Таким образом, становится очевидным, что способ почкования для классификационных целей не пригоден.

В заключение заметим, что на территории СССР распространение представителей рода *Diploctenium* [*D. matheroni* Mich. и *D. lunatum* (Brug.)] ограничено узкими стратиграфическими пределами верхнего сантона и приурочено к Средиземноморской области (Западная Грузия, Армения) так же, как и в Западной Европе (Аллуато, 1952).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бендукидзе Н. С. 1954. К вопросу о возрасте «свиты мтавари». — Сообщ. АН Груз. ССР, т. XV, № 3.
- Бендукидзе Н. С. 1956. Верхнемеловые кораллы окрестностей Годогани и Удзлоури. — Труды Геол. ин-та АН Груз. ССР, т. IX (XIV), вып. 2.
- Джанелидзе А. И. 1940. Геологические наблюдения в Окрибе и смежных частях Рачи и Лечхума. Изд. Груз. филиала АН СССР.
- Основы палеонтологии. 1962. Губки, археоциаты, кишечноротовые. Изд-во АН СССР.
- Alloiteau J. 1952. Sur le genre *Diploctenium* Goldfuss dans le Cretace superieur francais. — Bull. Soc. géol. France, 6 sér., t. 2, fasc. 7—9.
- Daque E. 1952. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin.
- Edwards (H. Milne), Haime J. 1857—1860. Histoire naturelle des coralliaires. Paris.
- Felix J. 1903. Die Anthozoen der Gosauschichten in den Ostalpen. — Paleontographica, v. XLIX.
- Fromental E. 1862—1887. Paleontologie française. Terrains cretaces, v. VII, Zoo-phytes.
- Goldfuss A. 1826. Petrefacta Germaniæ, t. I.
- Michelin H. 1840—1847. Iconographie zooph. Description par localités et terrains des Polypiers fossiles de France et pays environnants. Paris.
- Orbigny A. 1850. Prodrome de Paleont., t. II. Paris.
- Quenstedt F. A. 1881. Röhren und Sternkorallen. Leipzig.
- Reuss A. E. 1854. Beiträge zur Charakteristik der Kreidschichten in den Ostalpen besonders in Gosautahle und am Wolfgangsee. — Denkschr. Akad. Wiss., Wien, Bd. 7.
- Vaughan T. W., Wells J. W. 1943. Revision of the suborders, families, and genera of the Scleractinia. — Geol. Soc. America, Spec. Papers, N 44.

ОБ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ  
ТИТОНСКИХ СКЛЕРАКТИНИЙ КРЫМА  
И ИХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ

---

Мезозойские кораллы в СССР изучены очень слабо и, в частности, по титонским склерактиниям до настоящего времени нет ни одной опубликованной работы. В Горном Крыму, как известно, широко развиты титонские известняки, содержащие многочисленные остатки склерактиний, тогда как другая фауна в них встречается редко. При проведении геолого-съёмочных работ в Горном Крыму в 1958—1961 гг. автором была собрана большая коллекция титонских склерактиний и производились наблюдения за характером их захоронения. Обработка коллекции привела к интересным выводам об экологических особенностях склерактиний титона и их генетических связях. Эти выводы и излагаются здесь.

**ФАЦИИ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ**

Титонские склерактинии Крыма обитали в следующих фациальных зонах: 1) фации рифов (массивные и неправильно слоистые коралловые, реже водорослевые известняки), 2) фации предрифовых валов (брекчиевидные обломочные и обломочно-органогенные известняки), 3) фации межрифовых лагун (толщи чередующихся пелитоморфных известняков, алевролитов и мергелей, развитых между коралловыми и водорослевыми рифами), 4) фации прибрежий (конгломераты, песчаники, оолитовые и онколитовые известняки, редко алевролиты).

Перечисленные фации устанавливаются с учетом биоэкологических группировок различных групп ископаемых организмов и, в первую очередь, кораллов — основных обитателей позднеюрского моря на территории Крыма.

В титонское время характер поселений склерактиний был неодинаковым и изменялся в зависимости от геологической обстановки. В начале титона склерактинии были очень немногочисленными и мелкими, образовывали небольшие скопления в мелководных и прибрежных участках моря. С уменьшением сноса терригенного материала, в связи со стабилизацией тектонических движений, в зонах погружений развились береговые коралловые рифы, образованные очень ограниченным числом видов кустовидно-ветвистых колониальных склерактиний. В наветренных частях рифов появились предрифовые валы со своеобразным ценозом склерактиний. В конце титона сильные тектонические движения привели к тому, что большинство рифов оказалось над уровнем моря и прекратило свое существование. Кораллообразование сосредоточивалось в узком морском проливе между платформой Равнинного Крыма и воздымающимся киммерийскими горными сооружениями. В конце титона уже не существовало настоящих рифов, многочисленные колонии и одиночные склерактинии, расселяясь на широких площадях, образовали «коралловые луга».

Будучи донными организмами и представляя, в основном, прикрепленный бентос, кораллы обнаруживают тесную связь с фациями и зна-

чительную изменчивость в зависимости от условий внешней среды. Мы не останавливаемся особо на вопросах влияния температуры и солености морской воды на жизнедеятельность титонских кораллов, так как нам неизвестно, каковы были эти важнейшие особенности среды. Применяя актуалистический метод, можно считать, что огромное большинство титонских рифостроящих кораллов обитало в условиях жаркого и теплого климата. Для их обитания, по данным Аллуато (Alloiteau, 1952), необходима средняя температура от +18,5 до +29°. Соленость титонского моря, в котором пышный расцвет, кроме кораллов, получили также брюхоногие моллюски, рудисты, морские ежи, представленные большим количеством родов и видов, была, очевидно, нормальной и не превышала 3,5—4,0° по шкале Бомэ.

При изучении титонских склерактиний отчетливо выявляется то обстоятельство, что лишь очень немногие из них были рифостроящими, тогда как подавляющее большинство не образовывало настоящих рифов, расселяясь в виде небольших скоплений и коралловых лугов большого площадного распространения, не сказавшихся, однако, на рельефе дна морского бассейна.

К рифостроящим склерактиниям титонского времени, как и для лужитана — кимериджа, относятся кустовидно-ветвистые представители родов *Calamophyllia* Blainv., *Thecosmilia* Edwards et Haime. В титонское время известны и новые рифостроители из рода *Pseudopistophyllum* Geuer. В сочетании с ними часто встречаются виды рода *Vallimeandra* All. и, хотя представители рода обычно весьма невелики по размерам, их колонии, вплетаясь в промежутки между ветвистыми колониями основных рифообразователей, также способствовали образованию рифов. Бурение, производившееся на ископаемых позднеюрских рифах Крыма, и визуальные наблюдения над некоторыми из них показывают, что отдельные колонии *Thecosmilia*, *Calamophyllia*, *Pseudopistophyllum* достигали в высоту несколько десятков метров. Выше одних колоний располагались другие тех же видов в результате образовалось сложное многоярусное сооружение. Промежутки между ветвями рифостроителей-кораллов часто служили пристанищем рудистам, неринеям, морским ежам. В этих пустотах можно наблюдать обломки ветвей самих кораллов и небольшие колонии, не участвующие в образовании рифа кораллов неправильной формы. К ним относятся некоторые виды *Diplocoenia* From., *Stylinia* Lam.

Среди рифостроящих и рифолюбивых кораллов не встречается свободно лежащих форм, и они являются прикрепленными в течение всей жизни, кроме личиночной стадии. Для перечисленных рифостроящих кораллов титона обычен мощный прочный скелет, что обусловлено не только формой колоний, а прежде всего сильным развитием септального аппарата отдельных особей — значительным числом септ нескольких (часто многих) циклов.

Кроме фации рифов, рифостроящие кораллы в виде относительно небольших колоний встречаются во всех остальных фациях титона.

Как и современные рифы, их титонские аналоги на территории Крыма были окружены валами брекчий, получившими название предрифовых валов, так как в современных рифах эти валы располагаются с внешней стороны рифа, обращенной к открытому морю. Эта своеобразная зона, в которой действием прибоя отламывались, дробились и нагромождались куски рифостроящих колоний кораллов и рифолюбивых организмов, нами выделяется в так называемую фацию рифовых валов. Для нее из обработанной коллекции титонских кораллов характерны шаровидные представители рода *Placogyra* Kobu и полусферические *Acanthogyropsis* gen. nov., найденные в брекчиевидных известняках. Для первого из них отмечено очень своеобразное соединение кораллитов, между

септами которых развиты вставные септальные ребра. Наличие вставных ребер у *Placogyra*, а также форма колоний служат доказательством, что эти кораллы обитали с наветренной стороны рифов, обращенной к открытому морю и всегда подверженной действию волн. Для того, чтобы выжить в подобных условиях, организму было необходимо иметь не кустовидно-ветвистую форму, при которой кораллиты постоянно обламывались, а именно массивную шаровидную, шаровидно-эллиптическую или полусферическую форму, какая и отмечается для кораллов этой зоны. Как у *Placogyra*, так и у *Acanthogyropsis* отдельные кораллиты совершенно не возвышаются над общей поверхностью колоний. Вставные ребра, обнаруженные у *Placogyra*, несомненно служили более прочному устойчивому соединению кораллитов в колонии. Возможно, также в силу необходимости увеличения механической прочности у *Acanthogyropsis* отдельные кораллиты сливались в извилисто-вытягивающиеся субпараллельно друг другу ряды. Колонии кораллов, обитавшие на предрифовых валах, обнаруживают прикрепление широкой, часто уплощенной нижней поверхностью, которой они прирастали к твердому субстрату.

Большинство изученных нами титонских склерактиний относится к обитателям межрифовых лагун и прибрежных зон моря.

Колониальные кораллы фации рифовых лагун не отличаются разнообразием родов и морфологических типов колоний. Среди этих кораллов — кустовидно-ветвистые представители родов, уже известных как рифостроители: *Thecosmilla* Edw. et Haime и *Calamophyllia* Blainv. Колонии обладают относительно небольшими размерами, не идущими ни в какое сравнение с размерами колоний тех же родов в фациях рифов.

Фация прибрежно-мелководных зон титонского бассейна на территории Крыма была наиболее благоприятна для развития одиночных кораллов. В ней обнаружены высокие, цилиндрико-конические, иногда рогообразно согнутые, редко низкие с широким основанием представители рода *Pleurosmilia* From., высокие с узкими и очень широкими чашечками виды рода *Epistreptophyllum* Milash. В этих зонах встречались также одиночные представители *Rhipidosmilia* Geyer, обладающие эллиптическими широкими, иногда сжатыми чашечками и заостренными суженными основаниями.

В очень большом числе фации прибрежий заселялись колониями тамнастерондных кораллов — *Thamnasteria* Les., *Dimorphastraea* d'Orb., *Microsolena* Lam., обладавших грибовидной и уплощенной формой, амфиастерондными неправильно массивными колониями *Glenaraea* Pošta, *Amphiastraea* Etall., *Actinaraea* d'Orb., *Actinastraea* d'Orb. с многоугольными кораллитами и относительно слабо развитыми септальными аппаратами, неправильно массивными *Diplocoenia* From., *Cyathophora* Mich. со звездчатыми мелкими чашечками и, наконец, небольшими кустовидными, сходными с одиночными формами *Laliphyllia* From., обладающими плехо изолированными кораллитами, объединенными общей стенкой.

Условия мелководного пролива с достаточно быстрыми течениями, по сравнению с другими фациальными зонами титонского моря, были наиболее благоприятны для жизни кораллов и обнаруживаемых вместе с ними нериней, губок, редких ежей и брахиопод. Оптимальное количество тепла и света, вынос терригенного материала течением — таковы основные свойства пролива, обусловившие расцвет кораллов и других придонных беспозвоночных животных. Резкие и неожиданные для фауны изменения условий существования (появление муты, изменение гидродинамического режима и т. д.) вели к быстрым реакциям на это со стороны кораллов, что отражалось на их морфологии и существовании вообще.

В фауне мелководных прибрежий, представленной в ископаемом состоянии чередованием известняков и алевролитов, были периоды почти полной смены биоценологических группировок фауны за относительно короткое время. В упомянутых толщах чередования встречаются пласты, то переполненные кораллами, то лишенные их вообще, но сплошь состоящие из неринеобразных гастропод. Часто такие пласты вверх по разрезу следуют один за другим, повторяясь в нем несколько раз.

Титонские склерактинии в зоне прибрежий очень своеобразны, отсюда происходят неправильно-массивные колонии *Stylina* Lam., *Helio-coenia* d'Orb. со звездчатыми чашечками почти не выдающимися над общей поверхностью кораллитов; веточковидными *Ovalastraea* d'Orb., *Dermosmia* Koby, шаровидными *Brachyseris* All. и неправильно-массивными *Comophyllia* d'Orb., кораллиты которых сливаются по несколько, образуя ряды, разделяющиеся гребневидными высокими стенками. Условия прибрежий вызвали в кораллах описываемой группировки ряд специфических особенностей, выражающихся в отклонениях морфологии видов одного и того же рода, обитавших в непосредственной близости друг от друга. Это выражается в наличии шаровидных, неправильно-массивных форм с почти не выдающимися над поверхностью кораллитами. У некоторых форм, напротив, в определенных частях колоний наблюдается вытягивание чашечек кораллитов (*Ovalastraea* d'Orb) (табл. V, фиг. 13).

#### ВЛИЯНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ НА МОРФОЛОГИЮ СКЛЕРАКТИНИЙ

**Приток пищи.** Для большинства титонских склерактиний, являвшихся прикрепленными организмами, приток пищевых частиц оказывал определенное влияние на морфологию. Взвешенный микропланктон, служивший пищей кораллам (возможно, дафнии и циклопы, которыми питаются современные кораллы), в зонах прибрежий и в межрифтовых лагунах все время находился в движении, вызванном односторонним действием волн. Это и вызвало ориентированность в положении устьевых частей полипов и стельных особей в колонияльных кораллах, которые стремились к максимальному улавливанию пищевых частиц. У *Pleurosmilia cellulosa* Koby, *P. sarrapateirensis* Koby, *P. milaschewitschi* Koby, *Epistreptophyllum* sp., *Latiphyllia* sp. чашечки в разной мере наклонены по отношению к вертикальному направлению роста кораллитов. У форм с боковым прикреплением (например *Pleurosmilia truncata* Koby) необходимость такого наклона чашечек исчезает, так как при прикреплении сам полип ориентировался таким образом, чтобы чашечка и устье его были направлены в сторону максимального притока пищи.

Отклонение чашечек от горизонтального положения в сторону притока пищи иногда коренным образом изменяло морфологию кораллов, росших первоначально в вертикальном направлении, а затем согнувшихся. Примером таких кораллов в описанной нами фауне титонских склерактиний служат колонияльные *Latiphyllia* sp. (табл. V, фиг. 5, 6), облеченные общей стенкой.

Интересны наблюдения над колониями рода *Ovalastraea* d'Orb., которые не прикреплялись непосредственно к грунту, а обволакивали вертикально стоящие на морском дне цилиндрические предметы (преимущественно, стебли известковых водорослей или отмерших одиночных кораллов). Прижизненное положение колоний *Ovalastraea* ex gr. *plicata* (Koby), *Ovalastraea* sp. могло обеспечить равный доступ пищевых частиц всем членам кораллового сообщества, и лучше всего такому принципу могло соответствовать расселение его на вертикальных предметах. В колониях *Ovalastraea* замечательно также и то, что особи, распола-

гавшиеся на боковых частях, почти не выдаются над общей поверхностью, тогда как верхушечные кораллиты вытягиваются, возвышаясь над остальными. Токи воды, несущие пищевые частицы, всегда беспрепятственно достигали устьиц тех особей, которые находились на боковых частях колонии, тогда как верхушечным особям для достижения этих токов приходилось вытягиваться в высоту.

**Влияние осадков.** Как показывают наблюдения над современными кораллами, выпадение осадков относится к числу основных причин, вызывающих смерть этих животных. Н. Н. Яковлев (1956), исследовавший рифы Индийского океана и Красного моря, пишет, что «кораллы легко умирщвляются даже сравнительно малыми количествами осадков, и, во всяком случае, испытывают глубокое изменение, если и оказываются способны с успехом противостоять этому влиянию».

Кораллы титона обнаруживаются в фациях с различным характером седиментации, но наилучшие условия для жизнедеятельности кораллов несомненно существовали в условиях чистой, лишенной мути воды, где образовывались рифы, состоящие из представителей *Calamophyllia* Blainv., *Thecosmilia* Edwards et Haime и др.

Те же роды в прибрежных зонах и в межрифовых лагунах представлены лишь небольшими колониями, что связывается с большим поступлением в бассейн терригенного материала (наличие кораллов в мергелистых известняках и даже алевролитах). Одним из примеров такого рода является развитие *Thecosmilia trichotoma* Goldf., *Calamophyllia flabellum* Blainv., размеры колоний которых в рифовых массивах достигают десятков метров, тогда как в прибрежных зонах и лагунах они представлены экземплярами, имеющими максимальную высоту 15—20 см. Мутьевые частицы, приносимые с берега, были неблагоприятны для кораллов не только сами по себе, но также и потому, что загрязняли воду, насыщенную пищевыми частицами, столь необходимыми для жизнедеятельности кораллов. Таким образом, приток пищи и осадки оказываются двумя взаимосвязанными факторами, влияющими на морфологию кораллов. Чашечки одиночных полипов и колониальных полипняков естественно обращались в сторону токов свежих, лишенных осадков, вод, несущих пищевые частицы, которые поступали со стороны открытого моря. В то же время, хотя с берега шел интенсивный приток вод, богатых питательным микропланктоном, чашечки кораллов отворачивались от них, так как в воде было много терригенного материала. Указанные причины, по-видимому, обусловили уже отмеченные выше отклонения в расположении чашечек титонских *Pleurosmilia* From., *Latiophyllia* From., *Epistreptophyllum* Milasch. (табл. V).

По наблюдениям Вуд-Джонса, на одном из рифов Индийского океана, кораллиты одного и того же вида *Madrepora pulchra* обнаруживают исключительно разные формы в условиях обитания в воде, лишенной осадков и содержащей их. В воде, лишенной осадков, кораллиты этого вида почти не выделяются над общей поверхностью колонии, тогда как в мутной воде верхние части кораллитов вытягиваются в виде трубочек, чтобы свести к минимуму возможность проникновения мути и много терригенного материала внутрь особей. Нечто подобное можно отметить и у позднеюрских стилин. Если у описанной из титона Крыма *Stylina multicosata* Красн. чашечки кораллитов почти не возвышаются над общей поверхностью колоний, то это может указывать на малое поступление терригенного материала. Напротив, *Stylina pediculata* Кобы, описанные из лузитана Португалии и обнаруженные также в глинисто-мергельной фации лузитана Крыма, обладают сильно возвышающимися кораллитами. Сопоставив форму кораллитов и состав пород, в которых были найдены стилины Крыма, мы приходим к выводу, что, как и у современных склерактиний, форма кораллитов и характер

осадконакопления находятся в прямой зависимости.

**Гидродинамический режим.** В сочетании с двумя уже описанными внешними факторами: притоком пищи и влиянием осадков, гидродинамический режим оказывает наиболее значительное воздействие на морфологию и способы прикрепления склерактиний. В зонах прибрежий и рифовых лагунах титонского моря на месте современного Горного Крыма обитали многочисленные рогообразно согнутые одиночные кораллы, обращавшиеся в силу описанных выше причин чашечками в сторону моря, а выпуклыми сторонами в сторону берега. К ним относятся *Pleurosmilia cellulosa* Кoby и, в особенности, *Pleurosmilia* sp. Выпуклая сторона этих кораллов или «кривая наивыгоднейшего сопротивления» (Яковлев, 1956) принимала на себя основную тяжесть ударов откатаввавшихся с берега волн, несших с собой как взвешенную муть, так и грубый кластический материал.

Н. Н. Яковлев (1956) обосновал неизбежность рогообразной формы палеозойских одиночных ругоз, теперь же на основе изучения титонских склерактиний можно утверждать, что и позднеюрские (в частности, титонские) склерактинии типа одиночных *Pleurosmilia*, вследствие обитания на мелководье — в зонах прибрежий и рифовых лагунах, где порой были значительные волнения воды, образовывали рогообразно согнутые формы.

Миграция одиночных кораллов из прибрежной и неритовой зон в зоны больших глубин совершилась, очевидно, не сразу после предмезозойских горообразовательных движений, как указывал Н. Н. Яковлев (1956), а значительно позднее. Еще и поныне у западных берегов Франции обитают многочисленные представители одиночных мадрепорариевых кораллов, свидетельствуя тем самым, что процесс отодвигания границы их жизнедеятельности в глубокие зоны моря затянулся до наших дней. Сила движущейся воды сказалась на морфологических особенностях титонских колониальных кораллов не меньше, чем на одиночных представителях. Так, мы уже отмечали рогообразную согнутость *Latiphyllia* sp. Появление этой согнутости объясняется не только стремлением животного наклонить устья в сторону токов воды, несущих пищу, но также и механическим действием движущейся воды. В начальных стадиях онтогенетического развития *Latiphyllia* sp., развивавшейся в виде одной начальной особи, рост скелетных элементов происходил вертикально из основной пластинки, выделенной личинкой, прикрепившейся к субстрату. В дальнейшем из первоначальной особи делением возникли дочерние, из которых, в свою очередь, боковым почкованием возникли особи третьего поколения. Так возникали группы полуслившихся между собой особей одной и той же колонии, верхняя часть их становилась широкой и более тяжелой по сравнению с поддерживающим ее основанием. В силу тяжести, а также в результате воздействия силы движущейся воды и причин, описанных ранее, верхние части колоний сгибались, приобретая рогообразные очертания. На выпуклой, обращенной к берегу стороне колоний *Latiphyllia* совершенно не наблюдается кольцеобразных наростов эпитеки, тогда как на вогнутой (обращенной в сторону открытого моря) части эпитекальные наросты, хотя и слабые, но наблюдаются всегда. Вполне возможно предположить, что развитие эпитеки на выпуклой наиболее незащищенной части колоний задерживалось постоянным обтачивающим действием движущейся воды.

Одним из наиболее любопытных явлений взаимосвязи кораллов и движущейся воды служит выпячивание у титонских видов рода *Pleurosmilia* From. бокового прикрепления, которое считалось типичным исключительно для ругоз (Яковлев, 1956). Боковое прикрепление плеврозмий характерно не только для титонского вида Крыма. Значительно

раньше, в 1904 г. Коби (Coby) описал и изобразил в своей монографии по позднеюрским кораллам Португалии *Pleurosmilia truncata* Кобу и *Pleurosmilia milaschevitschi* (1904, стр. 63, табл. XXXVIII, фиг. 11—14), которые так же, как и отчетливо видно на изображениях, обладали боковым прикреплением. Рубец прикрепления как у форм, изображенных и описанных Коби, так и у описанного нами вида располагается на выпуклой стороне коралла, что являлось характерным для большинства ругоз (табл. V, фиг. 1, 2).

Н. Н. Яковлев доказал, что боковое прикрепление у ругоз обусловлено тем, что в условиях мелководий, где они обитали, необходимо было прочно прикрепляться к субстрату. Естественно, что для конических и бокаловидных кораллитов боковое положение на грунте оказывалось более устойчивым, чем вертикальное осевое. По-видимому, те же самые причины вызвали появление бокового прикрепления и у отмеченных позднеюрских плеврозмиллий, так как существование их в мелководной среде не вызывает сомнений.

Остановимся еще на особенностях морфологии колоний титонских *Placogyra* Кобу, связанных с гидродинамическими факторами. Колонии указанного рода характерны для зоны внешних краев рифов титона и предрифовых валов, обладают массивной шаровидной формой и прочным соединением кораллитов вставными септальными ребрами. Шаровидная форма колоний и ребра, соединяющие кораллиты, несомненно являются результатом приспособления вида к постоянным ударам волн по внешним краям рифов и предрифовым валам.

**Характер грунта.** По характеру фаций и пород, вмещающих кораллы титона, можно высказать только самые общие соображения о грунте, на котором обитали кораллы. Все одиночные представители титонских склерактиний: *Pleurosmilia*, *Epistreptophyllum* и *Rhipidosmilia*, а также все рифообразователи: *Calamophyllia*, *Pseudopistophyllum* и др., вероятно, обитали на скальных грунтах, лишенных листового покрытия, на что указывают узкие места прикрепления к субстрату у одиночных форм и их развитие в высоту. Колониальные формы, обитавшие на твердом грунте, обладают кустовидно-ветвистыми колониями — широкими в верхних частях и сходящимися к месту прикрепления в узкий пучок отдельных кораллитов.

Вторая группа титонских видов (исключительно колониальные формы) обитала, вероятно, на илстых грунтах, о чем может говорить уплощенная форма колоний. Такая форма характерна для *Comophyllia*, *Dimorphastraea*. Перечисленные виды обнаружены в толщах пересланяющихся алевролитов и известняков, на поверхности некоторых из этих колоний сохранились остатки облекавшей их породы карбонатно-глинистого состава (известковистые алевролиты). Вряд ли эти виды были прикреплены всей поверхностью колоний, скорее они свободно лежали на илстом грунте, а уплощенная форма колоний предохраняла их от погружения. Поступление илстых частиц несомненно отрицательно сказывалось на кораллах, обитавших на илстых грунтах. Они были малорослыми, достигая в поперечнике всего 2—15 см, тогда как размеры видов колоний, обитавших на скальных грунтах, измеряются метрами и даже десятками метров. Септальные аппараты видов, живших на илстых грунтах, состоят из большого числа септ, а так как каждой септе в мягком теле животного соответствовала мезентериальная складка и щупалец, то можно говорить о большом числе мезентериальных складок и щупалец, предохранявших внутренние полости особей от вредного ила. На этом основании мы делаем вывод, что формы с большим количеством септ, такие как *Brachyseris*, *Comophyllia*, некоторые *Thamnas-teria*, *Ovalastraea* были подвержены воздействию вредных для их жизнедеятельности илстых осадков, поступающих с суши. Появление септ



многих циклов в течение онтогенеза некоторых видов (*Brachyseris* sp., *Comophyllia suatcanensis* Краснов и др.), частые вклинивания септ, нарушавших даже двустороннюю симметрию, указывают на значительные поступления илестых осадков и естественную реакцию на них со стороны кораллов.

Неясен характер грунта, на котором селились циатофориды в титонское время. Небольшие аморфно-массивные колонии циатофор как будто более соответствуют илестым грунтам, но чашечки кораллитов у них почти открыты, так как септальные аппараты развиты чрезвычайно слабо.

### НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА ТИТОНСКИХ СКЛЕРАКТИНИЙ

На двух колониальных полипниках грибовидной формы, принадлежащих виду *Thamnasteria subgregorii* Красн., было отмечено, что «ножка», которой полипники вида прикреплялись к субстрату, является, по сути дела, не чем иным, как начальной, наиболее древней, частью колоний. Дальнейшие поколения селились на отмерших частях, облекая их последовательно нараставшими концентрически-скорлуповатыми слоями — ярусами. Каждый из таких слоев соответствует одному поколению, следовательно, по количеству слоев можно судить о количестве поколений.

В начальных стадиях развития колонии *Brachyseris*, *Thamnasteria* имели вид небольших слабо выпуклых сверху круглых пластинок. По мере развития колоний нижние части их отмирали, а нараставшие живые особи отгораживались от этих частей при помощи днищ и диссепиментов. С течением времени колонии поднимались все выше и выше, число отдельных особей, входящих в их состав, также росло. Колонии приобретали грибовидные очертания, как и у рассмотренного ранее вида тамнастерий. Дальнейшее нарастание колоний *Brachyseris* происходило точно так же, как и у тамнастерий, т. е. последовательными концентрически-скорлуповатыми слоями, отвечающими поколениям. Чаще всего скелетные элементы новых поколений надстраивались непосредственно на продолжении предыдущих, но иногда по неизвестным причинам последующие поколения резко меняли свое местоположение и развивались не на прямом продолжении старых особей, а с той или с другой стороны.

У двух видов описанных нами одиночных склерактиний отмечалось явление «омолаживания», заключающееся в следующем. Полипы *Pleurosmilia cellulosa* Кобы, *Epistreptophyllum* sp. (табл. V), росшие до определенного момента в виде высоких перевернутых цилиндрико-конических кораллитов, вдруг резко сужаются по ширине, а затем продолжают расти уже в этом суженном состоянии. То же отмечалось для ругоз Н. Н. Яковлевым (1956), который сближает это явление с размножением внутричашечным почкованием. По его мнению, при «омолаживании» внутри материнской чашечки возникает один дочерний организм, также развивающийся как обыкновенный одиночный коралл до достижения им нормального поперечника в устье. Для крымских плеврозмиллий титона явление «омолаживания», по-видимому, имеет связь с защитными приспособлениями организма к условиям постоянных поступлений терригенного материала и «стремлением» полипов избежать поступления этого материала внутрь.

Если для ряда колониальных форм защита от поступления терригенного материала решалась появлением дополнительных циклов септ, то для одиночных форм существенный выход состоял в резком сужении устьевых частей.

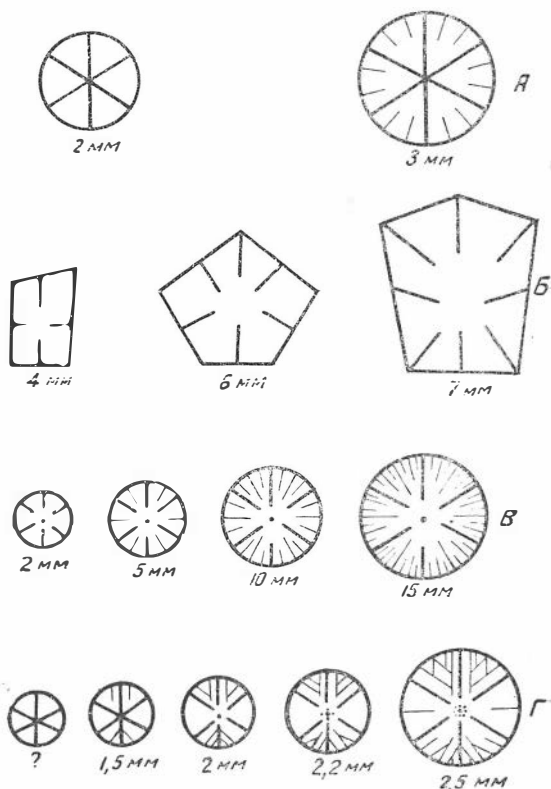
Как видно из предыдущего изложения, у склерактиний встречаются признаки, считавшиеся отличительными признаками ругоз (рогообразная согнутость, боковое прикрепление, помолодение). Внешнее морфологическое сходство ругоз и склерактиний подчас разительно и непонятный глаз легко может ошибиться в их определении.

Изучение строения склерактиний в шлифах под микроскопом также выявляет большую общность их с ругозами. В онтогенезе многих колоннальных склерактиний *Stylina* Lam., *Actinaraea* d'Orb., *Brachyseris* All., *Comophyllia* d'Orb. наблюдается двусторонняя симметрия в закладке септ. Иногда двусторонняя симметрия обнаруживается только в промежуточных стадиях развития, но у большинства она сохраняется и во взрослом состоянии. У представителей родов *Epistreptophyllum* Milasch. и *Rhipidosmia* Geyer четко различаются главная и противоположная септы. Одной из самых любопытных особенностей титонских склерактиний Крыма является перистое расположение септ в некоторых квадрантах и срастание септ различных циклов боковыми и внутренними краями. Это наблюдалось нами у *Thamnasteria* Les., *Dimorphastraea* d'Orb., *Brachyseris* Alloiteau, *Actinaraea* d'Orb. (см. рисунок) и других родов (Краснов, 1964).

В настоящее время общепризнано, что наиболее устойчивыми от влияния внешней среды являются у кораллов микроструктура и гистологическая структура септ. Сейчас еще слишком рано говорить об общих законах развития микроструктур и гистологических структур кораллов, так как у очень многих ископаемых родов они остаются неизученными, но уже те данные, которыми мы располагаем, указывают на генетическую связь ругоз и склерактиний. Все разнообразие гистологических структур склерактиний можно сгруппировать в три основных типа: пластинчатый, склеродермитно-трабекулярный и турбиноидный. Эти же типы характерны для ругоз.

Совершенно очевидной представляется направленность развития во времени микроструктур ругоз и склерактиний. Необходимо отметить следующее:

1) в процессе филогенеза ругоз настоящая стенка (археотека) сменяется ложными стенками в такой последовательности: археотека — септотека — паратека — синаптикулотека;



Схемы развития септалных аппаратов титонских склерактиний в онтогенезе  
 А — некоторые виды рода *Stylina* Lam.; Б — род *Glenaraea* Post; В — род *Epistreptophyllum* Milasch.; Г — род *Actinaraea* d'Orb.

2) происходит переход от кораллов со сплошными септами и стенками (ругозы и древнейшие склерактинии) к кораллам с перфорированными септами (склерактинии из семейств *Thamnasteriidae*, *Latomeandriidae* и др.), а в завершающие этапы их геологического развития и в настоящее время развиты представители с перфорированными септами и стенками (склерактинии семейства *Poritidae* Dana);

3) в процессе филогенеза склерактиний происходит исчезновение днщ, столь обычных и разнообразных у ругоз и древних склерактиний.

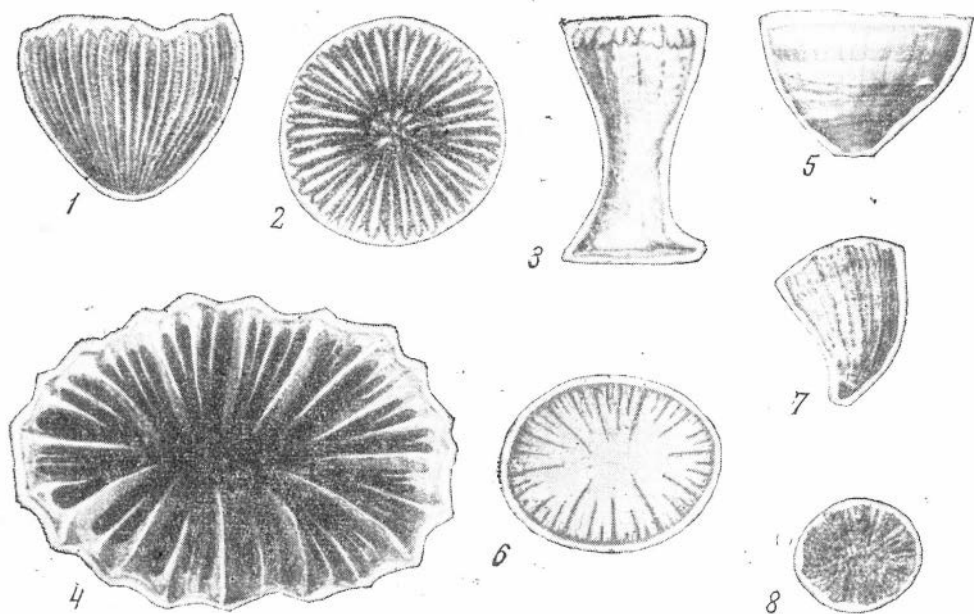
Мы рассмотрели последовательно внешнюю морфологию склерактиний, особенности их септального аппарата, остановились на микроструктуре и гистологии их скелета. Во всех этих признаках было найдено очень много общего с ругозами, прямыми предшественниками мезозойских склерактиний. Все вышесказанное позволяет сделать вывод о необходимости рассматривать ругоз и склерактиний в качестве отрядов одного подкласса.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Краснов Е. В. 1964. Новые титонские кораллы Крыма.— Палеонтол. ж., № 4.  
Яковлев Н. Н. 1956. Организм и среда. Статьи по палеонтологии беспозвоночных за 1913—1956 гг. Изд-во АН СССР.  
Alloiteau J. In: Piveteau. 1952. *Traité de paléontologie*, Paris.  
Koby F. 1904. *Description de la faune jurassique du Portugal*, Com. Serv. Geol. Portug., Lisbon.

ТАБЛИЦЫ  
I—V

Таблица I



Агерматипные кораллы

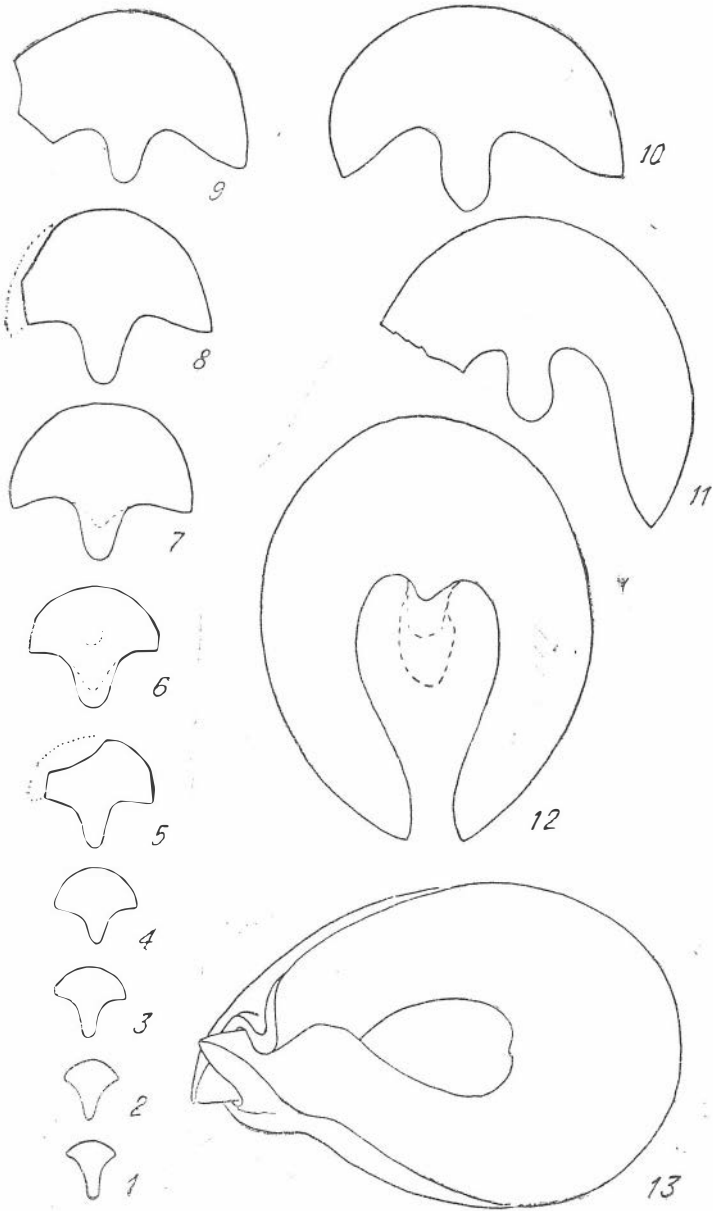
Фиг. 1—2. *Deltocyathus orientalis* Duncan. Японское море, глубина 94 м (по Duncan, 1876),  $\times 5$ .

Фиг. 3—4. *Javania insignis* Duncan. Японское море, глубина 86 м (по Duncan, 1876). — внешний вид ( $\times 1,3$   
4 — чашка коралла ( $\times 4$ ).

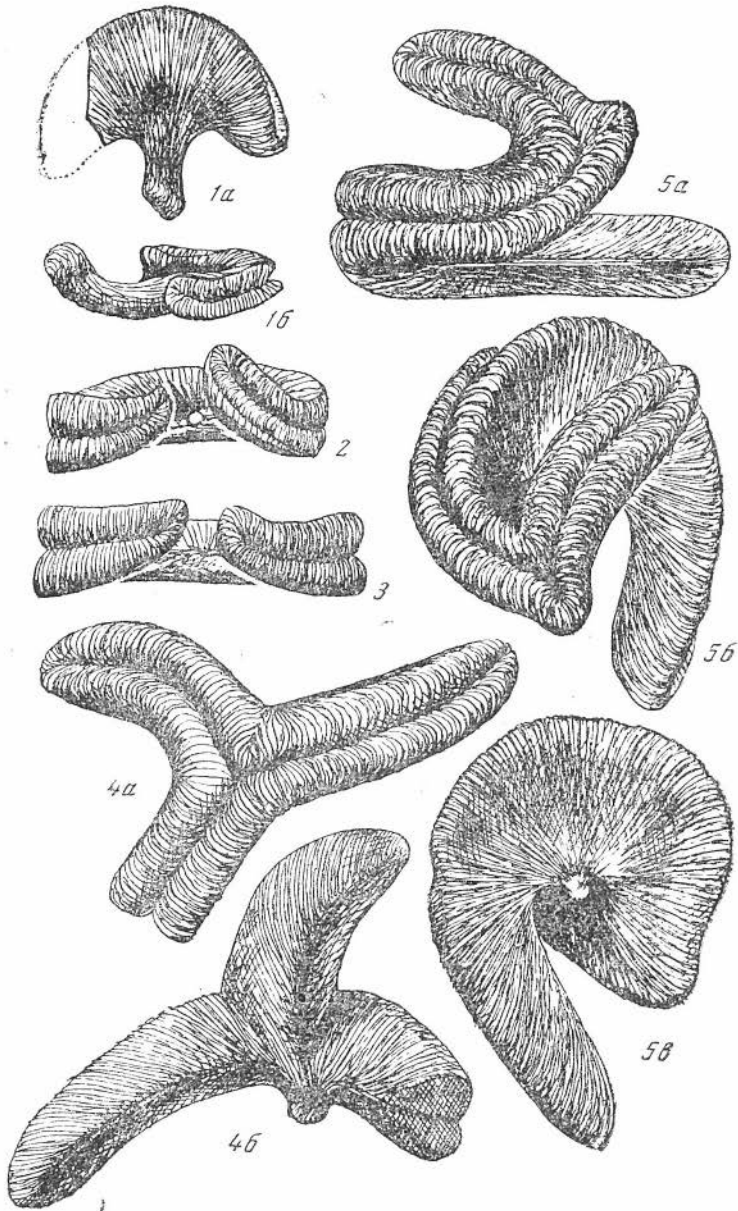
Фиг. 5—6. *Smitotrochus libyca* (Wanner). Зап. Казахстан, нижн. маастрихт., колл. Д. П. Найдина, опред.  
Реймана. Нат. вел. 5— внешний вид коралла; 6 — шлифовка поперечного среза.

Фиг. 7—8. *Caryophyllia babkovi* sp. n. Таджикистан, Бешкентская долина, эоцен, сузакские слои, колл.  
Реймана (1962). Нат. вел.

Таблица II



Онтогенетический ряд *Diploctenium lunatum* (Brug.)

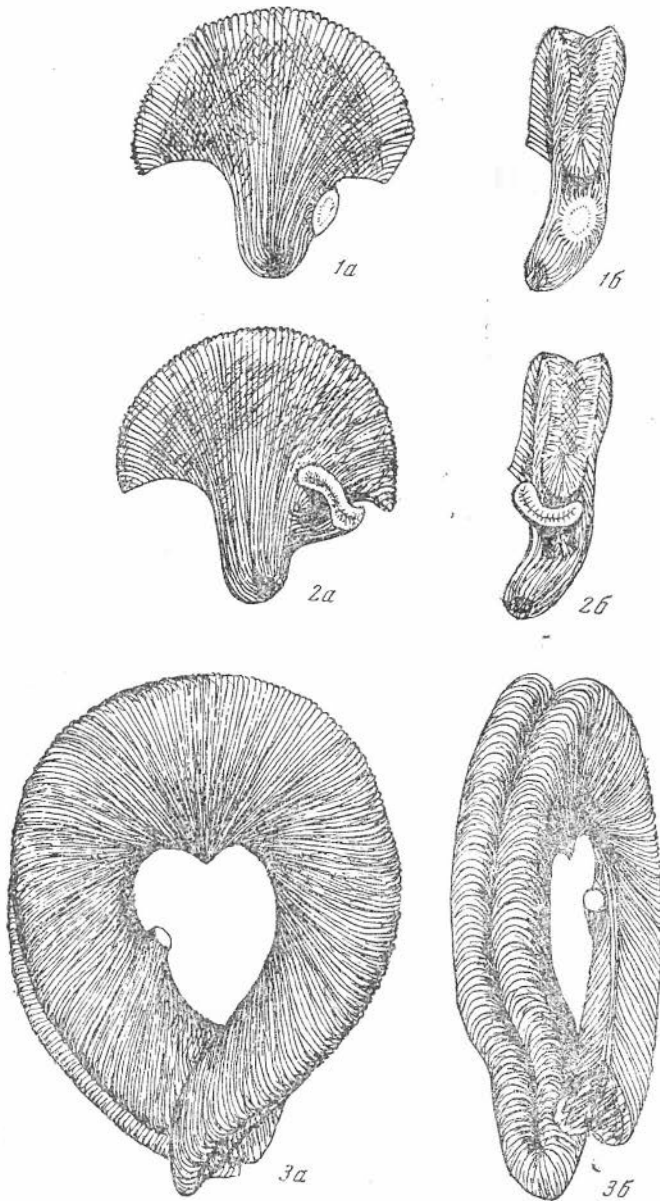


Фиг. 1 а, б. Гипертрофированная ножка и тенденция ее роста кверху (1 б — в лежачем положении).

Фиг. 2, 3. Загиб дистальных концов колонии кверху у *Diploctenium lunatum* (Brug.).

Фиг. 4 а, б. Уникальный экземпляр колонии *D. lunatum* с тремя ветвями.

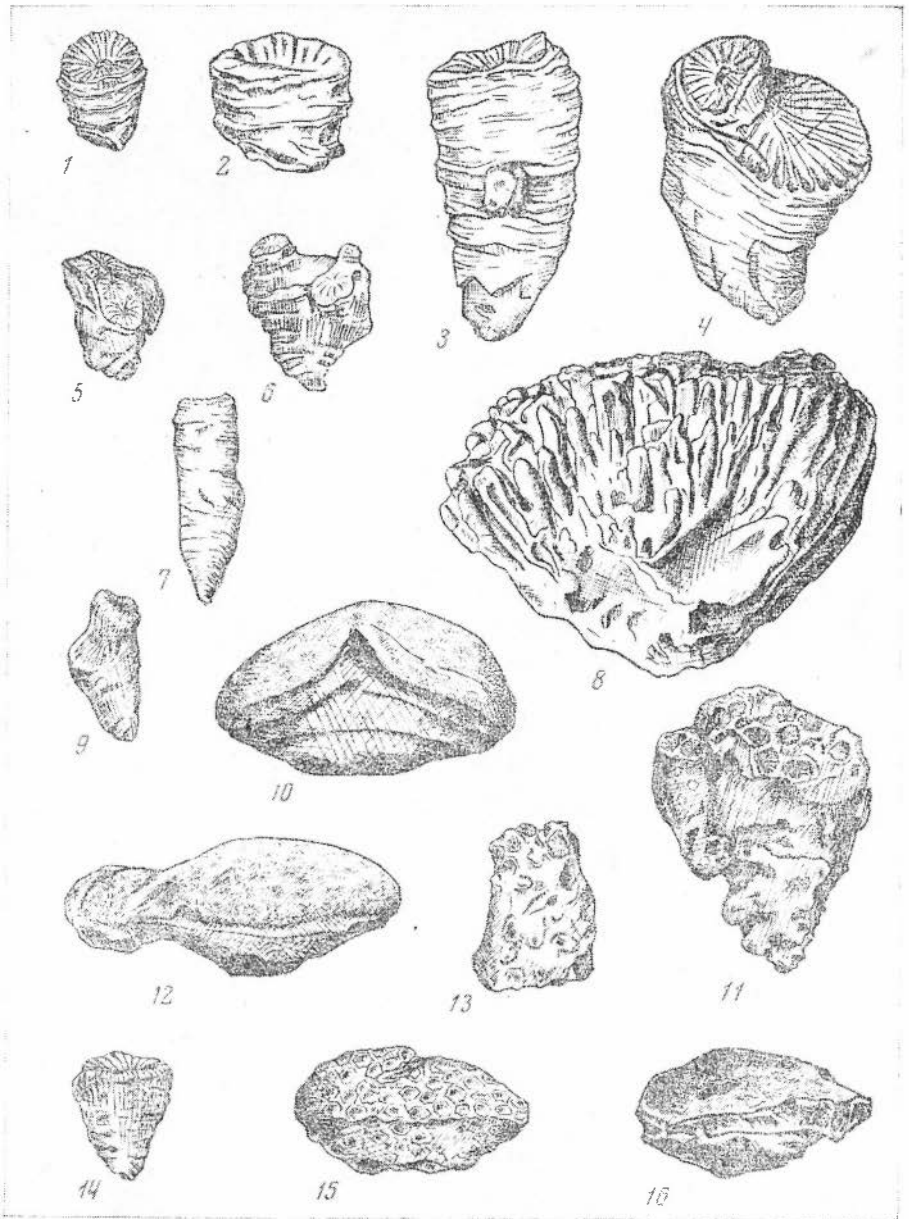
Фиг. 5, а, б, в. Резкое изменение направления почкования дирекцио-септального типа в одной из ветвей колонии *D. lunatum* (Brug.); вид одной колонии в разных ракурсах



Фиг. 1 и 2. Отпочковывание малой колонии на ножке большей колонии.

Фиг. 3а и 3б. Геронтическая стадия колонии *Diploctenium lunatum* (Brug.) в разных ракурсах; видно основание отломившегося нового кораллита, отпочковавшегося от нижней стороны колонии (в данном случае на внутренней стороне)





Зарисовки различных морфологических типов титонских склерактиний Крыма  
 Фиг. 1—16. 1, 2 — *Pleurosmilia*, обладали боковым прикреплением; 3 — *Pleurosmilia*, сбоку видна дочерняя особь, возникшая боковым почкованием; 4 — *Pleurosmilia*, рогообразно изогнутая форма, в чашке которой наблюдается явление «омолаживания»; 5, 6 — *Latiphyllia*, рогообразно изогнутые формы; 7 — *Pleurosmilia*, цилиндрические формы, прикреплявшиеся всегда осевым способом; 8 — *Calamophyllia*, кустовидно-ветвистые рифообразователи; 9 — *Epistreptophyllum*, кораллит с боковым прикреплением, наблюдается явление «омолаживания»; 10 — *Thamnasteria*, грибовидные колонии, в которых наблюдается ярусное нарастание поколений; 11 — *Brachyseris*, грушевидные колонии; 12 — *Thamnasteria*, уплощенно-дисконидная колония, к которой сбоку прикрепилась еще одна того же вида; 13 — *Ovalastraea*, сверху колонии кораллиты возвышаются над общей поверхностью, на боковых частях чашечки сливаются с перитеккой; 14 — *Rhipidosmilia*, одиночный коралл, сильно сжатый вдоль оси симметрии второго порядка; 15 — *Cyathophora*, уплощенно-яйцевидная колония, очевидно свободно лежавшая на морском дне; 16 — *Dimorphastraea*, уплощенно-дисконидная колония, прикреплявшаяся центральной частью, тогда как края колонии оставались свободными

**РЕШЕНИЕ  
ПЕРВОГО ВСЕСОЮЗНОГО СИМПОЗИУМА  
ПО ИЗУЧЕНИЮ ИСКОПАЕМЫХ КОРАЛЛОВ**

*(Новосибирск, Сибирское отд. АН СССР, 16—21 мая 1963 г.)*

**Принято на заключительном заседании 21 мая 1963 года**

Первый Всесоюзный симпозиум по изучению ископаемых кораллов СССР был проведен по решению Президиума Сибирского отделения АН СССР от 7 декабря 1962 г. в связи с инициативой Отдела палеонтологии и стратиграфии Института геологии и геофизики СО АН СССР и Сибирского отделения Всесоюзного палеонтологического общества.

Организация Симпозиума явилась естественным следствием широкой постановки исследований в области изучения ископаемых кораллов в СССР, накопления огромного нового палеонтологического материала, больших успехов в практическом использовании кораллов при решении разнообразных задач стратиграфического расчленения и корреляции осадочных толщ (особенно палеозоя) и, наконец, быстрого роста числа молодых специалистов палеонтологов-кораллистов, оказавшихся необходимыми почти во всех геологических учреждениях страны и нуждавшихся как в обмене опытом, так и в объединении их усилий.

Симпозиум ставил своей задачей рассмотрение современного состояния изученности различных групп кораллов, обсуждение вопросов их систематики, филогении, экологии и биогеографии, оценку роли кораллов в разработке биостратиграфических схем и корреляции, а также обсуждение научно-методических и организационных вопросов изучения палеозойских и мезозойских кораллов СССР с целью повышения научного уровня палеонтологических исследований и наиболее эффективного использования кораллов в практике биостратиграфических работ.

В работе Симпозиума приняло участие около 80 специалистов, представлявших различные геологические учреждения Академии наук СССР и союзных республик, Государственного геологического комитета СССР, Госгеолкомов Казахской, Узбекской, Таджикской и Киргизской союзных республик, различных геологических управлений и высших учебных заведений. Участники Симпозиума приехали из 20 городов: Ленинграда, Москвы, Таллина, Киева, Донецка, Симферополя, Тбилиси, Сыктывкара, Челябинска, Свердловска, Новосибирска, Красноярска, Томска, Новокузнецка, Магадана, Алма-Аты, Караганды, Ташкента, Душанбе, Фрунзе. Ими было сделано более 50 докладов и проведено несколько специализированных коллоквиумов.

Участники Симпозиума признают большую актуальность этого первого Всесоюзного съезда палеонтологов-кораллистов и высоко оценивают результаты его работы. Они выражают удовлетворение успехами, достигнутыми в этом важном разделе палеонтологии в послевоенные годы, быстрым прогрессом в изучении многих важных групп кораллов, существенным ростом числа научных публикаций, включая крупные монографические работы. Количество специалистов, работающих в этой области, увеличилось после войны в несколько раз.

Основным направлением в изучении ископаемых кораллов продолжает оставаться биостратиграфическое. Оно несомненно является важнейшим в условиях огромного размаха геологических исследований в стране, но, вместе с тем, для повышения научного уровня этих исследований и для повышения их биостратиграфической эффективности и точности уже сейчас необходимо значительное усиление внимания к общим вопросам систематики и филогении кораллов, к изучению обстановок их жизни и условий расселения в геологическом прошлом.

Явно недостаточными являются полевые палеоэкологические исследования, — важнейшие для изучения изменчивости кораллов под влиянием факторов окружающей среды, для правильного понимания специфики коралловых фаций и биогермных обстановок, столь характерных для морей почти всего фанерозоя. Совершенно случайный характер носят попытки увязать историю развития и расселения кораллов с ходом изменения климатической зональности в прошлые геологические эпохи, с ходом формирования палеобιοгеографических провинций и областей.

Координация исследований и взаимная информация специалистов определяются главным образом их личной инициативой, существуют значительные ведомственные затруднения в постановке крупных коллективных исследований, в организации научно-

методических разработок. Во многих учреждениях (особенно периферических городов) специалисты недостаточно обеспечены литературой, плохо поставлены обмен и другие способы информации. Далеко не всегда удовлетворительно хранятся коллекционные материалы, даже монографические. Особенно это относится к геологическим управлениям, где специализированные музеи, как правило, отсутствуют.

На основе заслушанных докладов, проведенных коллективами и обмена мнениями, участники Симпозиума принимают следующее решение.

1. Главным направлением в изучении ископаемых кораллов должно быть углубленное монографическое исследование, опирающееся на большой, строго документированный материал (желательно пригодный для биометрического анализа), его детальное сравнительно-морфологическое и, по возможности, палеоэкологическое изучение. Оно должно основываться на исчерпывающем значении литературы и отвечать всем требованиям современного кодекса зоологической номенклатуры.

2. Должны быть значительно усилены исследования общего характера: по истории развития кораллов и кишечнополостных вообще, по их систематике и филогении, по палеобиологии и палеобиогеографии. Особое внимание должно быть обращено на специальное изучение коралловых биогермных фаций, на закономерности их формирования и распределения в ходе геологической истории.

Только при соблюдении этих требований и при комплексности исследовательского подхода к изучению кораллов, можно надеяться на существенный прогресс и ведущее пока биостратиграфическое направления в их изучении.

3. Одной из важнейших очередных задач является проведение глубоких монографических ревидиз надродовых таксонов кораллов с пересмотром всего материала по СССР и с учетом всей мировой литературы. В такой ревидизии, в частности, нуждаются фавозитиды, сирингопориды и многие другие группы табулят, ругоз и склерактиний. Эти работы могли бы быть поставлены как коллективные по строго разработанной программе.

4. В последние годы несколько усилился интерес к мезозойским и кайнозойским кораллам, однако склерактинии и особенно октокораллы продолжают оставаться наименее изученными в СССР. Необходимы значительное расширение этих работ и, прежде всего, постановка аспирантских тем.

5. Должна быть коренным образом улучшена взаимная информация палеонтологов-кораллистов путем обмена литературой, распространения микрофильмов, библиографий, карточек, путем обмена дублетным коллекционным материалом и т. д. Все монографические коллекции должны быть переданы, как национальная ценность, на вечное хранение в соответствующие специализированные музеи СССР, где бы они могли быть всегда доступными любому палеонтологу.

6. В целях улучшения координации исследований по ископаемым кораллам СССР и осуществления необходимых организационных функций, участники Симпозиума признают необходимым создание Постоянной палеонтологической комиссии по изучению кораллов при Институте геологии и геофизики Сибирского отделения АН СССР. Утверждается следующий состав комиссии: Б. С. Соколов (председатель), Н. С. Бендукидзе, К. Г. Войновский-Кригер, И. И. Горский, В. Н. Дубатов, В. А. Иваня, А. Б. Ивановский, Д. Л. Кальо, А. И. Ким, О. П. Ковалевский, В. М. Рейман, В. А. Сытова, Ю. И. Тесаков, В. Д. Фомичев, И. И. Чудинова, Ф. Е. Янет. Исполнение обязанностей бюро комиссии возлагается на группу специалистов Сибирского отделения АН СССР: Б. С. Соколова, В. Н. Дубатов, А. Б. Ивановского и Ю. И. Тесакова.

7. Участники Симпозиума считают необходимым создать две временные комиссии: 1) по терминологии Anthozoa и 2) по библиографии литературы. Задача первой комиссии — создание полного иллюстрированного словаря терминов, употребляемых при описании кораллов с указанием рекомендуемых терминов; задача второй — составление полной аннотированной библиографии всей мировой литературы по кораллам палеозоя, мезозоя и кайнозоя (с указанием всех описанных родов).

Комиссия по терминологии утверждает в следующем составе: бюро комиссии — К. Г. Войновский-Кригер, И. И. Горский, В. А. Сытова, члены — Н. С. Бендукидзе, Д. Л. Кальо, О. П. Ковалевский, В. М. Рейман, В. Д. Фомичев, В. Д. Чехович, И. И. Чудинова.

Комиссия по библиографии: В. А. Сытова (председатель), М. А. Запрудская, А. Б. Ивановский, Д. Л. Кальо, О. П. Ковалевский, В. М. Рейман, С. И. Стрельников, И. И. Чудинова.

Заинтересованные лица могут войти дополнительно в любую из этих комиссий. Обе комиссии на следующем симпозиуме должны доложить о результатах своей работы.

8. В целях улучшения информации об исследованиях, ведущихся в различных областях СССР по изучению кораллов, просить соответствующих специалистов взять на себя труд в конце каждого года представлять Постоянной комиссии (Новосибирск) очень краткие сообщения о проделанной работе с целью подготовки общих обзоров для периодической печати (Палеонтологический журнал и др.).

Рекомендуется следующий состав региональных корреспондентов: Э. Р. Клааманн (Прибалтийские республики), Н. П. Василюк (Украина), Н. С. Бендукидзе (Кавказские

республики), Е. В. Краснов (Крым), Ф. Е. Янет и Е. И. Качанов (Урал), Н. В. Полтавцева (Казахстан), А. И. Ким (Узбекистан), А. И. Лаврусевич и В. М. Рейман (Таджикистан), М. И. Павлова (Киргизия), В. А. Желтоногова (Западная Сибирь), К. Б. Кокшарская (Якутия), Б. В. Преображенский (Северо-Восточная Сибирь и Дальний Восток) и по учреждениям: В. Д. Чехович (ВСЕГЕИ), М. С. Жижина (НИИГА), М. А. Запрудская (ВНИГРИ), Н. Я. Спасский (вузы Ленинграда), И. И. Чудинова (ПИН АН СССР и ВАГТ), К. А. Ермакова (ВНИГНИ), О. Б. Бондаренко (вузы Москвы), Ю. И. Тесаков (ИГиГ СО АН СССР).

9. Признать необходимым проведение аналогичных всесоюзных симпозиумов один раз в 3—4 года и следующий симпозиум организовать в Таллине или Душанбе. Для этого симпозиума рекомендовать общую тематику с концентрацией главного внимания к вопросам биогеографии и палеоэкологии кораллов и систематике и филогении ругоз и склерактиний.

10. Учитывая пожелания специалистов по строматопороидеям, рекомендуется шире привлечь их к работе Постоянной комиссии и будущих симпозиумов и доводить до их сведения всю необходимую информацию.

11. Просить Институт геологии и геофизики Сибирского отделения АН СССР, как инициатора этого важного Симпозиума, опубликовать труды Симпозиума, а подготовку и редактирование издания поручить бюро Постоянной палеонтологической комиссии по изучению кораллов.

12. Вместе с настоящим решением опубликовать адресный список советских палеонтологов, занимающихся изучением кишечнополостных (кораллов, строматопороидей и других групп).

Председатель: член-корр. АН СССР *Б. С. Соколов*

Ученый секретарь: канд. геол.-мин. наук *А. Б. Ивановский*

#### Список палеонтологов СССР, занимающихся изучением кишечнополостных

Аникина Валентина Андреевна. Ташкент, ул. Гоголя, 89, Госгеолком Узб. ССР, Комплексная геолого-съёмочная эксп.— Ругозы девона и карбона Средней Азии.

Бабаев Рустам Гулым оглы, кандидат геол.-мин. наук. Баку, пр. Ленина, 20, Азербайджанский ин-т нефти и химии, каф. геологии и палеонтологии.— Склерактинии юры Кавказа.

Барская Валентина Федоровна, кандидат геол.-мин. наук. Москва, ул. М. Пироговская, 1, Моск. Гос. Пед. ин-т, каф. геологии.— Табуляты нижнего и среднего палеозоя.

Бендукидзе Нина Спиридоновна, кандидат геол.-мин. наук. Тбилиси, ул. Боржомская, 16, Геологический ин-т АН Груз. ССР.— Склерактинии мезозоя и кайнозоя.

Беспрозванных Надежда Ивановна. Новосибирск, 90, Ин-т геологии и геофизики СО АН СССР.— Ругозы девона юга Западной Сибири.

Бискэ Георгий Сергеевич, аспирант. Ленинград, В-164, Университетская набер., 7/9, Ленинградский гос. университет, каф. общей геологии.— Табуляты девона Средней Азии.

Богоявленская Олимпиада Васильевна, кандидат геол.-мин. наук. Свердловск, ул. Вайнера, 55, Уральское геол. управл.— Строматопороидеи среднего палеозоя Урала.

Бойко Элеонора Владимировна. Душанбе, ул. Ленина, 19, Ин-т геологии Госгеолкома Тадж. ССР.— Гидроидные триаса.

Бондаренко Ольга Борисовна, кандидат геол.-мин. наук. Москва, В-234, Ленинские горы, Московский гос. университет, каф. палеонтологии.— Табуляты и гелиолиитоидеи нижнего и среднего палеозоя.

Бульванкер Эсфирь Захаровна, кандидат геол.-мин. наук. Ленинград, В-26, Средний пр. 72-б, ВСЕГЕИ.— Ругозы девона Сибири.

Васильюк Нина Павловна, кандидат геол.-мин. наук. Донецк, ул. Артема, 58, Донецкий политехн. ин-т, каф. геологии.— Кораллы карбона.

Войновский-Кригер Константин Генрихович, доктор геол.-мин. наук, профессор. Алма-Ата, ул. Университетская, 22, Казахский политехн. ин-т.— Ругозы палеозоя. Власов Альбин Николаевич. Москва, В-71, Ленинский пр., 33, Палеонтологический ин-т АН СССР.— Строматопороидеи кембрия.

Горский Иван Иванович, член-корр. АН СССР, профессор. Москва, В-71, Ленинский пр., 14, Отд. наук о Земле АН СССР.— Кораллы верхнего палеозоя.

Горянов Валерий Борисович, аспирант. Ленинград, В-164, Университетская набер., 7/9, Ленинградский гос. университет, каф. исторической геологии.— Ругозы девона Средней Азии.

Гриненко Галина Степановна. Душанбе, ул. Красных партизан, 27, Госгеолком Тадж. ССР.— Строматопороидеи силура и девона Таджикистана.

Дегтярев Дмитрий Дмитриевич, кандидат геол.-мин. наук. Свердловск, ул. Куйбышева, 30, Горный ин-т, геологоразв. ф-т.— Кораллы девона и карбона Урала.

Дзюбо Полина Семеновна. Ташкент, ул. Братская, 33, Ин-т геологии и геофизики АН Узб. ССР.— Табуляты девона Узбекистана.

Добролюбова Татьяна Алексеевна, кандидат геол.-мин. наук. Москва, В-71, Ленинский пр., 33, Палеонтологический ин-т АН СССР.— Ругозы верхнего палеозоя.

Дубатов Виктор Николаевич, кандидат геол.-мин. наук. Новосибирск, 90, Ин-т геологии и геофизики СО АН СССР.— Табуляты, гелиолитоидеи и хететиды силура, девона и карбона.

Ермакова Клара Андреевна, кандидат геол.-мин. наук. Москва, Е-275, Шоссе Энтузиастов, 124, ВНИГНИ.— Строматопороидеи и кораллы девона и нижнего карбона Русской платформы.

Есева Вера Ивановна. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 24, Ин-т геологии Коми филиала АН СССР.— Ругозы карбона Северного Урала.

Желтоногова Вера Артемьевна. Новокузнецк, ул. Набережная, 31, Зап.-Сиб. геол. управл.— Ругозы ордовика, силура и девона юга Западной Сибири.

Жижина Мария Сергеевна, кандидат геол.-мин. наук. Ленинград, Ф-121, набер. р. Мойки, 120, НИИГА.— Табуляты и гелиолитоидеи арктических районов СССР.

Запрудская Мария Александровна, кандидат геол.-мин. наук. Ленинград, Д-104, Литейный пр., 39, ВНИГРИ.— Ругозы верхнего палеозоя.

Захарова Валентина Михайловна. Фрунзе, ул. Боконбаева, 97, Госгеолком Кирг. ССР.— Строматопороидеи Киргизии.

Золкина Александра Ивановна, кандидат геол.-мин. наук. Москва, К-9, пр. Маркса, 18, МГРИ, каф. палеонтологии.— Ругозы девона и карбона Казахстана.

Ивани Валентина Антоновна, доктор геол.-мин. наук, профессор. Томск, Центр, просп. Тимирязева, 5, Томский гос. университет.— Ругозы девона юга Сибири.

Ивановский Андрей Борисович, кандидат геол.-мин. наук. Новосибирск, 90, Ин-т геологии и геофизики СО АН СССР.— Ругозы ордовика, силура и карбона.

Иконникова Нина Федоровна, кандидат геол.-мин. наук. Ташкент, ул. Гоголя, 58, Политехн. ин-т, горный ф-т.— Строматопороидеи девона Узбекистана.

Ильина Тамара Геннадьевна, кандидат биол. наук. Москва, В-71, Ленинский пр., 33, Палеонтологический ин-т АН СССР.— Ругозы перми и триаса Закавказья и Средней Азии.

Кабакovich Наталья Васильевна. Москва, В-71, Ленинский пр., 33, Палеонтологический ин-т АН СССР.— Ругозы верхнего палеозоя.

Кальо Дмитрий Леонхардович, кандидат геол.-мин. наук. Таллин, бульвар Эстония, 7, Ин-т геологии АН Эст. ССР.— Ругозы ордовика и силура Прибалтики.

Качанов Евгений Ильич. Челябинск, ул. Кирова, 133, Челябинская геол. эксп.— Кораллы и хететиды Южного Урала.

Келлер Наталья Борисовна, аспирант. Москва, В-234, Ленинские горы. Московский гос. университет, каф. палеонтологии.— Табуляты среднего палеозоя Средней Азии.

Ким Алексей Иванович. Ташкент, ул. Шевченко, 11, Госгеолком Узб. ССР.— Табуляты палеозоя Узбекистана.

Клааманн Эйнар Рихардович, кандидат геол.-мин. наук. Таллин, бульвар Эстония, 7, Ин-т геологии АН Эст. ССР.— Табуляты и гелиолитоидеи ордовика и силура Прибалтики.

Ковалевский Овидий Петрович, кандидат геол.-мин. наук. Ленинград, В-26; Средний пр., 72-б, ВСЕГЕИ.— Табуляты и гелиолитоидеи ордовика и силура Казахстана.

Кокшарская Калерия Борисовна. Якутск, ул. Петровского, 36, Ин-т геологии Якут. филиала СО АН СССР.— Табуляты девона и карбона Северо-Восточной Якутии.

Коник Владимир Егорович. Караганда, 30, ул. Вавилова, 12, Центр.-Каз. геол. управл. Госгеолкома Каз. ССР.— Табуляты ордовика, силура и девона Казахстана.

Кордэ Кира Борисовна, кандидат биол. наук. Москва, В-71, Ленинский пр., 33, Палеонтологический ин-т АН СССР.— Целентераты нижнего кембрия.

Кравцов Александр Георгиевич. Ленинград, В-26, 21 линия, 2, Ленинградский горный ин-т, каф. палеонтологии.— Ругозы девона Таймыра.

Краевская Лидия Николаевна. Томск, Татарская ул., 22, Томская комплексная эксп. Новосибирского территориального геол. управл.— Кораллы силура и девона Западной Сибири.

Краснов Евгений Васильевич, кандидат геол.-мин. наук. Симферополь, Крымская комплексная геологическая экспедиция.— Склерактинии мезозоя.

Кузьмичева Елена Ивановна. Москва, В-234, Ленинские горы, Московский гос. университет, каф. палеонтологии.— Склерактинии мела Крыма.

Лавруевич Александр Иванович, кандидат геол.-мин. наук. Душанбе, ул. Красных партизан, 27, Госгеолком Тадж. ССР.— Ругозы силура и девона Таджикистана.

Лелешус Витаутас Леонович, кандидат геол.-мин. наук. Душанбе, ул. Ленина, 19, Ин-т геологии Госгеолкома Тадж. ССР.— Табуляты и гелиолитоидеи силура и девона Таджикистана.

Лесовая Антонина Ивановна. Ташкент, ул. Шевченко, 11, Госгеолком Узб. ССР.— Строматопороидеи силура и девона Узбекистана.

Мельникова Галина Константиновна. Душанбе, ул. Ленина, 19, Ин-т геологии Госгеолкома Тадж. ССР.— Кораллы триаса.

- Меннер Владимир Васильевич, доктор геол.-мин. наук, профессор. Москва, Ж-17, Пыжевский пер., 7, ГИН АН СССР.—Альционарии.
- Миროнова Нина Владимировна, кандидат геол.-мин. наук. Новосибирск, Красный пр., 114, СНИИГГиМС, отдел стратиграфии и палеонтологии.—Табуляты и гелиолитоидеи силура и девона юга Западной Сибири.
- Науменко Анатолий Илларионович. Красноярск, ул. Мира, 37, Красноярское геол. управление.—Табуляты среднего палеозоя юга Западной Сибири.
- Наумов Донат Владимирович, доктор биол. наук. Ленинград, Университетская набер., 1, Зоологич. ин-т АН СССР.—Современные гидроидные и сцифоидные.
- Нестор Хельдур Эдуардович, кандидат геол.-мин. наук. Таллин, Бульвар Эстония, 7, Ин-т геологии АН Эст. ССР.—Строматопороидеи палеозоя Прибалтики.
- Николаева Татьяна Венедиктовна. Ленинград, В-26, Средний пр., 72-б, ВСЕГЕИ.—Ругозы силура.
- Павлова Аврора Петровна. Фрунзе, ул. Боконбаева, 97, Госгеолком Кирг.ССР.—Ругозы среднего палеозоя Средней Азии.
- Павлова Мария Ивановна. Красноярск, ул. Мира, 37, Красноярское геол. управл.—Ругозы среднего палеозоя юга Западной Сибири.
- Пермяков Дмитрий Васильевич. Киев, ул. Ленина, 15, Ин-т геологии АН УССР.—Склерактинии юры Донбасса.
- Полтавцева Наталья Васильевна. Алма-Ата, ул. Фурманова, 110, Южно-Казахстанский геол. управл. Госгеолкома Каз.ССР.—Табуляты ордовика и силура Казахстана.
- Преображенский Борис Владимирович. Магадан, Северо-Восточное геол. управл.—Табуляты и гелиолитоидеи ордовика и силура Северо-Востока Сибири.
- Пыжьин Юсиф Васильевич. Душанбе, ул. Красных партизан, 27, Госгеолком Тадж.ССР.—Ругозы карбона и перми Таджикистана.
- Радугин Константин Владимирович, доктор геол.-мин. наук, профессор. Томск, пр. Ленина, 30, Томский политехн. ин-т, геологоразв. ф-т.—Кораллы нижнего палеозоя.
- Ракин Павел Павлович, аспирант. Ленинград, Д-104, Литейный проспект, 39, ВНИГРИ.—Ругозы нижнего карбона Урала.
- Рейман Владимир Максимилианович, кандидат геол.-мин. наук. Душанбе, ул. Ленина, 19, Ин-т геологии Госгеолкома Тадж. ССР.—Склерактинии мезозоя.
- Рогозов Юрий Григорьевич, кандидат геол.-мин. наук. Ленинград, Ф-121, набер. р. Мойки, 120, НИИГА.—Ругозы карбона арктических районов СССР.
- Саятина Татьяна Анатольевна, аспирант. Москва, В-71, Ленинский пр., 33, Палеонтологический ин-т АН СССР.—Ругозы девона Закавказья.
- Смеловская Мария Михайловна. Москва, В-71, Ленинский пр., 35, Всесоюзный аэрогеол. трест, Прибалхашская эксп. № 9.—Ругозы ордовика, силура и девона хр. Тарбагатай.
- Смирнова Муза Анатольевна. Ленинград, Ф-121, набер. р. Мойки, 120, НИИГА.—Табуляты и гелиолитоидеи арктических районов СССР.
- Соколов Борис Сергеевич, член-корр. АН СССР, профессор. Новосибирск, 90, Ин-т геологии и геофизики СО АН СССР.—Кораллы и хететиды палеозоя.
- Спасский Николай Ярославович, кандидат геол.-мин. наук. Ленинград В-26, 21 линия, 2, Ленинградский горный ин-т, каф. исторической геологии.—Ругозы девона.
- Староверов Владимир Николаевич. Магадан, Северо-Восточное геол. управл.—Табуляты девона Северо-Востока Сибири.
- Стрельников Сергей Иванович, кандидат геол.-мин. наук. Ленинград, Ф-101, ул. Союза печатников, 25а, кв 36.—Ругозы силура Приполярного Урала.
- Султанбекова Жибек. Алма-Ата, ул. Красина, 57, Ин-т геологии АН Каз.ССР.—Ругозы ордовика и силура Казахстана.
- Сытова Вера Алексеевна, кандидат биол. наук. Ленинград, В-178, 16 линия, 29, Лабор. палеонтологии Ленинградского гос. университета.—Ругозы силура.
- Тесаков Юрий Иванович. Новосибирск, 90, Ин-т геологии и геофизики СО АН СССР.—Табуляты нижнего палеозоя.
- Улитина Лидия Михайловна, кандидат геол.-мин. наук. Москва, В-71, Ленинский пр., 33, Палеонтологический ин-т АН СССР.—Ругозы девона Закавказья.
- Флорова Наталья Андреевна. Ленинград, В-26, Средний пр., 72-б, ЦНИГРМузей им. Ф. Н. Чернышева.—Строматопороидеи ордовика и силура.
- Фомичев Владимир Демьянович, доктор геол.-мин. наук, профессор. Ленинград, В-26, Средний пр., 72-б, ВСЕГЕИ.—Ругозы верхнего палеозоя.
- Халфина Ванда Казимировна. Новосибирск, 72, Морской пр., 29, кв. 30.—Строматопороидеи палеозоя Сибири.
- Хромых Владимир Григорьевич. Новосибирск, 90, Ин-т геологии и геофизики СО АН СССР.—Строматопороидеи силура и девона Северо-Востока Сибири.
- Черепнина Светлана Константиновна. Томск, пер. Нахановича, 8, Обь-Иртышская экспедиция СНИИГГиМС.—Ругозы палеозоя юга Западной Сибири.
- Чернова Инна Алексеевна. Фрунзе, ул. Боконбаева, 97, Госгеолком Кирг.ССР.—Табуляты и гелиолитоидеи среднего палеозоя Киргизии.
- Чехович Вера Дмитриевна, кандидат геол.-мин. наук. Ленинград, В-26, Средний пр., 72-б, ВСЕГЕИ.—Табуляты и гелиолитоидеи нижнего и среднего палеозоя.

Чиковани Арчил Андреевич, кандидат геол.-мин. наук. Тбилиси, ул. Боржом-ская, 16, Ин-т геологии АН Груз. ССР.— Склерактинии мезозоя и кайнозоя.

Чудинова Инна Ивановна, кандидат биол. наук. Москва, В-71, Ленинский пр., 33, Палеонтологический ин-т АН СССР.— Табуляты среднего и верхнего палеозоя.

Шаркова Татьяна Тимофеевна. Москва, В-71, Ленинский пр., 35, Всесоюзный азрогеол. трест, Прибалхашская эксп. № 9.— Табуляты силура и девона Казахстана.

Шванская Алла Михайловна. Ташкент, ул. Гоголя, 58, Ташкентский политехн. ин-т, горный ф-т.— Табуляты нижнего и среднего палеозоя Узбекистана.

Шурыгина Мария Васильевна. Свердловск, ул. Вайнера, 55, Уральское геол. управл.— Ругозы силура и девона Урала.

Щукина Валентина Яковлевна. Фрунзе, ул. Боконбаева, 97, Госгеолком Кирг.ССР.— Ругозы карбона Киргизии.

Яворский Василий Иванович, доктор геол.-мин. наук, профессор. Ленинград, В-26, Средний пр., 72-б, ВСЕГЕИ.— Строматопороидеи палеозоя и мезозоя.

Яковлев Николай Николаевич, член-корр. АН СССР, профессор. Ленинград, В-26, Средний пр., 72-б, Всесоюзное палеонтологическое общество.— Кораллы, общие вопросы.

Янет Фаина Ефимовна. Свердловск, ул. Вайнера, 55, Уральское геол. управл.— Табуляты силура и девона Урала.

## СО Д Е Р Ж А Н И Е

Е. В. К р а с н о в. Принципы систематики склерактиний . . . . .	3
В. М. Р е й м а н. Герматипные и агерматипные кораллы . . . . .	14
Н. С. Б е н д у к и д з е. К экологии, онтогенезу и систематике представителей верхнемелового рода <i>Diploctenium</i> Goldfuss . . . . .	20
Е. В. К р а с н о в. Об экологических особенностях титонских склерактиний Крыма и их генетических связях . . . . .	25
Таблицы I—V . . . . .	35
Приложение . . . . .	41



## Склерактинии мезозоя СССР

*Утверждено к печати Институтом геологии и геофизики  
Сибирского отделения Академии наук СССР*

Редактор издательства *В. С. Ванин*,  
Технический редактор *Ф. М. Хенох*

Сдано в набор 10/IV 1965 г.

Подписано к печати 27/VII 1965 г. Формат 70×108<sup>1/16</sup>.

Печ. л. 3. Уч.-изд. л. 3,6. Усл. печ. л. 4,41.

Тираж 1000 экз. Т-06194. Изд. № 3824/65. Тип. зак. 5644.

Темплан 1965, № 262.

*Цена 25 к.*

Издательство «Наука»,  
Москва, К-62, Подсосенский пер., 21  
2-я типография издательства «Наука»,  
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10