

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

**КОРАЛЛЫ И РИФЫ  
ФАНЕРОЗОЯ СССР**



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ОТДЕЛЕНИЕ ГЕОЛОГИИ, ГЕОФИЗИКИ И ГЕОХИМИИ

# КОРАЛЛЫ И РИФЫ ФАНЕРОЗОЯ СССР

(Труды IV Всесоюзного симпозиума  
по ископаемым кораллам,  
Тбилиси, 1978)

3208



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"  
МОСКВА 1980



Кораллы и рифы фанерозоя СССР. (Труды IV Всесоюзного симпозиума по ископаемым кораллам. Тбилиси, 1978). - М.: Наука, 1980.

Книга представляет собой сборник докладов советских палеонтологов на IV Всесоюзном симпозиуме по ископаемым кораллам и содержит новейшие результаты исследования табулятоморф, ругоз, склерактиний и современных кораллов.

Работа представляет интерес для широкого круга палеонтологов.

Ответственный редактор  
академик Б.С. СОКОЛОВ

КОРАЛЛЫ И РИФЫ ФАНЕРОЗОЯ СССР

(Труды IV Всесоюзного симпозиума по ископаемым кораллам, Тбилиси, 1978)

Утверждено к печати Отделением геологии, геофизики и геохимии Академии наук СССР

Редактор А.Д. Григорьева. Редактор издательства В.С. Ванин. Технический редактор Л.А. Куликова.  
Корректор Г.И. Сурова

ИБ № 17378

Подписано к печати 15.04.80. Т - 07325. Формат 70x108 1/16. Бумага офс. № 1. Печать офсетная  
Усл.печ.л. 20,3 + 0,1 вкл. Уч.-изд.л. 23,0. Тираж 650 экз. Тип. зак. 1180. Цена 3р. 50к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90;  
Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука",  
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12

Б.С. Соколов

## КОРАЛЛЫ В ИСТОРИИ ЗЕМЛИ

(Вступительное слово на IV Всесоюзном симпозиуме по ископаемым кораллам, 17-21 апреля 1978 г.)

Дорогие друзья!

Прежде всего я очень рад, что мы встретились вновь и надеюсь, что в дальнейшем паузы между нашими встречами будут менее продолжительными. Организацией этого съезда палеонтологов-кораллистов СССР мы обязаны гостеприимству Академии наук Грузинской ССР, и я прежде всего хочу выразить благодарность ее руководству, Отделениям наук о Земле и биологии, Геологическому институту, Институту палеобиологии, Тбилисскому государственному университету и, конечно, палеонтологам-энтузиастам грузинской столицы, которые так много сделали для этой встречи.

Я полагаю, что вы не очень будете разочарованы тем, что мое вступительное слово будет кратким. На таком специализированном симпозиуме, как наш, интересно слушать того, кто активно работает в своей области, добывает новые знания, кто способен сообщить то, что возбуждает исследовательскую мысль.

Я хочу напомнить о некоторых поучительных штрихах истории, сказать несколько слов о вещах, казалось бы, известных и старых, но обладающих удивительным свойством периодически возникать перед нами как нечто новое.

Наступившей весной исполняется 15 лет со времени первого симпозиума по изучению ископаемых кораллов (Новосибирский Академгородок, май 1963) и со времени образования нашей постоянной комиссии. Эта дата не юбилейная, но прошедшее время — хороший повод для того, чтобы оценить значение нашего предприятия и подвести некоторые итоги деятельности. Каковы же они?

1. Во-первых, пятнадцать лет тому назад около 90 палеонтологов, занимавшихся в разных городах и разных учреждениях изучением древних кишечнорастных, прежде всего кораллов, были первыми палеонтологами в СССР, которые решили положить начало организации постоянных палеонтологических комиссий по определенным группам ископаемых.

Начиная с 30-х годов, когда особенно резко возросла роль стратиграфической палеонтологии, узкая специализация палеонтологов стала ведущей чертой в развитии палеонтологии в СССР, а стратиграфический акцент в исследованиях всегда оставался главным. Легко понять, что это две стороны одной и той же медали и что в роли чеканщика выступала геологическая практика. Она и сейчас остается главной основой развития палеонтологии, но последняя необычайно разветвилась, специализировалась и давно получила самостоятельную жизнь. Именно эта самостоятельность и специализация в первую очередь побудили исследователей искать пути сближения друг с другом. Так родилась идея первого профессионального симпозиума палеонтологов-кораллистов СССР, образовалась их постоянная комиссия, выработавшая первую программу своей дальнейшей деятельности в национальном масштабе.

2. Во-вторых, когда в конце 60-х годов происходило преобразование Научного совета АН СССР по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов", наша комиссия, уже доказавшая свою жизнеспособность, успешно проведшая два всесоюзных симпозиума (Новосибирск, 1963; Таллин, 1967) и ряд коллоквиумов, и регулярно публикующая свои труды, стала прообразом новой структуры Научного совета в целом,

который с тех пор имеет специальные постоянные комиссии по всем группам органического мира.

Эта структура оказалась значительно более прогрессивной и реалистической в организации деятельности Совета, чем тематические подразделения по эволюционной палеонтологии, палеоэкологии, палеобиогеографии и т.д. Аналогичный пример показала и микропалеонтологическая комиссия ОГТН, возникшая при Геологическом институте АН СССР еще раньше.

3. В-третьих, несколько лет успешной работы привели нас к выводу, что есть все основания использовать накопленный опыт для проведения уже международного симпозиума палеонтологов-кораллистов и для создания более обширной международной организации. Такой симпозиум - как первый международный и третий всесоюзный - опять был созван в Сибирском отделении АН СССР (1971 г.). С тех пор существует Международный комитет (теперь ассоциация) по изучению ископаемых кишечнополостных, вошедший после генеральной ассамблеи Международной палеонтологической ассоциации в Канаде в состав этой самой крупной международной организации палеонтологов.

С 1972 г. Комитет издает свой постоянный информационный бюллетень "Fossil Cnidaria". До второго международного симпозиума (Франция, 1975) этот бюллетень (Newsletter) выходил под редакцией др. Ж.-П. Шевалье (Париж), в настоящее время он издается под редакцией др. У.А. Оливера и др. Дж.Э. Зорауфа (Вашингтон). Заслуги этих ученых в сборе и распространении информации очень велики, а мы имеем все основания гордиться, что начало столь важной инициативы было положено нашим учредительным симпозиумом в Новосибирске.

Труды этого симпозиума (два тома, 1974-1975), как и труды Парижского симпозиума (1977), в котором советские палеонтологи к сожалению не могли принять участия, опубликованы и получили широкую известность во всем мире.

В общей сложности под эгидой нашей комиссии начиная с 1965 года по 1977 опубликовано 10 томов трудов симпозиумов, включая "Древние Cnidaria", т. I, т. II, и такие важные справочные издания как "Морфология и терминология кишечнополостных" (1973), "История изучения палеозойских кораллов и строматопоройд" (1973, 1976), заключающая самую полную библиографию (3816 названий, до 1975 г.), "Указатель родов ругоз" и "Указатель родов табулят" (1976, 1977). Особая заслуга в осуществлении этих важных изданий принадлежит А.Б. Ивановскому,

4. Я не могу также не отметить, что наша комиссия, послужившая таким стимулирующим примером для создания новых организационных форм в Научном совете АН СССР по палеонтологии, оказала тем самым и косвенное влияние на современную структуру Международной палеонтологической ассоциации. Последняя на протяжении многих лет (со времени своего образования в 1933 г. и вплоть до 1972 г.) находилась в поисках наиболее эффективных форм организации международной и региональной деятельности палеонтологов, особенно усилившихся после генеральной ассамблеи в Индии (1964 г.). Однако только после того, как были достаточно полно разъяснены преимущества наших специализированных комиссий по различным группам организмов, структура Международной палеонтологической ассоциации стабилизировалась. Была найдена, действительно, реальная основа для сотрудничества палеонтологов по естественному признаку профессиональной заинтересованности, что в существенной мере сняло неопределенность региональных филиалов МПА и искусственный отрыв методов исследования палеонтологического материала (филогения, экология, биогеография и др.) от конкретных палеонтологических объектов, требующих для своего изучения комплексного подхода: от морфологии, систематики и филогении до экологии и биогеографии.

Сейчас Международная палеонтологическая ассоциация имеет в своем составе целую серию исследовательских рабочих групп (по кораллам, остракодам, граптолитам, трилобитам, мшанкам, конодонтам и т.д.), ядром которых стали

международные организации типа нашего Комитета по изучению ископаемых кишечнополостных. Они проводят свои регулярные симпозиумы, издают труды и выпускают информационные бюллетени такого же характера, как "Fossil Cnidaria".

Таким образом, научно-организационная деятельность, как национальная, так и международная, в области палеонтологических исследований полностью подтвердила большое значение нашего опыта.

Однако всякий опыт, особенно продолжительный, включает не только позитивный элемент. Его результаты не только совокупность достижений, но и способ охарактеризовать стиль исследований, его тенденции, обнаружить пробелы в исследованиях. Опыт позволяет нам оценить современное состояние науки и увидеть пути дальнейшего развития. Чему же мы научились, что знаем и что не знаем, что хотим знать?

Мы многое упорядочили в своей деятельности, хотя далеко не все, но это скорее относится к области организации и информации, что, прежде всего, и оправдывает существование нашей комиссии, приносит заслуженное удовлетворение ее наиболее активному ядру. Научились же мы главным образом одному: широко используя обычную оптическую технику при изучении шлифов и опираясь на более или менее удовлетворительный каркас системы и таксономии кишечнополостных прошлых геологических периодов, сделать стратиграфические заключения на биохронологической основе; эти заключения очень важны для геологии и часто достаточно точны, хотя предел точности и не имеет ясного научного обоснования — для этого надо значительно лучше знать биологические особенности различных групп кораллов, строматопороидей и т.п. (т.е. характер эволюции, изменчивости, экологии, климатической зональности и пр.). Но даже при этой приближенной точности советские палеонтологи-кораллисты, вероятно, внесли наиболее значительный вклад в биостратиграфию. Это, кажется, признается во всем мире, и наш опыт далеко перешагнул границы страны. Можно назвать немало примеров (помимо многих районов СССР), где стратиграфическое расчленение специфических коралловых толщ оказалось возможным только при использовании кораллов (Вьетнам, многие районы Китая, Аляска, Канада и др.) или в биостратиграфии таких толщ нет заметного прогресса из-за неизученности кораллов.

Однако завоевав "место под солнцем", кораллисты-стратиграфы все более определенно утрачивают теперь покой, их быстро сформировавшийся стереотип становится все менее популярным. Эпоха стратиграфического прагматизма привела к огромной инфляции таксонов, практическое использование которых становится все более затруднительным при новых требованиях самой же стратиграфии — максимальной реальной дробности расчленения и корреляции (зоны — лоны). Встречный поток новых требований выдвинула и палеобиология: палеонтологическая история видов не может оставаться в вечном сумраке; сейчас уже недостаточно тривиального утверждения палеонтологов, что каждое ископаемое — документ эволюционного процесса; надо знать как шел этот процесс во времени и пространстве; какие факторы и как на него влияли; как формировались признаки, которым предстояло стать наследуемыми; почему в одних случаях мы можем говорить о "переходных" формах", в других они решительно отсутствуют; как разобраться в конвергенции о неоспоримом существовании гомологических рядов; вообще — что такое признак, которым оперирует палеонтолог, исследуя эволюцию на протяжении сотен миллионов лет? Конечно, это вопросы, встающие сейчас перед всей палеонтологией, но отвечать на них должен каждый.

Следует особо подчеркнуть, что в требованиях современной стратиграфии и палеобиологии нет никаких противоречий; в конечном счете они ставят перед самым фундаментальным направлением в эволюционизме — перед палеонтологией одни и те же вопросы. В этом и заключается главная особенность современных взаимоотношений геологии и палеонтологии.

Нетрудно понять, что именно здесь лежит причина подъема современного интереса палеонтологов, и в том числе кораллистов, имеющих дело с своеоб-

разным древнейшим бентосом, к изменчивости организмов, к палеопопуляционному анализу, к биоценологии и изучению древних экологических систем, к формированию и эволюции рифогенных фаций, к различного рода сравнительным исследованиям, в которых среда и жизнь выступают как целостное явление природы прошлого. В понимании и обсуждении этих вопросов палеонтология и геология бессильны друг без друга.

Сказанное позволяет назвать хотя бы некоторые из важнейших задач, которые сейчас стоят перед изучением древних кораллов, строматопороидей и близких к ним групп организмов.

1. Значительное углубление биологического понимания всех признаков, сохранившихся в скелетных структурах книдарий — как первоосновы исследований в любых направлениях, включая биостратиграфическое (тонкая биохронология). Изучаемый материал должен быть массовым, послойно собранным, точно документированным (в комплексе с другими остатками организмов); изучаться должны цельные колонии и кораллы по сериям шлифов (развитие колонии, изменчивость, онтогенеза), а не редкий обломочный материал. Понять изменчивость, мутационный процесс, дать правильную таксономическую оценку признаков, определить границы палеопопуляций, при всей специфичности понятия вид в палеонтологии, можно только в этом случае. Само собой разумеется, что такие исследования должны ставиться специально.

В морфологическом исследовании, одной из важнейших является проблема морфогенеза скелетных структур. Я не уверен, что для этих исследований пригодна только сканирующая электронная техника, хотя она и безусловно очень важна. Несомненно еще недостаточно использован современный оптический микроскоп, причем первостепенно важным является его использование при изучении чашек кораллитов, для чего последние должны быть тщательно отпрепарированы с использованием кислот там, где это возможно. В чашке заключена важнейшая морфологическая информация о полипе.

2. Палеоэкология бентосных книдарий. Эти работы должны заключать всю гамму полевых наблюдений от конкретных ценозов до их систем в рамках целых бассейнов и в зависимости от фациального развития. Характерные книдариевые фации и рифогенные образования должны привлекать особое внимание, так как с последними очень часто связаны крупнейшие концентрации углеводородов и других полезных ископаемых.

Исключительный интерес представляет изучение рифогенных коралловых фаций в истории Земли, начиная со среднего ордовика. До сих пор не объяснен этот ордовикский скачок скелетизации книдарий (кораллы и строматопороидеи). Основой должно быть сравнительное изучение бассейнов по периодам и восстановление истории климатической зональности Земли по всем возможным данным. Необходима постановка специальных поисков материала пригодного для изучения сезонности роста и суточного роста кораллов (по эпитеке), что имеет значение уже для физики Земли.

3. Актуалистическое направление в изучении современных и ископаемых кораллов. Современные коралловые системы и кораллы тропических морей изучаются многие десятки лет, но лишь совсем недавно начались работы палеонтологов-кораллистов на коралловых рифах. Это сравнительное направление обещает дать исключительные результаты для более глубокого познания древних кораллов и истории их сообществ. Современные коралловые рифы — финал длительного исторического пути их развития, и ретроспективный взгляд может многое объяснить в геологическом прошлом, начиная от становления важнейших симбиотических явлений и кончая вопросами мобилизма земной коры. Рифовые постройки — замечательные реакторы биосферных процессов.

4. Изучение бесскелетных кишечноротовых. Длительное время различные медузоидные почти не привлекали внимания палеонтологов, хотя их богатый современный мир достаточно хорошо изучен зоологами. Об этом мы можем судить по превосходным работам Д.В. Наумова. Особый интерес к ним проявился в связи с открытием крайне своеобразной докембрийской вендоэдиакар-

ской фауны бесскелетных Metazoa (возраст около 650–620 млн. лет). В составе последней различные медузоидные составляют до 50% и становятся совершенно ясным, что это древнейшие группы животных Мирового океана, представленные несколькими классами. Нет сомнения, что эта фауна оказалась родоначальной для бентосных книдарий, скелетизация которых была явно разновременной, наиболее поздней, возможно, у склерактиний (триас).

5. Дальнейшее изучение системы и филогении кишечноротовых, и в первую очередь книдарий, геологическая и историко-биологическая роль которых оказалась огромной. В настоящее время существует несколько систем книдарий и их различных подразделений. У меня, как и прежде, нет уверенности, что система современных книдарий является ключом к системе книдарий вообще. Вендские медузоидные, своеобразные итеридинииды, конулятоморфиды; кембрийские гидрсколозоа, неопределенные гидроидные и кораллы; наконец, богатейшие полностью вымершие в палеозое табуляты, гелиолитиды, ругозы, гетерокораллы и все еще нуждающиеся в дополнительном изучении хететиды — показывают, что основная дифференциация книдарий шла на протяжении позднего докембрия и палеозоя и что до мезозоя были заложены основные филогенетические линии книдарий, одни из которых в разное время вымерли окончательно, а другие сохранились в ископаемом состоянии лишь с началом скелетизации. Кажется, что средний ордовик и средний триас были важнейшими переломными моментами в этой истории.

6. Детальное биостратиграфическое изучение фанерозойских книдарий. Это направление является наиболее традиционным и располагает огромным накопленным материалом. Однако современные задачи биостратиграфии таковы, что этот материал уже не может быть эффективно использован для дробной стратиграфии и хорошо обоснованной отдаленной корреляции. Для этих целей ревизия старых монографических коллекций в большинстве случаев бесполезна. Необходимо постановка новых биостратиграфических исследований по особым программам. Методически в этом отношении наиболее целесообразно создание комплексных рабочих групп по тому типу, который используется в работах по проекту "Экостратиграфия".

7. Некоторые организационные вопросы. Одной из ближайших организационных задач является подготовка к III Международному симпозиуму по ископаемым книдариям в Варшаве, который состоится в 1979 г. (осень). В связи с этим необходимо начать подготовку докладов, резко расширить текущую информацию для "Fossil Cnidaria" и подготовить новый список палеонтологов-книдаристов СССР.

В деятельности нашей комиссии несомненно имеется пробел в подготовке справочно-методических пособий по книдариям мезозоя и кайнозоя. Наблюдающееся сейчас усиление исследований по постпалеозойским и современным кораллам должно способствовать созданию соответствующих сводок по типу уже опубликованных по палеозою.

Наконец, нам необходимо восстановить регулярность симпозиумов (один раз в 4 года), а в промежутке организовывать локальные коллоквиумы тематического характера.

Боюсь все-таки, что я заговорился и начал вас уверять в необходимости доучиваться, чтобы стать "законченными палеонтологами", в отношении которых проф. Дж.Г. Симпсон недавно выразился так: "Законченный палеонтолог" — ученый междисциплинарный: одной ногой он стоит в геологии, а другой — в биологии. Если у этого ученого созерцательный или философский склад ума, или если он легкомысленный, то двух ног вскоре оказывается мало".

Благодарю вас. Позвольте наш симпозиум считать открытым.

О.В. Богоявленская

## К ХАРАКТЕРИСТИКЕ РОДА *STACHYODES* BARG. (STROMATOPORATA)

Род *Stachyodes* установлен А. Баргацким (Bargatzky, 1881) из живетских отложений мульты Паффрат (Рейнская область). Автор относил *Stachyodes* к строматопоратам на основании ветвистой формы, пористого скелета и наличия осевого разветвленного канала. Исходя из этого, Никольсон (Nicholson, 1886—1892) усматривал сходство *Stachyodes* с *Mullepora* и сопоставлял строматопорат с современными гидроидными. Помимо Никольсона и Баргацкого, строматопоровая природа *Stachyodes* подтверждалась в работах Ф. Почты (Pochta, 1894), Е. Риппер (Ripper, 1937), М. Леконта (Lecompte, 1952), В.И. Яворского (1955), В. Зукаловой (Zukalova, 1971), О.В. Богоявленской (1971, 1972), В.Г. Хромых (1974), Д. Геллоуэя (Galloway, 1957), Д. Геллоуэя и Г. Элерса (Galloway, Ehlers, 1960), К. Стирна (Stearn, 1962; и др.), Е. Кловэн (Klován, 1966). Однако принадлежность *Stachyodes* к строматопоратам оспаривалась Г. Гюрихом (Gürich, 1896), М. Гейрихом (Heinrich, 1914), О. Кюном (Kühn, 1927), Г. Твитчелом (Twitchell, 1929). Вопрос о морфологии *Stachyodes*, о его систематическом положении, о связях его с другими строматопоратами имеет большое значение, поскольку представители этого рода широко распространены в живетских и франских отложениях и являются надежными критериями при определении возраста.

В настоящее время к роду *Stachyodes* относят дендроидные формы, во внутреннем строении которых отчетливо различимы осевая и периферическая зоны. Осевая зона образована плотно слившимися друг с другом скелетными элементами, близкими пролонгированным ценостелам, которые расходятся веерообразно к периферии. В периферической зоне ценостелы более четко дифференцированы. Тонкие ламеллы плавно дугообразно изогнуты и в периферической зоне параллельны внешней поверхности. Вертикальный астроризальный канал отчетлив, боковые каналы располагаются на поверхности ламелл. Следы прикрепления к субстрату у *Stachyodes* никогда не отмечались.

В основу статьи положен материал из живетских и франских отложений Урала, который исчисляется тысячами экземпляров. Трудность изучения *Stachyodes* как на Урале, так и в других регионах заключается в том, что тонкие цилиндрические ценостеумы в осевой зоне значительно перекристаллизованы; сохраняется астроризальная система, общее направление ценостел и ламелл. Учитывая это, недостаточно обоснованным представляется выделение таких видов, как *Stachyodes costulata* Lec., *S. radiata* Lec., *S. gracilis* Lec. (pars), *S. lagowiensis* Gogolczyk (sensu Zukalová, 1971), *S. lagowiensis tenuicolumnaris* Zukalova, *S. angulata* Khromych, *S. odinekensis* Yavor., *S. tuberosa* Yavor., *S. intexplorata* Yavor., *S. insolita* Yavor. и т.д. Отличия между видами (их в составе *Stachyodes* насчитывается 50) очень незначительны. Как правило, указываются различия в диаметрах ценостеума, осевых каналов и т.д. При изучении уральских представителей *Stachyodes* довольно часто отмечаются явления почкования, которые при развитии дочерней особи описываются как "дихотомическое ветвление" (см. табл. 1, фиг. 1а, 4). Явление почкования присуще многим дендроидным строматопоратам: *Cryptophragmus* Hannaе Bogoyavl. (Богоявленская, 1977, с. 4, табл. I, фиг. 1-2); *Praeidiostroma praecox* Bogoyavl. (Богоявленская, 1971, с. 108, табл. XXIX, фиг. 5-7, табл. XXX, фиг. 1) и т.д.

Это лишний раз подтверждает принадлежность *Stachyodes* к строматопоратам. Четкое подразделение внутренней полости ценостеума на осевую и периферическую зоны также сближает *Stachyodes* с такими видами строматопорат, как *Parallelostroma multiplexum* Bogoyavl. (Богоявленская, 1972б, табл. II, фиг. 1), *P. scabrum* Bogoyavl. (Богоявленская, 1972б, с. 62, табл. II, фиг. 2),

*Plectostroma orientale* Bogoyavl. (Богоявленская, 1977, табл. II, фиг. 1а, б). Анализ распространения представителей *Stachyodes* в средне- и верхнедевонских отложениях Урала (на примере саргаевского горизонта в Айской структуре западного склона Урала, улутауской свиты в западном борту Магнитогорского синклинория) показывает, что стахиодесы приурочены к биогермным телам, образованным представителями родов *Trupetostroma*, *Parallelopora*. Фрагменты ценостеумов *Stachyodes* образуют линзовидные скопления во внешней зоне биогермов. Несмотря на отсутствие видимой связи стахиодесов с биогермом, ее нельзя отрицать: на это указывает отсутствие следов какой-либо окатанности, сохраняющееся в большинстве случаев почкование ценостеумов. Сравнительное изучение внутреннего строения биогермообразователей *Trupetostroma bassleri* Lec. и сопутствующих им дендронидных стахиодесов позволяет по-новому взглянуть на их природу. У некоторых представителей *Trupetostroma* отчетливо выделяются бугорковые колонны, которые закладываются на начальных стадиях роста. В пределах колонны ценостелы плотно прижаты друг к другу, границы между ними не различимы; ламеллы тонкие, концентрически расположенные; вдоль оси колонны проходит вертикальный астроризальный канал, горизонтальные ответвления которого иррадируют во внебугорковые участки ценостеума. Сходство внутреннего строения бугорковых колонн *Trupetostroma* с представителями рода *Stachyodes* не вызывает сомнений (см. табл. I, фиг. 2, 3). Подобное явление удавалось наблюдать неоднократно, и, по-видимому, оно не является случайным.

На примере сложнопостроенной колонии *Trupetostroma bassleri* (см. табл. II, III) (колония близка кустистой, образована крупными выростами типа *knobs*, плотно прилегающими друг к другу) удается установить, что стахиодесовая структура отмечается на периферии каждого выроста. Иными словами, строение стахиодесового типа наблюдается у массивных строматопорат как часть их скелетной постройки.

У некоторых представителей *Trupetostroma bassleri* устанавливается своеобразный рост ценостеума. Колонии на протяжении почти всего времени развития имеют массивную форму, стахиодесовые структуры присутствуют. На конечных стадиях роста наблюдается вытягивание стахиодесовых участков на высоту 3–5 см (см. табл. II, III).

Изучение уральского материала показывает, с одной стороны, несомненную связь *Stachyodes* с массивными строматопоратами (*Trupetostroma*, *Parallelopora*), с другой стороны, позволяет объяснить наличие большого количества ценостеумов *Stachyodes* совместно с массивными ценостеумами. Наиболее вероятно, что стахиодесовые выросты (см. табл. III) могли легко обламываться и захороняться вблизи массивного "материнского" ценостеума. Однако при этом не исключено, что стахиодесовая стадия могла являться и наиболее ранней в формировании целого ряда массивных родов. Вероятно, не успевая по тем или иным причинам развиваться в массивные ценостеумы, стахиодесовая стадия (при слабом прикреплении к субстрату) давала обильный материал для захоронения и нередко скопления стахиодесов служили субстратом для массивного ценостеума.

Таким образом, *Stachyodes* не является самостоятельной таксономической единицей, будучи тесно связан с массивными ценостеумами других родов. Поскольку формы, относимые к *Stachyodes*, широко распространены, имеют четкую стратиграфическую приуроченность, указывают на определенную среду обитания, предлагается сохранить название "*Stachyodes*", заключая его в кавычки, подчеркивая тем самым условность его выделения. По-видимому, для строматопорат в целом характерно широкое развитие дендронидных форм, оно отмечается для аулацератид, клатродикцид, актиностроматид, геррностроматид, сиригностроматид. По-видимому, самостоятельность таких родов, как *Dendrostroma*, *Idiostroma*, *Praeidiostroma*, требует дополнительного обоснования.

- Богоявленская О.В. К ревизии семейства *Idiostromatidae*. - В кн.: Ругозы и строматопоридеи палеозоя СССР. М.: Наука, 1971, с. 98-111.
- Богоявленская О.В. Строматопоридеи. - В кн.: Брейвель М.Г., Богоявленская О.В. и др. Кишечнополостные и брахиоподы живецких отложений Урала. М.: Недра, 1972а, с. 24-43.
- Богоявленская О.В. Новые среднепалеозойские представители рода *Parallelostroma*. - В кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Наука, 1972б, вып. 3, с. 62-63.
- Богоявленская О.В. Новые ордовикские строматопоридеи Сибирской платформы. - Труды Ин-та геол. и геохим. УНЦ АН СССР, 1977, вып. 126, с. 3-8.
- Хромых В.Г. Девонские строматопоридеи Северо-Востока СССР. - Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1974, вып. 64, 102 с.
- Яворский В.И. *Stromatoporoidea* Советского Союза. - Труды ВСЕГЕИ. Нов. серия, 182, 1955, 168 с.
- Bargatzky A. *Stachyodes*, eine neue Stromatoporengattung. - Z. Dtsch. geol. Ges., 1881, 33, S. 688-691.
- Galloway J.J. Structure and Classification of the Stromatoporoidea. - Bull. Amer. Paleontol., 1957, 37, N 164, p. 345-480.
- Galloway J.J., Ehlers G.M. Some Middle Devonian Stromatoporoids from Michigan and Southwestern Ontario, including the types described by Alexander Winchell and A.W. Grabau. - Contribs Mus. Geol. Univ. Mich., 1960, 15, N 4, p. 39-120.
- Gürich G. Das Palaeozoicum des Polnischen Mittelgebirges. - Verh. Pruss. Kais. mineral. Ges. (II), 1896, 32, 539 S.
- Heinrich M. Ueber den Bau und das System der Stromatoporen. - Neues Jahrb. Mineral. Geol. und Palaeontol. (A), S. 732-736.
- Klovan E. Upper Devonian Stromatoporoids from the Redwater Reef Complex, Alberta. - Bull. Geol. Surv. Canada, 1966, 133, p. 1-33.
- Kühn O. Zur Systematik und Nomenclatur der Stromatoporen. - Zbl. Mineral. Geol. und Paläontol. (B), 1927, S. 546-552.
- Le compte M. Les Stromatoporoids du Devonien moyen et superieur du Bassin de Dinant. - Mem. inst. Roy. Sci. natur. Belg., 1952, 117, p. 216-359.
- Nicholson H.A. A Monograph of the British Stromatoporoids. Monogr. Paleontol. Soc. London, 1886-1892. 234 p.
- Počta Ph. Bryozoa, Hydrozoaires et partie des Anthozoaires. Dans Barrande J. Systeme silurien de Centre de la Bohême. 1894, 1, 8 (1), p. 133-164.
- Ripper E.A. Notes On the Middle Palaeozoic Stromatoporoid fauna of Victoria. - Proc. Roy. Soc. Victoria, (N.S.), 1937, N 2, p. 221-243.
- Stearn C.W. Stromatopoid fauna of the Waterways Formation (Devonian) of North-Eastern Alberta. - Bull. Geol. Surv. Canada, 1962, 92, p. 3-23.
- Twitchell G.B. The structure and relationship of the true stromatoporoides. - Amer. Midland Natur., 1929, 11, p. 270-306.
- Zukalová V. Stromatoporoidea from the Middle and Upper Devonian of the Moravian Karst. - Rospr. Úst. ýst. geol., 1971, 37, 144 p.

УДК 563.717(113.3)

Л.Н. Большакова

## ПОЗДНЕОРДОВИКСКИЕ СТРОМАТОПОРАТЫ МОНГОЛИИ

Работами последних лет (Galloway, St. Jean, 1961; Нестор, 1966) достаточно убедительно доказано, что первые строматопораты появились в среднем ордовике. Есть основания предполагать, что в раннем ордовике и, возможно, в кембрии появились бесскелетные или же со слабоизвестковым скелетом предки строматопорат.

В целом для строматопорат устанавливается несколько основных типов ценостеума: пузырчатый, массивный, ламинарный, решетчатый, неправильный. В соответствии с этими типами Х.Э. Нестор (1964) устанавливает основные

филогенетические ветви строматопорат. Для ордовикского периода характерны строматопораты с двумя основными типами: пузырчатым и ламинарным.

Гелловой и Сент-Джин (Galloway, St. Jean, 1961) установили, что самым древним строматопоровым родом, появившимся в среднем ордовике и являющимся родоначальником строматопорат, является род *Cystostroma*, по своему строению относящийся к пузырчатому типу. Действительно, его ценостеум сложен везикулярными или пузырчатыми пластинами. От него эволюция строматопорат шла параллельно в двух направлениях. В одном из них сначала появились на везикулярных пластинах зубчики (*Rosenella*) которые затем вытянулись в столбики (*Labechia*). Другая филогенетическая ветвь, исходящая от *Cystostroma*, ведет к *Stromatocerium*. Она отличается от линии *Labechia* тем, что у всех ее представителей вертикальные скелетные элементы полые.

В позднем ордовике от *Cystostroma* обособилась новая, очень крупная филогенетическая ветвь — клатродиктииды, относящиеся по своему строению к ламинарному типу. Это выразилось в переходе от везикулярного ценостеума у *Cystostroma* к ламинарному у *Clathrodictyon* и *Ecclimadictyon*.

При этом везикулярные пластинки *Cystostroma*, деформируясь и сливаясь, образовали у клатродиктиид нерегулярные (инфлексионные) ламины и слабо-обособленные столбики.

Так шел процесс становления ламинарности у строматопорат в ордовике. Однако этот процесс шел различными путями у разных групп и имел ряд промежуточных этапов. Морфологические структуры, соответствующие этим этапам, характеризуют отдельные ордовикские роды. Кальо, Клаамани и Нестор (1970) на основании изучения целентерат устанавливают для ордовика две палеобиогеографические области: Американо-Сибирскую и Евро-Азиатскую. Если первая из них сравнительно единая (вероятно, можно говорить только о Северо-Американском и Сибирском районах), то вторая подразделяется на Центральноазиатскую и Европейскую провинции.

Американо-Сибирская область характеризуется массовым распространением цилиндрических строматопорат *Aulacera* и *Cryptophragmus* и полным отсутствием клатродиктиид.

Для Европейской провинции характерны раннее появление и многочисленность клатродиктиид и отсутствие пузырчатых *Labechia* и *Aulacera*.

Монголия входит в состав Центральноазиатской провинции. В Монголии самыми древними являются строматопораты позднеордовикского возраста. Они несут в себе черты, характерные для развития строматопорат ордовика в целом и относятся к двум типам строения ценостеума — пузырчатому и ламинарному. Изучение позднеордовикских строматопорат Монголии позволило существенно дополнить характеристику Центральноазиатской провинции. Прежде, при характеристике этой провинции по строматопоратам Нестором (1970) на основании анализа фауны Средней Азии, Саяно-Алтая, Австралии указывалось присутствие строматопор из группы *Ecclimadictyon kirgizicum* Riab. и из американо-сибирских элементов — распространение *Labechia* и *Rosenella*.

Изучение позднеордовикских строматопорат Монголии показало их чрезвычайно смешанный состав. Здесь присутствуют пузырчатые формы — *Cystostroma*, *Labechia*, *Stromatocerium*, *Rosenella*, *Forolinia*, *Pachystylostroma*, а также ламинарные — *Ecclimadictyon* и *Clathrodictyon*.

При этом следует отметить, что состав ордовикских строматопорат, собранных из восточной, западной, центральной и южной частей Монголии, существенно различен, хотя и указывает на одновозрастность содержащих их отложений.

В восточных разрезах (район Барун-Урта) преобладают ламинарные строматопораты — представители родов *Ecclimadictyon* и *Clathrodictyon*, близкие представителям этих родов из Европейской провинции. Пузырчатые формы имеют подчиненное значение (роды *Cystostroma*, *Pachystylostroma*, *Labechia*).

В разновозрастных отложениях западной и центральной Монголии первостепенное значение приобретают пузырчатые и пузырчато-ламинарные строматопораты (*Stromatocerium*, *Cystostroma*, *Labechia*).

В южных разрезах Монголии обнаружены и пузырчатые, и ламинарные строматопораты (*Cystostroma*, *Rosenella*, *Ecclimadictyon*). Строматопораты западной, центральной и южной Монголии обнаруживают сходство с Американско-Сибирской областью, сохраняя определенное своеобразие, выражающееся в одновременном присутствии пузырчатых и ламинарных строматопорат. Причем ламинарные виды родов *Clathrodiction* и *Ecclimadiction* отличаются от таковых из восточных разрезов Монголии и обнаруживают сходство с австралийскими формами.

Итак, самым древним представителем строматопорат является род *Cystostroma*, обнаруженный на территории Монголии. Впервые род *Cystostroma* установлен в среднем ордовике (серия Чези) США (штат Вермонт) (Galloway, 1957). Представители *Cystostroma* встречаются в отложениях среднего и верхнего ордовика Северной Америки, Европы, Азии и Австралии. Найденные в Монголии два представителя этого рода описаны из верхнего ордовика (серия Ричмонд) Канады и из верхнего ордовика (Каргинская свита) Тувы. Род *Stromatocerium*, представители которого обнаружены в западной и центральной Монголии, являет собой этап формирования вертикальных элементов строматопорат в виде коротких, полых, изогнутых пластин при уплощенных везикулярных горизонтальных пластинках. Род *Stromatocerium* характеризует отложения среднего и верхнего ордовика Северной Америки, Сибирской платформы и Прибалтики. Найденные в Монголии виды этого рода ранее описаны Нестором из отложений верхнего ордовика (долборский ярус) Сибирской платформы (бассейн реки Мойеро) (Нестор, 1976).

Начало формирования вертикальных скелетных элементов строматопорат в виде зубчиков на поверхности цист морфологически отражается в строении рода *Rosenella*, широко распространенного в среднем и верхнем ордовике Китая, Северной Америки, Западной Сибири, в силуре — всесветно, в верхнем девоне Урала, Новой Земли, о-ва Вайгач (Нестор, 1964). В Монголии представители этого рода обнаружены в южных разрезах (Гобийский Алтай). Это новый вид, не обнаруживший сходства ни с одним из ранее описанных видов рода *Rosenella*.

Усиление роли вертикальных зубчиков в скелете рода *Rosenella* и последующее вытягивание их, вероятно, послужили началом возникновения рода *Labechia*, скелет которого состоит из выпуклых везикулярных пластин, пронизанных толстыми, длинными, сливающимися столбиками. В целом род широко распространен в отложениях нижнего и среднего палеозоя: в среднем и верхнем ордовике Северной Америки, СССР (Казахстан, Саяно-Алтай, Восточная Сибирь), Китая, Кореи; в силурийских отложениях всесветно; в девоне Англии, СССР (Русская платформа, Урал, Кавказ); в нижнем карбоне Англии, СССР (Донбасс) (Нестор, 1966). Виды этого рода, обнаруженные в центральной, западной и восточной Монголии, описаны из отложений верхнего ордовика США и верхнего ордовика (каргинская свита) Тувы. Таким образом, лабехиды достаточно широко распространены в отложениях верхнего ордовика на территории Монголии и обнаруживают при этом общность с верхнеордовикскими представителями лабехид Тувы, США и Китая.

В позднем ордовике от рода *Rosenella* произошел также род *Pachystylostroma*, являющий собой дальнейший этап становления вертикальных элементов и характеризующийся тем, что радиальные скелетные образования (зубчики, столбики, колонны) у составляющих его видов встречаются в различных комбинациях. Род *Pachystylostroma* распространен в отложениях среднего и верхнего ордовика Азии, Австралии, Сибирской платформы; силура Европы; верхнего девона Русской платформы, Урала (Нестор, 1976). Найденный на территории Монголии вид этого рода описан ранее из отложений верхнего ордовика Северного Китая (Шантунь), Австралии (Новый Южный Уэльс), Сибирской платформы. На территории восточной Монголии найдены представители своеобраз-

ного рода строматопорат *Aulacera*. Этот род отличается субцилиндрическим ценостеумом с осевой и периферической зонами. Род распространен в верхнеордовикских отложениях Северной Америки и Северной Азии. Найденный в Монголии вид этого рода известен также из отложений верхнего ордовика (долборский ярус) Сибирской платформы (бассейн реки Мойеро) (Нестор, 1976).

Характерным для строматопорат Монголии является наличие позднеордовикских клатродиктиид практически во всех разрезах: в восточной Монголии, в южной – Гобийский Алтай, центральной – Баянхонгор. Появление родов *Ecclimadictyon* и *Clathrodicton* знаменует собой момент становления ламинарности через инфлекссионные элементы этих родов к последующим ламинам и столбикам.

Появление инфлекссионных элементов отражает тенденцию к выпрямлению пузырчатых пластин и формированию таких скелетных элементов, у которых трудно провести границу между горизонтальным и вертикальным направлениями. В свою очередь инфлекссионные элементы являются переходными морфологическими структурами к четким ламинам и столбикам. Становление рода *Clathrodicton* отвечает моменту выпрямления везикул и формирования столбиков, род же *Ecclimadictyon* характеризуется шеврообразно изогнутыми инфлекссионными элементами, образующими полиэдрический каркас, похожий в вертикальном сечении на диагональную сетку с ромбическими галереями.

Оба рода характерны для отложений верхнего ордовика Прибалтики, Австралии, Урала, Западной Сибири, Казахстана, в силуре – всесветно; *Clathrodicton*, кроме того, встречается в девоне Англии, Северной Америки, СССР (Большакова, 1973). На территории Монголии выявлены два представителя рода *Clathrodicton*. Оба вида описаны Нестором из вормсиского горизонта Эстонии. Вид рода *Ecclimadictyon*, обнаруженный в разрезе восточной Монголии, описан из верхнего ордовика (горизонт поркуни) Эстонии (Нестор, 1964).

Таким образом, изучение строматопорат из верхнеордовикских отложений Монголии существенно дополнило характеристику Центральноазиатской провинции, показав на наличие связей между Американско-Сибирской и Евро-Азиатской палеобиогеографическими областями. Причем Центральноазиатская провинция, входящая в состав Евро-Азиатской палеобиогеографической области, обнаруживает связь с Американско-Сибирской палеобиогеографической областью ничуть не меньшую, чем с Европейской провинцией.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Большакова Л.Н. Строматопоридеи силура и нижнего девона Подолии. М. Наука, 1973, с. 3-136.
- Кальо Д.Л., Клааманн Э.Р., Нестор Х.Э. Палеобиогеографический обзор ордовикских и силурийских кораллов и строматопоридей. – В кн.: Закономерности распространения палеозойских кораллов СССР. М.: Наука, 1970, с. 6-15.
- Нестор Х.Э. Строматопоридеи ордовика и лландовери Эстонии. Таллин, 1964. 111 с.
- Нестор Х.Э. Строматопоридеи венлока и лудлова Эстонии. Таллин, 1966. 87 с.
- Нестор Х.Э. О древнейших строматопоридеях. – Палеонтол. журн., 1966, 2, с. 3-12.
- Нестор Х.Э. Раннепалеозойские строматопоридеи бассейна реки Мойеро (север Сибирской платформы). Таллин, 1976. 95 с.
- Galloway J.J. Structure and classification of the Stromatoporoidea. – Bull. Amer. Paleontol., 1957, 37, N 164, p. 341-480.
- Galloway J.J., St. Jean J. Ordovician Stromatoporoidea of North America. – Bull. Amer. Paleontol., 1961, 43, N 194. p. 1-89.

Х.Э. Нестор

**ОБ ИЗМЕНЕНИЯХ ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ  
И ПРОДУКТИВНОСТИ РИФОВЫХ ЭКОСИСТЕМ**

В экологии современных организмов центральное место занимают вопросы питания. В палеоэкологических исследованиях этим вопросам до сих пор уделялось мало внимания.

Известно, что экосистемы являются саморегулирующимися биологическими системами, в которых гомеостаз (противостояние изменениям) обеспечивается определенной структурой пищевых взаимоотношений организмов. Поэтому только трофический анализ открывает более глубокую сущность эволюции экосистем геологического прошлого и дает ключ к пониманию групповой эволюции организмов.

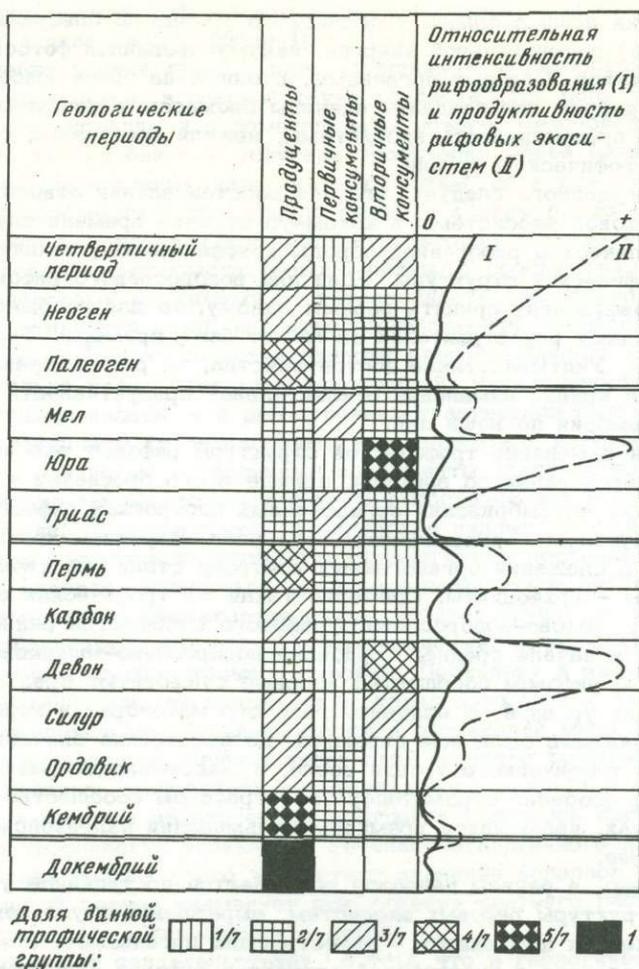
К сожалению, возможности применения трофического анализа на палеонтологическом материале ограничены по двум причинам. Во-первых, в ископаемом состоянии сохраняется лишь небольшая часть первоначального сообщества организмов. Во-вторых, питание современных организмов изучено еще очень неравномерно. В частности, слабо изучена трофология морских донных организмов, наиболее полно представленных в палеонтологическом материале. Поэтому пока при изучении ископаемого материала приходится ограничиваться трофическим анализом не на видовом, а лишь на групповом уровне. Но даже такой грубый подход оказывается весьма полезным для раскрытия некоторых сторон групповой эволюции и пространственного распределения организмов.

В настоящей статье проводится трофическая оценка организмов, участвовавших в разные времена в сложении органогенных построек. Естественно, мы не могли подвергнуть трофическому анализу весь богатый биос рифовых экосистем. Но в этом нет и необходимости, поскольку гомеостаз экосистем обеспечивается пищевыми взаимоотношениями небольшого количества экологических доминантов, которыми в рифовых экосистемах являются рифостроящие (каркасные) организмы и организмы, составляющие их пищу.

Стратиграфическое распространение органогенных построек и изменение группового состава рифостроящих организмов во времени рассматривались в последнее время в ряде работ (Журавлева, Равикович, 1973; Равикович, 1975; Осадчая, Краснов, 1977; Elloy, 1972; Heckel, 1974; Walker, 1974; и др.), послуживших основой для настоящего обзора.

Среди рифостроителей представлены организмы трех различных трофических уровней: продуценты, первичные и вторичные консументы.

Организмами первого трофического уровня — продуцентами — являются донные водоросли, синтезирующие органические вещества из неорганических соединений и аккумулирующие солнечную энергию. Первичные и вторичные консументы, т.е. травоядные и плотоядные организмы в рифовом биосе не отличаются друг от друга столь четко, поскольку рифостроящие беспозвоночные являются сестонофагами, питающимися взвешенными в воде пищевыми частицами: фито- и зоопланктоном и органическим детритом. При этом большая часть из сестонофагов употребляет без выбора как растительную, так и животную пищу. К таким каркасным организмам относятся фильтрующие (губки, археоциаты, рудисты, устрицы), а также ожидающие (мшанки, серпулиды), у которых частицы пищи оседают на щупальцах и затем переносятся в рот. В пище названных сестонофагов все же явно преобладают фитопланктон и растительный детрит, концентрация которых во взвеси всегда значительно превышает концентрацию зоопланктона и животного детрита. Кроме того, у данных организмов отсутствует механизм обездвижения животных микроорганизмов, что уменьшает попадание последних в добычу. Поэтому можно рассматриваемые организмы условно считать представителями второго трофического уровня, основной пищей которых являются фитопланктон и фитодетрит.



Изменения количественных соотношений трофических группировок рифостроящих организмов, интенсивности рифообразования и первичной продуктивности рифовых экосистем в фанерозое

Среди рифостроящих беспозвоночных встречаются, однако, и организмы с дифференцированным питанием, которыми прежде всего считаются кишечнорастворимые, в частности стрекающие. Основной пищей для стрекающих служит зоопланктон, который они ловят щупальцами и обездвиживают стрекательными клетками. Поэтому рифостроящие кишечнорастворимые (различные кораллы, строматопораты, гидрокораллы) являются представителями третьего трофического уровня – уровня вторичных консументов. Современные иглокожие являются также преимущественно плотоядными, что позволяет отнести сидячих иглокожих (цистоидей, криноидей, текоидей), играющих немаловажную роль во многих рифовых сообществах, также к категории вторичных консументов.

В течение фанерозоя количественные соотношения представителей этих трех трофических группировок организмов в рифовых сообществах заметно изменились, как это показано на рис. 1. (На рисунке густота штриховки отражает относительную долю представителей данной трофической группы среди каркасных организмов.)

На этом же рисунке показана эмпирическая кривая изменения относительной интенсивности рифообразования в геологической истории Земли. Оказывается, что одна интенсивность рифообразования, оцениваемая по общей массе рифогенной породы, еще не показывает действительной первичной продуктивности рифовой экосистемы. Известно, что в пищевой цепи в каждом очередном

переносе энергии пищи с одного трофического уровня на следующий большая часть (80–90%) потенциальной энергии, аккумулированной фотосинтезом в растениях, теряется. Поэтому организмы, стоящие на более высоком трофическом уровне, требуют для создания единицы биомассы в несколько раз большую первичную продуктивность экосистемы, нежели организмы, стоящие на более низком трофическом уровне.

Из вышеприведенного следует, что для восстановления относительной продуктивности рифовой экосистемы в каком-то отрезке времени следует умножить общее количество рифогенной породы коэффициентом, величина которого зависит от трофической структуры. Если для водорослевого рифового сообщества данный коэффициент принять равным одному, то для сообщества, состоящего из травоядных рифостроителей он может быть примерно 4–5, для плотоядных – 15–25. Учитывая такие обстоятельства, на рис. 1 приведена также приблизительная кривая изменения относительной продуктивности рифовой экосистемы с докембрия по наши дни.

Прослеживая изменение трофической структуры рифовых экосистем и интенсивность рифообразования во времени, прежде всего бросается в глаза то, что в древнейших докембрийских органогенных постройках рифообразователями были одни продуценты – синезеленые водоросли. В раннем кембрии наряду с водорослями в сложении органогенных построек стали участвовать первичные консументы – археоциаты. Примерно такая же трофическая структура сохраняется еще у губково-водорослевого рифового сообщества раннего ордовика. В появившемся в начале среднего ордовика водорослево-мшанково-кораллово-строматопоровом рифовом сообществе впервые существуют представители всех трех трофических уровней. В ордовике роль строматопорат и кораллов среди каркасных организмов была еще скромной, но постепенно значение представителей третьего трофического уровня росло, и максимальное развитие получают плотоядные, особенно строматопораты, в рифовом сообществе в живетском и франском веках, являющихся временем кульминации палеозойского рифообразования вообще.

Следовательно, в раннем палеозое наблюдается постепенное усложнение трофической структуры рифовых экосистем, выраженное в удлинении пищевых цепей экологических доминантов – рифостроящих организмов, а затем в течение среднего палеозоя в трофической структуре рифовой экосистемы постепенно растет значение трофически наиболее развитых элементов – организмов третьего трофического уровня (рис. 1).

Отмеченное усложнение трофической структуры рифовых экосистем, связанное замещением одночленных пищевых цепей более длинными, свидетельствует о постоянном росте первичной продуктивности рифовых экосистем.

В конце девона–начале карбона произошел упадок среднепалеозойского кораллово-строматопорового рифового сообщества. Многие представители трофически наиболее развитых групп рифовой фауны (строматопорат, гелиолитид, табулят) вымерли. Значительно упала общая интенсивность рифообразования. Каменноугольный период знаменует существенную перестройку рифовых экосистем: существовал ряд малоустойчивых рифовых сообществ. В одних постройках господствовали мшанки, в других – водоросли, в третьих – осадок связывали криноидеи. Реже встречаются в карбоне небольшие коралловые и хетидовые постройки. Итак, среди рифостроящих организмов карбона намечаются представители всех основных трофических группировок без четкого преобладания одной или другой из них. Это в свою очередь подчеркивает упадок первичной продуктивности карбоновой рифовой экосистемы по сравнению с девонской (см. рис. 1).

В перми снова заметно увеличивается интенсивность рифообразования, но это происходило прежде всего за счет организмов первого (тубифитусовые водоросли) и второго (мшанки, сфинктозон, фузулиниды) трофических уровней. Представители третьего трофического уровня (четырёхлучевые кораллы, криноидеи) имели второстепенное значение, выступая в роли рифолюбков. Поэтому, несмотря на довольно интенсивное рифообразование, придется полагать, что

первичная продуктивность рифовой экосистемы в перми заметно уступала ее продуктивности в девонском периоде (рис. 1).

Триас, особенно ранний триас – один из минимумов рифообразования. Начиная со среднего триаса в рифовой фауне возрастающую роль начинали играть мадрепоровые кораллы и строматопораты нового, мезозойского цикла развития. До конца триаса они еще уступали трофически менее развитым сифоновым водорослям, сфинктозоям, известковым губкам, но в юре руководящая роль в рифовых сообществах уже прочно перешла к этим представителям вторичных консументов, и поздняя юра знаменует второй – мезозойский максимум развития кораллово–строматопорового рифового сообщества, близкий средне- и верхнедевонскому максимуму по интенсивности рифообразования, а по первичной продуктивности даже, вероятно, превышающий последнее (рис. 1). Следующий, меловой период по интенсивности рифообразования и трофической структуре несколько напоминает каменноугольный. Интенсивность рифообразования заметно уменьшилась, а в рифостроении участвовали почти с одинаковым успехом продуценты (соленопоровые и кораллиновые водоросли), первичные консументы (рудисты) и вторичные консументы (склерактинии и строматопораты). В конце мела некоторые группы рифостроителей (рудисты, строматопораты) вымерли. В связи с этим в палеогене падает интенсивность рифообразования и уменьшается разнообразие органогенных построек. В трофической структуре рифовой экосистемы преобладающими стали литотамниевые водоросли. В неогене прослеживается опять большое групповое разнообразие рифостроящих организмов: встречаются водорослевые, водорослево–фораминиферовые, мшанковые, серпулитовые постройки. Поскольку в это время началось уже образование многих современных коралловых рифов, то среди рифообразующих организмов представлены почти в одинаковой мере все три основных трофические группы, причем организмы третьего трофического уровня доминируют в рифовых сооружениях экваториального пояса, в то время как в более высоких широтах органогенные постройки слагались организмами первого и второго трофических уровней. В течение четвертичного периода в рифовых сообществах больше всего возрастает значение кораллов и гидрокораллов, и современный период знаменует приближение третьего расцвета трофически наиболее развитых – коралловых – рифов.

Приведенный обзор свидетельствует о том, что в геологической истории Земли повторно изменялись интенсивность рифообразования и трофическая структура рифовых сообществ, которые являются показателями первичной продуктивности рифовых экосистем.

Рис. 1 показывает, что в течение фанерозоя трижды достигло максимума развитие коралловых или кораллово–строматопоровых рифов, которым соответствуют резкие пики на кривых интенсивности рифообразования и первичной продуктивности рифовых экосистем. Первый из этих максимумов приходится на конец среднего и начало верхнего девона, второму соответствует верхняя юра, а третьим можно считать современный период. Эти максимумы якобы завершают три крупных цикла рифообразования. В начале цикла интенсивность рифообразования была сравнительно низкой, а среди рифостроителей преобладали организмы первого и второго трофических уровней (водоросли, фитофаги). Затем наблюдается постепенное увеличение интенсивности рифообразования, и в то же время среди рифостроителей все большее и большее значение приобретают представители третьего трофического уровня (зоофаги). После достижения кульминации развития кораллового или кораллово–строматопорового рифового сообщества следует сравнительно резкий упадок интенсивности рифообразования и заметная перестройка трофической структуры рифового сообщества, вводящих новый крупный цикл рифообразования. (Кроме крупных циклов, при подробном рассмотрении выделяются многочисленные более мелкие.)

Выше уже отмечалось, что изменения интенсивности рифообразования и трофической структуры непосредственно отражают колебания первичной продуктивности рифовых экосистем. Поэтому оказывается, что в течение геологической истории Земли продуктивность шельфовых морей должна была претерпеть

довольно большие изменения, или, другими словами, концентрация питательных (удобрительных) веществ (нитратов, фосфатов, витаминов), а вследствие этого и концентрация фито- и зоопланктона в морской воде должна была заметно колебаться.

Действительно, в последнее время появились исследования, подтверждающие существенные изменения биопродуктивности Мирового океана в геологической истории Земли. Прежде всего следует отметить работу Х. Таппан (Tappan, 1968), указывающую на цикличное изменение разнообразия и численности фитопланктона в морских отложениях различных геологических периодов. Отмеченные ею циклы развития продуктивности фитопланктона в геологическом времени грубо совпадают с теми, которые наблюдаются в развитии рифовой экосистемы.

Колебания биопродуктивности Мирового океана Х. Таппан связывает с изменениями расчлененности рельефа материков и термического градиента Земли. По ее мнению, высокую продуктивность фитопланктона обеспечивает, с одной стороны, интенсивный приток удобрительных веществ с суши, с другой стороны, четко выраженная климатическая зональность, способствующая круговороту азотных и фосфорных соединений в Мировом океане, благодаря наличию донных течений.

Пенепленизацией континентов и уравниванием климатических условий приток и круговорот соединений азота и фосфора в морях сокращается и биопродуктивность начинает падать. Уменьшение пищевых ресурсов прежде всего сказывается на трофически более сложных экосистемах, в которых потери энергии из-за длинных пищевых цепей наибольшие. Рифовые экосистемы в свою очередь подвергаются влиянию уменьшения биопродуктивности сильнее других донных сообществ из-за относительной перенаселенности.

Этим объясняется селективное воздействие убывания первичной продуктивности на различные трофические группы организмов. Поэтому в периоды упадка биопродуктивности морей в рифовом биосе прежде всего уменьшается значение представителей третьего трофического уровня - различных кишечнополостных. Сперва уменьшение пищевых ресурсов сказывается на густоте населенности: кишечнополостные уже не могут самостоятельно создавать каркас органогенных построек. При углублении данного процесса следует уже вымирание целых таксономических групп, как это, например, случилось в позднем палеозое. Рифостроители второго и первого трофических уровней выдерживают значительно большее колебание биопродуктивности и переживают экологические кризисы легче.

Приведенный в настоящей работе материал подтверждает, что пищевые соотношения играют в действительности существенную роль в регулировании не только расселения, но и эволюционного развития организмов, что подчеркивает перспективность трофического анализа в палеонтологии.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Журавлева И.Т., Равикович А.И. Морфология и эволюция органогенных построек. - В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом (поздний докембрий и палеозой Сибири). - Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1973, вып. 169, с. 48-53.
- Осадчая Д.В., Краснов Е.В. Эволюция рифообразующих организмов. - В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом (фауны и организмы). Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1977, вып. 302, с. 113-125.
- Равикович А.И. Стратиграфическая приуроченность органогенных построек и их изменение во времени. - В кн.: Ископаемые органогенные постройки, рифы, методы их изучения. Нефтегазоносность. М.: Наука, 1975, с. 60-62.
- Elloy R. Reflexions sur quelques environnements recifaux du Paleozoique. - Bull. Cent. rech. Pau, 1972, 6, N 1, 105 p.
- Heckel P.H. Carbonate buildups in the geologic record: a review. In: Reefs in time and space. Selected examples from the recent and ancient/Ed. L.F. Laporte. - Soc. Econ. Paleontol. Miner. Spec. Publ., 1974, N 18, p. 90-154.
- Tappan H. Primary production, isotopes, extinction and the atmosphere. - Palaeogeogr. Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1968, 4, N 3, p. 187-1210.
- Walker K.R. Reefs through time: a synoptic review. - In: Principles of benthic community analysis. Univ. Miami, Comp. Sedim. Labor., Sediment. IV, 1974, p. 8, 1-8.20.

## РИФОГЕННЫЕ ПОСТРОЙКИ СИЛУРА-ДЕВОНА САЯНО-АЛТАЙСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ

Среди палеозойских отложений Саяно-Алтайской горной области часто встречаются рифогенные постройки. Размеры последних колеблются от нескольких метров до нескольких десятков метров (обычно первых десятков метров). Слагаются они преимущественно представителями различных целентерат (табулятами, ругозами, строматопороидеями).

Представители других типов беспозвоночных (брахиопод, моллюсков) в рифогенных постройках встречаются, как правило, редко. Положение же встречающихся в рифе раковин брахиопод, гастропод и т.д. и их взаимоотношения с целентератами обычно указывают на то, что попали они в тело рифа после смерти (обрастание раковин головоногих моллюсков, гастропод строматопороидеями наблюдается обычно с одной стороны). В то же время одиночные и колониальные кораллы, реже морские лилии, обрастали строматопорами со всех сторон, что указывает на их совместное обитание. В небольших биостромах, особенно на илистом дне, строматопороидеи часто использовали другие организмы в качестве твердого субстрата (Косарева, 1977).

Наблюдаемую разобщенность расселения различных групп организмов в рифе, а также обилие представителей той или иной группы в определенной части рифогенной постройки можно объяснить тем, что они занимали определенные экологические ниши, поселяясь на более пригодных для их жизни и роста глубинах.

Нами изучались рифогенные тела в районе г. Гурьевска (С-В Салаир): "строматопоровый риф", риф 2-й сопки, в Новосалаиркинском карьере, по рекам Томь-Чумыш, Кара-Чумыш, Чумыш и др.; в районе с. Курья (Рудный Алтай), с. Соловьяха (Горный Алтай) и т.д.

К сожалению, при картировании рифогенных образований среди геологов все еще встречается тенденция "протянуть" подобные образования на какое-то расстояние и обязательно "приурочить" их к уже определенной стратиграфической единице (свите, слою и т.д.). Но довольно часто рифогенные образования представляют собой самостоятельные тела, находящиеся с окружающими их отложениями в сложных взаимоотношениях.

Типичной рифовой постройкой является "соловьяхинский известняк" в Горном Алтае (холмовидная форма, неровные крутые контакты с окружающими породами, наличие в краевых частях битых колоний).

Иногда более древние рифогенные постройки как бы "протыкают" более молодые отложения (район с. Курья, Рудный Алтай). Границы таких образований, вскрытые на небольших участках, можно ошибочно принять за тектонические границы разновозрастных толщ.

В различные этапы развития рифогенной постройки представители определенных групп беспозвоночных являются породо- и рифообразователями в большей или меньшей степени. Так, строматопороидеи не характерны для начальных этапов развития рифовых построек, хотя и могут встречаться там. В первые этапы развития рифогенной постройки главенствующую роль обычно выполняют колониальные ругозы (*Fasciophyllum*, *Loyolophyllum* в рифе карьера Второй сопки у г. Гурьевска) или же табуляты. Но уже в средние этапы развития рифогенной постройки строматопороидеи начинают являться "связующими" организмами. Наиболее характерны строматопороидеи для последних моментов жизни рифогенной постройки, где они являются доминирующими, на что указывал ранее М. Леконт (Lecompte, 1952).

Среди исследователей различных групп беспозвоночных иногда нет единого мнения по поводу возраста той или иной рифогенной постройки и ее взаимоотношения с окружающими породами, и это вполне естественно, так как различные организмы занимают не только отдельные экологические ниши, но и ха-

рактены для определенных моментов жизни рифогенных построек. Тщательный сбор и изучение строматопороидей из различных частей "строматопорового рифа" и рифа карьера Второй сопки у г. Гурьевска показали, что эти рифогенные постройки развивались значительное время. Так, постройка рифа карьера Второй сопки началась частично в салаиркинское время и продолжалась до первых моментов шандинского времени. Еще более длительное время развивался "строматопоровый риф". Его постройка (по данным изучения строматопороидей) началась в подшандинское время и продолжалась в шандинское и мамонтовское время. Более древняя часть этого рифа лежит на уровне нижней части рифовых известняков карьера Второй сопки. Следующая средняя часть рифа имеет более молодой возраст и соответствует положению верхней части рифовых известняков карьера Второй сопки и шандинской свиты. И наконец, отложения верхней части рифа (большая часть рифа) отвечают времени образования мамонтовской свиты. Таким образом, мы имеем случай длительного существования этого рифа. Для выявления более точного взаимоотношения разновозрастных частей рифа необходимо более детальное изучение этих рифовых тел и их взаимоотношений с окружающими породами, а также комплексное изучение остатков другой фауны.

В рифогенных постройках размеры колоний строматопороидей варьируют от небольших до значительных (так в районе с. Курья видимый размер одного из строматопоровых биогермов, состоящего только из представителей двух видов одного и того же рода, достигал более 10 м). Форма колоний строматопороидей бывает различной в зависимости от их места обитания в теле рифа, но чаще это массивные пластинчатые и полусферические колонии. Причем в окраинных частях рифов, где наиболее сказывалось волнение воды, доминируют пластинчатые колонии и более редки полусферические; здесь часты перевернутые и битые колонии строматопороидей, табулят, ругоз. В центральных участках рифов, где мало или почти не сказывались волнения воды, встречаются крупные колонии шаровидной и грушевидной формы с тонкой ножкой, полусферические и цилиндрические колонии. На илистых же грунтах более характерны пластинчатые колонии различной толщины, полусферические колонии с вогнутым основанием (Косарева, 1968, 1977).

В рифовых постройках часто наблюдается "борьба" строматопор с другими беспозвоночными за жизненное пространство, а иногда и между отдельными представителями строматопороидей (Косарева, 1977). Вне пределов рифов подобные явления отмечаются реже. В результате в скелете строматопороидей иногда появляются неспецифические для данного вида образования: утолщение скелетных элементов, сильный изгиб ламин, увеличение или уменьшение высоты межпластинчатого промежутка и т.п., на что нужно обращать особое внимание и учитывать это особенно при выделении новых видов. Появление дополнительных, скелетных образований в колонии помогает выявить филогенетические связи между отдельными родами и даже видами. Последнее особенно важно, так как в отличие от ругоз в колониях строматопороидей в процессе их роста онтогенетические признаки обычно невозможно выявить.

Строматопороидеи преимущественно расселяются на больших глубинах. При увеличении глубин бассейна они уступали первенство другим организмам.

Строматопороидеи, видимо, были весьма чувствительны к изменению солености, но могли часто выносить значительный привнос мути. Рост колоний обычно продолжался после осадения мути, если оставалась незасыпанной хотя бы малая часть колонии (Косарева, 1968, 1977). В одной из рифогенных построек в районе с. Курья (Рудный Алтай) среди чистых известняков встречаются линзы и округлые тела аргиллитов размером до 20 см и мощностью 10-20 см, которые часто перекрываются пластинчатыми колониями строматопороидей. Образоваться в теле рифа они могли, видимо, после привноса мути после штормов и осадения ее в понижениях рифа, что, скорее всего, указывает на близость береговой линии.

Густота размещения рифогенных построек на некоторой площади, как и их размеры, бывает различной в зависимости от конкретных условий данного района.

- Косарева Е.Г. Строматопоридеи нижнего и среднего девона С-В Салаира и Рудного Алтая: Автореф. канд. дис. Томск, 1968.
- Косарева Е.Г. Палеоэкология строматопоридей. — В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. Новосибирск: Наука, 1977, с. 65–69.
- Lecompte M. Les Stromatoporoïdes du dévonien moyen et supérieur du Bassin de Dinant. I—II partie. — Inst. roy. sci. natur. Belg., 1951–1952, Мém. 116–117, p. 359.

УДК 563.6.551.734(470.4)

*Г.П. Батанова, Н.В. Даньшина*

## КОРАЛЛОВО-СТРОМАТОПОРОВО-ВОДОРΟΣЛЕВЫЕ ФРАНСКИЕ РИФЫ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Существующие представления о закономерностях строения палеозойских органогенных построек в Волго-Уральской нефтегазоносной провинции формировались на приуральском материале.

Впервые предположение о наличии рифогенных образований в девонских отложениях в Волгоградском Поволжье высказал В.М. Леонтьев (1960). Позднее органогенные постройки изучались П.А. Карповым (1963), Г.П. Батановой и др. (1975). В итоге выявлены литолого-палеогеографические особенности этих образований, показано их распространение и указаны перспективы нефтегазоносности. В настоящей статье помещены результаты детального анализа литолого-фациальных обстановок и изучения биоценозов в зоне развития франских рифов (рис. 1).

В пределах франского рифового комплекса Нижнего Поволжья наблюдается резкая, происходящая на коротком расстоянии смена фаций — относительно глубоководного шельфа с режимом иловых впадин, органогенных построек и мелководного шельфа с четкой пространственной обособленностью зоны рифов.

Наиболее крупные органогенные постройки прослеживаются по бортам Уметовско-Линевской депрессии, где протяженность полосы рифов составляет 350 км. Рифообразование происходило здесь в рудкинское, семилукское, алатырско-позднефранское время. Более детально изучены алатырско-верхнефранские рифогенные образования.

Алатырско-верхнефранские органогенные постройки приурочены к бортовым уступам Уметовско-Линевской депрессии, которым сопутствуют погребенные разрывные конседиментационные нарушения. Главная особенность развития депрессии — некомпенсированное прогибание в отдельные моменты средне-позднефранского времени, с одновременным ростом вдоль бортов органогенных построек. В уметовско-линевское время прогибание компенсировалось накоплением осадков. Осадконакопление в Уметовско-Линевской депрессии происходило в условиях относительно глубоководной части шельфа с режимом иловых впадин. Алатырско-верхнефранские отложения представлены здесь известняками темно-серыми, микрозернистыми и глинистыми, в различной степени доломитизированными, мергелями окремнелыми и аргиллитами известковистыми, тонкослоистыми с включениями пирита. Среди карбонатных пород прослеживаются прослои небольшой мощности мелкокомковатых известняков. Биоценоз придонных организмов здесь включал фораминиферы, лингулы, пелециподы, остракоды, водоросли. Из планктонных форм встречаются кониконхи и из нектонных — остатки рыб и конодонты. Мощность алатырско-верхнефранских осадков в зоне, сопряженной с рифовым массивом, составляет 261–325 м. Северная и западная границы распространения линевско-уметовских отложений контролируют, как правило, развитие органогенных построек.

Рифовый комплекс осадков имеет сложное строение. Форма рифовых массивов обычно холмообразная. В их составе можно различить породы гребневой

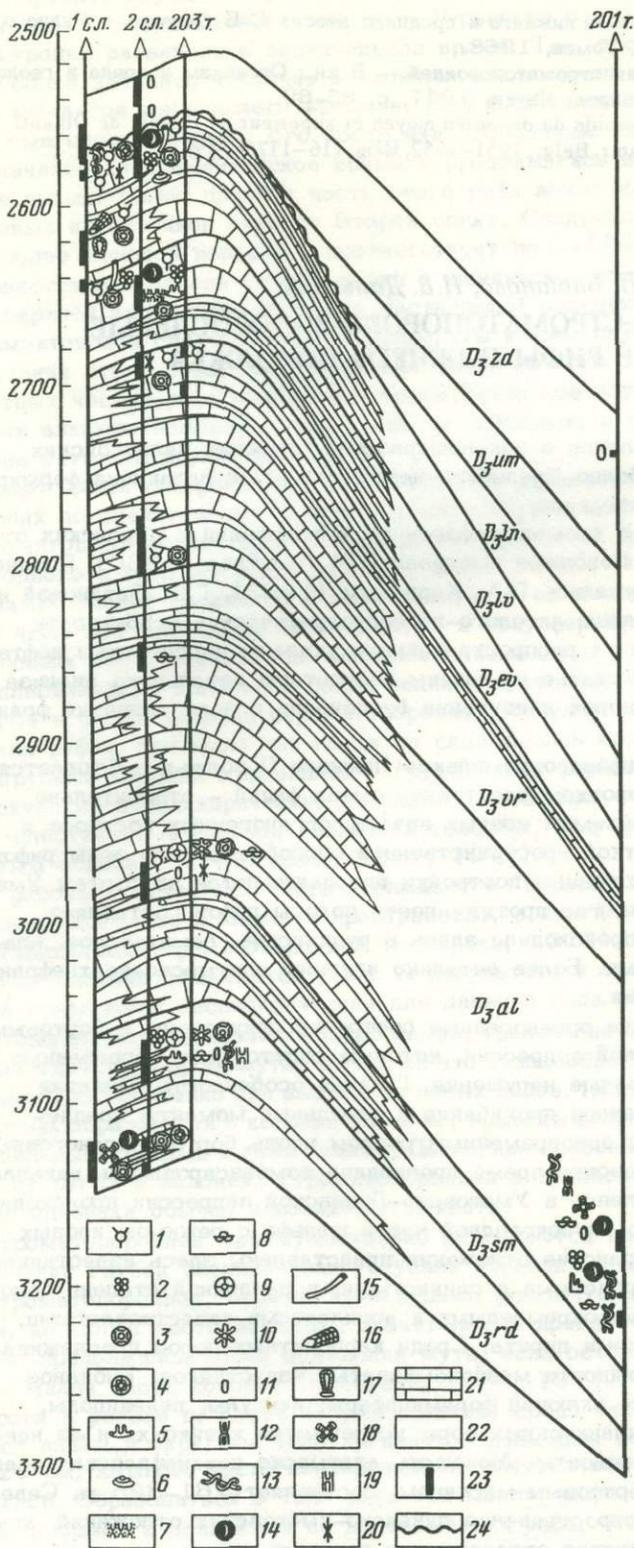


Схема строения Слюсаревского рифового массива и распределение биоценозов

1 - однокамерные фораминиферы; 2 - многокамерные фораминиферы; 3 - Amphipora; 4 - Paramphipora; 5 - табуляты; 6 - гастроподы; 7 - мшанки; 8 - брахиоподы; 9 - криноидеи; 10 - морские ежи; 11 - остракоды; водоросли: 12 - Coactilum; 13 - Girvanella; 14 - Jzhella; 15 - Jssinella; 16 - Solenopora; 17 - Umbrella; 18 - Shuguria; 19 - Nodosinella; 20 - водоросли вообще; 21 - породы-коллекторы; 22 - плотные глинисто-карбонатные породы; 23 - интервалы отбора керн; 24 - поверхность размытия

части рифа, плато, склонов, шлейфов и в атоллоподобных рифах – внутренней лагуны.

В атоллоподобном Коробковско–Моисеевском рифовом массиве органогенные постройки цепочкой по кольцу окаймляют внутреннюю лагуну. Эти рифы расположены по периметру древнего выступа кристаллического фундамента. Наибольшие размеры (5 × 10 км<sup>2</sup>) имеет Ново–Коробковский риф. Мощность алатырско–верхнефранских отложений здесь в гребневой части достигает 543 м, примерно в два раза превышая мощность одновозрастных отложений в прилегающих участках относительно глубоководной части шельфа. Гребневая часть рифа слагается чистыми (содержание глинистого материала 1–2%) светло–серыми обломочными и комковатыми перекристаллизованными известняками с инкрустационным цементом и вторичными крупнозернистыми порово–кавернозными доломитами с гнездами и жеодами вторичного кальцита. Отмечаются многочисленные трещины, “залеченные” кальцитом или частично выполненные нефтью. Плато рифа слагается биогермными, обломочными и органогенно–детритовыми известняками с инкрустационными корками обрастания обломков и органических остатков.

В состав биоценоза в пределах рифа входили фораминиферы, криноидеи, колониальные кораллы, брахиоподы, остракоды и водоросли: Из них каркасными организмами являлись водоросли и кораллы. Сопутствующими организмами, играющими роль в накоплении массы осадка органогенной постройки, были фораминиферы, криноидеи, брахиоподы и остракоды.

Видимо, подобный же тип рифов существовал и по всему периметру атоллоподобного массива – на Западно–Коробковском, Ефимовском, Моисеевском участках. Мощность рифогенных образований на Ефимовском участке составляет 524 м. Меньшую мощность (402–457 м) имеют рифогенные образования на Западно–Коробковском и Моисеевском участках.

Шлейфовые образования органогенных построек Коробковско–Моисеевского массива слагаются чередованием обломочных и детритовых известняков с известняками глинистыми и доломитизированными, содержащими прослой мергелей. В известняках здесь встречаются остатки фораминифер, кораллов, брахиопод, остракод, водорослей. Осадки лагуны слагаются слоистыми органогенно–детритовыми и мелкозернистыми известняками с прослоями доломитов небольшой мощности и известковых аргиллитов с пиритом. Комплекс органических остатков в этих отложениях беднее по сравнению с комплексом органогенных построек. Здесь встречены членики криноидей, спикулы губок, одиночные кораллы, брахиоподы. Мощность этих осадков составляет 330–390 м. Общая площадь этого дифференцированного кольцевого массива равна 24 × 28 км<sup>2</sup>.

Рифогенные образования франского возраста от Ново–Коробковско–Моисеевского сложно построенного рифового массива прослеживаются цепочкой вдоль западного бортового седиментационного уступа Уметовско–Линевской депрессии на север через Котовскую, Мирошниковскую, Слюсаревскую, Матвеевскую, Нижне–Добринскую площади и на юг на Романовскую площадь. Максимальная вскрытая мощность рифогенных образований здесь меньше и не превышает 421 м. Размеры отдельных массивов достигают 3 км в ширину и 7,5 км в длину. На различных рифах отмечается свой, специфичный для данного массива комплекс рифостроящих организмов. Так, Нижне–Добринский массив слагается водорослевыми известняками, состоящими из трубчатых водорослей *Issinella devonica* Reitl., *Nodosinella tatarstanica* Antrop., *Girvanella* sp. Комплекс сопутствующих организмов состоит из фораминифер семейств Caligellidae и Lagenidae (*Tikhinella* sp., *Nodosaria evlanensis* Lip., *Nodosaria micra* Byk., *Geinitzina indigena* Byk., *Frondilina devexis* Byk.), криноидей, морских ежей, брахиопод, остракод.

Породообразующая роль водорослей меняется по разрезу: в алатырских отложениях преобладают *Girvanella* (скв. 21, инт. 2689–2694 м, 2755–2760 м), в ливенских *Issinella* (скв. 21, инт. 2393–2397 м, 2401–2405 м).

Значительную роль в алатырское время как каркасные организмы играли строматопороидеи — *Paramphipora* sp. и *Stromatoporella tortuosa* Yavor. (скв. 21, инт. 2755–2760).

На Матвеевском массиве биогермные известняки сложены в основном цилиндрическими стеблями *Amphipora* и пеностеулом *Stromatopora* (скв. 1, инт. 2613–2622 м). В меньшем количестве здесь отмечаются табуляты *Syringopora* и синезеленые водоросли *Girvanella*, *Litanaia*.

На Слюсаревском рифе рифостроящими организмами являлись строматопороидеи *Amphipora* sp. № 1, *A.* sp. № 2 (скв. 1, инт. 2814–2830 м, 2838–2842 м; скв. 2, инт. 2751–2759 м, 2765–2769 м, 2885–2889 м), *Paramphipora* aff. *tschussovensis* Yavor. (скв. 1, инт. 2762–2766 м). Из водорослей здесь много *Girvanella* aff. *ducii* Weth. (скв. 1, инт. 2762–2766 м), встречающихся в виде дерновиков и желваков, *Jzhella nubiformis* Antr. (скв. 2, инт. 2751–2759 м, 2825–2836 м) и *Shuguria flabelliformis* Antrop. (скв. 1, инт. 3322–3336 м). Реже отмечаются *Issinella devonica* Reitl., *Solenopora* sp., *Nodosinella tatarstanica* Antrop. Характерно наличие табулят *Caliopora*, морских ежей, криноидей и многочисленных сфер *Asterosphaera pulchra* Reitl.

Миросиновский рифовый массив сложен биогермными водорослево-строматопоровыми известняками. Основными рифостроящими организмами являлись строматопороидеи *Amphipora* sp., *Paramphipora* sp., *Clatrodiclyon tschusovense* Yavor. и др. (скв. 2, инт. 2689–2696 м, 2696–2699 м). Водоросли представлены *Coactilum stracleni* var. *devonicum* Masl., *Girvanella problematica* Nich. et Ether., *Solenopora* sp. (скв. 2, инт. 2686–2689 м). Они образуют округлые, мелкие *Opcolithii* размером до нескольких миллиметров по обломкам брахиопод, что говорит о подвижном гидродинамическом режиме вод в момент их накопления. Сопутствующими организмами являлись фораминиферы, морские ежи, брахиоподы, остракоды.

На Котовском массиве в органогенных известняках примерно в равном количестве наблюдаются водоросли *Koninckopora* sp., *Jzhella nubiformis* Antr., *Solenopora* sp., *Epiphyton* cf. *buldyricum* Antrop. и строматопороидеи *Amphipora* sp., *Paramphipora* aff. *blokhini* Yavor. (скв. 17, инт. 2590–2596 м, скв. 19, инт. 2588–2591 м, 2596–2609 м). Совместно с ними встречаются табуляты *Thecostegites* aff. *livnensis* Sok., *Syringopora* sp. Сопутствующими организмами, играющими роль в накоплении массы осадка органогенной постройки, были многочисленные толстостенные однокамерные — *Bisphaera malevkensis* Bir., *Parathuramina cushmani* Sul., *P. radiata* Antrop., *Uslonia permira* Antrop. и многокамерные *Caligella borovkensis* Antrop., *Geinitzina devonica* Lip. — фораминиферы, криноидеи, брахиоподы и остракоды.

Кораллово-строматопорово-водорослевое сообщество рифов характеризуется относительным разнообразием и многочисленностью экземпляров. Оно свидетельствует о нормальной солености бассейна, прозрачности воды и небольшой его глубине в полосе рифов. Состав и распределение водорослей по различным фаціальным зонам подтверждают основные положения, высказанные И.А. Антроповым (1967) и Б.И. Чувашовым (1967) об ископаемых водорослях как индикаторах среды обитания.

На севере граница развития рифов сечет Кленовско-Нижне-Добринскую ступень и Линевскую мульду, что связано с положением борта мульды в позднефранское время. В северной части Уметовско-Линевской депрессии вскрыт Западно-Линевский рифовый массив, рост которого продолжался, в отличие от описанных, в линевское время. Мощность алатырско-верхнефранских образований в пределах этого массива достигает максимальной величины — 758 м. Из органических остатков здесь доминируют строматопоры родов *Amphipora* и *Paramphipora* (Западно-Линевская пл., скв. 1, инт. 2100–2114 м). Кроме того, встречаются остатки водорослей *Solenopora* sp., фораминифер, морских ежей, гастропод, брахиопод, остракод и членики криноидей.

По-видимому, со шлейфовыми образованиями органогенных построек на северном борту депрессии, а возможно, и с биостромами, связано развитие комковатых и шламово-детритовых (криноидно-брахиоподовых) известняков с

маломощными прослоями коралловых известняков на Жирновской и Бахметьевской площадях, которые залегают здесь пачками в 4–12 м, 34–44 м и 26–29 м мощности, разделенными перемычками из плотных глинистых и мелкозернистых известняков и мергелей.

Таким образом, органогенные постройки алатырско–верхнефранского рифогенного комплекса широко развиты в прибортовой зоне Уметовско–Линевской депрессии. Они формировались на стыке крупных тектонических элементов и приурочены к сводам или крыльям конседиментационных локальных поднятий, структурным ступеням, выступам. Рифы барьерного типа (Ломовско–Нижне–Добринский участок) характеризуются линейностью, значительной протяженностью и асимметричным строением. Для Коробковско–Моисеевского атоллоподобного массива характерно развитие в центральной части лагунных фаций. На северном и северо–восточном бортах депрессии, видимо, также прослеживается цепочка рифов.

Основными рифостроящими организмами являлись строматопоридеи и водоросли, преимущественно синезеленые. Кораллы играли второстепенную роль. Весьма многочисленны и разнообразны в зоне рифов толстостенные раковины фораминифер, что подчеркивает приспособляемость этих организмов к жизни в условиях подвижной водной среды в полосе рифов. Вместе с этим для каждого массива намечаются сообщества организмов с различными избирательными особенностями приспособления к условиям существования, в которых в количественном отношении преобладают различные группы и виды. В целом же для алатырско–верхнефранских рифов характерен относительно небольшой набор рифостроящих организмов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Антропов И.А. Водоросли девона и нижнего карбона (турне) центральной части восточка Русской платформы. – В кн.: Ископаемые водоросли СССР. М.: Наука, 1967, с. 118–124.
- Батанова Г.П. и др. Закономерности распространения девонских рифов и типы нефтегазоносных ловушек на площадях Волгоградской области. – В кн.: Геология и разработка глубокозалегающих залежей нефти. Волгоград: Нижн.–Волж. кн. изд-во, 1975, с. 24–29.
- Карпов П.А. К палеогеографии времени образования верхнедевонских пористых и кавернозных пород Волгоградской области. – Докл. АН СССР, 1963, 149, № 1, с. 158–161.
- Леонтьев В.М. Возможность обнаружения рифов в карбонатной толще франского яруса северной части Сталинградской области. – Геология нефти и газа, 1960, 10, с. 13–17.
- Чувашев Б.И. Водоросли девона, карбона и нижней перми среднего и южного Урала, их экология и стратиграфическое значение. – В кн.: Ископаемые водоросли СССР. М.: Наука, 1967, с. 125–130.

УДК 563.713+563.671

*О.В. Богдавленская, Ф.Е. Янет*

### ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ СТРОМАТОПОРАТ И ТАБУЛЯТ ПАЛЕОЗОЯ (на примере Урала)

Строматопорат и табулят объединяют универсальная колониальность, формы колоний и роста, общность среды обитания. Авторы настоящей статьи пытаются конкретизировать особенности развития строматопорат и табулят в палеозое Урала; показать связь распространения этих групп с основными рубежами развития Уральской геосинклинали, заложение которой началось в раннем палеозое. В раннем и среднем палеозое Уральская геосинклиналь характеризовалась наличием двух субмеридиональных прогибов во внешней и внутренней зонах. В раннем ордовике в области западноуральского прогиба, о котором в

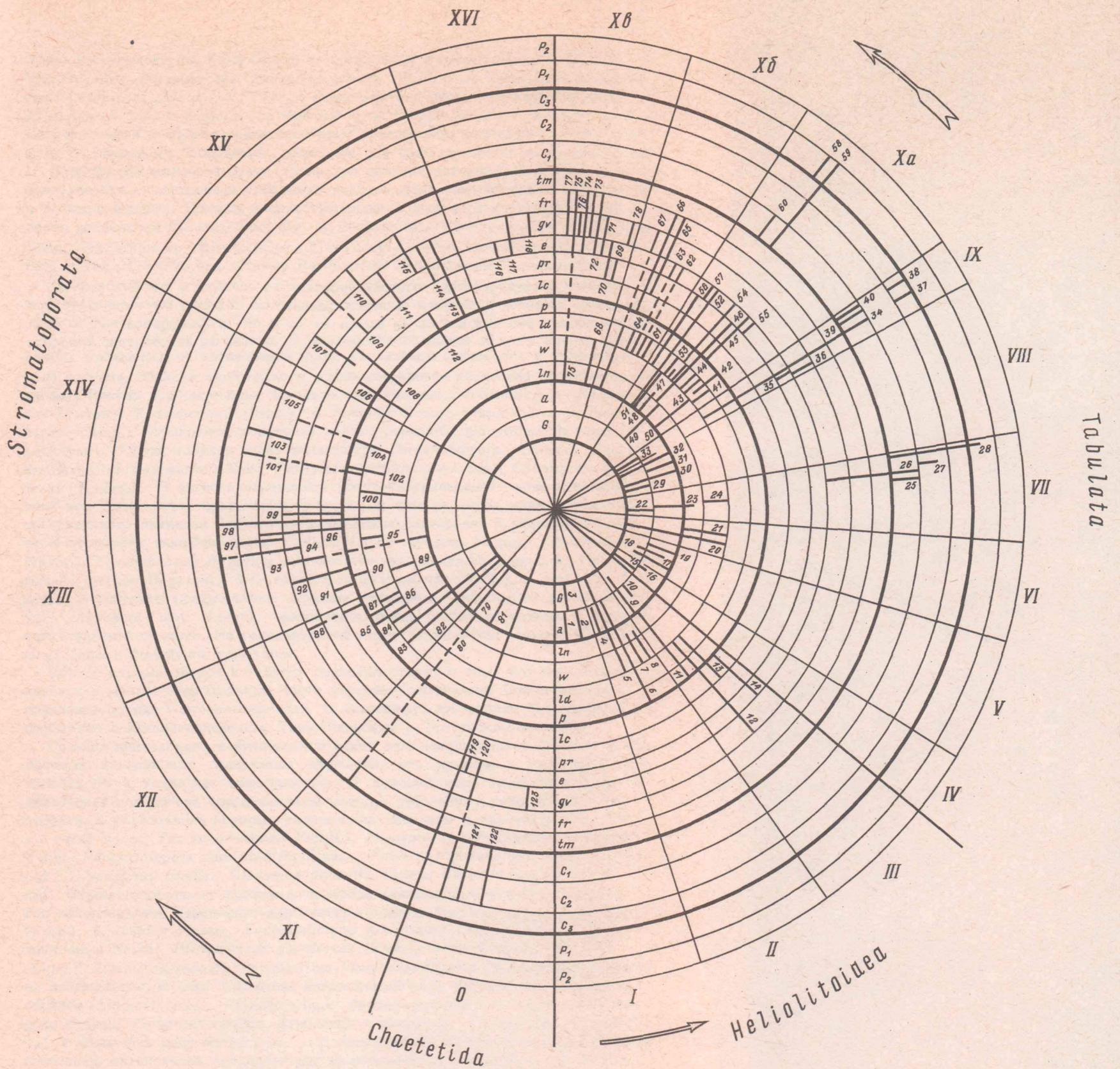
дальнейшем изложении будет идти речь, накапливались мощные кластические толщи (конгломераты, гравелиты, песчаники). К концу раннего ордовика суша была уже значительно синевелирована и глубина прогиба увеличилась. Среднеордовикская трансгрессия привела к образованию морского бассейна с карбонатным режимом осадконакопления, в котором в начале кародака появились древнейшие табуляты из отрядов Sarcinulida (*Calapoezia canadensis* Bill.) и Lichenariida (*Lichenaria simplex* (Bassl.)) вместе с гелиолитоидеями из отрядов Heliolitida (*Cyrtophyllum* sp.) и Proporida (*Plasmoporella angusta* Yanet). Строматопораты появились во второй половине среднего кародака. Они немногочисленны и принадлежат двум отрядам — Labechiidae и Clathrodictyida. Совместно с ними ассоциируют Syringoporida (*Syringoporus* sp.), Tetradiida (*Rhabdotetradium povellense* Bassler, *Paratetradium mangaseicum* (Sok.), Halysitida (*Catenipora tarejaensis* Zhizh.). Среди геолитоидей появляются Protaraeida (*Picholitus* sp.). Присутствие клатродиктиид свидетельствует о связи Уральского бассейна с Алтайским, возможно, и с более южными бассейнами, где также были обнаружены клатродиктииды, лабехииды и сопутствующие им Anthozoa, которые были обычными обитателями Тунгусского и Американского морей. В позднем ордовике (поздний кародак и ашгилл) на Урале суша была почти полностью денудирована, и в Уральском море отлагались исключительно карбонатные осадки; с ними связаны *Cystostroma concinnum* (Ivanov), *Stromatocerium definitum* (Ivanov), *Clathrodictyon microundulatum* Nestor. Этот комплекс представлен родами, широко распространенными в Палеобалтийском, Тунгусском и Североамериканском морях. В ашгиллии происходит обновление комплексов табулят и гелиолитоидей на уровне родов, семейств, отрядов. Вновь появляются *Sarcinula*, *Uralopora*, *Lyopora* (Sarcinulida), *Phytopsis* (Tetradiida), *Esthonia*, *Pragnellia* (Protaraeida), *Acdalopora*, *Propora* (Proporida), а также Favositida (*Palaeofavosites*) и Auloporida (*Fletcheriella*). Как строматопораты, так и табуляты подтверждают связь Уральского бассейна с Американским через пространства Арктики и Сибири.

Рассматривая ордовикский комплекс строматопорат в целом, можно отметить, что для него характерно развитие цистозных элементов (Labechiidae) и первое появление инфлекссионных элементов (Clathrodictyida) (рис. 1).

Ордовикским строматопоратам присуща слабая дифференциация ценосарка, что сближает их с ордовикскими гелиолитоидеями отряда Protaraeida. Последние характеризуются слабым обособлением зоидных трубок при отсутствии горизонтальных скелетных элементов (*Esthonia*, *Pragnellia*). Пользующиеся значительным распространением пропориды характеризуются пузырчатой ретикулярной тканью, среди которой иногда имеются трабекулярные столбики, что позволяет сближать пропорид (*Acdalopora*, *Plasmoporella*, *Propora*) с лабехиидами. Ордовикский период в развитии строматопорат и табулят характеризуется максимальными темпами эволюции: в течение ордовика появляются все отряды табулят и гелиолитоидей, два отряда строматопорат; вымирают полностью Sarcinulida, Lichenariida, Tetradiida, Protaraeida, в составе Labechiida вымирают Aulaceratidae и Stromatoceriidae.

В процессе развития Уральской геосинклинали в конце ордовика и начале силура произошло расчленение первичного геосинклинали прогиба на две зоны — внешнюю, миогеосинклиналию (западный склон Урала, Новая Земля, Вайгач) и внутреннюю, эвгеосинклиналию (восточный склон Урала). Для западноуральской зоны характерны терригенно-карбонатные разрезы, в восточноуральской зоне преобладают вулканогенные отложения, карбонатные разрезы занимают явно подчиненное положение.

В начале силура морская трансгрессия достигла наибольшего распространения. Лландоверийские отложения Уральского миогеосинклинали бассейна представлены глинистыми слоистыми доломитизированными известняками с *Labechia venusta* (Yavor.), *Clathrodictyon lennuki* Nestor, *Stelodictyon prodigiale* Bogoyavl., *Plestostroma necopinatum* V.Khalf. Наряду с Labechiida и Clathrodictyida здесь отмечается первое появление Actinostromatida (*Plectostroma*). В составе Favositidae появляются *Multisolenia*, *Mesofavosites*, *Favosites*. Осо-



Развитие цистозных и инфлекссионных элементов у строматопорат

HELIOLITOIDEA. I. PROTARAEIDA. Coccoseiidae: 1 - *Esthonia*; 2 - *Pragnellia*; Pycnolithidae; *Pycnolithus* (3). II. PROPORIDA. Proporidae: 4 - *Acdalopora*; 5 - *Plasmoporella*; 6 - *Propora*; 7 - *Thaumtolites*; 8 - *Diploëpora*. III. HELIOLITIDA. Cyrtophyllidae: 9 *Cyrtophyllum*. Heliolitidae: 10 - *Wormsipora*; 11 - *Helioplasmolites*; 12 - *Heliolites*; 13 - *Pachyhelioplasma*; 14 - *Pachycanalicula*.

TABULATA. IV. LICHENARIIDA. Lichenariidae: 15 - *Lichenaria*; 16 - *Eofletcheria*. V. TETRADIIDA. Tetradiidae: 17 - *Rhabdotetradium*; 18 - *Paratetradium*; 19 - *Phytopsis*. VI. HALYSITIDAE. Halysitidae: 20 - *Catenipora*; 21 - *Halysites*. VII. AULOPORIDA. Fletcheriidae: 22 - *Fletcheriella*; 23 - *Fletcheria*; Aulocystidae: 24 - *Aulocystella*; 25 - *Remešia*. Auloporidae: 26 - *Aulopora*; Sinoporidae: 27 - *Sinopora*; Moniloporidae: 28 - *Cladochonus*. VIII. SARCINULIDA. Syringophyllidae: 29 - *Uralopora*; 30 - *Sarcinula*; Lyoporidae: 31 - *Lyopora*; 32 - *Calapocia*. IX. SYRINGOPORIDA. Syringoporidae: 33 - *Syringoporinus*; 34 - *Syringopora*; 35 - *Armalites*; 36 - *Thecostegites*; 37 - *Neosyringopora*. Multithecoporidae: 38 - *Multithecopora*; 39 - *Neomultithecopora*; Tetraporellidae: 40 - *Tetraporinus*. X. FAVOSITIDA. Xa. FAVOSITINA. Theciidae: 41 - *Antherolites*; 42 - *Thecia*; 43 - *Angopora*; 44 - *Romingerella*; 45 - *Corolites*. Parastriatorporidae: 46 - *Palaeocorolites*; 47 - *Laceripora*; 48 - *Parastriatorpora*. Favositidae: 49 - *Palaeofavosites*; 50 - *Multisolenia*; 51 - *Mesofavosites*; 52 - *Favosites*; 53 - *Issolites*; 54 - *Riphaeolites*; 55 - *Pachyfavosites*; 56 - *Squameofavosites*; 57 - *Emmonsia*; 58 - *Pseudofavosites*. Micheliniidae: 59 - *Michelina*. Syringolitidae: 60 - *Roemeripora*. Xb. THAMNOPORINA. Pachyporidae: 61 - *Pachypora*; 62 - *Striatorpora*; 63 - *Cladopora*; 64 - *Barrandeolites*; 65 - *Gracilopora*; 66 - *Thamnopora*. Trachyporidae: 67 - *Trachypora*. Xc. ALVEOLITINA. Alveolitidae: 68 - *Subalveolites*; 69 - *Rudakites*; 70 - *Oculipora*; 71 - *Caliopora*; 72 - *Alveolites*; 73 - *Crassialveolites*; 74 - *Alveolitella*. Coenitidae: 75 - *Coenites*; 76 - *Placocoenites*; 77 - *Scoliopora*; 78 - *Tyrganolites*.

STROMATOPORATA. XI. LABECHIIDA. Aulaceratidae: 79 - *Cystostroma*. Labechiidae: 80 - *Labechia*. Stromatoceriidae: 81 - *Stromatocerium*. XII. CLATHRODICTYIDA. Clathrodictyidae: 82 - *Clathrodictyon*; 83 - *Ecclimadictyon*; 84 - *Stelodictyon*; 85 - *Clathrodictyella*. Plexodictyidae: 86 - *Plexodictyon*. Actinodictyidae: 87 - *Actinodictyon*. Coenellostromatidae: 88 - *Coenellostroma*. XIII. ACTINOSTROMATIDA. Pseudolabechiidae: 89 - *Pseudolabechia*; Densastromatidae: 90 - *Densastroma*; 91 - *Auroriina*; 92 - *Lamellistroma*. Actinostromatidae: 93 - *Plectostroma*; 94 - *Actinostroma*; 95 - *Trigonostroma*; 96 - *Bullatella*; 97 - *Bifariostroma*; 98 - *Stellopora*; 99 - *Atelotictyon*. XIV. GERONOSTROMATIDA. Geronostromatidae: 100 - *Geronodictyon*; 101 - *Geronostroma*; 102 - *Praeidiostroma*; 103 - *Novitapora*. Simplexodictyidae: 104 - *Simplexodictyon*. Tienodictyidae: 105 - *Tyenodictyon*. XV. SYRINGOSTROMATIDA. Actinostromellidae: 106 - *Syringostromella*; 107 - *Parallelopora*. Parallelostromatidae: 108 - *Parallelostroma*. Clathrocoilonidae: 109 - *Clathrocoilona*; 110 - *Trupetostroma*. Hermatostromatidae: 111 - *Flexiostroma*; 112 - *Amnestostroma*; 113 - *Columnostroma*; 114 - *Idiostroma-Dendrostroma*; 115 - *Stachyodes*. XVI. STROMATOPORIDA. 116 - *Stromatopora*; 117 - *Ferestromatopora*. XVII. ORDO INCERTAE. Amphiporidae: 118 - *Amphipora*.

CHAETETIDA. Chaetetidae: 119 - *Litophyllum*; 120 - *Chaetetes*; 121 - *Chaetetella*; 122 - *Chaetetipora*. Pachytecidae: 123 - *Pachytheca*

бенно распространены *Palaeofavosites mirus* Sok., *Multisolenia tortuosa* Fritz, *Mesofavosites obliquus* Sok., *Favosites favosus* Goldf., из Halysitidae встречаются *Catenipora gothlandica* Yabe и представители вновь появившегося рода *Halysites* (*H. junior* Klaam.), из Prororidae — *Propora conferta* M.—Edw. et H. Перечисленный комплекс свидетельствует о свободном сообщении Уральского моря со смежными бассейнами, поскольку все роды являются космополитными.

В эвгеосинклинальной части Урала при наличии интенсивной вулканической деятельности существовали небольшие участки моря, заселявшиеся табулятами и гелиолитоидеями. Помимо распространенных в миогеосинклинальной зоне, здесь появляются Parastriatorpidae и Pachyporidae: *Palaeocorolites stelliformis* Yanet, *Trachypora* sp., Alveolitidae и Coenitidae: *Subalveolites spinotuberculatus* Sok. et Tes., *Coenites* sp., а также Heliolitidae: *Helioplasmolites parvus* Yanet.

Венлокский век в отличие от лландоверийского характеризуется относительной стабильностью морских бассейнов, основные очертания которых сохранились от лландоверийского. Но в то же время на венлокский век падает начало всеобщей силурийской регрессии. В миогеосинклинальной области начало регрессии проявилось в образовании толщ песчаников аркозового и полимиктового состава, области карбонатного осадконакопления несколько сместились к западу. Состав строматопорат довольно однообразен: *Ecclimadictyon nikiforovae* (Yavor.), *E. tschernovi* (Riab.), *E. robustum* Nestor, *Simplexodictyon kyssuniense* (Riab.). Отмечается появление нового отряда Geronostromatida (*Simplexodictyon*). Среди табуляты вновь появляются: *Parastriatorpora rhizoides* Sok., *Mesofavosites fleximurinus* Sok., *Favosites multicarinatus* Sok., *Catenipora anikeevi* (Tchem.). В эвгеосинклинальной (Восточноуральской) зоне в венлокский век усиливаются проявления вулканизма; тем не менее даже в условиях значительного привноса тонкого вулканогенного материала в морской бассейн строматопораты многочисленны: *Ecclimadictyon robustum* Nestor, *E. nikiforovae* (Yavor.), *E. explanatum* Bogoyavl., *Pseudolabechia pavdensis* Bogoyavl., *Geronodictyon incisum* Bogoyavl., *Simplexodictyon kyssuniense* (Riab.), *S. peperum* Bogoyavl., табуляты представлены первыми тецидами (*Antherolites* aff. *septosus* Sok., *Angopora vera* Yanet), фавозитиды очень близки известным в миогеосинклинальной области. Из гелиолитоидей вновь появляются *Thaumatolites uralicus* Yanet и *Diplopora bona* Yanet.

Состав строматопорат и табуляты свидетельствует о том, что эвгеосинклинальная и миогеосинклинальные части бассейна сообщались (одновременное появление отряда Geronostromatida), по-видимому, достаточно свободным было сообщение с Южноевропейским, Тянь-Шаньским и Тунгусским морями.

Граница венлокского и лудловского веков отмечается значительными проявлениями каледонских складчатых движений, что привело в Уральской геосинклинали к усилению трансгрессий. В краевой зоне Уральского моря в лудловский век начали формироваться мощные рифогенные водорослевые постройки, в образовании которых участвовали табуляты и гелиолитоидеи: *Thecia picta* Yanet, *Th. swindemiana* (Goldf.), *Angopora* sp., *Pachylites monstratus* Yanet, *Parastriatorpora commutabilis* Klaam., *Favosites pseudoforbesei muratsiensis* Sok., *F. ramiferus* Chekh., *Gladopora pubentis* Yanet., *Helioplasmolites bonus* Yanet. Строматопораты по-прежнему заселяли мелководные участки бассейна, где накапливались терригенно-карбонатные осадки: *Simplexodictyon kyssuniense* (Riab.), *S. simplex* Nestor, *Ecclimadictyon nikiforovae* (Yavor.), *Clathrodiction mohicanum* Nestor, *Plexodictyon savaliense* (Riab.), *Actinodictyon flexibilis* (Less.), *A. mica* Bogoyavl., *Densastroma himmestum* (Riab.). Обновление комплекса наблюдается за счет появления новых семейств в составе уже известных отрядов (Actinodictyidae, Plexodictyidae, Densastromatidae), за счет увеличения роли тецид, парастриаторпид, фавозитид и пахипорид (*Favositina*, *Thamnoporina*) и появления рода *Syringopora*. Во внутренней геосинклинальной зоне продолжалась интенсивная вулканическая деятельность и накопление разнообразных по составу осадков, среди которых значительную роль играют карбонатные отложения, в том числе и рифовые постройки. В рифогенных разрезах строматопораты представлены: *Ecclimadictyon robustum* Nestor, *Stelodictyon iniquum* Bo-

goyavl. *S. crassum* Bogoyavl., *Simplexodictyon kyssuniense* (Riab.), *S. perperum* Bogoyavl., *Plexodictyon latilaminatum* Bogoyavl., *Syringostromella elegestica* (Riab.). Среди табулят известны: *Thecia picta* Yanet, *Angopora* (?) *dubia* Yanet, *Pachylites monstratus* Yanet, *Parastriatopora vetusta* Yanet, *Favosites pseudoforbesei muratsiensis* Sok., *F. sulcatus* Tchern., *F. effusus* Klaam., *E. ramiferus* Chekh., *Issolites fallax* Yanet, *Striatopora* sp., *Aulocystella* sp. Из гелиолитоидей установлены: *Helioplasmodites interruptus* Yanet, *Haliolites decipiens* М'Сой. В межрифовых фациях присутствуют: *Clathrodiclyella crassa* Bogoyavl., *C. magna* Bogoyavl., *C. contorta* Bogoyavl., *C. turkestanica* (Less.), *Praeidiostroma praecox* Bogoyavl., *Amnestostroma fedorovi* (Yavor.), *Plexodictyon savaliense* (Riab.), *Parastriatopora vetusta solita* Yanet, *Favosites ramiferus* Chekh., *Striatopora* sp., *Helioplasmodites bonus* Yanet.

Обновление лудловского комплекса происходит за счет новых родов в известных семействах (*Stelodictyon*, *Clathrodiclyella*, *Antherolites*, *Thecia*, *Romingerella*, *Issolites*), новых семейств в известных отрядах (*Plexodictyidae*, *Pachyporidae*); впервые в комплексе строматопорат появляется новое семейство *Actinostromellidae*. Комплекс лудловских строматопорат и табулят внутренней зоны Уральского бассейна отличается от комплекса внешней зоны. Очевидно, связь между ними была затруднена, особенно в межрифогенных участках, что можно связать с проявлением лудловской регрессии. Несмотря на проявление этой регрессии, связь между внутренней и внешней зонами Уральского моря, по-видимому, не утрачивалась окончательно и осуществлялась через рифовые области. По всей вероятности, осуществлялась и связь со смежными морями. Пржидольский век ознаменовался обширной регрессией, которая осушила огромные платформенные пространства. На Урале морской бассейн сохранился почти в тех же границах, что и в лудлове. Во внешней зоне бассейна накапливались терригенно-карбонатные осадки, с которыми связаны *Clathrodiclyella retroata* Bogoyavl., *Plexodictyon vaigatschense* (Yavor.), *Gerronostroma concentricum* Yavor., *Parallelostroma tuberculatum* Yavor., *Parastriatopora uralica* Chekh., *Favosites pseudoforbesei ohesaarensis* Klaam., *F. finitimus* Yanet, *F. favositiformis* Hølt., *Riphaeolites tchernovi* Barsk., *Squameofavosites thetidis* Chekh., *Sq. rusanovi* Tchern. Во внутренней зоне строматопораты и табуляты присутствуют как в терригенно-карбонатных прибрежных отложениях, так и в рифогенных постройках. Эврифациальными являются *Gerronostroma concentricum* (Yavor.), *C. magnificum* Bogoyavl., *Plexodictyon savaliense* (Riab.), *Stellopora grandessa* Bogoyavl., *Favosites finitimus* Yanet, *Squameofavosites thetidis* Chekh. С терригенно-карбонатными отложениями связаны *Stellopora rara* Bogoyavl., *S. raritatis* Bogoyavl., *Clathrodiclyella mica* Bogoyavl., *Parallelostroma parvum* Bogoyavl., *Densastroma podolicum* Bogoyavl., *Riphaeolites tchernovi* Barsk., *Squameofavosites etkychuensis* Chekh., *Sq. rusanovi* Tchern. Как во внешней, так и во внутренней зонах бассейна обновление комплексов произошло в основном на видовом уровне. Более ошутимо обновление комплекса во внутренней зоне, но оно произошло в основном за счет тех родов (*Densastroma*, *Parallelostroma*, *Squameofavosites*), которые впервые появились в Уральском бассейне в пржидольском веке, а в Палеобалтийском море, в Подольском проливе и в Тянь-Шаньском море они существовали в лудлове. Это, на наш взгляд, свидетельствует о затрудненных связях Уральского бассейна в пржидоле со смежными акваториями. Эндемичность Уральскому бассейну придает широкое распространение *Gerronostroma* и *Riphaeolites*.

Силурийские строматопораты и табуляты на Урале многочисленны и разнообразны, они были обитателями прибрежных терригенно-карбонатных и рифогенных отложений. Для силурийского комплекса характерно распространение клатродикциид (от лландовери до пржидола), сокращение лабехид (лландовери), появление первых актиностроматид (лландовери-пржидол), герроностроматид (венлок-пржидол) и сирингостроматид (лудлов-пржидол), расцвет отряда *Favositida*, представленного всеми подотрядами и большим количеством семейств, расцвет и вымирание хализитид, присутствие однообразных сирингопорид и аулопорид, вымирание последних пропорид. К началу девонского периода завершился каледонский орогенез, возникли новые горные сооружения, способствующие

шие дальнейшему обособлению морских бассейнов, начавшемуся еще в пржидоле. На Урале вследствие региональных поднятий морской бассейн сократился как во внутренней, так и во внешней зонах. Вдоль западного склона Урала отлагались карбонатные, карбонатно-терригенные осадки мелководной части шельфа с *Parallelostroma multiplexum* Bogoyavl., *Stellopora intexta* Yavor., *Favosites kozlowskii* (Sok.), *F. polaris* Chekh., *Thamnopora faceta* Yanet, *Cladopora atuosa* Yanet. Сокращение внутренней части Уральского моря проявилось в заложении целой серии разломов, с которыми связаны излияния андезит-базальтовых лав. Предполагается, что эти части бассейна были наиболее глубоководными. Строматопораты и табуляты и в этих условиях остаются обитателями мелководной части бассейна. При затухании вулканической деятельности они обитали на склонах вулканов в обстановке накопления обломочных толщ (*Parallelostroma multiplexum* Bogoyavl., *Thamnopora faceta* Yanet, *Parastriatopora fallacis* Yanet). Кроме того, они по-прежнему являлись обитателями прибрежных зон, где накапливались терригенно-карбонатные осадки (*Parallelostroma multiplexum* Bogoyavl., *P. scabrum* Bogoyavl., *Coenelostroma tabulatum* Bogoyavl., *Amnestostroma fedorovi* Bogoyavl., *Syringostromella zinthenkovi* V. Khalf., *Bullatella tenuis* Bogoyavl., *Stellopora intexta* (Yavor.), *Favosites kozlowskii* (Sok.), *F. polaris* Chekh., *Parastriatopora fallacis* Yanet, *Thamnopora faceta* Yanet, *Th. sarmen-toza* Yanet, *Cladopora actiosa* Yanet), и более удаленных от берега зон шельфа, где продолжалось рифообразование, начавшееся еще в пржидоле (*Parallelostroma multiplexum* Bogoyavl., *P. macilentum* Bogoyavl., *Columnostroma grandivesiculosum* Bogoyavl.). Табуляты рифогенной области выделяются большим разнообразием фавозитид: *Favosites schirictensis* Chekh., *F. intricatus* Barr., *Squameofavosites bohemicus* Ро́ста.

Изменение состава строматопорат и табулят в основании раннего девона проявляется: 1) в появлении новых видов в составе родов и семейств, известных в лудлове и пржидоле (*Parallelostroma*, *Syringostromella*, *Parastriatopora*, *Favosites*, *Squameofavosites*, *Riphaeolites*); 2) в появлении новых родов (*Bullatella*, *Thamnopora*, *Cladopora*); 3) в появлении эндемичных семейств (*Coenelostromatidae*). В конце раннедевонской эпохи строматопораты и табуляты обитали в рифогенных постройках. Обновление строматопорат происходило медленно за счет появления эндемиков. Среди табулят весьма характерны: *Palaeocololites effectus* Yanet, *Favosites lucidus* Yanet, *F. preplacentus* Dubat., *Riphaeolites sokolovi* Yanet, *R. obtus* Yanet, *Gracilopora mala* Yanet, *Thamnopora plumosa* Yanet, *Rudakites multiformis* Lel., *Coenites puberulus* Yanet. Начало среднего девона (эйфельский век) ознаменовалось возобновлением морских трансгрессий. Во внешней зоне Уральского моря наряду с мелководными терригенно-карбонатными отложениями со *Stellopora barba* Bogoyavl., *S. analoga* Bogoyavl., *Clathrocoilona abeona* Yavor., *Atelodictyon amygdaloides* Les., *Simplexodictyon vinassi* Bogoyavl. формировались рифогенные постройки, в которых строматопораты и табуляты являлись основными рифообразователями: *Clathrocoilona abeona* Yavor., *Simplexodictyon vinassi* Riab., *Atelodictyon amygdaloides* Lec., *A. incubonum* (Lec.), *Gallowayia rhipheia* Bogoyavl., *Tienodictyon? elegatum* Bogoyavl., *Stellopora propinquus* Bogoyavl., *Flexiostroma sibiricum* (Yavor.), *Favosites goldfussi* Orb., *F. saginatus* Lec., *F. waganensis* Yanet, *F. bijaensis* Sok., *F. jaivaensis* Sok., *Gracilopora vermicularis* (M'Coy), *Thamnopora aliena aliena* Yanet, *Oculipora markovskiyi* Sok., *Calipora elegans* Yanet, *Alveolites distinctus* Yanet, *Syringopora eifeliensis* Schlüt. Во внутренней зоне Уральского бассейна в начале эйфеля сократился вулканизм, уменьшилось рифообразование, увеличилось количество кремнистых отложений. Бассейн был чрезвычайно мелководным, носил участками застойный характер. В обстановке накопления глинистых, битуминозных, карбонатных осадков существовали *Pseudactinostroma karpinskiensis* Bogoyavl., *Stellopora analoga* Bogoyavl., *S. barba* Bogoyavl., *S. propinquus* Bogoyavl., *Simplexodictyon grandis* (Yavor.), *Clathrocoilona abeona* Yavor., *Stromatopora praelonga* Bogoyavl., *Parallelopora similana* Bogoyavl., *Favosites totaensis* Yanet, *F. gregalis* Porf., *F. invisus* Yanet, *F. regularissimus* Yanet, *F. regularissimus minutus* Yanet, *F. goldfussi* Orb., *F. waganensis* Yanet,

*F. bijaensis* Sok., *Emmonsia taltiensis* Yanet, *Gracilopora angusta* Yanet, *Gr. vermicularis* (M' Coy), *Oculipora markovskiyi* (Sik.), *Caliapora elegans* Yanet, *Alveolites distinctus* Yanet, *Syringopora eifeliensis* Schlüt.

В небольших биогермах, образованных водорослями, сравнительно редко встречаются *Atelodictyon* sp. indet., *Parallelopora similana* Bogoyavl., значительно чаще *Favosites gregalis* Porf., *F. invisus* Yanet, *F. goldfussi* Orb., *E. totaensis* Yanet, *F. regularissimus* Yanet, *F. regularissimus minutus* Yanet, *Gracilopora infirma* Yanet, *Gr. angusta* Yanet, *Caliapora elegans* Yanet, *Oculipora zerawshana* Kim, *Alveolites distinctus* Yanet. К концу эйфельского века границы морского бассейна стабилизировались, начался процесс рифообразования. Строматопораты и табуляты были обитателями склонов биогермов — *Flexiostroma sibiricum* (Yavor.), *Atelodictyon incubonum* (Yavor.), *A. uralicum* Bogoyavl., *Actinostroma clathratum* Nich., *Stellopora spica* Bogoyavl., *S. plana* Bogoyavl., *Parallelopora hüpschii* Barg., *Favosites goldfussi* Orb., *F. saginatus* Lec., *Thamnopora irregularis* Lec., *Alveolites naliukini* Sok., *Caliapora chaetoides* Lec., *Oculipora tschotschai* Sok., появляются хететиды. В основании среднего девона наблюдается значительное обновление строматопорат, проявившееся в появлении нового отряда Stromatoporida, нового семейства Clathrocoilonidae, новых родов в составе известных семейств (*Parallelopora*, *Flexiostroma*, *Pseudoactinostroma*, *Actinostroma*) и целого ряда новых видов в составе родов *Stellopora*, *Atelodictyon*. Изменение комплекса табулят происходит на уровне родов и видов. Полностью вымирают характерные для второй половины раннего девона *Yacutiopora*, *Fomitchevia*, *Rudakites*, становятся редкими *Riphaeolites*, вновь появляются многочисленные *Alveolites*, *Alveolitella*, *Oculipora*, *Caliapora*. К концу эйфельского века резко сокращается количество фавозитид, многочисленных в начале среднего девона.

В течение живетского века на Урале морской режим преобладал. Цепи островов в области современного водораздела резко обособили внешнюю и внутреннюю зоны Уральского моря. Во внешней зоне в отдельных участках на рубеже эйфеля и живета выделились относительно глубокие застойные водоемы, в которых строматопораты и табуляты практически не известны. В целом же живетское осадконакопление происходило в мелководных условиях, наибольшее погружение, сопровождаемое рифообразованием, произошло в конце живетского века. Строматопораты во внешней части бассейна встречаются часто, но состав их однообразен: *Actinostroma stellulatum* Lec., *A. couvinense* Lec., *Stachyodes singularis* Yavor. Табуляты внешней зоны более разнообразны: *Gracilopora vermicularis* (M' Coy), *Thamnopora cervicornis* Blainv., *Th. nicholsoni* (Frech.), *Th. bublichenkoii* Dubat., *Th. polyforata* (Schloth.), *Th. certa* (Tchern.), *Th. absurda* Yanet, *Trachypora cyrculipora* Kays., *Alveolites taenioformis* Schlüt., *Al. obtortus* Lec., *Crassialveolites crassus* (Lec.), *Cr. multiperforatus* Salée, *Alveolitella fecunda* (Sal.), *Caliapora battersbyi* (M.-Edw. et H.), *Scoliopora denticulata* M.-Edw. et H. Во внутренней зоне отлагались преимущественно карбонатные осадки (север Урала); строматопораты и табуляты участвуют в образовании биогермов: *Trupetostroma crassiforme* Bogoyavl., *Stachyodes stromatoporoides* Lec., *Amphipora regularis* Less., *Tienodictyon zonatum* Yabe et Sug., *T. tarum* Bogoyavl., *Actinostroma irregulare* Nich., *Bullatella cystosum* (Bogoyavl.), *Parallelopora hüpschii* Barg. Табуляты внутренней зоны Северного и Среднего Урала выделяются наибольшим разнообразием: *Gracilopora vermicularis* (M' Coy), *Thamnopora cervicornis* (Blainv.), *Th. nicholsoni* (Frech.), *Th. bublichenkoii* Dubat., *Th. certa* (Tchern.), *Trachypora cyrculipora* Kays., *Alveolites taenioformis* Schlüt., *Al. obtortus* Lec., *Crassialveolites crassus* Lec., *Cr. multiperforatus* Salée, *Alveolitella fecunda* Salée, *Al. acceptata* Yanet, *Caliapora battersbyi* (M.-Edw. et H.), *C. taltiensis* Yanet, *C. reducta* Yanet, *Coenites tenella* Gürich., *Scoliopora denticulata* M.-Edw. et H., *Sc. serpentina* Yanet, *Sc. conferta* Em., *Tyrganolites eugeni* Tchern. На юге бассейна рифообразование значительно сократилось вследствие перепадов глубин. Строматопораты и табуляты обычно приурочены к небольшим биогермам, развивавшимся на вершинах и склонах потухших вулканов: *Trupetostroma crassiforme* Bogoyavl., *Syringostroma ex gr. densum* Nich.,

*Parallelopora hüpschii* Barg., *Stachyodes singularis* Yavor., *S. verticullata* (M' Coy), *S. stromatoporoides* Lec., *Amphipora regulatis* Less. Табуляты довольно однообразны: *Thamnopora nicholsoni* (Frech.), *Crassialveolites crassus* (Lec.), *Caliopora battersbyi* (M.-Edw. et H.), *Placocoenites gradatus* (Lec.). Обновление комплекса строматопорат на рубеже живета отмечается появлением новых семейств (*Tienodictyidae*, *Amphiporidae*), новых родов в составе известных семейств (*Trupetostroma*, *Stachyodes*), почти полным обновлением видового состава. К началу живетского века вымирают фаюзитиды. Живетские табуляты характеризуются почти полным обновлением видового состава тамнопорид и расцветом толсто-стенных альвеолитид и ценитид. Распространены: *Alveolites*, *Alveolitella*, *Crassialveolites*, *Caliopora*, впервые появляются *Scoliopora* и редкие *Tyrganolites*. В конце живетского века вымирают последние гелиолитиды (*Heliolites porosus* Goldf.).

Франский век не принес существенного обновления комплексов строматопорат и табулят. Во внешней зоне бассейна в раннефранское время они оставались обитателями прибрежной зоны, где присутствовали в области терригенно-карбонатного осадконакопления (*Actinostroma densatum* Lec., *Hermatostroma perpolitum* Bogoyavl., *Thamnopora polyforata* (Schloth.), *Th. ex gr. boloniensis* (Goss.), *Gracilopora* sp., *Alveolites multiperforatus* Salée, *Al. domratschevi* Sok., *Al. parvus* Lec., *Coenites gracilis* Salée, *Aulopora* sp.) и являлись строителями биогермов (*A. densatum* Lec., *Hermatostroma perpolitum* Lec., *Trupetostroma bassleri* Lec., *Stellopora desquamata* Lec.). Частичное углубление бассейна на рубеже раннего и позднего франа привело к почти полному исчезновению строматопорат; с обмелением бассейна в конце позднего франа строматопораты вновь появились, образуют строматопоровые луга (*A. densatum* Lec., *A. crassepilatum* Lec., *A. filitextum* Lec., *Tienodictyon katavense* Riab., *T. tschussovense* Riab., *Stellopora desquamata* Lec., *S. laxeperforata* Lec., *Parallelopora longitabulata* Barg., *Trupetostroma saginata* Lec.). Табуляты представлены последними *Gracilopora vermicularis* (M' Coy), *Alveolites suborbicularis* Lam., *Al. regularis* Sok., *Alveolitella subaequalis* (M.-Edw. et H.), *Coenites gracilis* Salée, вновь появляются *Syringopora obesa* Sok., *S. fragilis* Sok., *Aulopora verticellata* Sok., *Aulopora soshkinae* Sok. Состав строматопорат и табулят, как уже отмечалось, существенно не изменился в сравнении со среднедевонским, фиксируются изменения только на видовом уровне. Что касается развития Уральского бассейна в фаменском веке, то вдоль западного склона отлагались осадки, либо свидетельствующие о значительном обмелении и засолонении бассейна (доломиты), либо о его значительной глубоководности (гониятитовые известняки). Строматопораты и табуляты в конце фаменского века встречаются чрезвычайно редко и по-прежнему в мелководных отложениях (*Rosenella miniarensis* Riab., *Labechia mougodjarica* Riab., *Aulopora* sp., *Syringopora* sp.).

Что касается строматопорат карбона, то давно уже отмечена их связь с теми бассейнами, где осадконакопление происходило в течение всего девона. На восточном склоне Урала они установлены в отложениях синхроничных слоев этрень (*Atelodictyon pleiomorphum* Bogoyavl.), что, несомненно, отражает резкое сокращение ареала строматопорат в целом в начале карбона. На Урале неизвестны достоверные находки строматопорат в карбоне и перми. Каменноугольные табуляты Западноуральского и Восточноуральского бассейнов резко отличаются от девонских. В раннем карбоне достигают расцвета ранее редкие *Syringoporidae*, *Multithecoporidae*, *Tetraporellidae*. Среди них известны: *Syringopora capillacea* (Ludw.), *S. polaris* Sok., *S. reticulata* Goldf., *S. ramulosa* Goldf., *S. gigantea* Thoms., *Multithecopora* cf. *tenuis* Sok., *M. sokolovi sokolovi* Vass., *Neomultithecopora uralica* Katch., *N. berkhi* (Gorsky), *Tetraporinus singularis* Sok. Наибольшего разнообразия достигают *Auloporida* (*Auloporidae*, *Aulocystidae*, *Moniloporidae*). Встречаются: *Aulopora* sp., *Remešia multiseptata* Kath., *Gladochonus* cf. *socialis* Sok., *Favositida* представлены вновь появившимися *Michelinidae* (*Michelinia* sp.) и *Syringolitidae* (*Roemeripora* sp.). В среднем карбоне происходит резкое сокращение табулят. Известны *Syringopora hoffmani* Stuck., *Multithecopora penchiensis* Yoh., *M. huanglungensis* Lee et Chu, *Michelinia* sp. В позд-

нем карбоне встречаются *Neosyringopora bulloides* Sok., *N. copiosa* Tchud., *Multithecopora levensteini* Vass., *M. flexuosa* Vass., *Cladochonus* sp. и *Sinopora* sp.

В ранней перми известны лишь единичные находки *Pseudofavosites* sp. и *Michelinia* sp.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Заканчивая обзор распространения строматопорат и табулятоморфных кораллов, следует указать, что в их развитии отмечается много общего (см. рис. 1). Представители этих групп появляются практически одновременно в Уральском бассейне в начале карбока. В течение ордовика закладывается почти все разнообразие табулятоморфных кораллов и строматопорат: появляются отряды *Protartaracida*, *Proporida*, *Heliolitida*, *Lichenariida*, *Tetradiida*, *Halysitida*, *Auloporida*, *Sarcinulida*, *Syringoporida*, первые *Favositida*, *Labechiida*, *Clathrodictyida*.

Как уже упоминалось, на ранних этапах развития устанавливается некоторая общность в морфологии гелиолитоидей и строматопорат. Но уже в течение силура наблюдается все большее расхождение морфологических признаков. Силурийский период можно оценивать как период расцвета табулятоморф и строматопорат: достигают максимального развития подавляющее большинство отрядов, семейств, родов (особенно *Favositida*, *Heliolitida*, *Proporida*, *Halysitida*, *Clathrodictyida*). В силуре вымерли *Halysitida*, *Proporida*, *Clathrodictyida*. Вместе с тем в силуре возникли первые *Actinostromatida*, *Gerronostromatida*, *Syringostromatida*, *Thamnoporina*, *Alveolitina*, которые достигают максимального развития в девоне. Что касается девона, то он в целом может быть охарактеризован как период постепенного угасания анализируемых групп, изменения в развитии фиксируются на уровне родов и видов. Только в начале живетского века отмечается появление новых семейств (*Thecostegitidae*, *Pachythechiidae*, *Tienodictyidae*). Начиная с раннего карбона развитие строматопорат и табулятоморф идет различными путями. Строматопораты в позднем палеозое не установлены, подавляющее большинство табулят вымирает к концу девона. С началом карбона усиливается роль сиринопорид, аулопорид и особенно хететид.

Развитие мезозойских кишечноплостных происходило уже в пределах Средиземноморской геосинклинали. Его изучение представляет большой интерес, но нуждается в дополнительных исследованиях.

УДК 563.672(116)

В.В. Соловьева

## МЕЗОЗОЙСКИЕ ХЕТЕТИДЫ

Наиболее крупной работой по хететидам за последнее десятилетие является монография Ж.-К. Фишера (Fischer, 1970), в которой дано описание почти всех известных мезозойских хететид. В этой работе высказано мнение, что палеозойские и постпалеозойские хететиды являются единой группой, которая отнесена этим автором, вслед за Б.С. Соколовым (1950), к гидроидам. Постпалеозойские хететиды разделены на три семейства. В основу деления положен в первую очередь тип микроструктуры стенки зооида (фибро-радиальная, гранулярная и ламеллярная).

В 1972 году вышла в свет работа В.Хартмана и Т. Гору (Hartman et Gougeau, 1972), в которой на основании находки и переописания современной губки *Ceratoporella nicholsoni* Hickson, обладающей карбонатным скелетом с впаянными в него кремневыми спикулами, выделяется новый класс губок *Sclerospongia* (коралловые губки). В этот класс на основании морфологии ске-

лета авторы предлагают включить отряд хететид с двумя семействами *Chaetetidae* и *Varioparietidae*, а современные представители рассматриваются в ранге самостоятельного отряда *Ceratoporellida*.

В 1976 году К. Мори (Mori, 1976) был описан новый род современной губки *Tabulospongia* и проведено сравнение его с родом *Acanthochaetetes*. На основании установленного морфологического сходства этих родов и отличия от всех остальных современных *Sclerospongia* было предложено объединить их в один отряд *Tabulospongia*.

В 1977 году, резюмируя и осмысливая все данные последних лет, Фишер (Fischer, 1977) принимает новую классификацию хететид, включая их в класс *Sclerospongia* в качестве отряда с двумя семействами *Chaetetidae* и *Varioparietidae*. Семейство акантохететид, включающее меловой род *Acanthochaetetes* Fischer и эоценовые роды *Septachaetetes* Rios et Almela и *Diplochaetetes* Weissermel, переносится им в новый отряд *Tabulospongia*.

Таким образом, согласно взглядам Фишера, в составе отряда остаются следующие мезозойские роды: *Chaetetes* Fischer de Waldheim, *Ptychochaetetes* Koechlin; *Bauneia* Peterhans; *Chaetetopsis* Neumayr; *Blastochaetetes* Dietrich.

Морфология мезозойских видов рода *Chaetetes* весьма сходна с морфологией его палеозойских представителей. Этот род, доживающий до низов титона, является связующим звеном между палеозойскими и мезозойскими хететидами.

Роду *Ptychochaetetes* посвящена работа А. Шнорф-Штейнер (Schnorf-Steiner, 1963), где она подробно описывает морфологические особенности этого и близких родов (Фишер низводит их в ранг подродов рода *Ptychochaetetes*). Морфология скелета этого рода настолько отлична от типичных хететид, что Шнорф-Штейнер с понятным сомнением объединяет его с данной группой. Описываемый род характеризуется неравномерно-зернистой, "губчатой" стенкой почти полным отсутствием днш и наличием своеобразных шипов, иногда расщепляющихся или имеющих вид пузырчатой ткани. С нашей точки зрения, отнесение этого рода к хететидам весьма спорно.

При изучении мезозойских (юрских и меловых) хететид Крыма, Кавказа и Малого Балхана мы пришли к выводу, что наиболее типичными представителями хететид, отнесение которых к данному отряду не вызывает сомнений, кроме *Chaetetes*, являются три рода: *Bauneia* (оксфорд-нижний титон), *Chaetetopsis* (кимеридж-апт) и *Blastochaetetes* (бат-верхний мел). Три последние рода, собственно, и определяют облик мезозойских хететид, которые хоть и являются частью единой группы, с чем автор согласен, но имеют ряд характерных отличий от палеозойских представителей этого отряда.

Род *Bauneia* (рис. 1а,б) характеризуется сферическим полипняком диаметром до 5-7 см. Кораллитам присуща четко выдержанная форма; на поперечном срезе они выглядят ячеистой сеткой с очень четко округлыми, реже округло-шестиугольными ячейками. Видовыми признаками являются диаметр ячеек и толщина стенки, эти величины характеризуются очень малым отклонением от среднего. Стенка фибро-радиальная, непористая (рис. 1в,г); фибры образуют трабекулы, у некоторых видов неясно разделяющиеся. Диаметр трабекул увеличивается в местах контакта нескольких кораллитов. Диаметр трабекул по вертикали выдержан, поэтому стенка обычно ровная. Фибры представляют собой крупные цилиндрики (до 0,007 мм в диаметре), угол их расхождения около 50°. В некоторых точках стенки угол наклона части фибр иногда резко увеличивается, они располагаются почти горизонтально, на стенке (продольный срез) образуется выступ полукруглой формы. С этой особенностью морфологии трабекул, видимо, связан способ вегетативного размножения, типичный для рода *Bauneia*. Для этого рода характерно размножение "пережиманием" — на противоположных сторонах стенки образуются выступы, аналогичные описанным выше (на поперечном срезе они имеют форму клиновидных шипов), достигающая центра и сливаясь, они делят кораллит на две части. Образовавшиеся кораллиты всегда имеют округлую форму и обычно почти равные размеры. Этот способ размножения принципиально близок способу деления псевдосепта-

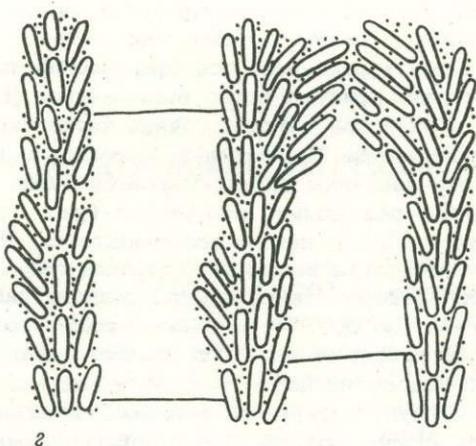
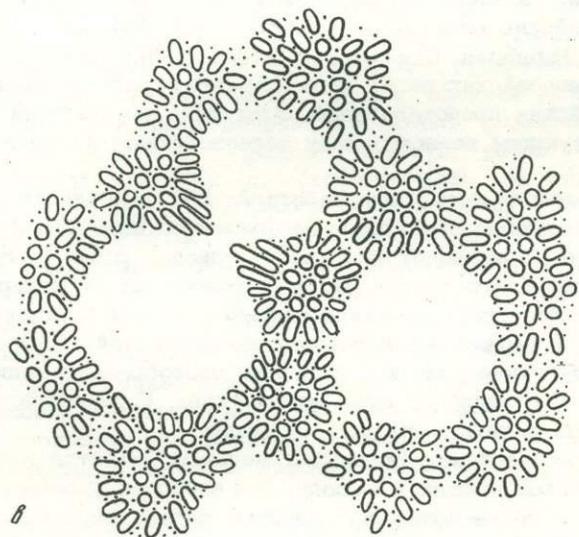
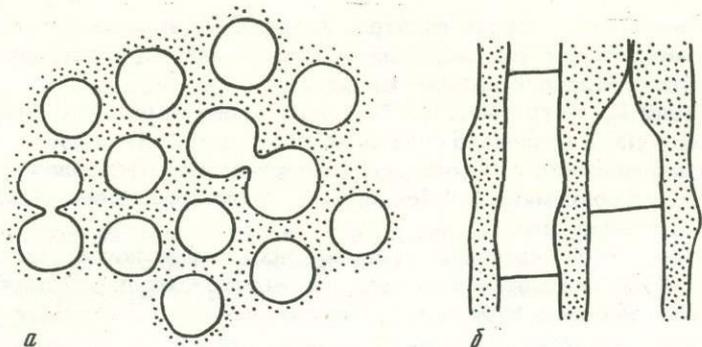


Рис. 1. Род *Baumeia* Peterhans

а - поперечный срез ( $\times 100$ ); б - продольный срез ( $\times 100$ ); в - схема поперечного среза ( $\times 300$ ), видны поперечные срезы цилиндрических фибр и продольное деление кораллита; г - схема продольного среза ( $\times 300$ ), видно изменение угла наклона фибр при делении

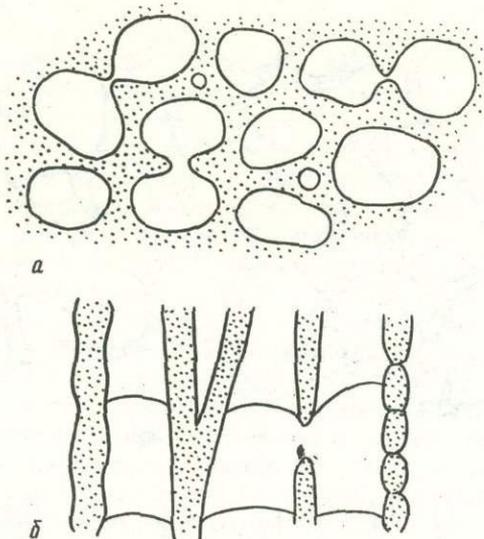


Рис. 2. Род *Chaetetopsis* Neumaur

а - схема поперечного среза ( $\times 100$ ), видны крупные и мелкие поры; б - схема продольного среза ( $\times 100$ , видна пора и четковидная стенка)

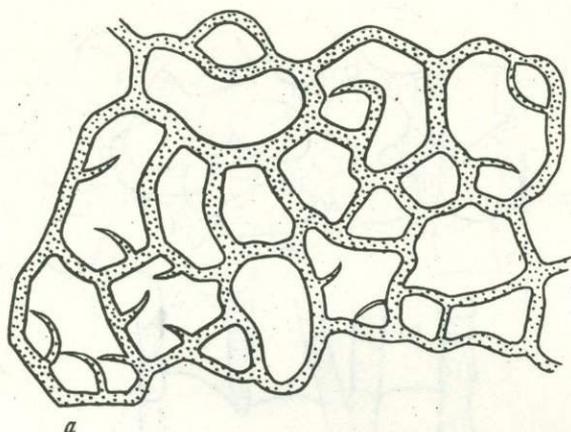
ми, но отличается тем, что здесь в делении участвуют всегда две псевдосепты, расположенные определенным образом - точно напротив друг друга. Иногда наблюдается интрапаритетальное почкование, но резко преобладает первый способ размножения.

Для рода *Baumeia* характерны очень тонкие прямые днища, обычно расположенные нормально к стенкам, реже слабонаклонно. Днища частые, равномерно расположенные по всей колонии, иногда в двух-трех ячейках на одном уровне, но обычно положение днищ в соседних кораллитах различно. Зон роста не наблюдается.

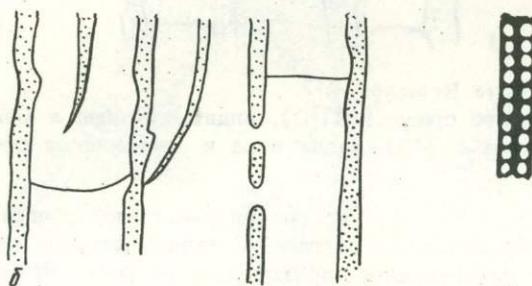
Род *Chaetetopsis* (рис. 2а,б) характеризуется полипняком сферической формы, до 3-5 см, редко - до 10 см в диаметре, с кораллитами округлой, вытянутой, иногда несколько неправильной формы; размеры их варьируют значительно даже внутри одной колонии, реже выдержаны. Стенка толстая, до  $1/3$  диаметра ячейки, значительно утолщающаяся в точках соприкосновения нескольких кораллитов. Характерна пористость стенки, встречаются поры двух типов. Поры первого типа редкие, крупные, хорошо заметные. Поры второго типа мелкие, более частые, но неравномерно расположенные и не столь четкие. Они находятся в местах пережимов стенки. Если поры и пережимы частые, то стенка в продольном сечении имеет четковидную форму. На поперечном срезе поры выглядят резким сужением толстой стенки.

На тонких срезах отдельных полипняков представителей этого рода часто видна темная линия, оконтуривающая кораллит. Она делает более четкой форму ячейки и стенки, подчеркивает поры. Видимо, вдоль стенки кораллита при жизни колонии откладывалась пленка микрокристаллического кальцита с тонкой примесью темного органического вещества, который предохранял карбонат от дальнейшей перекристаллизации. При образовании эта пленка несколько сглаживала четковидность стенки, и при дальнейшей перекристаллизации первичная структура стенки обычно полностью исчезала. Предыдущими авторами, в частности Ж.-К. Фишером, отмечалось частое присутствие этой окаймляющей полосы, наличие которой он считал диагностическим признаком данного рода.

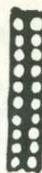
Для этого рода характерен интрапаритетальный тип почкования. Иногда наблюдается деление псевдосептами, но резко преобладает первый способ вегетативного размножения. Днища частые, хорошо заметные, обычно слабовыпуклые, редко прямые, расположены обычно зонами по 1-4 на одном уровне во



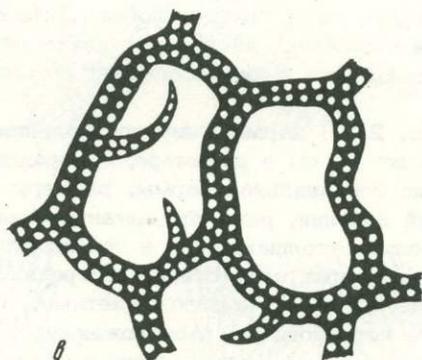
а



б



в



г

Рис. 3. Род *Blastochaetetes* Dietrich

а - поперечный срез ( $\times 100$ ); б - продольный срез ( $\times 100$ ), видны разнообразная форма ячеек и многочисленные псевдосепты; в - схема поперечного среза ( $\times 200$ ); г - схема продольного среза ( $\times 200$ ), видны два ряда склеритов

всей колонии через промежутки от 1,5 до 3,5 мм. Ими подчеркиваются зоны роста.

Род *Blastochaetetes* (рис. 3а-г) отличается от двух предыдущих, во-первых, менее правильной формой полипняка и более крупными его размерами (до 8-10 см). Форма его может быть сферической, столчатой, куполовидной, но никогда не встречаются лепешковидные или облекающие колонии. Кораллиты чрезвычайно различны по форме и размерам. Форма их в поперечном сечении может быть близка округлой и овальной, как у *Chaetopsis*, но иногда в той же колонии встречаются ячейки неправильно угловатой, сильно вытяну-

той, бобовидной или неясномеандрической формы. Диаметр (или длина) ячейки может меняться в 2–4 раза. Стенка тонкая, выдержанной толщины, не утолщающаяся в точке соприкосновения нескольких кораллитов. Встречаются редкие, крупные поры, диаметр которых приблизительно равен толщине стенки.

Структура стенки кораллитов очень своеобразна – она сложена мелкими, округлыми кальцитовыми образованиями (склеритами), диаметр которых около 0,01 мм. При хорошей сохранности полипняка на продольном и поперечном срезах хорошо видны два ряда близко расположенных мелких светлых кружков, разделенных более темной полосой; такие же темные полосы окаймляют их с боков, обрисовывая контур кораллита. При разных типах и темпах вторичных измерений (катагенетических и эпигенетических) облик стенки меняется по-разному. В случае медленного выщелачивания без дальнейшей быстрого заполнения появившихся пор вторичным карбонатом стенка при описанном выше характере первичной структуры становится мелкопузырчатой (с пустотами от выщелоченных склеритов); при дальнейшем развитии процесса выщелачивания пустоты постепенно укрупняются, сливаясь (рис. 4а), стенка становится более рыхлой, и в конце концов зооидные трубки, заполненные, как правило, крупнокристаллическим кальцитом, распадаются на отдельные, не связанные между собой цилиндрические столбики, колония рассыпается. Этот тип вторичных преобразований, встречающийся сравнительно редко, характерен тем, что на его первом этапе четко связан с особенностями структуры стенки, пустоты в стенке четко повторяют форму выщелоченных склеритов.

При дальнейшей кальцитизации полипняка, при относительно медленных ее темпах стенка приобретает следующий вид: три темные, приблизительно равной интенсивности и четкости полосы (видимо, так же как и у рода *Chaetetopsis*, своей четкостью и сохранностью они обязаны присутствию темного органического вещества), разделенные двумя промежутками светлого прозрачного крупнокристаллического кальцита. Если перекристаллизация идет очень интенсивно, то границы между стенкой и ячейкой стираются, видна только одна очень четкая, резкая темная полоса, отмечающая середину стенки, все остальное пространство заполнено однородным прозрачным кальцитом. Если перекристаллизация идет интенсивно, но не столь резко, как в предыдущем случае, то чаще всего исчезает, "размывается" средняя темная полоса, органические включения, обрисовывающие ее, как бы разгоняются к краям стенки, усиливая оконтуривающие стенку полосы. В таком случае в шлифах колонии представителей рода *Blastochaetetes* приобретают вид, очень сходный с колониями рода *Chaetetopsis*. Иногда в одной колонии рода *Blastochaetetes* можно наблюдать переходы от одного типа вторичных изменений к другим – в одной части колонии на поперечном и продольном шлифах видны три темные полосы, в другой – две (рис. 4б).

Для данного рода характерно размножение посредством деления псевдосептами. В одном кораллите одновременно может присутствовать от 1 до 4–5 псевдосепт. Они, как правило, отделяют от кораллита разновеликие дочерние особи; обычно псевдосепты не прямые, петельчато изгибающиеся, поэтому вновь образующаяся стенка имеет в поперечном срезе полукруглую форму. Характерно также то, что псевдосепта на первом этапе образования обычно бывает вдвое тоньше стенки взрослого кораллита, так как состоит из одного ряда склеритов. К тому времени как удлиняющийся конец псевдосепты достигает стенки кораллита, основание ее, постепенно утолщаясь, приобретает обычную толщину в два склерита. Для большинства видов описываемого рода характерны очень тонкие, чрезвычайно редкие днища, расположенные обычно на одном уровне у нескольких кораллитов.

К столь подробному описанию некоторых черт морфологии и результатов разного типа вторичных изменений скелета у родов *Chaetetopsis* и *Blastochaetetes* автора вынудили допущенные, с нашей точки зрения, ошибки некоторых исследователей, например В.И. Яворского (1947), отнесших ряд представителей *Blastochaetetes* к роду *Chaetetopsis*. Нам кажется, что при определенном типе вторичных изменений, приводящих к сходству облика структур в шлифах

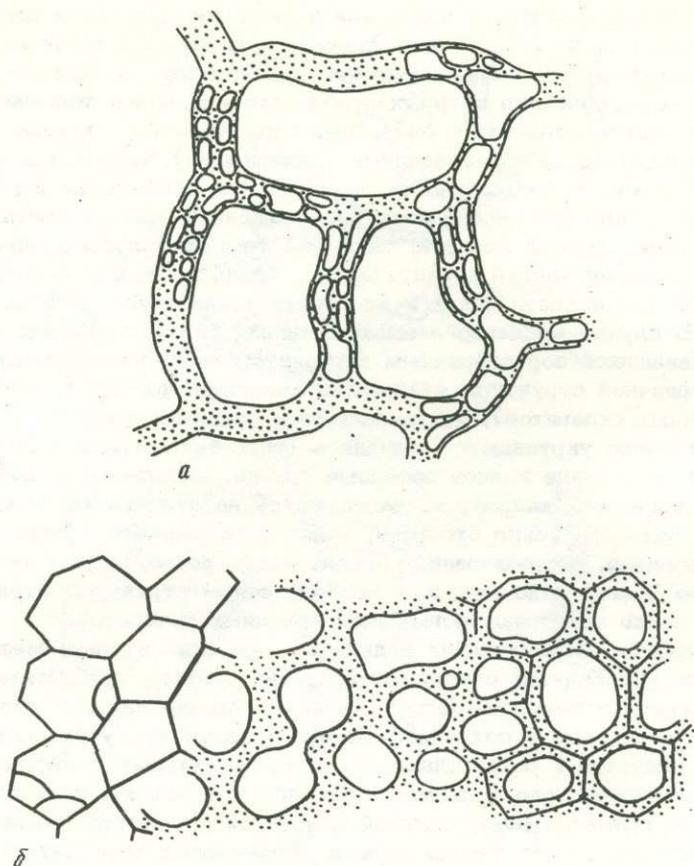


Рис. 4. Род *Blastochaetetes* Dietrich. Различные типы вторичных изменений скелета при диагенезе

а - выщелачивание, видны постепенно укрупняющиеся поры выщелачивания ( $\times 300$ ); б - три различных типа перекристаллизации (темная линия в середине стенки, окаймляющие темные линии, окаймляющие и срединная линии ( $\times 100$ ))

(четкое ограничение кораллитов темной линией при близости формы ячеек), необходимо обращать внимание на тип размножения, который хорошо отличается у описываемых родов, на выдержанность толщины стенки, наличие или отсутствие мелких пор и на характер расположения днщ, которые обычно также отличаются у этих родов.

Что касается рода *Vaunelia*, то он настолько характерен, что обычно всеми авторами понимался однозначно, но отмечался только интрапариетальный тип почкования, описанное же здесь деление "перезиманием", отличное от обычного деления псевдосептами, своеобразный характер фиброзной трабекулярной стенки с толстыми цилиндрическими фибрами и изменением их наклона при образовании псевдосепт ранее не отмечались. Возможно, эта особенность фиброзной ткани впоследствии приводит к возникновению пористости стенки у более молодых представителей рода.

Малое количество признаков, их изменчивость, поверхностное морфологическое сходство с представителями других групп, отсутствие современных форм, обычно плохая сохранность материала, его сильная перекристаллизованность и разнотипная измененность скелета вторичными преобразованиями сильно затрудняют изучение и систематизацию группы хететид, которая, по выражению Б.С. Соколова, всегда была "загадочной". Поэтому в данной работе

автор попытался выделить и обрисовать облик мезозойских представителей группы, четко охарактеризовав и разграничив три наиболее характерных рода, принадлежность которых к хететидам не оспаривается большинством исследователей. Нам хотелось выделить основу, "костяк" группы, с которым можно было бы сравнивать остальные, менее типичные мезозойские роды хететид и более объективно оценить возможность отнесения их к данному отряду.

При нынешней степени изученности группы автор считает пока наиболее целесообразным присоединиться к мнению А.Б. Ивановского (1978), который относит хететид к выделенному ранее Б.С. Соколовым (1971) подклассу *Tabulatomorpha*, что не исключает пересмотра систематического положения этой группы при накоплении нового материала. Основной задачей исследователей на сегодняшний день мы считаем изучение всей группы хететид в едином плане для оценки морфологических особенностей скелета, характера микроструктуры, типов размножения, характера и результатов вторичных изменений скелета. Это необходимо еще и для того, чтобы окончательно убедиться в систематическом единстве палеозойских и постпалеозойских представителей группы. Несмотря на морфологическое сходство скелета, все же остаются некоторые сомнения в их систематическом единстве, так как их различия, начиная с формы полипняка, весьма существенны. Если для палеозойских хететид в одинаковой степени характерны сферические и пластинчатые колонии, то у мезозойских преобладает сферическая или близкая к ней форма полипняка. Форма ячеек палеозойских хететид обычно полигональная, редко округлая, характерны меандрические формы, в то время как для мезозойских хететид типична округлая форма ячеек; они могут быть вытянутыми, неправильной формы, но истинно-меандрических ячеек у мезозойских хететид не встречено; отличается и характер размножения: если для палеозойских хететид характерно размножение делением и базальное почкование, то у мезозойских наряду с делением присутствует интрапаритетальное почкование, никогда не встречающееся у палеозойских хететид. Одно из основных отличий — наличие пор у мезозойских форм, которые обнаружены у целого ряда видов описанных родов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Ивановский А.Б. Система кораллов (Anthozoa). — Палеонтол. журн., 1978, 1, с. 25–30.
- Соколов Б.С. Хететиды карбона Северо-Восточной Украины и сопредельных областей. — Труды ВНИГРИ. Нов. сер., вып. 27. 1950. 144 с.
- Соколов Б.С. Успехи и задачи изучения древних кишечнополостных: (Вступит. слово). — В кн.: Табуляты и гелиолитоидеи палеозоя СССР. М.: Наука, 1971, вып. 1, с. 6–11.
- Яворский В.И. Некоторые палеозойские и мезозойские Hydrozoa, Tabulata и Algae. — В кн.: Палеонтол. СССР, вып. 20, вып. 1. М.: Гостоптехиздат, 1947. 30 с.
- Fischer J.-C. Revision et essai de classification des Chaetetida (Cnidaria) post-paléozoïques. — Ann. paléontol. invertebr., 1970, 56, N 2, pp. 151–220.
- Fischer J.-C. Biogéographie des Chaetetida et des Tabulospongida post-paléozoïques. — Mém. Bur. rech. géol. et mineral., 1977, N 89, p. 530–534.
- Hartmann W.D., Goreau T.F. Ceratoporella (Porifera: Sclerospongiae) and the Chaetetid "corals". — Trans. Acad. Arts and Sci., 1972, N 44, p. 133–148.
- Mori K. A new recent sclerosponge from Ngargol, Palau Islands and its fossil relatives. — Sci. Repts Tohoku Univ. Ser. 2, 1976, 46, N 1, p. 1–9.
- Schnorf-Steiner A. Sur quelques "Chaetetidae" du valanginien de Jura. — Eclog. geol. helv. Bale, 1963, 56, N 2, p. 1117–1129.

К.Б. Кордэ

## НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О HYDROCONOZOA

Гидроконозоа мало известны, однако, судя по имеющимся коллекционным и литературным данным, их геохронологическое распространение можно проследить от кембрийского до мелового периода. Не исключено, что некоторые современные целентераты должны быть причислены к этому классу животных.

В кембрийском периоде это были очень широко географически распространенные организмы. Их остатки встречены во многих местонахождениях СССР, Монголии, Северной Америки. В указанное время они были чрезвычайно разнообразны по всей морфологии и представлены двумя большими группами — подклассами *Aporata* и *Porata* (Кордэ, 1975а), представители которых, по-видимому, обнаруживаются также и в более молодых отложениях.

В кембрии, вероятно, все *Hydroconozoa* имели внешний скелет, который в процессе эволюции частично или полностью редуцировался, что прослеживается у некоторых их более молодых представителей (Кордэ, 1975б, табл. V, фиг. 1, 2; табл. VI, фиг. 4, 8). Отличительной чертой *Hydroconozoa* — донных сидячих форм — было наличие каналов гастроваскулярной системы. Как известно, эта деталь строения (гастроваскулярная система) имеет место только у медузоидного поколения кишечнополостных животных.

Формы, относящиеся к подклассу *Aporata*, внешне были похожи на полипов *Scyphozoa* (Кордэ, 1963, 1975а), а их скелеты были подобны теке сцифоидных полипов из *Coronata* (Наумов, 1961, с. 28, рис. 26). Одной из своеобразных черт некоторых *Aporata* было наличие у них в скелете аборального канала с отверстием наружу (Кордэ, 1963, табл. I, фиг. 5, 7). В этом канале, по-видимому, помещалась базальная часть тела, которой эти организмы прикреплялись к субстрату. Аборальный канал формировался в наружном скелете молодой сцифистомы, прикрепляющейся к субстрату, и обычно хорошо у них виден (Кордэ, 1975а, табл. I, фиг. 4, 5; табл. II, фиг. 2, 3). Иногда аборальный канал сохранялся и у взрослых форм.

Гастроваскулярная система у *Aporata* была представлена продольными каналами, не сообщавшимися с внешней средой. Остатки каналов гастроваскулярной системы сохраняются у некоторых форм в скелете и видны как в продольном, так и в поперечном сечении последнего (Кордэ, 1963).

Представителей подкласса *Porata* по их морфологии можно сравнить со стробилирующим полипом — сцифистомой (Hatschek, 1888—1891; Кордэ, 1975а, рис. 2; табл. II, фиг. 2). Надо полагать, что эти формы развивались за счет моно- и полидискоидной стробилиации, но не завершающейся отделением плавающих форм — эфир, что и обуславливало их своеобразное строение. *Porata* имеют разную внешнюю форму, поперечные и продольные каналы гастроваскулярной системы, характерные для *Hydroconozoa*, и аборальный канал в базальной части скелета (Кордэ, 1975а, табл. II, фиг. 1—3). Поперечные гастроваскулярные каналы *Porata* открываются наружу порами в скелете.

Если обратиться к литературным и коллекционным материалам, освещающим отложения более молодых геологических эпох, оказывается, что остатки представителей указанных подклассов класса *Hydroconozoa* (*Aporata* и *Porata*) обнаруживаются на разных стратиграфических уровнях и, по-видимому, в современных морях. Некоторые из них характеризуются частичной или полной редуцией скелета.

В девонских отложениях и нижнем карбоне СССР Северной Америки, Австралии, Азии, Западной Европы широко распространены *Umbellidaeae* (Быкова, 1955; Рейтлингер, 1966; Поялков, 1966; Платонов, 1974), которые в последнее время принимаются рядом авторов за органы размножения харовых водорослей, а ранее причислялись к фораминиферам.

По этому поводу образно отметил Пек (Pек, 1974), крупный специалист по древним харовым водорослям, что: исследователи, выделившие умбелл из подкласса фораминифер, чувствуя обязанность их как-то классифицировать, причислили их к харовым водорослям, к которым согласно их морфологии умбеллы не могут быть причислены. В заключение Пек рекомендует отнести умбелл к микропроблематике.

В то же время некоторые умбеллы (*Umbella bella* Maslov; *U. bashkirica* E. Byck., *Quasiumbella rotunda* (E. Byck) (Поярков, 1966), *Umbella ex gr. bella* (Рейтлингер, 1966) и другие имеют сходные черты строения со скелетами *Aporata* из *Hydroconozoa*, а именно сходную внешнюю форму и микроструктуру скелета, наличие базального канала, который может быть аналогичным абортальному каналу *Hydroconozoa*. Это сходство становится еще более разительным, если этих умбелл сравнивать с молодыми *Hydroconozoa*, встречающимися в большом количестве в породе. Ко всему прочему нужно учесть, что умбеллы, как и гидроконозоа, приурочены к осадкам морского происхождения и нигде не обнаруживаются совместно с вегетативными растительными остатками, как это наблюдается у грохилисков — органов размножения харовых водорослей. Харовые водоросли — обитатели пресноводных или слабосолененных водоемов. Возможно, дальнейшее исследование материала позволит установить генетическую связь указанных групп организмов.

В отложениях каменноугольного периода, главным образом пенсильванского возраста, отмечено значительное распространение видов родов *Conostichus* Lesquereux, 1880, которые имеют морфологическое сходство с *Hydroconozoa* и *Duodecimedusina* King, 1955, обладавших стробилоподобным строением, характерным для взрослых форм подкласса *Porata* из гидроконозоа. Базальный диск указанных ископаемых может быть сравнен с базальной частью скелета представителей класса *Hydroconozoa*.

Указанные роды обнаружены в двадцати штатах Северной Америки и в Южной Америке в Боливии (Harrington and Moore, 1955; Branson, 1960).

Достоверные *Hydroconozoa* имеются в нашей коллекции из поздней перми юга СССР и Памира. Они встречаются здесь в отложениях рифовых фаций в комплексе с мшанками и фораминиферами. Начиная с юры некоторые *Hydroconozoa* характеризуются частичной редукцией скелета. Это хорошо иллюстрируется образцами из юры Восточной Сибири и мела Афганистана и Крыма (Кордэ, 1975б). В материале встречаются наряду с формами с полным скелетом виды с частично редуцированной чашкой.

Интересным является, что представители современного отряда *Stauromedusae* характеризуются значительным количеством морфологических черт, свойственных представителям класса *Hydroconozoa*. Ставромедузы, по Д.В. Наумову (1961), являются сцифистоймой, находящейся на стадии монодискоидной стробилиации, которая у них не завершается, так же как и у *Porata*, отрывом и развитием эфиры. Сходным у ставромедуз и гидроконозоа является также четырехлучевое радиально-симметричное строение тела, характерное не только для некоторых *Aporata*, но в особенности для *Porata*. Кроме того, наличие продольных каналов гастроваскулярной системы в ножке ставромедуз, существенно отличающее их от сцифополитов, в то же время значительно сближает эту группу организмов с представителями гидроконозоа. Последнему также способствует наличие у ставромедуз септ в кишечной полости и прикрепительного диска на ножке, которые, по-видимому, имелись и у древних форм.

Таким образом, все указанные черты строения ставромедуз говорят об их большом сходстве с *Hydroconozoa*. По сути дела, они отличаются от последних, главным образом, отсутствием у большинства их представителей внешнего скелета — теки, которая до последнего времени у них не была известна.

Однако в 1971 г. Вернером (Werner, 1971) были обнаружены *Stauromedusae*, имевшие теку. Они обитали в подводной пещере около Марселя. Эти полипы, названные *Tesserascyphus eumedusoides* Werner, образовывали полидискоидные стробилы из половозрелых плотно соединенных друг с другом медузок, продуцировавших планулы. Наличие у *Tesserascyphus* теки позволяет предпо-

ложить, что у большинства Stauromedusae она могла быть редуцирована в процессе эволюции и ее наличие у современных форм связано с определенными условиями существования. На наш взгляд все вышесказанное в достаточной мере подтверждает возможность причисления отряда Stauromedusae к классу Hydrozoozoa.

Химический анализ скелетов Hydrozoozoa и окружающей их породы на наличие в них Cu, Mn, Fe, Sr, Ba, Cr и других химических элементов показал преобладание их в скелетах указанных организмов. Возможно, они в какой-то мере были концентраторами этих элементов из окружающей их среды. Анализ проводился Т.Ф. Боровик-Романовой (Ин-т геохимии и аналитической химии им. В.И. Вернадского АН СССР, Москва).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Быкова Е.В. Фораминиферы и радиолярии девона Волго-Уральской области и Центрального девонского поля и их значение для стратиграфии. — Труды ВНИГНИ, вып. 87, 1955, 190 с.
- Кордэ К.Б. Hydrozoozoa — новый класс кишечнополостных животных. — Палеонтол. журн., 1963, 2, с. 20-25.
- Кордэ К.Б. Кембрийские пелелтераты. — В кн.: Древние Cnidaria. Новосибирск: Наука, 1975, т. 2, с. 53-56.
- Кордэ К.Б. Hydrozoozoa из меловых и палеогеновых отложений Крыма. — В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1975, с. 32-38.
- Наумов Д.В. Сцифоидные медузы морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 1-98.
- Платонов В.А. К систематике умбелл (харовые водоросли). — Палеонтол. журн., 1974, 1, с. 101-1117.
- Поярков Б.В. Девонские харофиты Тянь-Шаня. — Труды ГИН АН СССР, 1966, вып. 143, с. 161-200.
- Рейтлингер Е.А. Об умбеллах Европейской части СССР и Закавказья. — Труды ГИН АН СССР, 1966, вып. 143, с. 213-220.
- Branson C.C. *Conostichus*. — Oklah. geol. Surv., 1960, v. 20, N 8, p. 195-207.
- Harrington H.J., Moore R.C. Fossil Jellyfishes from Kansas Pennsylvanian rocks and elsewhere. — Bull. St. Geol. Surv. Kansas, 1955, N 114, part 5, p. 153-164.
- Hatschek V. Lehrbuch der Zoologie, Jena, 188-1891. 432 S.
- Peck R.E. On the systematic position of the umbellids. — J. Paleontol., 1974, 48, N 2, p. 409-412.
- Werner V. Ein neuer, bisher unbekannter Entwicklungsmodus bei einem Scyphopolypen. — Experimentia, 1971, 27, S. 351-353.

УДК 563.6:551.73

В.Л. Лелешус

### ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ПАЛЕОЗОЙСКИХ КОРАЛЛОВ

История развития палеозойских кораллов изложена в работах Д. Хилл (Hill, 1957, 1958), Б.С. Соколова (1955, 1962а,б); В.Н. Дубатолова (1963, 1964); А.Б. Ивановского (1965, 1968, 1969, 1971а,б, 1975) и др. В настоящем докладе сделана попытка несколько подробнее охарактеризовать некоторые общие закономерности их эволюции.

Для эволюции кораллов характерно:

1. Этапность. История развития класса Anthozoa четко подразделяется на два крупных мегаэтапа: палеозойский и мезокайнозойский. Характерно, что палеозойские кораллы в основном вымерли раньше, чем появились мезокайнозойские. В поздней перми кораллы были редкими и однообразными. В

конце пермского периода практически исчезли последние представители табулятов и ругоз. В раннем триасе кораллы были настолько редки, что остатки их до сих пор нигде не обнаружены.

В среднем триасе появились совершенно новые кораллы с принципиально новым внутренним строением. Относятся они к подклассам *Hexacorallia* (шестилучевые кораллы) и *Octocorallia* (восьмилучевые кораллы). Гексакораллы достигли большого расцвета и распространения уже в позднем триасе. Максимальный их расцвет был в поздней юре. Октокораллы в мезозое были редкими и достигли расцвета только в кайнозое.

В развитии палеозойских кораллов выделяются четыре этапа: ордовикский (средний + поздний ордовик), силурийский (силур), девонский (девон) и позднепалеозойский (карбон + пермь); мезозойских — три: триасовый (средний триас — ранняя юра), юрский (средняя юра — ранний мел) и кайнозойский (поздний мел — кайнозой). В начале и середине каждого этапа происходило наиболее интенсивное таксонообразование, а в конце — таксономырирование. При переходе от одного этапа к следующему отмечается резкое обеднение таксономического состава. Между некоторыми наиболее крупными этапами отмечаются значительные минимумы в численности и в таксономическом составе кораллов. Наиболее крупные минимумы были в фаменском веке позднего девона и особенно в раннем триасе. Менее значительные минимумы проявились в начале силурийского периода и в ранней юре.

Эволюция гелиолитоидей подразделяется на 3 этапа: ордовикский (средний + поздний ордовик), силурийский (силур) и девонский (ранний + средний девон).

Характерная особенность эволюции ругоз — итеративное (повторное) возникновение колониальных форм от одиночных в каждом этапе. Роды одиночных ругоз, возникшие и достигшие своего расцвета в одном этапе, часто продолжали существовать и процветать в следующем этапе, а роды колониальных ругоз всегда приурочены только в одному этапу. В следующем этапе они либо отсутствовали совершенно, либо были представлены редкими реликтовыми формами.

На ордовикском этапе возникли все отряды, подотряды и значительная часть семейств табулятов, гелиолитоидей и ругоз. Появились они внезапно, и между представителями разных отрядов не известны промежуточные формы (квантовая эволюция). Древнейшие табуляты *Aulopora* (s.l.), *Cryptolichenaria*, *Lichenaria* найдены в нижнем ордовике Сибири и Северной Америки (Соколов, 1962б). В среднем ордовике уже известно 20 родов табулятов, 10 родов одиночных ругоз, три рода гелиолитоидей (*Protaraea*, *Cyrtophyllum*, *Propora*) и три рода колониальных ругоз (*Proterophyllum*, *Favistella*, *Palaeophyllum*).

Около 80% среднеордовикских кораллов продолжало существовать в позднем ордовике. Наряду с ними в позднем ордовике возникло много новых родов табулятов, гелиолитоидей и ругоз, и кораллы достигли очень большого расцвета и распространения. Из позднего ордовика известно 45 родов табулятов, 30 родов гелиолитоидей и 25 родов ругоз. Всего в ордовикском этапе кораллы были представлены около 100 родами, 40 семействами и всеми 10 отрядами табулятов, гелиолитоидей и ругоз.

Для ордовикского этапа характерно:

1. Мегаэволюция кораллов. Внезапно появились подклассы табулятов, ругоз, гелиолитоидей, все их отряды и около 40% семейств.

2. Высокие темпы эволюции.

3. Наибольшее количество отрядов и семейств табулятов и гелиолитоидей и наименьшая средняя продолжительность их существования.

Силурийский этап. В конце ордовика — начале силура произошел большой поворот в эволюции кораллов. Из ста родов позднеордовикских кораллов только 25 продолжали существовать в силуре. Из этих 25 только 10 таких родов, которые процветали как в позднем ордовике, так и в раннем силуре. Это роды *Paleofavosites*, *Mesofavosites*, *Catenipora*, *Propora*, *Calostylis*, *Brachyelmata*, *Crassilasma* и др. Другие же либо характерны только для ордовика, а в силуре

встречаются очень редко (*Vacuopora*, *Streptelasma*, *Palaeophyllum*), либо наоборот (*Heliolites*, *Pseudoplasmodora*, *Tryplasma*).

Среди большинства уцелевших семейств произошла настолько сильная дивергенция, что в силуре кораллы были представлены большим числом видов и родов, а ругозы также значительно большим числом семейств, чем в ордовике. Среди табулят процветали семейства Favositidae, Pachyporidae, Halysitidae; среди гелиолитоидей — Heliolitidae, Plasmoporidae, Proporidae, среди ругоз — Arachnophyllidae, Cystiphyllidae, Holmophyllidae, Ketophyllidae, Lykophyllidae, Spongophyllidae, Tryplasmataceae. В силурийском этапе кораллы представлены 160 родами, 45 семействами и 7 отрядами: Auloporida, Halysitida, Favositida, Protaraeida, Proporida, Heliolitida и Rugosa. По сравнению с ордовиком в силуре кораллы были представлены значительно большим числом видов и родов, незначительно большим числом семейств и меньшим числом отрядов. А по численности в силуре кораллов было в десятки раз больше, чем в ордовике.

Девонский этап. В венлокском веке исчезли последние представители отряда Protaraeida и семейств Densiphyllidae и Calostylidae. В конце силура исчез отряд Halysitida, подсемейство Palaeofavositidae, семейства Proporidae, Lykophyllidae, Arachnophyllidae и часть родов других семейств. Всего из 160 известных в силуре родов кораллов только 30 продолжали свое существование в девоне. Наиболее многочисленны из них *Favosites*, *Syringopora*, *Heliolites* и одиночные ругозы *Cystiphyllum*, *Holmophyllum*, *Rhizophyllum*, *Spongophylloides*, *Tryplasma* и др. Процветавшие в силуре роды колониальных ругоз в девоне практически отсутствуют.

В раннем девоне началась новая значительная дивергенция кораллов. Возникло много новых родов табулят и ругоз, в том числе возникло много новых родов колониальных ругоз.

В раннем и среднем девоне продолжался расцвет табулят и ругоз, но таксономический состав их сильно отличается от силурийских. Всего в раннем + среднем девоне кораллы представлены 200 родами, 50 семействами и 5 отрядами. В конце среднего девона исчезли гелиолитоидеи и значительная часть родов табулят и ругоз. Во франском веке кораллов было во много раз меньше, чем в среднем девоне, они были в несколько раз более однообразными и представлены в основном родами, существовавшими и в среднем девоне. Всего из франского века известно 20 родов табулят, 10 родов одиночных ругоз и 10 родов колониальных ругоз.

В фаменских отложениях кораллы встречаются очень редко, в тысячи раз реже, чем в среднем девоне и в карбоне. И таксономический состав их очень невелик. Известно около 10 родов табулят, около 10 родов одиночных ругоз и ни одного рода колониальных ругоз. В фаменском веке был очень большой кризис в эволюции кораллов, после которого начался позднепалеозойский этап.

Каменноугольные кораллы очень сильно отличаются от девонских. Из 210 родов девонских кораллов только 15 родов табулят и несколько родов ругоз продолжили свое существование в карбоне. В раннем карбоне возникло много новых родов и семейств ругоз с более сложным их внутренним строением. Как показали исследования М. Минато и М. Като (Minato, Kato, 1965), колониальные формы позднепалеозойских ругоз возникли не от колониальных девонских ругоз, а от одиночных каменноугольных ругоз. Среди табулят такого большого обновления таксономического состава не произошло. Не произошло и их нового пышного расцвета. В карбоне и перми численность и таксономический состав табулят были в несколько раз меньшими, чем у ругоз. И эволюционировали они в позднем палеозое значительно медленнее, чем ругозы. Часть позднепалеозойских табулят представлена реликтовыми родами, существовавшими в среднем палеозое (роды *Sinopora*, *Adetopora*, *Syringopora* и др.). Другие роды хотя и появились в позднем палеозое впервые, но они не отличаются от более древних форм так сильно, как ругозы. В поздней перми численность и таксономическое разнообразие табулят и особенно ругоз сильно уменьшились, и в конце палеозоя они окончательно исчезли.

Всего из позднего палеозоя известно около 15 семейств и 50 родов табулят и около 20 семейств и 130 родов ругоз.

2. Итерация. Итерация понимается как частный случай параллелизма, когда сходные гомологические органы повторно появляются в одном филуме. Например, в филогенетическом ряде *Paleofavosites* – *Mesofavosites* – *Favosites* возникли роды с ветвистыми колониями в позднем ордовике (род *Kolytopora*), в раннем силуре (род *Parastriatopora*) и в начале девона (род *Thamnopora*) (Лелешус, 1971б). Повторное появление в одном филуме морфологически сходных форм в эволюции кораллов встречается весьма часто (Ивановский, 1970, 1971б). В эволюции ругоз в каждом этапе от одиночных форм повторно возникали колониальные формы, которые были более специализированными и в конце этапа в основном вымирали (Лелешус, 1978). В лудловских отложениях Средней Азии много гелиолитоидей (роды *Innaepora*, *Rotalites*, *Avicenia*), которые имеют значительно большее морфологическое сходство с гелиолитоидами ордовика, чем силура.

3. Параллелизм. Параллелизм в узком понимании – когда сходные гомологические органы появляются в разных филумах. Например, в начале девона происходило утолщение стенок кораллитов у фавозитид, альвеолитид и гелиолитоидей. Итерация всегда асинхронная, а параллелизм может быть как синхронным, так и асинхронным. Когда филогения не выяснена, трудно отличить итерацию от параллелизма в узком смысле и в таких случаях любая конвергенция, осуществляющаяся на гомологических органах, называется параллелизмом. Многие примеры итерации и параллелизма в эволюции кораллов изложены в работах Б.С. Соколова (1955, 1962а), О.Б. Бондаренко (1966), А.Б. Ивановского (1969, 1970, 1971б), Ф.Е. Янет (1974), автора (Лелешус, 1971) и др.

#### 4. Гомеозис.

5. Направленность в эволюции. В развитии табулят – увеличение числа коммуникатных форм и уменьшение инкоммуникатных; среди гелиолитоидей – увеличение числа форм с трубчатой цененхимой и уменьшение числа форм с пузырчатой цененхимой; среди ругоз – увеличение числа плеонофорных (двузонных), а в позднем палеозое – трехзонных форм и уменьшение диафрагматофорных форм.

6. Прямолинейность эволюции (ортогенез). Эволюция кораллов в целом была криволинейной, однако в развитии некоторых коротких филогенетических ветвей, состоящих из 2–3 родов, ортогенез проявлялся довольно часто и заканчивался полным вымиранием соответствующих ветвей. Ортогенез обычно связан с усиленным развитием какого-либо одного признака. Например, у табулят формы с септальными пластинами многократно возникали от форм с септальными шипиками. Обратного явления не отмечалось. Толстостенные формы возникали от тонкостенных. Обратного явления не отмечалось.

Формы с цилиндрическими и ветвистыми полипняками всегда возникали от форм с дискоидальными или сферическими полипняками. Обратного явления не отмечалось. Формы с септальными чешуями возникали от форм с септальными шипиками. Обратного явления не отмечалось. По данным А.Б. Ивановского (1975), колониальные ругозы возникали от одиночных, но не наоборот.

Среди табулят формы с крупными порами-солениями возникали от форм с более мелкими порами, но не наоборот.

В дальнейшем эволюция таких линий либо прекращалась, и конечные представители прямых линий полностью вымирали, либо менялось направление эволюции, и начиналось более интенсивное эволюционирование другого органа, и эволюция стала идти по другому направлению. Таким образом, все более "длинные" филогенетические линии, состоящие более чем из 4 или 5 родов, – криволинейные, например, филогенетическая линия:

*Paleofavosites* → *Mesofavosites* → *Favosites* → *Plicatomurus* → *Thamnopora*.

В ранней стадии этой линии сколько-нибудь быстро эволюционировали только соединительные образования, а затем эволюционным изменениям стали подвергаться главным образом только строение стенок и форма полипняков.

Во многих филумах в начале быстро эволюционировал обычно только какой-либо один орган (и коррелятивно связанные с ним другие органы), затем скорость эволюции данного органа сильно снижалась, начинал быстро эволюционировать какой-либо другой орган и т.д.

Ортогенез приводил к вымиранию только мелких таксонов (видов, родов). Причиной вымирания крупных филумов явилось значительное снижение темпов их эволюции.

7. Прогрессивность эволюции. Эволюция кораллов, как в целом, так в отдельных филогенетических ветвях, была прогрессивной. Формы с более сложным внутренним строением возникали от форм с менее сложным внутренним строением. Обратные явления не доказаны. Если они и имели место, то проявлялись во много раз реже. Примеров прогрессивной эволюции много. Ими являются почти все хорошо обоснованные филогенетические линии. Кроме того, внутреннее строение силурийских кораллов в целом более сложное, чем ордовикских, девонских — более сложное, чем силурийских, а позднепалеозойских намного сложнее, чем девонских. Например, в разных филумах табулят наблюдается возникновение толстостенных форм от тонкостенных или возникновение форм с септальными пластинами или чешуями от форм с септальными шипиками и т.д. Среди ругоз возникновение колониальных форм от одиночных или возникновение цистифорных и плеонофорных кораллов от диафрагматофорных или возникновение трехзонных кораллов от двузонных и т.д. Обратные явления не установлены. Формы с максимально сложным внутренним строением вымирали, а новые филогенетические ветви, как правило, возникали от форм с менее сложным внутренним строением.

8. Рост специализации. Как в эволюции палеозойских кораллов в целом, так и в развитии отдельных их филумов отмечается рост специализации. В течение каждого этапа происходило образование более специализированных форм от менее специализированных.

Более специализированные виды отличаются от менее специализированных тем, что они встречаются в меньшем числе пунктов, но более значительными скоплениями, т.е. сильно специализированные таксоны встречаются в сравнительно малом числе обнажений, но там, где они встречаются, бывают одними из преобладающих. И наоборот, слабо специализированные формы встречаются в сравнительно большом числе обнажений, но численность их, как правило, невелика, а иногда настолько мала, что их удается найти только при весьма тщательных поисках. Таким образом, степень специализации можно определить отношением среднего процентного содержания особей в обнажениях к процентному содержанию обнажений, в которых эти особи встречаются. Хотя степень специализации для отдельных родов палеозойских кораллов пока еще математически не подсчитана, тем не менее рост ее в процессе их эволюции не вызывает сомнения.

В поздней стадии эволюции палеозойских кораллов, а также в конце основных эволюционных этапов таксономическое разнообразие их уменьшалось, а численность некоторых таксонов сильно увеличивалась. Например, несмотря на то что позднепермские кораллы представлены в несколько раз меньшим числом таксонов и встречаются во много раз меньшем числе пунктов, чем ордовикские, численность видов пермских кораллов в отдельных пунктах во много раз больше, чем численность видов ордовикских кораллов.

Лудловские гелиолитоидеи в Средней Азии представлены приблизительно в два раза меньшим числом видов и родов, чем ордовикские, зато отдельные их виды в отдельных прослоях встречаются в колоссальном количестве экземпляров, а ордовикские и раннесилурийские гелиолитоидеи встречаются в сотни раз реже. Ордовикские и раннесилурийские гелиолитоидеи Средней Азии обычно не образуют больших скоплений, и, чтобы найти их, нужно проводить внимательные поиски. Лудловских же гелиолитоидей в некоторых прослоях местами так много, что за несколько часов можно собрать сотни их экземпляров. Зато представлены они малым числом видов, среди которых одни бывает резко преобладающим. Массовому вымиранию кораллов предшествовала повышен-

ная их специализация. В первую очередь вымирали более специализированные роды, т.е. такие, представители которых встречаются в относительно малом числе пунктов, но в отдельных пунктах иногда бывают весьма многочисленными.

9. Переживание неспециализированных форм. В эволюции кораллов имело место переживание неспециализированных форм. Если более молодые ветви возникали в результате специализации, то они в большинстве случаев вымирали быстрее, чем таксоны исходных линий. Так, например, давший начало отряду Favositida род *Paleofavosites* существовал от конца среднего ордовика до конца силура (около 50 млн. лет), в то время как большинство возникших от него родов (непосредственно или через промежуточные роды) существовали только в какой-либо одной геологической эпохе.

Например, роды *Hemiagetolites*, *Agetolites*, *Thecipora*, *Palaeocorolites* и др. непосредственно или через промежуточные формы произошли от рода *Paleofavosites* и вымерли раньше его. Все эти роды значительно сильнее специализированные, потому что они встречаются во много раз меньшем числе пунктов, чем род *Paleofavosites*, но в отдельных пунктах они обычно весьма многочисленные и явно преобладают над остальными группами.

10. Снижение темпов эволюции. В начальной стадии эволюции филумов, а также в начале отдельных эволюционных этапов темпы эволюции наиболее высокие, а в конечной (реликтовой) стадии эволюции филумов и в конце отдельных эволюционных этапов наиболее низкие.

После сколько-нибудь значительного снижения темпов эволюции наступало обеднение таксономического состава и даже полное вымирание отдельных филумов.

Значение темпов эволюции для численности и таксономического разнообразия филумов очень велико. Если адаптивная эволюция происходит быстрее, чем изменяется среда, тогда численность и таксономическое разнообразие филума увеличиваются, его популяции наступают, захватывают новые экологические ниши (новые адаптивные зоны).

Если эволюция протекает медленнее, чем изменяется среда, тогда численность и таксономическое разнообразие филума уменьшаются, его популяции отступают, начинают освобождать наиболее изменившиеся участки до того занятых ими экологических ниш. Темпы эволюции табулят и гелиолитоидей описаны в статье автора (Лелешус, 1971а).

11. Наличие незанятых экологических ниш. Согласно Ч. Дарвину и его прямым последователям, новые таксономические группы занимают экологические позиции путем прямой борьбы за существование между группами, занявшими эти позиции раньше. Г.Г. Симпсон (1948), Э. Майр (1968) и др. указывают на наличие множества незанятых экологических ниш. "Общая последовательность такова, что преобладающая группа вымирает и оставляет зону незанятой раньше, чем другая группа ее займет. Ихтиозавры вымерли за миллионы лет до того, как появились их экологические аналоги китообразных" (Г.Г. Симпсон, 1948, с. 318). Эту вторую точку зрения полностью подтверждает и эволюция кораллов. Кораллы появились значительно позднее, чем вымерли археоциаты, обитавшие в сходных экологических условиях. Огромные незанятые экологические ниши были и в эпохи кризисов, разделявших наиболее крупные эволюционные этапы кораллов.

В конце среднего девона и франском веке происходило массовое вымирание кораллов, а новые формы начали интенсивно возникать только в начале карбона. Незанятые кораллами экологические ниши были и в начале триасового периода. Табуляты и ругозы вымерли в конце палеозоя, а шестилучевые кораллы впервые появились в среднем триасе и стали многочисленными только в позднем триасе. Палеогеографические изменения на границе палеозоя и мезозоя не были основной причиной вымирания палеозойских кораллов. Эти изменения лишь ускорили их гибель. До конца палеозоя дожила лишь весьма незначительная часть родов и семейств табулят и ругоз. Вымирание отдельных родов, семейств и отрядов кораллов происходило на протяжении

нии всего палеозоя начиная с ордовика и далеко не всегда было приурочено к каким-либо крупным палеогеографическим изменениям. Например, гелиолитоидеи и ряд родов других кораллов вымерли в конце среднего девона, хотя существенных изменений среды тогда не было. Одни и те же виды некоторых других среднедевонских кораллов (обитавших вместе с гелиолитоидеями) без каких-либо видимых изменений продолжали существовать и во франком веке. Изменения палеогеографической обстановки приводило к образованию, а потом к вымиранию главным образом эндемичных родов. Вымирание крупных филумов наступило только после реликтовой стадии их развития, во время которой темпы эволюции были очень низкими.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бондаренко О.Б. Пути развития табулят. — Палеонтол. журн., 1966, 4, с. 8–18.
- Дубатовол В.Н. Позднесилурийские и девонские табуляты, гелиолитиды и хететиды Кузнецкого бассейна. М.: Изд-во АН СССР, 1963, 194 с.
- Дубатовол В.Н. Стратиграфическое и географическое распространение табулят, гелиолитид и хететид в девоне СССР. — В кн.: Дубатовол В.Н., Спасский Н.Я. Стратиграфический обзор девонских кораллов СССР. М.: Наука, 1964, с. 4–66.
- Ивановский А.Б. Древнейшие ругозы. М.: Наука, 1965, с. 3–151.
- Ивановский А.Б. Эволюция ругоз в ордовике и силуре. — В кн.: Проблемы палеонтологии: Докл. сов. геологов на XXIII сессии. Международ. геол. конгресса. М.: Наука, 1968, с. 80–87.
- Ивановский А.Б. Параллелизм в филогенетическом развитии ругоз. — Докл. АН СССР, 1969, 158, № 3, с. 661–662.
- Ивановский А.Б. Повторная дивергенция у кораллов. — Докл. АН СССР, 1970, 192, № 4, с. 896–898.
- Ивановский А.Б. Основные этапы эволюции ругоз и основы их систематизации. — В кн.: Ругозы и строматопороидеи палеозоя СССР. М.: Наука, 1971а, с. 9–15.
- Ивановский А.Б. Повторные (итеративные) явления у ругоз. — Геол. и геофиз., 1971б, 8, с. 98–103.
- Ивановский А.Б. Ругозы. М.: Наука, 1975. 121 с.
- Лелешус В.Л. Темпы эволюции табулят и гелиолитоидей. — Палеонтол. журн., 1971а, 3, с. 17–25.
- Лелешус В.Л. О филогенетической связи между родами *Favosites* и *Thamnopora*. — В кн.: Табуляты и гелиолитоидеи палеозоя СССР. М.: Наука, 1971б, с. 109–115.
- Лелешус В.Л. Параллелизм в эволюции табулят. — Докл. АН СССР, 1972, 203, № 1, с. 208–210.
- Лелешус В.Л. Об одной закономерности эволюции ругоз. — Палеонтол. журн., 1978, 1, с. 31–35.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Симпсон Г.Г. Темпы и формы эволюции. М.: ИЛ, 1948. 358 с.
- Соколов Б.С. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Введение. Общие вопросы систематики и истории развития табулят. — Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 85. 1955. 527 с.
- Соколов Б.С. Подкласс *Tabulata*. Подкласс *Heliolitoidea*. — В кн.: Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962а, с. 192–285.
- Соколов Б.С. Биостратиграфический и биогеографический обзор табулятоморфных кораллов палеозоя СССР. — Геол. и геофиз., 1962б, 10, с. 53–67.
- Янет Ф.Е. Параллелизм в развитии силурийских и девонских табулят Урала. — В кн.: Древние *Cnidaria*. Т. 1. Труды СО АН СССР, 1974, вып. 201, с. 122–128.
- Hill D. The sequence and distribution of upper Palaeozoic Coral Faunas. — Austral. J. Sci., 1957, 19, 3а, р. 42–61.
- Hill D. Distribution and sequence of Silurian Coral Faunas. — J. Proc. soc. NSW, 1958, 92, р. 151–173.
- Minato M., Kato M. Durhaminidae (Tetracoral). — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. IV, 1965, 13, N 1, р. 11–86.

## О МОРФОЛОГИИ СИРИНГОПОРИД

Морфология – основа всех выводов при изучении любой группы организмов, как ископаемых, так и современных.

Сирингопориды по своим морфологическим особенностям составляют крупный отряд в подклассе табулят, своеобразие которого проявляется в строении колоний. Анализ огромного фактического материала, собранного из всех систем палеозоя и различных регионов Советского Союза, изучение коллекций, хранящихся в музеях Ленинграда, Москвы, Новосибирска, Киева, изучение небольших коллекций, присланных из Швеции, Норвегии, Польши, Северной Америки (северо-восток Аляски) позволили провести ревизию этой чрезвычайно трудной группы кораллов.

В настоящее время установлено, что в отряд *Syringoporida* входят четыре семейства, два подсемейства, 30 родов и несколько сотен видов.

Сирингопориды, как и все табуляты, были морскими прикрепленными организмами, которые вполне возможно характеризовались своеобразными биологическими особенностями. С одной стороны, это были колонии с общим для всех зооидов обменом веществ, с их жизненно необходимыми функциями: питанием, размножением, ростом колоний, явлениями регенерации, которые во многом зависели от среды обитания. С другой стороны, каждая колония состояла из отдельных зооидов, которые зонально сохраняли свою индивидуальность.

В связи с прикрепленным образом жизни сирингопориды строили наружный скелет-полипняк, сложенный кораллитами. Для сирингопорид характерен кустистый (фацелоидный) тип полипняка, в котором каждый зооид обособлен от соседних свободным пространством. Степень компактности полипняка может быть различной. По литературным данным известно, что некоторые исследователи считали степень компактности полипняков надежным видовым признаком (Nelson, 1962). Однако изучение колоний сирингопор из силурийских отложений Подолии показало, что степень компактности зависит от зон обитания; этот признак изменчив в пределах одного вида.

Каждая колония кораллов, в том числе и колонии сирингопорид, по аналогии с современными кораллами начинала свой рост от первого кораллита, который образовался во время преобразования планулы в полип. Первый кораллит колонии у ругоз и табулят в литературе получил название протокораллита (Hill, 1935). В дальнейшем каждая колония росла за счет вегетативного – бесполого размножения. От протокораллита отпочковывался следующий кораллит – гистерокораллит, и от него и других гистерокораллитов колония продолжала расти дальше. Протокораллит чрезвычайно редко сохраняется в ископаемом состоянии. В обширных коллекциях палеозойских сирингопорид (более четырех тысяч шлифов) только в четырех колониях удалось обнаружить протокораллит. Одна колония из коллекции А.А.Штукенберга (1895) – *Multithecopora repens* (Stuck.) из отложений верхнего карбона Северного Урала, другая – *Syringopora multifaria* Klaam. из силурийских отложений Подолии, третья – *Kueichowpora elegans* Tchudinova, sp. nov. (табл. VII, фиг. 3б) из отложений визейского яруса Северного Урала, четвертая – *Syringopora* sp. из отложений фаменского яруса Южного Урала.

Онтогенез протокораллита простой. Протокораллит имеет коническую форму, уплощенную с одной стороны. В нижней части протокораллит полый, стенки тонкие, в верхней части, как только он начинает отгибаться вверх, стенки утолщаются, и на этом уровне появляется первое днище. На уровне второго-третьего днища появляется первый гистерокораллит, который дает последующие гистерокораллиты, и колония интенсивно растет за счет вегетативного почкования (табл. VII, фиг. 3б). Кроме онтогенеза протокораллита, были изучены астогенез и бластогенез нескольких родов сирингопорид. Термин "астрогенез"

известен в литературе давно и был предложен для стадий индивидуального развития колониальных организмов. Последовательность и названия стадий следующие: филастическая – зародышевая, непионическая – младенческая, детская, неаническая – юношеская, молодая, эфебическая – зрелая, геронтическая – старческая. В астогенезе колоний рода *Syringopora* и рода *Kueichowpora* выявлены следующие стадии развития: непионическая стадия прослеживается с момента образования протокораллита и заканчивается первым гистерокораллитом. С момента появления первого гистерокораллита начинается следующая неаническая стадия развития, и заканчивается она образованием основания колонии. Неаническая стадия развития колонии – это стадия почкования первичных гистерокораллитов, которые имели такое же простое строение, как и протокораллит. Гистерокораллиты вначале растут параллельно субстрату, колония плоская – пластинчатая. Они располагаются линейно, дихотомируют или вокруг первого гистерокораллита. Первичные гистерокораллиты в начале своего роста расположены параллельно субстрату, затем круто отгибаются вверх и растут вертикально. В местах почкования гистерокораллиты соединены друг с другом округлыми отверстиями. Бичер (Beecher, 1893) младенческую – неаническую стадию в развитии колоний табулит назвал "аулопороидной" по строению простых первичных гистерокораллитов. В колонии, после образования аулопороидной сетки, гистерокораллиты растут, почкуются и на высоте 1,5–3,0 мм между кораллитами появляются соединительные образования в виде тонких трубочек. С момента образования соединительных трубочек начинается следующая, эфебическая – зрелая стадия в развитии колонии. Последнюю геронтическую стадию в развитии колонии выделить обычно трудно (табл. V, фиг. 1–5). Кроме астогенеза у сирингопорид был изучен бластогенез нескольких видов. Термин "бластогенез" введен М. Ружковской (Rożkowska, 1960) для процесса образования и развития отдельных кораллитов колониальных ругоз.

Изучен бластогенез одного вида рода *Syringopora* – *S. reticulata* Goldf. – из визейских отложений Подмосквовного бассейна. Выявлены следующие стадии: первая стадия гистеро–непионическая, младенческая. Стенка материнского кораллита утолщается, вытягивается перпендикулярно оси кораллита, появляется почка 0,5–0,6 мм субтреугольного, округлого очертания. Вторая стадия гистеро–неаническая, юношеская, молодая. Новый кораллит диаметром 0,8–1,9 мм быстро расширяется и отгибается вверх. Намечается гофрировка стенок и появляются септальные шипики и днища. Третья стадия – эфебическая, зрелая, кораллит диаметром 1,2–1,5 мм, развиты септальные шипики и днища. Геронтическая стадия не выделена. Бластогенез двух видов рода *Syringopora* – *S. reticulata* Goldf. и *S. ramulosa* Goldf. – был изучен Новинским (Nowinski, 1976). Новинский также констатирует три стадии развития у этих видов рода *Syringopora*.

Изучен бластогенез одного вида рода *Neomultithesopora* – *N. robusta* Tchudinova, sp. nov. из отложений верхнего карбона мыса Чайка; при этом выявлены те же три стадии: гистеро–непионическая, гистеро–неаническая и эфебическая. В бластогенезе этого вида, так же как и в бластогенезе отмеченного выше вида рода *Syringopora*, в гистерокораллите появляются вначале септальные шипики, позднее днища.

В некоторых колониях рода *Neomultithesopora* наблюдается своеобразное боковое почкование. Как только появился первый гистерокораллит, он растет вначале вбок, затем при его дальнейшем росте он отгибается вверх, и на изгибе вновь появляется новая почка – следующий гистерокораллит, далее еще почка и еще почка (табл. V, фиг. 6). Почкование проявляется все время с одной стороны. Вероятнее всего, такого типа почкование происходило у чашки. Вполне возможно, что появление почек с одной стороны связано с освещением и притоком пищи.

У сирингопорид выявлено три типа почкования: внутричашечное периферическое, боковое, или латеральное, и столонное – от соединительных трубок (табл. VII, фиг. 2) или пластин.

В колониях сирингопорид почкование наблюдается на всех стадиях роста колонии, и особенно сильно оно выражено на ранних этапах развития любой коло-

нии. Почкование в колониях сирингопорид происходит многофазно и асинхронно и особенно интенсивно проявляется на ранних этапах роста колонии.

Для всех сирингопорид характерен кустистый тип полипняка. Кустистые полипняки по форме могут быть полусферические, дисковидные, роговидные и пластинчатые.

Разновидностью кустистого полипняка следует считать кустисто-массивный. Для него характерно компактное расположение кораллитов, промежутки небольшие, кораллиты могут контактировать, но при этом сохраняют свою обособленность. Это в основном роды семейства *Thecostegitidae*, более древние роды из семейства *Syringoporidae* (род *Troedssonites*) и более молодые роды этого семейства (*Neosyringopora*). Колонии по форме сферические, полусферические, пластинчатые.

Другой разновидностью следует считать кустисто-цепочечный тип колоний. Кораллиты расположены сериями цепочек различной длины. Обычно этот тип колонии характерен для более поздних родов (*Enigmalites* табл. VII, фиг. 1а; *Neosyringopora*), но наблюдается и у других родов (*Multithesopora*, *Syringopora*). В основном подобная форма колонии зависит от рельефа дна и грунта.

Изучение обширного фактического материала позволило детально разобраться и изучить морфологические особенности сирингопорид. Главное внимание было обращено на изменение морфологических структур, на выяснение общих закономерностей морфогенеза сирингопорид, т.е. на изменение морфологических структур как в индивидуальном, так и в историческом развитии (рис. 1).

В строении колоний сирингопорид наблюдается все разнообразие элементов скелета, которое можно констатировать у табулят.

Достоверные находки самых древних сирингопорид известны со среднего ордовика. Древние сирингопориды характеризовались небольшими колониями, образованными цилиндро-призматическими кораллитами, у которых были развиты простые горизонтальные днища, короткие соединительные трубки, расположенные на ребрах кораллитов, микроструктура стенок кораллитов ламеллярная, септальные шипики мелкие и редкие.

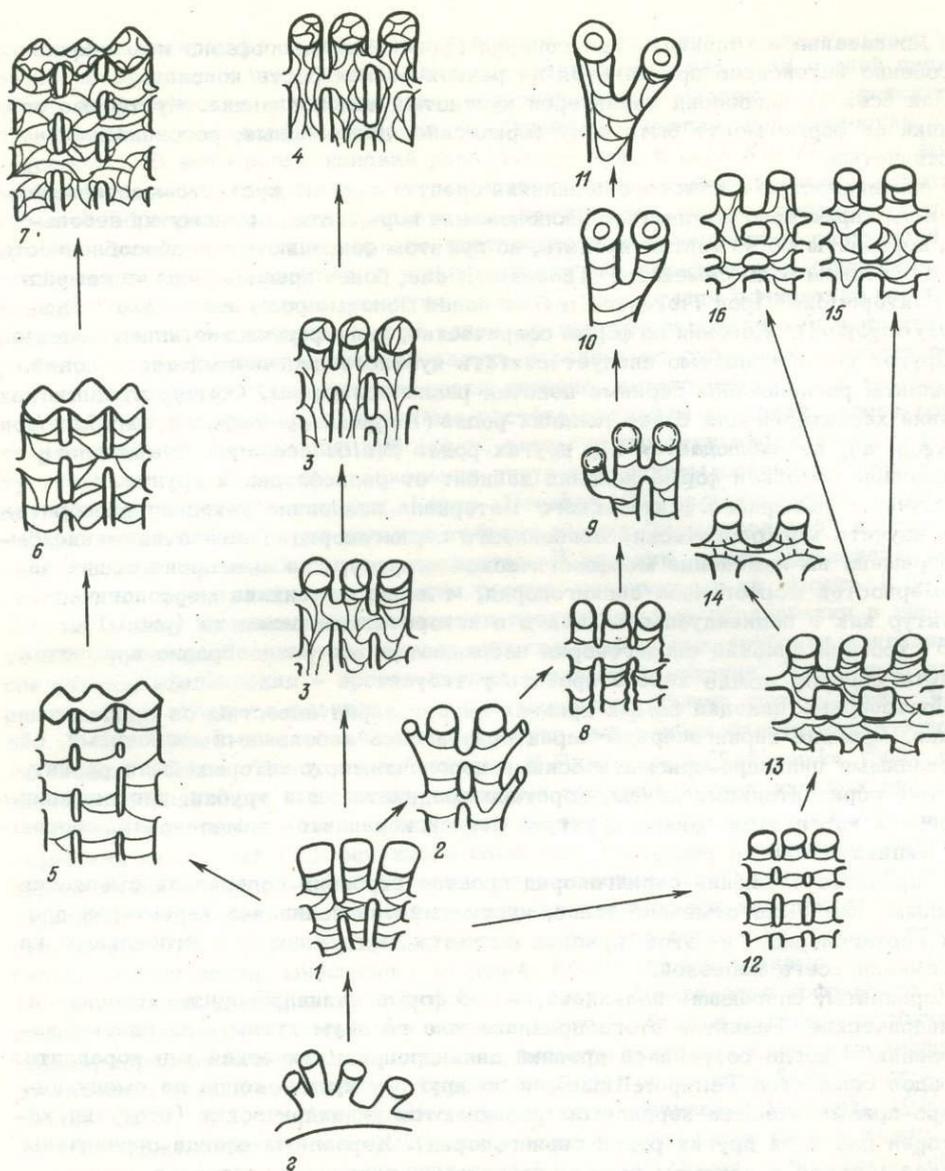
В процессе эволюции сирингопорид простое строение полипняков сменяется сложным. Как было отмечено выше, кустистый тип полипняка характерен для всех сирингопорид, и этот признак остается выдержанным — стабильным на протяжении всего палеозоя.

Кораллиты, слагающие полипняки, — по форме цилиндро-призматические и цилиндрические. Развитие этого признака шло по двум путям: по одному направлению — когда сохранился древний цилиндропризматический тип кораллитов (у родов семейства *Tetraporellidae*), и по другому пути — когда на смену цилиндро-призматическим кораллитам развиваются цилиндрические (этот тип характерен для всех других родов сирингопорид). Кораллиты всегда ограничены стенкой — текой и покрыты тонким покровом — эпитекой.

Микроструктура склеренхимы стенок кораллитов не отличается разнообразием. У сирингопорид установлено два типа: ламеллярный — более древний и фиброзный — более поздний. Смена более древнего ламеллярного типа на фиброзный произошла в различных филогенетических ветвях сирингопорид на различных геологических уровнях.

В филогенетической ветви семейства *Multithesoporidae* сохранился древний — ламеллярный тип микроструктуры стенок кораллитов довольно длительный интервал времени, до позднекаменноугольной эпохи, но у более древних родов эпитека гомогенная, у более поздних родов (поздний карбон — ранняя пермь) стенка и эпитека фиброзные; у пермских родов и видов эпитека фиброзная и толще собственной стенки.

В других трех филогенетических ветвях сирингопорид ламеллярный тип микроструктуры (у древних родов) с тонкой гомогенной эпитекой сменяется ламеллярным, но с фиброзной эпитекой, и позднее появляется фиброзный тип склеренхимы стенки с фиброзной структурой эпитеки. Эпитека снаружи несет следы нарастания в виде тонких концентрических струек. Из 30 родов сирингопорид только у одного рода *Syringocalyon* наблюдается скульптурная эпитека в виде многочисленных чешуек.



Основные направления развития сирингопорид

Г - гипотетический предок из отряда Auloporida. Семейства и роды сирингопорид: семейство Syringoporidae, 1 - *Troedssonites*, 2 - *Syringoporinus*, 3 - *Syringopora*, 4 - *Neosyringopora*; семейство Tetraporellidae, 5 - *Tetraporella*, 6 - *Tetraporinus*, 7 - *Nayasakaia*; семейство Multithecoporidae, 8 - *Spiroclados*, 9 - *Syringoporella*, 10 - *Multithecopora*, 11 - *Neomultithecopora*; семейство Thecostegitidae, 12 - *Cannapora*, 13 - *Thecostegites*, 14 - *Chonostegites*, 15 - *Verolites*, 16 - *Ortolites*

Септальный аппарат у сирингопорид развит в виде септальных шипиков, расположенных на стенках кораллитов вертикальными рядами. Развитие этого признака шло по двум направлениям: септальные шипики растут от эпителии, пронизывают весь слой склеренхимы стенки и выступают во внутреннюю полость кораллитов; второе направление - шипы расположены на различных слоях стереоплазмы. У всех позднекаменноугольных и раннепермских родов шипы расположены на последнем слое, т.е. по внутреннему слою склеренхимы стенки.

Микроструктура шипов ламеллярная, фиброзная и трабекулярная. У кораллов с ламеллярной стенкой могут быть развиты шипы ламеллярные или тра-

бекулярные (голоканты встречаются у некоторых видов рода *Syringopora*; мнноканты у родов *Armalitea* – ранний девон, *Syringocalcyon*, *Syringella* – ранний карбон). У кораллов с фиброзным строением стенки развиты только фиброзные шипы (*Neomultithesopora*, пермь).

Соединительные образования составляют характерную особенность сирингопорид. Они развиты в виде пор (редко), трубок, пластин (чаще). Развитие этого признака шло по четырем направлениям: первое направление – сохранился древний тип соединительных образований, короткие соединительные трубки расположены на ребрах кораллитов (роды семейства *Tetraporellidae*); второе направление – соединительные трубки с ребер смешаются, расположены беспорядочно, различной длины – это направление получило максимальное развитие, так как повышало жизненный оптимум колонии (роды семейства *Syringoporidae*). Третье направление – из трубок за счет их слияния возникают соединительные пластины (роды семейства *Thecostegitidae*). У текостегитид этот признак достиг максимального расцвета. В нижнекаменноугольную эпоху, эпоху расцвета и угасания текостегитид появились узкоспециализированные роды, у которых были развиты соединительные поры, трубки и пластины (роды *Verolites*, *Ortholites*, *Fuchungopora*, *Duncanopora*). Четвертое направление – угасание этого признака (роды семейства *Multithesoporidae*); у более древних родов (*Spiroclados*) соединительные трубки беспорядочно расположенные, затем более редкие и чаще встречается боковое почкование; в этом направлении развитие шло на интенсивное усиление индивидуальности зооидов, тогда как в трех других направлениях наблюдалось усиление колониальности колоний.

Днища. Развитие этого признака шло по нескольким направлениям. Древние сирингопориды имели горизонтальные, вогнутые, реже неполные днища. Первое направление – развитие шло по пути сохранения древней архаичной структуры (роды семейства *Multithesoporidae*), и только у рода *Neomultithesopora* днища более усложненные – вогнутые, воронкообразные. Другое направление – усложнение днищ, прогибание днищ от вогнутых до воронковидных с сохранением древних черт, сохранились вогнутые, горизонтальные днища (роды семейства *Thecostegitidae*). Развитие шло по пути интенсивного усложнения днищ – вогнутые и неполные днища в осевой зоне с кольцом пузырей на периферии кораллитов (роды семейства *Tetraporellidae*) и последнее направление с максимальным разнообразием структуры днищ – у более древних развиты вогнутые днища, далее вогнутые переходят в воронковидные с осевой трубкой в центре, сбоку и без нее; воронковидные днища с развитой зоной пузырей на периферии кораллитов и пузыревидные днища (роды семейства *Syringoporidae*).

Все многообразие морфологических структур сирингопорид способствовало их длительному существованию на протяжении всего палеозоя.

Детальное изучение морфологии сирингопорид позволило выявить таксономическое значение морфологических признаков, уточнить систематический состав сирингопорид, разработать филогению и показать, что комплексы сирингопорид могут быть использованы и для стратиграфии.

Ниже приведено описание трех новых видов.

## ОТРЯД SYRINGOPORIDA

### СЕМЕЙСТВО SYRINGOPORIDAE NICHOLSON, 1879

#### Род *Kueichowpora* Chi, 1933

*Kueichowpora elegans* Tchudinova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 2; табл. VII, фиг. 3

Видовое название происходит от *elegans* (лат.) – изящный.

Голотип – № 2333/466, ПИН; западный склон Северного Урала, р. Большой Сопляск; нижний карбон, визейский ярус.

Описание: Колонии кустистые, небольшие по размерам, низкие и широкие, сложены цилиндрическими кораллитами, которые начинают расти от аулопоройдной сетки. Диаметр кораллитов равен 2,0–2,5 мм, очень редко 2,7 мм. Кораллиты расположены параллельно друг другу, расстояние между ними 2,0–4,0 мм. Кораллиты соединены очень редкими соединительными трубками диаметром 1,0–1,5 мм. Кораллиты обычно прямые, но иногда в одной и той же колонии рядом с ровными кораллитами расположены сильно извилистые, у которых сбоку, через 3,0–5,0 мм образовались почки. Стенки кораллитов имеют толщину 0,15–0,20 мм. Днища глубоковоронкообразные с четким осевым каналом диаметром 0,6–1,0 мм. Расстояние между днищами вдоль стенки кораллита равно 0,3–0,8, редко 1,0 мм. В осевой трубке развиты диафрагмы, слабо выпуклые; расстояние между ними 0,2–0,8 мм. Диафрагмы прослеживаются не в каждой осевой трубке, но часто и на больших участках. Септальные шипики хорошо развиты на стенках кораллитов, реже на днищах; они мелкие, тонкие и короткие.

Сравнение. Наличие хорошо развитых диафрагм в осевых трубках отличает новый вид от всех известных в литературе видов рода.

Распространение. Нижний карбон, визейский ярус Урала.

Материал. Найдено 26 колоний хорошей сохранности на западном склоне Северного Урала на рр. Большой Сопляк, Воя (сборы Т.А.Добролюбовой, 1929), на р.Ильч (сборы В.А.Варсановьевой, 1956), левобережье р.Печоры (сборы В.А.Черных, 1967).

#### Род *Enigmalites* Tchudinova, 1975

*Enigmalites mirandus* Tchudinova, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 1

Название вида происходит от *mirandus* (лат.) – удивительный.

Голотип – № 2333/705, ПИН; западный склон Северного Урала, р.Кожим; нижний карбон, турнейский ярус, кизеловский горизонт.

Описание. Колонии кустистые, небольших размеров. Кораллиты цилиндрические, диаметром 2,0–2,5 мм; расстояние между ними колеблется от полного контакта до 1,0–2,0 мм. Кораллиты от основания колонии расходятся радиально, в средней и верхней части параллельно друг другу; участками расположены цепочками. Стенки кораллитов толщиной 0,2–0,4 мм. Эпитека сливается с фиброзной склеренхимой стенки. Соединительные трубки расположены редко, беспорядочно, диаметр их равен 1,0 мм. Днища пузыревидные, глубоковоронковидные, с прерывистым осевым каналом, диаметром 0,5–0,7 мм. Септальные шипики хорошо развиты, мелкие; расположены вертикальными рядами на стенках кораллитов; в ряду на мм приходится 5–6 шипиков. Обычно шипы расположены в последних, внутренних слоях склеренхимы стенки. В колониях этого вида наблюдается частое внутриворонковое боковое, двух- или трехфазовое почкование. У материнского кораллита в чашке появляется почка, растет юный кораллит и, не успев достигнуть зрелой стадии (при 2,0–3,0 мм), снова образует новую почку. Вначале почкования пузырчатая ткань является общей для материнского и юного кораллита, но с появлением стенки юного кораллита днища развиваются дифференцированно, в обоих кораллитах. Септальные шипики появляются после обособления юных кораллитов.

Сравнение. Для вида характерны пузыревидные и глубоковоронковидные днища. Кроме того, септальные шипы развиты по внутреннему краю склеренхимы стенки. Все эти признаки четко отличают описанный вид от всех известных видов этого рода.

Распространение. Нижний карбон, турнейский ярус Урала.

Материал. Найдено 9 колоний хорошей сохранности на западном склоне Северного Урала, на р.Кожим (сборы В.А.Черных, 1967).

СЕМЕЙСТВО MULTITHECOPORIDAE SOKOLOV, 1950

Род *Neomultithecopora* Lin, 1963

*Neomultithecopora robusta* Tchudinova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 6; табл. VI, фиг. 1

Название вида от *robustus* (лат.) – крепкий.

Голотип – № 2333/868, ПИН; мыс Чайка; верхний карбон, низы кревьякинского горизонта.

Описание. Колонии крупные, кустистые, высотой 28–30 см, шириной 20–25 см. Кораллиты цилиндрические, диаметром 2,9–3,1, чаще 3,0 мм. Диаметр висцерального пространства равен 1,8–2,0 мм. Снаружи кораллитов хорошо сохранилась эпитека с частыми поперечными морщинками. Кораллиты расположены параллельно друг другу с интервалом 1,0–2,5 мм. Стенки кораллитов толстые, 0,6–1,0 мм, двухслойные, внутренний слой более светлый, внешний – темный. Микроструктура склеренхимы фиброзная. Соединительные трубки редкие, короткие, диаметром 0,8–1,0 мм; расстояние между ними 3,0–8,0 мм. Наблюдаются частые боковые слепые отростки соединительных трубок, короткие и широкие в основании. Днища полные, выпуклые, горизонтальные, неполные, расщепленные, слабо вогнутые. Расстояние между днищами равно 0,1–0,5 мм. Септальные шипики хорошо развиты, расположены вертикальными рядами; на 1,0 мм ширины четыре–пять рядов шипов, на 1,0 мм длины насчитывается пять–шесть шипиков. Шипы игловидные, реже субтреугольные, вдаются в полость кораллитов на 0,2–0,3 мм. Септальные шипики начинают свой рост от эпитеки, пронизывают всю стенку, но наблюдаются и такие шипы, которые расположены на разных слоях склеренхимы стенки.

Почкование. Боковое почкование наблюдается у нескольких кораллитов одновременно и на одном уровне. От материнского кораллита (его внешняя стенка становится бугристой) отпочковывается юный кораллит. Этот кораллит растет не вверх, а вбок, в сторону на 1,5–2,0 мм; его диаметр равен 2,0 мм; затем он резко отгибается и растет вверх, резко увеличивается и его диаметр, до 3,0 мм, т.е. до диаметра кораллита на зрелой стадии. На этом уровне от основания молодого кораллита, у его поворота вверх, отпочковывается снова молодой кораллит диаметром 1,5–2,0 мм, который почти сразу растет вверх (диаметром 2,0 мм), далее через 2,0 мм диаметр его увеличивается до диаметра зрелого кораллита. При таком, боковом двух- и трехкратном почковании кораллиты растут параллельно друг другу, и на расстоянии 1,0–1,5–7,0 мм возникают первые соединительные трубки.

Сравнение. Своеобразное боковое почкование, характер выпуклых днищ, хорошо развитый септальный аппарат и широкое висцеральное пространство кораллитов четко отличают новый вид от всех известных в литературе видов этого рода.

Распространение. Верхний карбон (нижняя часть); мыс Чайка.

Материал. Две колонии очень хорошей сохранности найдены на мысе Чайка (Югорский п-ов) (сборы С.С.Лазарева, 1971).

ЛИТЕРАТУРА

- Соколов Б.С. Хететиды карбона Северо-Восточной Украины и сопредельных областей. Л.: Гостоптехиздат, 1950. 144 с.
- Лин Бао-юй. Некоторые каменноугольные и пермские *Tabulata* южной части Китая. – *Acta paleontol. sinica*, 1963, 11, N 4, с. 579, 590.
- Штукен берг А.А. Кораллы и мшанки каменноугольных отложений Урала и Тимана. – *Труды Геол. комитета*, т. 10, № 3 СПб., 1895. 178 с.
- Beecher С.Е.I. The development of a coral. II. Symmetrical cell development in the Favositidae. – *Trans. Connect. Acad. Arts and Sci.*, 1893, 8, p. 207–219.
- Chi Y.S. Lower Carboniferous *Syringoporas* of China. – *Paleontol. sinica*, Ser. b, 1933, 12, fasc. 4, 48 p.

- Hill D. British terminology for Rugosa corals. — Geol. Mag., 1935, 72, p. 481–519.  
 Nelson S.J. Analysis of Mississippian Syringopora from the Southern Canadian Rocky Mountain. — J. Paleont., 1962, 36, N 3, p. 442–460.  
 Nicholson H.A. On the structure and affinities of the "Tabulate Corals" of the Palaeozoic period with critical descriptions of illustrative species. Edinburgh, 1879. 342 p.  
 Nowinski A. Tabulata and Chaetetida from the Devonian and Carboniferous of southern Poland. — Paleontol. pol., 1976, N 35, 123 p.  
 Rozkowska M. Blastogeny and individual variations in tetracoral colonies from the Devonian of Poland. — Ap. pol., 1960, 1, p. 3–54.

УДК 563.627

О.Б. Бондаренко

## МЕТОДИКА И РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ АСТО-ФИЛОГЕНЕЗА ГЕЛИОЛИТОИД

О возможностях и перспективах изучения астогенеза и филогенеза у современных и ископаемых колониальных кораллов уже известно (Beecher, 1891; Girty, 1895; Lindström, 1899; Наумов, 1960; Stumm, 1967; Улитина, 1973, 1974; Jull, 1973; Бондаренко, 1975, 1977, 1978; Fedorowski and Jull, 1976; Бондаренко, Стасиньска, 1976; Бондаренко, Минжин, 1977; Fedorowski, 1978; и др.). В настоящей статье дано описание методики изучения асто-филогенеза у ископаемых колониальных гелиолитоид и приведены выводы, имеющие как частное, так и общее значение.

### МЕТОДИКА

Методика проиллюстрирована на группе родов *Okopites* – *Dnestrites*, собранной в Подольском Приднестровье в известняках и мергелях рашковских и дзвингородских слоев из 16 последовательных стратиграфических уровней (верхний лудлов? – приидол; см. Бондаренко, 1978б, рис. 1). В каждом местонахождении имеется небольшое число экземпляров гелиолитоид – от 1 до 3–10, редко до 23, а общее число экземпляров для всех разрезов достигает 70. Колонии разных местонахождений и стратиграфических уровней имеют общие черты развития в астогенезе, что придает этой общности характер закономерности.

Полевые сборы. Методика полевых сборов колониальных кораллов совпадает с общей методикой сборов палеонтологического материала. Следует еще раз подчеркнуть, что для асто-филогенетических исследований необходимы колонии максимально полной сохранности. Раньше такое условие не было обязатель-

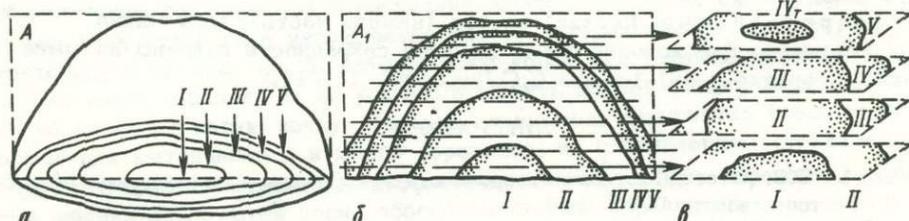


Рис. 1. Последовательность операций при подготовке колонии к астогенетическому изучению

а – внешний вид колонии с морщинистой эпителией в основании; б – полный продольный шлиф через осевую часть колонии, вдоль ее срединной плоскости; в – серия последовательных поперечных шлифов. Обозначения: А, А<sub>1</sub> – плоскость продольного разреза (А) и продольного шлифа (А<sub>1</sub>) через осевую часть колонии; I, II, ... V – пояса роста, где точками показаны темные зоны

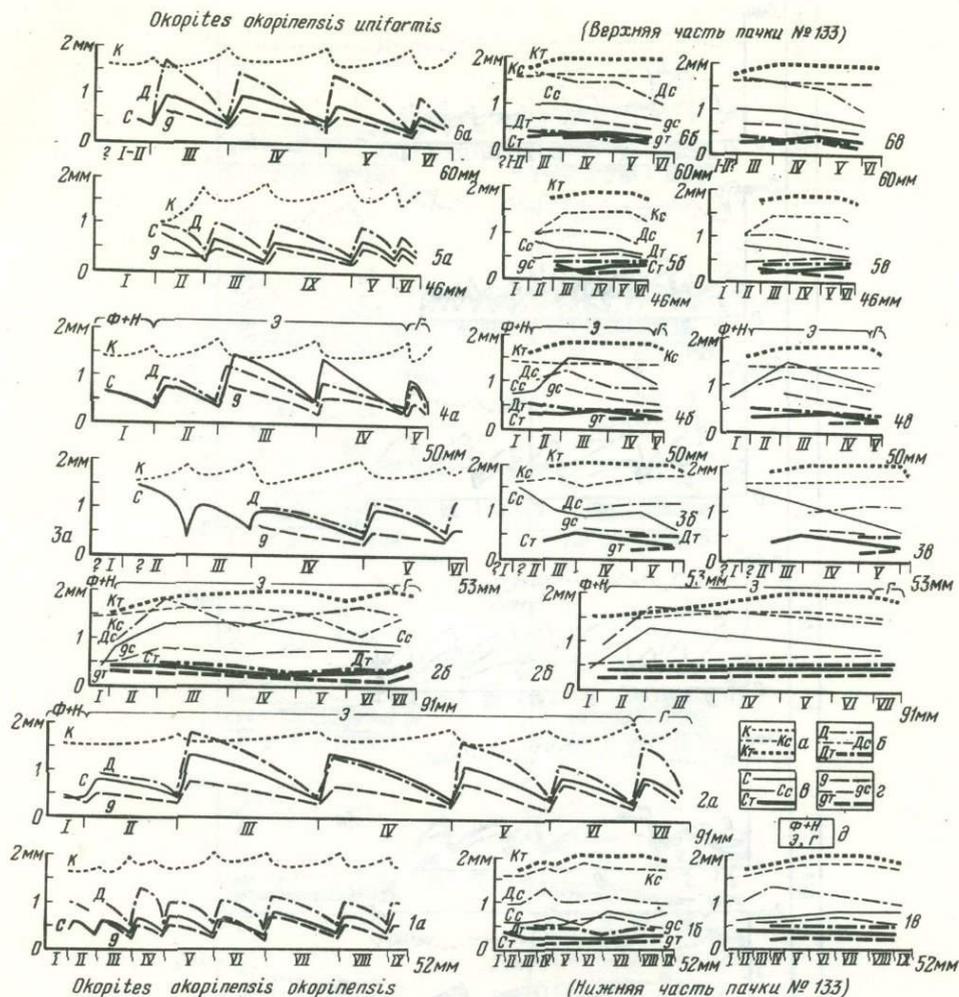


Рис. 2а. Циклически-направленный тип изменений морфометрических показателей в астогенезе у разных колоний рода *Okopites*

1а-6а - графики изменений числовых характеристик внутри поясов и между поясами; 1б-6б - графики изменений числовых характеристик, построенные отдельно для светлой и темной зон каждого пояса; 1в-6в - графики изменений числовых характеристик, построенные по трем или двум точкам (начало астогенеза - числовой максимум признака, если есть - конец астогенеза). Обозначения: 1-4 - *Okopites okopinensis okopinensis* Bondarenko; Подольское Приднестровье, с. Окопы, рашковские слои, нижняя часть пачки № 133, верхний лудлов или нижний приждол (1 - топотип № 5/11635 ЦГМ; 2 - голотип № 1/11635 ЦГМ; 3, 4 - топотипы № 3/11635 ЦГМ и № 2/11635 ЦГМ; 5-6 - *Okopites okopinensis uniformis* Bondarenko; верхняя часть пачки № 133, адрес и возраст как у предыдущего подвида (5 - топотип № 9/11635 ЦГМ; 6 - голотип № 8/11635 ЦГМ). Обозначения (см. также текст): I, II... XIX - пояса роста, где начало пояса соответствует началу светлой зоны, а граница между поясами - концу темной зоны; 91 мм и т.д. - высота колоний, равная общей сумме высот всех поясов; а - поперечник кораллитов (К) в светлой (Кс) и темной (Кт) зонах; б - расстояние между днищами (Д) в светлой (Дс) и темной (Дт) зонах; в - поперечник сифонолитов (С) в светлой (Сс) и темной (Ст) зонах; г - расстояние между диафрагмами (д) в светлой (дс) и темной (дт) зонах; д - филиастическая (ф) и неанастическая (н) стадии; е - эфебастическая стадия; ж - геронтастическая стадия

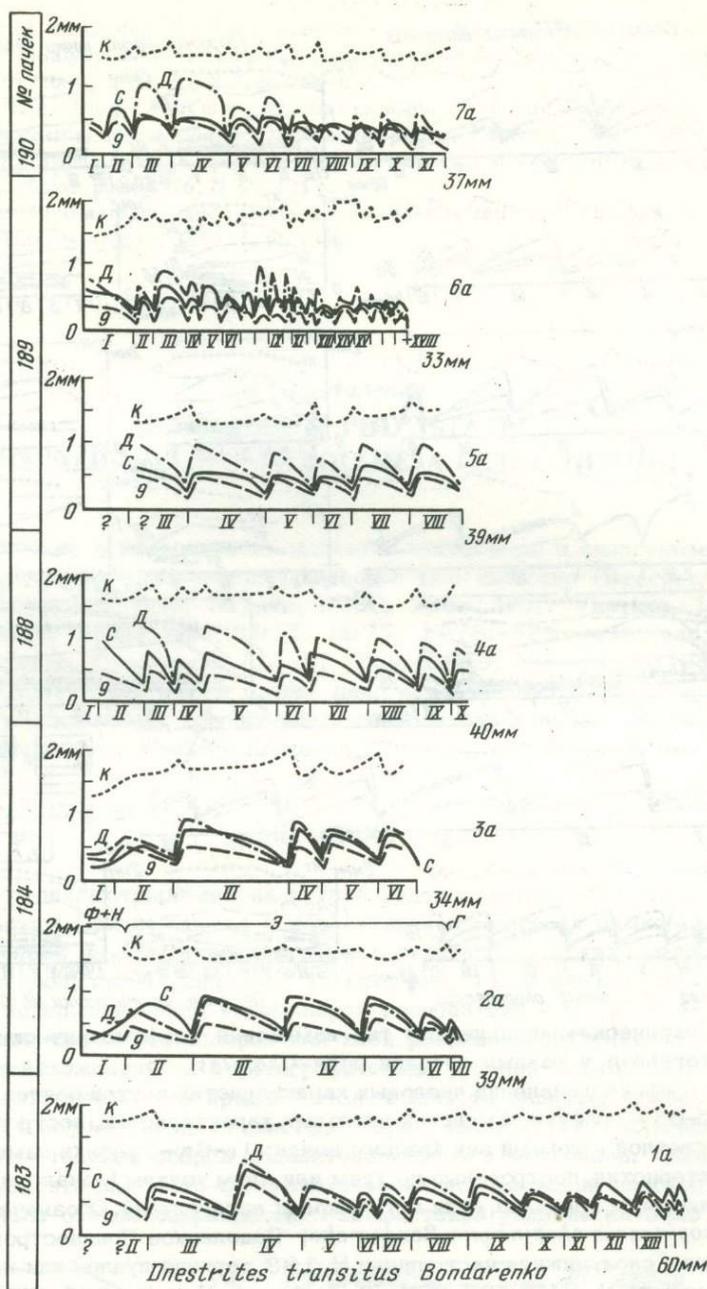
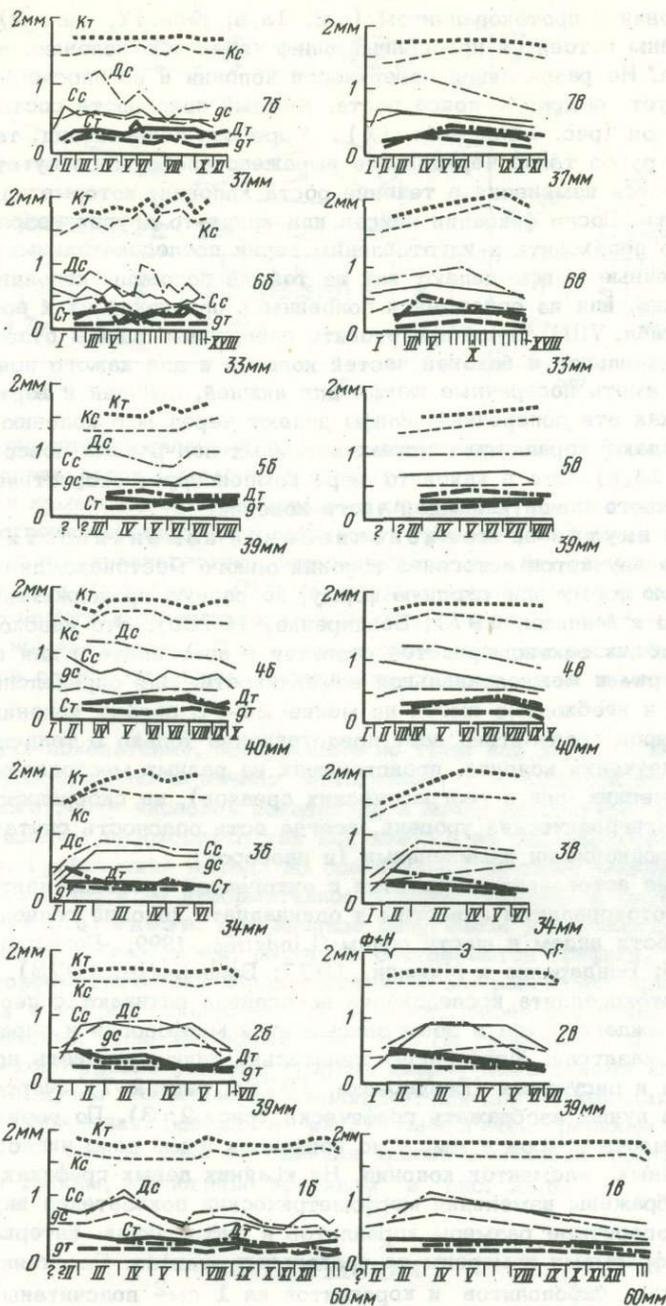


Рис. 26. Циклически-направленный тип изменений морфометрических показателей в астогенезе у разных колоний рода *Dnestrites*

1-7 - *Dnestrites transitus* Bondarenko; Подольское Приднестровье, район сел Дзвинигород-Днестровое, верхняя часть рашковских - дзвинигородские слои, пачки №№ 183-190, пржидол (1 - паратип № 11/1 1635 ЦГМ, нижняя часть пачки

ным, так как считали, что колония на всем протяжении построена одинаково и поэтому вполне достаточно иметь ее какую-нибудь (любую) часть.

Подготовка материала к изучению. Для каждого слоя макроскопически выделяются группы колоний, обладающие общими размерами и соотношениями кораллитов, цистолитов, сифонитов. Для каждой группы,



№ 183; 2 - паратип № 13/11635 ЦГМ, нижняя часть пачки № 184; 3 - голотип № 15/11635 ЦГМ, верхняя часть пачки № 184; 4 - паратип № 19/11635 ЦГМ, пачка 188; 5 - паратип № 20/11635 ЦГМ, средняя часть пачки № 189; 6 - паратип № 24/11635 ЦГМ, верхняя часть пачки № 189; 7 - паратип № 25/11635 ЦГМ, нижняя часть пачки 190). Обозначения: см. рис. 2а и текст

прежде чем ее шлифовать, составляют ряды изменчивости внешней формы колоний (см.: Бондаренко и Минжин, 1977, рис. 2, 5). В каждом ряду отбираются наиболее полные и целые колонии разных вариантов внешней формы. Отобранные экземпляры затем следует разрезать вдоль срединной плоскости колонии на две половины так, чтобы разрез прошел через начало

основания колонии с протокораллитом (рис. 1а,б; табл. IX, фиг. 2). Из выбранной половины готовится продольный шлиф через всю колонию, начиная от протокораллита. На разрезанной поверхности колонии и на плоскости продольного шлифа следует выделить пояса роста. Каждый пояс роста состоит из светлой и темной зон (рис. 1б,в; табл. IX). У древних гелиолитоид, табулят и у большинства ругоз такое чередование выражено слабо или отсутствует, но и у них наблюдаются изменения в течение роста колонии, которые надо предварительно отметить. После фиксации поясов или каких-то других возрастных изменений можно переходить к изготовлению серии последовательных поперечных шлифов. Поперечные шлифы делают или из той же половины колонии, что и продольный шлиф, или из оставшейся половины с привязкой их к поясам роста (рис. 1в; табл. VIII). Лучше приготовить поперечные шлифы отдельно для осевой или центральной и боковой частей колонии и для каждого пояса, но обязательно надо иметь поперечные шлифы для нижней, средней и верхней частей колонии. Так как эти поперечные шлифы делают через всю колонию, то в их плоскость попадают кораллиты светлых и темных зон разных поясов и частей колонии (рис. 1б,в). Это в какой-то мере компенсирует отсутствие отдельных срезов для каждого пояса и каждой части колонии.

Изучение внутри- и межколониальной изменчивости и астогенеза. Вначале изучается астогенез колоний одного местонахождения, имеющих разную внешнюю форму или сходную форму, но разную продолжительность жизни (Бондаренко и Минжин, 1977; Бондаренко, 1978б). Это необходимо для установления общих закономерностей развития в астогенезе и для выяснения характера внутри- и межколониальной изменчивости. Для определения масштаба изменчивости необходимо иметь не менее 20-30 полных колоний. Меньшее число экземпляров гелиолитоид дает представления только о тенденциях изменчивости. При изучении колоний, происходящих из разных местонахождений (биотопов, экологических ниш и географических ареалов), но скоррелированных как единый изостратиграфический уровень, всегда есть опасность спутать изменчивость с эволюционными изменениями (и наоборот).

Исследование астогенеза начинается с онтогенеза протокораллита. В настоящее время протокораллиты известны у одиннадцати колоний гелиолитоид, принадлежащих шести видам и шести родам (Lindström, 1899; Бондаренко и Ста-синьска, 1976; Бондаренко и Минжин, 1977; Бондаренко, 1978). В случае отсутствия протокораллита исследование астогенеза начинают с первых поясов колоний. Для каждого пояса и зоны описывается морфология и определяются их метрические показатели. Морфологию желательно иллюстрировать не только фотографиями, но и рисунками (Бондаренко, 1978б, рис. 2-7). Морфометрические показатели лучше изображать графически (рис. 2, 3). По горизонтали откладывается высота поясов в мм, а по вертикали в мм дана числовая характеристика различных элементов колонии. На крайних левых графиках "а" рис. 2а,б изображены изменения морфометрических показателей внутри и между поясами. Поперечные размеры кораллитов и сифонолитов, интервал между днищами и диафрагмами измерены на продольных шлифах. Расстояние между кораллитами, число сифонолитов и кораллитов на 1 см<sup>2</sup> подсчитаны на поперечных шлифах. Способ измерения поперечника кораллитов и сифонолитов на продольных шлифах выбран для того, чтобы соблюсти единообразие измерений для всех колоний, так как поперечные шлифы у разных колоний могут захватывать разные и не все пояса. При таком способе есть опасность занижить размеры кораллитов, потому что сечение может проходить не строго по диаметру, что надо контролировать при измерениях. У колоний *Okopites* и *Dnestrites* размеры кораллитов в светлой зоне по направлению к темной зоне увеличиваются постепенно. При переходе от светлой к темной зоне и к концу темной зоны они резко увеличиваются, а при переходе от темной зоны к светлой зоне следующего пояса размеры кораллитов резко уменьшаются, что и показано точками на графиках "а" рис. 2а,б. Графики "б" и "в" представляют собой обобщенные варианты графика "а". На графиках "б" показаны изменения морфометрических показателей в астогенезе отдельно для светлой и темной зон каждого пояса. На графиках "в" даны кривые, изменений

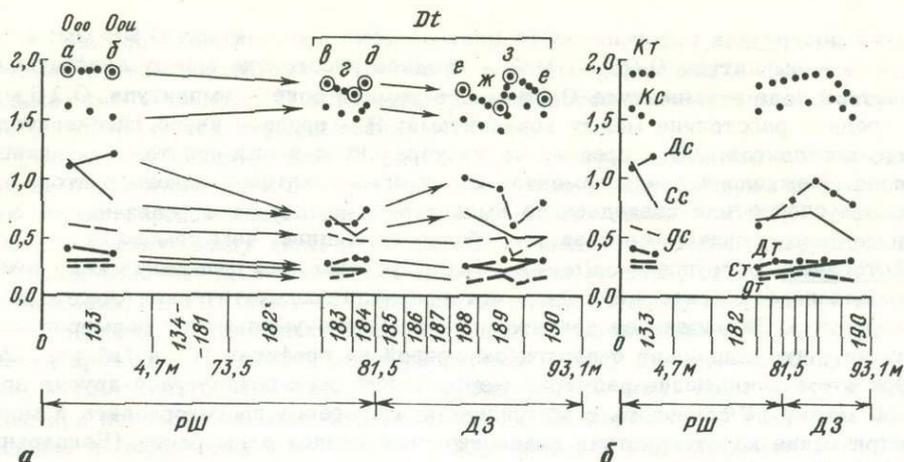


Рис. 3. Циклически-направленный тип изменений морфометрических показателей в филогенезе родов *Okopites*-*Dnestrites*

За - графики изменений средних числовых характеристик для светлой и темной зон колоний, ветрененных на стратиграфических уровнях "а-е" пачек 133-190; 3б - графики тех же характеристик, построенные по трем или двум точкам подобно графикам "в" рис. 2а,б. Ooo - *Okopites okopinensis okopinensis*; Ooi - *Okopites okopinensis uniformis* Bondarenko; Dt - *Dnestrites transitus* Bondarenko; 133, 134, ... 190 - номера пачек; 4,7 м... - мощность, рш - рашковские слои; дз - дзвингородские слои. Остальные обозначения см. рис. 2а и текст

морфологических показателей, построенные по трем или двум точкам: 1 - числовой показатель признака в начале астогенеза; 2 - числовой максимум признака (если есть); 3 - числовой показатель в конце астогенеза. Все три графика, на наш взгляд, необходимы, так как каждый из них иллюстрирует разный тип обобщения. Графический метод по сравнению с другими методами является менее трудоемким, а по информативности более богатым и компактным.

Изучение филогенеза. При анализе филогенеза учитываются не только морфологические преобразования, но также составляются графики, где по вертикали дана морфометрическая характеристика в мм различных признаков, а по горизонтали в метрах откладывается мощность слоев или пачек, последовательность которых отражает время (рис. 3). На графике "а" для каждого стратиграфического уровня указаны средние цифры, вычисленные или для одной колонии (в случае единичных экземпляров), или для нескольких колоний данного местонахождения. График "а" рис. 3 аналогичен графикам "б" рис. 2а, б. На графике "б" рис. 3 дана обобщенная кривая изменений, построенная по двум или трем точкам; аналогично графикам "в" рис. 2а,б.

## ИНТЕРПРЕТАЦИЯ

Внутри- и межколониальная изменчивость (на примере *Okopites okopinensis okopinensis* Bondarenko, 1978; рашковские слои, нижняя часть пачки 133, верхний лудлов или нижний пржидол). У разных колоний одного биотопа меняется (рис. 2а, колонии 1-4): 1 - продолжительность жизни (возраст) колонии (пять-девять поясов-лет); 2 - высота одноименных поясов (максимальная разница в 4 раза); 3 - форма и размеры (скорость роста) одновозрастных колоний, причем размеры колоний не всегда связаны с общей продолжительностью жизни (Бондаренко, 19786, рис. 2); 4 - средний попе- речник кораллитов (в светлой зоне - амплитуда изменений 0,45 мм; в темной зоне - амплитуда 0,14 мм); 5 - среднее расстояние между днищами (в светлой зоне - амплитуда 0,53 мм; в темной зоне амплитуда 0,18 мм); 6 -

средний поперечник сифонитов (в светлой зоне – амплитуда 0,98 мм; в темной зоне – амплитуда 0,08 мм); 7 – среднее расстояние между диафрагмами (в светлой зоне – амплитуда 0,08 мм, в темной зоне – амплитуда 0,16 мм); 8 – среднее расстояние между кораллитами; 9 – среднее число сифонитов вокруг кораллитов; 10 – среднее число кораллитов и сифонитов на единицу площади. Межколониальная изменчивость у представителей одного биотопа выражена слабее или совпадает по амплитуде с изменениями, связанными с цикломорфозом, причем светлая зона более изменчива, чем темная.

**Астогенез.** В группе *Okopites*–*Dnestrites* установлены филастическая, неанастическая и эфебастическая стадии астогенеза. Геронстатическая стадия выделена условно. За начало ее принято начало общего уменьшения размеров кораллитов, что совпадает с перегибом кривой на графиках “б” и “в” рис. 2а, б. При этом уменьшение размеров морфометрических показателей других признаков может не совпадать с кораллитами. Онтогенез протокораллита и морфометрические характеристики неанастической стадии даны ранее (Бондаренко, 1978б). В настоящей статье приведены дополнительные сведения преимущественно по эфебастической стадии. Переход от неанастической стадии (I пояс) к эфебастической (последующие пояса) является четким. Он сопровождается изменением окраски скелета и изменением биометрических показателей (рис. 2а, б; табл. IX, фиг. 2), а иногда и явлениями травматического характера (Бондаренко, 1978б). Строение начала эфебастической стадии (II пояса) довольно изменчиво, но обычно сходно с неанастической стадией (I пояс). На эфебастической стадии все признаки на границе поясов изменяются скачкообразно, внутри поясов переход от светлой зоны к темной происходит более плавно. Морфометрические показатели признаков в астогенезе изменяются циклически направленно (рис. 2а, б; табл. VIII, IX).

Колонии в астогенезе вытягиваются в высоту из-за более интенсивного роста осевой части. В то же время высота поясов в астогенезе сокращается прежде всего за счет сокращения высоты светлой зоны. Высота неанастической стадии (I пояс) может быть и больше и меньше последующих поясов. На эфебастической стадии максимальной высоты достигают пояса III, IV реже V, VII, что в большинстве случаев соответствует началу и середине жизни, реже – концу жизни колонии (рис. 2а, б).

Поперечник кораллитов на неанастической стадии меньше, чем на эфебастической стадии (рис. 2а). Кораллиты светлых зон эфебастической стадии меньше, чем темных зон (табл. VIII). Минимальные размеры кораллитов в обеих зонах наблюдаются в начале жизни колонии: в I и II поясах. Максимальные размеры в обеих зонах появляются в середине или в начале второй половины жизни колонии: во II и III поясах (шести- и семилетняя колония), в IV, V поясах (десятилетняя колония), в VI и VII поясах (одиннадцатилетняя колония), в XIV поясе (восемнадцатилетняя колония; рис. 2а, б). Исключение составляют единичные колонии, как, например, *Dnestrites transitus* Bondarenko из пачки 189, где наиболее крупные кораллиты появляются в конце жизни колонии (рис. 2б), что можно, вероятно, объяснить преждевременной смертью колонии. Амплитуда изменений поперечника кораллитов в астогенезе обеих зон достигает 0,9 мм. В целом рост поперечника кораллитов можно представить в виде кривой с минимумом в начале и с максимумом в середине или во второй половине жизни колонии (рис. 2, 3в). К концу астогенеза размеры кораллитов начинают уменьшаться. Обычно их поперечник все же остается больше, чем в начале астогенеза, реже он совпадает или уменьшается (рис. 2а, б, 2б, в). Разница в размерах кораллитов темных и светлых может оставаться постоянной, увеличиваться или уменьшаться. На общем фоне кривой изменения размеров кораллитов имеется несколько ступеней возрастания диаметра кораллитов, отвечающих каким-то циклам, объединяющим несколько поясов-лет. Амплитуда изменений поперечника кораллитов в астогенезе (0,9 мм в обеих зонах) больше, чем при межколониальной изменчивости (0,45 мм в светлой и 0,14 мм в темной зонах). Складчатость стенок кораллитов в астогенезе светлых зон

постепенно приближается к темным (табл. VIII, фиг. 1а-г). Увеличивается и толщина стенок кораллитов. Расстояние между кораллитами в светлых зонах больше, чем в темных. В астогенезе оно меняется незначительно в сторону как увеличения, так и уменьшения.

Расстояние между днищами при переходе от неанастической к эфебастической стадии меняется незначительно. Расстояние между днищами в светлых зонах эфебастической стадии больше, чем в темных зонах (табл. IX). Максимальные расстояния между днищами в светлых зонах приурочены к первой половине жизни колонии: к III поясу (8- и 10-летняя колония), к IV поясу (11-летняя колония), к VIII поясу (19-летняя колония). К концу астогенеза интервал между днищами в светлых зонах сокращается (амплитуда 4,5 мм), реже остается прежним. В темных зонах расстояние между днищами к концу астогенеза незначительно увеличивается (амплитуда 0,1 мм). Изменяется и форма днищ при переходе от зоны к зоне (табл. IX, Бондаренко, 1978б, рис. 6). Разница в морфологии и интервале между днищами в обеих зонах в астогенезе сокращается. Амплитуда изменений в светлых зонах 0,2-0,55 мм, в темных - 0,2-0,4 мм, что почти совпадает с амплитудой при межколониальной изменчивости (0,53 и 0,18 мм).

Сифонолиты в астогенезе становятся более однообразными как по форме, так и по размерам (рис. 2а,б; табл. VIII). Поперечник сифонолитов при переходе от неанастической к эфебастической стадии обычно резко увеличивается, иногда сначала незначительно уменьшается, а затем увеличивается. Сифонолиты светлых зон крупнее и более разнообразны по форме, чем темных зон (рис. 2а, б; табл. VIII). Они имеют максимальные размеры в начале жизни колоний во II и III поясах эфебастической стадии. У большинства колоний сифонолиты светлых зон к концу астогенеза резко уменьшаются, реже незначительно увеличиваются или остаются прежними, а их форма делается однообразно-многоугольной и приближается к темной зоне. Сифонолиты темных зон в астогенезе изменяются слабо, обычно в сторону уменьшения. Число кораллитов и сифонолитов на единицу площади и количество сифонолитов в кольце вокруг кораллитов меньше в светлых зонах, чем в темных. В астогенезе число сифонолитов в светлых зонах возрастает, а в темных почти не меняется. Толщина скелетных элементов в астогенезе увеличивается.

Форма диафрагм в цикломорфозе у *Okopites* меняется незначительно, а у *Dnestrites* резко - до пузырчатых - в темных зонах (табл. IX). Расстояния между диафрагмами к концу астогенеза в обеих зонах изменяются незначительно.

Таким образом, в астогенезе увеличиваются: поперечник кораллитов и расстояния между ними, количество сифонолитов на 1 см<sup>2</sup> и их число в кольце вокруг кораллитов. Морфометрические показатели остальных признаков уменьшаются, т.е. изменения происходят в антифазе. К концу астогенеза разница в морфометрических показателях светлых и темных зон у большинства признаков уменьшается. Коррелятивные связи не совсем ясны, но все же можно заметить следующее. Наибольшую продолжительность жизни имеют колонии с малым темпом роста. Максимальная высота пояса на эфебастической стадии совпадает с максимальным расстоянием между днищами. При интенсивном росте вверх (светлая зона) у кораллитов уменьшается рост в ширину, их поперечник становится меньше, в то же время поперечник сифонолитов увеличивается, так как их продольное деление не успевает завершиться. При замедлении роста вверх у кораллитов усиливается рост в ширину, их поперечник становится больше, расстояние между днищами и диафрагмами уменьшается, поперечник сифонолитов также уменьшается, а их число увеличивается, так как продольное деление успевает закончиться.

Филогенез. У группы *Okopites-Dnestrites* в филогенезе увеличивается продолжительность жизни колоний. Одновременно уменьшается темп роста вверх, что приводит к укорачиванию высоты поясов, а отсюда и общей высоты колонии (см.: Бондаренко, 1978б, рис. 2). Высота поясов сокращается в основном за счет светлой зоны. Поперечник кораллитов в течение позднего силура постепенно уменьшается, несмотря на колебания (рис. 3, Кт, Кс; табл. VIII). Разница между размерами кораллитов обеих зон также уменьшается. Уменьшение

размеров кораллитов, вероятно, коррелятивно связано с увеличением числа сифонолитов. Расстояния между кораллитами увеличиваются. Складчатость стенок кораллитов светлых зон в филогенезе усиливается и приближается к темным зонам (табл. VIII). Утолщаются стенки кораллитов, что приводит к усилению разницы между кораллитами и сифонолитами. Днища в филогенезе становятся более прерывистыми, появляются осевые вздутия и т.д. Расстояния между днищами в филогенезе сокращаются: постепенно и незначительно в темных зонах и резко в светлых зонах (рис. 3; Дт, Дс; табл. IX). Влияние темных зон на строение и частоту днищ является в астогенезе и филогенезе определяющим, так как именно к ним приближается морфологическая (табл. IX; см.: Бондаренко, 1978б, рис. 6) и числовая (рис. 2, 3) характеристики светлых зон. В филогенезе изменения размеров кораллитов и интервала между днищами идут, как правило, в антифазе (рис. 3). Увеличивается расстояние между днищами — уменьшается поперечник кораллитов и наоборот. Искажения этой зависимости, по-видимому, связаны с влиянием каких-то других коррелятивных связей.

Форма сифонолитов в филогенезе становится однообразной и почти правильно многоугольной в поперечном сечении (табл. VIII). Поперечник сифонолитов остается практически постоянным в темных зонах и уменьшается в светлых зонах, постепенно приближаясь к первым (рис. 3, Ст, Сс). Форма диафрагм в филогенезе светлых зон почти не меняется, в темных зонах — диафрагмы от полых и горизонтальных становятся прерывистыми и пузырчатыми. Расстояния между диафрагмами в обеих зонах уменьшаются незначительно и независимо друг от друга. В филогенезе число сифонолитов на единицу площади увеличивается, а число кораллитов уменьшается.

Увеличение числа сифонолитов и уменьшение числа кораллитов в асто-филогенезе связано со спецификой их вегетативного размножения. Сифонолиты образуются за счет деления самих себя. Это наиболее примитивный, простой и быстрый способ вегетации (Иванова-Казас, 1977). Кораллиты возникают за счет почкования, более длительного и сложного способа вегетации. Таким образом, скорость образования и частота появления сифонолитов выше, чем у кораллитов. Степень полиморфизма в филогенезе не меняется. Колонии остаются триморфными (Бондаренко, 1978а,б).

Выводы. Процесс изменения признаков в асто-филогенезе носит циклически направленный характер (рис. 2, 3; табл. VIII-IX). Основное воздействие на ход преобразований оказывают темные зоны. Особенности строения, возникающие при цикломорфозе в темных зонах, постепенно сдвигаются на светлые зоны. В филогенезе морфология более резко изменяется у темных зон, а метрическая характеристика у светлых зон. Основная часть эволюционных преобразований совпадает со средними и поздними стадиями астогенеза, меньшая часть — с ранними стадиями или с относительными корреляциями.

Признаки подкласса *Tabulatomorpha* в группе *Okopites-Dnestrites* появляются на стадии протокораллита (неравномерное и беспорядочное развитие септ), признаки гелиолитоид — на неанастической стадии (кораллиты + гетероморфные компоненты); родовые признаки — также на неанастической стадии (тип септальных образований, отсутствие или наличие осевых структур, форма днищ и диафрагм и т.д.); видовые и подвидовые признаки — в первой половине эфебастической стадии (совокупность морфометрических показателей).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ: ПРОИСХОЖДЕНИЕ, ОБЩИЕ НАПРАВЛЕНИЯ АСТО-ФИЛОГЕНЕЗА И СИСТЕМАТИКА ГЕЛИОЛИТОИД

Гелиолитоиды изучены неоднородно: подавляющее большинство при помощи произвольных срезов — шлифов, значительно меньшая часть исследована на астогенетическом уровне. К настоящему времени известны астогенезы у 30 видов, принадлежащих 16 родам (Lindström, 1899; Kiaer, 1899; Бондаренко,

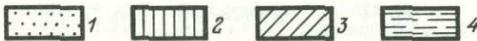
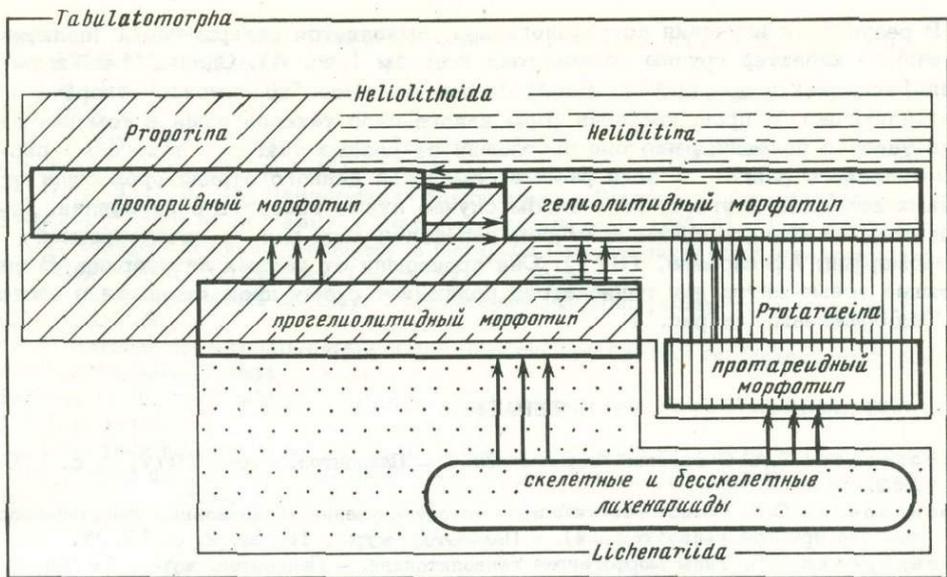


Рис. 4. Принципиальная схема происхождения и системы гелиолитоид  
 1 - отряд Lichenariida; 2 - подотряд Protarceina; 3 - подотряд Proporina; 4 - подотряд Heliolitina; Heliolithoida - отряд; Tabulatomorpha - подкласс

1975а,б, 1977, 1978а,б; Бондаренко и Стасиньска, 1976; Бондаренко и Минжин, 1977; Оспанова, 1979). Поэтому решение многих вопросов филогенеза и систематики гелиолитоид является делом будущего, но ряд выводов и предположений общего и частного характера сделать можно.

Среди гелиолитоид выделяют 4 основных морфотипа: протареидный, прогелиолитидный, пропоридный, гелиолитидный (рис. 4), которые кодируются как определенные систематические категории разного ранга (Lindström, 1899; Kiaer, 1899, 1904; Соколов, 1950, 1955, 1962; Jones, Hill, 1940; Hill and Stumm, 1956; и др). Асто-филогенетические исследования показывают, что протареиды произошли от лишениариид (бесскелетных?) самостоятельно и независимо от остальных гелиолитоид (Бондаренко, 1978а). Прогелиолитиды являются потомками скелетных лишениариид. По всей видимости, прогелиолитидный морфотип возник параллельно в разных филогенетических ветвях лишениариид (Bassler, 1950; Flower, 1961; Flower, Duncan, 1975; Бондаренко, 1975а, 1977). Пропорины скорее всего возникли от нескольких групп прогелиолитид. Гелиолитидный морфотип известен как конечная стадия развития асто-филогенеза среди прогелиолитид (ордовик), пропорин (ордовик, силур, девон) и даже табулят (силур, девон). Общими направлениями в асто-филогенезе (морфогенезе) гелиолитоид (поздний ордовик-поздний девон) являются: 1 - усиление полиморфизма в результате повышения его степени; 2 - изменение соотношений кораллитов и гетероморфных кораллов обычно в сторону уменьшения первых; 3 - упорядочивание гетероморфных компонентов и образование систем, аналогичных кормидиям; 4 - усиление однородности или неоднородности строения гетероморфных компонентов; 5 - усложнение (реже упрощение) внутренней полости кораллитов; 6 - увеличение темпа (и ? изменения характера) метаболических процессов, что приводит к учащению горизонтальных скелетных элементов и к утолщению вертикальных элементов; 7 - усиление цикломорфоза с преимущественным влиянием темных зон на ход асто-филогенеза; 8 - преобладание девиационного (реже анаболического) типа эволюционных преобразований (Бондаренко, 1975а,б, 1977, 1978а,б).

В результате изучения асто-филогенеза выявляется гетерогенный (полифилетичный) характер группы гелиолитоид в целом (рис. 4). Однако Н.В.Тимофеев-Ресовский и др. (1977, с. 194) считают, что "правомочно говорить о полифилетическом происхождении форм какого-либо таксона лишь в том случае, если удастся показать, что они произошли от разных таксонов такого же систематического ранга". А если разные семейства данного отряда произошли от разных семейств другого, то в таком случае лучше говорить о парафилии. Гелиолитоиды являются ярким примером парафилии (или изо- и гетерохронной гомеоморфии; Афанасьева, 1977). Они произошли от разных лихенарий. В настоящее время автор для гелиолитоид принимает схему происхождения и систематику, изображенные на рис. 4.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьева Г.А. О термине "гомеоморфия". - Палеонтол. журн., 1977, 4, с. 119-121.
- Бондаренко О.Б. Об астогенетическом методе изучения колониальных кишечнополостных (на примере гелиолитоидей). - Палеонтол. журн., 1975а, 2, с. 17-27.
- Бондаренко О.Б. Типы морфогенеза гелиолитоидей. - Палеонтол. журн., 1975б, 2, с. 3-10.
- Бондаренко О.Б. Направление развития и систематика позднеордовикских кораллов *Proheliolitidae*. - Палеонтол. журн., 1977, 4, с. 34-46.
- Бондаренко О.Б. Полиморфизм у палеозойских табулятоморфных кораллов. - Палеонтол. журн., 1978а, 2, с. 23-35.
- Бондаренко О.Б. Изменчивость и асто-филогенетическое развитие некоторых позднесилурийских гелиолитоид Подольского Приднестровья. - Палеонтол. журн., 1978б, 4, с. 13-31.
- Бондаренко О.Б., Стасиньска А. Астогенез и морфогенез силурийского рода *Laminoplasma* (кораллы-гелиолитоидей). - Вестн. МГУ. Сер. Геол., 1976, 6, с. 46-62.
- Бондаренко О.Б., Минжин Ч. Морфология и астогенез некоторых позднеордовикских кораллов Баян-Хонгора (Центр. Монголия). - В кн.: Беспозвоночные палеозоя Монголии, 1977, с. 20-31.
- Иванова-Казас О.М. Бесполое размножение животных. Л.: Изд-во Ленинград. гос. ун-та, 239 с.
- Наумов Д.В. Гидроиды и гидромедузы. - В кн.: Определители по фауне СССР. Вып. 70. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 585 с.
- Оспанова Н.К. Новый род гелиолитоидей и его значение для систематики. Палеонтол. журн., 1979, 2, с. 16-22.
- Соколов Б.С. Систематика и история развития палеозойских кораллов *Anthozoa Tabulata*. - В кн.: Вопр. палеонтологии. М., 1950, т. 1, с. 134-210.
- Соколов Б.С. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Введение. Общие вопросы систематики и истории развития табулят (с характеристикой морфологически близких групп). - Труды ВНИГРИ. Нов. сер., 85, 1955, с. 3-527.
- Соколов Б.С. Подкласс *Heliolitoidea*. - В кн.: Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 266-285.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977, 301 с.
- Улитина Л.М. Развитие колонии *Phillipsastrea hennahi* (Lonsdale). Палеонтол. журн., 1973, 1, с. 97-102.
- Улитина Л.М. Рост массивных колоний ругоз (на примере *Hexagonaria Cürich*, 1896). - В кн.: Древние *Snidaria*. Т. 1. Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, вып. 201. 1974, с. 172-179.
- Bassler R.S. Faunal Lists and Descriptions of Paleozoic Corals. - Mem. Geol. Soc. Amer., 1950, 44, p. x+1-315.
- Beecher C.E. The Development of a Palaeozoic Poriferous Coral. - Trans. Connect. Acad. Arts and Sci., 1891, 8, p. 207-214.
- Fedorowski J. Some aspect of coloniality on Rugose Corals. - Paleontology, 1978, 21, part 1, p. 177-224.
- Fedorowski J., Jull R.K. Review of blastogeny in Paleozoic corals and description of lateral increase in some Upper Ordovician rugose corals. - Acta paleontol. pol., 1976, 21, p. 37-78.
- Flower R.H. Montoya and related colonial corals. - State Bur. Min. Miner. Res., New Mexico Inst. Min. Techn., 1961, 7, p. 3-124.

- Flower R.H., Duncan H.M. Some problems in coral phylogeny and classification. — Bull. Amer. Paleontol., 1975, 67, N 287, p. 175–192.
- Girty G.H. Development of the Corallum in *Favosites forbesi* var. *occidentalis*. — Amer. Geol., 1895, 15, N 3, p. 131–146.
- Hill D., Stumm E.C. Tabulata. — In: Treatise on invertebrate paleontology. F, Coelenterata. Lawrence (Kansas), 1956, p. F 444 – F 477.
- Jones O.A., Hill D. The Heliolitidae of Australia with a Discussion of the Morphology and Systematic Position of the Family. — Proc. Roy. Soc. Queensl., 1940, 51, 12, p. 183–215.
- Jull R.K. Ontogeny and hystero-ontogeny in the Middle Devonian rugos coral *Hexagonaria anna* (Whitfield). — In: Animal colonies. London, 1973, p. 59–68.
- Kiaer J. Die Korallenfauna der Etage 5 des norwegischen Silursystems. — Paleontographica, 1899, 46, S. 1–60.
- Kiaer J. Revision der mittelsilurischen Heliolitiden und new Beiträge zur Stammesgeschichte derselben. Christiania, 1904, S. 3–68.
- Lindström G. Remarks on the Heliolitidae. — Kgl. svenska vetenskaps akad. handl., 1899, 32, N 1, p. 3–140.
- Stumm E.C. Growth stages in the middle Devonian Rugose Corals species *Hexagonaria anna* (Whitfield) from the Traverse Group of Michigan. — Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Michigan, 1967, N 5, 21, p. 105–108.

УДК 563.627:551.733.1(477.4)

В.П. Гриценко

## ИСКОПАЕМЫЕ КАПСУЛЫ ПЛАНУЛ СИЛУРИЙСКИХ ГЕЛИОЛИТОИДЕЙ

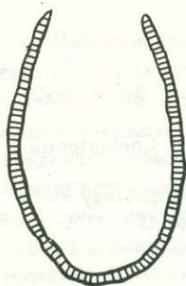
При изучении шлифов силурийских гелиолиитоидей Подолии и Волыни (колонию собраны из естественных обнажений и из керна скважин) удалось обнаружить необычные образования. Они имеют яйцеобразную форму с отверстием на одном полюсе (рис. 1). Для них характерны следующие размеры: длина — от 0,15 до 0,5 мм; поперечник — от 0,1 до 0,3 мм; диаметр отверстия — 0,05–0,1 мм; толщина стенки — 0,01–0,02 мм. Наиболее часто они встречаются в полостях кораллитов, заполненных породой, в чашках. В некоторых случаях их можно различить и в эпигенетическом кальците, развивающемся в промежутках между скелетными образованиями. Иногда — в породе в непосредственной близости от полипняков. Они довольно редки: обнаружены в 16 шлифах. Стратиграфически находки приурочены к китайгородской, малиновецкой и дзвинигородской свитам, что в международной стратиграфической шкале отвечает интервалу от венлока до пржидоля. Коллекция хранится в палеонтологическом музее Киевского госуниверситета под номером 14.

Аналогичные образования отмечал в своей классической монографии Густаф Линдстрем (Lindström, 1899). На табл. I, фиг. 6 в ней изображены пять маленьких округлых тел, прикрепленных к воронковидному днищу, и два упавших на расположенное ниже днище. Относительно природы этих образований у Линдстрема не было определенного мнения. По его представлениям, они могли быть яйцами или паразитами.

В.Н. Дубаголов по некоторым фотографиям шлифов из нашей коллекции предполагает, что такие образования могут представлять собой камеры простых фораминифер или являются следами деятельности паразитов. З.С. Румянцева, познакомившись со шлифами из нашей коллекции, отвергает мнение о фораминиферной природе этих образований из-за отличающейся структуры стенок.

По мнению автора, описанные образования, вероятно, представляют собой известковые капсулы — оболочки планул, возникающие на одной из поздних стадий их развития, которые могут сохраняться в ископаемом состоянии.

Интересно, что в структуре полипняков капсулы обычно приурочены к так называемым "темным зонам", т.е. зонам замедленного роста скелета. В ре-



зультате замедления скорости роста стенки кораллитов и цененхимальных трубок утолщаются, а днища располагаются чаще, чем в "светлых зонах" (зонах ускоренного роста). Б.В.Преображенский (1967) связывает зональность в строении табулятоморфных кораллов с периодами полового размножения. С точки зрения автора, находки капсул планул вблизи темных зон являются еще одним доказательством того, что зональность в отложении стереоплазмы в ске-

лете табулятоморфных кораллов связана с периодичностью размножения. Продолжительность личиночной стадии развития гелиолитоидей, судя по мелким размерам их планул, вероятно, следует считать короткой.

У некоторых книдарий при половом размножении (бридинге) яйца из гонад посредством прорыва стенок гастральных полостей выводятся через ротовое отверстие во внешнюю среду, где происходит их оплодотворение. Изредка оплодотворение и развитие яиц происходят в материнском организме, куда спермии попадают из морской воды. В таких случаях личинки — планулы развиваются в особых карманах стенок ротовых полостей. Примером такого способа размножения могут служить современные сцифомедузы *Aurellia aurita* L. Для герматипных рецентных кораллов процесс образования планул описан в работе Ш. Маршалл и Т.А. Стефенсона, которые, обобщая результаты предыдущих исследований и материалы своих экспериментов, указывают, что кораллы, как правило, являются живородящими животными, хотя бывают случаи выделения яиц и спермий в морскую среду. Справедливо предположить, что у ископаемых кораллов размножение происходило аналогичным образом. Если учесть существующие данные о том, что некоторые виды кораллов производят планулы перед гибелью, то становится понятным, почему у ископаемых форм их капсулы довольно часто остаются в чашках кораллитов или находятся в породе в местах останковки роста.

В изученной коллекции капсулы представлены двумя типами. Первый тип — это обычно более или менее рассеянные эллипсоидные формы (табл. 1, фиг. 1, 3-7, 9). Второй тип — близкие к сферическим формы, которые обычно прикрепляются гроздьями или в один слой к базальной эпитеке (табл. 1, фиг. 8). Возможно, такой же тип представлен на табл. 1, фиг. 2, где сферические образования можно обнаружить в пузырчатой цененхиме. Второй тип относится автором к капсулам планул условно. Не исключено, что это домики сожителей-симбионтов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Наумов Д.В. Сцифоидные медузы морей СССР. М.: Наука, 1961, 89 с.  
 Преображенский Б.В. Значение зональных явлений в скелете табулятоморфных кораллов. — Палеонтол. журн., 1967, 3, с. 3-8.  
 Marshall S., Stephenson T.A. The breeding of reef animals. I. The corals. — Sci. Rep. Gr. Barrier Reef Exped., 1934, 3, N 8, p. 219-245.  
 Stephenson T.A. Development and the formation of colonies in Pocillopora and Porites. — Sci. Rep. Gr. Barrier Reef Exped., 1933, 3, N 3, p. 113-134.

К.Б. Хайзникова

## ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ТАБУЛЯТ В ПАЛЕОЗОЕ ВЕРХОЯНЬЯ (СЕВЕРО-ВОСТОК СССР)

Время существования табулят от кембрия до перми включительно можно рассматривать как крупный мегаэтап в эволюционном развитии этого подкласса

В этом мегаэтапе в развитии табулят различаются, если применить теорию морфогенеза по А.Н. Северцову (1967), периоды морфофизиологического прогресса – ароморфоза, морфофизиологического приспособления – идиоадаптации и период морфофизиологической дегенерации. Эти периоды хорошо прослеживаются на филогенетической схеме развития отрядов и семейств подкласса Tabulata, разработанной Б.С. Соколовым (Соколов, 1955, с. 289). По этой схеме к периоду ароморфоза можно отнести отрезок, соответствующий по хроностратиграфической шкале кембрию–раннему карадоку. За это время возникли и сформировались все семь известных отрядов табулят: Auloporida, Lichenarida, Sarcinulida, Tetradiida, Halysitida, Favositida, Syringoporida. Представители этих отрядов приобрели такие черты организации, поднявшие их по сравнению с предковыми формами на более высокую эволюционную ступень, которые выразились в возникновении трубчатых кораллов с эктодермальным скелетом из ламелярной склеренхимы, образующих колониальные постройки. Кораллиты в колониях сообщались друг с другом соединительными образованиями или это сообщение отсутствовало. Размножались они половым и вегетативным путем, многие имели септальный аппарат и хорошо развитые днища.

После относительно короткого периода ароморфоза в развитии табулят последовал очень большой период идиоадаптации в течение которого, как писал А.Н. Северцов, "организация кишечнополостных изменилась в пределах видов, родов, семейств, иногда отрядов, но не повышалась в сколько-нибудь значительной мере..." (Северцов, 1967, с. 98). По филогенетической схеме Б.С. Соколова это отрезок, соответствующий по хроностратиграфической шкале ашгиллу – девону. За этот период времени табуляты вследствие периодически повторяющихся физико-географических изменений среды приобретали различные приспособительные признаки, выраженные в количественных и качественных изменениях формы колониальных построек и кораллитов, в строении соединительных образований, септального аппарата и днищ. На фоне общего прогрессивного развития табулят уже в позднем девоне отмечаются черты их регрессивного развития. Это проявилось в резком сокращении площадей обитания табулят, в вымирании большинства прежде процветающих отрядов и семейств, в возникновении и быстром вымирании вновь возникающих семейств, в переходе в поздней перми некоторых родов табулят к паразитическому образу жизни.

Б.С. Соколовым (1955, 1962 и др.) в палеозойском мегаэтапе на основании выявленных им филогенетических взаимосвязей между отрядами и семействами устанавливаются три основных эволюционных этапа в развитии подкласса. Этапы соответствуют по времени: первый – среднему кембрию, ордовику; второй – силуру, девону; третий – карбону, перми.

Выявляется определенное соответствие между тремя ступенями филогенетической этапности табулят по Б.С. Соколову и морфогенетической этапностью, по А.Н. Северцову. Первый этап соответствует периоду ароморфоза в развитии табулят, второй – периоду идиоадаптации, а третий – периоду общей дегенерации подкласса.

Филогенетические этапы в развитии табулят представляют собой крупные ступени развития и могут рассматриваться как этапы первого порядка.

На рубежах этапов первого порядка происходили эволюционные скачки в развитии табулят, выразившиеся в вымирании в конце этапов части отрядов и

семейств, в появлении новых отрядов и семейств, характеризующихся более прогрессивными чертами в морфологии скелетных построек.

Особенно резкий скачок в эволюционном развитии табулят, произошедший практически повсеместно, отмечается на рубеже первого и второго этапов I порядка (Соколов, 1962). На этом рубеже произошли изменения на уровне высших таксонов табулят. Полностью вымерли отряды и семейства, которые имели "трабекулярное" строение стенок кораллитов, — лихенарииды, биллингсарииды, лиопориды, тетраидиды, сирингофиллиды и ряд родов — *Columnopora*, *Troedssonites*, *Amsassia*, *Tollina*, *Agetolites* и др. В то же время в позднем ордовике появились отряды, представленные семействами *Theciidae*, *Favositidae*, *Pachyporidae*, *Alveolitidae*, *Coenitidae*, *Syringoporidae*, *Fletcheriidae*, *Halysitidae*, *Nexismiidae*, достигшие расцвета, большего разнообразия в таксономическом отношении в следующий эволюционный этап развития табулят.

Во втором этапе I порядка, совпадающим по времени с силуром и девоном, табуляты многократно испытывают вспышки адаптивной радиации, заняв почти все экологические ниши в морях Европы и Азии.

В раннем силуре появились семейства *Syringolitidae*, *Thecostegitidae*, *Romingeriidae*, в позднем силуре возникли *Micheliniidae*, *Cleistoporidae*, *Trachyporidae*, *Cladochonidae*, *Aulocystidae*, *Sinoporidae*.

К концу второго этапа I порядка вымерли отряд *Halysitidae*, подотряд *Alveolitina*, семейства *Thecostegitidae*, *Romingeriidae*.

Третий этап I порядка охватывает отрезок времени от карбона до перми. Для него характерны обновление и расцвет отдельных семейств сирингопорид, аулопорид, мишелиниид, клейстопорид, палеацидит. Однако к концу карбона и перми окончательно вымирают все отряды табулят, и они заканчивают свое существование, за исключением некоторых родов, известных в мезозое.

Все эти три этапа первого порядка, обусловленные сменой во времени крупных таксонов табулят, отделены друг от друга рубежами высокого ранга, соответствующими по хроностратиграфической шкале ряду систем.

В этапах I порядка по развитию семейств и родов табулят выделяются соподчиненные эволюционные субэтапы, или этапы II порядка. Они будут характеризоваться присущими только им особенностями эволюционного развития отдельных семейств и родов в зависимости от положения их в общей филогенетической истории развития табулят.

В первом этапе I порядка устанавливаются кембрийский, раннеордовикский, позднеордовикский этапы II порядка, во втором этапе I порядка — раннесилурийский, познесилурийско-девонский (Дубатов, 1974); в третьем этапе I порядка — каменноугольный и пермский.

Отделены этапы II порядка рубежами также высокого ранга, соответствующими границам систем, группам отделов и отделам.

Приведенная выше общая картина эволюционного развития подкласса *Tabulata* вырисовывается при суммировании данных по развитию высших таксонов табулят в отдельных региональных палеобассейнах Земли и имеет планетарный характер, хотя в отдельных бассейнах эта картина нарушается из-за региональных особенностей геологического развития бассейнов.

При рассмотрении вопроса о пространственной выдержанности рубежей между этапами I и II порядков, при практическом использовании этих рубежей в стратиграфии следует исходить из представлений о нечеткости и несинхронности в планетарном масштабе рубежей между этапами и стадиями в органическом мире, из того, что классы, отряды, семейства органического мира не всегда возникают в непосредственной связи со стратиграфическими рубежами (Соколов, 1971, 1974). Следовательно, рубежи этапов I и II порядков в разных регионах могут точно не совпадать между собой и с границами подразделений хроностратиграфической шкалы.

Картина эволюционного развития табулят в выявленных этапах II порядка в пределах отдельных палеобассейнов складывается из отдельных периодов или соподчиненных этапов III порядка, отличающихся друг от друга периодически повторяющимися изменениями родового и видового состава табулят в

Отряд	Ордовик		Силур			Девон				Карбон	Пермь			
	Верхний Карадок	Ашгилл	Ландовери	Венлок	Лудлов	Медин	Эгген	Эмс	Зигель	Жидет	Фрач	Фимен	Турне	
<i>Lichenariida</i>	—	—												
<i>Sarcinulida</i>	—	—												
<i>Tetradida</i>	—	—												
<i>Halysitida</i>	—	—												
<i>Favositida</i>	—	—												—
<i>Syringoporida</i>	—	—												
<i>Auloporida</i>	—	—	—											

пределах отдельных палеобассейнов. Такая этапность для любой группы органического мира называется периодичностью и характеризуется в развитии группы повторяемостью в разрезах изменения численности, систематического разнообразия и темпов формообразования (Раузер-Черноусова, 1965). Периодичность – поступательный процесс, не имеющий сходства в следующих друг за другом периодах. Она тесно связана с ходом геологических процессов в замкнутых и незамкнутых палеобассейнах. Этапы III порядка отделяются рубежами, которые по хроностратиграфической шкале отвечают ярусам и подъярусам, а в региональных схемах горизонтам, подгоризонтам.

Поскольку этапность III порядка тесно связана с физико-географическими изменениями среды в отдельных палеобассейнах, которые могут быть вызваны как планетарными, так и региональными причинами, количество этапов III порядка в различных палеобассейнах может не совпадать, или в отдельных палеобассейнах некоторые этапы III порядка могут отсутствовать.

История развития табулят в палеозое верхоянского палеобассейна служит хорошей иллюстрацией к вышеизложенному. Здесь четко устанавливаются общие эволюционные этапы I и II порядков и соподчиненная им периодичность или этапность низшего порядка, тесно связанная с частыми изменениями физико-географической обстановки на этой территории в палеозойскую эру.

В палеозойский мегаэтап в верхоянском палеобассейне от момента появления табулят в среднем ордовике и до поздней перми происходило становление, расцвет и угасание всех семи известных в настоящее время отрядов табулят. В истории развития отрядов и семейств табулят Верхоянья можно выявить отрезки соответствующие этапам I порядка, но не в полном объеме их. Эти отрезки по шкале будут отвечать: 1 – среднему и верхнему ордовика; 2 – силуру и девону; 3 – карбону и перми. Смена этапов I порядка в верхоянском регионе произошла за счет вымирания в позднем ордовике отрядов *Lichenariida*, *Sarcinulida*, *Tetradida* и становления отрядов *Halysitida*, *Favositida*, *Syringoporida*, *Auloporida* (текст табл. 1).

В этапе I порядка в верхоянском палеобассейне по развитию и смене семейств и родов табулят устанавливаются этапы II порядка. В первом этапе I порядка можно выделить позднеордовикский этап II порядка; во втором этапе I порядка выделяются два соподчиненных этапа II порядка; раннесилурийский и девонский; в третьем этапе I порядка выделяется один этап II порядка – каменноугольно-пермский (текст табл. 2 и 3).

В каждом из этапов II порядка по смене родовых и видовых комплексов можно выявить определенную периодичность в развитии табулят, тесно связанную с перестройками среды в верхоянском палеобассейне. Эту периодичность в развитии табулят мы рассматриваем как этапы III порядка, соответствующие региональным горизонтам и слоям Верхоянья (Хайзникова, 1974; и др.).

В позднеордовикском этапе II порядка выделяются два этапа III порядка: кулонский (ранний карадок) и баранинский (поздний карадок-ашгилл).

Таблица 2

Распространение семейств табулят в палеозое Верхоянья

Семейство	Ордовик		Силур		Девон					Карбон		Пермь		
	Верхний Карадок	Ашгил	Лландовери	Венлок	Лудлов	Медин	Эвген	Эмс	Эйфель	Мидлет	Фран	Франен	Турне	
<i>Billingsariidae</i>	—	3												
<i>Vacuoporidae</i>	—	3												
<i>Lycoporidae</i>	—	1												
<i>Calapocoidae</i>	—	1												
<i>Coxiidae</i>	—	1												
<i>Tetradiidae</i>	—	2												
<i>Cateniporidae</i>	—	2												
<i>Halysitidae</i>			—	2										
<i>Hexismidae</i>			—	1										
<i>Agostolobidae</i>		—	1											
<i>Thesidae</i>		—	1											
<i>Favositidae</i>					13									
<i>Syringolobidae</i>													—	1
<i>Michelinidae</i>													—	1
<i>Pachyporidae</i>					7									
<i>Trachyporidae</i>														
<i>Alveolobidae</i>					15									
<i>Coenitidae</i>														
<i>Syringoporidae</i>					4									
<i>Multithecoporidae</i>									1					
<i>Auloporidae</i>														
<i>Autocystidae</i>														
<i>Sinoporidae</i>			1											

С кулонским этапом III порядка связано первое появление табулят в Верхоянье. Вероятно, в конце среднего ордовика они иммигрировали с запада или северо-запада из эпиконтинентального моря Сибирской платформы, где с начала среднего ордовика табуляты были многочисленны и разнообразны. Представлены они в Верхоянье единичными биллингсаридами и тетрадидами. Баранинский этап III порядка также тесно связан с позднеордовикской трансгрессией, вместе с которой здесь появились многочисленные семейства отрядов Lichenariida, Sarcinulida, Tetradiida, Auloporida, несколько позднее — в ашгиле — Halysitida, Favositida, Syringoporida. К концу баранинского этапа, совпадающего с границей ордовика и силура, заканчивают свое существование отряды Lichenariida, Sarcinulida, Tetradiida, остальные отряды получают дальнейший расцвет в следующем этапе III порядка, при этом на рубеже этапов полностью обновляется родовой и видовой состав табулят.

В баранинском этапе по смене количественных соотношений и состава комплексов видов, отчасти родов, можно выделить два периода более мелких по масштабам, соответствующих в региональной схеме верхнего ордовика Верхоянья нижнебаранинскому и верхнебаранинскому подгоризонтам.

Раннесилурийский этап II порядка в эволюции табулят Верхоянья тесно связан с планетарной лландоверийской трансгрессией. Трансгрессия сопровождалась широким расселением космополитных видов табулят. В этот отрезок времени развитие получили семейства, возникшие в верхоянском палеобассейне в позднеордовикский этап II порядка, и часть родов иммигрировала на эту территорию с трансгрессией из других бассейнов Арктики (текст, табл. 2 и 3).

В раннесилурийском этапе II порядка Верхоянья выделяются по смене родовых и видовых комплексов два соподчиненных периода или этапа III порядка: куранахинский и хандыгский. Куранахинский этап соответствует раннему и среднему лландовери, а хандыгский — позднему лландовери и венлоку. Для куранахинского этапа характерны многочисленные виды родов *Catenipora*, *Paleofavosites*, *Mesofavosites*, *Parastriatorpora*, *Syringopora*, возникших в баранинский этап. В этот этап на фоне вышеперечисленных родов в Верхоянье появляются виды родов: *Favosites*, *Multisolenia*, *Cystihalysites*, *Hexismia*, *Halysites*, *Plicosolenia*, *Subalveolites*. В конце куранахинского этапа III порядка вымирают *Catenipora*, *Hexismia*, *Paleofavosites*, *Plicosolenia*.

В хандыгском этапе III порядка многочисленны виды родов, возникших в ордовике и раннем силуре. В этот этап впервые появляются подрод *Sapporipora* и роды *Mesosolenia*, *Angopora?*, *Gephuropora*, *Sinopora*. К концу хандыгского этапа в венлоке постепенно вымирают *Mesofavosites*, *Multisolenia*, *Mesosolenia*, *Sapporipora*, *Angopora?*, *Subalveolites*, *Sinopora*.

Хотя в развитии родов и видов табулят между вышеперечисленными этапами III порядка есть определенная преемственность, в целом комплексы видов обоих этапов резко различны.

В развитии видов табулят в куранахинский и хандыгский этапы III порядка выявляются по два периода в каждом с обособленными комплексами видов, которые в региональной схеме силура Верхоянья соответствуют "слоям с фауной".

Третий этап II порядка в развитии табулят охватывает отрезок времени с позднего силура до позднего девона. В Верхоянье он представлен неполно, ранняя часть этого этапа, соответствующая позднему силуру, здесь отсутствует. Связано это с обширной лудловской регрессией, создавшей неблагоприятные условия для существования табулят на всем Северо-Востоке СССР.

С раннедевонской эпохой наступает новая трансгрессия моря в пределы верхоянского палеобассейна, с которой иммигрировала табулятовая фауна из арктических бассейнов. С этого времени верхоянский палеобассейн стал частью Индигиро-Колымской биогеографической провинции (Дубатов, 1964, 1972; Альховик, Хайзникова, 1975).

В девонском этапе II порядка по смене родовых и видовых комплексов табулят различаются более мелкие периоды или этапы III порядка, тесно связанные с физико-географическими изменениями бассейна. Они соответствуют региональным горизонтам и слоям, установленным в пределах этого бассейна (Хайзникова, 1974). Девонский этап II порядка разбивается на пять этапов III порядка: 1) нелюдимский (жедин и зиген); 2) белякский (нижний эмс); 3) себечанский (ранний живет); 4) сегеняхский (поздний живет-ранний фран); 5) стибнитовский (поздний фран).

В нелюдимском этапе III порядка по смене родов и видовых комплексов можно различить два отрезка времени, в которых развитие табулят характеризуется определенным своеобразием (Хайзникова, 1975). Для первого отрезка, соответствующего по времени жедину, характерно массовое скопление особей нескольких видов рода *Favosites*. Позднее появляются первые представители *Squamofavosites*. Во второй отрезок, соответствующий по времени зигену, табуляты становятся многочисленными и разнообразными. В это время в верхоянском палеобассейне появляются роды *Pachyfavosites*, *Striatoporella*, *Yacutiopora*, *Gracilopora*, *Alveolitella*, *Caliopora*, *Coenites*, *Egosiella*, *Multithecopora*. К концу нелюдимского этапа из них вымерли роды *Pachyfavosites*, *Striatoporella*, *Parastriatopora*, *Yacutiopora*. В белякский этап III порядка табуляты развиваются менее интенсивно, стали менее разнообразными в видовом отношении, к концу его полностью вымирают фавозиты, сквамеофавозиты, стриапоры. Из вновь возникших в этот отрезок времени следует указать роды *Thamnopora*, *Alveolites*, получившие дальнейший расцвет в позднем девоне Верхоянья.

Себечанский этап III порядка по времени совпадает с началом живетской трансгрессии планетарного масштаба. Отличается этот период в Верхоянье обедненностью табулят в систематическом отношении. Из родов, возникших в раннем девоне, в этот период преобладают несколько видов тамнопор. Впервые появляются отдельные виды крассиальвеолитесов, плакоценитесов и сколиопор.

Следующая важная перестройка в систематическом составе табулят в Верхоянье произошла в конце живетского века и в начале франского. Этот отрезок времени выделяется в развитии табулят в отдельный сегеняхский этап III порядка. Отличается этап разнообразием табулят в родовом и видовом отношении. В комплексах преобладают многочисленные виды родов *Thamnopora*, *Crassialveolites*, *Alveolitella*, *Coenites*, *Placocoenites*, *Scoliopora*, возникших в начале и в середине девонского этапа II порядка. К концу сегеняхского этапа полностью вымирают *Alveolitella*, *Placocoenites*, *Scoliopora*.

Системы	Ярус	Горизонты, слои	<p><i>Murchisonia</i> <i>Sagorinophylax</i> <i>Fischeriophylax</i> <i>Yacutorpa</i> <i>Sapientinioides</i> <i>Taillina</i> <i>Lyurpa</i> <i>Valkoiolites (?)</i> <i>Calarevicia</i> <i>Coscia</i> <i>Parabrotidium</i> <i>Rhabdotriadium</i> <i>Enaktenopora</i> <i>Gabensopora</i> <i>Halyites</i> <i>Sporothalysoides</i> <i>Heximia</i> <i>Agathites</i> <i>Palaegastrosites</i> <i>Mesoprotosites</i> <i>Rysoobenia</i> <i>Mabisolenia</i> <i>Mesolenia</i> <i>Favosites</i> <i>Licetoprotosites</i> <i>Sopragopora</i> <i>Beufopora</i> <i>Dachyrotosites</i> <i>Sphaeroporella</i> <i>Squametrotosites</i> <i>Argopora</i> <i>Pseudoprotomorphopora</i> <i>Michelella</i> <i>Kudropora</i> <i>Palaegastropora</i> <i>Yacutorpa</i> <i>Thalloporella</i>  <i>Striatopora</i> <i>Cladopora</i> <i>Saktopora</i> <i>Sudabeslites</i> <i>Akreolites</i> <i>Atrenitella</i> <i>Grassiliolobites</i> <i>Gallinopora</i> <i>Goniatites</i> <i>Placocentrites</i> <i>Egostella</i> <i>Lecomptia</i> <i>Scabipora</i> <i>Natalophylax</i> <i>Treadasmites</i> <i>Syringoporus</i> <i>Yacutorpa</i> <i>Kueichienopora</i> <i>Milititesopora</i> <i>Aulopora</i> <i>Tyranopora</i> <i>Sinopora</i> <i>Fletcherella</i></p>
	Пермь	Дасикнинский горизонт	
	Карбон	Турме	Хамамытский горизонт
	Девон	Фамен	Стивнитовские слои
		Фран	Сеженяжские слои
		Живет	Себечанский горизонт
		Эйфель	
		Эмс	Беляжский горизонт
		Зиген	
		Жедин	Нелюдомский горизонт
	Силур	Лудлов	
		Венлок	Хандыжский горизонт
		Лландовери	Куранахинский горизонт
Ордовик	Ашгилл	Баранин-ский горизонт	Верхнебаранинский под-горизонт
	Верхний Карадок		Нижнебаранинский под-горизонт
	Нижний Карадок		

Стибнитовский этап III порядка отличается резким обеднением родового и видового состава табулят. По-прежнему здесь многочисленны в количественном отношении альвеолитесы, тамнопоры и ценитесы, но представлены эти роды одиночными видами. Из новых родов в этот период времени появляются несколько видов рода *Natalophyllum*.

В Верхоянском палеобассейне в период, соответствующий позднему франу и фамену, так же как на всей территории востока Азии, исчезают все представители девонских семейств табулят, что было вызвано повсеместным изменением физико-географических условий в палеобассейнах Северо-Востока СССР.

Четвертый этап II порядка в развитии табулят Верхоянья охватывает период времени от раннего карбона до поздней перми включительно. С определенной степенью условности в этом этапе II порядка можно выделить два периода в развитии табулят или этапа III порядка — хамамытский (конец турне) и дасакнинский (поздняя пермь). Названия этапов III порядка соответствуют названиям региональных горизонтов по работам Б.С.Абрамова (1970, 1974).

В хамамытский период многочисленными и разнообразными в видовом отношении были род *Syringopora* и появившиеся в этот период времени роды *Michelinia*, *Kueichowpora*, *Pseudoroemeripora*. Отличается этот этап от предыдущего полным отсутствием общих с ним видов и родов за исключением *Syringopora*. Однако к визейскому периоду в верхоянском палеобассейне все вышеперечисленные роды вымирают окончательно. И только в ранней перми в дасакнинское время в короткий промежуток времени становятся довольно многочисленными виды рода *Sakhopora* семейства *Trachyporidae* (Кокшарская, 1965).

На этом отрезке времени, в поздней перми, заканчивается история развития табулят в Верхоянье.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов Б.С. Биостратиграфия каменноугольных отложений Сетте-Дабана (Южное Верхоянье). М.: Наука, 1970. 176 с.
- Абрамов Б.С. Стратиграфия верхнепалеозойских отложений Южного Верхоянья. Новосибирск: Наука, 1974. 88 с.
- Альховик Т.С., Хайзеникова К.Б. О корреляции нижнедевонских отложений западной части Верхояно-Колымской складчатой области. — В кн.: Проблема стратиграфии девонских, пермских и триасовых отложений Верхоянья. Якутск, 1975, с. 3-12.
- Дубатов В.М. Стратиграфическое и географическое распространение табулят, геологических и хететид в девоне СССР. — В кн.: Стратиграфический и географический обзор девонских кораллов СССР. М.: Наука, 1964, с. 4-66.
- Дубатов В.Н. Зоогеография девонских морей Евразии (по материалам изучения табулят). Новосибирск: Наука, 1972. 128 с.
- Дубатов В.Н. Филогения табулят подотряда Favositina. — В кн.: Этюды по стратиграфии. М.: Наука, 1974, с. 134-153.
- Кокшарская К.Б. Новый пермский представитель семейства *Trachyporidae* из Верхоянья. — В кн.: Палеонтология и биостратиграфия палеозойских и триасовых отложений Якутии. М.: Наука, 1965, с. 65-68.
- Раузер-Черноусова Д.М. Этапность и периодичность в историческом развитии фузулинид. — Докл. АН СССР, 1965, 160, 4, с. 914-917.
- Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса (морфобиологическая теория эволюции). М.: Изд-во МГУ, 1967. Т. 1. 139 с.
- Соколов Б.С. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Введение. Общие вопросы систематики и истории развития табулят. — Труды ВНИГРИ нов. сер., вып. 85, 1955. 525 с.
- Соколов Б.С. Подкласс *Tabulata*. Табуляты. — В кн.: Основы палеонтологии. Губки археоциаты, кишечноротовые черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 192-265.
- Соколов Б.С. Биохронология и стратиграфические границы. — В кн.: Проблемы общей и региональной геологии. Новосибирск: Наука, 1971, с. 155-178.
- Соколов Б.С. Периодичность (этапность) развития органического мира и биостратиграфические границы. — Геол. и геофиз., 1974, 1, с. 3-10.

Хайзникова К.Б. Биостратиграфическая схема девонских отложений хребта Сетте-Дабан (Южное Верхоянье). — В кн.: Докембрия и палеозой Северо-Востока СССР: Тез. докл. межвед. стратигр. совещ. Магадан, 1974, с. 104-107.

Хайзникова К.Б. Биостратиграфия и табуляты девона хребта Сетте-Дабан (Южное Верхоянье). Новосибирск: Наука, 1973. 111 с.

УДК 563.67+563.627:551.734(571.56)

*В.Ф. Барская*

## ЗНАЧЕНИЕ ТАБУЛЯТОМОРФНЫХ КОРАЛЛОВ В СТРАТИГРАФИИ ДЕВОНА СРЕДНЕГО ПРИКОЛЫМЬЯ И МОМСКОГО ХРЕБТА

В девонский период на территории Приколымского поднятия существовали две структурно-фациальные зоны: Ясачнинская и Ярходонская. Развитее в их пределах отложения отличаются по составу, фациальным особенностям, мощности и характеру взаимоотношения девонских пород с подстилающими их образованиями (Пепеляев, Симаков, 1974). Большая фациальная изменчивость девонских отложений в пределах Приколымского поднятия затрудняет проводить сопоставление разновозрастных отложений. Отсюда существует много спорных вопросов по стратиграфии девонских отложений. Геологи ВАГТа А.И. Сидяченко и др. (1970) считают, что нижнедевонские отложения развиты только в Ясачнинской зоне, где они входят в состав эльгенекской свиты ( $D_{1-2} \text{el}$ ). С точки зрения Б.В. Пепеляева и К.В. Симакова, нижнедевонские образования присутствуют в обеих зонах, хотя и представлены в каждой из них существенно различными по литолого-фациальным особенностям, мощности и возрастному объему отложениями. Существуют также большие разногласия относительно возрастного объема отложений различных свит среднедевонских и верхнедевонских отложений. Нет общепринятых представлений о положении границ между отделами девонской системы.

К сожалению, многие важные для стратиграфии группы, как гониатиты, остракоды, трилобиты, иглокожие, еще не изучены. В настоящее время в стратиграфических целях используются только табуляты, брахиоподы, строматопороидеи.

В процессе геологосъемочных работ, проводимых экспедициями, а главным образом тематическими партиями ВАГТа, было выявлено, что в девонских отложениях среднего Приколымья и Момского хребта табулятоморфные кораллы пользуются широким распространением. Они встречаются во всех районах, где известны морские девонские отложения. Наиболее многочисленны они в отложениях нижнего и среднего девона.

Нижний девон имеет широкое распространение на Среднем Приколымье и Момском хребте. Табулятоморфные кораллы широко распространены в карбонатных отложениях эльгенекской свиты Приколымского поднятия и калгарской свиты Момского хребта.

Детальнее всего изучены табуляты нижнедевонских отложений эльгенекской свиты среднего Приколымья (Рухин, 1938; Дубатов и др., 1968; Дубатов, 1969, 1974; Барская, 1975а, 1975б; Барская, Поташова, 1977) довольно хорошо известны табуляты калгарской свиты Момского хребта (Барская, 1975а) и табуляты среднего девона среднего течения р. Колымы (Дубатов, 1972, 1974; Барская, 1975а).

Анализ изученных нами комплексов табулят эльгенекской свиты Приколымского поднятия из районов среднего Приколымья (Известковый карьер), Верхнего Половинного Камня, нижнего течения рек Каменки, Слезовки, Сяпкине, Шаманхи и калгарской свиты<sup>1</sup> Момского хребта, распространенной по

<sup>1</sup> Калгарская свита объединяет нижний девон и частично эйфельские отложения.

берегам р. Котыска, правобережью р. Калгар, водоразделу руч. Обратного и Валунного, левобережью рек Зырянки и Илин-Юрях, в верховье р. Эликчан, свидетельствует о большом их сходстве. Наиболее распространенными в этих свитах являются такие виды, как *Favosites admirabilis* Dubat., *F. socialis* Sok. et Tes., *F. pseudosocialis* Dubat., *F. yermolaevi* Tchern., *F. brevisseptatus* Smirn., *F. kolyomensis* Tchern., *F. oblongus* Rukh., *F. graciosus* Rukh., *F. mammilatus* Tchern., *Pachyfavosites hidensiformis* (Miron.), *P. kozlowskii minima* Chekh., *Lamellaeoporella yacutica* Barsk., *L. superba difformis* Barsk., *Striatoporella multiporifera* Rukh., *Squameofavosites socialisiformis* Dubat., *Sq. spiridonovaensis* Barsk., *Sq. pseudofungites* Barsk., *Sq. (Dictyofavosites) concentricus* Rukh., *Sq. (D.) tschernajaensis* Dubat., *Yacutiopora minutissima* Smirn., *Thamnopora elegantula* Tchud., *Gracilopora nana* Dubat., *Caliopora macroporosa* Dubat., *Grabaulites dubovicovi* Dubat. и др. Этот комплекс видов позволяет говорить об одновозрастности отложений эльгенёвской и калгарской свит. Комплекс табулят этих свит по возрасту аналогичен нелюдимскому комплексу Омулёвских гор (Дубатовол и др., 1968) и датнинскому комплексу табулят Тас-Хаяхтаха (Алексеева, 1967), хотя последний отличается распространением парастриатопор, стриатопор и отсутствием рода *Grabaulites*. Много общих видов обнаружено при сопоставлении эльгенёвского и калгарского комплекса табулят Приколымского поднятия, Момского хребта с нижнедевонским комплексом тублят Сетте-Дабана (Кокшарская, 1966). По табулятам возрастной объем эльгенёвской и калгарской свит определяется как нижнедевонский. Нижняя и средняя части эльгенёвской свиты, соответствующие жединскому и зигенскому ярусам, характеризуются обилием табулят, среди которых наиболее широко распространяется группа видов *Favosites socialis* Sok. et Tes. В верхней части эльгенёвской свиты, соответствующей нижнеэмскому ярусу, преобладают *Favosites mammilatus* Tchern., *F. admirabilis* Dubat., *Thamnopora elegantula* Tchud.

Характерной особенностью раннедевонской фауны табулят среднего Приколымья и Момского хребта следует считать отсутствие в ее составе гелиолитид, широко распространенных в других областях Евразии. Наиболее широкого распространения, расцвета достигла группа видов *Favosites socialis* Sok. et Tes. Эта группа характеризует эльгенёвскую свиту, являющуюся аналогом нелюдимского горизонта Омулёвских гор, по времени соответствующую жединскому и зигенскому векам. Нижнеэмский комплекс табулят значительно беднее, в нем отсутствует группа видов *Favosites socialis* Sok. et Tes.

Фауна раннедевонских табулят не была однообразной в пределах Омулёвско-Колымского биогеографического района, охватывающего моря, расположенные на территории Омулёвских гор и среднего течения р. Колымы (Барская, 1975б; Барская, Поташова, 1977). Это объясняется различными условиями ее обитания (гидрохимическим режимом морской воды, рельефом морского дна и берегов, характером грунта дна бассейнов). Так, наиболее благоприятные условия для развития рода *Grabaulites* были в бассейне, расположенном на месте Момского хребта, а для рода *Lamellaeoporella* — в бассейне, расположенном на той территории, которую сейчас занимает правобережье р. Спиридонова.

В комплексе табулят эльгенёвской свиты Приколымского поднятия и калгарской свиты Момского хребта встречаются общие формы с нижнедевонскими табулятами Алтае-Саянской горной области, Приполярного Урала, Средней Азии, Таймыра и Новой Земли. Это свидетельствует о существовании в раннем девоне связей между морями Индигиро-Колымской провинции с морями Алтае-Саянской и Урало-Тяньшанской провинций.

Средний девон широко распространен на среднем Приколымье (Ярходонская структурно-фациальная зона) и Момском хребте. Табуляты встречаются в карбонатных и карбонатно-терригенных отложениях эйфельского и живетского возраста. Они изучены из отложений сахинской и ярходонской свит Приколымского поднятия и эйфельских и живетских отложений Момского хребта.

Сахинский комплекс табулят Приколымского поднятия изучен из районов Верхнего Половинного Камня, руч. Железного (правый приток р. Спиридонова),

левобережья руч. Просторного, правобережья р. Эджекала, водораздела рек Шаманихи, Ярходона, Дилима. Он представлен следующими видами: *Favosites gregalis* Porf., *F. regularissimus minor* Yanet, *F. regularissimus minuta* Yanet, *Pachyfavosites vilvaensis* Sok., *P. polymorphus* (Goldf.), *Squamofavosites mironovae* Dubat., *Sq. (Dictyofavosites) salairicus* Tchern., *Echyropora elegans* Dubat., *Alveolites tischnoffi* Dubat., *A. waganensis* Yanet, *Crassialveolites spiralis* Koksch., *Cr. crassus* (Lec.), *Caliopora uralica* Yanet., *Heliolites insolens* Tchern., *H. jujunes* Dubat. и др.

Эйфельский комплекс табулят Момского хребта изучен из района р. Хара-Уулах. В него входят *Favosites fedotovi* Tchern., *F. robustus* Lec., *F. goldfussi* Orbigny, *Striatoporella dogdensis* Dubat., *Thamnopora reticulata bona* Tchud., *Gracilopora tenera* Koksch., *Alveolites tischnoffi* Dubat., *A. dogdensis* Dubat., *Alveolitella figurata* Dubat., *A. polenovi* (Peetz).

При сравнении табулят сахинской свиты Приколымского поднятия с эйфельским комплексом табулят Момского хребта общих видов не обнаружено. Табуляты с Момского хребта наибольшее сходство обнаруживают с табулятами урультунского горизонта эйфельского яруса Омулёвских гор (Дубатов, 1972).

В основании сахинской свиты Приколымского поднятия встречаются аналоги вечернинского горизонта верхнеэмского (элиховского) яруса среднего девона Омулёвских гор *Favosites regularissimus minor* Yanet, *F. regularissimus minuta* Yanet; появляются первые гелиолитиды и аналоги урультунского горизонта (эйфельский ярус) *Favosites gregalis* Porf., *Echyropora elegans* Dubat.

Сахинский комплекс табулят бедный. Может быть, это объясняется тем, что сахинская свита в Ярходонской структурно-фациальной зоне залегает на подстилающих образованиях с размывом.

В Ясачнинской зоне (Верхний Половинный Камень) аналогов сахинской свиты нет.

Возрастной объем сахинской свиты по табулятам определяется как верхний эмс-эйфель.

Слюи с *Favosites regularissimus* Yanet в районе Приколымского поднятия и Омулёвских гор характерны для верхнеэмского яруса. На Урале этот вид встречается в эйфельском ярусе, в зоне *F. regularissimus* Yanet (Янет, 1959). О стратиграфической роли этой зоны нельзя говорить, пока не будет общепринятых представлений о положении границ и о возрастном объеме эйфельского яруса в целом в стратиграфических разрезах Западной Европы.

Типичные представители *F. regularissimus* имеют широкое распространение в среднедевонских отложениях СССР (Урал, Новая Земля, Вайгач, Северо-Восток Сибири, Камчатка).

Отложения живетского возраста (ярходонская свита) имеют широкое распространение в пределах Приколымского поднятия и на Момском хребте. Ярходонский комплекс табулят изучен из районов правобережья р. Колымы (Вяткин Камень), верховьев р. Правый Эджекал, левобережья среднего течения руч. Аргали, правобережья р. Сяпкине, водораздела руч. Тирехтях и р. Шаманихи, верховьев р. Шаманихи, с водораздела Сяпкине-Дилим, правобережья р. Дилим, водораздела рек Меунджи илевой Каменки, междуречья рек Летняя и Березовка. Он представлен следующими видами: *Favosites gregalis* Porf., *Gracilopora yacutica* Barsk., *G. yavorskyi* Dubat., *G. yavorskyi effecta* Dubat., *G. acuta* Tchud., *G. optima* Koksch., *Striatopora tenuis* Lec., *Thamnopora publichenkoi* Dubat., *Th. helenae* Tchud., *Th. ramificata* Koksch., *Th. major* (Radugin), *Th. trachyporoides* Dubat., *Th. cervicornis* (Blainv.), *Th. nicholsoni* (Frech.), *Th. porosa* Tchud., *Th. porosa nordica* Dubat., *Th. angusta* Lec., *Alveolites tischnoffi* Dubat., *Alveolitella crassicaulis* Dubat., *A. kamakensis* (Tchern.), *A. praeclara* Koksch., *A. gigantea* Dubat., *A. crassa* Tchud., *A. polenovi* Peetz., *A. fecunda* (Salée sensu Lec.), *Crassialveolites inflatus* Koksch., *Cr. crassus* (Lec.), *Cr. spiralis* Koksch., *Cr. gracilis* Dubat., *Cr. abramovi* Dubat., *Cr. crassimus* Dubat., *Cr. incrassatus* Dubat., *Coenites simplex* Tchud., *C. pinniformis* Koksch., *C. plexibilis* Sok., *C. grandis* Tchud., *C. tenella* Gir., *Placocoenites medius* (Lec.), *Pc. planus* Koksch., *Scoliopora formosa* Tchud., *Sc. muricata* Tchud., *Sc. denticulata* (M. Edw. et Haime), *Sc. vera*

Koksch., *Sc. gracile* (Dubat.), *Sc. conferta omolonica* Dubat., *Sc. minutissima* Dubat., *Tyrganolites eugeni* Tchern., *Syringopora crispa* Schlüter, *Syringoporella moravica* (F. Roem.), *Heliolites jejunos* Dubat., *H. insolens* Tchern., *Pachycanalicula karcevae* Dubat., *Pach. schandoensis* Dubat., *Pach. opaca* Dubat.

Живетские табуляты Момского хребта пока не изучены:

Живетский (ярходонский) комплекс табулят Приколымского поднятия в отличие от эйфельского характеризуется полным обновлением видового состава и представлен большим количеством экземпляров, что свидетельствует о более нормальных условиях существования табулят в живетский век по сравнению с эйфельским. В живетском комплексе отсутствуют роды, характерные для эйфельского века (*Favosites*, *Pachyfavosites*, *Squameofavosites*, *Yacutiopora*, *Striatopora*, *Echyropora*), но увеличивается видовой состав родов *Gracilopora*, *Thamnopora*, *Alveolitella*, *Crassialveolites*, *Scoliopora*, широко распространяются гелиолитиды (род *Pachycanalicula*).

Комплекс табулят ярходонской свиты Приколымского поднятия имеет большое сходство с комплексом табулят вояхской и себечанской свит Омулёвских гор и хребтов Селенных и Тас-Хаяхта (Дубатов, Симаков, 1974), с комплексом табулят загадочинской подсвиты и росомахинской свиты Сетте-Дабана (Хайзеникова, 1975). Много общих видов с живетским комплексом Кузнецкого бассейна и Урала (Барская, 1975а).

Анализ известных сведений о географическом и стратиграфическом распространении табулятоморфных кораллов среднедевонского возраста позволяет выделить в среднедевонских отложениях Приколымского поднятия три комплекса табулят: верхнеэмский (элиховский) с *Favosites regularissimus minor* Yanet, *F. regularissimus minuta* Yanet; эйфельский с *Echyropora elegans* Dubat.; живетский — с *Thamnopora publichenkoi* Dubat и *Alveolitella crassicaulis* Dubat.

На территории среднего Приколымья верхнедевонские отложения представлены франским и фаменским ярусами. Франские отложения на Приколымском поднятии включаются в меунджинскую свиту (Шарковский и др., 1974), в состав которой входят также нижнефаменские образования. Фаменские отложения на Приколымском поднятии включаются в состав дуксундинской свиты, имеющей позднедевонский—раннекаменноугольный возраст. Отложения этого возраста широко распространены на восточном крыле Приколымского поднятия и локально развиты на западном.

Из районов среднего Приколымья верхнедевонские табуляты изучены слабо. В отложениях франского яруса (меунджинской свиты) табуляты встречаются редко (*Thamnopora*, *Crassialveolites*, *Scoliopora*). Возраст меунджинской свиты установлен по брахиоподам.

В отложениях фаменского яруса (дуксундинской свиты), представленных преимущественно тонкими терригенными образованиями, табуляты не встречаются.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева Р.Е. Брахиоподы и стратиграфия нижнего девона Северо-Востока СССР. М.: Наука, 1967. 131 с.
- Барская В.Ф. Стратиграфический и географический обзор ранне- и среднедевонских табулят и гелиолитид Северо-Востока Сибири. В кн.: Древние Cnidaria. Новосибирск: Наука, 1975а, т. 2, с. 120-124.
- Барская В.Ф. Нижнедевонские табуляты правобережья р. Колымы. — В кн.: Биостратиграфия девона и карбона Сибири. Новосибирск: Наука, 1975б, с. 32-38.
- Барская В.Ф., Поташова М.Н. Распределение табулят в эльгенекской свите Известкового Карьера (правый борт р. Колымы выше притока Эльгенёк). — В кн.: Новое о фауне и стратиграфии среднего и позднего палеозоя СССР. М.: Наука, 1977.
- Дубатов В.Н. Табуляты и биостратиграфия нижнего девона Северо-Востока СССР. М.: Наука, 1969. 176 с.
- Дубатов В.Н. Табуляты и биостратиграфия среднего и верхнего девона Сибири. М.: Наука, 1972. 151 с.
- Дубатов В.Н. Роль табулятоморфных кораллов в стратиграфии девона Северо-Востока СССР. — В кн.: Докембрий и палеозой Северо-Востока СССР: Тез. докл. межвед. стратигр. совещ. Магадан, 1974, с. 92-93.

- Дубатов В.Н., Николаев А.А., Преображенский Б.В. Стратиграфия и табуляты нелюдимской свиты Омудевских гор (бассейн р.Колымы). - В кн.: Биостратиграфия пограничных отложений силура и девона. М.: Наука, 1968, с. 158-168.
- Дубатов В.Н., Симаков К.В. Проблемы биостратиграфии девонских отложений Северо-Востока СССР. - В кн.: Докембрий и палеозой Северо-Востока СССР: Тез. докл. межвед. стратигр. совещ. Магадан, 1974, с. 94.
- Кокшарская К.Б. Стратиграфическое значение нижнедевонских табулят центральной части хребта Сетте-Дабан. Труды 9-й научн. конф. инж.-техн. фак. Якут. ун-та. Якутск, 1966, с. 63-64.
- Пепеляев Б.В., Симаков К.В. К стратиграфии девонских отложений Приколымского поднятия. - В кн.: Докембрий и палеозой Северо-Востока СССР: Тез. докл. межвед. стратигр. совещ. Магадан, 1974, с. 96.
- Рухин Л.Б. Нижнепалеозойские кораллы и строматопороидеи верхней части бассейна р.Колымы. - В кн.: Материалы по изуч. Колымско-Индибирского края. Сер. 2. М.; Л., 1938, вып. 1, с. 3-119.
- Сидяченко А.И., Сурмилова Е.П., Шульгина В.С. и др. Стратиграфия девонских отложений Приколымского поднятия. - Сов. геология. 1970, 12, с. 83-94.
- Хайзеникова К.Б. Биостратиграфия и табуляты девона хребта Сетте-Дабан (Южное Верхоянье). Новосибирск: Наука, 1975. 130 с.
- Шарковский М.Б., Сидяченко А.И. и др. Стратиграфия девонских отложений Среднего Приколмыя. - В кн.: Докембрий и палеозой Северо-Востока СССР: Тез. докл. межвед. стратигр. совещ. Магадан, 1974, с. 103.
- Янет Ф.Е. Подкласс Tabulata. - В кн.: Брахиоподы и кораллы из эйфельских бокситоносных отложений восточного склона Среднего и Северного Урала. М.: Госгеолтехиздат, 1959, с. 86-133.

УДК 563.627(575.3)

Н.К. Оспанова

## НОВОЕ В СИСТЕМАТИКЕ ГЕЛИОЛИТОИДЕЙ

Основы систематики гелиолиитоидей разрабатывались Г. Линдстремом (Lindström, 1899), И. Чьером (Klaer, 1899), Б.С. Соколовым (1955, 1962), О.Б. Бондаренко (1963, 1971 и др.) и другими. При изучении гелиолиитоидей Таджикистана были получены новые данные, которые позволяют уточнить и дополнить систематику. Большое значение для систематики гелиолиитоидей имеет обоснование выделения семейства Plasmoporellidae, а также установление нового силурийского рода *Hemiplasmopora*.

Род *Hemiplasmopora* характеризуется наличием вокруг кораллитов ореола из 12 цененхимальных трубок и по своим признакам ближе всего стоит к роду *Pseudoplasmopora*. Однако несмотря на четкую трубчатую цененхиму, у рода *Hemiplasmopora* в начальных стадиях роста колоний отмечается пропоронидная цененхима. Это позволяет сделать вывод о происхождении трубчатых гелиолиитоидей, имеющих ореол из 12 цененхимальных трубок, от пропорид. В связи с этим представляется правильным отнесение всех форм, имеющих ореол, к одному семейству Plasmoporidae Wentzel отряда Proporida. В семействе Plasmoporidae по способу образования трубчатой цененхимы выделяется два подсемейства: *Pseudoplasmoporinae* Bondarenko и *Plasmoporinae* Lindström. В состав подсемейства *Pseudoplasmoporinae* входят роды *Laminoplasma*, *Hemiplasmopora*, *Pseudoplasmopora*, *Amphilites*, *Visbylites* и *Navoites*. Трубчатая цененхима указанных родов образовалась за счет построения пузырей цененхимы в вертикально ориентированные ряды. Стенки трубок образовались за счет пластин оснований пузырей. Положение пластин по мере развития менялось от наклонного до вертикального, а затем они совмещались и срашивались в вертикальные ряды. Уплотненные купола пузырей стали играть роль диафрагм (Бондаренко, Стасиньска, 1976). В состав подсемейства *Plasmoporinae* входят *Plasmopora*, *Eolaminoplasma*, *Squameolites*, *Helioplasmolites*, *Pachyhelioplasma*

и *Losevipora* gen. nov. Для этих родов характерна смешанная пузырчато-трубчатая ценохимия и сильная пузырчатость диафрагм. Пересечение диафрагм в ценохимических трубках создает своеобразный рисунок заплетенной косы. Стенки ценохимических трубок подсемейства *Plasmoporinae* образовались за счет слияния шпиковидных выростов ценохимии в вертикальные ряды. При этом переориентировки пузырей ценохимии в вертикальные ряды не происходило, чем объясняется сильная пузырчатость диафрагм в ценохимических трубках. Материалом для образования стенок ценохимических трубок подсемейства *Plasmoporinae* послужили трабекулы, которые были развиты в пузырчатой ценохимии плазмопореллид, давших начало всему семейству *Plasmoporidae*. Семейство *Plasmoporellidae* Kovalevsky характеризуется наличием трабекулярных образований в ценохимии и трабекулярным строением стенок кораллитов. В состав семейства включено шесть родов: *Granulina*, *Voruporella*, *Plasmoporella*, *Proporella*, *Acdalina* и *Acdalopora*, которые отличаются друг от друга по типу строения стенок кораллитов. Стенки рода *Voruporella* состоят из 12 прилегающих друг к другу трабекулярных столбиков. Наличие именно 12 трабекулярных столбиков диктовалось особенностями строения мягкого тела. Поперечное сечение столбиков от почти прямоугольного до конического. Форма трабекулярных столбиков может изменяться в пределах колонии и даже в пределах одного и того же кораллита, что свидетельствует о высокой пластичности материала стенок. Коническая форма трабекул в поперечном сечении обусловлена выпячиванием их осевых зон с одновременным утонением зон периферических. Утонение стенок трабекул в местах их соприкосновения друг с другом привело к возникновению межтрабекулярных стенок пластин, характеризующих род *Plasmoporella*. Дальнейшее вытягивание осевых зон трабекулярных столбиков способствовало уменьшению их толщины, и у рода *Proporella* трабекулы уже незначительно отличаются по толщине от межтрабекулярных стенок пластин. Для *Proporella* характерна подковообразная и V-образная форма трабекул, осевыми концами направленных в полости кораллитов. Стенка кораллитов может быть гладкой, если межтрабекулярные стеновые пластины соединяются с концами трабекул. Если пластины соединяют срединные части трабекул, с наружной стороны стенок образуются экзотекальные выросты. Трабекулы могут соединяться непосредственно друг с другом, если межтрабекулярные стеновые пластины были недоразвиты. Последующее вытягивание подковообразных и V-образных слагаемых стенок привело к образованию септальных пластин во внутренней полости кораллитов и развитию экзотекальных образований с внешней стороны стенок. Указанные признаки характеризуют уже род *Acdalopora*. Род *Acdalina* занимает промежуточное положение между родами *Acdalopora* и *Proporella*: в темной зоне он имеет толстые трабекулярные стенки, септальные пластины и экзотекальные выросты; в светлой зоне строение кораллитов более примитивное — шипы вместо пластин, более тонкие стенки, отсутствие или слабое развитие экзотекальных выростов. Таким образом, между родами семейства *Plasmoporellidae* устанавливается следующая филогенетическая взаимосвязь: *Granulina*  $\rightarrow$  *Voruporella*  $\rightarrow$  *Plasmoporella*  $\rightarrow$  *Proporella*  $\rightarrow$  *Acdalina*  $\rightarrow$  *Acdalopora*. Род *Granulina* характеризуется прерывистыми стенками в виде коротких трабекулярных столбиков или рядов зернышек, и пока его взаимоотношения с родом *Voruporella* не вполне ясны.

От различных представителей семейства в силу высокой пластичности трабекулярных стенок образовались различные таксоны:

1. Род *Propora*. Произошел от представителей рода *Proporella*, либо непосредственно от *Voruporella*.

2. Семейство *Plasmoporidae*. Произошло от тех представителей рода *Plasmoporella*, трабекулы которых вытягивались по оси в обе стороны (внутрь кораллита и в сторону ценохимии), либо только в сторону ценохимии. От первых образовались роды *Plasmopora*, *Eolaminoplasma*, *Laminoplasma?*, *Squameolites*, *Visbylites*, *Pseudoplasmopora*, *Navoites*, *Amphilites* и *Losevipora* gen. nov. От вторых образовались роды *Hemiplasmopora*, *Helioplasmolites* и *Pachyhelio-plasma*, для которых характерно отсутствие или редкое незакономерное разви-

тие септальных образований. Последние могли образоваться непосредственно от рода *Voruporella*.

3. Семейство *Stelliporellidae*. Произошло от акдалопорид. Септальные пластины, характеризующие род *Acdalopora*, в результате последующего развития образовали различные осевые структуры. Отсюда понятно, почему у стеллипореллид развиты септальные образования в количестве 12, а у рода *Syringoheliolites* в полости кольцо из 12 пузырей, к которым примыкают днища. Цененхимальные трубки гелиолитоидного типа образовались в результате построения цененхимальных пузырей в вертикально ориентированные ряды. Выше говорилось, что у рода *Acdalopora* на каждой выпуклости стенки отмечаются экзотекальные выросты, по 1-2 в зависимости от типа соединения вильчатых образований между собой. Отсюда нетрудно догадаться, что максимальное возможное число цененхимальных трубок, окружающих кораллиты у стеллипореллид, равно 24, а минимально - 12, что легко проверить: род *Stelliporella* насчитывает вокруг кораллитов от 16 до 22 цененхимальных трубок, род *Derivatolites* - от 18 до 22, род *Podolites* - 16-14 трубок и роды *Syringoheliolites* и *Tarbagatailites* также менее 24, но более 12 цененхимальных трубок (Бондаренко, 1971, 1975). Все вышеперечисленные доводы позволяют считать происхождение семейства *Stelliporellidae* в достаточной мере доказанным, тем более, что этому не противоречат геохронологические данные.

Таким образом, быстро эволюционировавшая ветвь плазмопореллид дала начало плазмопоридам, стеллипореллидам и роду *Propora*. Возникновение вокруг кораллитов ореола из четко фиксированного числа цененхимальных трубок у плазмопорид и стеллипореллид оказалось возможным только при условии параллельного развития и стенок кораллитов, и цененхимы. Вполне понятно, что количество ореольных трубок было продиктовано особенностями строения самих стенок, но ясно также и то, что экзотекальные образования, развившиеся с внешней стороны стенок кораллитов, самостоятельно не смогли бы создать ореола, если бы этому не способствовало преобразование самой цененхимы из пузырчатой в трубчатую. Для образования новых таксонов одной пластичности стенок могло оказаться недостаточно, если бы не общая высокая изменчивость самих форм. В связи с этим целесообразно подразделить факторы (или условия) развития на благоприятные и необходимые. Пластичность трабекулярных стенок явилась благоприятным фактором развития в эволюции гелиолитоидей, а необходимым фактором развития была общая высокая изменчивость тех или иных таксонов. Следует отметить, что род *Propora*, произошедший также от плазмопореллид, характеризовался незначительной изменчивостью. Развитие септальных образований у него не пошло дальше шипов, цененхима оставалась пузырчатой до конца существования. Изменчивость стенок кораллитов сводилась лишь к их утонению, уплотнению, замене пластичных трабекулярных стенок менее пластичными. Например, стенки вида *Propora arctica* Tchernychev из Таджикистана имеют простую параллельную фиброзную микроструктуру. У других форм утонение стенок привело к тому, что в их строении, как правило, невозможно различить трабекулярные столбики. Нередко в пределах одного и того же полипняка наблюдается частичная дифференциация стенок по толщине и частично простое утонение стенок. Это послужило причиной тому, что к одному и тому же виду, например *P. conferta* M. Edw. et H., относятся формы с совершенно различными морфологическими признаками. Следует отметить, что исследователями до сих пор очень мало уделялось внимания изучению трабекулярности стенок кораллитов гелиолитоидей. На трабекулярную микроструктуру стенок гелиолитоидей указывалось Б.С. Соколовым (1962). О.А. Диксон (Dixon, 1974) отмечал, что трабекулярность является показателем экологических условий. Если это так, то сказанное должно относиться ко всем гелиолитоидеям, а не только к одному роду *Propora*, как считает О.А. Диксон.

Ниже приводится описание нового рода *Losevipora* gen. nov.

СЕМЕЙСТВО PLASMOPORIDAE WENTZEL, 1895

ПОДСЕМЕЙСТВО PLASMOPORINAE LINDSTRÖM, 1899

Род *Losevipora* Ospanova, gen. nov.

Название рода - в честь Н.А. Лосева.

Типовой вид - *Losevipora cordata* sp. nov.; нижний силур, венлокский ярус; Зеравшанский хребет, водораздел между саями Сары-Девол и Чульбой.

Диагноз. Септальные образования в виде чешуевидных шипов. Стенки кораллитов складчатые. Вокруг кораллитов ореол из 12 цененхимальных трубок, вытянутых по радиусам. Ореольные трубки имеют неправильную, обычно неправильно сердцевидную форму. Диаметр остальных цененхимальных трубок меньше диаметра ореольных в 2-3 раза, форма поперечного сечения округло-многоугольная и меандрическая. Между кораллитами помещается более 5 рядов цененхимальных трубок. Стенки трубок прерывисты. Диафрагмы разнообразные; нередко воронкообразные и пузырчатые диафрагмы развиты настолько, что в пределах цененхимальных трубок возникают осевые столбики.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От всех родов семейства Plasmoporidae отличается складчатостью стенок кораллитов и своеобразной формой ореола цененхимальных трубок. Кроме того, у нового рода диафрагмы развиты сильнее, что выражается в образовании осевых столбиков в пределах цененхимальных трубок.

Распространение. Нижний силур, Средняя Азия.

*Losevipora cordata* Ospanova, gen. et sp. nov.

Табл. XI, XII

Название вида - от *cordatus* (лат.) - сердцевидный.

Голотип - № 469-6/1271. Геологический музей, Управления геологии СМ Тадж. ССР. Средняя Азия, Зеравшанский хребет, водораздел между саями Сары-Девол и Чульбой, в 3,5 км к югу от оз. Искандер-Куль; нижний силур, нижний венлок.

Описание. Полипник желвакообразный диаметром 30 × 40 мм. Диаметр кораллитов от 1,5 до 2,0 мм. Стенки кораллитов толстые (0,1-0,2 мм), складчатые. В полость кораллитов вдаётся 12 стенных складок, которые увенчаны короткими чешуевидными шипами; шипы сохранились не везде. Шипы являются продолжением стенок 12 цененхимальных трубок, окружающих кораллиты. Трубки имеют неправильную, обычно неправильно сердцевидную, форму. Такая форма ореольных трубок обусловлена, с одной стороны, их вытянутостью по радиусам и, с другой стороны, тем, что в полость каждой трубки вдаётся по одной выпуклой складке стенки кораллитов. Длина ореольных трубок в поперечном сечении 0,7-0,9 мм при ширине 0,5-0,8 мм. Остальные трубки цененхимы имеют в поперечном срезе округло-многоугольную и меандрическую форму, их диаметр 0,3-0,5 мм. Толщина стенок цененхимальных трубок 0,02-0,05 мм; стенки прерывистые. Диафрагмы тонкие (0,03 мм), вогнутые, косые, воронкообразные и пузырчатые. Воронкообразные и пузырчатые диафрагмы нередко развиты настолько, что в пределах цененхимальных трубок образуются осевые столбики. Интервал между диафрагмами 0,1-0,2 (реже 0,3) мм.

Геологическое и географическое распространение. Нижний силур, нижний венлок; Средняя Азия.

Материал. Одна колония найдена на водоразделе между саями Сары-Девол и Чульбой (коллекция Ю.М. Кошелева, 1977).

## ЛИТЕРАТУРА

- Бондаренко О.Б. Ревизия рода *Plasmopora*. - Палеонтол. журн., 1963, 1, с. 42-52.
- Бондаренко О.Б. Объем нового семейства Stelliporellidae (гелиолитиды). - В кн.: Табуляты и гелиолитоидеи палеозоя СССР. М.: Наука, 1971, с. 166-178.
- Бондаренко О.Б. Гелиолитоидеи. - В кн.: Характеристика фауны пограничных слоев силура и девона Центрального Казахстана. М.: Недра, 1975, с. 50-61.
- Бондаренко О.Б., Стасиньска А.Б. Астогенез и морфогенез силурийского рода *Laminoplasma* (кораллы - гелиолитоидеи). - Вестн. МГУ, 1976, 6, с. 27-33.
- Ковалевский О.П. Некоторые позднеордовикские гелиолитиды хребта Чингиз. Труды ВСЕГЕИ. Нов. сер., 1964, 93, с. 35-47.
- Соколов Б.С. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Труды ВНИГРИ. Нов. серия, вып. 85. М.: Изд-во АН СССР, 1955, 527 с.
- Соколов Б.С. Подкласс Heliolitoidea. - В кн.: Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечноротовые, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 266-285.
- Dixon O.A. Late Ordovician *Propora* (Coelenterata: Heliolitidae) from Anticosti Island, Quebec, Canada. - J. Paleontol., 1974, 48, N 3, p. 568-585.
- Kjaer J. Die Korallenfaunen der Etage 5 des norwegischen Silursystems. - Palaeontographica XLVI, 1899, S. 1-60.
- Lindström G. Remarks on the Heliolitidae. - Kgl. svenska vetenskaps akad. handl., 1899, 32, N 1, p. 3-140.

УДК 563.627:551.733:33(470.54)

П.Е. Вулых

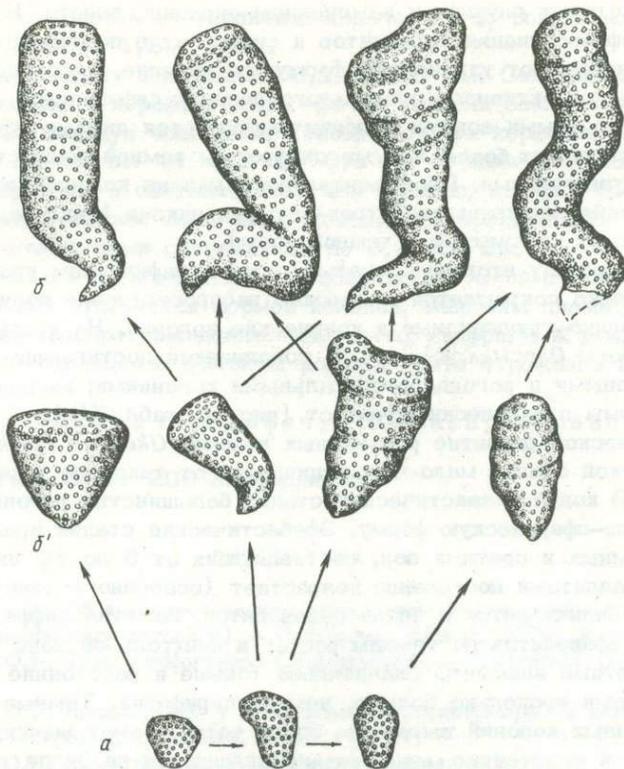
### МОРФОГЕНЕЗ РОГОВИДНЫХ ГЕЛИОЛИТИД ПОЗДНЕГО СИЛУРА ВОСТОЧНОГО СКЛОНА УРАЛА

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

При изучении нового разреза верхнесилурийских отложений, вскрытого в 1974 году строительными работами в районе водохранилища на южной окраине г. Североуральска, была собрана коллекция разнообразных гелиолитоидей, насчитывающая более 500 экземпляров. Нижняя часть разреза, общей мощностью около 200 м, к середине которой приурочено большинство находок колоний гелиолитоидей, представлена карбонатно-глинистыми отложениями верхней части колонгинской свиты. Колонии были отобраны в интервале мощностью 15 м из четырех последовательных стратиграфических уровней, каждому из которых соответствует маломощный (5-15 см) прослой сильно глинистого известняка или рыхлого песчаника с извесковистым цементом.

Основную массу гелиолитоидей разреза составляют ветвистые псевдоплазмодоры, особенно обильные в первом и четвертом прослоях. Рассматриваемые ниже представители нового вида *Okopites zhivkovichi* sp. n. встречены только во втором и третьем прослоях и интервале между ними. Следует отметить, что во втором прослое, представленном средне- и мелкозернистым рыхлым песчаником, колонии гелиолитоидей и табулят мелкие, хотя выше и ниже по разрезу в карбонатно-глинистых фациях те же виды табулят и гелиолитоидей представлены значительно более крупными колониями. Помимо гелиолитоидей, в разрезе найдены многочисленные табуляты: *Favosites concentricus* Rukhin, *F. aff. effusus* Klaamann, *F. cf. pseudoforbesei* Sokolov, *Squameofavosites thetidis* Chekhovich, *S. rusanovi* (Tschern.), *S. subbohemicus* Chekhovich, *S. ettkychuensis* Chekhovich (определения В.Д. Чехович). Анализ комплекса табулят и сопоставление коллекции с подольскими гелиолитидами, происходящими из низов рашковских слоев, позволяют установить возраст 15-метровой пачки как раннепржидольский.

При работе с коллекцией применялся астогенетический метод исследования, широко используемый в последнее время при изучении гелиолитоидей (Бондаренко, 1975а,б; 1978а,б). Для 30 представителей вида *Okopites zhivkovichi*



Изменение формы и размеров колоний *Okopites zhiikovichi* Voulykh, sp. nov.

*a* — колонии второго прослоя; *b'* — колонии, собранные в интервале между вторым и третьим прослоем; *b* — колонии третьего прослоя.

Направления стрелок соответствуют возможным микрофилогенетическим преобразованиям формы колоний

были изготовлены ориентированные продольные шлифы, проходящие через начало колонии, и серии последовательных поперечных шлифов для взрослой стадии каждого экземпляра. Когда это удавалось, поперечники изготавливались и для более ранних стадий развития колоний.

### МОРФОГЕНЕЗ

Первые представители *Okopites zhiikovichi*, появляющиеся в разрезе, начиная со второго стратиграфического уровня, имеют удлиненную и удлиненно-коническую форму и не превышают в высоту 4 см (рис.). Выделяются три стадии развития колонии: филастическая, ненастическая и эфебастическая. Отдельно филастическую стадию (стадию протокораллита) наблюдать не удалось; во всех случаях она сливается с ненастической. На ненастической стадии колонии из второго уровня имеют почти сферическую или слегка удлиненную форму. Кораллиты расположены веерообразно и на близком расстоянии друг к другу за счет относительно небольшого количества сифонолитов между ними. На этой стадии происходит активное почкование и начинается дифференциация кораллитов и сифонолитов по темпам роста: в осевых частях колоний расстояние между горизонтальными скелетными элементами несколько больше, чем на периферии. В периферических частях колоний стенки кораллитов и сифонолитов, а также шипы заметно утолщаются. Эфебастическая стадия начинается с темной зоны колонии и фиксируется сгущением днщ и диа-

фрагм, а в некоторых случаях и изменением окраски скелета. На этой стадии усиливается дифференциация кораллитов и сифонолитов по темпам роста, колонии быстро приобретают удлинённую форму, расстояние между кораллитами возрастает за счёт активного продольного деления сифонолитов. Различие между темными и светлыми зонами колонии заключается лишь в сгущении диафрагм; в редких случаях более частые диафрагмы темной зоны становятся неполными и пузырчатыми. Продолжительность жизни колоний, происходящих из второго уровня, не превышает трех-четырёх циклов (цикл равен одному поясу, состоящему из светлой и темной зоны).

В интервале между вторым и третьим стратиграфическим уровнями число мелких форм резко сокращается и широкое распространение получают более крупные, удлинённо-грушевидные и конические колонии. На третьем уровне разнообразие форм *Okopites zhivkovichi* пополняется достигающими 15 см в высоту роговидными и роговидно-спиральными колониями; мелкие удлинённо-конические формы практически исчезают (рис. 1; табл. XIV).

Астогенетическое развитие роговидных колоний *Okopites zhivkovichi* вплоть до эфебастической стадии мало чем отличается от такового у рассмотренных мелких форм. В конце неанастической стадии большинство роговидных колоний имеет удлинённо-сферическую форму. Эфебастическая стадия представлена чередованием темных и светлых зон, составляющих от 5 до 10 циклов. Расстояние между кораллитами постепенно возрастает (особенно у конических форм); кореллятивно увеличивается и число сифонолитов. Заметна дифференциация кораллитов и сифонолитов по темпам роста: в центральной зоне колонии вертикальные скелетные элементы значительно тоньше и расстояние между днищами и диафрагмами несколько больше, чем на периферии. Темные и светлые зоны у роговидных колоний выражены более четко, чем у мелких форм. Ширина темных зон и расстояние между ними сокращаются на более взрослой стадии. Отмечается непостоянство характера диафрагм в темных зонах: в случае относительно узкой темной зоны диафрагмы лишь сгущаются и, как правило, остаются полными; в более широких темных зонах появляются неполные и пузырчатые диафрагмы.

Таким образом, удалось проследить снизу вверх по разрезу следующие тенденции в развитии вида *Okopites zhivkovichi*:

- 1) форма колоний усложняется и размеры их увеличиваются;
- 2) продолжительность жизни колоний возрастает от 3 до 10 циклов (? = лет);
- 3) у крупных колоний *Okopites zhivkovichi* различия между темными и светлыми зонами по сравнению с мелкими формами усиливаются;
- 4) в более широких темных зонах количество пузырчатых диафрагм резко возрастает.

Изменение формы и размеров колоний и увеличение продолжительности жизни, возможно, совпадают с экологическим изменением. Возрастание числа пузырчатых диафрагм в темных зонах отвечает микрофилогенетическим преобразованиям.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### ОТРЯД HELIOLITIDA FRECH, 1897

#### Род *Okopites* Bondarenko, 1978

*Okopites zhivkovichi* Voulykh, sp. nov.

Табл. XIII, XIV

Вид назван в честь геолога А.Е. Живковича.

Голотип — № 3734/81, ПИН, южная окраина г. Североуральска, приток, колонгинская свита.

Диагноз. Колонии от удлиненно-конических до роговидно-спиральных. Диаметр кораллитов 1,2-1,4 мм.

Расстояние между днищами от 0,3 до 1,0 мм. Септальные шипы направлены косо вверх, в периферических частях колонии заметно утолщаются и иногда сливаются, образуя пластины. Толщина стенок кораллитов от 0,1 до 0,3 мм. Сифонилиты диаметром от 0,3 до 0,6 мм от многоугольных до червеобразных. Диафрагмы в светлой зоне, как правило, полные, расстояние между ними 0,3 мм; в темной зоне часто появляются прерывистые и пузырчатые. Расстояние между ними сокращается до 0,1-0,2 мм.

Сравнение и замечания. От подольского *Okopites okopinensis* Bondarenko новый вид отличается формой колоний, меньшим диаметром кораллитов и значительным распространением пузырчатых диафрагм в темных зонах колоний; первое и последнее различия должны найти отражение в дополненном диагнозе рода.

Геологическое и географическое распространение. См. голотип.

Материал. Более 200 экземпляров.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бондаренко О.Б. Об астогенетическом методе изучения колониальных кишечнополостных (на примере гелиолитоидей). - Палеонтол. журн., 1975а, 2, с. 17-27.
- Бондаренко О.Б. Типы морфогенеза гелиолитоидей. - Палеонтол. журн., 1975б, 3, с. 3-10.
- Бондаренко О.Б. Полиморфизм у палеозойских табулятоморфных кораллов. - Палеонтол. журн., 1978а, 2, с. 23-35.
- Бондаренко О.Б. Изменчивость и астофилогенетическое развитие некоторых позднесилурийских гелиолитоид Подольского Приднестровья. - Палеонтол. журн., 1978б, 4, с. 13-31.

УДК 563.61/67+551.733(571.56)

Ю.Я. Латыпов, К.Б. Хайзникова  
**СООБЩЕСТВА КОРАЛЛОВ  
И ВЫДЕЛЕНИЕ КОРРЕЛЯЦИОННЫХ  
СТРАТИГРАФИЧЕСКИХ ПОДРАЗДЕЛЕНИЙ**

Карбонатные отложения ордовика и силура Северо-Востока Азии доставляют немало хлопот геологам своей литологической "монотонностью" и невыразительностью. Представленные темными известняками, они часто были бы совершенно не отличимы внешне от известняков девона или карбона, если бы не содержащиеся в них остатки беспозвоночных и особенно кораллов.

В этой связи палеоэкологический и статистический анализы, концепция сообществ, экологические доминанты, руководящие виды и комплексы, т.е. все палеонтологические методы, становятся основным средством расчленения и корреляции местных и региональных разрезов.

Смена условий среды (даже почти не заметная в литологической записи) всегда отражалась на смене сообществ фауны. Особенно это относится к sessile бентосу из-за его "привязанности" к месту обитания. Возникали и погибали биогермы и биостромы, сменялись строматопорато-коралловыми и коралловыми лугами, табулятовыми и ругозовыми поселениями и ракушняковыми банками. Такие изменения, в большей или меньшей мере, фиксировались геологической историей в составе и структуре ископаемых сообществ.

Именно с этой точки зрения нами были исследованы некоторые разрезы хребта Сетте-Дебан, бентосные сообщества которых оказались, как правило,

захороненными прижизненно. Весьма существенно то, что изучение кораллов Южного Верхоянья имеет значение для решения многих биостратиграфических задач и особенно вопросов стратиграфической корреляции для всей Северной Азии, так как разрезы ордовика и силура хребта Сетте-Дебан занимают промежуточное положение между разрезами Сибирской платформы и Верхоянно-Чукотской складчатой областью.

Во время комплексного изучения условий и закономерностей формирования осадка и органической морской жизни ордовикско-силурийских бассейнов на территории Южного Верхоянья авторами были исследованы поселения и произведены фенотипические выборки кораллов (совместно с другим бентосом) из строматопорато-коралловых биогермов и лугов. Здесь мы рассмотрим только некоторые структурные показатели сообществ табулят и ругоз, являвшихся одним из основных составляющих в строматопорато-коралловых экосистемах.

Изученные ископаемые ассоциации большей частью представлены организмами, захороненными на месте обитания и являвшимися частью различных строматопорато-коралловых и коралловых построек. Это преимущественно sessильные колониальные животные, образующие друг друга. Общее количество таксонов строителей невелико и обычно это строматопораты, табуляты, ругозы, представленные определенными видами в различных сообществах. Видовое разнообразие высокое, но количество экземпляров каждого вида невелико. Структура и состав сообществ показывают последовательную смену и единство в эволюции кораллов, мшанок, отчасти брахиопод и позволяют проследить в этом развитии три отчетливых этапа, во время которых последовательно сменялись типы органогенных построек и их коралловых сообществ.

Первый этап характеризуется образованием зарослей, лугов, бедных в систематическом отношении, но выдержанных по простиранию. Обрастание не свойственно особенно коралловым поселениям. Развивались небольшие ракушнячковые банки. Состав и количество фауны многократно, но незначительно менялись в течение всего этапа. Конец этапа характеризуется сокращением количества строматопорат и гигантизмом особей всех найденных остатков беспозвоночных. В это время существовали кораллы *Nyctopora nicholsoni* (Rad.), *N. billingsi* Nich., *Vacuopora prisca* (Sok.), *V. grenata* (Sok. et Tes.), *Septentrionites stellaris* Prbz., *Tollina evenkiana* Sok., *T. polaris* Barsk., *T. keyserlingi* (Toll.), *Saffordophyllum sibiricum* Sok., *Foerstephyllum vacuum* (Bas.), *Coxia spongiosa* Prbz., *Eocatenipora vaga* Prbz., *Catenipora* ex gr. *quadrata* (Fisch.-Benz.), *C.* ex gr. *gracile* (Hall), *C. rubraeformis* Klaam., *C. capilliformis* Koksch., *Agetolites asiaticus* Kim., *A. septatus* Prbz., *Mesofavosites grandis* Kim, *Paleofavosites* ex gr. *ivanovi* Sok., *P.* ex gr. *capax* (Bill.), *P. alveolaris* (Goldf.), *P. kanuensis* Sok. et Tes., *Kolymopora nikolaevi* Prbz., *K. irydiensis* Prbz., *Syringoporus celebratus* Prbz., *Fletcheriella gigantea* Prbz., *Sibiriolites septentrionalis* Prbz., *Favistella alveolata* (Goldf.), *Tryplasma* sp., *Palaeophyllum rugosum* (Bill.), *Entelophyllum articulatum* (Wahl.), *Crassilasma completum* (Nik.), *Dentilasma honorabilis* oris Lat.

Как видно из списка, подавляющее большинство приведенных кораллов существовало в позднем ордовике во многих регионах мира.

Выше уже отмечалось, что характерной чертой этого этапа было образование кораллово-строматопоратовых лугов. Такие луга позднеордовикского времени Южного Верхоянья были различны по систематическому составу, однако их объединяла структура распределения животных, как правило, с одним доминирующим видом по численности. Экологическим доминантом в начале этапа в таких поселениях были легко узнаваемые плоские караваевидные крупноячеистые колонии *Catenipora*, *Syringoporus*, *Fletcheriella* и рогообразные одиночные *Streptelasma*, в середине этапа — уплощенные различной формы *Paleofavosites* и в конце — *Agetolites*. Кораллы селились на равномерном расстоянии разобщенными группами по 2–5 особей, не нарастая друг на друга. При увеличении поступления илистого осадка существование лугов прерывалось, а затем возобновлялось. Вероятно, эти коралловые поселения формировались в мелководных спокойных областях моря с периодическим изменением гидродинамического режима и привносом тонкого терригенного материала.

В течение этапа происходило последовательное развитие сообществ, населявших моря Южного Верхоянья. Росло разнообразие табулят и ругоз от 3—4 до 7—8 видов в отдельных поселениях и от 20 видов в первой половине этапа до 29 — во второй. Многочисленные в начале этапа разнообразные *Nyctopora*, *Vacuopora* во второй половине представлены по одному виду и встречаются реже, происходит смена *Catenipora* на видовом уровне. Редкие ругозы становятся частыми. Происходит смена экологических доминантов. Вместо цепочечных и ветвящихся уплощенных *Catenipora*, *Syringoporus* распространяются крупноячеистые караеобразные и полусферические *Paleofavosites* и *Agetolites*.

Все вышесказанное позволяет нам этот этап в геологической истории хребта Сетте-Дабан, отражающий закономерности развития морского бассейна, последовательную смену комплексов фауны и формирования совокупности пород, выделить в баранинский горизонт, соответствующий по времени позднему карадоку и ашгиллу.

Для второго этапа, выделяемого нами в куранахинский горизонт, характерно образование редких коралловых лугов, отличающихся пестрым видовым составом различных ракушников и банок. В конце этапа в коралловых поселениях наблюдается биогермоподобный тип связи. Субстратом для поселения кораллов служили, как правило, наматы брахиоподовых ракушников. Увеличивается разнообразие кораллов до 47 видов против 35 в первом (баранинском) этапе. В сообщество кораллов куранахского этапа входили *Nyctopora* sp., *Tollina polaris* Barsk., *Catenipora anikeevi* (Tchern.), *C. ex gr. gotlandica* (Yabe), *C. cf. arctica* (Tchern.), *Cystihalysites deplanatus* Koksch., *Paleofavosites schmidti* Sok., *P. paulus* Sok., *P. mirus* Sok., *P. forbesiformis* Sok., *P. balticus* (Rukhin), *P. carinuensis* Sok., *P. maximus* Tchern., *Multisolenia* sp., *Mesofavosites silicificatus* Klaam., *Mesofavosites* sp., *Mesofavosites fleximurinus* Sok., *M. ex gr. multitabulata* Sok., *M. regularis* (Ozaki), *M. ex gr. obliquus* Sok., *Favosites* aff. *kuklini* Tchern., *F. hirsutus* Tchern., *F. hirsutus* forma *magna* Sok. et Tes., *F. subfavosus* Sok., *F. ex gr. gotlandicus* Lam., *F. acutus* Sok. et Tes., *F. praemaximus* Sok., *F. sulcatus* Tchern., *Parastriatopora nigrolimitata* Koksch., *Striatopora tungusica* Sok., *Subalveolites* sp., *Helioplasmolites* sp., *Tungussophyllum conulus* f. *allae* Ivnsk. *T. conulus* Lind., *Streptelasma* sp., *Dinophyllum apertum* (Soshk.), *D. involutum* Lind., *D. brevisseptatum* Ivnsk., *Palaeophyllum* sp., *P. oakdalensis* McLean., *Crassilasma crassiseptatum* (Smith), *Rukhinia irregulare* (Ivnsk.), *Entelophyllum articulatum* (Wahl.), *Strombodes* sp. *Diplochone* sp.

Как видно из приведенного списка, куранахинский этап богат табулятами и ругозами. Среди первых только два переходят из позднеордовикского баранинского горизонта. 12 видов ругоз также появились впервые и существовали в это время на территории Южного Верхоянья. Большинство из приведенных кораллов известно из раннего сиура многих регионов мира и позволяет определить время существования куранахинского этапа ранне-среднеландоверийским.

Луга, заселенные кишечнополостными куранахского этапа, отличались от ранее существовавших ордовикских. Как правило, такие поселения были редки и возникали на ракушняковом (накатном) субстрате. Представлены караеобразными колониями стратоматопорат, располагающимися друг от друга на расстоянии около метра, с рассредоточенными между ними табулятами и ругозами. Колонии полусферические уплощенные (7—15—20 см в поперечнике) расселены группами по 3—5 штук, часто нарастающими друг на друга. В начале этапа доминируют *Paleofavosites*, к концу — *Favosites*. Иногда стратоматопорато-коралловые поселения исчезали, появлялись банки и ракушники брахиопод, в последних селились редкие одиночные конические ругозы *Tungussophyllum*, *Dinophyllum*.

К концу куранахинского этапа появляются биогермоподобные постройки, успешному полному развитию которых, вероятно, мешали частые в это время поступления в бассейн терригенных илистых осадков. В этих постройках принимали участие те же формы и виды кишечнополостных, что и в лугах в течение куранахинского этапа.

Как показывает анализ условий существования фауны, во время куранахинского этапа происходило дальнейшее развитие кораллового сообщества Южного Верхоянья. И хотя разнообразие одновременно существующих видов невелико, разнообразие видов на протяжении этапа возрастает. Происходит последовательная смена более древних комплексов преимущественно из палео- и мезофауны на молодые из *Favosites* и *Parastriatopora*. Единичные в начале этапа ругозы из стрептелезматид к концу этапа представлены пятью видами трех родов. Намечается тенденция к созданию прочного остова в коралловых поселениях.

Все это дает основание второй этап в развитии кораллов и коралловых построек Южного Верхоянья — время, в течение которого формировались совокупности осадочных пород и фауны этого участка, — выделить в куранахинский горизонт, соответствующий по времени раннему-среднему лландовери.

Важной особенностью третьего этапа в развитии коралловых экосистем Южного Верхоянья являлась литолого-экологическая зональность, типичная для сооружения биогермного типа. Развивались небольшие холмовидные биогермы, обычно распространенные группами или цепочками в виде изолированных тел, следующих друг за другом. Нередки участки беспорядочно расположенных построек. Ветвистые и полусферические массивные формы роста составляют меньшую часть объема постройки, а корковые, ленточные формы преобладали. Разнообразие кораллов увеличивается более чем в полтора раза. В целом комплекс фауны третьего этапа содержал кораллы *Catenipora anikeevi* Tchern., *Halysites labyrinthicus* (Goldf.), *H. ex gr. catenularius* (Linnaeus), *H. nitidus* Lambe, *Halysites* sp., *H. occidentis* Norf., *Multisolenia tortuosa* Fritz., *M. misera* Sok. et Tes., *M. formosa* Sok., *M. nikiforovae* Sok. et Tes., *Mesosolenia labyrinthica* Miron., *M. festiva* (Tchern.), *Mesofavosites ex gr. regularis* (Ozaki), *M. obliquus* Sok., *M. brevispinus* Lelesch., *Favosites gothlandicus* Lam., *F. ex gr. kennihoensis* Ozaki, *F. hirsutus* Tchern., *F. hirsutus f. magna* Sok. et Tes., *F. favosus* Goldf., *F. hisingeri* M.-Edw. et H., *F. moyeroensis* Sok. et Tes., *F. ex gr. forbesi* M. Edw. et H., *F. ex gr. mogoktensis* Zizh., *F. ramiformis* Schark., *F. (Sapporipora) favositoides* (Ozaki), *Angopora* ? sp., *Gephuropora infera* Koksch., *G. ? varia* Koksch., *Parastriatopora tschernychevi* Sok., *Parastriatopora* sp., *Striatopora* sp., *Subalveolites volutus* Sok. et Tes., *Sub. sp.*, *Sub. subulosus* Sok. et Tes., *Syringopora fascicularis* (Linn.), *Syringopora* sp., *S. tungusica* Sok., *S. novella* Klaam., *S. kalagaenensis* Tchern., *Sinopora*, *Crassilasma crassiseptatum* (Smith), *C. completum* (Nik.), *Streptelasma sibiricum* Nik., *Dinophyllum involutum* Lind., *D. apertum* (Soshk.), *Holophragma mitrata* (Schlot), *Cyathactis euryone* (Bill.) *C. euryone f. anticostiense* (Bill.), *Ptychophyllum ortoseptatum* Ivnsk., *P. sibiricum* Ivnsk., *Miculiella annae* Ivnsk., *Neocystiphyllum keyserlingi* (Dyb.), *N. maccoyi* Wdkd., *Pilophyllum moyeroense* Ivnsk., *Diplophyllum caespitosum* Hall., *Entelophyllum articulatum* (Wahl.), *Evenkiella helenae* Soshk., *Tryplasma nordica* Stumm, *Cystilasma* sp., *C. arcticum* Strln., *Cystiphyllum cylindricum* Lonsd., *C. khantaikaensis* (Zapr.), *C. siluriense* Lonsd., *Kymocystis papillaris* Strln., *Hedstroemophyllum ex gr. crassimarginalis* (Ivnsk.), *Holmophyllum holmi* Wdkd., *Plasmophyllum brevilamellatum anoestralis* Lat., *Microplasma orientalis* Ivnsk., *Yassia fasciculata* Lavr. et Ivnsk., *Y. enormis* Eth., *Nipponophyllum aseptatum* (Ivnsk.).

Подавляющее большинство приведенных в списке табулят и ругоз существовало повсеместно с позднего лландовери по ранний венлок включительно. Возраст третьего этапа развития коралловых экосистем, выделяемого в хандыгский горизонт, соответственно определяется позднелландоверийско-ранневенлокским.

С начала хандыгского этапа в морских бассейнах Южного Верхоянья, вероятно, происходила смена гидродинамического режима, характер которого остается более или менее постоянным в течение этого времени, что способствует появлению и широкому распространению строматопорато-коралловых биогермов мощностью от одного до нескольких метров. Увеличиваются размеры кораллов в поселениях. Появляются доминирующие виды из *Favosites*, *Multisolenia*, *Kymocystis*. Основанием построек служили неровности твердого субстрата и уплотненный органогенный детрит, на которых селились личинки, лепешко-

видные и желвакообразных колоний до метра в поперечнике *Favosites* и *Multisolenia*, цепочечных и ветвистых *Halysites*, *Entelophyllum*, крупных цистирилл и других одиночных ругоз. Кораллы, как правило, нарастали друг на друга и на строматопорат. Коркообразные инкрустирующие колонии табулят и строматопорат, развитые только по бокам построек, к концу этапа становятся экологическими доминантами и основными биогермостроителями. Они, как правило, выполняли основание и центральную часть биогермов. На них нарастали полусферические и дерновидные колонии *Favosites*, *Multisolenia* и небольшие желваковидные *Catenipora*. К центральной части таких построек иногда были приурочены ветвистые формы кораллов *Syringopora*, *Entelophyllum*, массивные уплощенные астреевидные колонии ругоз приурочены к периферическим частям биогермов. Закономерности в расселении одиночных ругоз не наблюдалось.

Кораллы, существовавшие в течение хандыгского этапа, отличаются наибольшим разнообразием (74 вида) как всего времени этапа, так и в отдельных поселениях (слоях, биогермах). В начале хандыгского времени появилось много родов и видов, тесно связанных между собой и продолжавших существовать в течение всего этапа. В то же время происходила последовательная эволюционная смена сообществ кораллов во времени как результат развития окружающей среды в морских бассейнах Южного Верхоянья. Преобладающими кораллами являлись фавозитесы с различными сопутствующими им одиночными ругозами. Для первой половины этапа доминирующими были *F. favosus*, *Holophyllum mitrata*, во второй половине они сменялись на *F. moyeroensis* и *Miculeiella annae*. Кораллы крупные, разнообразные в таксономическом отношении и по форме роста, но количество экземпляров видов невелико.

Вероятно, окружающая среда в течение хандыгского этапа развития коралловых сообществ была наиболее благоприятна и постоянна для жизни кишечнополостных. Существовал нормальный морской бассейн, постоянно медленно трансгрессирующий, благодаря чему могли происходить постройки биогермов, иногда прерываемые поступлением обильного илистого материала, но возобновляющиеся вновь и вновь в пространстве и времени. Коралловые экосистемы достигли к этому времени своего высшего развития. Были созданы рифоподобные тела — биогермы, сообщества кораллов которых достигали довольно высокого показателя видового разнообразия (до 30 видов одновременно существующих) при наличии доминирующих видов и небольшой численностью остальных видов. Такие показатели обычно характеризуют устойчивые экосистемы тропического пояса. Аналогичная структура коралловых сообществ известна в раннем силуре Сибирской платформы. В хандыгский заключительный этап ордовикско-силурийской эволюции кораллов Южного Верхоянья произошло формирование такой сравнительно устойчивой строматопорато-коралловой экосистемы. Сформированная за это время совокупность пород выделяется нами в хандыгский горизонт позднеиландоверийского — ранневенлокского возраста.

Таким образом, анализ структуры и состава палеосообществ, выявление закономерностей расселения фауны, экологических доминантов, учет степени разнообразия, палеоэкологический и статистический анализы и весь арсенал палеонтолого-экологических методов, проведенные на разрезах, позволяют там же на месте выявить особенности и общую тенденцию в развитии местных и региональных участков земной коры и органической ископаемой жизни, выделить в них этапы эволюции сообществ, отражающих особенности осадконакопления и последовательность смены комплексов фауны и флоры данного региона, а следовательно, выделить оформляющиеся за это время ассоциации горных пород, отвечающие региональному стратиграфическому подразделению — горизонту.

Если в заключение мы еще раз посмотрим на позднеордовикское — раннесилурийское сообщество кораллов Южного Верхоянья, то увидим его длительную последовательную эволюцию, выраженную, во-первых, в развитии самих кораллов от просто устроенных табулят позднего ордовика с трабекулярным строением стенок (*Nucytopora*, *Vacuopora*, *Septentrionites*, *Tollina*) до высокоорганизованных силурийских *Favosites*, *Multisolenia*, *Mesosolenia*, *Subalveolites*, *Striato-*

pora и от редких примитивных диафрагмотофорных *Streptelasma* и *Favistella* до полного набора многочисленных семейств ругоз на всех уровнях организации, включая высокоорганизованных специализированных цисти-филид, которые, возникнув в позднем ордовике, достигают бурной вспышки расцвета в раннем силуре; во-вторых, в увеличении видового разнообразия как одновременно существующих видов (от 4-7-12 в позднем ордовике, 7-9-20 в начале раннего силура до 13-24-30 в конце раннего силура), так и общего числа видов за каждое рассматриваемое время от 35 в баранинское, к 47 в куранахинское, до 74 в хандыгское время. Отдельные паузы в увеличении разнообразия были связаны скорее всего с излишними поступлениями осадка, что косвенно указывает на какие-то изменения в существовавшем климате; в-третьих, в том, что строматопорато-коралловые поселения эволюционировали от лугов с разобщенными группами редких животных через луга с нарастающими друг на друга колониями к каркасным прочным биогермам с многочисленными взаимосвязанными даже после гибели обитателями. Вероятно, гидродинамический режим и окружающая среда стабилизировались (стабилизация среды и разнообразие находятся в прямой связи; Bretsky, Lorenz, 1970) со временем, создавая благоприятные условия для сообщества биогермостроителей, в том числе и для кораллов.

#### ЛИТЕРАТУРА

Bretsky P.W., Lorenz D.W. An essay on genetic-adaptiv strategies and mass extinctions. — Bull. Geol. Soc. Amer., 81, 1970, p. 2339-2456.

УДК 563.6:551.734.2(517.3)

Т.Т. Шаркова

### РИФОГЕННЫЕ ПОСТРОЙКИ РАННЕГО ДЕВОНА ЮЖНОЙ МОНГОЛИИ

На территории Монголии рифогенные образования широко развиты главным образом в южных районах страны, где они протягиваются дугообразной полосой с запада на восток в пределах Монгольского, Гобийского Алтая и Восточной Гоби (рис. 1). Здесь они приурочены в основном к нижнему девону и в меньшей степени к низам среднего. Раннедевонские отложения имеют довольно разнообразный фашиальный состав. Заметную роль среди них играют карбонатные породы. Почти повсеместно карбонатные отложения содержат большое количество остатков рифостроящих организмов — кораллов, строматопор, водорослей, образующих разнообразные органогенные постройки. Изучение этих построек в настоящее время только начинается. Наблюдения велись попутно с биостратиграфическими исследованиями и носят рекогносцировочный характер. Но уже и эти данные говорят о большом разнообразии и сложности построек. Здесь встречаются крупные биогермные и биостромные массивы, мелкие биогермы и биостромы, биогермные пласты<sup>1</sup>. Изучение раннедевонских отложений позволило выявить приуроченность определенных форм органогенных построек к различным возрастным уровням и определить общую эволюцию их во времени.

Раннедевонские отложения на исследованной территории имеют трехчленное строение: нижний возрастной уровень соответствует жединскому ярусу, причем в отдельных районах разным частям яруса, средний — зиген-нижнеэмскому, верхний — верхнеэмскому и, возможно, самым низам эйфельского. Раннеде-

<sup>1</sup> Автором использована классификация Н.М. Задорожной и др. (1973).

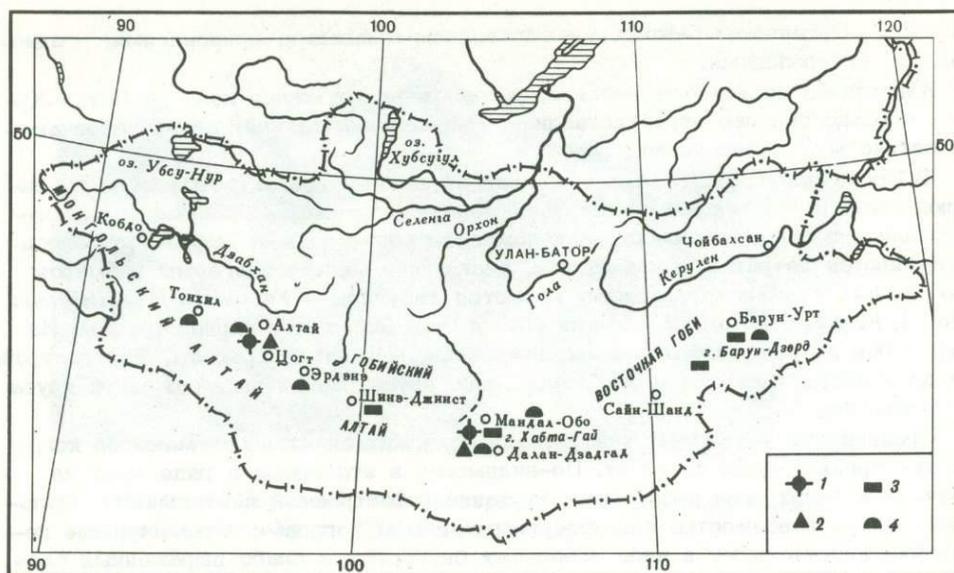


Рис. 1. Схема распространения девонских органогенных построек  
 1 – биогенные массивы жединского возраста; 2 – биогермы, биостромы, биогенные пласты зиген-эмского возраста; 3 – биостромные массивы поздне-эмского возраста; 4 – биогермы и биостромы эйфельского возраста

вонские отложения перекрываются эйфельскими образованиями в ряде мест с размывом и, возможно, угловым несогласием (Маркова, Шаркова, 1974, 1977; Суетенко и др., 1975, 1977). На этих возрастных уровнях и развиты органогенные постройки.

К нижнему жединскому уровню приурочены главным образом крупные биогермные массивы и мелкие биогермы. Первые встречаются в Монгольском и Гобийском Алтае, вторые – в Восточной Гоби.

В Монгольском Алтае крупный биогермный массив наблюдался нами севернее сомона Цогт в верховьях р. Тахилтин-Гол на хребте Цахир-Халгаин-Нуру (рис. 1). Массив имеет куполообразную форму, четко выделяется в рельефе образуя скальные выходы. Он сложен светло-серыми и розовыми массивными известняками с многочисленными инкрустациями. В известняках встречается большое количество остатков водорослей, которые, по-видимому, составляли каркас этой постройки: Довольно часто встречаются массивные колонии мшанок. Табуляты редки и представлены ветвистыми фавозитидами, не определенными до вида. Из рифолобов следует отметить головоногих моллюсков, трилобитов, брахиопод, криноидей, встречающихся в виде линзообразных скоплений. Мощность известняков достигает 500 метров, возраст их датируется как средне-позднежединский. В Гобийском Алтае крупные биогермные массивы наблюдались в восточных отрогах хребта в Мандалобинском массиве, расположенном южнее сомона Мандал-Обо (рис. 1). Массивы хорошо выражены в рельефе в виде четко отпрепарированных гряд шириной 1 км и длиной от 1,5 до 6 км. Мощность известняков достигает 300–400 м.

Массивы сложены биогермными и детритовыми известняками. Каркасными организмами являются табуляты и строматопоры. В западном массиве, расположенном в 5 км западнее колодца Мушугай-Худук, они сплошь переполняют известняки. При подсчете на 1 м<sup>2</sup> выявлено 60–70% колоний табулят и 30% строматопор. Из табулят каркас массива строили ветвистые формы – *Favosites socialis heterostila* Dubat., *Thamnopora solida* Dubat. Дополняли постройку каркаса *Striatopora abnormis* (Mir.), представители родов *Hillaepora*, *Lecomptia*, *Favosites*, *Caliapora*, также одиночные и колониальные ругозы. Цементировали каркас массива, по-видимому, водоросли, остатки которых встречаются доволь-

но часто. Организмы-рифоллюбы представлены мшанками, криноидеями, брахиоподами, гастроподами.

Известняки восточного массива, расположенного южнее колодца Батал-Худук, гораздо сильнее перекристаллизованы, колонии табулят в них встречаются пятнистыми скоплениями.

В Восточной Гоби крупных массивов на нижнем возрастном уровне не наблюдается, развиты преимущественно мелкие биогермы. Подобные формы наблюдались в мелкосопочнике, расположенном южнее сомона Барун-Урт. Здесь встречаются детритовые известняки, слагающие мелкие биогермы размером 2-7 м. Каркасными организмами являются табуляты - *Favosites favositiformis* (Holt.), *F. gregalis* Porf., *Lecomptia altaica* Mir. Дополняют каркас ругозы. Из рифоллюбов встречены брахиоподы, криноидеи, мшанки, остракоды. Эти постройки приурочены к самым низам жединского яруса. Более высокие части яруса отсутствуют.

Средний зиген-нижеэмский уровень содержит значительно меньшее количество органогенных построек. По-видимому, в это время в ряде мест на изученной территории произошло затухание рифостроящей деятельности. Отложения почти повсеместно сложены терригенными породами. Органогенные постройки присутствуют в виде небольших биогермов и слабо выраженных биостромов в Монгольском Алтае (в районе сомона Цогт). Рифостроящими здесь являются табуляты - *Riphaeolites cogtensis* Schark., *R. magnus* Schark., *Pachypora mongolica* Schark., *Gephyropora crebrespinosa* (Mir.), *Thamnopora* sp., *Coenites* sp. Дополняют постройки ругозы, строматопоры. Из рифоллюбов присутствуют брахиоподы, мшанки, криноидеи.

В более восточных районах в Гобийском Алтае также наблюдались незначительные органогенные постройки. В Мандалобинском массиве к юго-востоку от колодца Батал-Худук среди терригенных образований встречены пласты известняков, которые нами по терминологии тувинских исследователей (Задорожная и др., 1973) названы биогермными пластами. Мощность пластов составляет 0,5-1 м. Они содержат отдельные скопления ветвистых и массивных колоний табулят. Каркас составляют ветвистые формы - *Thamnopora solida* Dubat., *Pachyfavosites subnitellus* Dubat., *Plicatomurus giganteus* Schark., *Coenites dungensis* Schark., массивные - *Favosites admirabilis* Dubat. Дополняют каркас ругозы, строматопоры. Рифоллюбы представлены брахиоподами, криноидеями, мшанками, гастроподами.

Широким развитием в Южной Монголии пользуются биостромные постройки приуроченные к верхнеэмскому уровню. Эти образования выделяются в Гобийском Алтае и Восточной Гоби. В гобийском Алтае юго-восточнее сомона Шинэжинст вдоль фаса гор Цаган-Халгин-Цахир-Ула и Джинсэту-Ула протягивается крупный биостромный массив, хорошо выраженный в рельефе. Он вытянут в широтном направлении на 9-10 км при ширине около 1 км. Наиболее полный разрез массива расположен около колодца Цахирин-Худук (рис. 2).

Массив сложен преимущественно слоистыми детритовыми и глинистыми известняками. Мощность их достигает 150 м. Каркасными организмами являются табуляты, в меньшей степени строматопоры и ругозы. В создании каркаса этой постройки принимали участие ветвистые, массивные и корковидные табуляты, причем в детритовых разностях известняков преобладают ветвистые и корковидные формы, в глинистых известняках - массивные и ветвистые. Из ветвистых форм здесь присутствуют *Thamnopora compacta minima* Schark., *Striatopora abnormis* (Mir.), *Lecomptia ramosa* Mir., *Alveolitella karmakensis* (Tchern.), *Coenites dungensis* Schark. Массивные колонии самых разнообразных форм заполняют промежутки между ветвистыми. Они представлены *Squamofavosites dubatolovi* Mir., *Sq. kulkovi* Dubat., *Favosites kovechovi mongolicus* Schark., *Oculipora angulata* Kim, *Caliopora primitiva* Yanet. Отдельные колонии достигают размеров до 1 м в диаметре. Корковидные колонии выполняют роль цементаторов - это многочисленные причудливо изгибающиеся полиньяки *Crassialveolites abramovi* Dubat. Цементирующую роль выполняли также водоросли, остатки которых здесь встречены. В глинистых разностях известняков, кото-

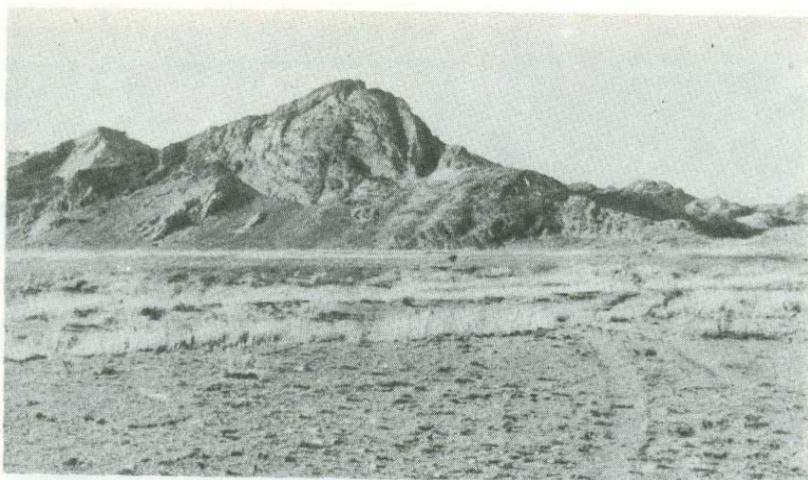


Рис. 2. Верхнеэмский биостромный массив близ колодца Цахири-Худук (Гобийский Алтай)

рые имеются в основании массива, соотношение ветвистых и массивных колоний примерно равное, но резко сокращается количество корковидных форм. Форма массивных колоний фавозитид и альвеолитид чрезвычайно разнообразна: много овальных, цилиндрических, желваковидных, лепешковидных, плоских с пальцевидными выростами. Колонии расположены свободнее, чем в детритовых разностях известняков. Встречено большое количество организмов-рифолобов: брахиопод, мшанок, криноидей, тентакулитов, мелких остракод, гастропод.

Изучение массива по простираению позволило исследовать состав рифостроящих организмов в различных его частях. Выяснилось, что родовой и видовой состав почти не меняется, изменения сказываются в количественном соотношении особей.

В более восточных районах Гобийского Алтая аналогичный комплекс табулят был встречен в Мандалобинском массиве южнее колодца Батал-Худук. Он фиксируется в гальке мощного пласта базальных конгломератов эйфельского возраста. По-видимому, ранее здесь существовал небольшой биостромный массив, полностью разрушенный в период обмеления.

В Восточной Гоби биостромные массивы наблюдались нами в районе горы Барун-Дзерд и в мелкосопочнике, расположенном южнее сомона Барун-Урт.

Биостромный массив горы Барун-Дзерд хорошо выражен в рельефе и имеет протяженность до 1,5 км (рис. 3). Он сложен слоистыми детритовыми и глинистыми известняками, переполненными ветвистыми, массивными и корковидными колониями табулят, которые являются основными образователями каркаса постройки. Значительную роль в формировании каркаса играют строматопоры. В отдельных участках массива они становятся основными его строителями.

В прослоях известняков, как правило, преобладают либо ветвистые, либо массивные колонии табулят, причем наблюдаются прослойки, содержащие колонии определенных родов. Так, встречены прослойки с преимущественным развитием представителей рода *Caliapora*, прослойки с представителями рода *Squameofavosites*, *Thamnopora*. Присутствуют прослойки, содержащие одновременно представителей всех указанных родов. Наиболее заметную роль в строении каркаса имеют *Thamnopora compacta minima* Scharf., *Lecomptia ramosa* Mir., *Coenites dunghensis* Scharf., *Caliapora primitiva* Yanet, *Squameofavosites dubatolovi* Mir., *Sq. kulkovi* Dubat., *Crassialveolites abramovi* Dubat. и ряд других видов. Рифолобы представлены брахиоподами, мшанками, криноидеями, пелециподами, тентакулитами, остракодами. Мощность постройки достигает 80-90 м. Нижнедевонские отложения в районе горы Барун-Дзерд располагаются в тектонической блоке, что затрудняет восстановление облика всего массива.



Рис. 3. Фрагмент верхнеэмского биостромного массива горы Барун-Дэрд (Восточная Гоби)

Второй массив, расположенный южнее сомона Барун-Урт, имеет меньшие размеры и менее четкое строение. Он сложен детритовыми известняками с подчиненными прослоями известковистых алевролитов. В постройке участвуют главным образом ветвистые табуляты — *Pachypora dispar* Schark., *Lecomptia ramosa* Mir., *Coenites scharobensis* Schark. Встречаются обрастающие формы *Placocoenites medius* (Lec.) и массивные — *Squameofavosites dubatolovi* Mir. Дополняют каркас массива строматопоры, ругозы, из рифолобов встречены мшанки, криноидеи, тентакулиты, остракоды. Мощности постройки достигает 50 и более метров.

Рифостроящая деятельность продолжалась и в среднем девоне, но ограничилась только эйфельским ярусом. Она проявлялась практически во всей полосе развития рифогенных образований. Чаще всего это были биогермы и биостромы различных размеров: от мелких до крупных. Подобные постройки наблюдались в Монгольском Алтае (районы сомонов Тонхил, Цогт, Эрдэнэ), Гобийском Алтае (районы сомонов Шинэжинст, Мандал-Обо), Восточной Гоби (районы горы Хабтагай, сомона Барун-Урт) (рис. 1, текст. табл. 1). Каркас этих построек слагают табуляты, строматопоры, дополняют его, по-видимому, водоросли. Из табулят основными рифостроителями являются ветвистые и обрастающие формы. Это представители родов *Thamnopora*, *Gracilopora*, *Cladopora*, *Alveolitella*, *Alveolites*, *Coenites*, *Placocoenites*, *Tyrganolites*. Реже встречаются массивные формы *Favosites*, *Squameofavosites*. Во многих постройках комплексы табулят являются близкими, отличаясь лишь небольшим количеством эндемиков.

Итак, нижнедевонские органогенные постройки на территории южной Монголии претерпевали заметные изменения во времени. Основными рифостроящими организмами были целентераты. Начало их деятельности знаменуется появлением крупных разобщенных биогермных массивов, причем палеобиоценозы даже одновозрастных построек этого времени сильно отличаются друг от друга. Видимо, в жединском веке возникали локальные холмовидные постройки. Позднее (зиген-ранний эмс) произошло в ряде мест углубление или обмеление бассейнов, которые почти повсеместно привели к затуханию рифостроящей деятельности. В дальнейшем (верхний эмс) рифостроящая деятельность охватила большие территории, начали возникать постройки биостромного типа, палеобиоценозы которых в ряде мест имеют большое сходство. По-видимому,

Таблица 1

Схема распределения органогенных построек в нижне-среднедевонских отложениях Южной Монголии

Система	Отдел	Ярус	Монгольский Алтай (юго-восточная часть)			Гобийский Алтай		Восточная Гоби			
			с. Тов-хил	с. Цогт	с. Эрдэ-нэ	с. Шинэ-жинст	с. Мандал-Обо	г. Хаб-тагай	г. Барун-Дэерд	с. Барун-Урт	
Девон	Средний	эйфель	Биогермы	биогермы и биостромы	биогерм	биогермы и биостромы	биостром	биостром	постройки отсутствуют	биогермы	
				в. эмс	биогермы и биостромы	постройки отсутствуют	биостромный массив	биостром разрушен	известняковые массивы неясного происхождения	биостромный массив	биостромный массив
	нижний	энгел-н. эмс			постройки отсутствуют		постройки отсутствуют	биогермные пласти			
				желези		биогермный массив	постройки отсутствуют	постройки отсутствуют	биогермный массив		

в это время образовались широкие зоны шельфа, на которых формировались ковровые кораллово-строматопоровые заросли. Повышенная активность земной коры и изменение условий осадконакопления приводили к смене биоценозов зарослей, что в конечном итоге формировало слоистые постройки.

Рифостроящая деятельность целентерат продолжалась в эйфельском веке, но дифференциация обстановки бассейнов привела к изменению характера построек: появляются небольшие холмовидные постройки или ковровые заросли. К концу эйфельского времени рифостроящая деятельность целентерат прекратилась.

Преимущественное развитие слоистых построек в конце раннего девона и начале среднего было связано с расцветом ветвистых табулят и появлением корковых форм, которые в это время получили широкое распространение.

Изучение органогенных построек, несомненно, имеет большой интерес, так как позволяет изучать палеобиоценозы, решить ряд вопросов изменчивости видовых признаков организмов, что может дать возможность восстановления древних популяций.

#### ЛИТЕРАТУРА

Задорожная Н.М., Осадчая Д.В., Журавлева И.Т., Лучинина В.А. Раннекембрийские органогенные постройки на территории Тувы (Саяно-Алтайская складчатая область). - В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. (Поздний докембрий и палеозой Сибири). Новосибирск: Наука, 1973, с. 53-65.

- Королюк И.К. Общая характеристика ископаемых органогенных построек. — В кн.: Ископаемые органогенные постройки, рифы, методы их изучения и нефтегазоносность. М.: Наука, 1975, с. 12–29.
- Королюк И.К., Михайлова М.В. Классификация ископаемых органогенных построек. — В кн.: Ископаемые органогенные постройки, рифы, методы их изучения и нефтегазоносность. М.: Наука, 1975, с. 30–47.
- Маркова Н.Г., Шаркова Т.Т. Девонские отложения южной части Монгольского Алтая. — Изв. АН СССР, серия геол., 1974, 6, с. 104–113.
- Маркова Н.Г., Шаркова Т.Т. Силур и девон Монголии. — В кн.: Основные проблемы геологии Монголии. Труды Совм. Сов.-Монг. науч.-исслед. геол. эксп. М.: Наука, 1977, вып. 22, с. 52–61.
- Суетенко О.Д., Шаркова Т.Т., Ээнжин Г. Строение и фаунистическая характеристика опорных разрезов силура и девона Сухэбаторской зоны (Юго-Восточная Монголия). — В кн.: Ископаемая фауна и флора Монголии. Труды Совм. Сов.-Монг. палеонтол. эксп. М.: Наука, 1975, вып. 2, с. 311–325.
- Суетенко О.Д., Шаркова Т.Т., Улитина Л.М. Стратиграфия и фауна палеозоя восточных отрогов Гобийского Алтая (Мандалобийский массив). — В кн.: Ископаемая фауна и флора Монголии. Труды Совм. Сов.-Монг. палеонтол. эксп. М.: Наука, 1977, вып. 4, с. 32–47.

УДК 563.61:551.73

*К.Г. Войновский-Кригер*

## О НАПРАВЛЕНИИ ЗАВИВАНИЯ У РУГОЗ

Многим ругозам, как известно, свойственно завивание. Оно заключается в том, что многие радиальные элементы скелета теряют радиальное расположение, а при приближении к периферии поперечного сечения приобретают некоторое направление по касательной к кругу, так что внешние части этих радиальных элементов оказываются сдвинутыми по кругу в отношении их внутренних частей. Так образуется завивание вокруг осевой линии коралла.

Это завивание, или завихрение, может иметь два направления. Если смотреть сверху в чашечку коралла, то оно может быть направлено либо по часовой стрелке, либо против часовой стрелки.

Так как на протяжении своей жизни коралл растет от точки прикрепления вверх в сторону чашечки, то завивание в ту или иную сторону суммируется с направлением роста коралла и получается винтообразное движение, наподобие движения штопора. Если смотреть сверху в чашечку коралла, то направление роста коралла будет ориентировано в сторону наблюдателя. Если при этом завихрение будет направлено против часовой стрелки, то такое движение будет происходить по правилу правого штопора. По отношению к направлению роста коралла такое завивание по правилу умножения векторов должно называться правым.

В научных работах, посвященных описаниям ругоз, направление завивания, к сожалению, указывается лишь в редких случаях. Об этом направлении удаётся судить только по изображениям чашечек и поперечных шлифов. Однако исследователей подстерегают две возможные ошибки, которые могут дать ложное представление о направлении завивания. При фотографировании чашечки коралла мы всегда будем видеть на снимке направление завивания, отвечающее тому, которое видно при взгляде на коралл сверху, т.е. при завивании по правому штопору оно на снимке будет направлено против часовой стрелки. Однако при изготовлении таблиц, т.е. при печатании снимков, нужно быть внимательным, поворачивая негатив к светочувствительному слою фотобумаги светочувствительным слоем негатива, так как иначе направление завивания на фотоснимке получится обратным истинному, противоречащим тексту, если направление завивания оговорено в тексте.

Другая ошибка может получиться при изображении поперечных шлифов. Чтобы направление завивания на фотографии шлифа отвечало тому, которое наблюдается при взгляде в чашечку коралла сверху, т.е. при взгляде навстречу росту коралла, должны соблюдаться следующие условия: если вырезанная из коралла пластинка наклеена на стекло таким образом, что к стеклу обращена нижняя (т.е. обращенная к основанию или к макушке стороны коралла), то шлиф должен фотографироваться со стороны тонкого покровного стекла. Если же к предметному стеклу обращена более молодая сторона среза, то шлиф должен фотографироваться со стороны толстого предметного стекла.

Как же направлено завивание у ругоз? К сожалению, этот вопрос почти не занимал исследователей. Во всей известной мне литературе имеются лишь три указания на это направление (Войновский-Кригер, 1971). У кораллов, изучавшихся автором, и на немногих изображениях чашечек кораллов, приведенных в просмотренных мною работах, завивание в подавляющем числе случаев было направлено по отношению к направлению роста коралла по ходу правого штопора, т.е. оно всегда было правым.

Исключение составляет описанный М.С. Быковой коралл из нижнего карбона Восточного Казахстана *Clisaxophyllum simonovi* Bikova, при описании которого прямо указано, что немногочисленные радиальные пластинки при взгляде сверху спирально загнуты по направлению часовой стрелки (Быкова, 1966).

Следует заметить, однако, что на приложенных к работе М.С. Быковой фотографиях (табл. VIII, фиг. 5 и 6) завивание как внутренних концов септ, так и радиальных пластинок направлено против часовой стрелки.

Вторым исключением являются четыре чашечки разных кораллов, изображенные на таблицах в работе американского палеонтолога Ч. Ромингера (Rominger, 1876). Об этих исключениях будет сказано ниже.

Чашечки кораллов сохраняются редко и так же редко изображаются. При описании кораллов обычно изображались лишь поперечные шлифы. Хотя завивание при этом хорошо видно, но о направлении завивания по этим изображениям судить нельзя, так как в большинстве случаев авторы не интересовались направлением завивания, пренебрегали указанными выше правилами фотографирования шлифов, фотографировали их как снизу, так и сверху. При этом получалось иногда даже так, что при изображении серии последовательных шлифов одного и того же коралла завивание на разных фотографиях оказывалось направленным в противоположную сторону, что, естественно, невозможно (см. например: Dingwall, 1926, табл. III, фиг. 3, 4; Salée, 1913, табл. V, фиг. 3а, 3в).

Мы считаем необходимым обратить на это обстоятельство особое внимание исследователей и приглашаем их в дальнейшем так фотографировать шлифы кораллов, чтобы снимок отвечал виду поперечного сечения при взгляде на него сверху, со стороны последних стадий роста; только такие снимки будут отвечать тем, которые получаются при фотографировании чашечки коралла, и будут сравнимы друг с другом и однозначны в отношении отображения направления завивания.

В нашей первой работе о завивании у ругоз на основе данных, приведенных в литературе, мы пришли к выводу, что у всех ругоз резко преобладает направление завивания против часовой стрелки, т.е. правое завивание. В настоящее время мы можем выразиться более категорично и указать, что во всех известных нам случаях у ругоз наблюдалось только правое завивание. В самом деле, противоположное направление — по часовой стрелке, или левое, указывалось только в одном случае в работе М.С. Быковой (1966) и в четырех случаях в работе Ч. Ромингера (1876). Наличие этих исключений побудило нас заняться ими более пристально. При этом выяснилось следующее.

В работе М.С. Быковой в тексте на с. 61 речь идет не о завивании септ, а о завивании радиальных пластинок. В нашей статье о завивании у ругоз (1971, с. 22) показано, что завивание радиальных пластинок обусловлено другими чертами морфологии, чем завивание септ, и что, вообще говоря, оно может иметь даже иное направление, чем завивание септ. Далее, рассмотре-

ние таблицы, имеющейся в работе М.С. Быковой (1966, табл. VIII, фиг. 5), показало, что вопреки тексту, радиальные пластинки у данного коралла также завиваются против часовой стрелки (по типу Z). В личной беседе М.С. Быкова объяснила, что фотография на таблице дает вид шлифа сверху со стороны более молодых стадий роста, т.е. что изображение сделано правильно, а что получающееся противоречие с текстом вызвано только тем, что М.С. Быкова под "завиванием" понимала то, что мы назвали бы "развиванием". Одним словом, у коралла, описанного М.С. Быковой, также имеет место правое завивание.

Обратимся к работе Ч. Ромингера, опубликованной более ста лет тому назад (Rominger, 1876). В этой работе на трех таблицах приведены изображения четырех чашечек разного возраста, причем во всех случаях завивание направлено по часовой стрелке. Так как такое направление завивания противоречило как моим собственным наблюдениям над кораллами, так и всем случаям, известным мне из литературы, то в своей статье о завивании у ругоз я высказал предположение, что Ч. Ромингер ошибся при печатании снимков и что они напечатаны со стороны светочувствительного слоя пластинки.

По сообщению американского палеонтолога Р. Лауба (г. Буффало, штат Нью-Йорк) такое завивание наблюдается у одиночных кораллов, причем во всех случаях оно было правым, т.е. направленным против часовой стрелки, если смотреть сверху в чашечку коралла.

Кроме того, Р. Лауб также обратил внимание на таблицы рисунков в работе Ч. Ромингера и выяснил, что "таблицы в процессе печатания были перевернуты" (письмо Р. Лауба от 28. I 1976 г.). Таким образом, оказалось, что изображения в работе Ч. Ромингера неправильно передают строение этих кораллов (названия их перечислены в цитированной выше моей статье на стр. 23), на это никто не обращал внимания, хотя с момента опубликования работы прошло 100 лет.

История с работой Ч. Ромингера является косвенным подтверждением того факта, что завивание у ругоз, как правило, правое, причем эта закономерность свойственна кораллам разного возраста, населявшим как Евразию, так и Америку.

Биологическое значение как самого явления завивания у ругоз, так и выдержанности его ориентировки еще не получили пока объяснения.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Быкова М.С. Нижнекаменноугольные кораллы Восточного Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1966. 159 с.
- Войновский-Кригер К.Г. Явление завивания у ругоз. — В кн.: Ругозы и строматопоридеи палеозоя СССР. Наука, 1971, с. 16–28.
- Dingwall J.M.M. On *Cyathoclisia*, a New Genus of Carboniferous Corals. — Quart. Journ. Geol. Soc. London, LXXXII, 1926, p. 12–21.
- Rominger C. Palaeontology, Fossil Corals. — Geol. Survey Michigan III (2), 1876. 161 p.
- Salée A. Le groupe des Clisiophyllides. — Mém. de l'Inst. Géol. de l'Univers. de Louvain, I, 1913, p. 179–293.

УДК 563.61:551.733

В.А. Сытова

### ОБ ОБЪЕМЕ СЕМЕЙСТВА STREPTELASMATIDAE (РУГОЗЫ)

Девяностолетнюю историю изучения семейства Streptelasmatidae Nicholson et Lydekker, 1889 можно разбить на три этапа. Первый этап (1889–1901 гг.) характеризуется тем, что семейство не было широко известно, а все древние примитивные ругозы чаще всего описывались под родовым названием *Streptelasma* Hall, 1847. Второй этап, который начался с момента выхода в свет

работы Лэмба (Lambe, 1901) и продолжался до 60-х годов, характеризовался накоплением материалов, увеличением числа родов и видов с одновременным расширением времени существования семейства. Этот период завершился выходом в свет крупных работ (Wang, 1950), сводок (Lecompte, 1952; Hill, 1956; Сошкина и др., 1962).

Ван Хунцин (Wang, 1950) к семейству Streptelasmatidae отнес 9 родов и 7 подродов, распространенных со среднего ордовика до конца девона. Из них только 5 встречаются в среднем и позднем ордовике.

М. Леконт (Lecompte, 1952) включил в семейство Streptelasmatidae 11 родов, распространенных со среднего ордовика до позднего девона, из них 4 рода встречаются в среднем и позднем ордовике.

Д. Хилл (Hill, 1956) включила в семейство Streptelasmatidae 18 родов, распространенных со среднего ордовика до среднего девона (из них 5 средне- и позднеордовикских).

В "Основах палеонтологии" (Сошкина и др., 1962) в составе этого семейства указывается 17 родов и время существования - средний ордовик-конец силура (из них 7 средне- и позднеордовикских). Диагноз семейства: "Кораллы одиночные, рогообразные, с продольной ребристостью, чашки с острыми краями. Септы на молодых стадиях толстые, клиновидные, на взрослой стадии они утончаются, иногда образуют осевую структуру. Фоссула обычно на выпуклой стороне. Днища чаще полные, пузырчатой ткани нет" (там же, с. 317). Как видно из диагноза, характерными признаками названы: форма коралла, форма чашки, изменение септ с индивидуальным возрастом, возможное развитие осевой структуры, положение фосуллы и форма днищ - всего 5-6 признаков.

Третий этап связан с изменением способа изучения кораллов, с использованием метода изготовления многочисленных последовательных пленок с изучаемого скелета коралла. Благодаря применению этого метода выясняются особенности индивидуального развития и, таким образом, вводится целый ряд признаков, весьма важных для изучения древних примитивных ругоз, у которых обычно признаков для систематизации бывает мало. Заметных успехов в изучении древних ругоз этим методом добились Б. Нейман (Швеция) и Д. Вайер (ГДР).

Изучение с помощью пленок позволило Б. Нейману (Neuman, 1969):

1. Упорядочить представление о роде *Streptelasma* и доказать, что род *Brachyelasma* Lang, Smith, Thomas, 1940 не имеет самостоятельности, а является младшим синонимом *Streptelasma* Hall, 1847.

2. Обоснованно выделить целую серию новых стрептелазмоидных верхнеордовикских родов (*Borelasma*, *Vodophyllum*, *Helicelasma* и др.), которые раньше входили в состав рода *Streptelasma* и даже не всегда обособлялись в качестве видов.

В более поздней работе Б. Нейман (Neuman, 1975) предложил перечень морфологических признаков, которые должны использоваться для таксономии на родовом уровне. Этот перечень приводится ниже:

1. Длина септ первого порядка и ее изменение в онтогенезе.
2. Наличие или отсутствие утолщений септ и изменение этого признака в онтогенезе.
3. Присутствие или отсутствие осевой структуры и характер изменения в онтогенезе.
4. Тип и строение осевой структуры: является ли она осевым сооружением, образованным осевыми концами септ первого порядка, или она представляет собой пористое сооружение и состоит из большого числа септальных долек или лопастей.
5. При развитии осевой структуры важно наличие или отсутствие чашечного выступа.
6. Наличие или отсутствие днищ.
7. Наличие или отсутствие диссепиментариума. Тип диссепиментов.
8. Наличие или отсутствие стереозоны. Если она есть - установить ее тип.
9. Наличие или отсутствие фоссул - кардинальной и алярных.
10. Облик чашки.

Как видно из этого перечня, число признаков значительно возрастает.

Д. Вайер, работая с пленками, также достиг весьма интересных результатов. Из стрептелазмоидных кораллов он выделил новое семейство - Lambe-

lasmatidae Weyer, 1973. Кораллы этого семейства, как и близкого им сем. Streptelasmatidae, характеризуются одиночной формой роста кораллов, клиновидными толстыми септами, состоящими из толстых монокантов, примыкающих друг к другу, либо погруженных в ламеллярную ткань, с днищами или без днищ. Семейство Lambelasmatidae состоит из 5 родов, объединяемых в 2 подсемейства. Объединение родов *Lambelasma* Weyer, *Dybowskinia* Weyer, *Coelolasma* Weyer, *Coelostylis* Lindström и *Estonielasma* Weyer в одно семейство кажется убедительным, но объединение нового семейства с семейством Calostylidae Zittel в надсемейство Calostylacea и указание на пористость скелета ламбелазматид нуждается в проверке. Все роды, установленные Вайером, происходят из одного горизонта – макрурусовых известняков (возрастных аналогов слоев Оанду Эстонии). Это говорит о том, что ордовикские ругозы довольно разнообразны, но изучены еще недостаточно. Таким образом, исследованиями Вайера как бы открыта новая фауна ругоз в отложениях верхней части среднего ордовика. Он установил, что изменения в скелете происходят на ранних стадиях и протекают довольно быстро. Например, изучение онтогенеза у коралла вида *Coelolasma neumani* Weyer начато при диаметре 0,1 мм. Активные изменения в строении происходят до сечения диаметром 4,6 мм, а затем наступает замедление развития, и до последнего сечения – при диаметре 13 мм – изменений в расположении и облике септ не отмечается.

Таким образом, изучение онтогенеза должно являться одним из важных приемов для получения полной характеристики того или иного вида, рода. Но к этому, мне кажется, надо еще добавить изучение микроструктуры скелетных элементов.

Исследование кораллов ордовика Русской (Подолья, Ленинградская область) и Сибирской платформ показывает, что стрептелазматиды по микроструктуре септ могут быть подразделены на четыре группы:

1. Первую группу составляют формы, у которых не наблюдается в септах никакой структуры – они кажутся гомогенными (*Kenophyllum* Dyb., *Leolasma* Kaljo и *Lambeophyllum sensu* Kaljo). Видимо, они ламеллярные.

2. У кораллов второй группы наблюдается усложнение в строении септ – они фиброзные, но рисунок нечеткий. В септах на поперечных срезах проступает веретеновидное центральное образование (виды *Kenophyllum*, *Kenelasma* Sytova, некоторые виды *Streptelasma* Hall).

3. У кораллов третьей группы фиброзность видна более четко на поперечных сечениях в виде ельчатой или шевронной структуры (*Reimanelasma* Sytova).

Иногда эта ельчатость усложняется осветлением центральной зоны септы (у другого вида *Reimanelasma* Sytova). Подобная структура свойственна некоторым видам рода *Crassilasma* Ivnsk.

4. В четвертой группе к четкой фиброзности добавляется развитие срединной линии либо в виде точек (*Dimelasma* Sytova), либо в виде непрерывной линии (*Bighornia* Duncan, *Grewingia* Dyb.).

Таким образом, к приведенному перечню Неймана, состоящему из 10 пунктов, надо добавить еще один – о необходимости изучения микроструктуры септ и наружной стенки кораллов.

Как показали исследования Д. Вайера, микроструктура септ является признаком семейства. Наличие же четырех различных типов микроструктуры внутри одного семейства Streptelasmatidae говорит о том, что это семейство гетерогенное и нуждается в ревизии с последующим упорядочением его состава.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Сожкина Е.Д., Добролюбова Т.А., Кабакович Н.В. Подкласс Tetracoralla (Rugosa). – В кн.: Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 286–356.
- Сытова В.А. Ругозы мангазейского, долборского и кетского горизонтов. – В кн.: Фауна ордовика средней Сибири. М.: Наука, 1979, с. 159–176. (Труды ГИН АН СССР; Вып. 330).

- Neuman B. Upper ordovician Streptelasmatic corals from Scandinavia. — Bull. Geol. Inst., Uppsala, 1969, 5, 73 p.
- Neuman B. On the Taxonomy of Lower Palaeozoic solitary Streptelasmatic corals. — Mém. bur. rech. Geol. min., 1975, Paris, N 89, p. 69–77.
- Nicholson H.A., Lydekker R. A manual of paleontology etc. 3rd ed., Edinburgh; London, 1889. 885 p.
- Hill D. Rugosa in: Treatise on invertebrate Paleontology, Lawrence, Kansas, Part F. 1956, p. 233–324.
- Lecompte M. Sous-order des Tetracoralla. Dans Traité de Paléontologie. Paris, 1952, t. I, p. 419–501.
- Wang H.C. A revision of the Zoantharia Rugosa in the light of their minute skeletal structures. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, 1950, 234, p. 175–246.
- Weyer D. Über den Ursprung der Calostylidae Zittel (1879). (Anthozoa, Rugosa, Ordoviz. — Silur). — Freiburger Forschungshefte, C, 1973, 282, S. 23–56.

УДК 563.61:551.733.13/3 (574.41)

Ж.С. Султанбекова

## МИКРОСТРУКТУРА СКЕЛЕТА И ФИЛОГЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ОРДОВИКСКИХ И СИЛУРИЙСКИХ РУГОЗ КАЗАХСТАНА

При изучении ругоз из отложений верхнего ордовика и нижнего силура Восточного Казахстана особое внимание было уделено изучению микроструктуры их скелета. Нами отмечено в основном два типа кристаллизации кальцита, образующего скелет ругоз. При первом типе тончайшие волокна кальцита располагаются параллельно выделяющей поверхности мягкого тела полипа, образуя ламеллярную и фиброламеллярную структуру скелета. Во втором случае волокна кальцита располагаются перпендикулярно выделяющей поверхности, вследствие чего образовался фиброзный тип структуры скелета. При этом структура вертикальных и горизонтальных элементов скелета одинаковая.

В основе образования вертикальных элементов скелета с указанными типами микроструктур лежит трабекула. Последняя имеет разные размеры и разные структуры. Различные варианты соединения этих трабекул характеризуют септы, шиповидные и пластинчатые.

Ламеллярный тип микроструктуры характерен для цистириллий и некоторых представителей триплазматид. Фиброламеллярный тип характерен для стрептелазматид и динофиллий. Фиброзный тип структуры отмечен у вновь выделенного вида денсифиллий — *Densiphyllum kazakhstanicum*, sp. nov.<sup>1</sup>

Наиболее подробно нами изучена и прослежена эволюция микроструктуры и морфологии скелета для родов с шиповидными септами.

На территории Восточного Казахстана (хр. Чингиз) в позднем карадоке встречены древние ругозы (род *Tchinghizophyllum* Sult.), которые по морфологии скелета очень похожи на примитофиллий. Детальное изучение микроструктуры и морфологии скелета представителей рода *Tchinghizophyllum* позволило установить генетическую связь его, с одной стороны, с примитофиллидами, с другой — с триплазматидами и цистириллидами. Эволюция в данном случае представляется следующим образом. У примитофиллий, существовавших в среднем карадоке, стенка сложена ламеллярной склеренхимой, днища отсутствуют (Ивановский, 1967, с. 118). У чингизофиллий (время существования — поздний карадок) в такой же ламеллярной стенке появились первичные разобщенные голакантные трабекулы и первые простые днища (рис. 1 а). У рода *Tchinghizophyllum*, очевидно, септальные складки отсутствовали. Дальнейшая эволюция представителей рода *Tchinghizophyllum* шла в двух направлениях: а) по

<sup>1</sup> Краткое описание вида см. в конце статьи.

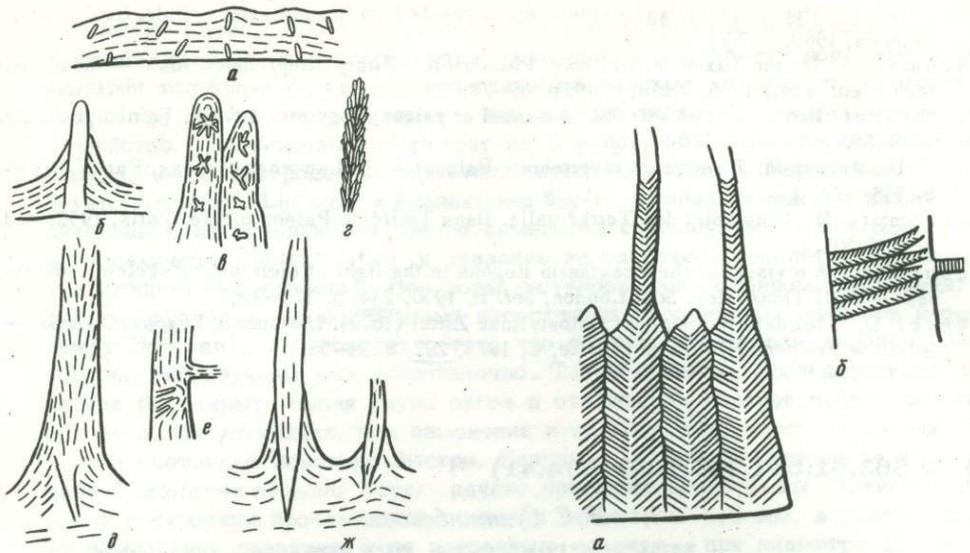


Рис. 1. Схематическое строение микроструктуры скелета некоторых рогов Восточного Казахстана

а - строение стенки *Tchinghizophyllum primitivum* Sultanbekova. Голотип № 1/2256 ГМ, хр. Чингиз, р. Талдыбой; верхний карадок, талдыбойская свита; б - голакантная трабекула, погруженная в ламеллярную склеренхиму *Cantrillia orientalis* Sultanbekova. Голотип ГМ № 9/2256, хр. Чингиз, пос. Рамазан; нижний силур, альпеисская свита; в - шиповидные септы рабдакантной структуры *Tryplasma loveni* (Milne-Edwards et Haime). Экз. ГМ № 70/2256, хр. Чингиз, оз. Донгулексор; нижний силур, доненжальская свита; г - шиповидная септа рабдакантной структуры *Tryplasma* sp. Экз. ГМ № 75/2256. Хр. Тарбагатай, р. Базар; верхний карадок, акчаульская свита; д-ж - строение септальной пластинки *Crassilasma electum* (Nikolaeva). Экз. ГМ № 33/2256; д - ранняя стадия роста, ж - поздняя стадия роста, з - стенка сложенная ламеллярной склеренхимой, в которой находятся трабекулы. Хр. Чингиз, р. Жаргас; нижний силур, альпеисская свита

Рис. 2. Схематическое строение септальной пластинки и стенки *Densiphyllum kazakhstanicum* Sultanbekova sp. nov. Голотип ГМ № 12/2256

а - септы монопластинчатые; б - стенка сложена толстыми трабекулами, направленными несколько косо к оси коралла, Восточный Казахстан, хр. Чингиз, могила Елгунова; нижний силур, альпеисская свита

пути возникновения неглубоких септальных складок, в которых образование септальных шипов происходило путем слияния голакантных трабекул. Разные варианты соединения трабекул образовали шиповидные септы голакантной и рабдакантной структур (роды *Cantrillia*, *Tryplasma*, рис. 1б, в, г); б) по линии усложнения горизонтальных элементов скелета. У некоторых форм рода *Tchinghizophyllum* встречаются глубоко прогнутые днища с образованием корок, а в стенке появились первичные единичные диссепименты. Эти формы генетически тесно связаны с силурийским родом *Cysticonophyllum* (Запрудская, Ивановский, 1962) и являются предковыми, от которых произошли рогозы с диссепиментариумом. У них септальные складки не образовались, и голакантные трабекулы остались разобщенными в ламеллярной склеренхиме.

В позднем карадоке в районе хр. Тарбагатай (Восточный Казахстан) на одном стратиграфическом уровне (низы акдомбакской свиты) с *Tchinghizophyllum* встречен представитель рода *Tryplasma* с рабдакантной структурой. Автор оставил его пока под названием *Tryplasma* sp. из-за ограниченности ма-

териала. Сложный тип септальной структуры – рабдакант до сего времени на территории Казахстана был характерным для силурийских триплазматид.

Нахождение этих форм в позднем карадоке Казахстана понижает границу появления данного типа структуры и дает основание предполагать о его генетической связи с представителями рода *Tchinghizophyllum*. У чингизофиллид голакантные трабекулы разобраны и погружены в ламеллярную ткань. У *Tryplasma* sp. из позднего карадока, по всей вероятности, те же трабекулы уже соединены между собой, образовав рабдакантную структуру. Прутики, составляющие рабдакант, в поперечном сечении коралла расположены либо косо, примерно под углом  $45^{\circ}$  к срединной плоскости септального шипа, либо звездчато (рис. 1г). Таким образом, вышесказанное подтверждает выводы А.Б. Ивановского (1967) о том, что рабдаканты являются производными голакантов.

На примере рода *Tchinghizophyllum* мы, пожалуй, впервые столкнулись с фактом зарождения первичных голакантных трабекул в ламеллярной склеренхиме.

Позднекарадоксские триплазматиды отличаются от силурийских более мелкими размерами и несколько другой ориентировкой трабекул, слагающих шиповидную септу. От прибалтийского *T. antiqua* Reiman наша форма отличается отсутствием паррицидального почкования. В дальнейшем, после изучения позднекарадоксских триплазматид Казахстана на большем материале, возможно, эти формы будут отнесены к *T. antiqua* Reiman.

Фиброламеллярный тип микроструктуры отмечен нами у стрептелазматид и динофиллид. В данном случае в строении септальной пластинки принимают участие обильная ламеллярная склеренхима и трабекулы (табл. XV, фиг. 3, рис. 1д, е). Последние, по всей вероятности, являются голакантными, довольно крупные (размером 0,25 мм в диаметре). В продольных сечениях у стенки можно увидеть бесструктурные трабекулы, расположенные почти горизонтально или несколько наклонно к оси коралла (рис. 1е). На ранней стадии роста септы утолщены ламеллярной склеренхимой до полного соприкосновения (род *Crassilasma*). По мере роста коралла ламеллярная склеренхима постепенно сокращается от оси к периферии коралла и на поздней стадии роста облекает септальную пластинку с боков у основания, а также слагает ободок стенки. Обычно периферические концы септальных пластинок клиновидные. Освобожденная от ламеллярной склеренхимы септальная пластинка выглядит в поперечном сечении бесструктурной либо сложена тонкими короткими фибрами, расположенными почти параллельно боковой поверхности пластинки (табл. XV, фиг. 3, рис. 1ж).

Следующим типом структуры скелета, резко отличающимся от вышеописанных, является фиброзный, характерный для представителей динсифиллид (*Densiphyllum kazakhstanicum*), встречаемых в нижнесилурийских отложениях хребтов Чингиз и Тарбагатай. У этих форм септальная пластинка сложена толстыми (до 0,25 мм в диаметре) плотно прилегающими друг к другу трабекулами монокантной структуры. Трабекулы расположены почти горизонтально или несколько наклонно к оси коралла (рис. 2б). В каждой трабекуле пучки фибр направлены косо от срединной плоскости, образуя фибральные конусы, вершиной направленные к периферии коралла. В поперечном сечении септальной пластинки мы видим ту же картину, но в области ободка стенки, образованного периферическими концами септ, фибральные конусы широкие (табл. XV, фиг. 1д; рис. 2а).

Ругозы с данным типом структуры обычно обладают массивным скелетом, и утончение септальной пластинки происходит за счет укорачивания слагающих трабекулы фибр. *Densiphyllum kazakhstanicum* по морфологии и микроструктуре скелета генетически тесно связан с родом *Kenophyllum* Dyb.

Древние денсифиллиды (род *Kenophyllum* Dyb.) имели такую же фиброзную микроструктуру скелета. Толстые монопластинчатые септы плотно прилегали друг к другу, а в осевой зоне развивалась плотная осевая структура. Однако днища у них отсутствовали. У раннесилурийского *D. kazakhstanicum* морфология скелета аналогичная, но на данном этапе развития у этих форм развились днища.

С другой стороны, фиброзный тип структуры скелета отмечается у *Holophragma* и у некоторых представителей тунгуссофиллид, но для выяснения генетических связей этих кораллов необходимо проследить филогению их на большем материале.

Таким образом, изучив тонкие структурные особенности скелета и проследив их эволюцию у некоторых представителей позднеордовикских и раннесилурийских стрептелеазматин и цистириллин из Восточного Казахстана, мы приходим к выводу, что типы кристаллизации кальцита, образующего ламеллярную и фиброзную структуры скелета, по всей вероятности, характеризуют разные генетические линии. Роды, обладающие различными типами структуры (фибренный и фиброламеллярный), очевидно, нельзя объединять в одно семейство.

Ниже приводится краткое описание нового вида рода *Densiphyllum* Dybowski. Материал хранится в геологическом музее АН КазССР (ГМ) в коллекции № 2256.

## СЕМЕЙСТВО DENSIPHYLLIDAE DYBOWSKI, 1873

Род *Densiphyllum* Dybowski, 1873

*Densiphyllum kazakhstanicum* sp. nov.

Табл. XV, фиг. 1, 2; рис. 2

Голотип № 12/2256, ГМ хр. Чингиз, могила Елгунова, нижний силур (альпейская свита).

Описание. Одиночные кораллы конической формы высотой от 20 до 45 мм, обычно прямые, чашки неизвестны. Диаметр сечения 16–18 мм. На ранней стадии роста монопластинчатые септы сильно утолщены до полного соприкосновения между собой. Септы ровные, пластинчатые, осевые концы их часто булавовидно утолщены и соприкасаются в центре. Во многих экземплярах в осевой зоне наблюдается плотный осевой комплекс, образованный переплетающимися осевыми концами септ. Наблюдается фоссула на выпуклой стороне коралла, на которой находится более укороченная главная септа. Последующие смежные септы иногда смыкаются своими осевыми концами, формируя закрытую фоссулу. Периферический ободок широкий, до 2 мм, ясно сегментирован. Септы второго порядка короткие. Днища слабо выпуклые по краям и плоские в центральной части.

Микроструктура септ монопластинчатая. Септальная пластинка сложена толстыми трабекулами монокантной структуры (табл. XV, фиг. 1д, рис. 2б). Внутривидовая изменчивость у вида выражена сильно: очень изменчивы плотность осевых окончаний септ, иногда септы, плотно примыкая друг к другу боковыми поверхностями, образуют стереоколумеллу.

Сравнение. *Densiphyllum kazakhstanicum* sp. nov. по морфологии скелета похож на *D. thomsoni* Dyb., но отличается от последнего более крупными размерами и более толстыми септами на поздней стадии роста.

Геологический возраст и распространение. Нижний силур, альпейская свита, Восточный Казахстан, хр. Чингиз, могила Елгунова; нижний силур, акчоккинская свита, хр. Тарбагатай, пос. Подгорное.

Материал. Более 50 экз. хорошей сохранности.

## ЛИТЕРАТУРА

- Запрудская М.А., Ивановский А.Б. Два новых рода силурийских цистириллин (ругозы) с Сибирской платформы. — Труды ВНИГРИ, № 3, 1962, с. 48–53.
- Ивановский А.Б. Морфогенез септального аппарата ордовикских и силурийских ругоз. В кн.: Новые данные по биостратиграфии нижнего палеозоя Сибирской платформы. М.: Наука, 1967, с. 117–143.
- Султанбекова Ж.С. Новое семейство ругоз из нижнего палеозоя Восточного Казахстана. — Палеонтол. журн., 1978, 3, с. 39–44.

Л.М. Улитина

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СИЛУРИЙСКИХ РУГОЗ МОНГОЛИИ

Силурийские ругозы широко развиты в карбонатных отложениях Монголии. Они известны по всей дуге Монгольских палеозоид: в Монгольском Алтае (рис. 1; I), в Котловине Больших озер (рис. 1; II), в Гобийском Алтае (рис. 1; III, IV) и на востоке страны, к югу от аймачного центра Барун-Урт (рис. 1; V). Нередко кораллы переполняют породы, образуя биостромы и биогермы, чаще они немногочисленные в известняках.

Силурийские ругозы приурочены к трем стратиграфическим уровням и представлены сложными организованными кораллами, отражающими довольно высокую стадию эволюции.

Наиболее древние ругозы позднееллендоверийско-венлокского возраста изучались в разрезе Хучин-булак (рис. 1; текст. табл. 1). Эта ассоциация кораллов близка разновозрастным кораллам Тувы, Горного Алтая, Салаира и Сибирской платформы (Иванова и др., 1955; Желтоногова, 1965; Ивановский, Кульков, 1974). Следующие по возрасту - ругозы из гавуинских слоев разреза Мандал-Обо и из верхней части барунуртских слоев к югу от Барун-Урта (рис. 1, V; текст. табл. I). Они сопоставляются с кораллами чагырского горизонта Горного Алтая, елкинского - Урала, дальянского горизонта Южного Тянь-Шаня (Улитина и др., 1975; Суетенко и др., 1977). Самый молодой комплекс ругоз прослежен более широко. Он встречен в четырех из пяти известных местонахождений: в чокусинских слоях в разрезе Кизыл-Джар-Чокусу (рис. 1, I; текст. табл. I), в цаганбулакских слоях в разрезе Джинсэту (рис. 1, III; текст. табл. I), в ханаиндолонских - в Мандал-Обо (рис. 1, IV, текст. табл. I) и сухебаторских слоях в разрезе Барун-Урта (рис. 1; V). Возраст их датируется как лудлов-пржидольский (Улитина и др., 1975, 1976; Суетенко и др., 1977; Копаевич, Улитина, 1977).

Среди силурийских ругоз Монголии имеются представители всех трех подотрядов: стрептелезматины, цистифиллины и колломнарины (рис. 2). Древние

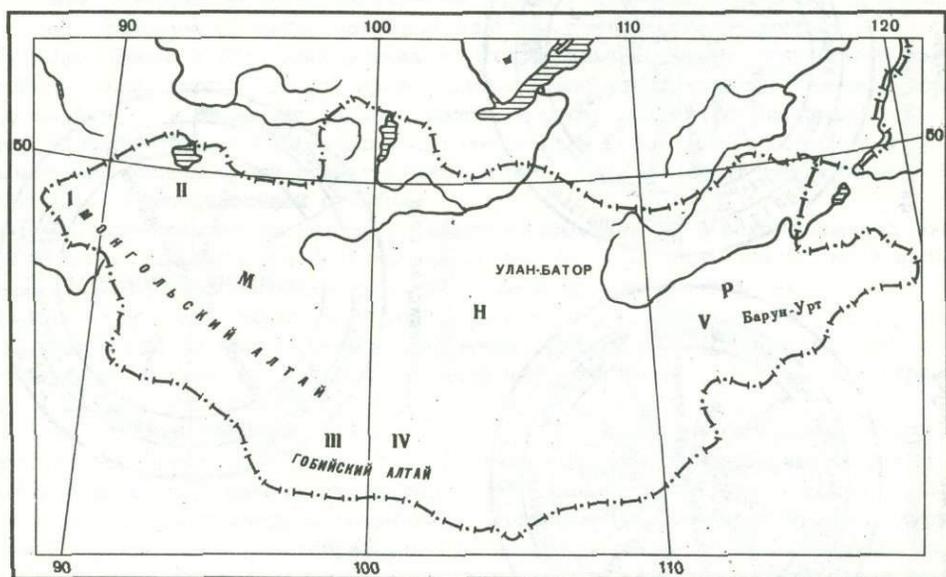
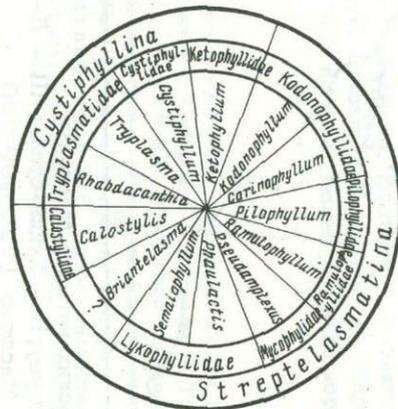


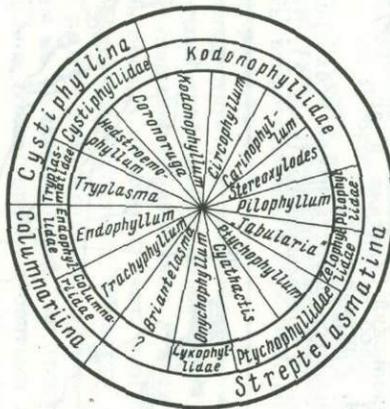
Рис. 1. Схема распространения силурийских ругоз в Монголии

I - местонахождение Кизыл-Джар-Чокусу; II - Хучин-булак; III - Джинсэту; IV - Мандал-Обо; V - Барун-Урт. Масштаб 1:20 000 000

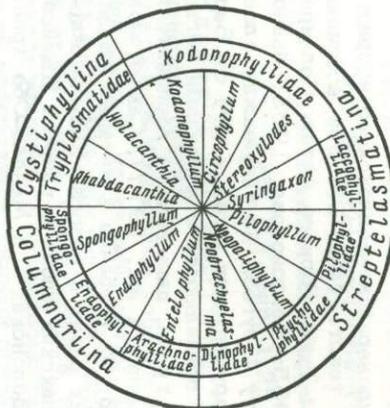
Кизыл-Джар-Чокусу  
чокусинские слои



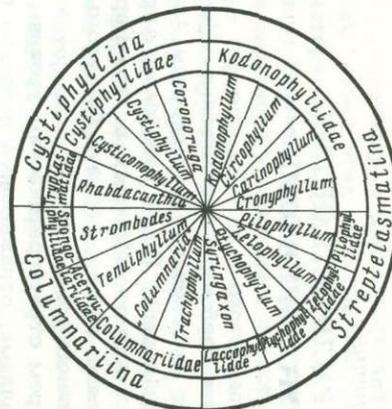
Джинсэту  
цаганбулакские слои



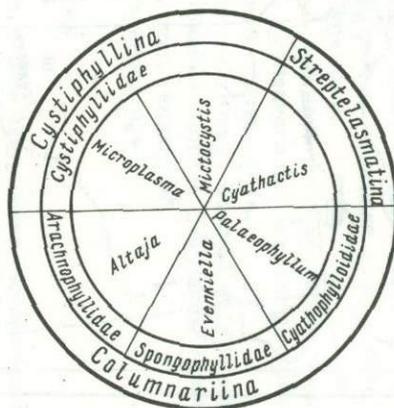
Мандал-Одо  
ханаиндолонские слои



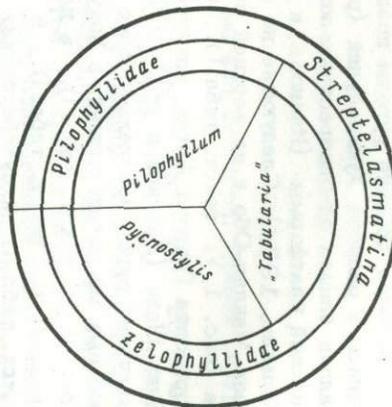
Баран-Урт  
сүхедаатарские слои



Хуцин-Булак  
хуцинбулакские слои



гавуинские слои



барунуртские слои

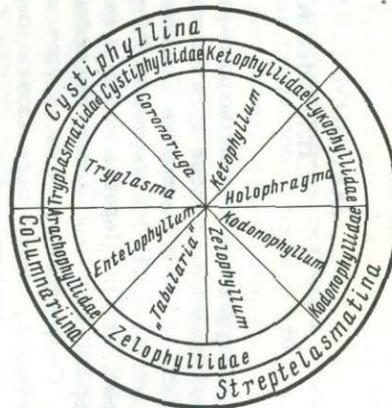


Рис. 2. Соотношение систематического состава рогов в разрезах Монголии

хуцинбулакские ругозы своеобразны и отличаются от остальных кораллов, обнаруженных на территории МНР. Они представлены в основном колониальными формами: на 50% колюмнарины – крупные массивные колонии *Evenkiella*, мелкие *Altaja* и редкие, угнетенные *Palaeophyllum*. Цистифиллины также колониальные – очень разнообразные крупнокораллитные ветвистые *Microplasma* и единичные афродитные колонии *Mictocystis*. Среди стрептелеазматин встречен единственный род *Cyathactis*, имеющий одиночную форму роста.

Более молодые ругозы резко отличаются по своему составу от хуцинбулакских. Значительно преобладающими среди них стали стрептелеазматины, а колюмнарины заняли подчиненное положение. Хотя они приурочены к двум стратиграфическим уровням – венлок–лудловскому и лудлов–пржидольскому, – они тесно связаны друг с другом.

В более древнем из них комплексе развиты преимущественно диафрагматофорные стрептелеазматины: кораллы семейств *Zelophyllidae*, *Kodonophyllidae* и *Lykophyllidae*. Из стрептелеазматин только семейство *Pilophyllidae* представлено плеонофорными кораллами. Среди цистифиллин появились *Typlasmatidae* и *Ketophyllidae*, не известные в более древних силурийских отложениях Монголии, но широко распространенные повсеместно во всех регионах мира с начала силура. Наряду с ними продолжали существование цистиморфные ругозы семейства *Cystiphyllidae*, представленные одиночными *Coronoruga*. Колюмнарины играли второстепенную роль в этой коралловой ассоциации, они редки и однообразны, известны лишь плеонофорные ветвистые колонии *Entelophyllum*.

Позднесилурийский комплекс отличается возрастающей ролью плеонофорных ругоз, однако существенное место продолжали занимать диафрагматофорные кораллы. Характерной особенностью этого комплекса является массовое развитие кодонофиллид, почти вытеснивших семейство *Zelophyllidae*. Они адаптировались к разным условиям: наряду с одиночными *Kodonophyllum* большое распространение получили ветвистые *Carinophyllum* и массивные колонии *Cronyphyllum*. В семействе *Lykophyllidae* плеонофорные кораллы с утончающимися септами (роды *Phaulactis* и *Semaiophyllum*) сменили диафрагматофорных толстосептных *Holophragma*, обнаруженных в более древних отложениях. Это семейство неравномерно распределено в Монголии. На западе в чокусинских слоях они играют заметную роль в коралловом комплексе, в цаганбулакских слоях – редкие, а к востоку совсем не обнаружены. В верхнесилурийских отложениях обнаружены представители еще одного древнего семейства – *Calostylidae*. Большое развитие получили молодые представители семейства *Dinophyllidae*. Вновь в Монголии появились *Ptychophyllidae*, отсутствующие в гавуинских и барунуртских слоях, представленные широко распространенным родом *Ptychophyllum* и очень интересным родом *Neopaliphyllum*, встреченным только в разрезе Мандал–Обо. Последний сочетает в себе черты как древних кораллов – в осевой части развиты отшнурованные дольки септ, так и более молодых – плотный осевой столбик.

В молодом комплексе наряду со стрептелеазматинами, переходящими из более древнего, появляются кораллы новых семейств. В чокусинских слоях найдены кораллы, продолжавшие существование и процветавшие в девоне: род *Pseudamplexus* из семейства *Mycophyllidae*; *Ramulophyllidae* и род *Briantelasma*, описанный из верхнего силура и девона Северной Америки. Последний широко распространен не только в западной части Монголии, но и на юге страны, в разрезе Джинсэту.

Достаточно разнообразными в позднем силуре стали цистифиллины, повсеместно распространены *Typlasmatidae*, многообразны цистиморфные кораллы; продолжало существование семейство *Ketophyllidae*, такое же немногочисленное, как и в более древних отложениях. Колюмнарины редки в верхах силура, хотя и относительно разнообразные. Они получили распространение только на юге и востоке страны. В составе сухебаторских и ханандолонских слоев они занимают 25%, далее к западу – в Джинсэту в цаганбулакских слоях сокращаются до 12%. В чокусинских слоях они совсем не обнаружены.

Таблица I

## Родовые комплексы рогов в силурийских отложениях Монголии

		Кизыл-Джар-Чокусу	Хуцин-булак	Джинсэту	Мандал-Обо	Барун-Урт
верхний силур	пржидол	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Rhabdacanthia</i></li> <li>• <i>Tryplasma</i></li> <li>• <i>Cystiphyllum</i></li> <li>• <i>Ketophyllum</i></li> <li>+ <i>Kodonophyllum</i></li> <li>+ <i>Carinophyllum</i></li> <li>* <i>Pilophyllum</i></li> <li><u><i>Ramulophyllum</i></u></li> <li>+ <i>Pseudamplexus</i></li> <li>+ <i>Phaulactis</i></li> <li>* <i>Semaiophyllum</i></li> <li>* <i>Calostylis</i></li> <li>* <i>Briantelasma</i></li> </ul>		<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Tryplasma</i></li> <li>+ <i>Hedstroemophyllum</i></li> <li>■ <i>Coronoruga</i></li> <li>+ <i>Kodonophyllum</i></li> <li>* <i>Circophyllum</i></li> <li>+ <i>Carinophyllum</i></li> <li>+ <i>Stereoxylodes</i></li> <li>* <i>Pilophyllum</i></li> <li>"<i>Tabularia</i>"</li> <li>+ <i>Ptychophyllum</i></li> <li>* <i>Onychophyllum</i></li> <li>* <i>Briantelasma</i></li> <li><u><i>Trachyphyllum</i></u></li> <li>+ <i>Endophyllum</i></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Rhabdacanthia</i></li> <li>• <i>Holacantia</i></li> <li>+ <i>Kodonophyllum</i></li> <li>* <i>Circophyllum</i></li> <li>+ <i>Stereoxylodes</i></li> <li>+ <i>Syringaxon</i></li> <li>* <i>Pilophyllum</i></li> <li><u><i>Neopaliphyllum</i></u></li> <li><u><i>Neobrachyelasma</i></u></li> <li>• <i>Entelophyllum</i></li> <li>+ <i>Endophyllum</i></li> <li>• <i>Spongophyllum</i></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Rhabdacantia</i></li> <li>• <i>Cystiphyllum</i></li> <li>■ <i>Coronoruga</i></li> <li>+ <i>Kodonophyllum</i></li> <li>* <i>Circophyllum</i></li> <li>+ <i>Carinophyllum</i></li> <li>* <i>Cronyphyllum</i></li> <li>* <i>Pilophyllum</i></li> <li>+ <i>Zelophyllum</i></li> <li>* <i>Pycnostylus</i></li> <li>+ <i>Ptychophyllum</i></li> <li>+ <i>Syringaxon</i></li> <li><u><i>Trachyphyllum</i></u></li> <li>+ "<i>Columnaria</i>"</li> <li><u><i>Tenuiphyllum</i></u></li> <li>• <i>Strombodes</i></li> <li><u><i>Neobrachyelasma</i></u></li> </ul>
	лудлов					
нижний силур	венлок		<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Microplasma</i></li> <li>■ <i>Mictocystis</i></li> <li>• <i>Cyathactis</i></li> <li>• <i>Palaeophyllum</i></li> <li><u><i>Evenkiella</i></u></li> <li>* <i>Altaja</i></li> </ul>		<ul style="list-style-type: none"> <li>* <i>Pilophyllum</i></li> <li>"<i>Tabularia</i>"</li> <li>* <i>Pycnostylis</i></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Tryplasma</i></li> <li>■ <i>Coronoruga</i></li> <li>• <i>Ketophyllum</i></li> <li>+ <i>Holophragma</i></li> <li>+ <i>Kodonophyllum</i></li> <li>+ <i>Zelophyllum</i></li> <li>"<i>Tabularia</i>"</li> <li>• <i>Entelophyllum</i></li> </ul>
	ландовери	хуцинбулакские слои		гавуинские слои		
<ul style="list-style-type: none"> <li>• — космополитные роды, известные в Европе, Азии, Америке, Австралии</li> <li>+ — широкораспространенные роды, известные на трех континентах</li> <li>x — роды, известные в Азии и Европе</li> <li>* — то же в Америке</li> <li>■ — то же в Австралии</li> <li>— — азиатские роды</li> </ul>						

Комплекс позднесилурийских ругоз Монголии отличается характерной особенностью — он несет черты древних кораллов. В нем более 50% занимают те силурийские роды, которые продолжали свое существование в девоне, однако достаточно большой процент (около трети) составляют древние роды, процветавшие в раннем силуре.

Изучение родовых комплексов силурийских ругоз позволило выявить не только си тематический состав, но и некоторые наиболее общие особенности их распространения в течение силурийского периода.

В позднем лландовери в условиях общей трансгрессии повсюду возросла роль широко распространенных родов. Монголия не является в этом отношении исключением. Из хучинбулакских ругоз 50% являются космополитными, т.е. известными и в Европе, по всей Азии, Северной Америке и Австралии (текст, табл. I). Остальные роды имеют узкий ареал. Эти роды очень важны, так как только они могут уточнить связи, существовавшие между морями Монголии и другими бассейнами мира. Род *Mictocystis* до сих пор был известен только в Восточной Австралии; род *Altaja*, установленный в Горном Алтае, был известен и в Северной Америке. Распространение рода *Evenkiella* ограничено Азиатским континентом, где он встречен на Сибирской платформе, в Туве и в Котловине Больших Озер Западной Монголии.

В венлоке и начале лудлова продолжали процветать космополитные и широко распространенные роды (60%). Отмечены лишь отдельные роды, которые, кроме Монголии, были встречены еще на каком-либо континенте: *Pilophyllum* — в Европе, *Pycnostylus* — в Северной Америке и *Coronoruga* — в Австралии, все они широко распространены на указанных территориях и в различных регионах Азии. Кораллы "*Tabularia*" *oblonga* Zheltonogova известны только в пределах Азии, где они очень многочисленны: в разных районах: на Салаире, Урале, в Южном Тянь-Шане, Туве, в южной и восточной частях Монголии.

В позднем силуре ругозы получили повсеместное распространение в Монгольском бассейне. На фоне доминирующих широко распространенных родов, составляющих по изученным разрезам от 50 до 66% от общего числа ругоз, встречены редкие роды, общие либо с Северной Америкой, либо с Австралией. Род *Briantelasma*, обнаруженный в местонахождениях Кизыл-Джар-Чокусу и Джинсэту, известен и из Северной Америки. Род *Cronyphyllum*, впервые описанный в барунуртском разрезе, впоследствии был найден в Канаде. Австралийский род *Coronoruga* известен в Джинсэту и в Барун-Урте. В позднем силуре значительно усилилась связь с европейскими морями. В разрезах Кизыл-Джар-Чокусу и Джинсэту европейские роды составляют по 25% всех ругоз, к востоку страны количество их заметно уменьшается — до 16% в Мандал-Обо и 12% в Барун-Урте. Увеличилось число типично азиатских родов: *Neopaliphyllum*, *Neobrachyelasma*, *Tenuiphyllum*, *Trachyphyllum*.

Если рассматривать в целом распространение силурийских ругоз, встреченных на территории Монголии, то очевидна их наиболее тесная связь с кораллами Азии. Это и понятно, так как Южно-Монгольский бассейн был непосредственно соединен с Западно-Сибирским и Уральским. Из 41 рода, выявленных в Монголии, 37 родов, т.е. 90%, известны и в других регионах Азии. Через Палеотетис осуществлялась связь на запад с Европой и Северной Америкой. В составе монгольских ругоз по 22–23 рода, т.е. 53%, общих как с европейскими, так и с североамериканскими. Несколько слабее связи с австралийским бассейном: отмечено 17 общих родов, т.е. 41%. Все эти данные говорят о широких связях морских бассейнов Монголии с морями всего мира.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Желтоногова В.А. Значение ругоз для стратиграфии силура Горного Алтая и Салаира. — В кн.: Ругозы палеозоя. М.: Наука, 1965, с. 33–44.  
Иванова Е.А., Сошкина Е.Д., Астрова Г.Г., Иванова В.А. Фауна ордовика и готландия нижнего течения р. Подкаменной Тунгуски, ее экология и стратиграфическое значение. — Труды ПИН АН СССР, 1955, т. 56, с. 93–196.

- Ивановский А.Б., Кульков Н.П. Ругозы, брахиоподы и стратиграфия силура Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука, 1974, с. 1-121.
- Копаевич Г.В., Улитина Л.М. Новые данные о ругозах и мшанках в верхнем силуре горы Кизыл-Джар-Чокусу (Северо-Западная Монголия). - В кн.: Беспозвоночные палеозоя Монголии. М.: Наука, 1977, с. 49-62.
- Суетенко О.Д., Шаркова Т.Т., Улитина Л.М. Стратиграфия и фауна палеозоя восточных отрогов Гобийского Алтая (Мандалобинский массив). - В кн.: Беспозвоночные палеозоя Монголии. М.: Наука, 1977, с. 32-48.
- Улитина Л.М., Большакова Л.Н., Бондаренко О.Б., Копаевич Г.В. Стратиграфическое распределение строматопоронидей, кораллов и мшанок в Барунуртском районе (Восточная Монголия). - В кн.: Ископаемая фауна и флора Монголии. М.: Наука, 1975, с. 333-347.
- Улитина Л.М., Большакова Л.Н., Копаевич Г.В. Особенности распространения строматопоронидей, ругоз и мшанок в разрезе палеозоя гор Джинсэту-Ула (Гобийский Алтай). - В кн.: Палеонтология и биостратиграфия Монголии. М.: Наука, 1976, с. 327-340.

УДК 563.51:551.733(575.2)

А.П. Павлова

### СМЕНА СИСТЕМАТИЧЕСКОГО СОСТАВА РУГОЗ В ПОГРАНИЧНЫХ СИЛУРИЙСКО-ДЕВОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ ТУРКЕСТАНО-АЛАЯ

В Туркестано-Алайской горной области четырехлучевые кораллы весьма многочисленны и крайне разнообразны. Это относится в первую очередь к пограничным слоям силура и девона. Ругозы здесь представлены всеми тремя подотрядами (*Streptelasmatina*, *Columnariina*, *Cystiphyllina*). Нами были выделены четыре последовательно сменявших друг друга во времени и полностью не повторявшихся комплекса ругоз, обнаруженные в отложениях лудловского яруса (дальнянский и исфаринский комплексы), пржидольского (позднеисфаринский) и жединского ярусов (кунжакский комплекс).

Основную часть кораллового сообщества в самом нижнем комплексе составляют однообразные по видовому составу, но многочисленные в количественном отношении стрептелазматыны (*Kodonophyllum*, *Schlotheimophyllum*, *Pilophyllum*) и цистифиллины (*Tryplasma*, *Holacantia*). Стрептелазматыды представлены в основном кодонофиллидами с широко развитым стереоплазматическим утолщением септ, днш и стенок. Их эволюция шла по линии уменьшения стереоплазматического утолщения септального аппарата путем освобождения от избыточной стереоплазмы, что привело к появлению форм с облегченным септальным аппаратом и развитым диссепиментариумом. В исфаринское время формы с утяжеленным строением септального аппарата сменили более прогрессивные представители стрептелазматин - *Stereoxylodes* и *Pilophyllum* с широкой зоной диссепиментов и тонкими септальными элементами. Наряду со стрептелазматынами в дальнянское время были весьма многочисленны цистифиллины, представленные триплазматидами (*Tryplasma*), голакантидами (*Holacantia*) и кетофиллидами (*Columnolasma*). Род *Tryplasma*, встреченный практически во всех разрезах дальнянского горизонта, характеризуется массивным скелетом и рабдакантинным типом микроструктуры (*T. bellum*) (рис. 1-3).

Из голакантид довольно часто встречаются одиночные формы рода *Holacantia* (*H. variaseptata*), реже колониальные (*H. flexuosa*, *H. lonsdalei*). Дальнянское время было периодом расцвета голакантид: из 6 видов этого рода, известных в силуре, представители трех - *H. flexuosa*, *H. lonsdalei*, *H. variaseptata* - установлены в дальнянское время в Туркестано-Алае. К концу этого времени все дальнянские виды исчезли.

На рубеже силура и девона встречаются лишь отдельные экземпляры эндемичного *H. variaseptata*, характеризующиеся непостоянно развитыми септами.

С и с т е м а	С и л у р и й с к а я			Девон- ская	
	Г о р и з о н т ы				
	В и д ы	Д а л ь н ы й	И с ф а р и н с к и й		К у н ж а к - с к и й
З о н ы			нижний	верхний	
		<i>Tabulasma oblonga</i>	<i>Ptilophyllum weissermeli</i>	<i>Polypodium taictense</i>	<i>Neomphyma originata</i>
<i>Kodonophyllum truncatum</i>					
<i>K. corymbosum</i> Oliver					
<i>Schlotheimophyllum patellatum</i> (Schloth)					
<i>Ptilophyllum kodonophylloides</i> Parl.					
<i>Zelophyllum intermedium</i> Wäkd.					
<i>Entelophyllum articulatum</i> (Wahlen.)					
<i>Tabulasma oblonga</i> (Zhelez)					
<i>Pholidophyllum bellum</i> Parl.					
<i>Pholidophyllum hedströmi</i> Wäkd.					
<i>Ph. multitabulatum</i> Nikol.					
<i>Holacanthia variaseptata</i> Parl.					
<i>H. lonsdalei</i> (Ether.)					
<i>H. flexuosa</i> (L.)					
<i>Columnolasma ischmetalica</i> Parl.					
<i>C. fasciculata</i> Parl.					
<i>Neotrachelasma balchaschica minima</i> subsp. n.					
<i>Phaulactis trochiformis</i> (M. Coy)					
<i>Stereozylodes elegans</i> sp. n.					
<i>Aphyllum sociale</i> Soshk.					
<i>Ptilophyllum weissermeli</i> Wäkd.					
<i>Strombodes conicum</i> Wäkd.					
<i>Endophyllum rectiseptatum</i> (Dyb.)					
<i>Pholidophyllum loveni</i> E. H.					
<i>Storophyllum uralicum</i> Nikol.					
<i>St. notabile</i> sp. n.					
<i>Holmophyllum podolicum</i> (Bulv.)					
<i>Mucophyllum crateroides</i> Ether.					
<i>Pseudamplexus tainensis</i> Syd.					
<i>Cystiphyllum siluriensis</i> Lonsd.					
<i>Microplasma tabulata</i> sp. n.					
<i>Ketophyllum medinense</i> Nikol.					
<i>Ulanophyllum aculelimbatum</i> Parl.					
<i>Ul. convezotabulatum</i> Parl.					
<i>Stereozylodes flabellatus</i> sp. n.					
<i>Zelophyllum ludlovensis</i> Zhelez.					
<i>Serratophyllum perrarum</i> gen. et sp. n.					
<i>S. undulatum</i> gen. et sp. n.					
<i>Ptilophyllum giganteum</i> sp. n.					
<i>Tabulasma politabulata</i> sp. n.					
<i>Neomphyma karpinskiensis</i> Schur.					
<i>N. paulotabulata</i> Schur.					
<i>Jassia enorme</i> (Ether.)					
<i>Pholidophyllum concavatatum</i> Schur.					
<i>Ph. parahercynicum</i> sp. n.					
<i>Storophyllum cruciatum</i> Wä.					
<i>St. pustulosum</i> Schur.					
<i>St. monomorphum</i> sp. n.					
<i>St. jakovlevi</i> Nikol.					
<i>Gukoviphyllum septatum</i> (Bulv.)					
<i>G. vulgaris</i> sp. n.					
<i>Holmophyllum poltiense</i> Nikol.					
<i>H. distinctum</i> (Nicol.)					
<i>Rhabdoplasma crassiconica</i> gen. et sp. n.					
<i>Rh. poliparia</i> gen. et sp. n.					
<i>Holacanthia rariseptata</i> sp. n.					
<i>Microplasma crassa</i> sp. n.					
<i>Rhizophyllum gottlandicum</i> (Roem.)					
<i>Ketophyllum elegantulum</i> Wäkd.					
<i>K. insigne</i> Nikol.					
<i>Andygenia variatabela</i> gen. et sp. n.					
<i>Neomphyma simplex</i> Vag.					
<i>Chonophyllum incrassatum</i> sp. n.					
<i>Stereozylodes torosus</i> sp. n.					
<i>Neomphyma originata</i> Soshk.					
<i>Strombodes paralimbatum</i> sp. n.					
<i>Rhizophyllum enorme</i> Ether.					
<i>Pseudamplexus fascicularis</i> Soshk.					
<i>Spongophylloides perfectum</i> (Wäkd.)					
<i>Pseudomicroplasma salaticca</i> (Peeetz)					
<i>Ps. nesterovski</i> (Peeetz)					
<i>Ps. poliparia</i> sp. n.					
<i>Ps. multiconica</i> sp. n.					
<i>Barrandeophyllum perplexum</i> Počta					
<i>B. duplum</i> Gorjan.					
<i>Pseudopetraia geniseptata</i> Soshk.					

Рис. 1. Распространение видов рогов по горизонтам

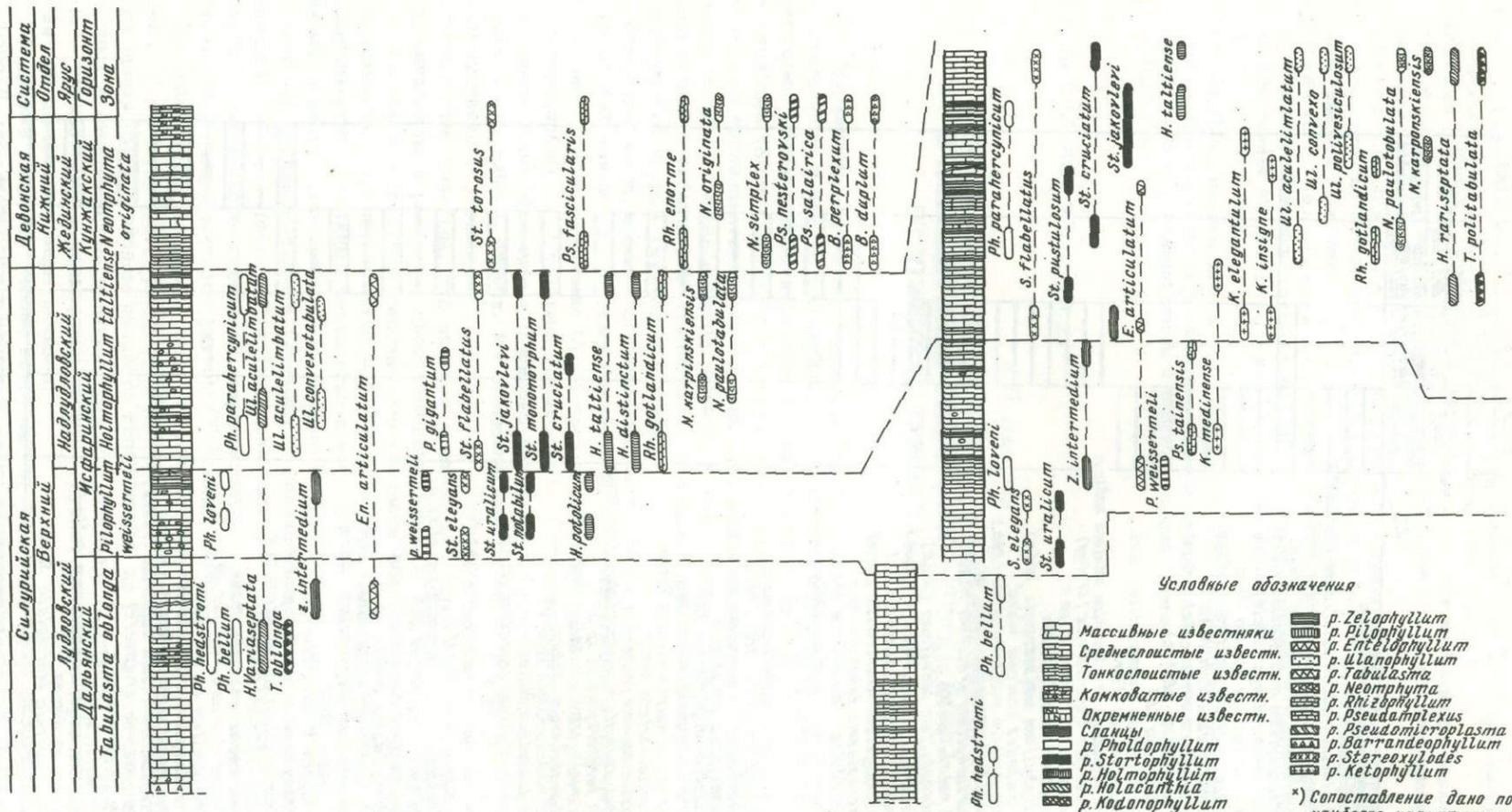


Рис. 2. Смена сообществ рогов конца силура - начала девона в некоторых разрезах Туркестано-Алая

Кетофиллиды представлены колониальными формами *Columnolasma* со слабо развитыми септальными лейстами. Позже, в исфаринское время появляются более прогрессивные представители кетофиллид — *Ketophyllum* с септальными лейстами и с днищами, сгруппированными в системы.

Колумнарии менее разнообразны, чем стрептелазматины и цистифиллины, и представлены колумнаридами и арахнофиллидами.

Из колумнариид весьма характерными для отложений дальнянского горизонта и пользующимися повсеместным распространением являются колониальные формы *Tabularia*. Кораллы этого рода обладают короткими пластинчатыми септами, а у дальнянских экземпляров (*T. oblonga*), как наиболее низко организованных, отмечаются мелкие формы с редкими плоскими днищами. Позже, в исфаринское время появились одиночные формы (*T. politabulata*), которые характеризуются частыми днищами, осложненными дополнительными пластинками.

Из арахнофиллид многочисленны представители рода *Entelophyllum* — единственный вид (*E. articulatum*) прослеживается через весь разрез верхнего силура и встречается в пограничных силурийско-девонских отложениях.

Анализ родового состава ругоз показал, что в дальнянское время многочисленны космополитные формы таких родов как *Holacantia*, *Tabularia*, *Kodonophyllum*, *Entelophyllum*, многие из которых широко известны на Урале, в Подолии, на Сааире, Алтае (Желтоногова, 1965). В то же время многочисленные *Columnolasma*, *Tryplasma*, *Pilophyllum*, *Holacantia*, *Kodonophyllum* представлены эндемичными формами.

По систематическому составу дальнянский комплекс кораллов Туркестано-Алая, несомненно, близок одновозрастным комплексам — уральскому, подольскому, салаирскому, алтайскому, что свидетельствует о существовании связи между этими бассейнами в начале лудловского века.

В исфаринское время значительно сократилось количество родов по сравнению с дальнянским временем, исчезли *Schlotheimophyllum* и *Kodonophyllum*. Род *Pilophyllum* представлен в это время более прогрессивным видом (*P. weisermeli*). Триплазматиды полностью обновляют свой состав — вместо форм с тяжелым массивным скелетом (*T. bellum*) появились *T. loveni*, у которых стереоплазма менее обильна. На смену *Columnolasma* среди кетофиллид пришли представители *Ketophyllum*. Арахнофиллиды по-прежнему представлены *Entelophyllum*. Кроме родов более древнего сообщества, появляются ранее неизвестные роды — *Phaulactis*, *Endophyllum*, *Mucophyllum*, *Cystiphyllum*, *Microplasma*, *Stortophyllum*, *Holmophyllum*, *Stereoxyloides*. Раннеисфаринский комплекс представлен главным образом триплазматидами, среди которых основное значение приобретают *Stortophyllum*, *Holmophyllum*, неизвестные в дальнянское время. Весьма характерным для данного сообщества является короткоконический *Mucophyllum* с широким отворотом краев чашки.

Исфаринское время характеризуется обновлением видового состава ругоз. Установлено 16 видов, принадлежащих 15 родам 11 семейств. Анализ родового состава ругоз показал, что в это время наряду с родами более древнего сообщества (*Pilophyllum*, *Zelophyllum*, *Entelophyllum*) появились новые роды (*Cystiphyllum*, *Microplasma*, *Pseudamplexus*), получившие свое дальнейшее развитие в более позднее время. Ругозы более древнего комплекса получили новое развитие, *Kodonophyllum* и *Schlotheimophyllum* утратили свое значение. Вместо широко распространенного в дальнянских отложениях *Columnolasma* важное значение приобрели *Stereoxyloides*. Интенсивно развиваются триплазматиды (наряду с *Tryplasma* многочисленны и разнообразны *Holmophyllum* и *Stortophyllum*).

Пржидольское сообщество кораллов свидетельствует о дальнейшем развитии и существенных изменениях систематического состава ругоз. Пржидольский век был периодом расцвета четырехлучевых кораллов — в исследуемом районе известно более 35 видов, принадлежащих 23 родам. По-прежнему развиты представители всех семейств, известные в лудлове. Однако удельный вес родов в пржидольском сообществе ругоз меняется. Если в лудловский век основную роль играли *Pilophyllum*, *Mucophyllum*, *Tryplasma*, *Stereoxyloides*, то теперь они утрачивают свое значение, на смену им становятся многочисленными и

Названия родов	Горизонты		Исфаринский		Кунжакский
	Зоны	Дальнянский	Нижний	Верхний	
			<i>Tabulasma oblonga</i>	<i>Pilophyllum weissermelli</i>	<i>Holmophyllum taitiense</i>
<i>Schlotheimophyllum</i>		1			
<i>Kodonophyllum</i>		2			
<i>Tabulasma</i>		1		1	
<i>Holacanthia</i>		3		1	
<i>Columnolasma</i>		2			
<i>Zelophyllum</i>		1	1	1	
<i>Pilophyllum</i>		1	1	1	
<i>Entelophyllum</i>		1	1	1	
<i>Pholidophyllum</i>		3	1	2	
<i>Neobracheilasma</i>			1		
<i>Phaulactis</i>			1		
<i>Aphyllum</i>			1		
<i>Strombodes</i>			1		1
<i>Endophyllum</i>			1		
<i>Microphyllum</i>			1		
<i>Stereoxylodes</i>			1	1	1
<i>Stortophyllum</i>			1	1	
<i>Holmophyllum</i>			1	2	
<i>Cystiphyllum</i>			1	1	
<i>Microplasma</i>			1	2	
<i>Ketophyllum</i>			1	3	
<i>Pseudamplexus</i>			1		1
<i>Ulanophyllum</i>				3	
<i>Serratophyllum</i>				2	
<i>Jassia</i>				1	
<i>Gukoviophyllum</i>				2	
<i>Rhabdoplasma</i>				2	
<i>Andygenia</i>				1	
<i>Chonophyllum</i>				1	1
<i>Neomphyma</i>				3	2
<i>Rhizophyllum</i>				1	1
<i>Spongophylloides</i>					1
<i>Pseudomicroplasma</i>					1
<i>Barrandeophyllum</i>					2
<i>Pseudopetraia</i>					1

Рис. 3. Распространение родов рогов по горизонтам. Цифрами указано количество видов

разнообразными представителями *Stortophyllum*, *Holmophyllum*, *Ketophyllum*, *Cystiphyllum*, *Microplasma*.

В пржидольский век теряют свое значение кодонофиллиды, голакантииды, колюмнарииды, доживают последние консервативные арахофиллиды. С другой стороны интенсивно развиваются триплазматиды, зелофиллиды, ликофиллиды, цистифиллиды, хонофиллиды. Таким образом, происходит обновление комплекса. Очень важно появление гониофиллид и спонгофиллид, которые впоследствии широко развились в девоне (*Rhizophyllum*, *Neomphyma*).

Пржидольский век, как и лудловский, характеризуется преимущественным развитием стрептелеазматин и цистифилл при подчиненном значении колюмнариин. Среди стрептелеазматин развиты ликофиллиды, представленные эндемичным родом *Ulanophyllum*. Последний характеризуется развитием обильной стереоплазмы на ранних стадиях роста и исчезновением ее на взрослых стадиях, а также появлением понсдалеоидных диссепиментов. Кодонофиллиды представлены родами *Pilophyllum* и *Stereoxylodes*, известными с более раннего времени. В пржидольском комплексе это более молодые прогрессивные виды, характеризующиеся септальными элементами, освобожденными от стереоплазмы, и широкой зоной диссепиментов. Полностью исчезают динофиллиды и микофиллиды.

Цистициллины в пржидольском веке становятся определяющими. Из них особенно разнообразны триплазматиды, которые в дальняское время были представлены лишь одним родом *Tryplasma*, в раннеисфаринское время появились роды *Holmophyllum* и *Stortophyllum*. Пржидольский век явился периодом расцвета триплазматид. Наряду с ранее существовавшими *Holmophyllum*, *Stortophyllum* появляются в массовом количестве *Gukoviphyllum*, *Hedstroemophyllum*. В развитии триплазматид отчетливо прослеживается переход от более древних форм с простым голакантинным и рабдакантинным строением септального аппарата (*T. loveni*, *T. bellum*), характерным для силурийских ругоз, к более молодым (*T. parahercynicum*), у которых наряду с рабдакантами отмечаются настоящие моноканты. То же самое отмечается и в строении септального аппарата *Stortophyllum*, у которого наблюдается четкий переход от голакантинных септ к рабдакантинным. Эндемичный род *Rhabdoplasma* с пузыреобразными горизонтальными элементами скелета и с рабдакантинным типом септального аппарата, образующим септальные конусы в осевой и периферической части коралла, мы рассматриваем как развитие плеонофорных триплазматид типа *Holmophyllum*.

Цистициллиды несколько однообразны по видовому составу, но очень многочисленны. Это *Cystiphyllum* и *Microplasma*, которые существовали довольно длительное время и известны практически во всех разрезах раннеисфаринского времени Южного Тянь-Шаня. В пржидольский век они представлены новыми видами (*C. taltienne*, *M. crassa*).

Среди колюмнариин наблюдается почти полное обновление семейственного состава. Так, широко развитые в древних комплексах колюмнарииды и арахофиллиды теряют свое значение, а эндофиллиды к началу пржидольского века полностью исчезли. В то же время появляются первые спонгофиллиды, получившие свое дальнейшее развитие в девоне.

Начало девона в Туркестано-Алае характеризуется значительным сокращением кораллового сообщества. Всего установлено 15 видов, принадлежащих 10 родам. Полностью изменяется структура сообщества. Стрептелазматиды теряют свое главенствующее положение — доживают последние представители кодонофиллид (*Stereoxylodes*). Колюмнариины представлены лишь спонгофиллидами, которые еще не отличаются разнообразием родового состава, но уже довольно многочисленны. Среди цистициллин происходит полная смена семейственного состава. К началу девона исчезли триплазматиды, голакантииды, цистициллиды; хонофиллиды и арахофиллиды представлены единичными формами. В то же время в массовом количестве появляются первые представители дигонофиллид, неоцистициллид, характеризующиеся настоящими пластинчатыми септами и развитым диссепиментариумом. Для жединского сообщества характерно широкое развитие колониальных кораллов. Такие роды, как *Neomphyma*, *Pseudamplexus*, *Pseudomicroplasma*, образуют ветвистые колонии. В целом жединский комплекс ругоз характеризуется появлением почти всех основных групп девонских ругоз, хотя они еще и не получили широкого распространения.

Анализ систематического состава ругоз пограничных силурийско-девонских отложений показал, что в коралловом сообществе Туркестано-Алая развиты представители всех основных групп ругоз. Однако роль их неодинакова для каждого из четырех комплексов. В дальнянской и исфаринской ассоциациях кораллов основное значение имеют стрептелазматиды и цистициллины, характеризующиеся тяжелым массивным скелетом. Основной фон пржидольского сообщества ругоз составляют цистициллины; стрептелазматиды несколько сокращаются в объеме, хотя и пользуются довольно широким распространением. Колюмнариины в обоих случаях имеют подчиненное значение. Пржидольский век характеризовался расцветом силурийских ругоз, после которого начался резкий спад, и к началу девона почти все они исчезли. В жединском комплексе преимущественное развитие получили цистициллины, в то время как стрептелазматиды представлены реликтовыми формами. Колюмнариины пока еще довольно однообразны, но уже многочисленны.

К концу жединского века исчезли все оставшиеся представители силурийских родов (*Stereoxylodes*, *Chonophyllum*, *Strombodes*, *Rhizophyllum*). Основная же часть родов (*Neomphyma*, *Pseudamplexus*, *Spongophylloides*, *Barrandeophyllum*, *Pseudopetraia*) продолжала свое дальнейшее развитие.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Желтоногова В.А. Значение ругоз для стратиграфии силура Горного Алтая и Салаира. — В кн.: Ругозы палеозоя СССР. М.: Наука, 1965, с. 33–44.
- Лаврусевич А.И. Ругозы постпудловских отложений долины р. Зеравшан (Центральный Таджикистан). — В кн.: Биостратиграфия пограничных отложений силура и девона. М.: Наука, 1968, с. 102–128.
- Лаврусевич А.И. Развитие ругоз Южного Тянь-Шаня в ордовике, силуре и девоне. В кн.: Древние Cnidaria. Новосибирск: Наука, 1975, т. 2, с. 124–129.
- Павлова А.П. Ругозы дальнянского горизонта Туркестанского хребта. — Палеонтол. журн., 1973, 1, с. 35–40.
- Павлова А.П. Четырехлучевые кораллы пограничных силурийско-девонских отложений Южного Тянь-Шаня. — Бюл. МОИП, геол. отд-ние, 1973, № 1, с. 155.
- Шурыгина М.В. Позднесилурийские и раннедевонские ругозы Восточного склона Северного и Среднего Урала. — В кн.: Кораллы пограничных слоев силура и девона Алтае-Саянской горной области и Урала. М.: Наука, 1968, с. 117–145.

УДК 563.61:551/733+734(470.55/.57)

Р.А. Жаворонкова

### К ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ КОРАЛЛОВ ИЗ ПОГРАНИЧНЫХ ВЕРХНЕСИЛУРИЙСКИХ И НИЖНЕДЕВОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ЗАПАДНОГО СКЛОНА ЮЖНОГО УРАЛА

Послойное изучение кораллов (табулят и ругоз) и монографическое описание этих групп фауны (Тяжева, Жаворонкова, 1972; Тяжева и др. 1976) с целью уточнения границы силура и девона, а также ярусного расчленения нижнего девона западного склона Южного Урала дало некоторый материал для экологической характеристики кораллов позднесилурийской и раннедевонской эпох. При рассмотрении фациально-экологических условий применяются категории фациальных зон, выделенные Е.А.Ивановой и др. (1964).

Для устьиргизлинского времени, завершающего силурийский этап в развитии кораллов, характерно угасание этой группы фауны. Комплексы табулят и ругоз очень бедны в родовом и видовом отношении. Отмечается определенная приуроченность их к различным типам известняков, слагающих устьиргизлинский горизонт. Так, в слоистых афанитовых известняках, содержащих линзовидные прослойки темно-серых глинистых сланцев, кораллы отсутствуют или встречаются исключительно редко. По-видимому, осадконакопление в начале устьиргизлинского времени происходило в зоне относительно глубокого моря.

В пятнистых мелкообломочных разностях слоистых известняков обнаружены довольно многочисленные полипники табулят *Favosites socialis* Sok. et Tes. сферической формы диаметром 2–4 см с небольшой площадью прикрепления, иногда захороненные в прижизненном положении. Сопутствующими организмами являются мелкие гладкие брахиоподы и криноидеи. Многие сферические колонии указанного вида, вероятно, под действием сильных волнений отрывались от субстрата и захоронялись на месте своего обитания или вблизи него в разных положениях. Осадконакопление происходило, по-видимому, быстро, в результате чего некоторые колонии оказались погребенными в прижизненном положении, не достигнув больших размеров. В органогенно-обломочных известняках, кото-

рые приурочены к верхней части горизонта и имеют ограниченное распространение, кораллы представлены редкими обломками одиночных ругоз и стелющимися полипняками табулят с ветвистыми выростами (*Riphaeolites priscus* Yanet), значительно возвышающимися над поверхностью субстрата (на 11 мм). Стелющиеся формы полипняков являлись результатом приспособления к гидродинамическим воздействиям среды обитания. Ругозы встречаются редко, по-видимому, условия были неблагоприятными для их существования. Сопутствующая фауна представлена единичными крупными остракодами и ортоцератитами.

Все вышесказанное свидетельствует о вероятном обмелении бассейна к концу устьиргизинского времени. Кораллы обитали на известковистых грунтах в основном в зоне прибрежного мелководья с неустойчивым режимом.

С наступлением раннедевонской эпохи произошло значительное обновление родового и видового состава табулят и ругоз. Особенно это характерно для сиякского времени. Сиякский горизонт представлен двумя типами отложений: слоистыми известняками с линзовидными прослоями глинистых сланцев и массивными известняками. Коралловое сообщество в слоистых известняках отличается богатством и разнообразием видового состава. Характерные для сиякского горизонта виды (*Cladopora actuosa* Yanet, *Neomphyma originata* (Soshk.)), а также некоторые другие (*Riphaeolites ramosus* Yanet) встречаются в массовом количестве. Они слагают целые прослои криноидно-коралловых известняков мощностью несколько метров. По-видимому, тонковетвистые колонии ругоз *Neomphyma originata* (Soshk.) образовывали густые заросли на склонах мелководья, вытесняя другие организмы. Только представители стелющихся табулят *Riphaeolites ramosus* Yanet и тонковетвистых — *Cladopora actuosa* Yanet могли обитать среди зарослей этих ругоз, где они находились в несколько угнетенном состоянии. В то же время ругозы защищали их от различных воздействий внешней среды. Сопутствующими организмами были мелкие криноиды и единичные брахиоподы, последние, возможно, принесены из соседних районов. В нескольких метрах по простиранию в криноидно-коралловых известняках сообщество кораллов меняется. Они представлены уплощенными колониями табулят, состоящими из наслаивающихся друг на друга корок с ветвистыми выростами по периферии (*Favosites intricatus* Barr.). Колонии находятся в положении, близком прижизненному, и возвышались над субстратом до 10 см. Отмечаются единичные небольшие обломки кораллов *Neomphyma originata* (Soshk.). В криноидных разностях известняков здесь же встречаются брахиоподы. В 30 м (по простиранию) южнее массового местонахождения кораллов в серых органогенно-обломочных известняках с мелкими криноидеями распространены также корковидные колонии табулят (*Pachyfavosites lucidus* Yanet) и небольшие паррасидальные колонии ругоз (*Acanthophyllum* ex gr. *pseudohelianthoides* (Scherz.)), состоящие из коротких цилиндрических кораллитов с широкой чашкой и отвернутыми краями, диаметром от 2–2,5 см и высотой кораллитов около 1,5–2 см. Колонии находятся в вертикальном положении. Сопутствующими организмами являются брахиоподы. По-видимому, ругозы обитали в несколько пониженных участках мелководья с более спокойными условиями, благоприятными для жизни ширококонических форм. Широкая чашка и поперечные пережимы на поверхности коралла помогали им удерживаться в вертикальном положении.

К более светлым шламовым, тонкослоистым (1–3 см) известнякам, залегающим на несколько метров выше по разрезу (первые метры) приурочены многочисленные ветвистые колонии табулят (*Favosites* aff. *diffusus* Yanet, *F. difformis devonicus* Zhav.) и ветвистые колонии ругоз, состоящие из ровных длинных цилиндрических ветвей диаметром 1–1,5 мм.

К верхней части сиякского горизонта к серым средне-слоистым пелитоморфным известнякам приурочены небольшие массивные колонии *Favosites clarus* Yanet диаметром 30–25 см, высотой 20 см. Вместе с ними встречаются обломки ветвей ругоз цилиндрической формы *Pseudamplexus fascicularis* Soshk. с тонкой продольной ребристостью и тонкими линиями нарастания без каких-либо признаков окатанности и переноса, что свидетельствует о захоронении

их на месте своего обитания. Эти кораллы, по-видимому, расселились в сравнительно спокойных местах на склонах мелководья. Интересно отметить, что особи *Pseudamplexus fascicularis* Soshk., обнаруженные в глинистых известняках с примазками глинистого состава (в р-не д. Миндегулово), отличаются еще более утонченными элементами скелета, радкими днищами и менее плотными колониями. Такие морфологические изменения были вызваны еще более спокойными условиями существования на самых низких участках зоны склонов мелководья.

К криноидным разностям известняков верхней части сиякского горизонта приурочены тонковетвистые табуляты *Cladopora actiosa* Yanet, которые имели более крупные веточки и обитали в более благоприятных условиях, чем на участках коралловых зарослей. В последних процветали, как указывалось ранее, ругозы *Neomphyma originata* Soshk. Тонковетвистым табулятам сопутствуют многочисленные брахиоподы, редкие остракоды, гастроподы и ортоцератиты.

Как видно из описания различных сообществ кораллов, в сиякском горизонте преобладали тонковетвистые табуляты и ругозы, характерные для зоны склонов мелководья. Условия обитания часто менялись, в связи с этим в сиякском горизонте мы встречаем виды с узким стратиграфическим интервалом, но представленные довольно большим числом особей.

Сообщество кораллов во втором типе разрезов сиякского горизонта, представленного массивными светло-серыми известняками, менее разнообразно, чем в слоистых известняках, содержащих прослойки терригенных пород. В массивных известняках отсутствуют мелкие одиночные ругозы *Gukoviphylum* sp., *Zelophyllum* sp. и короткокониические *Acanthophyllum* ex gr. *pseudohelanthoides* (Scherz), а также корковидные полипняки табулят рода *Pachyfavosites* и другие кораллы, распространенные в слоистых известняках. Пышного расцвета достигли ветвистые табуляты и ругозы видов, обнаруженных и в слоистых известняках. Однако здесь они встречаются по всему разрезу и отличаются уплотненными колониями, крупными размерами кораллитов и утолщенными элементами скелета (*Neomphyma originata* (Soshk.), *Riphaeolites ramosus* Yanet). Увеличивается до 4 см диаметр веточек *Cladopora actiosa* Yanet.

В массивных известняках не происходит смены состава фауны, как это наблюдалось в слоистых известняках, где на близком расстоянии как по слою, так и по разрезу комплексы кораллов резко изменялись вследствие разнообразия условий обитания, существовавших на склонах мелководья. Кораллы, обнаруженные в массивных известняках, обитали на отменях у вершин склонов мелководья и благодаря своим крупным размерам, плотным колониям и утолщенным элементам скелета могли противостоять сильным гидродинамическим воздействиям в этой зоне. Сопутствующими организмами были крупные ортоцератиты, криноиды и разнообразные брахиоподы.

Таким образом, изучение пограничных верхнесилурийских и нижнедевонских отложений с детальным отбором фауны, рассмотрение систематического состава и некоторых экологических особенностей кораллов дает дополнительный материал для восстановления условий обитания кораллов позднего силура и начала раннего девона Уральского бассейна.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Иванова Е.А., Бельская Т.Н., Чудинова И.И. Условия обитания морской фауны силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейнов. М.: Наука, 1964. 224 с.
- Тяжева А.П., Жаворонкова Р.А. Кораллы и брахиоподы пограничных отложений силура и нижнего девона западного склона Южного Урала. М.: Наука, 1972. 183 с.
- Тяжева А.П., Жаворонкова Р.А., Гарифуллина А.А. Кораллы и брахиоподы нижнего девона Южного Урала. М.: Наука, 1976. 226 с.

А. И. Лаврусевич

## ГЛАВНЕЙШИЕ ФАЦИИ НИЖНЕГО И СРЕДНЕГО ПАЛЕОЗОЯ ЦЕНТРАЛЬНОГО ТАДЖИКИСТАНА И ИХ ДЕШИФРИРУЕМОСТЬ НА СРЕДНЕМАСШТАБНЫХ КОСМИЧЕСКИХ СНИМКАХ

Систематизация и эколого-палеогеографическая интерпретация большого палеонтолого-стратиграфического материала, полученного в последние десятилетия по палеозою Южного Тянь-Шаня – одна из первоочередных задач, стоящих перед геологами Средней Азии. Успешное решение этой задачи требует комплексного подхода с использованием наряду с традиционными методами наземных наблюдений материалов космической съемки, во многом способствующих выяснению закономерностей размещения в пространстве различных фациальных комплексов.

Тянь-Шань – молодое эпиплатформенное горное сооружение, фундамент которого возник в результате герцинской складчатости. В настоящее время общепризнано, что в течение раннего и среднего палеозоя на территории Тянь-Шаня располагалась геосинклинальная область, состоявшая из ряда зон и участков, различавшихся режимом осадконакопления. Синхронные отложения различных зон представлены, как правило, разнофациальными толщами, а фациально сходные толщи располагаются на различных стратиграфических уровнях.

В настоящей работе предпринята попытка систематизировать и интерпретировать в аспекте экологии фациальные ассоциации нижнего и среднего палеозоя Центрального Таджикистана. К сожалению, интенсивно проявившиеся герцинские и наложенные позднее альпийские движения, вызвавшие значительные горизонтальные перемещения, в значительной мере затушевали фациальные взаимопереходы, и выводы об условиях формирования и первичных взаимоотношениях фаций приходится базировать в основном на литологических особенностях пород и экологической интерпретации морфологических признаков ископаемого палеонтологического материала.

В Центральном Таджикистане известны только морские фации нижнего и среднего палеозоя, которые могут быть разделены на две большие группы: 1) с остатками преимущественно планктонных организмов (планктонные) и 2) с преобладанием бентоса (бентосные). Такое деление в какой-то мере соответствует выделению двух силурийских магнафаций Холландом (Holland, 1971): граптолитово-пелелиподо-ортоцераконовой и раковинной. В первой из названных групп в рассматриваемом регионе являются важнейшими: а) граптолитовые сланцы и б) тентакулитовые известняки, во второй: а) известняки с разнообразными рогозами и б) известняки и доломиты с чешуйчатыми рогозами.

### ГРАПТОЛИТОВЫЕ СЛАНЦЫ

Фация граптолитовых сланцев широко распространена в Туркестанском и Алайском хребтах, где ею представлены громадные толщи ордовика и силура. Уже в позднем силуре эта фация значительно вытесняется здесь кораллово-брахиоподовыми известняками и, по-видимому, окончательно исчезает из разрезов к началу эмса. Южнее, в Зеравшано-Гиссарской области граптолитовые сланцы редки, хотя граптолиты обнаружены сейчас на различных стратиграфических уровнях от верхнего ордовика до нижнего эмса включительно (Лаврусевич и др., 1976а-в). Условиям образования граптолитовых сланцев посвящена обширная литература. При этом мнения исследователей часто прямо противоположны. Одни считают граптолиты пелагическими или хемипелагическими организмами, остатки которых захоронялись

на больших глубинах, другие, наоборот, развивают представление об их мелководном генезисе. Вопрос этот еще ждет своего разрешения. Несомненно лишь то, что обычно фация граптолитовых сланцев формировалась в условиях относительно спокойного гидродинамического режима. Для нее характерна тонкозернистость исходного терригенного материала, микрослоистость, повышенное содержание органического вещества, специфический комплекс изредка сопутствующих граптолитам организмов (наутилоидеи, тентакулиты, тонкораковинные беззачатковые брахиоподы). В то же время в граптолитовых сланцах, как правило, нет кораллов.

В литературе имеются указания о наблюдавшихся на поверхности граптолитовых сланцев знаках капель дождя, волновой ряби, трещин усыхания (Örik, 1929). В Зеравшанской долине известно переслаивание граптолитовых сланцев с оолитовыми (гороховыми) известняками, рифогенными известняками, известняковыми брекчиями, крупнозернистыми песчаниками, гравелитами и даже конгломератами. Совместно с граптолитами в некоторых слоях найдены остатки псилофитов (*Zosterophyllum*, *Hostimella*), которые, по данным А.Р.Ананьева (1961, 1963), являлись обитателями мелководья. Если провести аналогию с классическим делением морских отложений девона Европы на богемскую (герцинскую) и рейнскую фации, то граптолитонасные отложения, по-видимому, аналогичны последней. Рейнская (песчаная) фация, по мнению Эгера (Ager, 1971), — прибрежная, литоральная, тогда как герцинская (известняковая) — открытоморская.

### ТЕНТАКУЛИТОВЫЕ ИЗВЕСТНЯКИ

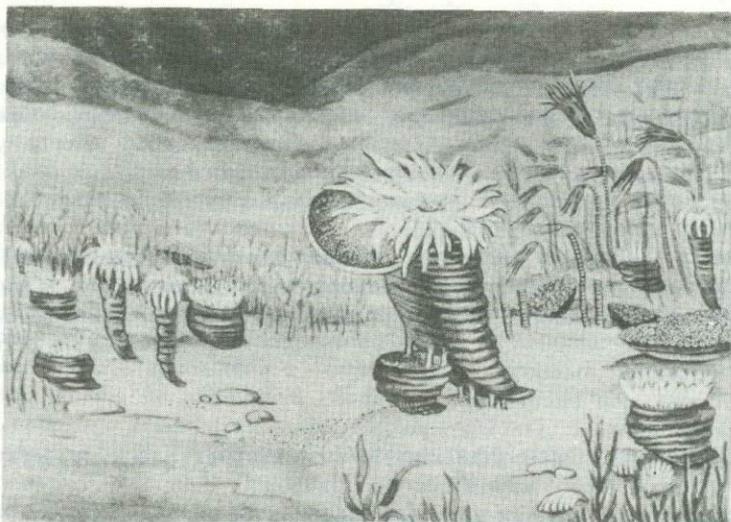
Тонкослоистые плитчатые известняки с тентакулитами обнаружены в большем или меньшем количестве во всех структурно-фациальных зонах. Обычно они глинистые, мелкозернистые, черные или серые, встречаются в ассоциации с граптолитовыми сланцами, черными и серыми кремнистыми сланцами и криноидными известняками, но иногда самостоятельно образуют пачки мощностью более сотни метров.

Вместе с тентакулитами иногда находятся гониатиты, трилобиты или граптолиты, но, как и в случае граптолитовых сланцев, в этой ассоциации нет кораллов, брахиопод, криноидеи. В Зеравшанской долине по сая Шишкат на поверхности напластования тентакулитового известняка наблюдались трещины высыхания, что может служить указанием на мелководность их образования. Г.Егер в своей, во многих отношениях весьма интересной, работе (Jaeger, 1959), посвященной граптолитам Тюрингии, противопоставляет условия образования граптолитовых сланцев и тентакулитовых известняков, связывая возникновение последних с проникновением свежей, чистой воды нормальной солености. Я думаю, эти две фации по условиям образования близки.

### ИЗВЕСТНЯКИ С РАЗНООБРАЗНЫМИ КОРАЛЛАМИ

Эта фация широко распространена на территории Южного Тянь-Шаня. Она характерна для отложений позднего ордовика и нижнего силура Зеравшано-Гиссарской области (арчалыкская и шингская свиты). В позднем силуре и раннем девоне она имела широкое развитие в Туркестано-Алайской области, где, в частности, к ней относится толща глинистых известняков с обильными кораллами, принадлежащая исфаринскому горизонту. В Зеравшанской долине и в некоторых районах северного склона Туркестанского хребта эта фация представлена песчаными и детритовыми известняками, иногда с включениями кремнистой гальки.

Комплекс организмов этой фации чрезвычайно богат и разнообразен: ругозы, табуляты, строматопоридеи, криноидеи, мшанки, брахиоподы, водоросли, реже трилобиты, остракоды, наутилоидеи. Обилие и разнообразие органических форм



Реконструкция участка морского дна позднесилурийского моря (майкоттское время) на месте нынешней Зеравшанской долины. Фация песчаных известняков с разнообразными кораллами. В центре — туфлеобразный, обладавший крышечкой *Rhizophyllum* sp., прикреплявшийся к грунту корневидными выростами. Слева — небольшие тонкие *Stortophyllum tenerum* Lavrus., *Amandaraia*, приземистые *Acanthophyllum*. Справа заросли морских лилий и массивные колонии *Spongophyllum* и *Favosites*

не оставляет сомнения в том, что мы имеем здесь дело с отложениями неглубокого теплого моря нормальной солености. Важно подчеркнуть крупные размеры одиночных особей или колоний многих видов, а также специфическую внешнюю форму некоторых кораллов этой фации. Например, рогообразные ордовикские *Gissarophyllum paligerum* Lavrus. достигают 60 мм в диаметре при длине до 300 мм. Диаметр кустистых колоний *Entelophyllum* и некоторых хализитид в нофинских слоях венлока (Лаврусевич, 1971) превышает 1 м. Чрезвычайно интересную экологическую группу представляют грибообразные ругозы, напоминающие своей формой современную *Fungia*: позднеордовикский *Sumsarophyllum patella* Lavrus., раннесилурийский *Schlotheimophyllum patellatum* (Schloth.), позднесилурийские *Mucophyllum crateroides* Eth. и *Pseudomucophyllum pavlovae* Lavrus. Современные *Fungia* обитают в бухтах и лагунах, защищенных от действия волн (Наумов, Пастернак, 1968), где свободно лежат на дне, прикрепляясь к грунту лишь в начальные стадии роста. По-видимому, и палеозойские кораллы предпочитали отсутствие сильных течений и волнений, тем более что их остатки мы обычно находим в глинистых известняках. Но иногда подобные кораллы, очевидно, могли существовать и в менее спокойной обстановке. Например, грибообразные *Mucophyllum* в Зеравшанской долине (разрез Майкота) встречаются в песчаных известняках с примесью гравийной гальки (Лаврусевич, 1968). Свообразную группу составляют также крышечные ругозы рода *Rhizophyllum*, часто встречающиеся в этой фации в верхнем силуре и нижнем девоне (Лаврусевич, 1971). Обстановка, в которой шло накопление глинистых и песчаных известняков, являлась очень благоприятной средой для жизни кораллов. Можно предположить, что глубина здесь не превышала нескольких десятков метров.

По-видимому, в обстановке более активной гидродинамической среды формировалась фация коралловых гравелитов. Эти породы наблюдаются во многих разрезах силура на обоих склонах Туркестанского хребта. Гравелиты имеют песчано-карбонатный цемент и могут довольно быстро замещаться известняками. Галька полимиктовая, но чаще кремнистая. Окаменелости заключены в цементе и обломках известняка, в большинстве имеют превосходную сохранность, хотя

некоторые из них и несут на себе следы механических повреждений. Многие признаки указывают на то, что жизнь здесь развивалась в обстановке прибой: полипники имеют лепешковидную или полусферическую форму, одиночные ругозы часто обладают прикрепительными наростами, корневидными образованиями, отпечатками скульптуры раковин, служивших субстратом. Иногда удается найти экземпляры, приросшие к галькам. Характерно преобладание мелких кораллов, в том числе коралловой молодежи, по-видимому, погибавшей во время сильных штормов (Лаврусевич, 1974).

Возможно, некоторые разности светлых или темных известняков с обилием органогенного детрита (часто криноидных) также накопились в подвижной среде. Светлые водорослевые известняки шутской свиты в Зеравшано-Гиссарской горной области, по-видимому, представляют собой рифоподобные образования.

## ИЗВЕСТНЯКИ И ДОЛОМИТЫ С ЧЕШУЙЧАТЫМИ РУГОЗАМИ

Эта своеобразная фация получила большое распространение в Зеравшано-Гиссарской области, где ею представлена, в частности, аргская свита. Особенно характерна средняя часть этой свиты, сложенная в различной степени доломитизированными разнослоистыми (обычно средне- и толстослоистыми) известняками. Неповторимый облик этой фации обусловлен присутствием многочисленных триплазматид, обладающих чешуйчатой эпитекой. В наиболее типичном выражении порода переполнена остатками одного вида, но в других случаях различаются несколько видов или даже родов. Тогда совместно с чешуйчатыми триплазматидами находятся и другие ругозы, а также табуляты, строматопороидеи, брахиоподы, остракоды. Интересно отметить полное или почти полное отсутствие остатков криноидей, обычно присутствующих в фации известняков с разнообразными кораллами.

Наиболее древняя пачка доломитизированных известняков с чешуйчатыми ругозами встречена нами в верхней части раннеландоверийских бильфуракских слоев (Лаврусевич, 1971). Самые поздние из известных отложений этой фации представлены живетскими известняками на северном склоне Туркестанского хребта. Но наиболее типичны даунтонские известняки аргской свиты (купрукские слои), в которых содержатся мириады длинных цилиндрических чешуйчатых кораллов, принадлежащих единственному виду *Tryplasma* (= *Pholidophyllum*) *asiaticum* (Nikol.). Это и послужило основанием тому, чтобы называть эти известняки "фолидофиллидовые" (Мартышев, 1956).

Очень выразительны также жединские известняки верхней части аргской свиты (жавзакские слои), фаунистический комплекс которых несколько разнообразней. Наряду с *Tryplasma asiaticum* здесь присутствуют чешуйчатые *Chavsakia chavsakiensis* Lavrus., *Holmophyllum taltiense* (Nikol.), *Tryplasma aequabile* Lonsd. Фациально близки также зигенские известняки бурсьхирманской свиты с чешуйчатыми *Kitakamiphyllum*, *Rhabdacanthia*, *Holmophyllum*, *Nipponophyllum*. Некоторые из этих кораллов образуют крупные фацелоидные колонии.

Фация известняков и доломитов с чешуйчатыми ругозами формировалась в относительно спокойных участках моря, удаленных от берегов, куда уже почти не проникал грубообломочный материал. Относительно однообразия населения этих бассейнов при обилии особой одного или немногих видов, вероятно, является показателем аномальной (быстрее всего несколько повышенной) солености. Не исключено также влияние температурного фактора: по данным Вогана и Вэлса (Vaughan, Wells, 1943), небольшое число родов и видов кораллов при обилии индивидов характерно для бассейнов с относительно низкой температурой.

Хотя некоторые индивиды находятся в породе в виде обломков и не имеют эпитекального покрова, что, возможно, указывает на существование некоторого движения воды, все же в целом обстановка существования и захоронения чешуйчатых кораллов отличалась отсутствием сколько-нибудь значительных

течений и волнений. На это указывает морфология этих кораллов. Вряд ли нежные тонкостенные длинные неустойчивые кораллы могли бы им противостоять. По-видимому, даже при небольших движениях воды они опрокидывались или обламывались. Если при этом коралл не погибал, то, стремясь вновь занять вертикальное положение, он, естественно, резко менял направление роста, в результате чего возникали формы, изогнутые почти под прямым углом (Лаврусевич, 1959). Интересной особенностью ругоз рассматриваемой фации является отсутствие резких пережимов омоложения, что, вероятно, указывает на экологическую стабильность биотопа. Своеобразная обстановка, в которой обитали чешуйчатые ругозы, была благоприятной и для некоторых табулят, строматопороидей, брахиопод и остракод. Особенно обильны бывают скопления строматопороидей, иногда являющихся породообразующими. При этом очень характерны формы со столбчатыми ценостеумами.

Фация известняков и доломитов с чешуйчатыми ругозами, несомненно, весьма своеобразна, но она не эндемична. Подобные отложения нам известны теперь в зоне Северного Памира (Байков, Чернер, 1976), на восточном склоне Урала (Николаева, 1949; Шурыгина, 1968), в Северо-Восточном Афганистане (в районе перевала Барогиль). Палеобиогеографические связи Урала и Тянь-Шаня отмечаются почти всеми исследователями, занимавшимися палеобиогеографическим анализом палеозойских фаун этих регионов. По схеме В.Н.Дубатолова и Н.Я.Спасского (1970) Тянь-Шань объединяется для девонского периода с Уралом в особую Урало-Тяньшаньскую провинцию. Возможно, при экологическом районировании будет целесообразно выделить экологическую провинцию (биом) чешуйчатых ругоз, включающую вышеназванные районы Урала, Тянь-Шаня и Афганистана.

Применение космических фотографий для изучения палеозойских толщ Центрального Таджикистана начато недавно. Однако уже первые результаты этих исследований показывают, что, несмотря на ряд отрицательно влияющих факторов (пестрота фототона, объясняющаяся глубокой расчлененностью рельефа и отсюда частым чередованием освещенных и затененных участков, общая серая окраска отложений палеозоя, сложная чешуйчато-блоковая тектоническая структура), главнейшие различия ископаемых фаций на снимках опознаются и прослеживаются. В немалой степени этому способствуют хорошая обнаженность региона и высокое качество снимков. На изученных среднемасштабных космических снимках территории, сложенные фацией граптолитовых сланцев, отличаются преобладанием сглаженного мягкоочерченного рельефа. Хотя в условиях высокогорья, где водоразделы имеют большие превышения над долинами основных рек, граптолитовые сланцы часто слагают крутые склоны, все же они, как правило, не образуют резких уступов, заметных на снимках. Эта фация отличается также равномерно-серым фототонем. Тентакулитовые известняки характеризуются гребенчатой и мелкоступенчатой формой рельефа и светло-серым фототонем. Достаточно определенно опознаются на космофотоснимках отложения, принадлежащие фации известняков с разнообразными кораллами. Тонкослоистые мергелистые различия известняков, как, например, шингская свита Зеравшано-Гиссарской области или исфаринские слои матчайской серии Туркестано-Алайской области, обладая слабой устойчивостью против процессов денудации, отличаются сравнительно мягкими, сглаженными формами рельефа. К ним приурочиваются обычно седловины водоразделов и продольные долины водотоков, водоразделы которых сложены более плотными породами. Эти известняки имеют на снимках темно-серый фототон. Более устойчивые к денудации чистые различия известняков выделяются, в противоположность мергелистым известнякам, скальными формами рельефа и более светлым фототонем. Фация известняков и доломитов с чешуйчатыми ругозами при разрушении образует скальные обрывистые острозубчатые формы рельефа. Свиты этих пород вытягиваются в виде куэстообразных гряд с острым водораздельным гребнем, переходящим в бронированный склон по падению и круто обрывающимся в противоположную сторону. К ним приурочены обычно сужения поперечных долин.

Одно из важнейших достоинств космических снимков заключается в их ши-

рокой обзорности. В условиях Центрального Таджикистана и сопредельных районов с их высокогорьем, резкой расчлененностью рельефа, трудной проходимостью и даже недоступностью некоторых участков это качество космодетекции становится особенно ценным. Опыт проводимых исследований со всей очевидностью показывает, что применение традиционных наземных методов геологических исследований в совокупности с методами интерпретации космодетекции обеспечит более высокую точность и результативность геолого-картировочных работ.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Ананьев А.Р. Растения. - В кн.: Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Труды СНИИГИМС. 1961, вып. 20, с. 567-600.
- Ананьев А.Р. Тип Псилофитовые: Общая часть. - В кн.: Основы палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 315-324.
- Байков В.Н., Чернер Э.С. Ордовикская-силурийская система. - В кн.: Расчленение стратифицированных и интрузивных образований Таджикистана. Душанбе, 1976, с. 35-36.
- Дубатов В.Н., Спасский Н.Я. Кораллы основных палеобиогеографических провинций девона. - В кн.: Закономерности распространения палеозойских кораллов СССР. М.: Наука, 1970, с. 15-31.
- Лаврусевич А.И. Новый род *Chavsakia* из лудловских отложений Зеравшано-Гиссарской горной области. - Изв. отделения естеств. наук АН ТаджССР, 1959, 1(28), с. 35-41.
- Лаврусевич А.И. Некоторые ругозы из позднесилурийских и раннедевонских отложений Центрального Таджикистана. - Труды УГ СМ ТаджССР. Палеонтол. и стратигр., 1971, 4, с. 33-52.
- Лаврусевич А.И. Ругозы постлудловских отложений долины р. Зеравшан (Центральный Таджикистан). - В кн.: Биостратиграфия пограничных отложений силура и нижнего девона. М.: Наука, 1968, с. 102-130.
- Лаврусевич А.И. Чешуйчатые ругозы Центрального Таджикистана. - В кн.: Ругозы и строматопороидеи палеозоя СССР. М.: Наука, 1971, с. 32-41.
- Лаврусевич А.И. О морфологии, экологии и систематическом положении кальцеоловидных, голофрагмоидных и манусоидных ругоз. - В кн.: Древние *Chidaria*. Новосибирск: Наука, 1974, т. 1, с. 191-199.
- Лаврусевич А.И., Лаврусевич В.И., Карапетов С.С. Ордовикская система. - В кн.: Расчленение стратифицированных и интрузивных образований Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1976а, с. 33-35.
- Лаврусевич А.И. и др. Силурийская система. - Там же, 1976б, с. 42-47.
- Лаврусевич А.И. и др. Девонская система. - Там же, 1976в, с. 47-57.
- Мартышев В.Р. Стратиграфия среднепалеозойских отложений Центральной части Зеравшано-Гиссарской горной области. - Труды ВСЕГЕИ. Нов. серия, М.: 1956, вып. 10, с. 51-57.
- Наумов Д.В., Пастернак Ф.А. Тип Кишечнополостные. - В кн.: Жизнь животных. Т. 1. М.: Просвещение, 1968, с. 223-310.
- Николаева Т.В. Отряд *Tetracogalla* (Rugosa). Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. 2. Силурийская система. М.: Госгеолтехиздат, 1949, с. 102-111.
- Шурыгина М.В. Позднесилурийские и раннедевонские ругозы восточного склона Северного и Среднего Урала. - В кн.: Кораллы пограничных отложений силура и девона Алтае-Саянской области и Урала. М.: Наука, 1968, с. 117-167.
- Ager D.V. Space and time in brachiopod history. - In: Faunal provinces in space and time/Ed. F.Middlemiss et al. Liverpool, 1971, p. 95-110.
- Holland C.H. Silurian faunal provinces? - In: Faunal provinces in space and time/Ed. F.Middlemiss et al. Liverpool, 1971, p. 61-76.
- Jaeger H. Graptolithen und Stratigraphie des jüngsten Thüringer Silurs. - Abhandl. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin, Kl. Chem., Geol. und Biol., 1959, N 2, 221 S.
- Öpik A. Über Trockenrisse und Regenspuren im Monograptusschiefer von Hodkovicky (Böhmen) und über die Entstehung der Graptolithenschiefer überhaupt. III. Publ. Geol. Inst. Univ. Tartu, 1929, N 13, S. 1-11.
- Vaughan T.W., Wells J.W. Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia. - Geol. Soc. Amer., Spec. Pap., 1943, N 44. 363 p.

Ю.И. Оноприенко

## НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ УРАЛИНИД (RUGOSA)

Своеобразие раннекаменноугольного этапа развития ругоз выразилось в появлении огромного количества новых таксонов от немногочисленных позднедевонских предков. Для ранних стадий развития целого ряда ругоз каменноугольных семейств свойствен "взрывной" характер эволюции. К числу таких относится и семейство Uraliniidae, появившееся в раннегурнейское время, испытывавшее расцвет в среднем и позднем турне и практически полностью исчезнувшее на границе турне и вize.

Помимо больших скоростей эволюции, выразившихся в "мгновенном" появлении (применительно к понятиям геологического времени) всех родов уралинид, они характеризуются широким географическим распространением, обилием в составе турнейских комплексов Евразии, а также таксономической целостностью, обусловленной своеобразием скелетных образований.

Прежде всего обращает на себя внимание широкий диапазон индивидуальной (онтогенетической) и внутривидовой изменчивости уралинид. Резкое различие ранних и зрелых стадий развития можно объяснить высокими темпами эволюции и соответственно большими отрезками начальных стадий скелета кораллов, подверженных явлениям рекапитуляции. И действительно, в онтогенезе представителей различных родов уралинид можно выделить морфологически сходные разновозрастные стадии.

Рассмотрим наиболее важные закономерности в онтогенезе представителей семейства Uraliniidae:

I. Род *Keyserlingophyllum* Stuckenberg рассматривается нами (Оноприенко, 1976) вслед за А.Б. Ивановским (1967) в качестве предкового по отношению к остальным уралинидам. Даже в строении его зрелых стадий мы находим много черт, роднящих его с циатопсидами и особенно с *Caninophyllum* Lewis. Отличие заключается в более ярком проявлении перистого расположения септ, нередко образующих септальные дуги и большем гетероморфизме скелетных образований.

На самых ранних стадиях развития скелетных образований *Keyserlingophyllum obliquum* (Keys.) (поперечные сечения диаметром менее 5 мм) все септы первого порядка утолщены и соприкасаются боковыми поверхностями. Все они примерно равной длины, за исключением главной септы, которая длиннее всех прочих и достигает оси коралла (рис. 1 а). Изредка в промежутках между основаниями больших септ наблюдаются тупоугольные клинья — зачатки септ второго порядка. Внешняя стенка на этой стадии толстая.

Следующая ступень развития развития *Keyserlingophyllum* наблюдается при диаметрах поперечных сечений 5–15 мм (рис. 1 б) и характеризуется усилением перистости в расположении септ и тенденцией к полярной ориентировке осевых концов септ навстречу друг другу. Настоящие септальные дуги (слившиеся осевыми концами пары септ) отмечены при диаметрах сечений 20 мм и более (рис. 1 в). Диссепименты появляются сначала в противоположных секстантах (одновременно с укорачиванием главной септы) при диаметре сечений 17–20 мм. В главных секстантах диссепименты отмечаются при диаметре 25 мм, а лонсдалеидные диссепименты — 30 мм и более.

II. Наиболее характерными для ранних стадий *Uralinia* и *Siphonophyllia* являются два типа строения септальных образований. Первый наблюдается при диаметрах сечений 4–12 мм и характеризуется развитием в главных секстантах толстых, плотно сжатых септ, пересекающих всю полость коралла. Самая длинная из септ — главная. Септы противоположных секстантов не развиты.

Начиная с сечений диаметром 12 мм, вырисовывается структурный план второй возрастной стадии онтогенеза двух этих родов: "кейзерлингофиллоид-

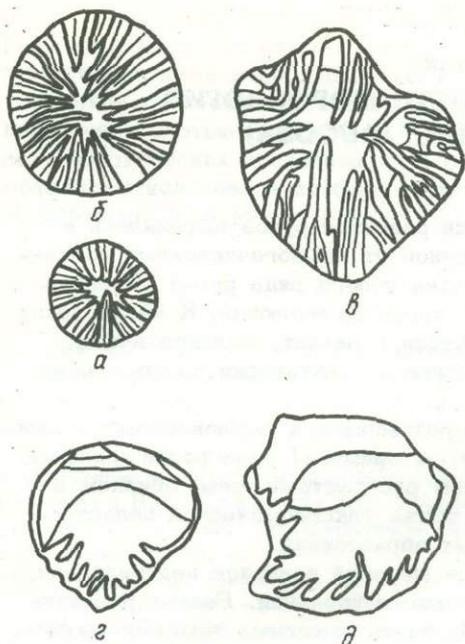


Рис. 1. Стадии онтогенеза уралинид а - "vermicularis", б - "циатопсидная"; в - "кейзерлингофиллоидная"; г, д - "уралиниевые"

ной", характеризующейся дугообразным расположением утолщенных септ. Наиболее часто наблюдается структура, подобная изображенной на рис. 1в для поперечного сечения диаметром 22 мм юной стадии *Siphonophyllia cylindrica* Scouler.

Различия в строении этих двух возрастных стадий онтогенеза для уралиний и сифонофиллий незначительны. Расхождения в строении скелетных образований этих двух родов начинают проявляться при диаметрах сечений 30 мм и более.

III. Ранние стадии онтогенеза родов *Pseudouralinia* Yü, *Neomicroplasma* Rogozov, *Liardiphyllum* Sutherland, *Uraliniidae* gen. A (*Omolonophyllum* Onoprienko) характеризуются "уралиниевым" типом строения септального аппарата. Наиболее часто наблюдаются структуры, подобные изображенным на рис. 1 г (*Liardiphyllum* sp.) и 1 д (*Neomicroplasma* sp.). "Уралиниевые" стадии установлены в онтогенезе всех четырех родов при диаметре сечений от 3 до 25 мм (последние у крупных экземпляров) и характеризуются клиновидными короткими септами, развитыми лишь в главных секстантах. Главная септа в начале этих стадий длиннее всех остальных, а к концу укорачивается, еще более подчеркивая сходство септальных образований с зрелыми стадиями *Uralinia*. Окончательный (зрелый) облик, определяющий родовую принадлежность особи, начинает формироваться с появлением первых рядов диссепиментов.

IV. В онтогенезе *Kakwiphyllum* Sutherland установлены ранние стадии "сифонофиллоидного" облика (диаметры сечений 8-25 мм). Септальные образования этих стадий представлены укороченными клиновидными септами, имеющими почти одинаковые размеры во всех секстантах. Главная септа изменяется, как и в "уралинидных" стадиях, - от самой длинной при минимальных диаметрах сечений до самой короткой в конце онтогенеза.

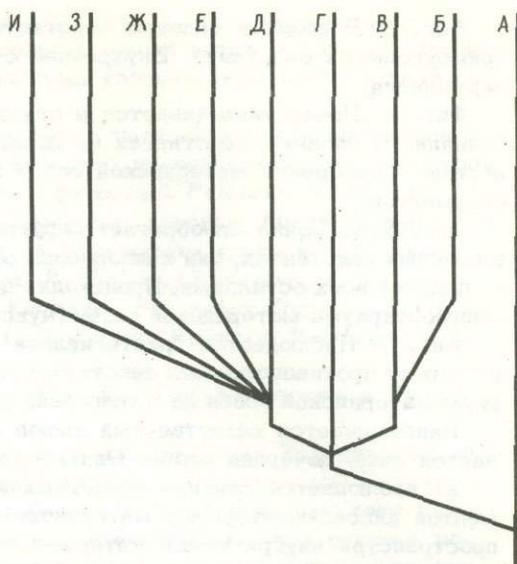
Применение к описанным закономерностям онтогенетического развития уралинид положений принципа рекапитуляции позволило нам ранее (Оноприенко, 1976) предложить схему филогении этого семейства на родовом уровне, изображенную на рис. 2.

При изучении онтогенеза уралинид обращает на себя внимание, что, помимо стадий, указывающих на ближайших предков, отмечаются и более архаичные стадии. Так, в онтогенезе *Keyserlingophyllum* циатопсидным стадиям предшествует стадия, удивительно напоминающая выделенную А. Салэ (Salée, 1910) стадию "vermicularis", самую юную в онтогенезе *Caninia comucopiae* Michelin и характеризующуюся длинной главной септой и утолщением прочих септ. Влияние этой стадии мы наблюдаем и в онтогенезе *Uralinia* и *Siphonophyllia* и уже более приглушенно в онтогенезе дальних членов филогенетического ряда.

Среди позднедевонских ругоз в качестве возможных предков циатопсид (и более дальних - уралинид) следует, очевидно, обратить внимание на представителей рода *Tabulophyllum* Fenton et Fenton. На близость строения скелетных образований *Tabulophyllum* и *Siphonophyllia* указывала Т.А. Добролюбова (Добролюбова и др., 1966), предполагая происхождение *Siphonophyllia* от *Tabulophyllum*. Учитывая наличие в онтогенезе сифонофиллий "кейзерлингофил-

Рис. 2. Филогенетическая схема семейства Uraliniidae

А - Cyathopsidae (*Caninophyllum*), Б - *Kakwiphyllum*, В - *Siphonophyllia*, Г - *Keyserlingophyllum*, Д - *Uralinia*, Е - *Pseudouralinia*, Ж - *Neomicroplasma*, З - *Liardiphyllum*, И - Uraliniidae gen. A.



лоидных" стадий и даже стадий, несколько напоминающих "vermicularis", следует, очевидно, отказать от высказанной Т.А. Добролюбовой точки зрения, но предположить происхождение циатопсид от табулофиллоидных кораллов путем редукции лонсдалеидного диссепиментариума. Тогда близость структурного плана *Tabulophyllum* и *Siphonophyllia* объясняется возвращением в ходе эволюции к некоторым структурам, уже существовавшим у предковых форм. В противном случае очень трудно представить случайность в проявлении подобного рода сходства в строении и септального аппарата, и зоны днищ, и диссепиментариума.

Такие явления как гигантизм, редукция септальных образований, внутриващечное почкование и отслоение диссепиментариума, часто встречающиеся у представителей уралинид, довольно подробно рассматривались нами ранее (Онопrienko, 1976). Интерпретировались они как признаки, подтверждающие представления об уралинидах как примере "эволюционного тупика". Как известно, последние стадии существования таких групп сопровождаются появлением аномальных структур и гигантизмом.

Полагая, что повторное рассмотрение этих явлений излишне, перейдем к рассмотрению структуры, представляющей несомненный интерес. Речь пойдет о появлении у представителей родов *Liardiphyllum* и Uraliniidae gen. A (характеризующихся наибольшей редукцией септ в ходе онтогенеза) вторичных септальных образований в центральной зоне коралла на самых поздних стадиях онтогенеза. Эти септальные образования занимают пространство неправильной формы в центре коралла и связаны с первичными септами через (общую) главную септу.

В уже упоминаемой работе нами было высказано предположение о том, что подобные структуры могли возникнуть в результате внутриващечного почкования (часто отмечающегося у уралинид), приводящего не к индивидуализации дочернего кораллита, а к вовлечению его в онтогенез материнской особи. В некоторой степени это подтверждается относительной обособленностью этих структур, отсутствием связи с периферическими элементами скелета и проявлением на самых последних стадиях развития. Тем не менее документального подтверждения существования подобного рода процесса мы не имеем. Не было упоминаний о нем и в литературе по ископаемым и современным кораллам.

В коллекции уралинид, собранной в ходе полевых исследований сезона 1976 г. в турнейских отложениях Омолонского массива (бассейн р. Моланджи, руч. Перевальный), был обнаружен обломок крупного экземпляра *Neomicroplasma* sp., изучение которого подтвердило высказанные предположения о возможности процесса вовлечения дочерней особи в онтогенез материнской.

На табл. XVI приведены фотоизображения серии последовательных поперечных срезов *Neomicroplasma* sp. (снизу вверх):

Фиг. 1. Зрелая стадия одиночного коралла *Neomicroplasma* sp. Поперечное сечение у основания чашки.

Фиг. 2. Следующее сечение проведено через чашку коралла, окруженную кольцом диссепиментов. В центральной зоне скелетные образования не развиты.

Фиг. 3. В области главных секстантов появляется удлиненная почка суб-прямоугольных очертаний. Внутреннее строение неразлично из-за сильного окремнения.

Фиг. 4. Почка увеличивается и становится субтреугольной в поперечном сечении. В главных секстантах ее появляются тонкие извилистые септы. Скелетные образования материнской особи представлены несколькими рядами диссепиментов.

Фиг. 5, 6. Почка приобретает округло-угловатые очертания. Септы только в главных секстантах, они клиновидны, равной длины. Главная септа незначительно длиннее всех остальных. Происходит дальнейшее уменьшение элементов диссепиментариума материнской особи (чувствуется близость верхнего края чашки).

Фиг. 7. Наблюдается "растягивание" почки в главной плоскости, особенно в сторону противоположных секстантов. Исчезает внешняя стенка и диссепиментариум материнской особи на протяжении 17 мм в противоположных секстантах.

Напрашивается естественный вывод - материнский организм погиб, развивается лишь дочерняя особь. Однако уже на следующих сечениях:

а) наблюдается слияние скелетных элементов почки и сохранившихся элементов диссепиментариума материнской особи. Происходит быстрое заполнение пространства внутри чашки материнского коралла (фиг. 8, 9);

б) исчезают последние следы различия материнской и дочерней особи. Регенерируется структурный план строения *Neomicroplasma* sp., близкий изображенному на фиг. 1 (фиг. 10).

Все сечения проводились через 5-7 мм, поэтому возможность пропуска каких-либо важных перестроек минимальна. Очевидно, в основе этого явления, как уже это отмечалось нами ранее (Оноприенко, 1976), лежит стремление к регенерации септальных образований, играющих чрезвычайно важную роль в процессах жизнедеятельности кишечнополостных и редуцированных в ходе филогенетического развития уралинид.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Добролюбова Т.А., Кабяхович Н.В., Сяютин Т.А. Кораллы нижнего карбона Кузнецкой котловины. Труды ПИН АН СССР, т. 111. М.: Наука, 1966. 214 с.
- Ивановский А.Б. Этюды о раннекаменноугольных ругозах. М.: Наука, 1967, 92 с.
- Оноприенко Ю.И. Некоторые вопросы морфологии, систематики и эволюции уралинид. - Труды Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, т. 38 (141), 1976, с. 5-10.
- Salée A. Contribution à l'étude des Polypiers du calcaire carbonifère de la Belgique. Le genre *Caninia*. - Nouv. mém. Soc. Belg. géol., paléontol., Hydrol., 1910, 3. 62 p.
- Vaughan A. The palaeontological sequence in the Carboniferous limestone of the Bristol Area. - Quart. J. Geol. Soc. London, 1905, 61, p. 181-307.

УДК 563.6:551.735

Т.А. Козырева

### ОБ ЭВОЛЮЦИИ КОЛОНИАЛЬНЫХ СРЕДНЕКАМЕННОУГОЛЬНЫХ КОРАЛЛОВ

Характер эволюции среднекаменноугольных ругоз рассматривался одновременно с описанием фауны на территории Московской синеклизы (Добролюбова 1935), Донецкого бассейна (Фомичев, 1953) и Японии (Minato, 1955; Minato, Kato, 1965, 1974). Проведенные исследования позволили наметить общие черты изменения некоторых генетически родственных групп в пределах небольших районов их обитания и, учитывая неравномерность распределения ругоз в разрезе, в течение сравнительно малого промежутка времени.

На основании литературных данных и собственных исследований наиболее древних представителей среднекаменноугольных ругоз автором изучены закономерности эволюции наиболее распространенных колониальных ругоз в течение среднекаменноугольной эпохи.

Для комплекса колониальных кораллов этого периода характерно прежде всего обилие массивных ругоз с плоскими днищами, пресепиментариумом и столбиком – сем. *Petalaxidae* Fom. Известно три рода – *Petalaxis* Milne-Edw. et H., *Cystolonsdaleia* Fom., *Hillia* de Groot. Наиболее древние представители *Petalaxidae* обнаружены (Козырева, 1974) в башкирском ярусе юга Воронежской антеклизы: *Petalaxis exilis* Kosygeva, *P. confertus* Kosygeva, *P. persubtilis* Kosygeva, *P. korkhovaе* Kosygeva, *P. mirus* Kosygeva, *P. evidens* Kosygeva, *P. immanis* Kosygeva, *Cystolonsdaleia vassiljukae* Kosygeva. Имеются *Petalaxis* и на Урале.

За рубежом башкирские однообразные виды *Petalaxis* известны в Японии и на Аляске.

Существует преемственность в развитии *Petalaxidae* юга Воронежской антеклизы и московских кораллов Московской синеклизы (*P. stylaxis*, *P. vesiculosa*, *P. flexuosa*). Внезапное появление *Petalaxis* в московском веке на территории Московской синеклизы и быстрое исчезновение этих ругоз в результате регрессии в конце башкирского века на юге Воронежской антеклизы подтверждает возможность северного пути миграции последних. Этот факт весьма ценен для изучения эволюции петалаксид Русской платформы на протяжении двух веков – башкирского и московского.

Московские виды *Petalaxidae* в обилии встречены в Донбассе (*P. maccoyana* Milne-Edw. et H., *P. vesiculosa* (Dobr.), *P. mohikana* Fom., *Cystolonsdaleia lutugini* Fom., *C. portlocki* (Bronn), в Канадском Арктическом архипелаге, реже на Урале (*P. stylaxis* (Trt.), Памире (*P. maccoyana* Milne-Edw. et H.), в Югославии (*P. vesiculosa* (Dobr.) и Японии. Имеются общие виды: *P. maccoyana* Milne-Edw. et H., *P. stylaxis* (Trt.), *P. vesiculosa* (Dobr.). Близкий генетически род *Hillia* с вогнутыми днищами характерен для аналогов московского яруса Испании (*H. celadensis* de Groot, *H. sexangula* de Groot, *H. orboensis* de Groot, *H. wagneri* de Groot, *H. parapertuensis* de Groot, *H. intermedia* de Groot, *H. cantabrica* de Groot, а также *Cystolonsdaleia? portlocki densiconus* de Groot). Появление петалаксид характерно для низов башкирского яруса, верхняя граница московия отмечена полным их вымиранием. Граница башкирского и московского ярусов обозначена новыми морфологическими признаками *Petalaxis* – узким пресепиментариумом, неполными днищами (рис. 1, 2).

Сем. *Lonsdaleiastraeidae* Dobr. и *Cystophoridae* Fom. характеризуются отсутствием стенок. В составе *Lonsdaleiastraeidae* известны среднекаменноугольные роды: *Lonsdaleiastraea* Gerth, *Arachnastraea* Yabe et Hayasaka, в составе *Cystophoridae* – *Cystophora* Yabe et Hayasaka, *Ivanovia* Dobr. Первые малочисленные *Cystophora* появляются в мелекесском горизонте Донбасса. Несмотря на раннее появление астреевидных колоний, расцвета они достигли лишь в позднемосковское время, известны в позднем карбоне и перми.

Для стратотипа московского яруса (в Московской синеклизе) характерны: *Cystophora freieslebeni* (Stuck.), *Arachnastraea molli* (Stuck.); реже встречаются: *Cystophora humboldti* (Stuck.), *C. expansa* Dobr., *C. densivesiculosa* Dobr., *C. bella* Dobr. Все виды отмечены из верхнемосковских отложений.

Разнообразен комплекс астреевидных кораллов в Донбассе: *Ivanovia podolskiensis* Dobr., *I. aster* Fom., *I. occidentalis* Fom., *I. sp. 1* Fom., *Lonsdaleiastraea? kumpani* Fom., *Cystophora sparsa* Fom., *C. humboldti* (Stuck.), *C. nadeini* Fom., *Arachnastraea molli* (Stuck.). В верхнемосковских отложениях Испании описана *Ivanovia freieslebeni* (Stuck.).

Темпы эволюции колониальных ругоз в среднем карбоне по сравнению с другими группами ругоз были более быстрыми. Наибольшая изменчивость, ведущая к образованию новых семейств, родов и видов, наблюдается у *Petalaxidae* Fom., *Cystophoridae* Fom., *Lonsdaleiastraeidae* Dobr., а также у *Durhaminidae* Minato et Kato и *Geyerophyllidae* Minato. В пределах Русской платформы

Отдел	Ярус		Пресепимен-тарциум	Днища	Осевые днища	Осевая зона	Столбик				
	Московский	Подъярус									
Средний	Башкирский	Верхн.	узкий	Неполные горизонтальные, вогнутые	Диссепиментообразные	Услобненная	Утолщен часто				
		Нижн.									
	Московский	Верхн.						Широкий	Полные преобладают	Простая	Пластинчатый редко
		Нижн.									
Нижний											

Рис. 1. Схема предполагаемых родственных связей среднекаменноугольных колониальных массивных и астреевидных ругоз

1 – *Lonsdalei similis* Dobr., 2 – *Petalaxis persubtilis* Kos., 3 – *P. evidens* Kos., 4 – *P. vesiculosa* Kos., 5 – *P. maccoyanum* M.-Edw. et H., 6 – *P. mohikana* Fom., 7 – *Hillia santaemariae* Groot, 8 – *H. intermedia* Groot, 9 – *Cystolonsdaleia vassiljukae* Kos., 10 – *C. lutugini* Fom., 11 – *C. portlocki* (Dobr.), 12 – *Thysanophyllum tenuiforme* Kos., 13 – *Cystophora sparsa* Fom., 14 – *Ivanovia podolskiensis* Dobr., 15 – *Cystophora nedeini* Fom., 16 – *Ivanovia aster* Fom., 17 – *Lonsdaleiastraea? kumpani* Fom., 18 – *L. sp.*, 19 – *Lonsdaleia wentzeleformis* Kos., 20 – *Protowentzelella sp.*, 21 – *Wentzelella sp.*

Отдел	Ярус		Сумма осевых, периаксиальных и периферических днищ	Клинодиссепименты	
	Московский	Подъярус			
Средний	Башкирский	Верхн.	Значительно преобладает над широкими днищами	Имеются	
		Нижн.			
	Московский	Верхн.			Нечетко преобладает над широкими днищами
		Нижн.			
Нижний			Меньше или равна широким днищам	Нет	

Рис. 2. Схема предполагаемых родственных связей среднекаменноугольных колониальных ветвистых ругоз

1 – *Lithostrotion bugulmensis* Alt., 2 – *Diphyphyllum*  $\beta$ , 3 – *Protodurhamina strelzoukensis* Kos., 4 – "*Fischerina*" *stuckenbergi* Dobr., 5 – *Corwenia symmetrica* Dobr., 6 – *Opiphyllum fomitchevi* Kos., 7 – *Donophyllum reticulatum* Fom., 8 – *Fomitcheviella stuckenbergi* Fed., 9 – *Lytvophyllum dobrolyubovae* Vass., 10 – *Darwasophyllum irregulare* Pyzh.

автором прослежена постепенность изменения отдельных морфологических элементов их скелета в среднекаменноугольном периоде. Помимо наличия промежуточных форм, в процессе филогенеза ругоз для выявления их родственных связей принимаются во внимание сходство строения кораллитов близких групп на ранней стадии развития, явления конвергенции и параллелизма в развитии, а также геохронология.

Изучение ранних стадий развития позднесерпуховских примитивных массивных ругоз рода *Lonsdaleia* (сем. *Lonsdaleiidae* Chapman) и раннебашкирских *Petalaxis* (сем. *Petalaxidae* Fom.; группа *P. similis* Dobr. – *P. persubtilis* Kosyeva) показало, что морфологическое строение кораллитов почти одинаково. На границе ранне- и среднекаменноугольных периодов наибольшие изменения претерпевали осевые днища: вместо правильной их формы, *cone in cone*, у *Lonsdaleia* к началу башкирского века появились неправильные, пузыреобразные. При дальнейшей эволюции этого рода осевая зона упрощается до полного исчезновения (род *Thysanophyllum* Nich. et Thoms.), или редуцируются радиальные пластинки и осевые днища – образуется сем. *Petalaxidae*. Развитие последнего дало две параллельные ветви: а) массивные кораллы со столбиком и постепенно сужающимся пресепиментариумом и усложняющимися – от полных к неполным – плоскими и вогнутыми днищами (роды *Petalaxis* и *Hillia*); б) массивные ругозы с постепенным сужением пресепиментариума, усложнением днищ и осевой зоны (род *Cystolonsdaleia*).

Астреевидные ругозы с исчезающей внешней стенкой (*Cystophoridae*) генетически связаны с башкирскими представителями *Thysanophyllum* (*Th. tenuiforme* Kosyeva). Постепенное усложнение как вертикальных, так и горизонтальных элементов скелета ведет от *Cystophora* к боковой ветви сложностроенных колоний рода *Ivanovia*, а также форм, характерных для верхнего карбона – перми. В эволюции этих ругоз, с усложнением осевых структур и днищ, заметную роль играло удлинение внешних концов септ (*Lonsdaleiastraea*, *Arachnastraea*).

Колонии *Petalaxis* и *Cystolonsdaleia* башкирского века, как и других родов фазы становления новой позднекаменноугольной фауны, иногда не имеют четких видовых признаков (*P. mirus*), а отдельные кораллиты по строению скелета различаются между собой, приобретая признаки разных родов. Это обстоятельство затрудняет определение систематического положения подобных колоний и дает возможность говорить о конвергентном сходстве *Petalaxis* с генетически не связанными с ним такими родами, как *Thysanophyllum*, *Lithostroktionella*, *Sciophyllum*.

Самым важным скелетным элементом, изменяющимся в процессе эволюции, петалаксид, являются днища: у раннебашкирских форм, по появлению которых проводится нижняя граница среднего карбона, днища пологие, полные, и только у некоторых позднебашкирских ругоз (*P. evidens*) – неполные и появляются осевые днища. В процессе филогенеза, протекающего в направлении изменения горизонтальных элементов скелета, также постепенно сужался диссепиментариум.

Помимо *Thysanophyllum* и *Petalaxis*, от рода *Lonsdaleia* в среднем карбоне обособились виды рода *Protowentzelella* с хорошо развитыми септами, достигающими внешней стенки. Древние – и пока единственные – их представители найдены в башкирском ярусе Новой Земли. Сравнение морфологических особенностей последнего рода и *Lonsdaleia*, характера стенок, септ и осевой структуры показало большое сходство этих ругоз. Несмотря на единичные находки протовентцелелл в среднем карбоне, они важны для развития позднепалеозойских ругоз, так как явились наиболее вероятными предками вентцелелл, характерных для позднего карбона и перми.

В московском веке развитие массивных и астреевидных ругоз при эволюционном преобразовании цистифорид и петалаксид явилось наиболее существенным шагом в развитии ругоз среднего карбона. Изменения этой быстро эволюционирующей группы кораллов обеспечили перспективное развитие астреевидных и массивных ругоз с широким расселением. Многие из них являются ко-

нечными в эволюционном ряду, не переходят в поздний карбон и четко определяют верхнюю границу московия. О характере и масштабе эволюции вышеперечисленных родов можно судить из того, что в московском ярусе отмечены в основном все их представители, неизвестные или мало встречаемые в ниже- и вышележащих отложениях.

У колониальных массивных ругоз сем. *Petalaxidae* к началу московского века закрепились следующие коррелятивные признаки: сужение пресепиментариума, усложнение днш (от полных к неполным — плоским и вогнутым), усложнение осевой структуры в связи с развитием диссепиментообразных осевых днш. Отсутствие внешней стенки у астреевидных ругоз наряду с усложнением осевой структуры, углублением днш и удлинением внешних концов септ наиболее характерны для позднемосковского века.

Первое появление в башкирском ярусе ветвистых кораллов сем. *Durhaminidae* *Minato* также явилось важной вехой в эволюции ругоз. Сводная работа М. Минато и М. Като (*Minato et Kato, 1965*), посвященная дураминидам, обобщает все известные материалы и литературные данные. В последнее время автор (Козырева, 1973, 1978) установила новые роды этого семейства, являющиеся наиболее древними представителями *Durhaminidae* из башкирского яруса южного склона Воронежской антеклизы. Кроме этого региона, древние единичные колониальные дураминиды из башкирского яруса известны на Урале, Японских островах, возможно, в Средней Азии, на Аляске и Новой Земле.

Изменчивость башкирских дураминид весьма значительна: непостоянна структура центральной зоны, изменяется форма днш — от простых полных трапециевидных до сложных с развитыми клинотабеллами вблизи диссепиментариума. Меняется ширина зоны диссепиментов, толщина септ, степень развития малых септ. Кроме того, отмечены (*Opiphyllum fomitchevi* Kozyreva) редкие рудиментарные септы третьего порядка. Новые морфологические признаки, в московии обеспечившие прогрессивное развитие, нечеткие и неустойчивые, — и дураминиды из башкирского века, по сравнению с московскими формами, имеют более упрощенный скелет со значительной внутривидовой изменчивостью.

Ранние представители древнейших дураминид имеют более простые днша и сходны с генетически близкими с ними ругозами — предками из раннекаменноугольных литостроционид. Молодые стадии роста *Protodurhamina strelzovskensis* Kozyreva близки поздним *Lithostrotion* (Козырева, 1978), а *Opiphyllum fomitchevi* Kozyreva имеют сходство (Козырева, 1973) с представителями *Diphyphyllum* с сильновыпуклыми дншами в центре, опирающимися друг на друга, и подзоной мелких наружных днш, не связанных с первыми. Последний тип, генетически связанный с *Opiphyllum*, появился поздно, а именно в верхах зоны D ( $D_2 - D_3$ ) Англо-Бельгийского бассейна. Вероятно, частично относятся к дураминидам кораллы, описанные из среднего карбона под названиями раннекаменноугольных ругоз ("*Lithostrotion*", "*Diphyphyllum*", "*Corwenia*"), а также кораллы, отнесенные авторами к другим семействам (*Donophyllum* Fom). Род *Fomitcheviella* Fed., встреченный в московских отложениях почти всех регионов — в Донбассе, на Урале, Памире, Шпицбергене и Канадском Арктическом архипелаге — также генетически близок дураминидам.

Род *Donophyllum* с усложненной осевой структурой появляется в башкирских известняках Новой Земли, но характерен только для московских отложений Испании (*D. reticulatum* Fom., *D. trimorphum* Groot), Альпийской зоны (*Lithostrotion? carpaticum* Her.), Донбасса (*D. reticulatum* Fom., *D. diphyphylloides* Fom., *D. intermedium* Fom., *D. duvanense* Fom.).

Колониальные "*Corwenia*", описанные под разными родовыми названиями, появляются в башкирском ярусе Средней Азии, Урала, Новой Земли, Аляски, но типичны для верхнемосковских отложений Донбасса ("*Dibunophylloides* longiseptata Fom.", "*D.* *symmetrica* (Dobr.)), Испании ("*Corwenia* *symmetrica* (Dobr.)", "*C.* *tantabrica* de Groot", "*C.* *longiseptata* Fom.). Близки морфологически "*Corwenia*" Урала.

В верхнемосковских отложениях Подмосковья описаны эти же виды — "*Synthoclisia*" *symmetrica* Dobr., "*C. myatshkovensis* Dobr., в нижнемосковских — "*C. symmetrica* Dobr.

Рассмотрение уровня развития позднесерпуховских и раннебашкирских *Lithostrotion*, древнейших дураминид из башкирского яруса, а также их потомков из московского яруса позволяет выявить предковые формы и уточнить филогенетические связи между отдельными их представителями.

Башкирские дураминиды являются примером формирования фауны с отбором наиболее прогрессивных целесообразных корреляций при чрезвычайной индивидуальной изменчивости кораллов. Начало формирования новой фауны ветвистых ругоз с изменением наследственной организации обусловило у башкирских форм расплывчатость диагностических признаков, как видовых, так и родовых, наличие переходных форм. Установлено, что основное направление в эволюции этих ветвистых кораллов, которое придало среднекаменноугольным и, в частности, московским ругозам новый облик, связано с усложнением днищ. Если в раннем карбоне среди *Lithostrotionidae* были распространены формы с преобладанием полных или неполных днищ и сумма осевых, периаксиальных и периферических днищ равнялась или была менее широких днищ, то у семейства *Durhaminidae*, пришедшего на смену *Lithostrotionidae*, эта сумма значительно превышает широкие днища. Для дураминид типично развитие клинотабелл (рис. 2). Четкое морфологическое выражение и стойкое закрепление преобладания над широкими днищами суммы осевых, периаксиальных и периферических днищ, а также постоянного наличия клинотабелл наблюдаются у дураминид с начала московского века.

Семейство *Geyerophyllidae* Minato появилось в намуре Японии и существовало до ранней перми (Minato and Kato, 1975). В Средней Азии в верхнебашкирских-московских слоях отмечен (Пыжьянов, 1964) род *Darwasophyllum* Ruzh., встреченный в башкирском ярусе Урала, в намуре Японии и являющийся наиболее древним из гейерофиллид. Для московского яруса представители этого рода являются характерными и не переходят в верхний карбон. Вероятным предком древних гейерофиллид считается морфологически и генетически близкий род *Lytvophyllum* Dobr., наиболее характерный для башкирского яруса Донбасса, юга Воронежской антеклизы, Урала, возможно, Японии (Василюк, 1975).

Большинство видов *Lytvophyllum*, как и других башкирских кораллов, обещавших перспективное развитие ругоз, характеризуется сильно выраженной изменчивостью и непостоянством скелета — осевой зоны, периферической зоны, столбика и днищ. При этом, как и для башкирских колоний других семейств, характерен сравнительно примитивный облик кораллитов.

Направление филогенетических изменений в московском веке в сторону усложнения всех элементов скелета привело к прогрессивному развитию гейерофиллид с характерным типом диффузо-трабекулярных септ, днищ и осевой структурой, которая возникает в виде вздутого столбика, по мере развития становящегося зазубренным. Новый тип днищ у этого семейства — поперечные с клинотабулами.

Появляются ругозы (*Huangia*) с септами трех порядков, с клинотабулами — признаки семейства *Waagenophyllidae* Minato.

У представителей семейства *Pseudopavonidae* (Minato, Kato, 1974) (подсемейство *Taisyakuphyllinae*), распространенных только в московском ярусе Японии, развиты септы третьего и более высоких циклов. В башкирском веке ругозы с зачаточными септами третьего порядка встречаются эпизодично (*Opiphyllum* Kosygeva) на юге Воронежской антеклизы и на Урале; редки формы с клинодиссепиментами (*Protodurhamina* Kosygeva).

В москвии появляются ветвистые ругозы с фоссулой, не встречаемой ранее ("*Fisherina*"-*Heintzella* Fed.).

Таким образом, в эволюционном плане четкий рубеж в начале башкирского века обозначен появлением новых родов и видов с несложным и весьма непостоянным скелетом. Граница московского яруса характеризуется прежде все-

го прочным закреплением признаков довольно высокого ранга с одновременным усложнением морфологического строения кораллов.

Существенная перестройка кораллов на протяжении среднего карбона с повышением их жизнедеятельности относится к прогрессивной эволюции — ароморфозу. Значительное обновление фауны ругоз продолжалось и в первой половине позднего карбона.

В московии ясно обозначена фаза собственно адаптивной радиации кораллов. Она характеризуется пышным расцветом одиночных и особенно колониальных ругоз, следует за фазой становления среднекаменноугольной фауны, обозначенной в башкирское время, и является составной частью крупного этапа эволюции позднепалеозойских кораллов.

Сложное морфологическое строение, большое количество слепых филетических ветвей, наряду с этим максимальный расцвет ругоз, отмечаемый после молодой башкирской палеоэкосистемы, все это свидетельствует о ее зрелости в московском веке. Московская фаза прогресса эволюции ругоз с резким увеличением числа их систематических единиц и отдельных индивидов к концу позднего карбона сменилась регрессом, обозначенным вымиранием многих средне- и позднекаменноугольных кораллов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Василюк Н.П. Коралловая фауна башкирского яруса. — В кн.: Древние Cnidaria. Новосибирск: Наука, 1975, т. 2, с. 186–194.
- Добролюбова Т.А. Колониальные кораллы *Rugosa* среднего карбона Подмосковского бассейна. — Труды Всесоюз. ин-та минеральн. сырья. 1935, вып. 81, 36 с.
- Козырева Т.А. Новый род *Oriphyllum* (*Rugosa*) из башкирского яруса Воронежской антеклизы. — Палеонтол. журн., 1973, 3, с. 129–132.
- Козырева Т.А. Новые кораллы рода *Petalaxis* (*Rugosa*) из башкирского яруса Воронежской антеклизы. — Палеонтол. журн., 1974, 3, с. 23–31.
- Козырева Т.А. Новый каменноугольный род *Protodurhamina* (*Rugosa*) и его роль в филогении дураминид. — Палеонтол. журн., 1978, 1, с. 20–24.
- Пыжьянов И.В. Новый род четырехлучевых кораллов из среднекаменноугольных отложений Дарваза. — Труды УТ СМ ТаджССР. Палеонтол. и биостратигр., 1964, вып. 1, с. 169–174.
- Фомичев В.Д. Кораллы *Rugosa* и стратиграфия средне- и верхнекаменноугольных и пермских отложений Донецкого бассейна. М.: Госгеоллиздат, 1953, с. 3–622.
- Minato M. Japanese carboniferous and Permian corals. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Ser. IV), 1955, 9, N 2, p. 1–202.
- Minato M., Kato M. Durhaminidae (Tetracoral). — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Ser. IV), 1965, 13, N 1, p. 11–86.
- Minato M., Kato M. *Pseudopavonidae*. — В кн.: Древние Cnidaria, Новосибирск: Наука, 1974, т. 1, с. 189–191.
- Minato M., Kato M. *Geyrophyllidae* Minato, 1955. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Ser. IV), 1975, 17, N 1, p. 1–20.

УДК 563.6:551.735

Н. П. Василюк, Т. А. Козырева

### КОРАЛЛЫ МОСКОВСКОГО ВЕКА СРЕДНЕГО КАРБОНА

Остатки кораллов в отложениях верхней части среднего карбона встречаются во многих районах северного полушария — на территории Японии, Вьетнама, Китая, Памира, Казахстана, Донбасса, Югославии, Чехословацких Карпат, Карнийских Альп, Северной Африки, Испании, Московской синеклизы, Приуралья, Урала, Новой Земли, Шпицбергена, Арктического Архипелага, Аляски, мидконтинента и западных штатов США. Описанию их посвящено свыше

100 работ<sup>1</sup>. К сожалению, большинство работ выполнено в тридцатые годы и не отвечает современным требованиям: нет описания и изображений продольных сечений, в то время как характер горизонтальных элементов скелета для систематики позднепалеозойских кораллов имеет первостепенное значение, нет пределов изменчивости форм, нет описания ранних стадий развития, часто не указана точная стратиграфическая привязка. В некоторых современных работах также недооценена роль горизонтальных скелетных элементов. Большинство групп требует основательной ревизии и серьезных исследований по систематике.

Целентераты московского века очень разнообразны и многочисленны и представлены следующими группами:

1. Гидроидные редки. В Московской синеклизе известны палеоаплизины и ликинии, имеются представители гидроидных и сцифоидных в пенсильванских отложениях США.

2. Хететиды обычны. Известно 6 родов и 40 видов хететид, преобладают сферические формы *Chaetetes* и *Boswellia*. В некоторых бассейнах наблюдается массовое нахождение хететид в верхах московского яруса (Урал, Московская синеклиза, Донбасс, Средняя Азия).

3. Табуляты однообразны и малочисленны. Во многих бассейнах табуляты не изучались. Известно 14 родов и 29 видов. Преобладают представители рода *Multithescopora*. Встречаются в небольшом количестве, исключение составляет слой с массовыми *Acasiapora* в верхах деюйма Канзаса.

4. Одиночные ругозы без диссепиментариума. Кораллы такого типа занимали доминирующее положение в башкирском веке, в московском веке они по-прежнему разнообразны (30 родов и 100 видов), но встречаются значительно реже и обычно в тех районах, где отложения московского яруса представлены переслаиванием тонких прослоев мелководных известняков с глинисто-песчаными породами (Донбасс, Северный Китай, мидконтинент США, формация Sierra-Corisa Испании). Среди этой группы преобладают формы с осевыми образованиями, самостоятельными (*Cyathaxonia*) или образованными противоположной септой (*Lophophyllidium*) или, реже, слиянием септ (*Monophyllum*, *Stereolasma*). К концу московского века обособляются виды с хорошо развитым усложненным столбиком (*Agarikophyllum*). Наряду с таким направлением развития существует более слабо выраженная тенденция развития в сторону освобождения центрального пространства, укорачивания септ (*Allothorophyllum*, *Barytichisma*, *Bradyphyllum*). Формы с усиленными первичными септами и с осевой трубкой встречаются редко (*Ufimia*, *Amplexocarinia*).

5. Группа каниноидных ругоз многочисленна, но не разнообразна (около 14 родов и 80 видов). Она является доминирующей в Урало-Арктической провинции. Наиболее заметны представители родов *Caninia* и *Bothrophyllum*. В начале московского века канинии, в основном мелких размеров с рано укорачивающимися септами, в конце московского века в арктических районах появляются крупные формы, становящиеся очень характерными в позднем карбоне. Среди этой группы обильны, особенно в конце среднего карбона, канинофиллумы, формы крупных размеров с длинными септами и кампофиллиды. От рода *Campophyllum* в это время отделились недолговечные *Skolekophyllum* с изогнутыми септами и слабо вогнутыми днищами и *Orygmophyllum* с эксцентричным слиянием септ. Намечаются следующие тенденции развития у кораллов этой группы: а) появление тонких, неясных осевых структур, образованных удлиненной главной септой либо слиянием концов удлиненных септ (*Bothrophyllum*, *Yakovleviella*, *Bothroclisia*, *Caninella*); б) очень значительное утолщение септ (*Pseudotimania*, *Siedleckia*, *Timania*, *Timanophyllum*); в) искривление септ и усложнение периферической зоны вплоть до появления клинодиссепиментов (*Orygmophyllum*, *Caninia ornata* Fom.); г) появление дополнительных образований

<sup>1</sup> В списке литературы указаны обзорные и основные работы по отдельным районам.

на днищах, обычно имеющих вид аркообразных пластин (*Caninophyllum domgeri* Fom., *Caninia nalivkini* Gorsky и др.).

6. Группа кораллов со сложной осевой структурой состоит примерно из 20 родов и 80 видов и характерна в основном для Средиземноморской провинции. К этой группе относятся: а) представители семейства *Geueryophyllidae*, у которых плотный массивный столбик, лонсдалеонидные диссепименты, диффузо-трабекулярные септы, вогнутые днища. Появились гейерофиллиды с начала башкирского века и в московском веке переживали расцвет, встречаясь почти во всех бассейнах (*Amygdalophylloides*, *Axolithophyllum*, *Kionophyllum*, *Carinthiaphyllum*); б) семейство *Koninckocariniidae* с единственным родом *Koninckocarinia*, отличающееся от гейерофиллид очень простой тонкой осевой структурой; в) кораллы, у которых осевая структура имеет вид столбика с появляющимися спорадически усложнениями и приподнятыми к столбику днищами. В поперечном сечении структуры этого типа могут иметь довольно сложный облик, а в продольном виден только столбик ("*Koninckophyllum*", *Neokoninckophyllum*). Кораллы этого типа были очень многочисленны и разнообразны в башкирском веке, в московском веке видообразование несколько сокращается, хотя продолжается усложнение скелетных элементов осевой зоны, днищ и диссепиментариума; г) кораллы со сложной осевой структурой и приподнятыми днищами, часто с неясной формой роста ("*Dibunophyllum*", "*Auloclisia*", "*Clisiophyllum*", *Amandophyllum*, *Sestrophyllum*, *Dibunophylloides*, "*Cyathoclisia*"). Часть из этих форм может быть отнесена к семейству *Durhaminidae*. Развитие кораллов этого типа идет в сторону усложнения осевой структуры, появления осевых диссепиментов, усложнения диссепиментариума и структуры септ.

7. Группа ветвистых колониальных ругоз немногочисленна, однообразна и представлена 10 родами и 30 видами. К этой группе относятся гейерофиллиды (*Darwasophyllum*, *Carinthiaphyllum*, "*Lonsdaleoides*"), ветвистые "*Koninckocarinia*" из Японии, представители эндемичного семейства *Pseudopavonidae*, характеризующегося сложной осевой структурой, лонсдалеонидными диссепиментами, наличием трабекулярных септ, клинотабул и плоских поперечных днищ, а также появлением септ третьего порядка (роды *Hiroshimaphyllum* и *Taisyakuphyllum*); г) сравнительно немногочисленные представители семейства дураминид, известные в основном с Урала и Арктики. Дураминиды появились в конце раннего карбона, медленно развивались в течение среднего и позднего карбона и достигли расцвета в ранней перми. К этому семейству близко примыкает группа кораллов с небольшим диаметром кораллитов, напоминающая морфологически раннекаменноугольных литостроционов и диффуллумов, но отличающаяся от них усложненным непостоянным столбиком и другим соотношением неполных днищ. Неясно и систематическое положение кораллов, описываемых под названиями "*Corwenia*" и *Dibunophylloides*. При ревизии этой группы особо важное значение имеет характер разного типа днищ.

К группе ветвистых ругоз относятся еще крупные ветвистые кампофиллиды (род *Fomitchievella*), которые распространены в основном в Урало-Арктической провинции и переживают расцвет в позднем карбоне.

8. Группа массивных колониальных ругоз является одной из самых распространенных в отложениях московского яруса. Известно около 13 родов и 70 видов.

Особенно характерны для московского века представители семейства *Petalaxidae*, описываемые под названиями *Petalaxis* и *Lithostrotionella*. Род *Petalaxis* возник в самом начале среднего карбона и в башкирском веке встречается редко (Урал, Русская платформа, мидконтинент США, Япония). Московские петалаксы отличаются от башкирских представителей этого рода неполными плоскими днищами и более узким компактным диссепиментариумом. Петалаксы встречаются в московских отложениях почти повсеместно, но в верхнем карбоне не встречены. В раннемосковское время на западе Тетиса, в Испании, существовала боковая ветвь петалаксов — род *Hillia* с вогнутыми днищами. От петалаксов произошли *Cystolonsdaleia*, отличающиеся усложненной осевой структурой, конвергентно сходные с раннекаменноугольными

лонсдалеями. *Cystolonsdaleia* характерны в основном для верхнемосковских отложений (Донбасс, Московская синеклиза, Урал, Казахстан).

Для московского яруса также очень характерны массивные кораллы с исчезающей и полностью исчезнувшей стенкой, представители семейств *Cystophoridae*, *Lonsdaleiastraeidae*, *Pseudopavonidae*. Кораллы этого типа появляются в начале московского века, достигают расцвета в конце его, исчезают в позднем карбоне и вновь появляются в ранней перми. Цистофориды характеризуются слегка опущенными днищами, широким диссепиментариумом, астреевидным или афродидным типом роста, горизонтально расположенными диссепиментами и различной степени сложности осевой структурой. Для близкого *Lonsdaleiastraea* характерна астреевидная форма роста, приподнятые пузыреобразные днища, клинодиссепименты, широкий диссепиментариум из мелких, сильно выпуклых горизонтально расположенных диссепиментов. Представители семейства *Pseudopavonidae* известны только из Японии, среди них есть формы со стенкой (*Ozakiophyllum*) и без стенок (*Pseudopavona*). Развитие этой группы кораллов идет в сторону исчезновения стенки, появления клинодиссепиментов и расширения диссепиментариума, выполаживания диссепиментов, усложнения осевой структуры и углубления днщ.

Анализ комплексов целентерат различных районов позволяет обособить несколько палеозоогеографических провинций: Средиземноморскую с Китайской подпровинцией, Японскую, Урало-Арктическую и Североамериканскую.

Средиземноморская провинция (Испания, Северная Африка, юг Западной Европы, Донбасс, Памир, Казахстан) характеризуется богатым и разнообразным комплексом кораллов (особенно районы Донбасса и Испании). Фауна отсюда проникает в эпиплатформенное море Московской синеклизы и в южные районы Урала. Доминирующими являются массивные колониальные кораллы (*Petalaxis*, *Hillia*, *Cystophora*, *Lonsdaleiastraea*) и одиночные кораллы с усложненной осевой зоной (*Geyeroephyllidae*, *Neokoninckophyllidae* и др.). Одиночные кораллы без диссепиментов разнообразны, но не преобладают количественно. Среди ветвистых колониальных ругоз заметное место занимают роды *Donoophyllum* и *Dibunophylloides*. Максимум развития кораллов приходится на конец московского века.

В Китайской подпровинции (Китай, Вьетнам, внешняя зона Японии?) меньшее распространение имеют колониальные массивные формы, но чаще встречаются каниноидные и конинкофиллоидные одиночные ругозы. В этой подпровинции в московский век появляются представители семейства *Waagenophyllidae* (*Chielasma*, *Huangia*).

Японская провинция характеризуется обилием представителей эндемичного семейства *Pseudopavonidae*, а также гейерофиллид и цистофорид. Много хететид.

В Урало-Арктической провинции (Урал, Московская синеклиза, Новая Земля, Шпицберген, Арктический архипелаг) доминирующими группами являются одиночные ругозы каниноидного и в меньшей мере клизифиллоидного облика (разнообразные *Caninia*, *Bothrophyllum*, *Pseudotimania*, *Siedleckia*, *Campophyllum*, *Neokoninckophyllum*, *Berkhia*). Гейерофиллиды встречаются реже, чем в Средиземноморской провинции. Редки и колониальные ругозы, в основном встречены ветвистые дураминиды, массивные кораллы более обычны в пограничных областях (Южный Урал). Одиночные кораллы без диссепиментов однообразны и малочисленны. В конце московского века в этой провинции появляется группа крупных каниноидных кораллов, получившая дальнейшее развитие в позднем карбоне и перми.

Кораллы Московской синеклизы образуют комплекс, промежуточный между комплексами Средиземноморской и Урало-Арктической провинций. Большинство кораллов этого района — иммигранты из южных областей, особенно интенсивной была иммиграция в мячковское время. Физико-географическая обстановка московского века в Московской синеклизе обусловила доминирующее положение одиночных каниноидных ругоз, преимущественно рода *Bothrophyllum*.

Североамериканская провинция в московский век заметно отличается от всех остальных районов. В связи с географической изоляцией здесь продолжа-

ется развитие раннепенсильванских лофофиллидид, особенно представителей рода *Lophophyllidium*. Из раннепенсильванских конинкофиллоидных форм развились формы со сложной осевой структурой ("*Dibunophyllum*"). Колониальные ругозы отсутствуют, каниноидные кораллы крайне редки.

Несмотря на то, что кораллы благодаря медленным темпам миграции, узкой фациальной приуроченности и значительной пластичности в изменениях скелетных элементов являются малопривлекательной группой для корреляции отложений, в пределах одной провинции сопоставление московских отложений по кораллам вполне возможно, например, сопоставление Донецкого бассейна и Испании.

В биостратиграфическом отношении кораллы в ряде районов позволяют установить нижнюю (Донбасс, Япония, Урал) и верхнюю (Московская синеклиза, Донбасс, Памир, Югославия, Урал, Арктика, Северная Америка) границы московского яруса и расчленить московские отложения на две (Московская синеклиза, Урал, Памир, Япония) или три (Донецкий бассейн, Испания) части.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Васильюк Н.П. Роль кораллов в биостратиграфии карбона Донецкого бассейна. — В кн.: Стратиграфия и биогеография морей и суши каменноугольного периода на территории СССР. Киев: Вища школа, 1975, с. 7-15.
- Горский И.И. Каменноугольные и пермские кораллы Новой Земли. Труды НИИГА, 1951, т. 32, 168 с.
- Дегтярев Д.Д. Фауна кораллов и некоторые вопросы стратиграфии среднего карбона на Урале. — В кн.: Каменноугольные отложения на Урале. Свердловск, 1975, с. 138-149.
- Добролюбова Т.А. Стратиграфическое распределение и эволюция кораллов *Rugosa* среднего и верхнего карбона Подмосковского бассейна. Труды ПИН АН СССР, т. 11, в. 4. М.: Изд-во АН СССР, 1948, 62 с.
- Пыжьян'ов И.В. Комплексы кораллов *Rugosa* каменноугольных и пермских отложений Северного Памира. — В кн.: Ругозы палеозоя СССР. М.: Наука, 1965, с. 73-79.
- Фомичев В.Д. Кораллы *Rugosa* и стратиграфия средне- и верхнекаменноугольных и пермских отложений Донецкого бассейна. М.: Госгеолтехиздат, 1953. 622 с.
- Armstrong A. Pennsylvanian carbonates, paleoecology and Rugose colonial corals, North Flank, Eastern Brooks Range, Arctic Alaska. — Prof. Pap. US Geol. Surv., 1972, 747, 39 p.
- Chi Y.S. Weiningian (Middle Carboniferous) corals of China. — Paleontol. sinica, ser. B, 1931, 12, fasc. 5. 49 p.
- Chi Y.S. Additional fossil corals from the Weiningian Limestones of Hunan, Yunnan and Kwangsi province in SW China. — Paleontol. sinica, ser. B, 1935, 12, fasc. 6. 27 p.
- Cocke J.M. Dissepimental Rugose corals of Upper Pennsylvanian (Missourian) rocks of Kansas. — Univ. Kansas Publ., 1970, N 54. 67 p.
- Fedorowski J. Development and distribution of Carboniferous corals. — Mém. bur. rech. géol. min. Paris, 1977, 89, p. 234-248.
- Forbes C.L., Harland W.B., Huches N.F. Palaeontological evidence for the age of the Carboniferous and Permian rocks of central Vestspitsbergen. — Geol. Mag., 1958, 45, N 6, p. 465-499.
- Fontaine H. Les madreporaires paléozoïques du Viet-Nam du Laos et du Cambodge. — Arch. géol. Viet-Nam, 1961, 5, 276 p.
- Groot G.E. de. Rugose corals from the Carboniferous of Northern Palencia (Spain). — Leidse Geol. meded., 29, 1963, 123 p.
- Heritsch F. Rugose Korallen aus dem Karbon der Cechoslovakischen Karpathen. — Vest. stat. geol. Úst. Ceskoslov. Rept., 1934, 10, N 4, S. 138-154.
- Heritsch F. Korallen der Moskauer-Gshel- und Schwagerinen Stufe der Karnischen Alpen. — Palaeontographica (A), 1936, 83, S. 99-162.
- Heritsch F. *Lithostrotionella stylaxis* Trautsch. aus der arabischen Wüste. — Mitt. naturw. Ver. Steierm., 1937, 74, S. 164-165.
- Jeffords R.M. Pennsylvanian Lophophyllidid corals. — Paleontol. Contribs Univ. Kansas No. 1, 1947. 84 p.
- Kato M.; Minato M. The Rugose coral family Pseudopavonidae. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. IV. 1975, 17, N 1, p. 89-116.
- Kostić-Podgorska V. Distribution and Stratigraphic significance of carboniferous coral

- Fauna of Yugoslavia. — Ann. geol. Pen. Balkan. Beograd, 1964, 31, p. 117–126.
- Lee J., Chen S., Chu S. The Huanglung limestone and its fauna. — Mem. Nat. Res. Inst. Geol. Shanghai, 1930, 9, p. 85–172.
- Minato M. Japanese Palaeozoic corals. — J. Geol. Soc. Japan, 1975, 81, N 2, p. 103–126.
- Minato M., Kato M. Durhaminidae (Tetracoral). — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. IV, 1965, 13, N 1, p. 11–86.
- Minato M., Kato M. Koninkocariinidae Dobroljubovae, 1962 (Rugose coral). — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. IV, 1975a, 17, N 1, p. 23–25.
- Minato M., Kato M. Geyerophyllidae Minato, 1955. — Journ. Fac. Sci. Hokkaido Univ., (IV), 1975b, 17, N 1, p. 1–20, pl. I.
- Minato M., Kato M. Tethys sea corals in the Upper Palaeozoic. — Mém. bur. rech. géol. min. Paris, 1977, 89, p. 228–233.
- Ross C.A., Ross J.P. Pennsylvanian Permian Rugose corals, Glass Mountains, Texas. — J. Paleontol., 1962, 36, N 6, p. 1163–1188.
- Rowett C., Timmer R. Lophophyllidid, Hapsiphyllid and Polycoelid corals of Pennsylvanian age from the east-central Alaska range. — Pacif. Geol., 1973, 6, p. 1–16.

УДК 563.61:551(735+736) (581+235.211)

*И.В. Пыжьянов*

## РУГОЗЫ ВЕРХНЕГО ПАЛЕОЗОЯ АФГАНИСТАНА И ПАМИРА (СТРАТИГРАФИЧЕСКО-ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОБЗОР)

На территории Афганистана и Памира в каменноугольную и пермскую эпохи существовали три крупные области седиментации (северная, центральная и южная), граница между которыми в современной структуре совпадает с линиями краевых разломов, известных в литературе под следующими названиями (Бархатов, 1963; Пыжьянов и др., 1977): Главный Гиндукушский, Акбайтальский (между первой и второй), Бартангский и Карганаусский (между второй и третьей). В первую область входят тектонические зоны Северного Памира, Северо-Западного Афганистана, во вторую Среднего Афганистана и Центрального Памира<sup>1</sup>, в третью Центрального и Восточного Афганистана и Южного Памира. Северная область по характеру разрезов в верхнем палеозое была типичной геосинклиналью, в то время как в Центральной и Южной областях существовали еще с венда платформенные и субплатформенные условия осадконакопления. Следует отметить, что субплатформенный режим осадконакопления (Пыжьянов, 1971; Пыжьянов и др., 1977) в венд-девонское время охватывал обширную территорию, включавшую всю площадь современного Афганистана и смежные районы Пакистана, Ирана, а также Памир, Южно-Таджикскую депрессию и Южный Тянь-Шань. Эту область древнего венд-девонского осадконакопления мы называем Афгано-Памирской плитой.

В начале карбона северная часть ее (Южный Тянь-Шань, Афгано-Таджикская депрессия, Северный Памир, Северный и Северо-Западный Афганистан) начинает испытывать быстрое погружение, сопровождаемое подводными излияниями лав кислого, среднего и основного состава и последующим накоплением флишевых и карбонатных осадков геосинклинального типа общей мощностью от 9000 до 15 000 метров.

В Центральной области в условиях неглубокого морского бассейна с медленно прогибающимся дном накапливались в основном карбонатные осадки мощностью до 800 метров, а в Южной сравнительно мощные (1500–3000 м) терригенные и карбонатные отложения. Ругозы были одной из широко распро-

<sup>1</sup> В Средний Афганистан мы включаем только подзоны Кафтар-Хон, Хафткала, Шива; в Центральный Памир: Ванчскую и Акбайтальскую; остальные относим к Центральному Афганистану и Южному Памиру. В Центральном Памире карбон и пермь сохранились только в Акбайтальской подзоне.

страненных групп древних организмов, населявших морские бассейны рассматриваемых в статье областей Памиро-Афганской плиты. Значительное площадное расселение ругоз, приуроченность к определенным частям разреза каменноугольных и пермских отложений, сравнительно частая встречаемость и удовлетворительная сохранность позволили использовать их при составлении стратегических схем (Пыжьянов, 1964, 1971, 1974; Пыжьянов, Сонин, 1977; Пыжьянов и др., 1978) и при построении ряда палеогеографических карт Памира.

## СЕВЕРНАЯ ОБЛАСТЬ

На территории этой области к настоящему времени известно четырнадцать комплексов ругоз. Первые три из них: позднетурнейский, средне- и поздне-визейский и серпуховский характеризуют карбонатные толщи в составе мощной (1500–5000 м) спилит-кератофировой и терригенной формации, четвертый, пятый и шестой – маломощную (500–800 м) карбонатную формацию среднего и верхнего карбона; остальные восемь комплексов приурочены к карбонатным и терригенным породам мощных (до 5000 м) карбонатных, терригенных и флишидных формаций перми.

Первый, позднетурнейский, комплекс описан на Северном Памире и в Северо-Западном Афганистане (Карапетов и др., 1973; Пыжьянов, 1964), где представлен многочисленным и сравнительно однообразным сообществом мелких одиночных ругоз: *Caninia cornucopiae* Mich., *Siphonophyllia cylindrica* (Scul.) *Campophyllum caninoides* Sibly, *Sychnoclasma konincki* (Edw. et H.), *Zaphrentites delanouei* (Edw. et H.), *Cyathoclisia multiseptatum* Gorsky, *Keyserlingophyllum* sp., *Lophophyllum* sp., встречающихся в темных слоистых и светлых рифогенных известняках низов (50–300 м) девлоханской и хырсаринской свит Северного Памира и в глинистых органогенных известняках толщи Джаре-Гау (200 м) серии Сиах-Сант Северо-Западного Афганистана.

Второй, средне- и поздневизейский, комплекс Северной области наиболее разнообразен в рифогенных светлых известняках верхов хырсаринской свиты Северного Памира и свиты Доши Северного Афганистана, где установлены *Lithostrotion junceum junceum* (Flem.), *L. junceum tenuicolumellata* Dobrol., *L. irregulare* Phill., *L. volkovaе darwasica* Pyzhjanov, *L. caespitosum* Mart., *L. scoticum* Hill, *L. affine* (Flem.), *L. basaltiforme* (Phil.), *L. portlocki darwasica* Pyzhjanov, *L. irregulare* Phill., *L. caespitosum* Mart., *L. scoticum* Hill, *L. affine* (Flem.), *L. basaltiforme* (Phill.), *L. volkovaе darwasica* Pyzhjanov, *L. portlocki hingoui* Pyzhjanov, *Diphyphyllum vermiculare* Stuck., *D. platiforme* Yü, *D. gracile* McCoy, *D. latiseptatum* McCoy, *Aulina carinata* Yü, *Lonsdaleia multiseptata asiatica* Pyzhjanov, *Dibunophyllum turbinatum* McCoy, *D. derbiensis darwasica* Pyzhjanov, *Aulophyllum* sp. nov., *Gangatophyllum kumpani* Vass., *G. latum* Gorsky, *Clisiophyllum triangulatum* Yü, *Amygdalophyllum inopinatum* Ether., *Caninia* sp. Одновременно с ними глинистые черные известняки верхов девлоханской свиты (Северный Памир), свит Омир-Омад, Шекари (Сев. Афганистан), грубослоистые серые известняки низов терригенной толщи Чешти-Шериф (1000–3500 м) серии Сиах-Санг (Сев.-Зап. Афганистан) содержат несколько обедненный в видовом, но сходный по родовому составу комплекс ругоз на исключением некоторых видов китайских и европейских родов: *Kueichophyllum sinense* Yü, *Yuanophyllum* ex gr. *kansuense* Yü, *Y. ex gr. kitakamiense* Yü, *Zaphrentites ennikilleni* (Edw. et Haime).

Третий, серпуховский, комплекс Северной области обнаружен только на Сев. Памире в обломочных светлых известняках среди туфов и туфобрекчий ушхарвской свиты (2000 м), где и представлен *Lonsdaleia pachyteca* Pyzhjanov, *L. cf. crassigemata* Dobr., *L. cf. elegans* Dobr., *L. ex gr. tenuicolumnata* Dobr., *Carcinophyllum septentrionale* Gorsky, *Gangatophyllum* sp., *Bothrophyllum* sp., в целом имеющими, за исключением *Bothrophyllum* и *Lonsdaleia*, еще визейский облик.

Четвертый, позднебашкирский-раннемосковский, комплекс Северной области представлен колониальными и одиночными ругозами, среди которых на Сев. Памире в известняках воэгинской свиты установлены *Darwasophyllum irregulare* Pyzhjanov, *D. irregulare compacta* Pyzhjanov, *Petalaxis* ex gr. *monocyclicus* (Groot), *P.* ex gr. *celadensis* (Groot), *Cyclolonsdaleia portlocki* (Dobr.), *Thysanophyllum* ex gr. *trimorphum* (Groot), *Kionophyllum darwasicum* Pyzhjanov, *Caninophyllum dobrolubovae* Pyzhjanov, *Bradyphyllum* ex gr. *camyschense* Fom., *Lophophyllidium* sp. В Северном Афганистане из этого комплекса известен лишь *D. irregulare*, найденный, так же как и в указанном районе, в терригенно-карбонатных отложениях.

Пятый, позднемосковский, комплекс состоит в основном из одиночных каниноидных, реже колониальных ругоз, среди которых на Северном Памире (Пыжьбянов, 1965) в темных и серых глинистых известняках и сланцах (100-150 м) установлены *Caninia ornata* Fom., *C. nosovi* Fom., *C. lissitzini* (Fom.), *C. darvasica* Pyzhjanov, *Caninophyllum gurovi* Fom., *C. gracilis* Pyzhjanov, *Bothroclisia stepanovi* Fom. subsp. nov., *B. gracilis* Pyzhjanov, *Petalaxis maccoyana maccoyana* Edw. et H., *P. maccoyana multiseptata* Fom., *P. maccoyana belinskensis* Fom., *Stuckenbergia stuckenbergi* Fom., *S. hingoui* Pyzhjanov, *Bothrophyllum pseudoconicum* Dobr., *Yuanophylloides* ex gr. *gorskyi* Fom., *Lophophyllum intermedium* Fom., *Bradyphyllum* ex gr. *camyschense* Fom. В Северо-Западном Афганистане кораллы этого комплекса неизвестны, а в Северном Афганистане встречаются очень редко и представлены в слоистых известняках средней части свиты Вальджан немногочисленными *Petalaxis maccoyana multiseptata* Fom.

Шестой, гжелский, комплекс Северной области наиболее развит на Северном Памире в маломощных (100-150 м) слоистых известняках и глинисто-известковистых сланцах, где представлен более разнообразными каниноидными и одиночными клизофиллоидными кораллами: *Caninia shechunovi* Fom., *C. nosovi* Fom., *C. ruprechtii* Stuck., *Caninophyllum vosginicum* Pyzhjanov, *C. domheri* Fom., *C. gurovi* Fom., *Orygmophyllum concentricum* Pyzhjanov, *Bothroclisia stepanovi* lata Fom., *B. tschernyschevi carcinophylloides* Pyzhjanov, *B. gigantea* Pyzhjanov, *Gschelia rouillieri* Stuck., *Timanophyllum* sp. В Северном и Северо-Западном Афганистане этот комплекс развит в известняках верхов свиты Вальджан и Санге-Зард (400-500 м) и представлен редкими каниниями, а также *Lophophyllidium* sp., "*Stuckenbergia*" *nikitini* (Stuck.), *Bothrophyllum* sp.

Седьмой и восьмой комплексы ругоз Северной области приурочены соответственно к разновозрастным карбонатным и терригенным породам себисурхской и хориджской свит (Сев. Памир) толщ Сурхоб, Намакаб (Сев. Афганистан), относимым к карачатырскому ярусу (Миклухо-Маклай, 1963; Пыжьбянов, Власов, 1970). Седьмой комплекс состоит из *Caninia mapingense* Lee et Yü, *C. frederiksi* Heritsch, *C. leei* Pyzhjanov, *C. pachyseptata* Pyzhjanov, *C. edelsteini* Pyzhjanov, *C. ingens* Pyzhjanov, *Caninophyllum hanseni* (Wilson et Langenheim), *C. sebisurchica* Pyzhjanov, *C. vlasovi* Pyzhjanov, *Pamirophyllum instabilis* Pyzhjanov, *Heritschiella sangobica* Pyzhjanov, "*Stuckenbergia*" *schrenki* (Stuck), "*S.*" *nikitini schogonica* Pyzhjanov. Восьмой комплекс известен на Северном Памире, где представлен (Пыжьбянов, 1965, 1966; Пыжьбянов, Власов, 1970) *Gerthia marinica* Pyzhjanov, *Ufimia elongata* (Grabau), *Lophophyllidium suetonii* Minato, *Sinophyllum pendulum schogonica* Pyzhjanov, *Carinthiaphyllum maklay* Pyzhjanov, *C. kahleri* Heritsch, *Pavastehphyllum* sp., *Soschkiaphyllum* sp., *Lophocarinophyllum* sp.

Девятый, пянджский, комплекс Северной области приурочен к песчаникам и известково-глинистым алевролитам зыгарской свиты Северного Памира (зона *Robustoschwagerina-Parafusulina*). Он близок по характеру восьмому комплексу и состоит из немногочисленных одиночных, редко колониальных, ругоз: *Aplexocarinia heimoii* Heritsch, *Carinthiaphyllum maklay* Pyzhjanov, *C. kahleri* Heritsch, *Yokoyamaella yokoyamai* (Ozawa), *Sinophyllum* sp., *Paracarinia pachytecta* Pyzhjanov.

Десятый и одиннадцатый комплексы Северной области характеризуют карбонатную и терригенную фации низов кубергандинского яруса (зона *Misseli-*

па); они развиты на Северном Памире, где соответственно приурочены к средней части и верхней части (500–600 м) разреза рифогенных известняков сафетдаронской свиты и песчаникам, алевролитам, сланцам челямчинской свиты (Пыжьянов, 1964; Пыжьянов, Власов, 1970). Десятый комплекс обычно образуют многочисленные одиночные и колониальные ваагенофиллиды и, редко, карцинофиллиды: *Yatsengia hangchowensis* Huang, *Y. sugranica* Pyzhjanov, *Y. pachyteca* Pyzhjanov, *Y. minati* Pyzhjanov, *Y. ibukiensis* Minato, *Pavastehphyllum darwasicum* (Pyzhjanov), *P. gundarinica* Pyzhjanov, *Heritschiella pachycolumnata* Pyzhjanov, *Iranophyllum permicum* Minato, *Sestrophyllum pachyseptatum* Pyzhjanov, *S. darwasicum* Pyzhjanov. Одиннадцатый, позднекубергандинский, комплекс, так же как восьмой и девятый, представлен в основном редкими одиночными лофофиллидами, хапсициллидами и карцинофиллидами: *Paracania kafarskii* Pyzhjanov, *Cyathaxonia tenuiseptata minima* Pyzhjanov, *Sinophyllum longiseptatum* Pyzhjanov, *S. schugoriense multiseptatum* Pyzhjanov, *Carinthiaphyllum heritschi* Pyzhjanov.

Двенадцатый комплекс Северной области, как и предыдущих два, развит только на Северном Памире, где приурочен к рифогенным телам и прослоям органогенных известняков внутри терригенной гундаринской свиты (500–1500 м), верхней части кубергандинского яруса (зона *Cancellina*). Он представлен одиночными амплексоидными, карцинофиллоидными и, реже, ваагенофиллоидными колониальными ругозами: *Amplexocarinia ruzhencevi* Sosch., *A. socialis* Sosch., *A. jakovlevi* Sosch., *A. heritschi* Pyzhjanov, *A. smithi* Heritsch, *A. muralis longiseptata* Pyzhjanov, *A. darwasica* Pyzhjanov, *A. sp.*, *Pavastehphyllum laurica* Pyzhjanov, *Carinthiaphyllum maklay* Pyzhjanov, *C. kahleri* Heritsch, *Sinophyllum lophophylloides* Pyzhjanov, *Heritschioides saalaica* Pyzhjanov.

Тринадцатый, мургабский, комплекс в Северной области характеризуют рифогенные, массивные и слоистые известняки, выделяющиеся в свиты: восточнокараджилгинскую, баяндкиикскую (Северный Памир), Ходжагор, Булола (Северный Афганистан). На Северном Памире, где он наиболее изучен, установлены: *Waagenophyllum ex gr. indicum* Waag. et Wentz., *W. ex gr. pulchrum* Hamada, *W. ex gr. huangi* Douglas, *W. polyseptatum* Minato, *W. ex gr. kueichowense* Huang, *W. minimum* Douglas, *Praewentzelella honjoi* Minato et Kato, *Iranophyllum splendens* Douglas, *I. tunicatum* Igo, *Pavastehphyllum carcinophylloides* (Douglas), *P. arachnoides* (Douglas), *P. reticulatum* (Douglas), *P. simplex* (Douglas), *P. carinatum* Pyzhjanov, *P. vesiculoseptata* Pyzhjanov, *Yatsengia asiatica* Huang, *Paracania intermedia* (Huang), *Heritschioides sp.*, *Monophyllum sp.*, *Lophophyllidium sp.* В Северном Афганистане этот комплекс известен лишь в подзоне Бамиан, где он представлен: *Iranophyllum aff. splendens* Douglas, *Sinophyllum cf. pendulum* Grabau, *Waagenophyllum sp.*

## ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Здесь известно лишь четыре комплекса ругоз, приуроченных к низам каменноугольно-пермской карбонатной формации общей мощностью до 800 м.

Первый, позднегурнейский, комплекс (Пыжьянов, 1966) приурочен к мощным (100–350 м) слоистым известнякам и доломитам, содержащим *Caninia cotiscoriae* Mich., *Siphonophyllia cylindrica* (Scul.), *Cyathoclisia tabernaculum* Dingw., *Uralinia sp.*, "*Zaphrentis*" cf. *oystermounthensis* Dixon et Vaugh., *Sychnoelasma ex gr. konincki* (Edw. et H.), *Amplexus sp.*

Второй, средне- и поздневизейский, комплекс этой области обнаружен в маломощных (50–110 м) слоистых и массивных известняках серого и светло-серого цвета, содержащих *Zaphrentites cf. delanouiei* (Edw. et H.), *Z. cf. parallelus* (Carr.), *Z. cf. crassiseptata* (Mensch. et Te You Hsu), *Z. constricta* (Carr.), *Amplexizaphrentis ex gr. ennikilleni* (Edw. et H.), *A. palmatus* (Easton), *Fasciculophyllum ex gr. omaluisi* (Edw. et H.), *Caninia aff. juddi* (Thom.), *C. cf. subibicina* McCoy, *Caninophyllum sp.*, *Dibunophyllum aff. turbinatum* McCoy, *Carcinophyllum sp.*, *Gangamophyllum cf. grandis* Vass., *Palaeosmia ex gr. murschisoni* Edw. et H., *Kueichouphyllum sp.*, *Amygdalophyllum sp.*

Третий, позднемосковский, комплекс Центральной области известен лишь в Акбайтальской подзоне Центрального Памира, где в маломощных (45–57 м) серых грубослоистых известняках С.С. Карапетовым найдены ругозы: *Ivanovia* ex gr. *podolskiensis* Dobr., *I. sp. nov.*, *Petalaxis* sp., *Caninophyllum* sp., *Lophophylidium* sp., *Caninia* sp.

Четвертый, гжелский, комплекс рассматриваемой области обнаружен в брахиоподовых и фораминиферовых известняках (25–30 м) Центрального Памира (р. Зорташкол–Чонсу) и Среднего Афганистана (р. Хафткала), где он представлен в основном крупными каниноидными кораллами: *Caninia nosovi* Fom., *C. cf. schechunovi* Fom., *C. ex gr. ruprechtii* Stuck., *Campophyllum* sp., *Caninophyllum gurovi* Fom., *C. ex gr. domheri* Fom., *Gschelia* sp., *Bradyphyllum* ex gr. *camyschense* Fom., *B. bellicostatium* Grabau.

Типично пермские комплексы ругоз в карбонатной формации Центральной области к настоящему времени пока не обнаружены. Следует лишь указать на находки В.И. Дроновым в бассейне реки Хафткала (Средний Афганистан) в мергелях и известняках этой формации одиночных ругоз: *Paracaninia* sp., *Amplexus* sp., *Caninia* sp., *Bradyphyllum* sp.

## ЮЖНАЯ ОБЛАСТЬ

В этой области выделяется семь комплексов ругоз, характеризующих разновозрастные терригенную (2000 м) и карбонатную (до 900 м) формации, в том числе позднетурнейский, визейский, серпуховский, карачатырский, пянджский, позднекубергандинский и мургабский.

Первый, позднетурнейский, комплекс этой области немногочислен и представлен одиночными ругозами: *Caninia* aff. *cornucopiae* Mich., *Siphonophyllia cylindrica* (Scul.), *Zaphrentites* sp., *Amplexus comubovis brevisseptata* Volkova, обнаруженными в прослоях обломочных известняков низов свиты (Карапетов и др., 1973; Пыжьянов, 1974; Пыжьянов и др., 1978) Центрального Афганистана (подзона Аргандаб).

Второй, визейский, комплекс также довольно обеднен и представлен одиночными кораллами *Zaphrentites* cf. *delanouei* (Edw. et H.), *Caninia* ex gr. *buchtouensis* Lewis, *Carcinophyllum* sp., *Palaeosmilia* ex gr. *murchisoni* Edw. et H., *Kueichouphyllum* sp., приуроченными к прослоям обломочных известняков среди кварцевых песчаников нижней части свиты Шалкалай (подзона Аргандаб) черных сланцев серии Сиах–Кох (подзоны Ходжа–Мурод), Каргану, Нальбандон).

Третий, серпуховский (?), комплекс Южной области обнаружен в Центральном Афганистане (подзона Аргандаб), где в кварцевых песчаниках средней части свиты Шалкалай были найдены мелкие, в основном зафрентоидные и хапсифиллоидные кораллы: *Zaphrentites* aff. *subcarruthersi* Vass., *Heterophyllia* sp., *Rotiphyllum* ex gr. *rushianum* (Vaugh.), *Fasciculophyllum* aff. *repressum* Schindevolff, *Claviphyllum* cf. *magnificum* Schindevolff.

Четвертый, карачатырский, комплекс Южной области известен в Сарезко-Пшартской подзоне Южного Памира, в подзоне Аргандаб Центрального Афганистана, где он приурочен к маломощным (до 30 м) фузулиновым известнякам низов калакташской свиты и к обломочным известнякам среди кварцевых песчаников свиты Шалкалай. В калакташских известняках комплекс представлен: *Caninia* cf. *yuii* Pyzhjanov, *C. ex gr. mapingense* Lee et Yü, *C. pachyseptata* Pyzhjanov, *Caninophyllum* sp., а в терригенных породах свиты Шалкалай: *Caninia platitabulata* Pyzhjanov, *Gschelia rouilleri* Stuck., *Wentzeloiphyllum felseri* Minato et Kato, *Lonsdaleiastrea* sp., *Sinophyllum* sp.

Пятый, пянджский, комплекс ругоз собран в фузулиновых известняках калакташской свиты (Южный Памир), обломочных известняках среди песчаников верхней части свиты Абчакан (Восточный Афганистан), известняках низов свиты Чохан (Центральный Афганистан). В первом пункте он представлен колониальными ваагенофиллидами: *Ipciphyllum persicum* (Douglas), *I. timoricum*

(Gerth), *I. laosense* (Patte), *I. elegans* (Huang), *I. ex gr. subtimoricum* (Huang), а во втором — одиночными кораллами: *Sinophyllum cf. amygdalophylloides* Grabau, *S. ex gr. lophophylloides* Pyzhjanov, *Paracania liangschanensis* (Huang), *Ufimia elongata* (Grabau), *Lophophyllidium* sp., *Timorphyllum* sp., в третьем: *Paracania* sp., *Yokoyamaella yokoyamai* (Ozawa), *Ipciphyllum* sp., *Caninia* sp., *Cani-nophyllum* sp., *Ufimia elongata* (Grabau).

Шестой, позднекубергадинский, комплекс Южной области установлен лишь в Центральном Афганистане (подзона Тирин), где в известняках середины свиты Чохан содержатся: *Carinthiaphyllum cf. maklayi* Pyzhjanov, *Yatsengia* aff. *ibukiensis* Minato, *Y. cf. asiatica* Huang, *Polythecalis ex gr. multicystosus* Huang, *Praewentzelella ex gr. magnificum* (Douglas).

Седьмой, мургабский, комплекс описываемой области наиболее полно представлен в Центральном (подзоны Гельменд, Аргандаб) и Восточном (подзона Кабул, Катаваз) Афганистане, где он приурочен к известнякам верхов свит Чохан, Танги-Гару, Альтимур (Пыжьянова, 1974; Flügel, 1965; Oekentorp, Kaever, 1970) и представлен многочисленными колониальными ваагенофиллидами. Среди них наиболее часты *Waagenophyllum simplex* Wu, *W. indicum indicum* (Waag. et Wents.), *W. ex gr. pulchrum* Hamada, *W. ex gr. virgalense* (Waag. et Wents.), *W. wengchengense* Huang, *W. sp. nov.*, *Yatsengia* sp., *Wentzelella ex gr. szechuanensis* Huang, *Ipciphyllum subtimoricum* (Huang), *I. cf. elegans* (Huang), *Iranophyllum splendens* Douglas, *Pavastehphyllum* sp., *Sinophyllum pendulum* Grabau, *S. cf. kayseri* (Huang), *S. ex gr. proliferum* (McChesney), *Verbekiella abroricalis* Schoupe et Stacul, *Verbeekiella ex gr. solidum* (Ross et Ross). В Южном Памире мургабский комплекс кораллов обеднен: здесь в известняках джамантальской свиты (до 50 м) известны лишь *Epiphanophyllum sinuosum* Iljina, *Polycoelia dobrolyubovae* Iljina.

При сравнении приведенных комплексов ругоз трех областей рассмотренной территории Афганистана и Памира в первую очередь бросается в глаза их неодинаковое количество, что связано, по-видимому, во-первых, с неодинаковой степенью изученности отложений верхнего палеозоя этих областей и, во-вторых, с резко различной сложностью фаций, содержащих комплексы ругоз в разных областях. Так, четко видно, что состав комплексов ругоз зависит от фациальной обстановки тех или иных районов внутри области, а также в той или другой области. Наиболее четко эта зависимость проявляется в раннепермское и кубергадинское время в Северной области. В карбоне и в конце поздней перми эта зависимость менее отчетлива или отсутствует. Так, позднепермский комплекс практически однообразен по родовому составу во всех областях; независимо от фаций отмечается лишь несколько обедненный видовой состав его в Южной области. В визейский век в Северной области произошло массовое появление и расселение многочисленных колониальных литостронциид, лонсдалейд, сложных одиночных клизиофиллид, в то время как несколько южнее, в Центральной области они полностью отсутствуют, и визейский комплекс представлен в основном зафрентоидными кораллами; в значительно меньшем количестве и разнообразии здесь присутствуют клизиофиллоидные и каниноидные кораллы. В Южной области визейский комплекс в целом такой же, как и в Центральной области, но еще более обеднен как в родовом, так и видовом составе и представлен немногочисленными канинидами, зафрентидами и палеосмилидами. Серпуховский комплекс Северной области и Южной области имеет различия такого же порядка, как для визейского комплекса; в Центральной области он не обнаружен. Башкирский-позднемосковский комплекс присутствует только в Северной области, позднемосковский в Северной и Центральной. При этом в однородных по составу карбонатных фациях верхнего подъяруса московского яруса Северной и Центральной областей наблюдаются значительные различия в родовом и видовом составе ругоз. Для Северной области характерны очень многочисленные каниниды, клизиофиллиды, колониальные петалаксонидные и кампофиллоидные кораллы, в то время как в Центральной области присутствуют единичные их представители. В гжельский век условия обитания ругоз в Северной и Центральной областях, по-видимому,

были близкими, что выразилось однотипностью гжелских комплексов — в обоих регионах существовали немногочисленные крупные каниноидные кораллы. В карачатырский век комплексы ругоз Северной и Южной областей имеют более резкие различия между собой в разных фациях внутри одной области и более слабые между однотипными фациями различных областей. Общими формами в обеих областях в различных фациях являются специфичные канинии, в терригенных фациях встречаются плерофиллиды, амплексиды, карцинофиллиды, а в карбонатных — ваагенофиллиды и колониальные кампофиллиды. В пяджское время комплексы ругоз в фациях одного состава различных областей близки и различаются обычно по количеству особей, в то время как различия между комплексами разнофациальных отложений этого времени внутри одной области носят качественный характер. В карбонатных фациях в это время, как и в карачатырский век, преобладают ваагенофиллиды, в терригенных — лофофиллиды и плерофиллиды, общими формами в тех и других фациях являются ваагенофиллоидные кораллы. В позднекубергандинское время комплексы Северной и Южной областей значительно различаются по родовому составу, что связано, как видно из вышеизложенного, с их приуроченностью к различным (карбонатным и терригенным) формациям осадочных пород. По характеру родового состава позднекубергандинский комплекс свиты Чохан Южной области более близок раннекубергандинскому комплексу известняковой сафетдаронской свиты Северной области.

В мургабский век как в Южной, так и в Северной области происходило накопление карбонатных осадков, и комплексы ругоз в это время в той и другой области практически одинаковы, если не считать несколько большего количества плерофиллид и лофофиллид в Южной области. Как в том, так и в другом регионе особенно были многочисленными колониальные ваагенофиллиды (*Waagenophyllum*, *Wentzelella*, *Ipciphyllum*). В центральной области мургабский комплекс ругоз так же, как и все перечисленные выше ранне- и позднепермские, отсутствуют. Это, по-видимому, связано с неблагоприятными экологическими условиями обитания, о чем говорит наличие кор выветривания, толщ бокситов, накапливавшихся, вероятно, при наличии неоднократных поднятий и опусканий в перми, которые препятствовали расселению ругоз, в особенности колониальных форм. В каменноугольную эпоху разница коралловых комплексов, кроме того, вызывалась и тем, что Южная и Северная области, вероятно, находились в зонах с различными климатическими условиями (Левен и др., 1975; Пыжьянов, 1965 и др.). В Южной области господствовал более холодный климат, обусловливающийся близостью каменноугольного оледенения Гондваны, тогда как в Северной области климатические условия были почти субтропическими. К концу карбона и перми произошло потепление климата и в Южной области, что вызвало быстрое расселение однотипных кораллов по этим областям и существование одинаковых комплексов ругоз в однофациальных толщах различных областей. Следует отметить также, что Центральная область на протяжении всего позднего палеозоя представляла собой типичное платформенное поднятие, вытянутое в субширотном направлении и разделявшее области с геосинклинальным и субплатформенным режимом. В результате новейших тектонических движений это поднятие было деформировано и в современной структуре сохранилось в виде фрагментарных узких клиньев и полос. Проведенный анализ комплексов ругоз Афганистана и Памира также подтвердил ранее высказанное положение о принадлежности описываемой территории к Средиземноморской провинции (Ильина, 1970). В позднем палеозое на территорию Афганистана и Памира происходило заметное проникновение коралловых фаун из Китайского, Донецкого и Западноевропейского бассейнов; значительную роль здесь также играют и эндемичные виды. Менее четкая связь наблюдается с морскими бассейнами Урала и Казахстана, поскольку, за исключением некоторых общих видов рода *Amplexocarinia* в перми, *Caninia*, *Lithostrocion*, *Gangamophyllum* в карбоне, комплексы ругоз рассмотренной территории резко отличаются от уральских и казахстанских.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бархатов Б.П. Тектоника Памира. Л.: Изд-во ЛГУ, 1963. 242 с.
- Васильюк Н.П., Качанов Е.И., Пыжьянов И.В. Палеогеографический обзор целентерат. - В кн.: Закономерности распространения палеозойских кораллов СССР. М.: Наука, 1970, с. 45-60.
- Ильина Т.Г. Некоторые новые пермские ругозы Юго-Восточного Памира. - В кн.: Новые виды палеозойских мшанок и кораллов. М.: Наука, 1970, с. 146-151.
- Карапетов С.С., Пыжьянов И.В., Сонин И.И. Стратиграфия верхнего палеозоя и мезозоя Центрального и Восточного Афганистана. - В кн.: Новые данные по геологии Таджикистана. Душанбе, 1973, вып. 62, с. 74-88.
- Левен Э.Я. Стратиграфия и фузулиниды пермских отложений Памира. М.: Наука, 1967. 223 с.
- Левен Э.Я., Пашков Б.Р., Мирзод С.Х. Пермские отложения Афганистана. - Бюлл. МОИП. Отд. геол., 1975, 50 (5), с. 8-27.
- Миклухо-Маклай А.Д. Верхний палеозой Средней Азии. Л., Изд-во ЛГУ, 1963. 328 с.
- Пыжьянов И.В. Стратиграфия зеленокаменных толщ Юго-Западного Дарваза. - В кн.: Материалы по геологии Памира. Душанбе, 1964, вып. 4, с. 44-63.
- Пыжьянов И.В. Новый род четырехлучевых кораллов из среднекаменноугольных отложений Дарваза. Труды УГ СМ ТаджССР. Душанбе, 1964, вып. 1, с. 169-174.
- Пыжьянов И.В. Комплексы кораллов *Rugosa* каменноугольных и пермских отложений Северного Памира. - В кн.: Ругозы палеозоя СССР. М.: Наука, 1965, с. 73-79.
- Пыжьянов И.В. Некоторые представители *Rugosa* из нижнепермских отложений Северного Памира. Труды УГ СМ ТаджССР. Душанбе, 1966, вып. 2, с. 265-296.
- Пыжьянов И.В. Некоторые представители нижнепермских ругоз семейств *Lonsdaleidae* и *Waagenophyllidae* Северного Памира. - Труды УГ СМ ТаджССР. Душанбе, 1971, вып. 3, с. 165-170.
- Пыжьянов И.В. Кораллы карбона и перми Афганистана и их стратиграфическое значение. - В кн.: Новые данные по геологии Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1974, вып. 3, с. 53-60.
- Пыжьянов И.В. Новые виды ваагенофиллид Северного Памира. - В кн.: Вопросы палеонтологии Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1975, с. 40-53.
- Пыжьянов И.В., Власов Н.Г. Новые данные по корреляции разрезов перми Северного Памира. - Докл. АН СССР, 1970, 195, № 1, с. 170-173.
- Пыжьянов И.В., Дронов В.И., Карапетов С.С., Сонин И.И. Стратиграфия каменноугольных отложений Афганистана. - Бюлл. МОИП. Отд-ние геол., 1978, 53, с. 78-91.
- Пыжьянов И.В., Сонин И.И. Основные черты стратиграфии верхнего палеозоя и нижнего мезозоя Афганистана. - Геология и разведка, 1977, 12, с. 30-39.
- Flügel H. *Rugosa* aus dem Perm Afghanistans. - Neues Jahrb. Geol. and Paläontol. Monatsh., 1965, N 1, S. 6-17.
- Oekentorp K., Kaefer M. Permische Korallen aus SE Afghanistans. - Senck. Lethaea, 1970, 51, N 4, S. 277-300.

УДК 563.61:551.73

### Т.Г. Ильина МОРФОГЕНЕЗ СЕПТАЛЬНОГО АППАРАТА ПОЛИЦЕЛИИН

Изучение большого фактического материала позволило пересмотреть систематический состав подотряда *Polyscoeliina*, распространенного от силура до конца поздней перми, в котором в настоящее время выделено два надсемейства: *Pterophylliacea*, включающее семейства *Pterophyllidae*, *Adamantophyllidae*, *Endotheciidae* и *Polyscoeliacea*, включающее семейства *Polyscoeliidae*, *Prosmiliidae* и *Numidiaphyllidae*.

Для систематических и филогенетических построений морфология септального аппарата является самым важным критерием, поскольку развитие септ в онтогенезе наиболее полно отражает последовательные стадии роста и дает представление о строении предковых форм.

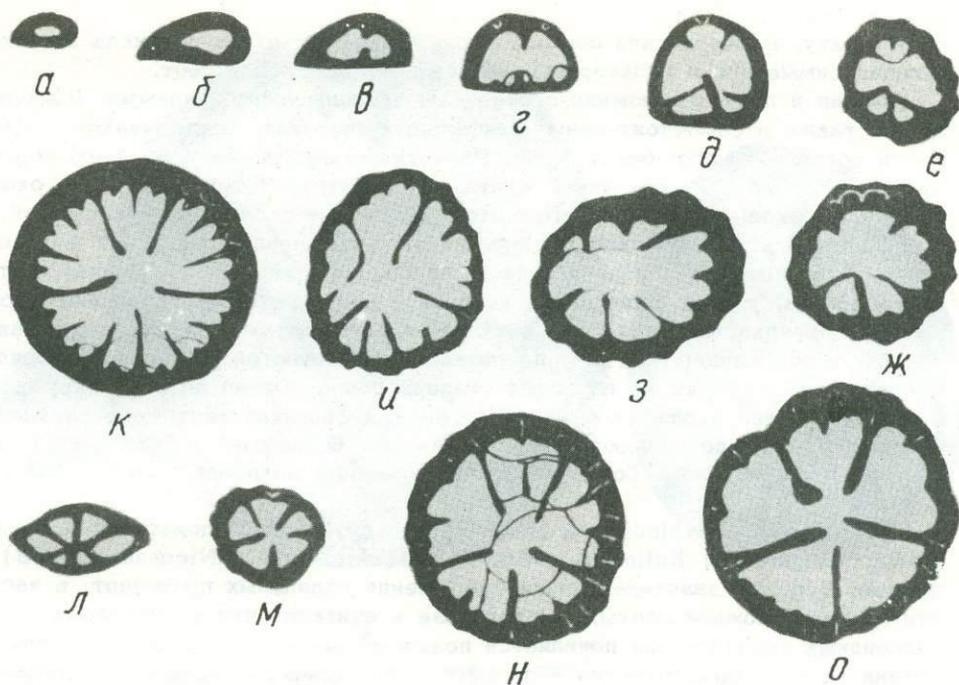


Рис. 1. Онтогенез *Pentaphyllum brevisseptum* (Ижина, 1962). Экз. ПИН № 1820/524

а-д - непионическая стадия, а - пл. 19 (×50); б - пл. 17 (×12); в - пл. 16, г - пл. 10, д - пл. 9 (×15); е-з - неаническая стадия, е - пл. 8, ж - пл. 7, з - пл. 6 (×15); и, к - эфебическая стадия, и - пл. 4 (×15); к - пл. 1 (×7,6). Закавказье, Джульфа, левый берег р. Аракс: Дорошам 2; верхняя пермь, джульфинский ярус, слой с *Vedioceras*; л-о - экз. ПИН № 1820/497, поперечные сечения, л - непионическая стадия, пл. 4 (×15); м - неаническая стадия, пл. 3 (×15); н, о - эфебическая стадия, н - пл. 2, о - пл. 1 (×12). Местонахождение и возраст те же

Заложение первых септ происходит в начальной части коралла, а форма последнего зависит от способа прикрепления планулы к субстрату. Обычно происходило боковое прикрепление и развивался боковой рубец. Однако впервые удалось наблюдать также и осевой рубец прикрепления. В случае бокового прикрепления коралл вначале представляет собой небольшой конус высотой 0,1-0,9 мм и диаметром 0,3-0,5 мм, уплощенный со стороны рубца прикрепления. В его пристенных складках закладываются протосепты, причем главная всегда располагается со стороны рубца прикрепления на уплощенной или слегка вогнутой стороне независимо от дальнейшего направления изгиба коралла (рис. 1в). При осевом прикрепении планулы, которое наблюдалось пока только у нового вида *Pentaphyllum dombaricum* Ижина sp. nov., образуется базальный дисковидный рубец прикрепления диаметром 0,8 мм, и коралл вначале имеет субцилиндрическую форму; здесь почти одновременно в пристенных складках базального диска закладываются все шесть протосепт. Осевое прикрепление ведет к усилению радиальной симметрии и к образованию прямых конусовидных кораллов (именно в нижней части, а иногда и на протяжении всего роста), в отличие от изогнутых хотя бы только в нижней части форм, образующихся при боковом прикрепении. Таким образом, подтверждается вывод Н.Н. Яковлева (1910, 1914, 1964) о том, что образование рогообразной формы ругоз обусловлено боковым прикреплением личинки

<sup>1</sup> пл. - пленка.

к субстрату. В результате бокового прикрепления у ругоз возникла билатеральная симметрия и билатерально-сериальное заложение септ.

Главная и противоположная протосепты закладываются первыми. Несколько позже, также, в самостоятельных септальных складках, закладываются боковые и соседние с противоположной. Развитие последующих септ 1-го порядка, метасепт, происходит по закону Кунта, т.е. в четырех точках роста — около главной и боковых протосепт. При этом заложение последующих метасепт происходит в разделяющихся септальных складках предыдущих септ 1-го порядка. Этот процесс хорошо описан Д. Вайером (Weyer, 1974). Помимо септ 1-го порядка, у всех полицелиин, начиная с ранних стадий, развиваются септы 2-го порядка. Они появляются вслед за метасептами и образуются так же, как и последние. Иногда у плерофилиид развиваются септы 3-го порядка. Последние образуются на взрослых стадиях одновременно по всей окружности и закладываются в разделяющихся септальных складках септ 1-го порядка. Септы 1-го и 2-го порядков часто называют "большими" и "малыми". Однако при наличии септ более высоких порядков подобная терминология неудобна.

О. Шиндевольф (Schindewolf, 1942) и ряд других исследователей (Lecompte, 1952; Hill, 1956; Kullmann, 1965; Fedorowskii, 1973; Niermann, 1975) придают большое значение времени заложения отдельных протосепт, в частности противоположной септы, в онтогенезе и считают, что у некоторых плерофиллоидных кораллов она появляется позже остальных протосепт, возводя этот признак в ранг подсемейства — семейства или даже подотряда (Fedorowskii, 1973). Однако исследование большого фактического материала и анализ литературных данных показали, что противоположная септа закладывается одновременно с главной, судя по появлению септального желобка на наружной поверхности, и развивается в полости коралла в более высоких частях чашки, как, например, у *Ufimia* (= *Tachylasma*) *silesiaca* (Schindewolf, 1942), или остается редуцированной в толще стенки, как у *Pentaphyllum* (= *Cryptophyllum*) *hibernicum* (Carruthers, 1919). Дело в том, что септы закладываются на различных уровнях чашки, что особенно хорошо прослеживается у кораллов с глубокими чашками. Так, у девонского вида *Oligophyllum soshkini* Iljina sp. nov. при глубине чашки 23 мм в ее основании, судя по септальным желобкам, имеется 36 септ, из них лишь 8 развито в табуляриуме, в то время как уже в средней части чашки развито 80 септ за счет прибавления двух метасепт, септ 2-го порядка и появления септ 3-го порядка (табл. XVIII, фиг. 16, в). Зависимость интенсивности развития септального аппарата от глубины чашки очень хорошо видна на примере *Calophyllum kabakovitchae* Iljina, 1977. У этого вида в глубоких чашках кораллитов, образующихся боковым почкованием, развитие септального аппарата происходит гораздо медленнее, чем в кораллитах с мелкими чашками, образующихся внутричашечным почкованием, и появление септ, закладывающихся на различных уровнях чашки, в первом случае разделено значительно большими промежутками, чем во втором (рис. 2). Чем глубже чашка, тем больше могут быть интервалы между септами, и процесс формирования септального аппарата как бы растянут на высоту чашки. Именно с этим связано отсутствие на ранних уровнях чашки септ боковых и соседних с противоположной у кораллитов, образующихся боковым почкованием у *Calophyllum kabakovitchae*, а также слабая степень развития противоположной септы у полицелиин типа *Ufimia* (= *Tachylasma*) *silesiaca*. В то же время глубина чашки может быть изменчива в пределах одной колонии.

Таким образом, нельзя придавать большого таксономического значения времени заложения или степени развития той или иной протосепты. Кроме того, надо учитывать и возможность амplexоидной формы септ, в том числе противоположной. Так, на неплионической и раннеэвгенической стадиях противоположная септа иногда укорачивается под днищем вплоть до полной редукции в табуляриуме, что неоднократно наблюдалось у различных плерофилиид (рис. 1 д, м). В этом случае при отсутствии начальных стадий может создаться впечатление позднего заложения противоположной септы.

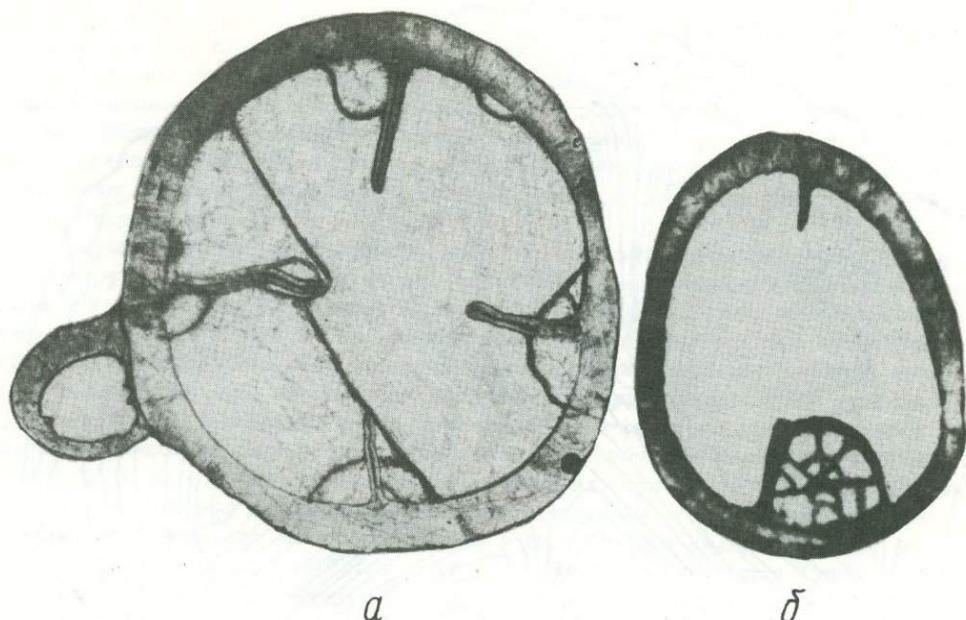


Рис. 2. *Calophyllum khabkovitchae* Iljina, 1977.

а - экз. ПИН № 2873/487, боковое почкование, поперечное сечение, шл. 2 ( $\times 10$ ); б - экз. ПИН, № 2873/490; внутриващечное почкование, поперечное сечение, шл. 5 ( $\times 10$ ). Южное Приморье, оз. Волчанец; верхняя пермь, джультинский ярус, людянзинский горизонт

В некоторых работах указывается отсутствие у кораллов метасепт или часто септ 2-го порядка. Однако, как показало изучение полицелиин, у всех из них (как и у всех ругоз с пластинчатыми септами) развиты и метасепты, и септы 2-го порядка, начиная с раннеэоценовой стадии, но они не всегда бывают развиты в табуляриуме. В связи с этим проследим процесс формирования септ, представляющих собой вертикальные перегородки в виде пластин. Они закладываются в пристенных септальных складках одновременно с образованием эпитекальной стенки, в результате чего происходит прогибание последней внутрь коралла. Выявлены следующие последовательные стадии формирования септ: 1) образование эпитекального килевидного выступа во внутренней полости коралла с одновременным формированием септального желобка на наружной поверхности (при этом слои нарастающей эпитеки в желобках изогнуты вверх и внутрь коралла, а на ребрах - вниз и наружу); 2) формирование фиброзной части септ, состоящей из закругленных слоев фиброзной ткани, окаймляющих эпитекальный выступ; 3) формирование трабекулярной пластинки, всегда расположенной на продолжении эпитекального выступа. Затем трабекулярные пластинки могут быть утолщены стереоплазмой. Развитие септ 2-го порядка, а иногда и метасепт, может останавливаться на фиброзной стадии, и в этом случае редуцированные септы остаются в толще стенки (и не всегда хорошо заметны) или лишь слабо выступают в табуляриуме, например у *Pentaphyllum hexaseptatum* (Soshkina, 1928) (рис. 3) или у *P. dombaricum* Iljina sp. nov. (табл. XVII, фиг. 4; рис. 4а). Фиброзная стадия также хорошо видна у верхнего края чашек, где септы только начинают формироваться. Интересно отметить, что интенсивность процесса формирования септ может быть различной. При интенсивном процессе образуются глубокие септальные желобки, ширина фиброзной части небольшая, и основание трабекулярных пластинок начинается от эпитекальной стенки или вблизи нее, как, например, у *Pentaphyllum brevisseptum* (Iljina, 1962) (табл. XVIII, фиг. 3). В случае менее интенсивного процесса формирования септ образуются неглубокие, иногда едва заметные, септальные желобки, ширина фиброзного слоя значительная и основа-

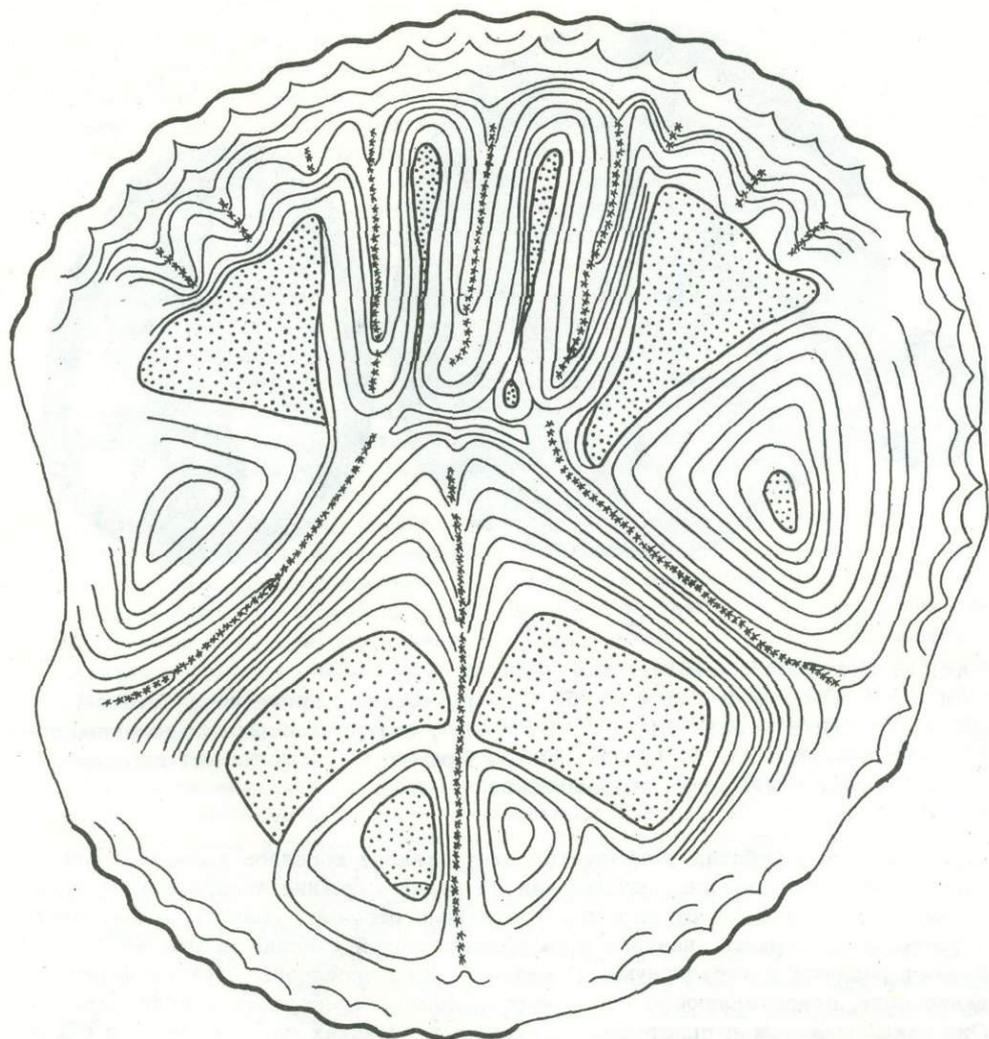


Рис. 3. *Pentaphyllum hexaseptatum* (Soshkina, 1928). Экз. ПИН № 146/1051, поперечное сечение, шл. 6 ( $\times 10$ ). Северный Урал, р. Шугор в 4 км от устья; нижняя пермь, артинский ярус

ния трабекулярных пластинок далеко отступают от эпитекальной стенки или оказываются лишь прислоненными к внутреннему краю фиброзного слоя, формирующего стенку, например, у *Calophyllum kabakovitchae* (табл. XVIII, фиг. 2). Учитывая различные стадии образования септ, мы убеждаемся в том, что нет ругоз с пластинчатыми септами без метасепт и септ 2-го порядка и любая стенка в периферической части, строго говоря, представляет собой септотеку. В ряде случаев септы развиты только в начальной стадии и могут быть затем нивелированы слоями стереоплазмы, что хорошо видно на примере *Pentaphyllum hexaseptatum* (рис. 3).

Развитие трабекулярной микроструктуры у представителя полицелиин - рода *Pentaphyllum* (= *Pterophyllum*) - впервые отметила Д. Хилл (Hill, 1937). Однако ряд последующих исследователей (Schindewolf, 1942; Wang, 1950; Flügel, 1966; Weyer, 1973; Niemann, 1975) отрицают наличие трабекул и считают микроструктуру септ у полицелиин ламеллярной. Образование же темной срединной линии в септах рассматривается этими авторами лишь как оптический эффект фиксации граней кристаллов, соприкасающихся под углом в месте перегиба слоев стереоплазмы, которые якобы формируют септу. Однако наблю-

дения над различными полицелинами показали, что слои стереоплазмы, образование которой связано со вторичной фазой секреции, могут переходить с одной стороны септы непосредственно на примыкающее днище. В других случаях наблюдается, что слои стереоплазмы не облекают срединную часть септы как обычно, а переходят с одной стороны септы на другую септу, примыкая к трабекулярной пластинке последней под углом (рис. 3). Эти примеры исключают образование темной срединной линии в септах за счет перегиба слоев стереоплазмы.

В личной беседе д-р Вайер сообщил, что доказательством трабекулярной микроструктуры может быть только наличие зубчатой формы дистального края септ. Развитие септ на верхнем крае чашки в виде пологих стереоплазматических выступов Вайер также рассматривает как доказательство отсутствия трабекул у полицелиин. Что касается обычно сглаженного дистального края септ в чашке, то это объясняется разрушением хрупких окончаний трабекул. В то же время дистальный край септ постепенно фиксировался в процессе роста в плоскости септы, где отчетливо видны зубчатые окончания трабекул (табл. XVII; фиг. 2, 5б, 6). В отдельных случаях, при быстром засыпании чашки тонким илистым материалом, зубчатые окончания трабекул не успевали разрушиться, как это можно наблюдать у *Oligophyllum soshkinae* Iljina sp. nov. в продольном сечении септ и на внутреннем слепке чашки (табл. XVIII, фиг. 1е). И наконец, наличие пологих стереоплазматических выступов септ у верхнего края чашки не является доказательством отсутствия трабекул, поскольку эти выступы представляют собой лишь начальную стадию роста септ (табл. XVIII, фиг. 1г), а если бы коралл продолжал расти, то на следующем этапе развития септ последовало бы образование трабекулярных пластинок и на этом уровне.

Как показало впервые детально проведенное изучение микроструктуры полицелиин, септы в средней части построены мелкими простыми трабекулами, обычно расположенными в один, реже в два-три ряда. Трабекулы наклонены в плоскости септы под углом к стенке. Диаметр трабекул у различных полицелиин колеблется в пределах от 0,03 мм, например у *Paracania columbinum* (Fomitchev, 1953) (табл. XVII, фиг. 1), 0,05-0,08 мм у *Pentaplexus minimus* (Iljina, 1965) (табл. XVII, фиг. 5а) до 0,1-0,12 мм у *Pentaphyllum clavatum* (Iljina, 1962). Кроме того, диаметр трабекул несколько увеличивается в онтогенезе. Трабекулы тесно примыкают друг к другу и при небольшом увеличении в поперечных сечениях, в особенности в толстых шлифах, срединная часть септ выглядит темной линией. Величина трабекул выдерживается в пределах вида, но в то же время один и тот же диаметр может встречаться у различных родов. Наряду с однорядным расположением трабекул в септах, как, например, у *Pentaplexus minimus* (табл. XVII, фиг. 5а), *Paracania columbinum* (табл. XVII, фиг. 1) наблюдается расположение трабекул в два-три ряда, лишь в отдельных, обычно утолщенных, участках септ, как у *Tachyphyllum artyshtense* Dobrolyubova, 1966 (табл. XVII, фиг. 3), либо по всей плоскости септ - у *Ruspocoelia magnum* (Fomitchev, 1953) (табл. XVII, фиг. 7). Иногда трабекулярная пластинка осложняется по бокам склеродермитами.

Слои нарастания в септах приподняты около стенки, а затем в той или иной степени выполаживаются и снова круто опускаются в осевой части коралла, опираясь на предыдущие, что можно проследить на примере *Pentaplexus minimus* (Iljina, 1965) (табл. XVII, фиг. 5б). Эти слои образуют в септе пачки, общий наклон в которых от стенки к центру увеличивается по мере роста септ над днищем. Поскольку трабекулы располагаются перпендикулярно поверхности нарастания, угол их наклона в плоскости септы изменяется в зависимости от наклона слоев в пределах 10-15°, а иногда и 20-30°. Так, например, у *Pentaplexus minimus* около стенки угол наклона трабекул 53°, в средней части септ - 43°, на осевых концах - 73° (табл. XVII, фиг. 5б), а у *Ruspocoelia magnum* - около стенки 40°, затем 8-13°, а в осевой части септ - 42°. Таким образом, в последнем случае трабекулы в плоскости септ расположены полувером (табл. XVII, фиг. 6). По мере роста трабекулы отклоняются к центру.

Анализ полученных данных по изучению микроструктуры показал, что, несмотря на изменчивость диаметра трабекул, иногда даже в пределах рода, среди полицелиин намечается некоторая дифференциация и диаметр трабекул в сочетании с расположением их в плоскости септ может рассматриваться в качестве таксономического признака на уровне рода или семейства. При этом более выдержанным оказывается угол наклона трабекул.

В итоге можно отметить некоторые общие закономерности:

1. У большинства полицелиин, как и у большинства ругоз вообще, развивается боковой рубец прикрепления, при этом главная септа всегда закладывается со стороны последнего.
2. Все протосепты закладываются в самостоятельных пристенных складках эктодермы, а метасепты и септы 2-3-го порядков - в разделяющихся складках предыдущих септ 1-го порядка.
3. Интенсивность развития септального аппарата зависит от глубины чашки, и скорость заложения септ обратно пропорциональна глубине чашки: чем глубже чашка, тем больше интервалы между уровнями заложения септ. Глубина чашки может быть изменчива у различных кораллитов одной колонии в зависимости от способа почкования.
4. Метасепты и септы 2-го порядка развиты у всех полицелиин (так же как и у всех ругоз).
5. В развитии септ наблюдаются следующие последовательные стадии:  
1) образование угловатого выступа эпитекальной стенки внутрь коралла,  
2) формирование полукруглых слоев фиброзной ткани, окаймляющей эпитекальный выступ, 3) образование трабекулярной пластинки, 4) утолщение последней стереоплазмой.
6. Септы полицелиин построены мелкими простыми трабекулами, наклоненными в плоскости септы от стенки к центру, причем угол наклона увеличивается в осевой части септы.

## ОПИСАНИЕ НОВЫХ ВИДОВ

ПОДКЛАСС RUGOSA

ОТРЯД POLYCOELIDA SOKOLOV, 1960

СЕМЕЙСТВО PLEROPHYLLIDAE KOKER, 1924

Род *Oligophyllum* Pošta, 1902

*Oligophyllum soshkinae* Пжина, sp. nov.

Табл. XVIII, фиг. 1

*Oligophyllum quinquesepatum* Pošta: Сошкина, 1951, стр. 30, табл. I, фиг. 7-8, рис. 14.

Название вида - в честь Е.Д. Сошкиной.

Голотип - № 2899/35<sup>a</sup>, ПИН. Восточный склон Урала, с. Покровское; средний девон, эйфельский ярус.

Описание. Небольшие одиночные ширококонические кораллы (табл. XVIII, фиг. 1а) с очень глубокой чашкой. Усилено 5-6 протосепт, всегда главная, боковые и соседние с противоположной, а часто также и противоположная. Главная септа расположена на выпуклой стороне коралла. Метасепты развиты довольно слабо, но иногда удлиняются в основании чашки (табл. XVIII, фиг. 1б). Септы 2-го порядка обычно редуцированы и выступают в полости коралла лишь в верхней части чашки. Кроме того, развиваются септы 3-го порядка. Септы построены мелкими простыми трабекулами диаметром 0,08-0,1 мм (табл. XVIII, фиг. 1д), наклоненными в плоскости септы под углом 50-60°. Днища выпуклые.

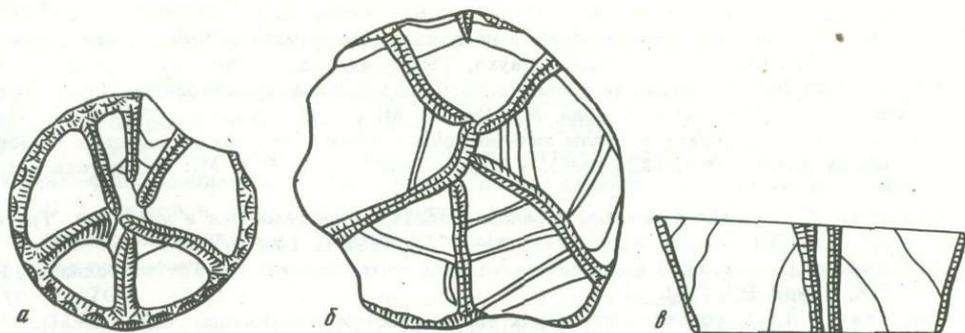


Рис. 4. *Pentaphyllum dombaricum* Iljina sp. nov. Голотип ПИН № 2899/6051, поперечные и продольные сечения, а - шл. 6 ( $\times 13$ ); б - шл. 9, в - шл. 8 ( $\times 10$ ). Южный Урал, Актюбинская область, р. Домбар; нижний карбон, нижний намюр

Сравнение. Новый вид отличается от *O. quinquesepatum* Roßta более длинной противоположной септой, меньшим количеством и нерегулярным развитием метасепт.

Геологическое и географическое распространение. Средний девон, эйфельский ярус; Восточный склон Урала, Свердловский р-н.

Материал. 15 экземпляров, Урал, с. Покровское.

#### Род *Pentaphyllum* de Koninck, 1872

*Pentaphyllum dombaricum* Iljina, sp. nov.

Табл. XVII, фиг. 4; рис. 4

Голотип - № 2899/605-1, ПИН; Южный Урал, Актюбинская область, р. Домбар; нижний карбон, нижний намюр.

Название вида - от р. Домбар.

Описание. Мелкие (диаметром 5-7 мм) одиночные или колониальные кораллы с единичными почками, образующимися боковым или внутричашечным почкованием, иногда наблюдается деление. Прикрепление осевое. Удлинены 5 протосепт - главная, боковые и соседние с противоположной, часто соприкасающиеся в центре (рис. 4б). Метасепты немногочисленны, часто редуцированы и могут быть развиты лишь в виде пологих фиброзных выступов (табл. XVII, фиг. 4; рис. 4а). У протосепт, части метасепт и некоторых септ 2-го порядка развиваются трабекулярные пластины, состоящие из мелких простых трабекул (0,03-0,04 мм), наклоненных в плоскости септ под углом 65-70°. Днища частые, сильно выпуклые, куполовидные (рис. 4в).

Сравнение. От всех видов рода отличается образованием почек и способностью к делению. От наиболее близкого вида *P. szulczewskii* (Fedorowskii, 1973) отличается более поздним развитием метасепт и куполовидными, не прогибающимися в центральной части днищами (у *P. szulczewskii* днища в центре образуют трубку).

Геологическое и географическое распространение. Нижний намюр; Южный Урал.

Материал. 23 экз. Актюбинская область, р. Домбар; сборы М.Ф. Богословской.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Добролюбова Т.А., Кабакович Н.В., Саютина Т.А. Кораллы нижнего карбона Кузнецкой котловины. Труды ПИН АН СССР. М.: Наука, 1966. 276 с.  
Ильина Т.Г. Некоторые представители семейства Pterophyllidae из пограничных слоев перми и триаса Джульфы. - Палеонтол. журн., 1962, 4, с. 70-72.

- Ильина Т.Г. Четырехлучевые кораллы поздней перми и раннего триаса Закавказья. Труды ПИН АН СССР. Т. 108, М.: Наука, 1965. 104 с.
- Кабакович Н.В. Подотряд *Polycœliina*. — В кн.: Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 324–327.
- Соколов Б.С. Пермские кораллы юго-восточной части Омолонского массива (с общим обзором плерофиллоидных ругоз). — Труды ВНИГРИ, т. 154. М.: Гостоптехиздат, 1960, с. 38–77.
- Сошкина Е.Д. Позднедевонские кораллы *Rugosa*, их систематика и эволюция. Труды ПИН АН СССР, т. 34. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 124 с.
- Фомичев В.Д. Пермские кораллы *Rugosa* Дальнего Востока. Л.: Госгеолтехиздат, 1953. 55 с. Труды ВСЕГЕИ.
- Яковлев Н.Н. О происхождении характерных особенностей *Rugosa*. СПб., 1910, 16 с. (Труды Геол. комитета. Нов. серия; Вып. 66).
- Яковлев Н.Н. Этюды о кораллах *Rugosa*. Труды Геол. комитета. Нов. серия, вып. 96. СПб., 1914. 24 с.
- Яковлев Н.Н. Организм и среда. М.: Наука, 1964. 147 с.
- Carruthers R.G. A remarkable carboniferous coral (*Cryptophyllum*). — *Geol. Mag.*, 1919, 6, p. 436–441.
- Fedorowski J. *Rugose corals Polycœlæceae and Tachylasmatina subord. n. from Dalmia in the Holy Cross Mountains.* — *Acta geol. pol.*, 1973, 23, N 1, p. 89–133.
- Flügel H. Paläozoische Korallen aus der Tibetischen Zone von Dolpo (Nepal). — *Jahrb. geol. Bundesanst. Sbd.*, 1966, 12, S. 101–120.
- Hill D. The Permian Corals of Western Australia. — *J. Roy. Soc. West. Austral.*, 1937, 23, p. 43–63.
- Hill D. *Rugosa*. — In: *Treatise on Invertebrate paleontology/Pt. F*, 1956, p. F233–F327.
- Iljina T.G. Development of the septa in *Rugose Corals* of the superfamily *Polycœliaceae*. — *Mém. Bur. rech. géol. min.*, 1977, N 89, p. 78–86.
- Kullmann J. *Rugose Korallen den Cephalopodenfazies und ihre Verbreitung in Devon des südostlichen Kantabrischen Gebirges (Nordspanien).* — *Abh. Akad. Wissensch. Lit. Mainz, Math.-Naturw. Kl.*, 1965, 5, S. 35–168.
- Le compte M. *Madreporaires Paléozoïques.* — In: *Traité de paléontologie/Ed. J. Piveteau.* Paris, 1952, t. I, p. 419–538.
- Niermann H. *Polycœliidae* aus dem Oberperm von Basleo auf Timor. — *Münster Forsch. Geol. und Palaontol.*, 1975, H. 37, S. 131–205.
- Počta P. *Anthozaires et Alcyonaires.* Dans: Barrande J. *Système silurien du centre de la Bohême.* 1902, 8(2), 347 p.
- Schindewolf O.H. *Zur Kenntnis der Polycœlien und Pterophyllen.* — *Abh. Reichsamts Bodenforsch. N.F.*, 1942, H. 204. 324 S.
- Wang H.C. A Revision of the *Zoantharia Rugosa* in the Light of their Minute Skeletal Structures. — *Trans. Roy. Philos. Soc. London (B)*, 1950, 234, p. 175–246.
- Weyer D. Einige *Rugose Korallen* aus der Erblochsgrauwacke (Unter devon des Unterharzes). — *Z. geol. Wiss. Berlin*, 1973, 1, S. 45–65.
- Weyer D. Das *Rugosa*—Genus *Antiphyllum* Schindewolf, 1952 (Untermamur, Oberschlesisches Steinkohlebecken). — *Časopis pro miner. a geol.*, 1974, 19, c. 4, S. 345–365.

УДК 563.66:551.761(235.211)

Г.К. Мельникова

**ЭКОЛОГО-ФАЦИАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ  
КОМПЛЕКСОВ СКЛЕРАКТИНИЙ  
ЮГО-ВОСТОЧНОГО ПАМИРА  
В ПОЗДНЕТРИАСОВУЮ ЭПОХУ**

Юго-Восточный Памир — один из наиболее интересных районов, где на протяжении раннего и среднего мезозоя существовали условия, благоприятные для жизнедеятельности склерактиний. Остатки их встречаются в массовых количествах, иногда играют роль породообразователей; они отличаются хорошей сохранностью и большим разнообразием. Кораллы сооружали много-

численные органогенные постройки, характер и распространение которых во времени и пространстве контролировались закономерностями в распределении фаций и палеотектонического режима.

В основу работы положены многолетние полевые наблюдения автора и публикации по склерактиниям (Мельникова, 1967, 1968а, 1968б, 1971, 1972, 1975), а также использованы материалы по стратиграфии, тектоническому и структурно-фациальному районированию Юго-Восточного Памира (Дронов, Левен, 1961; Дронов и др., 1964; Кушлин, 1973; Дронов и др., 1976), данные по литологии триасовых отложений данного региона (Алиев, 1977), работы по монографическому изучению различных групп поздне триасовой фауны (Бойко, 1970, 1972; 1975; Дагис, 1963, 1974; Кушлин, 1969).

Учитывая особенности развития, размещения и условий захоронения остатков склерактиний, на территории Юго-Восточного Памира выделяются своеобразные комплексы органических остатков, одни из которых являются одновозрастными, но разнофациальными, другие — последовательно сменяют друг друга во времени.

Наиболее древними, поздне ладинско-ранне карнийскими являются два комплекса — каттамарджанайский и муэдубулакский, которые приурочены к отложениям так называемой Периферийной (Внешней) структурно-фациальной подзоны Юго-Восточного Памира (Дронов и др., 1976; Кушлин, 1973). Третий — шаймакский комплекс карнийско-ранне норийского возраста известен из отложений Центральной (Осевой) структурно-фациальной подзоны (Дронов, Левен, 1961; Дронов и др., 1976). Два среднепоздне норийских комплекса — караулдындалинский и джилгакочусуйский развиты в отложениях Центральной и Промежуточной структурно-фациальных подзон (Дронов, Левен, 1961; Кушлин, 1973). Наиболее молодой, поздне норийско-рэтский бортепинский комплекс распространен в отложениях Центральной (Осевой) структурно-фациальной подзоны Юго-Восточного Памира (Дронов и др., 1976).

Каттамарджанайский комплекс встречен в отложениях каттамарджанайской свиты (Дронов и др., 1976; Мельникова, 1975), распространенной в западной части Североаличурского хребта в бассейнах рек Каттамарджанай, Зурчерчек, Шайтан, Акширяк, Кенкол и Карадара. Свита в основном вулканогенная, сложена зелеными и коричневыми лавобрекчиями основного состава, их туфами и туфоконгломератами с линзами карбонатных пород, приуроченных к нижней и средней частям свиты. Среди карбонатов встречаются линзы водорослево-коралловых биогермов и тафогермов, последние преобладают как в количественном отношении, так и в размерах. Биогермы небольшие, мощностью 0,5–2 м, по простиранию до 3 м; построены колониальными склерактиниями *Volzeia badiotica* (Volz), *Tropiastraea* ex gr. *carinata* Cuif. Линзы тафогермов мощностью 3–5 м по простиранию до 10 м, состоящие из многочисленных обломков и целых колоний кораллов, нередко опрокинутых и претерпевших перемещение, представлены скоплением остатков *Pachysolenia mardjanaica* (Melnikova), *Volzeia badiotica* (Volz), *Thamnotropis frechi* (Volz), *T. lorezzi* (Volz), *Tropiastraea* ex gr. *carinata* Cuif.

Среди карбонатов, кроме упомянутых биогермов и тафогермов, встречаются органогенно-обломочные разности, представленные глыбовыми конгломерато-брекчиями. Отложения данной свиты, вероятно всего, накапливались в условиях мелководья при активизации вулканических процессов. В известняках и во вмещающих вулканитах в низах свиты найдены остатки ладинско-карнийских двустворок: *Daonella pichleri* Mojs., *D. indica* Mojs., *D. aff. spitiensis* Bitt.; в средней части свиты, к которой приурочены основные находки склерактиний, встречены остатки гидроидных полипов *Actinostromellites* sp., карнийских двустворок *Pteria* cf. *kokeni* (Wöhrm.), *Mytilus* (*Septifer*) cf. *praeacutus* Klipstein и раннекарнийских аммоноидей *Joannites* cf. *diffissus* (Hauer), *Megaphyllites* sp.

Вышеупомянутый комплекс склерактиний, исключая эндемиков, содержит типичные альпийские формы, известные из слоев "Sankt Cassian" Южного Тироля в Альпах (Cuif, 1975, 1976; Laube, 1865; Volz, 1896). Согласно последним данным (Fürsich F.T., Wendt J., 1977; Urlichs, 1974), возраст касьянских

слоев принимается позднеладинско-раннекарнийским, ввиду чего возраст каттамарджанайского комплекса принимается нами в таком же интервале времени.

Муздубулакский комплекс развит в отложениях муздубулакской толщи (Дронов, Лучников, 1976; Кушлин, 1973; Мельникова, 1975), распространенной на южном склоне Пшартского хребта в бассейнах рек Муздубулак и Ничкеджилга. Сложена толща серыми и грязно-зелеными песчаниками, гравелитами, конгломератами с пластами зеленокаменных вулканогенных пород и глинисто-кремнистых сланцев, среди которых встречаются линзы и прослои органогенных известняков. Мощность толщи 90-400 м. Карбонатные прослои представлены органогенно-обломочными известняками, внутри которых встречены линзы биостромно-детритовых образований с остатками одиночных и слабоветвистых форм кораллов и гидроидных полипов. Кораллы не образуют сплошных зарослей, как в биостромах, а располагаются свободно, разделены детритовым и хемогенным материалом. Линзы этих известняков мощностью 0,3-0,5 и до 2-3 м, протягивающиеся по простиранию на первые десятки метров, хорошо выделяются среди вмещающих глинисто-кремнистых сланцев. Подобные осадки, вероятнее всего, были сформированы в мелководных участках моря, расположенных в тихих, защищенных от волнения местах. Сюда сносился относительно тонкий терригенный материал, накапливалось органическое вещество (этим, вероятно, можно объяснить темный до черного цвет известняков, сильный запах сероводорода при их раскалывании). Кораллы не строили никаких сооружений. Привнос терригенного материала тормозил развитие кораллов, нередко являясь причиной их гибели. Как одиночные, так и колониальные формы несут на себе следы пережимов роста, сужения и разрыва чашек, что свидетельствует о недостаточности благоприятных условий жизни и развития кораллов. Комплекс склерактиний охарактеризован сравнительно редкими находками отдельных видов и представлен *Volzeia subdichotoma* (Münster), *Craspedophyllia alpina* (Loretz), *Conophyllia granulosa* (Münster), *Omphalophyllia zitteli* (Volz), *O. exigua* (Volz), *Tropiphyllum ornatum* Cuif, *Rhopalophyllia granulata* Cuif, *Myriophyllum gracilis* (Laube), *M. münsteri* (Volz).

Вместе с кораллами встречены остатки гидроидных полипов *Actinostromaria delicata* Voiko и губок *Praecorynella auriformis* Dieci, *P. pyriformis* (Klipstein), *Sestostomella* sp. средне-позднетриасового возраста. Муздубулакский комплекс кораллов содержит также типичные касьянские формы, ввиду чего он сопоставляется нами с каттамарджанайским комплексом, принимается его одновозрастным, но инофаціальным аналогом, развивающимся в позднеладинско-раннекарнийское время.

Шаймакский комплекс приурочен к нижней и средней частям шаймакской толщи (Дронов и др., 1976), имеющей широкое распространение на территории Центральной (Осево́й) структурно-фаціальной подзоны Юго-Восточного Памира. Отложения, содержащие данный комплекс, встречены в горном массиве Акташ, в верховьях сая Каракульашу, в Кунтейсае и в долине Караулдында. Представлены они мощной толщей водорослево-фораминиферовых известняков рифового происхождения. Кораллы вместе с водорослями, микрофауной, губками создавали местами биогермы и биогермные массивы с соответствующей мощностью от 3-5 до 25-30 м, протяженностью от 5-10 до 50 м. Формирование рифовых известняков шаймакской толщи происходило на валоподобном поднятии среди открытого моря. Накопление их (мощность толщи 500-1000 м) обусловлено, вероятнее всего, медленным и непрерывным опусканием дна бассейна. Преобладание в толще средне- и мелководных разностей карбонатов, отсутствие обломочных фаций рифового шлейфа объясняется, по-видимому, формированием толщи при сравнительно спокойном гидродинамическом режиме вод и при отсутствии волнолома. В современном рельефе отложения шаймакской толщи протягиваются прерывистой полосой с юго-востока от государственной границы СССР и КНР до массива Чакобай-Атайды на северо-западе на 120 км при ширине от 5 до 20 км.

Основными рифостроителями были извествьеделяющие водоросли, среди которых первостепенное значение имели представители красных - *Solenopora* sp.,

зеленых — *Gyroporella vesiculifera* Gumbel, *Diplopora helvetica* Pia, а также фораминиферы из семейства Involutinidae. Образование водорослево-фораминиферовых известняков происходило, вероятнее всего, на глубинах, не превышающих первые десятки метров (оптимальными для их существования являются первые 20 м водной толщи). Водорослево-кораллово-губковые биогермы могли возникать на несколько больших глубинах, но, учитывая присутствие кораллов-рифостроителей, можно предполагать, что эти глубины не превышали 50–60 м, где поддерживалась необходимая температура воды и куда проникал свет. Отложения, содержащие шаймакский комплекс, накапливались на протяжении карнийско-ранненорийского времени, о чем свидетельствуют найденные органические остатки. К нижним частям толщи приурочены находки: склерактиний — *Volzea badiotica* (Volz), *Protoheterastraea leonardi* (Volz), *P. alakiriensis* Cuif; брахиопод — *Bittnerella bittneri* Dagnys, *Amphiclinia* sp., *Pexidella* aff. *strohmayri* (Suess); двустворок — *Halobia cassiana* Mojs., *Schafhaütliella mellingi* (Hauer); аммоноидей — *Trachyceras triadicum* Mojs., *Thisbites agricolae* Mojs. карнийского возраста. Из средней части рифовой толщи найдены остатки ранненорийских склерактиний: *Pachysolenia cylindrica* Cuif, известной из нижненорийских отложений Турции (Cuif, 1975), и *Coccolophyllum acanthophorum* Frech, распространенной в нижненорийских отложениях Северных Альп (Frech, 1890).

Караулдындалинский комплекс встречен в верхах рифовой толщи на левом борту Караулдындалы в междуречье Шахта и Куртеке. Отложения представлены серыми грубослоистыми губково-коралловыми известняками мощностью до 100 м. Формирование толщи происходило на погребенном рифовом массиве в условиях дальнейшего медленного погружения дна бассейна. Здесь встречены губково-коралловые биогермы небольших размеров. Сообщество губок включает норийские формы: *Mollengraffia regularis* Vinassa de Regny, *Amblysiphonella* sp., *Hodsia* sp., *Corynella* sp., *Praecorynella* cf. *auriformis* Dieci; склерактинии представлены: *Cyathocoenia paradoxa* Melnikova, *Phacelostylophyllum karauldyndalaensis* Melnikova, *Coryphyllia* cf. *marmorea* (Frech), *Retiophyllia wanneri* (Vinassa de Regny), *Paradistichophyllum noricum* (Frech), *P. multigranulatum* (Melnikova), *Astraeomorpha major* (Vinassa de Regny), *Procycolites triadicus* Frech; некоторые из перечисленных были широко распространенными в норийском веке в различных регионах огромного Тетического бассейна (Cuif, 1974; Frech, 1890; Smith, 1927; Vinassa de Regny, 1915). К этим известнякам приурочены банки ракушечников с остатками позднезорийских мегалодонтид (*Megalodon damesi* Hoern., *M. tofanae* Hoern.). Исходя из полученных данных, возраст караулдындалинского комплекса принимается нами средне(?)-позднезорийским.

Джилгакочусуйский комплекс развит в отложениях джилгакочусуйской толщи (Дронов и др., 1976), распространенной в бассейнах рек Шинды, Джилгакочусу, Игримьюз и др. Здесь в условиях пририфовой отмели на фоне длительного общего погружения дна бассейна, с частыми сменами знака колебательных движений, формировалась терригенно-карбонатная толща мощностью 100–150 м, сложенная зеленовато-серыми известковистыми песчаниками, песчанистыми мергелями с тремя уровнями карбонатных прослоев. Последние представлены караваеподобными образованиями биостромно-детритовых известняков мощностью от 3–6 до 8 м, протяженностью до 10–20 м, а также банками-ракушечниками, состоящими либо из двустворок, либо из брахиопод. Биостромно-детритовые известняки сложены разрозненными скоплениями остатков губок, гидроидных полипов и склерактиний. Сообщество губок представлено новыми видами и включает *Mollengraffia* sp., *Hodsia* sp., *Siphonia* sp., *Amblysiphonella* sp., *Corynella* sp., *Polytholosis* sp. Гидроидные представлены *Stromatomorpha* sp. и хететидами: *Bauneia* sp., *Blastochaetetes* sp., *Aculaechaetetes* sp., *Pseudoseptifer* sp. Комплекс склерактиний содержит виды *Cyathocoenia minor* Melnikova, *C. paradoxa* Melnikova, *Stylophylloopsis polyactis* Frech, *Paradistichophyllum oppeli* (Reuss), *P. minimum* (Melnikova), *Palaeastraea grandissima* (Frech), *Toechastraea plana plana* Cuif, *Astraeomorpha crassisepa* Reuss,

*Pamiroseris meriani meriani* (Stoppani), многие из которых широко известны из норийских отложений различных регионов Тетического бассейна (Diener, 1921; Frech, 1890; Smith, 1927). Банки-ракушечники, состоящие из двустворок, включают *Astarte triassina* Roemer, *Monotis* sp.; брахиоподовые ракушечники представлены *Halorella amphitoma* (Bronn.), *H. cf. rositana* Bittner, *Halorelloides rectifrons* (Bittner), *Triadithyris gregariaformis* (Zugmayer), *Crurirhynchia kiparisovae* Dagys, *Lobothyris nux-Dagys*; перечисленные виды норийского возраста. Учитывая, что отложения, содержащие джилгакочусуйский комплекс, подстилаются так называемой игримьюзской свитой с аммоноидеями средненорийского возраста (Дронов и др., 1976), возраст джилгакочусуйского комплекса принимается нами средне-поздненорийским. Перекрывающие отложения представлены черными алевролитами гударской толщи (Дронов и др., 1976), содержащими остатки норийско-рэтских гидродных: *Heterastridium conglobatum* Reuss, *H. rugosum* Gerth, *H. porosum* (Duncan), *H. granulatum* (Duncan).

Бортепинский комплекс приурочен к отложениям бортепинской толщи (Дронов и др., 1976; Мельникова, 1975), протягивающейся неширокой полосой и обнажающейся на перевале Каракульашу, в оаях Ханюлы, Беик, Бортела, Порджилга и др. Мощность толщи 50-100 м; состав ее терригенно-карбонатный. Неустойчивый гидродинамический режим дна бассейна, прерывистый характер его опускания способствовали накоплению пестрой толщи, представленной чередованием аргиллитов, алевролитов, песчаников с карбонатными горизонтами (от 4-5 до 7 в различных разрезах). Последние включают линзы водорослево-фораминиферовых биогермов, губково-гидроиднокоралловых биостромов и прослой органично-обломочных известняков. В нижней части толщи (первые 10-20 м мощности) преобладают терригенные породы с мало-мощными прослоями (0,2-1,5 м) алеврито-песчаных органично-обломочных полидетритовых известняков с обломками склерактиний, битых раковин брахиопод и двустворок. В средней части толщи (30-50 м мощности) выделяются 2-4 горизонта известняков, содержащих линзы биогермов и биостромов (мощностью от 2-5 до 8 м по простиранию от 3-10 до 20 м). Биогермы сложены очень плотными серыми тонкозернистыми известняками, нередко доломитизированными, в рельефе образующими скальные обрывистые уступы. Остатки кораллов и другой макрофауны в них редки. При микроскопическом их изучении обнаруживаются плохо сохранившиеся остатки микрофауны и микроводорослей. Биостромы, содержащие незначительные примеси алеврито-аргиллитового материала, изобилуют остатками губок, гидроидных полипов, склерактиний, брахиопод и двустворок, среди которых кораллы преобладают. Многие рифостроящие склерактинии находятся нередко в прижизненном положении, иногда разделены детритовым и хемогенным материалом; они легко извлекаются из породы; частыми находками являются хорошо отпрепарированные экземпляры одиночных и колониальных форм. В верхней части толщи (10-30 м мощности) вновь преобладают терригенные фации, карбонатные прослой маломощные (0,3-1,5 м) и представлены обломочно-детритовыми разностями известняков. Комплекс склерактиний бортепинской толщи необычайно многочисленный по количеству особей отдельных видов и весьма разнообразен по систематическому составу. Он содержит: *Cyathocoenia paradoxa* Melnikova, *C. schafhäutli* (Winkler), *Stylophyllopsis polyactis* Frech, *S. rudis* (Emmrich), *S. bortepeensis* Melnikova, *Phacelostylophyllum* ex gr. *zitteli* (Frech), *Cuifeia gigantella* Melnikova, *Distichophyllia norica* (Frech), *Paradistichophyllum noricum* (Frech), *P. minimum* (Melnikova), *P. multigranulatum* (Melnikova), *Retiophyllia clathrata* (Emmrich), *Palaeastraea grandissima* (Frech), *Toechnastraea* ex gr. *plana* Cuif, *T. kuschlini* Melnikova, *Astraeomorpha crassicepta* Reuss, *A. minima* Frech, *A. reimani* Melnikova, *A. multisepta* Melnikova, *Pamiroseris rectilamellosa pamirensis* Melnikova, *P. ex gr. meriani* (Stoppani). Приведенный список включает как норийские, так и рэтские виды, широко распространенные в различных регионах Тетического бассейна (Cuif, 1972; 1974; 1975; 1976; Diener, 1921; Frech, 1890; Reuss, 1865; Roniewicz, 1974).

Вместе с кораллами встречены губки: *Amblysiphonella* sp., *Steinmannia* sp., *Colospongia* sp., *Hodsia* sp.; гидроидные: *Parastromatopora attenuata* Boiko, Lo-

*phiostroma boletiformis* Boiko, *Pamirostroma astrorizoides* Boiko, *Spongiomorpha ampluramosa* Boiko, *Pseudoseptifer* sp.; брахиоподы: *Lepismatina austriaca* (Suess), *Sinucostra emmrichi* (Suess), *Laballa suessi* (Winkler), *Rhaetina gregaria* (Suess), *Aulacothyrapsis eminens* Dagys, *Adygella biplicata* Dagys, *Triadithyris gregariaformis* (Zugmayer), *Pamirothyris kushlini* Dagys, *Davidsonella rhaetica* Dagys; двустворки: *Chlamys valoniensis* Defr., *Myophoria napengensis* Healy, *Rhaeticavicula* cf. *contorta* (Portl.), *Homomya* cf. *rotaensis* Desio, *Cassianella* aff. *fragilis* Desio, *Grammotodon* ex gr. *lycetti* Moore, *Pinna* cf. *miliaria* Stopp., *Gervillia* cf. *praecursor* Quenst., *Indopecten glabra* Dougl. Сообщества последних двух групп фауны также смешанные, включают норийские и норийско-рэтские формы. В целом возраст бортепинского комплекса принимается нами позднеррийско-рэтским.

Подводя итог вышеизложенному, следует отметить, что для позднетриасовых склерактиний Юго-Восточного Памира характерна следующая эколого-фациальная дифференциация. Органогенные постройки типа биогермов и биогермных массивов приурочены к рифовым фациям и сформированы в теле рифового плато (шаймакский и караулдындалинский комплексы). Биогермы и тафогермы с каттамарджанайским комплексом формировались, по-видимому, в фациальной зоне мелководного шельфа. Размещение и захоронение их в вулканогенной толще обусловлено синхронным проявлением подводного вулканизма. Биостромно-детритовые отложения, содержащие муздубулакский комплекс фауны, по-видимому, характерны для фациальной зоны мелководного шельфа при неустойчивом палеотектоническом режиме дна бассейна с частыми сменами знака колебательных движений и при усиленном привносе тонкоотмученного терригенного материала. В фациях пририфовой отмели, обращенной в сторону открытого мелководного моря, при упорядоченном привносе терригенного материала развивались биостромно-детритовые отложения, содержащие джилгакусуйский комплекс. Биогермы и биостромы, содержащие бортепинский комплекс, формировались в условиях мелководного моря при упорядоченном привносе терригенного материала, однако пестрота отложений толщи, содержащей упомянутые органогенные постройки, говорит о неустойчивом тектоническом режиме дна бассейна. В верхах толщи происходит резкая смена условий осадконакопления, выражающаяся в значительном обмелении бассейна (усиливается красноцветность пород, преобладание более грубых компонентов — аргиллитов и песчаников), изменение его физико-химических условий и гидродинамического режима, что нашло свое отражение в отсутствии биогермов и биостромов, в наличии органогенно-обломочных известняков с резко обедненным комплексом склерактиний и других групп фауны.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алиев С.И. Литология и условия формирования триасовых отложений Юго-Восточного Памира: Автореф. канд. дис. Душанбе, 1977. 20 с.
- Бойко Э.В. Три новых рода позднетриасовых строматопоридей Юго-Восточного Памира. — Палеонтол. журн., 1970, 4, с. 46-51.
- Бойко Э.В. Позднетриасовые спонгиоморфиды (Hydrozoa) Юго-Восточного Памира. — Палеонтол. журн., 1972, 2, с. 20-25.
- Бойко Э.В. Позднетриасовые гидроидные Юго-Восточного Памира и их стратиграфическое значение: Автореф. канд. дис. Душанбе, 1975.
- Дагис А.С. Верхнетриасовые брахиоподы юга СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 239 с.
- Дагис А.С. Триасовые брахиоподы: (Морфология, систематика, филогения, стратиграфическое значение и биогеография). Новосибирск: Наука, 1974. 386 с.
- Дронов В.И., Андреева Т.Ф., Кушлин Б.К. Стратиграфия и история развития Центрального и Юго-Восточного Памира в мезозое. — В кн.: Стратиграфия верхнего палеозоя и мезозоя южных биогеографических провинций. Докл. сов. геологов на XXII сессии Междунар. геол. конгр. Проблема 16а. М.: Недра, 1964, с. 150-162.
- Дронов В.И., Левен Э.Я. К вопросу о геологии Юго-Восточного Памира. — Сов. геология, 1961, 11, с. 21-36.
- Дронов В.И., Лучников В.С. Триасовая — юрская система. — В кн.: Расчленение стратифицированных и интрузивных образований Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1976, с. 109-142.

- Кушлин Б.К. Стратиграфия и аммоноидеи триасовых отложений Юго-Восточного Памира: Автореф. канд. дис. Душанбе, 1969.
- Кушлин Б.К. Памирская геосинклиналь. — В кн.: Стратиграфия СССР. Триасовая система. М.: Недра, 1973, с. 374-394.
- Мельникова Г.К. Новые виды триасовых склерактиний Памира. — Палеонтол. журн., 1967, 1, с. 22-31.
- Мельникова Г.К. О роде *Suathosoenia* (*Hexacoralla*). — Палеонтол. журн., 1968а, 1, с. 11-17.
- Мельникова Г.К. Позднетриасовые склерактинии Юго-Восточного Памира и их стратиграфическое значение: Автореф. канд. дис. Душанбе: 1968б.
- Мельникова Г.К. Новые данные о морфологии, микроструктуре и систематике позднетриасовых представителей надсемейства *Thamnasterioidea* (склерактинии). — Палеонтол. журн., 1971, 2, с. 21-35.
- Мельникова Г.К. К ревизии некоторых позднетриасовых и раннеюрских представителей семейства *Stylophyllidae* Volz, 1896. — Палеонтол. журн., 1972, № 2, с. 53-63.
- Мельникова Г.К. Позднетриасовые склерактинии Юго-Восточного Памира. Душанбе: Дониш, 1975, 234 с.
- Cuif J.P. Recherches sur les Madreporaires du Trias. I. Famille des Stylophyllidae. — Bull. Mus. nat. hist. natur., Paris, 3e ser., 1972, N 97, Sci. Terre 17, p. 211-291.
- Cuif J.P. Recherches sur les Madreporaires du Trias. II. Astraeoidea. Revision des genres *Montlivaltia* et *Thecosmia*. Etude de quelques types structuraux du Trias de Turquie. — Bull. Mus. nat. hist. natur., Paris, 3e ser., 1974, N 275, Sci. Terre 40, p. 293-400.
- Cuif J.P. Recherches sur les Madreporaires du Trias. III. Etude des structures pennulaires chez les Madreporaires triassiques. — Bull. Mus. nat. hist. natur., Paris, 3e ser., 1975а, N 310, Sci. Terre 44, p. 45-127.
- Cuif J.P. Caracteres morphologiques microstructuraux et systematiques des Pachytheclidae, nouvelle Famille de Madreporaires triassiques. — Geobios, 1975b, N 8, fasc. 3, p. 157-180.
- Cuif J.P. Recherches les Madreporaires du Trias. IV. Fomres cerio — meandroides et thamnasterioides du Trias des Alpes et du Taurus sudanatolien. — Bull. Mus. nat. hist. natur., 1976, 3e ser., N 381, Sci. Terre 53, p. 65-195.
- Diener C. Fossilium catalogus. I. Animalia. Cnidaria triadica. — Berlin, 1921, S. 9-37.
- Fursich F.T., Wendt J. Biostratigraphy and Palaeoecology of the Cassian formation (triassic) of the Southern Alps. — Palaeogeogr., Palaeoclimatol. and Palaeoecol., 1977, 22, N 4, p. 257-323.
- Frech F. Die Korallenfauna der Trias. Die Korallen der Juvavischen Triasprovinz. — Palaeontographica, 1890, 37, S. 1-116.
- Laube G. Die Fauna der Schichten von St. Cassian. I. Abt. — Denkschr. Akad. Wiss., Wien, 1865, 24, S. 223-266.
- Reuss A.E. Über einige Anthozoen der Kossener Schichten und der alpinen Trias. — Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, 1865, 50, S. 153-167.
- Roniewicz E. Rhaetian corals of the Tatra Mts. — Acta geol. pol., 1974, v. 24, N 1, p. 97-116.
- Smith J.P. Upper Triassic marine invertebrate faunas of North America. — U.S. Geol. Surv. Prof. Pap., 1927, N 141, p. 126-135.
- Urlichs M. Zur Stratigraphie und Ammonitenfauna der Cassianer Schichten von Cassian (Dolomiten 3, Italien). — Schriftenr. Erdwiss. Kommis. Österr. Akad. Wiss., 1974, 2. S. 207-222.
- Vinassa de Regny P. Triadischen Algen, Spongien, Anthozoen und Bryozoen aus Timor. — Palaeontol. Timor, Stuttgart, 1915, 4, 118 S.
- Volz W. Die Korallenfauna der Trias. II. Die Korallen der Schichten von St. Cassian in Südtirol. — Palaeontographica, Stuttgart, 1896, 43, 124 S.

УДК.563.66:551.762(479.25)

А.С. Папоян

## НОВЫЕ ДАННЫЕ О ЮРСКИХ КОРАЛЛАХ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ АРМЯНСКОЙ ССР

Юрские отложения на территории Армянской ССР пользуются широким распространением и характеризуются богатой фауной. Наряду с другими группами немаловажное значение имеют и ископаемые остатки шестилучевых кораллов (склерактиний). Последние чаще встречаются в карбонатных отложениях поздней юры, в терригенных же отложениях келловоя и бата они присутствуют реже.

До настоящего времени специального монографического изучения шестишлупчатых кораллов на исследованной территории не производилось. В работах ряда исследователей приводились лишь указания на наличие коралловой фауны в юрских отложениях Северной Армении, сборы которых носили спорадический характер. Позднее Н.Р. Азаряном в процессе исследования юрских отложений этой территории наряду с моллюсковой фауной были собраны и кораллы, которые в дальнейшем были определены Р.Г. Бабаевым.

В последние годы нами начато систематическое изучение юрских кораллов Армянской ССР<sup>1</sup>, данные которых, совместно с определениями Р.Г. Бабаева, вошли в унифицированную биостратиграфическую схему юрских отложений, составленную Н.Р. Азаряном.

Ниже приводятся некоторые результаты исследования кораллов и их стратиграфическое значение для территории северной части Армянской ССР.

Первые находки склерактиний на исследованной территории относятся пока к началу батского яруса. Раннеюрское время в Армении, как и в сопредельных регионах Грузии и Азербайджана, характеризуется отсутствием кораллов. Последнее обстоятельство на исследованной территории связано с неблагоприятными фациальными условиями в существующем морском бассейне, где происходило интенсивное накопление глин и кварцевых песчаников, препятствующее развитию коралловой фауны.

В начале байоса происходит активизация тектонических движений, проявление процессов бурного подводного вулканизма, резко ослабевающих в конце этого времени. Последнее способствует восстановлению нормальных морских условий и процессов осадконакопления и приводит в конце байосского (?) и в начале батского времени к развитию представителей одиночных кораллов (роды *Montlivaltia* и *Chomatoseris*). После нижнебатской регрессии в раннем келловее наступает кратковременная трансгрессия, где вновь получают свое развитие представители рода *Montlivaltia*.

Вспышка в развитии коралловой фауны в позднеюрское время (оксфорд-кимеридж), наблюдающаяся повсеместно на земном шаре, четко намечается также и на исследованной территории. Вместо угнетенной и малорослой коралловой фауны бат-келловоя в оксфорд-кимериджское время появляются характерные рифостроящие склерактинии — представители родов *Helioceonia*, *Isastraea*, *Calamophylliopsis*, *Thecosmia* и др. Несмотря на развитие колониальных кораллов, в указанное время на исследованной территории мощных органогенных построек не создавалось. Встречаются лишь небольшие линзовидные постройки в виде биостромов, разрозненных скоплений и мелких "банок".

В результате исследований склерактиний в настоящее время для северной части Армянской ССР предварительно выделяются два характерных коралловых комплекса: бат-келловейский и оксфорд-раннекимериджский, четко отличающиеся друг от друга родовым и видовым составом. Первый комплекс представлен одиночными кораллами, тогда как второй — исключительно колониальными. Такого рода отличие коралловых комплексов определяется возрастными и фациальными условиями.

В терригенных фациях нижнего бата и нижнего келловоя Северной Армении получили свое развитие представители следующих видов: *Montlivaltia numismalis* d'Orb., *M. nattheimensis* Milas., *M. decipiens* Koby, *Grandifavia bendukidzeae* Babaev.

Из указанных видов *Montlivaltia nattheimensis* Milas. и *M. numismalis* (d'Orb.) были нами найдены в отложениях нижнего бата и, как известно, характерны для отложений бата и келловоя Крыма, Грузии, Азербайджана и ряда регионов Западной Европы (Франция, Швейцария). Эти кораллы в Армении встречены с руководящими для нижнего бата видами аммонитов (*Morphoceras densicostatum* Thalm., *M. multiformis* Arkell, *Ebrayiceras fillicosta* Wetz., *Ebr. pseudoanceps* Ebray и др.), характеризующими повсеместно зону *Zigzagiceras zigzag*.

<sup>1</sup> Монографическая обработка кораллов выполнена под руководством Н.С. Бендукидзе.

Остальные виды этого комплекса (*Montlivaltia decipiens* (Goldf.), *M. ducreti* Kobu, *Grandifavia bendukidzeae* Bab.) встречаются на изученной территории в отложениях келловея. В этих отложениях кораллы найдены с характерными видами аммонитов (*Macrocephalites macrocephalus* (Schloth.), *M. madagascariensis* Lem., *M. (Indocephalites) caucasicus* Djan. и др.), четко датирующими возраст вмещающих их отложений (зона *Macrocephalites macrocephalus*). Привязка кораллов к аммонитовым зонам дается в приводимой схеме (см. табл. 1).

В бат-келловейском комплексе *G. bendukidzeae* Bab. впервые была описана Р. Бабаевым из верхнеоксфордских отложений Азербайджана. На армянской части Малого Кавказа этот вид обнаружен в келловейских отложениях. Наличие одного и того же эндемичного вида в стратиграфически различных горизонтах сопредельных регионов закрепляет его существование и соответственно расширяет его распространение от келловея до верхнего оксфорда включительно.

Недостаточность материала в настоящее время не позволила выделить самостоятельно батский и келловейский комплексы. Существующая же общность родового состава раннебатских и раннекелловейских кораллов привела к включению их пока в единый комплекс.

Таким образом, обильный периодический снос в морской бассейн терригенного материала в бат-келловейское время, смена кратковременных трансгрессий и регрессий на относительно небольшом геологическом отрезке времени привели к однообразию и немногочисленности видового и родового составов, к развитию небольших по размеру одиночных кораллов, часто дисковидной формы с широким основанием, не успевших обрести зрелый облик и в целом представленных угнетенными формами.

Установившийся в позднеюрское время (поздний оксфорд – ранний кимеридж) тектонический режим, обусловивший на территории северной части Армянской ССР медленное равномерное опускание дна позднеюрского бассейна, привел к образованию небольших рифовых участков. В этих участках получили свое развитие разнообразные массивные полусферической формы колонии (представители родов *Heliocoenia*, *Pseudocoenia*), фацелиодные пучковидные (представители родов *Calatophylliopsis*, *Thecosmilia*, *Dermoseris*), а также стелющиеся меандроидные формы колоний (представители родов *Comoseris*, *Myriophyllia* и др.).

В раннем оксфорде существовали благоприятные условия для развития коралловой фауны. Однако ввиду интенсивного метаморфизма кораллы в отложениях нижнего оксфорда сильно перекристаллизованы, встречаются редко и плохой сохранности. В этих отложениях нами встречен пока один эндемичный вид – *Heliocoenia choratani* Pardoja.

Что же касается позднеоксфордских склерактиний, то они представлены небогато как числом особей, так и видов, но с хорошо сохранившейся внутренней структурой. Из этих кораллов нами определены *Dermoseris delgadoi* Kobu, *Comoseris minima* (Beauv.), *Thecosmilia longimana* (Quenst.).

*Dermoseris delgadoi* Kobu нами встречен на исследованной территории лишь в верхнем оксфорде, а два других вида встречаются также и в отложениях нижнего кимериджа.

Раннекимериджские склерактинии очень тесно связаны с позднеоксфордскими, но в отличие от последних они представлены разнообразным родовым и видовым составом. Из них нами определены *Cyathophora bourguietii* (Defr.), *Pseudocoenia fromenteli* (Beauv.), *Cryptocoenia cartieri* Kobu, *Stylosmilia michelini* Edw. et H., *Heliocoenia variabilis* Etal., *H. corallina* Kobu, *Myriophyllia rastellina* (Mich.), *Thecosmilia trichotoma* (Goldf.), *Complexastraea lobata* Geyer, *Isastraea helianthoides* (Goldf.).

Доминирующее место в нижнекимериджских отложениях северной части Армянской ССР занимают представители рода *Thecosmilia* (*T. trichotoma* (Goldf.) и *Calatophylliopsis* (*C. etalloni* Kobu)), имеющие в других регионах интервал распространения от позднего оксфорда до титона.

Все виды, характеризующие этот комплекс, известны из отложений оксфорд-кимериджа Крыма, Грузии (Бендукидзе, 1949, 1960), Азербайджана

Унифицированная региональная стратиграфическая схема юрских отложений Армянской ССР  
(Составил Н.Р. Азарян)

Общая стратиграфическая шкала				Региональные стратиграфические подразделения										
Система	Отдел	Ярус	Подъярус	Горизонт	Слои или зоны	Характерные комплексы органических остатков								
						Аммониты	Кораллы							
Юрская	Верхний	Климериджский	Верхний	Иджеванский надгоризонт										
			Нижний											
			Верхний											
			Нижний											
		Оксфордский	Верхний											
			Нижний											
		Калловейский	Верхний											
			Средний											
			Нижний											
		Средний	Батский						Верхний					
									Средний					
									Нижний					
Байосский	Верхний			Алавердский надгоризонт										
									Верхний	<i>Parkinsonia parkinsoni</i>	Parkinsonia parkinsoni Sow., P. orbigniana Wetz., P. depressa Quenst., Oppelia subradiata Sow., Stephanoceras (Cadamites) psilacantus Wermb., S. (C.) deslongchampsii Defr.			
										Нижний	<i>Garantiana garantiana</i>	Pseudogarantiana dichotoma Bentz., P. nodosa Bentz., Garantiana garantiana Orb., G. Fillicosta Bentz.		
Средний	Шахтахтский													
								Верхний						
								Средний						
Нижний	Слои с <i>Morphoceras</i> и <i>Ebrayiceras</i>	<i>Oppella fallax</i> Guer., <i>O. Waterhousei</i> Morr., <i>Morphoceras multiformis</i> Ark., <i>M. macrescens</i> Buckm., <i>M. densicostatum</i> Thalm., <i>Ebrayiceras fillicosta</i> Wetz., <i>Eb. pseudoanceps</i> Ebray., <i>Planisphinctes planilobus</i> Buck.	<i>Maçgeopsis turbinata</i> All. <sup>x</sup> <i>M. induta</i> All. <sup>x</sup> <i>M. caryophyllata</i> Lam. <sup>x</sup> <i>M. waterhousei</i> Edw. et H. <sup>x</sup> <i>M. regularis</i> d'Orb. <sup>x</sup> <i>M. numismalis</i> (d'Orb.) <i>M. nattheimensis</i> Milas. <i>Chomatoseris orbulites</i> (Lam.) <sup>x</sup>											
Бугакарский														
								Верхний						
								Средний						
Нижний	<i>M. macrocephalus</i>	<i>Ptychophylloceras hommairei</i> Orb., <i>Hecticoceras pseudopunctatum</i> Lah., <i>Macrocephalites macrocephalus</i> Schloth., <i>M. madagascariensis</i> Lem.	<i>Grandifavia bendukidzeae</i> Bab., <i>Montjivaltia ducreti</i> Koby, <i>M. decipiens</i> (Goldf.)											
Иджеванский надгоризонт														
								Верхний						
								Средний						
Нижний	Слои с <i>Perisphinctes</i> ( <i>Properisphinctes</i> ) <i>visinus</i>	<i>Partschiceras viator</i> Orb., <i>P. pseudoviator</i> Djanel., <i>Sowerbyceras tortisulcatum</i> Orb., <i>Hecticoceras bonarelli</i> Lor., <i>H. catilonense</i> Lor.	<i>Heliocoenia choratani</i> Papoian											
Бугакарский														
								Верхний						
								Средний						
Нижний														

<sup>x</sup> Определения Р. Бабаева

(Бабаев, 1973), Польши (Roniewicz, 1966), ФРГ, Англии, Франции (Beauvais, 1964) и Югославии (Turnsek, 1972).

Таким образом, в отложениях верхнего оксфорда и нижнего кимериджа северной части Армянской ССР в силу отсутствия аммонитов важное значение наряду с пелециподами и брахиоподами приобретают кораллы. Встреченный совместно с кораллами богатый комплекс пелеципод и брахиопод уточняет возраст вмещающих отложений как поздний оксфорд—ранний кимеридж. Последнее обстоятельство свидетельствует о том, что кораллы наряду с другой ископаемой фауной могут служить надежной основой для биостратиграфического расчленения средне- и, особенно, верхнеюрских отложений Армянской ССР и их корреляции с разрезами Западной Европы и Средиземноморской полосы.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Азарян Н.Р. Стратиграфия и фауна юрских отложений Алавердского рудного района Армянской ССР. Ереван, 1963. 255 с.
- Бабаев Р.Г. Позднеюрские шестилучевые кораллы (склерактинии) северо-восточной части Малого Кавказа (Азербайджан). Баку: Элм, 1973. 165 с.
- Бендукидзе Н.С. Верхнеюрские кораллы Рачи и Юго-Осетии. — Труды Геол. ин-та АН ГССР, 1949, т. 5 (10), с. 55–172. На груз. яз., резюме рус.
- Бендукидзе Н.С. Верхнеюрские кораллы Зап. Абхазии и устья р. Мзымты. — Труды Геол. ин-та АН ГССР, 1960, т. 11(16), с. 5–36.
- Папоян А.С. Кораллы из отложений оксфорда—кимериджа Шамшадинского района. — Изв. АН АрмССР. Науки о Земле, 1977, 6, с. 31–39.
- Beauvais L. Étude stratigraphique et paléontologique des formations à Madréporaires du Jurassique supérieur du Jura et de l'est du bassin de Paris. — Mém. Soc. géol. France, nouv. ser., 1964, 43, fasc. I, mém. 10, 287 p.
- Koby F. Monographie des Polypiers jurassiques de la Suisse. — Mém. Soc. paléontol. Suisse, 1881–1887, 12, Bale, 582 p.
- Roniewicz E. Les Madréporaires du Jurassique supérieur de la Bordure des Monts de Sainte-Croix, Pologne. — Acta paleontol. pol., 1966, 11, N 2, p. 157–264.
- Turnsek D. Zgornjejurjske Korale iz južne Slovenije. — Razpr. IV. razr. SAZU, Ljubljana, 1972, 15, 121 str.

УДК 56.074.6:551.351.5

*Р.Г. Бабаев, Е.В. Краснов*

### ФОРМЫ РОСТА КОРАЛЛОВ СОВРЕМЕННЫХ И ДРЕВНИХ РИФОВЫХ ЛАГУН

Сравнительно-морфологические исследования современных и ископаемых кораллов привлекают все больший интерес. Целесообразно поэтому проследить основные вехи развития этого направления в изучении мадрепоровых кораллов. Одним из первых обратил внимание на необходимость сравнительного анализа формообразования ругоз и склерактиний наш выдающийся предшественник Н.Н. Яковлев (1913). Н.Н. Яковлев еще в начале XX века в росте колоний различал пять различных типов вегетативного роста. Колония может расти как: 1) сферическая масса, 2) корковидно-нарастающий слой, 3) свободная пластинка, 4) ветвящееся кустовидное образование или 5) аморфная масса. И хотя зародышу всегда свойственна врожденная тенденция к известной определенной форме роста, действием окружающих условий может быть вызван тот или другой тип вегетативного роста. Тщательные наблюдения за ростом склерактиний одного вида в спокойных водах бухты Порт—Судана и на выходе из нее в открытое море при более подвижных гидродинамических условиях позволили Н.Н. Яковлеву подкрепить выводы Ф. Вуд—Джонса о росте полипняков *Pocillopora*, *Stylophora*, *Acropora* и др.

Анализируя влияние осадконакопления на рост *Acropora pulchra*, Н.Н. Яковлев подчеркнул значение этого фактора по сравнению с остальными. Коралловые песчинки, захваченные водными струями и омывающие коралл, модифицируют форму колоний, убивая зооиды, расположенные в самых верхних точках роста, наклоняя в ту или другую сторону другие и предоставляя возможность свободно расти остальным. Кораллиты, подвергаясь воздействию осадков, выдаются над общей поверхностью колоний, предохраняя гастроваскулярные полости полипов от проникновения песчинок внутрь. Различную скульптуру приобретают и промежуточные между кораллитами части колоний. Появление борозчатости на поверхности колоний Н.Н. Яковлев связывал с необходимостью выведения осадков.

Способность кораллов изменять форму в зависимости от условий среды казалась при этом беспредельной, потому что ни величина кораллитов и степень их возвышения над поверхностью колоний, ни форма чашки, не говоря уже об общей форме колоний и строении ее поверхности, как показали сравнительные наблюдения палеонтологов за ростом современных кораллов, не могут считаться надежными видовыми признаками. Все вариации внешней формы коралла могут быть объяснены условиями его роста — положением на рифе, количеством осадков, особенностями гидродинамики вод и т.д. "Вышеизложенное, — писал Н.Н. Яковлев (1913), — имеет, конечно, значение и для палеонтологии...", имея в виду необходимость ревизии многих ископаемых видов, выделенных без учета их пластичности и широты индивидуальной изменчивости.

М. Мирчинк (1937), исследуя формы роста юрских лагунных склерактиний окрестностей Коктебеля в Крыму, возвращается к выводам Н.Н. Яковлева по современным кораллам и определяет четыре главных, по ее мнению, фактора, влияющих на рост кораллов: 1) характер субстрата, 2) глубина местообитания, 3) влияние прибоя, 4) осадконакопление. Сравнивая видовые признаки *Stylina lobata* (Goldf.) и *S. ploti* Edw. et Haime, *Diplocoenia stellata* Etall. и *D. sitteli* Solomko, М. Мирчинк отмечала несущественность их различий, не выходящих за рамки внутривидовой изменчивости, однако в описании так и не решилась свести эти виды в синонимы.

Т. Воон и Дж. Уэллс (Vaughan, Wells, 1943) продемонстрировали исключительно важную формообразующую роль гидродинамического фактора в заливах и бухтах полуострова Флорида на примере роста колоний *Porites porites* (Pallas) и *Diploria clivosa* (Ellis et Solander).

Исключительно ценны наблюдения Н.С. Бендукидзе (1951) за ростом многоэтажных колоний из лужитана Грузии *Dimorpharaea lineata* Eichw. и одиночных *Montlivaltia truncata* Edw. et Haime, которые показали связь этого процесса с характером субстрата и седиментацией.

Р.Г. Бабаев (1968, 1973), исследуя позднеюрские кораллы из карбонатных отложений Малого Кавказа, выяснил, что уменьшение размера чашечки происходит вследствие поступления с суши терригенных частиц. Кроме того, "вариететы Коби", выделенные по расположению кораллитов и по степени развития на них эпитекальных колец, рассматриваются им как экологические морфы *Calamophylliopsis flabellum* (Mich.) и включены в синонимику последнего.

Нельзя не отметить в связи с этим и работы Д.В. Наумова с китайскими соавторами (Наумов и др., 1960). В лагунах и бухтах о-ва Хайнань в Южно-Китайском море из-за отсутствия прибоя доминируют тонковетвистые ломкие колонии *Acropora*, *Stylophora* и др., погружающиеся корневыми выростами в илистый грунт, но встречаются также плоские неприкрепленные *Fungia* и полусферические *Porites*. Некоторые виды кораллов, поселяющиеся в бухтах о-ва Хайнань на нижнем горизонте литорали, не выносят осушения, и у них выработалась воронковидная форма колоний, позволяющая сохранять воду во время отлива. Она присуща видам из различных родов и семейств (*Podobacia*, *Turbinaria*) и, очевидно, конвергентна. В сублиторали, где кораллы не обсыхают, форма роста становится уплощенной.

Интересный ключ к палеоэкологическим реконструкциям условий обитания древних лагунных кораллов на основании различий в поведении и структуре скелета современных *Fungia* предложили недавно английский и австралийский палеонтологи (Hubbard and Pocock, 1972). Изучив в лабораторных условиях реакцию живых фунгий на засыпание карбонатным песком, они раскрыли механизм сбрасывания полипами осадков, связанный со способностью расширяться и изменять форму чашки. В этой же работе дано объяснение других важных сторон жизнедеятельности кораллов — приема пищи, удаления экскрементов и др., что позволило предложить теоретическую модель взаимодействия между функциями и формой полипа, его ориентацией в связи с условиями среды и расположением на внутрिलाгунном рифе. Проверка этой модели прямыми наблюдениями за ростом современных кораллов в лагунах у Бермудских островов, в Карибском бассейне и на Тихом океане показала хорошее соответствие теоретических и наблюдаемых распределений. В зависимости от положения вверх, сбоку или в готах внутрिलाгунного рифа форма роста коралла оказывается различной. Она изменяется от уплощенной и слабо ветвистой в вершине рифа до разветвленной в глубине ниш.

Специальное рассмотрение роста рифовых колониальных кораллов предпринял Д. Барнз (Barnes, 1973). Процесс роста он анализирует прежде всего как бесполое деление тканей полипа, что в свою очередь вызывает рост и модификации скелетных образований. На бесполое деление и кальцификацию, по мнению Барнза, влияют относительные количества пищи и света, которые получают колонии.

Кораллы, растущие в мелководных условиях как полусферические или округло-колоннообразные колонии, на глубине становятся листообразными или тарелкообразными. Работами Горо (Goreau, 1963), доказано, что причина таких изменений — уменьшение света, но не увеличение глубины. Воздействующий через фотосинтез эндосимбиотических водорослей-зооксантелл свет влияет на скорость кальцификации кораллов.

Д. Барнз ввел также понятие о радиусе кривизны поверхности колонии и показал, что достижение его критической величины у современных кораллов тесно связано с относительными количествами пищи и света. Если количество пищи в пространстве между поверхностью и основанием рифа меняется незначительно, как считал Т. Горо (Goreau, 1963), тогда более важно для роста кораллов уменьшение интенсивности и качества света с глубиной. Если скорость бесполого деления тканей велика, то велика и скорость кальцификации. Многократное полное деление всех полипов колоний в мелководных лагунах может привести к образованию полусферических и сфероидных форм, которые будут увеличиваться в размерах, пока не достигнут критического радиуса кривизны поверхности. Продолжение роста в тех же условиях среды может, образно говоря, "развалить" колонию, и она приобретет неправильную (асимметричную) форму, разделится на отдельные лопасти и даже начнет ветвиться. Некоторые современные склерактинии, особенно *Porites*, иногда образуют гигантские сфероидные колонии ("голова"), но их поверхность покрыта множеством полусфер второго порядка.

Более глубоководные кораллы с низкими значениями критического радиуса кривизны поверхности не могут достигать полусферической формы, так как уже при начальных делениях ткани допустимая величина радиуса окажется предельной. Именно этой причиной можно объяснить пластинчатую форму роста плокоидных и цероидных колоний склерактиний. Эпитека иногда разрастается в разные стороны от основного направления роста колонии, удерживая ее от погружения в ил. У других кораллов, например у *Agaricia* и *Pachyseris*, возникают выросты септальных элементов скелета или днищ.

Формы сфероидного и пластинчатого роста, по Д. Барнзу (Barnes, 1973), являются противоположными направлениями морфологических изменений склерактиний, обтекающих между поверхностью и основанием рифа. Лишь некоторые формы колоний как будто не подчиняются этой гипотезе: как маленькие, так и большие меандрические полипняки, растущие в одинаковых условиях, часто

имеют одинаковую форму. Кроме того, существуют кораллы, не изменяющие форму роста даже в различных условиях среды. Так, у *Dendrogyra* рост, а следовательно, и форма колонии находятся под строгим генетическим контролем. Конечно, генетический контроль обязателен для всех кораллов, но у большинства влияния среды значительно модифицирует рост. Нельзя допускать, что только рассмотренные абиотические факторы влияют на морфологию коралловых колоний, но избирательность действия каждого из них требует столь же убедительных доказательств, как, к примеру, проверка теоретической модели полевыми наблюдениями на современных рифах.

Именно такие подтверждения справедливости выводов Д. Барнза были получены во время исследования роста колониальных склерактиний в лагуне одного из атоллов Гондурасского залива Карибского моря. В затишье углублений внутрилагунного рифа здесь исключительно многочисленны ветвящиеся напоподобие оленьих рогов *Acropora cervicornis*, а на склонах доминируют массивные плоскоидные колонии *Montastrea annularis*. Ветвистые *A. palmata* ориентируются вдоль течений. Очень характерно "разваливание" сфероидных монтастерей с глубиной и уменьшением освещенности (Wallace and Schafersman, 1977).

Авторы настоящей статьи предприняли систематизированное описание форм роста кораллов, характерных для различных фаций – рифостроящих, рифолюбивых и агерматипных (Бабаев, Краснов, 1977). Сравнительное изучение форм роста современных и древних склерактиний из рифовых лагун стало возможным для авторов благодаря участию в экспедициях на НИС "Дмитрий Менделеев" (1971) и "Каллисто" (1974–1975) с целью комплексного исследования коралловых рифов Тихого океана (частично и Индийского океана). Материал по ископаемым склерактиниям собран нами в Горном Крыму и на Юго-Востоке Кавказа.

Современные лагунные сообщества рифов Тихого океана включают многочисленных склерактиний *Favia*, *Fungia*, *Pocillopora*, *Acropora*, *Porites* и др., отличающихся от кораллов передовых рифовых фаций уплощенной дисковидной, сфероидной, реже разветвленно-ветвистой формой роста. В глубоких частях лагун появляются пластинчатые и уплощенно-ветвистые, субгоризонтально растущие колонии. Подобное распределение характерно для руководящих форм рифовых биоценозов залива Астролябия у берегов Новой Гвинеи (Голиков и др., 1973). Регенерация экосистемы внутрилагунного рифа в бухте у г. Маданг; разрушенного цунами 1 ноября 1970 г., в распределении форм роста кораллов, водорослей и других организмов повторяла черты, свойственные ненарушенным биоценозам.

Наиболее близкими фациально-морфологическими аналогами мелководных обитателей современных рифовых лагун следует признать формы роста склерактиний, населявших в позднеюрских морях на территории Горного Крыма и Кавказа фации коралловых "лугов", характерные для узких мелководных прогибов, разделявших воздымавшиеся киммериды.

Тамнастероидные, меандроидные, цериоидные и плоскоидные колонии юрских приостровных биотопов часто тесно соприкасались друг с другом, образуя коралловые "мостовые", местами сохранившиеся в прижизненном положении. Засыпание верхних частей сфероидных колоний осадками приводило, как это отмечалось и для современных форм, к образованию микроатоллов – скелетных построек, имитирующих форму настоящих кольцевых рифов.

Своеобразна форма роста у позднеоксфордских *Thamnoseria amedei* Etallon. Остатки этого вида многочисленны в каркасе внутрилагунных рифов и биогермов Крыма и Кавказа. Колонии древовидные, с почти параллельными и вертикально направленными вверх ветвями. Каждая ветвь колонии состоит из тамнастероидно расположенных кораллитов, их высота колеблется от 12 до 20 мм. Кораллиты с плоскими чашками различной формы, расстояние между чашками также варьирует от 4,0 до 5,0 мм. В основании рифогенных внутрилагунных построек Восточного Крыма ведущая роль принадлежала массивным меандрическим колониям *Psammogyra voltzi* Kobay со слившимися в серии кораллитами,

разделяющими соседние серии. Столбик ложный, губчатый, образуется за счет срастания концов наиболее длинных септ.

В конце юрского периода рифостроящие и рифолюбивые склерактинии были многочисленными в узком мелководном прогибе, разделявшем поднятия Горного Крыма от эпигерцинской Скифской платформы. В этих условиях наибольшее развитие получили уплощенные дисковидные и грибовидные колонии лагунного облика: *Dimorphastraea*, *Fungiastraea*, *Brachyseris* и другие.

У оксфорд-кимериджского вида *Dimorphastraea concentrica* Becker с уплощенной дисковидной поверхностью кораллиты располагались тамнастериоидно. Центральный кораллит окружен двумя-тремя концентрическими сериями кораллитов меньших размеров, возникших вокругротовым почкованием. Чашечные центры кораллитов несколько углубленные, отчетливые. Диаметр чашки центрального кораллита — 4–5 мм, у остальных меньшие размеры. Боковая поверхность септ каринирована, верхние края равномерно зубчатые, пористые. К верхне-внутренним краям септ величина зубцов несколько возрастает. Синаптикулы малочисленные, развиты в основном в периферической зоне кораллитов, образуют слабо заметную ложную стенку.

На нижней поверхности колоний развита морщинистая голотека. Место прикрепления колоний к субстрату точечное, часто эксцентричное по отношению к вертикальной оси центрального кораллита. Широкая нижняя поверхность колоний предохраняла их от погружения в рыхлый, слабо консолидированный грунт.

В титонском предгорном прогибе Горного Крыма также обитали многочисленные уплощенно-грибовидные колонии *Fungiastraea subgregoryi* (Krasn.) с широким основанием и слабо выпуклой верхней поверхностью. Соединение кораллитов тамнастериоидное. Размер чашек достигает у взрослых особей 11 мм. Центральные части чашек несколько углубленные. Верхние края септ в центральных частях чашек зубчатые, а на периферии гладкие. Септы многих циклов перисто срастаются. Синаптикулы редкие в центре кораллитов, более многочисленны в периферической зоне. Столбик точечный, углубленный. Стенка синаптикулотекального типа. Наиболее древняя часть колонии в процессе роста покрывалась концентрически-скорлуповатыми скелетными образованиями последующих поколений полипов. Колонии этого вида встречались и в зонах рифовых прибрежий, но особенно многочисленными они были в коралловых "лугах".

На территории Малого Кавказа *Cryptoconia thiessingi* Kobu образовывали в конце оксфорда колонии шаровидной массивной формы. На их выпуклой поверхности равномерно располагались мелкие округлые чашки диаметром 1,5–2,0 мм; расстояние между их центрами изменялось от 2,5 до 3,5 мм. Чашечные ямки глубокие, с плоским дном, их края слегка зазубрены и возвышаются над поверхностью колонии. Поперечные очертания септ булавовидные, к центру кораллита утончаются. Внутренние края септ зубчатые. Зубцы острые, довольно мелкие.

Вид *Stylina lobata* (Muenster) в позднеоксфордском бассейне северо-восточной части Малого Кавказа образовывал колонии плоскоидной, шаровидной формы. Их чашки округлых очертаний, почти одинакового размера. Диаметр чашек 3,0–3,5 мм, расстояние между центрами смежных чашек 3,5–7,5 мм. Чашечные ямки глубокие, с плоским дном. Столбик мощный, грифельовидный, почти вертикальный. Септы большей частью ровные, в сторону центра слегка согнутые, булавовидных очертаний. Перитека ребристая, с диссепиментами, редкими, большей частью субгоризонтальными.

Для бат-келловейских *Isastraea limitata* (Lamougeux) из Восточного Крыма характерны перииоидные массивные колонии. Чашечная поверхность выпуклая, нижняя часть покрыта концентрической ребристой голотеккой. Чашки пятиугольные, резко ограниченные стенками, слабо углубленные. Диаметр кораллитов 2–4 мм. Септы едва срастающиеся внутренними концами. Дистальные концы септ снабжены острыми зубцами равной величины, а боковые несут ряды вертикально расположенных бугорков (карин). Столбик слабо выраженный или отсутствует.

Эндотека представлена выпуклыми диссепиментами. Стенка септотекальная. Этот вид относится к обрастателям скал, реже обитал на песчаных и гравийных грунтах.

К одиночным и колониальным фунгидам, населяющим дно современных рифовых лагун Тихого океана, морфологически и экологически близки также неприкрепленные циклолитовидные формы *Chomatoseris (Anabacia)* и *Montlivaltia*, встречающиеся среди остатков средне- и позднеюрских склерактиний Малого Кавказа, Горного Крыма и Средней Азии. Уплощенно-конические, с широким основанием, зачастую покрытые морщинистой эпитекой, эти кораллы лишены каких-либо следов прикрепления. Их чашки довольно глубокие, диаметр чашек изменяется в два-три раза по сравнению с минимальным. Глинистые осадки препятствовали развитию иных форм роста кораллов, а сходные с описываемыми известны также из юрских отложений Японии (Yabe and Eguchi, 1933) и Ирана (Flügel, 1966).

Склерактинии современных и древних рифовых лагун обнаруживают устойчивую корреляцию с условиями среды, в которой разворачивались процессы морфогенеза. К числу важнейших факторов среды, обусловивших становление форм роста лагуновых склерактиний, как мы убедились, следует отнести освещенность, степень обеспеченности пищевыми частицами, гидродинамические условия и интенсивность осадконакопления. От индивидуальной изменчивости форм роста склерактиний следует отличать генетически детерминированные различия общего плана строения кораллов, сохраняющегося при изменении условий их обитания.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бабаев Р.Г. К экологии шестилучевых кораллов (склерактинии) поздней юры северо-восточной части Малого Кавказа (Азербайджан). — Изв. АН АзССР. Сер. наук о Земле, 1968, 6, с. 10-15.
- Бабаев Р.Г. Позднеюрские шестилучевые кораллы (склерактинии) северо-восточной части Малого Кавказа (Азербайджан). Баку: Элм, 1973. 166 с.
- Бабаев Р.Г., Краснов Е.В. О формах роста склерактиний в связи с условиями обитания в юрских морях Юго-Восточного Кавказа и Крыма. — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом (фации и организмы). Новосибирск: Наука, 1977, с. 137-148.
- Бендукидзе Н.С. Заметки о некоторых скелетных элементах, о росте и размножении верхнеюрских кораллов. — В кн.: Сборник трудов Геол. ин-та АН ГССР. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1951, с. 199-208.
- Голиков А.Н., Краснов Е.В., Москалев Л.И., Наумов Д.В. Сравнительно-экологический анализ некоторых биоценозов верхних отделов островных шельфов в тропических водах западной части Тихого океана. — Океанология, 1973, 12, вып. 1, с. 158-172.
- Мирчинк М. Кораллы из юрских отложений окрестностей Коктебеля в Крыму. — Бюл. МОИП, 1937, 15, вып. 1, с. 62-80.
- Наумов Д.В., Янь Кин-сун, Хуан Мин-сянь. Главнейшие типы коралловых рифов острова Хайнань. — Oceanol. et Limnol. Sinica, 1960, 111, N 3, с. 157-176.
- Яковлев Н.Н. О некоторых результатах новейших исследований коралловых рифов Индийского океана и Красного моря. — Изв. Геол. комитета, 1913, 32, № 3, с. 251-274.
- Barnes D.J. Growth in colonial scleractinians. — Bull. Mar. Sci., 1973, 23, N 2, p. 280-298.
- Flügel E. Mitteljurassische Korallen von Ostrand der Grossen Salzwüste (Shotori-Kette, Iran). — Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh., 1966, 126, N 1, S. 46-91.
- Goreau T.F. Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reef-builders. — Ann. N.Y. Acad. Sci. USA, 1963, 109, p. 127-167.
- Hubbard J.A.F.B., Pockock Y.P. Sediment rejection by recent scleractinian corals: a key to palaeo-environmental reconstruction. — Geol. Rdsch., 1972, 61, N 2, p. 598-626.
- Vaughan T.W., Wells J.W. Revision of the suborders, families, and genera of the Scleractinia. — Geol. Soc. Amer. Spec. Pap., 1943, 44, 363 p.
- Wallace R.J., Schafersman S.D. Patch-Reef ecology and sedimentology of Glovers reefs atoll, Belize. — In: Reefs and related carbonates — Ecology and Sedimentology. Studies in Geology N 4, Amer. Assoc. Petrol. Geol., 1977, p. 37-52.
- Yabe H., Eguchi M. *Anabacia cyclolithoides* sp. nov. from Japan, with remarks on the Genus *Anabacia*. — Jap. J. Geol. and Geogr., 1933, 10, N 3/4, p. 119-124.

Н.С. Бендукидзе

УСЛОВИЯ ОБРАЗОВАНИЯ ПОЗДНЕЮРСКИХ  
КОРАЛЛОВЫХ БИОТЕКТОВ БОЛЬШОГО КАВКАЗА

На основании многолетнего стратиграфо-палеонтологического изучения юрской коралловой фауны установлено (Бендукидзе, 1949-1978), что сооружение органогенных построек - коралловых биотектов в позднеюрском тропическом море геосинклинального бассейна, из которого возник современный Большой Кавказ, началось в основном с позднего оксфорда ("лузитан").

Рифы сравнительно редко сооружались и в келловее и раннем оксфорде, но здесь главными их строителями являлись губки, известковые водоросли и гидроидные полипы (Бендукидзе, 1978).

По бортам геосинклинального трога Большого Кавказа в поздней юре в основном развивались рифы барьерного типа. Северная полоса барьерных рифов выросла на южный край Скифской платформы. За барьером, еще севернее располагалась лагуна с хемогенными отложениями. Южная полоса рифового барьера была расположена на северном краю Закавказского межгорного массива (квазиплатформы). Этот барьер отделял флишевый бассейн от лагунно-эпиконтинентального моря, южнее которого располагался ареал накопления пестроцветных лагунно-континентальных отложений (Бендукидзе, 1961).

Таким образом, на Южном склоне Большого Кавказа регионально развита кораллоносная биогенная формация. Кораллы вместе с сопутствующими рифолюбями образуют комплекс генетически взаимосвязанных биофаций, слагающих рифовую формацию мальма. Формация по различиям в региональных условиях седиментации ясно расчленяется на три субформации: 1) флишево-рифовую, 2) эпиконтинентально-рифовую и 3) лагунно-рифовую.

Нам уже приходилось довольно подробно писать о динамике развития и пространственном распределении рифостроения в пределах Южного склона Большого Кавказа на территории Грузии (Бендукидзе, 1969; Бендукидзе, Чиковани, 1975; Bendukidze, 1977; Бендукидзе, 1978), поэтому здесь ограничусь лишь некоторыми дополнительными сведениями.

Южнее барьера в пределах Верхней Рачи биотекты представлены отдельными массивами - биостромами, биогермами и типичным атоллообразным сооружением.

Одним из наиболее характерных образований, входящих в качестве эталона полностью сформировавшегося рифа-волнолома в упомянутой биоформации нам представляется атоллообразное сооружение, наблюдаемое в бассейне р. Риони вблизи сел. Корта и Схиери (рис. 1 и 2) в южной полосе выходов верхнеюрских отложений Верхней Рачи. Корта-Схиерский ископаемый атолл в плане имеет форму не вполне правильного, разомкнутого эллипса, реконструкция которого изображена на прилагаемом эскизе (рис. 3). Разрез имеет следующий вид (рис. 4). Наиболее возвышенная часть рифового тела-волнолома располагается в северо-западной части профиля. К юго-восточной части обнажения, протягивающегося более чем на 0,5 км, массивные известняки, постепенно уменьшаясь в мощности, в сторону лагуны фациально замещаются слоистыми кораллоносными известняками, содержащими также "мумии" крустифицированных известняком раковин гастропод и пелеципод. Еще далее на юго-восток появляются и сами лагунные образования - пестроцветная песчано-глинистая толща с линзами хемогенных гипсов.

Основание кораллоносной толщи сложено глинистыми песчаниками, содержащими несколько видов одиночных кораллов рода *Montlivaltia*. Кверху эти песчаники сменяются массивными известняками, коралловый остов которых сложен колониальными формами тамнастериоидного типа. Колонии крупные, уплощенно-дисковидные, достигающие в диаметре 1-2 м, а по высоте 10-15 см.



Рис. 1. Вид на западную сторону атоллообразного биотекта у сел. Корга

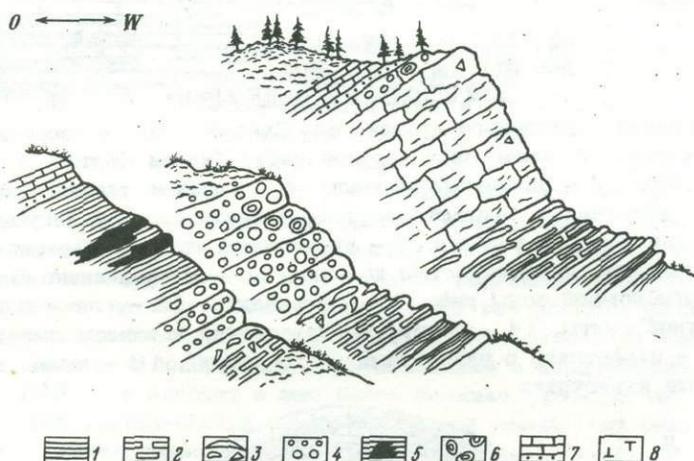


Рис. 2. Зарисовки естественных обнажений северо-восточного борта атолла  
 1 - "слои Корга", 2 - песчаные известняки верхней части "слоев Корга", 3 - коралловый биостром, 4 - оолиты, пизолиты и конгломераты, 5 - "мумии", 6 - пестроцветные песчаные глины с линзами гипса, 7 - пелитоморфные известняки, внизу слой песчаника, 8 - массивный рифовый известняк - коралловый биогерм"

Они образуют своеобразную текстуру биогенной слоистости. Те же виды, мельчая с приближением к лагуне, едва достигают 5-15 см в диаметре, являясь таким образом угнетенными - карликовыми. Форма их остается округло-плоской, образуя тамнастериоидные "недоросли". Описываемый биостром сложен колониями *Dimorpharea lineata* Eichwald, *D. koechlini* (Haime), *Microsolena thurmanni* Kobu, *Microsolena agariciformis* Etallon, *Microsolena* sp. и датируется как арговей.

Нижняя часть следующего сверху биогерма датируется секвафом. Она сложена сповидными, фацелионными, массивно-плювионными и сотовидными колониями. Наряду с ними встречаются одиночные крупные кораллы *Montlivaltia truncata* M.-Edw. et Haime. Колониальные герматипные кораллы здесь представлены следующими видами: *Cyathophora bourgueti* DeFrance, *Stylina tubulifera* Phill., *Thecosmilia longimana* (Quenst.), *Isastraea helianthoides* Goldfuss, *Calamophylliopsis flabellum* (Blainv.) и др.

Массивные известняки остова рифа-волнолома замещаются к лагуне сначала "мумиевыми", затем пизолитовыми и оолитовыми известняками, а еще далее мелкообломочными-псаммитовыми известняками и гипсоносными пестроцветами.

Залегающая выше часть массивного известняка относится уже к кимериджу. Ее слагают дендроидные колонии *Cryptocoenia limbata* Goldfuss, массивно-плю-

50 → NW

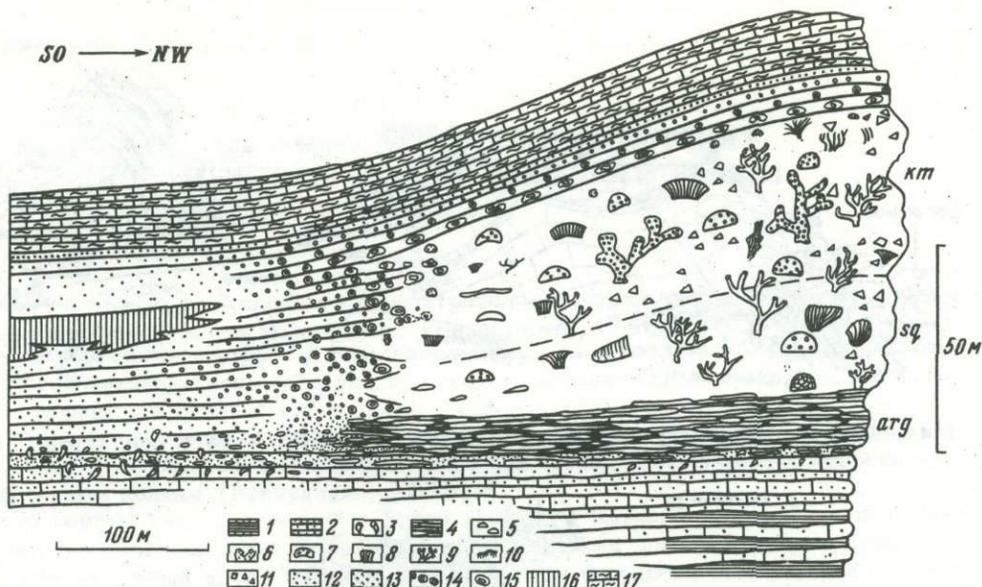


Рис. 3. Разрез кораллового атолла сел. Схиери и Корта (реставрация)

1 - песчаные известняки верхней части "слоев Корта", 2 - песчаные доломиты, 3 - одиночные кораллы, 4 - крупные тамнастериоидные колонии, 5 - угнетенные тамнастериоидные колонии рифовой лагуны, 6 - герматипные древовидные колонии, 7 - плоскоидные колонии, 8 - массивные цериоидные колонии, 9 - ветвистые колонии, 10 - сноповидные колонии, 11 - брекчии волноломной зоны рифа, 12 - песчаники, 13 - глины и песчаники пестроцветной свиты, 14 - оолитовые известняки и известняковые конгломераты, 15 - известняки с пизолитами и "мумиями", 16 - линзы гипса, 17 - мергелистые известняки

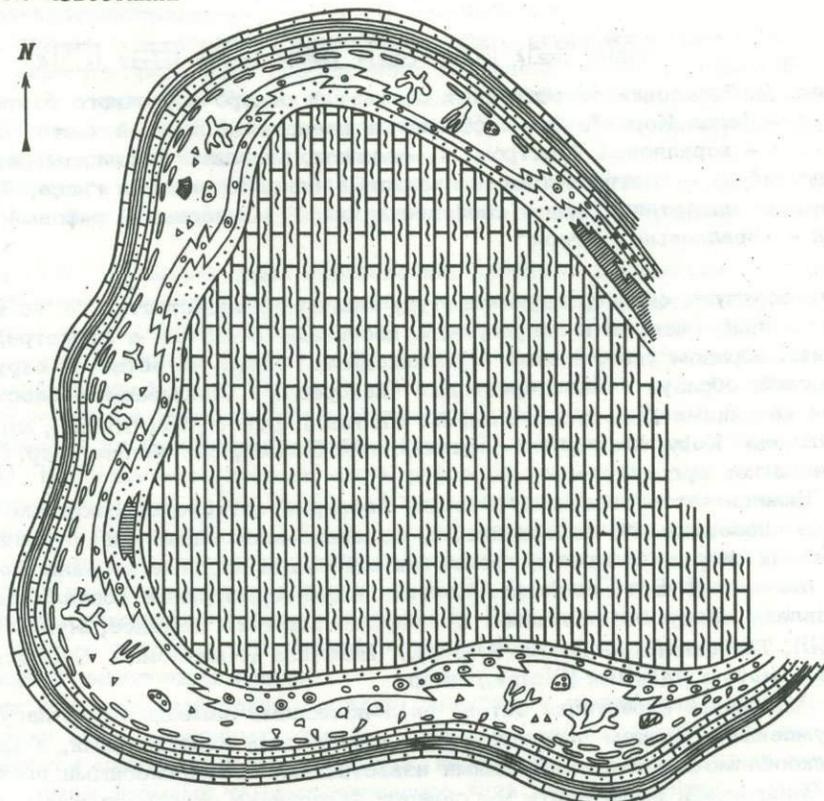


Рис. 4. Реконструкция атоллообразного биотекта (план; условные обозначения см. на рис. 3)

коидные *Stylina tenax* Etall., *Heliocoenia variabilis* Etall., *H. aff. costulata* Koby, ветвистые *Thecosmilia irregularis* Etall., массивно-цероидные *Isastraea helianthoides* Goldf. и крупные фацеллоидные колонии *Calamophylliopsis etalloni* (Koby), достигающие в объеме нескольких кубических метров.

Верхние две трети массивных известняков содержат опять-таки остатки кимериджских кораллов. Эта часть также замещается известняками с "мумиями" и перекрывается ими же. Мумифицированными оказываются, кроме упомянутых выше моллюсков, также и коралловые колонии небольших размеров (1,5–8 см) *Stylina excelsa* Etallon и *Heliocoenia variabilis* Etall.

Над горизонтом с "мумиями" следуют сначала яснослоистые пизолитовые известняки, а затем лагунные пестроцветы, которые, таким образом, замещают риф-волнолом и в сторону лагуны и вверх.

Подобное соотношение фаций характерно для всего региона и свидетельствует о нацвигании лагуны на риф. Рифостроение шло, следовательно, на фоне региональной регрессии, вызвавшей отмирание рифов после кимериджа. Максимальный возрастной диапазон рифостроения захватывает поздний оксфорд, кимеридж и ранний титон.

Упомянутые выше три фациальные полосы развития рифовой биогенной субформации – флишевую, эпиконтинентальную и лагунную – с достаточной полнотой удается различать в Абхазии, Верхней Раче и Юго-Осетии. Восточнее рифовая формация мальма прослеживается благодаря наличию глыб верхнеюрских коралловых известняков в "зоне утесов", приуроченной к фронтальной области региональных нацвигов флишевых мезозойских толщ Южного склона Большого Кавказа на северную кромку Закавказского срединного массива. Утесы рифовых известняков встречаются здесь в различной геологической позиции. В одних случаях они представлены коренными выходами и образуют возвышенности на тектонически обостренном контрастном рельефе, сформированном перед поздним эоценом. В другом случае скопления известняков и порфиринов связаны с сепаратным переотложением в позднеэоценовое время (Бендукидзе, 1951), и наконец в еще более сложных условиях они входят в состав гигантской тектонической брекчии у фронта упомянутых региональных нацвигов уже позднеэоценового возраста (Гамкрелидзе, Гамкрелидзе, 1977). Для каждого из участков этих утесов приходится решать, являются ли они выступами древнего (до позднеэоценового) рельефа или переотложенными глыбовыми скоплениями материала их денудации (в позднеэоценовое время), т.е. олистостромами, или, наконец, молодой тектонической брекчией, сформированной мощными надвиговыми движениями в новейшую стадию становления структур южного склона Большого Кавказа. Часто все три этих явления накладываются друг на друга. Все они документированы фауной мальмских кораллов в рифовых глыбах, позднеэоценовыми нуммулитами в цементе глыбовых брекчий и, наконец, участием позднеэоценовых пород в региональных разломах и тектонической брекчии фронтального нацвига.

Один из характерных участков "зоны утесов" представлен вдоль Военно-Грузинской дороги и был осмотрен участниками Симпозиума во время геологической экскурсии. В долине р. Арагви у сел. Араниси и Живвали, у полосы тектонического контакта представлены отдельные выступы верхнеюрских коралловых известняков (рис. 5, 6), содержащих богатую фауну герматипных кораллов: *Cyathophora bourgueti* Defrance, *Cryptocoenia limbata* Goldf., *Stylosmilia michelini* M.-Edw. et Haime, *Stylina parvipora* Ogilvie, *Heliocoenia variabilis* Etall., *Thecosmilia trichotoma* Goldf., *Th. longimana* Quenst., *Isastraea helianthoides* Goldf., *Calamophylliopsis flabellum* (Blainville), *Cal. etalloni* (Koby), *Rhipidogrya flabellum* Michelin. и др.

Восточнее Военно-Грузинской дороги в долине р. Иори рифогенные известняки позднеюрского возраста известны на вершинах Кох и Сачибе; на первой из них нижние горизонты карбонатной толщи верхней юры неслоисты, а на самой вершине (у молельни) верхи толщи сложены яснослоистыми сахаровидными желтовато-белыми известняками с кораллами. Среди них определены позднеоксфордско-кимериджская *Cladophyllia ramea* Koby, кимериджская *Stylosmilia*

*suevica* Becker и позднеоксфордско-кимериджский *Calamophylliopsis flabellum* (Blainv), указывая на возможность присутствия здесь верхнего оксфорда и подкаывая наличие кимериджа. Более высокие горизонты содержат титонскую фауну аммонитов (Вассоевич, 1939; Кахадзе, 1947; Химшиашвили, 1957). Здесь мощность карбонатной толщи достигает 60–80 м.

Далее на восток у Цители-Цкаро представлен ряд утесов Тамар-цихе (рис. 7), Два брата и др.; те же известняки слагают борта глубокого ушелья Орлиной балки, залегая на среднеюрской порфиритовой свите. По данным глубокого профильного бурения предполагается наличие тектонической чешуи, по основанию которой мезозой надвинут на неоген. Независимо от тектонического осложнения наличие коралловых рифов в поздней юре в этой области не подлежит сомнению. Н.Б. Вассоевичу удалось обнаружить титонскую фауну (Вассоевич, 1939); к сожалению, кораллы здесь сильно перекристаллизованы и не поддаются определению.

Описанная полоса верхнеюрского барьерного рифа, местами прерываясь, продолжается далее на восток в Азербайджан.

Обратимся теперь к позднеюрскому рифогенезу, происходившему у северного борта "Большекавказского" морского бассейна.

На северном склоне Большого Кавказа сохранился почти непрерывной полосой единый ископаемый позднеюрский барьерный риф. Сравнительно хорошо изучен он на участках гор Фишт и Оштен (западная часть Б. Кавказа) в Центральном Предкавказье, Северной Осетии в долине рек Терек и Ардон (а также Фиагдон, Гизельдон, Асса).

По заключению В.Е. Хаина (Хаин, 1962), флишевый прогиб Б. Кавказа окаймляется рифами; на западе рифовая гряда замыкает флишевый бассейн Северо-Западного Кавказа. В междуречье Пшехи и Белой В.Е. Хаин и М.Г. Ломизе (Хаин, Ломизе, 1961) и М.В. Михайлова (1968) приурочивают мощные рифы (800 м) к зоне глубоких длительно развивающихся разломов. Большая коллекция верхнеюрских кораллов из этой зоны упомянутыми авторами была передана мне для определения еще в 1958–59 гг. Кораллы представлены в основном верхнеоксфордскими и кимериджскими формами: *Stylosmilia* cf. *suevica* Becker, *St.* cf. *rugosa* Becker, *Stylina minima* (Etall.), *St. semiradiata* (Etall.), *Helicoenia* aff. *coralina* Koby, *Hel. humberti* Etall., *Thecosmilia magna* Thurmman, *Epi-streptophyllum excelsa* Koby, *Calamophylliopsis flabellum* (Bl.), *Calamophylliopsis etalloni* (Koby), *Myriophyllia angustata* d'Orb., *Myriophyllia* cf. *thurmani* (Etall.), *Rhipidogyra flabellum* Michelin, *Pachygyra choffati* Koby, *Dermoseris plicata* Koby.

Восточнее, в долинах рек Лабы и Зеленчука рифостроение, судя по кораллам, началось, как и всюду на Кавказе, в позднем оксфорде (Bendukidze, 1963). Герматинные кораллы здесь местами строили рифы барьерного типа, местами же биогермы малых размеров (в несколько метров величиной); это кимериджские биогермы в известняках долины Лабы (рис. 8) и позднеоксфордские — в песчано-карбонатных отложениях в долине Б. Зеленчука. В долине Зеленчука представлена богатая коралловая фауна позднеоксфордского возраста: *Aplophyllia dichotoma* (Mich.), *Stylosmilia michelini* M.-Edw. et Haime, *Goniocora pumila* (Quenst.), *Etallonia minima* (Etall.), *Isastraea crassa* Goldfuss, *Domorphastraea dubia* Fromentel, *Comoseris baltovensis* Roniewicz, *Thamnoseris amedei* Etallon, *Actinaraea robusta* Roniewicz, *Actinaraea granulata* (Münster); общая мощность этих известковистых песчаников — 30–40 м.

Выше залегают массивные рифовые известняки мощностью около 12 м. В этих известняках найдена фауна позднеоксфордско-кимериджского возраста *Stylosmilia suevica* Becker, *Stylosmilia rugosa* Becker, *Calamophylliopsis etalloni* (Koby), *Dimorpharaea* aff. *globularis* Koby.

Далее на восток, в долине р. Ардон у с. Зинцар на отложениях келловейского возраста с фауной аммонитов залегают губковые сооружения явно биогермной природы, создавая бугорчатый рельеф морского дна. Это явление описывается А.С. Сахаровым как "псевдоскладчатость". По материалам упомянутого автора (Минин, Сахаров, 1969), эти биогермные тела датируются ранним оксфордом. Верхние горизонты этой толщи в долинах рек Чегем и Черек

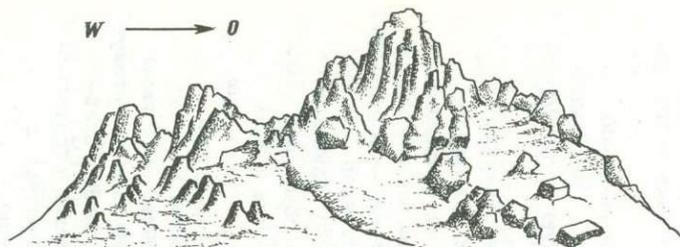


Рис. 5

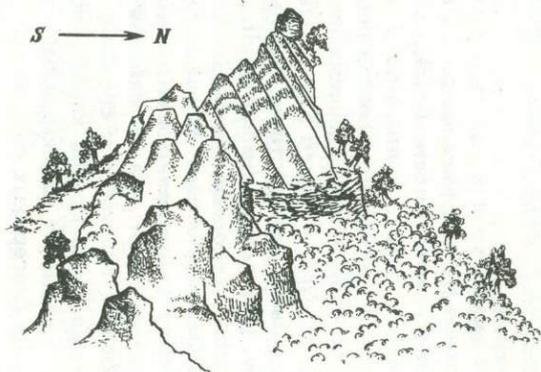


Рис. 6

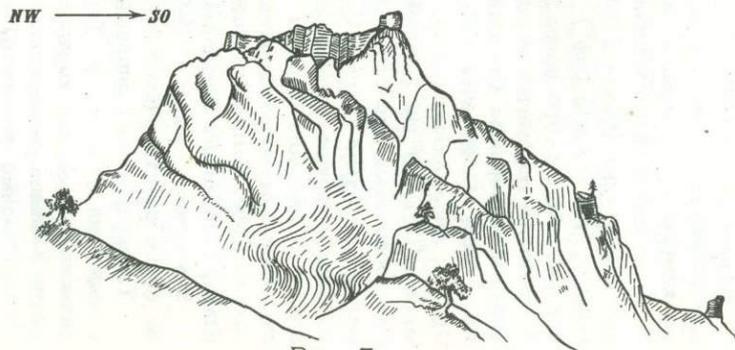


Рис. 7

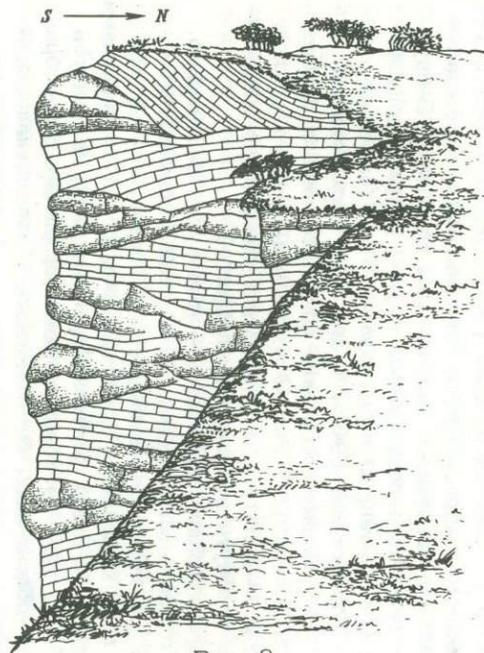


Рис. 8

Рис. 5. Утесы верхнеюрских известняков у сел. Араниси

Рис. 6. Эрозионный останец верхнеюрских известняков переотложенных в эоцене, сел. Жинвали

Рис. 7. Верхнеюрские массивные известняки Тамарцихе в окрестностях сел. Цители-Цкаро

Рис. 8. Верхнеюрские биогермные известняки на горе Шаханы (Северный Кавказ, междуречье Б. и М. Лабы)

размыты, и вышележащие отложения лежат совершенно горизонтально, не участвуя в "псевдоскладчатости". Размыв верхов этой толщи произошел перед поздним оксфордом. По нашим наблюдениям, в долине р. Ардон биогермные тела имеются и в вышележащих известняках массивного строения, где хорошо выделяются биогермы, построенные кораллами из семейства *Microsolenidae*. Особенно часты верхнеоксфордские представители родов *Dimorpharaea* и *Microsolena*.

Восточнее, в долине р. Терек, по Военно-Грузинской дороге севернее селения Чми между ним и с. Балта обнажается мощная (около 1300 м) карбонатная толща верхней юры, сводный разрез которой опубликован в Путеводителе экскурсий IV Всесоюзного симпозиума по ископаемым кораллам (Бендукидзе, Чиковани, 1978). Наличие коралловых рифов в этом разрезе допускалось еще В.П. Ренгартеном (Рентартен, 1947), позднее М.А. Мацкевич и Э.А. Старостина (Мацкевич, Старостина, 1969) и др. (см. также статью Мацкевич, Краснов, Старостина в данном сборнике) подробно описали биогермные образования верхней юры долины р. Терек. Этот разрез, кроме кораллов, содержит и руководящую фауну аммонитов, что позволяет совершенно точно датировать биотекты мальма и сопутствующие им шлейфы.

Эта карбонатная толща представляет две свиты — иронскую и балтинскую. Обе они содержат кораллы и охватывают оксфорд, кимеридж и нижний титон. Иронская свита залегает на фаунистически доказанном келловее, начинается чередованием алевритистых глин мергелей и известковистых глин со спикулами губок (около 50 м) и содержит в низах раннеоксфордскую фауну аммонитов.

Выше следует мощная (более 600 м) толща верхнеоксфордских разнообразных известняков: органогенно-обломочных, битуминозных и доломитизированных, массивно-толсто- и среднеслоистых, крупно-, мелко- и микрозернистых, местами со стяжениями, желваками и линзами кремня. Толща в низах содержит фауну верхнеоксфордских аммонитов и несколько выше с обломками иглокожих, двустворчатых и водорослей содержит остатки кораллов: *Stylosmia* cf. *melchelinii* M.-Edw. et Haime, *Montlivaltia truncata* M.-Edw. et Haime, *Thecosmia trichotoma* Goldf.

Выше следуют (70–80 м) снова органогенно-обломочные, а также оолитовые известняки. Эта толща относится по аммонитам уже к нижнему и среднему кимериджу, и кораллы в ней редки.

Залегающие выше массивные доломиты (до 350 м) и органогенно-обломочные известняки (более 180 м) слагают часть балтинской свиты (так называемый "Босненский риф") и на трех уровнях содержат обильную фауну кораллов раннетитонского возраста.

В толще доломитов наряду с аммонитами и двустворчатыми обнаружены следующие кораллы (первый уровень): *Cyathophora bourgueti* Defr., *C. claudienensis* Etall., *C. gresslyi* Koby, *Cryptocoenia limbata* Goldf., *Stylina parvipora* Ogilvie, *Andemantastraea* cf. *melchelinii* Beauv., *Montlivaltia* cf. *natheimensis* Milaschewitsch. Выше (второй уровень взятия кораллов) в онколито-оолитовых, толстослоистых известняках, с прослоями гастроподовых известняков обнаружены: *Latiphyllia suevica* Q. и *Thecosmia cartieri* Koby. Наконец, наиболее высокому уровню нахождения кораллов соответствует довольно обширный комплекс: *Cyathophora thurmani* Koby, *Cryptocoenia limbata* Goldf., *Stylina tubulifera* Ph., *Convexastraea sexradiata* Goldf., *Heliocoenia variabilis* Etall., *Thecosmia cartieri* Koby, *Latiphyllia suevica* Quenst., *Isastraea minima* Koby, *Is. thurmani* Etall., *Latimeandra brevivalis* Becker, *Amphiastraea basaltiformis* Koby.

Значительно выше (90–95 м) залегает уже матламская свита, относимая по фауне двустворчатых, гастропод и брахиопод к среднему и верхнему титону.

Таким образом, опорный разрез верхнеюрской карбонатной толщи, представленный в долине р. Терек, показывает максимальный диапазон стратиграфического развития кораллоносных биогермных сооружений, характерный для всего Кавказа, — верхний оксфорд—нижний титон (оба включительно).

Необходимо отметить, что в долине Терека намечается фациальное замещение типичного барьерного биотекта к северу лагунным комплексом, представ-

ленным здесь оолитовыми, пизолитовыми и "мумиевыми" известняками, среди которых встречаются мелкие биогермы. К югу барьер, вероятно, сменялся областью накопления геосинклинальных отложений открытого моря.

Большие мощности рифового комплекса, по-видимому, связаны с вовлечением южной кромки Скифской платформы (к которой приурочен этот комплекс) в нисходящее движение геосинклинального трога, прилегающего к ней с юга.

Для установления геотектонической приуроченности рифового барьера уже на территории Грузии существенно, что по обе стороны последнего режим седimentации был разным: севернее барьера — геосинклинальным, флишевым, а южнее — эпиконтинентально-лагунным. В этих зонах различен также характер тектоники — с одной стороны, изоклинальные складки и надвиги во флише, а с другой, блоковая тектоника субстрата и идиоморфная складчатость осадочного покрова в эпиконтинентальных отложениях, что свидетельствует о различной стабильности субстрата, подстилающего эти две зоны.

Сама полоса развития барьерного рифа продолжительное время является тектонически неустойчивой и характеризуется активными возобновляющимися движениями (образование регионального надвига флишевых отложений на Грузинскую глыбу, образование эоценовых глыбовых брекчий — "вильдфлиш")

Все изложенное позволяет сделать еще один вывод, что полоса барьерного рифа, являясь индикатором тенденций тектонического развития, разграничивает две области, обладающие разным стилем строения, т.е. очерчивает северную границу Закавказского срединного массива.

Таким образом, можно заключить, что изучение кораллов и рифовых формаций дает важные результаты не только для стратиграфии и для решения общих вопросов эволюционной палеонтологии, но служит существенным подспорьем при решении спорных вопросов истории позднеюрского тектонического развития Кавказского региона.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бабаев Р.Г. Позднеюрские шестилучевые кораллы (склерактинии) северо-восточной части Малого Кавказа (Азербайджан). Баку: Элм, 1973. 165 с.
- Бендукидзе Н.С. Верхнеюрские кораллы Рачи и Юго-Осетии. — Труды Геол. ин-та АН СССР. 1949. Сер. геол., 5(10), с. 55-172.
- Бендукидзе Н.С. К стратиграфии третичных отложений окрестностей Цедиси-Фасраго. — Сообщ. АН СССР, 1951, т. 12, № 9, с. 539-545.
- Бендукидзе Н.С. Верхняя юра Грузии. — В кн.: Атлас литолого-палеогеографических карт Русской платформы и ее геосинклинального обрамления (листы: 56 — келловейский век, 57 — раннеоксфордское время, 58 — позднеоксфордское время, 59 — киммериджийский век, 60 — титонский век). М.; Л.: Госгеолтехиздат, 1961, с. 56-60.
- Бендукидзе Н.С. Палеоэкология и биофауны верхнеюрских рифовых образований Грузии: Тез. докл. Первого Всесоюз. совещ. по палеобиогеохимии и палеоэкологии. Баку: Изд-во Азерб. ун-та, 1969. 48 с.
- Бендукидзе Н.С. К геологической истории позднеюрской рифовой формации Сванети, Рачи и Юго-Осетии. — В кн.: Проблемы геологии Грузии. Тбилиси, 1978, с. 160-169. (Труды Геол. ин-та АН СССР. Нов. сер.; Вып. 59).
- Бендукидзе Н.С., Чиковани А.А. Позднеюрские биотекты Грузии. — В кн.: Вопросы стратиграфии и палеонтологии мезозоя Грузии. Тбилиси, 1975, с. 26-37. (Труды Геол. ин-та АН СССР. Нов. сер.; Вып. 47).
- Бендукидзе Н.С., Чиковани А.А. Путеводитель экскурсии IV Всесоюзного симпозиума по ископаемым кораллам. Тбилиси: Мецниереба, 1978, с. 1-17.
- Вассоевич Н.Б. Геологическое строение и нефтеносность Кахетинского хребта. — В кн.: Труды XVII сессии МГК: Тезисы. М., 1939, т. 2, с. 663.
- Гамкрелидзе П.Д., Гамкрелидзе И.П. Тектонические покровы Южного склона Большого Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1977. 80 с.
- Кахадзе И.Р. Грузия в юрское время. Тбилиси, 1947. 371 с. (Труды Геол. ин-та АН СССР. Сер. геол.; Т. 3(8)).
- Мацкевич М.М., Старостина Э.А. К стратиграфии оксфордско-титонских отложений Северной Осетии и Чечено-Ингушетии. — В кн.: Геология и нефтегазоносность Северо-Восточного Кавказа. Орджоникидзе: Ир, 1969, с. 21-29. (Труды СевКавНИПИ; Вып. 4).

- Минин А.М., Сахаров А.С. Верхнеюрские (оксфордские) биогермы Северной Осетии и Кабардино-Балкарии. — Там же, с. 30-41.
- Михайлова М.В. Биогермные массивы в верхнеюрских отложениях Горного Крыма и Северного Кавказа. — В кн.: Ископаемые рифы и методика их изучения. Свердловск, 1968, с. 196-209.
- Ренгартен В.П. Верхнеюрские отложения. — В кн.: Геология СССР. Т. 9. Северный Кавказ. М.; Л.: Госгеолиздат, 1947, с. 155-170.
- Хаин В.Е. Рифы и тектоника. — В кн.: Значение биосферы в геологических процессах: Труды V и VI сессии ВПО. М.: Госгеолтехиздат, 1962, с. 162-170.
- Хаин В.Е., Ломизе М.Г. Поперечные конседиментационные разломы на границе Центрального и Западного Кавказа и распределение фаций мезозоя и кайнозоя. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1961, 4, с. 26-43.
- Химшиашвили Н.Г. Верхнеюрская фауна Грузии. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1957. 313 с.
- Bendukidze N.S. Stratigraphie der oberjurassischen Riff-Fazies in Georgien und angrenzenden Gebieten des Kaukasus. — Coll. Jur. Luxembourg. — С. r. et Mem..., 1963, 6, p. 823-833.
- Bendukidze N.S. Ecology of the Malm-Reef formation of the Great Caucasus. — Mem. bur. géol., min., 1977, 89, p. 313-321.

УДК 563.66:551.762 (479.224)

З.М. Лебанидзе

## О СПОСОБЕ ПОЧКОВАНИЯ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *IRONELLA STAROSTINA ET KRASNOV, 1970*

*Ironella Starostina et Krasnov, 1970*

Род *Ironella* выделен сравнительно недавно, в 1970 г., Э.А. Старостиной и Е.В. Красновым и был причислен к стилинидам; ими же дан диагноз рода и описание типового вида *I. giseldonensis*, найденного на северном склоне Большого Кавказа в долине реки Гизель-дон.

Впоследствии польский палеонтолог д-р Э. Рониевич показала, что представитель этого нового рода был описан еще Ф. Коби в 1889 году — из Швейцарии и затем повторно, в 1905 году — из Португалии. Ф. Коби именовал свой вид *Heterocoenia = Varihelia rutimeyeri*. Э. Рониевич доказала принадлежность иронелл к рипидогридам, признала правомерность выделения нового рода *Ironella* и описала *I. rutimeyeri* из верхнеюрских отложений Румынии, вводя в синонимию также *Varihelia hexacneta*, описанный из верхнего мела Восточных Альп.

Представители этого, уже утвердившегося в литературе рода найдены и в меловых отложениях Грузии — *Ironella tschanariensis* Sikharulidze (Сихарулидзе, 1979).

Во время изучения верхнеюрской кораллоносной толщи в Западной Абхазии мной также были обнаружены иронеллы. Они были найдены летом 1976 года в базальных конгломератах верхней юры, трансгрессивно залегающих на байосе хребта Тепе-Баш.

Возраст этих конгломератов и следующих за ними рифовых известняков Н.С. Бендукидзе на основании изучения комплекса коралловой фауны установлен как верхнеоксфордский (Бендукидзе, 1959). Ниже следует краткое описание этих форм.

Вид назван по местонахождению в Абхазской АССР.

Голотип № 1/99, хранится в музее ГИН АН ГССР.

Размеры: диаметр чашек материнских кораллитов 2–3,5 мм; диаметр дочерних кораллитов 1,0–2,2 мм; расстояние между центрами материнских кораллитов 12,0 мм; расстояние между центрами материнских и дочерних кораллитов 1,9–3,8 мм; количество септ в кораллитах 24.

Описание. Массивные плокоидные колонии. На поверхности имеются округлые кораллиты, среди которых видны большие – материнские – и меньшие – дочерние – индивиды. Наблюдается три порядка септ (6, 6, 12), в материнских кораллитах четко выделяются септы всех трех порядков. В дочерних кораллитах хорошо видны септы I и II порядков, намечаются рудиментарные септы III порядка. Форма септ в основном веретенообразная, реже булавовидная, еще реже – Т-образная. Боковая поверхность покрыта равномерными зубцами; в продольных шлифах видно веерообразное расположение трабекул и ясно виден внутренний равномерно-зубчатый край септ. Стенка септотекальная; перитека неравномерно распределена между кораллитами и сильно перекристаллизована. Размножение происходило путем внутрискелетного почкования.

Сравнение. В отличие от описанного Е.В. Красновым и Э.А. Старостиной *I. giseldonensis* (Краснов, Старостина, 1970) расстояние между центрами кораллитов у описываемого вида более короткое, колумелла рудиментарная, губчатая, реже грифельевидная. Е.В. Краснов и Э.А. Старостина отмечают отсутствие столбика, однако на их фототаблице хорошо различима пластинчатая колумелла; она у описываемого вида чаше рудиментарна. *I. abkhazica* Leban. наиболее близка *I. rutimeyeri* (Koby) из Румынии (Roniewicz, 1976). Первая отличается несколько большим расстоянием между центрами кораллитов, и у нее наблюдается только три порядка септ, в то время как у *I. rutimeyeri* их четыре.

Местонахождение. Северный склон хребта Тепе-Баш (Западная Абхазия), верхнеоксфордские конгломераты.

Материал. Два фрагмента малых плокоидных колоний, 3 поперечных и 2 продольных шлифа, 2 шлифа с поперечным и продольным разрезами.

В описанных экземплярах хорошо видно внутрискелетное почкование, которое не характерно для плокоидных колоний. Факт наличия такого способа размножения у иронелл дополняет диагноз рода.

Рассмотрим подробнее способ почкования и стадии онтогенетического развития, наблюдаемые в шлифах описанного коралла.



Схема онтогенетического развития *Ironella abkhazica* Lebanidse sp. nov.

На одном из образцов видны две материнские особи (табл. XIX, фиг. 1), в стенке которых расположены почти одинакового размера малые дочерние индивиды, вокруг одной материнской особи имеются 12 дочерних, вокруг другой из-за перекристаллизации видны лишь 10. Эти почки находятся в эмбриональной стадии развития, в них видны рудиментарные септы первого порядка, размер этих зародышей в 6 раз меньше материнской особи.

На другом образце видны также два материнских кораллита (табл. XIX, фиг. 2), у одного из них в стенке расположены 8 дочерних кораллитов. В отличие от первого образца эти кораллиты уже более совершенные. Здесь хорошо различается три порядка септ и рудиментарные столбики. Эти кораллиты в три раза меньше материнской особи, они также расположены между септами первого и второго порядков. Здесь мы имеем более высокую степень развития почек, чем на первом образце.

В стенке другого кораллита расположено два ряда дочерних особей; первый ряд почти не отделяется от стенки материнской особи, состоит из дочерних особей и более развитых, чем в первом образце, и менее развитых, чем дочерние особи другого кораллита на том же образце. В этих особях хорошо видны септы трех порядков и рудиментарные столбики.

Второй ряд состоит из более развитых, почти отошедших от материнского кораллита дочерних особей, которые еще не стали самостоятельными, они лишь в 1,5–2 раза меньше материнского кораллита.

Итак, в онтогенезе изученных кораллитов, почкующихся внутрискелетным способом, условно можно выделить четыре стадии развития:

I – эмбриональная, или зародышевая, стадия, когда в стенке материнского индивида имеется ряд дочерних почек – зародышей.

II – младенческая, или непионическая, стадия – вокруг стенки материнской особи расположены незрелые дочерние особи, которые еще не отделились от материнской.

III – юношеская, или неаническая, стадия дочерних кораллитов; они окружают материнскую особь, почти отделившись от материнской стенки; более зрелые, чем на предыдущих стадиях; развитие их еще не завершено; они лишь в 1,5–2 раза меньше материнской особи.

IV – взрослая, или эфебическая, стадия дочерних кораллитов, которые уже могут сами почковаться.

Все эти стадии дочерних индивидов окружают материнскую особь циклично, имеются разновозрастные концентрически расположенные ряды дочерних кораллитов, возникших путем внутрискелетного почкования.

Исходя из изложенного, мы постарались восстановить картину онтогенетического развития отдельного кораллита (рис. 1).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бендукидзе Н.С. Заметка о некоторых скелетных элементах, о росте и размножении верхнеюрских кораллов. Тбилиси, 1951, с. 199–208.
- Бендукидзе Н.С. К стратиграфии верхнеюрских рифовых известняков Зап. Абхазии и устья Мзымта. Тбилиси, 1959, с. 241–247.
- Бендукидзе Н.С., Чиковани А.А. Подкласс Шестилучевые кораллы. – В кн.: Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 357–422.
- Краснов Е.В., Старостина Э.А. Позднеюрские склерактинии Северного Кавказа. – В кн.: Мезозойские кораллы СССР. М.: Наука, 1970, с. 75–80.
- Сихарулидзе Г.Я. Альбские кораллы с. Цханари (Западная Грузия). Тбилиси: Мешне-реба, 1979. 76 с.
- Koby F.L. Monographie des polypiens jurassiques de la Suisse. – Mém. Soc. Pal. Suisse, Genève, 1881–1889. 582 p.
- Roniewicz E. Les scleractiniaires du Jurassique superieur de la Dobroges, centrale Roumanie. – Paleontol. pol., 1976, 34, 121 p.

*М.М. Мацкевич, Е.В. Краснов, Э.А. Старостина*

## ТИПЫ ОРГАНОГЕННЫХ ПОСТРОЕК И ВИДОВОЙ СОСТАВ СКЛЕРАКТИНИЙ ПОЗДНЕЮРСКИХ МОРЕЙ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА

Первые указания о существовании рифовых построек в позднеюрских отложениях Северного Кавказа мы находим в работах И.Г. Кузнецова, В.Н. Ренгарта, Д.И. Выдрина. В послевоенные годы эти образования становятся объектом специальных исследований (Арбатов, 1963; Михайлова, 1968; и др.). Им посвящаются отдельные главы и описания в трудах по региональной геологии и стратиграфии (Хаин, 1960; Бендукидзе, 1962; Логинова, 1970; и др.). Появляются материалы и по коралловой фауне (Краснов, Старостина, 1970). Литература, как видим, не очень большая. Наиболее слабо рифогенный комплекс изучен в восточной части северного склона, где он обнажается в мало доступных горных условиях. В настоящем сообщении мы рассматриваем особенности строения позднеюрской рифовой формации в названном регионе, генетические типы составляющих ее органогенных построек и состав коралловой фауны — рифостроителей и рифолюбов. В основу сообщения положены результаты многолетних исследований верхнеюрских отложений, их строения и стратиграфии, на территории Ставропольского края, Кабардино-Балкарии, Северной Осетии, Чечено-Ингушетии, Дагестана и Калмыкии. Отложения изучались в естественных обнажениях и в разрезах буровых скважин.

Геологическая часть работы выполнена М.М. Мацкевичем, палеонтологические исследования — Э.А. Старостиной и Е.В. Красновым.

Органогенные постройки в позднеюрских отложениях Северного Кавказа встречаются в основном в узкой полосе выходов их на дневную поверхность. Это остатки, уцелевшие от денудации некогда мощной рифовой формации, окаймлявшей позднеюрские моря в области кавказской геосинклинали. Сохранившиеся от разрушения рифовые толщи представляют северные участки формации, близкие к ее тыловым зонам. Как показывает глубокое бурение, в северном направлении от горной полосы рифогенные образования довольно быстро замещаются карбонатными и терригенными толщами лагунных и прибрежных фаций, в основном бедными фауной, либо переходят в очень мощные толщи эвапоритов. Только в немногих местах область развития рифов уходит далеко на север, где, проявляя признаки вырождения, сливается с областью распространения маломощных и просто устроенных рифов предкавказской платформы.

Максимум развития рифогенной формации приходится на восточные районы северного склона. В этом регионе органогенные постройки встречаются во всех стратиграфических горизонтах верхней юры и представляют самые разнообразные типы рифовой структуры, начиная от самых простых и маломощных тел — биостромов — до грандиозных массивов большой протяженности.

В самом нижнем — таргимском — горизонте (келловейский ярус) встречаются наиболее простые типы органогенных построек. Это в основном пластовые тела переменной мощности, нигде не превышающей 2–3 м. Они составляют так называемый базальный комплекс, выстилающий "ложе" верхнеюрской карбонатной серии. В некоторых районах (бассейн р. Чегем) эти образования замещаются песчаными породами прибрежных зон и, таким образом, как бы представляют тип береговых рифов. В составе породообразующих остатков этих образований очень много обломков иглокожих, часто криноидей, брахиопод, реже моллюсков, встречаются кораллы, колонии водорослей. Стратиграфически выше среди глин и мергелей встречаются линзовидные тела с аналогичным составом фауны, как правило, сильно перекристаллизованной. Они имеют тенденцию к выклиниванию и представляют образования мелководных банок.

Восточнее поднятий Месина-Ваза-Хох в основании горизонта залегает более сложное и мощное (до 20 м) сооружение — слабо всхолмленная система

биостромовых массивов из линзовидных пластов (до 0,5 м) известняка описанной выше структуры. Видимая длина сооружения более 40 км, ширина 10–15 км. В составе органогенного комплекса нет лагунных образований, довольно отчетливо выражены его фронтальная зона (район поднятия Ваза–Хох), сопряженная с рифогенным комплексом и другая прибрежная зона глинистых и мергельно-известняковых отложений малой мощности (0,3–0,8 м). Определенно намечается и положение береговой суши (хребет Сакинбарз–Мар-раг). По комплексу данных описанное сооружение относится к категории береговых рифов.

Максимум развития биогермное осадкообразование получает в более позднем оксфордском веке. Это было время пышного расцвета коралловой фауны. Кораллы расселяются на огромной площади и вместе с многочисленными представителями рифолюбивых форм – морскими лилиями, ежами, аммонитами, разнообразными пластинчатожаберными формируют грандиозные по размерам постройки, которые в целом составляют сложную систему береговых и барьерных рифов. Перекристаллизованные остатки этой системы – доломитовые массивы – почти непрерывно прослеживаются на протяжении многих сотен километров, следуя вдоль крупных разломов земной коры близ южной границы краевого прогиба. В данной системе преобладают сложные постройки – рифовые, биостромовые и биогермные массивы. Менее развиты простые постройки – отдельные биостромы и биогермы. Последние встречаются в самых низах иронского горизонта (оксфордский + кимериджский ярусы) и, главным образом, в западных районах региона. На этом уровне коралловая фауна еще не получает должного развития. Роль рифостроителей играют известковые водоросли, дающие скопления корочковидной формы, а также колонии морских губок. В сообществе с ними встречаются иглокожие, пелещиподы, реже брахиоподы, аммониты, белемниты. Размеры построек очень небольшие. Вмещающей породой служат глинистые известняки с многочисленными обломками стеногалинной фауны. Вверх по разрезу количество и размеры построек увеличиваются и описанный комплекс пород переходит в сплошной биогермный массив с характерной псевдоскладчатой структурой. В нижних частях массива отдельные постройки, в основном небольшие – до 5 м в диаметре по основанию и 0,5–1 м высоты. В верхних горизонтах встречаются образования холмовидной или брахиантиклинальной формы до 5–10 м высоты и 20–25 м по диаметру основания. Ядра биогермов составляют слоистые водорослевые известняки, дающие в местах “вздутый” скопления окремненных “корочек” – остатков колоний известковых водорослей. Вмещающая порода представлена брекчиевидными, органогенно-обломочными и микрозернистыми известняками. Такого изобилия фауны, как в подстилающих слоях, здесь уже нет. Кораллы встречаются, но редко. В основном это одиночные формы склерактиний.

Описанный комплекс биогермных построек получает развитие на западе региона (междуречье Кума–Фиагдон) и нигде не достигает большой мощности (до 60–80 м). В восточной части этой территории (междуречье Чегем–Ардон) биогермный комплекс вверх по разрезу постепенно переходит в мощную (до 300 м) серию светлых грубослоистых и массивных коралловых доломитов берегового рифа. Его составляют крупные (до 100 м высоты) биогермы, куполовидные вершины которых высоко поднимаются над основой массива, определяя тем самым синусоидальную форму контакта с перекрывающей толщей черных битуминозных известняков. Остов построек формируют в основном рифостроющие склерактинии, среди которых преобладают виды, относящиеся к роду *Thecosmilia*, колонии которых достигают нескольких метров в высоту. В отдельных обнажениях в доломитах рифового остова наблюдались также перекристаллизованные ядра и раковины одиночных кораллов из рода *Montlivaltia*, двустворчатых и брюхоногих моллюсков, морских ежей и плеченогих.

В бассейне Фиагодона водорослевые и коралловые рифы иронского горизонта замещаются темными глинистыми и мелкозернистыми известняками глубоководных фаший. В этой фронтальной зоне много обломочных и брекчиевидных известняков – продуктов разрушения биогермных массивов.

Таблица 1

Склерактинии в позднеюрских, органогенных постройках Северной Осетии и Ингушетии

Активные рифостроители	Пассивные рифостроители	Рифоллобы
оксфорд		
<i>Calamophyllia cf. stoc.</i> <i>Comoseris meandrensis</i> (Mich.) <i>Montlivaltia renevieri</i> Koby <i>kexi</i> Edw.		
<i>Thecosmilia magna</i> Thurm.	<i>Cyathophora sexradiata</i> (Goldf.) <i>M. variabilis</i> Koby	
<i>Th. trichotoma</i> (Goldf.)		<i>Stylina renevieri</i> Koby <i>St. pediculata</i> Koby
кимеридж-титон		
<i>Thecosmilia langi</i> Koby	<i>Cyathophora bourgueti</i> (Defr.)	<i>Latiphyllia suevica</i> (Quenst.)
<i>Th. cartieri</i> Koby		<i>Dermosmilia fiagdonensis</i> Starost. et Krasn.
ТИТОН		
<i>Calamophyllia flabellum giseldonensis</i> Starost. et Krasn.	<i>Ovalastraea lobata</i> (Koby) <i>O. caryophylloides bendukidzeae</i> Starost. et Krasn.	<i>Stylina parvipora</i> Ogilvie <i>Ironella giseldonensis</i> Starost. et Krasn. <i>Amphiastraea basaltiformis</i> Koby
	<i>Cyathophora cavernosa</i> (Quenst.) <i>C. matskevici</i> Starost. et Krasn. <i>Cryptocoenia limbata</i> (Goldf.)	<i>Mitrodendron schaeferi</i> (Ogilvie)

Бассейновые темноцветные известняки иронского горизонта прослеживаются в восточном направлении вплоть до перевала Герчеч в Ингушетии. Здесь вновь они замещаются обломочными и брекчиевидными известняками и доломитами предрифовой зоны, которые в свою очередь сменяются массивными доломитами остова барьерного рифа. В тыловой зоне рифа (Чечено-Ингушетия) развиты слоистые толщи доломитов с отдельными массивными постройками. Лагунную зону (Предгорный Дагестан) представляют темноцветные глинистые известняки. В доломитах барьерного рифа изобилуют остатки колониальных и одиночных склерактиний. Среди них встречаются виды, относящиеся к активным и пассивным рифостроителям и к рифоллобам (см. табл. 1, а также Бабаев, Краснов, 1977).

Рифоллобы представлены одиночными и мелкими колониальными формами, обитавшими как в самих рифовых постройках, так и вне их. Помимо кораллов, в породах много перекристаллизованных ядер морских лилий, ежей, двухстворчатых и брюхоногих моллюсков, часто встречаются аммониты и брахиоподы. Общая мощность массива у перевала Герчеч около 400 м. Доломиты барьерного рифа перекрыты в этом районе темноцветными глинистыми и кремнеос-

ными известняками верхней части иронского горизонта. Контакт рифогенных и покрывающих толщ резкий, неровный, часто грубоволнистый.

Стратиграфически выше, в балтинском горизонте (кимериджский + титонский ярус) залегает еще один комплекс рифовых массивов барьерного типа. Он обнажается на небольшой площади (тагаурская Осетия — горная Ингушетия) и представляет останец некогда крупной системы рифов, разделявшей моря Кавказской геосинклинали и краевого прогиба. Несмотря на ограниченную площадь выходов, в этих районах отчетливо намечается зона фронта этих рифов (замещение рифогенных толщ темными глинистыми и микрозернистыми известняками бассейновых фаций), собственно рифовая зона, тыловые участки системы, сложенные толщей слоистых темноцветных известняков, бедных фауной, а также "лагунная" область, лежащая в пределах краевого прогиба, где накапливались в условиях глубоководного моря и мелководных лагун огромные (свыше 1000 м) толщи эвапоритов. Сам рифовый комплекс — биогермный массив — сложен светлым ноздреватым пористым коралловым доломитом. На отдельных участках просматривается первичная коралловая структура. Мощностью этой крупной постройки доходит до 400—450 м. Роль строителей остова в ней играли в основном колониальные формы *Cyathophora bourgueti*, в меньшей степени представители рода *Thecosmillia* и *Calamophyllia*. Трубчатые колонии *Cyathophora* чашеподобной формы при высоте 0,1—0,2 м достигали в диаметре 0,5—0,7 м. Насколько можно судить об этом, они не давали в биогермном массиве сплошного каркаса, а составляли остов отдельных его биогермов, как правило, невысоких (до 5—10 м), но очень больших по площади основания. Кораллы-рифостроители располагаются в биогермных толщах соприкасающимися группами, между которыми встречаются в изобилии остатки одиночных кораллов, сильно перекристаллизованные и плохо поддающиеся определению, остатки моллюсков, мшанок, брахиопод, иглокожих. В составе характерных для рифа кораллов и аммонитов встречаются виды, известные как в кимериджском ярусе, так и в титонском. Поэтому границу между этими подразделениями единой шкалы нужно искать где-то внутри рассмотренного биогермного горизонта (Мацкевич, Старостина, 1969; Сахаров, 1970; Минин, Старостина, 1973).

Биогермные массивы балтинского горизонта перекрываются толщей микрозернистых оолитовых и органогенных известняков, среди которых выделяются коралловые биостромы, рудистовые и нериневые банки незначительной мощности со слабо выраженной морфолого-экологической дифференциацией. Комплекс титонских кишечнополостных, участвующих в образовании построек, включает известные в титоне виды склерактиний, относящиеся к родам *Calamophyllia*, *Ovalastraea*, *Cyathophora*, *Cryptocoenia*, *Stylina*, *Ironella*, *Amphistraea*, *Mitrodendron* и др., а также гидроидных полипов *Ellipsactinia ellipsoides* (Steinm.) (см. табл. 1). Все рифостроящие и рифолюбивые кораллы этого комплекса преимущественно стелющиеся. Они существовали, видимо, в условиях большой подвижности вод бассейна и повышенной их солёности. Пятнистое распределение остатков склерактиний и общий характер фауны свидетельствуют о близости титонских фаций к образованиям типа "коралловых лугов", ранее описанных Е.В. Красновым (1968) в Крыму. Такие фации формировались в заключительные стадии рифогенеза, сменяя фации береговых и барьерных рифов предыдущих этапов.

Таким образом, в балтинском горизонте выделяется комплекс фаций биогермных массивов барьерного типа и комплекс фаций типа "коралловых лугов". В целом они составляют единый этап биогермного осадкообразования. Аналогичные соотношения фаций наблюдаются и в вышележащем матламском горизонте (титонский ярус). В его основании выделяется биогермный массив мощностью до 100 м. Он обнажается в тех же районах Тагаурской Осетии и Горной Ингушетии, что и рифы балтинского горизонта, и также представляет часть разрушенных денудацией рифов барьерного типа. В обнажениях просматривается центральная часть рифовой формации, составленная светлыми перекристаллизованными доломитами небольших биогермов, тыловая зона темноцветных глинистых, песчаных, а также органогенных известняков, затем "ла-

гунная" область, представленная карбонатными, терригенными и эвапоритовыми породами (ангидритом). Прибрежные и береговые зоны представлены пестрцветами с эвапоритами (районы Северной Осетии, Кабардино-Балкарии, Ставропольского края и Чечено-Ингушетии).

В строении биогермного массива матламского горизонта участвуют склерактинии *Cryptocoenia limbata* (Goldf.), представители рода *Calamophyllia*, *Cyathophora* и др. В перекристаллизованной массе доломита кое-где выделяются колонии известковых водорослей из группы *Lithothamnium*, в основании рифов много устриц и брахиопод. Остатки последних образуют небольшие по мощности прослой и пачки известняков, которые прослеживаются на всей территории региона и служат хорошим маркирующим горизонтом. На породах балтинской свиты эти известняки лежат с региональным размывом и отвечают началу последнего этапа биогермообразования в титонском веке.

Биогермный массив покрывает мощная толща (до 400–450 м) отчетливо слоистых известняков, в основном микрообломочных, оолитовых, онколитовых, микрозернистых, органогенно-обломочных. Последние включают постройки – коралловые биостромы, брахиоподовые и нериневые банки. Коралловые биостромы сильно доломитизированы, фауна их перекристаллизована и, как правило, плохой сохранности.

Таким образом, настоящие коралловые постройки в нашем регионе появляются только в позднем оксфорде. Вместе с вмещающими породами и подстилающими массивами водорослевых биогермов, на основе которых они начали свое развитие, эти постройки отвечают первому крупному этапу позднеюрского биогермного осадкообразования (с участием склерактиний). Второму этапу соответствуют органогенные постройки балтинского горизонта и третьему – заключительному этапу – постройки матламского горизонта. Наиболее интенсивно рифообразование происходило на первом этапе. В это время данным процессом была, видимо, охвачена и наибольшая по площади часть исследованной территории. В рифогенных толщах позднего оксфорда, как отчасти и в балтинском биогермном массиве, очень много остатков активных рифостроителей (*Thecosmilia*, *Calamophyllia* и др.), высота колоний которых измеряется многими метрами. Подобных форм в рифах матламского горизонта уже не наблюдается. Видимо, в это время ухудшились условия для жизни коралловых сообществ, и процесс позднеюрского биогермообразования на этом этапе переживал свою заключительную стадию.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Арбатова А.А. Верхнеюрские рифы Северного Кавказа. – Нефтегазовая геология и геофизика: Научно-техн. сб. М.: Госгеолтехиздат, 1963, № 11, с. 3–6.
- Бабаев Р.Г., Краснов Е.В. О формах роста склерактиний в связи с условиями их обитания в юрских морях Юго-Восточного Кавказа и Горного Крыма. – В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. Новосибирск: Наука, 1977, с. 137–148.
- Бендукидзе Н.С. Стратиграфия рифогенных фаций верхней юры Грузии и смежных с нею областей Кавказа. – В кн.: Доклады советских геологов к I Международному коллоквиуму по юрской системе. Тбилиси: Изд-во АН СССР, 1962, с. 287–305.
- Краснов Е.В. К изучению рифовых фаций мальма СССР. – В кн.: Ископаемые рифы и методика их изучения. Свердловск, 1968, с. 169–183.
- Краснов Е.В., Старостина Э.А. Позднеюрские склерактинии Северного Кавказа. – В кн.: Мезозойские кораллы СССР. М.: Наука, 1970, с. 75–80.
- Логинова Г.А. Стратиграфия верхнеюрских отложений центральной части северного склона Кавказа. – Вестн. МГУ, 1970, 5, с. 66–76.
- Мацкевич М.М., Старостина Э.А. К стратиграфии оксфордско-титонских отложений Северной Осетии и Ингушетии. – В кн.: Геология и нефтегазоносность Северо-Восточного Кавказа. Орджоникидзе: Ир, 1969, с. 21–29. (Труды СевКавНИПИ; вып. 4).
- Минин А.И., Старостина Э.А. К стратиграфии верхней юры Северного Кавказа по кораллам и брахиоподам. – Труды СевКавНИИ. 1973, вып. 13, с. 30–36.
- Михайлова М.В. Биогермные массивы в верхнеюрских отложениях Горного Крыма и Северного Кавказа. – В кн.: Ископаемые рифы и методика их изучения. Свердловск, 1968, с. 196–209.

- Сахаров А.С. Новые данные о титонских отложениях Северо-Восточного Кавказа. — Докл. АН СССР, 1970, 195, № 2, с. 431-433.
- Хаин В.Е. Основные черты тектонического строения области. — В кн.: Материалы по геологии и металлогении Центрального и Западного Кавказа. Ставрополь, 1960, с. 141-145.

УДК 563.66:551.763(479.22)

Г.Я. Сихарулидзе  
**НОВЫЙ КОРАЛЛОВЫЙ КОМПЛЕКС  
РАННЕМЕЛОВЫХ БИОСТРОМОВ  
ИЗ ЗАПАДНОЙ ГРУЗИИ**

В раннемеловую эпоху на территории Грузии биотекты были известны в готериве и барреме. Это в основном биогермы, связанные с ургонской фацией Грузинской глыбы. Из альбских отложений Грузии органогенные постройки не были известны. Были найдены лишь редкие агерматипные кораллы (Сихарулидзе, 1975).

В зоне, переходной от Грузинской глыбы к геосинклинали Южного склона Большого Кавказа, в с. Цханари еще в 1948 году Н.С. Бендукидзе обнаружила герматипные кораллы. Ниже излагаются результаты изучения представленного мне материала, а также собранной мной в том же местонахождении коллекции.

В описываемом разрезе кораллы строят два небольших биострома (мощностью 1 и 3,5 м), разобщенных 40-м прослоем известнякового песчаника (рис. 1). Биостромы сложены массивными — плокоидными, меандрическими и тамнастериоидными колониями. Преобладают плокоидные и меандрические колонии. Редко встречаются ветвистые колонии. Рифоллюбы представлены гастроподами и хететидами.

В нижнем биостроме насчитывается 11 видов. Над ним в прослое найден лишь один угнетенный вид — *Heliocoenia variabilis* Et. (всего несколько экземпляров), а еще выше, в верхнем биостроме обнаружено 16 видов; из них 4 вида — *Heliocoenia variabilis* Et., *Heliocoenia minima* sp. nov., *Microphyllia undans* (Koby), *Latiastrea mucronata* sp. nov. — общие с нижним биостромом.

Смена разнообразного комплекса кораллов, приуроченного к обоим биостромам, бедной ассоциацией, встреченной в прослое известнякового песчаника, отражает изменение экологических условий. В периоды отсутствия привноса терригенного материала условия, надо полагать, были благоприятны для расселения кораллов. В периоды же поступления терригенного материала появляются угнетенные колонии одного вида, представленные небольшим числом экземпляров.

Среди изученных 23 видов 2 новых рода — *Tskhanarella* и *Pseudoironella* — и 12 новых видов. Из всей ассоциации 7 видов известны в Европе. Это *Heliocoenia variabilis* Et., известный из верхней юры Западной Европы (Koby, 1880), Азербайджана (Бабаев, 1973), Грузии (Бендукидзе, 1960); *Thamasteria favrei* (Koby) — из ургона Швейцарии; *Dermosmia neocomiensis* (From.) — из неокома Франции; *Calamophylliopsis compressa* (Orb.) — из неокома Франции и Крыма; *Microphyllia undans* (Koby) — из верхней юры-нижнего мела Европы, нижнего мела Грузии; *Ellipsocoenia baumbergeri* (Koby) — из валанжина Швейцарии; *Solenocoenia sexradiata* (Goldf.) из верхней юры Европы, Азербайджана, Грузии. Из перечисленных 7 видов 5 в Грузии найдены впервые, а *H. variabilis* и *Solenocoenia sexradiata* найдены в верхнеюрских отложениях Грузии; за пределами верхней юры они до сих пор не встречались.

Среди изученных рипидогирид 7 новых — *Ogilviella parelegans*, *Ironella tskhanariensis*, *Acanthogyra paracolumnaris*, *Placogyra brevimaandra*, *Psammogyra priva*, *Tskhanarella crassisepta*, *Pseudoironella regularis*.

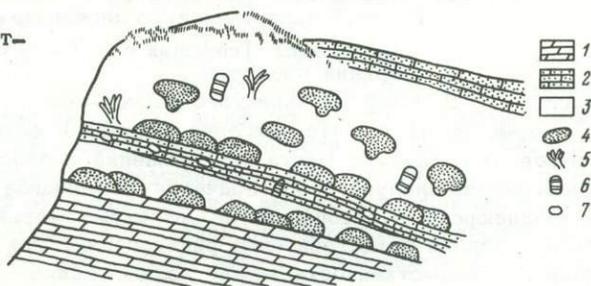
Рипидогириды составляют четко обособленную группу, которая в ранге семейства или подсемейства разными авторами относится к разным подотрядам:

Caryophyllina, Meandriina или Amphiastracina. В 1976 году Э. Роневич (Roniewicz, 1976) на основании анализа этой группы, проведенного Е. Элиашовой (Eliasová, 1973), и своих исследований микроструктуры пришла к выводу, что данная группа заслуживает выделения в подотряд, названный Rhipidogyrina.

Этот подотряд характеризуется септами с ветвящимися трабекулами, которые в осевой части являются первичными, а в латеральной – вторичными. Автор предлагает подобные трабекулы именовать неорипидакантными. Термин предложен Э. Роневич по аналогии с рипидакантными септами, характерными для палеозойских Phillipsastracidae. Характеризуется группа также наличием

#### Зарисовка биостромов в окрестностях с. Цханари

1 – мергели; 2 – известняковые песчаники; 3 – массивные известняки; колонии кораллов; 4 – крупные массивные; 5 – ветвистые; 6 – мелкие массивные; 7 – колонии хететид



септ-апофиз и септ, похожих на лонсдалеидные. Стенка-септотека или парасептотека; колумелла пластинчатая, рудиментарная или вовсе отсутствует. Эндотека и перитека хорошо развиты, сложены диссепиментами. Почкование внутри- и внечашечное.

Детальная характеристика родов рипидогирид поздней юры дана в работе Е. Элиашовой (Eliasová, 1973). Ниже приводятся диагнозы новых родов.

Род *Pseudoironella*. Типовой вид *P. regularis* (табл. XX, фиг. 1). Колония плокоидная. Септы булабовидные. Перитека узкая, состоит из ребер, местами и из редких диссепиментов. Стенка – септотека. Эндотека представлена субгоризонтальными диссепиментами. Колумелла парietальная. Почкование внечашечное. От близкородственного *Ironella* sp. et Krasnov (Краснов, Старостина, 1970) отличается отсутствием широкой перитеки, составленной из пузырчатых диссепиментов, а также типом почкования.

Род *Tskhanarella*. Типовой вид *T. crassisepta* (табл. XX, фиг. 2). Колония меандриодная. Септы Т-образные. Есть септы лонсдалеидные. Стенка-септотека, образована сгибанием и сливанием периферических краев септ. Местами она отсутствует. В этих случаях септы тамнастероидно соединяют центры соседних рядов. Местами имеется паратека. Эндотека обильная и представлена выпуклыми и субгоризонтальными диссепиментами. Колумелла пластинчатая, непрерывная. Почкование внутривчашечное.

От *Pruvostastraea* All. (Alloiteau, 1957) отличается наличием пластинчатой непрерывной колумеллы и тамнастероидных септ.

Самостоятельность новых видов рипидогирид выявлена в следующих сравнениях:

*Ogilviella parelegans* (табл. XXI, фиг. 1) отличается от *O. elegans* Elias. (Eliasova, 1973) – типового вида, единственного представителя этого рода, внутривчашечным типом почкования вместо внечашечного. *Ironella tskhanariensis* (табл. XXI, фиг. 2) отличается от типового вида *I. giseldonensis* St. et Krasn. (Краснов, Старостина, 1970) большим количеством септ (36 вместо 24). *Acanthogyra paracolumnaris* (табл. XXII, фиг. 1) от *A. columnaris* Ogilvie (типового вида; Ogilvie, 1897) отличается отсутствием септ IV порядка и более мелкими чашками. *Placogyra brevimaandra* (табл. XXIV, фиг. 2) от всех представителей плакогир отличается очень короткими чашечными рядами, а от *P. hykeli* Elias. (Eliasova, 1973) еще и отсутствием септ V порядка. *Psammogyra priva* в отличие от известных из юрских отложений форм имеет уже перитеку. От наиболее близкого *Psammogyra hoffati* (Koby), (Koby, 1880) отличается в два раза большей частотой септ (табл. XXIV, фиг. 3).

Вышеописанный комплекс находится в следующих геологических условиях:

- $K_1 a_3 - a_1$  1. Зеленовато-серые мергели с фиолетовым отливом. В них найден характерный для клансейского горизонта *Mesohibolites brevis* Schw. (опр. М.С. Эристави), а также позднеаптско-раннеальбская микрофауна: *Glomospirella gaultina* (Berth.), *Gaudryna gradata* Berth., *Glavulina gaultina* Mor., *Pseudonodosaria mutabilis* (Reuss), *Lenticulina gaultina* (Berth.), *Astacolus vulgaris* (Agal.), *Gyroidina infracretacea* Mor., *Gyroidinoides bukalovae* (Aut.), *Discorbis wassoewizi* Djaff. et Agal., *Conorboides umiatensis* Tapp., *Gavelinella binvoluta* (Mjath.), *Hedbergella trocoidea* (Gund.) (опр. Л.П. Цирекидзе).
- $K_1 a_1$  2. Нижний биостром . . . . . 1 м  
3. Прослой известнякового песчаника с альбской микрофауной: *Conorboides umiatensis* Jendrejak non Tapp. Остальные определены до рода.  
4. Верхний биостром . . . . . 3,5 м
- $K_2 cm?$  5. Слой песчанистого известняка . . . . . 1 м

Несмотря на то, что описание разреза и фаунистическая характеристика ярусов не оставляют места для сомнений в обосновании альбского возраста биостромов, следует особо подчеркнуть большое сходство комплекса кораллов с позднеюрскими ассоциациями Средиземноморья; в частности, это проявляется в обилии представителей рипидогирид. Это обстоятельство указывает на наличие преемственности между позднеюрскими и раннемеловыми кораллами.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бабаев Р.Г. Позднеюрские шестилучевые кораллы (склерактинии) северо-восточной части Малого Кавказа (Азербайджан). Баку: Элм, 1973. 165 с.
- Бендукидзе Н.С. Верхнеюрские кораллы Зап. Абхазии и устья Мзимты. Тбилиси: 1960. 36 с. (Труды Геол. ин-та АН ГССР; Т. 11(16)).
- Краснов Е.В., Старостина Э.А. Позднеюрские склерактинии Северного Кавказа. - В кн.: Мезозойские кораллы СССР. М.: Наука, 1970, с. 75-80.
- Сихарулидзе Г.Я. Агерматипные кораллы из нижнего альба Дзирульского массива. - В кн.: Вопросы палеонтологии и стратиграфии мезозоя Грузии. Тбилиси. Мишнерба, 1975, сб. 2, с. 52-61. (Труды Геол. ин-та АН ГССР. Нов. сер.; Вып. 47.)
- Сихарулидзе Г.Я. Альбские кораллы селения Цханари (Западная Грузия). Тбилиси: Мишнерба, 1979. 20 с.
- Alloiteau J. Contribution a la systematique des Madreporaires fossiles. Paris, 1957. 462 p.
- Eliašová H. Sous-famille Rhipidogyrinae Koby, 1905 (Hexacorallia) des calcaires de Stramberk (Tithonien, Tschecoslovaquie). - Cas. miner. geol. Praha, 1973, 18, p. 267-287.
- Koby F.L. Monographie des polyiers jurassiques de la Suisse. - Mem. Soc. palaeontol. Suisse, Geneve, 1881-1889, 7-16, 582 p.
- Ogilvie M.M. Die Korallen der Stramberger Schichten. - Palaeontographica; 7A, Suppl. 2. Stuttgart, 1897, S. 73-282.
- Roniewicz E. Les scleractiniaires du Jurassique superieur de la Dobrogea centrale, Roumanie. - Acta paleontol. pol. Warszawa-Krakow, 1976, 34, 121 p.

УДК 593.66

Н.Б. Келлер

### ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ СОВРЕМЕННЫХ ГЛУБОКОВОДНЫХ МАДРЕПОРАРИЙ И НЕКОТОРЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ИХ ЗООГЕОГРАФИИ

Одиночные мадрепорарии - немногочисленный, но довольно обычный элемент глубоководной фауны. Из огромного количества этих кораллов, населяющих континентальный шельф, абиссальной зоны достигают только три рода: *Fungiacyathus*, *Leptopenus*, *Deltocyathus*. Наибольшая глубина проникновения первого из них - 6328 м, второго - 5000 м, третьего - 4480 м. Эти роды

принадлежат трем семействам двух подотрядов: *Fungiidae*, *Micrabaciidae* (подотряд *Fungiina*) и *Caryophylliidae* (подотряд *Caryophylliina*). Представители этих трех родов обладают сходными особенностями морфологии скелета и онтогенетического развития, позволяющими процветать на больших глубинах океана:

1. Все мелководные кораллы, способные к жизни в абиссали, имеют совершенно уплощенный, либо слегка вогнутый в центре полипник без педицеля, т.е. имеют циклолитонидную, дискоидную либо пателлоидную форму.

2. Кораллы, обитающие на глубине, имеют неотенический облик. Неотения морфологически выражается в сокращении числа септ. Наиболее распространенное количество последних — 48, но не более 96, тогда как мелководные одиночные мадрепорарии, принадлежащие тем же семействам, могут обладать гораздо большим числом септ (до 300 и более). С точки зрения морфофункционального анализа эти особенности скелета можно объяснить следующим образом (Келлер, 1977). Сокращение числа септ приводит к уменьшению всасывающей поверхности внутри гастроваскулярной полости. Это несколько компенсируется (правило олигомеризации и компенсации В.А. Догеля) у глубоководных форм развитием плоской открытой чашки с высоко выступающими септами. Это имеет несомненную выгоду в условиях относительной бедности пищи на больших глубинах, так как увеличивает ловчую поверхность коралла и, кроме того, в какой-то мере расширяет площадь всасывания.

Характерно, что высоко выступающие над краем чашки септы часто развиваются и у видов, принадлежащих сравнительно мелководным родам, в неглубоких районах океана, сравнительно бедных органикой, каковыми являются, например, поднятия в пределах олиготрофной области (ряд видов родов *Flabellum* и *Caryophyllia*). В тех сравнительно неглубоких районах океана, где пищи хватает с избытком, форма кораллов, принадлежащих этим двум родам, обычно — разные варианты конуса, а септы значительно не поднимаются над чашечным краем. Между этими крайними случаями, естественно, масса промежуточных форм.

3. Симметрия в расположении септ — правильно шестилучевая в отличие от сложных комбинаций двух- и многолучевой симметрии, которыми нередко обладают мелководные кораллы и кораллы со средних глубин. Это объясняется как олигомеризацией органов, связанной с неотенией (Беклемишев, 1964), так и тем, что с уходом на глубину относительные размеры септ увеличиваются (сравнительно с уплощающейся и редуцирующейся чашкой). Это влечет за собой, по закону уравнивания органов Кювье, к уменьшению их числа и установлению определенного, небольшого числа перегородок (24, 48, 96).

4. Скелеты представителей родов, живущих в абиссали, отличаются тонкостью и легкостью, обладая, однако, возможным максимумом структурной прочности (Squires, 1967; Келлер, 1977). Прочность скелета осуществляется способом сращения септ, развитием более или менее частых поперечных балочек, развитием столбика, построенного из тонких пористых, но сложно переплетенных элементов, облегчением стенок или септ за счет их перфорации, превращением септ из сплошных в шиповатые (что увеличивает высоту септ в несколько раз и позволяет им выполнять ту же функцию поддержки тела, что и сплошным септам, но с меньшей затратой материала), и т.д. Это относится в полной мере к представителям рода *Leptopenus*, а также в разной степени и к родам *Fungiacyathus* и *Deltocyathus*. Иначе говоря, утончение скелета с глубиной и одновременно укрепление его дополнительными скелетными образованиями происходят параллельно в трех разных семействах глубоководных кораллов, два из которых близки, а третье принадлежит другому подотряду согласно закону гомологических рядов Н.И. Вавилова (Вавилов, 1967).

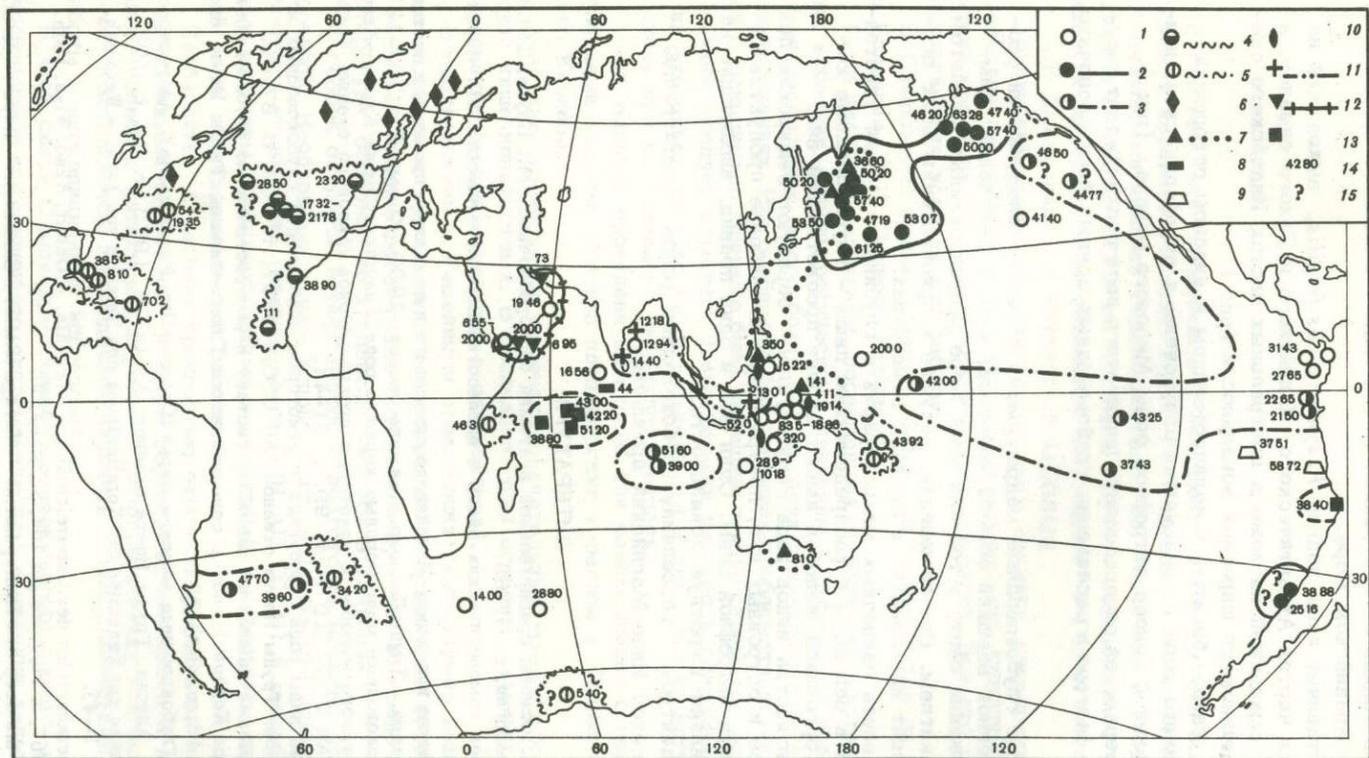
Особенности батиметрического и зоогеографического распространения одиночных мадрепорарий прекрасно прослеживаются на примере рода *Fungiacyathus*. Этот род широко распространен во всех областях Мирового океана, от норвежских берегов до Антарктиды, в широком диапазоне глубин (от 58 до 6328 м), однако преимущественно придерживается батимально-верхнеабиссальной зоны. В составе рода известно 11 современных и 1 ископаемый вид из эоценовых отложений острова Ява (Gerth, 1933) и из третичных отложений

Австралии (Vaughan, Wells, 1943). Десять современных видов и 2 подвида — приконтинентальные, один вид и один подвид другого вида (*F. symmetricus fragilis*, *F. pseudostephana*) выходят на океаническое ложе. И те, и другие приурочены к эвтрофной зоне Мирового океана.

Нами изучалась изменчивость (Келлер, 1976) морфологии скелета космополитического вида *F. symmetricus*, в составе которого удалось выделить 4 географически разобнесенных подвида. Оказалось, что в Алеутском и Курило-Камчатском желобах этот вид, представленный подвидом *F. symmetricus aleuticus*, имеет гораздо более крупные размеры, более плотную стенку, более плотные цельные септы, чем тот же вид, представленный подвидом *F. symmetricus fragilis*, живущим на ложе океана, на значительно меньших глубинах (глубины 3198, 4158 м — против глубин 5450, 6328 м в желобах). Это, видимо, прежде всего связано с распределением пищи. В высокопродуктивных Алеутском и Курило-Камчатском желобах, являющихся своеобразными "ловушками" органического вещества, *F. symmetricus* имеет "процветающий вид" и, несмотря на большие глубины, строит нормальный скелет, не ощущая, видимо, дефицита карбоната кальция. Последовательное утончение скелета по мере увеличения глубины обитания, распад септ на шипы и другие изменения скелета, свидетельствующие о неблагоприятии, прослеживаются только на ложе океана (*F. symmetricus fragilis*). Это легко объясняется закономерным уменьшением пищи по вертикали, наблюдающимся на ложе океана. Точно так же *F. pseudostephana*, имеющий на станциях, поднятых с ложа Индийского океана (Келлер, 1976) с глубин 4020–5120 м, тонкий скелет и угнетенный облик, обладают на станции, взятой почти с той же глубины (3840 м) у западных берегов Южно-Американского континента, более крепким, плотным скелетом, и имеют процветающий вид, вообще характерный для фауны Перуано-Чилийского района (табл. XXIII).

Еще один глубоководный представитель одиночных кораллов, род *Leptopenus* (табл. XXIII), обитающий на глубине 2930–5000 м, является конечным звеном последовательной цепи родов, принадлежащих семейству *Micrabaciidae*, прослеживающейся от рода *Discopsammia* (Kühn, 1967, Squires, 1967). Он является блестящим примером итога направленной изменчивости скелета одиночных кораллов во времени в связи с постепенным проникновением членов этого семейства во все более глубокие области океана, с более суровым пищевым и кислородным режимом. Результатом этой изменчивости явились редукция скелета и неотеническое развитие. Немногочисленные находки этого рода (4 вида) были обнаружены в центральных областях южной части Индийского океана, в Индо-Малайском архипелаге, у западного и восточного побережий Южной Америки (Moseley, 1881). Два новых вида этого рода описаны нами из северо-западной части Тихого океана (Келлер, 1977). По мнению Кюна (Kühn, 1967), проникновение семейства *Micrabaciidae* в глубокие воды началось в плиоцене в Индо-Малайском архипелаге. Уже говорилось о том, что Индо-Малайский архипелаг с прилегающими районами — богатейшее место, где сконцентрировано наибольшее число родов и видов разнообразных групп морских животных (Дьяконов, 1950). На небольших глубинах там обнаружена настоящая глубоководная фауна, обитающая обычно не выше 1000–2000 м. Весьма похоже, что это место является также и центром расселения рода *Fungiacyathus*. Здесь встречено одновременно 4 вида этого рода на глубинах 141–520 м, — 1914 м (*F. symmetricus*, *F. sibogae*, *F. palifera*, *F. stephana*). Помимо того, немногие ископаемые представители рода *Fungiacyathus* известны из эоцена острова Ява и из третичных отложений Австралии (см. выше). Из этих областей *Fungiacyathus*, видимо, постепенно расселялся по всему Мировому океану, сперва вдоль материков и островных дуг, которые ареалы большинства видов этого рода, так же как и ареалы видов пеннатулярий (Пастернак, 1961, 1973), опоясывают узкими лентами.

Вид *F. symmetricus* — космополитический. Однако ареал его подвида *F. symmetricus symmetricus* протягивается, по-видимому, вдоль Антильских и Бермудских островов; *F. symmetricus aleuticus* четко приурочен к северо-западной части Тихого океана, причем западная и восточная части этого района соеди-



Географическое и батиметрическое распространение видов и подвидов рода *Fungiacyathus*

1 - *F. symmetricus* (Poutalès); 2 - *F. symmetricus aleuticus* N. Keller и его ареал; 3 - *F. symmetricus fragilis* N. Keller и его ареал; 4 - *F. symmetricus durus* N. Keller и его ареал; 5 - *F. symmetricus symmetricus* (Poutalès) и его ареал; 6 - *F. fragilis* Sars; 7 - *F. palifera* Alcock и его ареал; 8 - *F. sarsi* Gardiner Waugh.; 9 - *F. marenzelleri* (Vaughan); 10 - *F. sibogae* (Alcock); 11 - *F. stephana* (Alcock) и его ареал; 12 - *F. nascornathus* Gardiner et Waugh и его ареал; 13 - *F. pseudostephan* N. Keller и его ареал; 14 - Батиметрические отметки в метрах; 15 - Неточная подвидовая принадлежность

няются через Курило-Камчатский и Алеутский желоба (рис.). Вид *F. stephana* распространен подуге от Бенгальского залива, через Малайский архипелаг - к южному побережью Австралии. Ареал вида *F. marenzelleri* протягивается вдоль западного побережья Южной Америки. Вид *F. palifera* распространяется по широкой меридиональной дуге от Курило-Камчатского желоба на юг вдоль Индо-Малайского архипелага к Большому Австралийскому заливу. *F. sibogae* известен только во внутренних морях Индо-Малайского архипелага, *F. nascomatus* - в Аравийском море.

Исключение составляет лишь подвид *F. symmetricus fragilis*, выходящий на ложе в центральных частях Атлантического, Индийского и Тихого океанов, и *F. pseudostephana*, выходящий на ложе в центральных частях Индийского океана. Их ареалы подчиняются широтной зональности (рис.).

Таким образом, самые богатые в количественном и видовом отношении находки глубоководного рода *Fungiacyathus* приурочены к периферической, наиболее богатой органикой полосе эвтрофной зоны Мирового океана (рис.).

Анализ закономерностей распределения видов этого рода подтверждает ведущую роль пищевого фактора в расселении глубоководных донных беспозвоночных.

### ВЫВОДЫ

1. Все одиночные глубоководные мадрепарии обладают следующими особенностями: уплощенной внешней формой кораллов, четкой 6-лучевой симметрией в расположении септ, в той или иной мере редуцированным скелетом, неотеническим развитием. Все изменения, ведущие к приобретению этих особенностей, происходят параллельно в близких семействах.

2. Редукция скелета одиночных мадрепарий с глубиной и общий угнетенный облик связаны в основном с распределением пищи - глубоководные кораллы из богатых органикой желобов имеют вполне процветающий вид.

3. Ареалы большинства видов рода *Fungiacyathus* образуют неширокие ленты вдоль материков и островных дуг, приуроченные к наиболее продуктивной периферической части эвтрофной зоны. Один вид и один подвид, выходящие на ложе океана, проявляют широтную зональность.

4. Вероятным центром расселения глубоководных родов *Fungiacyathus* и *Leptopenus* является Индо-Малайский архипелаг.

### ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964, т. 1. Протоморфология, с. 57-65.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1967. 59 с.
- Дьяконов А.М. Фауна иглокожих Малайского архипелага и ее связь с прошлым и настоящим Мирового океана. - Труды Ленингр. о-ва естествоисп., 1950, 70. вып. 4, с. 109-125.
- Келлер Н.Б. Глубоководные мадрепоровые кораллы рода *Fungiacyathus* из Курило-Камчатского и Алеутского желобов и некоторых других районов Мирового океана. Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1976, т. 99, с. 31-44.
- Келлер Н.Б. Новые виды рода *Leptopenus* и некоторые особенности глубоководных агерматипных кораллов. Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1977, т. 102, с. 37-43.
- Пастернак Ф.А. Новые данные по видовому составу и распространению глубоководных пеннатулярий рода *Kophobelemnon* в северной части Тихого океана. Труды Ин-та океанол., 1961, т. 45, с. 240-257.
- Пастернак Ф.А. Глубоководные морские перья (Octocorallia, Pennatularia) Алеутского желоба и залива Аляска. Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1973, т. 91, с. 108-127.
- Gerth H. Neue Beiträge zur Kenntniss der Korallenfauna des Tertiärs von Java. - Wettensh. Med., 1933, 25, S. 1-45.
- Kühn O.T.F. Die Micrabaciides des Osterreichischen Tertiärs. - Osterr. Akad. Wiss. Math. Naturwiss. Kl., 1967, N 11, Anzeiger 104, S. 300-350.
- Mosseley H.N. On the deep-sea Madrepোরaria. - Voyage H.M.S. "Challenger" Repts. Scient. Results, Zool., London, 1881, 2, part 7, p. 127-208.
- Squires D.F. The evolution of the deep-sea coral family Micrabaciidae. - In: Proc. Intern. Conf. Trop. Ocean, 1965, Miami, 1967, p. 502-509.
- Vaughan T.W., Wells J.W. Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia. - Geol. Soc. Amer. Spec. Pap., 1943, 44, 363 p.

## РЕШЕНИЕ IV ВСЕСОЮЗНОГО СИМПОЗИУМА ПО ИСКОПАЕМЫМ КОРАЛЛАМ

(Тбилиси, 17-21 апреля 1978 г.)

В соответствии с Решением II Всесоюзного симпозиума по изучению ископаемых кораллов (Таллин, 1967) IV Симпозиум проходил в Тбилиси. Его организаторами явились Отделение геологии, геофизики и геохимии АН СССР, Научный совет АН СССР по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" и Геологический институт им. А.И. Джанелидзе АН Грузинской ССР.

Тбилисский орден Трудового Красного Знамени университет любезно предоставил в распоряжение Симпозиума актовый зал, аудитории и Палеонтологический музей на кафедре геологии и палеонтологии. Все это создало очень благоприятные условия для работы.

В Симпозиуме приняло участие около ста специалистов из СССР и гости из Болгарии, ГДР, Польши, Югославии.

Были заслушаны доклады, посвященные морфологии, систематике, эволюции, экологии, стратиграфическому значению и рифогенезу всех основных групп кишечнорастных, всего более 60, на двух пленарных и на десяти секционных заседаниях. Ряд сообщений был посвящен проблематике, провизорно сближаемой с кишечнополостными. Впервые была выделена секция строматопоридей (два заседания).

Особо следует отметить возрастающий интерес к современным кораллам, к их экологии, морфологии, к возможности использования актуалистического подхода при исследовании вымерших кораллов.

Была успешно проведена экскурсия для ознакомления с геологическими условиями местонахождений позднеюрских кораллов в Южных предгорьях Большого Кавказа.

Участники Симпозиума отмечают значительные успехи в изучении всех групп кишечнополостных. В последние годы особенно заметен прогресс в исследовании строматопоридей и склерактиний.

В соответствии с Решениями предыдущих симпозиумов вышли в свет важные справочные руководства и монографии по отдельным крупным таксонам и регионам, однако продолжают оставаться пробелы в справочно-методической литературе, особенно по кишечнополостным мезозоя и кайнозоя.

С особой остротой встает вопрос о подготовке молодых исследователей кораллов. Необходимо полнее использовать возможности центральных академических учреждений (прежде всего ПИН АН СССР) и высшей школы, упрочить контакты с зоологическими институтами и кафедрами, имеющими большой опыт исследовательской работы.

Необходимо с удовлетворенностью отметить расширение научных связей с зарубежными коллегами и новую форму этих контактов в виде длительных командировок с детальным изучением монографических коллекций. В дальнейшем представляется необходимым наладить также совместные тематические работы и экспедиционные исследования.

В этой связи Симпозиум считает своевременным просить соответствующие учреждения и организации о систематическом включении палеонтологов-кораллистов в научные экипажи советских исследовательских судов и особенно в постановке многолетних сравнительных исследований по изучению современных и ископаемых рифогенных экологических систем, что будет иметь крупное научное и практическое значение.

Симпозиум считает необходимым и в дальнейшем проводить палеонтологические исследования в тесной связи с теоретической и практической геологией, биологией, а также биогеохимией.

Симпозиум поддерживает основные направления исследований, сформулированные во вступительном слове председателя Оргкомитета Б.С. Соколова.

Материалы Симпозиума опубликовать отдельной книгой и частично в "Палеонтологическом журнале".

Местом проведения очередного Симпозиума (1982 г.) рекомендуется избрать Киев или Душанбе.

Участники Симпозиума выражают признательность Президиуму АН Грузинской ССР, Геологическому институту АН ГССР и Ректорату Тбилисского университета за превосходную организацию Симпозиума и особенно отмечают большую работу инициаторов его проведения в Тбилиси Н.С. Бендукидзе и А.А. Чиковани.

Председатель Оргкомитета  
академик

*Б.С. Соколов*

Ученый секретарь

*А.А. Чиковани*

*Тбилиси, 21 апреля 1978 г.*

## ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ

Таблица I

- Фиг. 1. Дихотомическое ветвление "*Stachyodes*", иллюстрирующее переход дендроидной формы в массивную ( $\times 5$ ). Экз. УТГУ\* № 2348-Ю  
32/67. Западный борт Магнитогорского синклиория, Молодежное месторождение; живетский ярус, улутауская свита.
- Фиг. 2. Сеение крупного узла (Knobs) *Trupetostroma porosum* Lecompte ( $\times 5$ ). Экз. УТГУ № 1724-Ю  
155/67: 2а - участок поперечного сечения, видны осевая и периферическая зоны, в периферической зоне ценостелы сливаются как у *Stachyodes*; 2б, в - участки продольного сечения у того же экземпляра, ценостелы отчетливо слиты. Распространение то же, как у экземпляра на фиг. 1.
- Фиг. 3. Ценостеум *Trupetostroma porosum* Lecompte с небольшими мамелонами на поверхности ( $\times 5$ ). Экз. УТГУ № 514-К  
91-63: 3а - поперечное сечение через мамелон; 3б - продольное сечение через мамелон; элементы ценостеума плотно слиты друг с другом, отчетливо выражены ламеллы. Мамелон по строению близок *Stachyodes*. Западный борт Магнитогорского синклиория, озеро Атавды; живетский ярус, улутауская свита.
- Фиг. 4. Почкование *Stachyodes* в продольном сечении ( $\times 5$ )

Таблица II

- Фиг. 1. *Trupetostroma bassleri* Lecompte ( $\times 10$ ). Экз. УТГУ № 53-145  
23/71: 1а - продольное сечение через астроризальный канал, скелетные элементы плотно слиты, как у *Stachyodes*; 1б - поперечное сечение того же ценостеума через верхнюю поверхность, сильно расчлененную мамелонами и knobs, по внутреннему строению близкими *Stachyodes*. Западный склон Урала, правобережье Большой Арши у с. Петропавловского; франский ярус, саргаевский горизонт

Таблица III

- Фиг. 1. *Trupetostroma bassleri* Lecompte, продольное сечение через верхнюю поверхность, расчлененную knobs, внутреннее строение, близкое *Stachyodes* ( $\times 10$ ). Экз. УТГУ № 53/145  
23/71. Западный склон Урала, правобережье Большой Арши у с. Петропавловского; франский ярус, саргаевский горизонт

Таблица IV

- Фиг. 1. *Trupetostroma bassleri* Lecompte, продольное сечение участка ценостеума вне мамелонов ( $\times 10$ ). Экз. УТГУ № 50а  
16/71. Западный склон Урала, правобережье Большой Арши, ниже устья р. Каймасты; франский ярус, саргаевский горизонт

Таблица V

- Фиг. 1. *Syringopora* sp. Экз. № 2701/76, ПИН. Основание колонии, отчетливо видны первые два гистерокораллита ( $\times 3$ ). Центральное девонское поле, р. Дон; франский ярус.

<sup>1</sup> Коллекция хранится в Уральском Территориальном Геологическом Управлении, г. Свердловск (УТГУ).

- Фиг. 2. *Syringopora multifaria* Klaamann. Экз. № 224/490, ПИН. Основание колонии, отчетливо наблюдаются первые гистерокораллиты и первые соединительные трубки ( $\times 3$ ). Подолия, левый берег р. Збруч у с. Окопы; лудловский ярус, малиновецкий горизонт.
- Фиг. 3. *Syringopora* sp. Экз. № 2701/99, ПИН. Основание колонии, первые два гистерокораллита и первая соединительная трубка ( $\times 3$ ). Центральное девонское поле, р. Дон; франский ярус.
- Фиг. 4. *Syringopora* sp. Экз. № 2701/108, ПИН. Основание колонии, аулопородная сетка, нарощая на раковину *Rectoclymenia roemeri* Wedekind ( $\times 1,5$ ). Южный Урал, Актюбинская область, р. Усил-Кара, сухой лог Кара-Джар; фаменский ярус, пролобитовый горизонт (сборы Б.И. Богословского, 1957 г.).
- Фиг. 5. *Multithecopora repens* (Stuckenberg). Лектотип № 69/305 ЦГМ. Основание колонии, аулопородная сетка ( $\times 1$ ). Северный Урал, р. Колва, Дивий камень, выше д. Ветлан; верхний карбон.
- Фиг. 6. *Neomultithecopora robusta* Tchudinova, sp. nov. Голотип № 2333/868, ПИН. Вид сбоку колонии, боковое трехфазное почкование ( $\times 1$ ). Мыс Чайка; верхний карбон

#### Таблица VI

- Фиг. 1. *Neomultithecopora robusta* Tchudinova, sp. nov. Голотип № 2333/868, ПИН: 1а-в - поперечные разрезы ( $\times 10$ ); 1г - продольный разрез ( $\times 10$ ). Мыс Чайка; верхний карбон.
- Фиг. 2. *Kueichowpora elegans* Tchudinova, sp. nov. Голотип № 2333/466, ПИН: 2а - поперечный разрез ( $\times 15$ ); 2б - продольный разрез кораллита, четко видна осевая трубка ( $\times 15$ ); 2в - продольный разрез кораллита, четко видна осевая трубка с диафрагмами ( $\times 15$ ). Западный склон Северного Урала, р. Большой Сопляск; визейский ярус.

#### Таблица VII

- Фиг. 1. *Enigmalites mirandus* Tchudinova, sp. nov. Голотип № 2333/705, ПИН: 1а - поперечный разрез, печочное расположение кораллитов в колонии ( $\times 10$ ); 1б - продольный разрез, наблюдается боковое трехфазное почкование ( $\times 10$ ). Северный Урал, р. Кожим; турнейский ярус, кизеловский горизонт.
- Фиг. 2. *Syringopora conferta* (Keyserling). Экз. № 60/305, ЦГМ. Продольный разрез, наблюдается почкование от соединительных трубок ( $\times 10$ ). Северный Урал, р. Вишера; турнейский ярус.
- Фиг. 3. *Kueichowpora elegans* Tchudinova, sp. nov. Экз. № 2333/460, ПИН: 3а - поперечный разрез одного кораллита ( $\times 15$ ); 3б - продольный разрез, основание колонии, сохранился протокораллит ( $\times 15$ ). Северный Урал, р. Большой Сопляск; визейский ярус

#### Таблица VIII

- Фиг. 1-4. *Dneŕtrites transitus* Rondarenko. Поперечные сечения эфебастической стадии ( $\times 6$ ). 1 - паратип № 11/11635, ЦГМ: 1а - светлая зона III пояса центральной части колонии (шлиф № 11в/11635); 1б - поперечное сечение светлой зоны IX пояса центральной части колонии (шлиф 11г/11635); 1в - поперечное сечение конца светлой зоны IX пояса боковой части колонии (шлиф № 11д/11635); 1г - поперечное сечение темной зоны IX пояса центральной части колонии (шлиф № 11г/11635). Левый берег р. Днестр, овраг в склоне над карьером между селами Дзвинигород и Днестровое; кровля рашковских слоев, нижняя часть пачки 183, пржидол. 2 - голотип, № 15/11635, ЦГМ: 2а,б - светлые зоны III пояса (2а - шлиф № 15в/11635) и V пояса (2б - шлиф № 15б/11635) центральной части колонии. То же обнажение, что и в случае предыдущей колонии; кровля рашковских слоев, верхняя часть пачки 184, пржидол. 3 - паратип, № 19/11635, ЦГМ: светлая зона (слева) и темная зона (справа) VIII пояса боковой части колонии (шлиф № 19б/11635). Правый берег р. Днестр, напротив нижнего оврага с. Днестровое и выше по течению; нижняя часть дзвинигородских слоев, пачка 188, пржидол. 4 - паратип, № 25/11635, ЦГМ: 4а - светлая зона (внизу) и темная зона (вверху) VII пояса центральной части колонии (шлиф № 25г/11635); 4б - светлая зона XI пояса центральной части колонии (шлиф № 25/11635). Правый берег р. Днестр напротив верхнего оврага с. Днестровое; нижняя часть дзвинигородских слоев, пачка 190, пржидол

Таблица IX

Фиг. 1-4. *Dnestrites transitus* Bondarenko; продольные сечения различных стадий ( $\times 6$ ). 1а, б - та же колония, что и на табл. XX, фиг. 1: II-XII- номера поясов эфебастической стадии центральной части колонии (1а - шлиф № 11а/11635; 2б - шлиф № 11б/11635). 2 - та же колония, что на табл. XX, фиг. 2: центральная часть колонии: п - протокораллит; I пояс - филастическая (протокораллит) + неанастическая стадии; II-III- второй и третий пояса, соответствующие эфебастической стадии (шлиф № 15в/11635). 3 - та же колония, что на табл. XX, фиг. 3: VII-X- номера поясов эфебастической стадии боковой части колонии (шлиф 19а/11635). 4 - та же колония, что на табл. XX, фиг. 4: VI-XI - номера поясов эфебастической стадии боковой части колонии (шлиф № 25/11635). Местонахождения и возраст см. табл. XX

Таблица X

Фиг. 1. *Heliolites* sp., шлиф № 482, продольное сечение, капсулы в полости полипняка, заполненной породой ( $\times 17$ ). Волынская область, скв. Локачи-6, глубина 1778 м; рашковская (?) свита.

Фиг. 2. *Propora* sp., шлиф № 1091, продольное сечение, капсулы в нашке и пузырчатой цененхиме ( $\times 17$ ). Тернопольская область, скв. Подгайцы-2, интервал 1098-1102; звенигородская свита.

Фиг. 3. *Heliolites* cf. *interstinctus* (Lamarck), шлиф № 21а-3-3, поперечное сечение, капсулы в породе на поверхности полипняка ( $\times 17$ ). Р. Днестр, левый берег выше устья р. Баговички; низы марьяновской свиты.

Фиг. 4, 6. *Propora* sp. 4 - шлиф № 1307, поперечное сечение, чашка с породой и капсулами ( $\times 17$ ); Тернопольская область, скв. Завадовка-3, интервал 1290-1292 м; рашковская (?) свита). 6 - шлиф № 1305, продольное сечение, в полости кораллита породе с капсулами ( $\times 17$ ). Местонахождение и возраст те же.

Фиг. 5. *Heliolites* sp., шлиф № 62-2-1, капсулы в породе на поверхности полипняка. Р. Студеница, левый берег выше с. Патринцы; марьяновская свита.

Фиг. 7. *Heliolites* sp., шлиф № 1717, продольное сечение, капсулы в полости полипняка, заполненной мергелем ( $\times 17$ ). Волынская область, скв. Локачи-6, глубина 1711,3 м; рашковская (?) свита.

Фиг. 8. *Propora* (?) sp., шлиф № 1089, косое сечение, гроздевидный зоарий мшанки, напоминающий скопление капсул, нарастает на полипняк ( $\times 17$ ). Тернопольская область, скв. Подгайцы-2, интервал 1098-1102 м; звенигородская свита.

Фиг. 9. *Propora* (?) sp., шлиф № 605, сечение вдоль базальной поверхности полипняка, капсулы в породе у основания полипняка ( $\times 17$ ). Волынская область, скв. Локачи-6, глубина 1711,3 м, рашковская (?) свита.

Фиг. 10. Заспиртованные планулы современного коралла *Pocillopora bulbosa* ( $\times 12$ ) (Stephenson, tabl. V, fig. 12)

Таблица XI

Фиг. 1. *Losevipora cordata* Osparova, gen. et sp. nov. Голотип № 1271/469-6, ГМ Тадж. ССР. Поперечное сечение. Вокруг кораллитов ореол из 12 цененхимальных трубок сердцевидно-неправильной формы, вытянутых по радиусу ( $\times 15$ ). Средняя Азия, Зеравшанский хребет, водораздел между саями Сары-Девол и Чульбои, в 3,5 км к югу от оз. Искандер-Куль; нижний силур, нижний венлок

Таблица XII

Фиг. 1. *Losevipora cordata* Osparova gen. et sp. nov. Голотип № 1271/469-6, ГМ Тадж. ССР. Продольное сечение. Цененхима прекрасно развита. Развитие пузырчатых и воронкообразных диафрагм привело к образованию осевых столбиков в отдельных цененхимальных трубках ( $\times 15$ ). Местонахождение и возраст те же

Таблица XIII

Фиг. 1. *Okopites zhiikovichi* Voulykh sp. nov. Голотип № 3734/80, ПИН: 1а - продольное сечение эфебастической стадии; 1б - то же ( $\times 10$ ); 1в - то же, хорошо видны пузырчатые диафрагмы ( $\times 10$ ); 1г - то же, поперечное сечение светлой зоны ( $\times 10$ ); 1д - то же, поперечное сечение темной зоны. Восточный склон Урала, южная окраина г. Североуральска, канал; пржидол, верхи колонгинской свиты

Таблица XIV

- Фиг. 1. *Okopites zhivkovichi* Voulykh sp. nov. Экз. № 3734/82, ПИН (нат. вел.). Восточный склон Урала, южная окраина г. Североуральска, канал; прижидол, верхи колонгинской свиты.
- Фиг. 2. *Okopites zhivkovichi* Voulykh sp. nov. Голотип № 3734/80, ПИН (нат. вел.). Местонахождение и возраст те же.
- Фиг. 3. *Okopites zhivkovichi* Voulykh sp. nov. Экз. № 3734/105, ПИН, продольное сечение колонии ( $\times 2$ ). Местонахождение и возраст те же.
- Фиг. 4. *Okopites zhivkovichi* Voulykh sp. nov. Экз. ПИН № 3734/29 ( $\times 2$ ): 4а - продольное сечение колонии; 4б - поперечное сечение. Местонахождение и возраст те же.
- Фиг. 5. *Okopites zhivkovichi* Voulykh sp. nov. Экз. ПИН № 3734/106, продольное сечение колонии ( $\times 2$ ). Местонахождение и возраст те же.
- Фиг. 6. *Okopites zhivkovichi* Voulykh sp. nov. Экз. ПИН № 3734/34, продольное сечение колонии ( $\times 2$ ). Местонахождение и возраст те же

Таблица XV

- Фиг. 1. *Densiphyllum kazakhstanicum* Sultanbekova, sp. nov. Голотип ГМ № 12/2256. 1а,б - поперечные сечения средней и взрослой стадии роста ( $\times 4$ ); 1в - поперечное сечение ранней стадии роста ( $\times 4$ ); 1г - продольное сечение ( $\times 4$ ); 1д - часть поперечного сечения взрослой стадии роста, септы монопластинчатые ( $\times 15$ ). Восточный Казахстан, хр. Чингиз, могила Елгунова; нижний силур, альпеисская свита.
- Фиг. 2. *Densiphyllum kazakhstanicum* Sultanbekova, sp. nov. Экз. ГМ № 20/2256. Поперечное сечение взрослой стадии роста ( $\times 4$ ). Восточный Казахстан, хр. Чингиз, могила Елгунова; нижний силур, альпеисская свита.
- Фиг. 3. *Crassilasma electum* (Nikolaeva). Экз. ГМ № 33/2256, часть поперечного сечения взрослой стадии роста. Структура септ фиброламеллярная ( $\times 15$ ). Восточный Казахстан, хр. Чингиз, р. Жартас; нижний силур, альпеисская свита

Таблица XVI

- Фиг. 1-10. Серия последовательных поперечных сечений *Neomicroplasma* sp. 1 - зрелая стадия материнской особи; 2 - сечение, проведенное через чашку материнской особи; 3-5 - последовательные сечения дочерней особи, фиг. 3 ( $\times 5$ ), фиг. 4, 5 ( $\times 1$ ); фиг. 8-10 - слияние скелетных образований материнской и дочерней особи ( $\times 1$ ). Омолонский массив, бассейн р. Моланджи, руч. Перевальный; нижний карбон, турнейский ярус

Таблица XVII

- Фиг. 1, 2. *Paracania columbinum* (Fomitchev). Экз. № 2873/584, ПИН, поперечное сечение септ ( $\times 50$ ). Южное Приморье, р. Пейшула, Чертов Ключ; верхняя пермь, чандалазский горизонт, зона *Parafusulina stricta* и *Skinerella*. 2 - экз. № 17/36-5, продольное сечение септ, шл. 4 ( $\times 50$ ). Афганистан, Гардз; нижняя часть верхней перми.
- Фиг. 3. *Tachyphyllum artyshtense* Dobrolyubova. Экз. № 1560/2655, ПИН. Поперечное сечение септ, шл. 5 ( $\times 50$ ). Кузбасс, р. Артышта (коллекция Т.А. Добролюбовой); турнейский ярус, нижнетерсинский горизонт.
- Фиг. 4. *Pentaphyllum dombaricum* Iljina sp. nov. Экз. № 2899/597, ПИН. Поперечное сечение, шл. 3 ( $\times 20$ ). Южный Урал, Актыбинская обл., д. Домбар (коллекция М.Ф. Богословской), нижний намюр.
- Фиг. 5. *Pentamplexus minimus* Iljina. Экз. № 1820/1057, ПИН. 5а - поперечное сечение септы, шл. 1 ( $\times 50$ ); 5б - продольное сечение септы, шл. 2 ( $\times 20$ ). Закавказье, Джульфа, левый берег р. Аракс, Дорошам 1; верхняя пермь, слои с *Tomporhysceras-Fernhardites*.
- Фиг. 6, 7. *Rusnocoelia magnum* (Fomitchev). 6 - экз. № 2873/436, ПИН, продольное сечение ( $\times 8$ ). Южное Приморье, в 2,5 км к юго-западу от поселка Пограничный, около карьера; верхняя пермь, чандалазский горизонт, зона *Parafusulina stricta* и *Skinerella*. 7 - экз. № 2873/160, ПИН, поперечное сечение, шл. 6 ( $\times 50$ ). Южное Приморье, бассейн р. Артемовка, правый берег ключа Шумиловского, в 3 км от устья; возраст тот же

Таблица XVIII

- Фиг. 1а-е. *Oligophyllum soshkinae* Iljina sp. nov. Голотип № 2899/35а, ПИН; 1а - внешний вид ( $\times 1$ ); 1б-г - поперечные сечения, б - шл. 7 ( $\times 7$ ), в - шл. 8 ( $\times 6$ ), г - край чашки, шл. 10 ( $\times 10$ ); д - продольное сечение септы, шл. 9 ( $\times 50$ ); е -

отпечаток зубчатых трабекулярных окончаний дистального края септ на внутреннем слепке чашки ( $\times 10$ ). Восточный склон Урала, Свердловский район, с. Покровское, средний девон, эйфельский ярус.

Фиг. 2. *Calophyllum kabakovitchae* Iljina. Экз. № 2873/475, ПИН, поперечное сечение септы и стенки, основание трабекулярной пластинки септы лишь немного углублено в толщу стенки, шл. 1 ( $\times 50$ ). Южное Приморье, озеро Волчанец; верхняя пермь, джультинский ярус, людянзинский горизонт.

Фиг. 3. *Pentaphyllum brevisseptum* (Iljina). Голотип № 1820/525, ПИН, поперечное сечение, шл. 2 ( $\times 50$ ). Джультфа, левый берег р. Аракс, Дорошам 2, верхняя пермь, джультинский ярус, слои с *Vedioceras*.

#### Таблица XIX

Фиг. 1. *Ironella abkhazica* Lebanidse. Экз. № 2/99, ГИН Груз. ССР, поперечное сечение ( $\times 7$ ). В материнских кораллитах имеются дочерние зародышевые особи. Западная Абхазия, северный склон хребта Тепе-Баш, верхний оксфорд.

Фиг. 2. *Ironella abkhazica* Lebanidse. Голотип № 1/99, ГИН Груз. ССР, поперечное сечение ( $\times 7$ ). Разные стадии почкования. Западная Абхазия, северный склон хребта Тепе-Баш; верхний оксфорд.

#### Таблица XX

Фиг. 1. *Pseudoirionella regularis* Siharulidse. Голотип № 70/93, ГИН Груз. ССР; поперечное сечение ( $\times 5$ ). Западная Грузия, сел. Цханари; альб.

Фиг. 2. *Tskhanarella crassisepta* Siharulidse. Голотип № 60/93, ГИН Груз. ССР; поперечное сечение ( $\times 5$ ). Западная Грузия, сел. Цханари; альб.

#### Таблица XXI

Фиг. 1. *Ogilviella parelegans* Siharulidse. Голотип № 69/93, ГИН Груз. ССР; поперечное сечение ( $\times 5$ ). Западная Грузия, сел. Цханари; альб.

Фиг. 2. *Ironella tschhanariensis* Siharulidse. Голотип № 68/93, ГИН Груз. ССР; поперечное сечение ( $\times 5$ ). Западная Грузия, сел. Цханари; альб.

#### Таблица XXII

Фиг. 1. *Asentogyra paracolumnaris* Siharulidse. Голотип № 105/93, ГИН Груз. ССР; поперечное сечение ( $\times 3$ ). Западная Грузия, сел. Цханари; альб.

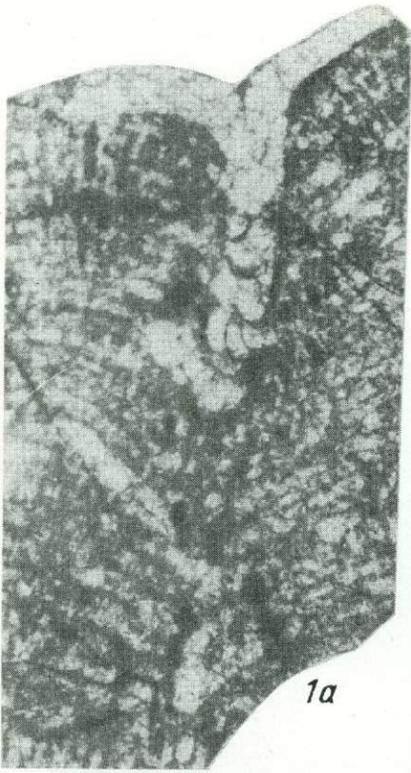
Фиг. 2. *Placogyra brevimaecandra* Siharulidse. Голотип № 57/93, ГИН Груз; поперечное сечение ( $\times 4$ ). Западная Грузия, сел. Цханари; альб.

Фиг. 3. *Psammogyra priva* Siharulidse. Голотип № 56/93, ГИН Груз. ССР; поперечное сечение ( $\times 3$ ). Западная Грузия, сел. Цханари; альб.

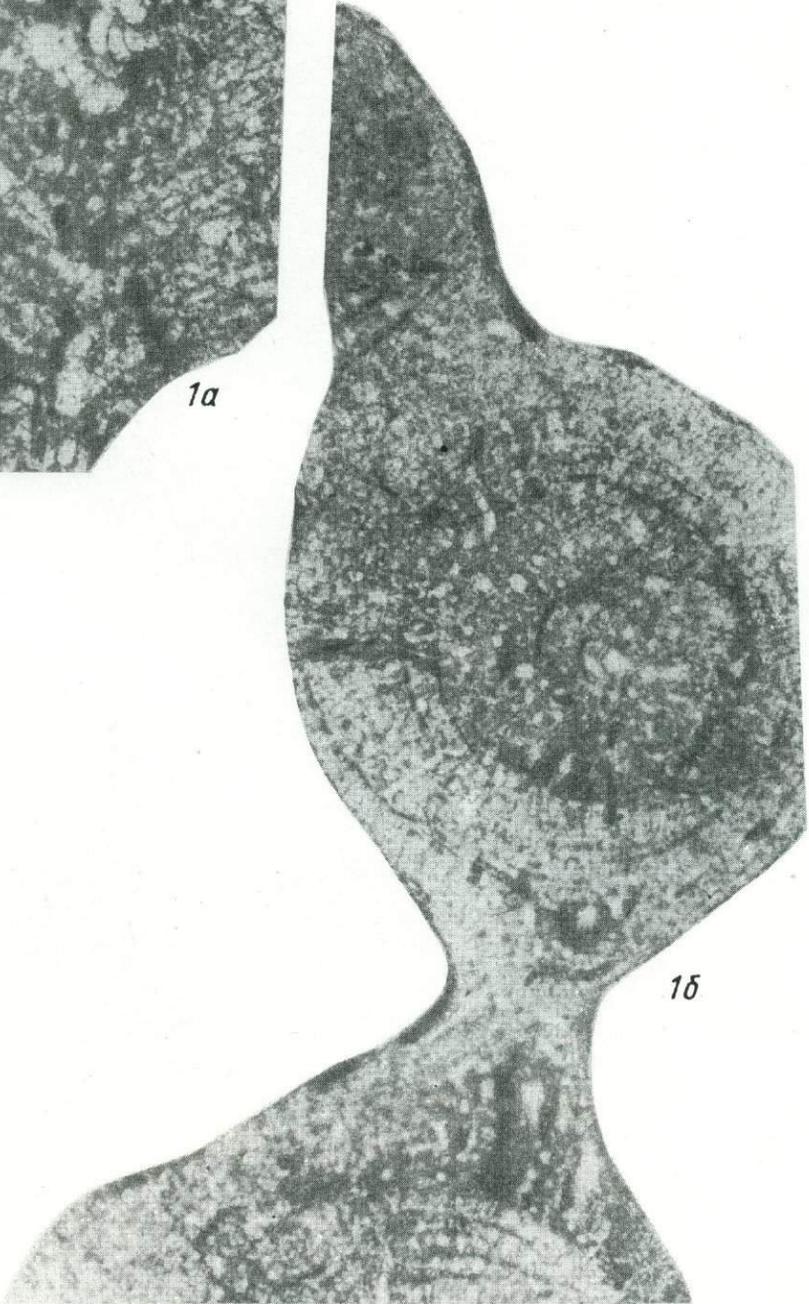
#### Таблица XXIII

Фиг. 1-8. Некоторые представители глубоководных кораллов. 1. *Leptopenus irinae* N. Keller. НИС "Витязь", ст. 6143,  $51^{\circ}10'$  с.ш.,  $163^{\circ}00'$  з.д., трал Сигсби, глубина 4820 м; а - вид снизу; б - вид сверху. 2. *Leptopenus discus* N. Keller. НИС "Витязь", ст. 5603,  $46^{\circ}22'$  с.ш.,  $153^{\circ}03'$  в.д., трал Галатей, глубина 3250 м; а - вид снизу; б - вид сверху. 3. *Fungiacyathus pseudostephana* N. Keller. НИС "Академик Курчатов", ст. 237,  $23^{\circ}19'$  ю.ш.,  $70^{\circ}57'$  з.д., трал Сигсби, глубина 3840 м; а - вид сверху; б - вид снизу. 4. *Fungiacyathus symmetricus durus* N. Keller. НИС "Академик Курчатов", ст. 443,  $42^{\circ}19'$  с.ш.,  $42^{\circ}50'$  з.д., драга, глубина 2160 м; вид сверху. 5. *Fungiacyathus palifera* (Alcock). НИС "Витязь", ст. 2209,  $49^{\circ}46'$  с.ш.,  $157^{\circ}48'$  в.д., трал Сигсби, глубина 3660 м; вид сверху. 6. *Fungiacyathus symmetricus aleuticus* N. Keller. НИС "Витязь", а - ст. 5624,  $45^{\circ}26'$  с.ш.,  $154^{\circ}12'$  в.д., трал Галатей, глубина 5220 м, вид сверху. б - ст. 3166,  $44^{\circ}42'$  с.ш.,  $153^{\circ}49'$  в.д., трал Сигсби, глубина 5060 м; вид сверху. 7. *Fungiacyathus symmetricus fragilis* N. Keller. НИС "Витязь", ст. 5098,  $5^{\circ}01'$  ю.ш.,  $139^{\circ}50'$  з.д., трал Сигсби, глубина 4325 м, серия разновозрастных экземпляров. Вид сверху. 8. *Deltocyathus italicus* Milne-Edwards et Haime. НИС "Академик Ковалевский", ст. 1238, трал Сигсби, глубина 1100 м, Карибское море, к северу от о-ва Куба; а - вид сверху; б - вид снизу; в - вид сбоку.

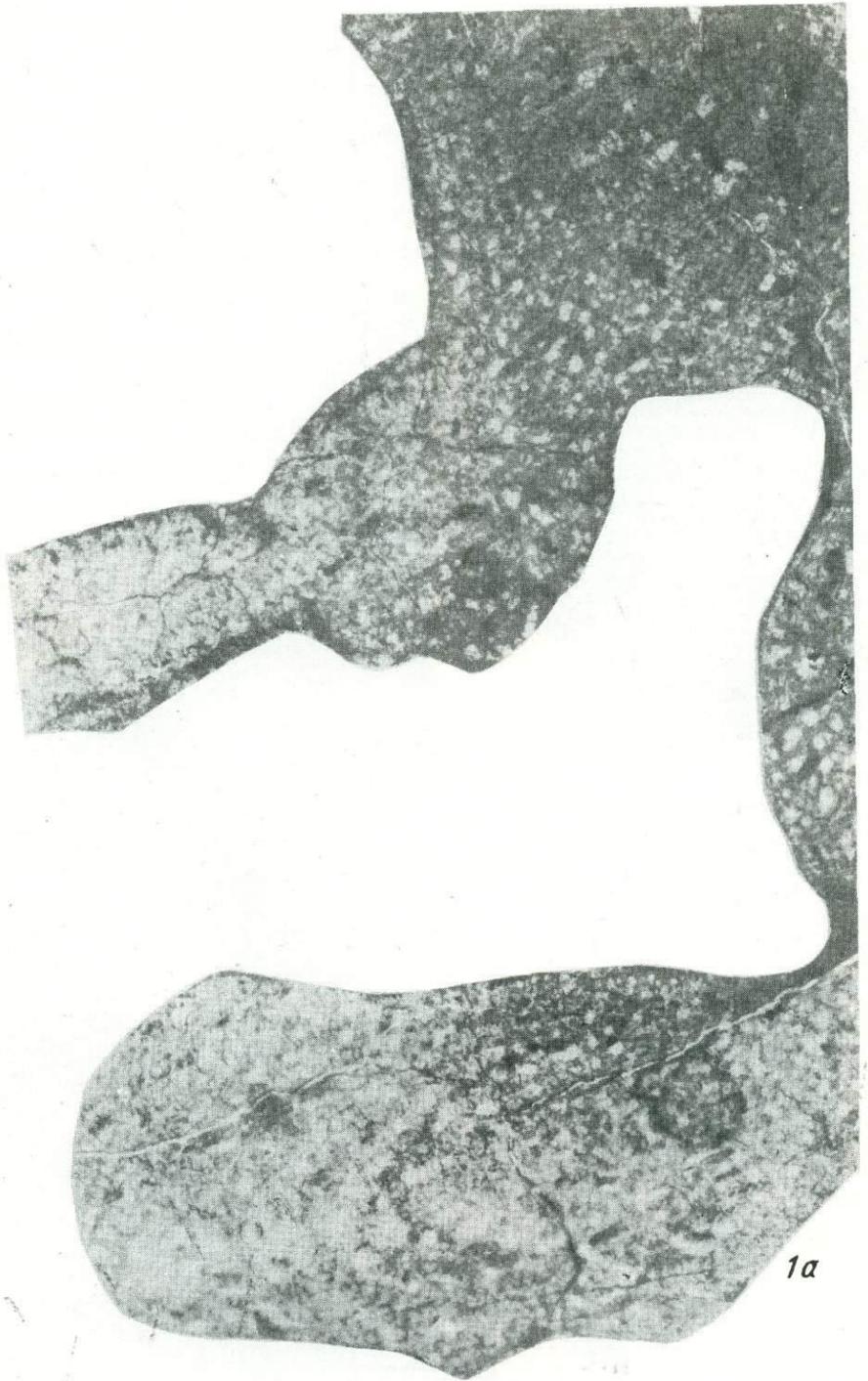




1а



1б



1a

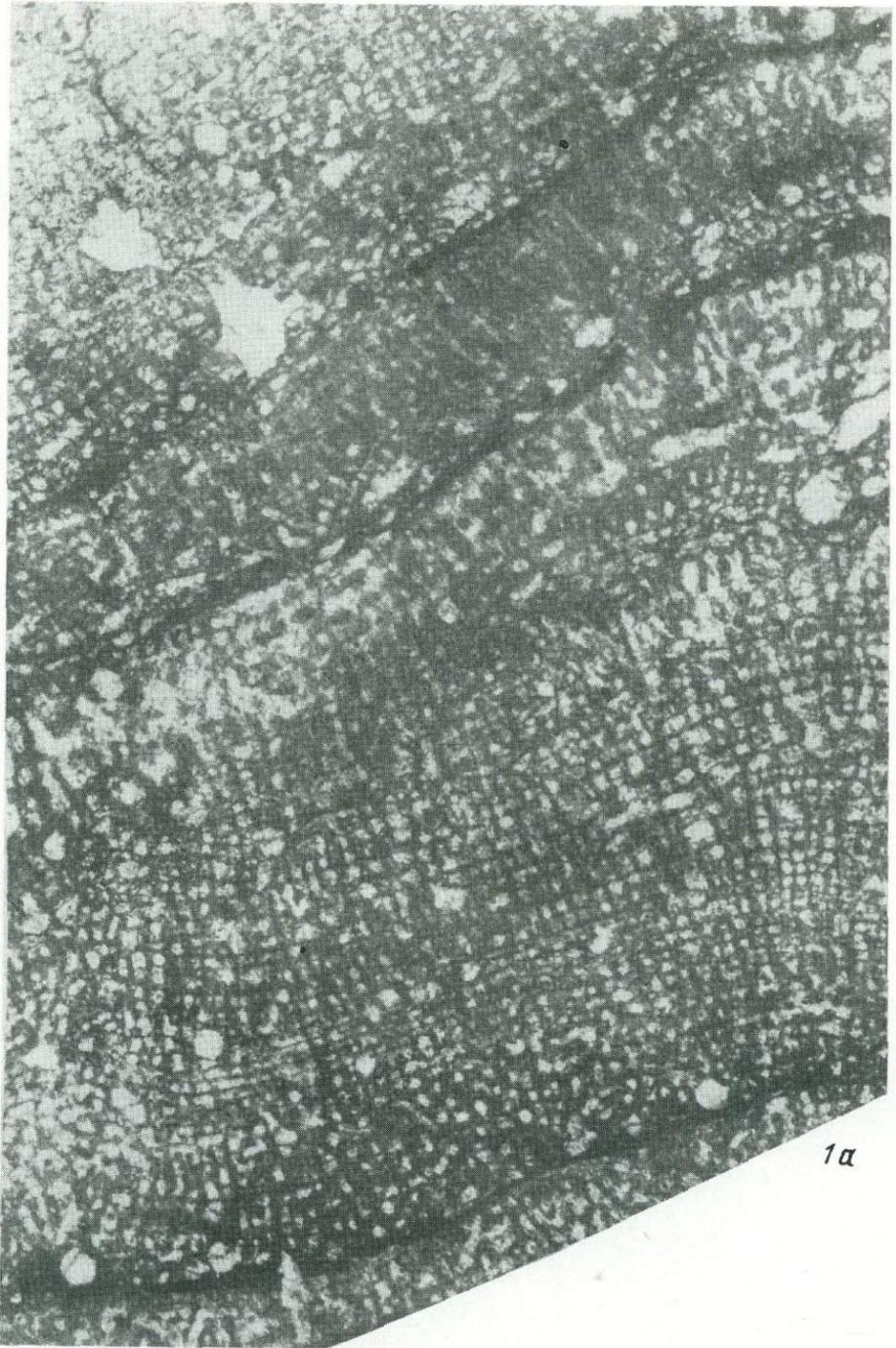


Таблица V

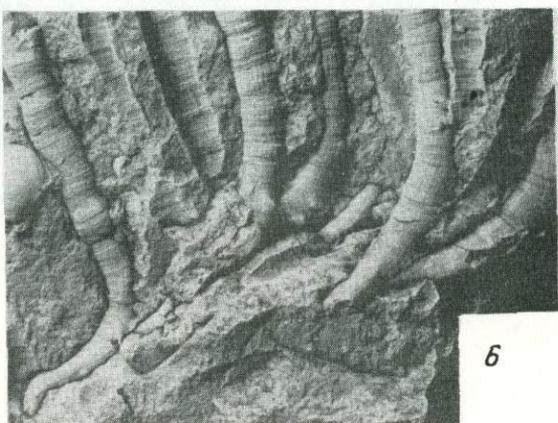
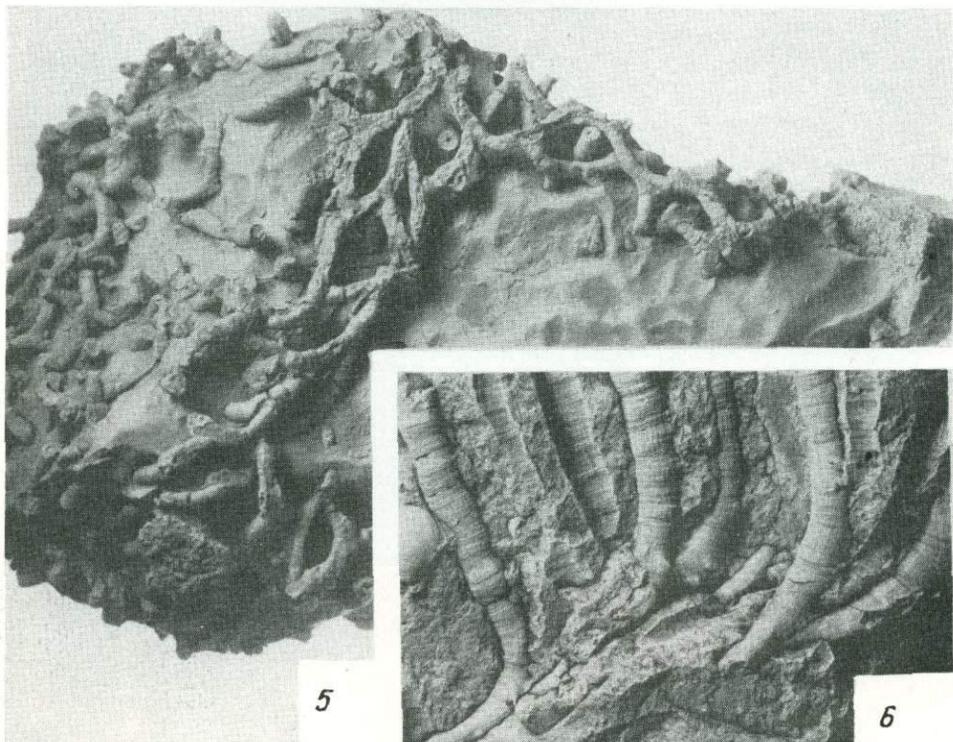
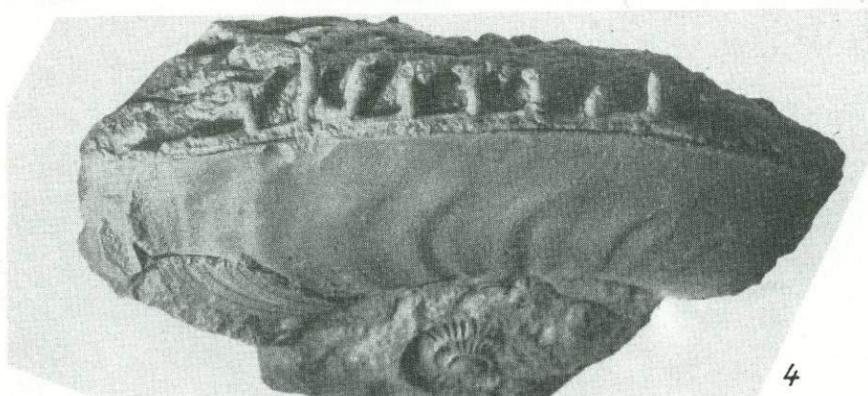
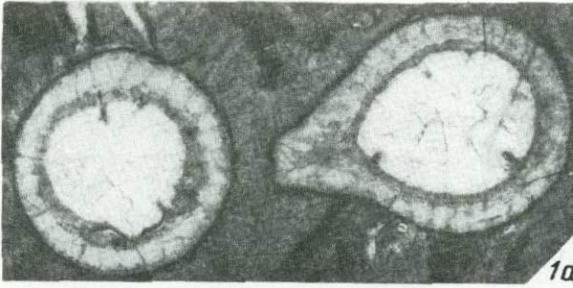


Таблица VI



1а



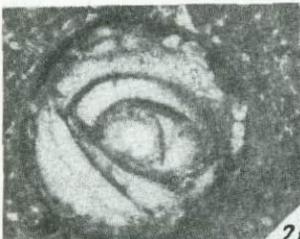
1б



12



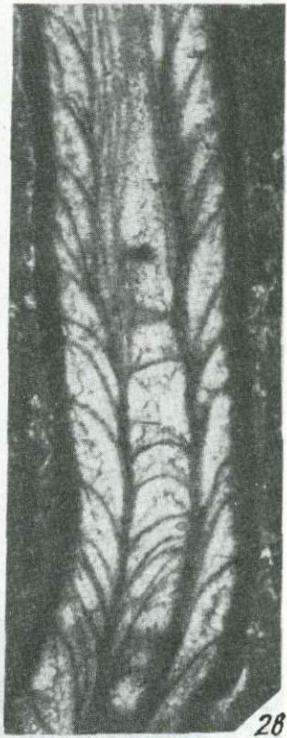
18



2а



2б



28

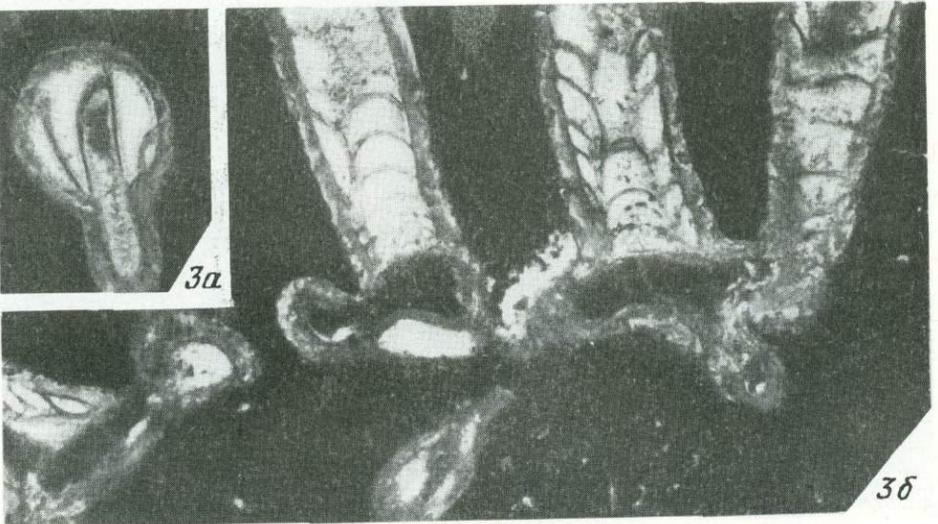


Таблица VIII

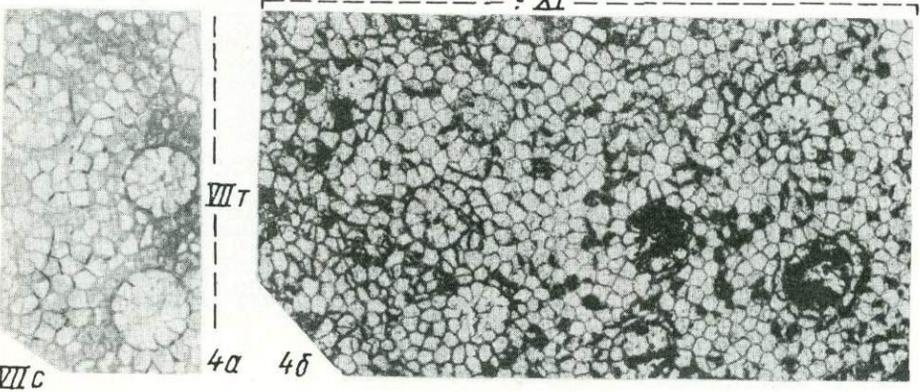
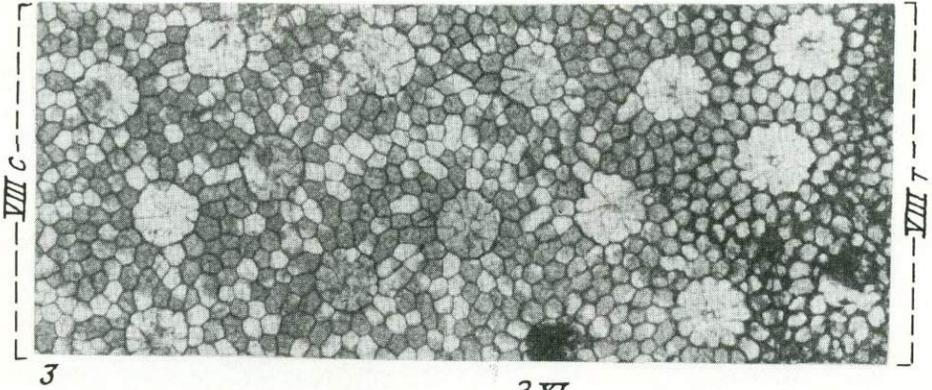
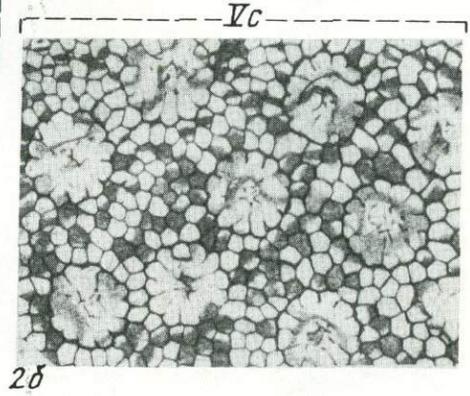
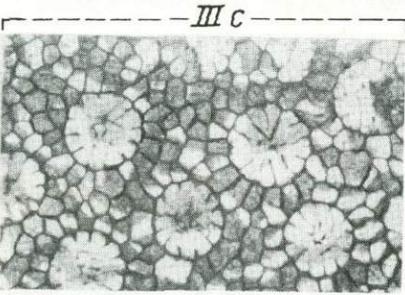
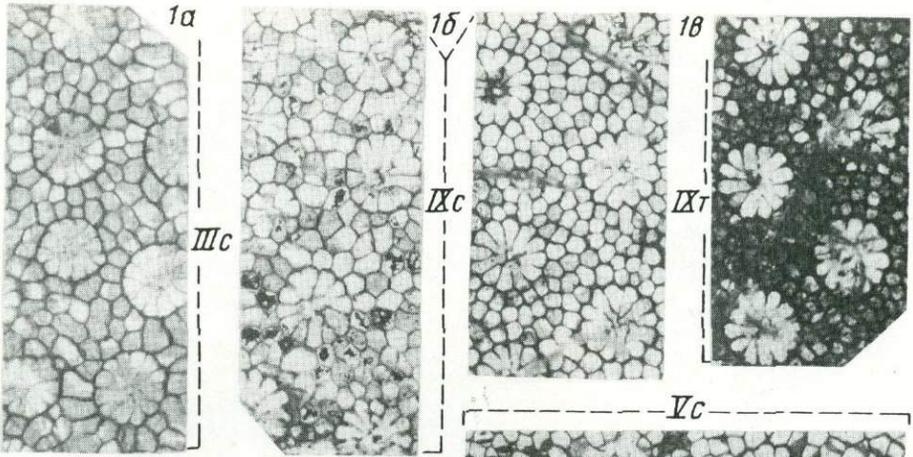


Таблица IX

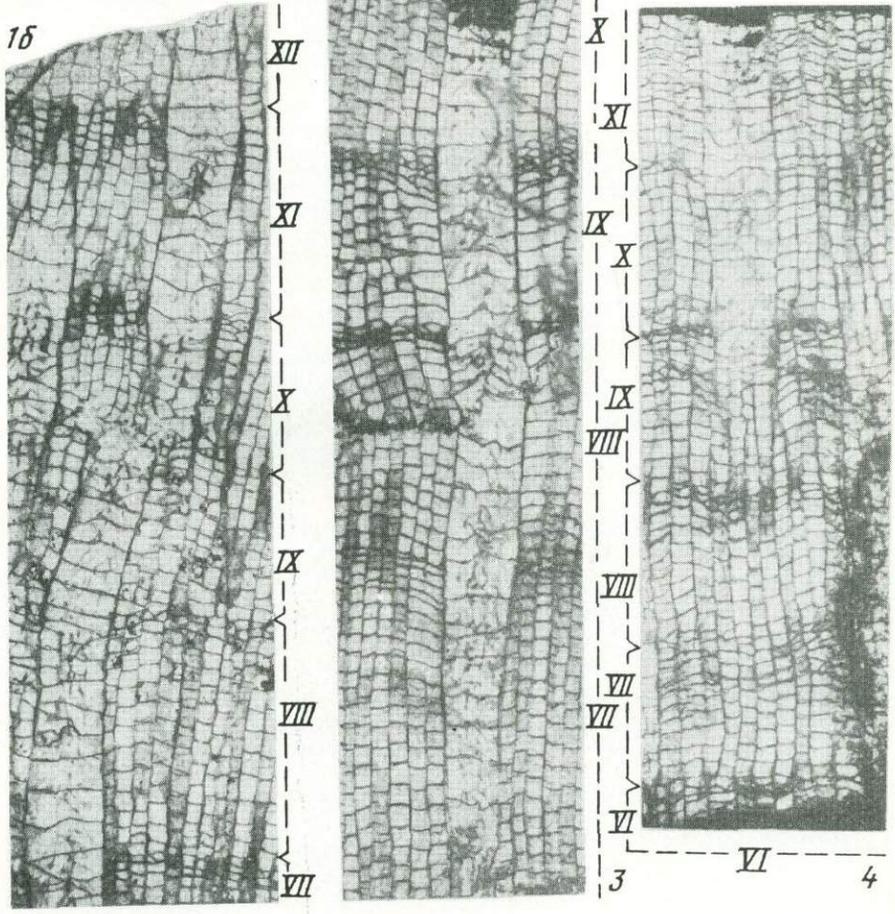
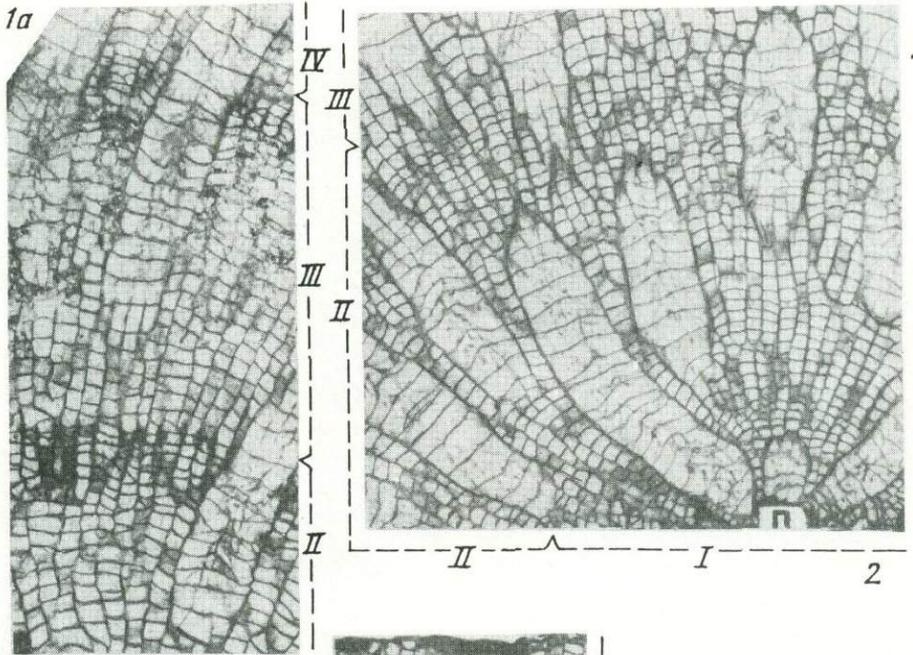
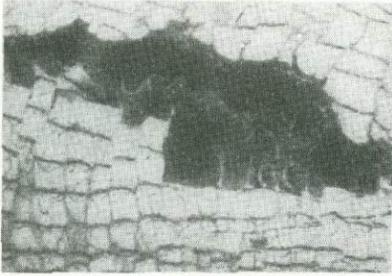
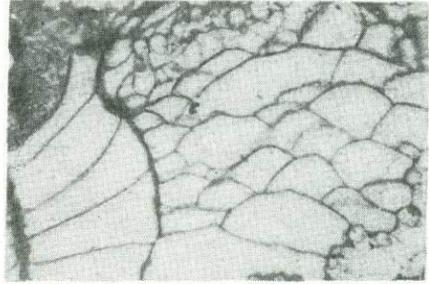


Таблица X



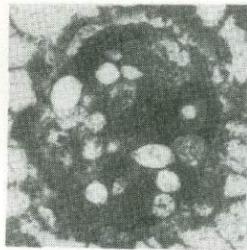
1



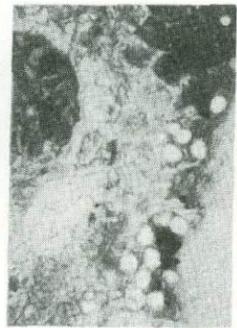
2



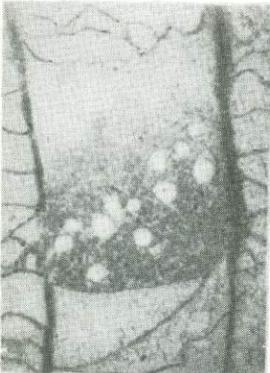
3



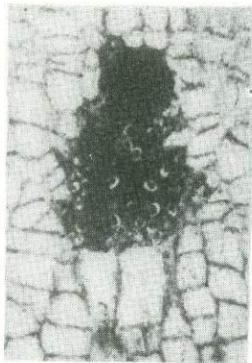
4



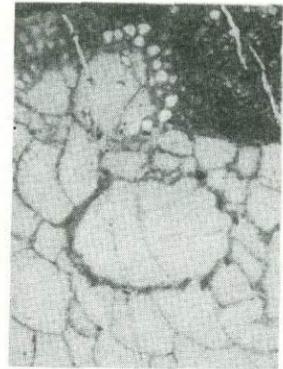
5



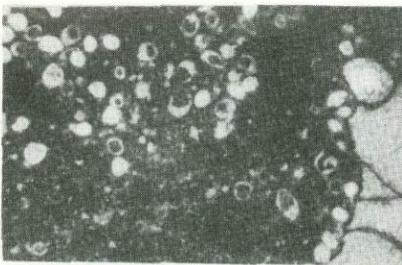
6



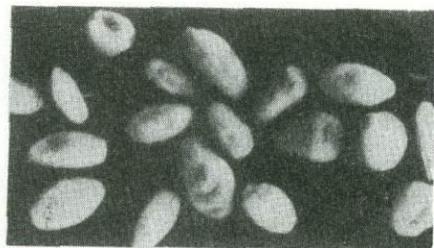
7



8



9



10



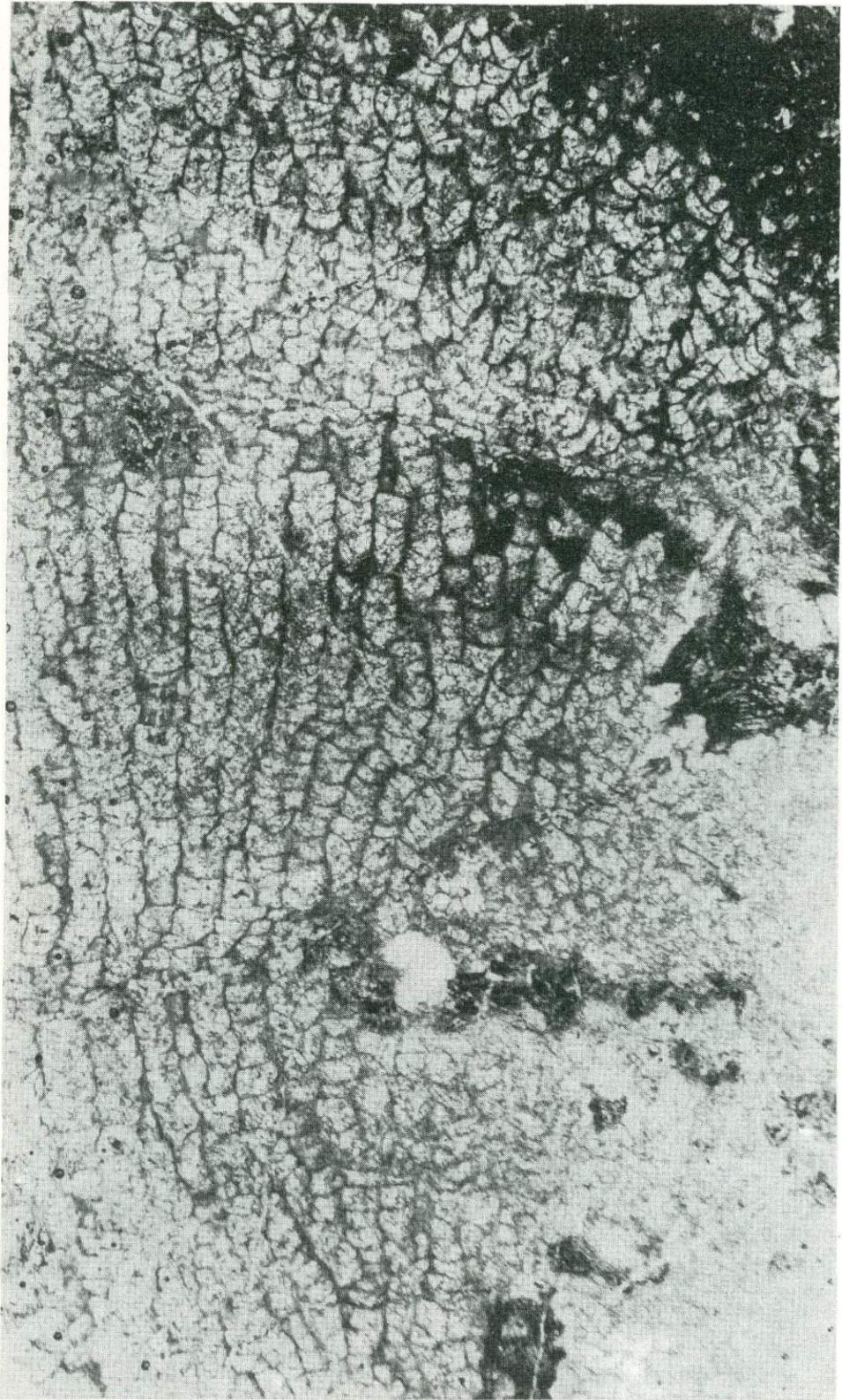
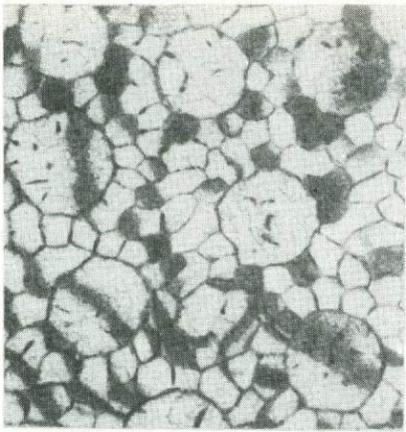
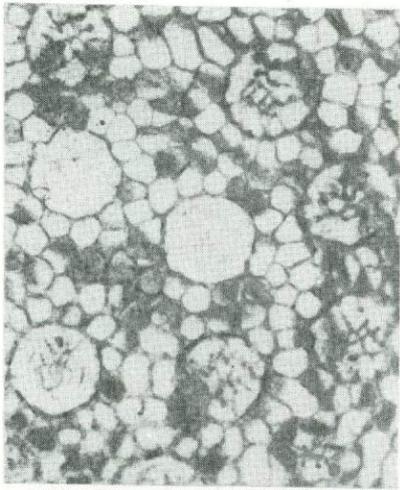


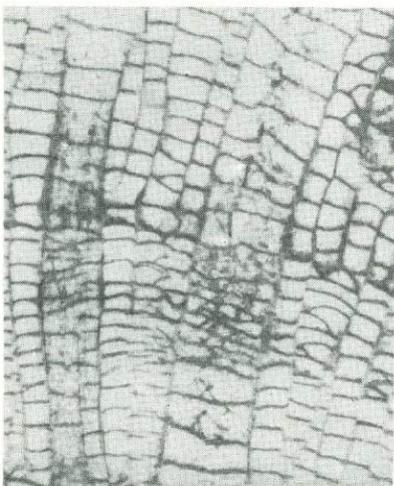
Таблица XIII



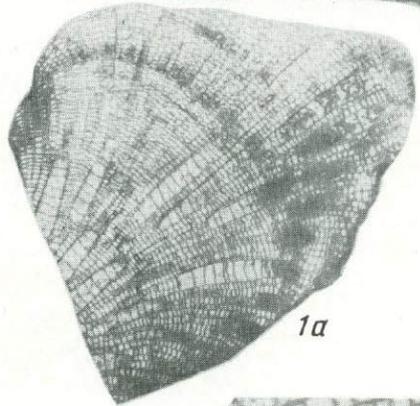
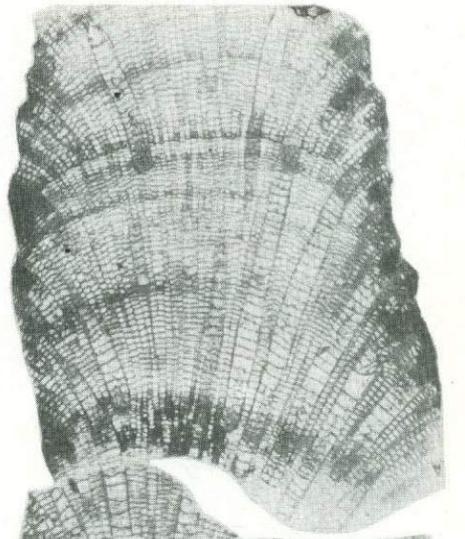
1г



1д



1б



1а



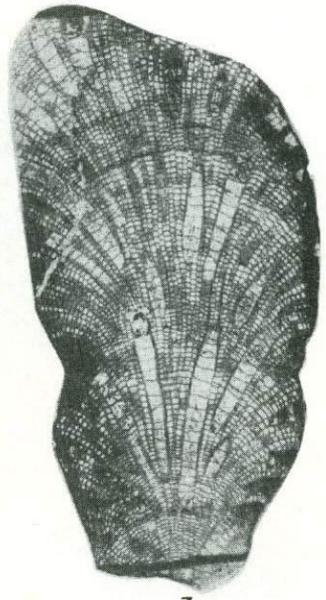
1в



1



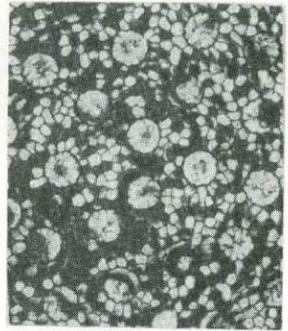
2



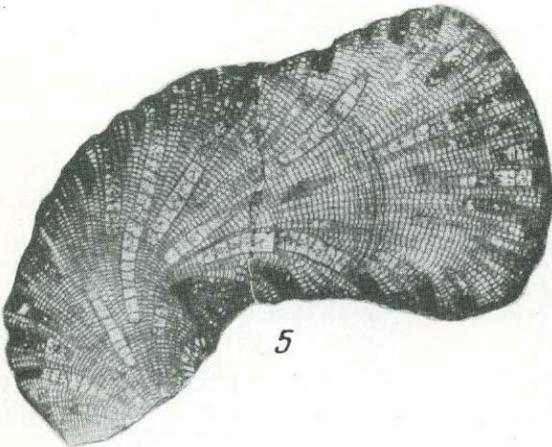
3



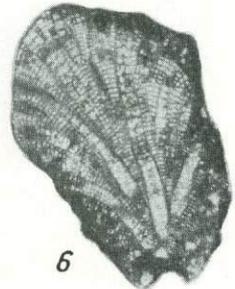
4a



4b

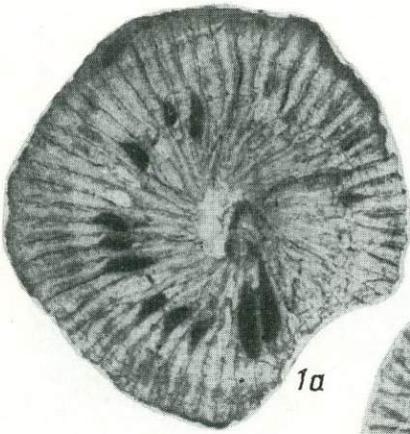


5

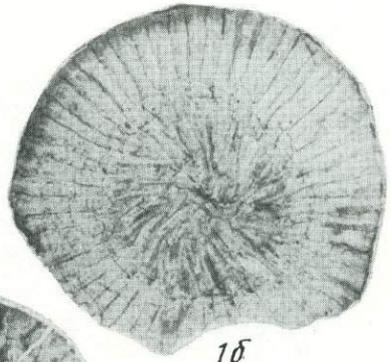


6

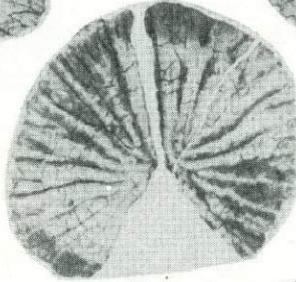
Таблица XV



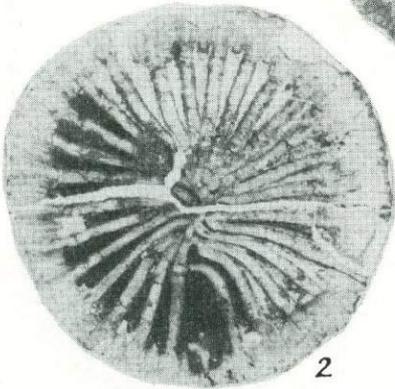
1а



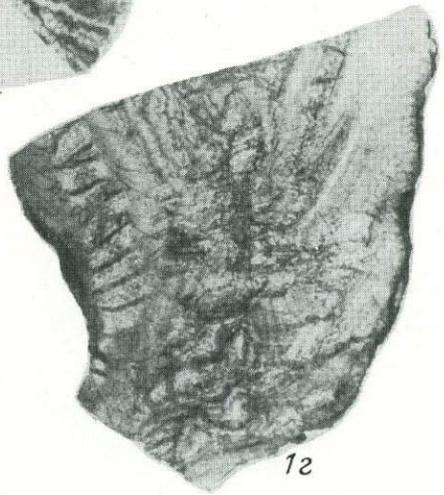
1б



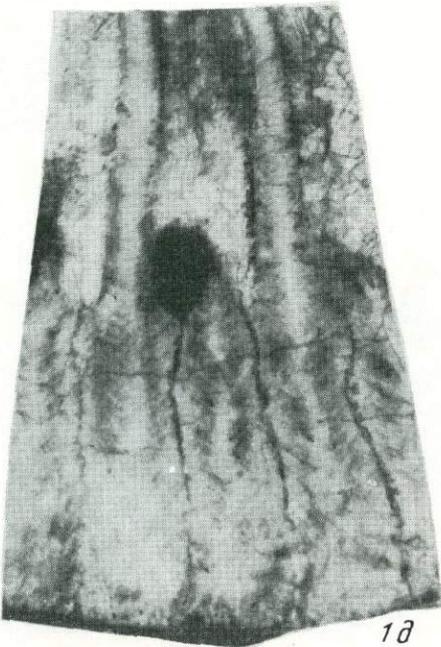
1в



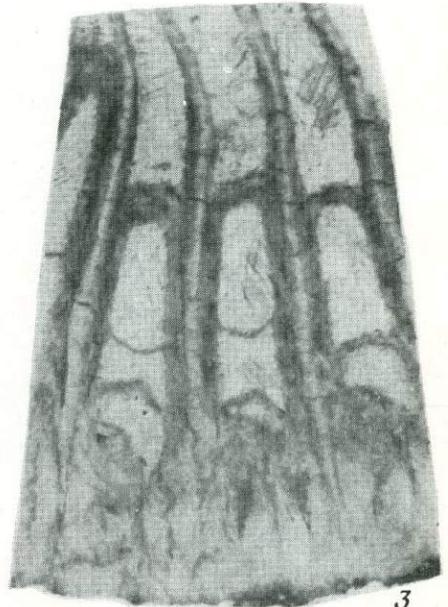
2



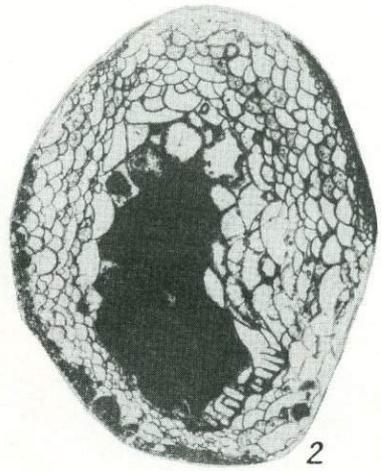
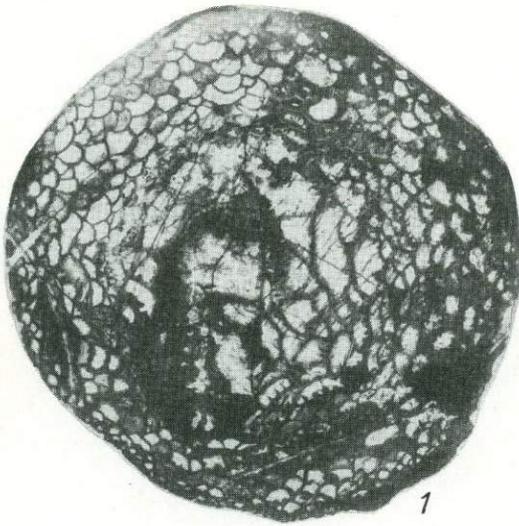
1г



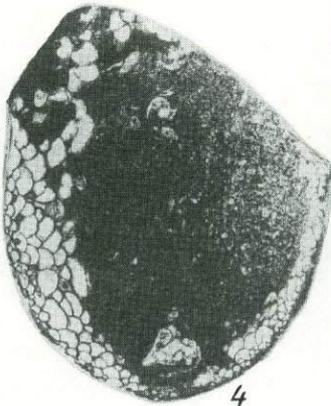
1д



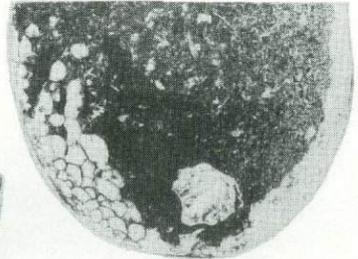
3



3



4



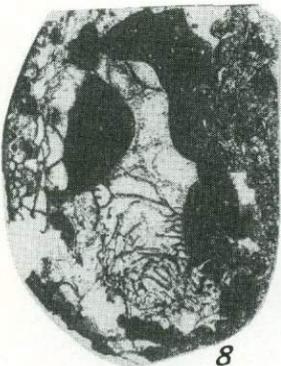
5



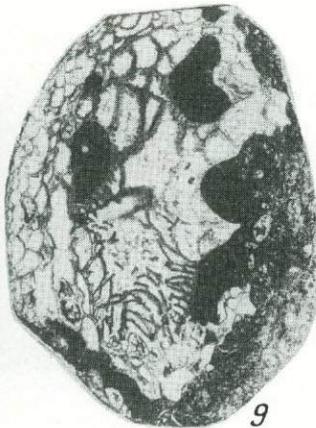
6



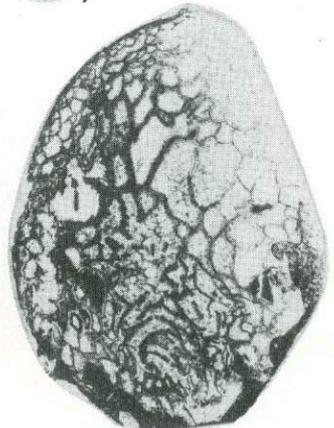
7



8

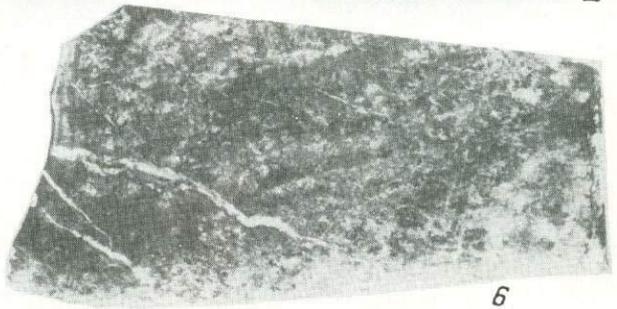
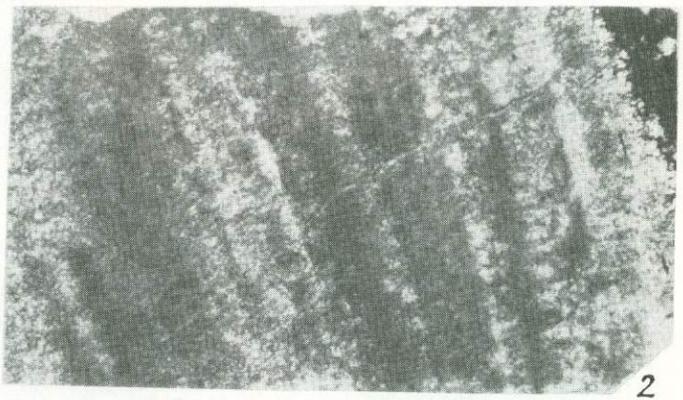
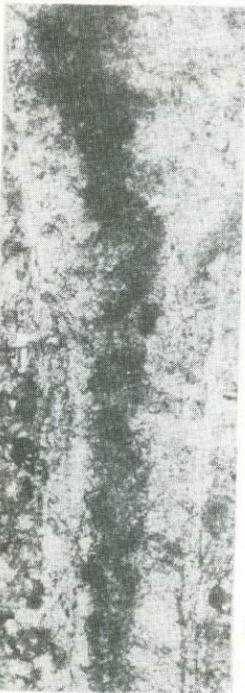
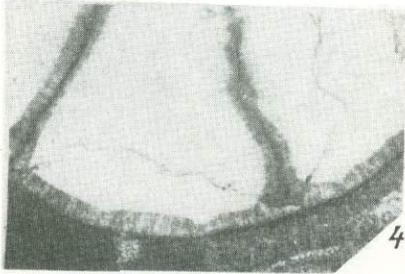
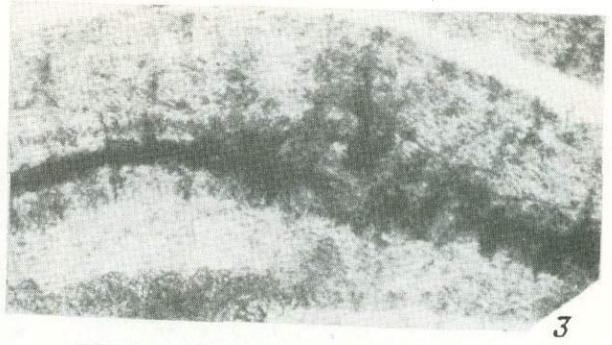
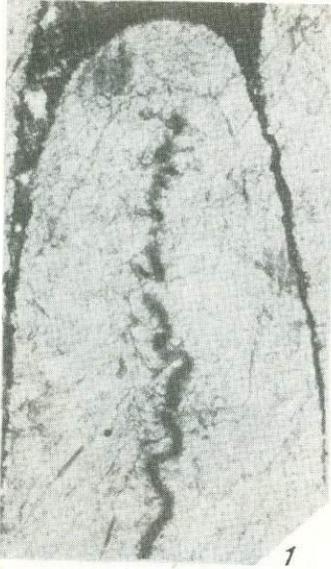


9



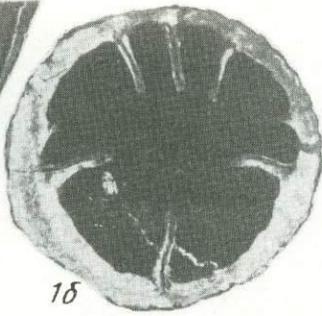
10

Таблица XVII

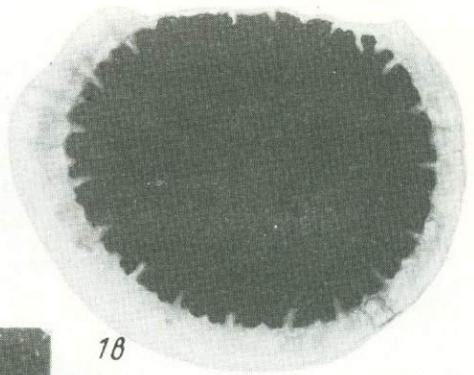




1a



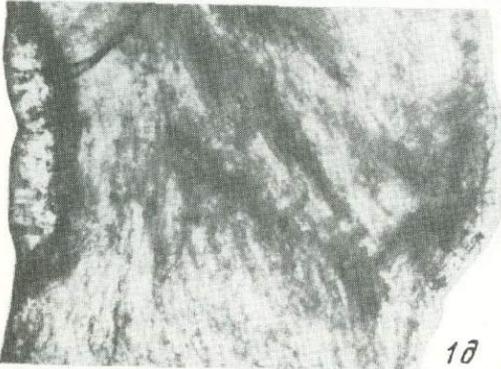
1b



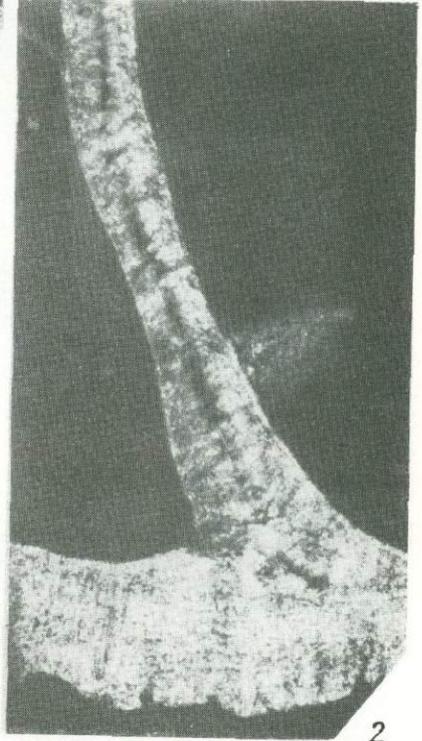
1b



1c



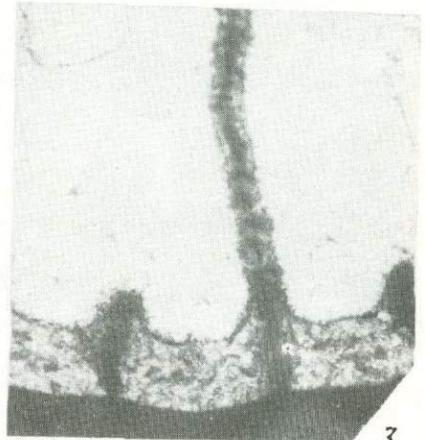
1d



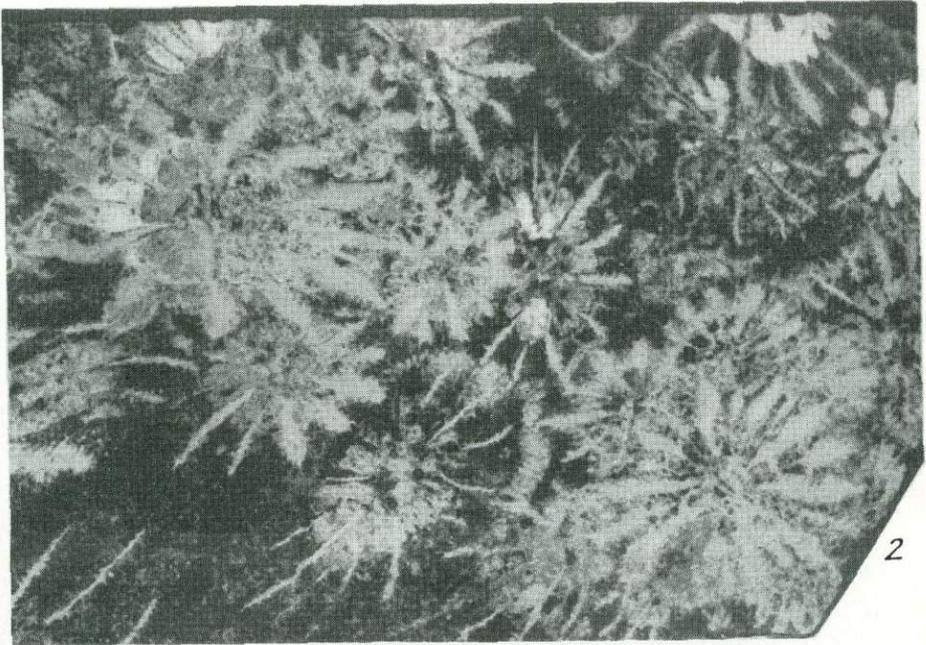
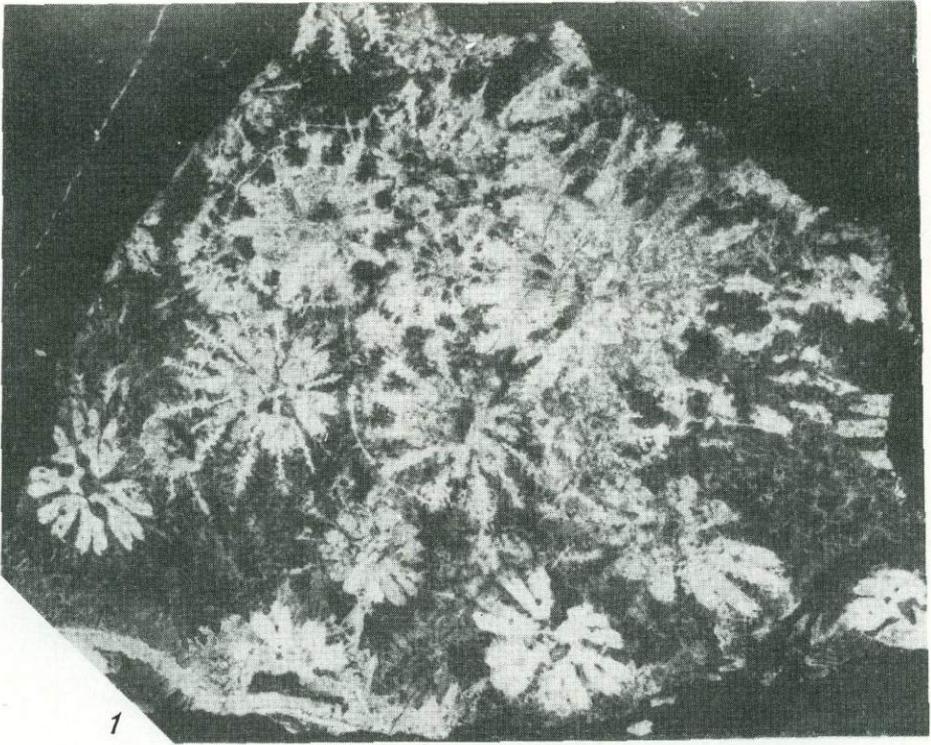
2

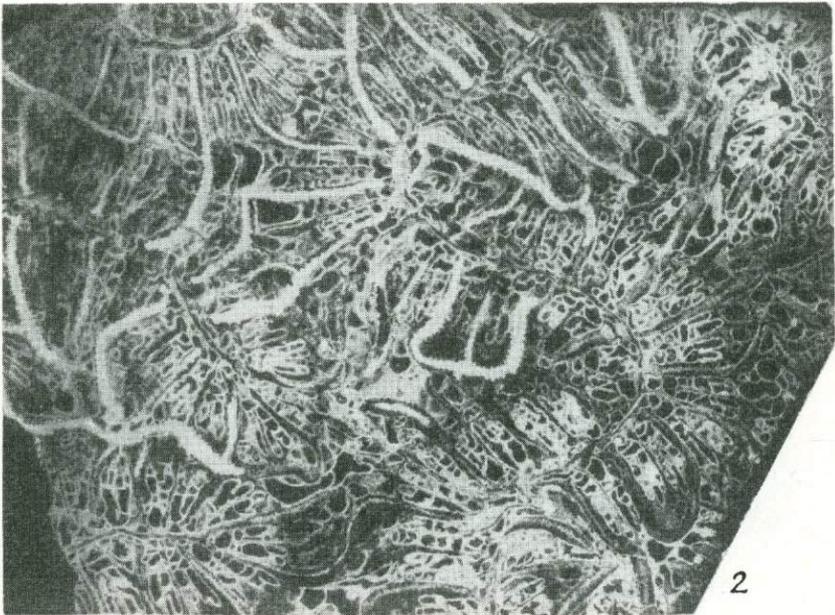
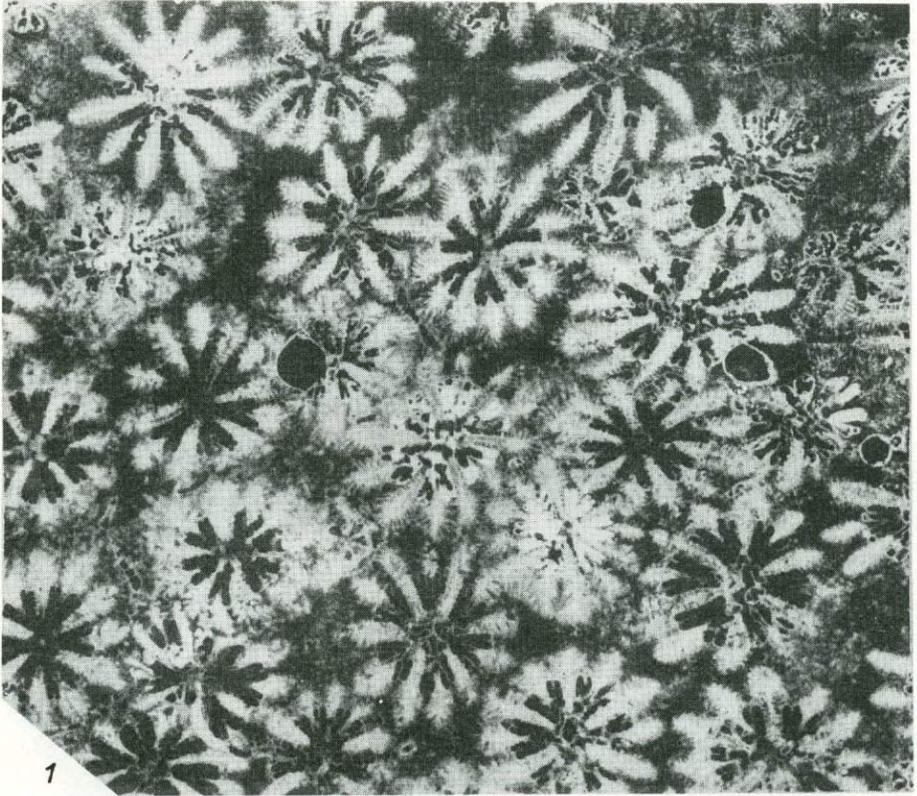


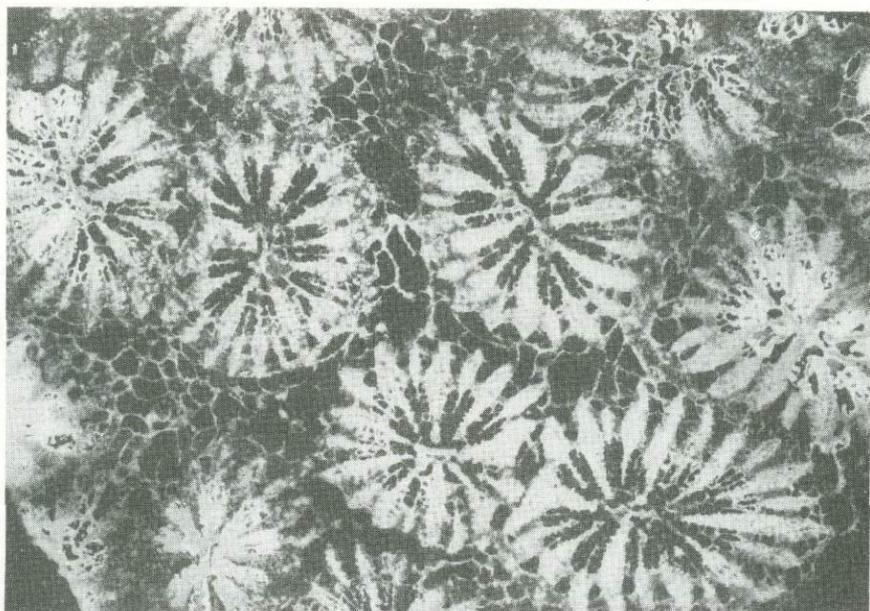
1e



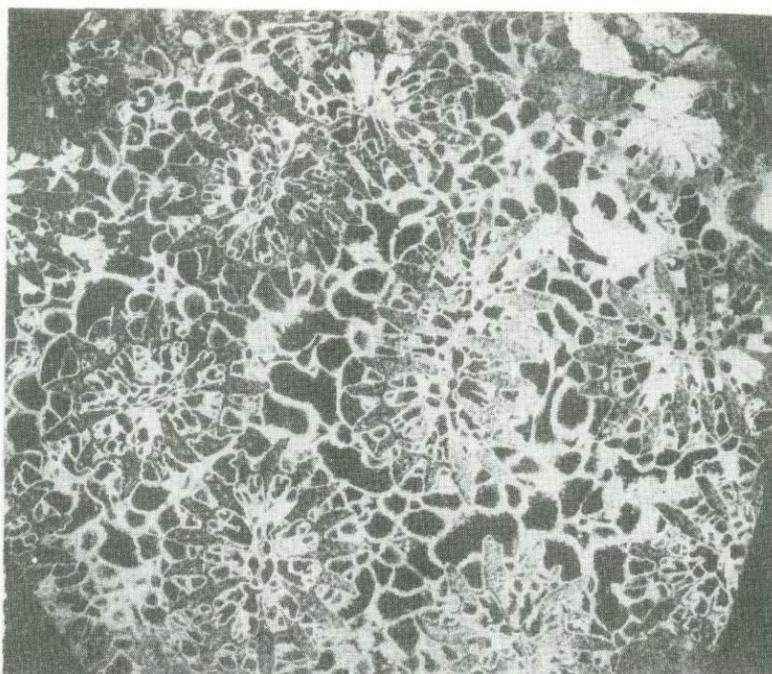
3





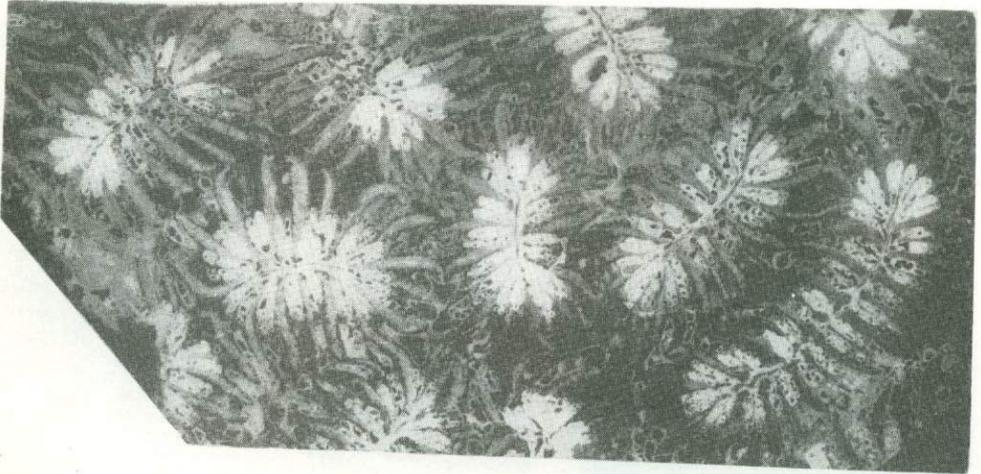
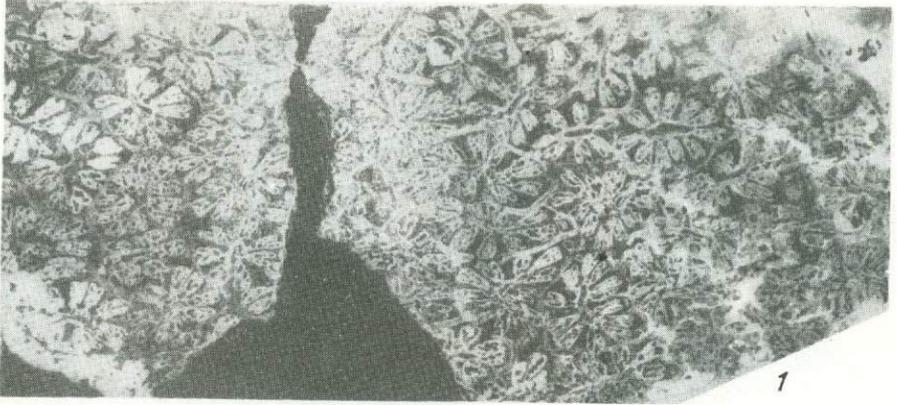


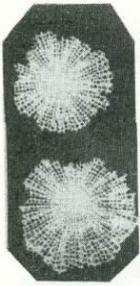
1



2

Таблица XXII

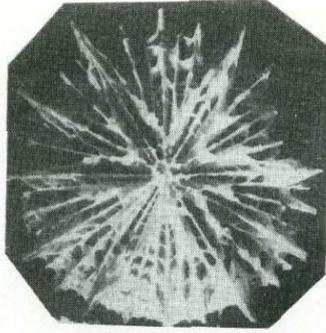




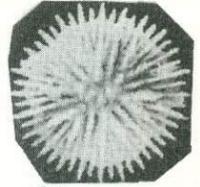
1a



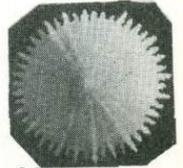
1b



6a



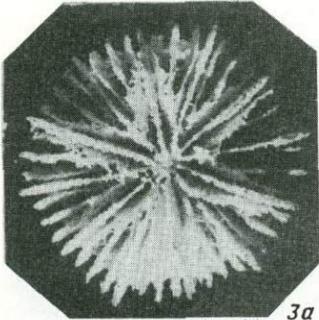
8a



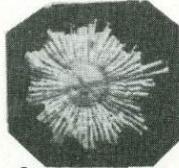
8b



8c



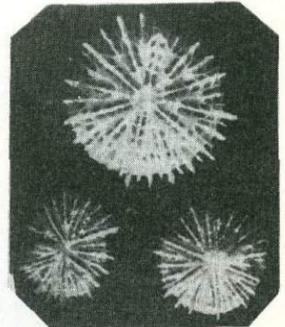
3a



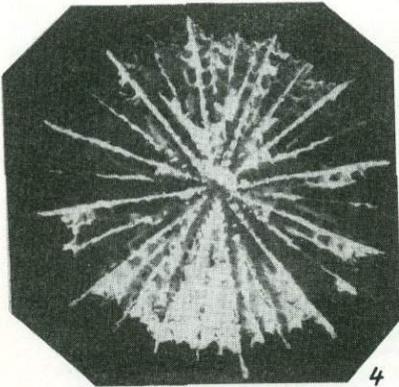
2a



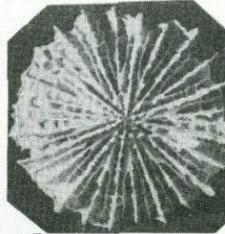
2b



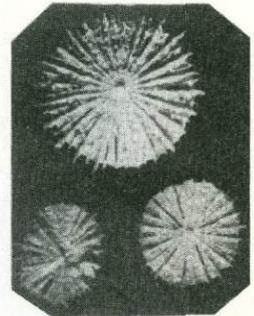
7a



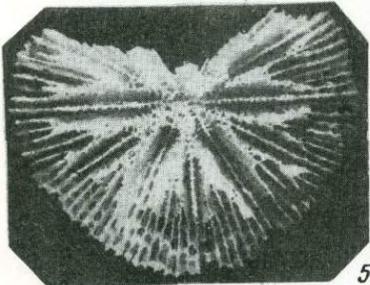
4



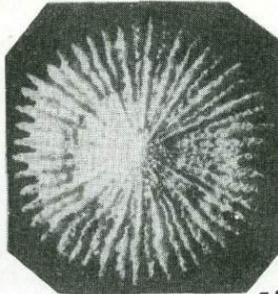
6b



7b



5



3b



## СОДЕРЖАНИЕ

Б.С.Соколов. Кораллы в истории Земли . . . . .	3
Богоявленская О.В. К характеристике рода <i>Stachyodes</i> Barg. (Stromatoporida)	8
Большакова Л.Н. Позднеордовикские строматопораты Монголии . . . . .	10
Нестор Х.Э. Об изменениях трофической структуры и продуктивности рифовых экосистем . . . . .	14
Косарева Е.Г. Рифогенные постройки силура-девона Саяно-Алтайской горной области . . . . .	19
Батанова Г.П., Даньшина Н.В. Кораллово-строматопорово-водорослевые франские рифы Нижнего Поволжья . . . . .	21
Богоявленская О.В., Янет Ф.Е. Основные этапы развития строматопорат и табулят палеозоя (на примере Урала) . . . . .	25
Соловьева В.В. Мезозойские хететиды . . . . .	32
Кордэ К.Б. Некоторые данные о Hydroconozoa . . . . .	40
Лелешус В.Л. Закономерности эволюции палеозойских кораллов . . . . .	42
Чудинова И.И. О морфологии сирингопорид . . . . .	49
Бондаренко О.Б. Методика и результаты изучения асто-филогенеза гелиолитоид	56
Гриценко В.П. Ископаемые капсулы планул силурийских гелиолитоидей . . . . .	67
Хайзникова К.Б. Этапы развития табулят в палеозое Верхоянья (Северо-Восток СССР). . . . .	69
Барская В.Ф. Значение табулятоморфных кораллов в стратиграфии девона Среднего Приколымья и Момского хребта . . . . .	76
Оспанова Н.К. Новое в систематике гелиолитоидей . . . . .	80
Вулых П.Е. Морфогенез роговидных гелиолитид позднего силура Восточного склона Урала . . . . .	84
Латыпов Ю.Я., Хайзникова К.Б. Сообщества кораллов и выделение корреляционных стратиграфических подразделений . . . . .	87
Шаркова Т.Т. Рифогенные постройки раннего девона Южной Монголии . . . . .	92
Войновский-Кригер К.Г. О направлении завивания у ругоз . . . . .	98
Сытова В.А. Об объеме семейства Streptelasmatidae (ругозы) . . . . .	100
Султанбекова Ж.С. Микроструктура скелета и филогения некоторых ордовикских и силурийских ругоз Казахстана . . . . .	103
Улитина Л.М. Закономерности распространения силурийских ругоз Монголии . . . . .	107
Павлова А.П. Смена систематического состава ругоз в пограничных силурийско-девонских отложениях Туркестано-Алая . . . . .	112
Жаворонкова Р.А. К экологической характеристике кораллов из пограничных верхнесилурийских и нижнедевонских отложений западного склона Южного Урала	118
Лаврусевич А.И. Главнейшие фации нижнего и среднего палеозоя Центрального Таджикистана и их дешифрируемость на среднемасштабных космических снимках	121
Онопrienko Ю.И. Некоторые особенности морфологии и эволюции уралинид ( <i>Rugosa</i> ) . . . . .	127
Козырева Т.А. Об эволюции колониальных среднекаменноугольных кораллов. . . . .	130
Васильюк Н.П., Козырева Т.А. Кораллы московского века среднего карбона	136
Пыжьязнов И.В. Ругозы верхнего палеозоя Афганистана и Памира (стратиграфическо-палеогеографический обзор) . . . . .	141
Ильина Т.Г. Морфогенез септального аппарата полицелиин . . . . .	148
Мельникова Г.К. Эколого-фациальная дифференциация комплексов склерактиний юго-восточного Памира в поздне триасовую эпоху . . . . .	156
Папоян А.С. Новые данные о юрских кораллах северной части Армянской ССР	160
Бабаев Р.Г., Краснов Е.В. Формы роста кораллов современных и древних рифовых лагун . . . . .	160
Бендукидзе Н.С. Условия образования позднеюрских коралловых биотектов Большого Кавказа . . . . .	172
Лебанидзе З.М. О способе почкования у представителей рода <i>Ironella</i> Starostina et Krasnov, 1970 . . . . .	180
Мацкевич М.М., Краснов Е.В., Старостина Э.А. Типы органогенных построек и видовой состав склерактиний позднеюрских морей северо-восточного Кавказа . . . . .	183
Сихарулидзе Г.Я. Новый коралловый комплекс раннемеловых биостромов из западной Грузии . . . . .	188
Келлер Н.Б. Особенности морфологии и онтогенетического развития современных глубоководных мадрепорарий и некоторые элементы их зоогеографии . . . . .	190
Решение IV Всесоюзного симпозиума по ископаемым кораллам . . . . .	195
Объяснения к фототаблицам . . . . .	220

Соколов Б.С. Кораллы в истории Земли. — В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 3–7

Во вступительном слове академика Б.С. Соколова на IV Всесоюзном симпозиуме по изучению ископаемых кораллов (Тбилиси, апрель 1978 г.) рассматриваются общие вопросы морфологии, систематики и филогении кораллов, их палеобиогеографии, экологии. Дана сравнительно-историческая картина изучения *Scleractinia*, обращается внимание на необходимость дальнейшего усовершенствования методики их исследования.

УДК 563.713

Богоявленская О.В. К характеристике рода *Stachyodes*. — В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 8–10

В результате изучения обширного материала, происходящего из живецких и франских отложений Урала, установлено, что род *Stachyodes* не может считаться самостоятельной таксономической единицей, будучи тесно связан с массивными ценостеумами других родов. По-видимому, для строматопорат в целом характерно широкое развитие дендроидных форм, образованием которых либо начинается, либо заканчивается рост массивного ценостеума.

Фототабл. 4, библи. 17 назв.

УДК 563.717(113.3)

Большакова Л.Н. Позднеордовикские строматопораты Монголии. — В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 10–13

Изучение позднеордовикских строматопорат Монголии показывает, что Центральноазиатская провинция была тесно связана с Американо-Сибирской и Евро-Азиатской палеогеографическими областями.

Библи. 8 назв.

УДК 56:577.486

Нестор Х.Э. Об изменениях трофической структуры и продуктивности рифовых экосистем. — В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980. 14–18

Интенсивность рифообразования и количественные соотношения основных трофических группировок: продуцентов, первичных и вторичных консументов среди рифостроящих организмов претерпевали в течение геологической истории Земли циклические изменения. Изменения отражают колебание первичной продуктивности морей геологического прошлого, что зависит от интенсивности поступления и круговорота азотных и фосфорных соединений в Мировом океане.

Ил. 1, библи. 7 назв.

УДК 563.713(113.3+113.4)

Косарева Е.В. Рифогенные постройки силура-девона Саяно-Алтайской горной области. — В кн.: Кораллы и рифы СССР. М.: Наука, 1980, с. 19–21

Отмечается большая роль строматопорат на различных этапах образования рифогенных построек. Указывается на некоторые специфические трудности картирования рифогенных тел в геосинклинальных областях.

Библи. 5 назв.

УДК 563.6.551.734(470.4)

Батанова Г.П., Даньшина Н.В. Кораллово-строматопорово-водорослевые франские рифы Нижнего Поволжья. — В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 21–25

Приведены результаты детального анализа литолого-фациальных обстановок и биоценозов в зоне развития франских рифов Нижнего Поволжья.

Ил. 1. Библи. 5 назв.

УДК 563.713+563.671

Богоявленская О.В., Янет Ф.Е. Основные этапы развития строматопорат и табулят палеозоя (на примере Урала). — В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 25–32.

Конкретизируются особенности развития строматопорат и табулят в палеозое Урала, отмечается связь распространения этих групп с основными рубежами раз-

вития Уральской геосинклинали. Ордовикский период становления табулятоморфных кораллов и строматопорат, в течение которого заложилось все морфологическое разнообразие групп, устанавливается некоторая общность в морфологии гелиолитоидов и строматопорат. Силур – период расцвета групп: достигают максимального развития большинства отрядов, семейств и родов. Девон – период песчаного угасания табулятоморф и строматопорат. Начиная с раннего карбона пути развития данных групп расходятся.

Табл. 1.

УДК 563.672(116)

Соловьева В.В. Мезозойские хететиды. – В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 32–39

После обзора основных работ по мезозойским хететидам последнего десятилетия приводятся новые данные, полученные в результате изучения юрских и нижнемеловых хететид Крыма, Кавказа и Малого Балхана. Наиболее характерными родами, определяющими "облик" мезозойских хететид, являются *Baaneia* (оксфордн., титон), *Chaetetopsis* (кимеридж-апт), *Blastochaetetes* (бат-в. мел). Уточнены диагнозы этих родов с учетом микроструктуры стенки и типов вегетативного размножения. Особое внимание уделено вторичным диагенетическим изменениям стенки, которые нередко ошибочно использовались для диагностики родов и видов. Мезозойские хететиды отличаются от палеозойских формой колоний, формой ячеек, типом размножения и наличием пор у ряда представителей группы.

Ил. 4. Библ. 9 назв.

УДК 563.7

Кордэ К.Б. Некоторые данные о Hydroconozoa. – В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 40–42

В кембрии широко распространены донные кишечнополостные животные класса Hydroconozoa. Они характеризуются наличием внешнего скелета и каналов гастроваскулярной системы. Класс включает два подкласса *Arogata* и *Pogata*. К последнему, по-видимому, должны быть причислены современные ставромедузы. Древние гидроконозоа описаны из отложений от кембрия до мела. К ним относятся карбоновые роды *Conostichus* Lesquereux и *Duodecimedusina* King и, по-видимому, умбеллиды.

Библ. 12 назв.

УДК 563.6:551.73

Лелешус В.Л. Закономерности эволюции палеозойских кораллов. Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 42–48

Кратко охарактеризованы общие закономерности эволюции палеозойских кораллов: этапность, итерация, параллелизм, гомеозис, направленность в эволюции, прямолинейность эволюции (ортогенез), прогрессивность эволюции, рост специализации, переживание неспециализированных форм, снижение темпов эволюции, наличие незанятых экологических ниш.

Библ. 24 назв.

УДК 563.674

Чудинова И.И. О морфологии сирингопорид. – В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 49–56

Приведена кратко морфология сирингопорид. Описаны общие закономерности морфогенеза скелета сирингопорид: микроструктуры склеренхимы кораллитов, соединительных образований, септального аппарата, дний.

Ил. 1. Фототабл. 2. Библ. 4 назв.

УДК 563.627

Бондаренко О.Б. Методика и результаты изучения асто-филогенеза гелиолитоид. – В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 56–67

Описан асто-филогенетический метод изучения колоний гелиолитоид. Показано, что процесс изменения признаков имеет циклически направленный характер. В асто-филогенезе у светлых зон более резко изменяются числовые характеристики, а у темных зон – морфологические. Большая часть филогенетических преобразо-

ваний совпадает с поздними и средними стадиями астогенеза, меньшая часть — с ранними стадиями или с относительными корреляциями. Гелиолитоидный морфотип возникал неоднократно в разных филогенетических группах табулятоморфных кораллов (парафилия, гомеоморфия и т.д.).

Ил. 5. Фототабл. 2. Библ. 30 назв.

УДК 563.627:551.733.3(477.4)

Гриценко В.П. Ископаемые капсулы планул силурийских геолитоидей. — В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 67–68.

В полостях кораллитов гелиолитоидей силура Подолии и Вольни обнаружены мелкие удлиненные известковые образования. Чаще всего эти тела встречаются в темных зонах полипняков, что может указывать на их связь с периодами полового размножения. Морфологически силурийские "планулы" напоминают планулы современных кораллов, но последние значительно больших размеров.

Ил. 1. Фототабл. 1. Библ. 4 назв.

УДК 563.67:551.73(571.56)

Хайзникова К.Б. Этапы развития табулят в палеозое Верхоянья. — В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 69–76

Рассматриваются два этапа в развитии табулят. Планетарная филогенетическая этапность первого и второго порядков, тесно связанная с морфогенетической изменчивостью подкласса, фиксируется по смене таксонов высшего порядка. Второй этап — периодичность развития табулят (этапы третьего порядка). Периодичность выявляется по смене родовых и видовых комплексов и обусловлена периодически повторяющимися изменениями среды в верхоянском палеобассейне в палеозое.

Ил. 3. Библ. 20 назв.

УДК 563.67+563.627:551.734(571.56)

Барская В.Ф. Значение табулятоморфных кораллов в стратиграфии девона Среднего Приколымья и Момского хребта. — В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 76–80

Описаны видовые комплексы табулят для стратиграфических подразделений девона (эльгенекская, сахинская, ярходонская и калгарская свиты) Приколымского поднятия и Момского хребта, позволяющие выделять эти подразделения при геологическом картировании.

Библ. 16 назв.

УДК 563.627(575.3)

Оспанова Н.К. Новое в систематике гелиолитоидей. — В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 80–84

Большое значение для систематики гелиолитоидей имеет семейство *Plasmoporellidae*, а также установление нового рода *Hemiplasmopora*, характеризующегося грубчатой пенечной и наличием пропоридной стадии в начальных зонах роста.

Фототабл. 1. Библ. 10 назв.

УДК 563.627:551.733.33(470.54)

Вулых П.Е. Морфогенез роговидных гелиолитид позднего силура Восточного склона Урала. — В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 84–87

Рассматривается морфогенез нового вида *Okopites zhivkovichi* sp. nov. из позднего силура Урала.

Ил. 1. Фототабл. 2. Библ. 2 назв.

УДК 563.61/67+551.733/571.56

Латыпов Ю.Я., Хайзникова К.Б. Сообщества кораллов и выделение корреляционных стратиграфических подразделений. — В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 87–92

Рассмотрены некоторые структурные показатели сообществ табулят и рогов верхнего ордовика и силура, являющиеся основными составляющими строматопорато-коралловых экосистем в хребте Сетге-Дабан. Установлено три отчетливых этапа в смене типов органогенных построек: баранийский, куранахинский и хадыгский, показана эволюция этих построек во времени.

Библ. 3 назв.

УДК 563.6:551.734.2(517.3)

Шаркова Т.Т. Рифогенные постройки раннего девона Южной Монголии. - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 92-98

Рифогенные постройки Монгольского, Гобийского Алтая и Восточной Гоби подразделяются на три возрастных уровня: жединский, зиген-нижнеэмский и верхнеэмский. Нижний уровень - водорослевые и коралловые биогермные массивы (районы сомонов Цогт, Мандал-Обо), на востоке - коралловые биогермы (район сомона Барун-Урт). Средний уровень - коралловые биогермы и биостромы в Монгольском Алтае и биогермные пласты в Гобийском Алтае. Особенно широко развиты крупные биостромные массивы в верхнеэмских отложениях (Гобийский Алтай, Восточная Гоби). В эйфельских отложениях наблюдаются коралловые биогермы и биостромы. Подобная эволюция органогенных построек связана с повышенной активностью земной коры и обновлением состава табулят на рубеже нижнего и среднего девона.

Ил. 4. Библ. 7 назв.

УДК 563.61:551.73

Войновский-Кригер К.Г. О направлении завивания у ругоз. - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 98-100

Описано завивание септ в осевой части некоторых ругоз. Завивание септ всегда бывает правым по отношению к направлению роста коралла. Ошибки при определении направления завивания могут быть связаны с неправильным фотографированием шрифтов.

Библ. 5 назв.

УДК 563.61:551.733

Сытова В.А. Об объеме семейства Streptelasmataceae (ругозы). - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 100-103

Проанализирована история исследования семейства Streptelasmataceae. На основании изучения микроструктуры септ предложено четыре морфологических группы, на которые могут быть подразделены кораллы этого семейства.

Библ. 7 назв.

УДК 563.61:551.733.13/3(574.41)

Султанбекова Ж.С. Микроструктура скелета и филогения некоторых ордовикских и силурийских ругоз Казахстана. - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 103-106

Рассматриваются типы кристаллизации кальцита образующих скелет ругоз. Разные типы кристаллизации кальцита, ламеллярный и фиброзный, характеризуют разные генетические линии. Рассматривается филогения рода *Tchinghizophyllum* из позднего карадока Восточного Казахстана.

Ил. 2. Фототабл. 1. Библ. 2 назв.

УДК 563.61:551.733.3(517.3)

Улитина Л.М. Закономерности распространения силурийских ругоз Монголии. - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 107-112

Дан анализ систематического состава силурийских ругоз Монголии и подробно рассматривается вопрос о связях монгольских морских бассейнов с морями мира. Морские бассейны Монголии свободно сообщались с бассейнами других регионов Азии, Европы, Северной Америки и в меньшей степени Восточной Австралии.

Ил. 2. Библ. 7 назв.

УДК 563.51:551.733.33+551.734.2.(575.2)

Павлова А.П. Смена систематического состава ругоз в пограничных силурийско-девонских отложениях Туркестано-Алая. - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 112-118

В позднесилурийских и раннедевонских отложениях Туркестано-Алая установлено 4 сообщества ругоз: дальнянское, исфаринское, пржидольское и кунжакское. В дальнянском и исфаринском сообществах основное значение имеют стрептелазматыны и цистициллины, в пржидольском - цистициллины. Колумнариины в обоих случаях имеют подчиненное значение. В жединском комплексе преимущественное развитие получили цистициллины. Стрептелазматыны представлены последними реlictовыми формами. Колумнариины многочисленны.

Ил. 3. Библ. 6 назв.

УДК 563.61:551.733+551.734(470.55.57)

Жаворонкова Р.А. К экологической характеристике кораллов из пограничных верхнесилурийских и нижнедевонских отложений западного склона Южного Урала. - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 118-120

Рассмотрены фашии верхнесилурийских и нижнедевонских отложений западного склона Южного Урала и приуроченность к ним различных комплексов кораллов. Выявление экологических особенностей дает дополнительный материал для восстановления условий обитания коралловых сообществ.

Фототабл. 3. Библ. 3 назв.

УДК 551.31/35:551.733+551.734(575.3)

Лаврусевич А.И. Главнейшие фашии нижнего и среднего палеозоя Центрального Таджикистана и их дешифрируемость на среднемасштабных космических снимках. - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 121-126

Описаны главнейшие фашии нижнего и среднего палеозоя Центрального Таджикистана. Показано, что, несмотря на ряд трудностей, связанных главным образом с глубокой расчлененностью рельефа, все-таки можно распознавать фашии на космических фотографиях, поскольку различный литологический состав обуславливает определенную устойчивость к денудации.

Библ. 21 назв.

УДК 563.61:551.735.1

Онопrienko Ю.И. Некоторые особенности морфологии и эволюции уралинид (Rugosa). - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 127-130

Рассмотрена морфология ругоз раннекаменноугольного семейства Uraliniidae и выявлены закономерности онтогенетического развития этих кораллов.

Ил. 2. Фототабл. 1. Библ. 5 назв.

УДК 563.6:551.735

Козырева Т.А. Об эволюции колониальных среднекаменноугольных кораллов. - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 130-136

В статье даны закономерности, направляющие эволюцию некоторых генетически родственных групп колониальных ругоз на территории Евразии в течение среднекаменноугольного периода.

Ил. 2. Библ. 11 назв.

УДК 563.6:551.735

Васильюк Н.П., Козырева Т.А. Кораллы московского века среднего карбона. - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 136-141

Кораллы встречаются в отложениях верхней части среднего карбона многих бассейнов (Япония, Вьетнам, Китай, Памир, Казахстан, Донбасс, север Африки, юг Западной Европы, Московская синеклиза, Урал, Арктика, мидконтинент и западные штаты США). Анализ комплексов кораллов позволяет выделить четыре палеозоогеографические провинции - Средиземноморскую, Японскую, Урало-Арктическую и Североамериканскую. Коралловая фауна московского века очень разнообразна и многочисленна, доминирующими группами являются колониальные массивные кораллы и одиночные кораллы со сложной осевой зоной. Московский век в развитии кораллов - это время основного ароморфоза. Во многих бассейнах по кораллам можно установить нижнюю и верхнюю границы московского яруса и подразделить его на две части.

Библ. 28 назв.

УДК 563.61:551.735+551.736(581+235.211)

Пыжьинюв И.В. Ругозы верхнего палеозоя Афганистана и Памира (стратиграфическо-палеогеографический обзор). - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 141-147.

Прослежена смена комплексов ругоз в верхнепалеозойских отложениях Афганистана и Памира. Их различие связано в первую очередь с очень редким отличием фашии в разных областях, в особенности в раннепермское время. В позднем палеозое происходила миграция кораллов на территории Афганистана и Памира из Китайского, Донецкого и Западноевропейского бассейнов.

Библ. 19 назв.

УДК 563.61:551.73

Ильина Т.Г. Морфогенез септального аппарата полицелиин. - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 148-156

Уточнен состав подотряда Polyscoeliina. Наряду с боковым способом прикрепления, при котором главная септа всегда располагается со стороны рубца прикрепления, выявлено осевое прикрепление. Одновременное заложение главной и противоположных протосепт показывает необособенность выделения так называемой "пентафиллоидной" группы среди плерофиллид. Интенсивность развития септального аппарата находится в обратной зависимости от глубины чашки.

В развитии септ отмечается ряд последовательных стадий. Септы построены мелкими простыми трабекулами.

Ил. 4. Фототабл. 2. Библ. 24 назв.

УДК 563.66:551.761(235.211)

Мельникова Г.К. Эколого-фациальная дифференциация комплексов склерактиний Юго-Восточного Памира в позднеэриасовую эпоху. - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 156-162

Рассмотрены комплексы карнийского и норийского возраста. Наблюдается эколого-фациальная дифференциация. Органогенные постройки типа биогермных массивов приурочены к рифовым фациям, биогермы и тафогермы формировались в зоне мелководного шельфа, биостромно-детритовые отложения - в фации открытого мелководного моря.

Ил. 2. Библ. 29 назв.

УДК 563.66:551.762(479.25)

Папоян А.С. Новые данные о юрских кораллах северной части Армянской ССР. - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 162-166

Для северной части Армянской ССР впервые выделены коралловые комплексы бат-келловейского и оксфорд - раннекиммериджского возраста. Установлена связь выделенных комплексов с тектоно-фациальными условиями и их значение для стратиграфии юрских отложений Армянской ССР.

Табл. 1. Библ. 9 назв.

УДК 56.074.6:551.351.5

Бабаев Р.Г., Краснов Е.В. Формы роста кораллов современных и древних рифовых лагун. - В кн.: Коралловые рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 166-171

Рассмотрены основные вехи развития сравнительно-морфологических исследований современных и ископаемых мадрепоровых кораллов. Дано систематизированное описание форм роста кораллов - склерактиний, характерных для современных лагунных сообществ рифов Тихого океана, отличающихся от кораллов передовых рифовых фаций уплощенной дисковидной, сфероидной, реже разветвленной - ветвистой формой. В глубоких частях лагун появляются пластинчатые и уплощенно-ветвистые субгоризонтально растущие колонии. Описаны формы роста склерактиний, населявший в позднеюрских морях на территории Горного Крыма и Кавказа фации коралловых "лугов", характерные для узких мелководных прогибов, разделявших воздымавшиеся киммериды и являющиеся близкими фациально-морфологическими аналогами мелководных обитателей современных рифовых лагун.

Библ. 15 назв.

УДК 563.66:551.762.31(479)

Бендукидзе Н.С. Условия образования позднеюрских коралловых биотектов Большого Кавказа. - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 172-180

Рассматривается распределение позднеюрской рифовой биоформации, сложенной склерактиниями и представленной на Большом Кавказе двумя полосами барьерных рифов на обоих его склонах. Установлен максимальный возрастной диапазон кораллового рифостроения как поздний оксфорд-ранний титон. Прослежен характерный комплекс фаций, образующих три биогенные субформации: флишево-рифовую, эпиконтинентально-рифовую и лагунно-рифовую. Выявлена палеоэкология комплексов склерактиний, населявших атоллоидный биотект. Показана приуроченность барьерного рифостроения к зоне региональных разломов, ограни-

чивавших флишевый бассейн. Затронуты вопросы распределения мощностей биоформации в связи с тектоническим режимом.

Ил. 8. Библ. 20 назв.

УДК 563.66:551.762(479.224)

Лебанидзе З.М. О способе почкования у представителей рода *Ironella Starostina* et Krasnov, 1970. В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР М.: Наука, 1980, с. 180-182

Изучен способ почкования у представителей рода *Ironella Starostina* et Krasnov, 1970, это внутривстречное почкование. На основании подробного рассмотрения серийных шлифов в онтогенезе этих кораллов, почкующихся внутривстречным способом, можно условно выделить четыре стадии развития: 1) эмбриональную, 2) непионическую, 3) неагическую, 4) эфебическую.

Библ. 00 назв.

УДК 563.66:55.1.762(470.6)

Мацкевич М.М., Краснов Е.В., Старостина Э.А. Типы органогенных построек и видовой состав склерактиний позднеюрских морей Северо-Восточного Кавказа. - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 183-188

Рассмотрены особенности строения позднеюрской рифовой формации, генетические типы составляющих ее органогенных построек и состав коралловой фауны - рифостроителей и рифолюбов.

Фототабл. 2. Библ. 11 назв.

УДК 563.66:551.763(479.22)

Сихарулидзе Г.Я. Новый коралловый комплекс раннемеловых биостромов из Западной Грузии. - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 188-190

Изучены герматипные кораллы в переходной зоне от Грузинской глыбы к геосинклинали Южного склона Большого Кавказа, в с. Цханари. Описан разрез, в котором кораллы строят два биострома, разобренных прослоем известнякового песчаника. Изучены 23 вида, из которых 2 рода новых: *Tskhanarella* и *Pseudoironella* и 12 новых видов. Подчеркивается большое сходство альбского комплекса кораллов с позднеюрскими ассоциациями Средиземноморья, которое проявляется в обилии представителей группы рипидогирид, характерной для юрской системы. Делается заключение о преемственности между позднеюрскими и раннемеловыми кораллами.

Ил. 2. Фототабл. 3. Библ. 9 назв.

УДК 593.66

Келлер Н.Б. Особенности морфологии и онтогенетического развития современных глубоководных мадрепорарий и некоторые элементы их зоогеографии. - В кн.: Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980, с. 190-194

Изучение одиночных глубоководных мадрепорарий показало, что все они обладают сходными морфологическими особенностями: сплошной внешней формой кораллов, четкой 6-лучевой симметрией в расположении септ, редуцированным скелетом, а также нестеническим развитием особей. Редукция скелета с глубиной и общий угнетенный облик связаны в основном с распределением пищи - глубоководные кораллы из богатых органикой желобов имеют процветающий вид. Ареалы большинства видов рода *Fungiacyathus* образуют узкие полосы вдоль материков и островных дуг, один вид и один подвид имеют широтный ареал. Все виды не выходят за пределы эвтрофной зоны Мирового океана. Вероятный центр расселения глубоководных родов *Leptopenus* и *Fungiacyathus* - Малайский архипелаг.

Ил. 2. Библ. 12 назв.

3 р. 50 к.

3208