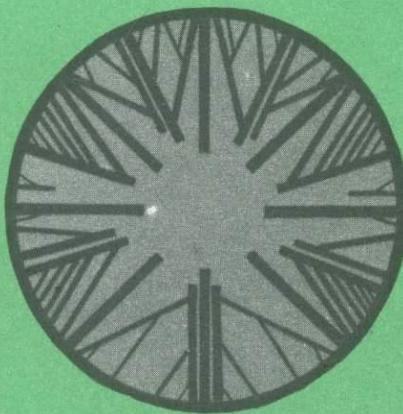


Е.В.КРАСНОВ

КОРАЛЛЫ
В РИФОВЫХ
ФАЦИЯХ
МЕЗОЗОЯ СССР



ИЗДАТЕЛЬСТВО ·НАУКА·

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Дальневосточный геологический институт

Е.В. КРАСНОВ

КОРАЛЛЫ
В РИФОВЫХ
ФАЦИЯХ
МЕЗОЗОЯ СССР

5554



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"

Москва 1983



УДК 563.6.001.33

Краснов Е.В. Кораллы в рифовых фациях мезозоя СССР. М.: Наука, 1983.

В книге на основе сравнительного изучения кораллов мезозоя СССР и анализа литературных данных рассмотрены вопросы эволюции мезозойских склерактий, их экологической дифференциации, связи с рифовыми фациями на территории страны. Приведено монографическое описание более 100 новых и малоизвестных видов кораллов.

Для палеонтологов, биологов, геологов-стратиграфов.

Табл. 7, карт 5, библ. назв. 216.

Ответственный редактор
академик Б.С. СОКОЛОВ

К $\frac{2000000000 - 261}{042 (02) - 83}$ 240-83-II

© Издательство "Наука",
1983 г.

ВВЕДЕНИЕ

Склерактинии – широко распространенная группа коралловых полипов, населяющих тропические и субтропические моря. Благодаря способности выделять наружный карбонатный скелет и образовывать колонии многие мелководные склерактинии известны как строители коралловых рифов. Особенно многочисленны и разнообразны они в Тихом и Индийском океанах. На Дальнем Востоке рифовые сооружения с участием склерактиний встречаются в прибрежных водах Китая, Кореи и Японии. Зоны распространения современных коралловых рифов, занимающие свыше 7 млн. км², отличаются высокой биологической продуктивностью. Это важнейшие районы рыбного промысла многих государств, в том числе и СССР.

Кроме мелководных, преимущественно колониальных (герматипных) кораллов, к склерактиниям относятся и многие одиночные обитатели батиальных и даже абиссальных глубин Мирового океана (агерматипные кораллы). Представители этой экологической группы кораллов встречаются почти во всех морях с нормальной соленостью на глубинах до 6000 м.

Настоящая работа посвящена анализу происхождения и ранних этапов эволюционной и экологической дифференциации склерактиний в мезозое. Это стало возможным после предпринятого автором, начиная с 1956 г., монографического изучения фаун мезозойских коралловых фаун Горного Крыма, Южной Молдавии, Восточных Карпат, Донбасса, Северного Кавказа, Памира, Приморского края и Сахалина. Для сравнения с отечественными были изучены также некоторые коллекции кораллов мезозоя из ряда стран Европы и Азии.

Проблема происхождения рифовых кораллов уже давно обсуждается, но все еще далека от окончательного решения. Высказывались самые различные точки зрения, вплоть до взаимоисключающих. О взглядах палеонтологов можно судить по работам Ж. Дьюрдена (Duerden, 1902), Н.Н. Яковлева (1910, 1925), Д. Хилл (Hill, 1960) и других, объяснявших значительные различия в строении септального аппарата ругоз и склерактиний независимым происхождением этих групп кишечнополостных. Из-за резкого противопоставления ругоз и склерактиний в палеонтологию беспозвоночныхочно внедрилось рассмотрение их в ранге самостоятельных подклассов – *Tetracoralla* (четырехлучевые кораллы – тетракораллы) и *Hexacoralla* (шестилучевые кораллы – гексакораллы). Однако по мере изучения ругоз и склерактиний выявились факты, свидетельствующие об обратном. Признаки, считавшиеся ранее важнейшими, отличительными для ругоз (билатеральная симметрия септального аппарата, боковое прикрепление, рогообразная согнутость, "помолодение"), были обнаружены и у многих склерактиний. Выяснилось, что "типичные для ругоз" особенности строения скелета обусловлены чисто экологическими причинами и поэтому не имеют таксономического значения. Наиболее убедительное доказательство родства ругоз и склерактиний – наличие между ними переходных форм (Ильина, 1965; Kolosvary, 1966 а, б, с и др.).

В самых общих чертах родство ругоз и склерактиний, пространственно-временная связь между ними теперь почти ни у кого не вызывает сомнений. Но конкретные особенности филогенеза этих групп кораллов на рубеже палеозоя и мезозоя, время и место появления первых склерактиний, закономерности их эволюционного и экологического развития – остаются предметами самого пристального внимания и острых

дискуссий. Т. Воган и Д. Уэллс (Vaughan and Wells, 1943), Д. Уэллс (Wells, 1956) рассматривают склерактинии как полифилитическую группу, происходящую от различных ветвей ругоз. Т.Г. Ильина (1963, 1965) и Г. Колошвари (Kolosvary, 1966 с) считают возможным вывести всех склерактиний из одиночных ругоз семейства Plerophyllidae.

Попытки решения проблемы происхождения склерактиний и оценки их таксономического ранга предпринимались главным образом специалистами по ругозам. Между тем совершенно очевидно, что ключ к разрешению этой проблемы лежит в изучении склерактиний мезозоя, так как основные линии эволюции этой группы кораллов наметились уже в среднем триасе.

Изучая филогенез древнейших склерактиний, автор исследовал в хронологическом, сравнительно-морфологическом, палеэкологическом и палеобиогеографическом планах все признаки, доступные палеонтологу, уделяя особенное внимание характеру симметрии септального аппарата кораллов. Анализ имеющихся материалов привел к выводу о необходимости рассматривать склерактинии как гетерогенную группу, состоящую из трех самостоятельных отрядов, которые берут начало от различных стволов палеозойских ругоз.

Кроме лично собранных коллекций, автором использованы для описания сборы, представленные С.А. Ковалевским, В.Ф. Пчелинцевым, Е.А. Успенской, Н.И. Лысенко, А.А. Абашиным – по Крыму; Г.А. Логиновой, Э.А. Старостиной, Н.С. Бендукидзе, Р.Г. Бабаевым, М.М. Мацкевичем, Г.А. Ткачук, А.Е. Ткачуком – по Кавказу; Л.Ф. Романовым, В.С. Саяновым, В.Х. Капцаном, Э.И. Сафаровым – по Молдавии; Е.Е. Мигачевой, Б.Н. Стерлиным, Е.И. Кузьмичевой – по Донбассу; И.Д. Гофштейном, В.И. Славиным, М.Г. Ломизе, В.Н. Данышем, И.И. Кантолинской – по Восточным Карпатам; С.И. Стрельниковым, Г.К. Мельниковой, В.М. Рейманом – по Памиру и Гиссарскому хребту; Б.И. Соколовым – по Приморскому краю; В.О. Савицким и В.Н. Верещагиным – по Сахалину и др. Сравнительный материал по зарубежным территориям был получен от Г. Колошвари – по среднему триасу Венгрии и Чехословакии, Х. Торренса – по средней юре Англии, Л. Бовэ – по средней и верхней юре Франции, Э. Роневичи Э. Морицовой – по верхней юре и нижнему мелу Польши, Х. Фрайовой – по верхней юре Чехословакии, В. Йеляска – по юре Югославии, В. Златарского и Ю. Стефанова – по триасу, юре и мелу Болгарии, М. Шурару – по мелу Румынии. Всем коллегам автор глубоко признателен.

В работе описаны также некоторые оригиналы из коллекций Е. Соломко, Е. Миссуны, А. Эйхвальда, К.К. Фохта, Н.И. Каракаша, Н.Х. Дампеля, А.С. Моисеева, хранящиеся в геологическом музее Ленинградского университета и в Центральном геологоразведочном музее имени Ф.Н. Чернышева в Ленинграде.

Глава I

ОСНОВНЫЕ ГИПОТЕЗЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ СКЛЕРАКТИНИЙ

С начала XX в. существуют две противоположные и ряд промежуточных точек зрения о происхождении склерактиний. Ж. Дьюрден [Duerden, 1902], Н.Н. Яковлев [1910, 1925], П. Раймонд [Raymond, 1921], Э. Даэ [Dacque, 1921], а в последние годы Х. Хилл [Hill, 1960], отмечая значительные различия в строении септального аппарата ругоз и склерактиний, пришли к выводу о независимом существовании и происхождении этих групп кораллов. Следствием резкого противопоставления ругоз и склерактиний является их выделение в ранге самостоятельных подклассов — *Tetracoralla* (четырехлучевые кораллы — тетракораллы) и *Hexacoralla* (шестилучевые кораллы — гексакораллы), принятые в Основах палеонтологии СССР [Соколов, 1962]. Наиболее отчетливо эта гипотеза выражена Н.Н. Яковлевым [1925], считавшим, что *Rugosa* происходят от актиний, близких к *Zoantheae*, и представляют скелетообразующих потомков этой прародительской группы. *Zoantheae* — бесскелетные потомки той же группы, *Scleractinia* — скелетообразующие полипы, ведущие начало от *Actiniae*. Группа актиний, от которой, по Н.Н. Яковлеву, произошли ругозы и собственно *Actiniae*, связывалась единым корнем. У этого исходного предка ругоз и склерактиний предполагалось существование шести первичных септ.

Отличительными признаками ругоз сторонники Н.Н. Яковleva считали двустороннюю симметрию септального аппарата, наличие четырех первичных септ, перистое их расположение, боковое прикрепление, явления "омоложения" у одиночных форм, а также наличие днищ. Для всех склерактиний обязательными считались радиальная симметрия в расположении септ, шесть первичных септ и осевое прикрепление к субстрату.

Далее было показано, что такое резкое противопоставление ругоз и склерактиний оказалось неоправданным и не случайно Н.Н. Яковлев [1934, 1956], первоначально отрицавший генетическую связь склерактиний с ругозами, затем стал одним из убежденных ее сторонников.

В последние годы Д. Хилл, П.Н. Семенов-Тяншанский и некоторые другие зарубежные палеонтологи отрицают существование промежуточных форм между ругозами и склерактиниями. Так, Д. Хилл [Hill, 1960] указывала, что самые молодые пермские *Wangenophyllum* и *Wentzelella* Соляного кряжа и Японии ничего общего не имеют с триасовыми (анизийскими) колониальными склерактиниями Тимора. Среди склерактиний, по мнению Д. Хилл, вообще нет "ругозных" форм, за исключением рода *Omphalophyllum* из артинского яруса Японии. По М. Минато [Minato, 1955], *Omphalophyllum* (*Lophocarinophyllum*) — представитель ругоз, а по Д. Уэллсу [Wells, 1956], эта группа относится к роду *Conophyllum*, существовавшему в Европе от ладинского века до конца триаса. После исследований, проведенных О. Шинdevольфом [Schindewolf, 1930], Д. Хилл признала все же тенденцию увеличения порядков септ у ругоз и отметила, что уже в силуре среди них появляются кораллы с тремя порядками септ, а в перми число таких форм уже становится значительным. Попытки сравнить древнейшие колониальные склерактинии с высокоспециализированными позднепермскими *Waagenophyllum* *Wentzelella* с самого начала не могли привести к признанию их генетической общности. Эти роды ругоз представляют своеобразный эволюционный тупик, из которого не было никакого выхода, кроме вымирания.

Предковые формы колониальных склерактиний могут быть обнаружены лишь среди менее специализированных ругоз.

В целом гипотезу происхождения мезозойских склерактиний от бесскелетных актиний следует признать маловероятной, так как среди последних нет ни одной формы, способной хотя бы к образованию изолированных спикул, не говоря уже о такой сложной конструкции, какой является скелет склерактиний. Найдки отпечатков протомедуз, сифоидных и бесскелетных коралловых полипов в отложениях докембрая и нижнего кембрая в какой-то мере еще могут связываться с появлением древнейших скелетообразующих кораллов-табулят, но вся последующая история кораллов свидетельствует о параллельном развитии бесскелетных и скелетообразующих групп в близкой экологической обстановке. В результате появилось существенное сходство строения актиний и ряда групп мадрепоровых кораллов. Симметричность среди обитания отразилась на морфологии полипов, что и ввело поначалу в заблуждение некоторых палеонтологов.

Вторая гипотеза исходит из того, что склерактинии и ругозы имеют много общих черт (значительно больше, чем с актиниями) и, очевидно, генетически связаны. Эту точку зрения обосновали В. Хааке [Haacke, 1879], А. Ортманн [Ortmann, 1889–1890], Э. Геккель [Haeckel, 1896], М. Огильви [Ogilvie, 1896, 1897], В. Вейссермель [Weissertel, 1925–1928], Н.Н. Яковлев [1934], О. Шинdevольф [Schindewolf, 1942], Т. Боган и Д. Уэллс [Vaughan and Wells, 1943], Ж. Аллуато [Alloiteau, 1952, 1957], Д. Уэллс [Wells, 1956], Б.С. Соколов [1960], Г. Колошвари [Kolosvary, 1960], Т.Г. Ильина [1963, 1965], Е.В. Краснов [1963, 1965a, 1968б, 1970a] и А.Б. Ивановский [1965, 1966, 1970]. Общее мнение этих исследователей выразил О. Шинdevольф, подчеркнувший, что морфологические, онтогенетические и пространственно-временные данные приводят к наиболее обоснованному выводу о филогенетическом родстве ругоз и склерактиний.

Однако если в общих чертах родство ругоз и склерактиний сейчас почти ни у кого уже не вызывает сомнений, то конкретные особенности их филогенеза, время и место появления первых склерактиний, а также начальные этапы эволюции этой группы кораллов до последнего времени являются предметом острых дискуссий исследователей.

Представления о конкретных связях склерактиний с ругозами также можно разделить на две противоположные группы. Первая группа объединяет сторонников монофилитического происхождения склерактиний от полицеилиид или плерофилиид. Эту гипотезу неоднократно высказывали и обосновали главным образом специалисты по ругозам — О. Шинdevольф, Б.С. Соколов, Т.Г. Ильина, А.Б. Ивановский и др. Пожалуй, наиболее полно монофилитическая гипотеза отражена в монографии Т.Г. Ильиной [1965], посвященной ругозам поздней перми и раннего триаса Закавказья. Представленная в ней схема родственных связей ругоз и склерактиний указывает на то, что "по-видимому, все три более древних подотряда склерактиний ведут начало от сем. Pleurophyllidae и, в частности, от рода *Pleurophyllum*, являющегося их непосредственным предком. В основе шестилучевых кораллов, очевидно, лежит род *Triadophyllum*, относящийся еще к промежуточной группе" [Ильина, 1965, с. 34].

Ж. Аллуато в своих исключительно интересных работах [Alloiteau, 1952, 1957, 1959, 1960], критически пересмотрев большое число новых материалов по мезозойским склерактиниям Западной Европы, Африки и Мадагаскара, пришел к следующим выводам:

а) двусторонняя симметрия септального аппарата возвратилась в мезозое и кайнозое к склерактиниям, а радиальная симметрия не являлась редкой у ругоз;

б) у склерактиний встречены все виды симметрий — от 3 до 9 лучевых;

в) как в палеозое, так и в мезозое и кайнозое в целом у кораллов было мало форм, имеющих типичную симметрию, а преобладала симметрия дорзовентрального плана.

Исследованиями Ж. Аллуато показано единство микроструктуры скелетных элементов ругоз и склерактиний. В результате ему пришлось признать родство ругоз и

склерактиний настолько тесным, что он стал рассматривать их в составе одного отряда, не воспроизведя, однако, от единого предка, по существу как полифилитическую группу. Можно допустить, что к такому выводу Аллуато пришел из-за недостатка сведений о триасовых склерактиниях, но более вероятно связывать это с глубоким проникновением блестящего сравнительного морфолога, каким являлся Аллуато, в суть микроструктурных особенностей мадрепорарий. Что касается таксономического ранга, приданного Ж.Аллуато ругозам и склерактиням, то он оказался заниженным.

Т. Боган и Д. Уэллс [Vaughan, Wells, 1943] сделали первую попытку построения филогенетической схемы склерактиний (подотрядов и семейств), в которой из пяти выделенных ими подотрядов лишь между двумя – *Faviida* и *Caryophyllida* намечается генетическая связь, а все остальные не имеют друг с другом и с ранее существовавшими ругозами никаких взаимоотношений.

В 1956 г. Д. Уэллс дал уже более уточненную схему филогенеза подотрядов и семейств склерактиний, из которых явствует, что он признал полифилитическое происхождение склерактиний из двух различных стволов ругозколониальных шиповидносептных *Astrocoeniina* – от также колониальных *Columnariina* и одиночных пластинчатосептных *Fungiina* – от одиночных, также пластинчатосептных *Streptelasmatina*. Подотряды *Fungiina*, *Caryophyllina* и *Dendrophylliina*. Д. Уэллс считает родственными и производными от *Procyclolitidae* – древнейшего семейства *Fungiina*.

В работе Т.Г. Ильиной, В.М. Реймана и Г.К. Мельниковой [1970] решение вопроса о происхождении всех склерактиний от плерофилид ставится в зависимость от оценки "бифилитической" гипотезы.

Данный обзор был бы неполным без рассмотрения работ А.Б. Ивановского [1965, 1966, 1969, 1970], в которых проблеме связей ругоз и склерактиний уделено самое серьезное внимание. На основании анализа всего комплекса морфологических и микроструктурных признаков скелета склерактиний и ругоз генетическую преемственность их А.Б. Ивановский считает доказанной, однако возражает против ряда положений исследователей мезозойских мадрепоровых кораллов, отрицающих монофилитическую гипотезу.

Основные возражения А.Б. Ивановского [1966] следующие:

1) строение скелета, симметрия, расположение септ и их структура у ранних склерактиний *Triadophyllum*, *Pinacophyllum*, *Koilocoenia* и у зрелых стадий раннетриасовых плерофилид, в отличие от пермских колюмнариид сем. *Waagenophyllidae*, более сложнее;

2) в связи с быстрой дивергенцией ругоз следует считать, что именно раннетриасовые *Plerophyllidae* явились непосредственными предками первых склерактиний типа *Tridophyllum* или *Gigantostylis*, от которых произошли примитивные кораллы типа *Koilocoenia*, а от них – все обширные семейства более молодых, исключительно колониальных склерактиний.

С удовлетворением следует отметить, что в отличие от традиционных противопоставлений "четырехлучевых" и "шестилучевых" кораллов по характеру закладки септ в онтогенезе А.Б. Ивановский [1970], критикуя полифилитические построения, обратился к анализу наиболее фундаментальных и эволюционно наиболее устойчивых признаков, к каким относится микроструктура скелета кораллов, прежде всего структура септ. Но именно в этом вопросе аргументация Ивановского, на мой взгляд, небезупречна. Там, где он видит единство общего плана строения скелета и септальных образований (*Plerophyllum*, *Koilocoenia*, *Pinacophyllum*, *Triadophyllum*), многие исследователи склерактиний находят принципиальные различия. Забегая несколько вперед (более детально это рассматривается в гл. II), отмечу, что совершенно невозможно усмотреть аналогию в строении, с одной стороны, одиночного *Triadophyllum* с пластинчатыми трабекулярными септами и дисепиментной эндотекой (онтогенез его был детально исследован Т.Г. Ильиной [1970]), а с другой – существовавшими постоянно в форме массивных многокораллитных колоний *Pinacophyllum*, *Koilocoenia* с их шиповатыми ламеллярными септами, совершенной табулярной эндотекой и археотекой.

Рассмотрев связи ругоз и табулят, А.Б. Ивановский утверждал, что тип и характер образования их скелета обусловлены биологическими свойствами организмов (наследственно закрепленными. — Е.К.), поэтому резкий переход от исторически сложившегося способа их формирования, что явилось бы результатом коренной перестройки физиологии, по его мнению, мало вероятен [Ивановский, 1965]. Такую быструю (в течение какой-то части века триаса) перестройку скелета, вырабатывавшегося с ордовика по ранний триас включительно, и в самом деле приходится допустить, если свести все разнообразие скелетных структур среднетриасовых склерактиний к единому плерофиллидному предку. Еще более осложняют решение проблемы факты о необратимых тенденциях эволюции скелета стрептелазматид (включая и сем. Plerophylidae) по пути преобразования ламеллярных септ во все более сложные трабекулярные редукции днищ и замены их диссепментариумом, возрастания числа порядков септ и т.д. Эти данные противоречат утверждениям, будто в среднем триасе направление эволюции генетически единого ствола *Rugosa* — *Scleractinia* вдруг стало обратным по самым фундаментальным признакам, которые закреплялись естественным отбором в течение сотен миллионов лет (среди стрептелазматид не известно ни одного случая перехода от пластинчатых трабекулярных септ к акантинным септам с ламеллярной структурой).

Вся совокупность известных автору данных [Краснов, 1970в] приводит к выводу о гетерогенности склерактиний и происхождения их от различных групп ругоз. В следующей главе сделана попытка обосновать эту точку зрения.

Г л а в а II

ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ СКЛЕРАКТИНИЙ МЕЗОЗОЯ

Начиная с анизийского века среднего триаса (ФРГ, Чехословакия, Венгрия, Италия) склерактинии были представлены тремя группами одиночных и колониальных кораллов, различных по характеру размножения и строению скелета. Среди древнейших одиночных кораллов существовали роды с пластинчатыми септами без пор, с диссепментной эндотекой и паратекальной стенкой (*Montlivaltia*) и роды с пластинчатыми пористыми септами, синаптикулярной эндотекой и археотекальной стенкой (*Triadophyllum*, *Coporyllia*).

Самые древние колониальные склерактинии среднего триаса (*Koilocoenia*, *Pinacophyllum*) в отличие от одиночных кораллов характеризуются шиповатыми септами и табулярной эндотекой. Эволюция этих групп склерактиний в мезозое привела к становлению трех крупных филумов кораллов, названных фунгиидной, астреидной и археопсидной ветвями [Краснов, 1966, 1970а].

Триасовые виды — *Triadophyllum* — одиночные трохоидные кораллы, обладавшие пластинчатыми септами, пористыми на последних стадиях онтогенеза и сплошными — на первых, были, вероятно, предками всех фунгиид. Стенка их археотекального типа, эндотека состоит из диссепментов и немногочисленных синаптикул, днища отсутствуют (рис. 1). Септы этих кораллов образованы пористыми трабекулами, образующими параллельные ряды. По-видимому, уже в самом конце анизийского века от рода *Triadophyllum* произошли колониальные *Thamnasteria*, возникшие в результате внутрищечного почкования первых. На ранних стадиях онтогенеза у некоторых видов *Thamnasteriidae* и близких им форм последовательно уменьшается число кораллов до одного исходного, очевидно, одиночного предка. Развитие от одиночных форм к колониям особенно наглядно видно на представителях рода *Dimorphastraea*, у которых малые дочерние особи располагаются вокруг центрального крупного кораллита концентрическими рядами.

Пе- ри- оды	Элементы скелета полипов		
	<i>Pinnacophyllida</i>	<i>Montlivaltida</i>	<i>Fungiida</i>
Четвертый-тичковый			
Юрский			
Триасовый			

Рис. 1. Основные способы развития септальных и сопряженных с ними горизонтальных элементов скелета склероморфных кораллов в мезозое и кайнозое

Еще в среднем триасе от *Triadophyllum* ответвились другие одиночные конофиллиды, и в частности род *Synophyllia*, внутришечное почкование которых в дальнейшем привело к становлению самых разнообразных колониальных фунигийд. Вероятно, от конофиллид отделился род *Synastrea*, начальный для семейств *Synastreidae* и *Haplaraeidae*, объединяющих колониальные, редко одиночные кораллы с неравномерно пористыми на всех стадиях онтогенеза септами, синаптикулярной стенкой и более усложненной по сравнению с конофиллидами гистологической структурой. У представителей этих двух семейств трабекулы образуют уже не параллельные, а сходящиеся ряды с одной линией дивергенции. Аналогичное строение и у *Thamnasteriidae*, отличающихся от *Haplaraeidae* только внутришечным почкованием, сливающимися септами (бисептальными пластинками) и их большей пористостью.

От конофиллид берут начало *Procyclolites* и близкие ему формы, образовавшие семейство *Procyclolitidae*. Для всех триасовых фунигийд характерны пластинчатые септы, поры и синаптикулы, количество которых со временем все увеличивалось.

Лейасовая эпоха была крайне неблагоприятной для развития кораллов. Этому препятствовали большой снос терригенного материала в бассейны и ухудшение климатических условий. Развитие склерактиний происходит лишь в некоторых районах Европы, Средней Азии и Японии. В лейасе не встречается конофиллид, которые вымерли в конце триаса. Продолжают существовать виды из семейства *Thamnasteriidae*, *Synastreidae*, *Procyclolitidae*. В среднем лейасе от рода *Thecoseris* отделяется род *Anabacia*, объединяющий группу одиночных кораллов с равномернопористыми тонкими многочисленными септами и синаптикулярной стенкой. Эволюция *Anabacia* в юрское время привела к становлению обширного семейства преимущественно колониальных *Micrololenidae*. В ходе превращения *Thecoseris* в *Anabacia* изменились стенки. Они потеряли ругозоморфный вид и стали обычными для склерактиний — синаптикулярными, а септы — более пористыми.

Вспышка в развитии фунигийд началась в аалене—байосе, где-то в районе Мадагаскара и Ближнего Востока; от медленно развивавшихся *Thamnasteriidae* (в триасе—лейасе известно всего два рода этого семейства) отделился род *Andemantastraea*, начальный для семейства *Andemantastraeidae* [Alloiteau, 1958].

От *Thamnasteriidae* представители *Andemantastraeidae* отличаются отсутствием пористости септ и более сильно развитой эндотекой. Трабекулы не только простые, но и сложные образуют, как у *Thamnasteriidae*, сходящиеся ряды с одной системой дивергенции. Угасающие *Procyclolitidae* дают начало *Latomeandra* и *Calamophyllia* – стержневым родам семейства *Latomeandriidae* и *Dermosmillidae*, объединяемых надсемейством *Latomeandriaceae*. Возникновение латомеандриид и дермосмилид связано с боковым почкованием у одиночных *Thecoseris*, редукцией стенки, увеличением пористости – словом, с процессом максимального облегчения скелета и усиления его проницаемости, обычным для большинства фунигид.

От микросоленид в оксфорде отделился род *Dendraraea* и связанные с ним формы, образовавшие семейство *Actinacididae*. Это исключительно колониальные кораллы с очень пористыми септами, ценехимой и синаптикулярными стенками. В титоне это семейство было представлено родом *Actinaraea*.

Расцвет фунигид в оксфорде, кимеридже и титоне на территории Западной и Южной Европы был тесно связан с широким распространением коралловых рифов, рифостроящих и рифолюбивых форм, *Dermosmiliidae*, *Latomeandriidae*, *Microsolenidae* и, в меньшей степени, остальных фунигид. По-видимому, в оксфорде от *Dendraraea* произошел род *Etallonia* – первый представитель одного из важнейших семейств рифостроящих кораллов современности – *Poritidae*. Кораллиты поритид очень малого размера, скелет их отличается чрезвычайной легкостью и пористостью.

В раннем мелу появляется еще одна группа фунигид – надсемейство *Fungiaceae*. В отличие от большинства септы их лишены пор, кроме септ первых циклов заложенных, среди которых нередко встречаются пористые. В строении септ кораллов этой группы участвуют сложные трабекулы, образующие одну или две системы дивергенции, что позволяет сделать вывод об усложнении гистологических структур фунигид по мере их развития.

Итак, эволюционное развитие фунигид началось с одиночных конофилид, а затем очень быстро пошло по пути превращения их в колонии. В процессе онтогенеза колониальных фунигид четко прослеживается линия их развития от одиночных кораллов к колониям. Случай обратного хода развития от колоний к одиночным формам (ряд *Astraraea* – *Diplaraea* – *Haplaraea* в семействе *Haplaraeidae*) – от тамнастероидных колоний через пучковидные ветвистые формы к одиночным полипам – крайне редки. Следует отметить, что формы, возникшие "обратным" путем, быстро вымерли.

Иначе шло развитие астредидной ветви склерактиний, которые берут начало от одиночных кораллов рода *Montlivaltia*. Сходство триасовых видов этого рода с первыми мезозойскими фунигидами – лишь в пластинчатости септ. Характернейшей чертой большинства фунигид является пористость скелета, у монтливальций пор не было. Стенка древнейших фунигид, как и большинство ругоз, археотекальная, у монтливальций паратекальная. Наконец, в строении эндотеки раннемезозойских фунигид в сегда участвовали синаптикулы, а у астредид их нет. Родство древнейших астредид и фунигид можно допустить лишь с большим сомнением. Правильнее рассматривать их как две самостоятельные ветви мезозойских кораллов, происходящие от различных ругоз.

Уже в ладинский век в районах Восточных Альп и Карпат появились колониальные *Thecosmilia*, *Palaearaera*, *Elysastraea*, *Margarastraea*, которые отличаются от своих одиночных предков *Montlivaltia* лишь формой роста. Ветвистые кораллиты немногочисленны, обособленны и сливаются только у основания колоний. Каждый из кораллитов *Thecosmilia* обладает всеми характерными признаками *Montlivaltia* – пластинчатыми сплошными септами, паратекальной стенкой, обилием диссепментов, трохоидной и субцилиндрической формой. В строении септ принимают участие простые и сложные трабекулы, чередующиеся в коротких параллельных рядах.

В начале юрского периода от *Margarastraea* ответвились *Isastraea*, которые означеновали появление новой в эволюционном онтогенезе самостоятельной ветви массивных колониальных кораллов, возникших в результате бокового почкования. Септы в кораллитах *Isastraea* сливающиеся, частью сросшиеся внутренними концами, трабе-

кулы иногда в отличие от *Thecosmilia* располагаются перпендикулярно к осевой плоскости септ.

В то же время произошло важное событие в эволюционном развитии одиночных астреид: от *Montlivaltia* в бассейне Западной Европы отошла ветвь маленьких волчкообразных кораллов *Thecocystathus* с морщинистой эпитеческой, снабженных столбиком. Стенка их паратекальная, как и у *Montlivaltia*, но гистологическая структура изменяется. Трабекулы становятся очень маленькими, сходящимися в ряды с одной линией дивергенции. В отличие от *Thecocystathus* произошел близкий ему род *Discocystathus*, который в байосе, в свою очередь, дал начало роду *Trochocystathus*. Этот последний, помимо наличия бородавчатого столбика, характеризуется появлением вокруг него множества корон сваек. Европейские по происхождению *Thecocystathus*, *Discocystathus*, *Trochocystathus* явились исходными для своеобразного подотряда *Caryophyllina*, широко развитого в палеогене, неогене и ныне почти во всех морях земного шара.

В позднеюрскую эпоху появились новые семейства картифилиин: *Parasmiliidae* и *Guyniidae*, представленные соответственно *Dungulia* и *Microsmilia*. У первого из них очень редуцированы эндотека и осевой комплекс. Для второго, кроме того, характерна пористость стенки.

С батского века начался расцвет колониальных ветвистых кораллов, происходящих от *Thecosmilia*. Это роды *Fromentellia*, *Complexastraea*, *Dimorphosmilia*, *Latiphyllia* и некоторые другие, объединяемые в семейство *Thecosmiliidae*, как группа кораллов, генетически связанных друг с другом и далеко отошедших в своем развитии от одиночных монтливальтий – *Peplosmilia*, *Trochophyllia*, *Ellipsosmilia*. Остается неясным происхождение семейства *Faviidae* (роды *Ovalastraea*, *Grandifavia*¹ и др.), возможно связанного с *Thecosmiliidae* переходными формами от ветвистых к массивным плакоидным колониям.

Гистологическая структура юрских фавий представлена крупными простыми трабекулами, расположенными в одну, реже две дивергирующие системы рядов; склеродермы очень крупные (до 400 мк). Внутренние края септ неравномерно пористы. Основное развитие фавииды получили в позднем мезозое и кайнозое, образовав крупную ветвь рифовых форм. Подобно тому как это отмечалось у фунгиид, момент возникновения ветви рифообразующих и рифолюбивых *Faviidae* совпал с появлением пористости септ.

Параллелизм в развитии колониальных рифовых астреид и фунгиид совершенно очевиден. Различие заключается в том, что у рифовых астреид пористы только внутренние края септ, а у фунгиид поры развиваются равномерно по всей септальной поверхности и пронизывают стенки.

От семейства *Isastraeidae* в западноевропейском бассейне отделился род *Goniocora*, за ним – группа связанных друг с другом родов – *Heliastrea* – *Stephanocoenia*. *Goniocora* и *Heliastrea*, характеризующие семейство *Heliastreidae*, в отличие от предковых изастреид обладают хорошо развитым столбиком и палиформными зубцами в верхней части внутреннего края септ, что несколько сближает их с картифилиинами. Трабекулы *Goniocora* и *Heliastrea* расположены рядами с одной линией дивергенции, но у *Stephanocoenia* систем дивергенции трабекул уже две. Род *Stephanocoenia*, наиболее древние представители которого известны из юры Крыма, начинает историю развития семейства *Columastraeidae*, характеризующегося сложными осевыми комплексами (бородавчатый столбик и сваики).

В раннемеловую эпоху получили дальнейшее развитие картифилиини. Появилось семейство *Flabellidae* – одиночные кораллы с утолщенной септотекальной стенкой и без эндотеки. В конце мелового периода от одного из картифилиин берут начало первые *Eupsammiiidae*, знаменующие появление самого молодого подотряда *Eupsammiina*.

¹ Род *Grandifavia* установлен Р.Г. Бабаевым по материалам из верхней юры Азербайджана [Бабаев, 1964].

Для эупсаммиин характерны неравномерно пористая синаптикулопека и столь же неравномерно пористые септы. С кариофилииами этот подотряд сближает наличие сложного осевого комплекса в виде губчатого столбика и корон сваек, а по наличию пористости эупсаммиини напоминают фунгиид. И вновь необходимо отметить, что наибольшую пористость приобретают колониальные и реже одиночные обитатели рифовых фаций. Среди них род *Turbinaria* – один из важнейших строителей современных, миоценовых и палеогеновых рифов Индо-Тихоокеанской области и Европы.

Анализируя ход эволюции астреидной ветви склерактиний, следует подчеркнуть главные отличия их развития от фунгиид. В самом начале мезозоя группа астреид разделилась на две крупных стволов – одиночные и колониальные кораллы, развивавшиеся почти без изменения характера размножения до конца эры. Развитие фунгиидшло по пути быстрой замены одиночных кораллов колониальными. В строении стенок и эндотеки фунгиид важнейшую роль играли специфические горизонтальные элементы скелета – синаптикулы, которые отсутствуют у большинства представителей астреидной ветви кораллов. Синаптикулы появились только у некоторых кариофилииин и эупсаммиин в самом конце мезозоя. *Faviidae* и *Eupsammiiina* – единственные из астреидной ветви, у которых существовала неравномерная пористость скелета, прежде всего септ. Большинство фунгиид, начиная с триаса обладали исключительно разнообразной пористостью септ и стенок. Несмотря на одинаковые условия обитания и определенный параллелизм в развитии астреидной и фунгиидной групп склерактиний, темпы и направление их эволюции были весьма различными. Все это дает основание рассматривать фунгиид и астреид как две самостоятельные и разнозначные одна другой в систематическом отношении ветви мезозойских кораллов.

В отличие от фунгиид и астреид, в основании которых находятся кораллы с пластинчатыми септами, последняя, третья ветвь мезозойских склерактиний (археоценидная) начинается колониальными формами с шиповатыми септами и с обилием днищ в эндотеке. Первые в этой ветви – колониальные *Koilocoenia* и *Pinacophyllum* относятся к семейству *Pinacophyllidae* и известны в Европе с анизийского века среднего триаса. Септы пинакофилид состоят из разобщенных шиповидных игл. Осевых образований нет. По способу заложения и развития септ, по внешнему виду пинакофилиды близки палеозойским колониальным формам *Favistella*, *Lithostrotion*, а также некоторым *Thamnophyllidae*.

Очень быстро от пинакофилид отошла группа исключительно колониальных кораллов подотряда *Stylinina*. Уже в анизийский век в бассейнах на территории Европы существовали *Procyathophora* и *Protoheterastraea*. Это направление развития пинакофилид характеризуется продолжением нормального ствола колониальных *Archaeocatenina* и *Amphiastraeina*, сохранивших архаические признаки, присущие колониальным ругозам: акантинные септы, днища, простую трабекулярную структуру, истинную стенку, двусторонне-серийный септальный аппарат. В современных морях и океанах эта ветвь представлена многими семействами рифостроющих кораллов – *Seriatoporidae*, *Acroporidae*, *Stylophoridae*, *Dendrogyriidae*, *Meandriidae* и др.

Первая из трех ветвей археоценидной группы кораллов длительное время (от анизийского века до конца байоса) была представлена лишь родами *Procyathophora*, *Cassianastraea*, *Cyathophora* из семейства *Cyathophoridae* и родом *Styline* из *Stylinidae*. Циатофиды – исключительно консервативная группа, характеризующаяся боковым почкованием, прерывистыми (шиповатыми) септами и эндотекой, состоящей только из днищ. В конце триаса вымирают *Procyathophora* и *Cassianastraea*, а в юрский период циатофиды представлены всего лишь одним родом *Cyathophora*, сохранившим все черты своих предков.

В батский век началось довольно быстро развитие стилинид. На территории Западной Европы появились роды *Cladophyllia*, *Aplophyllia* и др.; отделился род *Euhelia*, давший в позднеюрское время группу родов семейства *Euheliidae*. Для всех стилинид и эухелиид были типичны уже не шиповатые, а пластинчатые септы; днища их редуцируются, заменяясь диссепментами, стенка септотекальная или паратекальная, гистологи-

ческая структура более усложненная и представляет собой сходящиеся под углом ряды трабекул. У многих стилинид появился столбик, совершенно отсутствовавший у их предков. К концу мезозоя подотряд *Stylinina* полностью вымирает.

Необычным было развитие семейства *Stylophyllidae* и связанных с ним семейств *Rhipidogyridae*, *Axosmilidae*, *Mitrodendronidae*, *Donacosmilidae*. От рода *Protoherastraea* уже в ладинский век отделился своеобразный род *Meandrostylis* с очень малым числом кораллитов в массивных конусовидных колониях. Просуществовав до конца норийского века, он дал на юге Европы начало роду *Stylophyllum*, представленному как колониями, так и одиночными формами. От него произошел устойчивый и длительно существующий род *Oppelismilia* (известный с триаса до конца юры) в результате полного изменения характера вегетативного размножения — от колоний с боковым почкованием к одиночным кораллам и усложнения гистологической структуры септ — от прерывистых шиповатых к полусплошным, спаянным ламеллярной склеренхимой, а от них к компактным пластинчатым септам, состоящим из сложных трабекул.

Начиная с бата и до конца позднеюрской эпохи в районах Европы, Северной Америки и Мадагаскара развивались виды недолговечных родов, близких *Oppelismilia*: *Discocoenia*, *Ceratocoenia* (бат), *Macgeopsis* (бат—оксфорд), *Epismilia* (оксфорд—готерив). На рубеже байоса и бата от группы *Stylophyllidae* отошли виды рода *Axosmilia*, из которого в конце юры выделились близкие ему одиночные трохоидные кораллы с хорошо развитой эндотекой: *Columnaphyllia*, *Paramontlivaltia*, *Aulophyllia*. Септы у этой группы родов уже полностью пластинчатые, состоят из простых очень маленьких трабекул, расположенных параллельными рядами. Эндотека представлена многочисленными диссепментами. Род *Axosmilia*, кроме того, имел ложный столбик.

В оксфорде в средней части Европы появилось очень немногочисленное, но характерное семейство ложно колониальных кораллов *Mitrodendronidae*. Входящие в состав его роды *Chelilosmilia*, *Sclerosmilia*, *Mitrodendron* просуществовали до конца юрского периода. Кораллиты, окруженные общей стенкой и эпитечкой, в результате паррисидального почкования и отмирания материнской особи часто объединялись в маленькие группы.

Появление форм с внутриащечным почкованием, отделившихся от *Axosmilia*, привело в оксфорде — титоне к возникновению уже вполне нормальных вторично колониальных кораллов — *Donacosmilia*, *Schizosmilia*, *Pseudopistophyllum*. Однако просуществовали они недолго и к концу титона вымерли.

Другая группа вторично колониальных форм произошла от стилофиллид на юге Европы и связана также с появлением у одиночных форм внутриащечного почкования. В составе этой группы *Rhipidogyridae*, возникшие из *Codonosmilia*. Этот род Ж. Аллуато [Alloiteau, 1952] помещает в подотряд *Saguarophyllina*, а автор вслед за Т. Боганом и Д. Уэллсом [Vaughan, Wells, 1943] присоединяет его к *Meandriina*. У *Codonosmilia* в отличие от карифиллий эндотека достаточно хорошо развита, отсутствуют столбик и свайки. Кораллы рода, несомненно, колониальные, хотя чаще их находят в виде отдельных кораллитов.

Появившись в начале батского века, в келловее *Codonosmilia* уже почти не встречается, в оксфорде вместо него существует целая группа близких родов, распространенных исключительно в рифовых фациях. Т. Боган и Д. Уэллс установили два основных морфогенетических ряда семейства *Rhipidogyridae*:

1 — *Codonosmilia* — *Cymosmilia* — *Aplosmilia* — *Kologyra* (от ветвистых колоний к массивным плакоидным);

2 — *Codonosmilia* — *Rhipidogyruga* — *Psammogryga* — *Placogryga* (от ветвистых форм через флабеллоидные к меандриодным).

Анализ развития крымских форм семейства позволяет присоединиться к этой трактовке Т. Богана и Д. Уэллса.

Rhipidogyridae вымирают в конце юры, и с полным основанием можно сделать вывод, что вся линия развития от колониальных пинакофиллид к одиночным кораллам,

а от них к вторично колониальным формам оказалась своего рода "неудачной попыткой". Эти эфемерные роды исчезали с жизненной арене, едва успев появиться, что в конечном итоге определяет действительные направления эволюции и отступления от них.

Первые представители семейства *Ampiastraeidae*, в составе которого мы оставляем лишь колониальные формы, появились на рубеже байоса и бата (род *Amphiastraea*), отделившись, очевидно, от одного из *Actinastraeidae*). В поздней юре они развивались более интенсивно и были представлены многими родами и видами, близкими к ругозам. У *Amphiastraeidae* постепенно исчезали днища, вместо которых развились диссепменты. Многие из амфиастреид продолжали существовать и в меловой период.

В заключение обзора главных направлений эволюции триасовых и юрских склерактиний следует подчеркнуть, что их археоценидная ветвь не имела ничего общего с двумя ранее рассмотренными. У большинства представителей археоценидной ветви нет и никогда не было пористых септ и стенок. Они лишены и столь характерного признака, как синаптикулы. У археоценид часто встречаются шиповатые септы, совершенно неизвестные у фунгиид и астреид. Самые большие различия между группами мезозойских склерактиний можно видеть в разных центрах их происхождения и в морфологической направленности их развития. Для фунгиид — это путь быстрого превращения одиночных триасовых форм в колонии юрских и меловых родов. Астреидная ветвь с самого начала дивергировала на одиночные и колониальные формы, параллельное развитие которых происходило в течение всего мезозоя. Археоценидная ветвь была представлена главным образом колониальными кораллами.

Параллельно шла и экологическая дифференциация склерактиний на две большие группы — мелководных рифостроителей и рифолюбов (герматипные кораллы), в основном колониальных, и глубоководных — не строивших органогенные сооружения (агерматипные кораллы). Начавшись в юре, адаптивная радиация кораллов по глубинам обитания резко усилилась в меловом периоде, когда появились глубоководные *Caryophylliina* [Рейман, 1965].

В развитии триасовых и юрских склерактиний на основании литературных данных и наших исследований можно выделить следующие этапы:

1) Ранний триас. Вымирание последних ругоз при почти полном отсутствии склерактиний.

2) Андский век среднего триаса. Появление одиночных астреид, фунгиид и колониальных пинакофиллид.

3) Карнийский век. Значительное увеличение родового и видового разнообразия во всех группах склерактиний.

4) Норийский век. Широкое распространение рифовых склерактиний в Тетисской и Тихоокеанской областях. Обновление родового состава, особенно заметное у пинакофиллид.

5) Конец триасового периода. Быстрое развитие астреид и фунгиид, связанное с преобразованием одиночных форм в колонии; вымирание *Pinacophyllidae*; появление новых *Stylophyllidae*, *Stylinidae*, *Cyathophoridae*.

6) Ранняя юра. Медленное развитие всех основных ветвей склерактиний. В тоаре — появление *Caryophylliina*.

7) Аalen — байос. Появление новых групп фунгиид, астреид и археоценид (преимущественно в Европе).

8) Бат — келловей. Начало крупной вспышки в развитии герматипных кораллов — увеличение родов во всех группах и расширение ареалов ранее известных родов.

9) Оксфорд — ранний кимеридж. Расцвет многих семейств фунгиид, стилинид, амфиастреид. Появление вторично колониальных *Rhipidogryiidae*, *Dona-cosmiliidae*, *Mitrodendronidae*. Максимальное распространение рифовых форм в Евразии, Африке и Америке.

10) Поздний кимеридж. Резкое сокращение численности и ареалов рифообразующих склерактиний в связи с проявлениями андийской фазы складчатости во многих районах Тетиса.

11) Ранний и средний титон. Новая вспышка развития рифовых *Thecosmiliidae*, *Donacosmiliidae*, *Dermosmiliidae* Евразии.

12) Поздний титон. Вымирание большинства ранне- и среднетитонских рифостроящих кораллов. Расцвет сообществ коралловых "лугов" (*Latomeandriidae*, *Cyathophoriidae*, *Axosmiliidae*, *Montlivaltiidae* и др.).

Таким образом, триасовый и юрский периоды в эволюции склерактиний были периодами становления и развития двух основных экологических группировок этой группы кораллов: мелководных рифовых, преимущественно колониальных форм и одиночных, осваивавших все более глубоководные зоны Мирового океана. Первые рифовые постройки, образованные с участием склерактиний, возникли в конце триасового периода во многих районах мира — от Альп и Карпат в Европе до Китая, Бирмы, Индии, советской части Дальнего Востока и Японии в Азии, Канады и США. В конце раннеюрской эпохи — начале средней юры началась дифференциация герматипных и агерматипных склерактиний.

Юрский этап заметно выделяется среди остальных высокими темпами и неравномерностью эволюционного развития кораллов. Если в ранней юре существовали в основном те же семейства склерактиний, что и в конце триаса, то начиная со средней юры число семейств заметно уменьшается. До аалена—байоса развитие было весьма замедленным, но уже в батском веке количество новых семейств и родов резко возросло. Позднеюрская эпоха ознаменовалась широким распространением разнообразных рифовых сооружений (особенно в оксфордском и кимериджском веках). В самом конце юрского периода (в титонский век) темпы развития вновь несколько замедлились. Число новых семейств, появлявшихся в каждую из эпох юрского периода, колебалось от 23 до 53%.

Г л а в а III

БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОБЗОР КОРАЛЛОВЫХ ФАУН

НЕКОТОРЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ О КРИТЕРИЯХ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ

Среди палеонтологов не существует единого мнения о принципах и методике биогеографического районирования древних морей. Поэтому возникает необходимость, хотя бы в общей форме, проанализировать работы в этой области и установить критерии, которыми следует руководствоваться при районировании коралловых бассейнов мезозоя.

Известно, что основой палеобиогеографического районирования является учет распространения различных групп организмов в пространстве и времени [Макридин и Кац, 1966; Эйнор, 1966 и др.]. Однако каждое палеобиогеографическое подразделение отличается не только фауной, но и своей исторической и тектонической характеристикой, что также должно учитываться [Борисяк, 1934; Эйнор, 1966]. Важнейшая задача палеобиогеографического изучения фаун прошлого — выявление закономерностей их распространения: очагов происхождения и расселения, направлений и скорости миграций, изменений в пространстве и времени. Наряду с палеобиогеографическими исследованиями отдельных, достаточно изученных небольших территорий необходимы обзорные данные о распространении фаун прошлого, в том числе и кораллов мезозоя. Палеобиогеографическое районирование территории Земли в

разные геологические эпохи по кораллам и экологически близким к ним группам организмов призвано помочь решению целого ряда вопросов, среди которых немаловажное значение имеют выяснение палеоклиматических условий и связей коралловых рифов с тектоникой, анализ происхождения глубоководных океанических фаун и др.

Работы такого рода в СССР и за рубежом только начинаются. Для достижения положительных результатов очень важно выработать принципы и методы палеобиогеографического районирования, хотя на этот счет среди исследователей имеются серьезные разногласия.

Некоторые палеонтологи [Макридин, 1965; Макридин, Кац, 1966; и др.] считают фаунистический (ареалогенетический) принцип основным для районирования акваторий прошлых геологических зон. Однако организмы являются неотъемлемой частью ландшафта. Поэтому биogeографическое районирование неразрывно связано с изучением ландшафтов прошлого. Основной единицей ландшафтно-биogeографического районирования является биоценоз, "исторически сложившаяся совокупность животных и растений, образующих систему, совместно использующую определенное пространство обитания (биотоп) в целях питания, роста и размножения" [Рухин, 1962].

Биоценозы группируются по Л.Б. Рухину в биogeографические районы, районы – в провинции, провинции – в области и зоны с учетом фациальной принадлежности каждого из них. Исходя из этого решающим фактором образования биogeографических зон следует считать климат области, провинции, а районы распространения биоценозов обусловливаются различными "барьерами", среди которых важнейшими для рифовых фаун мезозоя были континентальные и островные суши, течения, снос терригенного материала, подводный рельеф, соленость и др. [Краснов, 1968б; Юферев, 1969].

Большой интерес представляет анализ работ зоогеографов. Еще В.Г. Гептнер [1936], давая определение зоогеографии, писал: "Основной задачей зоогеографии является изучение географического распределения животных как в настоящее время, так и в прошлом, изучение факторов и закономерностей, определяющих это распространение, и выяснение путей возникновения и развития современных географических группировок животного мира".

Как видно из этого определения, область, охватываемая зоогеографией, весьма обширна и никак не может замыкаться только на биологических данных. Кроме них, требуются данные физической географии и геологии, тем более что одна из основных задач зоогеографии – изучение истории развития фаун на основании географического распространения животных. В.Г. Гептнер, на наш взгляд, совершенно верно отмечает, что биogeографические исследования, имея самостоятельное значение, вместе с тем теснейшим образом связаны с географическим описанием местности, так как фауна и флора являются неотъемлемыми и весьма активными элементами ландшафта.

Биogeографические исследования можно вести в двух направлениях. Изучая распространение каких-либо таксономических единиц (видов, подвидов или более высоких), исследователи получают данные по географической биологии. Изучение распространения фаун, флор либо отдельных групп организмов на определенной территории уже относится к области биogeографии [Гептнер, 1936].

Подобное разграничение, однако, очень формально. Приемы тех и других исследований по существу почти одинаковы. Изучая состав органического мира, исследователь вольно или невольно сравнивает между собой списки организмов из различных районов, устанавливает их сходство и различие и, наконец, пытается установить причины географического распространения животных и растений. Это основные вопросы биogeографии. Только правильно решив их, можно понять закономерности распространения фаун и флор. Совершенно очевидно, что разрабатывая принципы и критерии районирования, следует учитывать не только сравнение территорий по таксономическому составу, но и выяснить причины распределения организмов.

Распространение каждого вида обусловлено двумя факторами: средствами расселения, которыми он располагает, и препятствиями, которые встречает на своем пути. Оба эти момента должны быть учтены при разработке принципов биогеографического районирования. Попытки уяснить распространение вида, группы видов или целой фауны должны начинаться с экологического анализа. Один из крупнейших зоогеографов – С. Экман [Ekman, 1935] пришел к выводу о том, что "в сущности невозможно строго разграничить зоогеографию и экологию".

По Е.Ф. Гурьяновой [1957, 1959], в основу исследований биогеографа ставится изучение единства акватории и населяющей ее фауны, как взаимосвязанных и обуславливающих друг друга явлений природы, и понимание фауны как категории исторической. На основании работ Л.С. Берга [1930], Д.В. Наливкина [1956] и др. принцип однородности территории (генетической общности всех элементов ландшафта) выдвигается в качестве важнейшего для выделения и ограничения в пространстве любой из категорий районирования, в том числе и ландшафтного.

Г.У. Линдберг [1957] также считал, что объектами исследования в биогеографии должны являться одновременно и на равных правах фауна, флора и территория или акватория (не порознь, а совместно): для конкретных фаун и флор необходимы столь же конкретные условия жизни. Методом установления закономерностей распределения организмов им избран синтез данных, полученных на основании анализа характера распределения видов и анализа качественных и количественных показателей абиотических и биотических факторов среды [Линдберг, 1972].

В.Н. Сукачев [1967] указал на необходимость более широкого комплексного изучения биоты с позиций биогеоценологии. Эта точка зрения получила довольно широкое распространение как в СССР так и за рубежом [Одум, 1968].

Биогеоценоз, по В.Н. Сукачеву [1967] – конкретная совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных и однородно взаимодействующих природных явлений (атмосферы, породы, гидрологических условий, растительности, животного мира, микроорганизмов и почв). В отличие от других природных совокупностей она имеет особую специфику взаимоотношений слагающих ее компонентов, свою структуру и определенный тип обмена веществ и энергии. Это приводит к тому, что каждый биогеоценоз имеет свой баланс световой и тепловой энергии, неорганического и органического вещества, закономерно и ритмически изменяющийся. В то же время биогеоценоз [Сукачев, 1967] "представляет собой диалектическое, внутреннее противоречивое единство, находящееся в постоянном изменении, движении, развитии, выражаемое в целом в особом биогеоценотическом процессе, характер которого специфичен для каждого типа биогеоценозов". Указав на необходимость выделения типов биогеоценозов, В.Н. Сукачев признал, что биогеоценотические классификации еще слабо разработаны.

Итак, биогеографическое районирование современных и древних морей и океанов идет в трех основных направлениях: фаунистическом, типологическом и ландшафтно-географическом. Фаунистический подход предусматривает лишь учет соотношения географических ареалов различных систематических подразделений. В основу типологического подхода кладется соподчинение экологических типов организмов и их рядов, для чего необходимы экологические классификации, в большинстве случаев отсутствующие. Третье направление – ландшафтно-географическое. Принципы его также еще мало разработаны. Развитие биогеографического районирования идет от фаунистического к экологическому, а от них к комплексному эколого-фаунистическому или ландшафтно-географическому.

Для кораллов, приуроченных к специфической группе рифовых фаций, районирование может производиться лишь с непременным учетом других сопутствующих организмов и их группировок. Биоценозы одновозрастных коралловых рифов всегда близки по составу, в каких бы районах мы их ни изучали. Надо только иметь в виду, что различия состава соседних рифовых фаций могут оказаться куда более значительными, чем от однофикальных группировок совершенно иного района.



В ходе данной работы осуществлялось районирование морей мезозоя по коралловым биоценозам. Для этого исследовалось распространение герматипных и агерматипных кораллов и экологически близких к ним групп фауны и флоры: гидроидных,rudистов, строматопороидей, губок, неринеобразных гастропод и водорослей. В результате биогеографического анализа триасовых и юрских коралловых фаун выяснилось, что на отдельных локальных участках акваторий рифовые кораллы развивались в течение нескольких геологических эпох, тогда как в остальных развитие было спорадическим. Такие локальные участки, выявленные в Крыму, на Кавказе, в Румынии, Болгарии, Чехословакии, Австралии и Швейцарии, названы очагами длительного развития. Они разделялись крупными островными поднятиями, служившими барьерами для проникновения фаун в соседние очаги и обусловившими появление большого числа эндемичных форм. Анализ видового и родового состава склерактиний позволил сделать выводы об основных направлениях их миграции в мезозойскую эру [Краснов, 1970б].

Изменения систематического состава склерактиний триасового и юрского периодов в пределах областей, провинций и районов в целом совпадают с аналогичными изменениями в других группах организмов. Области характеризуются преимущественным распространением определенных сочетаний семейств, провинции — видов и некоторых родов, районы отличаются один от другого эндемичными видами и подвидами. Изучение эндемичных фаун, на мой взгляд, приобретает для палеобиогеографического районирования огромное значение. В них отражаются неповторимые сочетания факторов внешней среды — температуры, гидрохимического и гидрологического режима вод, рельефа дна, его освещенности, характера субстрата, поступления терригенных и биогенных частиц и т.д.

ТРИАСОВАЯ ФАУНА

В породах древнее среднего триаса остатки склерактиний еще не обнаружены. Первые из них встречены в низах среднетриасовых отложений Альп, Карпат, Средиземноморья и Дальнего Востока и представлены мелководными формами, обитавшими на возвышенных участках морского дна. Они не образовывали еще сколько-нибудь значительных органогенных построек и как нельзя лучше отвечают представлениям о коралловых "лугах" (покровах). И более поздние ладинские фауны в экологическом отношении существенно не меняются. В СССР они известны в Карпатах, на Памире и в самое последнее время открыты в Приморье.

Самые древние склерактинии описаны по находкам в отложениях среднего триаса ФРГ [Schaueroth, 1855; Eck, 1862, 1879; Laube, 1865; Volz, 1896; Weissermel, 1925], Чехословакии и Венгрии [Kolosvary, 1957–1966]. Среднетриасовый коралловый комплекс Средиземноморской провинции включает значительное число родов: *Pinacophyllum*, *Procyathophora*, *Koilocoenia*, *Montlivaltia*, *Thecosmilia*, *Palaearastraea*, *Elysastraea*, *Margarosmilia*, *Triadophyllum*, *Conophyllia*, *Craspedophyllia*, *Periseries*, *Toechastraea*, *Procyclolites* и др.

Расселение среднетриасовых кораллов происходило из двух значительно удаленных районов земного шара — западной части Тетической и Тихоокеанской областей (Японская провинция). Если учесть, что в Средиземноморской провинции Тетиса в азиатский и ладинский века существовали представители всех трех главных ветвей склерактиний — археоценидной (*Actinastraea*, *Koilocoenia*, *Pinacophyllum*, *Procyathophora*, *Protoheterastraea*), астреидной (*Montlivaltia*, *Thecosmilia*, *Elysastraea* и фунгиидной (*Triadophyllum*, *Conophyllia*, *Margarosmilia*), а на Дальнем Востоке известны лишь виды астреидной ветви (*Montlivaltia*, *Thecosmilia*), то определенно можно наметить два центра происхождения и расселения склерактиний — средиземноморский и дальневосточный. В самом конце палеозоя эти же районы были ареной развития последних ругоз. Район о-ва Тимор, очевидно, был центром расселения плерофиллид, давших начало астреидной ветви склерактиний. Этот вывод можно сделать, если

проследить за миграцией плерофиллид от момента их возникновения до конца первми. Появившись в раннем карбоне в районе Северо-Западной Европы, виды *Plerophyllum* распространились в пермское время чрезвычайно широко. Остаки их обнаружены на Урале, в Закавказье, на Северо-Востоке Сибири, в Иране, Южном Китае, Юго-Восточной Азии, Японии, Индонезии и Австралии. В самом конце перми виды плерофиллид, близкие тиморским и австралийским, отмечаются на Памире и в Закавказье, из чего следует заключение о начале обратной миграции этой группы кораллов с востока на запад. Потомки плерофиллид — астреды в карнийский век триаса также достигают Европы. Остатки их встречаются в Приморском крае, на Памире и Северном Кавказе. Появление среднетриасовых археоценид лишь в Европе, очевидно, связано с происхождением этой ветви склерактиний от какой-то другой группы ругоз (цистифилид или колюминиид), обитавших в тех же местах.

В позднем триасе кораллы распространялись уже более широко и участвовали в создании органогенных построек во многих районах Европы, Азии и Северной Америки, между 60° с.ш. и 10° ю.ш. Карнийский комплекс родов пополнился и обновился по сравнению со среднетриасовым за счет развития *Stylophyllum*, *Oppelismilia*, *Protoheterastraea*, *Casianastraea*, *Procyclolites*, *Asteraomorpha*, *Fungiastraea*, *Toechastraea*. Основные местонахождения карнийских кораллов обнаружены в Южных Альпах [Laube, 1965; Volz, 1896], Венгрии [Papp, 1911; Kolosvary, 1958–1966], на Памире [Мельникова, 1968, 1975], в Приморье [Моисеев, 1947] и Японии [Yabe and Sugiyama, 1933; Eguchi, 1951].

Тетис и Тихоокеанская область в начале позднего триаса продолжали сохранять отличия в преимущественном развитии астред на востоке и археоценид — на западе. Большой привнос терригенного и пирокластического материала в бассейны обусловил незначительное распространение органогенных построек с участием склерактиний. Лишь в отдельных местах были небольшие (5–10 м) сооружения *Thecosmilia*, *Elysastraea*, *Palaeastraea*, *Margarosmilia*, *Toechastraea*, *Koilocoenia* (Альпы, Памир) и их настоящие рифы (Приморский край), в которых, однако, склерактинии по сравнению с водорослями, гидроидными иrudistами играли подчиненную роль.

Следующий век — норийский. В отличие от предыдущего он характеризуется повсеместным развитием рифовых фаций в пределах Тетиса (Альпы, Балканы, Карпаты, Аппенины, Северный Кавказ, Юго-Восточный Памир, Тибет, Каракorum, Индия, Бирма) и Тихоокеанской области (Тимор, Индонезия, Северная Америка). Склерактинии нория описаны во многих монографиях зарубежных исследователей [Stoppani, 1862; Reuss, 1854; Winkler, 1861; Frech, 1890; Kolosvary, 1957; Winassa de Regny, 1915, 1932; Gregory, 1925; Wilkens, 1937; Swith, 1927].

А.С. Моисеев [1944] кратко описал несколько норийских форм Северного Кавказа. Г.К. Мельниковой [1975] детально изучена богатейшая фауна Юго-Восточного Памира. Космополитное распространение получает ряд астред и археоценид: *Stylophyllum*, *Oppelismilia*, *Montlivaltia*, *Thecosmilia*, *Palaeastraea*, *Elysastraea*, *Asteraomorpha*, *Fungiastraea*, *Toechastraea*. В этом принципиальное отличие коралловой фауны норийского века от карнийской.

Существовала небольшая группа эндемичных родов: *Coccophyllum*, *Meandrostylis*, *Margarastraea*, известных только из местонахождений в Европе. Отметим, что первые два рода принадлежат к группе археоценид. Это еще раз подтверждает высказанное ранее предположение об их европейском происхождении.

Регрессия моря в конце триаса значительно ухудшила условия существования склерактиний. Почти повсеместно площадь морских бассейнов сократилась, лишь в Альпах и на Памире обнаружена рэтская коралловая фауна, представленная родами и видами, общими с норийскими.

Начало раннеюрской эпохи по составу семейств мало отличалось от позднего триаса, однако родовой состав кораллов примерно на 70% обновляется. Раннеюрские фауны Западной Европы характеризуются массовым развитием мелких *Isastraea*, *Amphiastraea*, *Heterastraea*, *Montlivaltia*.

В то же время север Европы становится районом распространения первых *Caryophylliidae*, и среди них *Thecocystus*. В Крыму и на Памире раннеюрские *Montlivaltia* происходят из небольших органогенных построек. В Японии [Eguchi, 1934] преобладали немногие *Anabacia*, известные в Европе и эндемичные. Весьма своеобразна фауна Мадагаскара, описанная Ж. Аллуато [Alloiteau, 1958].

Повсеместно в ранней юре исчезли *Pinacophyllidae*, а *Procyclolitidae* во многом утратили значение. Достигли расцвета *Stylophyllidae*. В пределах Тетической области кораллы населяли Европейскую, Памиро-Гималайскую и Мадагаскарскую провинции, в Тихоокеанской области – Японскую и Южно-Американскую.

Поворотной в развитии кораллов оказалась среднеюрская эпоха. Не только в рифовых фациях, но и на участках с терригенной седиментацией резко увеличилось разнообразие родов и семейств в западных районах Тетиса (Англия, Франция, Швейцария). Появились коралловые постройки в Румынии (Трансильвания) и Венгрии, в Северной Африке (Тунис и прилегающие районы Сахары) и в районе Мадагаскара. Исключительно разнообразна среднеюрская фауна Центрального и Юго-Восточного Памира, Гиссарского хребта и Афганистана. В Африкано-Аравийской области склерактинии захватывают новые районы в Кении, Танзании и на Мадагаскаре. В батский век в Африкано-Аравийской области условия, благоприятные для рифообразования, существовали повсеместно.

Кораллы аалена по составу очень близки раннеюрским [Tomes, 1884а, б], но в байосе появляются новые колониальные *Dermosmiliidae* и *Stylinidae*, активные строители органогенных сооружений. *Montlivaltiida* встречались исключительно в песчано-глинистых фациях и, очевидно, с концом ранней – началом средней юры следует связывать экологическую дифференциацию коралловой фауны на типы герматипных и агерматипных форм.

Позднеюрская эпоха справедливо считается одной из самых значительных во всей геологической истории эпох расцвета в развитии коралловых фаун за все время их существования, включая и современную эпоху. В конце юрского периода только в морях, покрывавших южные и восточные районы СССР, существовало около 80 родов, относящихся к 32 семействам из 7 подотрядов склерактиний, тогда как общая численность родов в это время достигала свыше 150. Наиболее северные верхнеюрские рифы находятся в Англии ($54^{\circ}30' \text{ с.ш.}$) и ФРГ (54° с.ш.), а небольшие биогермы и биостромы – в Шотландии (58° с.ш.). Южная граница распространения рифов проходила в районе Мадагаскара (20° ю.ш.).

В области Тетиса в конце юрского периода преобладали семейства *Stylinidae*, *Cyatoporidae*, *Actinastreaeidae*, *Heliastraeidae*, *Dermosmiliidae*, *Latomeandriidae*, *Haplaraeidae*, *Actinacididae*, *Mitrodendronidae*, *Thamnasteriidae*, *Caryophyllidae*, *Clausastreaeidae*, *Poritidae*. Тихоокеанская область отличалась преимущественным распространением *Synastreaeidae*, *Microsolenidae*, *Eucheliidae*, *Placocoeniiidae*. Африкано-Аравийская область была ареной развития *Smilothrochidae*, *Stylophyllidae*, *Faviidae*.

По преобладанию видов и некоторых родов склерактиний, а также экологически связанных с ними иных групп организмов (рудистов, неринеобразных гастропод и др.) устанавливаются биogeографические различия позднеюрских провинций. В Тетической области отчетливы различия фаун Средиземноморской, Среднеевропейской, Гиссаро-Гималайской, Северо-Американской и Венесуэло-Колумбийской провинций. В Тихоокеанской области выделяются Сахалино-Японская, а в Африкано-Аравийской области – Эфиопско-Сомалийская провинция. В конце оксфорда – раннем кимеридже для Среднеевропейской провинции были характерны *Etallonia*, *Actinarea*, *Latiastrea*,

Mitrodendron, *Fungiastrea*, *Placophyllia*, *Aplophyllia*, *Goniocora* и *Pseudocoenia*. В то же время для Средиземноморской провинции типичен был иной родовой состав: *Episamilia*, *Montlivaltia*, *Dermoseris*, *Psammogyra*, *Meandroria*, *Stylinia*, *Thamnasteria*, *Ovalastraea*.

По комплексам эндемичных видов и подвидов внутри провинции намечаются биогеографические районы. В наиболее изученной Средиземноморской провинции на территории СССР позднеюрские склерактинии развивались в Карпатском, Крымском, Северо-Кавказском, Грузинском, Абхазском, Азербайджанском, Гиссарском и Памирском районах. В Среднеевропейской провинции выделяются Польский, Припятский и Днепрово-Донецкий, а в Сахалино-Японской провинции – Сахалинский и Японский районы.

Менее разнообразны склерактинии оксфорда–кимериджа Свентокшисских гор Польши, представленные большим количеством *Cyathophora*, *Stylinia*, *Heliocoenia* и *Fungiastrea*. Эта фауна изучена Э. Роневич [Roniewicz, 1966]. По составу она близка одновозрастной фауне Парижского бассейна [Beauvais, 1962], но уступает ей по количеству родов и видов.

Склерактинии Днепровско-Донецкой юры представлены еще более обедненным, хотя и близким к польскому комплексом родов и видов, в котором главную роль играли *Stylinia*, *Stylosmilia*, *Calamophyllia*, *Cladophyllia*, *Cyathophora*, *Isastraea*, *Thamnastraea* [Кузьмичева и Макридин, 1962].

В Японии позднеюрские склерактинии, остатки которых найдены в вулканогенно-осадочных отложениях Хоккайдо, Хонсю и Кюсю, по родовому составу не отличаются от европейских фаун, но представлены почти исключительно местными видами [Eguchi, 1951]. На Сахалине в отложениях кремнисто-вулканогенной набильской серии также обнаружены остатки склерактиний, близких к коралловой фауне Японии [Савицкий, Краснов, 1970].

В районе Каракорума (Индия) комплекс склерактиний, по данным Н. Сестини [Sestini, 1965], представлен *Macgeopsis*, *Isastraea*, *Thecosmilia*, *Thamnoseria*, *Dermosmilia*.

Крупные рифовые сооружения появились в Эфиопии [Wells, 1943]. Среди основных строителей рифов – *Actinastrea*, *Isastrocoenia*, *Microphyllia*, *Thamnasteria*, *Stylinia*, *Amphiastraea*, *Thecosmilia*, *Calamophyllia*, *Latomeandra*.

На заключительных фазах киммерийского тектонического этапа отмирает большинство коралловых рифов (в титоне и в начале раннемеловой эпохи). Все же в титоне вспышка рифообразования, значительно уступающая по своим масштабам оксфорд–кимериджской, зафиксирована в ряде районов Средиземноморской провинции (Карпаты, Крым, Кавказ).

МЕЛОВАЯ ФАУНА

Кораллы валанжина и готерива, хотя и были довольно разнообразными, но развивались главным образом в эпиконтинентальных бассейнах при интенсивном сносе терригенного материала с горных сооружений. По распространению и составу фауны валанжина–готерива отличаются от позднеюрских. В Средиземноморской провинции Тетиса появляется целый ряд семейств: *Echinoporidae*, *Dendrogyriidae*, *Cyclophyllopsidae*, *Agaricidae*, *Funginelliidae*, *Cunnolitidae* и др., свидетельствующих о начале нового этапа в развитии склерактиний. В Крыму, на Кавказе, в Африкано-Аравийской и Тихоокеанской областях в барреме–апте появились новые семейства мелководных рифостроящих и агерматипных форм: *Placosmiliidae*, *Siderastraeidae*, *Micrabaciidae*. Тогда же закончили свое развитие *Amphiastraeidae* и *Thecocystiidae*.

Альб–сеноман – время почти полного исчезновения склерактиний во многих областях и провинциях. Это было обусловлено сильными предальбскими тектоническими движениями в разных районах Земли, возникновением некомпенсированных прогибов

и адаптивной радиацией агерматипной группы кораллов в абиссальные зоны Мирового океана [Рейман, 1965].

Рассмотренные данные о расселении мезозойских коралловых фаун дают основание говорить об очаговом развитии этой группы донных беспозвоночных. Наиболее древние очаги в среднем триасе были в районах Западной Европы и Индонезийского архипелага. В течение всего мезозоя Западно-Альпийский очаг Тетиса был центром распространения герматипных склерактиний и экологически связанных с ними рудистов и неринеобразных гастропод и т.д. Подтверждается вывод В.Ф. Пчелинцева [1959] о миграции "кораллогенных" фаун Тетиса с запада на восток. В Крым и на Кавказ они проникали преимущественно через Восточно-Альпийский, Моравско-Карпатский и Добруджский очаги, тогда как в Донбасс – через Моравский, Польский и Припятский очаги. Возможно, как отметил В.Ф. Пчелинцев [1966], миграция донных организмов в пределах Тетиса шла в целом по двум направлениям – вдоль северных и вдоль южных берегов этого древнего океана. Определенное значение, очевидно, имела и миграция из Тихоокеанской области в Тетис, однако конкретных данных на этот счет пока нет.

Применяя актуалистический метод, можно полагать, что огромное большинство рифовых кораллов мезозоя обитало в тропиках и субтропиках, при более или менее нормальной солености, в условиях жаркого климата. Это в какой-то мере подтверждается анализами палеотемператур по отношению Ca/Mg и содержанию Sr в их скелетном веществе. Для крымских *Montlivaltia* и *Pseudomonotura*, остатки которых обнаружены в верхнеюрских отложениях, средние температуры роста составляют соответственно 22,6 и 22,5°С (определения Л.Е. Козловой по шкале Т.С. Берлин). Если, как и Н.М. Стражов [1962], допускать, что климатическая зональность и распределение арктических, boreальных и тропических областей в юрском периоде приобрели то широтное положение, которое они занимают в современную эпоху, тогда, применяя все тот же принцип актуализма к распространению рифовых кораллов, следует вывод, что тропики и субтропики охватывали по широте колоссальную территорию – от Калифорнии до Южных Анд в Америке, от Гренландии до Мадагаскара в Европе и Африке и от Сахалина до Новой Зеландии в Тихоокеанской области. Тогда выходит, что никакой зональности в юре по существу не было. Но это был бы неправильный вывод.

Напрашивается и вариант со смещением магнитных полюсов. Но, по палеомагнитным данным, северный полюс в триасе и юре располагался в районе Японского моря, как раз в зоне распространения крупнейших мезозойских рифов Дальнего Востока. Возможно, выход из этого положения состоял бы в привлечении идей мобилизма, но эти идеи далеко не безупречны в своих исходных постулатах.

Распространение рифогенных построек триаса и юры совершенно ясно, однако, показывает сдвиг климатических поясов против современного в северном направлении. Это явление мы не можем трактовать вне связи с изменением положения экватора, и соответственно положения оси вращения нашей планеты. Как показали исследования Л.Б. Рухина [1962], климатические зоны Евразии позднего палеозоя до раннего и среднего мезозоя имели четко выраженное северо-западное направление. Лишь в конце раннемеловой эпохи они становятся субширотными, но и тогда экваториальная плоскость проходила значительно севернее. Об этом говорят и данные о распространении раннемеловых герматипных кораллов до 55° с.ш.

Г л а в а IV

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ТРИАСОВЫХ И ЮРСКИХ РИФОВЫХ КОРАЛЛОВ НА ТЕРРИТОРИИ СССР

Большинство триасовых и юрских склерактиний — рифостроящие и рифолюбивые организмы. Ими созданы грандиозные рифовые сооружения, широко распространенные на территории СССР. Вершины Сихотэ-Алиня, Памира, Кавказа и Крыма сложены скелетными постройками склерактиний (рис. 2).

Эволюция органогенных (в том числе коралловых) построек, закономерная смена их во времени и пространстве, представляет большой интерес. Однако детальных исследований на эту тему до настоящего времени не было. Остаются недостаточно выясненными изменения абиотических и биотических условий жизни на рифовых биотопах, адаптации населяющих их организмов, закономерности экологической дифференциации кораллов на герматипные и агерматипные.

Рассмотрим в сравнительно-историческом аспекте распространение триасовых и юрских фаун и условия их развития на территории СССР. Обособленные моменты развития кораллов в отдельных районах следует представить в виде общей картины, ибо сравнительное изучение последовательных фаун, как отмечал еще А.А. Борисяк [1934], показывает эволюцию животного мира с большей наглядностью, быть может, даже с большей убедительностью, чем детально построенные филогенетические линии различных групп. Процесс развития предстанет при этом постепенным и непрерывным, хотя и неравномерно развивающимся в отдельные эпохи. С другой стороны, при таком подходе очень важно изучение местных фаун, где уже не наблюдается непрерывности процесса, но выступает особенно отчетливо зависимость от внешних условий.

ТРИАСОВЫЙ ПЕРИОД

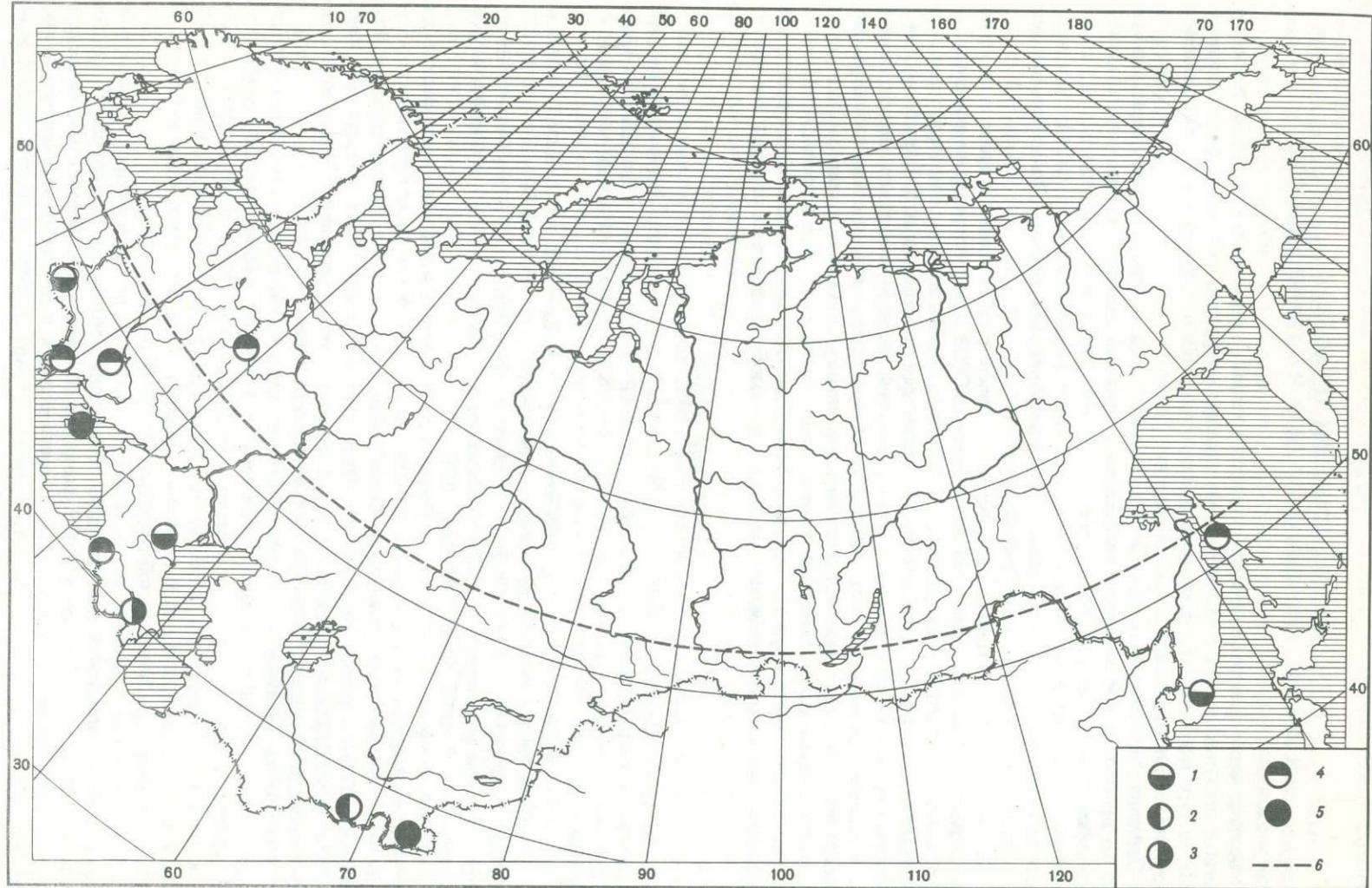
Ладинский (Восточные Карпаты) и ладинско-карнийский (Юго-Восточный Памир) комплексы склерактиний — древнейшие в СССР. В карнийском и норийском веках коралловые фауны известны уже более широко на Северном Кавказе, Памире и на Дальнем Востоке.

Восточные Карпаты. Одиночные трохоидные или почти цилиндрические кораллы из рода *Procycolites* в конце ладинского века обитали совместно с криноидиями и фораминиферами в самых верхних частях сублиторали и, вероятно, в осушной зоне при интенсивном оолитообразовании в районах Раховского массива и Чивчинских гор [Славин, 1963; Ефимова, 1965].

Юго-Восточный Памир. Ладинско-карнийский комплекс приурочен к небольшим кораллово-водорослевым биогермам, росшим в условиях вулканогенно-терригенной седиментации (бассейн р. Катта-Марджанай): *Thecosmilia*, *Procycolites*, *Elysastraea*, *Triadophyllum*, *Mitrodendron* и др. [Рейман, 1962, 1964; Мельникова, 1967, 1975]. В карнийское время продолжали существование представители родов, известные из среднего триаса. Достигают расцвета *Coprophyllidae*.

Гидроидные полипы — *Sphaeractinia*, *Spongimorpha*,rudисты — *Neomegalodon*, водоросли — *Corallinacea* также относятся к основным рифостроящим организмам. В межрифовых лагунах, реже в самих постройках существовали двустворки — *Holobria*, *Monotis*, *Astarte* и др. В целом это сообщество с участием склерактиний в норийский век распространялось чрезвычайно широко — от Западных Альп в Европе до Дальнего Востока и Центральной Америки (Техас, Перу, Мексика).

К концу нория — началу рэта наступает повсеместная регрессия морских бассейнов: сокращается занимаемая ими площадь, происходит обмеление и частичная изоляция, что приводит к ухудшению условий развития склерактиний. Рэтский век характеризуется смешанным норийско-рэтским комплексом, в котором не отмечено появление каких-либо новых родов. На Юго-Востоке Памира рифообразование практически



прекращается. При непостоянном, часто меняющемся режиме бассейна здесь в рэтское время (и то только в его начале) смогли образоваться небольшие биогермы и биостромы высотой 4–7 м, сложенные скелетными частями *Stylophyllopsis*, *Stylophyllum*, *Fungiastrea*, *Asteraomorpha*, *Thecosmilia*, *Margarosmilia* с участием брахиопод и пелепипод. По сравнению с норийскими рифостроителями размеры рэтских форм незначительны — высота колониальных и одиночных кораллов из органогенных построек не превышает, как правило, 5–10 см, изредка достигает 20 см. Мергелистые прослои рэтских известняков изобилуют разрозненными остатками тех же (что и в постройках) видов и родов. Видовой и родовой состав склерактиний здесь обеднен, но отдельные виды поражают обилием особей.

Полоса триасовых органогенных построек и рифовых фаций с остатками склерактиний на Юго-Восточном Памире простирается с северо-запада на юго-восток от бассейна реки Ак-Су, через долины Карагулдын-Дала, среднее течение реки Истык, перевалы Бейк, Шинды и далее через границу СССР уходит в Каракорум. В тектоническом отношении коралловые рифы триаса приурочены к Центральной подзоне, описанной В.И. Дроновым и Э.Я. Левеном [1961]. В.М. Рейман [1962] отметил, что полоса рифов триаса совпадает также с зоной Чакобайского разлома. Вертикальные движения земной коры по этому разлому и обусловили, по В.М. Рейману, в соответствии с классической теорией, разработанной Ч. Дарвином, формирование рифовых сооружений на опускающихся блоках в течение длительного промежутка времени. Это согласуется с целым рядом фактов. Прежде всего нужно отметить, что и в юрском периоде к указанной тектонической зоне была приурочена полоса мощных рифов. Реальность разлома подтверждается наличием в его полосе рудопроявлений, горячих источников, вулканических и интенсивно дислоцированных осадочных пород. Таким образом, Чакобайский разлом — длительно развивающееся нарушение земной коры глубокого заложения. Аналогичные случаи приуроченности к разломам коралловых построек известны нам по районам Урала, Крыма, Кавказа и Дальнего Востока.

Северный Кавказ. В норийский век зона Передового хребта представляла собой мелководную часть морского бассейна, дно которого населяли колониальные кораллы,rudисты, брахиоподы, морские ежи, гидроидные полипы, губки, водоросли. Их жизнедеятельность привела к образованию рифовых массивов в бассейне р. Лабы и в ряде других районов, которые, к сожалению, остаются мало исследованными как в отношении литологии, так и палеонтологически.

К кораллам, активно создававшим органогенные постройки, относятся описанные А.С. Моисеевым [1944] *Thecosmilia*: *T. charliana* Frech и *T. labaeensis* Moiss, кораллы которых связаны в мощные кустистые колонии. Дисковидные и корковидные стелиющиеся колонии *Thamnasteria* пассивно способствовали росту рифов, но сами не могли образовать вертикальных каркасов, необходимых для создания органогенных построек.

Мощность рифов по р. Лабе достигает 200 м, состав склерактиний при этом от основания до кровли не меняется, что говорит о большой скорости их роста. Кроме кораллов, в роли рифостроителей здесь выступают багряные водоросли *Parachaetetes*, встречающиеся в виде крупных желваков до 8 × 11 см.

Сихотэ-Алинь. Коралловые фауны позднего триаса приурочены исключительно к органогенным постройкам. Активные рифостроители конца карнийского века — *Thecosmilia*, *Isastraea*, *Margarastraea*, *Stylophyllum*;rudисты — *Neomegalodon*; водоросли, строматопориды и др.

Рифовые постройки контролируются разломами; главный из них — Прибрежный структурный шов, разделяющий Сихотэ-Алинь. Чередование органогенных известня-

Rис. 2. Основные очаги развития мезозойских коралловых фаун на территории СССР

1 — триас, поздняя юра; 2 — триас, ранняя и поздняя юра; 3 — средняя и поздняя юра; 4 — поздняя юра; 5 — ранняя и поздняя юра; 6 — северная граница распространения герматипных форм

ков с лавами диабазов и диабазовых порфиритов говорит об очень сложных условиях жизнедеятельности кораллов. Наиболее близкие океанические фации такого типа (сопряженность коралловых рифов и продуктов вулканических извержений) ныне характеризуют бассейны островодужного типа в Тихом океане. К такому выводу ранее пришел А.И. Жамойда [1972], изучая радиолярии триаса из кремнистых толщ, вмещающих коралловые постройки Южного Приморья. Эти бассейны были достаточно глубоководными, но глубокие места соседствовали в них с мелкими (отмели, банки, рифы), что и создавало большое разнообразие экологических ниш.

ЮРСКИЙ ПЕРИОД

Раннеюрская эпоха на территории СССР характеризуется почти полным прекращением жизнедеятельности кораллов. Лишь в Крыму и на Памире мелкие одиночные *Montlivaltia* и *Anabacia* изредка встречались в водорослевых постройках.

Кораллы аалена по составу близки раннеюрским, но уже в байосе *Dermosmiliidae* и *Stylinidae* начинают активно участвовать в создании органогенных построек. В то же время некоторые *Montlivaltiidae* встречались хотя и на мелководье, но вне органогенных построек. Поэтому с концом ранней – началом средней юры связывается экологическая дифференциация склерактиний на мелководных, главным образом рифостроящих и рифолюбивых, с одной стороны, и проникающих по мере приближения к современности во все более глубокие части морей и океанов – с другой.

Юго-Восточный и Центральный Памир. В аалене – байосе глинистое дно в пределах Минхаджирской подзоны Южного Памира [по Дронову и Андреевой, 1968] населяли многочисленные мелкие *Montlivaltia* с окружной нижней поверхностью, без каких-либо следов прикрепления, свободно лежавшие на грунте. В районе массива Минхаджир и перевала Куртеке в байосе возникают мелкие биогермы и биостромы, сложенные представителями родов *Calamophyllia* и *Cladophyllia*. В конце байоса в состав рифостроящих склерактиний входят и *Adelocoenia* (бассейн р. Ак-Джилги).

Богатейший комплекс герматипных кораллов батского века язгулем-акбайтальской подзоны Центрального Памира происходит из бассейна р. Кокуйбель. В разрезе верхнего бата – нижнего келловея мощность около 120 м прослеживается 5 горизонтов коралловых известняков с прекрасно сохранившимися в положении роста колониями и одиночными склерактиниями. Мощность построек (биогермов и биостромов) измеряется несколькими метрами, а по простирианию они прослеживаются на десятки метров.

Активные рифостроящие кораллы батского века относятся к родам *Cladophyllia*, *Thecosmilia*, *Calamophyllia* (крупные ветвистые колонии). К числу пассивных рифостроителей отнесены *Adelocoenia*, *Microphyllia*, *Styliina*, *Stephanastraea*, *Macgeopsis*, *Ovalastraea*, *Keriophyllia*, *Isastreaea*, *Edwardsomeandra*, *Confusastraea*, *Laliphyllia*, *Thamnasteria* (массивные полипники); к рифолюбивым формам – одиночные *Thecoscyathus* и мелкие, редко встречающиеся колонии *Placophora*.

Совместно с кораллами дно батского моря язгулем – акбайтальской подзоны Центрального Памира населяли многочисленные двустворчатые и брюхоногие моллюски, более редкие брахиоподы, гидроидные полипы, водоросли. Частое чередование коралловых известняков с почти лишенными остатков фауны мергелями указывает на весьма значительный снос в бассейн терригенного материала, в условиях которого склерактинии не могли создать мощных органогенных построек, а существовали в фациях коралловых покровов, ранее установленных в крымской юре [Краснов, 1963].

Характерная особенность батского комплекса коралловых фаун Памира – большое количество обрастателей, к которым отнесены стелющиеся формы *Thamnasteria*, *Adelocoenia*, *Isastreaea*, и полное отсутствие одиночных *Montlivaltiidae*, биотопы которых располагались, вероятно, глубже.

Тянь-Шань. Кугитанг, горы Мечетли и другие юго-западные отроги Гиссарского хребта в конце батского века – начале келловея были районами распространения пес-

чано-глинистых фаций с многочисленными дисковидными кораллами *Montlivaltia*, свободно лежавшими на грунте. Совместно с ними существовали зарывающиеся моллюски *Leda*, *Nucula* и другие, характерные для достаточно низких горизонтов сублиторали [Репман, Чепикова, 1968]. Другая группа представителей рода *Montlivaltia* обитала в более верхних зонах морского дна. У этих форм всегда видны рубцы прикрепления, форма кораллитов и чашек очень разнообразная.

В прибрежной зоне келловейского бассейна, в районе Кугитанг-Тау возникли губковые биогермы с массивными колониями *Adelocoenia*, *Haplaraea*; в оксфорде комплекс склерактиний становится более разнообразным и представлен родами *Calamophyllia*, *Thecosmilia* (ветвистые колонии), *Complexastraea*, *Styliina* (массивные полипняки), *Microsolena*, *Actinastrea* (стелющиеся обрастающие колонии). Одиночные *Montlivaltia* иногда встречаются в оксфордских биогермах, но наиболее обычны они в межбиогермных оолитовых осадках.

Конец юрского периода характеризуется широким распространением герматипных кораллов и созданных ими (или с их участием) разнообразных органогенных построек в Крыму, на Кавказе в Днепрово-Донецкой впадине, Карпатах, Молдавии, на Дальнем Востоке. Агерматипные склерактинии проникли в бореальное море Русской платформы, достигнув южных районов Московской синеклизы.

По дмосковье. Литораль и верхнюю сублитораль (район ж.-д. ст. Щелково) в келловее населяли довольно многочисленные ширококонические, с вогнутой верхней поверхностью и уплощенно-дисковидные колонии *Thamnasteria*. Они свободно лежали на песчано-глинистом грунте, удерживаясь от погружения в него всей нижней поверхностью. Несколько ближе к береговой линии, вероятно, находились конические формы, прикреплявшиеся на дне к каким-нибудь предметам (гальке, раковинам, уплотненным участкам грунта и т.д.). Вогнутая в центральной части верхняя поверхность полипняков предохраняла их от гибели при отливах в результате полного обсыхания. Выпуклая дисковидная поверхность была удобной для обитателей сублиторали, так как на ней меньше задерживались оседающие частицы песка и ила.

В более глубоких частях моря (район ж.-д. ст. Гжель) на глинистом дне, лишенном оолитов (последние присущи лишь литорали и верхним частям сублиторали), склерактинии представлены лишь очень мелкими одиночными кораллами рода *Stephanostomilia*. Интересная их особенность выявлена недавно С.В. Рожновым (устное сообщение). У многих форм этого рода, обитающих в Подмосковье, эпитека многослойная, неравномерная по толщине и нарастала в онтогенезе по спирали. Каково ее происхождение?

При значительном привносе терригенного глинистого материала свешивавшаяся наружу краевая зона мягкого тела полипов вынуждена была менять свое положение и перемещалась в одном направлении (возможно, следуя за токами вод, наиболее богатых пищей). Следствием этих перемещений и явилось появление спирально завернутой эпитеки – продукта секреторной деятельности основания краевой зоны.

Крым. В конце батского века и в келловее территория Горного Крыма была областью повсеместного распространения глинистых фаций с аммонитами, но на склонах зарождавшихся подводных возвышенностей Судакско-Карадагской складчатой системы расселились многочисленные по количеству особей и очень бедные по составу видов *Montlivaltia*. Живя в условиях интенсивного сноса в бассейн терригенного материала, эти одиночные кораллы в поисках пищи, предохраняясь от занесения осадками, постоянно изменяли положение орального диска и краевой зоны. Такие неблагоприятные условия жизни вызвали массовое появление среди келловейских монтливалтийд Крыма форм с рогообразными, Т- и Г-образными, даже подковообразными кораллитами, у которых чашка и рубец прикрепления находились почти на одном уровне. Мелководные прибрежия вслед за монтливалтийдами быстро заняли дисковидные колонии *Thamnasteria* и *Isastraea*, вместе с морскими ежами, криноидеями и разнообразными моллюсками.

В конце келловея – начале оксфорда появились первые коралловые рифы вокруг островных поднятий, образованные ветвистыми колониальными кораллами *Calamophyl-*

lia, *Thecosmilia*, *Stylosmilia*, а также строматопороидеями, гидроидными, водорослями. В позднем оксфорде рифы распространялись в Южном Крыму уже более широко. Для межрифовых лагун того времени были типичны *Epismilia*, *Montlivaltia*, *Isastraea*, *Meandraria*, *Thamnasteria*, *Ovalastraea*.

Ранний кимеридж на территории Горного Крыма – время наибольшего развития водорослево-коралловых рифов, которые продолжали рост, наращивая предшествующие постройки, и в то же время появлялись в новых местах. Одновременно происходила миграция органогенных построек в северном направлении по мере роста на юге системы кордильер. Рифы кимериджа с участием склерактиний *Ovalastraea*, *Styliina*, *Latomeandra*, *Dermoseris*, *Actinastraea*, *Calamophyllia*, *Pleurosmilia*, *Isastraea*, *Diplocoenia*,rudistov и неринеобразных гастропод известны от мыса Айя на западе до Караби-яйлы на востоке. Напрашивается вывод о существовании в раннем кимеридже генетически единой полосы рифовых фаций барьерного типа, вытянутой на большое расстояние и, по-видимому, сливавшейся назападе с рифами Преддубруджского прогиба, а на востоке – с рифами зоны Скалистого хребта и сопредельных районов Северного Кавказа.

Проявления андийской фазы складчатости в конце кимериджа прервали развитие склерактиний на территории Крыма, но в начале титонского века они вновь появились в зонах прибрежий вокруг антиклинальных поднятий. Немногочисленный видовой и родовой состав кораллов раннего титона был обусловлен значительным сносом в бассейн терригенного материала с близлежащих островов. Остатки склерактиний раннего титона – *Comophyllia*, *Ovalastraea*, *Dermosmilia* – не образуют ни настоящих рифов, ни покровов, а встречаются лишь в небольших линзовидных постройках и в виде разрозненных скоплений в терригенной толще.

В среднем титоне обстановка вновь стала более благоприятной для развития рифостоящих склерактиний,rudistov, водорослей, создавших крупные рифовые массивы Балаклавы, Байдарской долины, Чатырдага, Агармыш. Кораллы представлены большим комплексом новых видов, относящихся к родам *Pseudopistophyllum*, *Vallimandra*, *Placogrypha* и некоторыми другими [Краснов, 1967].

Предпозднетитонская складчатость привела к подъему рифовых массивов над уровнем моря, а в узком и крайне мелководном морском проливе между платформенной сущей Равнинного Крыма и киммерийскими поднятиями горной части существовали разнообразные массивные, полусферические истелиющиеся колониальные полипники и одиночные полипы: *Pleurosmilia*, *Styliina*, *Latiphyllia*, *Amphiastraea*, *Thamnasteria*, *Microsolena*, *Dermosmilia*, *Diplocoenia*, *Brachyseris*, *Actinaraea*, *Actinastraea*, *Cyathophora* (фауна коралловых "лугов").

Донецкий бассейн. Оксфордский комплекс герматипных склерактиний Донбасса детально исследован Е.И. Кузьмичевой и В.П. Макридиным [1962]. Это – типичный пример платформенных коралловых фаун. Лучшие выходы слоев, к которым приурочены коралловые постройки, известны в окрестностях г. Изюма, где среди переслаивающихся органогенно-обломочных, глинистых, местами оолитовых известняков и мергелей встречаются глыбообразные неслоистые биогермы и биостромы высотой от 1,5 до 6,5 м и шириной от 1,5 до 3–4 м. Основными строителями органогенных построек являлись кораллы и синезеленые водоросли. Из колониальных склерактиний рифостоящими были колонии *Thecosmilia*, *Stylosmilia*, *Cyathophora*, рифолюбами – *Styliina*, *Isastraea* и др. (рис. 3).

Биогермы, развитые в окрестностях сел Протопоповки, Каменки и на горе Кременец у г. Изюма, почти сплошь состоят из небольших, высотой в 2–3 см, дисковидно-уплощенных и корковидных полипников *Thamnasteria*, *Microsolena* с характерными холмообразными выростами верхней (чашечной) поверхности.

В позднеоксфордском море донецкого архипелага возникли условия, благоприятные для образования коралловых рифов: небольшие глубины дна, сложенного мелкозернистым песчаным либо известково-оолитовым материалом, подвижная, нормально-соленая теплая вода с небольшим содержанием взвешенных глинистых частиц. Особенность значительного развития водорослево-коралловые постройки достигли в области

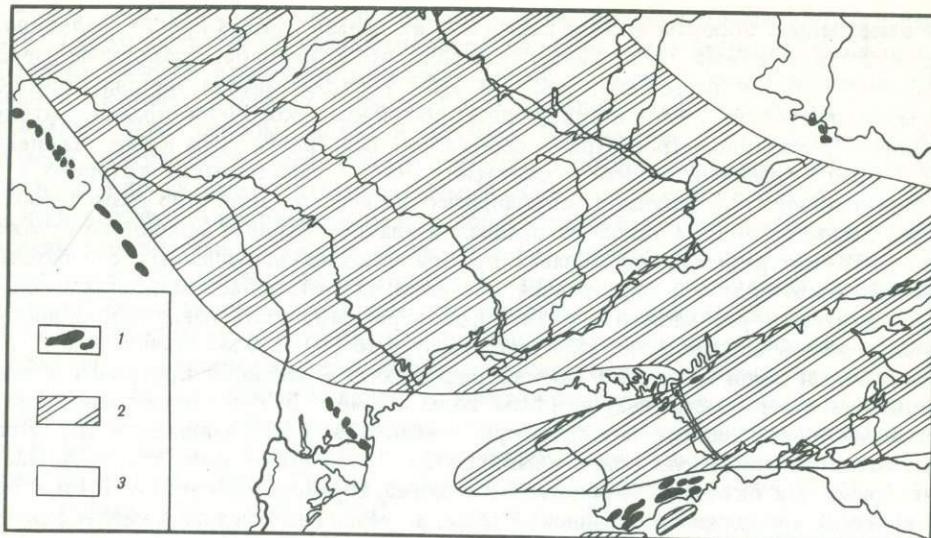


Рис. 3. Схема распространения позднеюрских построек с участием кораллов на территории Украины и Молдавии

1 – районы развития построек, 2 – суши, 3 – моря

Средней антиклинали, представлявшей в то время поднятие в рельефе дна моря, протянувшееся в субширотном направлении на расстояние около 65 км. Биогермы, встречающиеся на крыльях Дружковско-Константиновской и Мечебиловской брахиантклиналей, отличаются значительно меньшими размерами.

Однообразие родового и видового состава рассматриваемых рифостроителей, небольшая площадь распространения и малые размеры большинства рифов по сравнению с развитыми в юрских и меловых отложениях Крыма, Кавказа и других районов Тетиической области свидетельствуют о том, что экологические условия позднеоксфордского моря донецкого архипелага не были оптимальными для роста колониальных кораллов. Донецкое море, занимая в Тетисе краевое положение, несомненно, испытывало влияние разнообразных, в том числе и холодных, течений, проникавших сюда из соседних морей центральной части Русской платформы, что и отразилось на составе и облике рифовых фаун. Исчезновение рифовых фаций на рубеже раннего и позднего изюмских времен Е.И. Кузьмичева и В.П. Макридин [1962] связывают с регрессией моря, его общим обмелением и увеличением приноса илистого материала. В позднеизюмское время колониальные склерактинии продолжали существовать лишь на весьма ограниченном участке песчано-оолитового, местами слабоглинистого дна в удаленном от берега районе (Протопоповка), уже не в биогермах и биостромах, а в виде разрозненных полипняков.

В начале кимериджа стеногалинные организмы в донецком море (кораллы, аммониты, якорные брахиоподы и др.) полностью исчезли, уступив место эндемичным фаунам неринеообразных гастропод и остракод. Н.Е. Канский, В.П. Макридин, Б.П. Стерлин [1956] причину такой резкой смены фаун усмотрели не только в изменении режима накопления осадков, но и в повышении солености бассейна, о чем свидетельствует появление в отложениях гипса.

Восточные Карпаты. Юрскими коралловыми известняками сложена в значительной мере северная полоса зоны Утесов, простирающаяся с востока на запад от Мармарошского кристаллического массива до долины р. Боржавы [Краснов, 1965в]. Эти известняки – рифовые образования; значение организмов, не образующих рифы (устрицы,rudисты), в структуре былых сообществ сравнительно невелико. Хотя известняковые скалы, сложенные скелетами кораллов, разъединены и чужды по сос-

таву вмещающим породам мела и палеогена, их нельзя считать просто свалившимися невесть откуда глыбами. Не вызывает сомнений, что в прошлом коралловые известняки принадлежали к барьерному рифу. В этом убеждает анализ состава коралловой фауны, расположение утесов в виде полосы общекарпатского простирания, вытянутой на многие сотни километров. При формировании барьерного рифа Карпат важнейшую роль сыграл глубинный разлом [Гофштейн, 1964], существование которого в зоне Утесов установлено по результатам геофизических исследований и по размещению эпицентров землетрясений, а также на основании анализа фаций и мощностей отложений мезозоя. Разлом разделял две области противоположно направленных колебательных движений, и крупный риф образовался, очевидно, на краю области длительного опускания, хотя и был расположен вблизи кордильеры. Мощность известняков достигает первых десятков метров, реже утесы поднимаются до 120–150 м от основания.

Наиболее древний комплекс юрских рифовых склерактиний приурочен к северо-западным и северо-восточным склонам горы Чивчин. В туфогенных известняках с обломками вулканических пород сотрудниками МГУ В.И. Славиным и М.Г. Ломизе обнаружены представители родов *Calamophyllia*, *Thecosmilia*, *Montlivaltia*, *Actinaraea*, характерные для оксфорда – раннего кимериджа. В районе Каменного Потока, расположенного на продолжении чивчинской зоны, встречен аналогичный комплекс склерактиний. К кимериджу отнесены также красные известняки, обнажающиеся на южном склоне горы Довгоруня, в которых обнаружены остатки *Diplocoenia pentamerica* совместно с перисфинктидами, не встречающимися выше нижнего кимериджа.

Кимеридж-титонский комплекс склерактиний происходит из утесов, обнажающихся в долине р. Теребли, севернее с. Драгово, по ручьям Каменскому, Тисниковатому в месте впадения последнего в реку Лужанку у с. Широкий Луг. Из серых и темно-серых мелкокристаллических известняков этих утесов происходят: *Thecosmilia*, *Calamophyllia*, *Myriophyllia*, *Actinaraea*, *Ovalastraea*, *Cyathophora*, *Styliina*.

Титонский возраст имеют рифовые утесы ручья Каменского (приток реки Большая Уголька в бассейне Теребли), сложенные серыми массивными и брекчиевидными, мелко- и скрытокристаллическими известняками. В этих известняках обнаружены *Myriophyllia*, *Styliina* совместно с гидроидными *Sphaeractinia diceratina* и хететоидными *Pseudomonotrypa* [Славин, 1963].

М о л д а в и я. Водорослево-коралловые рифы оксфорда-кимериджа установлены бурением на юге Молдавской ССР в пределах Преддобруджского грабена.

Погребенные рифы протягиваются полосой северо-западного простирания от г. Фэлчиу в Румынии через Бырлад-Чадыр-Лунгу и оз. Сасык. Северная граница полосы юрских рифов проходит в Молдавской ССР вдоль линии Леово–Комрат и несколько отклоняется к югу у г. Белгород-Днестровского, уже на территории Украины. В районе оз. Китай скважины, вскрывшие рифовые известняки, находятся вблизи шоссе Одесса–Болград. Скважина № 363 у с. Деневиц (в 120 км юго-западнее г. Кишинева) вскрыла тот же рифовый разрез, что и у оз. Китай. Погребенные рифы отчетливо фиксируются геофизическими методами в виде локальных аномалий. Максимальная мощность рифовых образований составляет около 100 м для оксфорда и 130–150 м для кимериджа.

Оксфордский комплекс рифовых кораллов включает представителей *Calamophyllia*, *Michosolena*, *Dermoseris*, *Epismilia*, *Cladophyllia*; в кимеридже состав кораллов изменяется и представлен видами *Comophyllia*, *Actinaraea*, *Enallhelia*, *Ovalastraea*, *Cyathophora* [Краснов, 1965].

Общий габитус известняков и фаунистические находки свидетельствуют об их образовании на дне неглубокого моря. В отдельные периоды оно было настолько мелким, что в нем за счет разрушения прибоем органогенных построек образовывались брекчиевидные известняки, известняковые конгломераты, переполненные обломками толстоственных окатанных раковин и желвакообразными колониями склерактиний.

По изометрической форме юрские массивы Южной Молдавии, представленные известняками, должны быть отнесены к островным или "столовым" рифам, формирующими ныне лишь в открытом море, вдали от суши.

Оксфордский преддобруджский бассейн был нормально соленым морем с фауной, имевшей ярко выраженный средиземноморский облик. Этот бассейн являлся одним из связующих звеньев Крымско-Кавказских морей с морями, покрывавшими районы Западной Украины, Карпат и Польши. Связь с альпийскими бассейнами Тетиса осуществлялась через районы Балкан и Динарид. Присутствие в отложениях оксфорда Молдавии склерактиний, общих с морями Днепрово-Донецкой впадины, *Cladophyllia gamea* Koby и др. указывает, что описываемый район был связан с этим бассейном.

К концу оксфорда и в кимеридже Преддобруджский бассейн постепенно изолируется и мелеет. Климат становился более засушливым. Наряду с ростом отдельных рифов в кимеридже образуется крупная лагуна, в которой шло накопление красноцветов, гипсов, доломитов и ангидритов, свидетельствующих об аридизации и повышении солености. Горное сооружение Добруджи в конце юры испытывает сильные вертикальные движения, вследствие которых рифовые массивы оказались приподнятыми.

К а в к а з. На территории Кавказа склерактинии позднеюрской эпохи были широко распространены в различных структурно-фацальных зонах, будучи основными участниками мелководных биоценозов и строителями мощных органогенных построек (в том числе и рифовых) Грузии и Юго-Осетии [Бендукидзе, 1949, 1960], Азербайджана [Бабаев, 1964, 1968, 1973], Северного и Северо-Восточного Кавказа (рис. 4, 5).

Кавказ — один из немногих районов нашей страны, где кораллы среднего мезозоя хорошо изучены, в результате чего возможна их детальная сравнительно-экологическая и биogeографическая характеристика не только по родовому, но и по видовому составу.

Северо-Западный Кавказ. Келловейский век в целом был неблагоприятным для развития склерактиний. Лишь одиночные *Anabacia* и др. известны среди отложений карбонатно-терригенной сублиторали (бассейн р. Уруп). Начиная с оксфорда в зонах разломов, ограничивающих Новороссийский флишевый прогиб, в области западного замыкания Главного Кавказского хребта возникли рифогенные постройки с участием рифостроящих и рифолюбивых склерактиний [Хайн, Ломизе, 1960, 1961; Хайн, 1962; Кабанова, 1965; и др.]. Особенно интересны рифовые массивы горы Фишт, достигающие 1000 м мощности.

В Карабаево-Черкесском районе наблюдается сходная картина. В келловее и начале оксфорда рифообразования не происходило. Прибрежную часть бассейна населяли одиночные *Montlivaltia*, *Epismilia*, *Anabacia* мелкие стелющиеся колонии *Dimorpharaea*, *Thamnasteria*, *Synastraea*, *Microsolena* и редкие слабо ветвистые колонии *Styliina*, *Microsolena*. Оксфорд — ранний кимеридж — время развития основных рифовых форм — *Thecosmilia*, *Calamophyllia* и др.

Северо-Восточный Кавказ. Небольшие органогенные постройки с участием склерактиний появились в раннем оксфорде в Кабардино-Балкарии, а к концу этого века здесь росли и настоящие коралловые рифы.

На правобережье Терека и в Тагаурской Осетии верхний оксфорд представлен мощной (до 700 м) толщей глинистых известняков, которые в сторону перевала Герчеч замещаются рифогенными известняками и доломитами с остатками рифостроящих и рифолюбивых *Thecosmilia*, *Calamophyllia*. Высота их колоний достигает нескольких метров. В районе перевала Герчеч встречаются многочисленные остатки рифолюбивых кораллов: *Cryptocoenia*, *Styliina*, *Montlivaltia*, *Pleurosmilia* и др. На этом участке наблюдается последовательный переход литофаций оксфорда от относительно глубоководных глинистых известняков к обломочным доломитам предрифовой полосы, к массивным и грубослоистым доломитам рифовых построек с первичной коралловой структурой и слоистым доломитам рифовых лагун. Аналогичные, но более постепенные изменения в строении рифогенной толщи оксфорда наблюдаются и в направлении к бассейнам Фиагдона и Ардона. Здесь глинистые известняки частично переходят в грубослоистые брахиоподовые известняки мелководных банок и отмелей, а в Кабардино-Балкарии замещаются рифогенными доломитами и известняками.

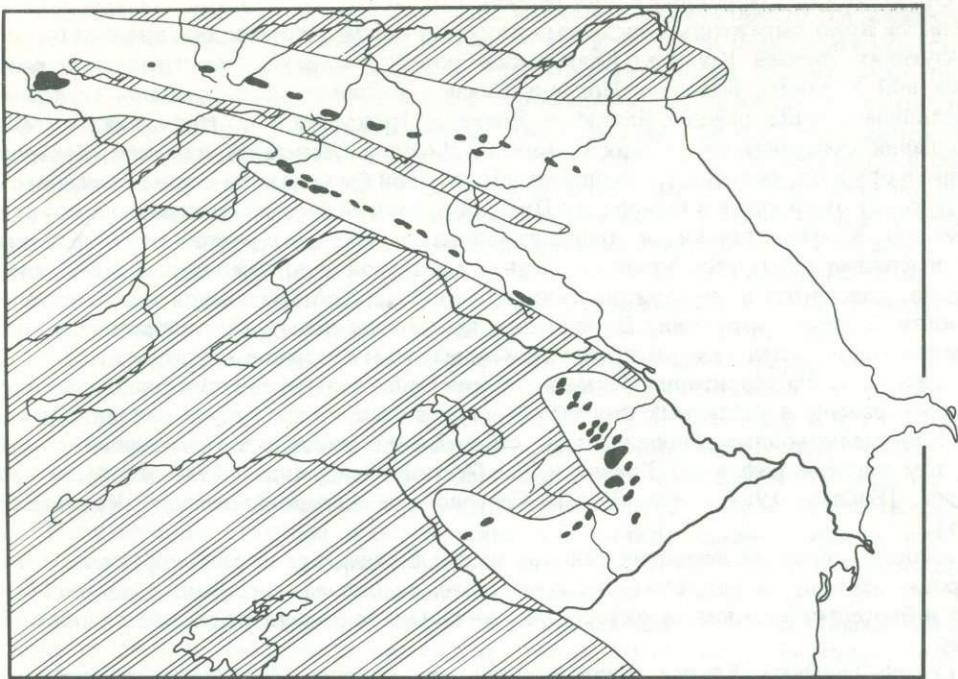


Рис. 4. Схема распространения позднеюрских коралловых построек Кавказа. Условные обозначения см. рис. 3

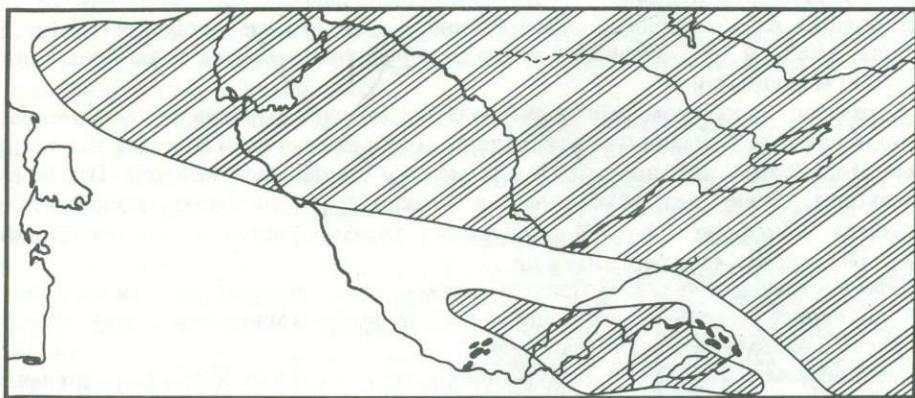


Рис. 5. Схема распространения построек с участием кораллов в конце юрского периода в Средней Азии. Условные обозначения см. рис. 3

На оксфордском рифовом комплексе отложений на Северо-Восточном Кавказе несогласно залегает киммериджский, разнородный по составу – от рифовых доломитов до лагунных гипсов и пестроцветных брекчий. Рифовые массивные известняки и доломиты с кораллами наиболее развиты в Северной Осетии и Ингушетии, в западном направлении (Кабардино-Балкарии) и на востоке (в Чечне и Дагестане). Они официально замещаются слоистыми пелитоморфными, органогенно-обломочными известняками (типа литографских), известняковыми брекчиями, мергелями. Высота киммериджского рифового массива доломитов достигает около 450 м, что более чем в два раза превышает мощность одновозрастных слоистых образований.

В долине Терека мощный рифовый массив кимериджа (свыше 400 м), в рельефе холмовидный, сложен пористым ноздреватым доломитом. Основные рифостроящие склерактинии кимериджа – *Thecosmilia*. Трубчатые кустовидно-ветвистые колонии *Cyathophora* и *Latiphyllia* чашеподобной формы, размером в диаметре до 0,5–0,7 м при высоте до 15–20 см вместе с *Thecosmilia* образовывали остовы рифа; располагаются в постройках четковидно, чередуясь с вмещающими глинисто-алевролитовыми мергелями, скоплениями раковин двустворчатых и брюхоногих моллюсков, брахиопод, а также панцирей ежей. Вследствие высокой степени доломитизации и перекристаллизации фауна в целом сохранилась плохо.

Титонские отложения Северо-Восточного Кавказа по условиям образования разнообразны. Накопление осадков нижней части титонского яруса происходило, по данным геолога СевкавНИПИнефти М.М. Мацкевича (устное сообщение), на фоне отчетливой дифференциации морского бассейна на три крупные структурно-фаунистические зоны (восточную, центральную и западную). Две крайние (восточная и западная) зоны – полуизолированные участки осолоненного моря, где формировались в основном эвапориты и красноцветы. Это – "глубокий тыл" рифовой системы. Преобладали осадки регressiveного типа: гипсы, красноцветные брекчи, скрытокристаллические с кремниями доломиты, органогеннообломочные известняки.

Центральная зона Северо-Восточного Кавказа в раннем титоне мелководный шельф, постоянно связанный с открытым морем. Фации по отношению к рифовым рассматриваются как тыловые, но непосредственно сменяющие в направлении к берегу рифовые постройки склерактиний барьерного типа. Как полагает М.М. Мацкевич, эти постройки находились южнее современных выходов нижнего титона в бассейнах Терека, Гизельдона, Фиагдона и в настоящее время уничтожены эрозией. По сравнению с западной и восточной зонами центральная испытывала в раннем титоне относительное погружение. В составе отложений нижнего титона центральной зоны – микрообломочные, оолитовые и органогенные слоистые известняки, в разной степени доломитизированные, с подчиненными пластами доломита, линзами ракушняка, скоплениями толстостенных двустворок (рудистов) и гастropод (неринеид) и небольшими массивами доломитов до 20 м высоты. Склерактинии встречаются спорадически. Fauna угнетенная, мелкорослая, стелющаяся: *Thecosmilia*, *Latiphyllia*, *Amphiasdraea*, *Calamophyllia* и др. Мощность рифогенной толщи нижнего титона в Северной Осетии и Ингушетии достигает 350 м, одновозрастные отложения западной области – около 400, а восточной – свыше 500 м. Сопоставление мощностей говорит о резком снижении скорости образования рифогенных толщ титона по сравнению с кимериджем. Спорадическое распределение остатков склерактиний, их размеры и облик – все это типичные признаки фаций коралловых покровов ("лугов"), описанных из титона Крыма [Краснов, 1964а, 1965б].

Южные склоны Большого Кавказа. В результате многолетних исследований фауны склерактиний Н.С. Бендукидзе [1949, 1951, 1960] установила, что коралловые рифы в Грузии существовали с позднего оксфорда по титон. По ее данным, выходы рифовых известняков с остатками рифостроящих склерактиний в Раче и Южной Осетии прослеживаются в виде двух полос субширотного простираания. Эти полосы приурочены к зоне глубинного разлома, разделяющего области глинистого и карбонатного осадконакопления.

Малый Кавказ и юго-восточное окончание Большого Кавказа. Бат-раннекелловейский бассейн на территории Малого Кавказа (Армения и Азербайджан) был, как и в других регионах Кавказа, не особенно благоприятным для обитания кораллов. В аргиллитах и глинистых песчаниках гор Зинзагал, Кяпаз, Маралдаг обнаружены одиночные кораллы – небольшие куполовидные, цилиндрические с куполовидной поверхностью, конусовидные из рода *Montlivaltia*, *Epismilia*, *Macgeopsis*, дисковидные *Anabacia*, а также колониальные, корковидно стелющиеся по дну бассейна *Isastraea*, *Dimorphastraea*, *Dimorpharaea* с широким основанием, покрытым сплошной морщинистой базалотекой [Бабаев, 1968]. Широкое основание кораллов без каких-либо следов

прикрепления и характер вмещающих отложений говорят о том, что они свободно лежали на морском дне на илистом, достаточно мягком грунте.

Ограниченнное развитие коралловой фауны в бат-келловее, как и в позднем кимеридже, связано с неблагоприятными условиями — глубоким дном бассейна, илистым субстратом, ненормальным газовым и солевым режимом, возникшим в результате усиления тектонической активности и подводного вулканизма. Рифостроящие и рифолюбивые склерактинии часто развивались в непосредственной близости от очагов вулканизма. Извержение подводных вулканов не всегда препятствовало бурному развитию коралловых построек, а, напротив, приводило к специальному гидрохимическому режиму вод бассейна, способствовавшему их росту. Массовая гибель рифостроителей и рифолюбов наступила лишь со второй половины кимериджского века, когда рифовые постройки засыпались пирокластическим материалом в результате усиления вулканической активности. Находки в песчаных известняках большого количества рифовых склерактиний в прижизненном положении свидетельствуют, что для роста рифовых построек наличие прозрачной, незамутненной воды было совсем не обязательным фактором.

Значительно более важным фактором среды, влиявшим на развитие рифовых склерактиний, следует считать соленость морской воды. Отсутствие остатков склерактиний в ряде разрезов верхней юры Малого Кавказа связано с повышенной соленостью поздне-юрского бассейна в зонах седimentации хемогенных доломитов и оолитовых известняков.

Дополнительным препятствием развитию кораллов в зонах хемогенной седиментации могло быть значительное волнение воды, не позволявшее личинкам полипов приступиться к субстрату. Многие из них стали центрами кристаллизации оолитов.

Остатки рифостроящих и рифолюбивых форм в брекчевидных известняках у горы Шарукар и с. Заглик принадлежат массивным колониям *Thamnasteria* и *Microsolena*. Обитая в приливно-отливной зоне, они постоянно подвергались разрушительному действию волн. Отрываясь от массива в виде глыб и обломков, остатки этих колоний скатывались и накапливались на дне бассейна, где, цементируясь, образовывали брекчевые известняки. Впоследствии разрушенные зоны снова насыпались кораллами [Бабаев, 1964].

Рифогенные образования кораллов позднего оксфорда-титона по сравнению с остальными фациальными типами верхнеюрских отложений (вулканогенными, терригенными и др.) имели сравнительно небольшое распространение, и ныне они представлены прерывистой полосой массивных, органогенных, оолитовых и брекчевидных известняков. Комплекс титонских склерактиний Малого Кавказа, по данным Р.Г. Бабаева [1970], включает *Cyathophora*, *Diplocoenia*, *Thecosmilia*, *Isastraea*, *Dimorphocenia*, *Calamophyllia*, *Latomeandra* и др.

Сахалин и Японские острова. Коралловые рифы широко распространились в конце поздней юры на территории современной Японии (рис. 6) во многих тектонических структурах — поясе Титибу во внешней части Главного пояса Хонсю, Главном поясе Симанто на Кюсю и Сикоку, Внешнем поясе Китаками на севере Хонсю и Главном поясе Хидака на Хоккайдо. Состав позднеюрских рифостроителей определен благодаря детально исследованной фауне формации Ториносу, насчитывающей 63 вида склерактиний, 27 видов строматопоридей, 9 видов известковых водорослей, единичных гидроидных и табулят (*Chaetetopsis*). Кроме того, население органогенных построек включало более 130 видов двустворчатых моллюсков, около 10 видов аммонитов, брюхоногих моллюсков, криноидей, акул, ихтиозавров и другие организмы [Минато и др., 1968].

К северу от Японии представляют значительный интерес биогермы и биостромы с фауной кораллов и строматопоридей, обнаруженные в отложениях набильской серии Восточно-Сахалинских гор. Возраст этих отложений считается верхнепалеозойским, что, однако, основывалось лишь на литологическом сходстве с палеозойскими отложениями Японии и материковой части Дальнего Востока. Первым палеонтологическим

Рис. 6. Схема распространения позднеюрских построек с участием кораллов на Сахалине и в Японии

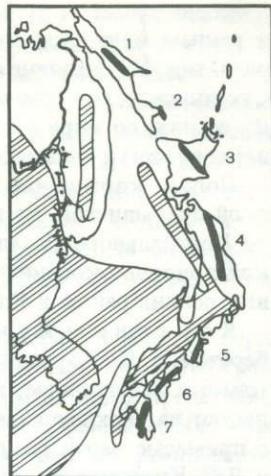
1 – Восточно-Сахалинские горы, 2 – Тонино-Анивский полуостров, 3 – Главный пояс Хидака, 4 – пояс Китаками, 5 – пояс Хонсю-Симанто, 6 – Сикоку, 7 – Кюсю

доказательством позволившим пересмотреть возраст набильской серии, явилось заключение А.И. Жамойды, сделанное им в 1960 г. по коллекции радиолярий из вмещающих постройки кремнисто-вулканогенных пород. В время геологосъемочных работ в 1962–1963 гг в коралловых постройках типа биогермов в остринской свите и нижнехойской подсвите в самой северной части Восточно-Сахалинских гор были найдены многочисленные остатки рифостроящих и рифолюбивых склерактиний: *Styliina sachalinensis*, *Convexastraea fukazawaensis*, *Thamnasteria vereschagini*, *Calamophyllia flabellum sachalinensis*, *Diplocoenia* sp.

Гастроподы в постройках представлены единичными *Nerinea* sp., из строматопороидей отметим *Actinostromaria* sp. Одновременно в северо-западной части Набильского хребта геологом Е.Д. Конюшковым в однотипных постройках были найдены остатки кораллов, среди которых Е.И. Кузьмичева определила *Styliina* (устное сообщение). Комплекс радиолярий и кораллов указывает на принадлежность вмещающих образований набильской серии к верхним ярусам верхней юры (кимериджу – титону). По родовому, а отчасти и по видовому составу набильский комплекс обнаруживает наибольшую близость с верхнеюрской фауной формации Гориносу на о. Хонсю. Общие для них роды – *Convexastraea*, *Styliina*, *Thamnasteria*, *Actinostromaria*. Определенное сходство литологического состава и палеонтологических комплексов обнаруживается также между нижней частью набильской серии (остринской свитой) и отложениями формации, именуемой группой Сорати на о-ве Хоккайдо.

В остринской свите и нижнехойской подсвите набильской серии коралловые постройки залегают в виде линз, отдельных крупных глыб и мелких обломков среди эфузивных пород и кремнистых сланцев. Довольно часто встречаются крупные биогермы неправильной формы с неровными контактами, одновременно наблюдаются и мелкие обломки известняков с обилием рифостроящих организмов (в основном склерактиний и гидроидных). Контакт известняков со вмещающими эфузивами чаще всего "горячий", со следами метасоматических изменений. Это свидетельствует, очевидно, о том, что рассматриваемые органогенные постройки по своей природе были не чем иным, как рифами, росшими на подводных склонах вулканов. По-видимому, при сильных вулканических извержениях захоронялись как целые рифовые постройки, так и продукты их разрушения, скатывавшиеся вниз по склонам. Этим объясняется и своеобразная форма известняковых тел в глинистых породах (отдельные глыбы, валуны, мелкие обломки, часто полуокатанные). Вероятно, они поступали в более глубоководные и удаленные от самих построек части седиментационного бассейна, где и захоронялись. Сам факт залегания "переотложенных" органогенных обломков и глыб известняков еще не говорит об отсутствии их геологической синхронности с однотипными по составу постройками.

Сходство верхнеюрских рифовых образований Сахалина и Японии объясняется их одновозрастностью и приуроченностью к одному циклу геосинклинального развития. По набору пород рассматриваемые образования относятся к кремнисто-вулканогенной формации, накопление которой связывается, как известно, с троговыми прогибами эвгеосинклинальных зон. Важно подчеркнуть близость рифовых фаунистических комплексов Сахалина и северо-восточной Японии, что подтверждает точку зрения о расположении этих районов в пределах Хоккайдо-Сахалинского прогиба [Onuki, 1962]. Значительная мощность отложений остринской и хойской свит и преобладание в них



вулканогенных и кремнистых пород указывают на то, что в конце юрского периода и раннем мелу указанный прогиб находился на раннегеосинклинальной стадии своего развития. На Сахалине максимальное погружение испытывали центральные части Восточно-Сахалинских гор, где мощность набильской серии превышает 4000 м. К западу и востоку от них, по мере приближения к древним геоантклинальным поднятиям, мощности верхней юры и нижнего мела значительно уменьшаются.

Полоса коралловых рифов протягивалась в конце юрского периода в виде гигантской прерывистой, но весьма правильной дуги длиной около 3000 км от Южного Кюсю до Центрального Сахалина. Она разделяла совершенно различные по своей тектонической природе окраинные тихоокеанские геосинклинали и эпиконтинентальные бассейны внутренних районов Японии и Приморья [Краснов, Савицкий, 1973].

К о р я к и я и Ч у к о т к а. В центральной части Корякского нагорья на правобережье р. Койвэрэлан (правый приток р. Великой), в разрезе горы Семиглавой олиственные и коралловые, местами водорослевые известняки мощностью от 5 до 25 м залегают на верхнеюрских (?) базальтах и долеритах. Местами известняки битуминозны, с примесью зерен глауконита. Местными геологами Г.П. Тереховой и В.Б. Шмакиным и Л.Л. Красным в них собраны остатки колониальных *Microsolenidae*, *Thecosmiliidae* и *Dermosmiliidae* плохой сохранности. Из них лишь *Calamophyllia ex gr. flabellum* на выветрелой поверхности известняков мне удалось определить более или менее точно. Но возраст вмещающих отложений по совокупности данных – верхнеюрский, вероятно, кимеридж–титонский, как в Японии и на Сахалине. Сходные остатки кораллов обнаружены в биогермах вулканогенно-осадочной толщи южнее оз. Пекульнейского, на востоке Чукотки геологом А.Д. Чеховым (устное сообщение).

По своей природе рифогенные карбонаты в изолированных и далеко отстоящих районах Корякии и Чукотки напоминают современные океанические коралловые постройки, растущие на склонах одиночных подводных вулканов. Их обнаружение в столь высоких широтах противоречит палеомагнитным построениям, в соответствии с которыми полюс в раннем–среднем мезозое находился будто бы в северо-западной части Тихого океана. Приходится допускать значительное последующее горизонтальное перемещение участков дна с рифовыми постройками в северном направлении, либо принять точку зрения Л.Б. Рухина [1962] об ином наклоне плоскости мезозойского экватора, по 45° по отношению к современному, что, в свою очередь, требует смелых допущений.

Так или иначе описанные рифогенные постройки Дальнего Востока образовались первоначально в условиях тропиков или субтропиков, а ныне оказались на крайнем северо-востоке Азии. Это обстоятельство потребует в дальнейшем серьезных разъяснений.

Г л а в а V

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РИФОВЫХ И ГЛУБОКОВОДНЫХ КОРАЛЛОВ

Наличие среди современных склерактиний двух экологических типов – мелководных, преимущественно тропических рифообразователей (герматипных) и глубоководных (агерматипных) обитателей самых различных районов Мирового океана – дает основание для поисков в геологической истории исходного момента и причин дифференциации некогда единой по условиям и образу жизни группы кораллов. Результаты исследований ранних этапов эволюции склерактиний, отраженные в настоящей работе, говорят о том, что этот процесс начался на рубеже триасового и юрского периодов.

Одиночные кораллы *Anabacia* и *Montlivaltia* с широким уплощенным основанием, без каких-либо следов прикрепления, обнаруженные в нижнеюрских глинистых отложениях Кавказа [Бабаев, 1968], – одно из наиболее убедительных доказательств древности агерматипных склерактиний. В среднеюрскую эпоху наибольшее распространение на территории СССР (Крым, Кавказ, Тянь-Шань и Памир) получили представители свободно лежавших на глинистом субстрате *Montlivaltiidae*. Эту эпоху можно считать временем окончательного оформления агерматипных кораллов как самостоятельного экологического типа. В верхней юре остатки агерматипных склерактиний, приуроченные главным образом к глинистым отложениям Подмосковья и Азербайджана, в систематическом отношении были весьма разнообразными (*Astraeoina*, *Fungiina*, *Sagyophyllina*).

Древнейшие остатки герматипных кораллов в СССР обнаружены в средне- и верхнетриасовых отложениях Карпат, Северного Кавказа, Памира и Приморского края. Колониальные и одиночные *Archaeocoeniina*, *Astraeoina* и *Fungiina* были представлены исключительно мелководными теплолюбивыми формами, которые в сообществе с известковыми водорослями и гидроидными кораллами создали простые органогенные постройки, а кое-где и настоящие рифы. Раннеюрские герматипные кораллы (Крым, Памир) по составу близки к триасовым.

К концу юры герматипные кораллы достигли наибольшего расцвета. К активным рифостроителям среднеюрской эпохи в районе Центрального Памира относились *Stylinidae*, *Meandriidae*, *Isastraeidae*, *Thamasteriidae*, *Latomeandriidae* и др. Позднеюрская эпоха в истории Земли по праву считается одной из выдающихся по количеству и многообразию рифовых форм склерактиний. Свыше 100 видов и 60 родов – представителей семейств *Dermosmiliidae*, *Latomeandriidae*, *Stylinidae*, *Actinacididae*, *Cyathophoriiidae*, *Actinastraeidae*, *Heliastraeidae*, *Haplaraeidae*, *Mitrodendronidae*, *Themasteriidae*, *Clausastraeidae*, *Poritidae* и других – входили в поздней юре в рифовые биоценозы тропических морей на территории Молдавии, Карпат, Крыма, Кавказа, Средней Азии и Дальнего Востока (рис. 7, 8).

Некоторые исследователи полагали, что агерматипные кораллы появились лишь в середине мелового периода, и связывали это с величайшей трансгрессией в истории Земли, захватившей обширные территории континентов [Wells, 1956; Рейман, 1965 и др.]. В результате возникновения глубоководных некомпенсированных прогибов часть кораллов, по их мнению, переселилась в глубокие зоны открытого моря, а другие остались на дне прибрежного мелководья. Таким образом произошла их дифференциация на агерматипные и герматипные. Однако присутствие одиночных кораллов в нерифовых фациях в ранней и средней юре свидетельствует о том, что эта дифференциация совершилась значительно раньше.

В целом экологическую дифференциацию склерактиний мы представляем в таком виде: в триасе герматипные кораллы по их способности создавать органогенные постройки подразделились на простые и рифовые. От герматипных в ранней и средней юре отделились агерматипные, которые обитали на различных глубинах – от литорали до батиали (рис. 9, 10).

Простые герматипные кораллы, как видно по их названию, были способны сооружать простые органогенные постройки (биостромы и биогермы). Рифовые склерактинии обитали в следующих фациальных зонах: 1) в предрифовом шлейфе (брекчиевые, обломочные и обломочно-органогенные известняки); 2) на рифовом плато (массивные и неправильно слоистые коралловые, реже водорослевые известняки); 3) в лагунах (толщи чередующихся пелитоморфных известняков, алевролитов и мергелей, развитых между коралловыми и водорослевыми рифами); 4) в прибрежном и передовом рифовом мелководье (глинистые известняки, известковистые глины, песчаники, конгломераты и другие органогенно-обломочные и обломочные породы).

В результате анализа данных по триасовым и юрским рифогенным образованиям Юга и Дальнего Востока СССР можно выделить следующие морфолого-экологические типы построек: береговые, одиночные и цепочечные, барьерные, атолловидные и ост-

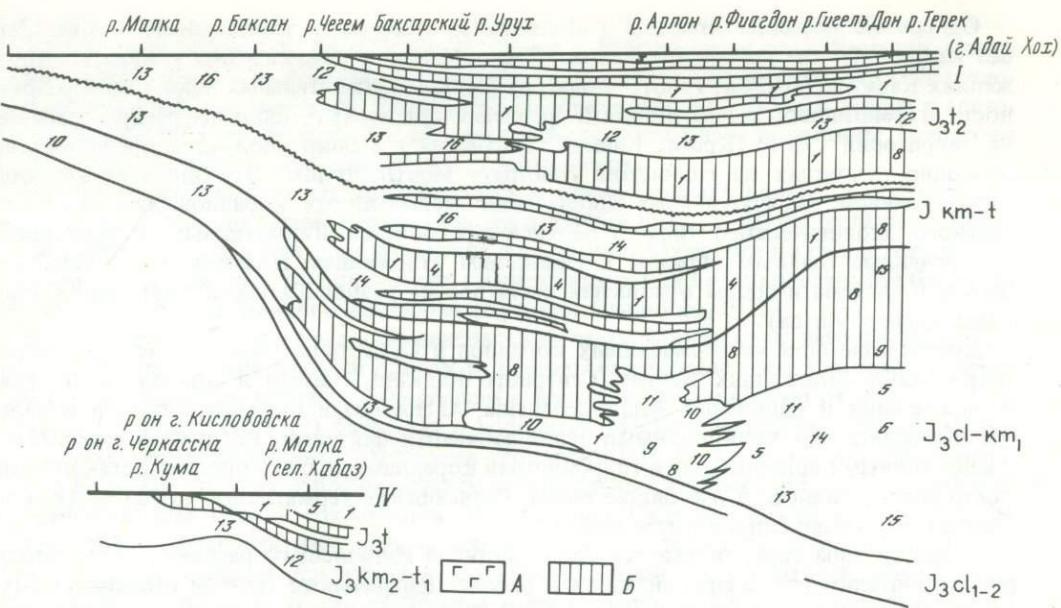


Рис. 7. Схема распределения органических остатков в рифовых фациях верхней юры Северного Кавказа [по Г.А. Логиновой, 1970, с дополнениями автора]

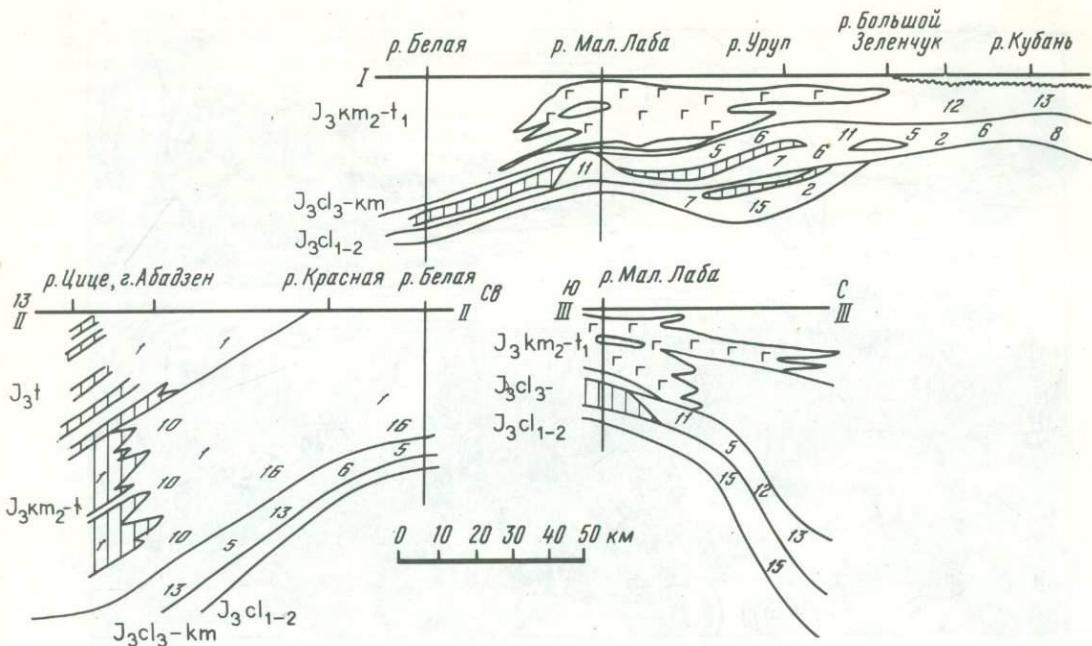
А – гипсы, Б – рифовые постройки. 1 – известковые водоросли, 2 – губки, 3 – гидроидные, 4 – колониальные кораллы, одиночные кораллы: 5 – цератоидные, 6 – трохоидные, 7 – пателлоид-

ровные коралловые рифы, а также поселения типа коралловых "лугов". Общая схема сукцессии генетических типов коралловых рифов в складчатых областях выглядит в виде ряда, отражающего стадии развития геосинклинальных областей: островные рифы – береговые рифы – барьерные рифы – атоллы. Если островные и береговые рифы были характерны для начальных этапов развития, то атолловидные постройки возникали при переходе к субплатформенному типу.

Завершают сукцессионный ряд рифовых сообществ мезозоя в складчатых областях коралловые "луга". Этот тип поселений связан с жизнедеятельностью рифостроящих кораллов, не возвышавшихся сколько-нибудь значительно над поверхностью морского дна и образовывавших лишь придонные заросли.

Для юрских коралловых построек платформенных областей (Донбасс) в отличие от большинства геосинклинальных характерны небольшая мощность и незначительная морфолого-экологическая дифференциация [Кузьмичева, Макридин, 1962]. Однако это общее правило имеет некоторые исключения. Выявленные в последние годы коралловые постройки в кимеридж-титонских вулканогенно-осадочных отложениях Восточно-Сахалинских гор [Савицкий, Краснов, 1970] не отличаются большим разнообразием рифостроителей; мощность их также невелика. Между тем сопряженность и линейная вытянутость построек вдоль зон глубинных разломов, резкое увеличение мощностей вмещающих пород в восточном направлении свидетельствуют об образовании юрских коралловых сообществ Сахалина в условиях геосинклинального барьерного рифа на склонах действовавших подводных вулканов. При сильных их извержениях коралловые поселения захоронялись под покровами лав и пепла, а при ослаблении вулканической деятельности сообщества рифообразующих организмов появлялись снова. Аналогичные рифогенно-вулканогенные фации в триасе образовывались в районе Сихотэ-Алиня, а в меловом периоде – на Камчатке.

Данные по хорологии и экологии мезозойских склерактиний со всей очевидностью указывают на то, что экологическая дифференциация этой группы кораллов произошла



ные; колонии: 8 — плокоидные, 9 — субфацелоидные, 10 — меандриодные, 11 — фацелоидные; 12 — морские ежи, 13 — двустворчатые моллюски, 14 — брюхоногие моллюски, 15 — аммониты, 16 — брахиоподы

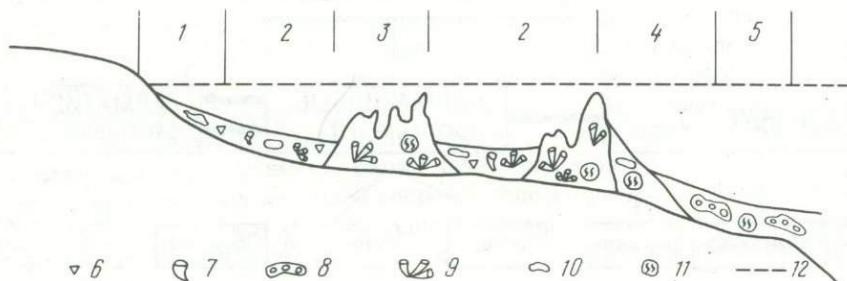


Рис. 8. Схема фациальной приуроченности рифостроящих и рифолюбивых мадрепоровых кораллов в позднеюрских и раннемеловых морях крымско-кавказской части Тетиса

Рифовые фации: 1 — рифовое прибрежие, 2 — лагуна, 3 — ядро рифа, 4 — предриф, 5 — передове мелководье; форма роста кораллов: 6 — одиночные с осевым прикреплением, 7 — одиночные с боковым прикреплением колонии: 8 — массивные, 9 — ветвистые фацелоидные, 10 — дисковидно-уплощенные, 11 — сфероидные, 12 — уровень моря

еще в юрском периоде. Таким образом, подтверждается давняя точка зрения Е. Бекера и Э. Милашевича [Becker, Milaschewitsch, 1875–1876].

Обособление рифообразующих мелководных и одиночных склерактиний, обитавших на илистых грунтах (рис. 11), не было, конечно, одноактным ответом животных на изменившиеся вдруг условия среды. Обычно такие процессы, как экологическая дифференциация, начинаются с небольших различий физиологического характера, которые в дальнейшем отражаются на морфологии и образе жизни организмов. Какие же изменения в физиологии склерактиний предшествовали их экологической дифференциации?



Рис. 9. Реконструкция позднеюрского кораллового луга [по В.Ф. Пчелинцеву, 1966]. На переднем плане колониальные и одиночные кораллы,rudисты и водоросли



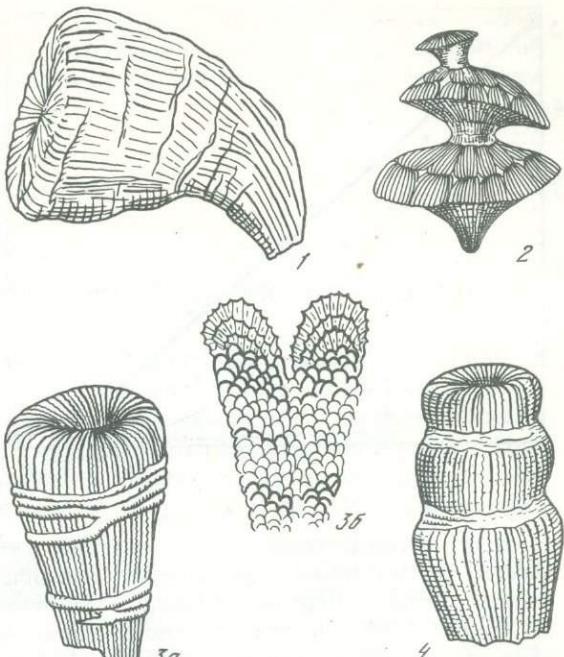
Рис. 10. Схема экологической дифференциации мадрепоровых кораллов в мезозое

Для ответа на этот вопрос необходимо обратиться к анализу физиологических особенностей современных рифовых и глубоководных склерактиний. Первые размножаются не только половым, но и вегетативным путем, и среди них преобладают колониальные полипники. Вторые представлены почти исключительно одиночными полипами с половым способом размножения. Скорость роста у рифовых кораллов и их размеры несопоставимо большие, чем у глубоководных форм. Но самое существенное различие этих групп склерактиний заключается в том, что в эндодерме рифовых кораллов обитают одноклеточные симбиотические водоросли — зооксантеллы.

Экспериментами Т. и Н. Горо [Goreau, Goreau, 1959, 1960] доказали тесную связь скорости роста скелетных частей современного рифового коралла *Manicina areolata* (Linnaeus) с функционированием зооксантелл. В присутствии и при нормальной жизнедеятельности эндосимбионтов скорость роста колониального коралла при прочих равных условиях оказывалась в 30 раз выше, чем без зооксантелл (рис. 12). Опыты Горо показали, что внедрение зооксантелл в эндодерму полипов и было той главной причиной, которая обусловила их последующую экологическую дифференциацию.

Рис. 11. Приспособления кораллов мезозоя к условиям интенсивного осадконакопления [по Н.С. Бендукидзе, 1951; с дополнениями автора]

1 – *Montlivaltia saguophyllata*, Крым, келловей, X1 (рогообразное изгибание кораллита); 2 – *Dimorphaea lineata*, Грузия, оксфорд, X0,5 (сокращение поверхности колонии и количества зоидов); 3 – (За, 3б) – 4 – *Montlivaltia truncata*, Грузия, оксфорд, x 0,5 (изменение толщины эпитечальных колец и диссепментов, изменение диаметра устья полипа)



В связи с этим и сегодня вполне логично давнее утверждение Н.Н. Яковлева (1956] об отсутствии собственно коралловых рифов в палеозое. По-видимому, симбиоз водорослей и полипов в то же время еще не сложился и одни кораллы по сравнению с другими не имели сколько-нибудь значительных преимуществ.

С внедрением зооксантелл в энодермукораллов условия деятельности эктодermalных известьвыделяющих клеток очень сильно изменились. Клетки, под которыми оказались зооксантеллы, удалявшие метаболиты полипа CO_2 , N, P и в то же время поставлявшие необходимому животному O_2 , витамины и гормоны, по сравнению с удаленными от зооксантелл получили в десятки раз большие возможности для формирования кристаллических фибр карбоната кальция. Установление биохимических взаимосвязей зооксантелл и известьвыделяющих клеток полипов в мезозое привело к избирательному функционированию последних в различных группах склерактиний. Структура скелета рифовых склерактиний по сравнению с ругозами значительно усложнилась, размеры колоний резко возросли. Эволюционное развитие большинства групп мадрепоровых кораллов сопровождалось при этом увеличением числа форм с пористым скелетом, которое наглядно отражает начало и усиление избирательной деятельности известьвыделяющих клеток по мере перехода животных к рифовому образу жизни.

В процессе геологического развития отдельных групп рифовых кораллов начиная с триаса шло усиление их симбиоза с зооксантеллами. Тогда же появились формы с пористым скелетом. В юре, к примеру, пористыми были *Nicrosolenidae*, *Latomedidae*, *Dermosmiliidae* и др. В современную эпоху исключительно пористы *Poriidae* – основные рифостроители из *Fungiida*. У ругоз, кроме *Calostylis* и еще одного – двух родов, септальные поры, как известно, отсутствовали.

В результате установления биогеохимических взаимосвязей между полипами и зооксантеллами на дне мелководных тропических морей в позднем триасе возникла почти независимая от окружавших пелагических сообществ экологическая система кораллового рифа, в которой численность, видовое разнообразие и биологическая продуктивность достигли наивысшей степени.

Следующий уровень экологических взаимосвязей на рифе был обусловлен появлением организмов, обитающих внутри склерактиний, первоначально паразитировавших на них, а затем перешедших к отношениям комменсализма и мутуализма. Организмы, живущие в пустотах между ветвями кораллов, образуют еще одну экологическую группировку, самую позднюю по времени возникновения. На этом

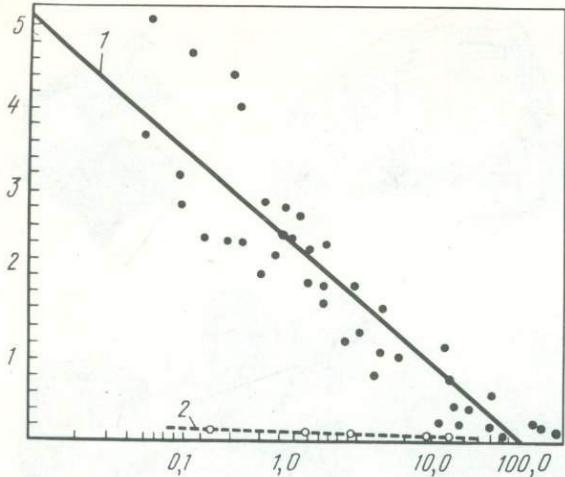


Рис. 12. Изменение скорости роста мадрепоровых кораллов в зависимости от присутствия зооксантелл [по Goreau, 1961]

1 – коралл с зооксантеллами, 2 – без зооксантелл. По оси ординат – живой вес колонии по оси абсцисс – количество карбоната кальция, продуцируемого кораллом на 1г живого веса колонии

уровне связи между рифовыми организмами характеризуются преобладанием отношений типа "хищник–жертва". К хищникам, безусловно, относятся и склерактинии, питающиеся в основном мелкими раками.

Совокупность рифовых животных и растений, разнородных по происхождению, но тесно связанных

в своей жизнедеятельности, с позиций учения В.Н. Сукачева о биогеоценозах, можно рассматривать как систему консорций [Раменский, 1952; Сукачев, 1964; Мазинг, 1966]. Первый уровень биотических взаимосвязей рифового биогеоценоза (рис. 13) определялся появлением симбиоза автотрофных водорослей – зооксантелл и коралловых полипов (консорция первого типа). Моллюски-камнеточцы, сверлящие водоросли, губки, черви и другие организмы – инквилинисты, паразитировавшие на кораллах, сотрапезничавшие с ними либо находившиеся в отношениях мутуализма, образовали второй уровень (консорция второго типа). Все прочие организмы, обитавшие на кораллах и между ними (водоросли, моллюски, иглокожие, рыбы), образовали третий уровень биотических взаимосвязей (консорция третьего типа).

Каждая структурная часть биогеоценоза [Рафес, 1970] характеризуется особым фациальным составом (синузией). Наиболее полно основные синузии триасовых и юрских рифов были представлены на барьерных рифах, где в направлении открытого моря выделялись: прибрежное рифовое мелководье (РП), рифовая лагуна (РЛ), зариф (ЗР), ядро рифа (ЯР), предриф (ПР), передовое рифовое мелководье (РМ). Вследствие тесных взаимосвязей животных и растений, обитавших на рифах, синузии не могут считаться независимыми. Как и консорции, они были сопряжены друг с другом.

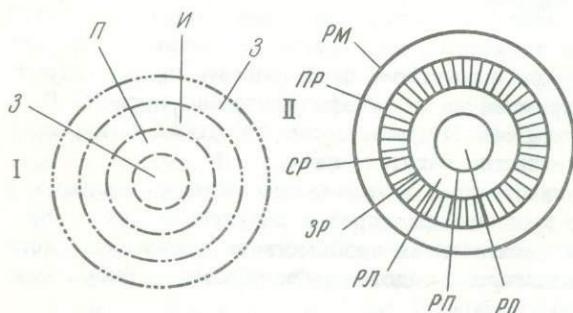


Рис. 13. Графическая модель экосистемы кораллового рифа

I – Система консорций: З – зооксантеллы, П – кораллы, И – инквилинисты, Э – эпифиты. II – Система синузий: РО – рифовый остров, РП – рифовое прибрежье, РЛ – рифовая лагуна, ЗР – зариф, СР – собственно риф, ПР – предриф, РМ – передовое мелководье

Метаболические и пищевые взаимосвязи организмов кораллового рифа обеспечивают целостность и поддерживают в равновесии все структурные компоненты экосистемы. Это особенно наглядно видно из качественного анализа экологических группировок фауны и флоры, населяющих различные современные рифы Тихого океана [Голиков и др., 1973].

По мере становления экосистемы кораллового рифа некоторые группы одиночных склерактиний из Montlivaltiidae и Caryophylliina оказывались все более изолированными от нее в пищевой цепи и неспособными успешно конкурировать с этим почти замкнутым сообществом.

Г л а в а VI

КЛАССИФИКАЦИЯ И НОМЕНКЛАТУРА КОРАЛЛОВЫХ ПОСТРОЕК И ФАЦИЙ

Несмотря на неоднократные обсуждения на специальных симпозиумах в США в 1950 и 1962 гг. и палеоэколого-литологических сессиях в СССР в 1965 и 1966 гг., классификация и номенклатура построек, создаваемых скелетными частями морских организмов, в том числе и кораллов, остаются слабо разработанными. В связи с этим возникает необходимость уточнить понимание основных терминов, применяемых для обозначения древних коралловых построек [Королюк и др., 1975; Задорожная и др., 1982].

В качестве наиболее общего обозначения в соответствии с Решениями IV палеоэколого-литологической сессии (Москва, 1968) рекомендуется термин и скопаемая органогенная постройка. Это — геологическое тело, образованное нараставшими друг на друга животными (главным образом колониальными) и растениями, которые подразделяются на рифостроителей и рифолюбов.

Рифостроители. По мнению некоторых исследователей, к этой группе могут быть отнесены только донные организмы, имевшие твердый известковый скелет, не распадающийся на части после гибели животного, а остающийся прикрепленным к субстрату [Чувашов, 1966]. В связи с этим предлагаю исключить из числа рифостроителей все организмы, не относящиеся к прикрепленному бентосу. Однако другие вслед за В.Х. Твенхофелем [Twenhofel, 1950], рассматривая организмы, участвовавшие в формировании рифов, разграничивают среди них две большие группы: а) создатели остова и б) заполнители пустот.

Целесообразно говорить об активных и пассивных рифостроителях. К первым из них необходимо отнести создававшие каркас и "активно" сооружавшие постройки колониальные ругозы, склерактинии, табуляты, водоросли (в том числе и бесскелетные), некоторые мшанки, губки, трубки червей, ко вторым — одиночные кораллы фораминиферы, некоторые моллюски и другие организмы. Факты показывают, что несмотря на огромную роль в формировании рифов активных рифостроителей, большинства из современных и ископаемых рифогенных образований не существовало бы без организмов второй группы — пассивных рифостроителей. Так, на современных рифах кораллы составляют едва ли не меньшую часть от общей массы рифа, тогда как большая часть ее образована именно пассивными рифостроителями, и в первую очередь не бентосными, а планктонными. На тихоокеанском атолле Фунафути кораллы уступают в количестве литотамниям и фораминиферам, и таких примеров можно привести много.

Рифолюбы, обитавшие на поверхности органогенной постройки или внутрь ее, также участвовали в ее создании, поставляя дополнительный (но по объему нередко весьма значительный) карбонатный материал. Одни рифостроители и рифолюбы обладали твердым скелетом (например, кораллы) или имели твердые выделения (например, трубки серпул), которые в ископаемом состоянии нередко сохранялись в прижизненном положении, другие способствовали интенсивному выделению карбоната кальция из морской воды и скрепляли выпадающий осадок (например, синезеленые водоросли, создававшие строматолитовые постройки). Наконец, бесскелетные организмы не сохранялись, но их участие в создании построек несомненно.

Среди рифолюбов выделяются: 1) активно и пассивно плавающие формы, 2) передвигающиеся на поверхности постройки и прикрепленные к ней, 3) сверлящие и обитающие внутри рифа.

ОСНОВНЫЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОРГАНОГЕННЫХ ПОСТРОЕК

Биогерм, биостром, онкоид. Терминами биогерм и биостром обозначают органогенные постройки, образованные главным образом "сидячими организмами". Эти термины подчеркивают форму органогенных структур: биогерм — округлую, а биостром — слоистую, которые могут иметь, а могут и не иметь никакого отношения к рифам, так как в рифах встречаются не только округлые или слоистые органогенные структуры, но также грибовидные (типа "чапайро"), желваковидные, столбовидные (типа "биостелл"), штоковидные и др.

Под биогермом понимается куполообразная, холмовидная или какая-либо другая округлая массивная постройка, сложенная исключительно или главным образом сидячими организмами, такими, как кораллы, строматопориды, водоросли, брахиоподы, моллюски, криноиды и т.д., заключенная в обычную породу отличного литологического состава [Cumings, 1932]. Термин "биостром" был предложен Камингсом для слоистых (пластовых) структур, таких, как раковинные, криноидные, коралловые (рис. 14, 15) и другие слои, построенные в основном прикрепленными организмами и не раздувающиеся в холмоподобные или линзовидные формы [Cumings, 1932].

При обозначении простых органогенных построек обращает на себя внимание малоупотребляемый термин "онкоид", предложенный Н.И. Андрусовым [1961] после изучения им рифовых сооружений миоценца Керченского и Тарханкутского полуостровов в Крыму. Андрусов предложил называть "неслоистые, растущие быстрее вверх, с кажущейся, но в действительности закономерной неправильностью массы биогенного известняка (а равно и доломита) онкоидами (от греческого слова — *öjkos* — желвак), а сами известняки — онкоидными в отличие от слоистых стратоидных, образованных либо скоплениями свободно живущих или одиночных сидячих форм, либо дегритусом известняковых организмов вообще".

Введение понятия об онкоидах перед термином "риф" имеет ряд преимуществ. Под онкоидом понимают прежде всего биогенные карбонатные образования, поднимающиеся со дна моря, тогда как риф может быть грядой различных по происхождению пород. При употреблении термина "онкоид" совершенно устраняется необходимость учитывать, что данная постройка поднимается со дна моря до уровня или близко к уровню моря, и важно лишь то, что она возвышается над окружающим дном.

Онкоиды близки к биогермам, но форма их бывает самая разнообразная (линзовидная, цилиндрическая, округлая, неправильно массивная). Применением термина "онкоид" для простых органогенных построек можно избежать часто встречающейся ошибки — не называть постройками отдельные желвакообразные и другие колонии организмов, слабо возвышающиеся над морским дном (рис. 16).

Такие колонии могут входить в органогенные постройки, быть их частью. Поэтому возникает необходимость ввести в определение органогенных построек критерий размерности. И.К. Королюк и М.В. Михайлова [Королюк и др., 1975] предлагали считать минимальной высоту органогенной постройки 0,5 м (минимальная высота ударной морской волны, способной разрушить постройку). Для биогермов на высоте они рекомендуют следующую градацию: до 5 м — мелкий, 2—10 м — средний, более 10 м — крупный.

Отдельные колонии кораллов еще нельзя назвать постройками, образующимися лишь при нарастании одних колоний на другие.

Коралловый риф — сложная постройка, образующаяся в приливно-отливной зоне моря или вблизи ее, геологически обособленные преимущественно массивные

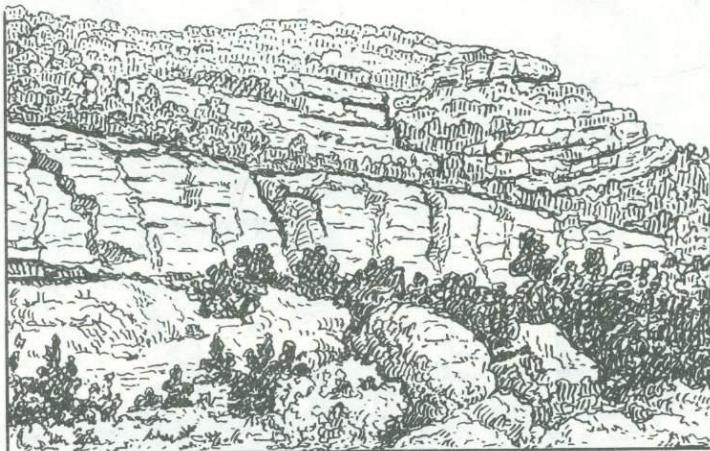
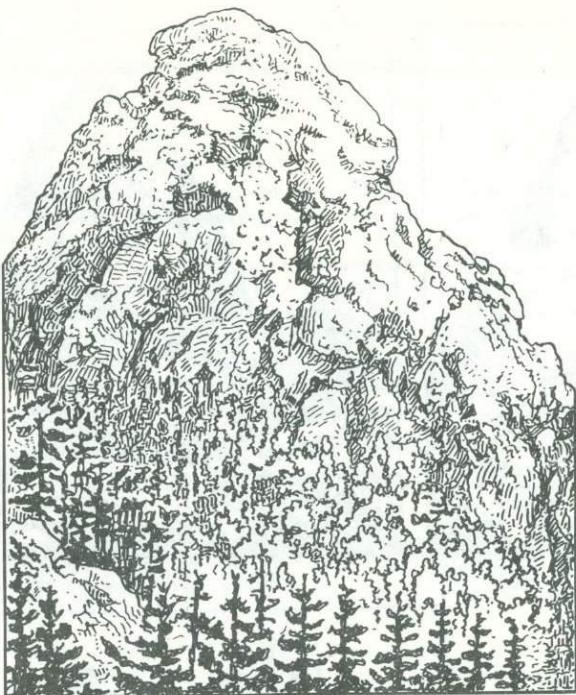


Рис. 14. Биогермы и биостромы титонского яруса в Байдарской долине Горного Крыма
Вверху – биогерм у Скельской пещеры, внизу – биостромы вблизи с. Передовое

тела, образуемые значительно или частично измененными диагенетически скелетами прикрепленных частью свободно лежащих и подвижных колониальных кораллов и водорослей, а также некоторым количеством других животных и растений, продуктами их разрушения и переотложения.

Простые органогенные постройки (биогермы, биостромы) составляют основу рифа. На склонах рифовых сооружений накапливается мелкий и крупный органогенно-обломочный материал (пески, галечники, брекчии) и в различной степени окатанные более крупные обломки и глыбы. Эти образования слагали шлейфы, составляющие

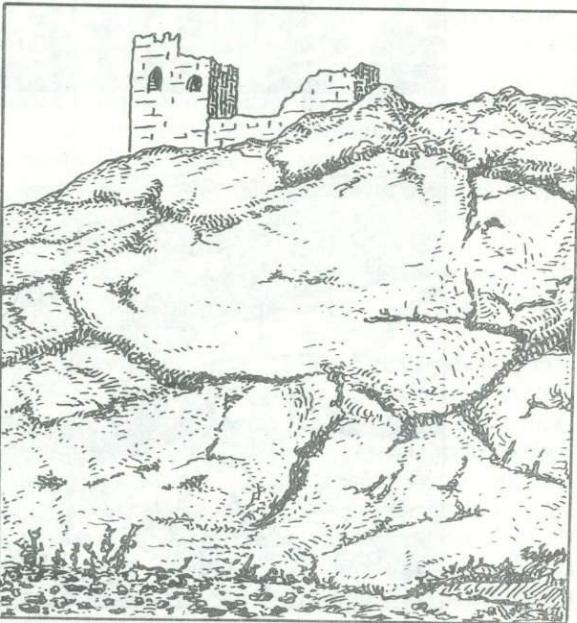
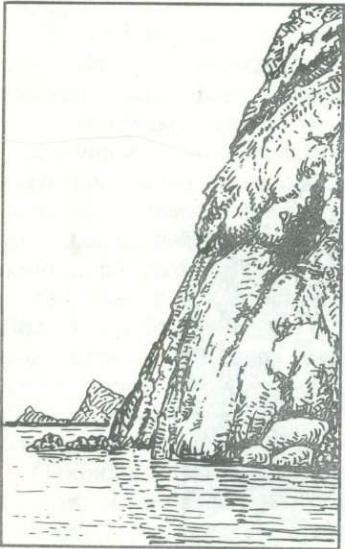
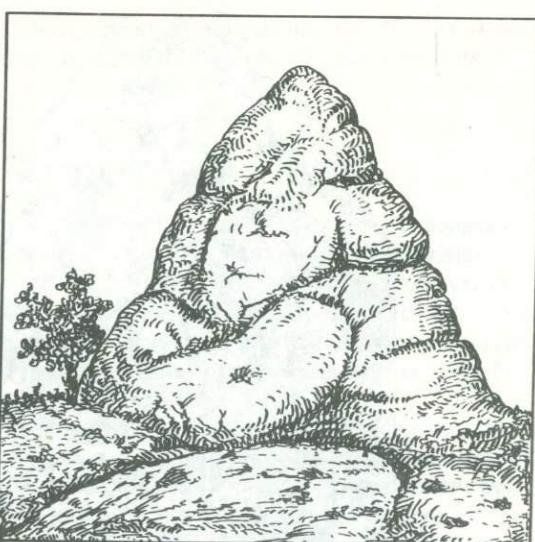
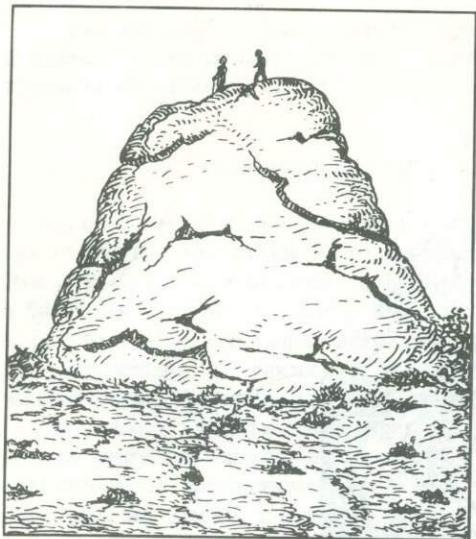


Рис. 15. Биогермы оксфорда в окрестностях г. Судака (по Н.Н. Карлову)

"Сахарная Головка" (слева вверху), "Безымянный" (справа вверху). "Хыз-коле-Бурун" (слева внизу), "Генуэзская крепость" (справа внизу)

краевые части рифового массива. Зачастую на склонах рифов в лагунах создается спокойная обстановка, в которой накапливаются хемогенные (микрозернистые, оолитовые и др.) и органогенные илы. Мощность ископаемого рифового массива значительно превышает мощность прилегающих синхронных отложений. Во время роста биогенный риф представляется в виде подводной, периодически осушающейся скалы, подвергающейся активному воздействию разрушающих ее волн (рис. 17).

Таблица 1
Сравнительная характеристика органогенных построек

Постройка	Определение	Геологическое тело	Форма роста
Биостром	Слоистая постройка, почти не возвышающаяся над синхронными отложениями	Пласт, серия пластов, линза	Подводная заросль, банка
Биогерм	Массивная постройка, возвышающаяся над синхронными отложениями	Массив, выпуклая линза	Холм, бугор, банка
Риф	Сложная постройка, состоящая из пород биогенной основы (биогермов, биостромов) и сопутствующих обломочно-органогенных и хемогенных пород	Массив, пласт, линза сложного строения	Скала – волнолом и прилегающие участки морского дна



Рис. 16. Биостромы оксфорда урочища Беш-Текне на Ай-Петринской яйле в Крыму (фация рифовой лагуны)



Рис. 17. Деталь биостромного массива титонского яруса в Байдарской долине Крыма, сложенного остатками водорослей, гидроидных полипов и кораллов

Рифовый массив отличают ограниченность в плане, изометрично-округлые очертания и мощное развитие в вертикальном разрезе. Типичными ископаемыми рифовыми массивами в Крыму являются верхнеюрские известняки в районах Балаклавы и р. Черной в юго-западной части Главной гряды Крымских гор. Известняки, слагающие высоты, коралловые, брекчииевидные, афанитовые. Диаметр массивов у основания колеблется от 1 до 2 км, высота — от 0,5 до 1 км. Массивы вытягиваются один за другим в виде цепочек. Наиболее четко выражена в рельфе цепь полуизолированных массивов — Караньского, Псилерахского, Западно-Балаклавского, Восточно-Балаклавского в самой западной части Горного Крыма. Севернее расположены три рифовых массива в районе Кадыковского рудника флюсовых известняков. Отношение высоты массивов к их горизонтальной протяженности изменяется 1:2 до 1:1. Значительная высота рифовых массивов свидетельствует о продолжительности их образования.

Рифовая линза отличается от массива незначительностью размеров и тем, что она, как правило, заключена в толще инородных пород. В уроцище Мегало-Яло, восточнее Балаклавы в западном Крыму среди конгломераторов оксфорда и титона встречаются линзы коралловых известняков, достигающие в поперечнике нескольких метров. Отношение высоты линз к их горизонтальной протяженности колеблется от 1:4 до 1:1. Линзы отвечают кратковременно существовавшим рифам, рост которых прекратился из-за резкого увеличения сноса обломочного материала. Проще говоря, риф, не успевший достаточно вырасти в высоту, был засыпан галечными накоплениями прибрежной зоны бассейна. Аналогичные линзы встречаются и в Восточном Крыму (Южная Демерджи, Ворон, Шеллен, Арпат) среди конгломераторов оксфорда. В некоторых участках у оснований линз наблюдается прирастание колоний кораллов к галькам, служащим для них субстратом.

Рифовый пласт, не отличаясь по структуре от рифовых массивов и линз, характеризуется тем, что высота по сравнению с горизонтальной протяженностью очень мала и измеряется первыми метрами. Протяженность пласта бывает более километра. Отношение высоты к ней изменяется от 1:100 до 1:1000, и даже больше. Примерами рифовых пластов мальма в Крыму служат келловейские и оксфордские коралловые постройки Меганомского полуострова (южнее с. Лагерное) и некоторые выходы известняков в флишеподобной толще титонских аргиллитов, алевролитов и глин, фациально замещающих известняки Караби-Ялы к востоку от нее.

Все перечисленные разновидности ископаемых рифов обнаруживают полифациальный состав, иначе говоря, являются продуктами комплекса специфических фаций.

ИСКОПАЕМЫЙ РИФОВЫЙ КОМПЛЕКС ФАЦИЙ

Совокупность геохимических, литологических, петрографических, палеонтологических и других признаков пород и их видоизменений характеризует рифовый комплекс фаций [Краснов, 1965б, 1968а].

Фации собственно рифа (ядра, остов). Обычно представлены коралловыми, реже водорослевыми и водорослево-коралловыми известняками, скоплениями дентритуса и целыми скелетами рифолюбивых организмов. В зоне собственно рифа накапливались также продукты разрушения рифостроителей и рифолюбов в виде остроугольных обломков, галечника и песка, заполнявших пустоты в теле рифа.

Из территории юго-западного Крыма, например, колониальные склерактинии в сообществе с неринеями, рудистами, водорослями образовали в позднеюрское время большое число крупных рифовых массивов в районах Балаклавы, каньона р. Черной, Байдарской и Узунджийской долин, бухты Леспи и в долине Кокия. Эти массивы титонского возраста имеют все признаки былых коралловых рифов — следы первично-

скольного состояния, обтачивания водой, массивность залегания, перекристаллизацией, слабую доломитизацию. В некоторых крымских массивах (Гасфорт, Азис-Баир, Кадыковка) наблюдаются остатки абразионных горизонтальных площадок, образующихся за счет размыва поверхности рифового тела прибоем (чертежование известняковых брекчий и биолитовых известняков). Все массивы Крыма представляли во время роста достаточно крупные формы рельефа морского дна [Краснов, 1963, 1966]. Аналогичные фации обнаружены также в юре Кавказа, Карпат и Донецкого бассейна, в триасе Памира и Дальнего Востока.

Фации предрифового шлейфа. Первую зону, следующую за рифовым остовом в сторону открытого моря, иногда называют склоном с рифовой осью [Henson, 1950], так как именно в ней скапливаются обломки рифового массива. В.П. Маслов [1950] объединил все предрифовые образования в зону шлейфов, подразделив ее на подзону подножия рифа с характерными для нее слоистыми илами и известковыми песками и подзону склона, где накапливается грубый неотсортированный материал. Обломочный материал, образующийся за счет разрушения внешнего края рифа, накапливается и на многих современных рифах. С этой группой фаций связана своеобразная экологическая группировка организмов – преимущественно массивных сферических и полусферических рифостроителей (гидроидных, кораллов, мшанок и др.).

Предрифовые шлейфы мезозойских рифов хорошо выражены в Крыму и на Северо-Восточном Кавказе. Это брекчевые известняки, состоящие из остроугольных обломков органогенных и органогенно-обломочных разностей, сцепленных карбонатным или карбонатно-глинистым материалом. Размеры обломков очень различны – от долей сантиметра до 10 см. Часто в них можно видеть (рис. 18) соединение обломков разных генераций во все более крупные куски, что свидетельствует о стадийности образования и неоднократном отрыве от предрифового шлейфа (структуре "обломок в обломке").

Зачастую брекции шлейфа нацело перекрывают остов сооружения. Это происходит при полном разрушении верхней растущей части рифа. Бурением, производившимся на титонских рифах юго-западной части Горного Крыма, получен чрезвычайно интересный материал о распределении брекчевых и биолитовых известняков. В ряде рифов (Азис-Баир, Псилахра, Западно-Кадыковский) здесь наблюдается тонкое переслаивание коралловых и брекчевых известняков не только в краевых, но и в центральных частях массивов. Это дает основание говорить о неоднократном разрушении всей поверхности рифа и возобновлении ее роста.

Фации лагуны. Между берегом и рифом часто возникают еще две группы рифовых фаций – лагуны и прибрежного рифового мелководья. В разрезе верхне-юрского рифа на Северо-Восточном Кавказе (бассейн р. Терек) фации рифовой лагуны представлены слоистыми доломитами, чередованием пелитоморфных известняков, алевролитов, мергелей с редкими колониями и одиночными кораллами. В юго-западных отрогах Гиссарского хребта оксфордские коралловые рифы фактически переходят в соленосные толщи. Соленосные осадки образовались в огромной лагуне, отгороженной от открытого моря барьерным рифом [Рейман, 1964].

Фации прибрежного рифового мелководья представлены конгломератами с линзами органогенных известняков, песчаников, онколитовыми и оолитовыми известняками, в которых встречаются остатки колониальных и одиночных кораллов,rudистов, двустворчатых и брюхоногих моллюсков, приспособившихся к существованию в условиях значительного сноса терригенного материала с близлежащей суши. В ряду остальных фаций рифового комплекса эта группа занимает наиболее крайнее положение (противоположное открытому морю), отделяя лагуны от берега (рис. 19).

Фации передового рифового мелководья представлены обычно дестритусовыми слоистыми известняками с линзами рифогенных. Ф.Р. Хенсон [Henson, 1950] отмечал, что отложения этого типа вне рифовых фаций классифицируются как 4. Зак. 243

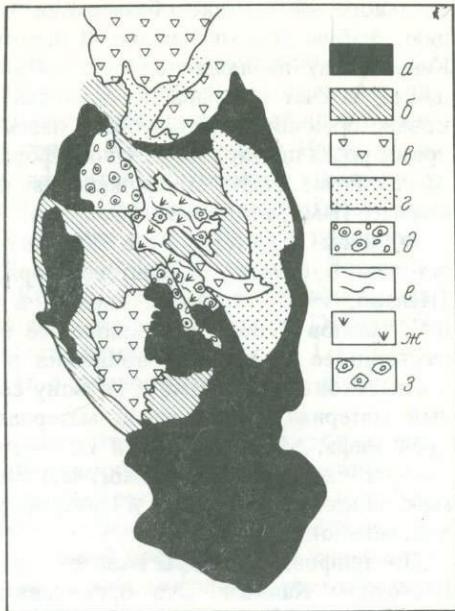
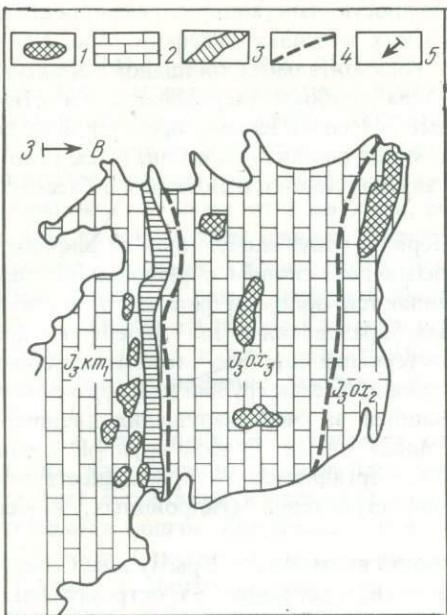


Рис. 18. План водорослево-коралловых биогермов оксфорда-кимерида на Бабуган-яйле в Горном Крыму

1 – массивные биогермные известняки, 2 – пелитоморфные сплоистые известняки с редкими одиночными и мелкими колониальными кораллами, 3 – тонкоплитчатые известняки, переполненные остатками мелкорослых кораллов, брахиопод, морских ежей, 4 – предполагаемые стратиграфические границы, 5 – элементы залегания горных пород

Рис. 19. Рифовый массив верхнеюрского возраста Фишт-Пшеха-Су на Северном Кавказе [по М.В. Михайловой, 1968]

а – биогермы, б – органогенно-детритусовые известняки, в – брекции, г – песчаники, д – оолитово-онколитовые известняки, мелководнистые и афанитовые известняки, ж – кустовидные колонии кораллов, з – губковые и губково-водорослевые бутры и желваки

обычные сублиторальные осадки. Различимых обломков отложений рифа в них, как правило, нет. Отсутствуют какие-либо данные о биологической связи между фауной собственно рифа и данной группой фаций, в которых наиболее важными элементами являются формы, чуждые рифам. В сторону открытого моря фации рифового мелководья, постепенно выклиниваясь, часто переходят в глинистые осадки. Ф.Р. Хенсон [Henson, 1950] выделял между ними еще "переходную зону с детритусовыми известняками". Однако эта "зона" не является отдельной группой фаций, а представляет лишь неровную границу перехода между последней из комплекса рифовых отложений и фациями открытого моря, для каждой из них характерен не только свой набор петрографических и литологических типов пород, но и самостоятельный палеобиоценоз.

В ископаемых рифовых образованиях СССР эта фация плохо изучена и лишь на Северо-Восточном Кавказе в бассейне Терека к ней (рис. 20) предположительно могут быть отнесены юрские (келловейские) глинистые известняки с линзовидными прослойками органогенных, фациально замещающие риф в сторону более глубоководного шельфа.

Фации рифового плато. Одной из характернейших групп фаций современного кораллового рифа является рифовое плато (платформа), образующаяся за счет последовательного прирастания друг к другу краевых гребней или валов в процессе роста рифа и сглаживания их поверхностей приливно-отливными движениями волн. На рифовых плато жизнь весьма разнообразна и отличается по мере продви-

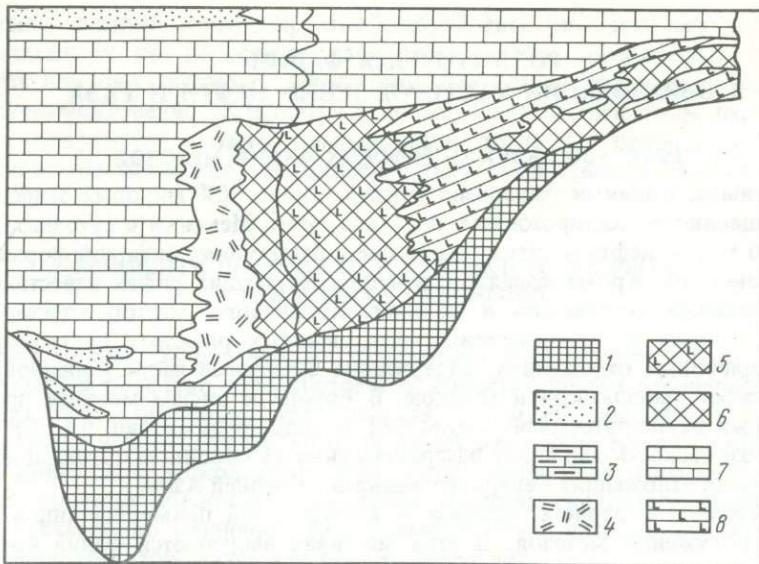


Рис. 20. Взаимоотношения рифовых и одновозрастных вмещающих отложений оксфорда в бассейне р. Терек на Северном Кавказе (по М.М. Мацкевичу)

1 – подстилающие глинистые отложения, 2 – песчанистые известняки, 3 – глинистые известняки, 4 – доломитовые брекчии (предриф), 5 – доломиты коралловой структуры (собственно риф, ядро рифа), 6 – массивные доломиты местами органогенной структуры (зариф, лагуна), 7, 8 – слоистые пелитоморфные известняки (передовое рифовое мелководье)

жения от берега к открытому морю (или лагуне). Как показали наши исследования на современных коралловых рифах Океании, в части рифового плато, расположенной выше уровня приливно-отливных волн, преобладают роющие десятиногие раки и брюхоногие моллюски. В заливаемой во время приливов части плато обитают разнообразные морские ежи, оphiуры, голотурии, губки, моллюски, а также довольно однообразные виды мадрепоровых кораллов. На внешней части плато обычны кораллы и известковые водоросли [Голиков и др., 1973].

В ископаемом состоянии фации рифового плато часто теряют индивидуальность, сливааясь с фациями ядра и предрифового шлейфа. В юго-западной части Горного Крыма фации рифового плато представлены в титонских отложениях Байдарской, Варнаутской и Хайтинской долин неяснослойными известняками с многочисленными остатками разнообразных рифолюбов – кораллов, моллюсков, иглокожих и брахиопод.

Такова общая характеристика фаций рифового комплекса. В конкретных случаях одна или несколько фаций обычно выпадают из разреза и необходима большая проницательность при расшифровке типа рифогенного сооружения. Комплекс рифовых фаций, парагенетически связанных и возникших в сходной тектонической обстановке в непосредственной близости друг за другом в пространстве и времени, должен быть назван рифовой формацией. Каждая рифовая формация отвечает определенной стадии историко-геологического развития региона. Несмотря на специфичность, в различных регионах рифовые формации имеют очень много общих черт, прежде всего по набору фаций, приуроченности к разрывным и складчатым нарушениям и т.д.

Г л а в а VII

РОЛЬ РИФОВЫХ ФАЦИЙ В ОБРАЗОВАНИИ МЕСТОРОЖДЕНИЙ НЕФТИ И ГАЗА

НЕФТЕГАЗОНОСНОСТЬ РИФОВЫХ ФАЦИЙ МЕЗОЗОЯ

С карбонатными фациями фанерозоя связано около 40% мировых запасов нефти. Среди них выделяются месторождения Золотого пояса Мексики с суточным дебитом скважин до 40 тыс. т. нефти в сутки, открытые в отложениях рифовой формации Эль-Абра (альб—сеноман). Кроме кораллов, в нефтесодержащих рифах известны остаткиrudистов, сверлящих моллюсков и полихет. Крупнейшие месторождения нефти в Ливии сосредоточены в верхнемеловых—палеоценовых рифовых постройках, предрифовых и зарифовых отложениях, содержащих скелетные части коралловых полипов, фораминифер, моллюсков и мшанок. В Европе к рифам мезозоя приурочены нефтяные залежи на территории Франции, ФРГ и ряда других стран. В СССР промышленная нефтегазоносность выявлена в верхнеюрских (в основном оксфорд-кимериджских) рифогенных отложениях Северного Кавказа и Средней Азии.

Рифовые массивы Северного Кавказа — классический пример останцов крупных коралловых сооружений мезозоя. В этих массивах выделяются фации брекчевого шлейфа, рифовых склонов (кораллогенные пески, дегритовые известняки), рифового плато (онколитово-олитовые и мелкообломочные известняки), биогермных массивов известняков (фации ядра) и др. Ветвистые колонии кораллов, бугровидные наслойения известковых водорослей в виде отдельных линз или узких полос вклиниваются в биогермные и облекающие рифовые массивы обломочные отложения.

Биогермные массивы тыловой фации барьерных рифов мощностью до 200 м вскрыты бурением в Западном Предкавказье.

Промышленная нефтегазоносность биогермных массивов тыловой фации рифов доказана скважинами на Ширванской площади. Притоки нефти и газа приурочены к рифу размером $4,0 \times 0,9$ км. В рифовых отложениях платформенного типа по всему разрезу верхней зоны в Западном и Восточном Предкавказье встречаются битумизомные разности.

Наиболее высокие концентрации ОВ до 7,03% характерны для рифогенных пород по р. Бзыбь. Количество битумоида варьирует от 0,003% для пород оксфорда из обн. р. Тerek до 0,61% в кимеридже — обн. р. Бзыбь.

Рифовые фации верхней юры — от среднего келловея до низов кимериджа содержат промышленные залежи нефти и газа на территории Узбекской, Туркменской и Таджикской ССР. Нефтегазоносны эти отложения и в пределах Афганистана. Их мощность меняется от 600 м на юге — в юго-западных отрогах Гиссарского хребта до 100 м и менее в северных и западных районах Средней Азии. Наиболее полно рифогенные образования представлены в Амударьинской синеклизе. В рифогенных карбонатах юры Средней Азии выявлено 3–5 продуктивных горизонтов. Геохимические условия пород рифовой формации отличаются восстановленностью. В них увеличивается содержание сульфидной серы и органического углерода, закисного железа, присутствует пирит. В составе битумоидов преобладает масляная фракция и заметно уменьшается содержание спирто-бензольных смол и асфальтенов. Наиболее распространены остатки колониальных кораллов в положении роста и багряных водорослей. К рифовым фациям также относятся продукты разрушения биогермов (обломочные известняки). Постройки, к которым приурочены многие из месторождений, имеют значительные размеры: от $5,2 \times 3,5$ км на месторождении Шуртан до $18,7 \times 14,5$ км на месторождении Култак. Высота рифовых построек 43–253 м. Наиболее высокие дебиты имеют скважины, расположенные внутри рифовой зоны. Месторождения нефти и газа приурочены к одиночным рифам (Зевардинская, Денгизкуль-Хаузакская, Уртабулакская, Южно-Пумская и Каракумская газоконденсатные залежи.

Распределение залежей контролируется морфологией рифового массива и комплексом, запечатанных по периферии плохопроницаемых предрифовых отложений. В сводах этих ловушек мощность известняков 200–260 м. Нефти из рифовых структур легкие, преимущественно метановые с повышенным количеством парафина, бедны серой и асфальтово-смолистыми компонентами, тогда как нефти из нерифовых фаций метаново-ароматические, высокосернистые, смолистые, с низким количеством парафина.

ПЕРВИЧНАЯ ПОРИСТОСТЬ И КОЛЛЕКТОРСКИЕ СВОЙСТВА РИФОГЕННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ¹

Первичная пористость рифогенных толщ может быть обусловлена пустотами в скелетном веществе кораллов и во внутренних полостях других органических остатков, образующих риф – брахиопод, пелеципод, гастропод, фораминифер и др. Так, пористость скелетного вещества *Favia* из голоценовых отложений Новой Гвинеи, в 1–1,5 км восточнее Бонгу, 71%, несколько ниже она у другой *Favia* из этого же района – 52,0%. При столь высокой пористости емкостные свойства скелетного пространства этих кораллов чрезвычайно различны. Проницаемость одной из *Favia* оказалась более чем в сто раз выше, чем второй колонии того же рода и вида.

Поры возникают за счет неплотного соприкосновения рифообразующих и рифолюбивых кораллов, благодаря деятельности сверлящих, буравящих, химически растворяющих скелетные части организмов – литофагов.

Осадки, образованные при разрушении скелетов кораллов, нередко также обладают высокими коллекторскими свойствами. В частности, коралловый песок на о-ве Эфате (Новые Гебриды) обладает почти такой же проницаемостью, как и скелет *Favia* sp. Бурение на современных рифах Тихого океана показало, что на Большом барьерном рифе, атоллах Фунафути, Эниветок, Бикини высокая пористость рифового комплекса сохраняется до глубины несколько сотен метров вследствие перемежаемости перекристаллизованных известняков ядра рифа с несцепментированным и слабо сцепленным известковым песком предрифовых фаций. В рифах велико количество пустот, образованных в волнно-пробойных нишах и гротах, в ударных отверстиях приливных каналов и щелей между органогенными постройками (рис. 21).

Объем пустот и сообщаемость между ними возрастают в результате диагенетического растворения карбонатов. Пустоты и поры распределяются неравномерно, что связано с литолого-экологической зональностью рифа. В предрифом шлейфе, где отлагаются известняковые брекчи, грубозернистые известковые карбонаты, преобладает межгранулярная пористость. На рифовом гребне, в зоне активной волновой деятельности, пористость связана с внутренними полостями органических остатков и пространствами между ними, с пещеровидными пустотами. Здесь же волны могут образовать бароподобные валы из хорошо окатанных и отсортированных обломков кораллов, обладающих высокой межгранулярной пористостью. В субаэральных условиях могут возникать золовые дюны с аналогичным типом пор. Тыловые части рифа и зарифовые отложения могут иметь меньшую пористость и обладать экранирующими свойствами.

Особенно важную роль для возникновения надежных коллекторов играет избирательность диагенеза в различных частях фациального комплекса отложений, связанных с постройками. Породы, слагающие собственно постройку и предрифовые отложения, как правило, сохраняют естественную пористость и ячеистую структуру, за счет ветвистых неплотно соприкасающихся друг с другом скелетных частей рифообразующих и рифолюбивых организмов, в результате чего создаются условия для проникновения жидкостей и проявлений диагенеза. Во многих органогенных постройках пятнистая перекристаллизация слагающих их известняков следует за распределением колониальных кораллов, рудистов и других рифостроителей.

¹ Этот и следующий разделы написаны с участием Л. Е. Козловой

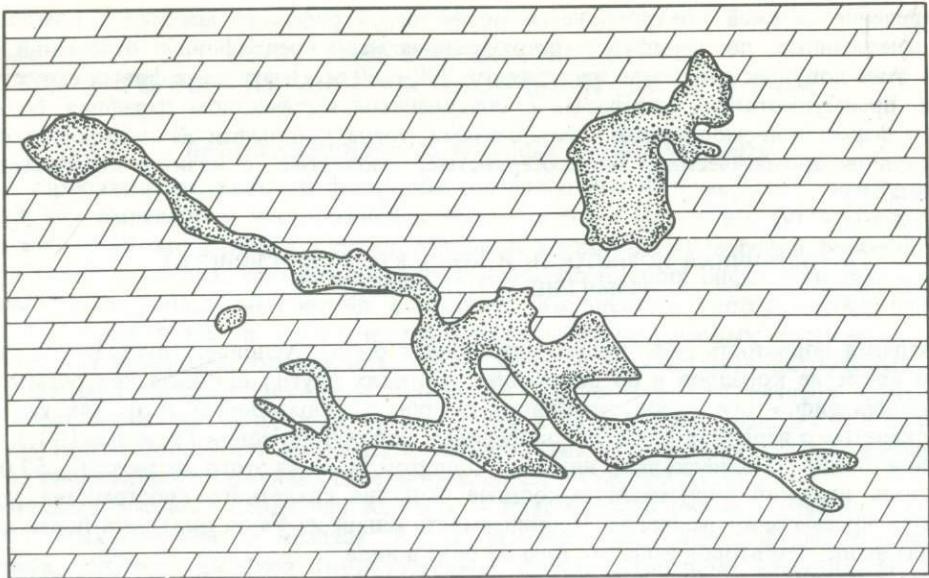


Рис. 21. Первичные полости в рифовых известняках титонского возраста, выполненные краснобурой глиной

Крым, Байдарская долина, окрестности с. Родниковое

Известняки рифовых лагун и других тыловых фаций рифовых сооружений, отлагающиеся в зоне быстрой кристаллизации карбонатов из раствора, плотные, слабо пористые и поэтому хорошо противостоят изменениям со стороны проникающих вод (Крым, Кавказ, Средняя Азия). Для рифовых известняков характерны явления выщелачивания и повторной цементации. В некоторых кораллах обнаружены закупоренные вторичным карбонатом полости с нефтью, которая весьма отличается по качеству от составляющей ныне залежь. Очевидно, в полости органогенной постройки содержится нефть, которая образовалась из органического вещества организмов, образовавших этот рифовый массив. Последующая цементация CaCO_3 полости, вероятно, явилась препятствием для эмиграции ее в залежь.

На одних месторождениях самые мощные залежи образуются в зонах предрифа, тогда как на других продуктивными оказываются собственно рифовые или за~~ри~~фовые фации. Вероятно, что нефть образуется непосредственно в органогенных постройках, о чем свидетельствуют находки скелетов рифовых кораллов (Крым) иrudистов (Средняя Азия), почти полностью заполненных битумом.

Быстрое и эффективное захоронение рифовых построек — основное условие для образования в них нефтяных месторождений, поэтому последние обнаруживаются в зонах развития стратиграфических и фациальных ловушек.

Благодаря такой структуре в полосе перекрытого рифового шлейфа могут возникнуть своеобразные пазушные ловушки, благоприятные для скопления залежей. При этом сторона постройки, обращенная к открытому морю и подвергающаяся интенсивному воздействию прибоя, накапливающего обильный пластический материал, представляется особенно благоприятной для развития таких ловушек.

Некоторые органогенно-обломочные известняки, ассоциирующиеся с рифовыми массивами, более важны в отношении объема и их ценности как нефтяных резервуаров, чем остальные породы рифового комплекса, благодаря пористости и проницаемости. Очевидно, рифовые структуры, исследуемые геологами-нефтяниками, должны включать не только рифовые ядра, но и генетически связанные с ними отложения, которые могут принимать участие в формировании залежи.

Итак, рифы являются специфическими природными резервуарами со своеобразными коллекторскими свойствами. Благоприятное сочетание ряда факторов позволяет высоко оценивать эти свойства рифов. Среди них – наличие ловушки, надежной глинистой или соленосной покрышки, хороших коллекторов и нередко высокой битуминозности пород самого рифа и прилегающих к нему отложений. Уже в период роста риф представляет собой своеобразную ловушку, образованную скелетами рифо-строящих организмов. Имеющиеся между ними полости и высокая пористость самих скелетов способны аккумулировать углеводороды начиная с самых ранних этапов существования рифа. Однако само наличие рифов еще вовсе не означает их обязательной нефтегазоносности, что обусловлено как литолого-фациальными, так палеогеоморфологическими и палеотектоническими факторами.

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО КОРАЛЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ

Исследование современных кораллов и древних рифогенных образований показало, что они характеризуются довольно высоким содержанием ОВ. При этом максимальное количество $C_{\text{орг}}$ отмечается в живых кораллах, в то время как в рифовых известняках его содержится несколько меньше.

По О.К. Бордовскому [1974], количество липидов в кораллах достигает десятых долей процента [$0,12 \div 0,7\%$], снижаясь с переходом от живых форм к коралловым отложениям. Битуминозность коралловых песков измеряется уже сотыми долями процента ($0,01 \div 0,23\%$), а коралловых песчаников – $0,031 \div 0,033\%$. В то же время вторично заселенный рифовый известняк (тонкая пленка обрастания – губки, кораллы) выделяется более высокой битуминозностью. В коралловых песках битуминизация ОВ не превышает $0,48 \div 4,06\%$, в коралловом песчанике – $1,4 \div 1,8$, в рифовом известняке – $2,3\%$. Следовательно, несмотря на значительное содержание ОВ в коралловых осадках, относительная роль битумов в его составе ниже, чем в кластических отложениях. Даже в отмерших, но неразрушенных кораллах относительное содержание липидов не превышает $0,9\%$. Однако вторичное заселение биокосного кораллового известняка сопровождается не только увеличением абсолютного количества, но и возрастанием их относительной роли в составе ОВ.

Преобладающий компонент битумов биокосных коралловых образований – смолисто-асфальтеновая фракция, в то же время в них заметно увеличивается и содержание масляной фракции (до $28,6\%$). В составе ОВ коралловых осадков доля углеводородов колеблется от $0,01$ до $0,6\%$ (против 4% в живом коралле). При переходе от менее зрелых осадков (коралловый песок) к более зрелым (коралловый песчаник и рифогенный известняк) содержание углеводородов в групповом составе ОВ увеличивается более чем в 5 раз. В этой же последовательности увеличивается и абсолютная концентрация углеводородов в осадках, но не столь значительно (от $0,003$ до $0,009\%$), т.е. всего в 3 раза, что, по-видимому, связано с распадом менее стабильной части органического вещества, но не исключено и новообразование. Возрастание роли углеводородов и более зрелых разновидностях органических карбонатных осадков выражено достаточно отчетливо. Это наблюдение согласуется с фактом большей роли углеводородов в ископаемых карбонатных породах [Бордовский, 1974].

Углеводороды масляной фракции неомыляемых веществ представлены только метановыми с небольшой примесью нафтеновых, вероятно, за счет отмерших организмов. Ароматические углеводороды не обнаружены. В рифовом известняке масляная фракция на 55% состояла из метаново-нафтеновых углеводородов и на 6% – из ароматических; петролейно-эфирные смолы составляли 32% . Как и в планктоногенном органическом веществе, при переходе в биокосное состояние в коралловых образованиях среди углеводородов увеличивается количество нафтеновых и появляются ароматические углеводороды, что существенно отличает состав углеводородов кластических осадков от состава подобной фракции кораллов.

Коралловые осадки отличаются более высоким содержанием ОВ, чем терригенные. И хотя относительная роль битумов в составе ОВ коралловых осадков ниже, чем в образованиях терригенного происхождения, при вторичном заселении биокосного кораллового известняка не только увеличивается абсолютное количество липидов, но и возрастает (почти в 6 раз) их роль в составе ОВ.

Если бы дело обстояло только так, как утверждает О.К. Бордовский [1974] (о равнозначенном накоплении битумов и углеводородов в коралловых осадках и терригенных отложениях), факт приуроченности крупных и гигантских месторождений нефти и газа к рифовым постройкам был бы трудно объяснимым.

В действительности заселение биокосных коралловых известняков происходит неоднократно, и в них должно значительно возрастать содержание липидов и углеводородов. Кроме того, изобилие многообразного животного и растительного мира, образующих рифовые постройки, несомненно, должно было сказываться и в особенностях продуцирующих свойств этих систем не только в качественном, но и в количественном соотношении по сравнению с терригенными отложениями.

О СВЯЗИ РИФОВ С РАЗЛОМАМИ И ПРОИСХОЖДЕНИИ НЕФТИ

Рифам обычно отводится лишь роль коллекторов, а разломам — путей миграции "готовых" углеводородов. На сопряженность линейно вытянутых рифогенных образований с зонами долгоживущих глубинных разломов указывалось неоднократно. Ранее эти факты объясняли лишь чисто геоморфологически — рифы развиваются на подводных участках морского дна, на границе мелководных и более глубоководных участков, что и определяет значительную асимметрию рифовых построек.

Залегание верхнеюрских биогермных построек Карпат, Крыма, Кавказа, Сахалина, Японии и других регионов среди вулканогенно-осадочных отложений, их сопряженность и линейная вытянутость вдоль зон глубинных разломов свидетельствует об образовании коралловых сооружений в условиях мощной тектонической активизации. Так, постройки кимеридж-титона Сахалина можно считать рифами, росшими на склонах вулканов, сопряженными во времени и пространстве с долгоживущими рудоподводящими разломами. Аналогичные рифогенно-вулканогенные комплексы образовались в триасе в районе Сихотэ-Алиня, в конце юры — в Японии, а в мелу — на Камчатке.

Сторонники неорганического генезиса нефти и газа отводят глубинным разломам роль каналов дегазации, по которым углеводороды из мантийного очага мигрировали вверх с последующей вертикальной и латеральной миграцией на небольшие расстояния в приразломные вальы, поднятия и другие ловушки.

В последние годы получены весьма многочисленные данные о нефтегазоносности глубинных зон литосферы, на основании чего допускается возможность поступления углеводородов с больших глубин. Образование нефтегазоносных провинций связывают зачастую с развитием геосинклиналей, процессами в верхней мантии. К инверсионному этапу развития геосинклинальных областей относят синтез нефтяных углеводородов в астеносфере (минеральная теория происхождения нефти) и миграцию их по глубинным разломам к поверхности.

Но как органическая, так и неорганическая теории недоучитывают роли коралловых и других биогенных тел в продуцировании колоссального количества органики, недооценивают они и связи рифовых формаций с зонами линеаментов [Краснов, Крапивенцева, 1981].

Изложенные данные подтверждают несомненное участие кораллогенного ОВ, в первую очередь его липидной составляющей, в образовании битумоидов и углеводородов. Повсеместно устанавливается сопряженность рифогенных образований (и нефтегазоносных осадочных бассейнов) с глубинными разломами. Из этого следует следующий вероятный механизм образования нефтяных и газовых месторождений в рифах.

Эндогенные газовые струи мантийного происхождения, содержащие H_2 , CO , CH_4 и другие углеводороды, поднимаясь по глубинным разломам в верхние зоны литосфера, частично окисляются с образованием H_2O и CO_2 , и достигая затем осадочной оболочки, в том числе зон развития рифогенных отложений, насыщенных ОВ, в результате сложных биохимических реакций взаимодействуют с ОВ, и прежде всего с его липидной составляющей, способствуя образованию углеводородов нефти и газа в отложениях с необходимыми для этого условиями (ОВ, структуры, покрышки, коллектора).

В парогазовой или газовой фазе нефтегазовые углеводороды по трещинам, разломам и другим коллекторам проходят путь вертикальной и частично боковой латеральной миграции. Рифогенные образования представляют в этом процессе одновременно нефтегазопроизводящими и нефтегазомещающими. При благоприятных условиях это не исключает миграции нефти в вышележащие нерифогенные отложения. Дальнейший путь миграции углеводородов также следует рассматривать в связи с формированием приразломных структур (сводов, валов, антиклиналей) и литологических (включая рифогенные) ловушек вдоль зон глубинных и оперяющих нарушений. Во всех случаях обнаружение в отложениях мезозоя погребенных коралловых построек необходимо рассматривать как фактор потенциальной нефтегазоносности исследуемого региона.

Г л а в а VIII

ОПИСАНИЕ ВИДОВ

ПОДКЛАСС SCLEROMORPHARIA SUBCLASS. NOV.

Одиночные и колониальные кораллы, свободно живущие и прикрепленные, иногда активно передвигающиеся с наружным карбонатно-кальциевым скелетом, состоящим из фибр, ламеллярным или склеродермитно-трабекулярным; метамезентерии закладываются в экзоцелях. Включает палеозойских "Rugosa" и мезо-кайнозойских "Scleractinia".

О Т Р Я Д PINACOPHYLLIIDA KRASNOV, 1969¹

Колониальные, реже одиночные, размножающиеся внутричашечным и внечашечным почкованием, иногда делением. Септы всегда без пор, шиповатые у древних форм, пластинчатые у более молодых, состоят, как правило, из мелких простых трабекул, расположенных рядом или с одной линией дивергенции, редко ламеллярные. Размер склеродермитов — от 2 до 150 мк. Дистальные края септ тонкозазубренные, иногда почти гладкие. Эндотека, экзотека и перитеха представлены днищами и диссепментами. Стенка археотекальная, паратекальная, редко септотекальная.

С Е М Е Й С Т В О ACTINASTRAEIDAE ALLOITEAU, 1952

Р о д Actinastreae d'Orbigny, 1849

Actinastrea bernensis Koby

Astrocoenia bernensis: Koby, 1885², с. 291, табл. 86, фиг. 9, 10; Solomko, 1888, с. 159, табл. 3, фиг. 8, 8а; Qgilvie, 1897, с. 93, табл. 3, фиг. 8; Gregory, 1900, с. 62, табл. 15, фиг. 6, 7; Speyer, 1913, с. 243, табл. 24, фиг. 52, 52а; Dietrich, 1926, с. 90, табл. 6, фиг. 2, 5, табл. 7, фиг. 5; табл. 10, фиг. 2, 3; табл. 12, фиг. 2, 3; Мирчинк, 1937, 1937, с. 76.

¹ Указаны авторы и годы установления таксонов, а не библиографические источники.

² Публикации в синонимике видовых описаний см. по хронологически ближайшему источнику (в данном случае Koby, 1880–1889).

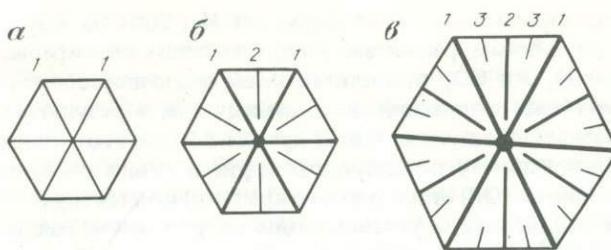


Рис. 22. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Actinastreae delmontana* (Ogilv.).

Крым, поздний титон. а — стадия протосепт (1), без столбика, диаметр кораллита 1 мм; б — стадия протосепт (1) и септ второго цикла (2), столбик отчетливый, диаметр кораллита 1,2 мм; в — стадия развития протосепт (1), септ второго (2) и третьего (3) цикла, столбик мощный, диаметр 1,5 мм

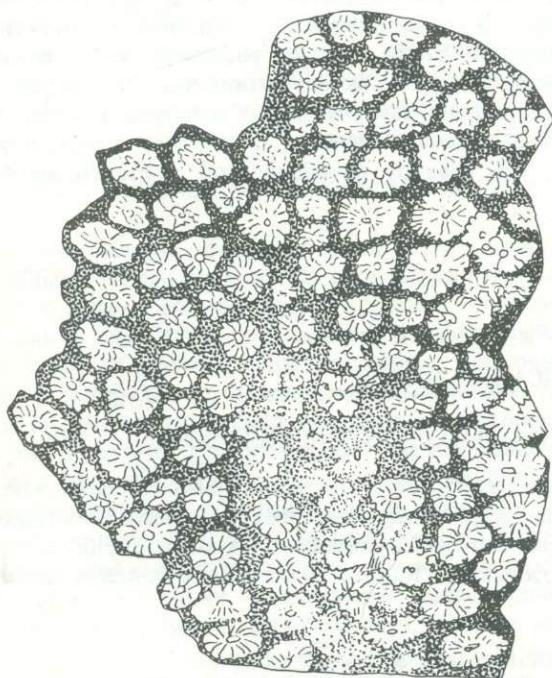


Рис. 23. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *A. bernensis* Koby, Гиссар (Кугитанг), оксфорд-кимеридж

Диагноз. Массивные колонии. Кораллиты в поперечнике достигают 1–2,5 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов 2–3,5 мм. Число септ 24. Столбик грифелевидный. Перитеха развита слабо.

Описание. Полусферические и уплощенные полипняки, достигающие в поперечнике 30–50 мм, а в высоту 100 мм, состоят из плотно соприкасающихся кораллитов многоугольной и многоугольно-округлой формы. Диаметр чашек кораллитов у отдельных индивидумов 1–2,5 мм, расстояние между центрами соседних чашек от 2 до 3,5 мм.

Септальный аппарат представлен у взрослых особей 24 септами, образованными в три цикла заложения. Формула септального аппарата $6C_1 6C_2 12C_3$ отражает характер онтогенеза. Септы первого и второго циклов достигают столбика, септы третьего цикла наполовину короче. Внутренними краями септы третьего цикла иногда срастаются с боковыми поверхностями септ более раннего заложения. Столбик мощный, грифелевидный, стенка тонкая, септотекального типа, перитеха представлена редкими широкими диссепментами и ребрами, соединяющими соседние кораллиты (рис. 22, 23)¹.

¹ Рис. 22–59. Схемы включения (симметризации) септ в онтогенезе кораллов.

Сравнение. Вид от других юрских представителей рода отличают меньшие размеры чашек. Наиболее близок к нему *A.delmontana Ogilv.*, у которого срастания септ разных циклов заложения не наблюдается.

Экологические особенности. Типичные рифолюбы, обитатели фаций рифовых прибрежий в составе кораллово-гастроподовых сообществ.

Тафономическая характеристика. Колонии обнаружены в переотложенном состоянии в глинистых породах и известняках. Они часто перевернуты, "сгруженны" вместе с другими мелкими раковинами брюхоногих моллюсков и кораллов.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд-кимеридж Евразии.

Материал. Десятки колоний хорошей сохранности из Восточного и Юго-Западного Крыма (Судак, Коктебель, Ключевое) и юго-западных отрогов Гиссарского хребта (Кугитанг).

Actinastraea delmontana (Ogilvie)

Табл. I, фиг. 1

Astrocoenia delmontana: Ogilvie, 1897, c. 150, табл. 16, фиг. 9, 9а (см. синонимику).

Диагноз. Небольшие массивные колонии. Размер чашек в поперечнике 1–1,5 мм, расстояние между центрами соседних чашек 1,5–2 мм. Количество септ 24. Столбик грифелевидный. Перитеха развита незначительно.

Описание. Маленькие колонии хорошей сохранности, до 20 мм в поперечнике состоят из многочисленных кораллитов с многоугольными поверхностными чашками, размеры которых у взрослых особей достигают 1,5 мм. Расстояние между центрами соседних кораллитов колеблется от 1,5 до 2 мм. Септальный аппарат представлен 24 септами, образованными в три цикла. Септальная формула $6C_1 6C_2 12C_3$. Столбик отчетливый, грифелевидной формы, срастается с внутренними краями септ первого цикла. Стена септотекального типа, в ее строении участвуют периферические края септ, соприкасающиеся друг с другом. Перитеха представлена диссепментами, плохо различимыми в поперечных шлифах.

Онтогенез. В каждом кораллите первоначально возникало 6 септ, достигавших внутренними краями столбика. Септы второго цикла также образовывались в числе шести. Они более тонкие. Длина их $3/4$ длины первых септ. В самых взрослых кораллиях имеются также 12 очень коротких септ третьего цикла. Расположение септ всех циклов радиальное. Размер чашек кораллитов в онтогенезе увеличивался до 1–1,5 мм.

Сравнение и замечания. Описанный вид близок к *Actinastraea mattheyi* Koby из титона Штрамберга. У сравниваемых видов одинаковое число септ 24 и циклов септ 3. Отличаются они по размерам чашек, которые у описанного вида в 1,5–2 раза меньше, чем у сравниваемого. От *A.berensis* вид отличается несрастающимися септами, от известного в лузитане и раннем кимеридже Португалии *A.carrapateirensis* (Koby) – большим числом септ и большими размерами чашек. По размерам и количеству септ имеется сходство с валанжинским видом *A.pseudominima* (Koby), но у *A.delmontana* 3, а не два цикла септ. По числу циклов септ он отличается и от *A.minima* (From.).

Намечается достаточно четкая филогения близких юрских и меловых видов рода *Actinastraea*. От малосептных и меньших по размерам оксфордских *A.carrapateirensis* (Koby) в кимеридже и титоне, вероятно, произошли формы с крупными кораллитами и большим числом септ – *A.delmontana* и *A.mattheyi*. Дальнейшая эволюция намеченной ветви в раннемеловую эпоху была, очевидно, связана с редукцией одного цикла септ и появлением в валанжине–готериве таких видов, как *A.minima* и *A.pseudominima*.

Экологические особенности. Кораллово-неринеевые сообщества рифовых геосинклинальных областей Тетиса были наиболее благоприятными для представителей вида. Они относятся к рифолюбивым формам.

Тафономическая характеристика. Чаще всего остатки встречаются в переотложенном, перевернутом, либо "сгруженном" состоянии, близко к местам первоначального обитания.

Геологический возраст и распространение. Титон Крыма и Карпат.

Материал. 5 экз. хорошей и удовлетворительной сохранности; водораздел между Байдарской и Коккозской долинами.

СЕМЕЙСТВО STYLOPHYLLIDAE VOLZ, 1896

ПОДСЕМЕЙСТВО STYLOPHYLLINAE VOLZ, 1896: EMEND. ALLOITEAU, 1957

Род *Pleurosmilia* Fromentel, 1856

Pleurosmilia elegans Krasnov

Рис. 24

Pleurosmilia elegans: Краснов, 1964б, с. 61, табл. 7, фиг. 1.

Голотип: ИГД¹, № 2912/3; Крым, водораздел между Байдарской и Коккозской долинами, юго-восточный склон горы Сююрю-Кая; верхний титон.

Диагноз. Чашки эллиптические, наибольший размер их по длинной оси 52 мм, наименьший — 40 мм. Количество септ 48. Столбик пластинчатый, удлиненный. Стенка ребристая с кольцевыми наростами эпитехи.

Описание. Небольшие субцилиндрические кораллиты достаивают 35 мм высоты. Чашки широкие, эллиптических очертаний, с крутыми бортами. У меньшего из имевшихся экземпляров размеры чашек составляют соответственно 15 и 19 мм, у наибольшего — 40 и 52 мм. Отношение меньшего размера к большему равно 0,8. Чашки очень сильно углублены. Септальный аппарат кораллов состоит из 48 септ. Имеется 12 септ первого цикла, столько же — второго и 24 — третьего. Края септ гладкие. В центре развит сильный столбик пластинчато-удлиненной формы, вытянутый вдоль оси симметрии. Стенка ребристая, плотная, образована периферическими краями септ. В месте прикрепления к субстрату кораллиты несколько согнуты. Прикрепление, очевидно, было боковым, так как рубец расположен сбоку.

Онтогенез. В самых начальных стадиях онтогенеза эллиптические чашки кораллов по короткой оси имели размер около 15 мм, а по длинной — около 20 мм. В наиболее зрелой стадии размер чашек по короткой оси 40 мм, а по длинной — 52 мм. Отношение меньшего размера к большему 0,8 сохранялось в течение всего роста кораллитов. В чашках, размеры которых по длинной и короткой оси 30 и 20 мм, имеется по 12 септ первого и второго циклов. Своими внутренними концами они достигают столбика. При увеличении чашек в онтогенезе соответственно до 40 и 30 мм появлялись 12 септ следующего цикла, длина которых около 3/4 длины первых. По толщине они меньше первых наполовину. На последних стадиях возникали 24 септы четвертого цикла, которые в два раза тоньше и короче предшествующих. Расположение септ двусторонне-симметричное. Формула септального аппарата 6C₁ 6C₂ 12C₃ 24C₄.

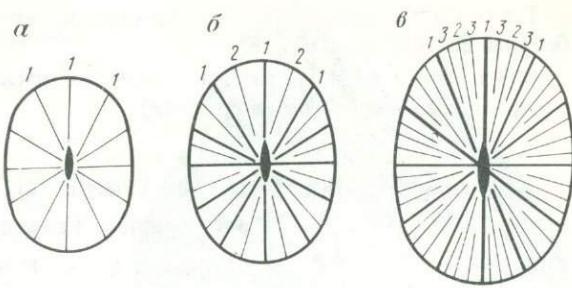
По мере роста в стенке через каждые 2–3 мм чередуются участки, покрытые эпитехий и лишенные ее. В последних видны ребра, образующие септотекальную стенку.

Сравнение. По характеру строения септального аппарата, количеству септ, наличию пластинчатого удлиненного столбика описанный вид чрезвычайно близок *P. milaschewitschi* (Koby, 1904–1905). Отличается он тем, что септы первого цикла у него каются столбика, а у *P. milaschewitschi* они до него несколько не доходят. Сам столбик более мощный. Кроме того, у сравниваемого вида не наблюдается четко выраженного

¹ Институт геологии докембрия АН СССР (Ленинград — место хранения голотипа).

Рис. 24. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Pleurosmilia elegans* Krasn. Крым, поздний титон

а – стадия протосепт (1), в центре достигающих столбика (зачернено), поперечное сечение 20×30 мм; б – стадия протосепт (1) и септ второго цикла (2), поперечное сечение 30×40 мм; в – стадия септ первого (1), второго (2) и третьего (3) циклов, поперечное сечение 40×52 мм



чредования кольцевых наростов эпитехи с открытыми участками ребристой стенки. Все это позволяет рассматривать описанный вид как новый, самостоятельный, хотя и несомненно близко родственный *P. milaschewitschi* Koby. От *P. truncata* (Koby, 1904–1905), описанный вид отличается меньшим числом септ.

Экологические особенности. Рифолюбивые кораллы.

Тафономическая характеристика. Кораллиты обнаружены в осипах. Хорошо отпрепарированы.

Геологический возраст и распространение. Поздний титон–берриас Крыма.

Материал. 2 экземпляра хорошей сохранности; юго-западная часть Крыма; водораздельный хребет между Байдарской и Коккозской долинами, район г. Сююрю-Кая (восточная); переслаивание известняков и алевролитов.

Pleurosmilia cellulosa Koby

Pleurosmilia cellulosa: Koby, 1904–1905, с. 64, табл. 27, фиг. 9, 10.

Диагноз. Чашки углубленные, достигают в поперечнике 22–27 мм. Число септ 32. Столбик в поперечном сечении эллиптический.

Описание. Кораллиты небольших размеров, достигающие в высоту около 50 мм. Форма их неправильно цилиндрическая, к нижнему концу они заостряются. Чашки воронковидно углубленные, несколько эллиптические, диаметр их колеблется от 22 до 25 мм. Септальный аппарат представлен 32 септами, образованными в четыре цикла. Верхние края септ гладкие. Столбик толстый, эллиптический в поперечном сечении, наибольшая толщина его 5 мм. Стенка ребристая, септотекального типа. Эпитеха морщинистая, в виде толстых концентрически кольцеобразных наростов. С нижнего конца кораллиты части обломаны, но по характеру их заострения видно, что прикрепление было осевым и при жизни коралл занимал вертикальное или близкое к этому положение.

Онтогенез. Чашки в онтогенезе резко изменчивы. По короткой оси эллипса длина чашек меняется от 8 до 22 мм, по длиной – от 10 до 27 мм.

В процессе онтогенеза к первичным 12 септам добавлялось столько же третьего цикла, более коротких и достигающих $1/2 - 3/4$ длины первичных. На наиболее взрослых стадиях появлялось 8 септ третьего цикла,rudimentарных. Они располагались двусторонне-симметрично вдоль оси, обозначаемой удлиненностью столбика. Формула септального аппарата $6C_1 5C_2 12C_3 8C_4$.

Гистологическая структура из-за сильной перекристаллизации изучена плохо. В поперечных шлифах в центральной части септ обнаруживаются продольные более светлые срединные участки, окруженные широкими затемненными полосами, вероятно фиброзного строения.

Сравнение. Описанный вид от всех известных представителей данного рода отличает очень малое количество септ.

Геологический возраст и распространение. Поздний титон—берриас Европы.

Материал. 4 кораллита; Крым, водораздел Байдарской и Коккозской долин, к востоку от г. Сююю-Кая (восточная).

ПОДСЕМЕЙСТВО EPISMILINAE ALLOITEAU, 1952

Род *Epismilia* Fromentel, 1861

Epismilia haimei Fromentel

Табл. II, фиг. 1

E. haimei: Fromentel, 1861, с. 105, табл. 1, фиг. 5; Alloiteau, 1952, с. 106, фиг. 50; табл. 5, фиг. 8; табл. 6, фиг. 9; 1957, с. 91, табл. 6, фиг. 5; Beauvais, 1964, с. 112.

Диагноз. Трохоидные, свободные или прикрепляющиеся проксимальным концом кораллы. Чашка округлая или слабо эллиптическая. Размеры чашки в поперечнике от 40 до 52 мм. Длина чашечного углубления около 12 мм. Число септ достигает 120.

Описание. Простые трохоидные кораллы со следами прикрепления к субстрату и без них. Высота кораллитов около 80 мм. Чашки округлые или эллиптических очертаний. Размеры их меняются в пределах от 40 до 52 мм. Чашечное углубление длиной до 12 мм располагается эксцентрично. Септ 120. Они многочисленные, без пор, образованы шестью неполными циклами, располагаются двусторонне-симметрично. У септ первых трех циклов заложения дистальные края фестончато изрезаны, в последующих циклах изрезанность становится мало заметной. Боковые края септ имеют широкие, но малозаметные бороздки, продолжающиеся от стенки по направлению к внутреннему и дистальному краям.

Дивергенции трабекул не обнаруживаются. Сочетания зубцов и бугорков соответствуют сложным склеродермитам. Утолщение септ обусловлено развитием ламеллярной склеренхимы, скрепляющей трабекулы.

Столбик хорошо развит, удлиненный, пластинчатый, образован маленькими фибрами, располагающимися параллельно его удлинению.

Стенка археотекальная, развита на всю высоту кораллитов до краев чашки, ребристая. Ребра образуются периферическими концами септ.

Эндотека редкая, представлена небольшим числом плоских диссепментов, развитых на периферии кораллита.

Правильные. Описанный вид отличается от *E. spira* (Solomko, 1887) из оксфорда Крыма отсутствием закручивания септ в центре и большим их числом.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Рифолюбивые кораллы, обитавшие на илистых грунтах при очень большом сносе в бассейн терригенного материала. Кораллиты обнаружены в алевролитах в горизонтальном положении.

Геологический возраст и распространение. Оксфорд Франции и Юга СССР (Крым).

Материал. Многочисленные находки кораллитов данного вида в Крыму приурочены к толще алевролитов средней части разреза оксфорда в районе мыса Алчак вблизи г. Судака.

Epismilia spira Solomko

Рис. 25

Epismilia spira: Solomko, 1888, с. 188, табл. 2, фиг. 4.

Диагноз. Число септ — 92. Внутренние концы их закручены в центре и образуют вортекс.

Рис. 25. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Epismilia spira* Sol. Крым, келловей

О писан и е. Высокие цилиндрические кораллиты. Чашки круглые, достигающие в диаметре 35 мм, и эллиптические (42 × 25 мм). 92 септы четырех–пяти циклов заложения, спирально закрученные. 12 септ первого и второго циклов наиболее длинные и закручиваются в центре, образуя сложную осевую структуру – вортекс. Дистальные края у септ первых двух–трех циклов заложения фестончатые, у остальных – гладкие. На боковых краях имеются частые бугорки – выступающие концы трабекул. Стенка археотекальная, тонкая. Эндотека представлена более или менее многочисленными диссепментами.

Сравнение. Закручивание септ не только в центральной зоне, но и на периферии кораллитов, а также меньшее число септ отличают данный вид от *E. haimai* From.

Геологический возраст и распространение. Келловей–оксфорд Крыма.

Материал. Около десятка кораллитов и их обломков из известковистых алевролитов келловея – оксфорда горы Делемет и основания разреза горы Алчак в Восточном Крыму (сборы Е.А.Успенской и автора).

СЕМЕЙСТВО AXOSMILIDAE GEYER, 1955

Род Axosmilia M.-Edwards et Haime, 1848

Axosmilia truncata (Koby)

Табл. III, фиг. 1

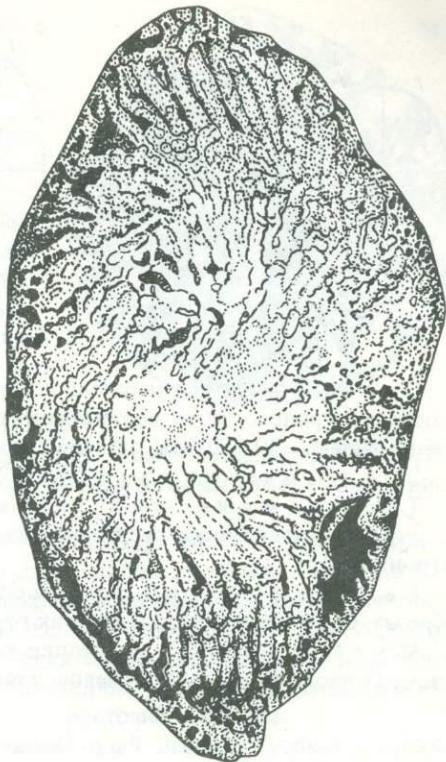
Plesiosmilia truncata: Koby, 1889–1889, с. 35, табл. 4, фиг. 8; Beauvais, 1964, с. 184, табл. 3, фиг. 2.
Pleurosmlia truncata: Koby, 1904–1905, с. 63, табл. 28, фиг. 11, 12.

Диагноз. Диаметр чашек около 30 мм, число септ 68, длина столбика 6 мм.

Описание. Кораллит субцилиндрический, суживающийся книзу, у места прикрепления заостренный. Чашки слабо углубленные, почти плоские, диаметром около 30 мм. Очертания их округлые. В поперечнике чашек при тщательном измерении обнаруживается некоторая эллипсовидность. В строении септального аппарата участвуют 68 септ, образованных пятью циклами (рис. 26).

Онтогенез. Формула септального аппарата $6C_1 6C_2 12C_3 24C_4 20C_5$. Септы первого цикла почти достигают центра, септы последующих циклов убывают в длине и толщине на 1/3 по сравнению с предшествующими. В поперечном шлифе на боковых краях септ видны выступы конической формы, представляющие собой окончания трабекул. Зубцы направлены перпендикулярно по отношению к плоскости септ, что свидетельствует о почти горизонтальном расположении трабекул.

Столбик пластинчатый, удлиненный, длина его в поперечном сечении 0,6 мм. Стенка ребристая, паратекального типа.



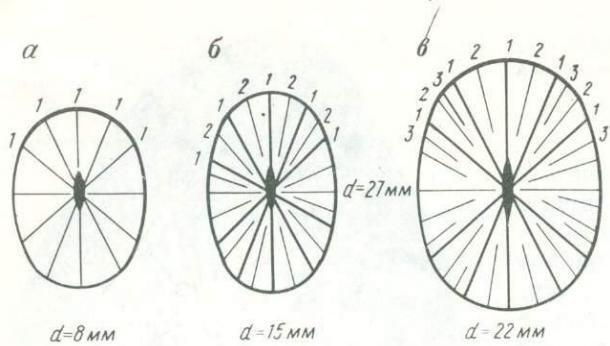


Рис. 26. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Axosmilia truncata* (Koby). Крым, Кавказ; поздний оксфорд

Сравнение. Очень большое сходство обнаруживается с *P. cuneata* Koby, остатки которого происходят из верхнеюрских отложений Швейцарии. Однако у него иные размеры чашек — 30×20 мм, а длина столбика в поперечном сечении всего 10 мм.

Экологические особенности. Рифолюбивые формы.

Тафономическая характеристика. Обнаружены в положении роста в рифовом известняке среди остатков водорослей и колониальных кораллов — рифо-строительей.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд Крыма, Северного Кавказа, Юрских гор и Альп.

Материал. Один экземпляр хорошей сохранности происходит из юго-западной части Горного Крыма: с. Ключевое, известняки верхнего оксфорда.

Род *Geyeriopsis* Krasnov gen. nov.

Назван в честь О. Гейера — немецкого палеонтолога, исследующего юрские склерактинии.

Типовой вид — *Geyeriopsis solomkoi* sp. nov., оксфорд Восточного Крыма.

Диагноз. Цилиндрические кораллы, несколько суживающиеся к основанию. Чашки круглые. Септы малочисленные, радиальные. Столбик мощный, линзовидный в поперечнике. Диссепменты косорасположенные, многочисленные на периферии и редкие в осевой части. Стенка паратекальная.

Состав. Типовой вид.

Сравнение. Малое количество септ и мощный столбик отличают род от других представителей семейства *Axosmilidae*.

Распространение. Поздняя юра, оксфорд Крыма.

Geyeriopsis solomkoi Krasnov, sp. nov.

Назван в честь Е. Соломко, впервые монографически описавшей юрскую и меловую фауны кораллов Крыма.

Голотип: ДВГИ¹, 1/120; Крымская область Судакский район, известняки оксфорда, слагающие высоты к северу от с. Веселое.

Описание. Одиночные цилиндрические кораллы, к основанию суживающиеся. Чашка круглая, достигающая 20 мм в диаметре. Высота кораллов до 30–35 мм (рис. 27).

Септальный аппарат представлен 40 септами, образованными тремя циклами. Формула септального аппарата $10C_1 10C_2 20C_3$. Септы различных циклов хорошо различаются по длине и толщине, некоторые утолщены вторичной стереоплазмой. Отчетливо выражен билатеральный план заложения, так как одна из септ первого цикла удлиненная и

¹ Дальневосточный геологический институт АН СССР (г. Владивосток — место хранения голотипа).

Рис. 27. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Geyeriopsis solomkoi* Krasn. Крым, оксфорд

сросшаяся со столбиком. Гистологическая структура септ из-за перекристаллизации осталась неизменной.

Столбик мощный, в поперечном сечении линзовидный, удлиненный в дорзовентральном направлении, с боков оснащен зубцами различной длины и толщины — выступающими концами сложных трабекул. В чашке со столбиком срастается лишь одна из септ первого цикла заложения, однако в продольном сечении видно, что и другие септы сближены со столбиком или срастаются с ним.

Диссепменты косорасположенные, развиты преимущественно в периферической зоне кораллитов. Стенка паратекальная, образована периферическими краями септ и диссепментами.

З а м е ч а н и я. Отсутствие данных о гистологической структуре септ делает в значительной мере условным включение нового вида и рода в состав семейства Axosmilidae.

По мере получения нового материала лучшей сохранности вопрос о систематическом положении *Geyeriopsis* следует рассмотреть вновь. Однако своеобразие осевой структуры позволяет утверждать, что данный таксон является самостоятельным. По всей совокупности признаков он ближе всего стоит к представителям семейства Axosmilidae.

Р а с п р о с т р а н е н и е и в о з р а с т . Оксфорд Восточного Крыма.

М а т е р и а л. Два неполных кораллита из известняков у с. Веселое Судакского района Крымской обл.

СЕМЕЙСТВО MITRODENDRONIDAE ALLOITEAU, 1952

Род *Mitrodendron* Quenstedt, 1880

Mitrodendron schäferi (Ogilvie)

Aulastrea schäferi: Ogilvie, 1897, с. 107, табл. 12, фиг. 1—7; Geyer, 1955, с. 189.

Диагноз. При паррисидальном почковании кораллиты соединяются по два. Размер чашек 8—14 мм, число септ 24.

Описание. Ложноколониальные кораллы, ветвистые, с попарно почкующимися паррисидальными кораллитами, чашки овально-эллиптической формы. Размер чашек взрослых особей по длине оси колеблется у отдельных кораллитов от 10 до 14 мм, по короткой оси — от 8,4 до 8,6 мм. Число септ — 24.

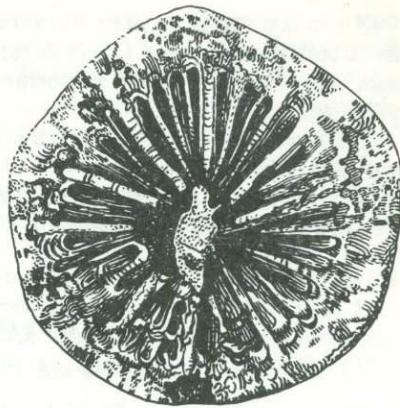
Итоги. Развитие септ хорошо отражает формула септального аппарата $6C_1 6C_2 12C_3$. Главная и противоположная септы резко отличаются по длине и толщине.

Септы второго цикла заложения по длине и толщине достигают $2/3$ соответствующих размеров септ первого цикла, а третьего цикла — $2/3$ размеров септ второго цикла заложения. Концы септ первого и второго цикла булавовидно утолщены. Особенно мощное булавовидное утолщение, напоминающее столбик, имеется у главной септы первого цикла.

Настоящий столбик отсутствует. Эндотека представлена диссепментами, развитыми только в периферической зоне кораллитов. Стенка археотекального типа.

Небольшие группы кораллитов окружены общей толстой мооршинистой эпитечкой. Между эпитечкой и стенкой образуется пузырчатая перитека.

Сравнение. Других близких представителей рода в поздней юре не обнаружено. По всем основным признакам описанная форма аналогична типу вида, происходящему из титона Западных Карпат (ЧССР).



Экологические особенности. Рифолюбивые формы. Обитали как в фациях собственно рифа (ядро титонского рифа у г. Штрамберг, ЧССР), так и в межрифовых лагунах, в зонах развития оолитовых карбонатных песков (Северная Осетия, р. Геналдон).

Геологический возраст и распространение. Титон Карпат и Северного Кавказа.

Материал. Часть колонии хорошей сохранности обнаружена в оолитовых известняках в долине р. Геналдон.

СЕМЕЙСТВО DONACOSMILIIDAE KRASNOV, 1970

Род *Donacosmilia* Fromentel, 1861

Donacosmilia azisbairense Krasnov sp. nov.

Табл. III, фиг. 3

Назван *azisbairense* по холму Азис-Байр в Крыму.

Голотип. ДВГИ, № 1/74; Крым, Байдарская долина, карьер на холме Азис-Байр; средний титон.

Диагноз. Кустовидные колонии с длинными цилиндрическими кораллитами диаметром до 10 мм. Число септ 16–20.

Описание. Часть крупной ветвистой колонии достигает в высоту нескольких метров, состоит из большого числа кораллитов, вполне самостоятельных в верхних частях и сливающихся у основания. В верхней части колонии наблюдается дихотомическое разветвление кораллитов, связанное с возникновением дочерних особей. В поперечном сечении кораллиты округлые, диаметр их достигает 10 мм. Число септ 16–20. Они пористые, утолщенные. Внутренняя стенка паратекальная, в продольных разрезах видны диссепменты, участвующие в ее образовании. Внешняя стенка не сохранилась. Столбик ложный, образуемый срастанием внутренних концов септ.

Онтогенез. В начальных стадиях развития возникало 8–10 септ, к которым в дальнейшем добавлялось еще столько же второго порядка, в три раза тоньше и короче. Септы первого порядка длинные, внутренними концами почти достигают центра. Септы второго порядка росли под некоторым углом к первым, в результате срастались с их боковыми поверхностями. Формула септального аппарата (8–10) C₁ (8–10) C₂.

Сравнение. По строению септального аппарата легко отличается от остальных видов данного рода.

Геологический возраст и распространение. Средний титон Крыма.

Материал. См. голотип.

Род *Pseudopistophyllum* Geyer, 1955

Pseudopistophyllum baidarens, Krasnov sp. nov.

Табл. III, фиг. 4

Назван *baidarens* (лат.) по Байдарской долине в Крыму.

Голотип: ДВГИ, № 1/72. Крым, Байдарская долина, известняковый карьер на холме Азис-Байр; средний титон.

Диагноз. Кустовидные колонии с длинными округлыми кораллитами размером в поперечнике 9–11 мм. Число септ 24–36.

Описание. Кустовидные колонии достигают в длину 8–10 м. Кораллиты округлые и эллиптические в поперечном сечении, изолированные один от другого в верхних частях и соединяющиеся у основания. Чашки в естественном состоянии не сохранились,

так как кораллиты полностью заключены в мраморовидные известняки и изучались по пришлифовкам. Размер кораллитов в поперечнике достигает 9–11 мм. Септальный аппарат состоит на взрослых стадиях развития из 24–36 септ. Внутренняя стенка паратекального типа, в ее строении участвовали не соприкасающиеся друг с другом периферические края септ и диссепменты. Поверх внутренней стенки в поперечных пришлифовках видна толстая внешняя стенка (толщина около 2–2,5 мм), но характер ее образования остается невыясненным, так как она полностью замещена красным пелитоморфным материалом явно диагенетического происхождения. Столбик ложный, образуемый срастанием внутренних краев септ.

Онтогенез. В первые стадии развития возникало 12–18 септ, затем столько же септ второго порядка, которые по длине и толщине значительно уступают первым. Расположение септ перистое за счет срастания внутренних концов метасепт с боковыми поверхностями септ первых стадий. Формула септального аппарата (12–18) C₁ (12–18) C₂.

Иногда видно двуслойное строение септ. Внутренний слой в проходящем свете более светлый, широкий, тогда как внешний — темный, в виде тонкой каймы. Детали строения каждого из слоев из-за диагенетических изменений неизвестны. На боковых поверхностях септ в шлифах наблюдаются бугорки неравной величины, имеющие весьма неправильную форму. Отчетливо видно перистое срастание септ разных стадий заложения.

Сравнение. Описанный вид отличается от *Pseudopistophyllum bergkhemeri* (Geyer, 1955a) большим числом септ первых стадий и отсутствием септ третьего порядка.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Колонии вида — важнейшие рифостроители титонских бассейнов Тетиса на территории Западной и Южной Европы.

Геологический возраст и распространение. Средний титон. Крыма.

Материал. Три экземпляра хорошей сохранности; Юго-Западный Крым, Байдарская долина, известняки в карцере холма Азис-Баир, у сел Родниковое и Подгорное.

ПОДОТРЯД AMPHIASTRAEINA ALLOITEAU, 1952

СЕМЕЙСТВО AMPHIASTRAEIDAE OGILVIE, 1897

Род *Amphiastraea* Étallon, 1859

Amphiastraea basaltiformis Koby

Amphiastraea basaltiformis Étallon: Fromentel, 1861, с. 232; Koby, 1888, с. 433, табл. 115, фиг. 2;
Amphiastraea basaltiformis Koby: Beauvais, 1964, с. 200, табл. 22, фиг. 1, текст-фиг. 43; Morycowa, 1964, с. 500, табл. 22, фиг. 1.

Диагноз. Чашки гексагональных очертаний. Размер их в поперечнике и расстояние между центрами соседних кораллитов 7–10 мм.

Описание. Небольшие массивные колонии состоят из многочисленных, вполне самостоятельных кораллитов шестиугольно-призматической формы, тесно прижатых друг к другу. Чашки шестиугольных очертаний, слабо углубленные в центральной части, диаметром от 7 до 10 мм. Расстояние между центрами соседних кораллитов такое же.

Число септ 30–40; в поперечных шлифах по длине и толщине обнаруживаются септы 4–5 порядков.

Включение септ в онтогенезе двусторонне-серийное, в четырех секторах: главном, противоположном и двух боковых — происходит в соответствии с формулой 4C₁ 4C₂ 8C₃ 16C₄ (0–8) C₅.

В главном секторе располагается главная септа первого цикла заложения, наиболее мощная и длинная; в противоположном секторе септа первого цикла слабо развитая, по длине и толщине соответствует септам третьего цикла главного сектора. В целом де-

вять септ главного сектора по сравнению с девятью септами противоположного развиты значительно лучше. Септы боковых секторов по характеру развития занимают промежуточное положение между главными и противоположными.

Диссепменты эндотеки хорошо развиты в периферической зоне. Столбик отсутствует. Стенка археотекального типа. Сильно развита эпитека, объемлющая зачастую два соседних кораллита. Гистологическая структура септ трабекулярная, детали ее остались неизученными из-за перекристаллизации.

Сравнение. Большой диаметр кораллитов и менее выраженная орнаментация краев септ отличают данный вид от близкого кимериджского вида *A. gracilis* Koby (1888).

Экологическая и тафономическая характеристика. Рифолюбивые формы, обнаруживаются, как правило, в прижизненном положении.

Геологический возраст и распространение. Титон Северной Осетии, кимеридж—титон Крыма, Альп, Карпат и Свентокшиских гор.

Материал. Полная колония хорошей сохранности; Юго-Восточный Крым, Караби-яйла, известняки кимеридж—титона.

Род *Connectastraea* Koby, 1904

Connectastraea gregoryi Koby

Табл. VII, фиг. 4

Connectastraea gregoryi: Koby, 1904, с. 67, табл. 24, фиг. 1–4.

Диагноз. Чашки поверхностные, многоугольные, диаметром 3 мм. Количество септ — 24.

Описание. Небольшая массивная колония, достигающая в длину 30 мм, в высоту около 10 мм. Кораллиты мелкие, соединяющиеся непосредственно один с другим. Чашки поверхностные. Форма их многоугольная, иногда многоугольно-округлая. Размеры взрослых кораллитов достигают 3 мм. Число септ равно 24. Края септ снабжены слабо заметными бугорками. Столбик отсутствует. Стенка паратекальная. Эндотека хорошо развита, представлена диссепментами.

Онтогенез. Ранние стадии развития кораллитов неизвестны, т.к. уже в самых маленьких кораллитах, чашки которых достигали в диаметре 2 мм, имелись септы двух циклов заложения (рис. 28). Первый цикл представлен 6 септами, располагающимися двусторонне-симметрично. Септ второго цикла также 6. С увеличением диаметра чашек до 3 мм возникало 12 коротких и тонких септ третьего цикла. Внутренние концы первых 6 септ почти достигают центра, длина септ второго цикла по отношению к длине первых составляет 3/4, тогда как септы третьего цикла в длину едва составляют половину длины вторых. Формула септального аппарата: 6C₁ 6C₂ 12C₃.

Сравнение. От голотипа вида из титона Португалии описываемые крымские формы отличаются лишь меньшими размерами чашек и меньшей длиной септ первого цикла, что можно отнести за счет внутривидовой изменчивости.

Экологические особенности. Следует отметить приуроченность крымских форм к зоне коралловых "лугов".

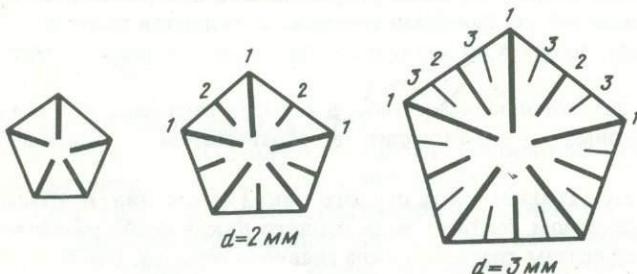


Рис. 28. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Connectastraea gregoryi* Koby. Крым, поздний титон

Геологический возраст и распространение. Титон—берриас Европы.

Материал. Около 10 кораллитов; Крым, гора Куртлер-Богаз, водораздельный хребет между Байдарской и Коккозской долинами.

Род *Glenaraea* Počta, 1887

Glenaraea jurensis Krasnov

Табл. IV, фиг. 1–2

Glenaraea jurensis: Краснов, 1964б, с. 71, табл. 8, фиг. 5.

Диагноз. Массивные колонии. Кораллиты многоугольные. Чашки углубленные, размер их в поперечнике 3,5–7 мм. Число септ – 3–9.

Описание. Крупные колонии массивной формы высотой 120–140 мм и примерно такой же ширины. Кораллиты многочисленные, соединяются общими стенками. Чашки многоугольные, воронковидно углубленные. Размер чашек взрослых кораллитов составляет 7 мм, величина углубления 2–3 мм. Септы очень малочисленные, у взрослых особей насчитывается от 3 до 9.

Онтогенез. Размер чашек самых юных особей составляет всего 3,5–4 мм, у взрослых – вдвое больше. В самых маленьких кораллитах число попарно перпендикулярных септ достигает 4–5, в кораллитах, имеющих чашку размером 6 мм, число септ увеличивается до 6, а в крупных (размер чашек 7 мм) доходит до 8–9. Формула септального аппарата (3–4) C₁ (4–5) C₂. Появление дочерних особей у данного вида связано со своеобразной формой деления. Внутренние концы противоположных септ срастились, достигая друг друга, и отделяли таким образом дочернюю особь. Иногда дочерние кораллиты появлялись путем прирастания внутреннего конца септы к противоположной стенке (рис. 29).

В поперечных и продольных шлифах отчетливо наблюдается двуслойное строение септ и стенок. Внутренние части их непосредственно соединяются между собой и по сравнению с периферическими частями в проходящем свете имеют более светлую окраску. Ширина внутренних частей значительно больше внешних. В некоторых юных кораллитах отдельные септы не имеют внутреннего слоя и полностью состоят из более темного внешнего слоя, тогда как соседние в этих же кораллитах имеют двуслойное строение. Редкие днища, наблюдавшиеся в продольных шлифах, также имеют двуслойное строение, но диссепменты образованы только более темным внешним слоем.

Гистологическая структура внешнего и внутреннего слоев скелетных элементов ламеллярная. На продольных шлифах иногда заметно, что игольчатые фибры располагаются планпараллельно друг другу, краям септ и стенок.

Сравнение. От единственного известного вида *Glenaraea cretacea*, описанного из сеномана Чехии (1887), вид отличается большим числом септ и их большей длиной. В остальном они очень сходны – так же, как и у описываемого вида, общие стенки для двух соседних кораллитов, а дочерние особи возникают путем деления.

Экологические особенности. Вид типичен для меж rifовых лагун конца юрского периода на территории юго-западной части Горного Крыма.

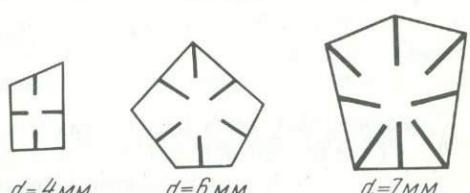


Рис. 29. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Glenaraea jurensis* Krasn. Крым, средний титон

Геологический возраст и распространение. Титон Крыма.

Материал. Голотип хорошей сохранности; Крым, Ай-Петринская яйла, западные склоны г. Беденекыр; переслаивание мергелистых и пелитоморфных известняков беденекирской свиты.

Род *Diplocoenia* Fromentel, 1857

Diplocoenia taurica Dampel

Табл. V, фиг. 3

Diplocoenia taurica: Дампель и Котович, 1949, табл. 5, фиг. 4а—4с.

Диагноз. Кораллиты округлые, размер их в поперечном сечении 4—5 мм. Число септ 24.

Описание. Колонии массивной желваковидной формы. Кораллиты округлые в поперечном сечении, диаметром 4—5 мм. Септ 24. В центре кораллитов отчетливо виден слабо выдающийся грифелевидный столбик. Перитека представлена септальными ребрами, радиально расходящимися от кораллитов в виде своеобразного венца.

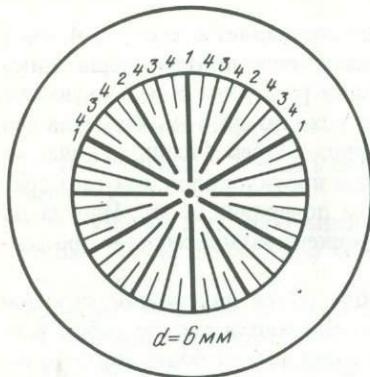


Рис. 30. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Diplocoenia taurica* Damp. Крым, поздний оксфорд

Онтогенез. Первоначально в кораллитах возникало 6 септ. У взрослых особей они становились наиболее мощными и длинными, доходящими почти до центра. Интерсептальные полости первого цикла разделялись при дальнейшем развитии шестью септами второго цикла, длина которых у взрослых особей $3/4$ длины первых. Интерсептальные полости второго цикла в завершающие стадии онтогенеза включали 12rudimentарных септ третьего цикла. Расположение септ всех циклов радиальное. Формула септального аппарата $6C_1\ 6C_2\ 12C_3$ (рис. 30).

Сравнение. По размерам кораллитов и общему числу септ описанный вид почти не отличается от *Diplocoenia bifurcata* sp. nov. (см. описание следующего вида), но если у *D. taurica* септы трех циклов заложения, то у *D. bifurcata* — двух.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд (секван) Крыма.

Материал. Голотип (хранится в Центральном научном геологоразведочном музее им. Ф.И.Чернышева в г.Ленинграде); Крым, северные склоны Ай-Петринской яйлы у с.Ключевое.

Diplocoenia bifurcata Krasnov sp. nov.

Табл. V, фиг. 1

Название от *bifurcata* (лат.) — раздваивание.

Голотип: ДВГИ, № 1/121; Крым, г. Сютюра; верхний титон.

Диагноз. Чашки кораллитов поверхностные, округлые, диаметром до 4 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов 4—6 мм. Число септ 24.

Описание. Массивные небольшие колонии, состоящие из многочисленных кораллитов округлого сечения. Кораллиты не выдаются над общей поверхностью, объединены септальной перитекой. Чашки поверхностные, округлых очертаний, диаметр у взрослых особей достигает 4 мм, а расстояние между центрами соседних кораллитов — 6 мм. Септальный аппарат представлен 24 септами. В центре кораллитов виден столбик грифелевидной формы, верхний конец которого несколько углублен и поэтому не всегда заметен.

Онтогенез. У отдельных особей размер чашек изменялся от 2,5 до 4 мм. На первых стадиях развития септального аппарата возникали 12 длинных и достаточно толстых септ, которые своими внутренними концами почти достигают столбика. Следующая стадия характеризуется появлением 12 септ, наполовину короче и тоньше первых. Расположение септ радиальное. Формула септального аппарата $6C_1\ 6C_2\ 12C_3$. В косо-ориентированных шлифах отчетливо наблюдается паратекальная стенка, а в продольных — многочисленные субгоризонтально расположенные диссепменты как в эндотеке, так и в перитеke.

Сравнение. Размеры чашекближают вид с *Diplocoenia zitteli* (Solomko, 1888), но по количеству септ между ними имеется существенное для данного рода различие. У сравниваемого вида только 16 септ. Лучшее развитие септ третьего цикла и несколько большие размеры чашек отличают вид от *Diplocoenia taurica* Dampel.

Экологические особенности. Обитатели прибрежных зон рифовых областей.

Тафономическая характеристика. Обнаружены в положении роста в органогенно-обломочных известняках.

Геологический возраст и распространение. Поздний титон Крыма.

Материал. Пять кораллитов; Юго-Западный Крым, горный массив Бойко-Сююра; оолитовые и органогеннообломочные пестроокрашенные известняки титона.

Liplocoenia suturensis Krasnov sp. nov.

Табл. V, фиг. 2

Назван по горе Сююра в Крыму.

Голотип: ДВГИ, № 1/122, Юго-Западный Крым, гора Сююра; верхний титон.

Диагноз. Чашки округлые и слабо эллиптические, размером 4,5 мм, расстояние между центрами 6–8 мм. Число септ 24.

Описание. Колонии массивной формы, отдельные чашки кораллитов не выдаются над перитекой. Чашки поверхностные, очень слабо углубленные, в центре округлые, иногда несколько эллиптические, достигают 4,5 мм, расстояние между центрами соседних чашек 6–8 мм. Число септ 24. В центре кораллитов имеется грифелевидный столбик.

Онтогенез. Размер чашек изменялся от 1–2 мм до 4–4,5 мм. Септы первого цикла возникали в количестве 6, их длина достигала $\frac{3}{4}$ радиуса чашек. Септ второго цикла также 6, они появились во всех интерсептальных полостях первого цикла. Толщина их примерно $\frac{3}{4}$ септ первого цикла. Септ третьего цикла 12, их длина и толщина примерно на $\frac{1}{4}$ меньше длины и толщины септ предыдущего порядка. Расположение септ всех циклов радиальное. Формула септального аппарата $6C_1\ 6C_2\ 12C_3$.

Сравнение. Значительно более широкая зона перитеки описываемого вида отличает его от *Diplocoenia multisepata* и *D. inwaldensis* (Ogilvie, 1897). Он отличается также сильным развитием перитеки и большими размерами кораллитов. Наиболее близок к *D. taurica* Dampel, от которого отличается лишь большей длиной и толщиной септ третьего цикла.

Геологический возраст и распространение. Поздний титон Крыма.

Материал. Голотип хорошей сохранности (см. характеристику голотипа).

Назван в честь М.Эгучи (M. Eguchi) — японского палеонтолога, исследовавшего коралловые фауны мезозоя Японии.

Г о л о т и п: ДВГИ, № 1/101; Сахалин, Восточно-Сахалинские горы, р. Кындыкимеха, кимеридж-титон.

Д и а г н о з. Диаметр чашек 4—5 мм. Расстояние между соседними чашками 11—12 мм, число септ 24.

О п и с а н и е. Колонии массивной формы, состоящие из многочисленных кораллитов, соединенных хорошо развитой перитечкой. Чашки округлые и слабо эллиптические в поперечном сечении, диаметр их 4—5 мм. Расстояние между центрами соседних кораллитов 11—12 мм. Септ 24, образованы тремя циклами. Формула септального аппарата 6C₁ 6C₂ 12C₃. Септы S-образно изогнуты, на внутренних концах булавовидно утолщены, боковые края гладкие. Септы последующих циклов по сравнению с предшествующими более короткие и тонкие (рис. 31).

Столбик грифелевидный, часто деформированный, в некоторых кораллитах не наблюдается из-за обломанности, в других — вполне отчетливый.

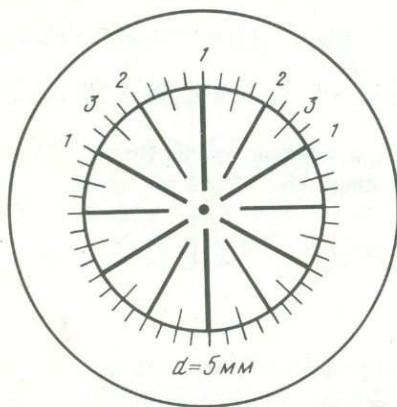


Рис. 31. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Diplocoenia eguchiensis* sp. n., Сахалин, кимеридж-титон

Стенка паратекальная, образована диссепментами (развитыми только в периферической части кораллитов) и концами септ. Диссепменты, участвующие в строении стенки, плоские, тонкие.

В перитеке отчетливо выделяются септальные ребра, являющиеся непосредственным продолжением септ кораллитов, но более утолщенные, короткие, быстро погружающиеся в склеренхиму. Строение склеренхимы из-за перекристаллизации изучить не удалось.

Сравнение. М.Эгучи [Eguchi, 1951] описал из Японо-Сахалинской провинции только один вид данного рода — *D. suturensis* sp. nov. Остатки его из верхнеюрской серии отложений Ториносу острова Сикоку сходны с описываемыми по строению септального аппарата, но отличаются вдвое меньшими размерами чашек. Булавовидные утолщения на концах септ отличают данный вид от еще более близкого вида *D. suturensis* sp. nov. из титона Крыма, описанного выше.

Экологические особенности. Нахождение колоний в кремнистых известняках, переслаивающихся с эффузивами, свидетельствует о весьма сложных условиях обитания его представителей в районе Южного Сахалина — на склонах вулканических подводных возвышенностей.

Тафономическая характеристика. Колонии обнаружены в явно перевернутом состоянии. Чашки кораллитов забиты вулканогенно-обломочным материалом.

Геологический возраст и распространение. Кимеридж–титон Сахалина.

Материал. Три экземпляра удовлетворительной сохранности, Сахалин, бассейн р.Кындыкмеха и мыс Ратманова, кремнисто-вулканогенная толща набильской серии.

ПОДОТРЯД STYLININA ALLOITEAU, 1952

СЕМЕЙСТВО CYATHOPHORIDAE VAUGHAN ET WELLS, 1943

Род *Cyathophora* Michelin, 1843

Cyathophora cavernosa (Quenstedt)

Табл. VII, фиг. 3

Astraea cavernosa: Quenstedt, 1858, с. 702, табл. 85, фиг. 6, 7.

Диагноз. Диаметр чашек и расстояние между центрами соседних особей 2 мм. Имеется 12rudimentарных септ.

Описчие. Колонии массивные, состоят из многочисленных кораллитов, соприкасающихся своими стенками. Диаметр чашек взрослых особей и расстояние между центрами соседних чашек достигает 2 мм. Септыrudimentарные, развиты слабо, число их 12. Боковые края гладкие, верхние сильно скосены внутрь кораллитов. Стенки табулотекального типа, образуются днищами и утолщенными периферийными концами септ. Стенки соседних кораллитов соприкасаются, но в некоторых местах соединяются перитекой.

Итогенез. Самые молодые особи, наблюдаемые в колониях, имеют диаметр чашек, равный 1 мм, тогда как у взрослых он увеличивается до 2 мм. У молодых особей имелось лишь 6 коротких септ. К ним затем добавляется 6 септ второго цикла. Длина первых составляла у взрослых особей около 1/3 радиуса чашки, длина вторых – несколько больше половины длины первых. Расположение септ радиальное. Формула септального аппарата 6C₁ 6C₂.

В поперечных шлифах под микроскопом видны септы двух циклов и табулотекальный характер стенок. Строение перитеки из-за перекристаллизации заметно плохо, но иногда в ней видны остатки септальных ребер и беспорядочно направленные диссепменты.

Сравнение. От близкого по количеству септ и размерам чашек вида *C. fallax* (Becker, 1876) описываемый отличается более близким расположением кораллитов. У *C. fallax* кораллиты широко расставлены и расстояние между центрами достигает 4–5 мм.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Обитатели рифовых прибрежий, межрифовых лагун и коралловых "лугов". Реже встречаются в центральных частях рифовых массивов. Рифолюбы.

Геологический возраст и распространение. Кимеридж–титон Европы.

Материал. Свыше 100 кораллитов; Северный Кавказ (бассейны рек Большой Зеленчук, Белая, Геналдон), Азербайджан, Крым.

Cyathophora bourgueti Thürmann et Étallon

Табл. VII, фиг. 6

Astrea alveolata: Goldfuss, 1826, с. 65, табл. 22, фиг. 36; Quenstedt, 1881 (частично), с. 770, табл. 73, фиг. 14–16;

Cyathophora richardi: Michelin, 1843, с. 104, табл. 26, фиг. 1; d'Orbigny, 1850, т. 2, с. 40; Fromentel, 1858–1861, с. 279; 1864, с. 27;

Styliina bourgueti: d'Orbigny, 1850, т. 2, с. 34;

Cyathophora alveolata: d'Orbigny, 1850, t. 1, c. 385;

Astrea cavernosa lensikella: Quenstedt, 1858, c. 702, табл. 85, фиг. 5; Fromentel, 1858–1861, c. 280;

Cyathophora bourgueti: Thürmann et Étallon, 1862, c. 373, табл. 58, фиг. 8; Becker, 1875–1876, c. 149, табл. 37, фиг. 5; Koby, 1881, c. 99, табл. 36, фиг. 1–3; 1905, c. 45, табл. 9, фиг. 6; Speyer, 1913, c. 212, табл. 21, фиг. 12; Geyer, 1954, c. 136, табл. 9, фиг. 11; Бендукидзе, 1960, с. 21, табл. 2, фиг. 3, 4; Beauvais, 1964, с. 115 (см. синонимику).

Диагноз. Диаметр чашек 5 мм, расстояние между центрами соседних 4–6 мм. Число септ 24.

Описание. Колонии высотой около 50 мм и шириной около 35 мм. Кораллиты многочисленны, диаметры чашек взрослых особей достигают 5 мм, расстояние между центрами соседних чашек 4–6 мм. Септыrudиментарны. Число их 24. Стенка кораллита образуется слиянием расширенных периферических концов септ и днищ. Перитеха хорошо развита и представлена септальными ребрами и диссепментами.

В продольных разрезах наблюдаются субгоризонтальные днища. На каждые 5 мм вдоль оси роста кораллитов приходится 6 днищ.

Онтогенез. Диаметры чашек изменились в пределах от 2,5 до 5 мм. У юных особей имелось 6 септ. Затем к ним добавилось еще столько же септ второго и 12 септ третьего циклов заложения. Септы первого цикла достигают в длину половины радиуса,

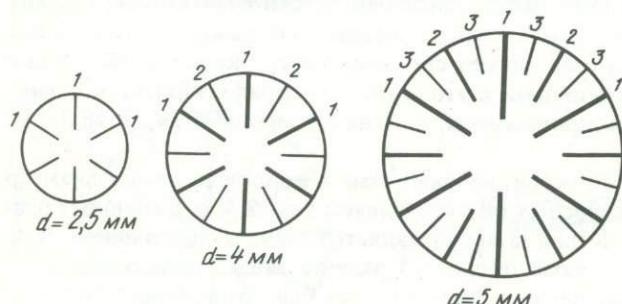


Рис. 32. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Cyathophora bourgueti* Thürm. Молдавия, Крым, Кавказ; оксфорд–титон

септы второго цикла на 1/4 короче первых, а третьего цикла на столько же меньше. Расположение всех септ радиальное. Формула септального аппарата 6C₁ 6C₂ 6C₃ (рис. 32).

Общие замечания и сравнение. Обширная синонимика данного вида наглядно показывает, как сильно расходились мнения палеонтологов при изучении этих в сущности простых форм. Орбиги отнес их к разным видам, настолько, по его мнению, они отличались. Квенштедт выделил вид *Astrea cavernosa densiella*. Дальнейшие исследования убедили Ф.Коби, что под разными именами был описан один и тот же вид *Cyathophora bourgueti* (Defr.). Из юрской коралловой фауны Швейцарии сохранилось большое количество экземпляров, по которым были установлены основные характерные признаки вида. Количество септ всюду оказалось ранним 24, диаметр чашек изменился в широких пределах от 3 до 6 мм, а расстояние между центрами от 5 до 10 мм. В эти пределы вошли параметры всех "видов" Орбиги. Коби поместил формы Орбиги в синонимику вида *Cyathophora bourgueti*, установленного еще Дефрансом. С трактовкой Коби объема *Cyathophora Bourgueti* (Defr.) необходимо согласиться. В данном случае размеры чашек не относятся к числу важных видовых признаков и изменение их часто происходит в одной и той же колонии. Строение септального аппарата *Cyathophora bourgueti* сходно с *excelsa* (Koby, 1904) из секваны и раннего кимериджа Португалии. Однако количество септ первого порядка у сравниваемого вида не всегда равно 6, как отмечает Коби, а может быть 5, 7 или 8. Кроме того, у *C. excelsa* Koby иные размеры чашек.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Вид принадлежит к числу важнейших рифовых форм. В районах Северного Кавказа обнаружены рифостроительные представители, в других местонахождениях – рифолюбивые (обитатели межрифовых лагун, коралловых "лугов", рифовых прибреж-

жий). Известны находки крупных колоний, скелетные остатки которых слагают целые массивы (Северная Осетия).

Геологический возраст и распространение. Оксфорд—титон Европы.

Материал. 23 экземпляра целых колоний и их частей; оксфорд — нижний кимеридж Молдавии (Припрутская площадь, скв. № 368, инт. 939—944 м), кимеридж—титон Крыма (водораздел Байдарской и Коккозской долин, толща переслаивания известняков и алевролитов титона; Ай-Петринская яйла, мергелистые известняки кимериджа) и Кавказа (Северная Осетия и Чечено-Ингушетия — доломиты балтийской свиты; Абхазия, ущелье р. Псоу, из верхней части массивных известняков; и из глыбовых осыпей массивных известняков окрестностей оз. Рица).

Cyathophora casaredensis Koby

Табл. VIII, фиг. 3

Cyathophora casaredensis: Koby, 1904, с. 46, табл. 9, фиг. 7, 8.

Описание. Массивные плокоидные колонии. Диаметр кораллитов меняется в пределах от 2 до 4 мм, расстояние между центрами соседних — 2,5—5 мм. Число септ 16, циклов заложения — два. Первые 8 септ более длинные, вторые 8 —rudиментарные. Диссепименты слабо развиты, эндотека представлена в основном уплощенными днищами.

Сравнение. От других юрских представителей рода данный вид отличают строение септального аппарата и размерные характеристики.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд Южной Европы.

Материал. Три неполных колонии из известнякового горизонта в основании верхнего оксфорда в бассейне р. Большой Зеленчук на Северном Кавказе (сборы Г.А. Логиновой).

Cyathophora andreevi Krasnov, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 1; табл. IX, фиг. 2, 3

Назван в честь памирского геолога Т.Ф.Андреевой.

Голотип: ДВГИ, 1/102; Центральный Памир, бассейн р. Кокуйбель, переслаивание известняков, мергелей и алевролитов батского яруса (второй снизу вверх коралловый горизонт).

Диагноз. Диаметр кораллитов у взрослых форм около 2 мм, расстояние между центрами 3—4 мм, число септ 6—12.

Описание. Массивные плокоидные колонии неравильной и полусферической формы, с широким основанием, достигавшие в высоту 35—40 мм. Кораллиты тесно сближенные, соединяются непосредственно стенками либоrudиментарной перитекой, представленной днищами.

Септальный аппарат образован 6—12 короткими септами, расширенными на периферии кораллитов и заостренными в сторону осевой полости. Стенка табулотекального типа.

В продольных срезах видны многочисленные плоские или слабо выпуклые (в стороны чашки) днища, расстояние между которыми очень изменчиво (от 0,1 до 1 мм).

Сравнение. От близкого по размерам кораллитов и числу септ *C. tuberosa* (Duncan, 1872), описанного из Туниса и Англии, данный вид отличается лишь непостоянством числа септ второго цикла заложения, которое колеблется от 0 до 4—5 и редко достигает 6, тогда как у сравниваемого вида септальная формула $6C_1 \ 6C_2$ постоянна.

Геологический возраст и распространение. Средняя юра (батский век) Центрального Памира.

М а т е р и а л. Две почти полных колонии хорошей сохранности из второго снизу (в батском разрезе) горизонта коралловых известняков в бассейне р.Кокуйбель на Центральном Памире.

Cyathophora kobyi Krasnov

Табл. VIII, фиг. 4

Cyathophora kobyi: Краснов, 1964б, с. 64, табл. 8, фиг. 4.

Д и а г н о з. Кораллиты мелкие, диаметр чашек достигает 1,5 мм, расстояние между центрами соседних чашек — 3 мм. Число септ 12. Перитеха сильно развита. Расстояние между соседними днищами 0,3 мм.

О п и с а н и е. В толще переслаивания, слагающей значительную часть водораздела между Байдарской и Коккозской долинами в Крыму, найдено 2 экз. колоний, один из которых с лучшей сохранностью кораллитов представляет собой небольшой обломок длиной 35 мм. Второй экземпляр, найденный в глинистых известняках, принадлежит колонии хорошей сохранности, выросшей на кустовидной известковой водоросли. Высота последнего экземпляра достигает 110 мм, а ширина его около 140 мм. Толщина самих колоний, наросших в виде корковидных стелющихся покрытий, незначительна — 1—2 мм. Колонии состоят из очень многочисленных мелких кораллитов, почти не выдающихся над общей поверхностью. Диаметр чашек примерно одинаков во всех участках колоний и составляет у взрослых особей около 1,5 мм. Расстояние между центрами соседних чашек изменяется в пределах от 2 до 3 мм. В каждом кораллите имеется 12 септ, образованных в два цикла, но наблюдать их из-за плохой сохранности материала не всегда удается. Внутренние края септ заострены, тогда как периферийные расширены и образуют вокруг кораллитов стенки септотекального (?) типа. Кроме того, периферийные края септ несколько выходят за пределы кораллитов и погружаются в перитеку. Продолжающиеся концы септ удается наблюдать очень редко, так как они наиболее приподняты и быстро стираются при механических воздействиях на колонии.

О н т о г е н е з. Диаметр чашек кораллитов меняется от 0,7 до 1,5 мм (на известных нам стадиях онтогенеза). У молодых особей септальный аппарат представлен 6 радиальными септами, достигающими в длину половины радиуса кораллита. У взрослых особей дополнительно возникало 6 очень коротких и тонких септ. Формула 6С₁ 6С₂ (рис. 33).

В поперечных шлифах видно, что боковые поверхности септ лишенны скульптуры. Гистологическая структура их из-за перекристаллизации не сохранилась. В продольных шлифах заметно строение эндотеки, состоящей из днищ. Днища субгоризонтальные, плоские и слабо вогнутые в центральных частях. Вблизи септ в них появляются выпуклости, придающие днищам извилисто-изогнутые очертания. Расстояние между днищами около 0,3 мм. Стенка и перитека в шлифах плохо различимы из-за перекристаллизации.

С р а в н е н и е. По характеру септального аппарата, описываемый вид очень близок сразу трем видам этого рода, описанным Ф.Коби (Koby, 1904—1905) из секвана и раннего кимериджа Португалии. От *Convexastraea digitiformis* отличается меньшими размерами чашек и расстояниями между центрами, а от *Convexastraea fromenteli* и *Convexastraea edwardsi*, наоборот большими размерами отдельных кораллитов.

З а м е ч а н и я. При установлении данного вида у автора вначале возникли неко-

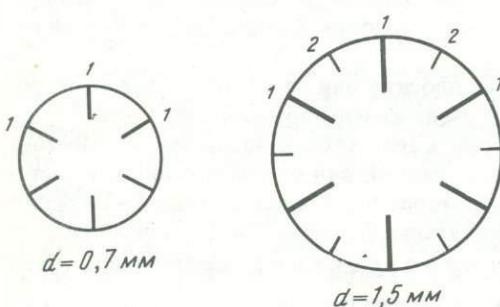


Рис. 33. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Cyathophora kobyi* Krasn. Крым, поздний титон

торые сомнения в правильности его выделения лишь по размерам кораллитов при очень большом сходстве септального аппарата с рядом других видов. Однако в данном случае размеры являются стойкими признаками, сохраняются не только в различных частях колонии, состоящей из очень многочисленных индивидуумов, но и в различных экземплярах. В зависимости от изменений условий внешней среды размеры кораллитов не меняются, что обычно характерно для многих колониальных кораллов.

Экологические особенности. Фации коралловых "лугов" и рифовых прибрежий были наиболее благоприятными для обитания представителей вида.

Геологический возраст и распространение. Поздний титон Крыма.

Материал. Два экземпляра, один из которых представляет собой крупную колонию с более чем 200 кораллитами, второй — обломок колонии с 12–15 кораллитами; толща переслаивания известняков и алевролитов водораздела Байдарской и Коккозской долин.

Cyathophora thurmanniformis Krasnov

Табл. VII, фиг. 2; Табл. IX, фиг. 1

Cyathophora thurmanniformis: Краснов, 1964б, с. 63, табл. 7, фиг. 6.

Диагноз. Диаметр чашек 6 мм, число септ 24, расстояние между центрами соседних чашек 5–7 мм. На каждые 5 мм высоты приходится 4–5 днищ.

Описание. Почти полная колония. Ее длина около 60 мм, ширина 35 мм, высота 30 мм. На поверхности сохранилось большое число кораллитов, по которым нетрудно определить их взаимоотношения между собой и строение септального аппарата. Колония имела желваковидную форму и возвышалась, хотя и незначительно, над морским дном. Основное число чашек находится на верхней поверхности колонии, на нижней видны лишь боковые части кораллитов. Чашки округленно-многоугольные диаметром 5–6 мм, расстояние между центрами соседних чашек 5–7 мм. Септальные аппараты кораллитов состоят из 24 септ трех циклов. Периферийные края септ первого порядка сильно расширены, внутренние концы заостренные.

Онтогенез. Первые шесть септ в длину не достигают и половины радиуса чашки, 6 вторых и 12 третьих развиты очень слабо и зачастую незаметны. Расположение септ радиальное. Формула септального аппарата: 6C₁ 6C₂ 12C₃ (рис. 34).

Особенности строения эндотекальных элементов отчетливо прослеживаются при изучении продольных шлифов, в которых видны сильные днища, располагающиеся одно над другим. Они слабо выпуклые или почти плоские, горизонтальные. Расстояние между двумя соседними днищами в продольных разрезах составляет 1–1,5 мм; на каждые 5 мм высоты приходится 4–5 днищ. Диссепменты довольно многочисленны в перитеке, наблюдаются в поперечных шлифах. В строении перитеки, кроме диссепментов, участвуют септальные ребра.

Гистологическая структура септ и стенки уничтожены перекристаллизацией.

Сравнение. Наиболее сходным с описанным видом и генетически близким является *Cyathophora thurmanni* [Коби, 1881] из лузитана Швейцарии. Формы, описанные Коби, имели примерно одинаковые размеры чашек, расстояние между ними и строение септальных аппаратов.

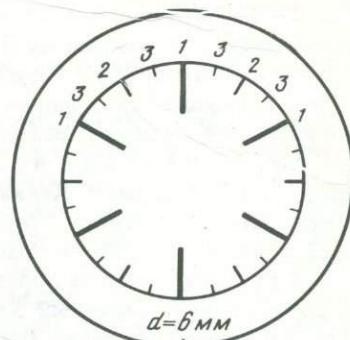


Рис. 34. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Cyathophora thurmanniformis* Krasn. Крым, поздний титон

К. Спейер [Speyer, 1913] описал формы с округленно-многоугольными чашками из титона Кельгейма. Как кельгеймские, так и швейцарские формы объединяют большая длина септ первого цикла, равная половине радиуса чашек, а иногда и несколько большая. Септы второго и третьего циклов у сравниваемых форм также превосходят по длине септы соответствующих циклов крымской колонии. Хотя для кельгеймских и швейцарских форм неизвестны количество днищ на 55 мм высоты и характер самих днищ, приведенные отличия, по-видимому, достаточны для выделения крымской колонии в самостоятельный вид. По размерам он может быть иногда принят за *Cathophora bouqueti*, у которого, однако, диаметр чашек часто меньше 5 мм, форма из многоугольная и иное количество днищ на 5 мм высоты.

Геологический возраст и распространение. Поздний титон Крыма.

Материал. Колония, насчитывающая около 20 кораллитов хорошей сохранности; Крым, юго-восточный склон г. Седам-Кая на водоразделе Байдарской и Коккозской долин; толща переслаивания известняков и алевролитов верхнего титона.

Род *Cryptocoenia* d'Orbigny, 1847

Cryptocoenia sexradiata (Goldfuss)

Табл. VIII, фиг. 1,2

Astrea sexradiata: Goldfuss, 1826, с. 71, табл. 24, фиг. 5; Quenstedt, 1858, с. 701, табл. 85, фиг. 3; 1880, с. 757, табл. 172, фиг. 42–43;

Styliina sexradiata: d'Orbigny, 1850, т. 2, с. 33;

Convexastraea sexradiata: Becker, 1875–1876, с. 150, табл. 37, фиг. 7; Koby, 1881, с. 103, табл. 125, фиг. 3; Ogilvie, 1996, с. 179, табл. 18, фиг. 11; Koby, 1904–1905, с. 41, табл. 8, фиг. 8; Geyer, 1954, с. 135;

Cryptocoenia sexradiata: Beauvais, 1964, с. 124, табл. 6, фиг. 3–4 и табл. 7, фиг. 4.

Диагноз. Диаметр чашек 1–3 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов 3–5 мм, число септ 12.

Описание. Колониальные кораллы в форме уплощенного неправильного диска. Отдельные кораллиты трубчатые, слабо возвышающиеся над перитекой. Чашки округлые, диаметр их у отдельных особей изменяется от 1 до 3 мм, расстояние между центральными – от 3 до 5 мм. Септы короткие, число их 12, формула септального аппарата $6C_1 6C_2$. В отдельных кораллитах появляется от 2 до 3 дополнительных, едва заметных септ третьего цикла. Перитека представлена септальными ребрами, при помощи которых происходит соединение кораллитов. Заметна она не всегда, в отдельных участках колонии кораллиты почти соприкасаются стенками, тогда как в других участках расстояние между кораллитами более значительное. Эндотека состоит из почти горизонтальных днищ и неравномерно развитых диссепментов. Стенка паратекальная, столбик отсутствует.

Сравнение. Описываемый представитель рода из верхнего Оксфорда Чечено-Ингушетии наиболее близок по размерам и строение септального аппарата типовому экземпляру, изображенном Л. Бовэ (Beauvais, 1964).

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Рифолюбивые формы и пассивные рифостроители. Встречаются как в положении роста, так и в виде переотложенных обломков.

Геологический возраст и распространение. Поздний Оксфорд – ранний титон Северного Кавказа (р. Большой Зеленчук; Чечено-Ингушетия – перевал Герчеч; Северная Осетия – реки Фиагдон, Гизельдон), Азербайджана, Крыма, Сахалина, Швейцарии, ФРГ, Франции, Чехословакии.

Материал. Шесть образцов хорошей сохранности: Крым, известняки Оксфорда на Бабуган-яйле; Северный Кавказ, известняки титона в бассейне р. Фиагдон (сборы М.М. Мацкевича); Сахалин, бассейн р. Кындыкымахи (сборы В.О. Савицкого).

Табл. VIII, фиг. 6

Cryptocoenia matskeviči: Краснов и Старостина, 1970, с. 79, табл. 4, фиг. 5.

Диагноз. Диаметр кораллитов 3 мм, расстояние между соседними кораллитами 2–6 мм, число септ 8.

Описание. Небольшие колонии шаровидной формы диаметром около 25 мм, высотой до 20 мм. Состоят из многочисленных цилиндрических кораллитов, погруженных в перитеку. Чашки круглые, кратеровидные. Диаметр чашек взрослых особей достигает 3 мм. Расстояние между центрами соседних чашек равно 2–6 мм. Септы развиты довольно сильно, число их равно 8, образованы двумя циклами. Боковые края септ гладкие, верхние – сильно скошены внутрь кораллитов. Стенки табулотекального типа, образуются днищами и утолщенными периферийными концами септ. Перитека образована ребросептами и днищами.

Онтогенез. Самые молодые особи, наблюдавшиеся в колониях, имели диаметр чашек, равный 2 мм, тогда как у взрослых он достигал 3 мм. У молодых особей имелось лишь 4 коротких септы, к которым затем присоединялись 4 септы второго цикла заложения. Длина первых у взрослых особей почти достигала радиуса чашки, длина вторых несколько больше половины длины первых. Расположение септ радиальное. Формула септального аппарата $4C_1\ 4C_2$.

Стенка табулотекальная. Строение перитеки из-за перекристаллизации трудно установить, но иногда в ней видны остатки септальных ребер и днищ.

Сравнение. От близкого по размерам чашек вида *Cryptocoenia limbata* (Goldf.) описываемый вид отличается наполовину меньшим числом септ.

Геологический возраст и распространение. Титон Северного Кавказа.

Материал. Два образца удовлетворительной сохранности из оолитовых известняков титона в бассейне р. Гизельдон (Северная Осетия).

Род *Pseudocoenia* d'Orbigny, 1850

Pseudocoenia limbata (Goldfuss)

Рис. 35

Astrea limbata: Goldfuss, 1826, с. 104, табл. 8, фиг. 7; 1829, с. 110, табл. 38, фиг. 7; Quenstedt, 1858, с. 701, табл. 85, фиг. 1; 1880 с. 752, табл. 172, фиг. 33–41;

Pseudocoenia digitata: d'Orbigny, 1850, с. 34;

Styliina limbata: M. Edwards et Haime, 1857, т. 2, с. 238; Fromentel, 1861, с. 188; Bölsche, 1866, с. 451; Becker, 1876, с. 144; Geyer, 1954, с. 133; 1955в, с. 323; Beauvais, 1964, с. 133, табл. 6, фиг. 5; табл. 8, фиг. 3;

Styliina ramosa: Thurmann, 1862 [цит. по: Thurmann, Étallon, 1862–1864], с. 369, табл. 32, фиг. 1;

Cryptocoenia limbata: d'Orbigny, 1849, том. 2, с. 34; Koby, 1881, с. 94, табл. 21, фиг. 1, 1–а, 2–5; табл. 22, фиг. 1, 2, 2а; Solomko, 1888, с. 154; Бендукидзе, 1960, с. 20, табл. 2, фиг. 8;

Pseudocoenia limbata: Roniewicz, 1966, с. 183, табл. 3, фиг. 1а.

Диагноз. Диаметр чашек не превышает 2,5 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов 2–2,5 мм, число септ 16.

Описание. Колонии древовидной и желваковидной формы состоят из многочисленных кораллитов, не соприкасающихся стенками, погруженных в развитую перитеку. Чашки круглые, глубокие, кратеровидные. Диаметр чашек у взрослых особей достигает 2,5 мм. Расстояние между центрами соседних чашек 2–2,5 мм. Септы в количестве 16 образованы тремя циклами. Боковые края их почти гладкие, снабжены небольшими зубцами, верхние – сильно скошены внутрь кораллитов. Стенки табулотекального типа, образуются днищами и утолщенными периферийными концами септ. Перитека ребристая, в ее строении участвуют хорошо развитые днища.

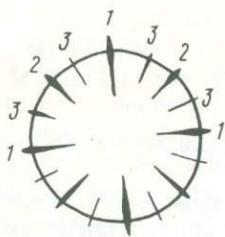


Рис. 35. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Pseudocoenia limbata* (Goldf.). Крым, поздний оксфорд – ранний кимеридж

Онтогенез. У самых молодых особей диаметр чашек был 1,5 мм, у взрослых — 2,5. Развитие септального аппарата происходило следующим образом. У молодых особей имелось лишь 4 короткие септы, к которым затем присоединились 4 септы второго и 8 — третьего циклов заложения. Длина первых составляет у взрослых особей около 2/3 радиуса чашек, длина вторых несколько меньше длины первых, септы третьего цикла очень короткие. Расположение септы радиальное. Формула септального аппарата $4C_1, 4C_2, 8C_3$.

В поперечных шлифах под микроскопом видна табулотека. В перитеке иногда слабо заметны остатки септальных ребер и диссепментов.

Сравнение. От всех известных представителей рода отличается малыми размерами кораллитов.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Представители вида — рифолюбы. Малые размеры колоний указывают на невозможность их сколько-нибудь значительно повлиять на формирование органогенных построек.

Геологический возраст и распространение. Титон Северной Осетии, Грузии, Азербайджана и Крыма. Поздний оксфорд — титон Западной Европы.

Материал. Четыре экземпляра хорошей сохранности из оксфорда Юго-Западного Крыма, Бабуган-яйла, Гурзуфское седло.

Pseudocoenia jakovlevi (Krasnov)

Табл. VIII. фиг. 5

Cyathophora jakovlevi: Краснов, 1964б, с. 63, табл. 7, фиг. 5.

Диагноз. Диаметр чашек и расстояние между центрами соседних составляют примерно 5 мм. В каждом кораллите 24 коротких септы. Количество днищ на 5 мм высоты 5.

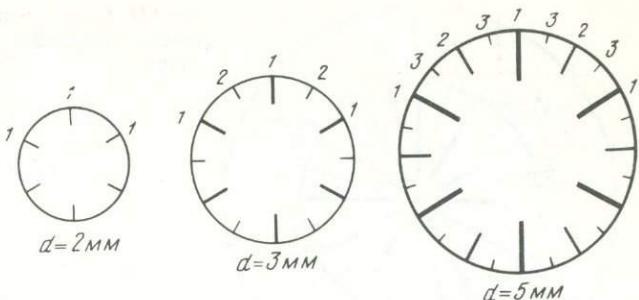
Описание. В титонских отложениях Крыма найдено 2 колонии данного вида. Одна из них не совсем полная, неправильно-массивной формы. Ширина ее 60 мм, высота 25 мм. Второй экземпляр более полный. Это небольшая колония яйцевидной формы диаметром около 45 мм. Колонии состоят из многочисленных кораллитов, соприкасающихся своими стенками. Диаметр чашек взрослых особей достигает 5 мм. Расстояние между центрами соседних чашек равно 4–5 мм. 24 слабо развитых септы образованы тремя циклами, боковые края их заострены, верхние сильно скосены внутрь кораллитов. Стенки табулокального типа, образуются днищами и утолщенными периферийными концами септ. Стенки соседних кораллитов соприкасаются, но в некоторых местах соединение осуществляется перитекой.

Он тогенез. Диаметр чашек у самых молодых особей 2 мм, у взрослых 5 мм. У молодых особей имелось 6 коротких септ, к которым затем присоединились еще 6 септ второго и 12 септ третьего циклов. Длина первых (рис. 36) составляла у взрослых особей около 1/3 радиуса чашек, длина вторых — несколько больше половины длины первых. Септы третьего цикла очень короткие. Расположение септ радиальное. Септальная формула $6C_1\ 6C_2\ 12C_3$.

Стенка табулотекальная. Строение перитеки из-за перекристаллизации заметно плохо. Иногда в ней видны остатки септальных ребер и диссепментов.

Сравнение. От близкого по размерам чашек вида *Cyathophora globosa* [Ogilvie, 1896] описываемый отличается вдвое большим числом септ.

Рис. 36. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Pseudocoenia jakovlevi* (Krasn.). Крым, поздний титон



Экологические особенности. Представители вида в конце юрского периода были обычными рифолюбами — обитателями коралловых "лугов".

Тафономическая характеристика. Одна из колоний найдена в пласте известняка в положении роста.

Геологический возраст и распространение. Поздний титон Крыма.

Материал. Полная колония и обломок из толщи известняков, слагающих водораздел между Байдарской и Коккозской долинами в Юго-Западном Крыму.

СЕМЕЙСТВО STYLINIDAE D'ORBIGNY, 1851

Род *Cladophyllia* Edwards et Haime, 1851

Cladophyllia tenuis Koby

Табл. XIX, фиг. 2

Cladophyllia tenuis: Koby, 1889, с. 474. табл. 127, фиг. 6, 7; Beauvais, 1966, с. 991, табл. 1, фиг. 3.

Диагноз. Кораллиты субцилиндрические, диаметр 1,7–3 мм, число септ от 15 до 28.

Описание. Полусферические фацелоидные колонии высотой 50–60 мм, состоят из многочисленных тесно сближенных субцилиндрических кораллитов, диаметр которых у отдельных форм меняется от 1,7 до 3 мм. Кораллиты в колониях расположены в основном параллельно один другому, редко — несколько изгибаются. Размножение внешнее краевое. По отношению к направлению роста предкового кораллита потомок нарастает вначале под углом от 10 до 30°, затем выравнивается и становится параллельным первому. Толстая морщинистая эпитеха окружает лишь наружные кораллиты колоний. Число септ варьирует от 15 до 28.

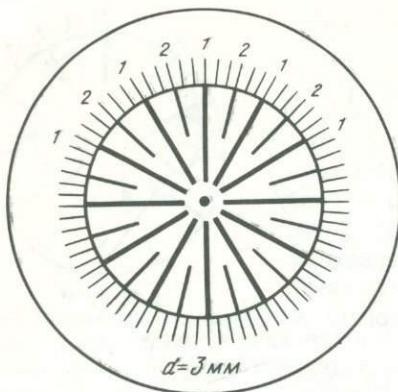
Онтогенез. Формула септального аппарата отражает порядок появления септ в онтогенезе: 6C₁ 6C₂ (3–12) C₃ (0–4) C₄. Симметрия септального аппарата радиальная или двусторонняя; последняя создается удлинением одной из септ первого цикла (главной), которая вдается во внутреннюю полость кораллитов, а также нарушением цикличности септ на последних стадиях онтогенеза (рис. 37).

Эндотека образована тонкими малочисленными диссепментами. Стека септотекальная.

Сравнение. От близкого *C. morondavensis* [Alloiteau, 1958] из бата Мадагаскара описанный вид отличается почти вдвое меньшим числом септ, хотя размеры кораллитов примерно одинаковы.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Полусферические фацелоидные колонии, не разрастаясь в высоту, образовывали лишь небольшие скопления на дне верхней сублиторали среднекорского (байосского) бассейна на территории Юго-Восточного Памира. Находки колоний в черных и темно-серых болитовых и онколитовых и мелкообломочных известняках свидетельствуют об умеренно подвижной гидродинамической обстановке при слабом поступлении терригенных частиц с суши.

Рис. 37. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Cladophyllia tenuis* Koby, Юго-Восточный Памир, байос



Геологический возраст и распространение. Байоскелловей Европы и Азии.

Материал. Десятки кораллитов хорошей сохранности; Юго-Восточный Памир, перевал Куртеке, нижний байос.

Cladophyllia cocuibeliensis sp. nov.

Табл. X, фиг. 4

Назван по р. Кокуйбель на Памире.

Голотип: ДВГИ, № 1/107; Центральный Памир, р. Кокуйбель, верхний бат.

Диагноз. Диаметр субцилиндрических веерообразно расходящихся кораллитов 3,5–6,5 мм, число септ 48, высота колоний 65–80 мм.

Описание. Пучковидные (фацелоидные) колонии высотой от 65 до 100 мм состоят из многочисленных радиально расходящихся, но тесно сближенных кораллитов. Форма колоний — полусферическая. Диаметр кораллитов у отдельных особей колебляется от 3,5 до 6,5 мм. Размножаются кораллиты путем краевого внечашечного почкования. Краевые кораллиты колоний снаружи покрывает толстая эпитеха, тогда как у находящихся внутри колонии она отсутствует или развита незначительно.

Во всех кораллитах число септ постоянно равно 48. Формула септального аппарата 6C₁ 6C₂ 12C₃ 24C₄. По длине и толщине септы последующих циклов заметно уступают предыдущим. Особенно сильно развиты септы первого и второго циклов заложения.

Эндотека представлена малочисленными плоскими диссепментами. Стека септо текальная.

Сравнение и замечания. От *C. tenuis* Koby описанный вид отличает почти вдвое большее число септ, а от близкого вида *A. morondavensis* (Alloiteau, 1958) — значительно больший диаметр кораллитов.

Анализ изменчивости среднеюрских видов рода *Cladophyllia* (табл. 2) показывает, что развитие ихшло по пути увеличения размеров колоний и кораллитов, а также усложнения септального аппарата.

Наиболее вероятной представляется следующая филогенетическая последовательность видов: *C. tenuis* — *C. choffati* — *C. morondavensis* — *C. cocuibeliensis*.

Экологические особенности и тафonomicкая характеристика. Совместно с представителями родов *Confusastraea*, *Edwardsomeandra*, *Thecoscyathus*, *Adelocoenia* *Masgeopsis*, а также устрицами, пектенидами, ринхонеллидами, хищными брюхоногими моллюсками, гидроидными полипами и водорослями особи данного вида на территории Центрального Памира были распространены в фациях коралловых "лугов". Как и большинство других ископаемых остатков этого района, колонии описанного вида найдены в положении роста.

Геологический возраст и распространение. Бат-келловей Центрального Памира.

Таблица 2

Сравнение количественных признаков видов *Cladophyllia*

Вид	Возраст	Высота колоний, мм	Диаметр кораллитов, мм	Число септ
<i>Cladophyllia tenuis</i> Koby	Байос—келловей	50–60	1,7–8	15–28
<i>C. choffati</i> Koby	Байос	60–70	3–6,5	24
<i>C. morondavensis</i> Alloiteau	Бат	92	1,5–3	48
<i>C. cocuibelensis</i> sp. nov.	Бат—келловей	65–100	3,5–6,5	48

М а т е р и а л. Около 100 кораллитов хорошей сохранности из известковистых мергелей и алевролитов язгулем-акбайтайской подзоны (по Дронову, 1968) Центрального Памира, правобережье р. Кокуйбель.

Cladophyllia ramea Koby

Табл. X, фиг. 5

Cladophyllia ramea: Koby, 1884, с. 178, табл. 7, фиг. 1–3; Бендукидзе, 1960, с. 23, табл. 1, фиг. 7; Кузьмичева, 1962, с. 123, табл. 1, фиг. 3.

О писание. Фацелоидные колонии, состоящие из кораллитов, дихотомически ветвящихся под углом от 60 до 90°. Чашки округлые. Диаметр кораллитов колеблется от 1,8 до 3 мм. Септальный аппарат состоит из 24 септ трех циклов заложения. Септальная формула 6C₁ 6C₂ 12C₃.

С епты прямые, тонкие, на внутренних концах булавовидно утолщены. Столбик париетальный (губчатый), образуется слиянием внутренних концов септ. Диссепменты редкие. Стенка паратекальная, покрыта мощной эпитечкой.

Сравнение. По числу септ описываемый вид довольно близок к *Cladophyllia choffati* Koby, от которого отличается большим диаметром кораллитов и углом расхождения почекующихся особей. Несколько меньшими размерами кораллитов отличается от *C. dichotoma* (Goldfuss).

Геологическое распространение и возраст. Поздний оксфорд Европы (Швейцария, Молдавия, Крым, Кавказ, Донбасс).

М атериал. Несколько десятков кораллитов; известняки верхнего оксфорда в разрезе долины р. Большой Зеленчук (сборы Г.А. Логиновой); известняки верхнего оксфорда в районе с. Протопоповки Харьковской обл.

Род *Adelocoenia* d'Orbigny, 1847

Adelocoenia microphyllia (Tomes)

Cryptocotnia microphyllia: Tomes, 1883, с. 179, табл. 7, фиг. 2.

Adelocoenia microphyllia: Beauvais, 1966а, с. 7; 1966б, с. 992, табл. 2, фиг. 2

О писание. Плокоидные корковидные колонии, состоящие из многочисленных цилиндрических кораллитов, соединенных ребристой перитечкой. Диаметр их 1–2 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов 2–3 мм.

Септальный аппарат образован 12–24 септами согласно формуле 6C₁ 6C₂ 12C₃. Однако септы третьего цикла заложенияrudimentарные и имеются далеко не всегда (рис. 38).

Эндотека и экзотека содержат многочисленные субгоризонтальные или выпуклые в сторону чашки диссепменты. Стенка паратекальная.

Сравнение. От других представителей рода вид отличают корковидная форма колонии и небольшие размеры кораллитов.

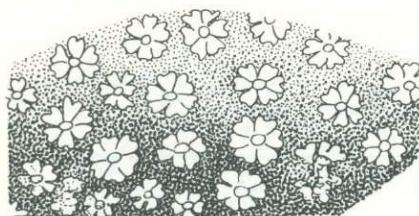


Рис. 38. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Adelocoenia microphyllia* (Tomes). Центральный Памир, бат.

Геологический возраст и распространение. Средняя юра (батский век) Европы, Северной Африки и Азии.

Материал. Несколько колоний из батских отложений язгулем-акбайтальской подзоны Центрального Памира (бассейн р. Кокуйбель).

Adelocoenia alloiteau Krasnov et Starostina

Табл. IX, фиг. 4,5

Назван в честь профессора Жана Аллуато, крупнейшего палеонтолога-кораллиста Франции.

Голотип. ДВГИ, № 1/106; Северный Кавказ, верхний оксфорд, водораздел Большого и Малого Зеленчука [Краснов, Старостина, 1976, с. 19, табл. 1, фиг. 3].

Диагноз. Диаметр кораллитов 2,5 – 3 мм, расстояние между центрами 3 – 4 мм, число септ 18.

Описание. Небольшие плокоидные колонии диаметром 30 – 40 мм и высотой 5 – 7 мм. Диаметр кораллитов 2,5 – 3 мм, а расстояние между центрами соседних кораллитов 3 – 4 мм.

Септальный аппарат состоит из 18 септ трех циклов заложения – 6C₁, 6C₂, 6C₃. Внутренние края септ заостренные, периферические – расширенные. По длине и толщине септы первого и второго циклов почти одинаковы, третьего цикла – наполовину короче и тоньше. Столбика нет. Стенка паратекальная. Эндотека и перитека представлены табулоподобными диссепментами; вертикальные элементы перитехи – короткие ребра, редко соединяющиеся друг с другом, чаще – свободные.

Сравнение. От группы близких видов описываемый вид отличим по количественным признакам (табл. 3).

От наиболее близкого по количеству септ *A. heberti* вид отличается несколько меньшими диаметрами и расстояниями между центрами соседних кораллитов.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд Северного Кавказа.

Материал. 20 хорошо сохранившихся кораллитов из верхнеоксфордских известняков водораздела между речью Большого и Малого Зеленчука (сборы Г.А. Логиновой).

Таблица 3

Сравнение количественных признаков некоторых видов *Adelocoenia*

Вид	Диаметр кораллитов, мм	Расстояние между центрами соседних кораллитов, мм	Число септ
<i>Adelocoenia alloiteau Krasn. et Star.</i>	2,5–3,0	3,0–4,0	18
<i>A. bernensis</i> (Koby)	2,0	3,0–4,0	12
<i>A. dendroidea</i> (From)	1,5–2,0	1,5–3,5	12
<i>A. excelsa</i> (Etall.)	1,5–2,0	1,5–2,5	32
<i>A. heberti</i> Alloiteau	3,0–4,0	3,0–5,0	16
<i>A. maxima</i> Beauvais	4,0–6,0	5,0–9,0	20
<i>A. meriane</i> (Koby)	1,5–2,5	4,5–9,0	12
<i>A. minima</i> (Koby)	1,0	1,0–2,0	12
<i>A. semiradiata</i> (Etall.)	1,0–2,0	2,0–3,0	12

Род *Heliocoenia* Étallon, 1859

Heliocoenia variabilis Étallon

Табл. VI, фиг. 3

Styliina variabilis: Étallon, 1859, с. 475;

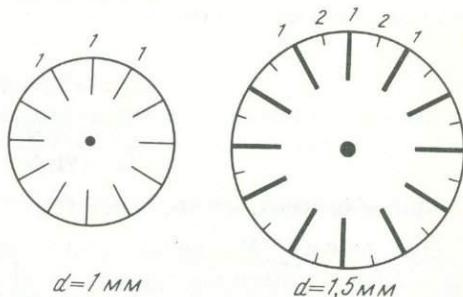
Heliocoenia variabilis: Koby, 1881, с. 653, табл. 18, фиг. 6; Бендукидзе, 1960, с. 14, табл. 2, фиг. 12.

Heliocoenia corallina: Koby, 1881, с. 66, табл. 28, фиг. 1, 2; табл. 30, фиг. 5; Solomko, 1888, с. 150, табл. III, фиг. 2.

Описание. Колонии массивной формы, достигающие размера 20x20 мм, состоят из многочисленных кораллитов, почти не выдающихся над верхней поверхностью. Диаметр чашек у взрослых особей колеблется от 1 до 2 мм, расстояние между центрами соседних чашек — 1,5–3 мм. Септальный аппарат у отдельных форм весьма изменчив и представлен 16–24 септами трех (не всегда завершенных) циклов заложения. Столбик грифелевидный, точечный в поперечнике или эллиптический, иногда в чашке соединен с одной из септ первого цикла. Перитеха слабо развита, состоит из тонких ребер и диссепментов. Стенка септотекальная.

Онтогенез. У юных особей в одной и той же колонии число протосепт неодинаково и колеблется от 4 до 6. По мере роста появлялись 4–6 септ второго цикла. Септы третьего цикла, слабо развитые, возникали не во всех секторах (рис. 39).

Рис. 39. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Heliocoenia variabilis* Etall., Крым, Кавказ; поздний оксфорд – ранний кимеридж



Сравнение. Описанный вид является типовым для рода *Heliocoenia*. Варьирующим числом септ он резко отличается от других юрских видов. Как и Н.С. Бендукидзе [1960], автор объединяет *H. variabilis* и *H. corallina* в один вид, потому что диаметр кораллитов и структура септального аппарата меняется у этих форм, описанных Коби, сходным образом.

Экологические особенности. Вид — типичный представитель рифовых прибрежий позднеюрского Тетиса. Постоянное прикрепление к субстрату.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд и ранний кимеридж Швейцарии и СССР (Крым, Кавказ).

Материал. Десятки кораллитов хорошей сохранности из верхнеоксфордских и нижнекимериджских известняковистых алевролитов и песчанистых известняков Восточного и Юго-Западного Крыма (Судак, Ай-Петринская яйла).

Род *Ironella* Starostina et Krasnov, 1970

Ironella giseldonensis Starostina et Krasnov

Табл. VI, фиг. 1, 2

Ironella giseldonensis: Краснов и Старостина, 1970, с. 78, табл. 5, фиг. 2.

Описание. Массивные колониальные кораллы, отдельные кораллиты которых не выдаются над общей поверхностью. Чашки круглые, поверхность, с диаметром до 3,5 мм. Расстояние между центрами соседних кораллитов около 6 мм. Кораллиты соединены хорошо развитой пузырчатой перитехой.

Септальный аппарат представлен 24 септами, образованными тремя циклами: $6C_1, 6C_2$, $12C_3$. Септы первого цикла ланцетовидные. Толстые на периферии и заостряющиеся на внутреннем крае, они почти достигают центра. Септы второго цикла более короткие ($2/3$ от длины и толщины первых), септы третьего цикла очень тонкие и короткие.

В поперечных шлифах наблюдается четко выраженная паратека. Боковые поверхности септ снабжены сильными зубцами. Величина их увеличивается по направлению к внешнему и внутреннему краям, в средней части септ зубцы более мелкие. Эндотека представлена диссепментами, хорошо развитыми в периферической части кораллитов. Столбик отсутствует. Перитека пузырчатая, представлена хорошо развитыми выпуклыми диссепментами.

Сравнение. До настоящего времени обнаружен лишь один вид описываемого рода.

Экологические особенности. Вид происходит из зоны передового рифового мелководья с сильной подвижностью воды, вызывавшейся приливно-отливными течениями.

Тафономическая характеристика. Голотип обнаружен в положении роста, при котором чашки занимали горизонтальное или близкое к нему положение.

Геологический возраст и распространение. Титон Северного Кавказа.

Материал. Голотип хорошей сохранности из Северной Осетии, р. Гизельдон, оолитовые известняки титона.

Род *Myriophyllia* Orbigny, 1849

Myriophyllia sinuosa (Ogilvie)

Табл. VI, фиг. 4; табл. X, фиг. 1, 6, 7

Dendrogyra sinuosa: Ogilvie, 1897, с. 126, табл. 16, фиг. 3, 4.

Описание. Массивные меандрические колонии, образованные извилистыми сериями почти слившихся кораллитов. Ширина серии 2,5–3 мм, количество септ на 5 мм – 7–8 мм. Столбик отсутствует (?). По длине и толщине септы двух порядков. Стенка септотекальная. Диссепменты уплощенные, многочисленные. От других видов рода *Myriophyllia sinuosa* отличается шириной серии кораллитов.

Геологический возраст и распространение. Титон Карпат.

Материал. 5 обломков колоний из брекчиивидных и органогенных известняков Восточных Карпат, бассейн р. Теребли, ручей Каменский (сборы И.Д. Гофштейна).

Род *Stylohelia* Fromentel, 1861

Stylohelia costulata (Koby)

Табл. X, фиг. 2, 3

Heliocoenia costulata: Koby, 1881, с. 64, табл. 30, фиг. 4; Solomko, 1888, с. 151; Бендукидзе, 1960, с. 15.

Диагноз. Массивные колонии с мелкими, тесно сближенными кораллитами. Диаметр чашек от 2,5 до 2,5 мм, расстояние между чашечными центрами 2–3 мм. Число септ 24.

Описание. Массивные колонии длиной до 50 мм и шириной до 35 мм. Диаметр чашек взрослых особей достигает 2,5 мм, расстояние между центрами соседних чашек 2–3 мм. Кораллиты не выдаются над перитекой, чашки округлые, неглубокие, с плоским дном, септальный аппарат слабо развит и представлен 24 септами трех циклов. Столбик отчетливый, точечный в поперечном сечении или слегка овальный. Перитека представлена септальными ребрами и диссепментами. Стенка септотекальная, ребристая.

Размножение полипов в колонии происходит путем бокового почкования.

Онтогенез. На ранних стадиях онтогенеза (диаметр кораллитов около 1 мм) имелось уже 12 коротких септ. Длина 6 септ почти достигает радиуса чашки, а 6 септ второго цикла более короткие и тонкие. У взрослых форм дополнительно возникало 12rudиментарных септ.

Сравнение. От близкого вида *S. dendroidea* From. отличается несколько большим диаметром чашек и большим количеством септ. У *S. coalescens* Koby чашки меньшего размера.

Экологические особенности. Рифолюбивый вид, характерный для зон рифовых прибрежий.

Геологический возраст и распространение. Оксфорд—кимеридж Швейцарии и СССР (Крым и Кавказ).

Материал. Две неполных колонии удовлетворительной сохранности; Крым, алевролиты оксфорда у Судака (коллекция Е. Соломко, хранится под № 99 на кафедре исторической геологии ЛГУ); Северный Кавказ, известняки нижнего кимериджа в бассейне р. Большой Зеленчук (сборы Г.А. Логиновой).

Род *Styliina* Lamarck, 1816

Styliina reimani Krasnov sp. nov.

Табл. XI, фиг. 2

Вид назван в честь палеонтолога-кораллиста В.М. Реймана.

Голотип. ДВГИ, № 1/108; Центральный Памир, толща переслаивания известняков, мергелей и алевролитов батского яруса в язгулем-акбайтальской подзоне, бассейн р. Кокуйбель.

Диагноз. Диаметр кораллитов 3—5 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов 4—7 мм, число септ 24.

Описание. Плокоидные колонии, состоящие из цилиндрических кораллитов, соединенных перитецией. Чашки выдаются над поверхностью перитеции от 1 до 5—6 мм. Диаметр кораллитов от 3 до 5 мм, а расстояние между центрами соседних кораллитов от 4 до 7 мм. Септальный аппарат наиболее крупных кораллитов представлен 24 радиальными септами трех порядков. Цикличность в закладке септ отсутствует. Столбик ложный, грифелевидный, образуется слиянием булавовидных утолщений осевых концов септ. Стенка паратекальная. Строение перитеции из-за перекристаллизации не изучено.

Сравнение. По размерным признакам вид сходен с *S. fenestralis* Koby (1888), однако легко отличается от него меньшим числом септ (24 вместо 40) и иным их расположением в онтогенезе.

Геологический возраст и распространение. Средняя юра (батский век) Центрального Памира.

Материал. Около 10 кораллитов с хорошо сохранившимися септальными и осевыми образованиями; батский ярус язгулем-акбайтальской подзоны Центрального Памира, бассейн р. Кокуйбель.

Styliina pediculata Koby

Табл. XI, фиг. 9

Styliina pediculata: Koby, 1904—1905, с. 29, табл. 6, фиг. 6—8; Старостина, Краснов, 1977, с. 23, табл. I, фиг. 3.

Диагноз. Диаметр кораллитов от 2,5 до 4 мм, расстояние между центрами соседних чашек от 4 до 7 мм; септ 24.

Описание. Массивные желвакообразные и корковидные колонии состоят из многочисленных кораллитов, сильно выдающихся над общей поверхностью. Чашки круглые

и слабо эллиптические, диаметр их 3—4,5 мм, расстояние между центрами колеблется от 4 до 7 мм. Число септ 24, формула септального аппарата $6C_1\ 6C_2\ 12C_3$. Расположение септ радиальное. Септы заостренные, игловидные в поперечном сечении. Стенка ребристая, паратекальный типа. Соединение кораллитов между собой происходит при помощи септальных ребер перитеки, число которых достигает 48. Столбик грифелевидный.

Онтогенез. Септы первого цикла заложения достигали центра, а иногда внутренними концами срастались со столбиком. Длина септ второго цикла составляет $1/3$ длины первых, а третьего цикла — $1/3$ длины септ второго и третьего циклов.

Сравнение. Наиболее близок к описанному виду *S. delgadoi* Koby из позднего оксфорда и раннего кимериджа Португалии (Утейро-Прагао) с 24 септами, образованными тремя циклами, и примерно такими же, как у *S. pediculata*, размерами. Кораллы у обоих видов выделяются над поверхностью колоний. От других позднеюрских стилин описанный вид отличается размерами, числом септ и особенностями строения септального аппарата.

Экологические особенности. Особи данного вида обитали в рифовых лагунах, не возвышаясь сколько-нибудь значительно над поверхностью дна. Типичные рифолюбы, часто обрастают выступы скалистого субстрата.

Тафономическая характеристика. Встречены на месте обитания.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд Северного Кавказа, Крыма и Португалии.

Материал. Около 10 шлифов хорошей и удовлетворительной сохранности; Крымская область, Бабуган-яйла.

Stylinia valfinensis Étallon

Рис. 40

Stylinia valfinensis: Étallon, 1960, c. 64; Fromentel, 1861, c. 186; Koby, 1881, c. 77, табл. 15, фиг. 2; Beauvais, 1964, c. 137.

Диагноз. Диаметр чашек 2—3 мм, расстояние между соседними кораллитами 3—5 мм, число септ 24, формула септального аппарата $6C_1\ 6C_2\ 12C_3$.

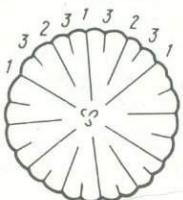


Рис. 40. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Stylinia valfinensis* Etall. Карпаты, кимеридж

Описание. Колонии неправильной желваковидной формы, в которой отдельные кораллиты не выдаются над поверхностью перитеки. Столбик слабый, не всегда замечен, очевидно ложный, образован выступающими отростками внутренних краев септ.

Общие замечания и сравнение. По своим важнейшим признакам не отличается от экземпляра, описанного Ф. Коби в 1881 г. В дополнение можно лишь отметить скульптуру боковых и внутренних краев септ первого и второго циклов. Л. Бовэ указывает на отсутствие каринаций септ первого и второго циклов у описанных ею форм из кимериджа Вальфена (Швейцария).

Очень близок к описанному виду *S. subornata* d'Orb. из верхнего оксфорда Польши (Roniewicz, 1966). Единственное отличие — в больших размерах *S. subornata* (диаметр чашек 3,5—4 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов 3,6—7 мм). Как и у описанного вида, внутренние и боковые края септ каринированы.

Экологические особенности. Вид относится к числу рифолюбивых организмов, обитающих в рифовых лагунах.

Тафономическая характеристика. Остатки вида обнаружены в известняковых утесах среди мелового флиша.

Геологический возраст и распространение. Кимеридж Швейцарии и Карпат.

Материал. Одна колония, Восточные Карпаты, бассейн р. Теребля.

Styliina kurtlerbogasica Krasnov

Рис. 41

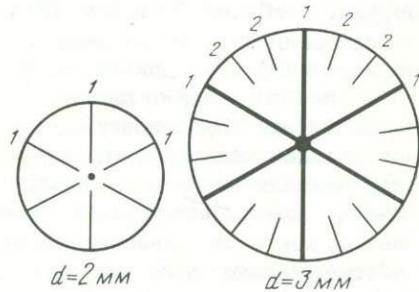
Styliina kurtlerbogasica; Краснов, 1964б, с. 62, табл. 7, фиг. 3.

Диагноз. Массивные колонии желвакообразной формы. Диаметр чашек у взрослых кораллитов 3 мм. Септ — 18.

Описание. Небольшие массивные колонии хорошей сохранности. В основании видное место прикрепления к субстрату, позволяющее установить прижизненное положение животного на грунте. Колонии достигают в высоту около 35 мм при максимальной ширине около 50 мм. В наиболее узком месте ширина 25 мм. Кораллиты многочисленные, с круглыми чашками. Диаметр чашки во взрослом состоянии достигает 3 мм. Расстояние между центрами соседних чашек меняется в пределах от 3 до 4 мм. Число септ 16, циклов заложения 2. В центре каждого кораллита отчетливо виден толстый столбик грифелевидной формы. Стенка ребристая, паратекального типа. Число ребер достигает 36. При помощи их соседние кораллиты соединяются между собой. Диссепименты более или менее развиты в эндотеке и в перитеке.

Образование. Наблюдается концентрическое почкование кораллитов вокруг одного центрального. Впоследствии концентричность расположения кораллитов нарушается, так как вновь возникающие особи группировались уже вокруг нескольких центров и колонии приобрели неправильно-массивные очертания. Септальный аппарат у особей данного вида возникал весьма необычно. В ранние стадии развития (диаметр чашек до 2 мм) появлялось 6 длинных, почти достигающих центра септ первого цикла, между

Рис. 41. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе Styliina kurtlerbogasica Krasn. Крым, поздний титон



которыми при дальнейшем росте (диаметр чашек 3 мм) возникало по 2 коротких септы второго цикла. Длина последних не превышает, а иногда и меньше 1/3 длины первых септ (см. рис. 41). Расположение всех их радиальное. У септ первого цикла на внутренних концах наблюдаются булавовидные в поперечном сечении утолщения. Утолщены и внутренние края. На боковых поверхностях скульптура отсутствует.

Сравнение. Из громадного числа известных видов данный вид можно сопоставить только со Styliina sablensis (Trautshold, 1886) из готерива Крыма. У обоих видов одинаковое число септ и примерно равные размеры чашек. Описываемый вид существенно отличается от вида Х. Траутшольда, имеющего септы трех циклов, а не двух.

Экологические особенности. Колонии вида обитали в прибрежной зоне рифового моря (верхняя сублитораль) совместно с другими кораллами, известковыми водорослями, брюхоногими моллюсками. Рифолюбы.

Геологический возраст и распространение. Поздний титон—берриас Горного Крыма.

М а т е р и а л. Свыше 40 кораллитов хорошей сохранности; юго-западная часть Горного Крыма, водораздел Байдарской и Коккозской долин, песчанистые известняки горы Куртлер-Богаз.

Stylina multicostata Krasnov

Рис. 41

Stylina multicostata: Краснов, 1964 б, табл. 7, фиг. 2.

Диагноз. Отдельные кораллиты слабо выдаются над общей поверхностью колонии. Диаметр чашек 5 мм, расстояние между центрами 5 – 7 мм. Число септ 24. Столбик грифелевидный, слабоэллиптический.

Описание. Колонии грушевидной формы около 20 мм высотой. Ширина в верхней части 15 мм, у основания – 10 мм. Кораллиты округлые в поперечном сечении, несколько возвышаются над общей поверхностью колонии. Диаметр чашек 5 мм, расстояние между центрами 5–7 мм. Септальный аппарат состоит из 24 септ, образованных тремя циклами. Столбик очень сильный, выдающийся, округлый в поперечном сечении или слабо эллиптический, диаметр его около 1/5 диаметра чашки. Соединение отдельных кораллитов происходило при помощи септальных ребер перитеки, число которых достигает 48 вокруг каждого полипа. Концы ребер двух соседних кораллитов прочно соединяются. Стенка паратекально-септотекального типа.

Онтогенез. Шесть септ первого цикла (наиболее длинные) заметны в чашках, диаметр которых равен 2 мм (рис. 42). В чашках с диаметром 3 мм появлялись 6 более коротких септ второго цикла. Длина и толщина их по сравнению с септами первого цикла достигала 3/4. В самых больших чашках с диаметром 5 мм дополнительно к первому и второму циклам появились 12 слабых и коротких септ третьего цикла. Длина их едва составляет половину длины септ второго цикла. Расположение септ всех трех циклов радиальное.

Сравнение. Наиболее близок к описываемому вид *S. carrapateirensis* (Koby, 1904 – 1905), у которого столбик не столь сильный и кораллиты менее отчетливо соединяются ребрами. *S. bucheti* (Fromentel, 1856) по типу строения септально аппарата и количеству септ также сходен с описываемым, однако у *S. bucheti* диаметр чашек всего около 3 мм и слабый столбик. От *S. speciosa* (Fromentel, 1856) вид не отличается по количеству септ, но диаметр чашек у него больше, столбик более сильный, чашки выдаются над общей поверхностью колоний очень незначительно. У сравниваемых видов велико сходство в строении септальных аппаратов и размерах чашек, столбики округлые или слабо эллиптические и отличаются лишь по своей толще. Следует, по-видимому, рассматривать эти виды как единую генетическую ветвь. Остается неясным, однако, какой из сравниваемых видов следует считать родоначальным. По стратиграфическому положению вид *S. carrapateirensis* Koby – наиболее древний, а описываемый – наиболее молодой. Эволюция группы этих видов шла по пути усиления столбика.

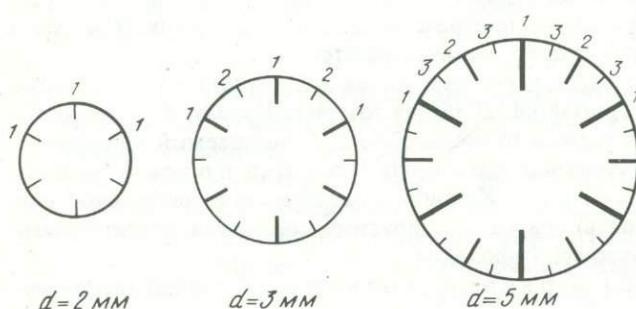


Рис. 42. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Stylina multicostata* Krasn. Крым, поздний титон

Экологические особенности. Характерен для фаций рифового прибрежия (верхняя сублитораль); обитал совместно с неринеями и рифолюбивыми склерактиниями.

Тафономические характеристики. Колония обнаружена в осьпи, в перевернутом состоянии, рядом с местом обитания.

Геологический возраст и распространение. Поздний титон—берриас Крыма.

Материал. Одна колония (10 кораллитов); юго-западная часть Горного Крыма, водораздел Байдарской и Коккозской долин, склоны горы Седам-Кая; переслаивание известняков и алевролитов.

Styliina mabutii Eguchi

Табл. XI, фиг. 4

Styliina mabutii: Eguchi, 1942, c. 583; 1951, c. 61.

Диагноз. Диаметр кораллитов 0,5–1,5 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов 1,2–3 мм. Число септ 20, циклов заложения 3. Столбик грифелевидный.

Описание. Массивные колонии неправильной формы, состоящие из многочисленных очень мелких кораллитов. Кораллиты круглые, расстояние между центрами соседних меняется в пределах от 1,2 до 3 мм. Септальный аппарат состоит из 20 септ. Формула его $5C_1\ 5C_2\ 10C_3$. Септы первого цикла длинные и толстые, внутренними краями почти касаются столбика, септы второго цикла на $1/4$ короче и тоньше, а септы третьего цикла наполовину тоньше и короче предыдущих. Края септ не несут никаких слоев каринации, как правило, внутренние концы септ заострены. Столбик отчетливый, грифелевидный в поперечном сечении.

Эндотека представлена многочисленными тонкими, плоскими, горизонтально расположенным диссепментами. На 1 мм их приходится 4–5. Перитеха из-за перекристаллизации плохо заметна, представлена септальными ребрами и диссепментами.

Сравнение. Сахалинские экземпляры описываемого вида позволяют уточнить его диагноз по сравнению с японскими формами, так как, кроме 5 септ первого и 5 второго циклов, некоторые кораллиты содержат еще 10rudиментарных септ третьего цикла заложения. Учитывая значительное сходство сахалинских и японских форм во всем остальном, очевидно, можно сохранить за ними одно видовое название.

Экологические особенности. Вид происходит из коралловых биогермов Сахалино-Японской рифовой системы, росших на склонах подводных вулканов.

Тафономическая характеристика: Остатки вида обнаружены в прижизненном положении внутри биогермов, включенных в кремнисто-вулканогенную толщу набильской серии.

Геологический возраст и распространение. Кимеридж–титон Японии и Сахалина.

Материал. Два экземпляра; Восточный Сахалин, бассейн р. Кындыкимехи; набильская серия.

Styliina slodkeviči sp. nov.

Рис. 43

Назван в честь профессора палеонтолога В.С. Слодкевича.

Голотип: ДВГИ, № 1/6; Сахалин, Восточно-Сахалинские горы, р. Кындыкимеха; кимеридж–титон.

Диагноз. Диаметр кораллитов 2 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов 2–2,5 мм, формула септального аппарата $5C_1\ 5C_2\ 10C_3$. Столбик грифелевидный.

Описание. Мелкие колонии, состоящие из тесно сближенных, круглых в поперечном сечении кораллитов. Диаметр кораллитов достигает 2 мм, расстояние между цент-

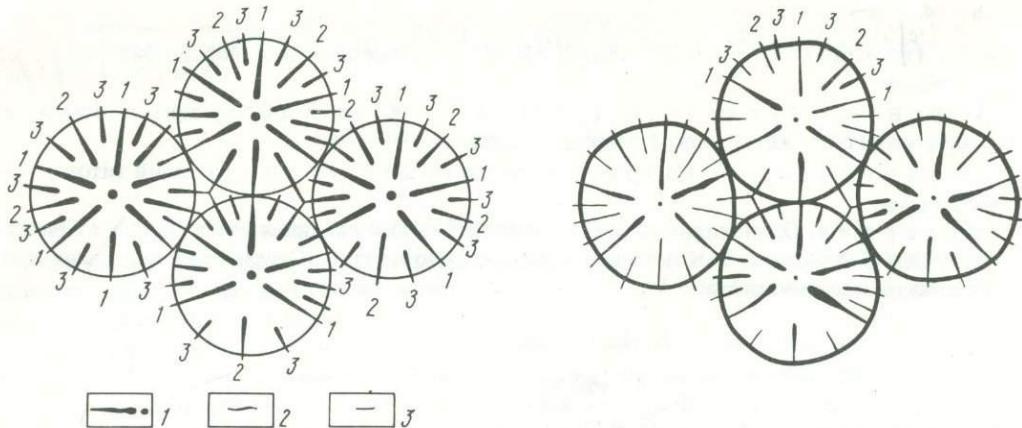


Рис. 43. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Styolina slodkevici* sp. nov. Сахалин, кимеридж – титон

1 – септы первого цикла, приближающиеся к столбiku; 2 – септы второго цикла; 3 – септы третьего цикла

рами соседних кораллитов 2–2,5 мм. Септальный аппарат образован тремя циклами. Отчетливо выделяются 5 септ первого цикла, 5 – второго и 10 – третьего. Септы первого цикла наиболее длинные и толстые, септы второго по толщине такие же, но несколько короче их, а септы третьего цикла наполовину короче и тоньше септ второго цикла. Внутренние края септ заострены, боковые края гладкие, каринации нет.

Столбик отчетливый, в поперечнике точечный. Наблюдается не во всех кораллитах. Стенка паратекального типа, очень тонкая. Эндотека представлена диссепиментами, очень плохо заметными.

Перитеха развита относительно слабо, представлена толстыми септальными ребрами и диссепиментами, которые из-за перекристаллизации почти не заметны.

Справедливо. Несмотря на ограниченный материал и неполную его сохранность, все же описанную форму можно выделить в самостоятельный вид. Единственно близкий к нему *S. mabutii* Eguchi отличается устойчиво меньшими диаметрами кораллитов. Но по размерам и строению септального аппарата они, несомненно, близки.

Геологический возраст и распространение. Кимеридж–титон Сахалина.

Материал. Голотип; биогерм, включенный в кремнисто-вулканогенную толщу набильской серии; бассейн р. Кындыкымехи Восточно-Сахалинских гор.

Styolina sachalinensis Krasnov

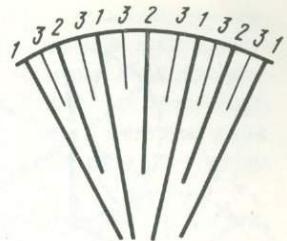
Табл. XI, фиг. 5

Styolina sachalinica: Савицкий и Краснов, 1970, с. 15, табл. 1, Фиг. 6.

Диагноз. Диаметр чашек около 1 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов 1,3. Формула септального аппарата $6C_1 \ 6C_2 \ 12C_3$. Столбик грифелевидный, отчетливый.

Описание. В поперечном сечении кораллиты округлой формы, расположены свободно и соединены между собой ребрами перитехи, почти незаметными вследствие перекристаллизации. Стенка паратекального типа толщиной 0,05–0,13 мм. Септы трех циклов, хорошо развиты, расположены радиально-симметрично. Общее количество их 24: 6 септ первого цикла заложения, 6 – второго и 12 – третьего. На концах некоторых септ имеются булавовидные утолщения, другие к внутреннему краю заостряются. Длина пер-

Рис. 44. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Styliina sachalinensis* Krasn. Сахалин, кимеридж–титон.



вых, наиболее мощных септ достигает $2/3$ радиуса кораллита, вторых — $2/3$ длины и толщины протосепт. Септы третьего цикла заложения едва намечаются (рис. 44).

Столбик в поперечном сечении округлый или слегка эллиптический, толщина его 0,1–0,15 мм. Эндотека и перитека почти полностью перекристаллизованы, в отдельных местах заметны частые диссепменты и перитечальные соединительные ребра.

Сравнение. По размерам чашек, расстоянию между соседними кораллитами, по количеству септ и типу строения septального аппарата описываемые представители значительно отличаются от известных. От близкого по размерам *Styliina sigiyama* Eguchi данный вид отличается несколько меньшими размерами чашек и расстоянием между центрами соседних кораллитов. Кроме того, у описанного вида три, а не два цикла септ.

Геологический возраст и распространение. Кимеридж–титон Сахалина.

М а т е р и а л. Десять кораллитов хорошей и удовлетворительной сохранности; Восточно-Сахалинские горы, р. Кындыкымеха, нижнехойская подсвита.

Stylinia parvipora Ogilvie

Styliina parvipora: Ogilvie, 1897, с. 173, табл. 17, фиг. 7, 7а; Мирчинк, 1937, с. 68, табл. 1, фиг. 4; Бендукидзе, 1960, с. 13, табл. 1, фиг. 5;

Stylinia kotzobensis: Ogilvie, 1897, c. 169–170, табл. 17, фиг. 4, 4а, 4б.

Диагноз. Диаметр чашек 0,7–1,5 мм, расстояние между центрами 1,2–2 мм, число септ 24.

О п и с а н и е. Очень небольшие колонии неправильно массивной формы, состоящие из мелких, круглых в поперечном сечении кораллитов. Диаметр чашек колеблется у отдельных форм от 0,7 до 1,5 мм. Расстояние между центрами кораллитов соответственно 1,2–2 мм. Септальный аппарат представлен 24 септами, формула септального аппарата $6C_1\ 6C_2\ 12C_3$. Септы первого цикла заложения достигают внутренними концами столбика, септы второго цикла наполовину короче, третьего –rudиментарны.

Столбик грифелевидный. Эндотека и перитека представлены тонкими плоскими диссепментами. В перитеке, кроме того, развиты соединяющие соседние кораллиты септальные ребра (рис. 45).

З а м е ч а н и я и с р а в н е н и е . Вид *S. parvipora* был первоначально описан М. Огильви, которая отделяла его от *S. kotzobensis*. Однако О. Гейер (Geyer, 1955а) и Э. Морицова (Mogycowa, 1964), отнесли *S. kotzobensis* к виду *S. parvipora*. Никаких существенных различий между ними не обнаруживается. Отметим лишь, что у форм, описанных под названием *S. kotzobensis*, септы второго цикла несколько короче, чем у *S. parvipora*. Так же, как и О. Гейер, форму, описанную М. Огильви под названием *S. kotzobensis*, автор считает синонимом данного вида. У этих форм немного ближе друг к другу расположены кораллиты, слабее выражена перитека. Но вряд ли правильно относить эти различия к видовому, так как расстояния между центрами кораллитов у стилин одного и того же вида частот значительно меняется.

Очень близки и, по-видимому, родственные между собой колонии *S. parvipora* и *S. tuberosa* Ogilvie, происходящие из одних и тех же отложений верхнего титона Штрамберга (Чехословакия). Септальный аппарат, эндотека и перитека этих видов построены

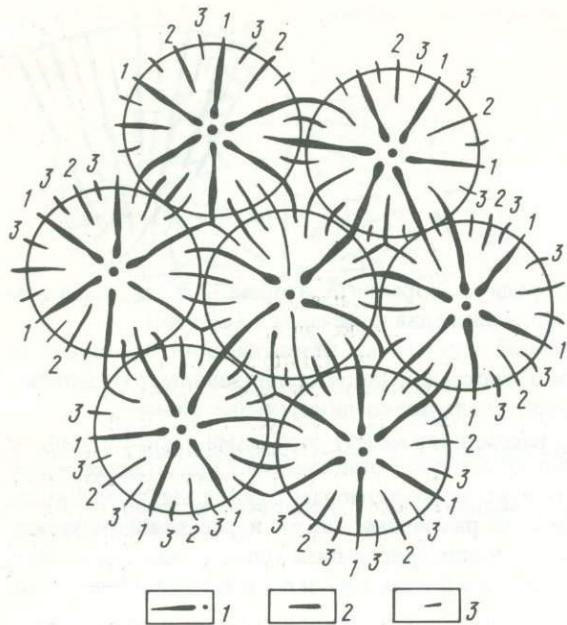


Рис. 45. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Stylium parvipora* Ogilv. Крым и Кавказ, титон

1 — септы первого цикла, приближающиеся к столбiku; 2 — септы второго цикла; 3 — септы третьего цикла

аналогичным образом. Последний вид отличается большими размерами кораллитов (диаметр 1,5–2 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов до 3 мм). У *S. regularis* From. из нижнего мела Франции и Польши (Mogusowa, 1964, сир. 34, табл. 19, фиг. 1, 2) при всем сходстве с описанным видом значительно более сильный столбик, занимающий в поперечнике почти треть диаметра кораллита.

Экологические особенности. Колонки характерны для фаций собственно рифа (рифовой платформы). Небольшие размеры

полипняков и их ограниченная высота позволяют отнести вид к числу рифолюбивых форм.

Тафономическая характеристика. Колонии найдены в положении роста в биогермных известняках рифовых массивов Грузии, Крыма и Северо-Восточного Кавказа.

Геологический возраст и распространение. Титон Европы.

Материал. Несколько колоний удовлетворительной сохранности; Восточный Крым, с. Планерское (колл. М.Е. Мирчинк в Московском геологоразведочном институте).

ПОДОТРЯД MEANDRINA ALLOITEAU, 1952

СЕМЕЙСТВО DENDROGYRIIDAE ALLOITEAU, 1952

Род Edwardsomeandra Beauvais, 1965

Edwardsomeandra vermicularis (Edwards et Haime)

Табл. XXVI, фиг. 4

Conoseris vermicularis: Edwards et Haime, 1851, с. 122, табл. 24, фиг. 1;

Edwardsomeandra vermicularis: Beauvais, 1965, с. 873, табл. 36, фиг. 4; табл. 37, фиг. 4.

Диагноз. Ширина серий кораллитов от 2 до 14 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов в серии от 2 до 4,5 мм. На каждые 2 мм длины септы приходится от 7 до 10 трабекулярных зубцов.

Описание. Колониальные меандриодные полипняки массивной формы. Нижняя часть их покрыта голотекой. В верхней части видны длинные, неправильно изогнутые серии полуслившихся кораллитов с достаточно хорошо различимыми центрами. Серия от серии отделена высокими гребневидными участками колоний, представляющими собой сдвоенные септотекальные стенки. Длина колоний достигает 90–100 мм, ширина 70–85 мм, высота колеблется в пределах от 15 до 40 мм.

Ширина серий очень изменчива от 2 до 14 мм. Чашечные углубления округлые, более или менее широкие, лишенные столбика. Расстояние между центрами соседних кораллитов изменяется у отдельных особей от 2 до 4,5 мм.

Септы почти компактные, с редкими неправильно разбросанными мелкими порами, в полуслившихся кораллитах расположены субпараллельно. Их дистальные края имеют острые зубцы равной длины, являющиеся концами трабекул. На каждые 2 мм дистального края приходится от 7 до 10 трабекулярных зубцов. На верхних частях гребневидных стенок число зубцов несколько меньше — от 7 до 9 на 2 мм длины. Боковые края септ покрыты тонкими бугорками, вытягивающимися в параллельные ряды, перпендикулярные дистальному краю.

Эндотека развита слабо, представлена субгоризонтальными диссепментами, локализованными в периферической зоне кораллитов. Синаптикул и пеннул нет.

Сравнение и замечания. Единственный вид рода. Конвергентно сходен со многими видами *Comoseris Orb.*, от которых отличается почти полным отсутствием пористости септ.

От представителей *Collignonastrea Alloiteau*, тоже с компактными септами, данный вид отличают отсутствие синаптикула, столбика и иное строение стенки (септотека, а не синаптикулотека).

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Представители вида были характерны для сообществ коралловых "лугов" конца батского века на территории Центрального Памира. Колонии обнаружены в органогенно-обломочных известняках как в перевернутом положении, так и в положении роста. Субстратом для колоний были раковины устриц, кораллиты других кораллов, реже — створки пектенид.

Геологический возраст и распространение. Бат Шотландии и Памира.

Материал. Две полные колонии хорошей сохранности; Центральный Памир, язгулем-акбайтальская подзона, нижние горизонты органогенно-обломочных известняков в толще песчано-глинистых пород верхнего бата на правом берегу р. Кокуйбель.

Род *Meandraria Alloiteau, 1957*

Meandraria meandrinooides Krasnov sp. nov.

Табл. XIII, фиг. 3, 4

Назван по меандридной форме поверхности колоний.

Голотип: ДВГИ, № 1/111; Горный Крым, Узунджийская долина, с. Колхозное, средний титон.

Диагноз. Серии полуслившихся кораллитов вытягиваются параллельно друг другу. Ширина серий 3,5—4 мм. Диаметр чашек доходит до 7—8 мм. Септы в пределах серий расположены параллельно друг другу. На 5 мм длины серии приходится 7 септ. Столбик прерывистый, диссепменты редкие, плоские, развиты на периферии эндотеки и в перитеке.

Описание. Меандридные колонии массивно-сферической формы. В продольных пришлифовках видно радиальное расхождение кораллитов вверх от места прикрепления планулы. Высота колонии около 50 мм, ширина 80 мм. Отдельные кораллиты сливаются в извилистые параллельные серии. Ширина серий 3,5—4 мм, наибольший диаметр чашек (если они различимы) 7—8 мм. Септы в пределах серий располагаются субпараллельно друг другу, образованы двумя циклами. На каждого 5 мм длины серии насчитывается 7 септ первого и второго циклов заложения.

Перитека и эндотека, как видно в продольных шлифах, состоит из редких периферических диссепментов уплощенной формы. Расстояние между диссепментами 1,5—2 мм. Синаптикулы редкие, отличаются значительной толщиной. Днища немногочисленные, субгоризонтальные, расстояние между соседними днищами 2—3 мм.

Септы образованы простыми трабекулами с одной системой дивергенции. Склеродермиты мелкие, их окончания на внутреннем дистальном и боковых краях септ видны в виде округлых или трехугольных зубцов и зерен.

Онтогенез. Среди септ четко выделяются более длинные и толстые (образованные в первые стадии онтогенеза). Септы второго цикла по длине на 1/4 меньше длины первых, но по толщине значительно уступают им. В центре кораллитов располагается прерывистый столбик, вытянутый вдоль серии. Некоторые септы первого цикла достигают внутренними концами столбика и срастаются с ним. Серия от серии отделена хорошо развитыми стенками септотекального типа, при этом у двух соседних серий стенка является общей.

Сравнение. Описанный вид – первый представитель рода юрского периода. От *M. tenella* из меловых отложений Крыма и Кавказа отличается почти вдвое меньшим количеством септ на 5 мм длины серии и отсутствием септ третьего и четвертого циклов заложения. От типового вида *M. radiata* (сантон Франции) отличается прерывистым столбиком и большей меандриодностью серий.

Экологические особенности. Вид характерен для фаций предрифового шлейфа. Рифостроящие кораллы.

Геологический возраст и распространение. Титон Крыма.

Материал. См. голотип.

СЕМЕЙСТВО RHIPIDOGYRIDAE KOBY, 1904

Род *Rhipidosmilia* Geyer, 1955

Rhipidosmilia taurideae sp. nov

Табл. XII, фиг. 2.

Название от Тавриды.

Голотип: ДВГИ, № 1/110; Крым, г. Седам-Кая; верхний титон.

Диагноз. Невысокие конические кораллиты, резко суживающиеся у основания. Чашки щелевидные, глубокие. Число септ 48. Столбик вытянутый вдоль чашки.

Описание. Одиночные невысокие кораллы конической формы, у основания резко суживающиеся. Высота кораллитов 30–33 мм. Чашки эллиптической формы, щелевидно углубленные, размером 19 x 23 мм. Септальный аппарат состоит из 48 перегородок, образованных четырьмя циклами. В центральной части кораллита параллельно длинной оси чашки находится мощный пластинчатый столбик. Стенка паратекального типа, образована периферическими концами септ и диссепментами.

В поперечных шлифах видна мощная периферическая зона диссепментов, исчезающая по направлению к центральным частям кораллита. Ближе к стенке диссепменты сильно выпуклые. Гистологическая структура септ трехслойная, в центре – трабекулярная. Трабекулы располагаются горизонтально или близко к тому. За срединной трабекулярной зоной находятся зоны неясного из-за перекристаллизации строения. Между тем отчетливо видно, что оно не трабекулярное, а ламеллярное, так как отдельные фибрь параллельны друг другу и перпендикулярны удлинению септ.

Онтогенез. Заложение септ в течение всего онтогенеза двусторонне-серийное; происходило согласно формуле $6C_1\ 6C_2\ 12C_3\ 24C_4$. Септы различных циклов мало отличаются по длине и толщине, лишь начиная с четвертого цикла они несколько укорачиваются.

Сравнение. От *Rhipidosmilia moravica* (Geyer, 1955a) описываемый вид отличают значительно меньшее число септ и циклов их заложения. Особи сравниваемого вида более высокие и имеют резко вытянутую чашку. Отношение наибольшей длины чашки к ее поперечному размеру равно 3, тогда как у крымского вида оно составляет лишь 1,2.

Экологические особенности. Формы со слабым осевым прикреплением к субстрату характерны для прибрежно-мелководных зон титонских бассейнов Тетиса.

Тафономическая характеристика. Обнаруженные кораллиты были захоронены в боковом положении.

Геологический возраст и распространение. Поздний титон—берриас Крыма.

Материал. Два полных экземпляра хорошей сохранности; юго-восточные склоны г. Седам-Кая на водораздельном хребте между Байдарской и Коккозской долинами в Горном Крыму; переслаивание известняков и известковистых алевролитов.

Род *Acanthogyra* Ogilvie, 1896

Acanthogyra columnaris Ogilvie

Табл. XIII, фиг. 1, 2

Acanthogyra columnaris: Ogilvie, 1896, с. 131, табл. 16, фиг. 2; Prever, 1909, с. 709; Geyer, 1955а, с. 197.

Диагноз. Массивные шарообразные колонии. Чашки искривленно-эллиптических очертаний, размером 4×8 мм. Число септ 24. Столбик мощный, пластинчатый.

Описание. Массивные шарообразные колонии. Кораллиты длинными извилистыми рядами группируются в серии, но не сливаются и вполне самостоятельны. Чашки искривленно-эллиптические, поверхностные, размером от 3×6 до 4×8 мм. Септальный аппарат простой, состоит из 12 длинных септ первого цикла и 12 очень коротких — второго. Внутри каждого кораллита развит мощный пластинчатый столбик, удлиненный в дорзальной плоскости. Со столбиком срастаются внутренние концы септ первого цикла. Септы второго цикла развиваются под углом к первым и внутренними концами срастаются с их боковыми поверхностями.

Перитеха описываемого вида довольно сложная. В поперечных шлифах видно, что в ней развиты мощные вставные ребра, концы которых заходят в промежутки каждой пары соседних септ. Противоположными концами вставные ребра тесно срастаются со столбиками соседних кораллитов. Кроме того, в перитеке развиты диссепменты. Скульптура боковых сторон септ представлена заостренными зубцами.

Структура септ из-за перекристаллизации сохранилась плохо. По отдельным сгусткам криптокристаллического кальцита можно предполагать наличие склеродермитов. Они более темные в центре и светлые на периферии, достигают в поперечнике 0,01–0,08 мм, группируются в простые вертикальные серии (трабекулярного типа).

Сравнение. От остальных представителей рода вид отличает число септ.

Экологические особенности. Обитатели краевых частей рифов (предрифовых шлейфов), прикреплявшиеся широким основанием к субстрату.

Тафономическая характеристика. Обнаружены в рифовой брекчии в положении роста.

Геологический возраст и распространение. Титон Европы.

Материал. 12 экземпляров полных колоний и обломков хорошей сохранности; Юго-Западный Крым, рифовые брекчии на восточном склоне холма Азис-Баир в Байдарской долине.

Род *Aplosmilia* d' Orbigny, 1849

Aplosmilia semisulcata (Michelin)

Табл. XI, фиг. 6; табл. XII, фиг. 1

Lobophyllia semiculcata: Michelin, 1843, с. 89, табл. 17, фиг. 8.

Aplosmilia semisulcata: Thurmann et Etallon, 1862, с. 362, табл. 50, фиг. 10; Koby, 1880, с. 50, табл. 8, фиг. 3, 4; 1904–1905, с. 17, табл. 1, фиг. 13, 14; Solomko, 1888, табл. 2, фиг. 6; Бендукидзе, 1960, с. 8; Beauvais, 1964, с. 194, табл. 18, фиг. 6.

Описание. Фацелоидные колонки, кораллиты в которых изолированы друг от друга в верхней части и соединены у основания. Чашки удлиненные, эллипсовидные, по большей оси достигают 11–20, по меньшей — 7–10 мм. Септальный аппарат образован

7. Зак. 243

48 толстыми септами трех порядков по формуле $12C_1\ 12C_2\ 24C_3$. В заключительные стадии онтогенеза появляется от 2 до 27 септ четвертого и пятого порядков, нарушающих двустороннюю симметрию. Септы отличаются по длине и толщине. Септы первых двух порядков почти достигают столбика, образованы короткими простыми трабекулами, веером расходящимися от средней линии. В косых срезах она зигзагообразна. Концы трабекул выступают на боковых частях септ шиловидными бугорками.

Столбик пластинчатый, тонкий, состоит из нескольких частей.

Эндотека представлена выпуклыми диссепментами, более или менее многочисленными вблизи стенки. Выпуклость диссепментов направлена в осевую зону кораллитов.

Стенка паратекальная, образована периферическими краями септ и диссепментами, часто утолщена стереоплазмой.

Сравнение. От близкого вида *A. aspera* (Michelin) отличается большим количеством септ, наличием септ пятого порядка, а также более развитой диссепментной периферической зоной в эндотеке.

Геологический возраст и распространение. Оксфорд—титон Южной Европы.

Материал. Кораллит, описанный из оксфорда Крыма у г. Судака Е. Соломко [Solomko, 1888, табл. 2, фиг. 6]; несколько кораллитов хорошей сохранности из оксфорда—кимериджа мыса Кийик-Атлама, Восточный Крым.

Aplosmilia gregarea Fromentel

Табл. XI, фиг. 7, 8

Aplosmilia gregarea: Solomko, 1888, табл. 2, фиг. 5.

Описание. Фацелоидные колонки, обладающие цилиндрическими ребристыми кораллитами, обособленными на значительном протяжении. Чашки круглые, достигают в диаметре 7–8 мм. Септальный аппарат представлен 32 септами трех циклов, образован по формуле $8C_1\ 8C_2\ 16C_3$. Септы двух первых циклов длиннее и толще септ третьего цикла (рис. 46).

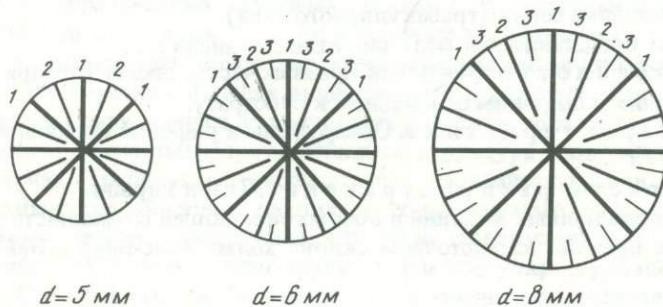


Рис. 46. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Aplosmilia gregarea* From. Крым, поздний оксфорд.

Столбик пластинчатый, удлиненный, чем и определяется двустороннее строение кораллита. Стенка паратекальная, утолщенная стереоплазмой. На наружной стороне стенки развиты ребра трех порядков, соответствующие выступающим периферическим концам септ.

Сравнение. Данный вид от *A. crassa* [Missuna, 1904] отличают небольшой размер чашки и меньшее число септ.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд—ранний кимеридж Южной Европы.

Материал. Кораллит, описанный Е. Соломко [Solomko, 1888] из оксфордских алевролитов Судакского синклиниория в Крыму.

Род Psammogrya Fromentel, 1862

Psammogrya voltzi [Koby]

Табл. XIV, фиг. 1, 2

Pachygyra voltzi: Koby, 1904–1905, с. 21, табл. 2, фиг. 6.

Описание. Массивные меандрические колонии со слившимися в серии кораллитами. Индивидуализация кораллитов полностью утрачена. Расстояние между гребнями, разделяющими соседние серии, меняется от 2,5 до 7 мм, а в среднем составляет 4–5 мм. Септы толстые, шириной до 1,5–2 мм, субпараллельные, двух-трех порядков, мало различимы по длине и толщине, состоят из коротких, веерообразно расходящихся от срединной линии простых трабекул. В поперечнике и особенно в косых срезах срединная линия имеет зигзагообразные очертания. Столбик ложный, губчатый, образуется внутренними концами наиболее длинных септ. Диссепименты малочисленные.

Сравнение. От всех других представителей рода вид отличают широкие серии кораллитов и очень толстые септы.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд Европы.

Материал. Несколько колоний из Восточного Крыма; Южные склоны Карабийлы, урочище Алачук, алевролиты порака.

ОТРЯД MONTLIVALTIIDA KRASNOV, 1969

Одиночные кораллы и колонии, образующиеся боковым, реже внутрищечным почкованием. Септы пластинчатые, обычно без пор, иногда неравномерные пористые; состоят из простых и сложных трабекул, образующих одну, реже две дивергирующих систем. Склеродермы крупные (до 400 мк). Дистальные края септ тонкофестончатые, зубчатые или зернистые. Эндотека представлена диссепиментами, реже с синаптикулами, иногда с днищами, развитыми и в перитеке. Стенка паратекальная, септотекальная или синаптикулярная. Редко обнаруживается цененхима.

ПОДОТРЯД ASTRAEOINA ALLOITEAU, 1952

НАДСЕМЕЙСТВО MONTLIVALTIACEA DIETRICH, 1926

СЕМЕЙСТВО MONTLIVALTIIDAE DIETRICH, 1926 EMEND.

Род Montlivaltia Lamouroux, 1821

Montlivaltia norica Frech

Montlivaltia cupuliformis: Reuss (non M. Edwards et Haime), 1854, с. 39, табл. 6, фиг. 16, 17;

Montlivaltia norica: Frech, 1890–1891, с. 39, табл. 3, фиг. 9а, 9в; табл. 10, фиг. 1–5; табл. 18, фиг. 17, 17а; Vinassa de Regny, 1915, с. 99, табл. 71, фиг. 15–17; Diener, 1921, с. 17; Smith, 1927, с. 126, табл. III фиг. 6; Kolosvary, 1963, с. 209, табл. 1, фиг. 6; табл. 3, фиг. 14; Kanmera, 1964, с. 120; табл. 12, фиг. 6–10.

Диагноз. Субцилиндрические кораллы. Чашки эллиптические и округлые в поперечном сечении. Диаметр кораллитов 18–50 мм, число септ около 100. Среди септ иногда встречаются закрученные.

Описание. Кораллиты почти цилиндрической формы с овальным поперечным сечением. Наибольший диаметр кораллитов 50 мм, наименьший – 18 мм. Высота до 100 мм. Снаружи кораллиты покрыты толстой морщинистой эпитечкой.

Септальный аппарат представлен 92–100 длинными и толстыми септами (стереоплазматически утолщенными), образованными шестью циклами. В периферической части кораллитов вблизи стенки септы не соприкасаются друг с другом – между ними развиты диссепименты. По направлению к центральной полости септы закручиваются и сбли-

жаются. В центре диссепименты почти отсутствуют, и септы тесно соприкасаются. Боковые поверхности септ слабо карнированы; на периферии верхних краев видны многочисленные бугорки; дистальные края зубчатые.

Эндотека сильнее развита на периферии, где представлена выпуклыми диссепиментами (пузырчатая ткань). Ближе к центру диссепименты уплощены. Стенка ребристая, патакальная. Гистологическая структура из-за перекристаллизации скелета остается неизученной.

Сравнение. От немногих триасовых монтливальтий описанный вид резко отличается сильным закручиванием септ к центру. У *Montlivaltia obliqua* Münst. закручивание слабее, а септ тоньше.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Главным образом прибрежно-мелковидные формы, вместе с другими астремидами и стиофиллидами участвовавшие в построении рифов и более простых органогенных сооружений. В связи с тем, что одиночные кораллы самостоятельно не могли образовывать органогенных построек, следует отнести представителей данного вида к группе рифолюбов.

Геологический возраст и распространение. Впервые остатки вида описаны из зламбахских слоев в Австрийских Альпах, встречены на Памире, в Голубых горах Орегона, на Аляске, в Венгрии, Болгарии, Чехословакии, в норийских и, возможно, рэтских слоях верхнего триаса.

Материал. 5 экз. удовлетворительной сохранности; Юго-Восточный Памир, р. Ак-Джилга, истыкская свита (норийский ярус); сборы С.И. Стрельникова.

Montlivaltia ducreti Koby

Табл. XVIII, фиг. 1, 3, 5

Montlivaltia dicreti: Koby, 1883, с. 134, табл. 41, фиг. 7, 8; Beauvais, 1966, с. 997, табл. 5, фиг. 3.

Описание. Одиночные цилиндрические кораллы, прикреплявшиеся своим широким основанием к субстрату. Высота кораллов до 81 мм. Чашки округлые, но углубление их эллипсовидное. Диаметр чашек у наиболее крупных форм достигает 47,3 мм.

Септальный аппарат состоит примерно из 175–185 длинных и тонких септ, среди которых по длине и толщине выделяются септы пятого–шестого порядков. Диссепименты многочисленные (особенно в периферической зоне), уплощенные. Стенка патакальная.

Сравнение. От других среднеюрских представителей рода описанный вид отличает большее количество септ.

Геологический возраст и распространение. Батский век Евразии.

Материал. Один полный экземпляр и несколько обломков хорошей сохранности; Центральный Памир, р. Кокуйбель; известняки и алевролиты батского яруса язгулем-акбайтальской зоны.

Montlivaltia gurumdiensis sp. nov.

Табл. XVII, фиг. 1, 2

Назван по р. Гурумде на Памире.

Голотип: ДВГИ, № 1/113; Юго-Восточный Памир, бассейн р. Гурумды (Сай Седек), геттантг-синемюр.

Диагноз. Не очень крупные субцилиндрические кораллы высотой до 70 мм. Диаметр чашек 15–20 мм. Число септ около 24.

Описание. Высокие и узкие субцилиндрические одиночные кораллы, достигающие в высоту 70 мм. Чашка округлая, почти плоская, диаметр ее меняется в пределах от 15 до 20 мм. У основания кораллы слабо рогообразно согнуты, прикрепление к субстрату, вероятно, было осевым. Проксимальный конец заострен.

Общее число септ достигает у взрослых форм 24. Онтогенез септального аппарата из-за недостаточной сохранности точно установить невозможно, но число циклов заложения не превышает 3–4.

Внутренние концы септ первого и отчасти второго циклов булавовидно утолщены, а у наиболее молодых септ третьего и четвертого циклов заострены. По толщине и длине септы первого цикла несколько отличаются от септ второго цикла; в свою очередь, последние в 2–3 раза по размерам превосходят септы третьего и четвертого циклов.

Эндотека представлена редкими плоскими диссепиментами, развита преимущественно в периферической части кораллитов.

Стенка ребристая, паратекальная. Эпитеха не обнаружена. Возможно, она имелась у живых форм, но впоследствии отпала.

Сравнение. От остальных представителей рода новый вид отличается очень небольшим числом септ.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Совместно с неринеидами,rudistами, гидроидными и водорослями представители вида входили в состав сообщества небольших биогермов возраста в районе Юго-Восточного Памира (гурумдинская подзона). Весьма многочисленны находки кораллитов в положении роста, но все же преобладают формы, лежащие на боку.

Геологический возраст и распространение. Геттансинемюр Юго-Восточного Памира.

Материал. 4 экземпляра хорошей и удовлетворительной сохранности; бассейн р. Гурумды, Сай-Седек.

Montlivaltia caryophyllata Lamouroux

Табл. XVIII, фиг. 2, 4

M. caryophyllata: Lamouroux, 1821, с. 78, табл. 79, фиг. 8–10; Blainville, 1830, табл. 41, фиг. 4; Michelin, 1845, с. 222, табл. 54, фиг. 2; d'Orbigny, 1850, вып. 2, ч. I, с. 161, фиг. 300; ч. 2, с. 504, фиг. 441; Fromental et Ferry, 1861, с. 200, табл. 52, фиг. 2; Quenstedt, 1879–1881, с. 624, табл. 166, фиг. 16; Кобу, 1883, с. 130, табл. 35, фиг. 4–14; Beauvais, 1966, с. 995, табл. 4, фиг. 3;

M. cornutiformis: Gregory, 1902, с. 85, табл. 4, фиг. 5–8; табл. 5, фиг. 1–3; Alloiteau, 1958, с. 41, табл. 6, фиг. 4; табл. 37, фиг. 15; табл. 38, фиг. 6.

Диагноз. Рогообразно согнутые, иногда субцилиндрические кораллы. Чашки круглые или эллиптические, размер их от 16–18 до 60 мм. Число септ достигает 96.

Описание. Кораллы, как правило, рогообразно согнутые, реже встречаются субцилиндрические и сильно сжатые с боков; с широким проксимальным концом. Прикрепление к субстрату у большинства форм было боковым. Высота кораллитов различная – от 20 до 42 мм. Чашки круглые или слабо эллиптические, поверхностные. Диаметр чашек от 16–18 до 50 мм.

В септальном аппарате видно 72–96 хорошо развитых септ, образованных четырьмя–пятью циклами. Эндотека состоит из многочисленных плоских диссепиментов, развитых в периферической зоне. Стенка ребристая, паратекальная, у многих форм покрыта плотной или кольцеобразно нарастающей толстой морщинистой эпитекой.

Гистологическая структура из-за сильной перекристаллизации устанавливается по орнаментации боковых краев септ и склеродермитами, заметным в отдельных септах.

Вероятно, чередование простых и сложных трабекул, расположенных параллельно друг другу в вертикальных или несколько наклоненных внутрь кораллитов рядах.

Онтогенез. В онтогенезе формирование септального аппарата происходило в общем циклически, в соответствии с формулой $6C_1\ 6C_2\ 12C_3\ 24C_4\ 48C_5$. Септы первого, второго и третьего циклов по длине и толщине отличаются незначительно, достигают центральной полости и на внутренних концах стреловидно утолщены (при уменьшении толщины септ от периферии к центру). Септы четвертого и особенно пятого цикла резко отличаются от предшествующих по длине и толщине, достигают соответственно половины и четверти радиуса кораллитов. Рудиментарные септы пятого цикла развиты не во всех интерсептальных камерах, их число колеблется от 10–15 до 48.

Обращают внимание нарушения цикличности при заложении септ. Если септы первых трех циклов имеются у самых юных особей и число их всегда стабильно, то на других стадиях развития они возникали в интерсептальных камерах неодновременно, двусторонне-серийно или даже преимущественно с какой-либо одной стороны.

Сравнение и замечания. Описываемый вид по внешней форме близок к позднебатскому *M. chariensis* [Gregory, 1902], но отличается от него несколько большим числом септ, почти плоскими диссепментами и слабым их развитием в периферической зоне. У сравниваемого вида диссепменты многочисленные, в осевой зоне плоские, а на периферии исключительно выпуклые, образуют пузырчатую эндотеку.

Кроме того, для *M. chariensis* Gregory очень характерно слияние септ на последних стадиях онтогенеза с септами первых циклов заложения. Высота кораллитов сравниваемого вида более значительна и достигает 65–70 мм, септы утолщены вторичной стереоплазмой.

К описанному виду можно отнести также выделенных Д. Грегори [Gregory, 1902] монтливальтий группы *M. cornutiformis* (см. синонимику) из бата Индии (провинция Кач). В составе этого вида Д. Грегори рассматривает разновидности: *typica*, *crassa*, *spisairadata*, *obliquata*, *crpdata*, *elliptica*, *vasiformis*. Все они, как видно из самых названий, отличаются лишь по внешней форме кораллитов, происходят из одних и тех же отложений, а по внутреннему строению неотличимы от *M. saguophyllata*. Это еще раз подтвердил Ж. Аллуато [Alloiteau, 1958], описавший одну из разновидностей — *elliptica* из средней юры Мадагаскара. Ее размеры находятся в пределах изменчивости данного вида.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Исключительно агерматипные формы, характерные для глинистых и песчано-глинистых грунтов верхней сублиторали со значительным привносом с суши терригенных частиц и обилием их во взвешенном состоянии. Результатом существования в столь неблагоприятных условиях является преобладание среди особей данного вида рогообразно согнутых форм, а также разнообразие внешних очертаний чашек: от круглых и слабо эллиптических до искривленно-эллиптических и удлиненных. С экологической изменчивостью кораллитов строение септального аппарата связано мало. Во всех случаях он двусторонне-серийный или асимметричный, с цикличным включением первых 24 септ и нарушением цикличности на последних стадиях онтогенеза. У разных форм это нарушение осуществлялось по-своему, и это едва ли связано с осадконакоплением. Необходимо также выяснить, в какой степени от условий обитания зависит развитие эндотеки и эпитехи. Учитывая стабильность развития септ трех первых стадий онтогенеза и появление их у различных форм, следует считать эту особенность строения скелета генетически закрепленной.

Большинство форм описанного вида найдено в алевролитах, аргиллитах и сидеритах в опрокинутом и "сгруженном" состоянии.

Геологический возраст и распространение. Голотип происходит из батских отложений Кальвадоса (Франция). Вид был широко распространен в конце бата и в келловее на территории Евразии, а также в районах Восточной Африки и Мадагаскара.

Материал. Около 10 целых кораллитов и обломки; обнаружены в Крыму (бат-келловей), в юго-западных отрогах Гиссарского хребта (верхний бат) и на Юго-Восточном Памире (байос Мынхаджирской зоны).

Montlivaltia renevieri Koby

Табл. XVII, фиг. 6

Montlivaltia renevieri: Koby, 1883, с. 144, табл. 32, фиг. 6; 1905, с. 72, табл. 30, фиг. 5–6; Beauvais, 1964, с. 156; Старостина, Краснов, 1977, с. 26, табл. II, фиг. 1.

Диагноз. Субцилиндрические одиночные кораллы высотой 80–90 мм со слабо эллиптическими чашками. Число септ 100–120.

О п и с а н и е. Одиночные субцилиндрические кораллы, суживающиеся к основанию, с заостренным проксимальным концом. Чашки почти круглые, слабо вогнутые, больший диаметр 25 мм, меньший – 21 мм. Высота кораллов достигала 80–90 мм. Септы многочисленны – 100–120, образованы четырьмя–пятью циклами, формула септального аппарата из-за недостатка материала не установлена. Дистальные края септ снабжены округлыми зубцами – выступающими концами трабекул, число которых 5 на 2 мм. Хорошо развита периферическая зона диссепментов, участвующая в строении стенки. Эпитека морщинистая, иногда целиком покрывает кораллиты, чаще нарастает в виде изолированных поперечных поясков.

Сравнение. От *M. thurgmanni* Koby вид отличается большим количеством септ (до 120 вместо 96) и меньшими размерами чашек.

Экологические особенности. Рифолюбы – обитатели органогенных построек оксфордского века. Более ранние, келловейские формы агерматипные, остатки их встречаются в песчано-глинистых отложениях.

Геологический возраст и распространение. Келловей–оксфорд Европы.

Материал. Около 10 экз. удовлетворительной сохранности; Восточный Крым, Меганомский полуостров, с. Лагерное (нижний–средний оксфорд); Северный Кавказ, Чечено-Ингушетия (верхний оксфорд); в разрезах по р. Белой и р. Большой Зеленчук остатки вида встречены в верхнем келловее и низах оксфорда.

Montlivaltia variabilis Koby

Montlivaltia variabilis: Koby, 1883, с. 143, табл. 32, фиг. 3; Beauvais, 1964, с. 155, табл. 15, фиг. 7; Старостина, Краснов, 1977, с. 28, табл. III, фиг. 2–3.

Диагноз. Субцилиндрические кораллы высотой до 40 мм, диаметр чашек достигает 26 мм, число септ около 100.

Описание. Кораллы субцилиндрической формы с заостренным проксимальным концом. Чашки эллипсовидные, диаметром 20–26 мм. Края чашек круто опускаются к центру кораллита.

Высота кораллитов до 40 мм, число септ около 100. Септы образованы четырьмя или пятью циклами. Дистальные края септ каринированы, число зубцов 3 на 2 мм.

Сравнение. Описываемый вид от *M. truncata* Koby отличают лишь меньшая высота кораллитов и несколько больший размер чашки.

Экологические особенности. Представители вида характерны для рифовых фаций позднего оксфорда Тетиса. На территории СССР немногочисленны, относятся к числу рифолюбивых форм.

Геологический возраст и распространение. Оксфорд Северного Кавказа (Чечено-Ингушетия, перевал Герчеч) и Швейцарии.

Материал. Один экземпляр удовлетворительной сохранности; Северо-Восточный Кавказ, перевал Герчеч, оксфорд, сборы М.М. Мацкевича.

СЕМЕЙСТВО THECOSMILIDAE KRASNOV, 1970

Род *Thecosmilia* Edwards et Haime, 1848

Thecosmilia cartieri Koby

Табл. XIX, фиг. 5, 6

Thecosmilia cartieri: Koby, 1884, с. 160, табл. 44, фиг. 5; Beauvais, 1964, с. 161, табл. 15, фиг. 10; табл. 16, фиг. 1; Рейман, 1971, табл. 7, фиг. 1–3.

Диагноз. Кораллиты многочисленные. Диаметр чашек около 30 мм, число септ до 120. Имеется ложный столбик.

Описание. Ветвистые колонии из длинных кораллитов, свободных на большом протяжении и сходящихся к основанию. Чашки овальные и овально-искривленные, сла-

бо углубленные, диаметром 30 мм. Число септ у взрослых особей 120, циклов 5. Верхние края септ скошены по направлению к центрам кораллитов. Как верхние, так и внутренние края септ покрыты зубцами, более явственными в центральных частях кораллитов. Протосепты, сливаясь в центре, образуют ложный столбик.

Диаметр кораллитов в онтогенезе увеличивается от 3 до 30 мм. Кораллиты в верхних частях часто дихотомически ветвятся, давая начало дочерним особям.

Стенка паратекального типа. Хорошо развита морщинистая эпитеха, облекающая стенку.

Сравнение. Вид очень близок к *Th. langi* Koby, у которого лишь несколько иные размеры чашек и полуслившиеся кораллиты. В остальном виды сходны друг с другом и, очевидно, родственны.

Экологические особенности. Представители вида входили в состав сообществ коралловых "лугов". Обитали при довольно значительном привносе терригенно-го материала. Реже встречаются в рифовых фациях.

Тафономическая характеристика. Обнаружены как в положении роста (в рифовых доломитах), так и в перевернутом виде (в известковых алевролитах).

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд – ранний кимеридж Тянь-Шаня, Северного Кавказа и Западной Европы; титон Карпат и Крыма.

Материал. Десятки кораллитов хорошей сохранности; доломиты и известняки верхнего оксфорда: Крым (Ай-Петри), Чечено-Ингушетия (перевал Герчеч), сборы М.М. Мацкевича и Э.А. Старостиной; юго-западные отроги Гиссарского хребта (Кугитанг), сборы В.М. Реймана (1971).

Thecosmilia Langi Koby

Табл. XIX, фиг. 4.

Thecosmilia langi: Koby, 1884, с. 161, табл. 49, фиг. 5, 7, 9; Beauvais, 1959, с. 687, табл. 30, фиг. 5–7; 1964, с. 161.

Диагноз. Кораллиты немногочисленные, полуслившиеся. Диаметр чашек 30–40 мм, число септ около 120. Столбика нет.

Описание. Ветвистые колонии. Состоят из немногочисленных полуслившихся кораллитов, возникавших внутричащечным почкованием, разъединенных лишь в самых верхних частях. Высота колонии достигает 80 мм. Кораллиты несколько скаты с боков, поэтому ширина их различна: в верхней причащечной части вдоль вытянутости 40 мм, в наиболее узком месте поперек вытянутости 30 мм, в нижней части вдоль вытянутости 15 мм и поперек 10 мм. Число септ у взрослых кораллитов достигает 120. Верхние края септ гладкие, несколько скошены по направлению к внутренней полости. Боковые края на периферии гладкие, а по направлению к центру септ – зубчатые. Эндотека по периферии кораллитов представлена диссепментами. Стенка паратекальная, ребристая, образована диссепментами и периферийными концами септ, с помощью которых соединяются соседние кораллиты. Эпитеха состоит из морщинистых колец, у некоторых форм отсутствует.

Онтогенез. У взрослых особей имеется 30 септ первых трех циклов. Между каждой парой их возникали септы четвертого цикла, которые несколько тоньше и наполовину короче. Септ пятого цикла – 60; по длине и толщине они в два раза уступают предыдущим.

Сравнение и замечания. Вид очень своеобразен и его трудно сравнить с каким-либо другим из описываемого рода. К числу отличительных признаков относятся небольшое число кораллитов, входящих в состав колоний, и способ их соединения между собой. На ранних стадиях онтогенеза вид сходен с представителями *Latiophyllum* и *Montivaltia*, но отличается от них во взрослом состоянии.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд—ранний киммеридж Донбасса, Крыма, Северного Кавказа, Альп и Юрских гор.

Материал. Пять колоний из верхнеоксфордских отложений Донецкого бассейна (г. Изюм), Восточного Крыма (Карадаг) и Северного Кавказа (р. Фиагдон).

Thecosmilia trichotoma (Goldfuss)

Диагноз. Чашки кораллитов полуслившиеся или вполне изолированные. Септ около 120. Столбик отсутствует или ложный.

Сравнение и замечания. В состав вида входят колонии, различные по морфологии. Деталей внутреннего строения большинство авторов не изучали. Скорее всего, *Thecosmilia trichotoma* (Goldfuss) объединяет целый ряд близких, но все же самостоятельных подвидов, отличающихся, кроме формы чашек, строением септальных аппаратов. Один из них, с несливающимися чашками, почти полностью внешне сходен с *T. trichotoma*, описанной Ф. Коби [Koby, 1880—1889] из верхнеюрских отложений Швейцарии, другой ближе к *T. trichotoma*, по описанию Л. Фроментеля [Fromentel, 1864] обладающей полуслившимися чашками.

Вполне вероятно, что дальнейшее изучение этого вида позволит выделить новые подвиды или даже самостоятельные виды.

Геологический возраст и распространение. Оксфорд—итон. Космополитное.

Состав вида. Ниже описываются номинативный подвид *T. trichotoma trichotoma* (Goldf.) и подвид *T. trichotoma caucasica* subsp. nov.

Thecosmilia trichotoma trichotoma (Goldf.)

Табл. XIX. фиг. 1

Lithodendron trichotomum: Goldfuss, 1826, c. 45, табл. 13, фиг. 6; Quenstedt, 1858, c. 710, табл. 86, фиг. 13.

Thecosmilia trichotoma: M. Edwards et Haime, 1849, 3 серия, т. 10, с. 270; d'Orbigny, 1850, т. I, с. 385; M. Edwards et Haime, 1851, с. 77; т. 2, с. 356; Fromentel, 1861, с. 142; 1864, с. 5, табл. 6, фиг. 2—5; Becker, Milashevitsch, 1875—1876, с. 152, табл. 38, фиг. 1—5; Koby, 1884, с. 168, табл. 45, фиг. 1, 2; Beauvais, 1964, с. 159.

Голотип. Бонн, Музей натуральной истории. Изображены Г. Гольдфуссам [Goldfuss, 1826]; ФРГ, Натгейм, киммеридж.

Диагноз. Чашки соседних кораллитов полуслившиеся, реже изолированные.

Описание. Крупные фацециоидные колонии, достигающие в высоту более 80 см, а в ширину — 30 см. Состоят из многочисленных кораллитов, сливающихся к основанию. В самой верхней части колоний в результате деления взрослой особи и возникновения двух дочерних происходит дихотомическое ветвление кораллитов. Дочерние кораллиты часто не вполне изолированы один от другого и часть септ принадлежит сразу двум. Чашки в центральных частях несколько углублены склонностью дистальных краев септ внутрь кораллитов. Количество септ у наиболее взрослых кораллитов достигает 120. Верхние боковые и внешние концы септ покрыты равномерными бугорками. Настоящий столбик отсутствует, но иногда срастанием внутренних концов септ образуется ложный столбик. Стенка ребристая, паратекальная. Эпитеха в большинстве случаев толстая, морщинистая.

В продольных шлифах наблюдаются многочисленные косорасположенные диссепименты, образующие эндотеку. Диссепименты субпараллельные, расстояние между ними около 1 мм.

Кроме диссепиментов, в строении эндотеки принимают участие и днища, обнаруживаемые в части шлифов. Днища слабо вогнуты в центральных частях кораллитов, а к периферии становятся выпуклыми. Иногда встречаются почти плоские субгоризонтальные днища. Расстояние между соседними днищами составляет около 1,5 мм.

В поперечных шлифах видно, что боковые поверхности септ имеют различные по величине бугорки, реже встречаются заостренные зубцы.

Гистологическая структура представлена чередованием простых и сложных трабекул.

Онтогенез. Изучен недостаточно из-за быстрого заложения септ на ранних стадиях. Общее число циклов заложения 6. Развитие септ первых стадий онтогенеза проходило согласно формуле $6C_1 \ 6C_2 \ 12C_3 \ 24C_4$ (рис. 47), радиально-циклически или близко к этому. Последние циклы заложения не всегда завершались полностью, чем определяется наличие дорзовентрального плана симметрии.

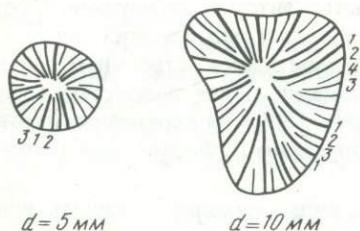


Рис. 47. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Thecosmilia trichotoma* (Goldf.). Крым, средний титон

Сравнение. От нижеописываемого *T. trichotoma caucasica* номинативный подвид отличается преобладанием слившихся чашек.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Основные рифостроящие организмы позднеюрской эпохи (особенно в оксфорде и кимеридже); встречались в биогермах рифовых лагун. Колонии чаще всего обнаруживаются в положении роста.

Геологический возраст и распространение. Оксфорд—титон Южной Европы.

Материал. Несколько хорошо сохранившихся колоний из верхнеюрских отложений Крыма (Карадаг; гора Легенер; Ай-Петринская яйла; гора Беденекыр, уроцище Суаткан).

Thecosmilia trichotoma caucasica subsp. nov.

Табл. XIX, фиг. 3

Назван по Кавказу.

Голотип: ДВГИ, № 1/120, Северный Кавказ, р. Кубань, оксфорд.

Диагноз. Чашки соседних кораллитов, как правило, совершенно изолированы друг от друга.

Описание. Крупные кустовидно-ветвящиеся колонии, достигают в высоту 30 см, в ширину около 50 см. Кораллиты сливаются к основанию колоний и вполне свободны один от другого в верхних частях. Количество септ достигает 120.

Диссепменты многочисленные, плоские, косорасположенные и горизонтальные; расстояние между ними около 1 мм. Иногда встречаются почти плоские субгоризонтальные или выпукловогнутые днища; расстояние между соседними днищами около 1,5 мм.

Онтогенез. В основном не отличается от онтогенеза номинативного подвида, однако следует отметить большую радиальность в заложении септ на завершающих стадиях.

Сравнение. Изолированность большинства чашек — основное отличие от номинативного подвида.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Ничем не отличаются от номинативного подвида.

Геологический возраст и распространение. Оксфорд—титон Южной Европы.

Материал. Две колонии; Северный Кавказ, р. Кубань, оксфорд (колл. Г.А. Логиновой); р. Фиагдон, титон (колл. М.М. Мацкевича).

Thecosmilia moraviensis Ogilvie

табл. XX, фиг. 1, 2

Thecosmilia moraviensis: Ogilvie, 1897, с. 211, табл. 14, фиг. 12; Бендукидзе, 1960, с. 27.

Описание. Ветвистые колонки, достигающие значительной высоты. Отдельные ветви объединяют по 2–3 кораллита, которые изолированы лишь в самой верхней прикашечной части. Некоторые кораллиты обнаруживаются в стадии внутрикашечного деления. Чашки округлые.

Септальный аппарат состоит из 60–80 септ пятого-шестого циклов. Септы отличаются по длине и толщине. Симметрия септального аппарата двусторонняя, создаваемая удлиненностью двух протосепт в дорзовентральной плоскости и последующей закладкой септ вдоль нее. Внутренние концы септ заостренные, иногда стреловидные, периферические концы расширены. На боковых краях септ выступают трехугольные бугорки, представляющие собой концы септальных трабекул. Столбика нет.

Диссепменты плоские, горизонтальные и наклонные, выпуклые в сторону стенки, многочисленные в периферической зоне, занимающей около половины объема кораллита. Стенка паратекальная, покрыта тонкой эпитеческой.

Сравнение. Группировки кораллитов в ветвях отличают вид от других представителей рода.

Замечания. Наибольшее морфологическое сходство обнаруживает с *Latiphyllia suevica* (Quenst.), однако в отличие от него каждый кораллит у форм описанного вида обладает собственной стенкой. Для всех же представителей *Latiphyllia* характерно слияние нескольких кораллитов в группы, имеющие общую стенку.

Геологический возраст и распространение. Титон Карпат и Кавказа.

Материал. Колония хорошей сохранности; Северный Кавказ, оолитовые известняки титона на водоразделе рек Большой Зеленчук и Малый Зеленчук (сборы Г.А. Логиновой).

Род *Latiphyllia* Fromentel, 1861

Latiphyllia suevica (Quenstedt)

Табл. XX, фиг. 3

Astraea confluens: Quenstedt, 1852, с. 647, табл. 57, фиг. 27;

Lobophyllum suevica: Quenstedt, 1858, с. 708, фиг. 688; 1881, с. 660, табл. 163, фиг. 11, 14;

Thecosmilia suevica: Becker, Milaschewitsch, 1875–1876, с. 153, табл. 38, фиг. 6, 8; Ogilvie, 1897, с. 212, табл. 14, фиг. 9, 10, 10a; Koby, 1904–1905, с. 73, табл. 13, фиг. 18;

Latiphyllia suevica: Geyer, 1954, с. 183, табл. 15, фиг. 1; Бендукидзе, 1960, с. 28, табл. 3, фиг. 5;

Latiphyllia confluens: Beauvais, 1964, с. 162.

Диагноз. Колонии нескольких попарно полуслившихся кораллитов. Септы многочисленные, у взрослых кораллов число их доходит до 120. Столбика нет. Эпитеческа в виде поперечных кольцевых морщин.

Описание. Ветвистые колонии, достигающие в высоту 50 мм. Кораллиты сжаты с боков, в верхней прикашечной части длина их составляет 22 мм, ширина в наиболее узком месте — 8 мм. В каждой из ветвей кораллиты попарно сливаются, соединяясь общими септами и общей стенкой. Число септ у взрослого полипа достигает 120, число циклов заложения — 6. Верхние края септ гладкие, несколько скосены по направлению к внутренним краям, боковые края бугорчатые. Стенка паратекальная, ребристая,

образована диссепментами и периферическими концами септ. На стенках местами сохранились кольцевые эпитеческие морщинистые наросты. Столбика нет. Эндотека представлена хорошо развитыми диссепментами. Гистологическая структура септ трабекулярная. Трабекулы образуют одну систему дивергенции.

Онтогенез. В начальной стадии появлялись септы первого цикла. Между каждой парой их возникло по одной септе второго цикла, которые несколько тоньше и наполовину короче первых. 8 септ третьего цикла по длине и толщине почти не уступают предыдущим. Формула сепタルного аппарата $4C_1\ 4C_2\ 16C_4\ 32C_5\ 64C_6$.

Сравнение. Попарное слияние кораллитов и септальная формула отличают описанный вид от других представителей рода.

Экологические особенности. Колонии описанного вида были обитателями прибрежных рифовых зон, участвовали в образовании коралловых "лугов". Пассивные рифостроители.

Геологический возраст и распространение. Оксфорд–титон Южной Европы.

Материал. Две ветви колонии хорошей сохранности из известняков верхнего титона – Куртлер-Богаз (Юго-Западный Крым).

Latiphyllia suevicaformis Krasnov

Табл. XX, фиг. 5; рис.

Laptiphyllia suevicaformis: Краснов, 1964б; с. 65, табл. 7, фиг. 7.

Диагноз. Небольшие кустовидные колонии нескольких полуслившихся кораллитов. Септальный аппарат взрослых форм состоит из 36 септ. Эпитека отсутствует или развита только на одной стороне колоний в виде кольцевых морщинистых наростов.

Описание. Колонии кустовидной формы, представленные немногочисленными полуслившимися кораллитами. Размеры колоний в высоту не превышают 30 мм. В нижней части колонии узкие и в месте прикрепления ширина их от 1 до 4–5 мм. В верхней части ширина 30–35 мм. В каждом взрослом кораллите число септ не превышает 36. Септы образованы четырьмя циклами. Верхние края септ гладкие. Скошенность верхних краев внутрь кораллита придает центрам чашек углубленность. Отдельные кораллиты общими септами объединены в серии. Каждая серия состоит из 2–5 кораллитов. Серии отделены между собой ребристыми стенками. Иногда поверх стенок довольно слабо и не везде развита эпитека в виде поперечных росту морщинистых колец.

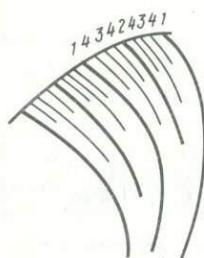


Рис. 48. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Latiphyllia suevicaformis* Krasn. Крым, поздний титон

Гистологическая структура септ из-за перекристаллизации заметна плохо. В наиболее сохранившихся участках шлифов видны темные мелкие склеродермиты. Диаметр их не превышает 0,05 мм.

Онтогенез. В ходе индивидуального развития септальный аппарат полипов усложнялся; септ первого и второго циклов развивалось 6. По длине и толщине септы второго цикла несколько меньше первичных. Септ третьего цикла 12. По длине и толщине они вдвое уступают предыдущим. В завершающих стадиях развития возникали 12 септ четвертого цикла. Длина и ширина их вдвое меньше, чем у септ третьего цикла. Стенка паратекальная (рис. 48).

В продольных и поперечных шлифах в эндотеке и стенке заметны многочисленные диссепменты. Расстояние между диссепментами 1,5–2 мм. Отмечается увеличение количества диссепментов по направлению к периферии кораллитов. В поперечных шлифах обнаруживается также скульптура боковых краев септ, представленная острыми зубцами с широкими основаниями.

Сравнение. В названии вида подчеркнуто его внешнее сходство с *Latiphyllia suevica* (Quenst.). Однако у сравниваемого вида значительно большее число септ. В отдельных кораллитах оно доходит до 120.

Экологические особенности. Вид происходит из прибрежных зон коралловых морей с усиленным привносом терригенного материала и большей подвижностью окружающих вод.

Тафономическая характеристика. Колонии, относящиеся к данному виду, обнаружены в положении роста в тонком пласте мелкообломочного известняка.

Геологический возраст и распространение. Поздний титон–берриас Крыма.

Материал. 6 полных колоний очень хорошей сохранности из толщи переслаивания известняков и алевролитов г. Куртлер-Богаз в Юго-Западном Крыму.

Latiphyllia langiformis Krasnov

Табл. XX, фиг. 4; рис. 48

Latiphyllia langiformis: Краснов, 1964б, с. 65, табл. 7, фиг. 8.

Диагноз. Рогообразные, очень сжатые с боков колонии, состоящие из трех слабо дифференцированных кораллитов. Количество септ 72. Столбик и эпитеха отсутствуют.

Описание. Рогообразные, сжатые колонии с узким основанием и широкой верхней частью. Высота кораллов колеблется от 35 до 90 мм. Ширина основания у взрослого экземпляра 25 мм, у молодого – 7–8 мм, ширина верхней части соответственно 100 и 30 мм. При этом следует иметь в виду, что крупный экземпляр обломан с одной стороны и ширина его верхней части взята ориентировочно, с учетом кривизны стенки колонии в месте слома. Колонии состоят из трех слабо дифференцированных кораллитов, окруженных общей стенкой. В каждой из них имеется хорошо развитый септальный аппарат, состоящий у взрослых особей из 72 септ. Септы образованы пятью циклами и различаются по своей длине и толщине. Верхние края септ гладкие и скошены внутрь чашек, поэтому центры чашек углублены. Иногда углубленность их значительна и достигает у крупных кораллитов 3 мм. Столбика нет. Все три кораллита не имеют самостоятельных стенок и объединены общей стенкой паратекального типа. Эпитеха отсутствует.

В продольных шлифах обнаружаются многочисленные диссепменты. По отношению к боковым поверхностям септ некоторые из диссепментов располагаются перпендикулярно, другие косо, образуя в целом крупнопетельчатую, пузырчатую ткань. На боковых поверхностях септ орнаментация незаметна.

В отдельных участках шлифов, окрашенных гидроокислом железа, видны отстатки гистологической структуры септ; в поперечных шлифах – склеродермы, представленные пучками фибр, радиально расходящихся от центральной точки. В поперечнике склеродермы достигают 0,088–0,2 мм. В продольных шлифах видно, что склеродермы образуют простые субпаратекальные грабекулы.

Онтогенез. На первых трех стадиях развития не обнаруживается каких-либо отклонений от циклического заложения септ в соответствии с формулой $6C_1\ 6C_2\ 12C_3$. Однако вдоль дорзовентральной плоскости септы располагаются двусторонне-симметрично. Метасепты четвертого и пятого циклов имеются не в каждом из предшествующих секторов. В конце онтогенеза септы четырех циклов по длине и толщине становились примерно одинаковыми, тогда как септы пятого цикла оставались короткими (рис. 49).

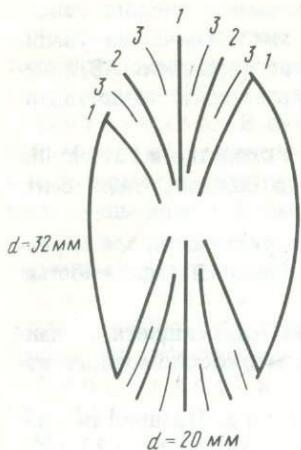


Рис. 49. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Latiphyllia langiformis* Krasn. Крым, поздний титон

Справление. По наличию трех, почти слившихся друг с другом кораллитов, имеющих общую стенку, близок к описанному Ф. Коби [Koby, 1904–1905] виду *L. langi* из лузитана и кимериджа Португалии, от которого отличается большим числом септ, значительно большей высотой кораллитов и узким основанием колоний. Ф. Коби первоначально описал его под родовым названием *Thecosmilia*. Но, как справедливо указала Л. Бовэ [Beauvais, 1959], изучившая оригиналы коллекции Коби, формы, имеющие три почти недифференцированных кораллита с общей стенкой, должны быть отнесены к роду *Latiphyllia*, выделенному Л. Фроментелем [Fromentel, 1861]. Крымский вид, вероятно, родствен *Latiphyllia langi* (Koby) и произошел от него.

Экологические особенности. На крупном экземпляре начальная часть и рубец прикрепления расположены сбоку. Прикрепление колоний к субстрату было, очевидно, боковым.

Геологический возраст и распространение. Поздний титон–берриас Крыма.

Материал. Две колонии хорошей сохранности из толщи переслаивания известняков, песчаников и алевролитов на юго-западных склонах г. Куртлер-Богаз в юго-западной части Горного Крыма.

Род *Dimorphocoenia* Fromentel, 1857

Dimorphocoenia babaevi Krasnov sp. nov.

Табл. XV, фиг. 1

Назван в честь палеонтолога Р.Г. Бабаева.

Голотип: ДВГИ, № 1/112; Крымская обл., Кировский район, гора Эчки-Даг, низы оксфорда.

Диагноз. Диаметр колонии около 60 мм, число бисептальных пластинок 48–50, расстояние между центрами соседних кораллитов 10–11 мм.

Описание. Массивные колонии полусферической формы, образующиеся циркулярным почкованием, с общей для всех кораллитов базальной стенкой.

Кораллиты округлые в поперечнике, сливающиеся, но вполне различимые. Диаметр их 16–18 мм, а расстояние между центрами соседних кораллитов 10–11 мм. Септальный аппарат образован 48 бисептальными пластинками 4 полных циклов заложения и 2–3 септами 5 цикла, закладывавшимися последовательно.

В некоторых крупных кораллитах имеются две противостоящие друг другу протосепты, наиболее длинные, определяющие дорзовентральный план закладки всех последующих септ. По длине и толщине септы ранних циклов превосходят остальные.

Трабекулы, образующие септы, короткие, простые и, возможно, сложные, веерообразно расходящиеся от срединной линии, которая в косых срезах имеет местами зигзагообразную конфигурацию. Выступающие из септ концы трабекул создают орнаментацию из боковых поверхностей в виде рядов бугорков. Неодинаковые размеры и очертания бугорков указывают на возможное участие в образовании микроструктуры септ как простых, так и сложных трабекул.

Столбик губчатый, не всегда заметный, образовался слиянием внутренних концов септ первого и второго циклов заложения. Стенки между соседними кораллитами внутри колонии фактически нет. Диссепменты плоские, довольно многочисленные

на периферии, в осевой части кораллитов отсутствуют. Ближе к периферии колонии некоторые диссепименты изогнуты.

Сравнение. Отличается более усложненным септальным аппаратом от описанного Р.Г. Бабаевым [1965] позднеоксфордского вида *Dimorphocoenia jurassica*.

Экологические особенности. Содержит остатки инквилистов и следы их жизнедеятельности (части раковин моллюсков-сверлильщиков, ходы червей и других организмов), указывающие на типично рифовый характер биотических взаимосвязей.

Геологический возраст и распространение. Ранний оксфорд Восточного Крыма.

Материал. Голотип хорошей сохранности.

Род *Complexastraea* d'Orbigny, 1849

Complexastraea hemisphaerica Geyer

Табл. XXI, фиг. 1.

Complexastraea hemisphaerica: Geyer, 1854, с. 184, табл. 15, фиг. 3; Roniewicz, 1960, с. 459, табл. 3, фиг. 1—4.

Описание. Массивные цериоидные колонии, состоящие из тесно сближенных, но не сливающихся друг с другом многоугольно-округлых кораллитов с самостоятельными паратекальными стенками.

Диаметр кораллитов 14—16 мм, число септ 28—30, циклов заложения — 3 полных и 4-й незавершенный. Септальная формула $6C_1\ 6C_2\ 12C_3\ (4-6)\ C_4$. Диссепименты плоские, днищеподобные.

Сравнение. От описанного Э. Рониевич [Roniewicz, 1960] позднеоксфордского *C. sobkoviensis* вид отличается значительно меньшим числом септ (28—30 вместо 34—47) и плоскими диссепиментами.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд Европы.

Материал. Часть колонии; Юго-Западный Крым, район с. Ключевого, известняки верхнего оксфорда.

Complexastraea ex. gr. carinata Roniewicz

Табл. XXI, фиг. 3

Описание. Массивные цериоидные колонии. Кораллиты овально-искривленные, тесно сближенные, но не сливающиеся. Размер их в поперечнике 7 × 14 мм, число септ достигает 56, циклов заложения — 5. Диссепименты плоские, днищеподобные, многочисленные.

Принадлежность описываемой формы к *C. carinata* сомнительна из-за значительной искривленности кораллитов и весьма обильной эндотеки. Однако по количеству септ, числу циклов их заложения и размерам кораллитов эта форма, очевидно, ближе всего к голотипу, описанному из оксфорда Польши.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд Молдавии и Польши.

Материал. Несколько кораллитов одной колонии удовлетворительной сохранности; Южная Молдавия, Готештско-Баймаклийская площадь, скв. № 343, глубина 885,5—886 м (сборы В.С. Саянова).

Род *Isastraea* Edwards et Haime, 1851*Isastraea explanata* (Goldfuss)

Табл. XXII, фиг. 4

Astrea explanata: Goldfuss, 1826, с. 112, табл. 38, фиг. 14;*Isastraea grenoughi*: Edwards et Haime, 1851, с. 96, табл. 17, фиг. 2;*Isastraea explanata*: Koby, 1885, с. 269, табл. 80, фиг. 1 (non фиг. 3—4); Solomko, 1888, табл. 4, фиг. 6; Миличин, 1937, с. 78.

Описание. Цериоидные колонии сферической и полусферической формы, иногда корковидные, достигающие в высоту 100—150 мм и в диаметре 200 мм, чащки пяти- и шестиугольные, искривленные, слабо угубленные; диаметр их 6—15 мм. Встречаются немногочисленные чащки округлой формы.

Септы — четвертого и пятого циклов в количестве 48—72 различаются по длине и в меньшей степени по толщине. Они изогнутые, внутренними концами обращены к центральной полости кораллитов. Периферические концы септ соседних кораллитов соединяются под некоторым углом; реже плавно переходят один в другой.

Трабекулы простые, субпараллельные. Диссепменты многочисленные, дугообразно изогнутые на периферии кораллитов и плоские, горизонтальные, слабо наклонные в осевой части. Столбика нет. Стенка паратекального типа.

Сравнение. Сходен с *I. bernensis* Etall. [Koby, 1880—1889], но отличается от него большим количеством септ. В отличие от *I. thurmanni* Etall. у описанного вида меньше диаметр кораллитов и число септ.

Экологические особенности. Колонии характерны для рифовых фаций. Как отметили Е.И. Кузьмичева и В.П. Макридин [1962], рифолюбивые представители вида, обитавшие в сублиторали, создавали крупные полусферические и грибообразные постройки, а кораллы-рифостроители имели в основном уплощенную форму.

Геологический возраст и распространение. Келловей — оксфорд Западной Европы. В пределах СССР обитали на территории Крыма и Донбасса.

Материал. Несколько колоний и обломков удовлетворительной и хорошей сохранности; Восточный Крым, мыс Алчак, келловей; Донбасс, г. Изюм, гора Кременец, верхний оксфорд.

Isastraea alimena (d'Orbigny)

Табл. XXI, фиг. 6,8

Prionastrea alimena: d'Orbigny, 1849, с. 322; Cottreau, 1931, с. 177, табл. 33, фиг. 6;*Isastraea serialis*: Koby, 1880—1889, с. 483, табл. 128, фиг. 3;*Isastraea alimena*: Beauvais, 1966, с. 1003, табл. 6, фиг. 2; 1967, с. 22.

Диагноз. Массивные и корковидно вытянутые колонии, состоящие из многочисленных кораллитов. Длина колоний — 65 мм, ширина — 50 и толщина — 25 мм. Диаметр чащек 6 мм, расстояние между центрами от 3,5 до 5 мм, число септ около 40. Столбикrudиментарный или отсутствует.

Описание. Цериоидные колонии разнообразной формы: от массивных до корковидных вытянутых в длину. Призматические кораллиты, пятиугольных, редко четырех- и шестиугольных очертаний, соединяются непосредственно стенками. Чашки слабо угубленные, поверхностные. Столбикrudиментарный, может отсутствовать. Перитеха и эндотека развиты слабо, представлены редкими плоскими диссепментами. Стенка септотекального типа.

Длина колоний до 65 мм, ширина — 50—55 мм, высота — 22—25 мм, диаметр чащек до 6 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов от 3,5 до 5 мм, число септ около 40.

Септы пластинчатые, располагаются радиально, иногда билатерально. Листальные края септ орнаментированы равномерно расположенными и примерно равными по

Таблица 4

Сравнение количественных признаков видов *Isastraea*

Вид	Возраст	Диаметр ча-шек, мм	Расстояние между центрами, мм	Число септ	Местона-хождение
<i>Iastraea alimena</i> (d'Orb.)	Поздний бат	6	3,5–5	40–48	Франция, Памир
<i>I. davidsoni</i> Edw. et Haime	Ранний бат	3–7	До 6	32	Мадагаскар, Англия
<i>I. delicata</i> Alloiteau	Ранний бат	4,5–5	3,25–5,25	40–46	Мадагаскар
<i>I. superficialis</i> Alloiteau	Ранний бат	5–6	5–6	36–48	То же
<i>I. bernardi</i> (d'Orb.)	Байос	6–13,5	6–11	33–47	Швейцария, Франция
<i>I. cesarensis</i> Beauvais	Байос	3–8	3,7–8	35–48	Швейцария
<i>I. marcoui</i> Koby	Байос	6–9	6–9	38–52	То же
<i>I. horcqii</i> Alloiteau	Ранняя юра	1–2	1,5–2	Около 40	Мадагаскар

длине и одинаковыми по форме зубцами. Боковые края покрыты вертикальными рядами слившихся бугорков; внутренние края иногда очень неровные.

Онтогенез. Изучен слабо, так как внутренние части колоний, как правило, перекристаллизованы, а в верхних частях в основном видны кораллиты взрослых особей.

По относительным размерам септ все же можно составить формулу септального аппарата: $(4–6)^{C_1} (4–6)^{C_2} (10–12)^{C_3} (10–12)^{C_4}$.

Сравнение и замечания. Отличается от других близких видов количественными признаками (табл. 4).

По сравниваемым признакам видно, что в ходе эволюции у ранне- и среднеюрских изастреид больше увеличивались размеры кораллитов, чем изменялся септальный аппарат. При этом возросло и число форм с крупными кораллитами; появились колонии, в которых кораллиты соединялись не стенками, а при помощи перитеки.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Вид был характерен для фаций коралловых "лугов" среднеюрского (батского) бассейна на территории Центрального Памира. Колонии обнаружены в прижизненном положении, наросшими на раковины устриц и скелеты других кораллов.

Геологический возраст и распространение. Батский век Евразии.

Материал. Okoно 40 кораллитов хорошей сохранности; остатки обнаружены в язгулем-акбайтальской [по В.И. Дронову и Т.Ф. Андреевой, 1968] подзоне Центрального Памира верхний бат, чередование мергелей и известняков на правом берегу р. Кокуйбель).

Iastraea limitata (Lamouroux in Michelin)

Табл. XXII, фиг. 5

Astrea limitata:? M'Coy, 1848, c. 11, рис. 418; Lamouroux [цит. по: Michelin, 1840–1847, c. 225, табл. 54, фиг. 10];

Prionastrea limitata: Edwards et Haime, 1849, c. 137; d'Orbigny, 1850, c. 322;

Iastraea limitata: Edwards et Haime, 1851 a, c. 114, табл. 23, фиг. 2. и табл. 24, фиг. 4; 1851 б, c. 103; Fromentel, 1861, c. 229; Tomes, 1883, c. 185; Koby, 1889, c. 287, табл. 85, фиг. 10; Beauvais, 1967, c. 22, табл. 2, фиг. 5.

Диагноз. Чашки пятиугольные, более или менее изометричные. Диаметр кораллитов в причашечной области и расстояние между чашечными центрами от 2 до 4 мм. Число септ 28–41. Столбик отсутствует или слабый, париетальный.

Описание. Цериоидные массивные колонии. Чашечная поверхность выпуклая, нижняя — вогнутая, покрыта концентрической ребристой голотекой. Чашки пятиугольные, резко отделенные заостренными стенками, слабо углубленные. Диаметр кораллитов в области чашек 2—4 мм, такое же расстояние и между чашечными центрами.

Септальный аппарат представлен 28—41 пластинчатыми септами. Септы не срастающиеся и едва срастающиеся, сплошные; состоят из чередования простых и сложных трабекул. Орнаментация дистальных и боковых краевых краев септ обычна для представителей описываемого рода: дистальные края снабжены острыми зубцами равной величины, в основании четырехугольными, а боковые края имеют ряды вертикально расположенных бугорков (картины). Столбик отсутствует, иногда париетальный, слабо выраженный.

Эндотека представлена выпуклыми диссепментами, стенка септо-паратекальная.

Онтогенез. Изучен недостаточно. Септальный аппарат развивался двусторонне-симметрично по отношению к дорзальной плоскости. Формула его $6C_1\ 6C_2\ 12C_3$. Септы четвертого и пятого циклов закладывались не полностью, а иногда и совсем выпадали из онтогенеза.

Сравнение. По небольшим размерам чашек легко отличается от других известных представителей рода.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Организмы — обрастатели. Обитали на скальных, реже на песчаных и гравелистых грунтах.

Геологический возраст и распространение. Бат-келловей Европы.

Материал. Одна колония с хорошо сохранившейся микроструктурой; бат-келловей Восточного Крыма, гора Делемет.

Isastraea helianthoides (Goldfuss)

Табл. XXII, фиг. 2

Astrea helianthoides: Goldfuss, 1826, с. 65, табл. 22, фиг. 4a (поп 4в);

Isastraea helianthoides: Edwards et Haime, 1857, с. 538; Becker, 1876, с. 164, табл. 39, фиг. 12; Кобу, 1885, с. 282, табл. 84, фиг. 3; Solomko, 1888, с. 168, табл. 4, фиг. 5; Бендукидзе, 1949, с. 83, табл. 7, фиг. 1—2; Geyer, 1954, с. 184, табл. 15, фиг. 4г; Beauvais, 1964, с. 164, табл. 17, фиг. 2; Roniewicz, 1966, с. 216, табл. 13, фиг. 1; табл. 15, фиг. 3,4 (тексте), фиг. 11.

Диагноз. Чашки многоугольные, изометричные или вытянутые. Диаметр кораллитов 5—9 мм, расстояние между чашечными центрами 7—9 мм. Число септ 30 до 54. Столбика нет.

Описание. Крупные цериоидные колонии площадью $0,25\ m^2$. Кораллиты многочисленные, тесно сближенные. Чашки многоугольные, изометричные или удлиненные, иногда округлые. Диаметр кораллитов в чашке равен 5—9 мм, расстояние между чашечными центрами 7—9 мм. Чашки имеются как глубокие с крутыми краями, так и поверхностные.

Септальный аппарат состоит из 30—54 септ. Септы не срастающиеся, состоят из чередования простых и сложных трабекул. Дистальный край каждой септы несет зубцы равной величины, боковые края снабжены рядами вертикально расположенных бугорков. Столбик отсутствует, не наблюдается и ложного столбика.

Эндотека состоит из выпуклых и плоских диссепментов. Перитехи нет. Стенка паратекальная. На нижней поверхности колоний развита голотека.

Онтогенез. Септы закладывались радиально-циклически по формуле $6C_1\ 6C_2\ 12C_3$. Начиная с четвертого цикла происходила неполная закладка септ. У некоторых кораллитов пятый цикл септ вообще отсутствует.

Сравнение. От байёской *I. salinensis* Koby данный вид отличается несколько большими размерами чашек, расстояниями между чашечными центрами и отсутствием

метасепт шестого цикла заложения. По другим признакам строения скелета сравниваются виды очень близки и, очевидно, родственные.

Экологические особенности. Типичные обрастающие организмы, обитавшие на скальных грунтах при обилии сноса в бассейн терригенного материала.

Тафономическая характеристика. Корковидные колонии вида обнаруживаются в прижизненном положении на скальных выступах, реже на песчаном и гравелистом субстрате.

Геологический возраст и распространение. Келловей—ранний кимеридж Европы.

Материал. Многочисленные колонии из келловея и оксфорда Восточного Крыма; Судак, Лагерное, Карадаг.

Isastraea crassa. (Goldfuss)

Табл. XXIII, фиг. 1

Agaricia crassa; Goldfuss, 1826, c. 43, табл. 12, фиг. 13;

Confusastraea crassa; d'Orbigny, 1850, т. 2, с. 386;

Confusastraea Inequalis; d'Orbigny, 1850, табл. II, фиг. 36; Cottreau, 1931, с. 186, табл. 62, фиг. 5;

Isastraea greenoughi; Edwards et Haime, 1851, с. 96, табл. 18, фиг. 2; 1857, т. 2, с. 535; Baily, 1858, с. 134; Fromental, 1865, с. 24; Solomko, 1888, с. 171, табл. 4, фиг. 7;

Isastraea explanata; Кобу, 1885, с. 269, табл. 80, фиг. 3 и 4 (non 1); табл. 81, табл. 1—2; 1905, с. 80, табл. 20, фиг. 13;

Isastraea crassa; Кобу, 1885, с. 273, табл. 30, фиг. 2; Beauvais, 1964, с. 169, табл. 18, фиг. 1; Roniewicz, 1966, с. 218, табл. 15, фиг. 1,2.

Диагноз. Чашки округлые, иногда многоугольные. Диаметр кораллитов 10—13 мм, иногда до 17 мм; расстояние между чашечными центрами 8—18, редко до 20 мм. Число септ 50—64, в единичных случаях достигает 80. Имеется ложный столбик.

Описание. Массивно-корковидные цериоидные колонии, состоящие из многочисленных тесно сближенных кораллитов. Чашки округлые, реже многоугольные, над общей поверхностью колоний выдаются слабо или совсем не выдаются. Диаметр кораллитов в чашке равен 10—13, а у некоторых особей 17 мм, расстояние между чашечными центрами 8—18, редко 20 мм.

Септальный аппарат образован 50—65 септами: у отдельных полипов число септ увеличивается до 80. Септы друг с другом не срастаются, состоят из простых и сложных трабекул, чередующихся между собой. Дистальный край септ снабжен правильными зубцами, на боковых краях вертикально расположены бугорки. В центральной полости развит ложный губчатый столбик, образуемый слиянием трабекул, выступающих на внутренних концах септ.

Эндотека представлена многочисленными вогнутыми или уплощенными диссепиментами. Стенка паратекального типа. Перитеха не развита.

Онтогенез. Септальный аппарат в начале онтогенеза развивался по формуле $6C_1\ 6C_2\ 12C_3\ 24C_4$. Метасепты пятого цикла закладывались неполностью, иногда в числе 2, чаще от 22 до 15, редко до 32. На одной из ранних стадий онтогенеза появлялся ложный столбик.

Замечание и сравнение. Голотип переописан и вновь изображен в работе Л. Бовэ [Beauvais, 1964] в связи с чем в синонимику включены виды *Confusastraea Inequalis* из коллекции А. Орбини [d'Orbigny, 1850] и некоторые формы, изображенные Ф. Коби, в частности *Isastraea helianthoides* [Кобу, 1885]. Описанный М. Эдвардом и Ж. Эмом, а затем и другими авторами вид *Isastraea greenoughi* (см. синонимику) признан младшим синонимом вида *Isastraea crassa*.

Геологический возраст и распространение. Келловей—поздний оксфорд Европы.

Материал. 3 фрагментарных и одна полная колонии из оксфорда Крыма (с. Ключевое, горы Алчак, Карадаг).

Isastraea propinqua Thurmann

Табл. XXII, фиг. 1–3

Isastraea propinqua: Thurmann et Étallon, 1862, c. 392, табл. 5, фиг. 13; Solomko, 1888, с. 173, табл. 4, фиг. 3; Мирчинк, 1937, с. 70;

Isastraea propinqua var. *kushensis*: Gregory, 1900, с. 128, табл. 14, фиг. 5,8.

Диагноз. Чашки пятиугольные, более или менее изометричные. Диаметр кораллитов от 4,5 до 7 мм. Расстояние между чашечными центрами от 5 до 7 мм. Число септ достигает 36. Имеется ложный столбик.

Описание. Цериоидные колонии, тождественные по основным признакам. Септальный аппарат состоит из 36 септ трех циклов. Заложение септ двусторонне-симметричное. Формула септального аппарата $6C_1\ 6C_2\ 12C_3$. Ложный столбик образован переплетением внутренних концов септ первого цикла заложения, грифелевидный. Эндотека периферическая, состоит из выпуклых и уплощенных диссепиментов. Стенка септотекальная.

Сравнение. Большие размеры кораллитов и иное строение септального аппарата отличают вид от *Isastraea limitata* (Lamouroux).

Экологические особенности. Часто встречаются в рифовых фациях; образуют небольшие биостромы.

Геологический возраст и распространение. Оксфорд–кимеридж Южной Европы и Индии.

Материал. Две колонии хорошей сохранности из верхнего оксфорда Восточного Крыма; Судак, Коктебель.

Род *Confusastrea* d'Orbigny, 1847

Confusastrea kobyi Beauvais

Табл. XXI, фиг. 5,7

C. cottaldina: d'Orbigny, 1850, с. 322; Koby, 1885, с. 260, табл. 76, фиг. 3–5;
C. kobyi: Beauvais, 1966, с. 1008, табл. 8, фиг. 3.

Диагноз. Фацелоидно-цириоидные колонии с диаметром кораллитов до 27 мм. Расстояние между центрами соседних кораллитов достигает 32 мм, число септ 54.

Описание. Не отличается от форм из швейцарской коллекции Ф. Коби, переописанных Л. Бовэ [Beauvais, 1966]. Длина колоний меняется от 54 до 74 мм, ширина – от 38,5 до 50 мм, высота – 29 – 61,7 мм; диаметр чашек – 14 – 27 мм; расстояние между центрами соседних кораллитов – от 16,5 до 31,6 мм. Число септ колеблется от 36 до 54.

Онтогенез. Развитие септального аппарата характеризуется цикличностью и радиальным заложение 6 протосепт, 6 септ второго и 6 третьего циклов. На последующих стадиях радиальный план нарушался двусторонне-симметричным включением септ четвертого и пятого циклов. Формула септального аппарата: $6C_1\ 6C_2\ 12C_3\ (12–24) C_4\ (0–6) C_5$.

Сравнение. Увеличенные размеры чашек кораллитов и большее число септ отличают вид от *C. cotteaui* d'Orbigny, описанный первоначально из бата Фракции, а затем Англии и Швейцарии.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Вид характерен для поселений типа коралловых "лугов" в среднеюрском бассейне на территории Центрального Памира. Остатки часто встречаются в виде небольших обломков колоний, реже – в приживленном положении.

Геологический возраст и распространение. Байос–бат Евразии.

Материал. Около пяти неполных колоний хорошей и удовлетворительной сохранности: Центральный Памир, р. Кокуйбель, коралловые известняки верхнего бата.

Род *Ovalastraea* d'Orbigny, 1849*Ovalastraea caryophylloides* (Goldfuss)

Голотип: происходит из портланда ФРГ (Goldfuss, 1826, табл. 22, фиг. 7). Хранится в Бонне, Музей естественной истории.

Диагноз. Массивные колонии. Чашки округлые и эллиптические, диаметром от 1,6 до 6 мм. Кораллиты несколько выдаются над хорошо развитой перитекой. Число септ от 28 до 32. Столбик ложный, губчатый или париетальный.

Геологический возраст и распространение. Оксфорд–титон Европы.

Состав вида. Номинативный подвид. *O. caryophylloides caryophylloides* и вновь устанавливаемый *O. caryophylloides giseldonensis* subsp. nov.

Ovalastraea caryophylloides caryophylloides (Goldfuss)

Astrea caryophylloides: Goldfuss, 1826, с. 66, табл. 22, фиг. 7; Quenstedt, 1858, с. 703, табл. 85, фиг. 9; 1881, с. 778, табл. 173, фиг. 29, 30;

Favia caryophylloides: M. Edwards et Haime, 1857, т. II, с. 440; Becker, 1876, с. 157;

Ovalastraea caryophylloides: Vaughan et Wells, 1943, с. 120, табл. 10, фиг. 17; Geyer, 1954, с. 152, табл. 2, фиг. 7; 1955, с. 206; Allointea, 1957, с. 149; Beauvais, 1964, с. 259, табл. 38, фиг. 3; Roniewicz, 1966, с. 244, табл. 24, фиг. 3.

Голотип — см. в описании вида.

Диагноз. Чашки округлые и эллипсовидные, диаметр колеблется от 3,5 до 6 мм. Число септ 32. Столбик ложный, губчатый.

Описание. Массивные колонии. Кораллиты несколько выступают над развитой перитекой. Чашки округлые и эллипсовидные, максимальный диаметр их 4–6 мм, минимальный — 3,5–4,5 мм. Центры соседних кораллитов находятся на расстоянии 6–7 мм.

Число септ 32, циклов заложения 4. Септы первых трех циклов хорошо развиты, септы четвертого циклаrudиментарны. Дистальные, внутренние и боковые края септ равномерно карнированы; внутренние края по сравнению с периферическими более тонкие.

Эндотека развита на периферии кораллитов и представлена диссепментами. В центральной полости кораллитов иногда виден ложный губчатый столбик. Стенка паратекальная. Перитека образована септальными ребрами и диссепментами.

Онтогенез. 6 протосепт и 6 септ второго цикла закладывались радиально. Септы третьего цикла в количестве от 4 до 12 возникали в 4 секторах, главных, и боковых, а у противоположной протосепты (по сравнению с главной, более короткой) не образовывались. Септ четвертого цикла 16–19; они закладывались между парами септ предыдущих циклов, оставалисьrudиментарными. Формула септального аппарата 6C₁ 6C₂ (4–12) C₃ (16–19) C₄.

Сравнение. От ниже описываемого подвида *O. caryophylloides giseldonensis* номинативный отличается количеством септ, большими размерами чашек и губчатым столбиком.

Экологические особенности. Подвид характерен для рифовых лагун и прибрежий позднеюрских морей Европы.

Геологический возраст и распространение. Оксфорд–кимеридж Польши, ФРГ, Франции и СССР (Крым, Кавказ).

Материал. Около 10 кораллитов хорошей сохранности из кимериджа Северного Кавказа; бассейн р. Большой Зеленчук. Сборы Г.А. Логиновой.

Ovalastraea caryophylloides giseldonensis
Starostina et Krasnov

Название от р. Гизельдон в Северной Осетии.

Голотип: СевКавНИПИнефть¹, № 1/9; Северная Осетия, р. Гизельдон; титон [Краснов, Старостина, 1976, с. 18, табл. 1, фиг. 2].

Диагноз. Чашки округлые и эллипсовидные, диаметром 1,6 – 4,8 мм. Число септ 28. Столбик ложный, париетальный.

Описание. Массивные колонии с многочисленными, почти не выдающимися над перитекой кораллитами. Чашки округлые и эллипсовидные, диаметр их меняется от 1,6 до 3 мм по короткой оси и от 2,2 до 4,8 мм по длинной. Септальный аппарат взрослых особей состоит из 28 септ четырех циклов заложения, осевой комплекс представлен ложным париетальным столбиком. Стенка ребристая, образована концами септ и диссепментами, иногда только одними стенками, поэтому может быть названа паратекально-септокальной. Диссепменты хорошо развиты во всей эндотеке. Перитека ребристая.

Гистологическая структура септ трабекулярная. Скульптура боковых краев септ представлена мелкими заостренными, реже округленными бугорками. По их расположению можно судить о том, что трабекулы образуют одну систему дивергенции.

Онтогенез. На ранних стадиях септальный аппарат состоял из 6 септ. Во взрослых кораллах они своими внутренними концами почти достигали центра, где образовывали париетальный столбик. Интерсептальные полости первого цикла разделялись пополам 6 длинными септами второго цикла, которые внутренними краями прирастали к боковой поверхности первых. Септ третьего цикла 12, они на 1/4 короче предыдущих и, располагаясь под углом, иногда срастались с ними. Септ четвертого цикла только 4. По длине и толщине они вдвое уступают своим предшественникам. Формула септально-го аппарата: 6C₁ 6C₂ 12C₃ 4C₄. Расположение септ двусторонне-серийное.

Сравнение. От номинативного подвида отличается несколько меньшим числом септ (28 вместо 32), меньшими чашками и париетальным столбиком (у сравниваемого столбик губчатый).

Геологический возраст и распространение. Титон Северо-Восточного Кавказа.

Материал. Голотип; Северная Осетия, р. Гизельдон, доломиты и доломитизированные известняки.

НАДСЕМЕЙСТВО ASTRAEACEA ALLOITEAU, 1952, EMEND.

СЕМЕЙСТВО HELIASTRAEIDAE ALLOITEAU, 1952

Род *Heliastraea* Edwards et Haime, 1857

Heliastraea chaiteae Krasnov sp. nov.

Табл. XXIII, фиг. 4

Название от долины Хайто в Юго-Западном Крыму.

Голотип. ДВГИ, № 1/104; Крымская обл., Куйбышевский район, с. Тыловое, известняки нижнего кимериджа.

Диагноз. Диаметр кораллитов 2,5 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов 3,5–4 мм. Число септ 24. Перитека зернистая, хорошо развитая.

Описание. Массивные плокоидные колонии, состоящие из многочисленных цилиндрических кораллитов, почти полностью погруженных в перитеку. Чашки круглые, поверхностные. Диаметр чашек 0,5–2,5 мм, расстояние между центрами чашек соседних кораллитов 3,5–4 мм.

¹ Северо-Кавказский научно-исследовательский институт нефтяной промышленности (г. Грозный – место хранения голотипа).

Септальный аппарат взрослых особей состоит из 24 септ, в онтогенезе образуется по формуле $6C_1\ 6C_2\ 12C_3$. Септы прямые, иногда изогнутые, осевые концы многих из них булавовидные. По длине и толщине различаются септы трех порядков. Периферические края септ расширенные, соприкасающиеся; внутренние края сильно изрезанные, зубчатые. Стенка септотекальная, стереоплазматически утолщенная.

Столбик бородавчатый, в каждом кораллите различной конфигурации образуется переплетением в центре выступающих зубцов внутренних краев септ. Диссепменты плоские, многочисленные. Перитека представлена главным образом зернистой склеринхомой и короткими ребрами.

Сравнение. От *H. tauridae* sp. nov., описываемого ниже, отличается более развитой перитекой, строением столбика и размерными признаками.

Геологический возраст и распространение. Ранний кимеридж, Юго-Западный Крым.

Материал. Около 100 кораллитов в крупной части колонии; Крымская обл., Куйбышевский район, с. Тыловое, известняки нижнего кимериджа в долине р. Хайто.

Heliastraea tauridea Krasnov sp. nov.

Табл. XXIII, фиг. 3, 5

Название от Тавриды.

Голотип. ДВГИ, № 1/115; Крымская обл., Бабуган-яйла, нижний кимеридж.

Диагноз. Диаметр кораллитов 3–3,5 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов 3,5–5 мм, число септ 24. Перитека ребристая, более или менее развита.

Описание. Массивные плакоидные колонии, состоящие из многочисленных цилиндрических кораллитов, погруженных в более или менее развитую перитеку. Чашки круглые, поверхностные. Диаметр чашек 1–3,5 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов 3–5 мм.

Септальный аппарат взрослых полипов состоит из 24 септ. Септальная формула $6C_1\ 6C_2\ 12C_3$. Септы прямые, заостренные на внутренних концах. По длине и толщине различаются септы 3 порядков. В некоторых коралликах внутренние конца более длинных септ булавовидные.

Закладка септ на ранних стадиях онтогенеза происходила билатерально и последовательно, а на поздних — циклически. Внутренние края септ слабо изрезаны, столбик почти не виден. Стенка септотекальная, стереоплазматически утолщенная. Диссепменты плоские, многочисленные. Перитека ребристая, более или менее развита, иногда отсутствует (при неоднократном краевом почковании).

Сравнение. От предыдущего вида *H. chaiteae* sp. nov. отличается менее развитой перитекой, почти полным отсутствием столбика и размерными признаками.

Геологический возраст и распространение. Ранний кимеридж, Юго-Западный Крым.

Материал. См. в описании голотипа.

ОТРЯД FUNGIIDA VERRIL, 1866

Колониальные, реже одиночные кораллы с боковым и внутришечечным почкованием. Септы пластинчатые, обычно пористые, состоят из простых и сложных веерообразно расположенных трабекул с одной или двумя линиями дивергенции. Центральные края септ зубчатые, четковидные или гладкие. Эндотека представлена пеннулами и синаптикулами в сочетании с диссепментами или без них. Стенка синаптикулярная, реже патекальная. Иногда развита цененхима.

Род *Vallimeandra* Alloiteau, 1960*Vallimeandra kudnetsovi* Krasnov

Табл. XXV, фиг. 5

Vallimeandra kuznetsovi, Краснов, 1964б, с. 67, табл. 7, фиг. 9.

Диагноз. Диаметр чашек и расстояние между чашечными центрами 10–12 мм, число септ 28.

Описание. Массивные колонии, состоящие из многочисленных полуслившихся кораллитов. Размер чашек взрослых кораллитов и расстояние между соседними чашечными центрами достигают 10–12 мм, число септ – 28.

Скульптура боковых сторон септ кариновидная, представлена слабо выраженными зубцами с широким основанием. Внутренние края септ заострены. Синаптикулы и диссепименты плоские или слабо выпуклые, более многочисленны в периферической части кораллитов, слабо развиты в эндотеке. Столбикrudиментарный. Стенка синаптикуло-текальная, утолщенная, общая для соседних кораллитов.

Гистологическая структура септ чаще всего перекристаллизована, в некоторых участках поперечных шлифов в септах наблюдается срединная полоска, более темная по сравнению с краями. Иногда она изгибается к тому или иному краю.

В косоориентированных шлифах темная срединная полоска иногда видна и в синаптикулах. От нее в противоположные стороны под прямым углом отходят фибры.

Онтогенез. Диаметр кораллитов менялся от долей миллиметра до 12 мм. Число септ у юных форм равно 6, у форм с диаметром кораллитов 7 мм появлялось еще 6 септ второго цикла, длина и толщина которых $\frac{3}{4}$ длины толщины первых. При диаметре кораллитов 10 мм возникали 4 септы третьего цикла. У самых взрослых кораллитов с диаметром около 12 мм появлялись 12 коротких септ четвертого цикла. Длина и толщина септ третьего цикла составляла $\frac{2}{3}$ – $\frac{3}{4}$ их соответствующих размеров во втором цикле, септы четвертого цикла наполовину короче и тоньше, чем предыдущие (рис. 50).

Сравнение. Описанный вид очень близок к *Vallimeandra portlandica* [Alloiteau, 1960], отличается большими размерами чашек и числом циклов заложения септ (у описанного 4 цикла, а у сравниваемого – 3).

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Колонии обнаружены в положении роста в предрифовых брекчииевидных известняках. Пассивные рифостроители.

Геологический возраст и распространение. Средний титон Крыма.

Материал. Две хорошо сохранившиеся колонии из Байдарской долины Юго-Западного Крыма.

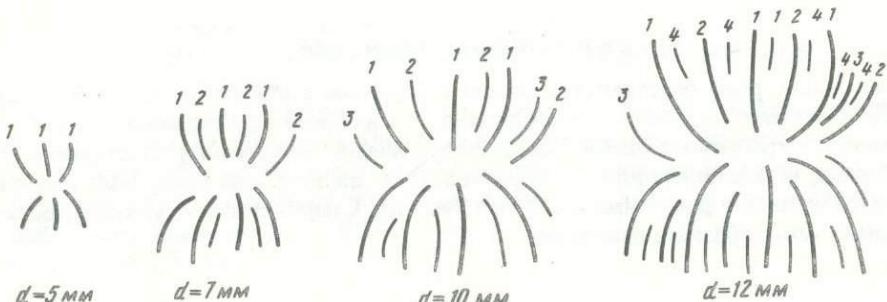


Рис. 50. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Vallimeandra kudnetsovi* Krasn. Крым, средний титон

Род Thamnasteria Lesauvage 1832

Thamnasteria rectilamellosa Winkler

Thamnastraea rectilamellosa: Winkler, 1861, с. 487, табл. 8, фиг. 7; Frech, 1890, с. 60, табл. 16, фиг. 1–15; табл. 17; фиг. 7, 8; Haas, 1909, с. 151, табл. 5, фиг. 11; Smith, 1927, с. 131, табл. 113, фиг. 1–6; Енчева и Кънчев, 1961, с. 54, табл. 4, фиг. 4; табл. 5, фиг. 4;

Thamnastraea alpina: Winkler, 1861, с. 487, табл. 8, фиг. 8;

Thamnastraea plana: Winkler, 1861, с. 488, табл. 7, фиг. 8.

Fungiastrea rectilamellosa pamirensis: Мельникова, 1967, с. 24, табл. II, фиг. 1;

Pamiroseris rectilamellosa: Мельникова, 1975, с. 128, табл. XXX, фиг. 7; табл. XXXIII, фиг. 1; табл. XXXIV, фиг. 1.

Диагноз. Кораллиты группируются в меандридные серии. Чашки округлые, диаметром 5–8 мм. Количество септ 48–52. Столбик грифелевидный, не всегда хорошо заметен.

Описание. Небольшие уплощенные колонии, кораллиты которых, вполне сохранивая индивидуальность, группируются в меандридные серии. Чашки округлые. Диаметр чашек и расстояние между чашечными центрами у взрослых форм меняются в пределах от 5 до 8 мм. Отдельные юные особи, возникающие внутричашечным почкованием, достигали в поперечнике всего 1–1,5 мм.

Срединные части чашек по сравнению с краями несколько углублены. Септальный аппарат каждого взрослого кораллита представлен 48–52 септами, образованными в четыре и пять циклов. Верхние края септ покрыты бугорками разной величины. Большая часть септ принадлежит сразу двум кораллитам (бисептальные пластины). Столбик точечный, иногда ложный губчатый, не всегда заметен.

Эндотека представлена синаптикулами и диссепментами. Прерывистость внутренних краев отдельных септ говорит о их пористости. Структура септ трабекулярная, с одной системой дивергенции. Диаметр склеродермитов, образующих трабекулы, около 0,2 мм.

Итогенез. Число протосепт у кораллитов диаметром 1,5 мм равно 4, септ второго цикла тоже 4, третьего – 8. У взрослых особей с диаметром 8 мм число септ доходило до 48–52, а число циклов – до шести. Септы перисто срастались внутренними и боковыми краями.

Общие замечания и сравнение. Установленный впервые [Winkler, 1861] по формам из альпийского триаса, всеми последующими исследователями (см. синонимику) вид описывался недостаточно полно и четко. Отмечалось, что количество септ у его представителей достигает 20–26, а циклов заложения лишь 2. Между тем во всех экземплярах наблюдается значительно большее число септ и циклов заложения. Очевидно, для большинства палеонтологов, изучавших данный вид, вопросы "дихотомии" септ и цикличность их возникновения оставались неясными. Часто группы септ различных циклов, сраставшиеся внутренними и боковыми краями, рассматривались как одна разветвленная "дихотомирующая" септа, поэтому общее число септ в описаниях оказалось заниженным.

Таблица 5

Сравнение количественных признаков некоторых близких видов Thamnasteria

Вид	Автор	Год	Диаметр кораллитов, мм	Число септ	Число циклов септ
<i>Thamnasteria rectillosa</i>	Winkler	1861	5–8	48–52	5–6
<i>T. delicata</i>	Reuss	1864	5–15	24	3
T. sp. II	Kolosvary	1963	5–6	23–38	4

Известно несколько позднетриасовых видов, сходных и, очевидно, близких к *T. gesticulosa* (табл. 4). У *T. deliciata* столбик, как и у *T. rectilamellosa* точечный, тонкий; у *T. sp. II* из триаса Чехословакии [Kolosvary, 1963] столбик не наблюдается. От других триасовых тамнастериid вид отличается значительно большим числом септ и циклов их заложения.

Геологический возраст и распространение. Поздний триас Евразии и Северной Америки.

Материал. Несколько колоний хорошей сохранности (колл. С.И. Стрельникова); Юго-Восточный Памир, Кызыл-Рабатский район, бассейн р. Ак-Джилга норийский ярус.

Thamnasteria terquemi Edwards et Haime

Табл. XI, фиг. 8; табл. XXIV, фиг. 5

Thamnastrea terquemi: Edwards et Haime, 1850, с. 140, табл. 30, фиг. 2; 1857, т. 2, с. 579; Koby, 1887, с. 382, табл. 104, фиг. 4–6.

Thamnasteria terquemi: Beauvais, 1966, с. 1012, табл. 2, фиг. 1–3, табл. 12, фиг. 1.

Диагноз. Дисковидные колонки диаметром до 100 мм, высотой до 20 мм. Расстояние между центрами 3–4 мм. Количество септ 14–24.

Описание. Низкие уплощенные колонии дисковидной формы, редко корковидно стелющиеся. Высота колоний у описываемых экземпляров 15–16 мм, диаметр 60–67 мм. Чашки поверхность, диаметром 3–4 мм. Такое же расстояние и между центральными соседних кораллитов. Число бисептальных пластин у каждого взрослого кораллита колеблется от 14 до 24, что объясняется особенностями их развития в третьем цикле заложения. Формула септального аппарата $6C_1\ 6C_2\ (2-12)\ C_3$ (рис. 51).

Сравнение. От байосских представителей вида описываемые экземпляры отличаются меньшими размерами, преобладанием корковидно стелющихся, а не дисковидных форм.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Редко встречающиеся обитатели фаций коралловых "лугов" батского бассейна на территории Центрального Памира. Встречены как в положении роста, так и в оськах.

Геологический возраст и распространение. Байос–бат Евразии.

Материал. Около 20 кораллитов из язгулем-акбайтальской подзоны Центрального Памира; толща чередования мергелей и известняков верхнего бата на правом берегу р. Кокуйбель.

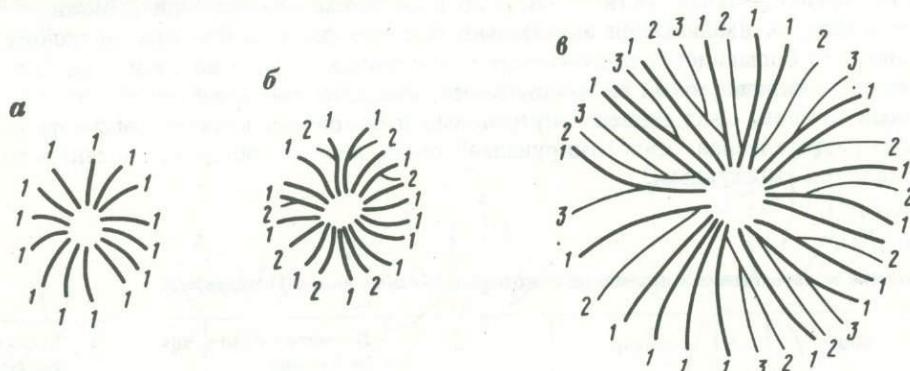


Рис. 51. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Thamnasteria terquemi* Edw., Центральный Памир, бат

а – стадия септ первого цикла (1), диаметр поперечника 2,5 мм; б – стадия септ первого (1) и второго (2) цикла, диаметр поперечника 4 мм; в – стадия септ первого (1), второго (2) и третьего (3) циклов, диаметр поперечника 5 мм

Thamnasteria vereschagini Krasnov

Табл. XXIV, фиг. 1 – 2.

Thamnasteria vereschagini: Савицкий, Краснов, 1970, с. 12 – 21, табл. I, фиг. 2.

Диагноз. Диаметр чашек достигает 2 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов – 2, 2,5 мм. Количество септ 16 – 21. Столбик грифелевидный.

Описание. Массивные корковидные и полусферические колонии. Чашки незначительно углубленные, кораллиты тесно сближенные, соединяются периферическими краями бисептальных пластинок. Диаметр кораллитов в чашке достигает 2 мм, расстояние между чашечными центрами – 2–2,5 мм. Бисептальные пластинки изогнутые, реже прямые, количество их – 16–21, число циклов заложения 4. Формула септального аппарата $6C_1\ 6C_2\ (4-9)\ C_{3+4}$.

Первые 6 бисептальных пластинок наиболее длинные, некоторые из них срастаются со столбиком. Шесть перегородок второго цикла составляют примерно 2/3 длины и толщины первых. Перегородки третьего и четвертого цикловrudиментарны, развиты не во всех интерсептальных промежутках.

Боковые края септ бугорчатые, внутренние – заостренные. Каждый из бугорков соответствует выступающим концам трабекул, дивергентно расположенных в септах. Стенка синаптикулотекального типа, отчетливая.

Эндотека представлена немногочисленными синаптикулами и дисsepиментами, развитыми в основном на периферии кораллитов. Столбик грифелевидный, в поперечном сечении округлый или несколько угловатый.

Сравнение. Небольшое количество септ сближает описанный вид с *T. minima* Etallon из оксфорда и кимериджа Европы. Отличается от него увеличенным диаметром кораллитов и иными расстояниями между их центрами.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Колонии вида были строителями биогермов на склонах подводных вулканов.

Геологический возраст и распространение. Кимеридж–титон Сахалина.

Материал. 3 экземпляра хорошей сохранности; Сахалин, восточное побережье, мыс Ратманова; коралловые биогермы в кремнисто-вулканогенных отложениях набильской серии (нижнехойская подсвита).

Род *Eungiastrea* Alloiteau, 1952

Eungiastrea ruhini (Krasnov)

Табл. XXIV, фиг. 4, 7

Thamnasteria ruhini: Краснов, 1964б, с. 67, табл. 8, фиг. 6.

Диагноз. Диаметр чашек и расстояние между их центрами около 10 мм. Число септ 90–92, столбик губчатый.

Описание. Колонии грибовидно-сферических очертаний, с низкими широкими основаниями. Наибольшие формы достигали 105 мм ширины, наименьшие – 60 мм. Высота отдельных колоний также неодинакова и колеблется в пределах от 40 до 70 мм. Верхняя поверхность полусферическая. Чашки округлые или несколько угловатых очертаний, углубленные. Диаметр чашек у взрослых особей 10 мм. Примерно такое же расстояние между чашечными центрами. Центральные части чашек по сравнению с их краями углублены на 1–1,5 мм и диаметр этой углубленной части достигает у большинства особей 1,5–2,5 мм. Септальный аппарат взрослых особей состоит из 90–92 септ восьми циклов. Внутренние края септ скошены в центральную полость. К периферии септы становятся толще и приподняты так, что очерчивают края чашек. Столбик губчатый. С нижней стороны колония имеет вид "ножки", на которой держится широкая

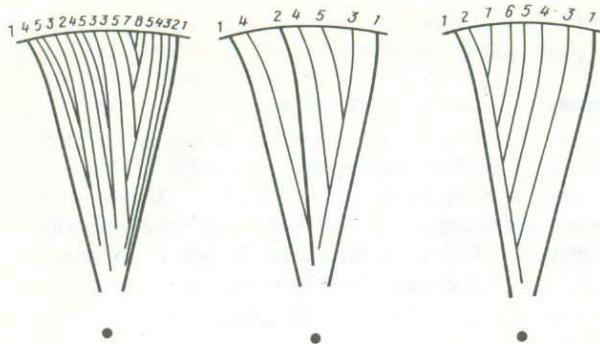


Рис. 52. Схема включения (симметризации) септ в онтогенезе *Fungiastraea ruhini* (Krasn.) Крым, поздний титон

бугорками, располагающимися попарно в вертикальных или несколько наклонных пеннулярных рядах.

В продольных шлифах при увеличениях в 20–40 раз в поляризованном свете видна гистологическая структура септ. Трабекулы без дивергенции, вертикальные или почти вертикальные. Склеродермы малых размеров (меньше 0,1 мм), простые, в виде вертикальных рядов. В продольных шлифах видны косорасположенные фибры и срединная линия трабекул. По одну сторону от срединной линии фибры субпараллельны друг другу, но сходятся под углом 40–45° с фиброй, находящимися по другой стороне. Синаптикулы немногочисленные, обнаруживают фиброзное строение, детали которого уничтожены перекристаллизацией. Септальных пор мало, и они плохо заметны.

Онтогенез. Размер чашек в онтогенезе менялся от 3,5 до 10 мм. Уже на самых ранних стадиях видно около 40 септ трех циклов, а на более поздних появлялись септы четвертого – седьмого циклов. Число септ отдельных циклов различно (рис. 52): первого и второго циклов – по 6, третьего – 10, четвертого – 20. Число септ других циклов меняется от 4 до 18. Характерно перистое включение септ. Длина и толщина их уменьшаются примерно на 1/5 по сравнению с соответствующими величинами в предыдущем цикле. Верхние края септ первого, второго, а иногда и третьего циклов ближе к центру покрыты зубцами, а в остальных частях – гладкие.

Сравнение. По форме колоний, чашек и их углубленности вид близок к *F. subgregoryi* (Krasnov). Вероятно, это родственные виды, но самостоятельность их не вызывает сомнений, так как кораллиты имеют разное число септ. У данного вида их значительно больше. Кроме того, у него более углубленные чашки. Для обоих видов характерно перистое расположение септ.

Экологические особенности. Обитатели рифовых прибрежий. Особен- но многочисленны в зоне коралловых "лугов".

Тафономическая характеристика. Встречается большое количество экземпляров в положении роста. Отдельные колонии располагались на грунте сближен- но, соприкасались друг с другом.

Геологический возраст и распределение. Поздний титон Крыма.

Материал. З полных колонии хорошей и удовлетворительной сохранности; юго-западная часть Горного Крыма, глинистые известняки и алевролиты титонского яруса на водоразделе Байдарской и Коккозской долин.

Fungiastraea subgregoryi (Krasnov)

Табл. XXIV, фиг. 3, 6

Thamnasteria subgregoryi: Краснов, 1964б, с. 68, табл. 8, фиг. 2.

Диагноз. Диаметр чашек и расстояние между соседними чашками 10–11 мм. Число септ 56–60. Столбик париетальный, несколько углубленный.

Описание. Уплощенно-грибовидные колонии с широким основанием и слабо выпуклой верхней поверхностью. Кораллиты крупные, с многоугольно-округлыми

верхняя часть из нескольких концентрически-скрепленных слоев. У самой большой из имеющихся колоний насчитывается до семи таких слоев.

Скульптура боковых сторон септ представлена округлыми

Рис. 53. Схема включения (симметризации) в онтогенезе *Fungiastrea subgregoryi* (Krasn.). Крым, поздний титон

чашками. Размер чашек у наиболее взрослых особей достигает 11 мм. В центральных частях чашки углубленные — от первых долей миллиметра до 1 мм. Диаметр центральной полости кораллита, круглой в поперечном сечении, около 1 мм. В самом центре этой полости имеется париетальный, углубленный, точечный в поперечном сечении столбик. Септы образованы шестью—девятью циклами. Число септ у взрослых особей 56—60. Верхние края септ ближе к центру покрыты зубцами, тогда как периферийные части совершенно гладкие. Септы соседних кораллитов соединяются своими концами под различными углами. В месте соединения верхние края их приподнимаются и очерчивают границы кораллитов, не имеющих настоящих стенок.

Вследствие значительной перекристаллизации при микроскопических исследованиях удается увидеть лишь скелетную боковую сторону септ, представленную рядами пленок различной величины и формы. Синаптикул мало в осевой зоне и большое количество в периферических частях кораллитов.

Онтогенез. Диаметр кораллитов в ходе индивидуального развития менялся от 4—5 до 10—11 мм, а число септ соответственно возрастало от 24—26 до 56—60 (рис. 53).

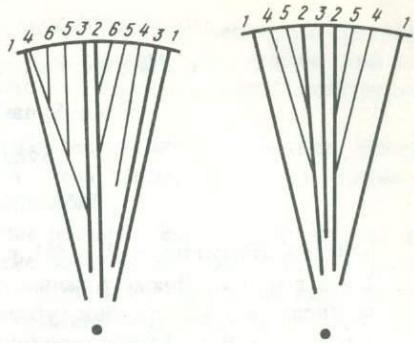
У молодых кораллитов обычно имелось по 6 септ первого и столько же второго цикла, несколько уступающих первым по длине и толщине. В более поздних стадиях развития появлялись 12 септ третьего цикла, а затем четвертого и пятого — в количестве от 4 до 10. У наиболее взрослых индивидуумов с диаметром 10—11 мм появлялись еще 12 септ шестого—седьмого циклов. Длина и толщина септ начиная с третьего цикла убывала до $\frac{3}{4}$ соответствующих размеров предыдущих. Исключение составляют септы шестого цикла, длина которых меньше половины длины септ пятого цикла. Расположение септ перистое, кроме септ первого цикла, с которыми не срастаются никакие другие. Последующие поколения полипов нарастают на предшествующие концентрически-склеруповатыми слоями.

Сравнение. Близок к виду и, очевидно, родствен ему *Fungiastrea gregoryi* (Koby), описанный Коби [Koby, 1904—1905] из позднего лузитана—раннего кимериджа Португалии. Коби считал, что у кораллитов этого вида имеется до 60 септ, а расстояние между центрами соседних чашек составляет 6—10 мм.

Вид отличают большой диаметр чашек, их многоугольные очертания, приподнятость и бугорчатость периферийных концов септ. Концы септ соединяются друг с другом не так плавно, как у особей, описанных Коби. При всей родственности сравниваемых форм эти мелкие отличия в совокупности приобретают характер видовых.

Геологический возраст и распространение. Поздний титон Крыма.

Материал. 3 полных колонии; Юго-Западный Крым, водораздел Байдарской и Коккозской долин; верхний титон.



НАДСЕМЕЙСТВО SYNASTRAEACEA ALLOITEAU, 1952

СЕМЕЙСТВО SYNASTRAEIDAE ALLOITEAU, 1952

Род *Synastraea* Edwards et Haime, 1848

Synastraea dubia Fromentel

Табл. XXV, фиг. 4; Табл. XXVI, фиг. 1

Synastraea dubia: Fromentel, 1861, с. 219; 1864, с. 24; Beauvais, 1964, с. 224, табл. 28, фиг. 1.

Диагноз. Диаметр чашек 4–6 мм, расстояние между чашечными центрами 5–7 мм. Число септ 42. Столбик губчатый.

Описание. Тамнастериоидные колонии уплощенно-дисковидной формы, достигающие в поперечнике 30 мм. Чашки эллипсовидные, плоские, диаметр их от 4 до 6 мм, расстояние между чашечными центрами от 5 до 7 мм. Септы неравномерно пористые. Число септ у взрослых кораллитов достигает 42. Формула септального аппарата: $6C_1\ 6C_2\ 12C_3\ 18C_4$. Трабекулы сложные, из-за перекристаллизации плохо заметны.

В образовании эндотеки участвуют многочисленные синаптикулы. Столбик губчатый.

В онтогенезе новые полипы возникали путем краевого почкования от начального центрального полипа.

Сравнение. От описанной Фроментелем *S. reggoni* из титона Франции [Fromentel, 1862] вид отличается большим числом септ (42 вместо 20–30). Некоторое сходство имеется также с *S. delemontana* [Коби, 1887], но у последнего вида большее число септ (до 58), углубленные чашки и иные диаметры кораллитов (6–9 мм).

Экологические особенности. Описываемый вид обитал в прибрежной зоне рифовых областей. По форме колоний можно установить, что они свободно лежали на дне. Широкая верхняя часть удерживала их от погружения в грунт.

Геологический возраст и распространение. Оксфорд Южной Европы.

Материал. Колония удовлетворительной сохранности из низов оксфордского яруса Северного Кавказа (известняки оксфорда в верховьях р. Кубани).

Род *Dimorphaстраea* d'Orbigny, 1849

Dimorphaстраea concentrica Becker

Dimorphaстраea concentrica: Becker, Milaschewitsch, 1875–1876, с. 177, табл. 41, фиг. 4.

Диагноз. Чашки слегка углубленные в центральных частях и поверхностные на периферии кораллитов. Их диаметр 3,5–5 мм. Расстояние между чашечными центрами 4–5 мм. Число септ достигает 60.

Описание. Колонии мелкие, плоские, дисковидной формы, 3–4 мм в диаметре. Чашечная поверхность выпуклая, нижняя уплощенная. Вокруг центрального кораллиста двумя–тремя концентрическими сериями располагаются кораллиты меньшего поперечного сечения, возникающие циркуморальным (вокруготовым) почкованием. Гастральные полости кораллитов углубленные, отчетливо выделяются, тогда как периферические части поверхностные, в пределах серии сливаются.

Диаметр чашки центрального кораллита 4–5 мм, чашек кораллитов в сериях 3,5–4 мм. Расстояние между чашечными центрами 4–5 мм. Септальный аппарат состоит из 50–60 септ пяти циклов заложения. Формула септального аппарата $6C_1\ 6C_2\ 12C_3\ 24C_4\ (2-12)\ C_5$.

Боковая поверхность септ покрыта горизонтальными рядами пеннул, верхние края равномерно зубчатые. Размер зубцов несколько возрастает к верхне-внутренним пористым краям септ.

Структура септ трабекулярная. Склеродермиты, образующие трабекулы, разных размеров. Синаптикулы немногочисленные, развиты в основном в периферической зоне кораллитов; участвуют в образовании слабо заметной ложной стенки. Столбик отсутствует.

На нижней поверхности колоний имеется плотная морщинистая голотека. Место прикрепления колоний к субстрату отсутствует или очень узкое, часто эксцентричное по отношению к вертикальной оси центрального кораллита.

Сравнение. Большое число септ и меньшие размеры чашек отличают вид от ниже описываемого *D. regularis* Koby. Экологические особенности. Отсутствие у некоторых форм признаков прикрепления к субстрату и широкая уплощенная нижняя поверхность колоний указывают на то, что среди представителей вида встречались не только прикрепленные, но и свободно лежавшие на дне особи. Их широкая нижняя поверхность хорошо предохраняла кораллы от погружения в илистые грунты.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд и ранний кимеридж Европы.

Материал. 5 полных колоний хорошей сохранности из мергелистых известняков нижнего кимериджа Бабуган-яйлы в Крыму.

Dimorphaстраea regularis Koby

Табл. XXVI, фиг. 2

Dimorphaстраea regularis: Koby, 1904–1905, с. 107, табл. 19, фиг. 1, 1a.

Диагноз. Чашки несколько углубленные в центральных частях. Диаметр чашек и расстояние между ними в сериях 5–6 мм. Число септ 36–40.

Описание. Полусферические колонии, достигающие в диаметре 10 см. Верхняя поверхность выпуклая, нижняя уплощенная. Кораллиты располагаются концентрическими сериями вокруг начального. Чашки в центральных частях несколько углублены, диаметр их в сериях не превышает 6 мм. Диаметр чашки центрального кораллита 7 мм.

Септальный аппарат состоит из 36–40 септ четырех циклов заложения. Его формула $6C_1\ 6C_2\ 12C_3\ (12-16)\ C_4$.

Гистологическая структура септ представлена чередованием простых и сложных трабекул. Поры обнаруживаются лишь в верхне-внутренних краях септ. Столбик отсутствует.

Сравнение. По строению септального аппарата и размерам кораллитов вид близок к предыдущему, но в отличие от него не имеет септ 5-го цикла заложения.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Колонии прикреплялись к субстрату центральной частью широкого основания. Обитали в условиях подвижного гидродинамического режима, на хорошо прогревавшемся мелководье. Большое количество глинистых частиц, оседавших на дно, для кораллитов было гибельным.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд Европы.

Материал. Одна колония хорошей сохранности из верхнеоксфордских глинистых известняков с примесью оолитов из окрестностей г. Изюма в Донбассе.

СЕМЕЙСТВО HAPLARAEIDAE VAUGHAN AND WELLS, 1943

Род *Haplaraea* Milaschewitsch, 1875

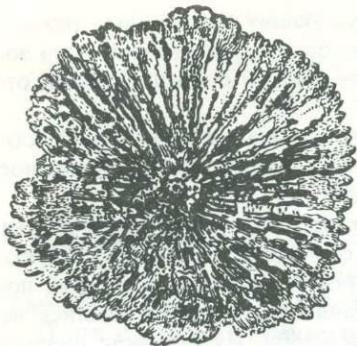
Haplaraea fragilis (Koby)

Рис. 53.

Leptophyllia fragilis: Koby, 1886, с. 324, табл. 92, фиг. 14 и 15.

Haplaraea fragilis: Koby, 1904–1905, с. 127, табл. 26, фиг. 14 и 15; Рейман, 1971, табл. 2, фиг. 5, 6.

Рис. 54. Схема включения (симметризации) в онтогенезе *Haplaraea fragilis* Koby. Крым, келловей



О п и с а н и е. Одиночные цилиндрические кораллы, расширенные вверху, с довольно широким основанием. Чашки округлые, края их умеренно погружаются от периферии к центру кораллитов. Диаметр чашек 15–20 мм, высота кораллитов 50–70 мм.

Септальный аппарат представлен 120–140 пористыми септами шести-семи порядков, состоящими из сложных трабекул. Септы первых двух порядков значительно длиннее и толще остальных (рис. 54), достигают внутренними концами центральной полости и

переплетаются, образуя губчатый столбик. Пористость септ неравномерная, увеличивается к внутреннему краю.

Синаптикулы многочисленные, располагаются симметрично по отношению к септам, что обуславливает четковидное строение септ в поперечных разрезах.

Стенка синаптикулопектальная, ребристая. Эпитеха сохраняется редко.

С р а в н е н и е. Описываемая форма не отличается существенно от типичных для этого вида, охарактеризованных Коби [Koby, 1880–1889].

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е. Поздняя юра Евразии. Остатки, относимые к виду *H. fragilis*, описывались из верхнего келловея юго-западных отрогов Гиссарского хребта, верхнего оксфорда Швейцарии и Португалии. Впервые установлены в келловее Крыма.

М а т е р и а л. Кораллит хорошей сохранности; Юго-Восточный Крым, Судакско-Карадагская складчатая система; келловей.

НАДСЕМЕЙСТВО LATOMEANDRIACEA ALLOTEAU, 1952

С Е М Е Й С Т В О MICROSOLENIDAE KOBY, 1880

Р од Anabacia Edwards, 1849

Anabacia urupensis Krasnov et Starostina

Табл. XXVII, фиг. 7

Название вид от р. Уруп на Северном Кавказе.

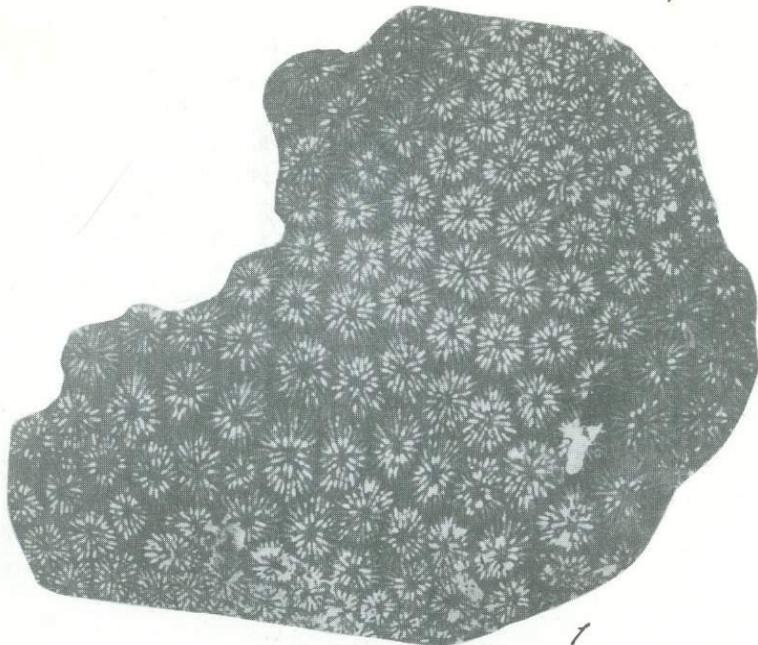
Г о л о т и п: ДВГИ, № 1/12; Северный Кавказ, р. Уруп, келловей. [Краснов, Старостина, 1976, с. 13, табл. 1, фиг. 1а, б].

О п и с а н и е. Небольшие, циклолитоидной формы одиночные кораллы, диаметром 18–20 мм. Верхняя поверхность выпуклая, нижняя – уплощенная, с некоторой вогнутостью в центральной части. Голотека морщинистая, концентрическая. Чашка округлая, с эллиптическим углублением до 1/3 диаметра кораллита.

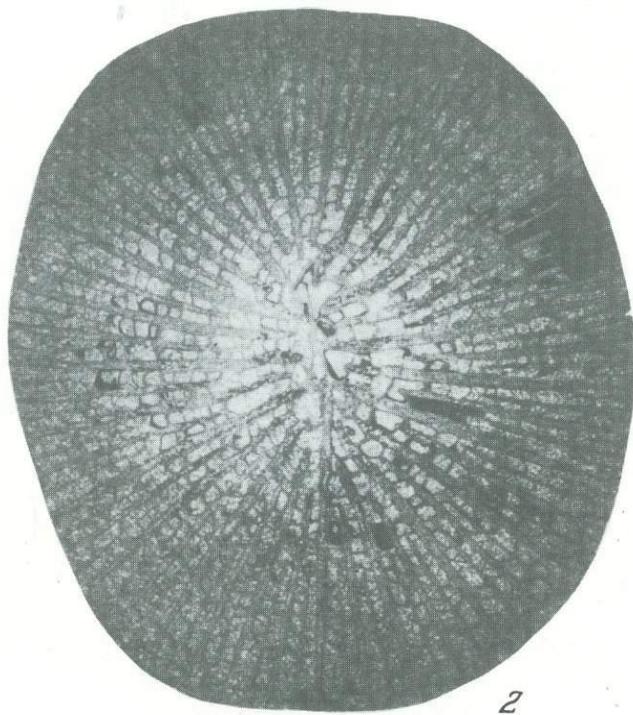
Септальный аппарат состоит из 200–220 тонких равномерно-пористых септ. Заложение их радиально-циклическое. Онтогенез септального аппарата происходил по формуле: $6C_1\ 6C_2\ 12C_3\ 24C_4\ 48C_5\ 96C_6\ (8-28)\ C_7$.

Радиальная циклическость нарушилась лишь на седьмой стадии онтогенеза из-за неполного заложения септ, и симметрия септального аппарата становилась билатеральной. Столбик отсутствует. Септы состоят из чередующихся простых и сложных трабекул, вследствие чего срединная линия и дистальные края септ имеют равномерно-четковидные, волнистоизогнутые очертания. Горизонтальные элементы эндотеки представлены синаптикулами и пеннулами. Пеннулы в отличие от синаптикул не имеют собственных центров кристаллизации. В поперечном сечении видны участки септ, без пеннул, с миопеннулами с одной стороны, полностью пеннулированные, но изолированные от со-

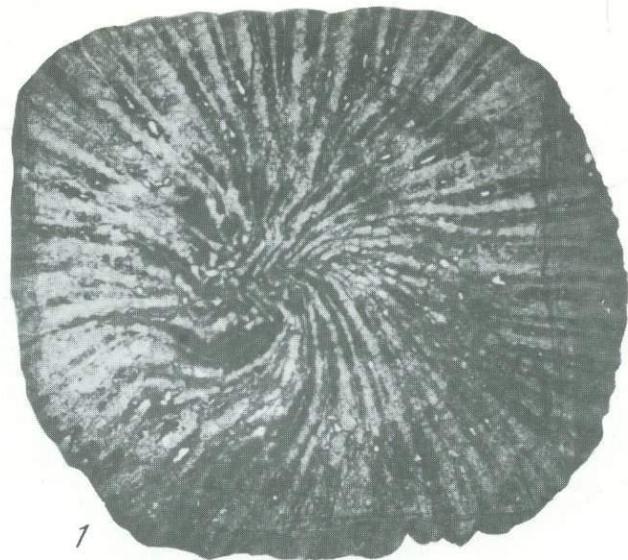
Таблица φ-I



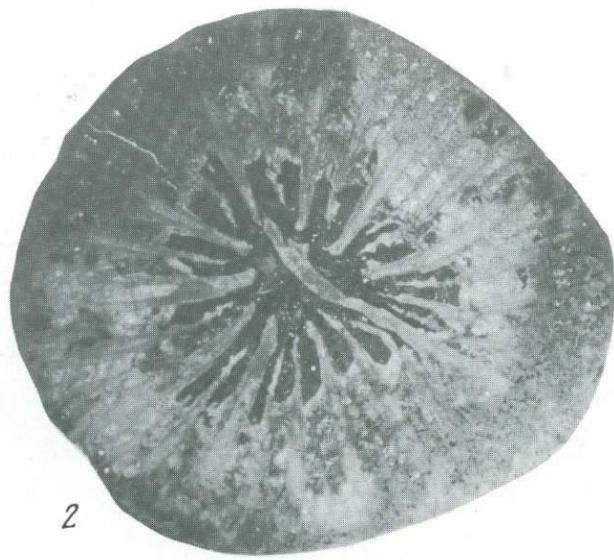
1



2

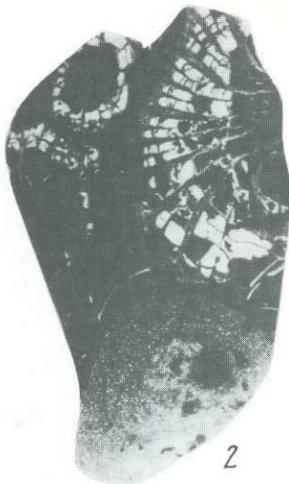
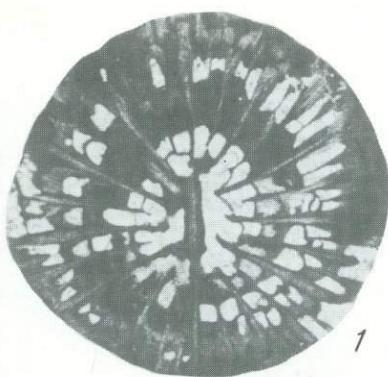


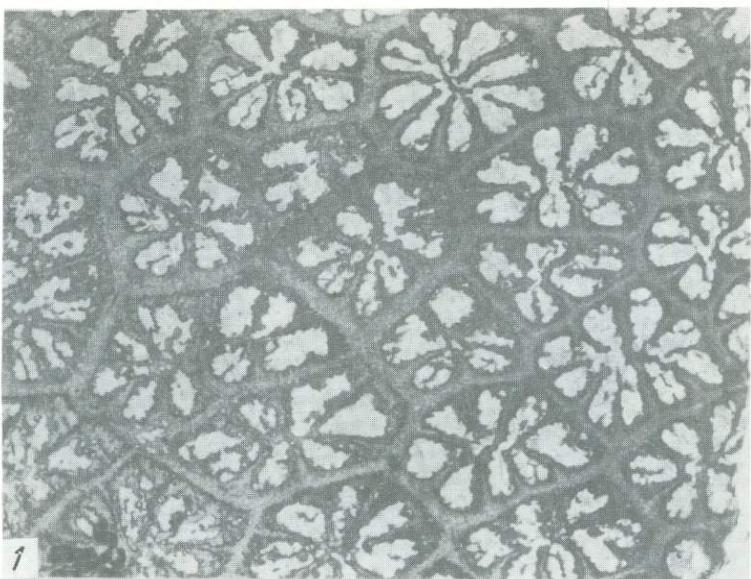
1



2

Таблица Ф-III



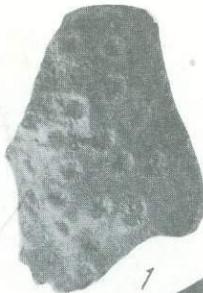


1



2

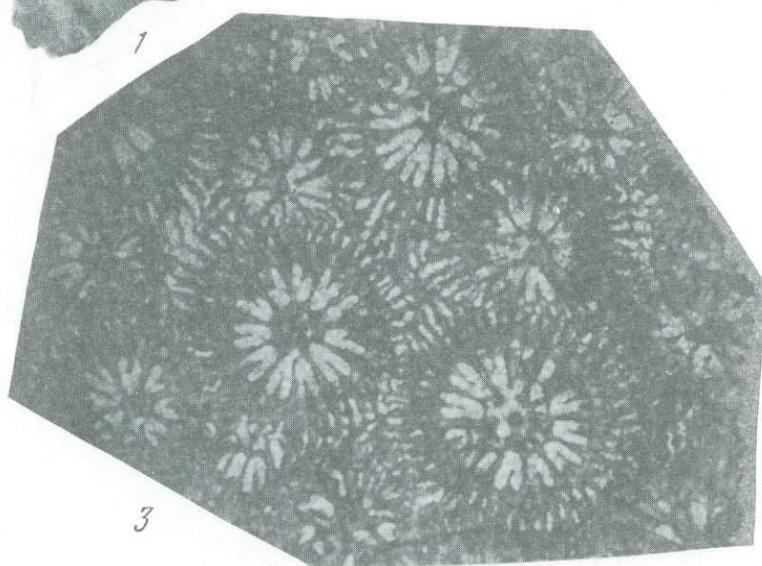
Таблица φ-V



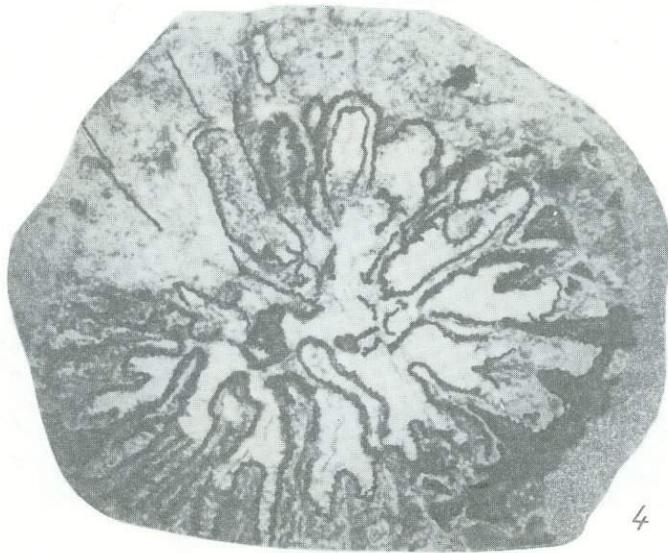
1



2

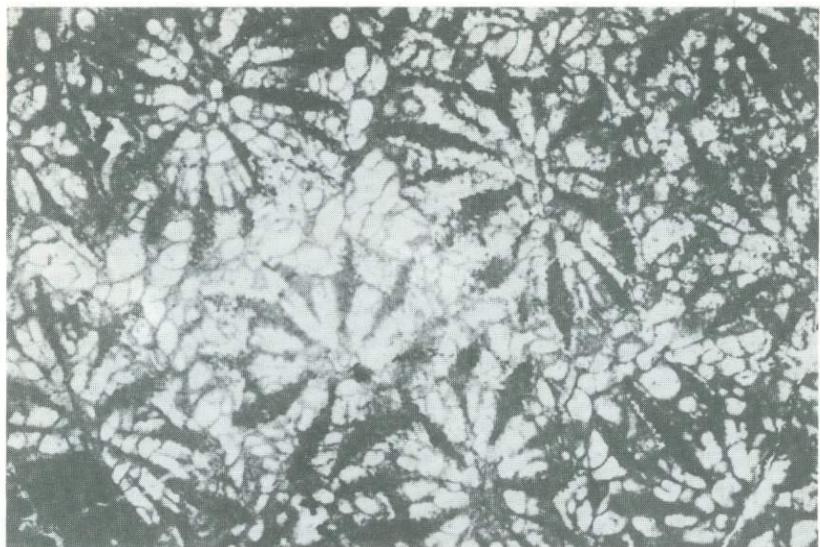


3

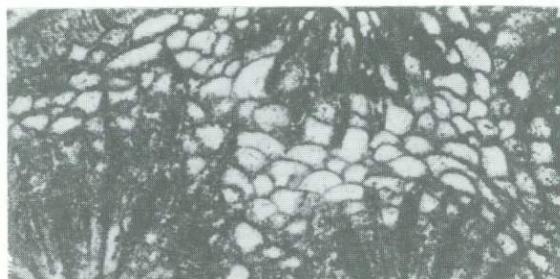


4

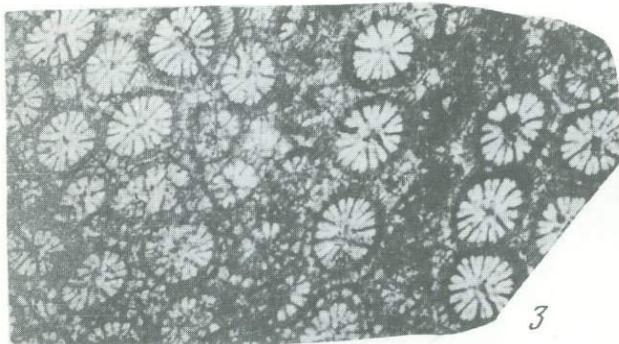
Таблица φ-Ⅶ



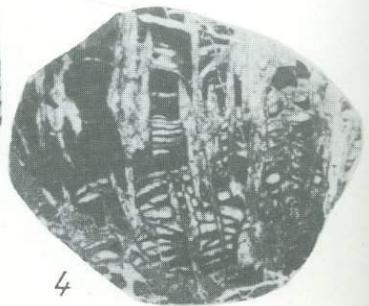
1



2

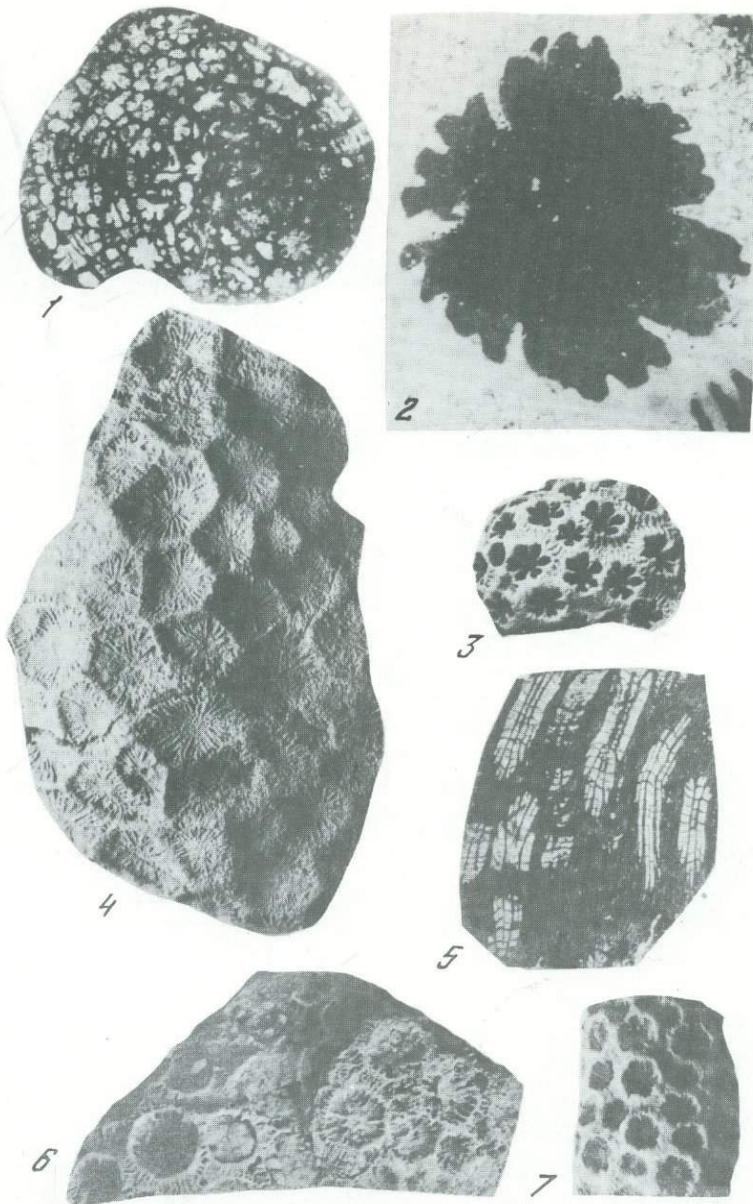


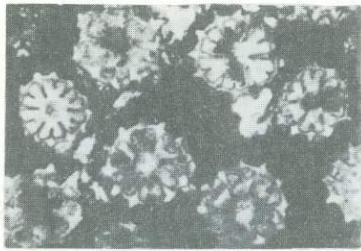
3



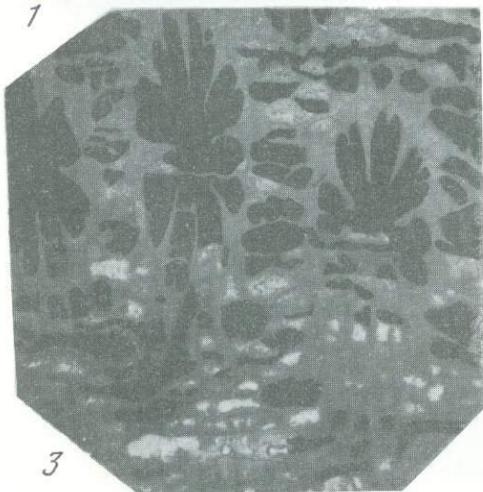
4

Таблица Ф-VII

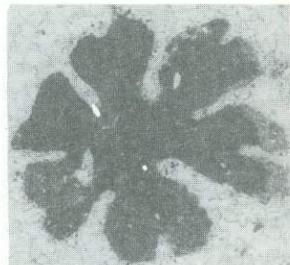




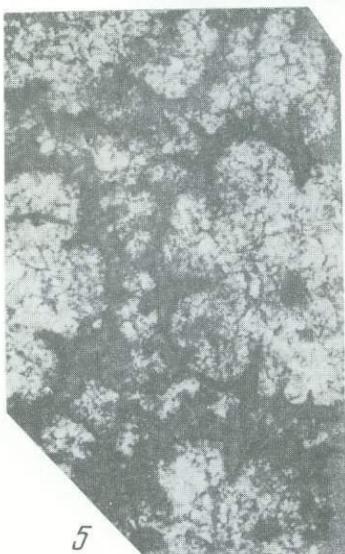
1



2



3



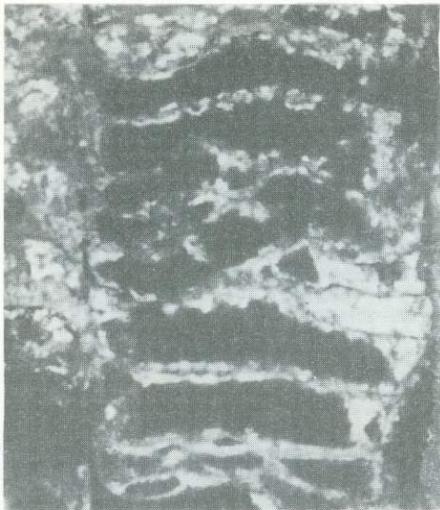
4



5

6

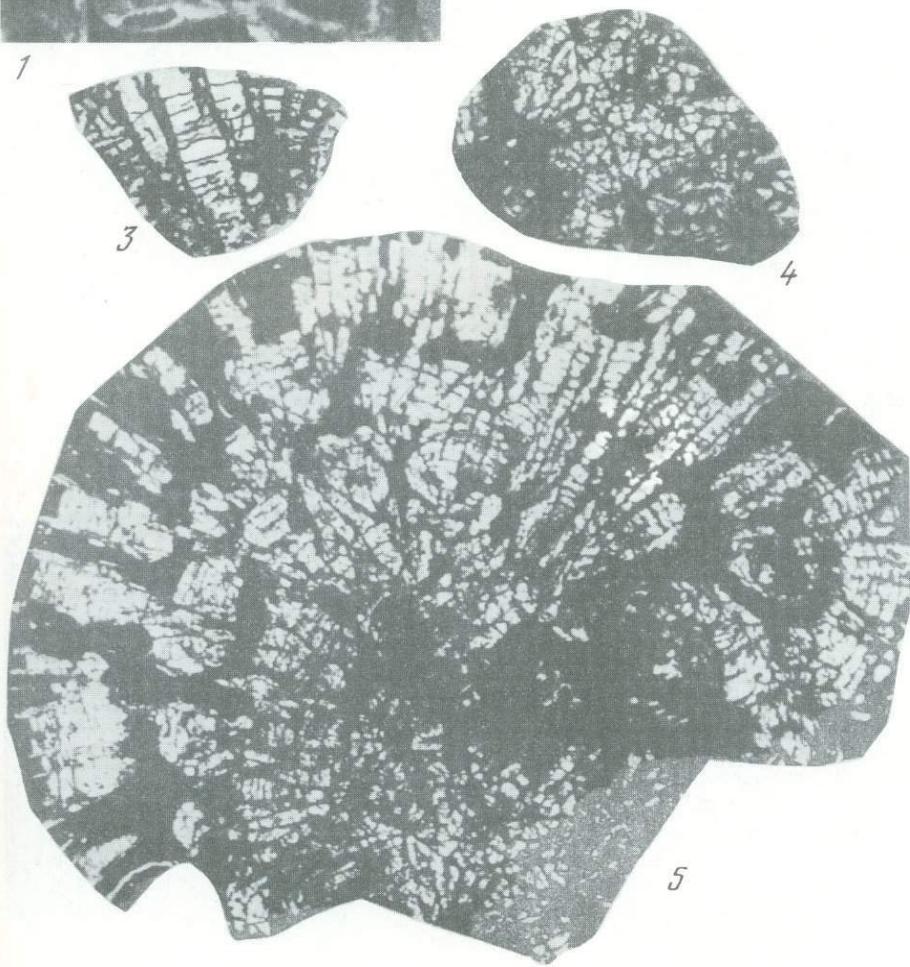
Таблица Ф-IX



1



2



3

4

5

Таблица Ф-Х

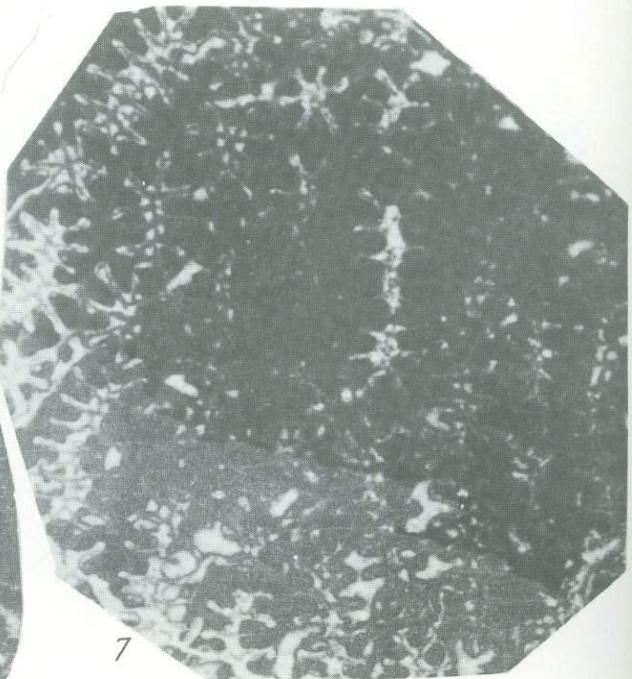
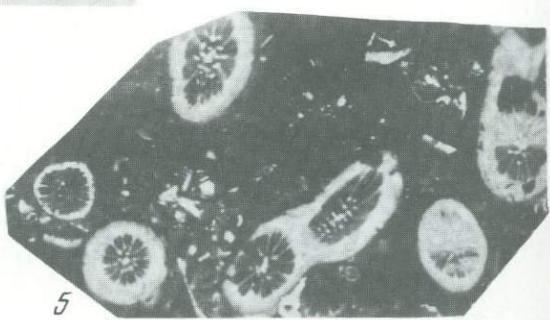
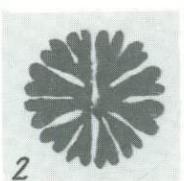
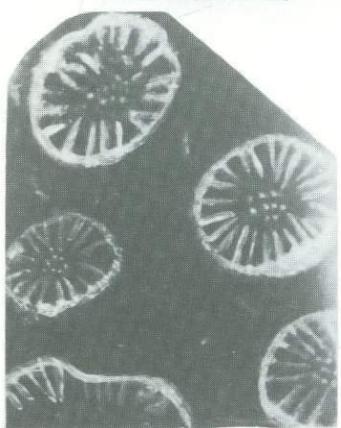
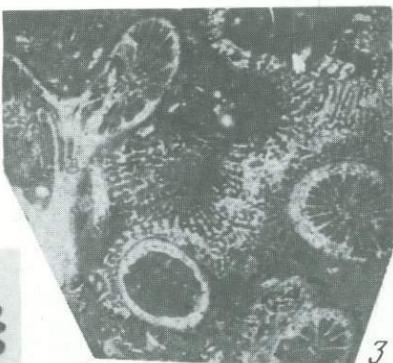
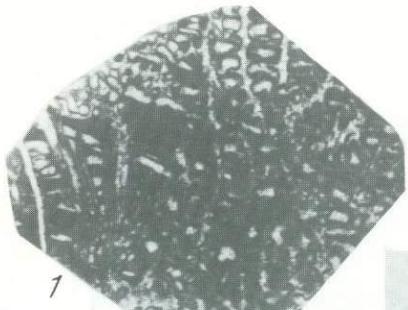
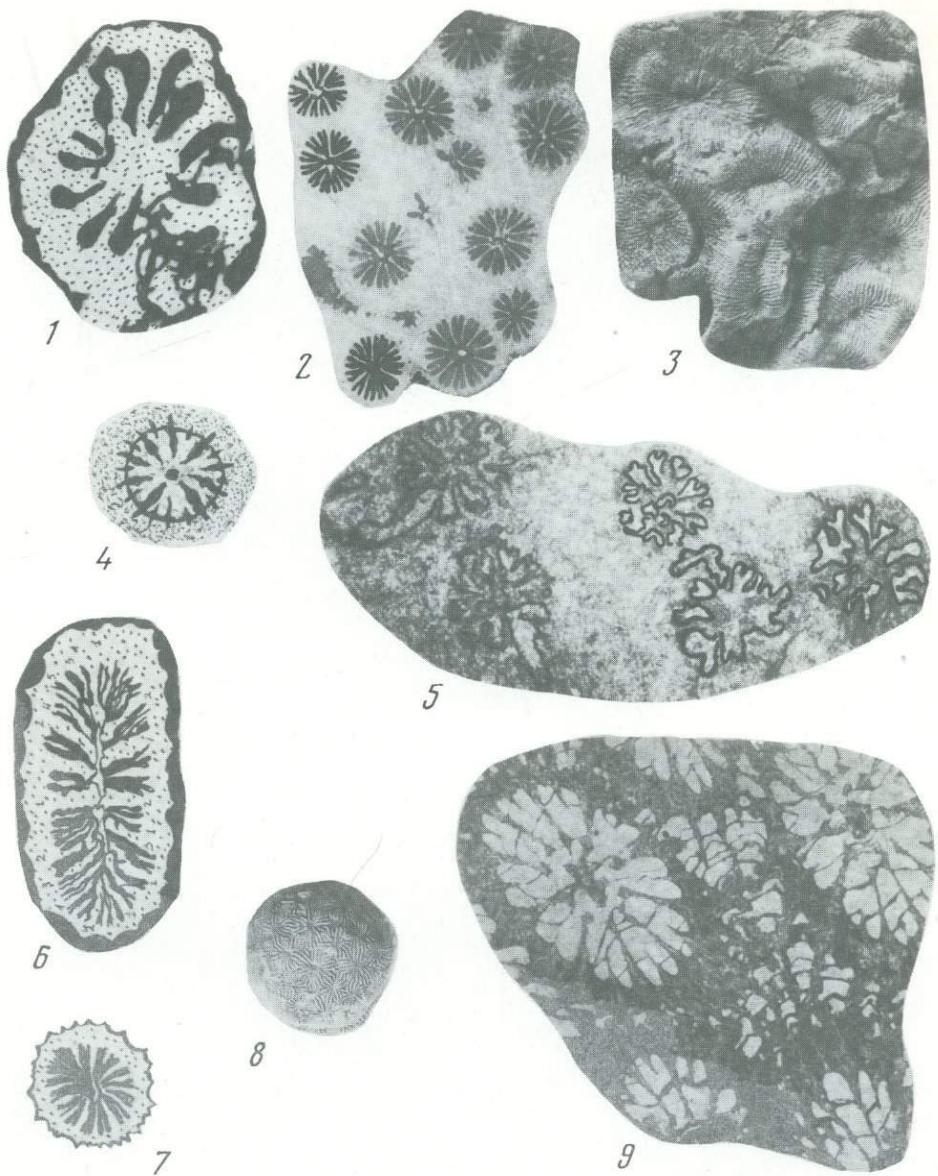
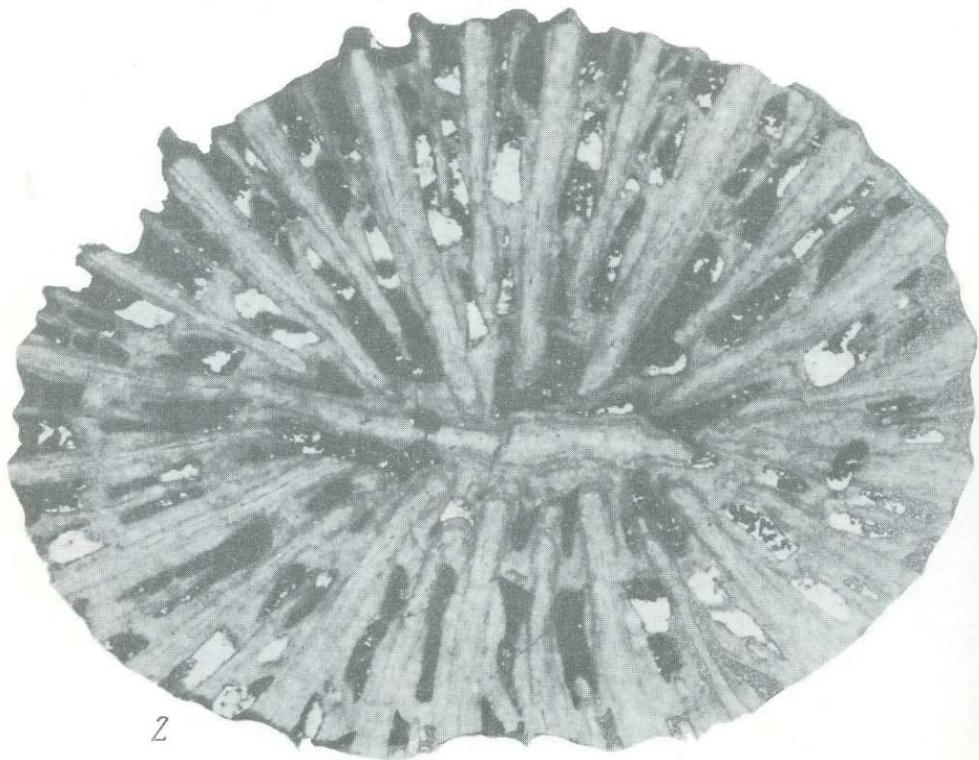


Таблица Ф-ХI





1



2



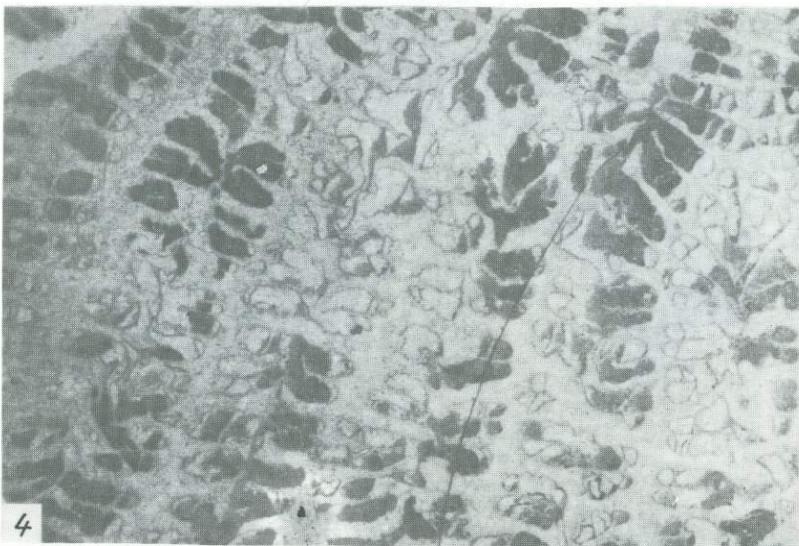
1



2



3

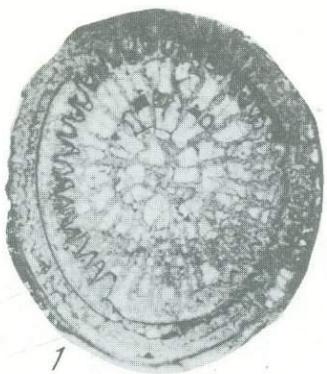


4

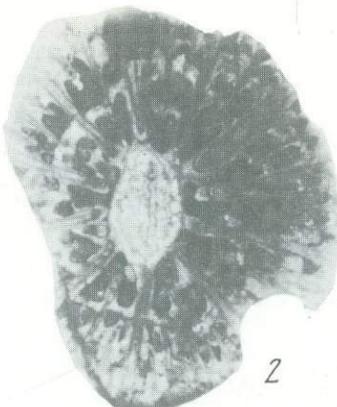
Таблица Ф-XIV



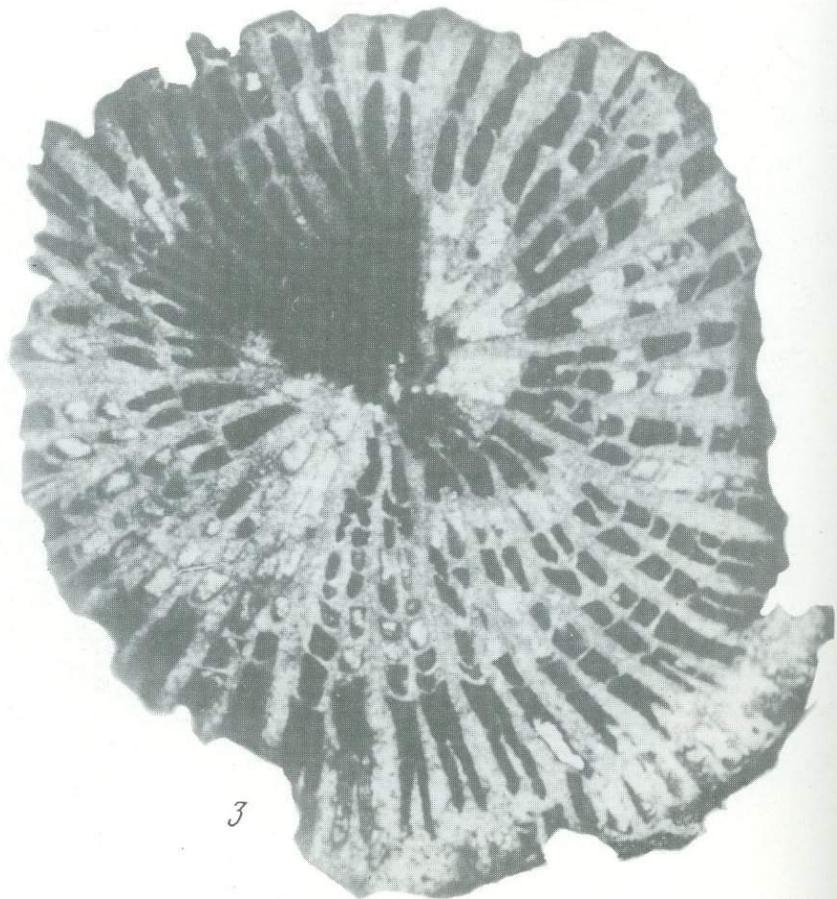




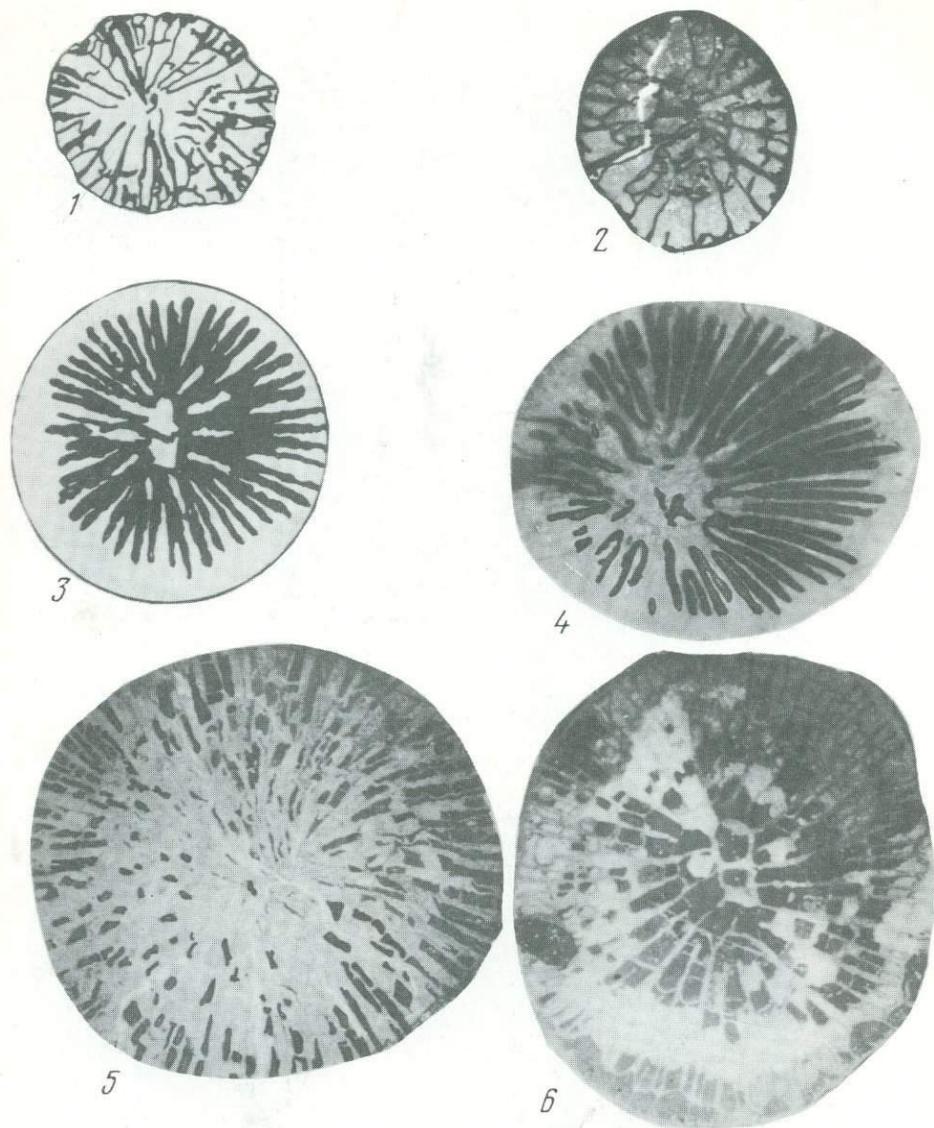
1



2



3



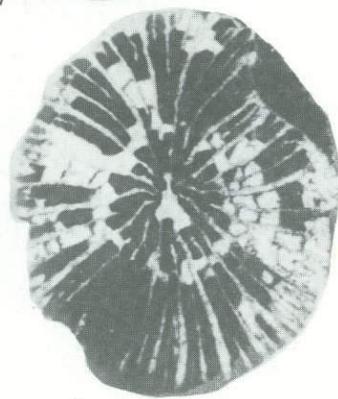
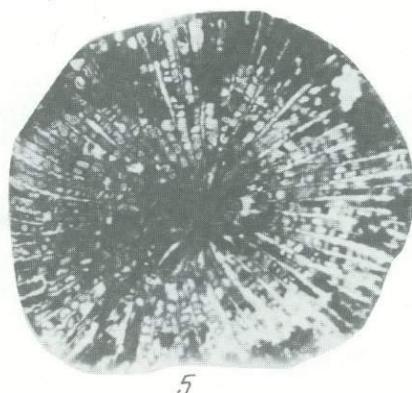
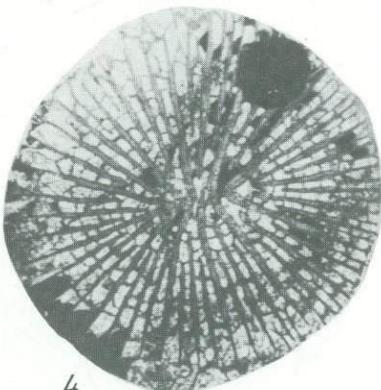
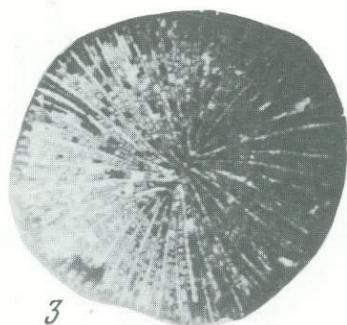
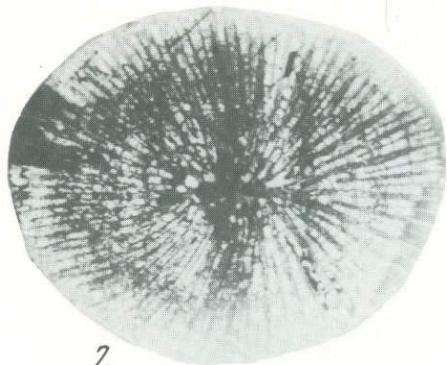
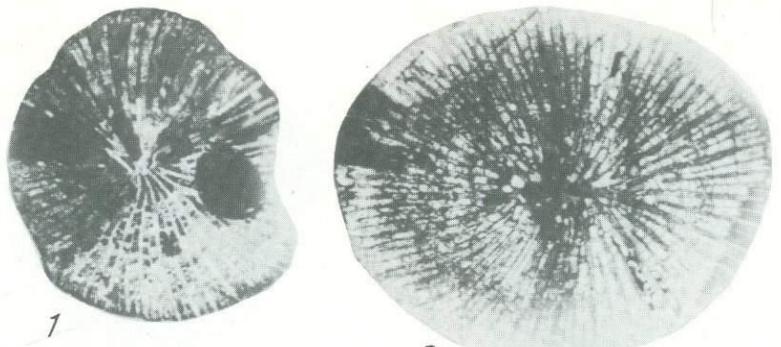
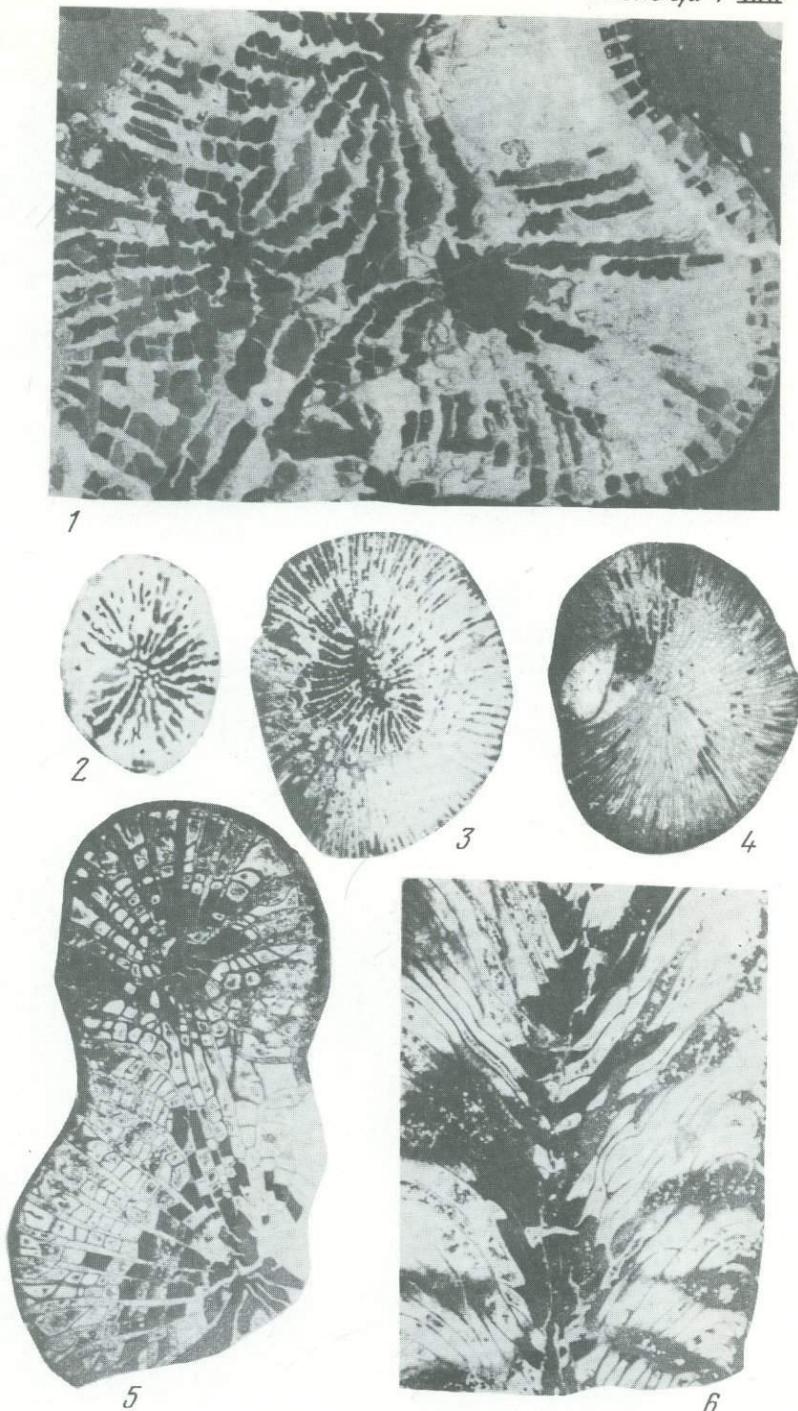


Таблица φ-ХХ



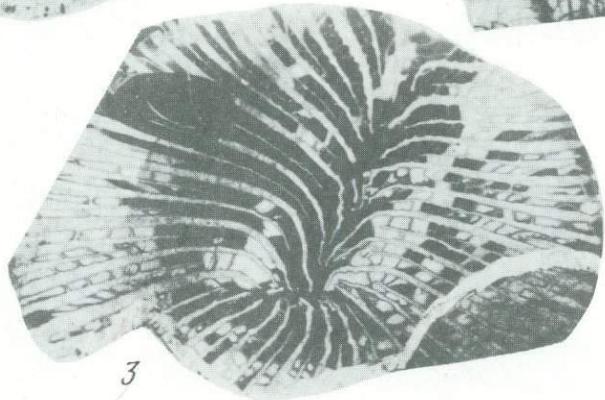
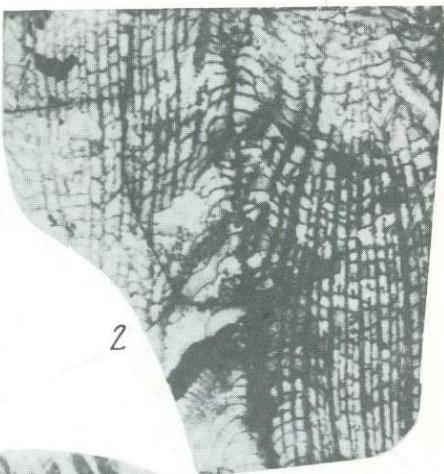
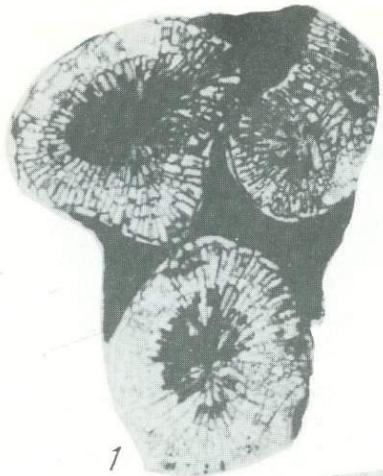
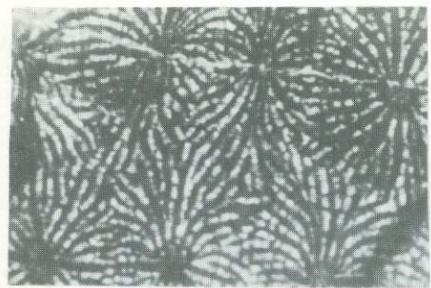
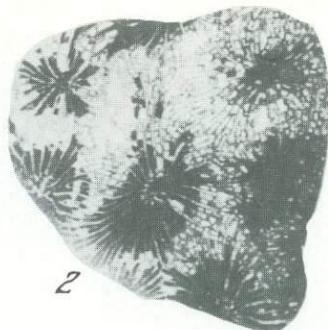


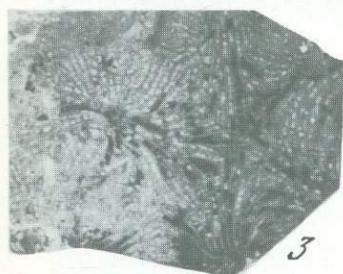
Таблица φ-XXI



1



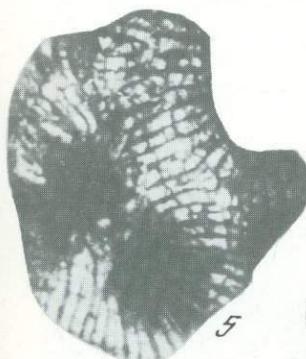
2



3



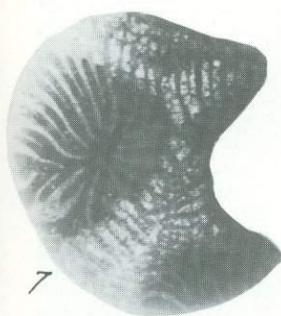
4



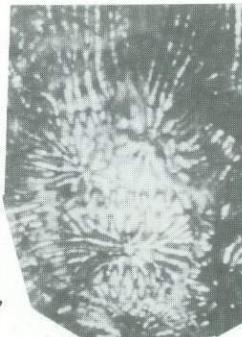
5



6



7



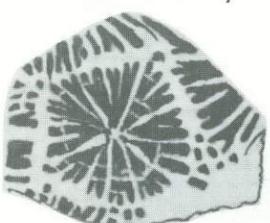
8



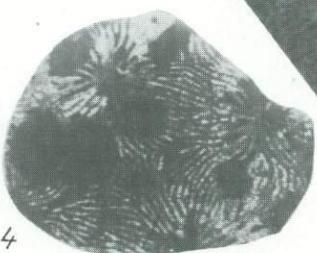
1



2



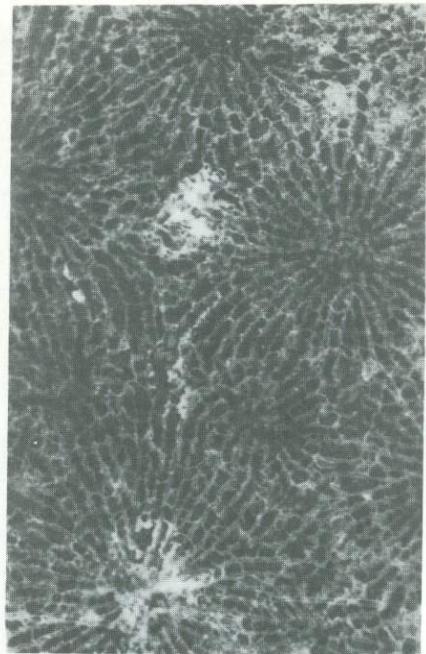
3



4



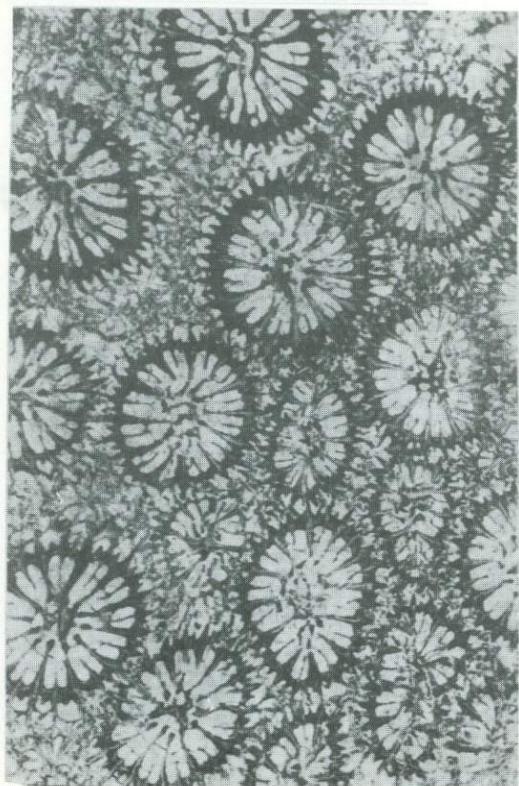
5



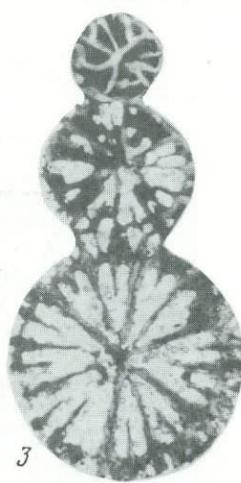
1



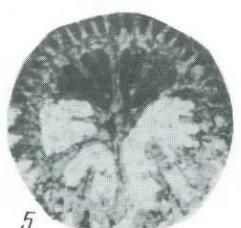
2



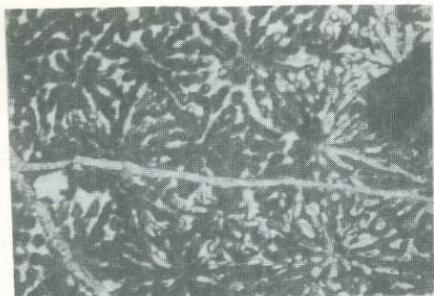
4



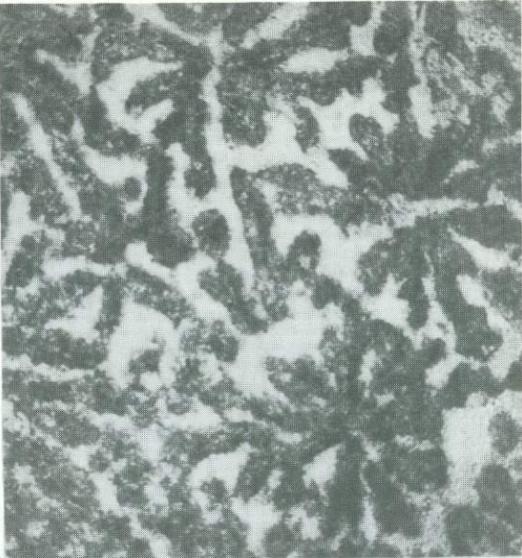
3



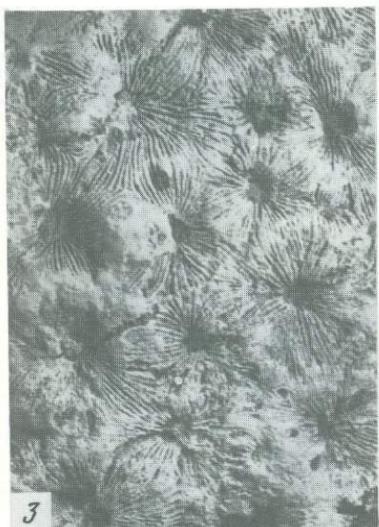
5



1



2



3



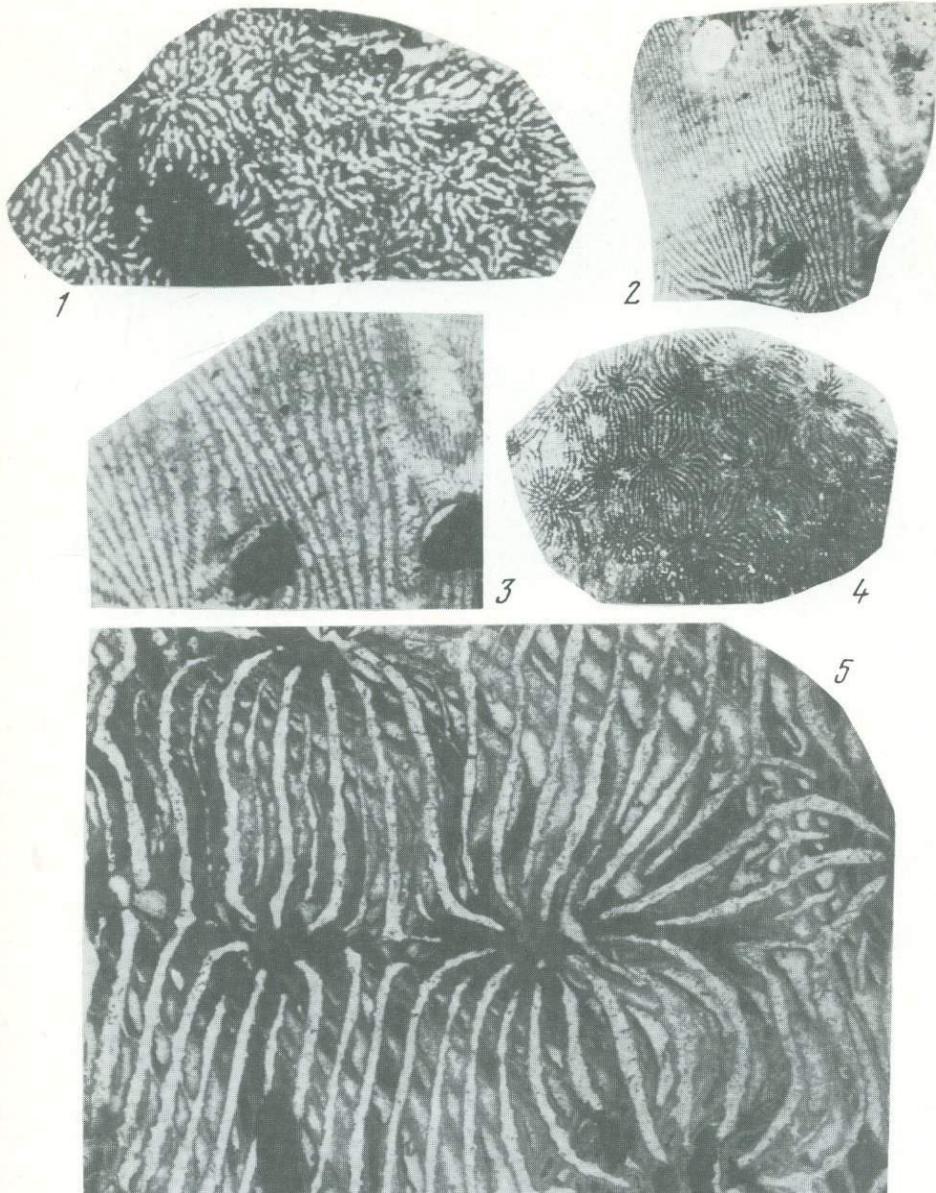
4

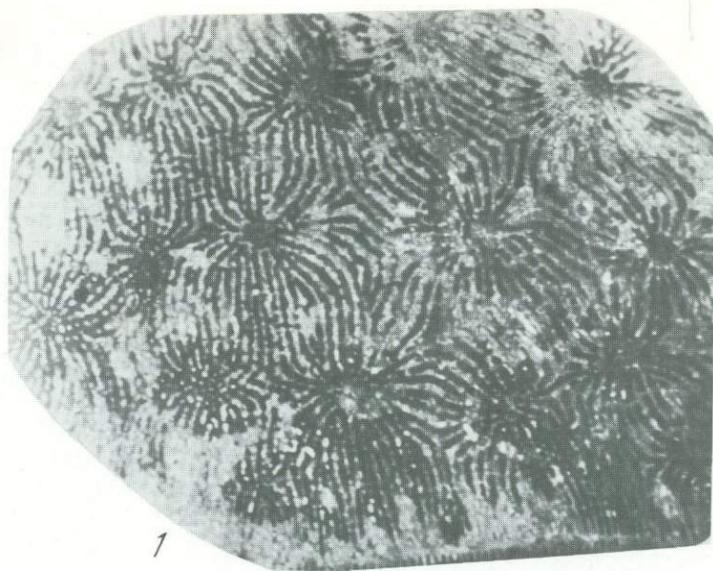


5

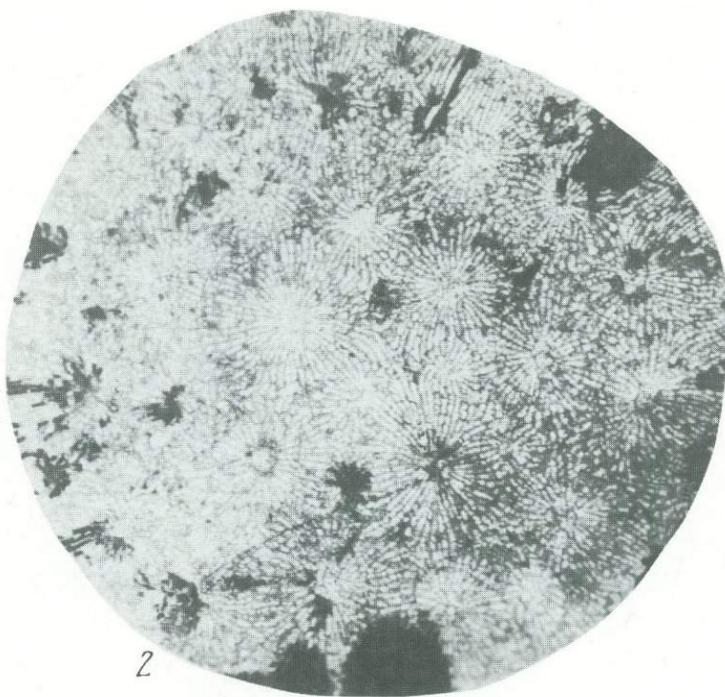


6

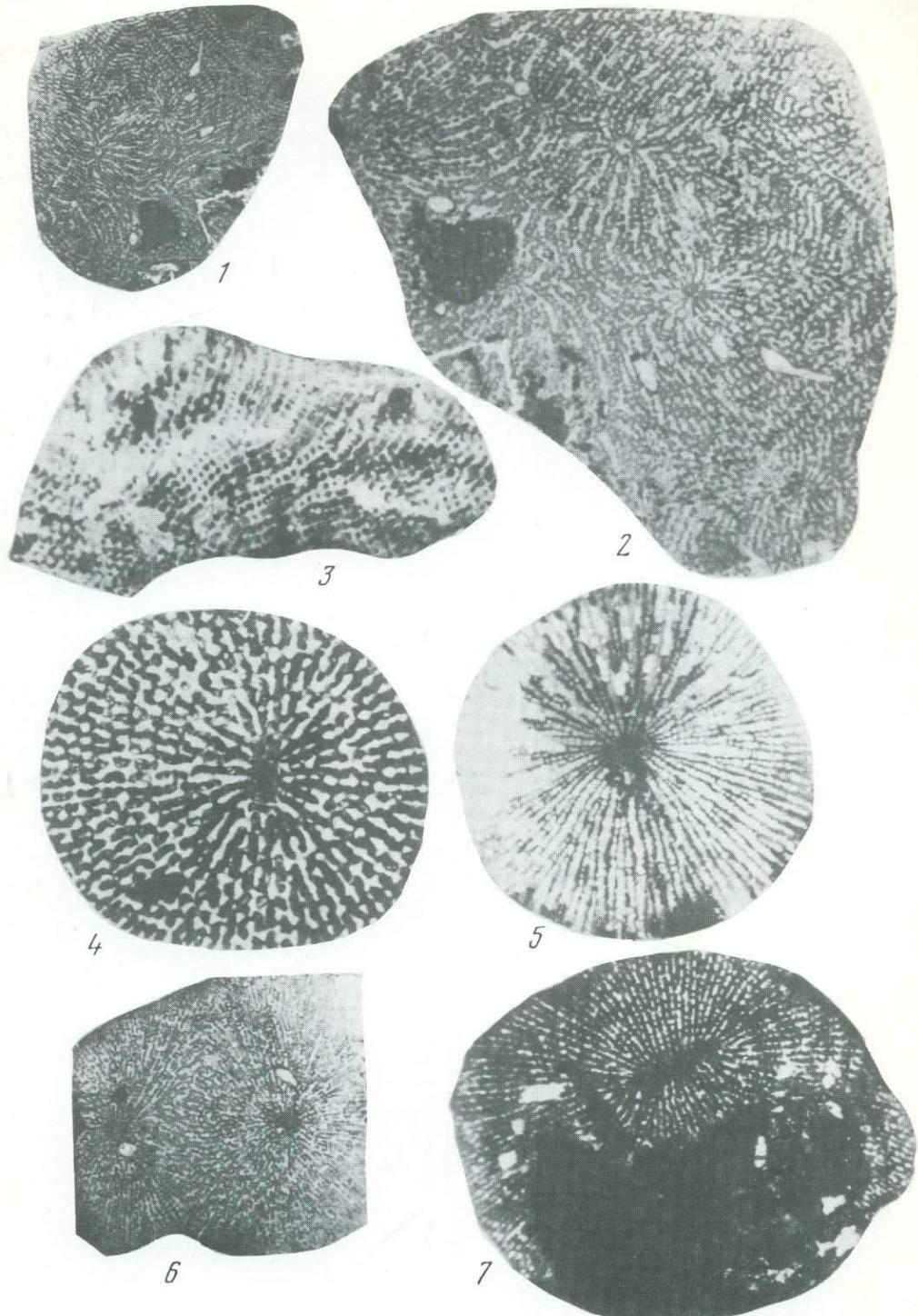


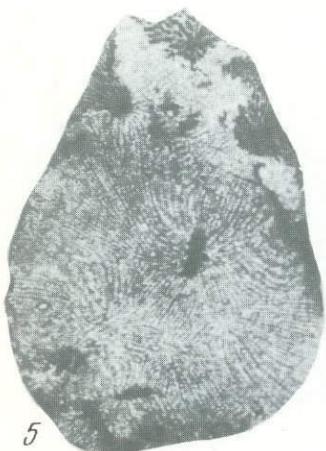
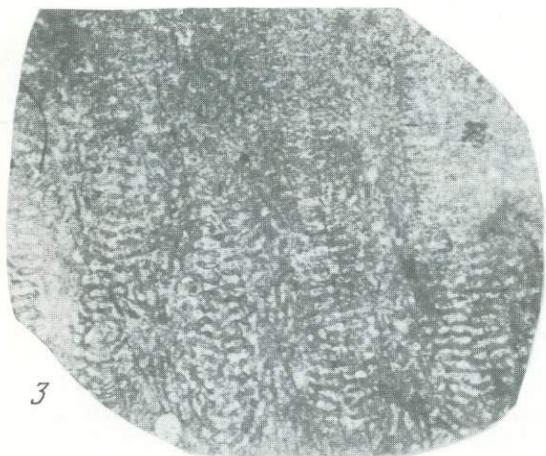


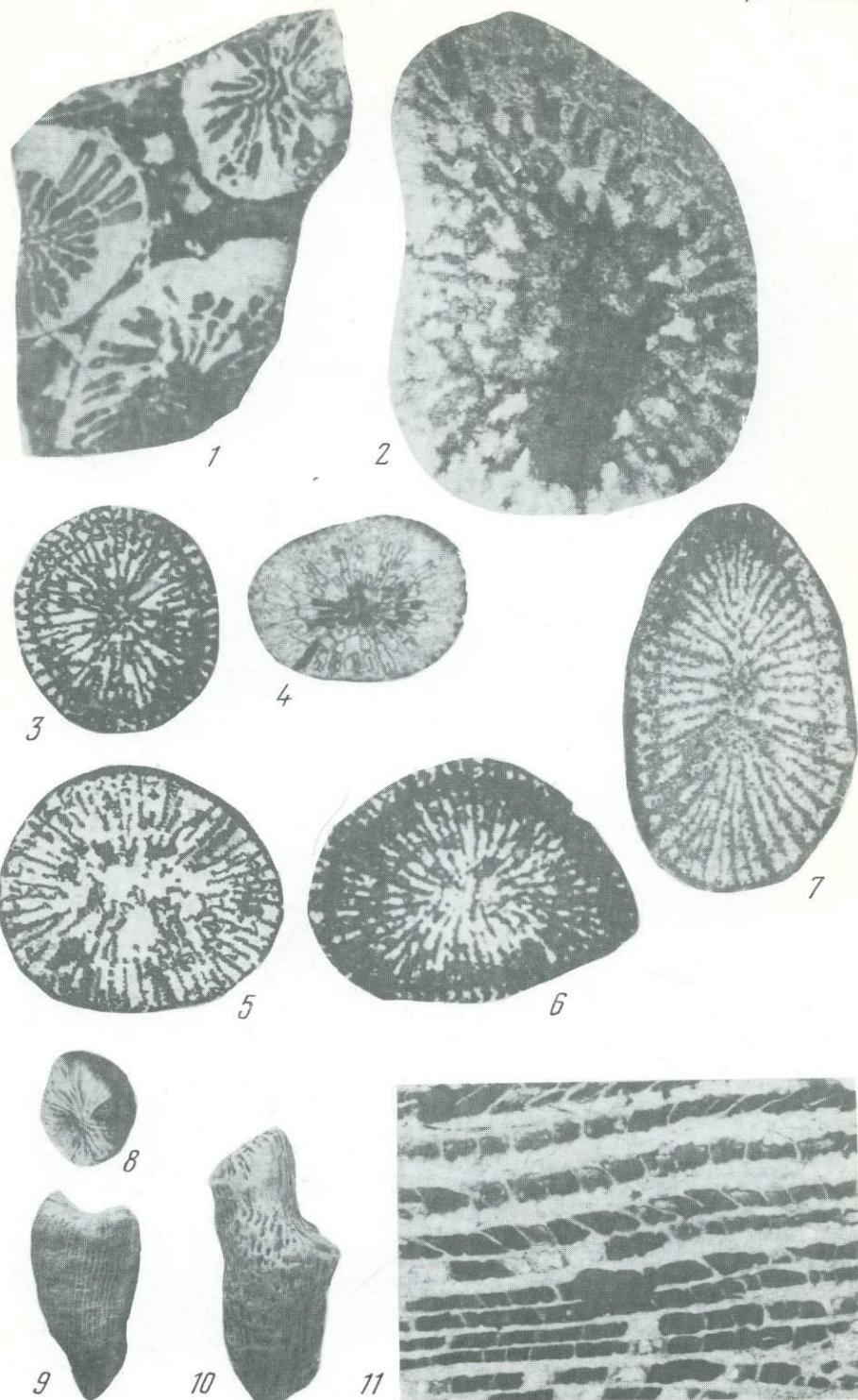
1

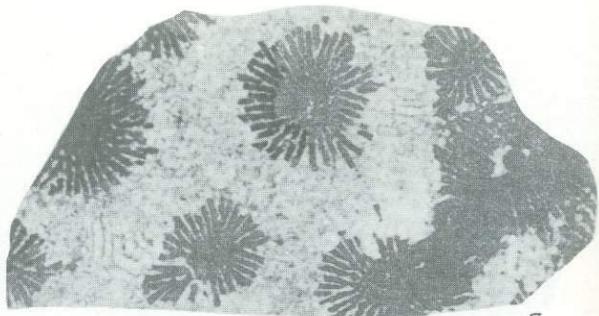
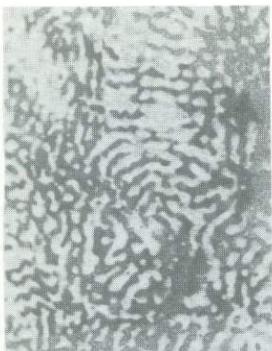
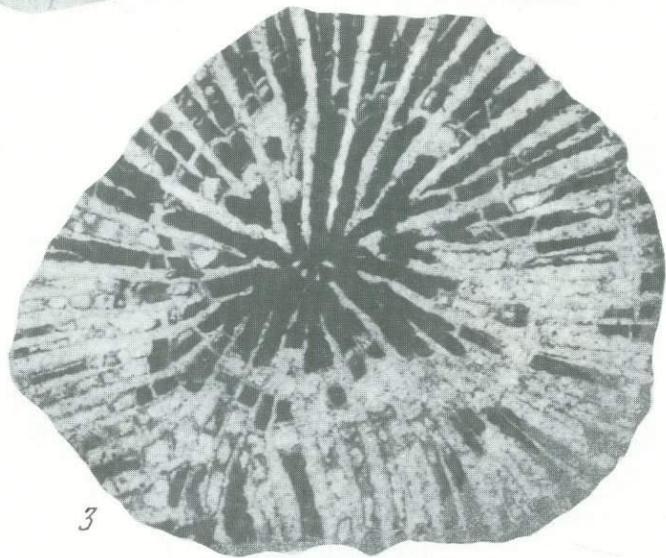
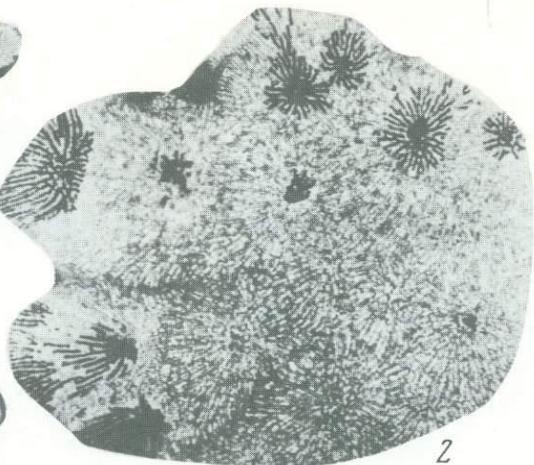


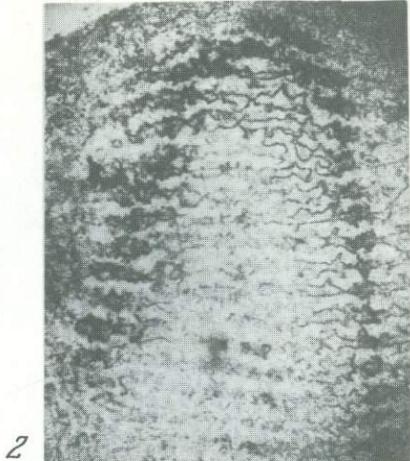
2

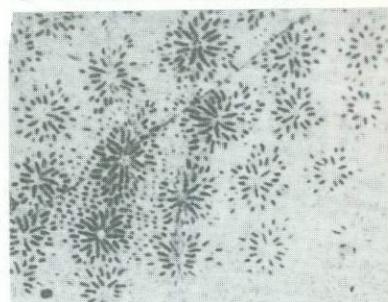
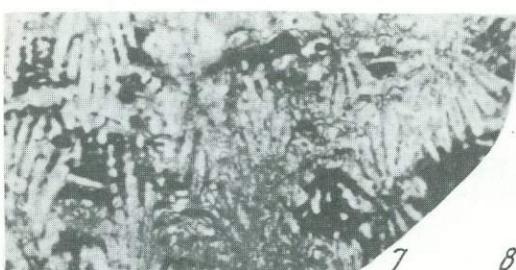
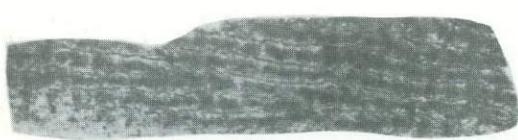
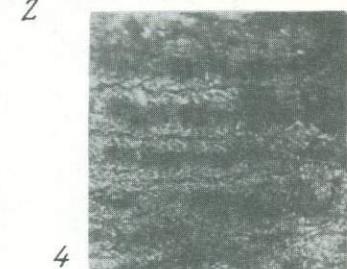
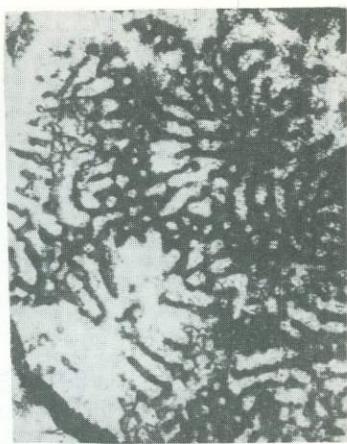
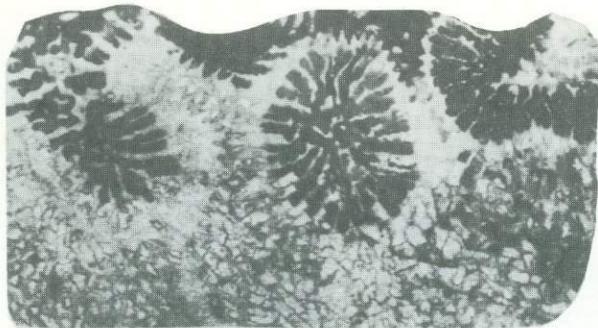












седних септ, пеннулированные и соединенные с соседними септами при помощи синаптикул. Наиболее сложный способ пеннуляции — объединение двух соседних септ в единую пеннулярную платформу.

Стенка синаптикулярная, располагается на нижней стороне кораллита.

Внутренние края септ не достигают центра; гастрокоралловая полость полипа, как и чашечное углубление, имела эллиптические очертания.

Справнение. Наличие удлиненного эллиптического чашечного углубления отличает описанный вид от близкого *Anabacia orbulites* Lam. из средней юры Франции [Ламуро, 1821].

Геологический возраст и распространение. Ранний келловей центральной части Северного Кавказа.

Материал. Два полных экземпляра хорошей сохранности; разрез по р. Уруп (сборы Г.А. Логиновой), долина р. Большой Зеленчук (сборы А.Е. Ткачука).

Род *Dermoseris* Koby, 1887

Dermoseris caucasica Krasnov

Табл. XXVII, фиг. 4

Название вида — по Кавказу.

Голотип: ДВГИ, № 1/13; Северный Кавказ, верхний оксфорд, р. Большой Зеленчук [Краснов, Старостина, 1976, с. 1, табл. 1, фиг. 5].

Описание. Фацелоидные колонии. Кораллиты свободные на всем протяжении, кроме основания. Чашки округлые, достигают в диаметре 10–15 мм, в центре щелевидно углубленные. Длина углубления около 1/5 диаметра чашки.

Септы тонкие, равномерно-пористые. Число их 96. Формула септального аппарата 6C₁ 6C₂ 12C₃ 24C₄ 48C₅. Септы первых трех циклов заложения длинные, почти достигают центральной полости; септы четвертого и пятого циклов более короткие.

Эндотека представлена многочисленными синаптикулами и пеннулами. Стенка ложная, образована сочленением периферических краев септ и синаптикул (синаптикулопека).

Гастральная полость полипа в поперечном сечении имеет удлиненно-эллиптические очертания, подобные форме чашечного углубления.

Сравнение и замечания. К описанному виду по диаметру чашки и количеству септ близок *Dermoseris loeve* (Michelin) из оксфорда (арговия) Франция [Beauvais, 1964, с. 228]. Форма чашечного углубления и гастральной полости у сравниваемого вида округлая. По характеру пеннуляции вид тождествен с *Anabacia urupensis* sp. nov., описываемым в данной работе.

Равномерная пористость септ, многочисленные синаптикулы и характер пеннуляции легко отличают вид от некоторых конвергентно сходных представителей *Thecosmilia*, *Cladophyllia* и *Eunomia*, а изолированные длинные кораллиты — от слитных форм *Dimorpharaea*.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд Северного Кавказа.

Материал. Одна полная чашка и четыре обломка кораллитов; бассейн р. Большой Зеленчук (сборы Г.А. Логиновой).

Род *Microsolena* Lamouroux, 1821

Microsolena agariciformis Etallon

Табл. XXVII, фиг. 1–3

Microsolena agariciformis: Roniewicz, 1966, с. 227, табл. 17, фиг. 1, 2 (см. синонимику).

Описание. Массивные тамнастериоидные колонии преимущественно корковидной формы. Кораллиты с отчетливо индивидуализированными центрами, расстояние 9. Зак. 243

между которыми от 2,5 до 10 мм. Число септ также изменчиво — от 30 до 110, но у большинства кораллитов — 50–80. Септы сливаются в бисептальные пластинки, тонкие, равномерно пористые. Синаптикулы и пеннулы многочисленные. Часто заметен столбик, точечный в поперечном сечении.

Сравнение. С своеобразный столбик, большое число септ и расстояние между центрами соседних кораллитов отличают данный вид от *M. loginovae*, описанного ранее [Краснов и Старостина, 1970, с. 77].

Экологические особенности. Вид принадлежит к группе рифолюбивых организмов, которые обитали в мелководном Преддобруджском проливе, соединявшем Крымский и Карпатский геосинклинальные бассейны.

Геологический возраст и распространение. Поздняя юра. Европа (оксфорд Польши, Швейцарии, юга СССР; оксфорд—кимеридж Франции и ФРГ; титон ЧССР).

Материал. 4 шлифа хорошей сохранности; Молдавская ССР, Готештско-Баймаклийская площадь, скв. 368, глубина 959–964 м, верхний оксфорд (сборы В.С. Саянова).

Род *Dactylaraea* d'Orbigny, 1849

Dactylaraea globularis (Koby)

Табл. XXVII, фиг. 6

Dimorpharaea globularis: Koby, 1904–1905, с. 36, табл. 24, фиг. 5, 5а.

Описание. Субфацелоидные колонии, каждая ветвь которых оканчивается короткой серией из двух-трех кораллитов. В сериях расстояние между центрами соседних кораллитов колеблется от 3 до 8 мм. Септальный аппарат состоит из 80–96 септ четвертого и пятого циклов заложения. Септы удлиненные, тонкие, равномерно пористые. Столбик губчатый. Эндотека и тека образованы многочисленными синаптикулами и пеннулами.

Сравнение. В отличие от *D. truncata* Orb. у вида на верхних концах колоний отсутствуют полностью изолированные кораллиты.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд Западной Европы.

Материал. Поперечный шлиф; Молдавская ССР, Готештско-Баймаклийская площадь, скв. 368, глубина 944–948 м, верхний оксфорд — нижний кимеридж (сборы В.С. Саянова).

Род *Comoseris* d'Orbigny, 1849

Comoseris irradians Thurmann et Etallon

Табл. XXVIII, фиг. 1–3

Comoseris meandrinoides: Thurmann et Étallon, 1862, с. 405, табл. 57, фиг. 9;

Comoseris irradians: Koby, 1880–1889, с. 404, табл. 111, фиг. 5; Koby, 1904–1905, с. 135, табл. 18, фиг. 4–6; Beauvais, 1964, с. 237.

Описание. Массивно-меандрические колонии, состоящие из извилистых серий кораллитов, отделенных друг от друга высокими гребневидными двойными стенками. Образуются внутричашечным почкованием. В сериях кораллиты не имеют самостоятельных стенок, а сливаются между собой. Отдельные кораллиты и чащечки отличаются по размерам и форме. Ширина серий в колонии от 5 до 15 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов в сериях 2–3 мм. Число септ в каждом кораллите 16–20. Септы образованы тремя–четырьмя циклами. Верхние края септ бугорчатые, бугорки более отчетливые в центральных частях чащечек.

Септальный аппарат в начальных стадиях развития был представлен четырьмя двусторонне-симметрично расположеными септами. Септы второго—четвертого циклов субпараллельны друг другу, несколько сходятся к центру кораллитов.

В поперечных шлифах видна прерывистость септ, что указывает на их пористость. Количество пор увеличивается по направлению к внутренним краям и стенкам. Центральные части септ более или менее сплошные. Стенки синаптикулотекальные, также с большим количеством пор. Как в септах, так и в стенках форма пор преимущественно округлая, изогнуто-округлая, реже угловатая. Боковые поверхности септ снабжены пленулами, хорошо развитыми, часто высокими, образующими вертикальные ряды.

Гистологическая структура септ из-за перекристаллизации видна плохо. Диаметр отдельных склеродермитов достигает 0,1—0,15 мм, чаще же он значительно меньше.

Сравнение. Число септ и расстояние между центрами соседних кораллитов отличают вид от всех известных данного рода. Например у *Comoseris minima* [Beauvais, 1964] из секвана Франции число септ 26, а расстояние между центрами — 1—2 мм.

Экологические особенности. Представители вида были широко распространены в фациях рифовых прибрежий. Широкая уплощенная нижняя поверхность колоний, наличие базальной эпитехи и незначительная высота указывают на возможность их свободного лежания на дне. Рубец прикрепления отсутствует.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд — ранний кимеридж; Швейцария, южные районы СССР (Крым, Северный Кавказ, Азербайджан).

Материал. 3 шлифа; северный Кавказ, основание верхнего оксфорда в бассейне р. Большой Зеленчук (сборы Г.А. Логиновой); Кционский перевал, верхний оксфорд (сборы М.М. Мацкевича и Э.А. Старостиной).

СЕМЕЙСТВО DERMOSMILIIDAE KOBY, 1887

Род *Dermosmilia* Koby, 1884

Dermosmilia ex gr. pusila Koby

Описание. Небольшие ветвистые колонии. Кораллиты полуслившиеся. Чашки изогнуто-округлые. Диаметр кораллитов от 4 до 12 мм. Число септ 36. Верхние края их снабжены зубцами, которые более отчетливы по направлению к центральным частям кораллитов. Столбик иногда грифелевидный, чаще париетальный, губчатый. Стенка синаптикулотекального типа. Эпитеха выражена слабо, имеет вид морщинистых колец. Протосепты в числе шести широкие и внутренними краями почти доходят до столбика. Примерно такой же длины и ширины 6 септ второго цикла заложения. Септ третьего цикла 12. По длине они примерно на 1/4 меньше септ первого и второго циклов. В наиболее крупных кораллитах имеется 12 септ четвертого цикла, длина которых достигает 1/3 длины протосепт. Верхне-внутренние края септ скосены, поэтому чашки приобретают характерную углубленность. Иногда наблюдается прерывистость септ, указывающая на наличие пор.

Септальные ребра на боковой поверхности кораллитов покрыты мелкими бугорками, представляющими собой выступы склеродермитов. По размещению бугорков можно судить о расположении септальных трабекул — веерообразно — вертикальном или близком к тому в осевой части септ и субгоризонтальном к наружному и внутреннему краям септ. Из-за перекристаллизации структура септ оставалась недоизученной.

Сравнение. От *Dermosmilia simplex* Koby отличается значительно меньшим числом септ. Точная диагностика затруднительна из-за недостаточной сохранности материала.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. В позднеюрских бассейнах Южной Европы представители вида встречались в фациях рифового прибрежья. Колонии всегда прикрепленные, но прикрепление,

очевидно, было непрочным. Большинство обнаруженных остатков — обломки, захороненные в субгоризонтальном и даже перевернутом положении.

Геологический возраст и распространение. Оксфорд—кимеридж Западной Европы, титон Крыма.

Материал. Две неполные колонии хорошей наружной сохранности, но с перекристаллизованными скелетными элементами; Горный Крым, нижний титон Байдарской долины, мергелистая толща уроцища Карадагского леса и водораздела Байдарской и Коккозской долин.

Род *Calamophyllia* Blainville, 1830

Calamophyllia tangana Thomas

Табл. XXIX, фиг. 1

Diplarea sikesi: Gregory, 1930, с. 207 (частично); *C. tangana*: Thomas, 1963, с. 32, табл. 1, фиг. 2а, в.

Диагноз. Колонии высотой до 100 мм, диаметр кораллитов 6 мм, число септ около 40.

Описание. Кустовидно-ветвистые колонии высотой 100–110 м. Кораллиты многочисленные, длинные, субпараллельные, свободные на большом протяжении, с диаметром 4–6 мм. Число септ у взрослых кораллитов 40. На внутренних концах септы булавовидно утолщенные, неравномерно пористые.

Онтогенез. Простое строение септального аппарата без труда позволяет составить формулу появления септ в онтогенезе $5C_1\ 5C_2\ 10C_3\ 20C_4$. Септы первого и второго циклов заложения по размерам почти не отличаются. Их расположение обусловливает билатеральный план строения септального аппарата. Септы третьего цикла наполовину тоньше и короче первых, четвертого цикла —rudimentарные. Столбик ложный, губчатый, иногда незаметный. Эндотека представлена диссепментами и редкими синаптикулами в периферической зоне кораллитов. Стенка синаптикулярная, обычная для представителей этого рода.

Сравнение. Описанные экземпляры ничем фактически не отличаются от голотипа из средней юры Кении, первоначально описанного Д. Грегори [Gregory, 1930] под названием *Diplarea sikesi*. Х. Томас [Tomas, 1963] обнаружил, что формы с диаметром 5–6 мм резко отличны от остальных, объединенных этим названием, и выделил их в самостоятельный вид. Кроме того, Томас выяснил, что формы с меньшим диаметром кораллитов, описанные Грегори, как *Diplarea*, имеют все черты *Calamophyllia* и должны быть отнесены к этому роду.

Экологические особенности и тафономическая характеристика. Типичные рифостроители. В байосское время на территории Юго-Восточного Памира представители вида были основными рифостроющими организмами. Крупных построек в связи с большим привносом терригенного материала они не создали, но встречаются биостромы размером 25x0,5x0,3 м.

Геологический возраст и распространение. Байос Восточной Африки (Кения, Танганьика) и Юго-Восточного Памира.

Материал. Десять крупных экземпляров хорошей сохранности. Юго-Восточный Памир; район массива Мынхаджир, средняя часть разреза нижнего байоса, коралловые известняки, перекрывающиеся толщей мергелей и глинистых известняков с остатками раннебайосских аммонитов *Stephanoceras* (Дронов и Андреева, 1968).

Calamophyllia flabellum Blainville

Calamophyllia flabellum: Blainville, 1830, с. 312, табл. 52, фиг. 4; Koby, 1884, с. 182, табл. 53, фиг. 1–3; табл. 54, фиг. 1, 3, 4; Speyer, 1913, с. 222, табл. 22, фиг. 24; Бендукидзе, 1949, с. 79, табл. 6, фиг. 6; 1960, с. 29; Савицкий и Краснов, 1970, с. 12–21, табл. 1;

Lithodendron flabellum: Michelin, 1843, с. 94, табл. 21, фиг. 4;
Eunomia flabella: d'Orbigny, 1850, с. 32;
Rhabdophyllia flabella: Thurmann et Étallon, 1862–1864, с. 386, табл. 54, фиг. 2;
Thecosmilia flabella var. *compacta*: Ogilvie, 1897, с. 207, табл. 14, фиг. 5 (non 5a–5c); Prever, 1909, с. 755, фиг. 14;
Thecosmilia flabella car. *crassa*: Ogilvie, 1897, с. 208;
Calamoseris flabellum: Geyer, 1955b, с. 332;
Calamophylliopsis flabellum: Beauvais, 1964, с. 242–244, табл. 22, фиг. 6; табл. 23, фиг. 2, 5–7, табл. 24, фиг. 1.

Г о л о т и п: происходит из верхнего оксфорда Франции [Blainville, 1830, табл. 52, фиг. 4]. Место хранения неизвестно.

Д и а г н о з. Пучковидные и кустовидно-ветвистые колонии; кораллиты длинные, свободные на всем протяжении, кроме основания. Диаметр кораллитов различен от 4 до 12 мм. Число септ 32–100. В основном они пористые на внутренне-верхних краях. Столбик ложный, губчатый, имеется не всегда.

С о с т а в в и д а: *Calamophyllia flabellum* Blainville, оксфорд–титон Франции, Португалии, Швейцарии, ФРГ, СССР; f. *compacta* Koby, верхний оксфорд Франции и Швейцарии; C. f. *granulosa* Koby, кимеридж Швейцарии; C. f. *crassa* Koby, C.f. *nodosa* Koby, с. f. *ducreti* Koby, поздний оксфорд (аргентинский) Швейцарии и Португалии; c.f. *gisselidonensis* subsp. nov., титон Северной Осетии; C. f. *sachalinensis* subsp. nov., кимеридж–титон Сахалина.

Э к о л о г и ч е с к и е о с о б e н н o s t i. Представители вида – важнейшие рифо-строители позднеюрской эпохи.

Calamophyllia flabellum flabellum (Blainville)

Табл. XXIX, фиг. 3

См. С и н о н и м и к у вида.

См. описание голотипа вида.

О п и с а н и е. ФацелOIDНЫЕ колонии многочисленных, очень длинных кораллитов, обособленных друг от друга на большом протяжении и сходящихся к основанию. Чашки овальные и овально-искривленные, слабо углубленные. Диаметр их 4–10 мм. Число септ у взрослых особей 90, циклов заложения 4. Верхние края септ скошены по направлению к центру кораллита. Как верхние, так и внутренние края септ бугорчатые. Бугорки более заметны в центральных частях верхних краев. Столбик отсутствует.

Диаметр кораллитов в онтогенезе менялся от 3 до 10 мм. Кораллиты в верхних частях часто дихотомически разделялись на дочерние особи. У юных форм диаметр кораллитов около 5 мм; септальный аппарат состоит примерно из 40 септ первого и второго циклов. У более взрослых форм диаметр кораллитов увеличивается до 10 мм, число септ – до 90, а число циклов – до 4.

В поперечных шлифах синаптикулоподобное строение стенок, их ребристость, наличие в эндотеке синаптикул и диссепиментов. На боковых поверхностях септ – многочисленные заостренные зубцы, отходящие от септальной плоскости под прямым или несколько меньшим углом. Иногда зубцы крючковидно изогнутые. Синаптикулы, как правило, соединяют противоположные зубцы соседних септ. В отличие от диссепиментов синаптикулы толще и в их разрезах иногда видны склеродермы. В косо-ориентированных участках шлифов на всей поверхности септ обнаруживаются многочисленные поры, различные по форме и размерам. Максимальный диаметр пор 0,3–0,5 мм.

С р а в н е н и е. По диаметру чашек подвид сходен с C.f. *compacta* из аргентина (низы верхнего оксфорда) Швейцарии, но отличается от него большим количеством септ. Однаковые с описанным подвидом число септ имеют C.f. *nodosa* и C.f. *ducreti*, но минимальный диаметр чашек у номинального подвида всегда меньше, чем у сравниваемых (4 против 6).

Геологический возраст и распространение. Оксфорд Швейцарии, кимеридж ФРГ, титон Чехословакии, Крыма и Кавказа.

Материал. 5 полных колоний и около 20 фрагментов хорошей сохранности из титонских известняков Балаклавы; западная часть Горного Крыма.

Calamophyllum flabellum giseldonensis Starostina et Krasnov

Табл. XXIX, фиг. 5–7.

Название подвида — по р. Гизельдон в Северной Осетии.

Голотип: СевКавНИПИнефть, № 1/9; Северная Осетия, р. Гизельдон, титон [Краснов, Старостина, 1976, с. 17, табл. I, фиг. 4].

Описание. Фацелоидные колонии высотой до 180 мм. Кораллиты, свободные почти по всей длине, сходятся пучком в месте прикрепления колонии к субстрату. Чашки овальные и овально-искривленные, слабо углубленные в центральных частях. Диаметр их достигает 12 мм, расстояние между центрами соседних чашек (кораллитов) колеблется от 10 до 15 мм. Септы в числе около 50, на внутренне-верхних краях пористые. Циклов заложения 4. Появление септ в онтогенезе отвечает формуле $6C_1\ 6C_2\ 12C_3\ 24C_4$. Дистальные и внутренние края септ зубчатые (4–5 зубцов на 2 мм длины), боковые поверхности покрыты отчетливыми бугорками. По форме и размерам септальные поры разнообразны. Наибольший диаметр пор 0,3–0,5 мм. Столбик отсутствует. Стенка синаптикулотекального типа.

Сравнение. Количественные признаки подвидов *Calamophyllum flabellum* в целом весьма отчетливы (табл. 6).

Таким образом, наиболее близкими к описанному можно считать подвиды *Calamophyllum flabellum nodosa* и *C. flabellum ducreti*, но от обоих *C. flabellum giseldonensis* отличается меньшее количество септ и диаметр чашки.

Замечание. Впервые предпринимается попытка рассмотреть внутривидовой состав *C. flabellum*. При этом встретились значительные трудности, связанные с недостатком сведений о голотипах большинства подвидов, а главное, с разновременностью их первоописаний (начиная с 1830 г.) и отсутствием ревизии на современной методической основе. Основной критерий выделения подвидов этого вида можно назвать морфологогеографическим, однако, когда *C. flabellum nodosa* и *C. flabellum ducreti* встречались на одной территории и существовали геологически одновременно (аргентинской Швейцарии), морфологические различия их были несущественными. Очевидно, в этом случае представители подвидов обитали на разной глубине.

Геологический возраст и распространение. Титон Северной Осетии.

Материал. Около десяти хорошо сохранившихся кораллитов; бассейн р. Гизельдон; доломиты и доломитизированные известняки балтийской свиты.

Таблица 6

Сравнение количественных признаков подвидов *Calamophyllum flabellum*

Подвиды	Диаметр чашек, в мм	Число септ	Число зубцов на 2 мм дистального края
<i>Calamophyllum f. flabellum</i>	4–10	90	?
<i>C.f. compacta</i>	4–10	32–80	7–11
<i>C.f. granulosa</i>	5–12	32–80	8–10
<i>C.f. crassa</i>	5–10	60–100	?
<i>C.f. nodosa</i>	6–11	90	?
<i>C.f. ducreti</i>	6–15	90	?
<i>C.f. giseldonensis</i>	6–12	50	4–5
<i>C.f. sachalinensis</i>	6–7	90	?

Calamophyllia flabellum sachalinensis Krasnov, subsp. nov.

Табл. XXIX, фиг. 2

Calamophyllia flabellum: Савицкий и Краснов, 1970, с. 12–21; табл. 1, фиг. 4.

Г о л о т и п: ДВГИ, № 1/117; о-в Сахалин, мыс Ратманова, кимеридж–титон.

О п и с а н и е. Кораллиты с овальными чашками, слабо углубленными в центральных частях. Диаметр чашек 6–7 мм. Число септ около 90, циклов заложения 3–4. Края септ в чашках скошены по направлению к центру кораллитов, верхние края покрыты бугорками, соответствующими концам трабекул, наклоненных внутрь кораллитов. На боковых поверхностях септ много заостренных бугорков. Синаптикулы, как правило, соединяют бугорки септ, противостоящие один другому. В эндотеке – редкие диссепименты. Септы пористые. Преобладают округлые и угловатые поры диаметром до 0,3–0,5 мм.

С р а в н е н и е. Близок к описываемому подвиду *C.f. ducreti* Koby, отличающийся от него лишь большими размерами чашек.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е. Кимеридж–титон Сахалина.

М а т е р и а л. Три поперечных сечения кораллитов удовлетворительной и хорошей сохранности из известняковых линз в кремнисто-вулканогенной остринской свите; бассейн р. Кындымыхи Восточно-Сахалинских гор и мыс Ратманова.

Calamophyllia alrotensis Koby

Табл. XXIX, фиг. 4

Calamophyllia alrotensis: Koby, 1904–1905, с. 86, табл. 30, фиг. 4.

Д и а г н о з. Колонии высотой до 55 мм. Диаметр кораллитов 4–6 мм, число септ 48.

О п и с а н и е. Колонии кустовидно-ветвистой формы, достигают в высоту 55 см. Кораллиты длинные, свободные на большом протяжении, сходятся у места прикрепления колоний к субстрату. Чашки овальные и овально-искривленные, слабо углубленные. Диаметр чашек 4–6 мм. У взрослых особей 48 септ четырех циклов заложения. Верхние края септ по направлению к центрам кораллитов скошены. Как верхние, так внутренние и боковые края септ пенинулированные, более отчетливо в центральных частях верхних краев. Столбик отсутствует.

В поперечных шлифах можно наблюдать синаптикулотекальные стенки, синаптикулы и диссепименты. На боковых поверхностях септ имеются многочисленные заостренные, иногда крючковидные бугорки, отходящие от септальной плоскости под прямым углом или несколько наклонно. В некоторых участках шлифов заметны многочисленные поры. Форма и размеры их разнообразны, диаметр 0,3–0,5 мм.

В онтогенезе диаметр кораллитов изменялся от 2 до 5 мм. Септальный аппарат молодых особей с диаметром около 2 мм состоит примерно из 6 септ первого и 6 второго циклов. У взрослых форм с диаметром 4–6 мм количество септ увеличивается до 48, а число циклов – до 4. Формула септального аппарата 6C₁ 6C₂ 12C₃ 24C₄.

С р а в н е н и е. Близок подвид *C. flabellum ducreti* Koby, отличающийся несколько большими размерами чашек.

Э к о л о г и ч е с к и е о с о б е н н о с т и. Представители вида обитали в прибрежных зонах (на литорали и в верхней сублиторали); один из основных рифостроителей позднеюрских морей.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний оксфорд Северного Кавказа и ранний кимеридж Португалии.

М а т е р и а л. Два кораллита удовлетворительной сохранности; верхняя часть верхнего оксфорда; бассейн р. Малый Зеленчук на Северном Кавказе (сборы Г. А. Логиновой).

Род Epistreptophyllum Milaschewitsch, 1876

Epistreptophyllum cylindriformis Krasnov, sp. nov.

Табл. XXIX, фиг. 8–11; табл. XXX, фиг. 3

Название вида — цилиндрический (от лат. *cylindriformis*).

Голотип: ДВГИ, № 1/118; Горный Крым, гора Куртлер-Богаз, верхний титон.

Диагноз. Одиночные субцилиндрические кораллы высотой до 30 мм. Диаметр чашки около 15 мм. Число септ 48.

Описание. Небольшие цилиндро-конические кораллы, слегка рогообразно согнутые, достигают в высоту 30 мм. На большом протяжении кораллиты сохраняют цилиндрические очертания и суживаются только у самого основания. Чашки эллиптической формы, в центре воронковидно углубленные. Диаметр чашек до 15 мм. Септы в числе 48 образованы четырьмя циклами. Столбик губчатый, хорошо развит. Эндотека представлена многочисленными синаптикулами и диссепментами. Стенка синаптикулекального типа. На боковых поверхностях некоторых септ в продольных шлифах видны заостренные бугорки неравной длины с широким основанием. В продольных шлифах в септах заметны редкие округлые поры, неравномерно удаленные одна от другой. Диаметр пор 0,3–0,5 мм. Гистологическая структура септ трабекулярная. Трабекулы расположены субпараллельными сериями. Диаметр склеродермитов 0,01–0,05 мм.

Онтогенез. При диаметре кораллита около 2 мм четко различимы 6 радиальных септ. При диаметре в 5 мм появляются несколько укороченные по сравнению с первыми 6 септ второго цикла, располагающиеся также радиально. У септ первого цикла одна из них отстает в своем развитии и укорачивается. Тем самым обуславливается появление оси симметрии второго порядка, относительно которой происходит включение септ остальных циклов. При увеличении диаметра поперечного сечения до 10 мм в septальном аппарате появляются 12 септ третьего цикла. Если рассматривать эти септы отдельно от других, то в их расположении видна радиальная симметрия. На этой стадии онтогенеза впервые в кораллитах четко выражен сложный столбик, губчатый в поперечном сечении. Возможно, это связано с недостаточной сохранностью изученного нами экземпляра, но не исключена вероятность, что осевой комплекс появляется не в самом начале онтогенеза, а в одну из средних стадий. На завершающих стадиях добавляются 24 очень короткие септы четвертого цикла. Несмотря на радиальность септ второго, третьего и четвертого циклов, симметрия septального аппарата двусторонняя, так как главная септа первого цикла укорочена. Длина и толщина септ по мере возрастания цикла уменьшается примерно на 1/4 по сравнению с более ранними. Септы четвертого цикла являются исключением, так как они не достигают и половины длины предшествующих септ (рис. 55).

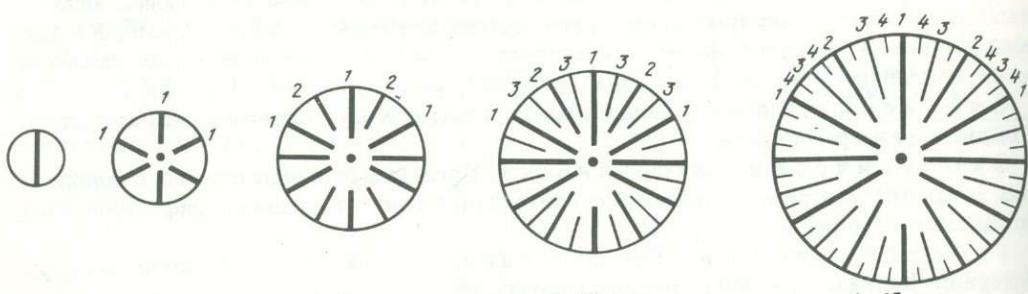


Рис. 55. Схема включения (симметризации) в онтогенезе *Epistreptophyllum cylindriformis* sp. n. Крым, поздний титон

В поперечных шлифах у кораллитов диаметром 7–8 мм осевое образование отсутствует. При диаметре 10–12 мм обнаруживается сложный, губчатый в поперечном сечении столбик.

Сравнение. Внешне вид сходен с *Epistrephylloides gracilis* [Koby, 1904–1905]. Различие между ними в количестве септ, которое у описываемого вида в два раза меньше, чем у сравниваемого. Коби описал еще один лузитанский вид, обитавший в Португалии, — *Epistreptophyllum typica*. Он отличается от описанного значительной длиной кораллитов и большим количеством септ.

Экологические особенности. Представители вида обитали в фациях рифовых прибрежий совместно с другими кораллами, брюхоногими моллюсками и брахиоподами. Способ прикрепления к субстрату — осевой.

Геологический возраст и распространение. Поздний титон—берриас Крыма.

Материал. 4 полных скелета хорошей сохранности; Юго-Западный Крым, толща переслаивания известняков и алевролитов верхнего титона—берриаса; гора Куртлер-Богаз.

СЕМЕЙСТВО LATOMEANIIDAE ALLOITEAU, 1952

Род *Latomeandra* Edwards et Haime, 1848

Latomeandra caucasica Krasnov, sp. nov.

Табл. XXX, фиг. 1

Название вида — по Кавказу.

Голотип: ДВГИ, № 1/119; Северо-Западный Кавказ, бассейн р. Большой Зеленчук, верхний оксфорд.

Диагноз. Фацелоидные колонии. Кораллиты объединены в короткие серии, реже индивидуализированы. Размер кораллитов в поперечнике до 10 мм. Число септ около 100. Столбик губчатый.

Описание. Колониальные фацелоидные полипники; состоят из коротких серий в основном полуслившихся кораллитов. Максимальный размер кораллитов в поперечнике около 100 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов в сериях 5 мм. Септы тонкие, число их 90–100, образованы в 4–5 циклов. Наиболее длинные (первого и второго циклов заложения) достигают центра кораллитов и, переплетаясь внутренними концами, образуют губчатый столбик. Септы последующих циклов, как правило, перисто срастаются с предшествующими.

Микроструктура септ представлена простыми и сложными трабекулами, образующими одну, реже несколько систем дивергенции. Остальные поры распределены неравномерно, больше их приходится на верхне-внутреннюю часть септы.

Синаптикулы многочисленные. Стенка синаптикул отдельная.

Сравнение. От *L. fromenteli* (Koby) из позднего оксфорда Швейцарии отличается большим числом септ и большей величиной. По количественным признакам значительно ближе к описываемому виду *L. delemontana* (Koby), широко распространенный в конце оксфорда на территории Франции и Швейцарии. Однако точное сравнение с ним невозможно из-за отсутствия данных о строении септального аппарата у *L. delemontana*.

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд Северного Кавказа.

Материал. См. описание голотипа.

Род *Comophyllia* d'Orbigny, 1849

Comophyllia polymorpha (Koby)

Табл. XXX, фиг 4

Dimorphaстраea polymorpha (Koby, 1904–1905, с. 109, табл. 17, фиг. 1–4; табл. 19, фиг. 4, 5).

Диагноз. Кораллиты сливаются в серии, разделенные высокими гребневидными стенками. Расстояние между соседними сериями 3–4 мм. Число септ в кораллите 90–100.

Описание. Меандрические колонии. Сливающиеся кораллиты объединены в довольно длинные, реже короткие серии, разделенные стенками, гребневидно возвышающимися над поверхностью колонии.

Септальный аппарат представлен 90–100 перисто сросшимися, длинными, сильно пористыми септами, образованными пятью полными циклами заложения. Около 60 септ достигают центра и, сливаясь внутренними концами, образуют губчатый столбик. Остальные 30–40 септ второго – пятого циклов более короткие и тонкие.

Синаптикулы многочисленные, участвуют в строении эндотеки и стенки. Сильно развита цененхимоподобная перитека, образованная ребрами и синаптикулами.

Сравнение. Описанная форма из оксфорда Молдавии вполне отвечает диагностическим признакам *C. polymorpha* из секваны и раннего кимериджа Португалии. Автор вида ошибочно, на наш взгляд, отнес к септам и перитекальные ребра (примерно 90 вокруг каждого кораллита), назвав их "периферическими септами" [Koby, 1904–1905].

Меньшее количество септ и внешняя форма легко отличают описываемый вид от *C. suatcanensis* Krasnov [Краснов, 1964б].

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд–ранний кимеридж Европы.

Материал. Поперечный шлиф; Молдавская ССР, Готештско-Баймаклийская площадь, скв. 368, глубина 952–953 м, оксфорд–кимеридж (сборы В.С. Саянова).

Comophyllia suatcanensis Krasnov

Рис. 56

Comophyllia suatcanensis: Краснов, 1964б, с. 69, табл. 8, фиг. 1.

Диагноз. Массивные полусферические колонии. Извилистые серии кораллитов, радиально сходящиеся к центру, отделены друг от друга высокими гребневидными стенками. Септы многочисленные – до 140, располагаются в основном перисто.

Описание. Массивные полусферические колонии, уплощенные с нижней стороны. Два имеющихся экземпляра различны по размерам. Меньший, шириной в 20 и высотой в 15 мм, очевидно, принадлежит молодой форме. Более крупный достигает в ширину 60 мм и в высоту 30 мм. На верхней поверхности колоний видны извилистые серии кораллитов (разделенные высокими гребневидными стенками), сходящиеся к центральному кораллиту, который имеет самостоятельную приподнятую стенку. В сериях у кораллитов нет таких стенок, и они сливаются друг с другом.

Отдельные кораллиты и чашки резко отличаются по размерам и форме без какой-либо закономерности. Число септ в каждом кораллите до 140, образованы они многими циклами, располагаются большей частью перисто. Верхние края септ зубчатые, особенно в центральных частях. Даже невооруженным глазом можно заметить, что гребневидные стенки, разделяющие серии кораллитов, образуются соприкосновением стенок двух соседних серий. На нижней поверхности колоний развита сильная голотека.

При микроскопическом изучении поперечных шлифов обнаружена прерывистость септ, свидетельствующая об их пористости. Количество пор увеличивается по направлению к внутренним краям и стенкам; центральные части септ более или менее сплошные. Стенки синаптикулопекального типа, с большим количеством пор. Как в септах,

Рис. 56. Схема включения (симметризации) в онтогенезе *Cotophyllia suatcanensis* Krasn. Крым, поздний титон

1–8 – циклы заложения септ

так и в стенах форма пор преимущественно округлая, изогнутоокруглая, реже угловатая, диаметр 0,2—0,3 мм. Боковые поверхности септ снабжены хорошо развитыми, часто высокими бугорками, образующими вертикальные ряды. По бугоркам септ, являющихся выступами концов трабекул, можно предположить, что последние, очевидно, располагались горизонтально или наклонно.

Гистологическая структура септ из-за перекристаллизации изучена плохо. Склеродермиты простые, диаметр их 0,1—0,15 мм.

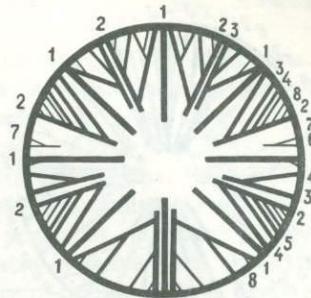
Онтогенез. Септальный аппарат каждого кораллита в начальных стадиях развития был образован четырьмя радиальными септами первого и четырьмя второго циклов. Возникающие затем 8 септ третьего цикла нарушают радиальную симметрию. Две из них значительно приближены к главной протосепте. Септы последующих циклов перистые, по отношению к предыдущим. Число циклов достигает девяти, поэтому количество септ доходит до 140. Внутренние концы септ четвертого и последующих циклов срастаются с боковыми краями предшествующих, сочленяясь с ними под острым углом. В секторах между септами третьего и четвертого циклов последующие септы параллельны друг другу. Толщина и длина септ по мере увеличения цикла уменьшается.

Сравнение. Количество септ и строение септального аппарата отличают описываемый вид от всех известных.

Экологические особенности. Вид был распространен в прибрежных фациях. Широкая уплощенная нижняя поверхность колоний, отсутствие рубца прикрепления и наличие голотеки указывают на возможность неприкрепленного обитания представителей описываемого вида.

Геологический возраст и распространение. Ранний титон Крыма.

Материал. Две полных колонии хорошей сохранности; юго-западная часть Горного Крыма, толща переслаивания известняков, гравелитов и алевролитов титонского яруса; урочище Суаткан в Коккозской долине.



Род *Brachyseris* Alloiteau, 1947

Brachyseris kokkosensis Krasnov

Табл. XXXI, фиг. 1-2

Brachyseris kokkosensis: Краснов; 1964б, с. 69, табл. 8, фиг. 4.

Диагноз. Чашки углубленные, четырех- и пятиугольных очертаний, с диаметром в среднем 7–8 мм. Число септ 86. Расположение их двусторонне-симметричное, большей частью перистое.

Описание. Грибовидные колонии до 100 мм в поперечнике и такой же высоты. Нижняя часть представляет собой узкую "ножку", на которой концентрическими слоями последовательно нарастают молодые поколения. Кораллиты тесно сближенные, чашки их имеют четырех- и пятиугольные очертания, в центральных частях значительно углубленные. Размер чашек в среднем равен 7–8 мм. Иногда они вытянуты в одном направлении; меньший диаметр их 7–8 мм, больший – 10–12 мм. Расстояние между центрами соседних чашек 8–9 мм.

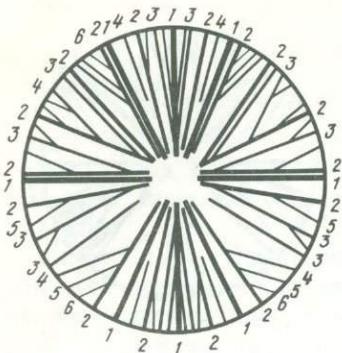


Рис. 57. Схема включения (симметризации) в онтогенезе *Brachyseris kokkosensis* Krasn., Крым, поздний титон. 1–6 – циклы заложения септ; диаметр кораллита 8 мм

В кораллитах молодых особей 24 септы (при размере чашек 4–5 мм), в кораллитах взрослых особей до 86 (рис. 57). Отмечено шесть циклов образования септ. Характерны перистое расположение септ и двусторонняя симметрия септальных аппаратов. Верхние края септ имеют округлые мощные зубцы.

В поперечных шлифах обнаруживаются синаптикулы, соединяющие отдельные септы и участ-

вующие в строении стенок. Боковые поверхности септ с небольшими округлыми бугорками, часто парными. Септы отчетливо пористые. Поры многочисленные, окружной формы, довольно равномерно распределенные на всей поверхности септ. Размер пор в поперечнике 0,3–0,5 мм. Примерно такое же и расстояние между соседними порами. Отчетливые извилистые границы между отдельными кораллитами образованы сближенными сросшимися синаптикулопектаками.

Сравнение. От *Brachyseris bonapartii* из секваны и раннего кимериджа Португалии [Koby, 1880–1889], также с углубленными многоугольно-округлыми чашками, вид отличается большим числом септ. От описанного ниже *B. kovalevskii* sp. nov. отличается наличием септ шестого порядка и формой чашек.

Экологические особенности. Обитатели прибрежных зон моря. Рифостроители биостромов.

Геологический возраст и распространение. Поздний титон Крыма.

Материал. Четыре колонии хорошей сохранности из мергелистых известняков и песчаников, обнажающихся в 2,5 км к юго-востоку от горы Сююрю-Кая на спуске в Коккозскую долину Горного Крыма.

Brachyseris kovalevskii Krasnov, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 3

Вид назван в честь С.А. Ковалевского — учителя автора в области исторической геологии.

Голотип: ДВГИ, № 2912/55; Крым, водораздел Байдарской и Коккозской долин; гора Сююрю-Кая, верхний титон.

Диагноз. Чашки ромбовидные, сильно углубленные в центральных частях, с диаметром 10–12 мм. Число септ 80. Расположение их перистое, двусторонне-симметричное.

Описание. Колонии грушевидной формы, расширенные в верхних частях и суживающиеся к основанию. Высота колоний достигает 50 мм, ширина чашечной поверхности 40–50 мм, ширина у основания 8–10 мм. Кораллиты обособленные и сливающиеся в извилистые серии, границы между которыми обозначены высокими гребневидными стенками. Чашки ромбовидной и ромбовидно-овальной формы, сильно углубленные в центре. Размер чашек у взрослых особей 11–12 мм, расстояние между центрами соседних чашек 6–9 мм. Септальный аппарат у взрослых особей образован 80 пористыми септами пяти циклов. Верхние края септ снабжены многочисленными притупленными зубцами. У септ первого цикла таких зубцов 12–16.

В поперечных шлифах видны многочисленные синаптикулы, образующие эндотеку и участвующие в строении стенок. Боковые поверхности септ снабжены острыми

крючковидными бугорками, образующими вертикальные ряды. Гистологическая структура скелета уничтожена перекристаллизацией.

Онтогенез. Размеры чашек с возрастом меняются от 4–5 до 11–12 мм. У молодых особей образуется 16 септ первого порядка, к которым впоследствии добавляются септы еще нескольких порядков. Расположение септ часто перистое, при этом происходит срастание внутренних краев последующих с боковыми краями предыдущих. Септы первого и второго порядков почти достигают центра. Септы остальных порядков по длине обычно на 1/4 уступают предшествующим, но иногда это правило нарушается и последующие септы значительно уступают по длине предыдущим. Толщина септ на поздних стадиях онтогенеза также уменьшается. Интересна особенность септального аппарата: перистое включение септ происходит в основном в четырех противоположных секторах. Это придает чашкам ромбовидные очертания. Расположение всех септ двусторонне-симметричное относительно дорзовентральной плоскости.

Сравнение. Очертания чашек, их размеры и число септ отличают вид от выше-писанного *Brachyseris kokkosensis*.

Экологические особенности. Для вида характерны прикрепленные формы, населявшие фации прибрежий в титонском бассейне, где они образовывали коралловые "луга".

Геологический возраст и распространение. Поздний титон Крыма.

Материал. Две колонии удовлетворительной сохранности; Юго-Западный Крым, мергелистые известняки на спуске шоссе Ялта – Бахчисарай в Коккозскую долину, в 2,5 км к юго-востоку от горы Сююрю-Кая.

Род *Latiastrea Beauvais, 1964*

Типовой вид *Latiastrea foullassensis Beauvais, 1964*, с. 255, табл. XXXVII, фиг. 1.

Диагноз. Цериоидные и субплокоидные колонии. Чашки многоугольно-округлые и искривленные. Иногда кораллиты сливаются, но не более чем по два. Почекование внутричащечное. Септы слабо и неравномерно пористые. Синаптикулы малочисленные, находятся в основном вблизи дистального края септ. Столбик губчатый. Стенка септо- и синаптикулотекальная.

Сравнение. От близкого рода *Brachyseris* отличается наличием септотеки и отсутствием бисептальных пластинок.

Распространение. Поздняя юра Европы.

Latiastrea variabilis (Étallon)

Табл. XXX, фиг. 2, 5

Microphyllia variabilis: Étallon, 1859, с. 110.

Latimeandra variabilis: Fromentel, 1861, с. 161; Koby, 1885, с. 234, табл. 69, фиг. 4, 5.

Latiastrea variabilis: Beauvais, 1964, с. 257, табл. 37, фиг. 4.

Описание. Массивные субплокоидные (промежуточные между цериоидными и плокоидными) колонии, состоящие из многочисленных, тесно сближенных кораллитов, соединяющихся непосредственно своими стенками. Кораллиты вполне самостоятельные, либо соединенные по два вследствие незавершенного почкования. В поперечном сечении они имеют многоугольно-ovalную, нередко искривленную форму, диаметр достигает 4–6 мм.

Септальный аппарат состоит из 40–60 септ (4–5 порядков), перисто срастающихся друг с другом. Верхне-внутренние септальные края неравномерно-пористые, что в поперечных срезах фиксируется "разорванностью" осевых окончаний септ. Кроме того, внутренние края сильно "изрезаны". Переплетаясь между собой, окончания септ образуют губчатый столбик.

Синаптикулы многочисленные; имеются также пеннулы. Стенка синаптикулотекальная.

Сравнение. Несколько большие размеры кораллитов и форма колоний отличают вид от *L. minima* Koby и *L. valfinensis* Koby, описанных Л. Бовэ [Beauvais, 1964].

Геологический возраст и распространение. Поздний оксфорд-поздний титон Европы.

Материал. Две полные колонии; Юго-Западный Крым, Коккозская долина, к югу от с. Соколиное, верхний титон.

Род *Ellipsocoenia* d'Orbigny, 1850

Ellipsocoenia michelini (Edwards et Haime)

Табл. XXXI, фиг. 2; табл. XXXII, фиг. 1

Astrea meandrites: Michelin, 1840–1847, c. 105, табл. 24, фиг. 2;

Parastrea? michelini: M. Edwards et Haime, 1857, c. 1161;

Favia michelini: Koby, 1884, c. 206, табл. 61, фиг. 1–5; c. 90, табл. 10, фиг. 2–6;

Ovalastraea michelini: Geyer, 1954, c. 158; Beauvais, 1964, c. 260 (см. синонимику);

Ellipsocoenia michelini: Alloiteau, 1957, c. 144.

Диагноз. Чашки эллипсовидные (4,5 × 3,5 мм), почти не выдаются над перитечкой. Число септ около 60. Столбик ложный, губчатый, не всегда заметен.

Описание. Неправильно массивные колонии, различные по ширине и высоте. Кораллиты погружены в хорошо развитую перитечку, почти не выдаются над поверхностью колоний. Чашки округлые и овально-искривленные, больший диаметр их 4–5 мм, меньший – 3,5–4,5 мм. Расстояние между центрами соседних кораллитов 6–7 мм. Число септ около 60, циклов заложения 5–6. Септы циклов, следующих за первым, все более уменьшаются в длине и толщине; септы шестого цикла едва заметны. Расположение септ радиальное. Верхние, боковые и внутренние края их сильно орнаментированы. Величина зубцов увеличивается по направлению к внешнему и внутреннему краям септ. Верхне-внутренние части септ неравномерно пористые.

Столбик ложный, губчатый, заметен не всегда. Эндотека и перитечка представлены диссепментами, а в пристенной части также и синаптикулами. Стенка синаптикулотекальная.

Сравнение. По характерным очертаниям чашек, их размерам и количеству септ легко отличается от других юрских видов.

Экологические особенности. Типичные обитатели рифовых лагун и прибрежных зон с незначительным привносом терригенного материала.

Геологический возраст и распространение. Оксфорд–кимеридж СССР (Северный Кавказ, Азербайджан, Крым); секван–кимеридж Швейцарии, Португалии и Франции.

Материал. Десять колоний хорошей сохранности; оксфорд Северного Кавказа (бассейн р. Большой Зеленчук) и нижний кимеридж (район с. Ключевое).

Ellipsocoenia plicata (Koby)

Табл. XXXI, фиг. 4

Favia plicata: Koby, 1904–1905, c. 95, табл. 11, фиг. 5, 6;

Favia dendroidea: Koby, 1904–1905, c. 96, табл. 11, фиг. 1–4.

Диагноз. Массивные колонии неправильной формы. Чашки овально-искривленные, размером 4 × 10 мм. Расстояние между центрами соседних чашек 6–9 мм; число септ 60–70. Столбик губчатый.

Описание. Колонии субцилиндрической формы, высотой в 50–60 мм, шириной в 30–35 мм. Кораллиты многочисленные. Чашки углубленные, овально-искривленные и вытянуто-эллиптические, слабо выдаются над перитечкой. Неодинаковые по

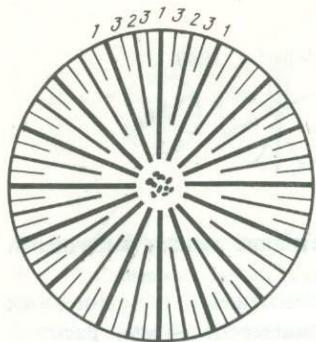


Рис. 58. Схема включения (симметризации) в онтогенезе *Ellipsocoenia plicata* (Koby), Крым, ранний кимеридж

1, 2, 3 — септы первого, второго и третьего циклов заложения; в центре губчатый столбик; диаметр поперечного сечения кораллита 13 мм

форме чашки резко отличаются одна от другой и своими размерами. Длина их колеблется от 6 до 10 мм, а ширина — от 2,5 до 4,5 мм. Расстояние от центра одной чашки до центра соседней меняется от 6 до 9 мм. Число септ 38–66 в зависимости от возрастной стадии. Септы трех циклов, различаются по длине и толщине. Верхне-внутренние части септ неравномерно-пористые. Протосепты ланцетовидные, почти достигают центра. Между ними расположены септы второго и третьего циклов, число которых изменчиво. Септы второго цикла несколько короче первых, третьего циклаrudиментарные (рис. 58). На боковых краях септ имеются округлые, одинаковой высоты бугорки. Верхние края септ гладкие, от периферии к центру кораллита резко погружаются во внутреннюю полость. Столбик губчатый в поперечном сечении, не всегда заметен. Соединение кораллитов друг с другом отчетливое и полное благодаря септальным и вставным ребрам, развитым в перитеке. Внешние концы септ каждого кораллита сливаются друг с другом. Стенка синаптикулопекальнаяная. Диссепменты слабо выпуклые, развиты на периферии кораллитов и в перитеке.

Гистологическая структура септ представлена склеродермитами и трабекулами. Склеродермиты достигают в диаметре 0,2–0,4 мм, центры их в шлифах обнаруживаются в виде более темных участков. Соседние склеродермиты плотно соприкасаются друг с другом. В косоориентированных сечениях видна срединная линия, к которой фибри подходит с противоположных сторон под углом 25–30°. Трабекулы простые, субпараллельные, несколько наклонены к внутреннему и верхнему краям септ.

Сравнение. От типичных представителей вида титонские особи, обитавшие в районе Горного Крыма, отличаются меньшими размерами чашек и числом септ. Кимериджские формы, также найденные в Горном Крыму, почти идентичны португальским. Близкие виды различаются количественными признаками (табл. 7).

Экологические особенности. Обитали в зоне рифового прибрежья.

Геологический возраст и распространение. Оксфорд—титон Португалии и СССР (Крым, Кавказ).

Материал. Три почти полные колонии; Юго-Западный Крым, толща переслаивания плевролитов и известняков нижнего кимериджа в районе с. Ключевого; нижний титон, овраг Суаткан.

Таблица 7
Сравнение количественных признаков видов *Ellipsocoenia*

Вид	Размер чашки, мм	Расстояние между центрами чашек, мм	Число септ
<i>Ellipsocoenia plicata</i>	4,0 × 10,0	6,0–9,0	60–70
<i>E. michelini</i>	3,5 × 4,5	6,0–7,0	Около 60
<i>E. lorioli</i>	2–3–4 × 6,5	2,6–6,5	28–56
<i>E. regularis</i>	1,5–2 × 2,8–4,0	4,7–9,5	40–90
<i>E. hemisphaerica</i>	4,5–9	6,0–10	36–58
<i>E. carpathica</i>	1,1–4,0	2,5–7,0	24–76
<i>E. turbinata</i>	3,3–7,0	4,5–7,5	22–46

НАДСЕМЕЙСТВО PORITIACEA GRAY, 1842

СЕМЕЙСТВО ACTINACIDIDAE VAUGHAN ET WELLS, 1943

Род *Actinaraea* d'Orbigny, 1849

Actinaraea cf. granulata (Münst.)

Табл. XXXII, фиг. 2, 6, 7.

Диагноз. Чашки достигают в поперечнике 4 мм, расстояние между чашечными центрами — 4—6 мм. Число септ 24.

Описание. Массивные колонии, состоящие из многочисленных, объединенных цененхимой кораллитов. Чашки многоугольно-округлые, диаметром 4 мм, расстояние между чашечными центрами соседних кораллитов 4—6 мм. Септальный аппарат состоит из 24 септ, образованных тремя циклами. Формула септального аппарата $6C_1\ 6C_2\ 12C_3$. Расположение септ по отношению к дерзовоцентральной плоскости двустороннее. Септальные поры и поры цененхимы округлые, диаметр их 0,2—0,3 мм. Столбик губчатый, окружен венцом сваек.

Сравнение. От типичных представителей вида отличается лишь несколько меньшим числом септ (24 вместо 28).

Геологический возраст и распространение. Поздний кимеридж Европы.

Материал. Две неполные колонии удовлетворительной сохранности; Восточные Карпаты, серые и темно-серые кристаллические известняки ручья Тисникового (притока р. Тересвы) в районе с. Широкий Луг в Закарпатской области.

Actinaraea perforata Krasnov

Табл. XXXII, фиг. 3—5

Actinaraea perforata: Краснов, 1964б, с. 70, табл. 8, фиг. 3.

Диагноз. Размер чашек в поперечнике 2,5 мм, расстояние между центрами соседних кораллитов 4 мм, число септ 28.

Описание. Массивные стелющиеся колонии очень небольших размеров (15×30 мм). Кораллиты призматические и округленно-призматические, объединены цененхимой. Размер чашек у взрослых особей 2,5 мм, расстояние между соседними чашечными центрами 4 мм. Септы каждого кораллита образованы несколькими циклами, общее число септ достигает 28. Формула септального аппарата $6C_1\ 4C_3\ 4C_4$ (8—10) C_5 (рис. 59). Столбик губчатый, окружен венцом палей. Цененхима пористая, состоит из вертикальных трабекул, а также соединяющих их синаптикул и пеннул.

Боковые поверхности септ имеют бугорки, размещенные попарно в вертикальных рядах. В продольных шлифах видны синаптикулы, синаптикулярные ряды и пеннулы, образующие цененхиму.

Гистологическая структура септ представлена параллельными, вертикально расположенным трабекулами, образованными простыми склеродермитами диаметром 0,05—0,1 мм. Трабекулы слабо соприкасаются, в промежутках между ними имеются округлые поры диаметром 0,2—0,3 мм.

Онтогенез. В кораллитах с диаметром чашки 1,5 мм септы двух циклов — 6 протосепт и 4 метасепты. Две метасепты располагаются субпараллельно главной протосепте по обе стороны и на близком расстоянии от нее. При увеличении диаметра чашек до 2 мм появляются 4 септы третьего цикла, а в чашках с диаметром 2,2 мм — 4 септы четвертого цикла. В самых больших кораллитах с диаметром чашек 2,5 мм развиваются еще 8—10 септ пятого цикла. Септы последующих циклов в большинстве случаев перисто срастаются с предыдущими, но некоторые остаются свободными. По длине и толщине септы первого цикла превосходят все остальные. Они почти

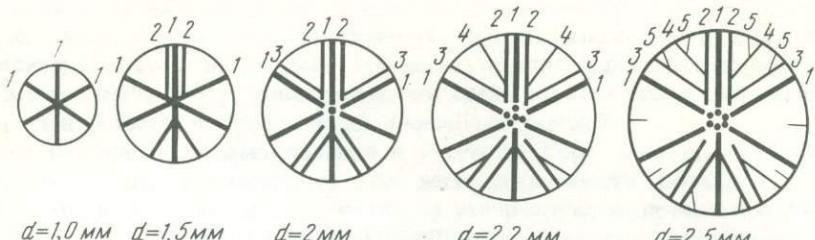


Рис. 59. Схема включения (симметризации) в онтогенезе *Actinaraea perforata* Krasn. Крым, поздний титон

1,2,3,4,5 — септы первого — пятого циклов заложения; поперечные сечения кораллитов диаметром от 1,0 до 2,5 мм; начиная с третьего сечения в центре виден губчатый столбик

достигают столбика, где их выросты (пали) образуют венец вокруг столбика. Длина и толщина остальных септ постепенно уменьшаются. Септы пятого цикла почти на половину короче предшествующих. Симметрия протосепт радиальная, в дальнейшем относительно дорзовентральной плоскости переходит в двустороннюю.

Сравнение. От *A. granulata* (Münst.) отличается несколько большим числом септ и почти вдвое меньшими размерами чашек.

Экологические особенности. Типичные обитатели рифовых прибрежных зон. Вели прикрепленный образ жизни в условиях высокой гидродинамической активности вод, о чем говорит стелющаяся форма колоний.

Геологический возраст и распространение. Поздний титон Крыма.

Материал. Около 20 хорошо сохранившихся кораллитов; Крым, Куйбышевский район, известняки в основании хребта в 1 км севернее с. Передовое.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование кораллов мезозоя СССР позволяет наметить пути их происхождения, эволюции и экологической дифференциации. Не в триасовом периоде, а в палеозое, вероятно еще в раннем и среднем, от различных филогенетических ветвей ругоз берут начало склерактинии. Наметившиеся у табулят и более резко выраженные у ругоз, а также у триасовых и юрских склерокораллов различия в характере вегетативного и полового размножения, основного плана строения, симметрии и микроструктуры скелета — все это указывает на гетерогенность и гетерохронность склерактиний, заставляет отказаться от объединения в составе отряда *Scleractinia* генетически далеких групп кораллов. В мезозое существовали коралловые полипы, относимые к отрядам *Pinacophyllida*, *Montlivaltiida* и *Fungiida*. Для монтливалтий предковой группой ругоз можно считать плерофиллид, тогда как пинакофиллиды произошли, скорее всего, от цистифиллид. Окончательное утверждение этой точки зрения затрудняет громадный временной разрыв между древнейшими пинакофиллидами и цистифиллидами. Однако по мере углубления наших знаний препятствие может быть преодолено; на это указывают находки *Thanshanophyllidae* в ордовике Тянь-Шаня. По мнению первооткрывателей этой группы кораллов палеонтологов из Ташкента М.В. Ериной и А.И. Кима, тяньшанофиллиды — исходная группа фунигий.

Ругозы и склерактинии объединяются в составе подкласса *Scleromorpharia*, отчленившегося от подкласса *Tabulatomorpharia* еще в ордовике, а может быть и в кембрии. К подклассу *Scleromorpharia* относятся одиночные и колониальные кораллы, свободно живущие, активно передвигающиеся и прикрепленные к субстрату, с наружным связанным карбонатно-кальциевым скелетом, состоящим из различно сочетающихся карбонатных фибр. Число мезентериальных камер чаще всего равно шести. Метамезентерии в экзоцелях и септ в онтогенезе возникают во всех или только в нескольких первичных камерах.

Ранг бесскелетных *Actiniaria* и *Corallimorpharia*: в системе класса Anthozoa остается не вполне ясным, хотя полное отсутствие скелета ставит их по отношению к скелетообразующим кораллам в совершенно особое положение. Вероятнее всего, мягкие "шестилучевые" кораллы с закладкой метамезентерии в экзоцелях и эндоселях следует рассматривать в качестве еще одного подкласса — *Actinicorallia*.

Scleromorpharia, *Tabulatomorpharia* и *Actinicorallia* — крупнейшие подразделения класса Anthozoa с различной направленностью эволюции морфофункциональных адаптаций. Их качественные отличия устанавливаются по весьма существенным признакам. Если для ругоз и представленных в нашей работе мезозойских кораллов характерны одиночные кораллы и колониальные полипники, то, за редчайшим исключением, табуляты — колониальные организмы [Соколов, 1960, 1962]. Если у табулаторморфарий одна из типичных особенностей — развитие системы соединительных образований, то у склероморфарий — видовые различия в онтогенетическом заложении септ, дифференциация септ по размерам, изменение количества септ в ходе онто- и филогенеза, возрастание пористости скелета и др.

Особо подчеркнем, что по мере перехода к рифовому образу жизни кораллы мезозоя приобретали пористые септы. У фунигий септальная пористость проявилась в триасе, а в юре и меловом периоде она стала исключительно разнообразной. В юре поры возникали также в септах монтливалтий.

У триасовых и юрских кораллов пористость, по-видимому, связана с появлением в эндодерме зооксантелл, способствовавших избирательному продуцированию известны выделяющих клеток эктодермы. Этую мысль подтверждают эксперименты Горо [Goreau, Goreau, 1959, 1961], доказавшие, что связь зооксантелл и современных рифовых кораллов является не трофической, а метаболитической.

Применив мечение изотопами кальция и углерода, Горо показал, что водоросли-симбионты поставляют необходимые для жизнедеятельности кораллов витамины и гормоноподобные вещества и в то же время утилизируют конечные продукты экс-креции полипов—азот, фосфаты и углекислоту. При таком взаимодействии организмов скорость роста скелетных образований кораллов до 30 раз выше, чем в опыте, перед проведением которого зооксантеллы были удалены.

Очевидно, и в ходе эволюционного развития кораллов те из известны выделяющих клеток, под которыми располагались зооксантеллы, получили значительное преимущество в продуцировании CaCO_3 по сравнению с клетками, не связанными с ними, что в конечном счете привело к интенсивной деятельности одних клеток и к подавлению функций других.

Анализ географического распространения триасовых и юрских рифовых кораллов позволил выявить очаги их длительного развития и пути расселения на территории СССР (Крымский, Кавказский, Памирский и др.) и других районов мира (Альпийский, Карпатский, Гималайский). Коралловые рифовые постройки обнаружены в среднем триасе ФРГ, ГДР, Чехословакии и Венгрии. В последние годы богатая фауна среднетриасовых рифовых кораллов найдена на Юго-Восточном Памире.

В конце триаса — начале юры рифообразующие кораллы населяли Тетическую и Тихоокеанскую палеобиогеографические области. В конце юрского периода, кроме того, выделяется Африкано-Аравийская область. В каждой из областей установлено от одной до пяти палеобиогеографических провинций, которые, в свою очередь, подразделяются на палеобиогеографические районы. Области отличаются друг от друга составом семейств, провинции — преобладающими группами и некоторыми родами, а районы — комплексами видов и подвидов кораллов. Однако при выделении палеобиогеографических категорий мы руководствовались не столько этими формальными критериями (во многих случаях они выдерживаются лишь с известными допущениями), а учитывали весь комплекс физико-географических условий обитания фаун и исторические тенденции их развития в конкретных районах.

На территории СССР среднетриасовые кораллы известны лишь в Карпатах и на Юго-Восточном Памире. Однако уже в позднетриасовую эпоху кораллы появились в прибрежных зонах морских бассейнов Кавказа и Сихотэ-Алиня, продолжали существовать на территории Памира и Восточных Карпат. Особенно благоприятные условия для образования коралловых рифов создались в конце карнийского и в норийском веках в бассейне Тетиса, охватывавшем районы от Западной и Южной Европы, Памира, Каракорума, Тибета и вплоть до Индонезии.

В ранней юре условия обитания кораллов были крайне неблагоприятными из-за значительного сноса терригенного материала, и, по-видимому, глобального похолода. Остатки одиночных раннеюрских кораллов обнаружены в СССР на Юго-Восточном Памире и в Горном Крыму. Главные районы среднеюрских кораллов на территории СССР — Памир и Тянь-Шань. В аалене по составу они были близки раннеюрским, но, начиная с байоса, вновь появились рифостроящие колониальные кораллы.

В поздней юре — эпоху своего максимального расцвета рифовые кораллы образовали разнообразные органогенные постройки (включая барьерные и атолловидные) во многих районах мира, в том числе в Молдавии, Карпатах, Донбассе, Крыму, Кавказе, Средней Азии и на Дальнем Востоке. Барьерная система по своим размерам пре-восходившая современный Большой барьерный риф Австралии, существовала на месте Японских островов и Сахалина.

Экологическая дифференциация коралловых полипов, начавшаяся в юре и особенно отчетливая в конце мелового периода, привела к обособлению групп герматипных и

агерматипных кораллов. На мелководье, благодаря возникновению взаимовыгодного симбиоза с одноклеточными водорослями – зооксантеллами, герматипные кораллы начали образовывать рифы и другие типы органогенных построек – биогермы, биостромы и их сочетания. Разнообразие абиотических факторов среды и биотических связей на рифовых биотипах привело к увеличению разнообразия морфофункциональных приспособлений герматипных кораллов. Напротив, агерматипные кораллы, распространяясь на все большие глубины (вплоть до абиссали в современную эпоху), попадали в зоны стабильных условий, и это привело к значительно меньшему разнообразию жизненных форм и медленным темпам эволюционных преобразований в этой группе Anthozoa.

Таким образом, в мезозое возникла и оформилась экосистема собственно кораллового рифа – одна из основных в современных тропических морях. Численность, видовое разнообразие организмов и продуктивность этой экосистемы по сравнению с остальными океаническими сообществами достигают наивысшей степени (Голиков и др. 1973). В сравнительно бедных органическим веществом тропических водах Тихого, Индийского и западной части Атлантического океанов современные коралловые рифы являются богатой кормовой базой для ценных видов промысловых рыб и беспозвоночных.

Интерес к рифогенным комплексам мезозоя вызван открытием в них месторождений нефти и газа на Ближнем и Среднем Востоке, Северном Кавказе, в Мексике, Узбекистане.

С мезозойскими рифами связаны также стратiformные месторождения бокситов (Горный Крым), фосфоритов (Науру-Ошен в Тихом океане), полиметаллические руды (Дальнегорская группа месторождений Сихотэ-Алиня) и другие полезные ископаемые.

Наконец, рифовые фации мезозоя – весьма чуткие индикаторы тектонических движений в зонах длительно живущих глубинных разломов (линеаментов), палеогеографических и палеоэкологических условий областей тектономагматической активизации. Дальнейшая расшифровка роли кораллов в рифовых фациях фанерозоя важна и для более глубокого понимания эволюции биосферы в условиях влияния космогенных факторов (солнечная радиация, гравитация, электромагнитное поле и др.) на самые скрытые стороны жизнедеятельности коралловых полипов – от особенностей их размножения и архитектоники скелета до роста и формирования грандиозных органогенных построек на морском дне.

ЛИТЕРАТУРА

Андрусов Н.И. Ископаемые мшанковые рифы Керченского и Таманского полуострова. М.: Изд-во АН СССР, 1961. Т. 1. 712 с.

Бабаев Р.Г. О некоторых позднеюрских гексакораллах Азербайджана. — Палеонтол. журн. 1964, 1, с. 31—37.

Бабаев Р.Г. Новые виды гексакораллов отряда *Scleractinia*. — Палеонтол. журн., 1965, 4, с. 11—15.

Бабаев Р.Г. К экологии шестилучевых кораллов (склерактинии) поздней юры северо-восточной части Малого Кавказа (Азербайджан). — Изв. АН Азерб ССР. Сер. наук о Земле, 1968, 6, с. 10—15.

Бабаев Р.Г. О некоторых экологических особенностях позднеюрских склерактиний Малого Кавказа (Азербайджан). — В кн.: Мезозойские кораллы СССР. М.: Наука, 1970, вып. 4, с. 55—65.

Бабаев Р.Г. Позднеюрские шестилучевые кораллы (склерактинии) северо-восточной части Малого Кавказа (Азербайджан). Баку: ЭЛМ, 1973, 167 с.

Бендукидзе Н.С. Верхнеюрские кораллы Рачи и Юго-Осетии. — Тр. Геол. ин-та АН ГССР. Сер. геол., 1949, 5, № 10, с. 55—172.

Бендукидзе Н.С. К вопросу о филиации семейства *Microsolenidae*. — Сообщ. АН ГССР. 1950, 11, № 9, с. 569—576.

Бендукидзе Н.С. Заметка о некоторых скелетных элементах, о росте и размножении верхнеюрских кораллов. — Тр. Геол. ин-та АН ГССР. Сер. геол., 1951, 199—208.

Бендукидзе Н.С. Верхнеюрские кораллы западной части Абхазии и ущелья р. Мзыма. — Тр. Геол. ин-та АН ГССР. Сер. геол., 1960, 11 (16), с. 5—36.

Бендукидзе Н.С., Чиковани А.А. Подкласс *Nexacoralla*: Шестилучевые кораллы. — В кн.: Основы палеонтологии: Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962, т. 2, с. 352—417.

Берг Л.С. Ландшафтно-географические зоны СССР. — Приложение 42-е к Трудам по прикладной ботанике, генетике и селекции. М.; Л., 1930. 120 с.

Бордовский О.К. Органическое вещество морских и океанских осадков в стадию раннего диагенеза. М.: Наука, 1974. 102 с.

Борисяк А.А. Курс исторической геологии. М.; Л., 1934, ГНТ горно-геол.-нефт. изд-во. 3-е изд. 200 с.

Гентнер В.Г. Общая зоогеография. М.: Биомедгиз, 1936. 311 с.

Голиков В.Г., Краснов Е.В., Москалев Л.И., Наумов Д.В. Сравнительно-экологический анализ некоторых биоценозов верхних отделов шельфов в тропических водах западной части Тихого океана. — Океанология, 1973, 13, № 1, с. 158—172.

Гофштейн И.Д. Неотектоника Карпат. Киев: Изд-во АН УССР, 1964. 183 с.

Гурьянова Е.Ф. Закономерности распределения современной морской фауны и принципы районирования Мирового океана. — В кн.: Вопросы палеогеографии и биостратиграфии. М.: Наука, 1957, с. 15—24.

Гурьянова Е.Ф. Теоретические основы составления карт подводных ландшафтов. — Труды III сессии Всес. палеонтол. общ. М.: Наука, 1959, с. 35—48.

Дампель Н.А., Котович В.А. Класс Anthozoa. — В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1949, вып. 10, с. 80—95.

Дронов В.И., Андреева Т.Ф. Структурно-фаунистическое районирование Памира. — В кн.: Путеводитель экскурсии по разрезам юрской системы Узбекистана и Таджикистана. Ташкент: ФАН, 1968, с. 4—9.

Дронов В.И., Левен Э.Я. К вопросу о геологии Юго-Восточного Памира. — Сов. геология, 1961, № 11, с. 21—36.

Еневча М., Кънчев И. Стратиграфски и фаунистични исследования на горния триас от околностите на гр. Котел. — Годишник на Управления за геол. проучвания, София, 1961, 12, с. 41—95.

Ефимова Н.А. Значение фораминифер для стратиграфии триасовых отложений Советских Карпат: (Докл. VII Конгр. Карпато-Балканской геол. ассоц.). София, 1965, т. I, ч. 2, с. 201—206.

Жамойда А.И. Биостратиграфия мезозойских кремнистых толщ Востока СССР. Л.: Недра, 1972. 243 с.

Задорожная Н.М., Краснов Е.В., Кузнецова В.Г., Минаева М.А., Михеев И.Г., Новоселова Л.Н., Осадчая Д.Е., Патрунов Д.К., Преображенский Б.В., Фортунатова Н.К., Шуйский В.П., Эйнасто Р.Э. Геологическая съемка в районах развития отложений с органогенными постройками: (Метод. пособие по геол. съемке м-ба 1 : 50 000. Вып. 2. Всесоюз. науч.-исслед. геол. ин-та). Л.: Недра, 1982. 328 с.

Ивановский А.Б. Древнейшие ругозы. М.: Наука, 1965. 151 с.

Ивановский А.Б. Положение ругоз в системе коралловых полипов. — Докл. АН СССР, 1966, 166, № 1, с. 455—458.

Ивановский А.Б. Параллелизм в филогенетическом развитии ругоз. — Докл. АН СССР, 1969, 187, № 3, с. 661—662.

Ивановский А.Б. Повторная дивергенция у кораллов. — Докл. АН СССР, 1970, 192, № 4, с. 896—898.

Ильина Т.Г. Новые данные о происхождении шестилучевых кораллов. — Докл. АН СССР, 1963, 148, № 2, с. 194—196.

Ильина Т.Г. Четырехлучевые кораллы поздней перми и раннего триаса Закавказья. М.: Наука, 1955. 162 с.

Ильина Т.Г. К вопросу о происхождении шестилучевых кораллов. — В кн.: Мезозойские кораллы СССР. М.: Наука, 1970, вып. 4, с. 6—14.

Ильина Т.Г., Рейман В.М., Мельникова Г.К. О коралах триаса, нижней и средней юры. — В кн.: Мезозойские кораллы СССР. М., 1970, вып. 4, с. 41—48.

Кабанова З.В. Верхнеюрские отложения Северо-Западного Кавказа и Крыма в связи с перспективами их нефтегазоносности: Автoref. канд. дис. М., 1965.

Канский Н.Е., Макридин В.П., Стерлин Б.П. Фации и палеогеография юрских отложений северо-западных окраин Донецкого складчатого сооружения. — Уч. зап. Харьк. гос. ун-та, 1956, 13, 121 с.

Королюк И.К., Михайлова М.В., Равикович А.И., Краснов Е.В., Кузнецов В.Г., Хатянов Ф.И. Ископаемые органогенные постройки, рифы, методы их изучения и нефтегазоносность. М.: Наука, 1975. 236 с.

Краснов Е.В. Титонские коралловые комплексы на территории Крыма. — Докл. АН СССР, 1963, т. 153, № 1, с. 170—171.

Краснов Е.В. Новые данные о позднеюрских рифах Крыма. — Докл. АН СССР, 1964а, 154, № 6, с. 1337—1339.

Краснов Е.В. Новые титонские кораллы Крыма. — Палеонтол. журн., 1964б, 4, с. 61—71.

Краснов Е.В. Принципы систематики склерактиний. М.: Наука, 1965, с. 3—13, (Труды I Всес. симп. по изуч. ископ. кораллов; вып. 4).

Краснов Е.В. Об экологических особенностях титонских склерактиний Крыма и их генетических связях. М.: Наука, 1965б, с. 25—34. (Труды I Всес. симп. по изуч. ископ. кораллов; вып. 4).

Краснов Е.В. Новые данные о распространении и стратиграфическом значении мальмских рифовых кораллов Карпат, Преддубруджинского прогиба и Крыма: (Докл. VII Конгр. Карпато-Балканской геол. ассоц.). София, 1965в, с. 43—46.

Краснов Е.В. Эволюция ископаемых рифовых образований Крыма в его геологической истории: (Тез. докл. IV палеоэкол.-литол. сесс.). Кишинев, 1966, с. 6—8.

Краснов Е.В. К стратиграфии титонских отложений юго-западной части Крыма. — Изв.

высш. уч. завед., геол. и разв., 1967, 7, с. 17—23.

Краснов Е.В. К изучению рифовых фаций мальма СССР. (Труды III палеоэкол.-литол. сес.). Свердловск, 1968а, с. 169—183.

Краснов Е.В. Некоторые закономерности эволюции склерактиний. — Труды XII сессии Всес. палеонт. об-ва Л., 1968б, с. 41—51.

Краснов Е.В. Филогенез и проблема целостности группы Scleractinia. — В кн.: Мезозойские кораллы СССР. М.: Наука, 1970а, вып. 4, с. 15—40.

Краснов Е.В. Значение позднемезозойских склерактиний для палеобиогеографии. — В кн.: Мезозойские кораллы СССР. М.: Наука 1970б, вып. 4, с. 49—54.

Краснов Е.В. О классификации кораллов раннего и среднего мезозоя (склерактинии). — Докл. АН СССР, 1970в, 193, № 1, с. 192—195.

Краснов Е.В., Крапивенцева В.В. О сопряженности экзогенных и эндогенных процессов с линеаментами в связи с оценкой перспектив поисков крупных месторождений нефти и газа. — Докл. АН СССР, 1981, 259, № 5, с. 1175—1179.

Краснов Е.В., Савицкий В.О. Верхнеюрские коралловые рифы Сахалина и гипотеза дрейфа Японских островов. — Докл. АН СССР, 1973, 209, № 3, с. 659—661.

Краснов Е.В., Старостина Э.А. Позднеюрские склерактинии Северного Кавказа. — В кн.: Мезозойские кораллы СССР. М.: Наука, 1970, вып. 4, с. 75—80.

Краснов Е.В., Старостина Э.А. Новые юрские кораллы Северного Кавказа. — Тр. СевКавНИПИнефти, 1976, 23, с. 12—21.

Кузьмичева Е.И., Макридин В.П. Новые данные о колониальных коралах верхнеюрских отложений северо-западной окраины Донецкого складчатого сооружения. — Уч. зап. Харьк. гос. ун-та, 1962, 15, с. 112—131.

Линдберг Г.У. Некоторые результаты решения палеогеографических проблем биогеографическим методом. — В кн.: Вопросы палеогеографии и биостратиграфии. Л.: Госгеолтехиздат, 1957, с. 107—125.

Логинова Г.А. Стратиграфия верхнеюрских отложений центральной части Северного Кавказа. — Вестн. МГУ. Сер. геол., 1970, 5, с. 66—76.

Мазинг В.В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов. — Тр. МОИП, отд. биологии, секция ботаники, 1966, вып. 27, с. 117—127.

Макридин В.П. Методика палеоゾоогеографического районирования. — В кн.: Тез. докл. XI сес. Всесоюз. палеонтол. общ. Л.: Изд. ВСЕГЕИ, 1965, с. 24—25.

Макридин В.П., Кац Ю.И. Некоторые вопросы методики палеобиогеографических исследований. — В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966, с. 98—115.

Маслов В.П. Геолого-литологические исследования рифовых фаций Уфимского плато. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 68 с. (Труды ИГН АН СССР. Сер. геол., вып. 118, № 42).

Минато М., Гораи М., Фунахаси М. Геологическое развитие Японских островов. М.: Мир, 1968. 643 с.

Мельникова Г.К. Новые виды триасовых склерактиний Памира. — Палеонт. журн., 1967, 1, с. 22—31.

Мельникова Г.К. Позднетриасовые склерактинии Юго-Восточного Памира и их стратиграфическое значение: Автореф. канд. дис. Душанбе, 1968.

Мельникова Г.К. Позднетриасовые склерактинии Юго-Восточного Памира. Душанбе: До-ниши, 1975. 234 с.

Мирчинк М.К. Кораллы из юрских отложений окрестностей Коктебеля в Крыму. — Бюлл. МОИП. Отд. геол., 1937, 15 (1), с. 62—80.

Михайлова М.В. Биогермные массивы в верхнеюрских отложениях Горного Крыма и Северного Кавказа. — В кн.: Исследование рифы и методика их изучения. Свердловск, 1968, с. 196—209.

Мусеев А.С. Водоросли, губки, гидроидные полипы и кораллы верхнего триаса Кавказского хребта. — Уч. зап. ЛГУ, 1944, вып. 2, с. 17—18.

Мусеев А.С. Тип Coelenterata. Класс Anthozoa. — В кн.: Атлас руководящих форм ис-копаемых фаун СССР. Триасовая система. М.: Госгеотехиздат, 1947, т. 7, с. 12—26.

Наливкин Д.В. Учение о фациях. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 340 с.

Одум Е. Экология: Пер. с англ. М.: Изд-во иностранн. лит., 1968. 126 с.

Пчелинцев В.Ф. Рудисты мезозоя Горного Крыма. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 178 с.

Пчелинцев В.Ф. Киммериды Крыма. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1966. 182 с.

Раменский Л.Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. — Ботан. журн., 1952, 37, № 2, с. 181—201.

Рафес П.М. Развитие учения о биогеоценозах. — В кн.: очерки по истории экологии. М.: Наука, 1970, с. 147—194.

Рейман В.М. Приразломные триасовые рифы на Памире. — Докл. АН ТаджССР, 1962, 5, № 1, с. 22—23.

Рейман В.М. Органогенные фации рифовых областей. — В кн.: Проблемы геологии Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1964, с. 113—125.

Рейман В.М. Герматипные и агерматипные кораллы. М.: Наука, 1965, с. 14—19 (Труды I Всес. симп. по изучению ископ. кораллов; Вып. 4).

Рейман В.М. Кораллы из юрских отложений Кугитанга и прилегающих районов. — В кн.: Палеонтол. обоснование опорн. разрезов юрской системы Узбекистана. Л.: Изд. ВСЕГЕИ, 1971, № 10, с. 99—116.

Рейман Е.А., Чепикова С.Х. Разрез юрских отложений Шаргуня. — В кн.: Путеводитель экскурсии по разрезам юрской системы Узбекистана и Таджикистана. Ташкент, 1968, с. 36—39.

Решения Четвертой палеоэкологической-литологической сессии. М.: Недра, 1968. 18 с.

Рухин Л.Б. Основы палеогеографии. Л.: Недра, 1962. 567 с.

Савицкий В.О., Краснов Е.В. О присутствии морской верхней юры на о. Сахалине. — Геол. и геофиз., 1970, 3, с. 12—21.

Славин В.И. Триасовые и юрские отложения Восточных Карпат и Паннонского срединного массива. М.: Изд-во МГУ, 1963. 313 с.

Соколов Б.С. Пермские кораллы юго-восточной части Омоловского массива. М., 1960, с. 1—17. (Тр. ВНИГРИ, вып. 154. Палеонтол. сб. № 2).

Соколов Б.С. Предисловие. — В кн.: Основы палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1962, т. 2 с. 13—14.

Старостина Э.А., Краснов Е.В. Об оксфордских склерактинах Ингушетии. — Тр. КавНИПИнефти, 1977, 12, с. 23—31.

Страхов Н.М. Основы теории литогенеза. М.: Наука, 1962, т. 1. 212 с.

Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964, с. 5—49.

Сукачев В.Н. Биогеоценология и ее современные задачи. — Журн. общей биологии, 1967, 28, с. 501—509.

Хайн В.Е. Рифы и тектоника. — В кн.: Значение биосферы в геологических процессах. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 162—170.

Хайн В.Е., Ломизе М.Г. Основные черты тектонического строения области. — В кн.: Материалы по геологии и металлогении Центрального и Западного Кавказа. Ставрополь, с. 113—194 (Тр. Кавк. экспед. ВАГТ и МГУ, 1957; т. 2).

Хайн 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.

Чувашов Б.И. О рифах и рифообразователях в среднем и позднем девоне земного шара. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1966, 4, с. 142—164.

Юферев О.В. Палеобиогеографические пояса и подразделения ярусной шкалы. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1969, 5, с. 77—84.

Эйнор О.Л. Содержание и связи палеоэкологии и палеобиогеографии. — В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966, с. 85—97.

Яковлев Н.Н. О происхождении характерных особенностей Rugosa. — Тр. Геол. ком., СПб., 1910, вып. 66, СПб., с. 1—19.

Яковлев Н.Н. Учебник палеонтологии 3-е изд., Л.; М.: Гос. изд-во, 1925. 462 с.

Яковлев Н.Н. Класс Anthozoa. Коралловые полипы. — В кн.: К. Циттель. Основы палеонтологии (палеозоология). Л.; М.; Грозный; Новосибирск. ГНТ горно-геол.-нефт. изд-во, ч. I. Беспозвоночные. 1934, с. 141—148.

Яковлев Н.Н. Организм и среда: Статьи по палеоэкологии беспозвоночных (1916—1956). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 140 с.

Alloiteau J. Madréporaires post-paléozoïques. — In: Traité de Paléontologie. Р., 1952, p. 539—684.

Alloiteau J. Contribution à la systématique des Madréporaires fossiles. / Ed. Centr. Nat. Rech. Sci., 1957. Vol. 2, 462 p.

Alloiteau J. Monographie des Madréporaires fossiles de Madagascar. — Ann. Géol. Madagascar. Paris, 1958, 216 p.

Alloiteau J. Recherches sur le développement du squelette chez les Madréporaires. — Bull. Soc. géol. France, 1959; Sér. 7, 1, N 7, p. 678–689.

Alloiteau J. Sur le genre *Clausastraea*. — Ann. paléontol., 1960, 46, p. 3–46.

Baily W.H. Description of fossil invertebrates from the Crimea. — Quart. J. Geol. Soc. London, 1858, 14, p. 133–163.

Beauvais L. Quelques observations sur la morphogénèse de *Thecosmilia langi* Koby. — Bull. Soc. géol. France, 1959, 1, p. 687–690.

Beauvais L. Parallelisme entre les zones d'Ammonites et les niveaux à Madréporaires dans le Jurassique supérieur de l'Est du Bassin de Paris et du Jura. — In: C. r. et Mém. Inst. grand-ducal, Sect. de Sci. nat. phys. et math. Luxembourg, 1962, p. 503–506.

Beauvais L. Étude stratigraphique et paléontologique des formations à Madréporaires du Jurassique supérieur de Jura et de l'Est du Bassin de Paris. — Mém. Soc. géol. France. N.S., 1964, 43, N 1, 287 p.

Beauvais L. Révision de quelques Madréporaires du Dogger d'Angeterre de la collection Milne — Edwards. — Bull. Soc. géol. France, 1965, 7, N 7, p. 871–875.

Beauvais L. Révision des Madréporaires du Dogger de la collection Koby. — Eclog. geol. helv., 1966, 59, N 2, p. 989–1024.

Beauvais L. Révision des Madréporaires du Dogger des collections d'Orbigny et H. Michelin conservées au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. — Mém. Soc. géol. France. N.S., 1976, 46, N 106, p. 7–54.

Becker E., Milaschewitsch C. Die Korallen der Nattheimer Schichten. — Palaeontographica, 1875/1876, 21, 244 p.

Blainville H.M. Zoophytes. — In: Dictionnaire des Sciences naturelles. P., 1830, vol. 60, p. 274–364.

Bolsche W. Die Korallen des norddeutschen Jura- und Kreide Gebirges. — Dt. geol. Ges. Ztschr., 1866, 18, S. 14–44.

Cottreau J. Invertébrés jurassiques de la région de Harrar (Abysсинie). — Bull. Soc. géol. France, 1925, Sér. 4, 24, p. 579–591.

Cottreau J. Types du Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle. — Ann. paléontol., 1931, 2, N 20, p. 143–181.

Cummings E.R. Reefs or biogerms? — Bull. Geol. Soc. Amer., 1932, 43, N 1, p. 331–352.

Dacque E. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. B., 1921. 241 S.

Diener C. Fossilium Catalogus. I. Animalia. Pars 13. Cnidaria triadica. B., 1921. 46 S.

Duerden J.E. Increase of mesenteries in Madrepora beyond the protochemic stage. — John Hopkins Univ. Circk., 1902, 21, p. 59–66.

Duncan P.M. A monograph of the British fossil corals second series, 1855–1873. Pt 3. Corals from the oolithic strata: 1–24; Pt 4, N 1. Corals from the zone of *A. planorbis* and *A. angulatus* in the Liassic formation: 1–43; Pt 4, N 2. Corals from the zone of *A. angulatus* and of her zones of the Liias, p. 45–73.

Eck H. Der Opatowitzer Kalkstein der ober-chlesischen Muschelkalkes. — Dt. Geol. Ges., 1862, 14, S. 12–26.

Eck H. Über einige Triasver-Steinerungen Korallen etc. — Ztschr. Dt. Geol. Ges., 1879, 31, S. 301–314.

Ekman S. Tiergeographie des Meeres. Leipzig, 1935. 542 S.

Edwards H. Milne et Haime I. Recherches sur les Polypiers. — Ann. Sci. nat., 1848, Ser. 3, 9, p. 37–89; 1849, 11, p. 235–312; 1849, 12, p. 95–197; 1850, 13, p. 63–110; 1850, 15, p. 73–144; 1850, 16, p. 21–70.

Edwards H. Milne et Haime I. Histoire naturelle des Coralliaires. P., 1857. Vol. 1/2. 633 p.; 1860. Vol. 3. 560 p.

Eguchi M. On a New Lower Jurassic coral *Isastraea yabei* n. sp. from Hosoura, near Sidugawa – Mati, Motoyosigun, Miyagiken, Japan. — Jap. J. Geol.-Geogr., 1934, 11, N 3/4, p. 116–127.

Eguchi M. A study of Japanese Jurassic and Cretaceous corals. — J. Geol. Soc. Jap., 1942, 49, N 585, p. 112–140.

Eguchi M. Mesozoic Hexacorals from Japan. — Sci. Repts. Tohoku Univ. Ser. 2 (Sendai), 1951, 24, p. 1–96.

Etallon A. Etudespaléontologiques sur le Haut-Jura. Rayonnés du Corallien. — Mém. Soc. Emul. Doubs, Besançon, 1859, Sér. 3, 357 p.

Etallon A. Rayonnés du Jura supérieur de Montbéliard. Montbéliard: Impr. H. Barbier, 1860. 38 p.

Frech F. Die Korallen der Trias. I. Die Korallen der juvianischer Triasprovinz. — Palaeontographica, 1890, 37. 116 S.

Fromental E. Note sur les polypiers fossiles de l'étage portlandien de la Haut-Saône. — Bull. Soc. géol. France, 1856, Sér. 2, 12, p. 851–864.

Fromental E. Introduction à l'étude des polypiers fossiles. — Mém. Soc. Emul. Doubs, Besançon, 1861. 357 p.

Fromental E. Paléontologie stratigraphique de l'Infra-Lias du département de la Côte-d'Or. — Mém. Soc. géol. France, 1862, Ser. 2, 7, p. 92–94.

Fromental E. Monographie des Polypiers jurassiques supérieurs. Étage portlandien. — Mém. Soc. Linn. Normandie, 1864, 13, 55 p.

Fromental E. Zoophytes. — In: Paléontologie française. Terrains cretaces. P., 1862–1867. Vol. 8. 624 p.

Fromental E. Polypiers coralliens des environs de Gray. — Mém. Soc. Linn. Normandie, 1865, 14. 43 p.

Fromental E., Ferry H.B. Zoophytes. — In: Paléontologie française. Terrains jurassiques. P.: Masson ed., 1865–1869. Vol. 1. 240 p.

Geyer O.F. Die oberjurassische Korallenfauna von Wurtemberg. — Palaeontographica, 1954, 104, S. 121–220.

- Geyer O.F. Beiträge zur Korallenfauna des Stramberger Tithon. — Paläontol. Ztschr., 1955a, 29, S. 177–216.
- Geyer O.F. Korallenfauna aus dem Oberen Jura von Portugal. — Senckenberg. lethaea, 1955b, 35, N 5/6, S. 317–356.
- Goldfuss A. Petrefacta Germaniae. Dusseldorf, 1826–1833. Bd. 1. Pt II. 168 S.
- Goreau T.F., Goreau N.I. The physiology of skeleton formation in corals. II. Calcium deposition by hermatypic corals under various conditions in the reef. — Biol. Bull., 1959, 117, p. 239–247.
- Goreau T.F., Goreau N.I. The physiology of skeleton formation in corals. III. Calcification rate as a function of colony weight and total nitrogen content in the Reef Coral *Manicina areolata* (Linnaeus). — Biol. Bull., 1960, 118, N 3, p. 419–429.
- Goreau T.F. Problems of Growth and Calcium Deposition in Reef Corals. — Enveador, 1961, 20, p. 12–26.
- Gray J.E. An outline of an arrangement of stony corals. — Ann. Mag. Nat. Hist., 1842, 19, p. 112–116.
- Gregory J.W. Jurassic Fauna of Cutch. The Corals. — Mem. Geol. Surv. India, Palaeontol. Indica, 1890–1902, 2. 195 p.
- Gregory J.W. The geology of Somaliland and its relation to the Great Rift Valley. In the collection of fossil and rocks from Somaliland made by Messrs. B.K. N. Wyllie, B.Sc., F.G.S., and W.R. Smellie, D.Sc., F.R.S. Ed. Monogr. Geol. Dept. Hunterian Mus., Glasgow Univ., 1925. Vol. 1, p. 1–7.
- Gregory J.W. The Fossil corals of Kenya Colony collected by Miss McKinnon Wood. — Ibid., 1930, 4, p. 185–209.
- Gregory J.W. Second collection of fossil corals from the Kenya Coastlands made by Miss McKinnon Wood. — Monogr. geol., Dept. Hunter. Mus., 1938, 5, pt 6, p. 90–97.
- Haacke W. Zur Blastologie der Korallen: Eine morphologische Studie. — Jenaische Ztschr. Naturwiss., 1879, 13, S. 269–320.
- Haas O. Bericht über neue Aufsammlungen in den Zlabmbach mergeln der Fischerwiese bei Altausee. — Beitr. Paleontol. Östern. Ungarns. etc., 1909, 22, S. 107–155.
- Haekel E. Systematische Phylogenie. B., 1896. Bd. 18. 720 S.
- Henson F.R. Cretaceous and Tertiary reef formation and associated sediments in Middle East. — Bull. Amer. Assoc. Petroil. Geol., 1950, 34, N 2, p. 124–143.
- Hill D. Possible Intermediates between Alcyonaria Tabulata and Rugosa and Hexacoralla. — In: Rept. Intern. Geol. Congr. XXI Sess., 1960, pt 22, p. 51–58.
- Kanmer K. Triassic coral from the Konose group in Kyushu. — Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. D. Geol., 1964, 15, N 1, p. 117–147.
- Koby F. Monographie des Polypiers jurassiques de la Suisse. — Mém. Soc. Paleontol. suisse, 1880–1889, 7–16. 582 p.
- Koby F. Polypiers du Jurassique supérieur. Description de la faune jurassique du Portugal.
- Lisbonne: Com. Serv. Geol. Portugal, 1904–1905. 167 p.
- Kolosváry G. Triassische Korallen aus Straletska Hornatina in der Tschekoslowaken. — Geol. pr. Zprávy, Bratislava, 1957, 10, s. 95–106.
- Kolosváry G. Triaskorallen aus Kleinen Karpathen in der CSR. — Geol. pr. Zprávy, Bratislava, 1958a, 13, N 24, s. 30–31.
- Kolosváry G. Corals from the Upper Anisian of Hungary. — J. Paleontol., 1958b, 32, N 3, 636 p.
- Kolosváry G. The phylogenetic classification of the Madreporarian corals. — J. Paleontol., 1960, 34, N 5, p. 1051–1053.
- Kolosváry G. Triassische Korallen aus der CSSR. (Syst. Zool. Inst. Univ. Szeged). — Geol. pr. Zprávy, 1963, 30, s. 209–216.
- Kolosváry G. Angabe zur Kenntnis der Triaskorallen und der begleitenden Fauna der CSSR. — Geol. pr. Zprávy, Bratislava, 1966a, 33, s. 179–188.
- Kolosváry G. Über Triaskorallenfauna Ungarns. — Acta biol. Szeged, 1966b, 5, S. 125–137.
- Kolosváry G. Clepsydrion und Thamnasterisation in Pelson-Delta-Korallen: Ein palaeophysiologisch-phylogenetisches Studium der Biologie. — Ser. Zool., 1966c, 11, N 4, S. 266.
- Lamouroux J.V.T. Exposition méthodique des ordres de Polypiers avec les planches d'Ellis et Sölander et quelques planches nouvelles. P., 1821. Vol. 8. 115 p.
- Laube G. Die Faune der Schichten von St-Cassian. — J. Acad. Wiss. Wien Denk., 1865, 24, S. 223–266.
- M'Coy F. On some new mesozoic Radiata. — Ann. Mag. Nat. Hist. (2), 1848, 2, p. 397–420.
- Michelin J.L. Iconographie zoophytologique. Paris. 1840–1847. Bertrand edit, 348 p.
- Minato M. Japanese Carboniferous and Permian Corals. — Fac. Sci., Hokkaido Univ. Ser. 4, 1955, vol. 9, N 2. 250 p.
- Missuna A. Die Jura-Korallen von Sudagh. — Bull. Ges. Nat. Moscou, 1904, 2, S. 187–228.
- Morycowa E. Hexacoralla des couches de Grodziszczce (Neocomien, Carpathes). — Acta palaeontol. polon., 1964, 9, N 1. 112 p.
- Ogilvie M.M. Microscopie and systematic study of madreporarian types of corals. — Roy. Soc. London, 1896, 187, p. 83–345.
- Ogilvie M.M. Die Korallen der Stramberger-schichten. — Palaeontographica, 1897, Suppl. 2, S. 73–282.
- Onuki V. Permian and Jurassic Geosynclinales in Japan. — Sci. Repts. Tohoku Univ. Ser. 2 (Sendai), 1962, 5, p. 112–162.
- Orbigny A. Note sur les Polypiers fossiles. P., 1849. 12 p.
- Orbigny A. Prodrome de Paleontologie universelle. P.: Masson ed., 1850. Vol. 1/3. 511 p.
- Ortmann A. Die Morphologie des Skeletts der Steinkorallen in Beziehung zur Kolonienbildung. — Ztschr. Wiss. Zool., 1889–1890, 50, S. 278–316.
- Papp K. Triaskorallen aus den Bakony. — Hes Wiss. Brforsch. Batalonsees. Budapest, 1911, I (1), Pal. anb., 118 S.

- Počta P.* Die Anthozoen der Böhmischen Kreideformation. — K. Böhm. Ges. Wiss., 1887, Abh., 7, 60 S.
- Prever P.L.* Coralli giurassici del Gran Sasso d'Italia. — Acad. Sci. Torino, 1909, 44, p. 216—218.
- Quenstedt F.A.* Der Jura. Lief, Tübingen, 1858. Bd. 5. 842 S.
- Quenstedt F.A.* Petrefactenkunde Deutschlands. Leipzig, 1879—1881, Bd. 6, Abt. 1. Korallen, S. 497—624.
- Raymond P.E.* The history of corals and the "limeless oceans". — Amer. J. Sci., 1921, 2, p. 343—347.
- Reuss A.E.* Beiträge zur Characteristik der Kreideschichten in dem Ostalpen besonders im Gosauhale und am Wolfgangsee. — Denkschr. Akad. Wiss., 1854, 7, 157 S.
- Reuss A.E.* Ueber einige Anthozoen der Kösener Schichten und der depinen Trias. — Sitzungsber. Naturwiss. Akad., 1864, 50, 242 S.
- Roniewicz E.* Complexastraea i Thecosmilia z astartu polski. — Acta paleontol. polon., 1960, 5, N 4, p. 452—470.
- Roniewicz E.* Les Madréporaires du Jurassique supérieur de la bordure des Monts de Sainte-Croix, Pologne. — Acta paleontol. polon., 1966, 11, N 2, p. 157—264.
- Schauroth K.* Übersicht der geognostischen Verhältnisse der Gegend von Recoaro im Vicentinischen. — Sitzungsber. Akad. Wiss., 1855, 17, S. 124—126.
- Schindevolf O.* Über den Septalapparat der Korallen. B., 1930, S. 226—230.
- Schindevolf O.* Zur Kenntnis der Polycoeliens und Plerophyllen. — Abh. Reich. Bodenf. N.F., 1942, 204, 324 S.
- Sestini N.F.* Corals of the upper Jurassic of the Shaksgam Valley. — In: Sci. rep. Italian exp. to the Karkorum and Hindu Kusch. 1965, vol. 4, p. 219—227.
- Smith J.P.* Upper Triassic marine invertebrate faunas of North America. — US Geol. Surv. Prof. Pap., 1927, 141, p. 126—135.
- Solomko E.* Die Jura- und Kreidekorallen der Krim. — Verh. Russ. Miner. Ges. Ser., Ser. 2, 1888, 24, S. 67—213.
- Speyer K.W.* Die Korallen des Kelheimer Jura. — Palaeontographica, 1913, 59, S. 193—251.
- Stoppani A.* Monographie des fossiles de l'Azzarola appartenant à la zone supérieure des couches à *Avicula contorta* de Lombardie. — Paléontol. Lombardie, 1862, 3, p. 100—106.
- Thomas H.D.* Corals and correlation of the Tanga Limestone of Tanganyika. — Overseas Geol. and Miner. Resourc. Tanganyika, 1963, 9, N 1, p. 30—38.
- Thurmann J., Étallon A.* Lethaea Bruntrutana ou Etudes paléontologiques et stratigraphiques sur le Jura bernois et en particulier les environs de Porrentruy. — Mém. Soc. Sci. Nat., 1862—1864, 20, p. 357—412.
- Tomes R.F.* On the fossil Madreporaria of the Great Oolite of the countiess of Gloucester and Oxford. — Ibid., 1883, 39, p. 394—399.
- Tomes R.F.* A critical and descriptive list of the oolitic Madreporaria of the Boulonnais. — Ibid., 1884a, 40, p. 144—211.
- Tomes R.F.* A comparative and critical revision of the Madreporaria of the white Lias of the Middle and Western counties of England and those of the conglomerate at the base of the South-Wales Lias. — Ibid., 1884b, 40, p. 353—375.
- Trautschold H.* Le Néocomien de Sably en Crimée. — Soc. Nat. Moscou. Nouv. Mem., 1886, 15, p. 25.
- Twenhofel W.H.* Coral and other organic reefs in geological column. — Bull. Amer. Assoc. Petro. Geol., 1950, 34, N 2, p. 144—163.
- 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.
- Verrill A.E.* Synopsis of the polyps and corals of the North Pacific exploring expedition, with descriptions of some additional species from the west coast of North America. III. Madreporaria. — Comm. Essex Inst., 1866, 5, p. 7—32, pl. 1—2.
- Vinassa de Regny P.* Triadische Algen, Spongiens, Anthozoen und Bryozoen aus Timor. — Paleontol. Timor, 1915, Lfg. 4, 8, S. 72—118.
- Vinassa de Regny P.* Hydrozoen und Korallen aus der oberen Trias des Karakorum. — In: Geologische Forschungen im Westlichen K'un-Lun und Karakorum Himalaya. B., 1932, S. 192—196.
- Volz W.* Die Korallenfauna der Schichten von St. Cassian in Sud-Tirol. — Palaeontographica, 1896, 43, 124 S.
- Weissermel W.* Die Korallen des deutschen Muschelkalks. — Preuss. geol. Landesanst. Jb. Berlin, 1925—1928, 46/49, S. 413—440.
- Wells J.W.* Palaeontology of Harrar Province, Ethiopia. Pt. 3. Jurassic Anthozoa and Hydrozoa. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1943, 82, pt 2, p. 37—53.
- Wells J.W.* Scleractinia. — In: Treatise on Invertebrate Paleontology: Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas press. Lawrence, 1956, pt F., p. 328—498.
- Wilkins O.* Korallen und Kalkschnamme und den obertriadischen Phaneritenkalk von Seran (Molukken). — N. Jb., 1937, 77, S. 46—92.
- Winkler G.* Die Oberkeuper, nach Studien in den bayrischen Aplen. — Dt. geol. Ges. Ztschr., 1861, 13, S. 459—521.
- Yabe H., Sugiyama T.* A new form of the genus *Omphalophyllum* collected from Yamanta near Sakawa — Machi Provinc of Tasa (Shikoku). — Jap. J. Geol.-Geogr., 1933, 10, p. 141—163.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Таблица I

Фиг. 1. *Actinastrea delmontana* (Ogilv.). Крым, водораздел Байдарской и Коккозской долин. Поздний титон. Поперечное сечение колонии, х4.

Фиг. 2. *Plesiosmilia* sp. Крым, с. Узенбаш. Ранний кимеридж. Поперечное сечение кораллита, х2,5.

Таблица II

Фиг. 1. *Epismilia haimei* From. Крым, г. Судак. Поздний оксфорд. Поперечное сечение, х2,5.

Фиг. 2. *Axosmilia* sp. Крым, с. Ключевое. Поздний оксфорд. Поперечное сечение, х2,5.

Таблица III

Фиг. 1. *Axosmilia truncata* (Koby). Крым, с. Ключевое. Поздний оксфорд. Поперечное сечение, х9.

Фиг. 2. *Donacosmilia* sp. Крым, Судакский район, поздний оксфорд. Поперечное сечение, х4.

Фиг. 3. *Donacosmilia azisbairense* sp. nov. Крым, Байдарская долина, холм Азис-Баир. Титон. Экз. № 1/74 (голотип). Тангенциальное сечение участка колонии, х1.

Фиг. 4. *Pseudopistophyllum baidarense* sp. nov. Крым. Байдарская долина, холм Азис-Баир, титон. Экз. № 1/72 (голотип). Поперечное сечение участка колонии, х10

Таблица IV

Фиг. 1, 2. *Glenaraea jurensis* Krasn. Крым, Ай-Петринская яйла, к западу от г. Беденекыр. Ранний титон. Экз. 2912/58, голотип [Краснов, 1964]. 1 – поперечное сечение, х5; 2 – поперечное сечение, х5.

Таблица V

Фиг. 1. *Diplocoenia bifurcata* sp. nov. Крым, массив г. Бойко. Ранний титон. Экз. № 1/121 (голотип). Вид сверху, х1.

Фиг. 2. *Diplocoenia suturensis* sp. nov. Крым, массив г. Бойко. Титон. Экз. № 1/122 (голотип). Вид сверху, х1.

Фиг. 3. *Diplocoenia taurica* Dampel. Крым, с. Ключевое. Поздний оксфорд. Поперечное сечение, х4.

Фиг. 4. *Diplocoenia eguchiensis* sp. nov. Сахалин, мыс Ратманова. Кимеридж – титон. Экз. 1/101 (голотип). Сборы В.О. Савицкого. Поперечное сечение, х20

Таблица VI

Фиг. 1, 2. *Ironella giseldonensis* Starost. et Krasn. Северо-Восточный Кавказ, р. Гизельдон. Титон. Экз. № 1/14 (голотип). Колл. Э.А. Старостиной [Краснов, Старостина, 1970]. – 1 – поперечное сечение, х5; 2 – тангенциальное сечение, х5.

Фиг. 3. *Helicoenia variabilis* Etall. Крым, Ай-Петринская яйла. Поздний оксфорд. Поперечное сечение, х4.

Фиг. 4. *Myriophyllia sinuosa* (Ogilv.). Восточные Карпаты, р. Теребля (ручей Каменистый). Поздний титон. Сборы И.Д. Гофштейна [И.Д. Гофштейн и Е.В. Краснов, 1966]. Продольное сечение, х9

Таблица VII

Фиг. 1. *Cyathophora andreevi* sp. nov. Центральный Памир, р. Кокуйбельсу. Бат. экз. № 1/102 (голотип). Поперечное сечение, х4.

Фиг. 2. *Cyathophora thurmanniiformis* Krasn. Крым, водораздел между Байдарской и Коккозской долинами, южный склон г. Седам-Кая. Поздний титон. Экз. № 2912/14, голотип [Краснов, 1964]. Поперечное сечение кораллита, х12,5.

Фиг. 3. *Cyathophora cavernosa* (Quenst.). Крым, перешеек Бабуганской и Никитинской яйл. Кимеридж. Сборы С.А. Ковалевского. Внешний вид колонии, х2.

Фиг. 4. *Connectastraea gregoryi* Koby. Крым, Байдарская долина. Титон. Внешний вид колонии, х2.

Фиг. 5. *Heliastraea chaiteae* sp. nov. Крым, Хайтинская долина. Нижний кимеридж. Экз. № 1/104 (голотип). Продольное сечение, х4.

Фиг. 6. *Cyathophora bourgueti* Thurm. et Etall. Крым, спуск с Ай-Петринской яйлы в с. Соколиное. Поздний титон. Вид сверху, х2.

Фиг. 7. *Cyathophora excelsa* Koby. Крым, Бабуган-яйла. Поздний оксфорд. Вид сверху, х2

Таблица VIII

Фиг. 1, 2. *Cryptocoenia sexradiata* (Goldf.). Северо-Восточный Кавказ, р. Фиагдон. Колл. М.М. Мацкевича и Э.А. Старостиной [Краснов и Старостина, 1970]. 1 – поперечное сечение, x4; 2 – продольное сечение, x2.

Фиг. 3. *Cyathophora cesaredensis* Koby. Северный Кавказ, р. Большой Зеленчук. Оксфорд. Сборы Г.А. Логиновой. Тангенциальное сечение, x4.

Фиг. 4. *Cyathophora kobyi* Krasn. Крым, спуск с Ай-Петринской яйлы в с. Соколиное. Поздний титон. Экз. № 2912/17. Голотип [Краснов, 1964]. Поперечные сечения кораллита, x23.

Фиг. 5. *Pseudocoenia jakovlevi* (Krasn.). Крым, спуск с Ай-Петринской яйлы в с. Соколиное. Поздний титон. Экз. № 2912/15, голотип [Краснов, 1964]. Поперечное сечение кораллита, x10.

Фиг. 6. *Cryptocoenia matscevici* Starost. et Krasn. Северо-Восточный Кавказ, р. Гизельдон. Титон. Экз. № 1/26 (Голотип). Колл. Э.А. Старостиной и М.М. Мацкевича [Краснов, Старостина, 1970]. Поперечное сечение, x5

Таблица IX

Фиг. 1. *Cyathophora thurmanniformis* Krasn. Крым, водораздел Байдарской и Коккоэской долин, юго-восточный склон г. Седам-Кая. Поздний титон. Экз. № 2912/14, голотип [Краснов, 1964]. Продольное сечение кораллита, x10.

Фиг. 2, 3. *Cyathophora andreevi* sp. nov. Центральный Памир р. Кокуйбельсу. Бат. Экз. 1/105 (голотип); 2 – поперечное сечение, x8; 3 – продольное сечение, x8.

Фиг. 4, 5. *Adelocoenia alloiteai* sp. n. Северный Кавказ, р. Большой Зеленчук. Поздний оксфорд. Экз. № 1/106, голотип. Сборы Г.А. Логиновой. 4 – поперечное сечение, x8; 5 – продольное сечение, x8

Таблица X

Фиг. 1. *Mutriphyllia sinuosa* (Ogilv.). Восточные Карпаты, р. Теребля (ручей Каменский). Поздний титон. Сборы И.Д. Гофштейна [И.Д. Гофштейн и Е.В. Краснов, 1966]. Тангенциальное сечение, x5.

Фиг. 2, 3. *Stylohelia costulata* (Koby). Крым, Судак. Оксфорд. Колл. Е. Соломко [Solomko, 1888]; 2 – поперечное сечение, x6; 3 – тангенциальное сечение, x5; Северный Кавказ, р. Большой Зеленчук. Оксфорд. Колл. Г.А. Логиновой.

Фиг. 4. *Cladophyllia cocciabeliensis* sp. nov. Центральный Памир, р. Кокуйбельсу. Бат. Экз. № 1/107 (голотип). Поперечное сечение, x10.

Фиг. 5. *Cladophyllia gamea* Koby. Северный Кавказ, р. Большой Зеленчук. Верхний оксфорд. Сборы Г.А. Логиновой. Поперечное сечение, x4.

Фиг. 6, 7. *Mutriphyllia sinuosa* (Ogilv.). Восточные Карпаты, р. Теребля (ручей Каменский). Титон; 6 – тангенциальное сечение, x16; 7 – поперечное сечение, x16

Таблица XI

Фиг. 1. *Convexastraera fukazawaensis* Eguchi. Восточно-Сахалинские горы р. Кындыкымеха и мыс Ратманова. Кимеридж-титон (нижнехойская подсвита). Сборы В.О. Савицкого [Савицкий и Краснов, 1979]. Поперечное сечение кораллита (зарисовка), x15.

Фиг. 2. *Styliina reimani* sp. nov. Центральный Памир, р. Кокуйбельсу. Бат. Экз. № 1/108 (голотип). Поперечное сечение, x4.

Фиг. 3. *Brachyseris kovallevskii* sp. nov. Крым, г. Сары-Кая (спуск в Коккоэскую долину). Верхний титон. Экз. № 1/109, голотип. Вид сверху, x2.

Фиг. 4. *Styliina mabutii* Eguchi. Восточный Сахалин, р. Кындыкымеха. Кимеридж-титон (нижнехойская подсвита). Сборы В.О. Савицкого. Поперечное сечение, x10 (зарисовка).

Фиг. 5. *Styliina sachalinica* Krasn. Восточный Сахалин, р. Кындыкымеха. Кимеридж-титон (нижнехойская подсвита). Сборы В.О. Савицкого. Экз. № 2912/59, голотип [В.О. Савицкий и Е.В. Краснов, 1970]. Поперечное сечение, x10.

Фиг. 6. *Aplosmilia semisulcata* (Mich.). Крым, Судак. Оксфорд. Колл. Е. Соломко [Solomko, 1888]. Поперечное сечение кораллита (схематизированный рисунок), x1.

Фиг. 7. *Aplosmilia gregarea* From. Крым, Судак. Оксфорд. Колл. Е. Соломко [Solomko, 1888]. Поперечное сечение кораллита (схематизированный рисунок), x1.

Фиг. 8. *Thamnasteria terqueni* Edw. et Haime. Центральный Памир, р. Кокуйбельсу. Бат. Вид сверху, x1.

Фиг. 9. *Styliina pediculata* Koby. Крым, Бабуган-яйла. Верхний оксфорд. Тангенциальное сечение, x2.

Таблица XII

Фиг. 1. *Aplosmilia semisulcata* (Mich.). Крым, мыс. Киик-Атлама. Оксфорд. Поперечное сечение, x5.

Фиг. 2. *Rhipidomilia taurideae* sp. nov. Крым, водораздел Байдарской и Коккоэской долин, юго-восточные склоны г. Седам-Кая. Верхний титон. Экз. № 1/110 (голотип). Поперечное сечение, x10

Таблица XIII

Фиг. 1, 2. *Acanthogryta columnaris* Ogilv. Крым, Байдарская долина. Титон. Поперечное сечение, x5.

Фиг. 3, 4. *Meandraria meandrinoidea* sp. nov. Крым, Узунджийская долина. Средний титон. Экз. 1/III (голотип). – 3 – тангенциальное сечение, x10; 4 – поперечное сечение, x5

Таблица XIV

Фиг. 1, 2. *Psammogrya voltzi* (Koby). Крым, Караби-яйла, урочище Алачук. Оксфорд. 1 – поперечное сечение, x8; 2 – поперечное сечение, x4

Таблица XV

Dimorphocoenia babaevi sp. nov. Восточный Крым, г. Эчки-Даг. Нижний оксфорд. Голотип, экз. № 1/112. Сборы Е.А. Успенской. Поперечное (в центре снимка) и продольное (на периферии снимка) сечение, x4

Таблица XVI

Фиг. 1. *Oppelismilia* sp. Северный Кавказ, р. Большой Зеленчук. Верхний оксфорд. Сборы Г.А. Логиновой. Поперечное сечение, x9.

Фиг. 2. *Stylophyllidae* gen. sp. Восточный Крым, Судакский район. Верхний оксфорд. Сборы Н.П. Кянсен и В.Ф. Пчелинцев. Поперечное сечение, x9.

Фиг. 3. *Parepismilia* sp. Восточный Крым, Карадаг. Оксфорд. Сборы Е.А. Успенской. Поперечное сечение, x6

Таблица XVII

Фиг. 1, 2. *Montlivaltia gurumdiensis* sp. nov. Юго-Восточный Памир, р. Гурумда. Геттант-синемор. Экз. № 1/113 (голотип). 1 – зарисовка поперечного сечения, x1; 2 – поперечное сечение, x1.

Фиг. 3, 4. *Caryophyllia* sp. Крым, Байдарская долина, г. Биюк-Синор, титон. Сборы Н.И. Лысенко; 3 – зарисовка поперечного сечения, x2; 4 – тангенциальное сечение, x2.

Фиг. 5. *Montlivaltia bachtmayeri* Koby. Крым, Судакско-Карадагская складчатая система. Нижний оксфорд. Сборы Е.А. Успенской. Поперечное сечение, x2,5.

Фиг. 6. *Montlivaltia renevieri* Koby. Крым, Меганомский полуостров, с. Лагерное. Оксфорд. Сборы Е.А. Успенской. Поперечное сечение, x2,5

Таблица XVIII

Фиг. 1, 3, 5. *Montlivaltia ducreti* Koby. Центральный Памир, р. Кокуйбельсу. Бат. Поперечное сечение возрастных стадий с диаметром кораллита 17, 22 и 24 мм соответственно.

Фиг. 2, 4. *Montlivaltia caryophylata* Lamx. Крым, Новый Свет. Келловей. Поперечное сечение возрастных стадий с диаметром кораллита 40 и 33 мм соответственно.

Фиг. 6. *Peplosmilia* sp. Крым, с. Кучки. Титон-берриас. Поперечное сечение, x4

Таблица XIX

Фиг. 1. *Thecosmilia trichotoma trichotoma* (Goldf.) Крым, Ай-Петринская яйла, г. Беденекыр. Титон. Поперечное сечение, x5.

Фиг. 2. *Cladophyllia tenuis* Koby. Юго-Восточный Памир, перевал Куртеке. Байос. Поперечное сечение кораллита, x12.

Фиг. 3. *Thecosmilia trichotoma caucasica* subsp. Северный Кавказ, р. Большой Зеленчук. Верхний оксфорд. Сборы Г.А. Логиновой. Экз. № 1/114 (голотип). Поперечное сечение, x2.

Фиг. 4. *Thecosmilia langi* Koby. Крым. Юго-Западный синклиниорий. Нижний киммеридж. Поперечное сечение, x2.

Фиг. 5, 6. *Thecosmilia cartieri* Koby. Юго-западные отроги Гиссарского хребта. Верхний оксфорд [по В.М. Рейману, 1971]; 5 – поперечное сечение, x4; 6 – продольное сечение, x4

Таблица XX

Фиг. 1, 2. *Thecosmilia moraviensis* Ogilv. Северный Кавказ, водораздел Б. и М. Зеленчуков. Титон. Сборы Г.А. Логиновой; 1 – поперечное сечение, x2; 2 – продольное сечение, x2.

Фиг. 3. *Latiphyllia suevica* (Quenst.) Юго-Западный Крым, хр. Иограф. Верхний оксфорд. Сборы И.Ф. Сукованченко. Продольное сечение, x4.

Фиг. 4. *Latiphyllia langiformis* Krasn. Юго-Западный Крым, г. Куртлер-Богаз. Верхний титон. Экз. № 2912/21 (голотип) [Краснов, 1964]. Продольное сечение, x10.

Фиг. 5. *Latiphyllia suevicaformis* Krasn. Юго-Западный Крым, г. Куртлер-Богаз. Верхний титон. Экз. № 2912/23 (голотип) [Краснов, 1964]. Продольное сечение, x10

Таблица XXI

Фиг. 1. *Complexastraea hemisphaerica* Geyer. Юго-Западный Крым, с. Ключевое. Верхний титон. Поперечное сечение, x2.

Фиг. 2. *Complexastraea* sp. Северный Кавказ, р. Б. Зеленчук. Верхний титон. Сборы Г.А. Логиновой. Поперечное сечение, x4.

Фиг. 3. *Complexastraea* ex gr. *carinata* Ron. Молдавия, Готештско-Баймаклинская площадь, скв. № 343, интервал глубин 885,5 – 886,0 м. Сборы В.С. Саянова. Поперечное сечение, x2.

Фиг. 4. *Complexastraea* sp. Крым, Судакско-Карадагская складчатая система. Верхний оксфорд. Сборы Е.А. Успенской.

Фиг. 5, 7. *Confusastraea kobyi* Beauv. Центральный Памир, р. Кокуйбельсу. Бат. Поперечное сечение, x6. -

Фиг. 6, 8. *Isastraea alimena* d'Orb. Центральный Памир, р. Кокуйбельсу. Бат; 6 – поперечное сечение, x4; 8 – поперечное сечение, x16

Таблица XXII

Фиг. 1, 3. *Isastraea propinqua* Thurm. Юго-Восточный Крым, Судакско-Карадагская складчатая система. Келловей; 1 – поперечное сечение, x4; 3 – поперечное сечение, x8 [из Solomko, 1888].

Фиг. 2. *Isastraea helianthoides* (Goldf.). Крым, Меганомский полуостров, с. Лагерное. Оксфорд. Сборы Н.Х. Дампеля. Поперечное сечение, x4.

Фиг. 4. *Isastraea explanata* (Goldf.). Донбасс, г. Изюм. Верхний оксфорд. Поперечное сечение, x4.

Фиг. 5. *Isastraea limitata* (Lamx.). Юго-Восточный Крым, г. Делемет. Келловей. Поперечное сечение, x4

Таблица XXIII

Фиг. 1. *Isastraea crassa* (Goldf.). Юго-Восточный Крым, Карадаг. Келловей. Сборы Е.А. Успенской. Поперечное сечение, x4.

Фиг. 2. *Latiastraea* sp. Юго-Восточный Крым. Караби-яйла. Титон. Поперечное сечение, x4.

Фиг. 3, 5. *Heliastraea taurideae* sp. n. Юго-Восточный Крым, Хайтинская долина, с. Тыловое. Нижний кимеридж. Экз. № 1/115 (голотип). Поперечное сечение, x10 (видно последовательное красование); 5 – поперечное сечение, x10.

Фиг. 4. *Heliastraea chaiteae* sp. nov. Юго-Западный Крым, Хайтинская долина, с. Тыловое. Нижний кимеридж. Экз. № 1/104, голотип. Поперечное сечение, x5

Таблица XXIV

Фиг. 1, 2. *Thamnasteria vereschagini* Krasn. Восточный Сахалин, мыс. Ратманова. Кимеридж-титон. Экз. № 2912/60, голотип [Савицкий и Краснов, 1970]; 1 – поперечное сечение, x4; 2 – поперечное сечение, x20.

Фиг. 3, 6. *Fungiastraea subgregoryi* (Krasn.). Юго-Западный Крым, Ай-Петринская яйла, с. Соколиное, верхний титон. Экз. № 2912/35, голотип [Краснов, 1964]; 3 – вид сверху, x2; 6 – продольное сечение, x20.

Фиг. 4. *Fungiastraea ruhini* (Krasn.). Юго-Западный Крым, Ай-Петринская яйла, с. Соколиное. Верхний титон. Экз. № 2912/33 (голотип) [Краснов, 1964].

Фиг. 5. *Thamnasteria terqueni* Edw. et Haime. Центральный Памир, р. Кокуйбельсу. Бат. Вид сверху, x1

Таблица XXV

Фиг. 1–3. *Periseris* sp. Подмосковье, д. Гжель, келловей; 1 – поперечное сечение, x5; 2 – тангенциальное сечение, x5; 3 – продольное сечение, x8.

Фиг. 4. *Synastraea dubia* From. Северный Кавказ, верховья р. Кубани. Оксфорд. Сборы Г.А. Логиновой. Поперечное сечение, x2.

Фиг. 5. *Vallimeandra kuznetsovi* Krasn. Юго-Западный Крым, Байдарская долина, г. Азис-Баир. Нижний титон. Экз. № 2912/32 (голотип) [Краснов, 1964]. Продольное сечение, x5

Таблица XXVI

Фиг. 1. *Synastraea dubia* From. Северный Кавказ, верховья р. Кубани. Оксфорд. Сборы Г.А. Логиновой. Поперечное сечение, x4.

Фиг. 2. *Dimorphastraea regularis* Koby. Донбасс, г. Изюм. Верхний оксфорд. Поперечное сечение, x1,5

Таблица XXVII

Фиг. 1–3. *Microsolena agariciformis* Etall. Молдавия Готештско-Баймаклийская площадь, скв. № 368, интервал глубин 959,0–964,0 м. Верхний оксфорд. Сборы В.С. Саянова. 1 – поперечное сечение, x2; 2 – поперечное сечение, x10; 3 – продольное сечение, x16.

Фиг. 4. *Dermoseris caucasica* sp. nov. Северный Кавказ, р. Большой Зеленчук. Верхний оксфорд. Экз. № 1/13, голотип. Поперечное сечение, x4.

Фиг. 5. *Acrosimilia* sp. Восточный Кавказ, Судакско-Карадагская складчатая система. Келловей. Сборы Е.А. Успенской. Поперечное сечение, x4.

Фиг. 6. *Dactylaraea globularis* (Koby). Молдавия, Готештско-Баймаклийская площадь, скв. № 318, интервал глубин 944,0–948,0 м. Верхний оксфорд. Сборы В.С. Саянова. Поперечное сечение, x4.

Фиг. 7. *Anabacia iguriensis* sp. nov. Северный Кавказ, р. Уруп. Келловей. Экз. № 1/12 (голотип). Сборы Г.А. Логиновой. Поперечное сечение, x4

Таблица XXVIII

Фиг. 1–3. *Comoseris iradians* Thurm. et Etall. Северный Кавказ. Верхний оксфорд. Сборы Г.А. Логиновой, М.М. Мацкевича и Э.А. Старостиной; 1 – поперечное сечение, x4; 2 – поперечное сечение, x16; 3 – тангенциальное сечение, x20.

Фиг. 4. *Edwardsomeandra vermicularis* Edw. Центральный Памир, р. Кокуйбельсу. Бат-келловей. Поперечное сечение, x16.

Фиг. 5, 6. *Polypyllosoris* sp. Восточный Крым, Судакско-Карадагская складчатая система. Верхний оксфорд. Экз. № 1/116, голотип. Сборы Н.П. Кянсен; 5 – поперечное сечение, x4; 6 – поперечное сечение, x16

Таблица XXX

Фиг. 1. *Calamophyllia tangana* Thomas. Юго-Восточный Памир, р. Мынхаджир. Байос. Поперечное сечение, x16.

Фиг. 2. *Calamophyllia flabellum sachalinensis* subsp. nov. Восточный Сахалин, мыс. Ратманова. Кимеридж-титон. Экз. № 1/117 (голотип). Сборы В.О. Савицкого. Поперечное сечение, x15.

Фиг. 3. *Calamophyllia flabellum flabellum* (Blainv.). Юго-Западный Крым, Балаклава, титон. Поперечное сечение, x4.

Фиг. 4. *Calamophyllia alrotensis* Koby. Северный Кавказ, р. Малый Зеленчук. Верхний оксфорд – нижний кимеридж. Сборы Г.А. Логиновой. Поперечное сечение, x4.

Фиг. 5–7. *Calamophyllia flabellum giseldonensis* Starost. et Krasn., subsp. nov. Северо-Восточный Кавказ, р. Гизельдон. Титон. Экз. № 1/9, голотип. Сборы М.М. Мацкевича и Э.А. Старостиной. Поперечные сечения кораллита, x4.

Фиг. 8–11. *Epistreptophyllum cylindriformis* sp. n. Юго-Западный Крым, водораздел Байдарской и Коккозской долин, г. Куртлер-Богаз. Верхний титон. Экз. № 1/118, голотип; 8 – вид со стороны чаши; x1; 9–10 – виды сбоку, x1; 11 – продольное сечение, x8

Таблица XXX

Фиг. 1. *Latomeandra caucasia* sp. n. Северный Кавказ, р. Большой Зеленчук. Верхний оксфорд. Экз. № 1/119 (голотип). Сборы Г.А. Логиновой. Поперечное сечение, x4.

Фиг. 2, 5. *Latiastrea variabilis* (Etall.). Юго-Западный Крым, Коккозская долина, с. Соколиное. Верхний титон; 2 – поперечное сечение, x2; 5 – поперечное сечение, x4.

Фиг. 3. *Epistreptophyllum cylindriformis* sp. nov. Юго-Западный Крым, водораздел Байдарской и Коккозской долин, г. Куртлер-Богаз. Верхний титон. Экз. № 1/118 (голотип). Поперечное сечение, x8.

Фиг. 4. *Comophyllia polymorpha* Koby. Молдавия, Готештско-Баймаклийская площадь, скв. № 368, интервал глубин 952,0–953,0 м. Верхний оксфорд – нижний кимеридж. Сборы В.С. Саянова. Поперечное сечение, x10

Таблица XXXI

Фиг. 1, 2. *Brachyseris kokkosensis* Krasn. Юго-Западный Крым, водораздел Байдарской и Коккозской долин, верхний титон. Экз. № 2912/50 (голотип; Краснов, 1964); 1 – вид сверху, x2; 2 – поперечное сечение стенки, x10.

Фиг. 3. *Ellipsocoenia michelini* (Edw. et Haime). Северный Кавказ, р. Большой Зеленчук. Нижний кимеридж. Сборы Г.А. Логиновой. Поперечное сечение, x10.

Фиг. 4. *Ellipsocoenia plicata* (Koby). Юго-Западный Крым. Коккозская долина, урочище Суаткан. Нижний титон. Поперечное сечение, x10.

Фиг. 5. *Ellipsocoenia* sp. inden. Юго-Западный Крым. Коккозская долина, урочище Суаткан. Нижний титон. Поперечное сечение, x10

Таблица XXXII

Фиг. 1. *Ellipsocoenia michelini* (Edw. et Haime.). Юго-Западный Крым, с. Ключевое. Нижний кимеридж. Поперечное сечение, x5.

Фиг. 2, 6, 7. *Actinaraea* cf. *granulata* (Münst.). Восточные Карпаты, т. Тересва (ручей Тисникова-ты). Верхний кимеридж. Сборы И.Д. Гофштейн [Гофштейн и Краснов, 1966]; 2 – поперечное сечение, x4; 6 – поперечное сечение, x2; 7 – поперечное сечение, x16.

Фиг. 3, 4, 5. *Actinaraea perforata* Krasn. Юго-Западный Крым, с. Передовое, верхний титон; 3 – поперечное сечение, x20; 4, 5 – продольное сечение, x48 и 20 (соответственно).

Фиг. 8. *Actinaraeopsis* sp. Юго-Западный Крым. Верхний оксфорд. Поперечное сечение, x9

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава I. Основные гипотезы происхождения склерактиний	5
Глава II. Пути эволюции склерактиний мезозоя	8
Глава III. Биогеографический обзор коралловых фаун	15
Некоторые замечания о критериях биогеографического районирования	15
Триасовая фауна	18
Юрская фауна	20
Меловая фауна	21
Глава IV. Распространение триасовых и юрских рифовых кораллов на территории СССР	23
Триасовый период	23
Юрский период	26
Глава V. Экологическая дифференциация рифовых и глубоководных кораллов	36
Глава VI. Классификация и номенклатура коралловых построек и фаций	43
Основные определения органических построек	44
Морфологические разновидности ископаемых кораллов	48
Ископаемый рифовый комплекс фаций	48
Глава VII. Роль рифовых фаций в образовании месторождений нефти и газа	52
Нефтегазоносность рифовых фаций мезозоя	52
Первичная пористость и коллекторские свойства рифогенных отложений	53
Органическое вещество коралловых отложений	55
О связи рифов с разломами и происхождение нефти	56
Глава VIII. Описание видов	57
Заключение	146
Литература	149
Объяснение таблиц	155

Евгений Васильевич Краснов
КОРАЛЛЫ В РИФОВЫХ ФАЦИЯХ МЕЗОЗОЯ СССР

Утверждено к печати

Дальневосточным геологическим институтом
Дальневосточного научного центра Академии наук СССР

Редактор Я.А. Галушки

Редактор издательства В.С. Ванин

Художник Н.Н. Якубовская

Художественный редактор И.Ю. Нестерова

Технические редакторы И.И. Джоева, Л.Н. Богданова

Корректор О.А. Разуменко

ИБ № 27466

Подписано к печати 25.04.83. Т - 10405

Формат 70x100 1/16. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная
Усл.печ.л. 13,0 + 2,6 вкл. Усл. кр.-отт. 15,9. Уч.-изд.л. 17,4

Тираж 650 экз. Тип. зак. 243

Цена 2 р. 70 к.

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

2 р. 70 к.

3934

