

Е. В. Краснов
1972

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
Сибирское отделение
Институт геологии и геофизики

На правах рукописи

Е. В. КРАСНОВ

**ЮРСКИЕ СКЛЕРАКТИНИИ
ЮГА И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА СССР**

Диссертация написана на русском языке
04.128 — палеонтология и стратиграфия

Автореферат
диссертации на соискание
ученой степени
доктора геолого-минералогических наук

НОВОСИБИРСК-1972

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
Сибирское отделение
Институт геологии и геофизики

На правах рукописи

Е. В. КРАСНОВ

ЮРСКИЕ СКЛЕРАКТИНИИ
ЮГА И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА СССР

Диссертация написана на русском языке
04.128 — палеонтология и стратиграфия

Автореферат
диссертации на соискание
ученой степени
доктора геолого-минералогических наук

*Губокоуважительному
Владимиру Василье-
вичу Меннеру
от автора*

НОВОСИБИРСК-1972

Е. В. Краснов

Работа выполнена в Лаборатории палеоэкологии Института биологии моря Дальневосточного научного центра АН СССР.

Официальные оппоненты:

академик АН СССР **Б. С. Соколов**
член-корр. АН СССР **В. Н. Сакс**
д. б. н., профессор **Р. Ф. Геккер**

Ведущее предприятие — Кафедра палеонтологии Ленинградского горного института.

Автореферат разослан « 11 » ^{IX} / _{XI} 1972 г.

Защита состоится « » 1972 г. на заседании Совета Института геологии и геофизики СО АН СССР. О дне, времени и месте защиты за 10 дней будет объявлено в газете «Вечерний Новосибирск».

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института геологии и геофизики СО АН СССР.

Отзывы, заверенные в двух экземплярах, просьба направлять по адресу: Новосибирск, 90, Институт геологии и геофизики СО АН СССР, ученому секретарю.

Ученый секретарь Совета — кандидат геол.-минер. наук
Н. А. БЕРЗИН

ВВЕДЕНИЕ

В истории склерактиний юрский этап заметно выделяется среди остальных высокими темпами и неравномерностью эволюции. Число новых семейств, появившихся в каждую из эпох юрского периода, составляло от 23 до 53% от общего их количества. В ранней юре существовали в основном еще те же семейства, что и в конце триаса. Медленные темпы эволюции продолжались до аалена-байоса, но, начиная с конца байосского века, количество новых таксонов резко возросло. В конце юрского периода развитие кораллов вновь несколько замедлилось.

Благодаря частой встречаемости, остатки юрских склерактиний представляют большой интерес для палеогеографических реконструкций и для биостратиграфии. Совершенно очевидно поэтому, что юрский период заслуживает особого внимания со стороны палеонтологов-кораллистов.

После опубликования главных сводок по морфологии и системе склерактиний Т. Воганом и Д. Уэллсом (Vaughan and Wells, 1943), Ж. Аллуато (Alloiteau, 1952, 1957), Д. Уэллсом (Wells, 1956), Н. С. Бендукидзе и А. А. Чиковани (1962) появились монографические исследования, во многом дополнившие и изменившие сложившиеся представления о составе юрских коралловых фаун Западной Европы, Африки и других районов мира (Alloiteau, 1958, 1960; Beauvais, 1963—1970; Roniewicz, 1966—1970 и др.). Исследованиями Н. С. Бендукидзе и А. А. Чиковани в Грузии, Р. Г. Бабаева в Азербайджане, Е. В. Краснова в Крыму и на Дальнем Востоке, Е. И. Кузьмичевой и В. П. Макридина в Донецком бассейне и В. М. Реймана в Средней Азии выяснены основные закономерности развития юрских склерак-

тиний на территории СССР, а также их стратиграфическое и биогеографическое значение во многих районах, перспективных для поисков месторождений нефти, природного газа, бокситов, металлургического и химического сырья и других полезных ископаемых. Начиная с 1956 года, автор изучает юрские склерактинии, главным образом, в филогенетическом, экологическом и биостратиграфическом аспектах. Особенно ценными для биостратиграфии оказались коллекции позднеюрских склерактиний Горного Крыма, собранные в связи с детальными геологоразведочными и съемочными работами в этом районе. Проведенные исследования позволили не только обоснованно оценить стратиграфическое значение склерактиний, но и восстановить историю их развития в крымской геосинклинали. Весьма интересными оказались и коллекции юрских склерактиний Северного Кавказа (изученные при участии Э. А. Старостиной), а также сборы из Молдавии, Восточных Карпат и некоторых районов Памира. В последние годы юрская коралловая фауна была обнаружена на Дальнем Востоке. В работе охарактеризованы юрские склерактинии Сахалина, постройки которых входили в состав Сахалино-Японской рифовой системы, значительно превосходившей по своим размерам современный Большой Барьерный риф Австралии.

При написании диссертации были изучены коллекции, полученные от многих геологов, которым автор глубоко благодарен.

Представленная диссертация является обобщающим исследованием юрских склерактиний. В его основе лежит изученный автором большой новый фактический материал, полученный в СССР и за рубежом в последние 15 лет. Главными задачами работы были:

1) детальный морфофункциональный анализ скелетных структур склерактиний и их связей с мягкими тканями полипа;

2) обоснование методики изучения юрских коралловых рифов и других типов органогенных построек с участием склерактиний;

3) дальнейшее уточнение принципов систематики и ревизия существующей классификации склерактиний;

4) хорологический и экологический анализ юрских коралловых фаун;

5) оценка стратиграфического значения юрских склерактиний.

Диссертация состоит из двух томов: том I (часть 1) — текст, том I (часть 2) — иллюстрации к тексту, том II — описание видов и фототаблицы.

Текст из 547 машинописных страниц состоит из введения, шести глав и заключения. Список литературы содержит 745 названий. Графические приложения к тексту — 40 таблиц и 89 рисунков. Монографически описаны 108 видов и 5 подвидов юрских склерактиний, относящихся к 57 родам, 23 семействам, 6 надсемействам, 6 подотрядам и 3 отрядам. Из них 1 род, 20 видов и 5 подвидов описываются впервые. Описания иллюстрированы photographиями шлифов, смонтированными в 34 таблицы, схемами септальных аппаратов и их онтогенеза.

Описанные материалы хранятся в коллекциях: № 1 — Института биологии моря Дальневосточного научного центра АН СССР (Владивосток), № 2912 — Института геологии и геохронологии докембрия АН СССР (Ленинград) и № 1 — Северо-Кавказского научно-исследовательского нефтяного института (Грозный).

ГЛАВА I

МОРФОЛОГИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ

В связи со значительным разнообразием существующих в литературе толкований морфологии кораллов и отсутствием единства в понимании терминов, употребляемых при их изучении, автор счел необходимым сделать вначале развернутый морфофункциональный анализ основных частей мягкого тела и скелета склерактиний. Это позволило в дальнейшем более обоснованно оценить значение преобразований скелета юрских склерактиний в процессе их эволюции.

Склерактинии — группа высших кораллов с наружным скелетом. Как и ругозы, они представлены одиночными и колониальными формами.

Полип имеет вид цилиндрического мешка, открытого со стороны рта. Щелевидный рот окружен одним или несколькими венцами неразветвленных щупальцев, переходит в глотку, а последняя — в гастроваскулярную полость, разделенную мезентериями на камеры. Мягкие части полипа состоят из трех слоев клеток: эктодермы, мезодермы и энтодермы. Одна из важнейших функций эктодермы — продуцирование

скелета; в мезодерме развиты мускульные клетки; в энтодерме герматипных (рифостроящих и рифолюбивых) склерактиний обитают симбиотические одноклеточные водоросли — зооксантеллы. Нервная система в целом диффузного типа. Каждый из нейронов, имеющих в экто- и в энтодерме, связан окончаниями с мускульными клетками мезодермы. В щупальцевой зоне и на окончаниях мезентерий в эктодерме имеются многочисленные стрекательные клетки, парализующие добычу. Дыхание и пищеварение осуществляются всей поверхностью тела, но наибольшую роль при этом играют мезентерии.

Размножаются склерактинии половым и вегетативным путем — боковым и внутривагетивным почкованием, реже делением. У колоний границы полипов могут быть нечеткими, хотя в большинстве случаев они сохраняют некоторую индивидуальность. Очень часто у колониальных форм развивается промежуточная мягкая ткань — ценозарк.

В онтогенезе современных склерактиний наиболее существенные преобразования происходят с системой мезентерий. У личинок в первичной энтодерме появляются два вздутия, намечающие дорзовентральную плоскость будущего полипа. После расщепления вздутия на поверхности планулы образуются новые слои, которые также удлиняются и расщепляются. С окончанием развития первых шести пар протомезентериев эмбриональный период заканчивается. У разных видов мезентерии никогда не возникают в одном и том же порядке, что дает возможность использовать различия в закладке мезентерий для диагностики. У ископаемых и, в частности, у юрских склерактиний отражением системы мезентерий является септальный аппарат, изучение динамики образования которого — наиболее надежный метод воссоздания онтогенеза.

Скелет склерактиний обеспечивает их жизнеспособность в условиях меняющейся гидродинамической обстановки и при наличии многочисленных хищников. Вместе с тем скелетные элементы отражают деятельность известковывающих клеток, динамику формирования мезентеральной системы, сезонную ритмику роста и другие функции живого тела. Особенно ценную информацию о системе метаболических связей клеток эктодермы и симбиотических водорослей — зооксантелл можно получить, анализируя план и расположение септальных пор.

Вопрос о механизме образования скелета дискуссионен. А. Хейдер (Heider, 1881), считал, что известковывающие клетки полипа возникают в мезоглее, откуда мигрируют в эктодерму. Кристаллизация карбоната кальция происходит, по Хейдеру, внутриклеточно. Иную точку зрения высказывал Г. Кох (Koch, 1881), который полагал, что известковывающие клетки всегда эктодермального происхождения, а выделение и кристаллизация карбоната кальция осуществляются на поверхности клеток. У. Брайан и Д. Хилл (Bryan and Hill, 1941) пришли к выводу, что скелет склерактиний образуется из гелеобразного вещества, выделяемого всей поверхностью эктодермы.

Скелет полипа склерактиний, независимо от того, принадлежит он одиночному кораллу или колонии, именуется кораллитом. Первый из них, дающий начало колониальной постройке, называется протокораллитом. Основные формы одиночных кораллов — турбинатная, трохондная и цератоидная. Реже встречаются цилиндрические, куполовидные, дискоидные, пателлоидные, клинообразные и флабеллоидные кораллиты. В ходе эволюции размеры во многих группах одиночных кораллов увеличились. Вместе с тем иногда в онтогенезе на старческих стадиях диаметр кораллитов уменьшается, а септальные образования редуцируются. В филогенезе некоторых групп все более развитым становился экзарк.

Форма колоний в большой мере определяется способом вегетативного размножения. Среди них встречаются рептоидные, дендроидные, фацелоидные, плоскоидные, цероидные, афроидные, тамнастероидные, хиднофороидные, меандроидные, флабеллоидные и промежуточные между этими основными типами формы. В ходе эволюции значительно усложнилась структура колоний, что оказалось связанным с возрастанием дезиндивидуализации отдельных полипов. Особенно наглядно этот процесс проявился в связи с переходом склерактиний к рифовому образу жизни.

Среди вертикальных элементов скелета склерактиний важнейшее значение имеет септальный аппарат, отражающий систему их мезентерий. У многих юрских склерактиний заложение и развитие септального аппарата происходило с отклонениями от схемы Милн-Эдварда. Основная функция септ заключается в поддержке и разделении мезентерий. Осевые структуры представлены столбиком, свайками, пали-

формными зубцами и дольками, которые поддерживают мягкое тело полипа с его базальной стороны.

Стенные структуры склерактиний — стенки (теки) ограничивают полипы и выполняют функцию скрепления всех элементов скелета. В различных группах склерактиний стенки отличаются по происхождению и строению. У юрских форм известны археотека (истинная стенка), паратека, септотека, синаптикулотека и табулотека.

Необходимо отметить устойчивое сохранение археотеки в одной из групп юрских склерактиний (*Amphiastraeina*) и изменение типов стенок в другой (*Fungiida*). Впервые в юре появляются пористые стенки (у *Narlagaea*) и горизонтальные стенки у циклолитовидных и пателлоидных форм (некоторые *Microsolonidae*).

Горизонтальные элементы скелета: днища, диссепименты, синаптикулы и пеннулы. Автором выявлены следующие направления морфогенеза горизонтальных элементов юрских склерактиний: 1) прогрессирующее исчезновение днищ в одних группах склерактиний (*Favidae*) и устойчивое сохранение в других (*Stylinina*); 2) центробежное перемещение диссепиментов из осевой полости кораллита к периферии; 3) обратная корреляция между количеством диссепиментов и синаптикул (возможно только у *Fungiida*); 4) различные скорости редукции эндотеки; 5) возрастание количества синаптикул (у *Fungiida*) и др.

Элементы связи между кораллитами (перитека) у колоний представлены ребрами, ложными ребрами, внестенными днищами, диссепиментами, синаптикулами и пеннулами. Перитека, состоящая из вертикальных изолированных трабекул, синаптикул и пеннул, называется цененхимой. Пористые колонии с хорошо развитой цененхимой (в юре у *Actinargaea*) отвечают представлениям зоологов о многочленных организмах (Захваткин, 1949; Беклемишев, 1964).

Гистология и микроструктура скелета. Кристаллы CaCO_3 продуцируемые клетками эктодермы, называются фибрами. Параллельно расположенные агрегаты коротких фибр образуют ламеллы, а пучки фибр, радиально расходящиеся от одного центра — склеродермиты. Пучки склеродермитов слагают трабекулы, которые бывают простыми и сложными. Сочетаясь по-разному, ламеллярная и трабекулярная склеренхимы образуют следующие микроструктурные типы септ: а) септальные шипы и шиповатые септы (изолированные трабекулы скреплены ламеллярной склеренхимой лишь у ос-

нования септы); шиповидно-пластинчатые септы (ламеллярная склеренхима скрепляет изолированные трабекулы почти на всем их протяжении); в) пластинчатые сплошные и пористые септы (образуются сомкнутыми трабекулами). Септальные поры возникают при неплотном соединении соседних трабекул и из-за их прерывистости. Появление септальных пор было связано с переходом склерактиний к рифовому образу жизни.

Выступающие концы трабекул создают скульптуру боковых и внутренних краев септ в виде струйчатых бороздок, зерен, зубцов и бугорков. В скульптуре септ отражаются наиболее значительные изменения, происходившие в процессе эволюции со склеродермитами и трабекулами. К этим изменениям относятся: дивергенция трабекул и динамика угла их наклона по отношению к вертикальной и горизонтальной осям. Угол наклона может варьировать в одной и той же септе, но часто встречаются склерактинии с постоянным углом наклона трабекул и в этом случае признак имеет значение для систематики. Скульптура поверхностей септ обеспечивает фиксирование мягких частей полипа. Кораллы, жившие в подвижной воде, скульптурированы сильнее форм, предпочитавших тихую воду. Однако на современных коралловых рифах сосуществуют склерактинии со слабой и сильной скульптурой. Очевидно скульптура септ связана как с происхождением, так и с условиями жизни кораллов.

ГЛАВА II

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение скелетных структур склерактиний

Изучение скелетных структур производилось в прозрачных шлифах под микроскопом. Для обнаружения деталей строения скелета, кроме поперечных и продольных, применялись также тангенциальные срезы. Просмотр и фотографирование шлифов осуществлялись с помощью микроскопов МИН-6 и МБС-2 с увеличениями от 4 до 40 раз. Для описания взаимоотношений рифовых склерактиний с другими организмами использовались шлифовки. В ряде случаев детали скелетных структур удавалось различить лишь на выветрелой поверхности образцов.

При описании фауны автор обратился к поискам наиболее объективных и кратких характеристик видов. Наибольший интерес в этом плане представило изучение симметрии полипа склерактиний — их фундаментального свойства, проявляющегося в динамике онтогенетического развития септального аппарата. Автором было показано, что в ходе онтогенеза юрских склерактиний происходили значительные изменения в количестве септ и их взаимном расположении. На определенных стадиях развития появлялись столбик, свайки и другие элементы скелета. Изучая онтогенез, автор широко использовал схемы симметризации септ, на основании которых для большинства описанных видов были составлены септальные формулы. К примеру, в формуле вида *Stylina multicosata* Krasnov: $6C_1 6C_2 12C_3$ индексы C_1 , C_2 и C_3 обозначают септы первого, второго и третьего циклов заложения, а коэффициенты перед этими индексами — число септ каждого цикла. Если число септ варьирует, то в формуле обозначается диапазон изменчивости этого признака. Так, в формуле *Actinaraea perforata* Krasnov: $6C_1 4C_2 4C_3 4C_4 8-10 C_5$ можно видеть, что число септ пятого цикла изменяется у этого вида от 8 до 10. Таким путем удалось выделить многообразие типов заложения и развития септ, отличающихся от схемы Эдварда, которая для склерактиний до сих пор считалась почти единственной (рис. 1).

Некоторые вопросы методики изучения ископаемых органогенных построек

Классификация и номенклатура органогенных построек прошлого, несмотря на неоднократные обсуждения (симпозиумы в США в 1950 и 1962 гг. и палеоэколого-литологические сессии в СССР в 1965 и 1966 гг.), все еще остаются дискуссионными. Поэтому в данном разделе даны основные определения ископаемых органогенных построек в авторском понимании. Под биогермом вслед за Е. Кумингсом автор понимает куполовидные, холмообразные либо линзовидные органогенные массы, образованные скелетными частями исключительно или главным образом сидячих животных и растений (таких, как кораллы, строматопороидеи, водоросли и т. д.), заключенные в обычную осадочную породу различного литологического состава (Cumings, 1930). Термин биостром был предложен Е. Кумингсом и принимается в диссертации для обозначения чисто слоистых (пластовых) построек.

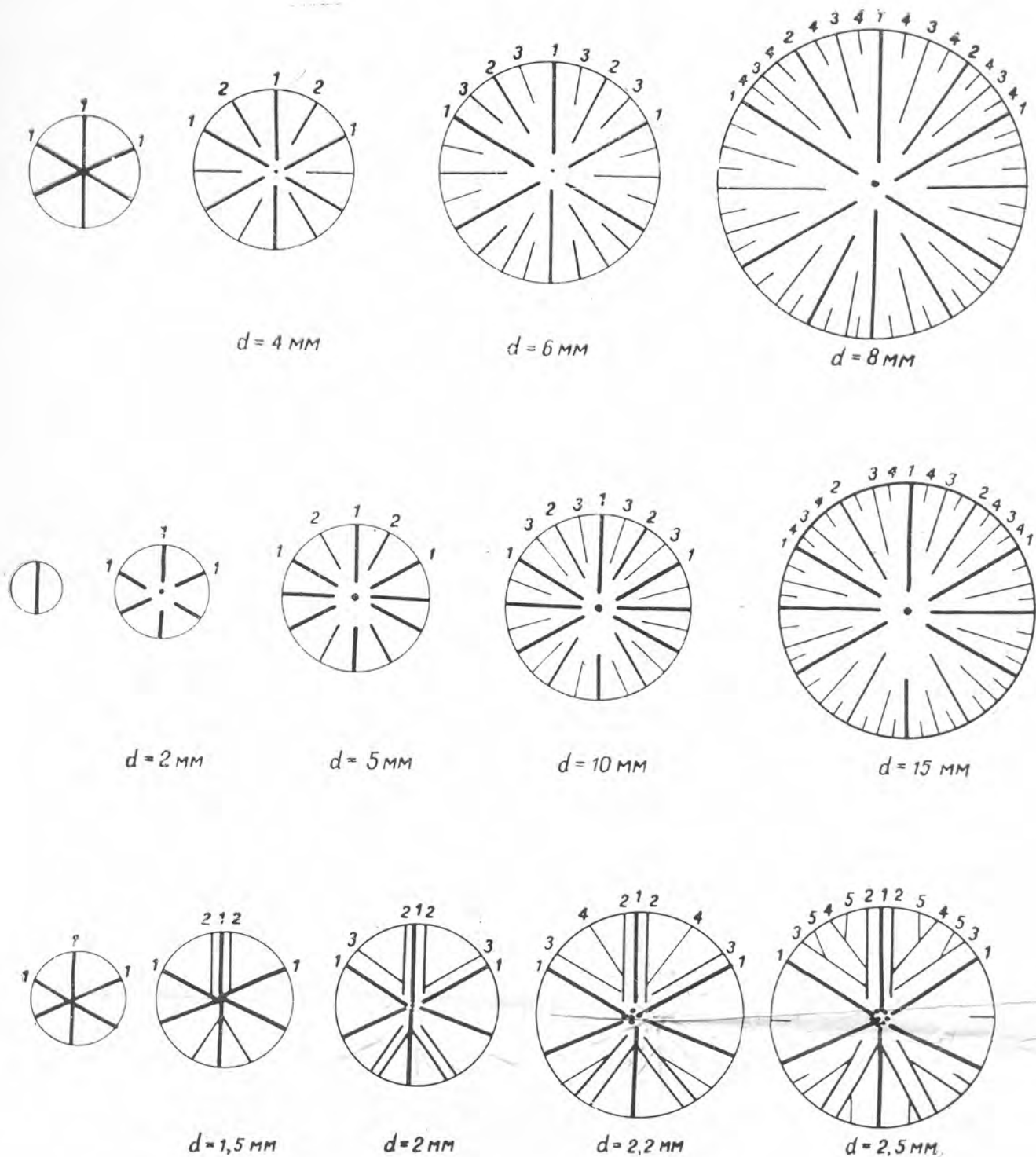


Рис. 1. Схемы онтогенезов септального аппарата у некоторых видов тонких склерактиний Крыма.

Верхний ряд — *Diplocoenia* sp. (радиальный тип заложения септ);
 средний ряд — *Epistreptophyllum cylindriformis* Красн., sp. nov. (радиальный тип заложения септ в ходе онтогенеза сменяется билатеральным);
 нижний ряд — *Actinargea perforata* Красн. (двусторонне-серийный тип заложения септ).

ек донных организмов, не раздувавшихся в холмоподобные или линзовидные формы (Cumings, 1932).

Биогенный ископаемый риф — сложная органогенная постройка, под которой в соответствии с решениями Третьей палеоэколого-литологической сессии (Свердловск, 1965) следует понимать геологически обособленные, преимущественно массивные тела, образованные значительно или частично перекристаллизованными карбонатными скелетами прикрепленных, частью свободно лежавших и подвижных, преимущественно колониальных организмов, существовавших вблизи урвня отливов в морских бассейнах, а также продуктами их разрушения.

На IV палеоэколого-литологической сессии (Кишинев, 1966) были даны определения рифостроящих и рифолюбивых организмов, которые в данной работе детализируются и уточняются применительно к рифовым кораллам. Среди склерактиний юрских органогенных построек различаются активные рифостроители (ветвистые колониальные кораллы, образывавшие каркас построек) и пассивные рифостроители (массивные и стелющиеся колонии, скреплявшие этот каркас).

Рифолюбивые кораллы (представленные в основном одиночными и мелкими колониальными формами) способствовали образованию построек, поставляя дополнительный материал в виде скелетных частей, задерживавшихся в первичных полостях.

Рифовый комплекс фаций. Фации, генетически и пространственно связанные с ископаемыми рифами, именуется автором рифовым комплексом. В работе приведены определения следующих групп фаций: собственно рифа (ядро, остов), предрифового шлейфа, лагуны, прибрежного и передового рифового мелководья.

Генетическая классификация коралловых рифов, разработанная Ч. Дарвиным, была основана на установлении единства происхождения основных типов рифов — береговых, барьерных и атоллов. Среди советских исследователей на генетический характер морфолого-экологической дифференциации рифов указывала А. И. Равикович (1960, 1968). В результате палеогеографического анализа юрских рифогенных построек Юга и Дальнего Востока СССР автором выделены следующие морфолого-экологические типы построек: береговые одиночные и цепочные, барьерные, атолловидные и ост-

ровные рифы, а также поселения типа коралловых «лугов». Эти типы характеризуют различные стадии развития геосинклинальных областей.

Юрские коралловые рифы известны не только в геосинклиналиях, но и в платформенных областях. Тектонические движения определили как само существование, так и разнообразие этих построек. Первая особенность, которая выяснялась автором при исследовании коралловых построек — знак тектонического движения их основания. Это, в свою очередь, помогало установить генетические типы построек. Сопоставление платформенных (Донбасс) и геосинклинальных (Крым, Кавказ) юрских коралловых построек позволило выявить их четкие отличия. Для первых характерны небольшая мощность и незначительная морфолого-экологическая дифференциация, а для вторых — громадная мощность и пестрота фаций. Подавляющее большинство геосинклинальных рифов было приурочено в период их роста к областям прогибания.

Принципиальное значение для понимания условий, при которых развивались органогенные постройки, придавалось автором выяснению их связи с колебательными движениями, проявлениями складчатости и разрывными нарушениями.

Палеоэкологические исследования

Палеоэкологический анализ юрских склерактиний предусматривал изучение окружающей их внешней среды: а) исследование влияния осадков, гидродинамического режима, температуры и других абиотических факторов на морфологию кораллов; б) выяснение биотических взаимосвязей кораллов и других групп организмов, населявших коралловые биотопы.

При исследовании жизненных форм автор придерживался определения А. Гумбольдта. Жизненные формы рассматриваются как физиономия организмов, обусловленная, с одной стороны, их генотипами, а с другой, теми конкретными условиями среды, при которых происходило формирование фенотипов. Различные изменения габитуса одиночных форм и колоний рассматриваются в зависимости от их систематического положения и факторов внешней среды (тихой и бурной воды, наличия или отсутствия терригенных частиц, плотности поселений и т. д.).

ГЛАВА III

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Обзор гипотез происхождения склерактиний

С начала XX века на проблему происхождения склерактиний существуют весьма различные точки зрения. Ж. Дьюэрден (1902), Н. Н. Яковлев (1910, 1925), П. Раймонд (1921), Э. Даке (1935), а в последние годы Д. Хилл (1960) отмечали значительные различия в строении септального аппарата ругоз и склерактиний и пришли к выводу об их независимом происхождении. Следствием резкого противопоставления ругоз склерактиниям явилось выделение их Э. Геккелем (1896) в ранге самостоятельных подклассов.

Другая гипотеза основана на том, что ругозы и склерактинии имеют много общих черт и следовательно генетически связаны. В пользу такого понимания высказывались В. Хааке (1879), Э. Геккель (1896), М. Огильви (1896, 1897), А. Ортманн (1889), В. Вейссермель (1925), Н. Н. Яковлев (1934, 1956), Т. Воган и Д. Уэллс (1943), О. Шиндевольф (1942), Ж. Аллуато (1952, 1957), Б. С. Соколов (1960), Г. Колошвари (1960), Т. Г. Ильина (1963, 1965), Е. В. Краснов (1963, 1965, 1968, 1970), А. Б. Ивановский (1965, 1966, 1970). Общее мнение этих исследователей выразил О. Шиндевольф, указав, что морфологические, онтогенетические и пространственно-временные данные приводят к единственно возможному выводу о филогенетической связи ругоз и склерактиний.

О. Шиндевольф, А. Б. Ивановский, Т. Г. Ильина и другие специалисты по ругозам неоднократно обосновывали точку зрения о монофилитическом происхождении склерактиний от полициллид или плерофиллид. Между тем кораллисты-склерактинологи (Огильви, Воган, Уэллс, Аллуато, Колошвари) из-за отчетливой морфологической и микроструктурной дифференциации древнейших триасовых и юрских мадрепоровых кораллов не считают возможным вывести все группы древних склерактиний из плерофиллид только на основании общего сходства симметрии их септальных аппаратов, без учета данных по микроструктуре, онтогенезу и особенностям размножения. Поэтому они рассматривают склерактиний как полифилитическую группу. По мнению авто-

ра склерактиний — гетерогенная группа, не имеющая таксономического статуса.

Обоснованию этой точки зрения посвящена четвертая глава диссертации.

Развитие идей в области классификации склерактиний

Фундаментальная идея симметрии низших многоклеточных животных издавна привлекала внимание исследователей кораллов, пытавшихся классифицировать их по особенностям расположения септ и мезентерий. Первая попытка такого рода принадлежит Ж. Б. Ламарку (1801), который объединил в составе отряда Лучевых класса Полипов организмы со складчатой гастроваскулярной полостью, разделенной радиальными выростами эндодермы на ряды секторов. Э. Геккель (1896) разделил класс Anthozoa на подклассы, положив в основу их выделения симметрию септальных аппаратов. Ж. Дьюэрдэн (1900—1904), изучив онтогенез мезентерий современных склерактиний Индийского океана, отнес формы с попарным включением мезентерий в направляющих энтоцелях к Ectospetaria, а кораллы, включающие мезентерии во всех первичных энтоцелях, к Cyclospetaria. К. Циттель (1876), П. Раймонд (1921), Э. Даке (1931) проводили резкую грань между «четырёхлучевыми» и «шестилучевыми» кораллами. И хотя Ф. Фрех и М. Огильви, а вслед за ними и многие другие исследователи склерактиний обнаружили очень большое число исключений из казавшихся незыблемыми правил заложения септ кораллов в онтогенезе, большинство палеонтологов и ныне считают правила Х. Эдварда и А. Кунта важнейшими для разграничения склерактиний и ругоз.

О. Шиндевольф (1930) и Б. С. Соколов (1960) показали, что план строения септального аппарата и характер заложения и развития септ в онтогенезе различных групп кораллов отличаются большой независимостью от внешней формы кораллов и от способа прикрепления их к субстрату.

Другая длительно развивавшаяся идея связана с таксономической оценкой роли полового и вегетативного размножения. Впервые Э. Фроментель (1861) начал различать одиночные кораллы, возникшие исключительно половым путем, и колонии, для которых характерно чередование полового и бесполого размножения. А. Ортманн (1889), М. Огильви (1896), В. Фольц (1896) и другие высказывались даже за признание разного происхождения одиночных и колониаль-

ных склерактиний. Близкие идеи в систематике ругоз развивали Е. Д. Сошкина, Р. Бэсслер, Б. С. Соколов, Д. Л. Кальо, А. Б. Ивановский и Н. Я. Спасский, согласно указывавшие на параллельное развитие одиночных и колониальных ругоз, как две основные линии их филогенеза.

Ряд классификаций склерактиний был основан на микроструктуре их скелета. Е. Пратц (1882), А. Хейдер (1886), А. Ортманн (1890) и Г. Жилл (1968) предложили системы, в которых кроме микроструктуры другие признаки не учитывались.

Наибольший интерес представляют классификации, основанные на комплексе признаков. Первая фундаментальная система такого рода была создана Х. Эдвардом и Ж. Эмом (1857—1860). В дальнейшем ее совершенствовали Ф. Коби (1881—1887), В. Фольц (1896), М. Огильви (1896) и др. Несмотря на несовершенство, система Эдварда и Эма выгодно отличается от предшествующих тем, что в ней отчетливо обозначился интерес к определению удельного веса и таксономической оценке признаков.

Период с конца XIX по первую половину XX века не принес существенных изменений в систематику склерактиний. Одни исследователи принимали классификацию Геккеля, другие следователи за Эдвардом и Эмом, уточняя лишь детали, но не затрагивая существа. Отметим, что Г. Бурн (1900) предложил выделить из состава мадрепорарий отряд Scleractinia, включающий мезозойские и кайнозойские группы кораллов с наружным карбонатным скелетом, у которых радиальные перегородки (септы) располагаются между мезентериальными складками полипов во всех шести главных камерах.

Первая попытка построения филогенетической системы склерактиний была сделана Т. Воганом и Д. Уэллсом (1943). Позднее Уэллс (1956) уточнил эту систему.

Ж. Аллуато (1952, 1957) предложил последнюю из известных классификаций склерактиний на основе использования комплекса признаков и сделал упор на наиболее консервативные микроструктурные особенности строения скелета.

Приняв за основу систему Аллуато, автор на основании проведенных исследований разделил группу склерактиний на три отряда (Montlivaltiida, Fungiida и Pinacophylliida). Эти отряды отличаются комплексами морфологических и микроструктурных признаков скелета и общей направленностью филогенеза.

Палеоэкологические и палеобиогеографические исследования

Начало изучения юрских коралловых рифов связано с трудами Н. А. Головкинского (1883) и И. Вальтера (1888). Первый в Крыму, а второй в Германии установили рифовую природу верхнеюрских известняков, образованных в результате жизнедеятельности кораллов, губок и других донных организмов.

Биотические связи и фациальную приуроченность юрских склерактиний описывали В. Аркелл (1928), О. Гейер (1955, 1965), Х. Фрайова (1960), Е. И. Кузьмичева и В. П. Макридин (1962), Э. Рониевич (1966, 1971), Е. В. Краснов (1965, 1968), Р. Г. Бабаев (1968, 1970) и другие.

Закономерности географического распространения юрских склерактиний были рассмотрены В. П. Макридиным, Ю. И. Кацом и Е. И. Кузьмичевой (1968), Т. Г. Ильиной, В. М. Рейманом и Г. К. Мельниковой (1970) и Е. В. Красновым (1970).

Монографические описания фаун и их стратиграфическая оценка

Систематическое описание позднеюрских коралловых фаун начал А. Гольдфусс (1826). Первая оценка их стратиграфического значения была дана Ф. Квенштедтом (1842—1852). В дальнейшем появились фундаментальные исследования Х. Эдварда и Ж. Эма в Англии, А. Орбиньи и Е. Фроментеля во Франции, Ж. Турмана и А. Эталлона в Швейцарии, Е. Беккера и К. Милашевича в Германии, А. Грегорино в Италии и М. Огильви в Чехословакии. Целую эпоху составили монографии Ф. Коби (1881—1906). Ранне- и среднеюрские склерактинии Европы были описаны в конце XIX века Р. Томесом, П. Дунканом и М. Майером. Затем последовали серии работ Х. Томаса (1935—1966), Ж. Аллуато (1936—1960), О. Гейера (1954—1968), Л. Бовэ (1959—1970), Э. Рониевич (1966—1970), Ж. Фишера (1969) и других зарубежных палеонтологов.

В России юрские склерактинии описывали Е. Эйхвальд, Е. Соломко, А. Миссуна, а после Великой Октябрьской революции появились работы М. Е. Мирчинк, Н. Х. Дампеля и В. А. Котовича. С 1949 года и до настоящего времени в СССР детально исследует юрскую коралловую фауну Н. С. Бендукидзе, а в последнее десятилетие — Р. Г. Бабаев, В. М. Рейман, Е. В. Краснов, Э. А. Старостина и Е. И. Кузьмичева.

Значительно слабее изучены юрские кораллы в других частях мира. В Индии их изучал Д. Грегори, в Японии — Ябэ, Сугияма и Эгучи, в Иране — Е. Флюгель, в Африке — Д. Грегори, Ж. Феликс, Д. Уэллс, Х. Томас, Л. Бовэ и К. Каратини. Юрские склерактинии Америки исследованы Ж. Феликсом, Т. Воганом, К. Бурхардтом, Л. Келлумом, Р. Имли и Д. Уэллсом.

В большинстве случаев устанавливается несомненная стратиграфическая ценность юрских склерактиний и возможность выделять по их остаткам ярусы, подъярусы, а иногда и более дробные подразделения.

ГЛАВА IV

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ

При исследовании системы склерактиний следует опираться на принцип историзма, из которого следует, что система любой группы организмов должна не только отражать пространственно-временную дискретность таксонов, но и быть филогенетической. Наиболее полно теория филогенетической систематики разработана Э. Майром, Е. Линсли, Р. Юзингером и В. Е. Руженцевым. Применительно к кораллам можно сказать, что только анализ всего многообразия фактов о времени, месте и условиях их происхождения и развития, наряду со сравнительным изучением онто- и филогенетических преобразований фенотипа, может выявить реальную основу сходства и различий между их отдельными группами и привести к созданию естественной системы.

Критерии филогенетических построений

При воссоздании конкретных филогенезов юрских склерактиний наибольшее внимание автором уделялось их сравнению по способам размножения, основному плану строения, гистологии и микроструктуре скелета.

Размножение. Ранняя дивергенция одиночных и колониальных ругоз привела уже в палеозое к становлению параллельных линий мадрепоровых кораллов, продолжавших свое развитие в мезозое и кайнозое. Древнейшие линии одиночных юрских склерактиний представлены *Montlivaltidae* и *Microsolenidae*; колониальные кораллы представлены

в юре Stylinidae, Cyathophoriidae и другими семействами. Эволюционное развитие мезозойских склерактиний шло от одиночных форм с боковым почкованием к колониям, возникавшим различными способами почкования и деления. Доказательства такой направленности филогенеза склерактиний приводили Т. Воган и Д. Уэллс (1943), Н. С. Бендукидзе (1950), Ж. Аллуато (1957), Е. В. Краснов (1968, 1970) и другие исследователи.

В диссертации прослежены ряды конкретных филогенезов склерактиний мезозоя:

1) одиночные кораллы (Montlivaltia — Thecocyathus — Discocyathus — Trochocyathus — Microsmilia);

2) колониальные кораллы (Cyathophora — Styliina — Stylosmilia — Myriophyllia — Euhelia);

3) кораллы, развивавшиеся от одиночных к колониальным (Triadophyllum — Conophyllia — Synastraea — Dimorphastraea; Triadophyllum — Thamnasteria — Andemantastrea — Vallimeandra);

4) кораллы, развивавшиеся от колониальных форм к одиночным (Protoheterastraea — Meandrostylis — Oppelismilia — Axosmilia — Cheilosmilia); такой тип развития встречался крайне редко и приводил к быстрому вымиранию.

Основной план строения. Проблема основного плана низших многоклеточных — одна из центральных в их биологии. Основной план юрских склерактиний отражается в строении септального аппарата полипов. Его изучение позволяет восстанавливать ход онто- и филогенетических преобразований. За первооснову при таком подходе принимаются законы симметрии, отражающие структуру пространства и взаимосвязи составляющих его частей. В соответствии с универсальным принципом симметрии Кюри можно полагать, что организм и среда, взаимодействуя, образуют жизненную форму, сохраняющую только те элементы симметрии, которые совпадают друг с другом.

У ругоз и склерактиний на ранних стадиях онтогенеза септальный аппарат построен по единому плану. Количество протосепт в большинстве случаев равно 6, однако дальнейшее развитие происходит не по одному-двум «правилам», а исключительно разнообразно.

Некоторым семействам юрских склерактиний был присущ двусторонне-сериальный способ заложения септ (Amphiastraeidae, Donacosmiliidae); у других в онтогенезе происходила смена билатерального плана на радиальный (Micro-

solenidae, Synastraeidae, Thamnasteriidae); наконец, у представителей третьих в онтогенезе радиальность временно замещалась билатеральностью (Stylinidae).

Определение таксономического значения основного плана не может быть универсальным для всех групп кораллов. Например, у Alcyonaria восьмилучевой план строения выдерживается в пределах всего подотряда, у Actiniaria и Eupsammia он характеризует отряд и подотряд, а у Amphiastraeina, Meandriina, Styliina — семейства, роды и виды.

Эволюция основного плана строения у близких видов склерактиний шла в основном путем анаболии (Montlivaltiidae), но нередко при этом возникали признаки неотенического происхождения. Среди Amphiastraeina и Styliina имелись виды с архаическими признаками: усиленным развитием одной из протосепт и ослаблением противоположной к ней, с фосулами, нарушениями цикличности в заложении септ, вторичным появлением одиночных и колониальных форм и т. д.

Гистология и микроструктура скелета. Все разнообразие гистологических структур и микроструктур скелета склерактиний определяется числом и расположением известково выделяющих клеток эктодермы. Элементарные скелетные структуры мадрепоровых кораллов наиболее консервативны в эволюционном плане, но и они обнаруживают вполне определенные изменения. Структура септ табулят и ругоз ламеллярная, значительно реже трабекулярно-ламеллярная. У склерактиний появились более сложные трабекулярные структуры с параллельными и дивергирующими трабекулами. В ходе эволюции склерактиний абсолютные размеры склеродермитов увеличились от 10—15 мк у древних мезозойских форм до 500 и более мк у многих неогеновых и современных видов. Структура септ мадрепоровых кораллов изменялась в направлении от септальных шипов и шиповатых септ до пластинчатых септ и бисептальных пластинок со все возраставшим (у рифовых форм) числом пор. Необходимо особо отметить необратимую дивергенцию мадрепоровых кораллов на пластинчатосептные и шиповатосептные группы.

Происхождение и основные черты эволюции склерактиний раннего и среднего мезозоя

Мезозойские склерактинии известны со среднего триаса. Среди них автором выделяются одиночные пластинчатосепт-

ные кораллы с трабекулярной структурой скелета: а) без пор, с диссепиментной эндотекой и паратекальной стенкой (*Montlivaltiida*); б) с редкими порами, синаптикулярной эндотекой и археотекальной стенкой (*Fungiida*). Совершенно особая группа древнейших склерактиний была представлена колониальными шиповатосептными кораллами с трабекулярно-ламеллярной структурой скелета, табулярной эндотекой и разнообразными типами стенок (*Archaeosaeniina*).

Существенные различия в структуре скелета, особенности размножения и основного плана, а также обособленные центры развития отдельных групп древнейших склерактиний — все это определенно указывает на их гетерогенность и происхождение от различных ветвей ругоз. Предшественниками астреид и фунгиид наиболее вероятно считать стрептелазматид, тогда как археоцениды обнаруживают сходство с цистириллидами (рис. 2).

В развитии триасовых и юрских мадрепоровых кораллов (склерактиний) на основании имеющихся литературных данных и собственных исследований автора можно выделить следующие основные этапы:

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

2) Анизийский 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 Тетической и Тихоокеанской областях. Новое обновление родового состава, особенно заметное у пинакофиллид.

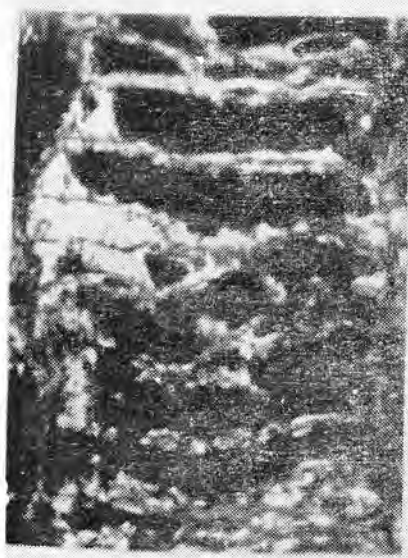
5) Конец триасового периода. Быстрое развитие астреид и фунгиид, связанное с преобразованием одиночных форм в колонии; вымирание *Pinacophylliidae*; появление новых *Stylophyllidae*, *Stylinidae*, *Cyathophoriidae*.

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

7) Аален-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 вторич-



1



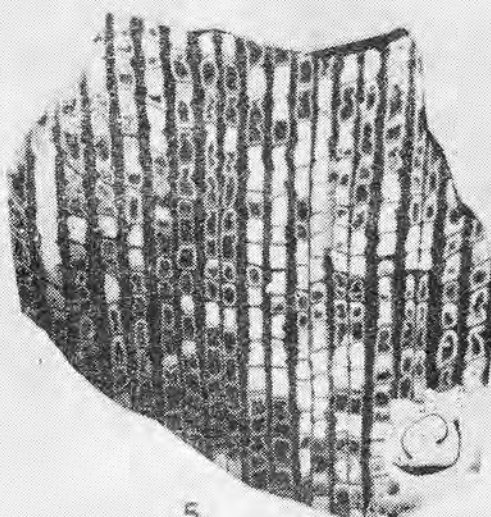
2



3



4



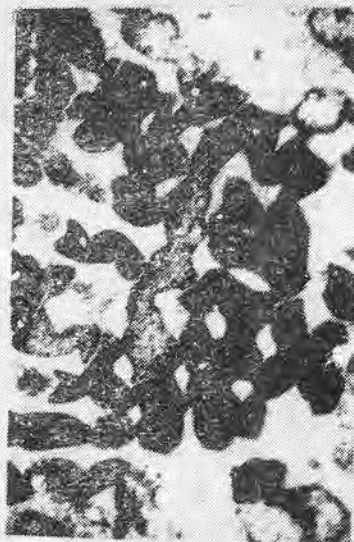
5



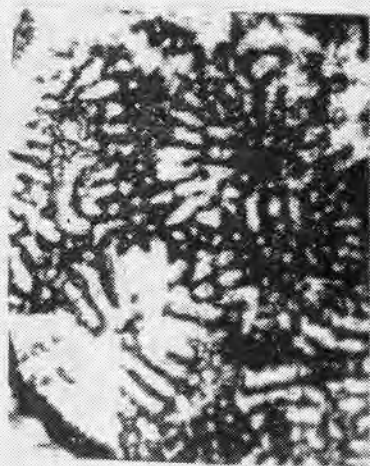
6



7



8



9

Рис. 2. Типы скелетных образований юрских склерактиний.

Рinacорphyllida: 1 — *Syathophora thurmanniformis* Krasn., продольное сечение кораллита, титон Крыма; 2 — *Oprelismilia* sp., тангенциальное сечение через группу септ, оксфорд Крыма.

Montlivallia: 3 — *Montlivallia* sp., тангенциальное сечение через группу септ, оксфорд Крыма; 4 — *Thecosmilia cartieri* Kobu, оксфорд — кимеридж Крыма, Кавказа и Средней Азии (по В. М. Рейману, 1971); 5 — *Latrhyllia suevica* Quenst., продольное сечение участка колонии вблизи стенки, кимеридж — титон Крыма и Кавказа.

Fungida: 6 — *Epistreptophyllum cylindriciformis* Krasn., sp. nov., поперечное сечение через 2 септы, титон Крыма; 7 — *Brachyseris kokkosensis* Krasn., поперечное сечение через участок гребневидной стенки, титон Крыма; 8 — *Salamophyllia habellum habellum* (Blainv.), тангенциальное сечение через осевую полость кораллита, оксфорд — титон Крыма и Кавказа; 9 — *Actinaraea* cf. *granulata* (Münst.) — тангенциальное сечение через участок колонии, кимеридж — титон Карпат.

но колониальных Rhipidogyriidae, Donacosmiliidae, 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 в Евразии.

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

Таксономическая оценка признаков

Таксон любого ранга характеризуется набором определенных признаков (табл. 1).

Из таблицы видно, что подотряды склерактиний в основном характеризуются комплексом наиболее консервативных в эволюционном плане признаков: микроструктурой и гистологией скелета, особенностями вегетативного размножения, структурой стенки и эндотеки. Для разграничения надсемейств наиболее существенное значение имеют детали в строении септ и тип стенки; семейства различаются строением эндотеки и перитеки, типом септального аппарата и некоторыми другими признаками. Для родов наиболее важными являются: способ группировки кораллитов в колонии, степень развития септального аппарата, а также наличие столбика и сваек. Комплекс видовых признаков включает: характер заложения септ в онтогенезе, число септ, относительные размеры септ разных циклов заложения, размеры чашек, расстояние между центрами кораллитов, строение и поперечные размеры столбика и короны сваек, высоту кораллитов над поверхностью перитеки и другие. Подвиды различаются в основном количественными признаками и особенностями онтогенеза.

Следует подчеркнуть значительную изменчивость всех признаков склерактиний в онто- и филогенезе (генетическая изменчивость) и в связи с условиями существования (экологическая изменчивость), без учета которой возможны самые грубые определительские ошибки. В процессе эволюции

комплексы признаков, характеризующие различные таксоны, изменялись направленно.

Таблица 1

Комплексы признаков, характеризующие различные таксоны юрских склерактиний

| Комплексы признаков | Таксоны | | | | | |
|---|----------|--------------|-----------|-----|-----|--------|
| | подотряд | надсемейство | семейство | род | вид | подвид |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
| 1. Микроструктура септ | | | | | | |
| а) элементарные частицы скелета — фибры и их сочетания в форме ламелл; | + | | | | | |
| б) наличие только простых трабекул, либо в комплексе со сложными; | + | + | + | + | | |
| в) расположение трабекул: относительно стенных структур (параллельные серии или дивергентные системы); относительно друг друга (трабекулы непрерывные или прерывистые, тесно соприкасающиеся или изолированные, более или менее удаленные друг от друга; угол наклона их к стенке или к оси дивергенции); | + | | | + | | |
| г) размер трабекул | | | + | + | | |
| 2. Наличие межтрабекулярной пористости септ | + | + | + | | | |
| 3. Расположение септальных пор | | + | + | + | + | |
| 4. Величина и форма пор | | + | + | + | + | |
| 5. Тип септального аппарата | | | + | + | + | |

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 6. Тип строения септ | | + | + | | | | |
| 7. Характер заложения септ в онтогенезе | | | | | | + | + |
| 8. Относительный размер септ разных циклов заложения | | | | | | + | + |
| 9. Число септ | | | | | + | + | + |
| 10. Наличие синаптикул | + | + | | | | | |
| 11. Наличие дниц | + | + | + | | + | | |
| 12. Относительное количество, форма и расположение дниц, диссепиментов, синаптикул и пеннул | | | | + | + | + | |
| 13. Степень развития септального и межсептального аппаратов | | | | + | + | + | |
| 14. Тип стенки | + | + | + | + | + | | |
| 15. Осевой комплекс и его особенности | | | | | + | + | + |
| 16. Характер перитеки и цененхимы | | | + | + | + | | |
| 17. Особенности вегетативного размножения | + | + | + | + | + | | |
| 18. Способ группировки кораллитов в колониях | | | | + | + | + | |
| 19. Расстояние между центрами кораллитов в колониях | | | | | | + | + |
| 20. Размеры чашек и другие количественные признаки (средние значения) | | | | | | + | + |

Так как систематическое положение различных признаков во времени не оставалось постоянным, в каждом конкретном случае для определения таксономической принадлежности изучаемого организма (или его остатка) необходимо учитывать не один — два, а всю совокупность исследуемых признаков.

В результате исследования юрских склерактиний автор пришел к заключению о том, что все, без исключения, скелетные элементы склерактиний изменчивы, но скорость их изменения в эволюции была различной. Наиболее стабильны ги-

стологические структуры и микроструктуры, синаптикулы и днища, характеризующие таксоны высокого ранга (подотряды, надсемейства, семейства, изредка роды). Лабильные скелетные элементы (число септ, форма и расположение диссепиментов, размеры чашек и другие) указывают на видовые и подвидовые различия.

Система склерактивных

Близкое родство ругоз и склерактивных, с одной стороны, и табулятоморфных кораллов, с другой, указывают на необходимость выделить в системе Anthozoa подклассы *Tabulata* и *Sclerocorallia*. Название *Sclerocorallia* для обозначения единого для ругоз и склерактивных подкласса предложил А. Б. Ивановский (1966) в связи с преокупированностью ранее употреблявшегося названия *Actinanthides* Alloiteau, 1952. Термин *Sclerocorallia* однако вполне приемлем лишь для обозначения скелетообразующих кораллов. Диагноз *Sclerocorallia*, данный А. Б. Ивановским, следует поэтому несколько уточнить. В подкласс включены только одиночные и колониальные кораллы с наружным скелетом из карбонатных фибр, чаще всего с шестью первичными мезентерильными камерами. Мезентерии и септы в ходе онтогенеза возникают последовательно или циклично, во всех или некоторых первичных камерах. Что же касается бесскелетных форм *Actiniaria* и *Corallimorpharia*, то их ранг в системе кораллов не вполне ясен, хотя очевидно, что полное отсутствие скелета ставит их по отношению к склерокораллам в совершенно особое положение.

Названия «*Hexacorallia*», «*Scleractinia*», «*Madreporaria*» и производные от них употребляются скорее как описательные понятия.

Анализ данных по филогенезу склерактивных мезозоя позволил автору разделить эту группу на три отряда.

Отряд *Montlivaltiida* Krasnov, 1969. Одиночные кораллы и колонии, образующиеся боковым, реже внутриващечным почкованием. Септы обычно без пор, иногда неравномерно пористые, состоят из простых и сложных трабекул, с одной, реже двумя дивергирующими системами. Склеродермиты крупные (до 400 мк). Дистальные края септ тонкофестончатые, зубчатые или зернистые. Эндотека представлена диссепиментами, реже в сочетании с синаптикулами, иногда с днищами, продолжающимися в перитеку. Стенка парате-

кальная, септотекальная или синаптикулярная. Редко обнаруживается цененхима. Состав отряда: *Astraeoinea* All.; *Montivaltioidea* Dietr., *Montlivaltiidae* Dietr., *Placosmiliidae* All., *Thecosmiliidae* Krasn., *Isastraeidae* All., *Faviidae* Greg., *Astraeoidea* All.; *Clausastraeidae* All., *Heliastreaeidae* All., *Columastraeidae* All.; *Caryophylliina* Vaugh. et Wells; *Thecocyathioidea* All.; *Thecocyathiidae* All.; *Caryophyllioidea* Gray; *Caryophylliidae* Gray, *Guyniidae* Hikson, *Parasmiliidae* Vaugh. et Wells.

Отряд *Fungiida* Verrill, 1865. Колониальные, реже одиночные кораллы, образующиеся боковым и внутриващечным почкованием. Септы обычно пористые, состоят из простых и сложных трабекул, с одной или двумя линиями дивергенции. Дистальные края септ зубчатые, четковидные или гладкие. Эндотека представлена синаптикулами в сочетании с диссепиментами и пеннулами. Стенка синаптикулярная, реже паратекальная. Иногда развита цененхима. Состав отряда: *Archaeofungioidea* All.; *Conophyllidae* All., *Procycolitidae* Vaugh. et Wells; *Thamnasterioidea* All.; *Thamnasteriidae* Vaugh. et Wells, *Andemantastraeidae* All.; *Synastraeoidea* All.; *Synastraeidae* All., *Acrosmiliidae* All., *Haplaraeidae* Vaugh. et Wells; *Latomeandrioidea* All.; *Microsolenidae* Koby, *Dermosmiliidae* Koby, *Latomeandriidae* All.; *Poritioidea* Gray; *Actinacididae* Vaugh. et Wells, *Poritidae* Gray.

Отряд *Pinacophylliida* Krasnov, 1969. Колониальные, значительно реже одиночные кораллы, размножающиеся внутриващечным и вневашечным почкованием, иногда делением. Септы всегда без пор, шиповидные у древних форм, шиповидно-пластинчатые у более молодых, состоят из мелких простых трабекул, расположенных параллельно или с одной линией дивергенции. Размер склеродермитов варьирует от 2 до 150 мк. Дистальные края септ тонкозубчатые, реже зубчатые, иногда почти гладкие. Эндотека, экзотека и перитека представлены диссепиментами, иногда в сочетании с днищами. Стенка археотекальная, редко септотекальная. Состав отряда: *Archaeocaeniina* All.; *Pinacophylliidae* Vaugh. et Wells, *Actinastraeidae* All., *Stylophyllidae* Volz, *Mitrodendronidae* All., *Axosmiliidae* Geyer, *Donacosmiliidae* Krasn.; *Amphiastraeina* All.; *Amphiastraeidae* Ogilv.; *Stylinina* All.; *Cyathophoriidae* Vaugh. et Wells, *Stylinidae* Orb., *Euheliidae* Vaugh. et Wells; *Meandriina* All.; *Rhipidogyridae* Koby, *Dendrogyriidae* All.

В данном разделе в систематическом порядке приведены

диагнозы таксономических категорий юрских склерактиний от отряда до рода включительно, их синонимия в понимании автора, данные о геохронологическом и географическом распространении. Раздел иллюстрирован фотоизображениями и рисунками внешнего вида кораллов и шлифов. В конце главы помещен список родов с невыясненным статусом.

ГЛАВА V

ХОРОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ

В начале главы описаны распространение и условия существования юрских склерактиний на территории СССР.

Раннеюрская эпоха. Остатки одиночных склерактиний обнаружены на Юго-Восточном Памире и в Крыму. Немногочисленные, в основном мелкие *Montlivaltiidae*, явно угнетенного облика, резко отличаются от крупных поздне триасовых представителей этого семейства. Из рудистово-нериневых биостромов геттанг-синемюрского возраста в бассейне р. Гурумды (Памир) происходят *Montlivaltia gurumdiensis* sp. nov. и *Anabacia* sp. Единственная находка *Montlivaltia* sp. в Крыму была сделана на Курцовском поднятии, в биогермных криноидно-брахиоподовых известняках плинсбахского яруса.

Среднеюрская эпоха. Главные районы развития среднеюрских склерактиний — Памир и Тянь-Шань. В аалене кораллы по составу были еще близки раннеюрским, но, начиная с байоса, появились колониальные *Dermosmiliidae* и *Stylinidae* — активные строители органогенных сооружений. В то же время *Montlivaltiidae* встречались в песчано-глинистых фациях. Очевидно в конце ранней — начале средней юры началась экологическая дифференциация герматипных и агерматипных кораллов.

На Юго-Восточном Памире в черных глинистых сланцах аалена-байоса в горном массиве Мынхаджир найдены *Montlivaltia soarvikalyensis* All. и *M. cornutiformis* (Greg.) с уплощенными прксимальными концами, без каких-либо следов прикрепления, вероятно свободно лежавшие на илистом дне. В байосе в том же районе обитали герматипные *Calamophyllia tangana* Thomas. Южнее перевала Куртеке, а также в районах Муздубулака и Кок-Белес-Джилги, в чер-

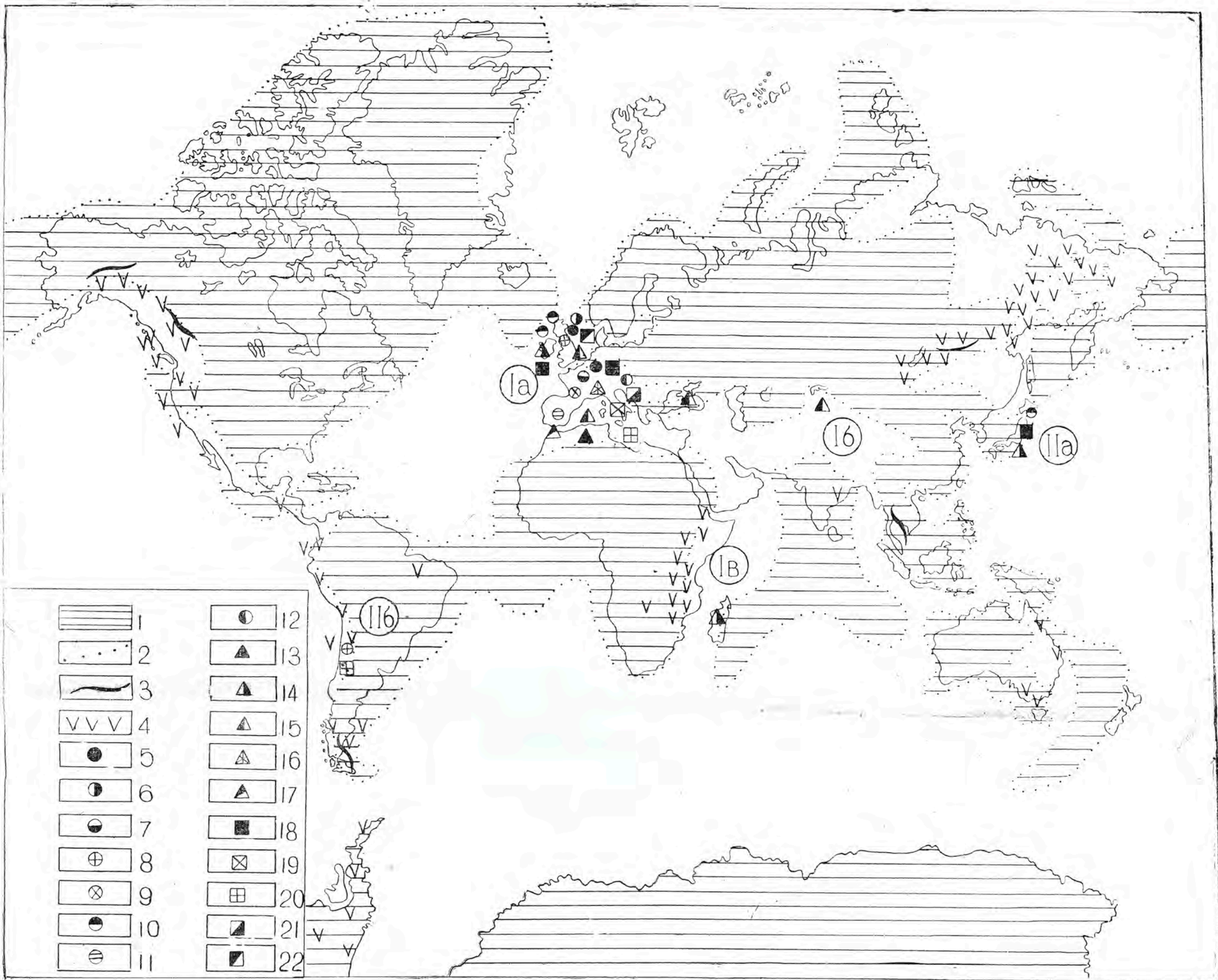


Рис. 3. Географическое распространение некоторых родов склерактиний и схема биогеографического районирования раннеюрских бассейнов. 1 — суша, 2 — морские бассейны, 3 — горы, 4 — действующие вулканы, 5 — *Axosmiliopsis*, 6 — *Syathocoenia*, 7 — *Epismiliopsis*, 8 — *Lepidophyllia*, 9 — *Octocoenia*, 10 — *Oppelismilia*, 11 — *Plesiphyllum*, 12 — *Stephanocoenia*, 13 — *Ellipsoidastraea*, 14 — *Isastraea*, 15 — *Montlivaltia*, 16 — *Thecosuathus*, 17 — *Syathophyllia*, 18 — *Eliphyllum*, 19 — *Thamnasteria*, 20 — *Thecoseris*, 21 — *Tricycloseris*, 22 — *Anabacia*. Биогеографическое районирование: Тетическая область: Ia — Европейская провинция, Ib — Памиро-Гималайская провинция; Тихоокеанская область: Ia — Японская провинция, IIa — Мадагаскарская провинция; IIb — Южно-Американская провинция.

ных пелитоморфных известняках нижнего байоса обнаружены многочисленные колонии *Cladophyllia tenuis* Kobu полусферической формы, образовавшие небольшие биогермы высотой до 10 см. Из бассейна р. Ак-Джилги происходят колонии кораллов *Calamophyllia sikesi* (Greg.) и *Adelocoenia* sp., совместно с которыми найдены многочисленные раковины аммонитов, двустворчатых моллюсков и брахиопод.

Богатейшие комплексы бат-келловейских герматипных склерактиний были обнаружены Т. Ф. Андреевой и В. И. Дроновым на Центральном Памире. В разрезе, вскрывающемся в бассейне р. Кокуйбель, автор проследил до 5 горизонтов коралловых известняков с хорошо сохранившимися в положении роста колониальными и одиночными склерактиниями. Мощность созданных ими биогермов и биостромов измеряется первыми метрами, но простиранию они выдерживаются на десятки метров. К активно строившим органогенные сооружения кораллам относятся представители родов *Cladophyllia*, *Thecosmilia* и *Calamophyllia*. Пассивно в образовании построек участвовали *Adelocoenia*, *Edwardsonaeandra*, *Microphyllia*, *Stylina*, *Isastraea*, *Confusastraea*, *Macgeopsis*, *Keriophyllia*, *Thamnasteria* и другие. Весьма незначительную роль играли *Placophora* и *Thecoscyathus*. Совместно с кораллами в биогермах и в биостромах встречено большое количество раковин двустворчатых и брюхоногих моллюсков, остатки гидрондных, известковых водорослей и других организмов. Небольшая высота колониальных кораллов, преобладание представителей одних и тех же видов и почти полное отсутствие морфолого-экологической дифференциации в среднеюрских постройках Центрального Памира указывают на их принадлежность к группе фаций коралловых лугов. Увеличение сноса терригенного материала приводило к неоднократному замедлению и полному прекращению жизнедеятельности рифостроящих склерактиний. Когда же снос терригенного материала уменьшался, кораллы и тесно связанная с ними фауна и флора снова почти нацело покрывали дно бассейна. Интересной особенностью коралловых поселений было обилие стелющихся колоний *Adelocoenia*, *Thamnasteria* и *Isastraea*.

Позднеюрская эпоха. Склерактинии образовали органогенные постройки, и в их числе барьерные и атолловидные, во многих районах Молдавии, Карпат, Донбасса,

Крыма, Кавказа, Средней Азии и Дальнего Востока. Состав рифостроящих и рифолюбивых кораллов и условия их существования на юге Европейской части СССР были охарактеризованы автором в ряде работ (Гофштейн и Краснов, 1966; Краснов, 1967; Краснов и Старостина, 1970 и др.). В последние годы верхнеюрские (кимеридж-титонские) отложения с остатками рифостроящих склерактиний обнаружены на Сахалине (Савицкий и Краснов, 1970). В Восточно-Сахалинских горах и на Тоннино-Анивском полуострове в органогенных и органогенно-обломочных биогермных известняках содержатся многочисленные остатки герматипных склерактиний — представителей родов *Thamnasteria*, *Stylina*, *Convexastraea*, *Salamophyllia*, *Diplocoenia*. Вместе с кораллами биогермы строили строматопороидеи *Actinostromaria*, хететиды, известковые водоросли и неринеи. Близкий фаунистический комплекс ранее был описан из верхнеюрских отложений Японии (группы Сорати и Ториносу). Залегание биогермных известняков Сахалина и Японии среди кремнистых вулканогенно-осадочных отложений, сопряженность и линейная вытянутость рифогенных образований вдоль зон глубинных разломов, а также резкое увеличение мощностей вмещающих пород в восточном направлении, свидетельствуют об образовании коралловых построек этого района в условиях геосинклинального барьерного рифа. Коралловые постройки Сахалина можно считать рифами, росшими на склонах подводных вулканов. При сильных извержениях рифы захоронялись под покровами лав и пеплов, а при ослаблении вулканизма они появлялись вновь. Аналогичные рифогенно-вулканогенные фации в триасе образовывались в районе Сихотэ-Алиня, а в мелу на Камчатке. В этом можно видеть последовательную миграцию зон распространения коралловых построек мезозоя Дальнего Востока.

Анализ географического распространения юрских кораллов позволил выявить очаги их длительного развития на территории СССР (Крымский, Кавказский, Памирский и ряд других).

В ранней и в начале средней юры в Тетической области наиболее характерными были представители *Montlivaltiidae* и *Saryophylliidae*, а в Тихоокеанской области преобладали *Stylophyllidae* (рис. 3). В конце юрского периода в пределах Тетиса преимущественное распространение получили *Styli-nidae*, *Syathophoriidae*, *Thamnasteriidae* и ряд других семейств, тогда как в Тихоокеанской области характерными

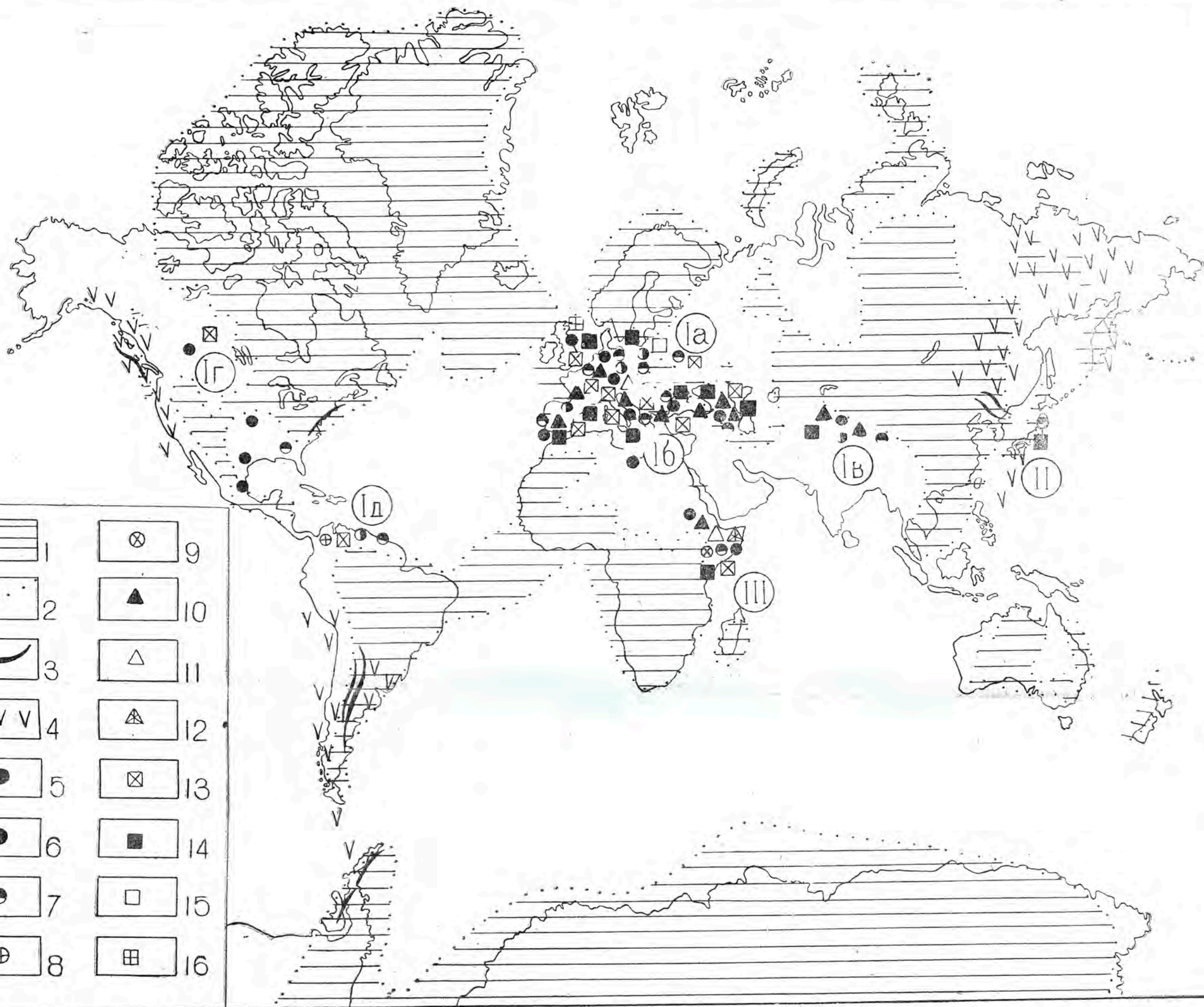


Рис. 4. Географическое распространение некоторых родов склерактиний и схема биогеографического районирования позднеюрских бассейнов (поздний оксфорд — ранний кимеридж). 1 — суша, 2 — морские бассейны, 3 — горы, 4 — действующие вулканы, 5 — *Actinostrea*, 6 — *Allocoenia*, 7 — *Stylina*, 8 — *Halysitostrea*, 9 — *Lochmaeosmilina*, 10 — *Montlivaltia*, 11 — *Goniastraea*, 12 — *Montastrea*, 13 — *Thamnasteria*, 14 — *Microsolena*, 15 — *Etalloia*, 16 — *Summigaraea*. Биогеографическое районирование: Тетическая область: Ia — Среднеевропейская провинция, Ib — Средиземноморская провинция, Ic — Гиссаро-Гималайская провинция, Id — Северо-Американская провинция, Id — Венесуэло-Колумбийская провинция; II — Тихоокеанская область (Сахалино-Японская провинция); III — Африкано-Аравийская область (Эфиопско-Сомалийская провинция).

были Actinastraeidae, Stylinidae и Thamnasteriidae. Африкано-Аравийская область в конце юры была ареной развития семейств Stylophyllidae, Faviidae и Amphiastraeidae (рис. 4).

По преобладанию групп видов и некоторых родов юрских склерактиний в составе областей выделяются провинции. В Тетической области в позднеюрскую эпоху можно выделить Средиземноморскую, Среднеевропейскую, Гиссаро-Гималайскую, Северо-Американскую и Венесуэло-Колумбийскую провинции. В конце оксфорда — начале кимериджа в Среднеевропейской провинции наибольшее распространение имели представители родов *Etallonia*, *Actinaraea*, *Latiastraea*, *Mitrodendron*, *Fungiastraea* и другие. В то же самое время для Средиземноморской провинции характерными были виды родов *Epismilia*, *Montlivaltia*, *Dermoseris*, *Psamptogya*, *Meandroria*, *Axosmilia* и *Ovalastraea*.

Комплексы эндемичных видов и подвидов юрских склерактиний позволяют выделять внутри отдельных провинций районы. В наиболее изученной позднеюрской Средиземноморской провинции в качестве районов можно рассматривать Карпатский, Крымский, Северо-Кавказский, Грузинский, Азербайджанский, Гиссарский, Памирский и другие. В Среднеевропейской провинции в конце юрского периода самостоятельное значение имели Польский и Днепрово-Донецкий, а в Сахалино-Японской провинции — Сахалинский и Японский (Хоккайдский) районы. Склерактинии днепрово-донецкой поздней юры были представлены гораздо более обедненным комплексом родов и видов, в котором главную роль играли *Stylina*, *Stylosmilia*, *Calamophyllia*, *Cladophyllia*, *Syathophora*, *Isastraea* и *Thamnasteria*. На Сахалине и в Японии комплексы склерактиний кимеридж — титона были представлены одинаковыми и близкими видами родов *Stylina*, *Thamnasteria*, *Calamophyllia*, *Diplocoenia* и *Syathophora*.

Специальный раздел работы посвящен описанию рифообразующей деятельности склерактиний в геологической истории Горного Крыма. Этот район по праву считается классическим очагом длительного развития органических построек, созданных с участием кораллов — водорослево-коралловых рифов карбона и перми, разнообразных рифовых сооружений верхней юры и нижнего мела, биостромов верхнего мела и палеоцена. По особенностям развития органических построек

в Горном Крыму его мезозойская история подразделена на три этапа — триасово-среднеюрский, позднеюрский и меловой, различающиеся степенью развития и составом рифообразующих организмов. Триасово-среднеюрский этап характеризуется ограниченным развитием органогенных построек и спорадическим присутствием в них склерактиний. Основными рифостроителями на этом этапе были известковые водоросли и гидроидные, а брахиоподы, фораминиферы, иглокожие и моллюски относились к рифолюбам. Позднеюрский этап ознаменовался максимальным расцветом склерактиний, создавших мощные, достигавшие многих сотен метров, постройки. В создании позднеюрских рифов важная роль принадлежала также рудистам и неринеям, строматопороидеям, известковым водорослям и хететидам. Меловой этап — время угасания и почти полного исчезновения органогенных построек с территории Горного Крыма.

По данным М. В. Михайловой (1966, 1968), Е. А. Успенской (1966) и материалам собственных исследований автора детально описаны юрские постройки Судакско-Карадагской складчатой системы, Судакского синклиория, синклиория Юго-Западного Крыма и синклиория Восточного Крыма. Прослежена смена типов мезозойских рифогенных образований в связи с развитием крымской геосинклинали. Важнейшими условиями абиотической среды на рифовых биотопах в крымском бассейне были климат, гидрхимический режим воды и тектоническая обстановка. Рифовые массивы образовались в этом бассейне в условиях тропического климата, при нормальной солености. В меловом периоде, когда климат здесь стал более холодным, а соленость колеблющейся, рифостроящие склерактинии постепенно уступили место мшанкам и другим эвригалинным организмам.

В заключительном разделе главы рассмотрены вопросы адаптаций юрских склерактиний и сделана попытка разработки их экологической классификации. Анализируется морфологическая изменчивость кораллов, вызванная притоком пищевых частиц, особенностями осадконакопления, грунта и гидродинамического режима. Описываются наиболее распространенные формы биотических взаимоотношений — паразитизм, комменсализм и мутуализм. Коралловые рифы рассматриваются как биогеоценозы. Структура биогеоценоза кораллового рифа описывается с помощью понятий «консорция» и «синузия». Под консорцией, следуя за Л. Раменским

(1952), следует понимать совокупность разнородных по происхождению, но взаимосвязанных в своей жизнедеятельности организмов. Каждая группа рифовых фаций, характеризующаяся особым составом или свойствами составляющих ее компонентов, может рассматриваться в качестве синузии (термин предложен Х. Гамсом, 1918). В качестве основы консорциальной структуры биогеоценоза кораллового рифа рассматриваются зооксантеллы — автотрофные эндосимбионты склерактиний, которые, благодаря метаболическим связям с известкывыделяющими клетками полипов, многократно усиливают скорость роста современных кораллов. Появление связи зооксантелла — полип (консорция первого типа) в геологическом прошлом, по мнению автора, нашло отражение в возникновении и все большем усилении пористости септ у склерактиний мезозоя. Моллюски-камнеточцы, нитчатые сверлящие водоросли, губки, черви и другие инквилинисты, паразитировавшие на герматипных кораллах или сотрапезничавшие с ними, определили следующий уровень биотических связей организмов рифового сообщества (консорция второго типа). Имеющиеся данные показывают, что развитие этих связей с мезозоя поныне шло от паразитизма, через комменсализм к мутуализму. Организмы, обитавшие на кораллах, характеризуют третий уровень биотических связей, самый поздний по времени своего возникновения (консорция третьего типа). В юре наибольшее значение на этом уровне имели склерактинии, гидроидные, моллюски и фораминиферы.

Стабильность системы консорций обеспечивалась тесными трофическими и метаболическими связями всех рифовых организмов.

Синузиальная структура кораллового рифа рассмотрена на примере атолла. От центрального острова по направлению к открытому океану на атоллах выделяются синузии рифового плато, рифовой лагуны, зарифа, предрифа и передового рифового мелководья. Показано, что многие из синузий атоллового ряда имелись в составе юрских рифовых образований Крыма и Кавказа.

Для семейств триасовых и юрских склерактиний предлагается классификация, в которой учтены экологическая дивергенция и формы роста кораллов. Выделяются герматипный и агерматипный типы, а в составе первого из них — классы активных и пассивных рифостроителей и рифолюбам.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Рассмотрена пригодность остатков склерактиний для расчленения и корреляции карбонатных и терригенно-карбонатных отложений верхнего отдела юрской системы в ряде районов СССР (Карпаты, Молдавия, Крым, Кавказ, Сахалин). На основании видовых и родовых комплексов склерактиний установлено двучленное деление оксфордского и кимериджского ярусов и трехчленное деление титонского яруса. Верхнеюрские аммонитовые зоны Альпийской области, установленные в Крыму Е. А. Успенской (1967), охарактеризованы отличающимися видовыми комплексами склерактиний. Стратиграфические выводы, сделанные по кораллам, согласуются с данными по другим беспозвоночным. По своим темпам эволюция юрских склерактиний оказалась сопоставимой с эволюцией ряда групп моллюсков.

В связи с приуроченностью склерактиний к определенным фациям при оценке стратиграфического значения были выделены основные группировки их жизненных форм (активные рифостроители, пассивные рифостроители, рифолюбы и агерматипные кораллы), с помощью которых удалось сопоставить однотипные в фациальном отношении разновозрастные отложения. При сравнении видовых списков склерактиний Крыма и Кавказа выяснилось, что около 25% видов и подвидов в этих районах были общими для всей Средиземноморской провинции и по ним возможна межрегиональная корреляция верхнеюрских отложений в пределах южной Европы. Широкое распространение имели также викарирующие виды кораллов. Вместе с тем следует отметить, что естественные этапы в развитии юрских склерактиний не всегда совпадают с принятыми биостратиграфическими подразделениями. Батская коралловая фауна очень близка раннекекловейской, но отличается от средне- и позднекекловейской (Кавказ, Памир). В берриасе продолжали существовать роды и виды кораллов, практически те же, что и в позднем титоне (Крым).

ВЫВОДЫ

Основные итоги представленной работы можно сформулировать следующим образом.

1. Сделан детальный морфофункциональный анализ скелет-

ных структур склерактиний и прослежены основные тенденции их эволюционных изменений. Обосновано значение исследований онтогенеза склерактиний путем анализа симметрии их септального аппарата.

2. Рассмотрены терминология и номенклатура ископаемых органогенных построек, в образовании которых юрские кораллы принимали значительное участие, фации рифового комплекса, генетические типы рифогенных сооружений, их связь с тектоникой, основные элементы палеоэкологического анализа рифовых кораллов.

3. Обобщение данных по филогенезу древних мадрепорных кораллов позволило наметить генетические связи и показать вероятную гетерогенность склерактиний. Начавшаяся у табулят и более отчетливо выраженная у ругоз дивергенция кораллов по способам размножения, основному плану строения и микроструктуре скелета, имела место и у юрских склерактиний. Совокупность имеющихся данных позволила подразделить юрские склерактинии на три самостоятельных отряда *Montlivalliida*, *Fungiida* и *Pinacophyllida*, которые могут быть выведены из различных стволов ругоз. Наиболее вероятными предковыми кораллами для пластинчатосептных склерактиний (*Montlivalliida* и *Fungiida*) были плерофиллиды, а для шиповатосептных *Pinacophyllida* — цистириллиды. Ругозы и склерактинии объединены в монофилитический подкласс *Sclerocorallia* — второе после *Tabulata* крупнейшее подразделение *Anthozoa* со специфической направленностью морфофункциональных приспособлений в ходе эволюции (дифференциация способов размножения, усложнение септального аппарата, возрастание пористости септ и т. д.).

4. Дан обзор литературных и полученных автором данных о географическом распространении и условиях существования юрских склерактиний во всех основных местонахождениях на территории СССР, в том числе ранее не изученных (Северо-Восточный Кавказ, Центральный Памир и Сахалин). Показаны отличия юрских коралловых фаун из различных биогеографических областей, провинций и районов. Подробно описана история развития кораллов в геосинклинальном бассейне Горного Крыма — одном из очагов длительного существования склерактиний в мезозое.

5. Получены новые данные об экологической изменчивости скелета юрских склерактиний в связи с условиями существования (питанием, субстратом, осадконакоплением и гидродинамическим режимом). Описаны наиболее распростра-

ненные формы биотических взаимоотношений (паразитизм, мутуализм и комменсализм).

Экологическая дифференциация склерактиний в юрском периоде привела к обособлению герматипных и агерматипных кораллов, отличавшихся не только условиями жизни, но и закономерностями эволюции. Обитая на мелководье тропических морей, герматипные кораллы, благодаря появлению симбиоза с одноклеточными водорослями — зооксантеллами, стали образовывать коралловые рифы и другие типы коралловых построек. Агерматипные кораллы, распространяясь в ходе геологической истории на все большую глубину, попадали в зоны более стабильных условий среды и это обусловило значительно меньшее разнообразие их жизненных форм и низкие темпы эволюционных преобразований.

Юрские коралловые рифы объединяли сообщества разнообразных по происхождению, но тесно связанных по условиям жизни животных и растений. Анализ палеоэкологических данных и наблюдения на современных рифах позволили автору прийти к заключению о том, что коралловые рифы являются сложными надорганизменными системами, которые отвечают определению биогеоценоза. Эти системы включают ряд консорциев (сообществ организмов различного трофического уровня) и синузий (групп фаций), взаимосвязанных друг с другом.

На основе представлений А. Гумбольдта о жизненных формах и новых данных об экологической дифференциации склерактиний мезозоя предложена экологическая классификация триасовых и юрских семейств склерактиний. В ней выделены экологические типы и классы склерактиний, различающиеся по комплексам жизненных форм.

6. Монографически описаны 108 видов и 5 подвидов юрских склерактиний, из которых 20 видов и 5 подвидов — новые для науки. В результате оценки стратиграфического распространения остатков склерактиний, описанных автором и предыдущими исследователями из отложений юрской системы на юге Европейской части СССР, показаны важное стратиграфическое значение этой группы кораллов и возможности выделять по кораллам ярусы, подъярусы, а в некоторых случаях и зоны.

По теме диссертации автором опубликованы следующие работы:

1. Некоторые вопросы геологии юго-западной части Горного Крыма

в связи с поисками подземных вод. Изв. Высш. Учебн. завед. Геол. и разведка, 1962, № 6: 107—111.

2. О геологическом развитии района Байдарской долины в конце позднеюрской эпохи. Тр. Геол. музея им. А. П. Карпинского, 1963, XIV: 141—147.

3. Новые данные по стратиграфии верхнеюрских отложений Горного Крыма. Сов. геология, 1963, № 10: 127—128.

4. Титонские коралловые комплексы на территории Крыма. Докл. АН СССР, 1963, том 153, № 1: 170—171.

5. Стратиграфическое значение верхнеюрских шестилучевых кораллов Крыма. Бюлл. МОИП, отд. геол., 1964, XXXIX, № 2: 85—89.

6. Новые данные о позднеюрских рифах Крыма. Докл. АН СССР, 1964, том 154, № 6: 1337—1339.

7. Новые титонские кораллы Крыма. Палеонтол. ж., 1964, № 4: 61—71.

8. Биостратиграфическое расчленение титонских отложений Горного Крыма. В сб.: Тез. докл. X сессии Всесоюз. палеонтол. общ., 1964, Л., 19—21.

9. Принципы систематики склерактиний. Тр. I Всесоюз. симпози. по изуч. ископ. кораллов, 1965, М., 4: 3—13.

10. Об экологических особенностях титонских склерактиний Крыма и их генетических связях. Тр. I Всесоюз. симпози. по изуч. ископ. кораллов, 1965, 4: 25—34.

11. Новые данные о распространении и стратиграфическом значении мальмских рифовых кораллов Карпат. Предобруджинского прогиба и Крыма. В сб.: Докл. VII конгресса Карпато-Балканской геол. ассоциации. Изд. Болгарской Академии наук. София, 1965, часть II, том 2: 43—46.

12. Позднеюрские кораллы на территории СССР и их значение для корреляции разнопровинциальных отложений. В сб.: Тез. докл. XI сессии Всес. палеонтол. общ., 1965, Л.: 19—21.

13. Новые данные о рифовых кораллах Утесовой зоны Карпат (на укр. яз., резюме русск., англ.; с И. Д. Гофштейном). Докл. АН УССР, 1966, № 1: 119—121.

14. Рифовые образования Бабуган-яйлы и Чатырдага. Путеводит. экскурсий IV палеоэкол.-литол. сессии, Кишинев, 1966, РИО АН МССР: 35—37.

15. Рифы с Чернореченского. Путеводит. экскурсий IV палеоэкол.-литол. сессии, Кишинев, 1966: 37—39.

16. Рифы Ласпи и долины Хайто. Путеводит. экскурсий IV палеоэкол.-литол. сессии, Кишинев, 1966, РИО АН МССР: 41—42.

17. Эволюция ископаемых рифовых образований Крыма в его геологической истории. В сб.: Тез. докл. IV палеоэкол.-литол. сессии, Кишинев, 1966, РИО АН МССР: 6—8.

18. К стратиграфии титонских отложений юго-западной части Горного Крыма. Изв. Высш. учебн. завед. Геол. и разведка, 1967, № 7: 17—24.

19. Новые данные о распространении и стратиграфическом значении мальмских рифовых кораллов Карпат, Предобруджинского прогиба и Крыма. В сб.: Материалы VII съезда Карпато-Балканской геол. ассоц., Киев, 1967: 317—329.

20. Некоторые закономерности эволюции склерактиний. Тр. XII сессии Всесоюз. палеонтол. общ., 1968, Л.: 41—51.

21. К изучению рифовых фаций мальма СССР. Тр. III палеоэкол.-литол. сессии, 1968, Свердловск: 169—183.

22. Распространение и экологическая дифференциация мадрепоровых кораллов раннего и среднего мезозоя на территории СССР. В сб.: Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по палеобиогеохимии и палеоэкологии (с Р. Г. Бабаевым), 1969, Баку: 59.

23. Филогенез и принципы систематики современных и ископаемых кораллов. В сб.: Проблемы филогении и систематики, 1969, Владивосток: 31—48.

24. Происхождение и основные закономерности эволюции склерактиний. В сб.: Тез. докл. (пленарные заседания) Всесоюз. палеонтол. совещ. памяти А. А. Борисяка, 1969, М.: 34—38.

25. Филогенез и проблема целостности группы Scleractinia. Тр. II Всесоюз. симпоз. по изуч. ископ. кораллов СССР, 1970, М.: 15—40.

26. Значение позднемезозойских склерактиний для палеобиогеографии. Тр. II Всесоюз. симпоз. по изуч. ископ. кораллов СССР, 1970, М., 4: 49—54.

27. Позднеюрские склерактинии Северного Кавказа. Тр. II Всесоюз. симпоз. по изуч. ископ. кораллов СССР. (с Э. А. Старостиной), 1970, М., 4: 75—80.

28. О присутствии морской верхней юры на Сахалине. (с В. О. Савицким), Геология и геофизика, 1970, № 3: 12—21.

29. О классификации кораллов раннего и среднего мезозоя (склерактинии). Докл. АН СССР, 1970, том 193, № 1: 192—195.

30. Биогеоценозы коралловых рифов. В сб.: Тез. докл. II съезда Всесоюз. гидробиол. общ., 1970, Кишинев; РИО АН МССР: 193.

31. Географическое распределение древних органогенных построек Дальнего Востока. (с Б. В. Преображенским и В. О. Савицким); В сб.: Тез. докл. XVII сессии Всесоюз. палеонтол. общ., 1971, Л.: 41—43.

32. Проблема формообразования в трудах Николая Николаевича Яковлева. Изв. АН СССР, сер. биол., 1971, № 3: 472—476.

33. Таксономическая оценка скелетных структур склерактиний. (Автореф. докл. прочит. с Г. К. Мельниковой), Бюлл. МОИП, отд. геол., 1971, XVI, № 2: 141—142.

34. Экологическая классификация склерактиний раннего и среднего мезозоя. В сб.: Тез. докл. Международн. палеонтол. симпоз. по кораллам, 1971, Новосибирск: 51.

Материалы диссертации автор докладывал на I и II Всесоюзных симпозиумах по изучению ископаемых кораллов (Новосибирск, 1963; Таллин, 1967), X—XII и XVII сессиях Всесоюзного палеонтологического общества (Ленинград, 1964—1966; 1971), III и IV палеозоолого-литологических сессиях (Свердловск, 1965; Керчь, 1966), VII конгрессе Карпато-Балканской геологической ассоциации (София, 1965), Международном симпозиуме по стратиграфии верхней юры (Тбилиси, 1967), заседании Новосибирского отделения Всесоюзного палеонтологического общества и Отдела палеонтологии и стратиграфии Института геологии и геофизики СО АН СССР (Новосибирск, 1969), заседании Ученого совета Института биологии моря Дальневосточного филиала СО АН СССР (Владивосток, 1969), заседании объединенного Ученого совета Дальневосточного филиала СО АН СССР (Владивосток, 1970), коллоквиуме палеонтологической секции Московского общества испытателей природы (1970), заседании кафедры палеонтологии Ленинградского горного института (1970), II съезде Всесоюзного гидробиологического общества (Кишинев, 1971), Международном симпозиуме по морским наукам XII конгресса Тихоокеанской научной ассоциации (Сидней, 1971).

Таблица 2

Геохронологическое и географическое распространение описанных видов ранне- и среднеюрских склерактиний

| Виды | Геохронологическое распространение | | | | | Местонахождение | | | | | | | | | | | |
|--|------------------------------------|-------|-------|-----|---------------------|-----------------|--------------------|---------|----------------|--------|-----|---------|-----------|-------|-------|------------|--|
| | ранняя юра | яэлен | байос | бат | Юго-Восточный Лампр | Лампр | Централь-ный Лампр | Кулитан | Восточный Крым | Англия | ФРГ | Франция | Швейцария | Тунис | Кения | Танганьика | |
| 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cyathophora andreevi</i> sp. nov. | | | | + | | | | | | | | | | × | | | |
| <i>Cladophyllia tenuis</i> Koby | | | | + | | | | | | | | | | × | | | |
| <i>C. cocubeliensis</i> sp. nov. | | | + | | | | | | | | | | | × | | | |
| <i>Adelocenia microphyllia</i> (Tomes) | | | | | | | | | | | | | | × | | | |
| <i>Stylina reimani</i> sp. nov. | | | | | | | | | | | | | | × | | | |
| <i>Edwardsomeandra vermicularis</i> (Edw.) | | | | | | | | | | | | | | × | | | |
| <i>Montivaltia gurumdiensis</i> sp. nov. | + | | | | | | | | | | | | | × | | | |
| <i>M. ducreti</i> Koby | | | | | | | | | | | | | | × | | | |
| <i>M. caryophyllata</i> Lamx. | | | | | | | | | | | | | | × | | | |
| <i>Isastraea alimena</i> Orb. | | | | | | | | | | | | | | × | | | |
| <i>Isastraea limitata</i> (Lamx.) | | | | | | | | | | | | | | × | | | |
| <i>Confusastraea kobyi</i> Beauv. | | | | | | | | | | | | | | × | | | |
| <i>Thamasteria terqueni</i> Edw. et Haime | | | | | | | | | | | | | | × | | | |
| <i>Calamophyllia tangana</i> Thomas | | | | | | | | | | | | | | × | | | |

