

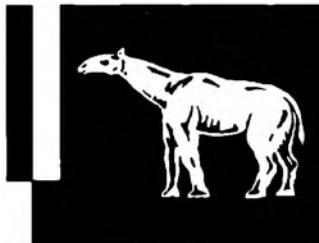
ТРУДЫ  
ПАЛЕОНОТОЛОГИЧЕСКОГО  
ИНСТИТУТА

Е. И. Кузьмичева

# МОРФОЛОГИЯ СКЕЛЕТА СИСТЕМА И ЭВОЛЮЦИЯ СКЛЕРАКТИНИЙ

·НАУКА·

---



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ТРУДЫ ПАЛЕОНОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Основаны в 1932 году  
Том 286

Е. И. Кузьмичева

# МОРФОЛОГИЯ СКЕЛЕТА СИСТЕМА И ЭВОЛЮЦИЯ СКЛЕРАКТИНИЙ

Ответственный редактор  
доктор геолого-минералогических наук  
А. С. АЛЕКСЕЕВ



МОСКВА «НАУКА»  
2002

Рецензенты:

доктор геолого-минералогических наук Т.Н. СМИРНОВА  
кандидат геолого-минералогических наук О.Б. БОНДАРЕНКО

**Кузьмичева Е.И.**

Морфология скелета, система и эволюция склерактиний / Отв. ред. А.С. Алексеев. – М.: Наука, 2002. – 212 с.: ил. – Тр. Палеонтологического ин-та. Т. 286).

ISBN 5-02-002734-0

В монографии рассмотрены: морфология скелета склерактиний, основные пути эволюции их онтогенеза, система и филогенетическое развитие, палеоэкология склерактиний и октокораллов. Приведено описание раннемеловых органогенных построек юга бывшего СССР и этапы развития склерактиний и октокораллов. Монографически описаны 114 видов склерактиний.

Для палеонтологов и геологов-стратиграфов, а также студентов и аспирантов.

П-2002-И-256

ISBN 5-02-002734-0

© Российская академия наук и из-  
дательство “Наука”, серия “Тру-  
ды Палеонтологического инсти-  
тута” (разработка, оформле-  
ние), 1932 (год основания), 2002

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемая вниманию читателей работа представляет собой первую монографию обобщающего палеобиологического направления, посвященную результатам исследований остатков шести- и восьмилучевых кораллов, отличающихся широким, хотя и неравномерным распространением в разрезах морских нижнемеловых отложений в бывшей южной части Советского Союза и сопредельных с ней стран.

Основное внимание в ней удалено морфологии, микроструктуре и палеоэкологии склерактиний и октокораллов, системе, филогении и путям эволюции онтогенеза склерактиний, характеристике нижнемеловых органогенных построек юга бывшего СССР и, наконец, анализу этапов развития склерактиний и октокораллов в течение мезозойской и кайнозойской эрах.

Материалом для данной монографии послужили послойные сборы кораллов и детальные палеоэкологические наблюдения, проведенные мною в Горном Крыму, Малом Кавказе, Малом Балхане, Туаркыре и в Центральных Кызылкумах. Кроме того, коллекции нижнемеловых кораллов были получены нами от А.С. Алексеева, Л.В. Алексеевой, Г.М. Алиева, Р.Б. Аскерова, Т.Н. Богдановой, В.С. Дегтярева, Д.И. Дронова, В.П. Калугина, С.С. Карапетова, С.С. Круглова, С.В. Лобачевой, Н.И. Лысенко, И.А. Михайловой, Д.И. Панова, В.А. Прозоровского, И.А. Пяновской, Т.Н. Смирновой, С.Д. Соколова, И.И. Сонина, К.А. Ушко, В.Г. Чернова, А.А. Шаля, Б.Т. Янина.

Большие коллекции кораллов поступили ко мне из Афганистана, Ирана, Йемена и Алжира через производственное объединение “Зарубежгеология”.

Всем перечисленным коллегам и учреждениям выражаю искреннюю благодарность.

В общей сложности обработанная мной коллекция нижнемеловых кораллов, хранящаяся в ПИН РАН, насчитывает около 6000 экземпляров, относящихся к 300 видам 73 родов, 26 семейств и 9 подотрядов склерактиний и 3 видам и 2 родам гелиопорид.

Предлагаемая монография, как и недавно опубликованная мною книга “Верхнемеловые и палеогеновые кораллы СССР” (1987), не только восполняет крупный пробел в стратиграфической и топографической палеонтологии Советского Союза, но представляет также общетеоретический интерес для специалистов, изучающих ископае-

мых шести- и восьмилучевые кораллы других стран и геологических регионов.

В процессе работы над рукописью книги полезные замечания и советы были получены мною от профессоров В.Н. Шиманского, В.П. Макридина, Д.П. Найдина, которым я приношу глубокую благодарность.

Я искренне признательна также всем лицам, оказавшим мне помощь на всех этапах работы над книгой вплоть до подготовки ее к печати – заведующей шлифовальной мастерской Геологического факультета МГУ В.А. Кондратьевой, заведующему Лабораторией научной и технической фотолаборатории ХГУ – В.В. Лисовцу и инженеру кафедры палеонтологии МГУ Е.К. Миклашевской.

Я также не могу не выразить свою признательность профессору кафедры палеонтологии МГУ А.С. Алексееву, старшему научному сотруднику ПИН РАН О.Б. Вейс за компьютерный набор данной работы при подготовке ее к печати.

# Глава 1

## МОРФОЛОГИЯ СКЕЛЕТА СКЛЕРАКТИНИЙ

Склерактинии – одиночные и колониальные морские организмы, имеющие наружный известковый скелет эктодермального происхождения. Полипы склерактиний – мешковидные мономорфные тела с мягкими радиальными перегородками – мезентериями, располагающимися гексамерно. В мягком теле колонии различают зооиды (полипы) и ценосарк (общее тело колонии). Полость в теле колонии, ограниченная верхней поверхностью и нижней плотно примыкающей к скелету, называется гастроваскулярной. Обычно эта полость заполнена гидроплазмой.

Основы морфологической терминологии скелета склерактиний были разработаны М. Эдвардсом и Д. Эмом (Edwards, Haime, 1848–1851). Позже они были дополнены гистологическими данными Ф. Пратца (Pratz, 1882), М. Огильви (Ogilvie, 1896) и А. Струве (Struve, 1898). В настоящее время существуют сводные работы по морфологии и терминологии скелета склерактиний, принадлежащие Т. Богану и Д. Уэллсу (Vaughan, Wells, 1943), Ж. Аллуато (Alloiteau, 1952, 1957), Д. Уэллсу (Wells, 1956), Н.С. Бендукидзе и А.А. Чиковани (1962), Е.В. Краснову (1971) и Е.И. Кузьмичевой (1987б).

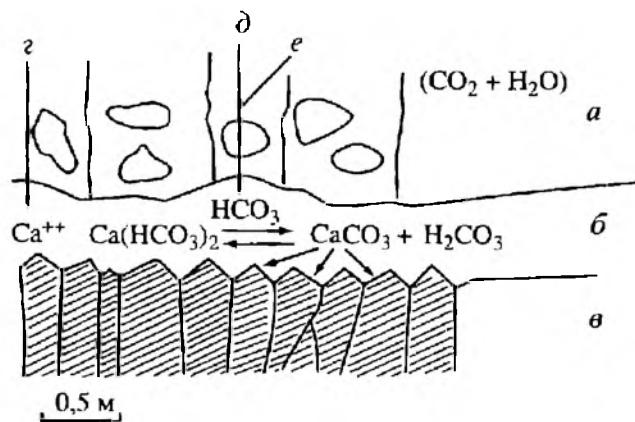
Особенно много нового внесли в исследования гистологии скелета древних и современных склерактиний Ж.Е. Сорауф (Sorauf, 1970, 1972), Д.С. Джел (Jell, 1974), Ж. Куиф (Cuif, 1975а, б), М. Бовэ (Beauvais, 1977), Г.А. Гилл (Gill, 1977, 1980) и др.

Большое значение имеют начатые в последние годы исследования закономерностей роста одиночных и колониальных склерактиний, позволяющие объяснить механизм формирования скелета. Поскольку индивидуальное развитие склерактиний подвержено влиянию периодических (суточных и сезонных) изменений температуры, влекущих за собой изменения ряда морфологических признаков, возникло новое направление, связанное с углубленным изучением ритмичности роста их скелета – “склерохронология” (Beauvais, Shevalier, 1980; Dodge Vaisnys, 1980).

В данной главе мы не ставим перед собой задачи рассмотрения морфологии и терминологии всех склерактиний. Сосредоточивая свое внимание в основном на элементах строения скелета позднеюрских, меловых и палеогеновых кораллов, мы попытались с исчерпывающей полнотой рассмотреть терминологию, а в некоторых случаях и историю становления приводимых терминов. Полное освещение морфологии и терминологии кораллов см. в сборник “Рифы и рифообразующие организмы” (Кузьмичева, 1987).

### 1.1. Кораллиты и колонии

Скелетное вещество склерактиний часто называют склеренхимой. В связи с развитием теории биоминерализации в последние годы появился ряд работ, посвященных изучению сложных процессов скелетообразования у ныне живущих склерактиний.



**Рис. 1. Схема скелетообразования у склерактиний**

*а* – слой с каликобластами, *б* – органический матрикс, *в* – арагонитовый скелет, *г* – поступления кальция из морской воды, *δ*, *е* – продукты обмена полипа и фотосинтеза от зооксантелл (Sorauf, 1972)

Установлено (Sorauf, 1970, 1972), что каликобластический слой содержит мукополисахаридную основу, контролирующую микроструктурные особенности наружного скелета (рис. 1).

Каликобласты выделяют элементарные единицы скелетного вещества – фибрь, представляющие собой кристаллические призмы карбоната кальция (арагонита), имеющие размеры порядка 15–20 мкм. Ассоциации параллельно расположенных коротких фибр образуют ламеллы. Пучки фибр, расходящиеся от одного центра, называют склеродермитами. Каждый склеродермит представляет собой пучок арагонитовых игл с центром кристаллизации или со срединной осью, окрашенной в темный цвет. Срединная ось всегда короче длины игл склеродермита. В строении склеродермита различают два элемента: внутренний центр обызвествления и наружную систему радиальных кристаллов. Центры обызвествления достигают в диаметре 20 мкм и сложены пластинчатыми кристаллами арагонита. Радиальная система состоит из волокнообразных стерженьков арагонита, имеющих 0,5–0,1 мкм в ширину и различную длину. Склеродермиты могут иметь разнообразную форму и размеры; диаметр их варьирует от нескольких микрон примерно до 500 мкм (Wise, Hay, 1966).

С помощью электронного микроскопа изучена органическая матрица склеродермитов. Она представлена двумя видами структурных компонентов: прозрачной оболочкой кристаллов, присутствующей на поверхности роста скелета и образующей “футляр”, и пограничной пластинкой, разделяющей соседние склеродермиты. Эти составляющие матрицы имеют различные строение и химический состав.

Серии склеродермитов, нередко в сочетании с фиброй и ламеллями, образуют трабекулы (балочки) (рис. 2). Трабекулы в скелете могут быть различно ориентированы: вертикально, горизонтально или наклонно.

В гистологическом отношении элементы скелета (склеренхимы) склерактиний могут быть фиброзными, фиброзно-ламеллярными, трабекулярно-ламеллярными и трабекулярными.

По отношению к участию в образовании каркаса органогенных построек различают герматипные (каркасные) и агерматипные формы.

Рис. 2. Септа склерактиний из рода *Calaxea* в продольном сечении

а – склеродермит, б – трабекула, в – срединная ось трабекулы, г – париетальный столбик с более или менее разобщенными трабекулами (Wells, 1956)

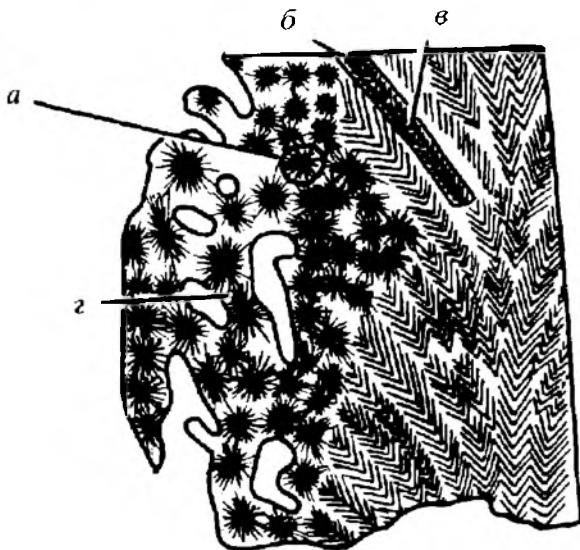
Скелет одиночного полипа или полипа, принимающего участие в строении колонии называется кораллитом. Скелетную постройку, возникшую путем бесполого размножения полипов, палеонтологи называют колонией, или полипняком. Зоологи, вслед за В.Н. Беклемишевым (1964), полагают, что колония и полипняк не тождественны друг другу. С их точки зрения, колония включает не всю скелетную постройку, а лишь ее часть, покрытую живой тканью. Эта часть скелета не эродируется и, как правило, не заселяется организмами-комменсалами, по ней можно судить о биологических процессах, протекающих в колонии. Нередко в жизни колонии происходят сокращения живой ткани и обнажение части поверхности ее скелета. Затем, при благоприятных условиях, живая ткань может вновь распространяться на обнаженный скелет и продолжить ее надстройку. Полипняк же представляет собой расположенную ниже колонии непокрытую живой тканью часть скелетной постройки, подверженную интенсивному заселению кораллобионтами и претерпевающую различные вторичные абиотические изменения (эрозию и пр.). К тому же, полипняк часто оказывается результатом жизнедеятельности не одной, а нескольких колоний.

Из сказанного видно, что единство взглядов на сущность терминов колония и полипняк пока отсутствует. По-видимому, палеонтологам следует принять трактовку зоологов, хотя отделить собственно колониальную часть скелетной постройки от полипняка (коралловой глыбы) на ископаемом материале весьма затруднительно. Флуктуации же живой ткани могут быть зафиксированы при детальном исследовании строения горизонтальных элементов.

Скелет полипа, возникший после прикрепления планулы и давший начало колонии, называется протокораллитом. Функция скелета защитная и опорная.

В распознавании формы одиночных кораллов определяющим, в большинстве случаев, является проксимальный угол – угол, образованный касательными к стенке кораллита и его основания и обусловленный неодинаковыми темпами роста полипа вверх и вширь.

С этой точки зрения различают цератоидную форму с проксимальным углом 20°, трохоидную с углом 40° и турбинатную с углом от 60° до 80°. При преобладающем росте вверх на взрослой стадии возникает цилиндрическая форма кораллов; при неправильном росте, обусловленном чаще всего паррисидальным почкованием, – сколекоидная (“червеобразная”); дискоидные формы характеризуются уплощенным основанием и слабовыпуклой чашечной поверхностью; куполидные – уплощенным основанием и выпуклой чашечной поверхностью; пателлоидная, или колпачковидная, форма кораллов обусловлена незначительным преобладанием гори-



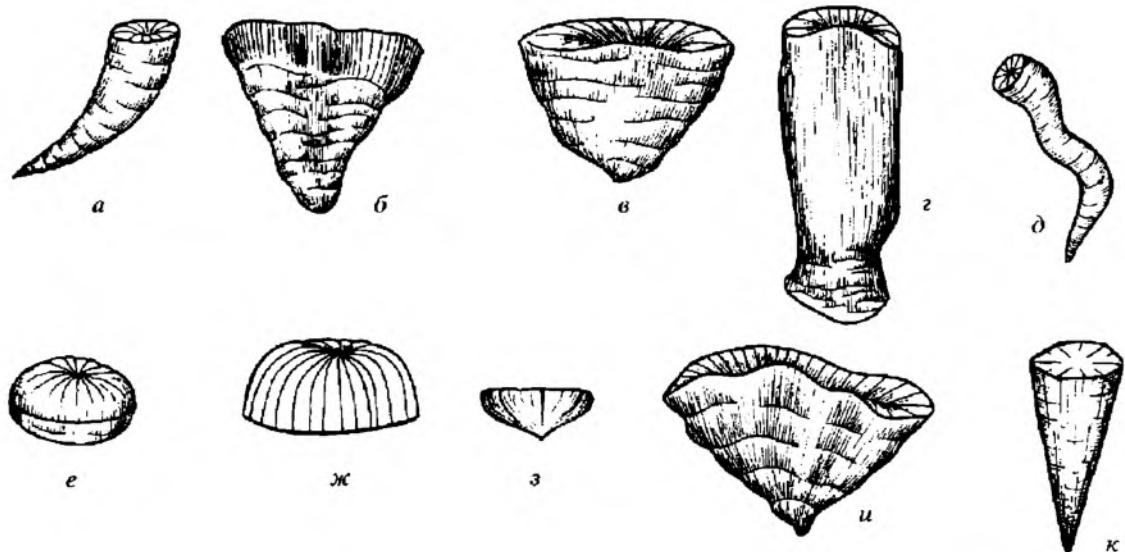


Рис. 3. Основные морфологические типы одиночных кораллитов

а – цератоидный, б – трохоидный, в – турбинатный, г – цилиндрический, д – сколекоидный, е – дисковидный, ж – куполовидный, з – пателоидный, и – флабеллоидный, к – клиновидный

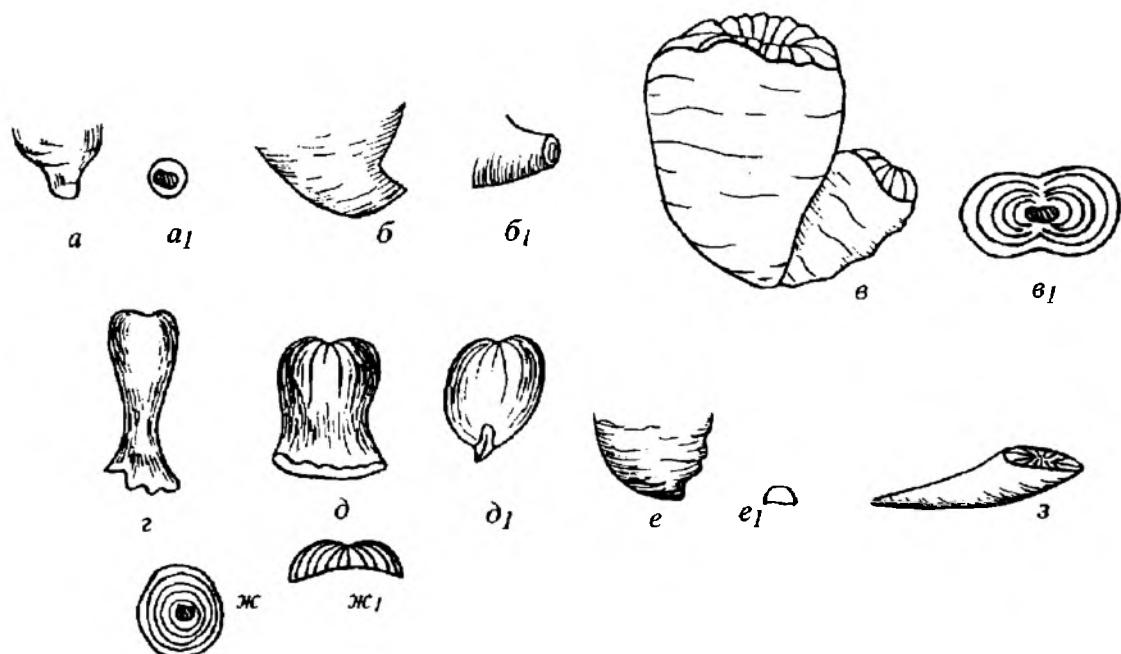


Рис. 4. Способы прикрепления одиночных склерактиний

а–д – осевое; а – экз. № 14/416; б – экз. № 14/618; в – экз. № 14/900 – соединение двух кораллитов – результат полизибрионии; г, д – экз. № 14/801 и № 10/2584 – с обхватом предмета; е – экз. № 14/1251 – боковое, е<sub>1</sub> – очертание рубца прикрепления; ж, з – экз. № 14/201 и № 14/2574 – на ранней стадии осевое, а затем свободное лежание на дне

зонтального роста над вертикальным. Флабеллоидный (веерообразный) тип коралла возникает при разрастании полипа в одном направлении, совпадающем с осью двусторонней симметрии септального аппарата. Нередки среди склерактиний клиновидные (кунеiformные) формы кораллы, имеющие попеченные сечения квадратной, окружной, овальной и флабеллоидной формы (рис. 3).

Помимо рассмотренных выше форм среди склерактиний могут быть различные и их комбинации: коническо-цилиндрическая, сколекоидно-цилиндрическая и др.

Характерной особенностью прикрепления одиночных склерактиний, в отличие от ругоз, является осевое прикрепление. Боковое прикрепление среди склерактиний – явление редкое. Обычно рубец прирастания у одиночных склерактиний невелик и выражен только в эпитеческом покрове, но довольно часто он достигает больших размеров и в таком случае в него втягиваются также и эндотекальные элементы. Как правило, на боковых поверхностях основания таких кораллов имеются вертикальные складки или неправильной формы выросты, служившие средством увеличения механической прочности коралла (*Cyathoseris*, *Parasmilia* и др.).

На ранних стадиях роста все склерактинии вели прикрепленный образ жизни. В дальнейшем некоторые из них теряли связь с субстратом посредством прикрепления и переходили к свободному лежанию на дне. Это явление обычно наблюдается у форм, обитавших в спокойной гидродинамической обстановке на илистом или илисто-песчаном субстрате. Экземпляры вида *Tethocyathus kopetdagensis* Kusm. из чаалджинской свиты (даний-монс) Западного Копетдага и *Axosmilia calceoliformis* Kusm., sp. nov. из верхнего баррема Туаркыра имеют туфлеобразную форму кораллов. Рубец прирастания у них точечный. Это говорит о том, что юные особи прикреплялись к субстрату, а затем по мере роста даже небольшое волнение “опрокидывало” кораллы на дно. Приспособление их к свободнолежащему образу жизни шло путем образования широкой уплощенной поверхности “подошвы”, которой кораллы ложились на субстрат (рис. 4).

## 1.2. Колонии

Колония – сложная естественная ассоциация особей, морфологически и физиологически связанных между собой. Несмотря на сравнительно простую организацию полипов, разнообразие формы и строения их колоний довольно велико (особенно в рифовых фациях) и зависит от способов бесполого размножения.

Кустистая (фасцикулятная) колония (полипняк) образована кораллитами, расходящимися пучками от материнского кораллита и не соприкасающимися друг с другом нигде, кроме основания. Кустистые колонии в целом характеризуются низкой степенью колониальности вследствие отсутствия гастронекулярных связей между полипами. Среди них принято различать несколько топологических типов: рептидный (стелющийся) – кораллиты отходят от горизонтально стелющегося по субстрату столона, слабо возвышаясь над его поверхностью. Фалодный (споновидный) – кораллиты отходят от материнского организма под очень малым углом и ориентированы почти параллельно друг другу. Дендроридный тип – кораллиты отходят от материнского организма пучком в стороны часто под большим углом (*Dendrophyllia*) (рис. 5).

Массовая колония образована плотно примыкающими друг к другу полипами или связанными ценосарком. Массивный полипняк (скелет колонии) – кораллиты непосредственно граничат со всех сторон друг с другом стенками или связаны перитекой. Среди этого типа колоний в зависимости от особенностей их строения в порядке возрастания степени колониальности различают следующие топологические типы: церийдный – полипы плотно примыкают друг к другу; в цериоидном полипняке кораллиты в поперечном сечении имеют полигональные (сотовидные) очертания (рис. 6, а). Плакодный тип колонии – полипы разобщены тканью ценосарка. В скелете такой колонии коралли-

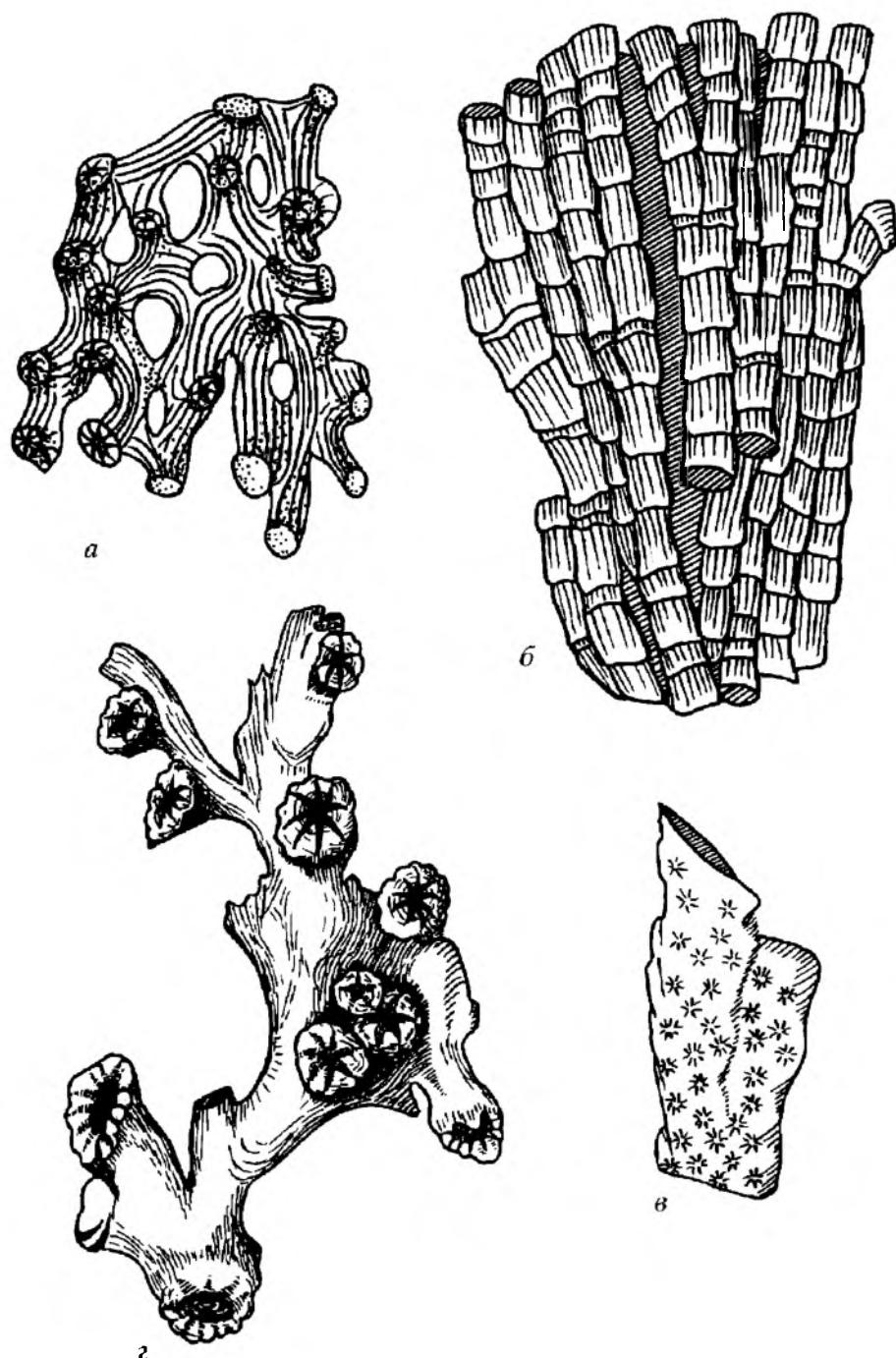
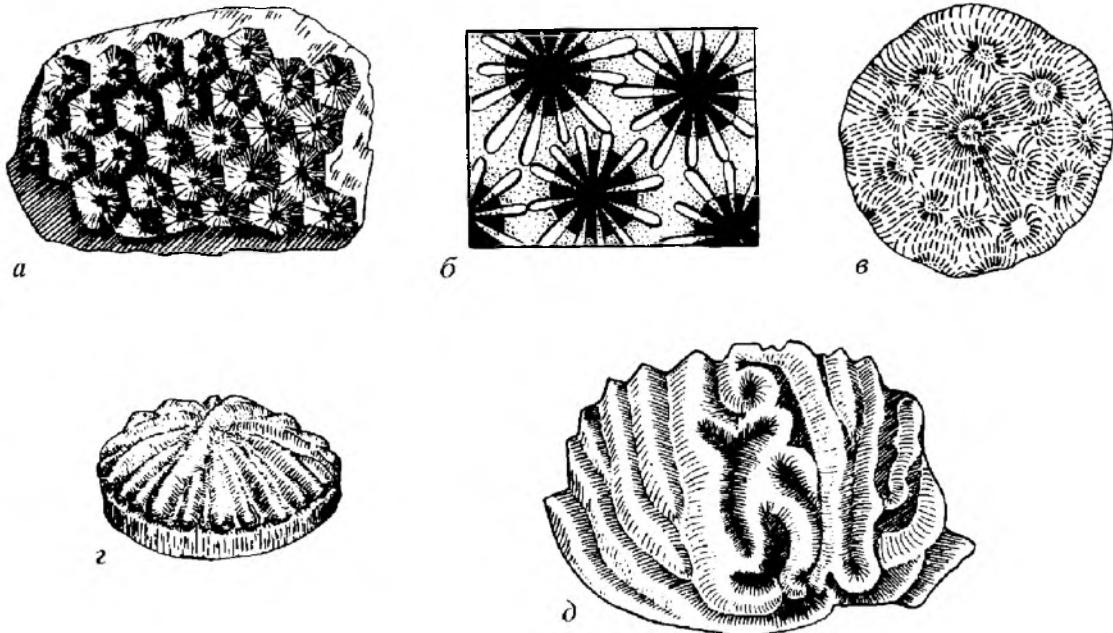


Рис. 5. Основные топологические типы фасцикулятных полипняков

а – рипидоидный (стелющийся), б – фаселоидный (спиреоидный), в – рамозный, г – дендроидный

ты соединены перитекой, представленной костальными участками септ, диссепментами, табулоподобными образованиями и другими синаптикулярными структурами (см. рис. 6, б). Т а м н а с т е р о и д н ы й т и п (от рода *Thamnasteria*) – полипы, соединяясь гастроэвакулярными полостями, образуют концентрические серии или расположены беспорядочно. В тамнастериоидном полипняке кораллиты лишены стенок и септы переходят из одного кораллита в другой (см. рис. 6, в). Г и д н о ф о р о и д н ы й т и п колонии (от рода *Hydnophora*) – полипы, сливаясь



**Рис. 6. Основные топологические типы массивных полипняков**

*а* – цериоидный, *б* – плокоидный, *в* – тамнастероидный, *г* – гиднофороидный, *д* – меандроидный

гастро-васкулярными полостями, разделены холмообразными гребнями. В гиднофороидном полипняке (см. рис. 6, *г*) кораллиты располагаются вокруг небольших холмов, образованных срастанием периферических краев септ (род *Hydnophora*) или разделены удлиненными холмами (роды *Aspidiscus*, *Felixigyra*). И, наконец, меандроидный тип колонии в этом ряду интеграции полипов представляет собой самую высокую степень колониальности: полипы, сливаясь гастро-васкулярными полостями, образуют изогнутые ложбины, разобщенные удлиненными гребнями. Меандроидные полипняки (см. рис. 6, *д*) состоят из сложно изогнутых ложбин, разобщенных удлиненными гребнями. Эти гребни обусловлены срастанием возвышающихся костальных участков септ смежных ложбин. Поверхности гребней могут быть заостренными или сглаженными. На поверхности их иногда присутствуют узкие ложбинки – амбулакры. Септы в меандроидных ложбинах обычно располагаются параллельно (роды *Meandrina*, *Astrogyra* и др.). Ложбины некоторых полипняков усложнены слиянием двух-трех рядов кораллитов (р. *Comoseris*). Полипняк **флабеллоидный** (от рода *Flabellum*) – скелет массивной колонии меандроидного типа, в котором кораллиты располагаются веерообразными сериями.

**Чашка (calyx)** – углубление в верхней части кораллита, возникновение которого обусловлено более интенсивным ростом наружных краев септ, чем внутренних. В чашке кораллита при жизни находился полип. Форма чашки может быть **бокаловидной** или **воронковидной** с пологими или крутыми склонами.

**Чашечный край** (край чашки) – соединение поверхности чашки с наружной стенкой. Очертания чашечного края у склерактиний обычно округлое. Реже наблюдается заостренный чашечный край. Обычно такая форма чашечного края у одиночных склерактиний сопровождается архаичными остальными морфологическими признаками скелета (*Paramontlivaltia valanginensis* Kusm., *Trochosmilia asiatica* Kusm.).

**Чашечная поверхность** – воображаемая поверхность, соединяющая дистальные края всех радиальных элементов в кораллите. Чашечная поверхность куполовидных и дисковидных форм обычно выпуклая или уплощенная.

**Чашечная ямка** (чашечная ложина) – углубление на дне чашки окружной или овальной формы. Выступ в центре чашки, наблюдаемый у некоторых склерактиний и образуемый верхней поверхностью столбика, называется **чашечным выступом**.

Форма поперечного сечения чашки может претерпевать изменения в процессе онтогенеза, паррисидального почкования (помолодения), а также под влиянием внешних факторов: внедрения комменсалов, заиливания и т.п.

### 1.3. Строение кораллитов и колоний

В строении кораллитов и колоний по расположению различают эндотекальные и экзотекальные скелетные элементы. Первые из них располагаются внутри от стенки (теки) кораллитов, а вторые – вне ее.

**Эндотекальные элементы.** По ориентировке эндотекальные элементы могут быть подразделены на вертикальные и горизонтальные. К вертикальным элементам скелета относятся: септы, свайки, столбик и стенка (тека).

Наиболее важным скелетным элементом являются **септы** (известковые септы или склеросепты) – пластинчатые, шиповидные или игловидные образования, располагающиеся радиально вокруг продольной оси кораллита в нижней части тела полипа, чередуясь с его мягкими перегородками – мезентериями. Септы разделяют кораллит на межсептальные (интерсептальные) промежутки – камеры. В расположении септ по отношению к парным мезентериям полипа различают **эндосепты** и **экзосепты**. Септы (склеросепты), соответствующие пространству, ограниченному парными мезентериями (эндоцелям), называют **эндосептами**; **экзосепты** – септы, отвечающие промежуткам между парными мезентериями (экзоцелям) (рис. 7). В строении септ различают верхний (дистальный), внутренний (осевой) и наружный (костальный) края и боковые поверхности.

Микроструктура септ у склерактиний обычно трабекулярная и значительно реже нетрабекулярная – фиброзная. Слагающие септы трабекулы бывают простыми и сложными. Простыми называют трабекулы, состоящие из одного ряда склеродермитов, а сложными – состоящие из нескольких их рядов. Первые из них в поперечном сечении представлены одним, вторые – несколькими примыкающими друг к другу склеродермитами. Септы одного кораллита могут быть образованы только простыми или сложными трабекулами, либо могут представлять собой чередование или неупорядоченное сочетание простых и сложных трабекул.

В осевой плоскости септ различают ряды трабекул. В одних случаях – один ряд, в других – два сомкнутых ряда, в третьих – несколько параллельных рядов, причем трабекулы соседних рядов могут либо чередоваться друг с другом, либо быть противостоящими.

У склерактиний сем. *Heterocoenidae* существует фиброзный тип ткани с очень мелкими трабекулами. В свое время М. Бовэ (Beauvais, 1977) назвал их “элементарными трабекулами”.

Трабекулы в септах обычно собраны в серии, протягивающиеся от наружного края к осевым частям. Различают септы, состоящие из одной серии параллельно расположенных трабекул, двух или большего числа расходящихся под углом серий (рис. 8). Сочетание двух или большего числа серий трабекул называют **трабекулярной системой**.

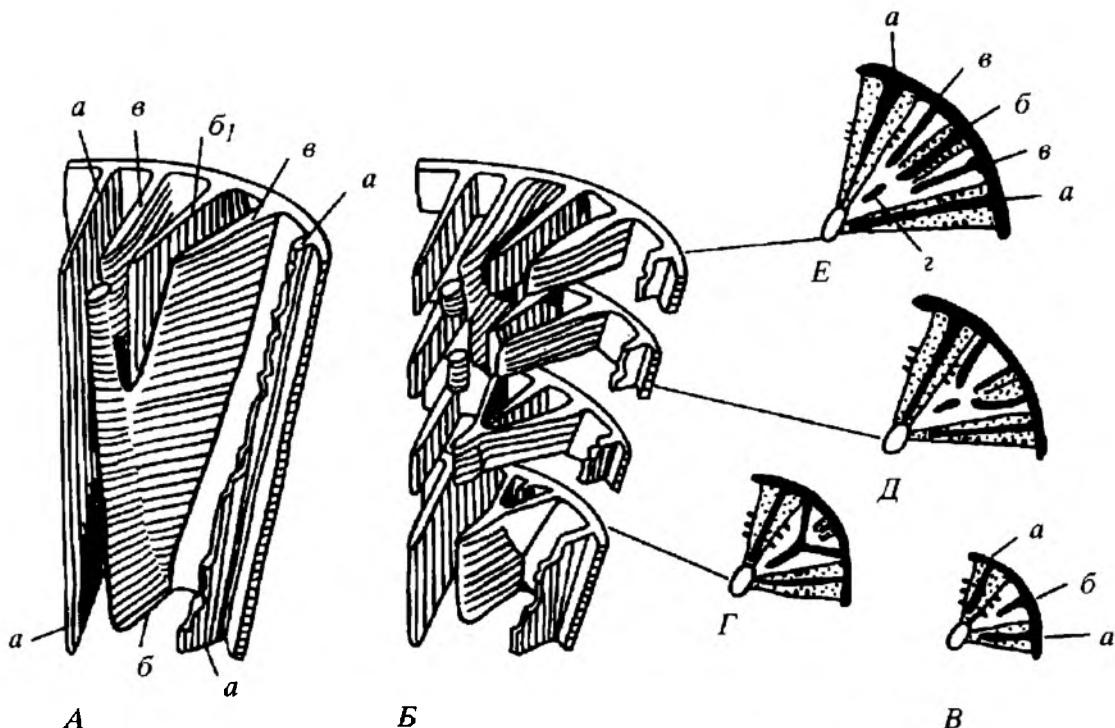


Рис. 7. Схема последовательного возникновения палей (сваек)

А – часть кораллита с септами и свайкой, а – протосепты (эндосепты), б – экзосепта, б<sub>1</sub> – эндосепта, в – экзосепты; Б–Е в динамике показано расщепление экзосепты (б), возникновение эндосепты (б<sub>1</sub>), в – экзосепты (Wells, 1956)

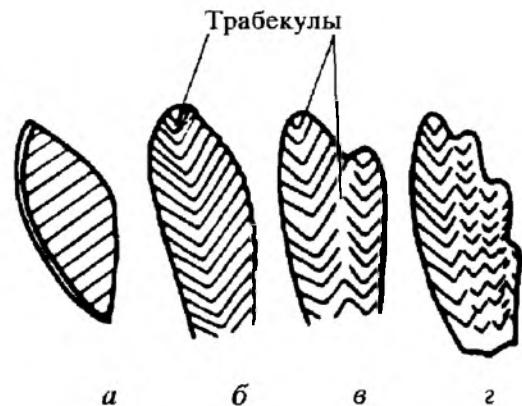


Рис. 8. Расположение трабекул в септах

а – трабекулы расположены в одну серию, б–г – веерообразно располагающиеся системы (Alloiteau, 1952)

Редко трабекулы одной серии бывают параллельны друг другу; чаще они имеют веерообразное строение и расходятся от оси (линии) дивергенции. Количество линий дивергенции у одной септы может быть от одной до четырех, причем последнее наблюдается крайне редко. Линия дивергенции бывает различно ориентирована по отношению к стенке кораллита. Она может совпадать либо не совпадать с ее ориентировкой. У некоторых куполовидных форм (*Micrabacia* и др.), обладающих горизонтальной стенкой, трабекулы веерообразно расходятся от нее.

В зависимости от наличия (или отсутствия) и расположения линии дивергенции Ж. Аллуато (Alloiteau, 1952, 1957) предложил различать с о б с т в е н о с е п т ы (они лишены линии дивергенции), к о с т о с е п т ы (линия дивергенции совпадает со стенкой) и б и с е п т а л ь н ы е п л а с т и н ы – слившиеся друг с другом костосепты соседних кораллитов. Внешне костосепты представляют собой разрастание костального края септ за пределы стенки (таки) кораллита. У представителей семейства *Micrabaciidae* и некоторых других

одиночных склерактиний, характеризующихся уплощенным костальным основанием, наблюдается чередование септ и кост, причем кости контактируют с септами с помощью синаптикулярных брусков. Бисептальные пластины развиты у колоний тамнастероидного типа, не имеющих стенок между кораллитами, вследствие чего септы одного кораллита свободно переходят в соседний.

Изучение микроструктуры септ позволило объяснить их морфологическое разнообразие. Шиповидные и игловидные септы образованы изолированными простыми трабекулами, спаянными обычно у основания ламеллярной склеренхимой. Пластинчатые септы могут быть компактными и пористыми. Первые образованы тесно прилегающими друг к другу трабекулами, вторые же возникают в тех случаях, когда склеродермиты соседних трабекул, соприкасаясь радиальными колоннами, оставляют между ними промежутки – поры.

Толщина септ зависит прежде всего от величины слагающих их трабекул и склеродермитов. Вместе с тем на септах, по всей их длине или чаще на осевом конце, наблюдаются утолщения, образованные стереоплазмой – вторичным скелетным веществом. Осевые концы септ бывают заостренными, булавовидными и вильчато расщепленными, свободными и сливающимися с соседними септами; в поперечном сечении септы бывают ровными, дугообразно или волнисто изогнутыми и зигзагообразными, что связано с особенностями их трабекулярного строения. Это сказывается также и на конфигурациях краев септ и орнаментации боковых поверхностей, выполняющих функцию прикрепления мягких тканей полипа к скелету.

Края септ бывают ровными и различно зазубренными, что отражает особенности строения и ориентировку трабекулярных систем, взаиморасположение и размеры образующих их склеродермитов. Зубцы имеют округлую, острую, четковидную, фестончатую и другую форму и различные размеры. У одних форм они могут быть одинаковыми на всем протяжении дистального края, у других – претерпевать изменения. Простым трабекулам отвечают маленькие округлые зубцы, а сложным – расщепленные. Расширяющиеся поперек плоскости септ зубцы образованы трабекулами, объединенными в пучки.

Боковые поверхности септ крайне редко остаются гладкими, обычно на них имеется орнаментация, которая бывает представлена гранулами (каринами), пеннулами, менианами и фултурами (рис. 9).

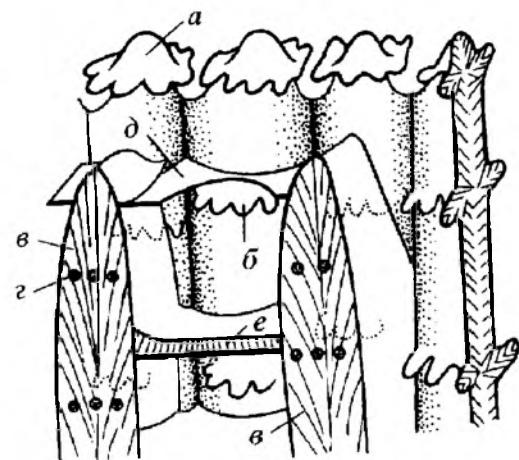
Гранулы (карины) – небольшие округлые или шиповидные выступы концов склеродермитов на поверхности трабекул. В совокупности они обычно расположены вееровидно, соответственно расположению трабекул или параллельно дистальному краю септ.

Пениулы (термин, впервые предложенный Г.А. Гиллом (Gill, 1967)), – трабекулярные ответвления от основной осевой линии септы (рис. 9, б). На боковых поверхностях септы они выражены симметрично в виде выступающих горизонтальных образований (лоджий). Эти образования характерны для большинства представителей подотрядов *Fungiina*, *Faviina* и *Dendrophylliina*. Пеннулы, расположенные изолированно на боковой поверхности септы, называются свободными. Если пеннулы развиты только на одной стороне септы, их называют мипеннулами. В строении пеннул различают уплощенные или слабо вогнутые участки – пениулярные площаадки. Менианы – горизонтальные ряды связанных друг с другом пеннул.

У позднемеловых и палеогеновых склерактиний пеннулы обнаружены нами в пяти подотрядах, причем для восьми семейств, 14 родов и 18 видов этот признак и структуры, связанные с ним, описаны в рассматриваемой работе впервые. Как видно, пеннулы встречаются у склерактиний не так уж редко. Наибо-

Рис. 9. Реконструкция на примере *Thamnasteria concinna* (Goldf.) дистальной части септы, пеннул и притрабекулярных брусков

а – трабекула, ограниченная межтрабекулярием и орнаментированная пеннулами, б – пеннула, в – притрабекулярные бруски, выполняющие септальные промежутки, г – след пеннулы, д – первичный слой диссепимента, е – вторичный слой диссепимента. Справа штриховкой показано продольное сечение трабекулы (Roniewicz, 1982)



лее характерны они для *Fungiina* и *Faviina* и чрезвычайно редки у *Caryophyllina*. Частота расположения пеннул, очертания их наружных краев, местоположение на боковой поверхности септ могут рассматриваться как признак семейственного и родового ранга.

Строение пеннул может быть осложнено дополнительными образованиями – притрабекулярными брусками (adtrabecular bars). Согласно Э. Роневич (Roniewicz, 1982), изучившей притрабекулярные бруски на примере поздне-юрской *Thamnasteria concinna* (Goldfuss), они представляют собой межсептальные выросты на боковой поверхности трабекул, состоящие из дивергирующих пучков фибр (см. рис. 9, в). Подобные притрабекулярные бруски были обнаружены нами у другого рода этого семейства – *Mesomorpha* с той лишь разницей, что эти бруски у видов *Mesomorpha* длиннее и нередко дугообразно изогнутые. Перегораживая межсептальное пространство, они создают картину ячеистости в межкораллитном пространстве, обусловливая этим сходство с диморфными колониями. По этому признаку в недалеком прошлом род *Mesomorpha* (=Ardorffia) был отнесен к восьмилучевым кораллам (Циттель, 1934).

Обычно у склерактиний септы появляются в количестве кратном шести, реже четырех, пяти или 12. Первые септы, появляющиеся на ранней стадии онтогенеза, вскоре после возникновения базального диска, называются протосептами. Последующие септы называются м е т а с е п т а м и. У некоторых склерактиний, как и у ругоз, две протосепты, располагающиеся в дорсо-вентральной плоскости друг напротив друга и отличающиеся от остальных размерами, называются г л а в н о й и п р o т и в o п o l o ж н o й.

Совокупность септ, появившихся одновременно или почти одновременно по всему поперечнику кораллита, принято называть п о р я д к о м, а совокупность примерно одинаковых по размерам септ, делящих окружность кораллита на равные части – ц и к л а м и. Согласно закону М. Эдвардса и Д. Эма (Edwards, Haime, 1848–1851) септы первых трех порядков и циклов обычно совпадают.

Для большинства склерактиний характерно развитие септ по правилу Эдвардса и Эма, согласно которому, первоначально появляются шесть протосепт, делящих окружность кораллита на шесть равновеликих секторов. Затем, также одновременно, развиваются шесть метасепт второго и 12 – третьего порядков, отличающихся соответственно длиной и толщиной и делящих секторы на равные промежутки. На стадии развития кораллита, когда присутствуют 24 септы, порядки и циклы отвечают друг другу. Начиная с четвертого порядка наблюдается неравномерность в заложении септ, состоящая в том, что не во всех секто-

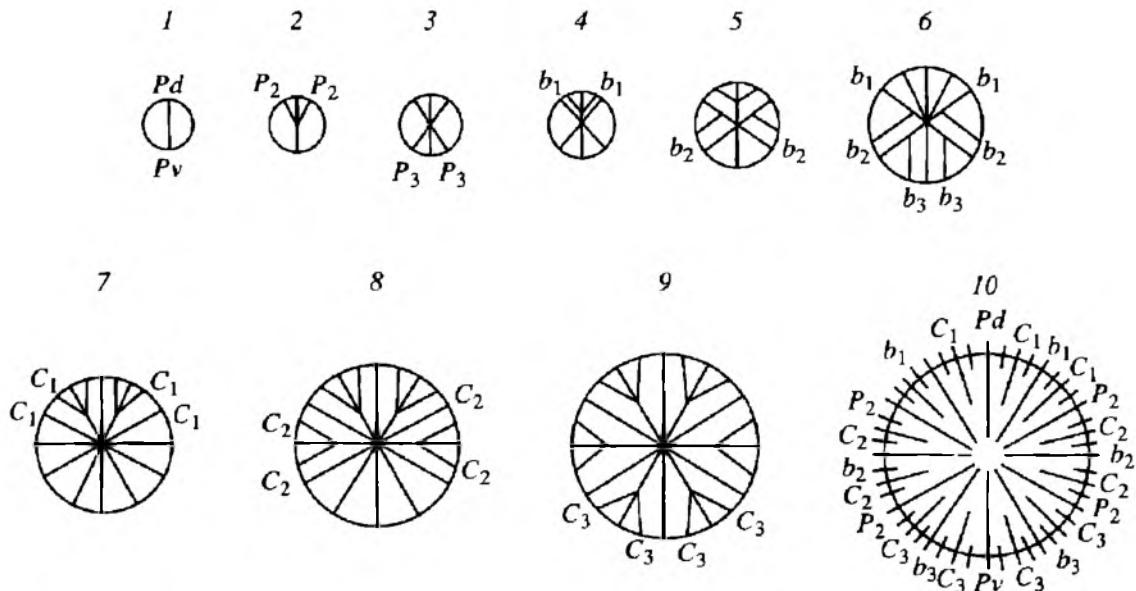


Рис. 10. Заложение септ у *Turbinolia sulcata* Lamk. (Alloiteau, 1959, с. 682, фиг. III)

1 – первоначально возникает одна осевая (Pd–Pv) дорзо-вентральная септа, определяющая двустороннюю симметрию полипа; 2 – появляются две дорзальные септы ( $P_2$ ,  $P_2$ ); 3 – появляются две вентральные септы ( $P_3$ ) (все шесть септ подразделяют гастральную полость на шесть камер; 4 – появляются две дорзальные септы ( $b_1$ ) второго порядка; 5 – появляются еще две септы второго порядка ( $b_2$ ); 6 – появляются еще две септы второго порядка ( $b_3$ ); 7 – появляются четыре септы третьего порядка на стороне дорзальных камер ( $C_1$ ); 8 – появляются еще четыре септы третьего порядка со стороны боковых камер ( $C_2$ ); 9 – появляются еще четыре септы ( $C_3$ ) третьего порядка; 10 – септы третьего порядка во всех секторах отходят от септ второго порядка, выпрямляются, образуя 24 ровных, одинаковых сектора, и возникают еще 24rudиментарные септы четвертого порядка равномерно во всех секторах

рах развиваются последующие септы. Так, септы четвертого порядка располагаются между септами первого и третьего порядков, а септы пятого порядка – между септами второго и третьего порядков. Четвертый цикл включает равновеликие септы четвертого и пятого порядков, делящие секторы на равные части, а пятый цикл – также септы 6–9 порядков.

Нередко наблюдаются отклонения от радиально-циклического расположения септ в соответствии с правилом Мильн-Эдвардса и Эма в сторону билатеральной симметрии (Vaughan, Wells, 1943; Alloiteau, 1952, 1957, 1959; Chevalier, 1959; Wells, 1956; Lafuste, 1957; Краснов, 1965; Ильина, 1965; Кузьмичева, 1967). Например, согласно Ж. Аллуато (Alloiteau, 1959) в онтогенезе *Turbinolia sulcata* Defrance отклонения возникают уже на стадии протосепт. Первоначально возникает одна септа, ориентированная дорсовентрально и делящая окружность кораллита пополам. Затем к ней присоединяются две боковые протосепты, далее еще две им противоположные. Дальнейшее септообразование идет последовательно группами по четыре (рис. 10).

Также в плане билатерального заложения идет септообразование в бластогенезе колониальных форм *Styliina pachystyliina* Koby, *Diplocoenia octoseptata* Kusm., *St. favrei* Koby и *Actinastraea colliculosa* Trautsch., обладающих на взрослой стадии соответственно 16 и 20 септостоками (Кузьмичева, 1967). Различие между ними состоит в том, что у одних септостоки третьего порядка возникают лишь в четырех секторах, а у других в восьми (рис. 11).

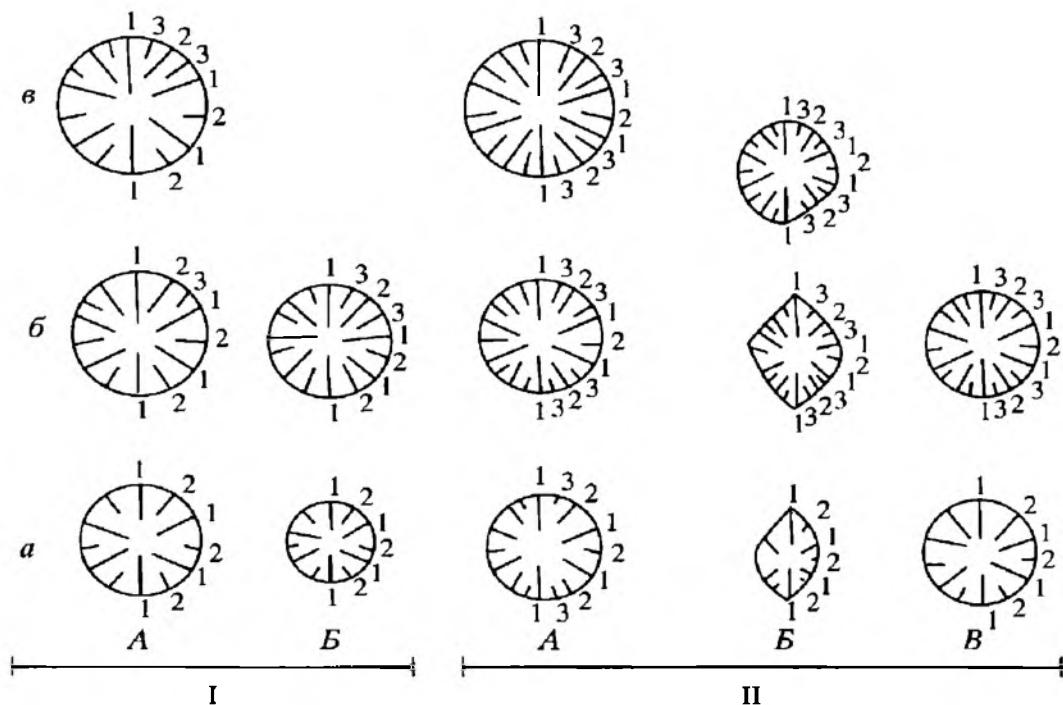


Рис. 11. Схема развития септ в бластогенезе

IA – *Styliina pachystyliina* Koby: а – при 1 мм, б – при 1,2 мм, в – при 2 мм; IB – *Diplocoenia octoseptata* Kusm.: а – при 0,7 мм, б – при 1 мм; IIА – *Styliina favrei* Koby: а – при 1 мм, б – при 1,2 мм, в – при 1,8 мм; IIБ – *Actinastrea colliculosa* Trautsch.: а – при 0,6 × 1 мм, б – при 1,8 × 2 мм, в – при 1,9 × 2 мм; IIВ – *Diplocoenia decaseptata* Kusm: а – при 1 мм, б – при 1,2 мм (Кузьмичева, 1967)

Весьма контрастно билатеральное заложение септ выражено на брефической стадии онтогенезов у многих подотрядов: *Amphistaeraina*, *Faviina*, *Archeocoeniina*, *Fungiina* и др.

Свообразно выглядит расположение септ по плану Пурталае, наблюдаемому только у представителей подотряда *Dendrophylliina*.

Склерактинии из подотрядов *Sagurophylliina* и *Dendrophylliina* характеризуются развитием септ в эндоцелях и экзоцелях. Соответственно они получают наименование эндосепты и экзосепты. Согласно плану Пурталае, первоначально возникают 6 или 12 эндосепт, в дальнейшем же наряду с эндосептами образуются и экзосепты, которые, расщепляясь, препятствуют росту первых. Поэтому септы последующих порядков превосходят по длине предыдущие (рис. 12).

План Пурталае у одних форм *Dendrophylliina* выдерживается на протяжении всего онто- или астогенеза, а у других на зрелых стадиях сменяется свободно радиальным расположением септ. К примеру, в онтогенезе *Palaeopsammia multiformis* Wanner смена одного плана расположения септ другим происходит постепенно, путем вытеснения экзосепт эндосептами.

Независимо от характера заложения септ в кораллитах различают различные соотношения их между собой: 1) свободно-гексамерные, при котором септальные пластины располагаются гексамерно независимо друг от друга; 2) правильно-анастомозирующие (сливающееся), предусматривающее симметричное слияние внутренних краев септ предыдущего порядка с предшествующим; 3) мандриоидные – с линейно-параллельным

расположением септ у одиночных флабеллоидных форм или в полипняках мезандроидного типа; 4) тамнастерионе, при котором септы соседних кораллитов соединяются своими наружными краями, образуя единую септальную пластину. Разновидностью этого типа соотношения может быть тамнастерионе-дихотомическое, предусматривающее дихотомическое разветвление бисептальных пластин при переходе из одного кораллита в другой. Наиболее типично это соотношение выражено у р. *Mesotrophis*.

Осевые образования, связанные с септами, выполняют осевую (центральную) зону кораллита. К ним относятся: столбик, свайки (пали), палиформные зубцы и палиформные доли.

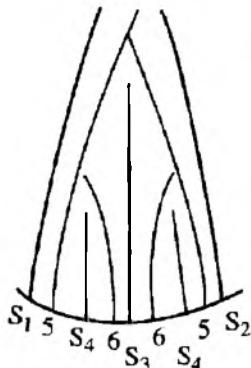


Рис. 12. Заложение септ у *Balanophyllia italicica* Mich. В секторе, ограниченном септами первого и второго порядков, видно расположение септ последующих порядков по схеме Пуртале (Chevalier, 1959)

**Столбик** (колумелла) – вертикальное структурное образование, располагающееся в центре кораллита. У большинства склерактиний столбик не является самостоятельным скелетным элементом, а представляет собой производное одной, двух или нескольких септ.

По строению различают следующие типы столбика: грифеливидный – правильной формы, плотное стержневое образование, по природе самостоятельное или развившееся за счет разрастания осевых краев одной или двух септ первого порядка; пластинообразный – вертикальная пластина, являющаяся продолжением внутренней части одной из септ первого порядка в осевую полость кораллита. Паритетный столбик состоит из переплетения трабекулярных выростов внутренних краев септ, придающего ему губчатый или пучковидный (фасцикулятный) облик. Иногда он приобретает лентовидный характер (Sorauf, 1972). Поверхность хорошо развитого париетального столбика обычно полусферическая, по структуре ноздреватая или зернистая; поперечное сечение округлое или овальное. Обычно париетальный столбик присутствует в течение всего онтогенеза, но у некоторых (*Smilothrochus* и др.) прослеживается лишь на молодых стадиях.

**Свайки** (пали) – вертикально ориентированные трабекулярные выросты внутренних краев септ в виде пластин или стерженьков, располагающиеся между внутренними краями септ и осевой зоной кораллита и образующие циклические ряды (короны, венцы), соответствующие определенным порядкам септ. У современных склерактиний можно проследить последовательность формирования свайок (см. рис. 7). Первоначально в экзоцелях появляются экзосепты. В процессе роста они расщепляются и дают начало эндосептам. Последние, разрастаясь, несут на своем продолжении свайки, оказывающиеся внутренними краями экзосепт.

**Палиформные доли** (псевдопали) – разрастания внутренних краев септ в виде пластинобразных лопастей с самостоятельным вееровидным

расположением трабекул. В поперечном сечении вблизи дистального края септа с палиформными долями выглядит прерывистой. Следует подчеркнуть, что возникновение палиформных долей не связано с расщеплением экзосент, как это имеет место при образовании сваек. Вместе с тем по расположению и общему облику палиформные доли и свайки очень сходны, а у некоторых родов их даже трудно различить.

Приуроченность сваек и палиформных долей к септам тех или иных порядков является диагностическим признаком в ранге рода.

Нередко в расположении сваек и палиформных долей в сочетании с несущими их септами различимы дельтовидные очертания, которые наряду с другими признаками имеют значение при диагностике *Deltocyathus*, *Notocyathus*, *Conocyathus* и других карифилиин.

**П а л и ф о р м н ы е з у б ы** – шиповидные трабекулярные выросты, расположенные на перегибе от дистального к внутреннему краю септ.

**С т е н к а** (тека) – скелетное образование, ограничивающее внутреннюю полость кораллита. Стенка бывает компактной или пористой. Разнообразие строения и номенклатура типов стенки изучены недостаточно. Большинство исследователей принимают, вслед за Ж. Аллуато (Alloiteau, 1952, 1957), следующие типы стенок: **п а р а т е к а** (диссепименто-септотека, диссепиментотека) образована периферическими концами септ и диссепиментами, которые, изгибаясь, ложатся непосредственно на наружные края, либо занимают промежутки между смежными септами на уровне края чаши. В первом случае употребляют термин **э п и к о с т а л ь н а я** паратека, а во втором – **м е ж с е п т а л ь н а я**. **С е п т о т е к а** образована соприкасающимися друг с другом периферическими краями септ.

**Т а б у л о т е к а** состоит из сочетания периферических краев септ и днищ.

**С и н а п т и к у л о т е к а** образована сочетанием периферических краев септ и синаптикул, пеннул.

В строении стенки ряда склерактиний наряду с основной стенкой, относящейся к одному из описанных выше типов, наблюдается внутренняя стенка, имеющая часто иные очертания и структуру.

В отличие от описанных выше трабекулярных стенок у некоторых древних склерактиний развита **ф и б р о з н а я** (фиброзно-ламеллярная) стенка, образованная фибрками, ориентированными радиально-центростремительно в направлении роста (Cuif, 1975a).

У многих одиночных и колониальных склерактиний развит тонкий морщинистый наружный покров скелета, представляющий собой продолжение базального диска и являющийся производным краевой зоны полипа. У одиночных склерактиний этот наружный покров называют **э п и т е к о й**, а у колониальных – **г о л о т е к о й**. **Б а з а л ь н о й** эпитекой (базалотекой) именуют эпитеческий покров, развитый в виде концентрических колец на уплощенном основании куполовидных одиночных и колониальных форм (*Cunnolites*, *Aspidastraea* и др.). В одних случаях (*Montlivaltia* и др.) эпитека генетически связана с элементами эндотеки, в других (*Paramontlivaltia*) она представляет собой слой септальной стереомы. У представителей семейств *Faviidae* и *Saguophylliidae* фиброзный покров – стереома идентичен эпитеке.

Эпитека состоит из ритмически чередующихся более толстых и сравнительно тонких горизонтально ориентированных лентовидных колец, в пределах которых находятся многочисленные очень тонкие (доли миллиметра) "струйки", отвечающие суточной реакции полипа на свет и связанным с этим поглощени-

ем  $\text{CaCO}_3$  из воды, более интенсивным в дневное время (Goreau, 1959). Резко выступающие морщины эпитехи называют *ругами*. Обращает на себя внимание, что у одних экземпляров одного и того же вида рост эпитехи происходил в течение всего онтогенеза, у других – на некоторых этапах, а у третьих это образование вообще отсутствует. Особенно часто нарушения целостности эпитеческого покрова прослеживаются у рода *Montlivaltia*, причем они разнообразны по своему характеру.

Анализ этих явлений привел к заключению, что основные закономерности в развитии эпитеческого покрова связаны с суточными и сезонными ритмичными изменениями интенсивности питания, размножения и роста кораллов. Нарушения же в развитии эпитехи возникают вследствие паррисидального почкования, травм, ускоренного роста на выпуклой стороне изогнутого коралла и др. (Кузьмичева, 1980а).

#### 1.4. Горизонтальные скелетные элементы

К горизонтальным элементам относятся днища, диссепименты, синаптикулы, пеннулы и менианы.

**Днища** (табулы) – более или менее горизонтально ориентированные листообразные пластины, пересекающие всю полость кораллита или занимающие его осевую зону. В первом случае они примыкают к стенке, а иногда и принимают участие в строении стенки (табулотека), а во втором – опираются на диссепименты. По форме днища могут быть вогнутыми, в том числе воронко-видными или выпуклыми. Частота расположения днищ в кораллите претерпевает изменения в зависимости от стадий онтогенеза (blastогенеза) и сезонной ритмичности. Днища присутствуют не у всех таксонов склерактиний.

**Диссепименты** (траверсы) – тонкие листообразные пластинки фиброзной структуры, располагающиеся в промежутках между септами. Согласно Д. Сорайфу (Sorauf, 1970) диссепименты у рода *Cladocora* имеют двуслойное строение. Первичный слой образован вееровидно расходящимися кристаллами кальцита, ориентированными в горизонтальной плоскости. Вторичный слой состоит из пучков фиброзных волокон, расположенных перпендикулярно к поверхности эктодермы. Диссепименты могут быть плоскими, выпуклыми, вогнутыми или волнистоизогнутыми. По аналогии с ругозами (*Lonsdaleia*) на периферии кораллитов некоторых склерактиний наблюдается сильное развитие диссепиментов, препятствующее нормальному росту септ. Такие диссепименты называют *лонсадиейдами*.

В межсептальном пространстве у рода *Fungiacyathus* упорядоченно располагаются многочисленные вогнутые пластины совершенно правильной формы, связанные с септами и состоящие из тонких фиброзных нитей, ориентированных вдоль пластин. По форме и структуре они отличаются от диссепиментов и синаптикулярных структур. Мы предлагаем именовать их *струйчатофиброзными пластинами*.

Вопрос о происхождении, строении и классификации синаптикул является дискуссионным и несомненно нуждается в дальнейшем изучении, поэтому целесообразно уделить его обсуждению особое внимание.

Согласно первоначальной формулировке (Edwards, Haime, 1848–1851), *синаптикулы* называли горизонтальные перемычки между соседними септами, образованные слиянием гранул, расположенных на их боковых поверхностях. Позже Ф. Пратц (Pratz, 1882) предложил различать *истинные и ложные, простые и сложные синаптикулы*. С его точ-

ки зрения, истинные синаптикулы обладают собственными центрами кальцификации, а ложные лишены их, простые синаптикулы расположены изолированно, сложные же образованы слиянием простых.

В течение последнего десятилетия детальными исследованиями (Sorauf, 1972; Jell, 1974; Gill, 1977, 1980, и др.) получены новые данные об этих структурах, в связи с чем приведенные выше термины в той или другой степени утратили первоначальный смысл. Так, Д.Е. Сорауф (Sorauf, 1972) полагает, что простые синаптикулы – результат бокового разрастания простых трабекул, а сложные – разрастания сложных трабекул. К примеру, у вида *Fungia scutareae* Lam. в сложной синаптикуле он насчитывает до 10 трабекулярных центров. На том же материале Д.С. Джелл (Jell, 1974) наблюдал появление вторичных трабекул, ответвляющихся от каждой септы и участвующих в строении синаптикулы. Оси этих вторичных трабекул удается видеть в поперечном сечении каждой синаптикулы. Г.А. Гилл (Gill, 1977, 1980), обосновывая самостоятельность фултуры как особого межсептального образования, привел сравнение с “простыми” синаптикулами и пришел к заключению, что термины простые и сложные синаптикулы следует отбросить. Термин же с и н а п т и к у л ы, пользующийся приоритетом, необходимо сохранить. Мы полагаем, что в настоящее время целесообразно пользоваться единым термином “синаптикулы”, под которым следует понимать межсептальные структуры, являющиеся результатом срастания трабекулярных выростов боковых поверхностей соседних септ, но в дальнейшем, по-видимому, удается разработать классификацию этого образования, основанную на различиях в их микроструктуре.

Довольно часто используют термин э н д о т е к а, под которым понимают совокупность межсептальных скелетных элементов и днищ.

## 1.5. Экзотекальные элементы

Совокупность скелетных образований у колониальных форм, созданных ценосарком (мягкой тканью колонии) и расположенных вне стенки кораллитов: костальных участков септ, табуловидных пластин, диссепиментов и синаптикулярных образований – называют п е р и т е к о й. Обычно в перитеке присутствуют не все перечисленные элементы и сочетания последних бывают различными у разных таксонов.

Согласно Ж. Аллуато (Alloiteau, 1952, 1957), различают п е р и т е к у т а - б у л я р н у ю (ламеллярную), состоящую из чередования горизонтальных образований и диссепиментов (р. *Heterocoenia* и др.) и т а б у л о к о л ю м и н а р - н у ю, несущую на поверхности этих образований изолированные трабекулярные выросты (р. *Placocoenopsis*).

К перитеке (в известной степени условно) могут быть отнесены амбулакры (желобки) – ложбины, развитые на холмообразных выступах некоторых мандроидных полипняков (р. *Astrogyra*, *Pachygyra* и др.).

Часто скелетные элементы бывают утолщены вторичным ламеллярным или фиброзным веществом – стереомой. Отложения этого вещества на периферии кораллитов называют с т е р е о з о н о й.

## Глава 2

# ОСНОВНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА СКЛЕРАКТИНИЙ

Проблема онтогенеза включает ряд аспектов: роста, морфогенеза индивидуального развития, закономерностей дифференциации, эволюции онтогенеза. Их разработка имеет существенное значение при филогенетических исследованиях и открывает большие возможности в познании общих закономерностей развития органического мира.

Настоящая глава посвящена одному из перечисленных аспектов – эволюции онтогенеза. Теоретическая разработка этой проблемы принадлежит главным образом С.Г. Крыжановскому (1939), О. Шинdevольфу (Schindewolf, 1942) и М.А. Шишкину (1988). Вслед за указанными авторами под эволюцией онтогенеза мы понимаем преобразование взрослой адаптивной нормы, идущей через стабилизацию онтогенетических уклонений. Изменения в индивидуальном развитии могут проходить на любой стадии. Наиболее существенны и конструктивны они на самых ранних стадиях, но и изменения взрослой стадии немаловажны, так как они "... формируют фенотип, от состояния которого зависит судьба будущего поколения. Взрослая стадия как бы диктует свои условия всему онтогенезу" (Шишкин, 1988, с. 169).

Каждое вновь возникшее уклонение в недрах старого фенотипа подчинено давлению двух процессов, направленных на дестабилизацию старого качества и стабилизацию нового.

Изучение большого количества онтогенезов и бластогенезов склерактиний, прослеживание происходящих в них изменений и отклонений на той или иной стадии в конкретных генетических линиях, навело нас на мысль попытаться проследить эволюцию онтогенеза этих организмов, наметить возможные пути развития этого процесса и выявить таксономическую значимость данного явления.

Разработка этой проблемы применительно к склерактиниям и другим кораллам связана прежде всего с анализом симметрии их тела и скелета, а также происхождения.

Строение скелета ископаемых не всегда позволяет достаточно ясно представить себе анатомическое строение животных в целом, но обычно достаточно, чтобы судить о характере их симметрии. В.Н. Беклемишев (1964, с. 57) отмечает: "По внешности все Anthozoa представляются более или менее радиальными; что выражается и в форме тела и в расположении щупалец; но во внутреннем строении мы увидим у них сильную тенденцию к двусторонней симметрии".

Билатеральная симметрия полипа склерактиний проявляется в его анатомии: щелевидном ротовом отверстии и в расположении направляющих мезентериев. Следовательно, при изучении склерактиний мы сталкиваемся с комбинированным типом симметрии. В этой связи возникает вопрос, какую симметрию считать первичной – радиальную или билатеральную. Ряд зоологов (Федотов, 1966) исходной формой симметрии антозоа считает билатеральную, а радиаль-

ную симметрию вторичной. Основанием этому служит упомянутое выше анатомическое строение полипа и господствующая билатеральная симметрия скелета у ругоz как предполагаемых предков склерактиний. В.Н. Беклемищев (1964) не разделяет этого взгляда. Он считает, что о первичности билатеральной симметрии у антозоа не может быть речи, так как билатеральность – это выражение крайней специализации, вызванной прикреплением к глотке первой пары перегородок, придающих ей сплюснутую форму. Таким образом, исходной симметрией для антозоа В.Н. Беклемищев считал неопределенную многолучевую.

О.М. Иванова-Казас (1983) высказала взгляд, сближающий эти две точки зрения. Если исходить из теории фагоцетеллы Мечникова, то предки Metazoa были радиально-симметричными животными. Предполагается, что рот образовался на заднем конце фагоцетеллы, где при плавании возникают завихрения, облегчающие захват пищевых частиц. Имеющиеся на этой стадии примитивные органы чувств должны были располагаться на противоположном, переднем полюсе. Билатеральная симметрия исторически возникла позднее, в связи с переходом некоторых примитивных многоклеточных животных к ползающему образу жизни. В этой связи впоследствии произошло и перемещение ротового отверстия на передний конец.

На основании сказанного можно предположить, что предком антозоа была билатерально-симметричная ползающая форма, нашедшая для себя новую адаптацию – прикрепленный образ жизни. В процессе эволюции такие прикрепленные организмы приобрели все черты седентарных форм: радиальную симметрию (ставшую вторичной) с архаичными чертами билатеральности.

Интересный взгляд на симметрию прикрепленных животных, обитающих на горизонтальном субстрате, высказал М.С. Гиляров (1944). Он полагает, что радиальная симметрия организма зависит от равномерного силового давления среды на организм, а билатеральная – от неравномерного. Обитание же на негоризонтальном субстрате по мнению этого автора приводит к билатеральной симметрии вследствие неодинаковых условий сопротивления силе тяжести проксимальной и дистальной частей прикрепленного организма. Все эти факторы согласно Гилярову, приводят к образованию генетически закрепленных типов симметрии.

В своих рассуждениях Гиляров исходит главным образом из строения мягкого тела. И с точки зрения гидродинамики такое воздействие силы тяжести на организм, по-видимому, имеет место. Но если обратиться к скелету и рассмотреть смену симметрии в расположении септ в онтогенезе и в историческом развитии, то вряд ли воздействие силы тяжести на организм окажется определяющим.

В свете этих рассуждений трудно предположить, что большая группа одиночных и колониальных склерактиний подотряда *Amphibiastraeina*, обладающая билатеральным расположением септ на протяжении всего онтогенеза, начиная с ранней юры по валанжин включительно, обитала в обстановке неравномерного воздействия среды на организм, а начиная с раннего баррема, когда наметился переход к радиальной ориентировке септ, стала испытывать равномерное воздействие силы тяжести.

На ископаемом материале симметрию кораллов прослеживают прежде всего в заложении и расположении септального аппарата, выполняющего важную функциональную роль и являющегося по сути основным звеном в развитии этих организмов. Представления же об онтогенезе мягкого тела целиком основаны на современном материале, а каковы были особенности этого онтогенеза в минувшие эпохи, выяснить не представляется возможным.

Общепризнано, что у древних кораллов – табулят и гелиолитоидей билатеральная симметрия не обнаружена, а различима лишь радиально-ориентирован-

ная. У большинства ругоз билатеральная симметрия в заложении и расположении септ наблюдается на протяжении всего онтогенеза, у склерактиний же, за редким исключением, преобладает радиальная симметрия, несмотря на отклонения в заложении септ.

Наши наблюдения большого количества онтогенезов и бластогенезов склерактиний позволяют заключить следующее. Во-первых, при общей картине "радиальности" в процессе септообразования отсутствует строго радиальное их заложение на ранней стадии и включение на последующих стадиях онтогенеза. Это проявляется в отступлениях от числовых и геометрических норм в заложении септ. Во-вторых, у большинства изученных нами юрских, раннемеловых и более молодых склерактиний на самых ранних стадиях развития (преимущественно на брефической стадии) консервативно сохраняется билатеральная симметрия в формировании септального аппарата, свидетельствующая о генетическом родстве ругоз и склерактиний. Проиллюстрируем сказанное примерами. Согласно на рис. 10, у *Turbinolia sulcata* Lam. из среднего эоцена Парижского бассейна (Alloiteau, 1959): 1) первоначально возникает одна осевая линия ( $Pd-Pv$ ) – дорсо-центральная протосепта, определяющая двустороннюю симметрию полипа; 2) далее появляются две дорсальные протосепты ( $P_2$ ) и 3) две вентральные протосепты ( $P_3$ ); 4) появляются две дорсальные септы второго порядка ( $\sigma_1$ ); 5) еще две септы второго порядка ( $\sigma_2$ ) и 6) последние две септы второго порядка ( $\sigma_3$ ); 7) появляются четыре септы третьего порядка на стороне дорзальных камер ( $C_1$ ); 8) еще четыре септы третьего порядка, со стороны боковых камер ( $C_2$ ) и 9) последние четыре септы третьего порядка; 10) септы третьего порядка во всех секторах отходят от септ второго порядка и выпрямляются, образуя 24 одинаковых сектора; одновременно возникают еще 24 слабо развитых (рудиментарных) септы четвертого порядка, расположенные равномерно во всех секторах. Таким образом, следующие за протосептами включения метасепт обычно ограничены определенными, как правило, симметрично располагающимися активными зонами роста в кораллите.

На рис. 11, 1A показан бластогенез у колониальной формы *Styliina pachystyliina* Koby из в. берриаса Горного Крыма (Кузьмичева, 1967). При диаметре кораллита 1 мм отчетливо прослеживаются шесть септокост первого порядка, делящих его полость на неодинаковые секторы. Септокости второго порядка имеют неодинаковые размеры и, по-видимому, возникли неодновременно. В расположении этих септокост намечается двусторонняя симметрия. В двух секторах септокости второго порядка составляют  $3/4$  длины септокост первого порядка; в двух других секторах они соответствуют половине длины септокост первого порядка и, наконец, в двух последних секторах имеют шиловидную форму и соответствуют  $1/3$  длины септокост первого порядка. При диаметре кораллита 1,2 мм заметно увеличение размеров септокост первого и второго порядков. Кроме того, лишь в двух секторах появляются септокости третьего порядка, имеющие шиловидную форму в по-перечном сечении. На взрослой стадии роста при диаметре кораллита 2 мм септокости первого порядка и две наиболее длинные септокости второго порядка имеют примерно одинаковые размеры и поэтому трудно отличимы друг от друга. Это послужило причиной ошибочных представлений многих авторов о первоначальном возникновении не шести, а восьми септокост. Остальные четыре септокости второго порядка составляют примерно  $3/4$  длины септокост первого порядка. Септокости третьего порядка в количестве четырех расположены только по одну сторону окружности кораллита.

Аналогичная картина в развитии септального аппарата наблюдается у видов *Styliina elegans* Eichw. и *Diplocoenia octoseptata* Kusm. (рис. 11, 1Б), имеющих на взрослой стадии 16 септокост.

Несколько иное отклонение от циклическо-радиального расположения септ в сторону билатеральности наблюдается у видов *Diplocoenia decaseptata* Kusm. и *Actinistraea colliculosa* Trautsch., обладающих 20 септами на взрослой стадии бластогенеза (рис. 11, II A, B).

Из рассмотренных примеров септообразования видно, что числовая и геометрическая закономерность в их заложении отклоняется от строго гексамерной, причем контрастнее это выражено на ранних стадиях онто- и бластогенеза, но затем в процессе дорастания одних септ и связанного с этим смещения других в пределах окружности кораллита, в итоге мы видим геометрически выравненную картину, отвечающую правильной радиальной симметрии. Во всех этих случаях просматривается общая тенденция в постепенном отступлении в процессе онто- и бластогенеза от билатеральной симметрии в расположении септ к радиальной, которая отражает устойчивую адаптивную норму в опорной функции животного.

Как показали наши наблюдения на большом количестве одиночных склерактиний из разных подотрядов, формирование септ на брефической и постбрефической стадиях также преимущественно идет в плане билатеральной симметрии (рис. 13).

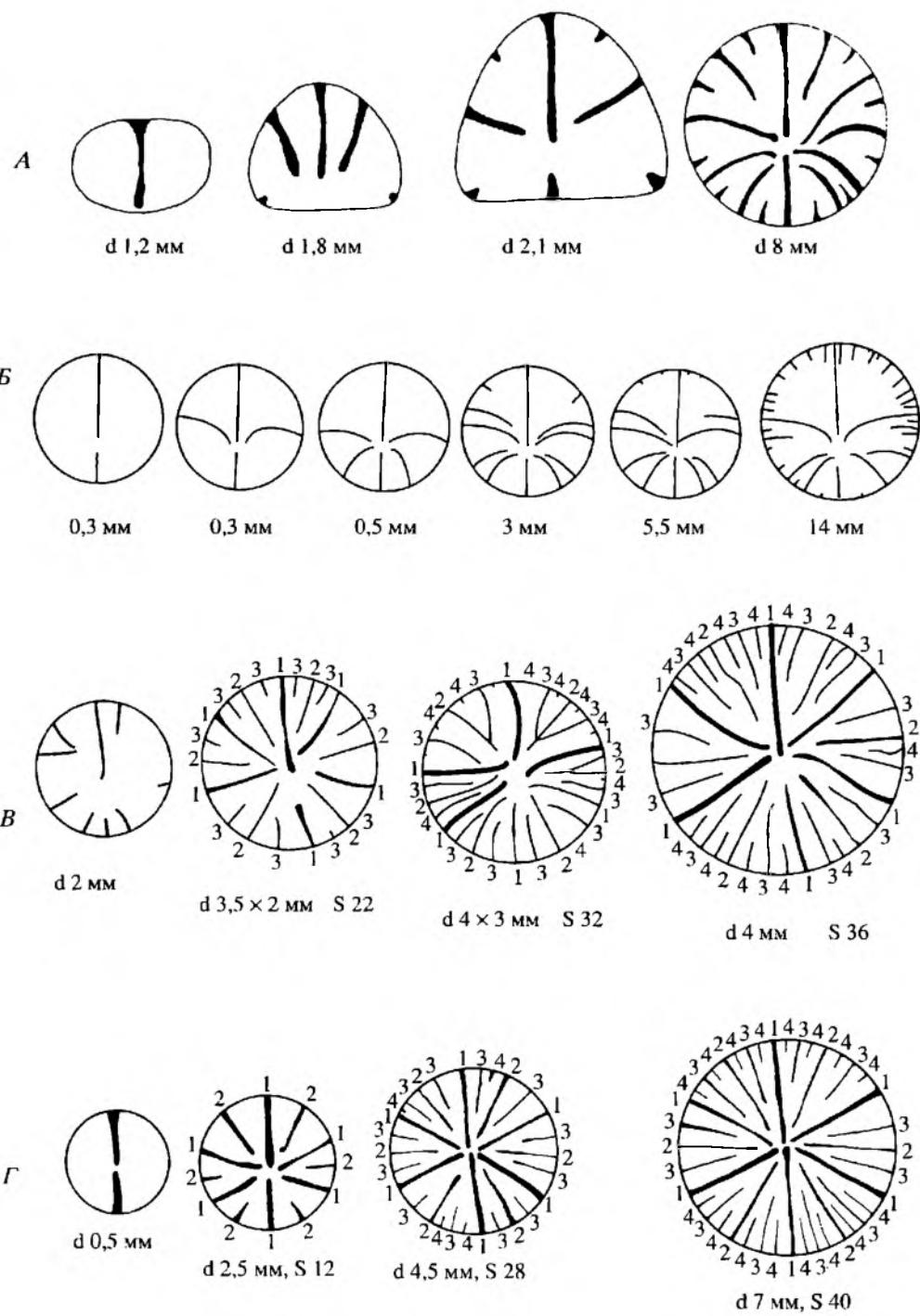
Коснемся теперь вопроса происхождения склерактиний в связи с приведенными данными исследований септообразования в онтогенезе. Впервые на генетическую связь ругоз и склерактиний указала М. Огильви (Ogilvie, 1896), однако научное обоснование этому дал О. Шинdevольф (Schindewolf, 1942), считавший предками склерактиний ругоз плеурофилид из отряда полицелиид, существовавших вплоть до раннего триаса. На рис. 14 приведены рисунки из работы Шинdevольфа, показывающие переходные формы от типичного представителя ругоз (I) с явной билатеральной симметрией септального аппарата на протяжении всего онтогенеза к склерактиниям (IV) с идеальной радиальной симметрией. Промежуточный позднепермский представитель ругоз (II), хотя и обладает билатеральной симметрией на брефической стадии, на неанической же имеет отклонение, выраженное в прекращении уменьшения длины главной септы. Стабилизация этой тенденции в развитии невольно приводила к выработке радиальной симметрии в расположении септ. Следующая связующая форма, но уже принадлежащая к склерактиниям, на неанической стадии также имела отклонение, проявившееся в появлении септ в двух секторах, которые ранее были свободны от них. Стабилизация этого нового признака в эволюции тоже способствовала закреплению радиальной симметрии в строении септального аппарата. Из сказанного видно, что построение Шинdevольфа вскрыло типичное явление гетерохронии, при которой свершалось последовательное направленное эволюционное изменение признаков.

В настоящее время, основываясь на работах многих исследователей (Alloiteau, 1959; Cuif, 1968; Glibert, 1974; Преображенский, Краснов, 1980; Mori Kei, 1987), а также учитывая наши наблюдения (Кузьмичева, 1987а), можно сказать, что онтогенез, изображенный Шинdevольфом (рис. 14, IV), отражает обобщенную картину развития септального аппарата склерактиний.

Вместе с тем, накопившийся новый фактический материал свидетельствует о существовании многочисленных вариаций в септообразовании у склерактиний, во многом разнообразяющих данную схему.

Отметим сразу, что у большинства одиночных склерактиний на брефической стадии развития септообразование идет не в четко гексамерном плане с идеальной радиальной симметрией, а в плане билатеральной симметрии, либо при отсутствии всякой симметрии в их заложении.

На первый взгляд билатеральность в расположении септ у склерактиний напоминает ранние стадии у ругоз, но она не отвечает “закону” Кунта. Нередко у



**Рис. 13.** Развитие сенит на брефической и постбрефической стадии у *A* – *Paramontlivaltia valanginensis* Kusm.; *Б* – *Cheilosimilia rugosa* Koby; *В* – *Montlivaltia renivieri* Koby; *Г, Д, Е* – *Montlivaltia crimea* Kusm.

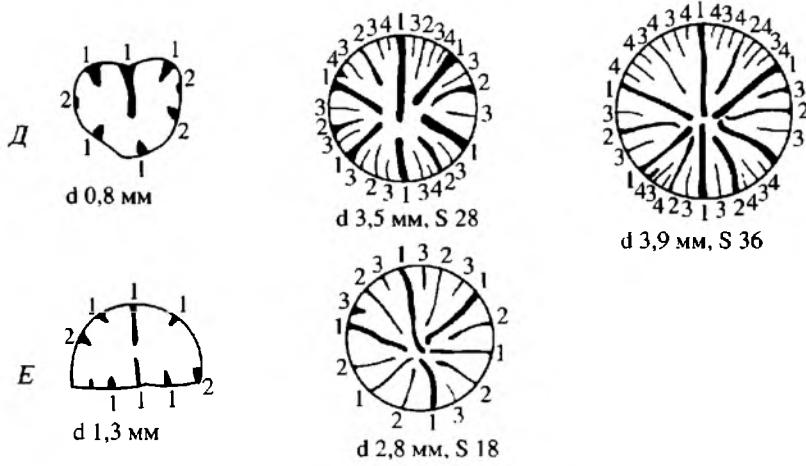


Рис. 13. (окончание)

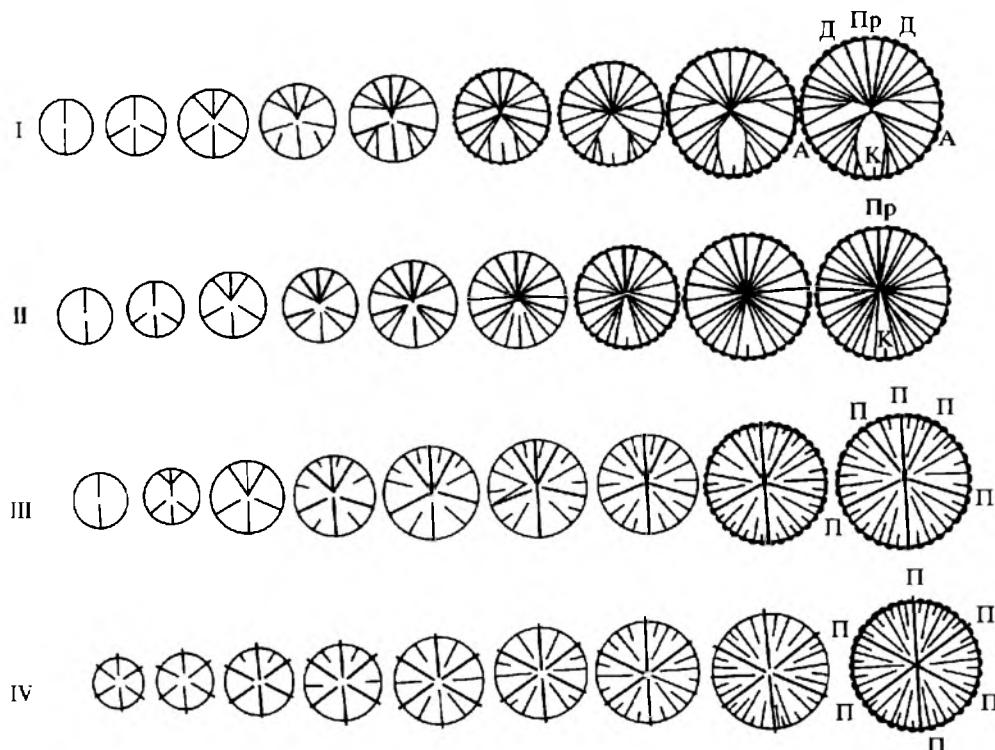


Рис. 14. Схема перехода от ругоз к склерактиниям по Шинdevольфу (Raup, Стенли, 1974)

I – онтогенез типичного представителя ругоз; II – онтогенез позднепермского представителя ругоз; III – онтогенез раннетриасового представителя склерактиний; IV – онтогенез у типичного представителя склерактиний. К – главная септа, Пр – противоположная, А – боковые септы, Д – дополнительные боковые септы; П – первичные септы в заложении

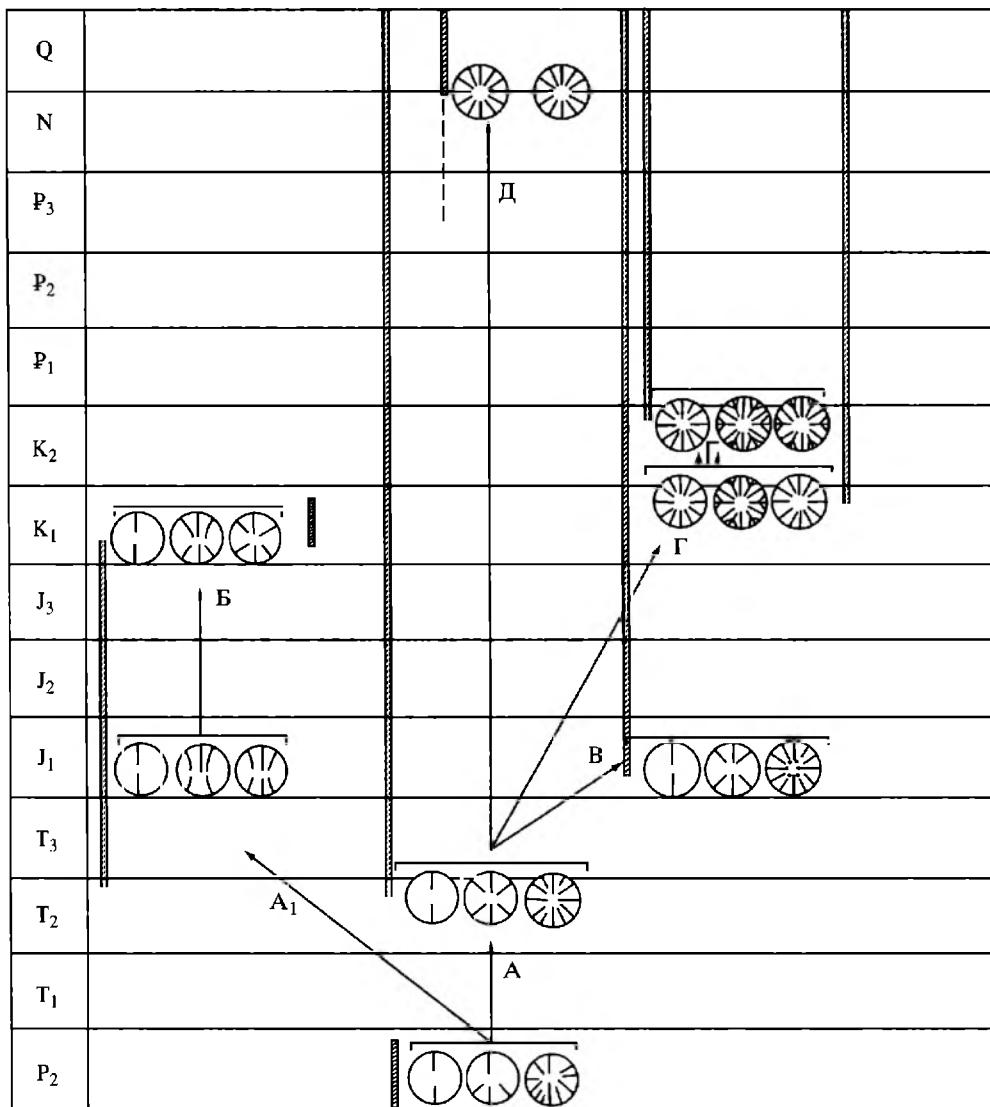
самых древних склерактиний на ранних стадиях онто- и бластогенеза можно зафиксировать смешение признаков ругоз и склерактиний.

Так, по данным Ж. Куифа (Cuif, 1977), в онтогенезе *Gallitellia* sp. – одного из древних представителей пахитекалиид из нижнего нория Турции, на самых ранних стадиях септозаложение идет по “закону” Кунта, а на взрослой стадии при сохранении билатеральной симметрии с парным заложением септ появляется уже и циклическое вклинивание, типичное для собственно склерактиний.

Обратимся теперь к среднемезозойским склерактиниям. Например, у многих юрских и берриасских видов рода *Montlivaltia* зафиксировано на ранних стадиях роста проявление билатеральности в заложении протосепт (рис. 13). Как видно на этом рисунке, одна из протосепт длиннее, другие короче, септальные плоскости дугообразно изогнуты. Секторы, на которые септы делят окружность, неодинаковы, чаще они более крупные со стороны большой септы. Протосепты и последующие септы утолщены за счет стереоплазмы, хорошо выражены булавовидные утолщения их концов. Вклинивание всех последующих септ проходило не синхронно и в первую очередь они появлялись в зонах активного роста, примыкающих к большой септе. Нередко септы последующих порядков возникали до завершения роста септ предыдущих порядков.

При сопоставлении онтогенезов позднеюрского вида *Montlivaltia genivieri* Koby и берриасского *M. stipea* Kusm. было установлено следующее: (1) двусторонняя симметрия в расположении протосепт и септ, а также булавовидность осевых концов последних выражены у более древнего из этих видов значительно отчетливее и в течение более продолжительного времени роста, чем у более молодого вида. Булавовидные окончания септ нередко сохраняются у *M. genivieri* Koby и на взрослой стадии онтогенеза, тогда как у берриасского вида форма осевых концов септ сменяется остроконечной. (2) Диссепименты позднеюрского вида развиты в течение всего онтогенеза более обильно, чем у берриасского. (3) Билатеральность в развитии септ, являющаяся типичным палингенетическим признаком, прослеживается также у рассматриваемых видов в процессе паррисидального почкования, где проявляло себя явление рекапитуляции признаков, протекающее в общем аналогично у обоих видов. Так, на стадии, предшествующей возникновению дочерней почки в осевой зоне материнского организма, происходили заметные изменения: искривление срединной линии септ с последующим распадом осевых концов на грабекулярные фрагменты. Затем на отдельных участках появлялись стенные структуры и шло формирование протосепт, как правило, толстых, с булавовидными утолщениями и билатерально располагающихся. Подтвердим сказанное еще одним примером, весьма сходным по смене признаков в онтогенезе у позднеюрского вида *Paramontlivaltia charcenensis* From. и берриасского *P. valanginensis* Kusm. (п/о *Amphiastraeina*, табл. II, фиг. 1, 2).

Здесь, как и в предыдущем случае, билатеральное расположение септ в онтогенезе прослеживается более продолжительно и выражено более контрастно у позднеюрского вида. Кроме того, наблюдаются различия в развитии, форме и ориентировке диссепиментов. Так, у *P. charcenensis* From. в течение почти всего онтогенеза диссепименты слегка выпуклые, субгоризонтально ориентированные и только на поздней стадии они становятся волнистыми, а затем приобретают вогнутую форму и наклон к осевой зоне кораллита. В отличие от рассмотренного вида форма диссепиментов у *P. valanginensis* Kusm. уже на ранней стадии онтогенеза близка к взрослым стадиям позднеюрского вида. Как оценить это явление с точки зрения теории филэмбриогенеза, сказать трудно. Скорее всего мы имеем дело со смешением фазы девиации на более поздние стадии онтогенеза.



**Рис. 15.** Схема развития септального аппарата в онтогенезе склерактиний

А – от *Polycyliina* к склерактиниям подотрядов *Faviina*, *Fungiina*, *Stylinina*, *Archeocoeniina*; А<sub>1</sub>Б – *Amphiastracina*; В – *Saguophylliina*; Г, Г<sub>1</sub> – *Dendrophylliina*; Д – к склерактиниям с радиальной ориентировкой септ на всех стадиях онтогенеза. Вертикальные линии показывают временноное распространение групп

Обобщая прослеженные нами онтогенетические изменения склерактиний и сосредоточивая свое внимание главным образом на септальном аппарате, мы попытались наметить ряд направлений в их развитии от среднетриасовых представителей к современным.

На приводимой нами схеме развития септального аппарата в онтогенезе (рис. 15) показано все разнообразие путей выработки и стабилизации взрослой адаптивной нормы.

**Первый путь (А).** Сравнительно большая группа склерактиний, появившаяся в анизиjsком веке и существовавшая вплоть до настоящего времени характе-

ризуется присутствием билатеральной симметрии в расположении септ на брэфической и разной продолжительности на неанической стадиях вследствие не-синхронного возникновения протосепт и метасепт. На взрослой же стадии, как правило, числовая неупорядоченность включения новых септ сохраняется, но за счет дорастания одних и смешения других вырабатывается радиально ориентированное их расположение.

У большого количества просмотренных нами позднемеловых и палеогеновых представителей данной группы билатеральность в заложении септ на брэфической стадии уступает место радиально-ориентированному. В силу фациальной специфики склерактиний, сохранности их ранних стадий развития, мы не можем точно указать, в каком именно временному интервале и у какого таксона впервые произошел подобный переход. Но для нас совершенно очевидна постепенная тенденция в доминировании одного плана заложения септ над другим, особенно обозначившаяся у позднемеловых склерактиний.

По этому пути шло развитие склерактиний, относимых к подотрядам *Archeocoetiina*, *Faviina*, *Fungiina*, *Stylinina* и *Meandrina*.

**Второй путь (А,Б).** Отличается от предыдущего тем, что унаследованные признаки – билатеральная симметрия в расположении септ прослеживается в течение всего онто- и бластогенеза.

В кораллитах обычно четко выражена одна большая и одна малая, противоположная ей септа или серия билатерально ориентированных септ. Эти признаки обычно стабильны в онтогенезе и бластогенезе у таксонов, развивавшихся по этому пути от анизийского века по берриас включительно. Преимущественно на взрослых стадиях онтогенеза и бластогенеза большинства баррем-аптских видов рассматриваемых склерактиний наблюдается нивелирование прежних признаков, происходит переход от билатеральной симметрии в расположении септ к радиальной: уменьшаются размеры большой септы, увеличивается длина малой, противоположной септы, формируется радиально симметричное расположение других септ.

Этот процесс перехода к радиально-ориентированной взрослой адаптивной норме не проходил строго синхронно у всех таксонов этой группы кораллов. Он охватывал интервал времени от раннего баррема по апт включительно.

Рассмотренный путь в онтогенетическом развитии септального аппарата объединяет склерактиний, относимых к подотряду *Amphibiastraeina*.

В указанных онтогенетических изменениях септального аппарата амфиастраин нельзя не видеть эволюционного процесса, состоящего в “расшатывании” старого фенотипа и стабилизации новых черт организации, фиксируемых в основном на поздних стадиях развития. Сравнительно быстрые темпы эволюционных преобразований, отмеченные нами в течение барремского и аптского веков, были обусловлены, надо полагать, наступившим экологическим кризисом, приведшим всех амфиастраин к вымиранию в конце апта.

**Третий путь (В)** в онтогенетическом развитии септального аппарата склерактиний связан с появлением экзосепт. Появление этого ароморфного преобразования – экзосепт, развивающихся в экзоцелях с последующим их расщеплением, приводило к образованию сваек – нового типа опорного вертикального элемента. Во многом появление этого прогрессивного признака было обусловлено колонизацией новых адаптивных зон – смешением обладавших им форм на большие глубины.

Насколько можно судить по просмотренному материалу, ранние стадии онтогенеза рассматриваемой группы склерактиний, как и в предыдущих случаях,

несут консервативные палингенетические признаки – билатеральное заложение септ с последующим переходом их к радиально-ориентированному расположению на взрослой стадии (рис. 10). Склерактинии, следовавшие по этому пути, известны с ранней юры по настоящее время и большая часть их, согласно современной систематике, составляет подотряд *Saguophylliina*.

**Четвертый путь (ГГ<sub>1</sub>).** Отличие его от всех описанных выше в том, что ранние стадии онтогенеза совершенно лишены палингенетических признаков, т.е. билатеральной симметрии в заложении септ. Склерактинии, следовавшие этим путем развития, на ранних стадиях онтогенеза имеют 6–12 септ, появляющихся, как и у большинства кариофилиин, в эндоцелях и экзоцелях. Они соответственно получают наименование эндосепт и экзосепт. Дальнейшее развитие септального аппарата идет по плану Пуртала и Локазадьюте, т.е. за счет различных вариаций в расщеплении экзосепт и замедленного роста эндосепт, отчего септы последующих порядков длиннее предыдущих.

Группа склерактиний, характеризующаяся этим типом онтогенеза, объединена в подотряд *Dendrophylliina*, появившийся на рубеже альба и сеномана и существующий ныне. Следует сказать, что по характеру онтогенетических изменений она подразделяется на две подгруппы. Одна из них, объединенная в семейство *Tubastraeidae*, характеризуется развитием септ по плану Пуртала лишь на ранних стадиях онтогенеза, на взрослой же стадии имеет место свободно-радиальное их расположение (Г). Следовательно, в данном случае мы имеем дело как бы с пробой сил в использовании нового пути септорасположения. Другая группа, в которой объединены склерактинии семейства *Dendrophylliidae*, отличается ростом септального (Г<sub>1</sub>) аппарата по плану Пуртала в течение всего онтогенеза. Появление этих форм зафиксировано с конца маастрихтского века, а в настоящее время они имеют широкое географическое и батиметрическое распространение в Мировом океане.

Рассмотренные нами пути развития септального аппарата не ограничивают все возможные вариации преобразования взрослой адаптивной нормы. Так, в миоцене Е. Роневич (Roniewicz, Mogusowa, 1987) обнаружен *Flabellum tagiseptatum*, имеющий на самых ранних стадиях онтогенеза 12 одинаковых септ, располагающихся, как и на последующих стадиях, свободно-радиально, хотя сплющенная с боков форма кораллитов, типичная для рода *Flabellum*, придает всему строению септального аппарата двустороннюю симметрию (см. рис. 15, Д). Однако это не тот случай “бilateralности”, который мы наблюдали у амфиастраеин и других древних склерактиний.

Подобный пример с 12 и 6 первичными септами не одинок, мы уже об этом упоминали при рассмотрении первого пути развития. К сожалению, авторы, описывающие современные кораллы, указывая присутствие септ по порядкам (16S<sub>1</sub>, 16S<sub>2</sub>, 32S<sub>3</sub>, и др.) не всегда прослеживают характер их формирования на брефической и последующих стадиях онтогенеза с фиксацией симметрии их включения.

Исключением из общей тенденции в развитии септального аппарата выглядит современная *Alveopora viridis* Quoy and Gaimard, в бластогенезе которой отсутствует какая-либо упорядоченность в заложении 10 шиловидных протосепт. Все септообразование у нее идет в плане билатеральной симметрии, подчеркиваемой присутствием одной большой септы.

Надо полагать, что рассмотренный факт представляет собой пример итеративного эволюционного процесса в одном из филогенетических стволов фунгиин.

## Выводы

1. В эволюции онтогенеза склерактиний (за исключением наиболее молодых таксонов), несмотря на отклонения в числовом и геометрическом отношениях, отчетливо прослеживается смена первичной билатеральной симметрии в заложении и последующем расположении септ радиальной их ориентировкой.

2. Билатеральная симметрия в расположении септ на протяжении всего онтогенеза прослеживается у наиболее древних представителей (п/о *Amphiastraeina*). Исключение представляет современная *Alveopora viridis* Quoy and Gaimard и др.

3. Палингентические признаки, фиксируемые в процессе паррисидального почкования, указывают на стабильность признаков рекапитуляции, проявляющихся как на средних, так и поздних стадиях онтогенеза.

4. Билатеральность в заложении септ очень консервативна. Как правило, она более продолжительна в онтогенезе более древних форм и менее продолжительна у более молодых.

5. Разные пути эволюции онтогенеза септального аппарата склерактиний в итоге приводили к одному адаптивному эффекту – обеспечению надежной опорной и защитной конструкции.

6. Немалую роль в дифференциации онтогенетического развития склерактиний сыграло появление новых адаптивных зон. Но внешние условия выступают тут в качестве толчка, а сама по себе эволюция индивидуального развития, согласно И.И. Шмальгаузену, есть процесс “автоматизации” и “рационализации”, при которых каждая предыдущая стадия служит основой для возникновения следующей стадии развития и в конце концов для становления взрослого организма.

7. Таксономическая значимость отмеченных нами путей эволюции онтогенеза внутри отряда склерактиний неоднозначна. Чаще дифференциация этих путей “укладывается” в рамки существующих подотрядов современной системы и тем самым не противоречит другим обозначенным признакам этих таксонов. Вместе с тем в существующей системе есть ряд подотрядов, обладающих сходной схемой расположения септ в онтогенезе, но различающихся между собой микроморфологическими и микроструктурными особенностями строения скелета.

## Глава 3

### СИСТЕМА И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ СКЛЕРАКТИНИЙ

Проблемы классификации и филогении склерактиний привлекают внимание специалистов – зоологов и палеонтологов – уже более 180 лет. Поэтому прежде чем приступить к изложению результатов собственных многолетних исследований этих организмов мы считаем целесообразным остановиться на основных вехах истории их изучения.

#### 3.1. Краткий очерк истории изучения систематики склерактиний

В истории исследований ископаемых и современных склерактиний следует условно различать три этапа: начальный, охватывающий период от начала до 90-х годов XIX в.; второй – с начала до 40-х годов XX в. и третий, современный – с 40-х годов XX столетия и поныне.

**Начальный этап** характеризуется преимущественно изучением наружного строения скелета и попытками создания на этой основе систематики склерактиний, носившей искусственный характер.

Первая попытка классификации склерактиний принадлежит Ж.Б. Ламарку (Lamarck, 1801). Им были выделены “класс полипов” и “отряд лучистых полипов”, а последний разделен на две группы: “голых (непокрытых) полипов” и “коралловых полипов”. В работе, вышедшей несколько позже, (Ламарк (Lamarck, 1816) ввел более дробную единицу классификации последних – “секцию пластинчатых кораллов” и разделил ее на основании различий в распределении и форме чашек на подсекции.

Затем К.Г. Эренберг (Ehrenberg, 1834), изучавший современных склерактиний Красного моря, установил класс Anthozoa, разделив его на два отряда: Zoocorallia (Alcyonides, Hydraitae и свободные Hexacoralliaires) и Phytocorallia (Gorgonides, Milleporides и прикрепленные Hexacoralliaires).

Существенные изменения и дополнения в систему кораллов внесли Эдвардс и Эм (Edwards, Haime, 1857–1860). “Классу полипов” Ламарка в системе Эдвардса и Эма соответствует подкласс Cnidaria, включающий два отряда: Zoantharia и Alcyonaria.

Важным признаком отрядов эти исследователи считали число мезентериальных камер и щупалец. В первом случае, у отряда Zoantharia, одновременно закладываются шесть септ, во втором же, у Alcyonaria, – восемь. Деление на подотряды Эдвардс и Эм основывали, с одной стороны, на особенностях строения септ – их компактности или пористости, а с другой – на морфологических различиях скелета: Zoantharia aporosa, Z. perforata, Z. tubulata, Z. rugosa и Z. couliculata.

При выделении семейств они принимали во внимание присутствие или отсутствие того или иного скелетного элемента, характер строения стенки корал-

литов и дистального края септ. Следует отметить, что важность последнего признака ими недооценивалась и он в ряде случаев не был использован.

В качестве “родового” признака в системе Эдвардса и Эма чаще всего выступают особенности наружного строения септ.

Классификация кораллов, разработанная этими авторами на обширном материале из верхнего палеозоя и мезозоя Великобритании, сыграла важную роль в изучении склерактиний и оказала влияние на работы многих последующих специалистов.

Нужно сказать, что в какой-то степени основой для предложенной М. Эдвардсом и Д. Эмом системы послужили исследования А. Гольдфусса (Goldfuss, 1826), Ж.Д. Дана (Dana, 1846–1849) и А. д’Орбиньи (d’Orbigny, 1849). Если работы Гольдфусса и д’Орбиньи носят чисто описательный характер, то у Дана имеются некоторые сведения о влиянии среды на рост и форму кораллов, а также характер почкования склерактиний.

В середине прошлого столетия Е. Фроментель (Fromentel, 1857) детализировал систему Эдвардса и Эма, введя в нее различия во взаимоотношениях кораллитов в колонии. Нужно сказать, что этот подход к классификации склерактиний оказался искусственным, не отражающим естественных взаимоотношений таксонов. В частности, такие роды, как *Montlivaltia* Lamour. и *Thecosmilia* Edwards et Haime, находящиеся в непосредственном родстве, были отнесены Фроментелем к разным секциям, соответственно к *Monaastrees* и *Disastrees*.

При выделении стоящих ниже таксонов Фроментель наряду с другими признаками скелета обращал внимание на различия в строении дистального края септ. Взгляды его легли в основу исследований В. Болше (Bölsche, 1866), А.Е. Рейусса (Reuss, 1868–1872) и Ф. Тулы (Toula, 1889).

В эти же годы были опубликованы результаты наблюдений Л.Ф. Пуртале (Pourtalea, 1868), П.М. Дункана (Duncan, 1872) и Х.Н. Мосли (Moseley, 1881), осуществленных в период морских экспедиций.

**Второй этап** характеризуется все более углубленным изучением макроморфологии и микроструктуры скелета склерактиний, первыми попытками применения онтогенетического метода для выяснения родственных взаимоотношений их таксонов, а также развитием работ по выяснению условий существования и образа жизни этих организмов. В появлении подобных исследований отчетливо сказывается влияние учения Ч. Дарвина.

Г. Кох (Koch, 1882) и А.Р. Хейдер (Heider, 1886–1891) почти одновременно и, по-видимому, независимо друг от друга пришли к заключению об эктодермальной природе скелета склерактиний и о том, что элементарные его частицы возникают в особых ячейках, именуемых кальциобластами. Кроме того, Хейдер впервые установил систематическое значение ценосарка и предложил разделить мадрепоровые кораллы на две группы, различающиеся соответственно присутствием и отсутствием этого признака.

Заслуга в первоисследовании микроструктуры скелета ископаемых и современных склерактиний и использовании этих данных при решении вопросов систематики принадлежит Е. Пратцу (Pratz, 1882), обратившему внимание на трабекулярное строение септ и различия групп родов по строению и взаиморасположению трабекул. Он предложил также термины “истинные синаптикулы” и “ложные синаптикулы”, разделив по их наличию семейство Fungiidae на две группы. Правда, в свете современных данных природа всех синаптикул оказалась одинаковой и целесообразность в употреблении данных терминов отпала.

Крупные монографии по юрским и меловым склерактиниям Швейцарии были опубликованы Ф. Коби (Kobi, 1881–1887; 1895–1898), опиравшимся пре-

мущественно на систему Эдвардса и Эма. Вместе с тем, Коби тщательно изучал орнаментацию боковых поверхностей и строение дистального края септ и использовал эти признаки в систематических целях. Представляет интерес выделенная им группа "бугорчатых мадрепорарий", включающая роды *Cheilosmilia* Koby, *Lingulosmilia* Koby, *Sclerosmilia* Koby, *Pseudothecosmilia* Koby и *Thecidiosmilia* Koby, отнесенные позже М. Огильви (Ogilvie, 1896) к семейству *Amphastraeidae*.

Основываясь на исследованиях преимущественно современных склерактиний, М. Огильви (Ogilvie, 1896) подразделила все кораллы на два "отдела". К одному из них она отнесла формы, характеризующиеся билатеральным расположением склеродермитов (фиброкристаллов), слагающих простые трабекулы и септами, дистальные края которых лишены шипов, а боковые поверхности гладкие или покрыты мелкими гранулами. В объем же второго "отдела" она ввела формы, обладающие билатеральным и радиальным расположением склеродермитов в трабекулах и септами, дистальные края которых покрыты гранулами. В свою очередь каждый из этих "отделов" подразделен на "группы", а они на семейства.

Одновременно с работой М. Огильви было опубликовано исследование А. Струве (Struve, 1898), посвященное микроструктуре скелета склерактиний, ругоз и хететид, содержащее обоснование двух путей в развитии септального аппарата. Первый из них характеризуется удлинением "стенного пучка" внутри ячейки, приводящим к образованию септы, которая состоит как бы из двух листков, сросшихся лишь у краев. В поперечном ее сечении прослеживается ось – полоска, окрашенная в более светлые или более темные тона по сравнению с веществом соседних участков скелета. Другой путь образования септ отличается расположением кристалликов волокнистого слоя по обе стороны от оси; на концах оси кристаллики ориентированы радиально, а на остальном ее протяжении перпендикулярно. Удлиненные волокна "стенных пучков" обособлены, и в поперечном сечении септы прослеживается квадратное или прямоугольное их очертание.

Работа А. Струве по тщательности наблюдений не утратила актуальности и в наши дни.

В первой половине XX в. были осуществлены обширные исследования Большого Барьерного Рифа Австралии (Jonge, Nicholls, 1930–1932) и коралловых рифов Южно-Китайского моря (Tamura, Hada, 1932). В результате их был собран большой материал по морфологии и систематическому составу и скорости роста склерактиний в различных экологических условиях, их изменчивости под влиянием светового, температурного, гидродинамического и других факторов. Естественно, что все эти данные оказали большую услугу исследователям склерактиний не только живущих ныне, но и ископаемых.

**Современный этап** существенно отличается от предыдущего все расширяющимся применением в изучении склерактиний новых физических и химических методов исследования, углубленным проникновением в структуру и ультраструктуру скелета склерактиний. Расширение же океанических исследований и накопление нового фактического материала обеспечило качественный сдвиг в понимании морфологии и экологии склерактиний.

Огромный вклад в разработку системы и филогенез склерактиний связан с именами Т.В. Богана и Д.В. Уэллса (Vaughan, Wells, 1943; Wells, 1956) и Ж. Аллуато (Alloiteau, 1952, 1957).

Разработанные этими специалистами схемы систематики склерактиний в основных чертах выдержали испытание временем и сыграли большую роль в

дальнейшем развитии исследований как живущих ныне, так и ископаемых представителей рассматриваемой группы кораллов.

Как Боган и Уэллс, так и Аллуато рассматривали склерактиний в ранге отряда, относящегося к подклассу *Hexacorallia*, и в качестве ведущих критерии для его подразделения на подотряды принимали прежде всего различия в микроструктуре кораллитов (септ и стенок), особенности в заложении и расположении септ и строении других скелетных элементов.

Различия в трактовке систематического значения некоторых признаков привели названных авторов к расхождениям в диагностике ряда подотрядов и в конечном итоге к заметному различию взглядов на систему склерактиний.

Согласно Богану и Уэллсу, отряд *Scleractinia* объединяет пять подотрядов: *Astrocoeliina*, *Fungiina*, *Faviina*, *Caryophylliina* и *Dendrophylliina*. Аллуато же подразделил этот отряд на восемь подотрядов: *Archeocaeniina*, *Stylinina*, *Astraeoina*, *Meandriina*, *Amphiastraeina*, *Caryophylliina*, *Fungiina* и *Eupsammiina*.

В настоящее время можно утверждать, что построения Аллуато приобрели больше сторонников, хотя ряд положений, выдвинутых Боганом и Уэллсом, особенно последним в работе 1957 г., не утратили своего значения.

В течение последних 30–35 лет накопился новый фактический материал, полученный при микроморфологических и микроструктурных исследованиях скелета склерактиний и стимулировавший разработку вопросов их системы и филогении. Так, Е.В. Краснов (1970), изучавший ранне- и среднемезозойских склерактиний, предложил объединить подотряды *Archeocoeniina*, *Amphiastraeina*, *Stylinina* и *Meandriina* в отряд *Pinacophyllida*, подотряды *Astracoina* и *Caryophylliina* – в отряд *Montlivaltiida*, а подотряд *Fungiina* (все в понимании Аллуато) поднять до ранга самостоятельного отряда. С его точки зрения названные отряды соответствуют трем филогенетическим ветвям, возникшим по Богану и Уэллсу (Vaughan, Wells, 1943) гетерохронно от представителей пермских стрептелазматид.

Несколько позже Монтенаро Галлителли (Montanaro Gallitelli, 1975), основываясь на находках в титонских известняках Штрамберга остатков своеобразных кораллов, характеризующихся фиброзной нетрабекуллярной структурой и билатеральной симметрией скелета, установила новый отряд *Hexanthiniaria* в составе семейства *Zardinophyllidae* Montanaro Gallitelli, 1975. Почти одновременно с этим Ж. Куиф (Cuif, 1975) выделил еще одно семейство *Pachythecalidae*, расширив объем и время существования отряда *Hexanthiniaria* с триаса по титон включительно. Наконец, Е. Элиашева (Eliašova, 1976) ввела в объем рассматриваемого отряда подотряд *Amphiastraeina* Alloiteau, 1952 и обосновала диагнозы двух новых его подотрядов *Carolastraeina* и *Pachythecalina*, различающихся структурой стенок кораллитов и септального аппарата.

Согласно нашей точке зрения отнесение подотряда *Amphiastraeina*, характеризующегося трабекулярным строением скелета, к отряду *Hexanthiniaria*, основным диагностическим признаком которого является фиброзная нетрабекулярная структура скелета, лишено основания и уж во всяком случае является весьма дискуссионным.

Наряду с тенденцией к укрупнению объема подотрядов склерактиний, имеют место также примеры их дробления. Так, Л. Бовэ (Beauvais, 1980) предложила новый вариант систематики склерактиний, основывающийся не только на особенностях микроструктуры скелета, но и на различиях в строении краев и орнаментации боковых поверхностей септ, несущих такие микроморфологические скелетные элементы, как пеннулы, менианы и др. Она внесла некоторую перегруппировку таксонов и соответствующие изменения в объемы выделен-

ных Ж. Аллуато подотрядов *Archeocoeniina*, *Fungiina*, *Stylinina*, *Faviina*, *Meandriina*, *Caryophylliina* и *Dendrophylliina*, повысила ранг надсемейства *Archeofungioidea* *Alloiteau* и семейства *Stylophyllidae* *Volz* до подотряда, а также выделила новый подотряд *Distichophylliina*. В объем последнего наряду с семействами *Amphiastraeidae* и *Heterocoeniidae* введены три новых семейства: *Caryophylliidae*, *Distichophylliidae* и *Margarophylliidae*, включающие триасовые и раннеюрские склерактинии, лишенные, согласно Бовэ, трабекулярного строения скелета. Не вдаваясь в анализ диагнозов всех установленных Бовэ новых семейств, позволю себе высказать критические замечания в связи с недостаточной степенью обоснованности отдельных из них. В частности, я не разделяю мнение Бовэ о ранге и месте в системе семейства *Amphiastraeidae*; сомнения вызывают также критерии выделения семейств в подотрядах *Faviina* и *Fungiina*. В частности, мне трудно согласиться с “укрупнительством” Бовэ семейств в подотряде *Faviina*: вместо 14 семейств Аллуато – два. В данном случае мне более импонирует подход Аллуато, придающего таким признакам как структура перитеки, столбика, наличие (отсутствие) днищ, и другим структурным особенностям скелета семейственный ранг. Ниже при изложении своих систематических построений я еще вернусь к этим вопросам.

Э. Роневич (Roniewicz, 1976), придерживаясь в общем системы склерактиний, предложенной Аллуато, подняла до подотряда ранг семейства *Rhipidogyridae* *Koby*, а Д. Турншек (Turnšek, 1981) отнесла к этому подотряду свое новое семейство *Trochoidomeandriidae*, в состав которого ввела один род *Trochoidomeandra* *Mogycowa*. Несколько я знакома с последним родом, встречающимся в барреме Малого Кавказа, структура его септ и способ бесполого размножения не отвечают оным семейства *Rhipidogyridae*. Г.К. Мельникова (1984), изучающая триасовые и раннеюрские склерактинии Памира, возвела до уровня подотряда примитивные формы, относимые Бовэ к надсемейству *Protoheterastreidae* *Beaauvais*, 1980 (= группа *Protoheterastraea* *Cuif*, 1976), а также выделила ряд новых семейств и надсемейств.

### 3.2. Предлагаемая система склерактиний

Результаты наших многолетних исследований преимущественно позднеюрских, меловых и палеогеновых склерактиний, а также анализ всех литературных источников, включая новейшие, послужили материалом для дальнейшего совершенствования системы склерактиний и представлений об их филогенетическом развитии.

Решая вопросы систематики, мы использовали комплекс критериев: сравнительно-морфологический, онто-филогенетический, геохронологический и экологический. Особенно большое значение среди морфологических признаков для диагностики различных таксонов склерактиний мы, вслед за своими предшественниками придаем микроморфологическим и микроструктурным особенностям строения скелета (прежде всего стенок кораллитов и септального аппарата), заложению и расположению септ, а также наличию или отсутствию разнообразных эндотекальных элементов. При этом следует иметь в виду, что систематическое значение морфологических и микроструктурных признаков скелета склерактиний не оставалось постоянным, а претерпевало изменения в ходе исторического развития этих организмов. К примеру, на смену диссепиментам, обильно развитым у древних представителей данной группы, доминирующее значение постепенно приобрели другие элементы скелета – производные септального аппарата: пеннулы, синаптикулы, свайки, также выполнявшие

функцию опоры для мягкого тела. Отсюда следует, что выяснение систематического значения того или иного признака в каждом конкретном случае связано с необходимостью его морфофизиологического анализа с учетом исторической направленности развития.

При рассмотрении системы книдарий нельзя не принимать во внимание данные исследований зоологов и экологов. В этой связи интересно воззрение Г. Трегубова (Tregouboff, 1978), предложившего поднять систематический ранг *Hydrozoa* и *Anthozoa* до уровня подтипов, объединив склерактиний и другие искоцаемые кораллы в объеме класса *Zoantharia*, а восьмилучевые кораллы рассматривать в ранге класса *Octocorallia* с подклассами *Alcyonacea*, *Gorgonacea*, *Heliofragacea* и *Pennatulacea*.

Несмотря на то, что взгляд Трегубова не лишен смысла, мы в настоящее время, не располагая достаточно полными анатомическими данными, чтобы представить эти крупные систематические “блоки”, оставляем рассматриваемую группу в прежних принятых нами систематических категориях: класс *Anthozoa*, подкласс *Sclerocorallia*, отряд *Scleractinia* и отряд *Nexactiniaria*.

Отряд *Nexactiniaria* Montanaro Gallielli, 1975 существенно отличается от отряда *Scleractinia* Bourne, 1900 фиброзной нетрабекулярной структурой скелета септ. Как указал Ж. Куиф (Cuif, 1977), гексактиниарии попарным заложением протосепт, билатерально-сериальным заложением метасепт в четырех секторах и радиально-циклическим в секторах около противоположной септы обнаруживают больше сходства с ругозами, чем со склерактиниями. Следует добавить, что к рассматриваемому отряду некоторые исследователи относят также кораллы сем. *Nexapetaliidae*, характеризующиеся отсутствием упорядоченности в заложении и дальнейшем включении септ и трабекулярным их строением.

Несмотря на дискуссионность этого вопроса, я все же признаю существование мелкой трабекулярной структуры скелета у гексапеталиид и рассматриваю их в объеме подотряда *Amphiastraeina* отряда склерактиний.

В целом отряд *Nexactiniaria* объединяет преимущественно древние формы, остатки которых известны с верхней части среднего триаса по верхнюю юру. В состав этого отряда входит подотряд *Stylophylliina* с двумя семействами: *Stylophylliidae* Volz, 1895 emend. Cuif, 1976 и *Zardinophyllidae* Montanaro-Galliella, 1975.

В подразделении склерактиний на отряды существует дискуссионность. Признать валидными отряды, выделенные Е.В. Красновым (1970), мы не считали возможным, так как признаков по масштабу и значимости, объединяющих выделенные им отряды больше, чем их разделяющих. К тому же среди последних имеются признаки, трудно различимые при микроморфологических и микроструктурных наблюдениях.

В связи со сказанным нам кажется более целесообразным в настоящее время сохранить целостность отряда *Scleractinia* Bourne, объединяющего кораллы с трабекулярным скелетом и радиально-ориентированным циклическим расположением септ, признавая при этом числовые и геометрические отклонения в их включении.

В результате проведенного исследования установлено существование четырех путей эволюции онтогенеза склерактиний (рис. 15). Как видно на этом рисунке, три из них соответствуют развитию филогенетических ветвей подотрядов *Amphiastraeina*, *Caryophyllina* и *Dendrophylliina* существующей системы. Четвертый же путь объединяет крупные группы склерактиний, рассматриваемые нашими предшественниками и нами в ранге подотрядов: *Faviina*, *Fungiina*, *Stylinina* и *Meandrina*. Определяющими в однотипности хода эволюции онтоге-

неза этих подотрядов являются специализированная функция скелета как опоры для мягкого тела и широко развитые явления гомеоморфии и параллелизма, особенно отчетливо прослеживаемые у форм, длительное время приуроченных к одной адаптивной зоне.

Проведенная нами ревизия системы склерактиний показала необходимость сохранения отрядного их статуса с некоторым изменением объема. Перегруппировки внутри данного отряда привели к выделению одного нового подотряда, одного нового семейства, четырех новых подсемейств, 12 родов и 55 видов. Ниже приводим принимаемый нами объем отряда *Scleractinia* с подотрядами и семействами.

**ТИП CNIDARIA**  
**КЛАСС ANTHOZOA**  
**ПОДКЛАСС SCLEROCORALLIA**  
**ОТРЯД SCLERACTINIA**

**Подотряд Archeocoeniina Alloiteau, 1952** объединяет следующие семейства: *Pinacophyllidae* Vaugh. et Wells, 1943; *Actinastraeidae* Alloiteau, 1952; *Acroporidae* Verrill, 1952; *Stylophoridae* Edwards, 1857, *Tropiphyllidae* Beauvais, 1980.

**Подотряд Fungiina Verrill, 1952** включает семейства: *Microsolenidae* Koby, 1890; *Latomeandriidae* Alloiteau, 1952; *Synastraeidae* Alloiteau, 1952; *Siderastraeidae* Vaughan and Wells, 1943; *Dermosmiliidae* Koby, 1887; *Fungiidae* Dana, 1848; *Fuginellidae* Alloiteau, 1952; *Andermantastraeidae* Alloiteau, 1952; *Thamnasteriidae* Vaughan and Wells, 1943 emend Alloiteau, 1952; *Agariciidae* Gray, 1847; *Actinacididae* Vaughan and Wells, 1943 и *Poritidae* Gray, 1842.

**Подотряд Faviina Vaughan and Wells, 1943** включает следующие семейства: *Montlivaltiidae* Dietrich, 1926; *Faviidae* Gregory, 1900; *Rhizangiidae* d'Orbigny, 1851; *Axosmiliidae* Geyer, 1955; *Placosmiliidae* Alloiteau, 1952 и *Trochosmiliidae* Pourtales, 1871 Kusmicheva emend nov.

**Подотряд Amphiastraeina Alloiteau, 1952.** В его объеме мы различаем семейства: *Amphiastraeidae* Alloiteau, 1952; *Pruvostastraeidae* Beauvais, 1980; *Heterocoeniidae* Oppenheim и *Hexapetalidae* Eliašova, 1976.

**Подотряд Stylinina Alloiteau, 1952** включает семейства: *Stylinidae* d'Orbigny, 1851 и *Cyathophoridae* Vaughan and Wells, 1943.

**Подотряд Caryophylliina Vaughan and Wells, 1943** объединяет следующие семейства: *Thecocyathidae* Vaughan and Wells, 1943; *Caryophyllidae* Gray, 1847; *Guynidae* Hickson, 1910; *Flabellidae* Edwards, 1857; *Parasmiliidae* Alloiteau, 1952; *Turbinoliidae* Edwards, 1857; *Desmophyllidae* Vaughan and Wells, 1943; *Eusmiliidae* Edwards and Haime, 1857.

**Подотряд Meandriina Alloiteau, 1952** включает семейства: *Meandriidae* Gray, 1847; *Galaxeidae* Vaughan and Wells, 1943; *?Rhipidogryidae* Koby, 1904.

**Подотряд Trochoidomeandriina Kusmicheva subordo nov.** характеризуется присутствием крупных трабекулярных выростов вдоль всей боковой поверхности септы. Включает одно семейство *Trochoidomeandriidae* Turnšek, 1976. Геологический возраст – баррем-ант.

**Подотряд Dendrophylliina Vaughan and Wells, 1943** включает три семейства: *Tubastraeidae* Alloiteau, 1952, *Micrabaciidae* Vaughan, 1905 и *Dendrophylliidae* Gray, 1847.

### 3.3. Филогения склерактиний

Рассмотрев основные положения системы склерактиний, перейдем к проблеме их филогенетического развития.

Уже более 100 лет остается спорным вопрос о взаимоотношениях ругоз и склерактиний. Э. Геккель (Haekel, 1896), положивший начало этой дискуссии, рассматривал их в качестве самостоятельных групп в ранге подклассов, получивших соответственно наименования *Tetracorallia* и *Hexacorallia*. В отличие от него, М. Огильви (Ogilvie, 1896) не находила между данными группами достаточно глубоких различий и называла первую палеозойскими, а вторую – пост-палеозойскими мадрепорариями.

Последователи Э. Геккеля Д. Хилл (Hill, 1960) и У.А. Оливер (Oliver, 1979) полагали, что склерактинии произошли от неких актиниеподобных форм, которые в среднетриасовую эпоху приобрели способность к скелетообразованию. Признаки же, прослеживающиеся у поздних ругоз и сближающие их со склерактиниями (отклонения в заложении септ от “закона” Кунта и др.), Оливер рассматривает как результат “расщатывания” признаков, обычно дающий о себе знать на заключительной стадии филогенетического старения таксонов.

Сторонников генетической связи ругоз и склерактиний больше. Первое научное обоснование этой связи содержится в работе О. Шинdevольфа (Schindewolf, 1942), установившего непосредственного предка склерактиний среди позднепермских ругоз – род *Pentaphyllum* Koninck, 1872 из семейства *Pleurophylliidae* Koker, 1924 подотряда *Polycoeliina* Sokolov, 1960 и отряда *Polycoeliida* Sokolov, 1960. В дальнейшем это нашло подтверждение и дальнейшее развитие в работах Т.Г. Ильиной (1963, 1965, 1984).

Представления о существовании генетической связи ругоз и склерактиний привели к появлению идей о поли- и монофилетическом происхождении последних. К сторонникам первой из них относятся Т.В. Боган и Д.В. Уэллс (Vaughan and Wells, 1943; Wells, 1956), Г. Колошвари (Koloschwary, 1960), Е.В. Краснов (1970) и др. Вторая точка зрения приобрела больше последователей, причем заслуга в этом отношении во многом принадлежит Куифу (Cuif, 1974, 1975a, 1979), обнаружившему в кассианских слоях Алтын (карнийский ярус) и нижнем нории Турции остатки примитивных кораллов, описанных им в объеме семейства *Pachythecaliidae*.

Согласно Куифу пахитекалииды представляют собой связующее звено между позднепермскими ругозами – полицелиинами и склерактиниями. По структуре скелета и билатерально-сериальному заложению септ они стоят ближе к ругозам, хотя и отличаются от типичных их представителей отклонением в формировании септального аппарата в соответствии с характерным для них “законом” Кунта.

Рассмотренные построения Куифа разделяют Г.К. Мельникова и Э. Роневич (Melnikova, Roniewicz, 1976; Мельникова, 1986) и Т.Г. Ильина (1984). Однако обращают на себя внимание существенные расхождения названных выше исследователей в вопросе о характере структуры скелета пахитекалиин. Если Куиф, а вслед за ним Монтанаро-Галлителли (Montanaro-Gallitelli, 1975) и Л. Бовэ (Beauvais, 1980) утверждают, что скелет этих кораллов фиброзный нетрабекулярный, то Мельникова, Роневич и Ильина придерживаются мнения о его трабекулярном строении. Таким образом, впредь до окончательного решения этого вопроса положение пахитекалиид в системе книдарий остается дискуссионным.

С нашей точки зрения, представление о промежуточном положении пахитекалиид между ругозами и склерактиниями выглядит сомнительным. Мы пола-

гаем, что эта группа представляет скорее боковую ветвь, идущую от полицелиин и возникшую вследствие адаптивного “расшатывания” признаков на стадии их вымирания. Несомненно, что пахитекалииды более близки в родственном отношении к ругозам, чем к склерактиниям. Об этом прежде всего свидетельствует своеобразное им билатерально-сериальное заложение септ, как правило, отсутствующее у склерактиний. Кроме того, возникшие в среднем триасе (анизийском веке) пахитекалииды вряд ли могли оказаться связующим звеном ругоз и склерактиний, так как одновременно же в анизиевом веке появились представители четырех подотрядов склерактиний.

Из кораллов, имеющих сходство с пахитекалиидами, следует, конечно, упомянуть формы, отнесенные Е. Элиашевой (Eliašová, 1976) к семейству Нехареталииды. Наиболее древние его представители были встречены ею в титоне Штрамберга, а наиболее молодые – нами в берриасе Горного Крыма и нижнем барреме западной Туркмении.

Представления о полифилетическом происхождении склерактиний обычно базируются на их морфологических аналогиях с порой далекими от них предковыми формами. К примеру, М. Огильви (Ogilvie, 1896) усматривала родство между мезозойскими склерактиниями *Amphistaeraeidae* и позднепалеозойскими ругозами из семейства *Zaphrentidae*, Е.В. Краснов (1970) находил корни своих отрядов склерактиний *Pinacophyllida*, *Faviida* и *Fungiida* среди раннепалеозойских ругоз *Cystiphyllidae*, в свою очередь взявших начало, по его мнению, от табулят *Auloporida*. Заметим, что новейшими исследованиями Г. Флюгеля (Flügel, 1985) установлено, что аулопориды представляют собой самостоятельную ветвь в развитии книдарий, которая не могла явиться материнской для ругоз, так как в онтогенезе ее представителей отсутствует типичная для последних стадия четырех протосепт.

Черты архаичности, выраженные в морфологических признаках различных групп не только древних, но и позднемезозойских склерактиний, обнаруживаются не так уж редко. Как свидетельствуют наши наблюдения (Кузьмичева, 1967, 1982а, 1987а), признаки, сближающие склерактиний с ругозами, дают о себе знать уже на ранних стадиях их онтогенеза и выражаются в отклонениях от циклического заложения септ по “закону” Эдвардса и Эма, характерного для склерактиний.

Большой фактический материал, которым мы располагаем, а также литературные данные (Alloiteau, 1959; Cuif, 1968, и др.) убеждают, что на брефической стадии онтогенеза многих склерактиний (наиболее отчетливо у кариофилиин) шесть формирующихся протосепт располагаются билатерально, подобно тому, как это происходит на ранних стадиях роста скелета ругоз.

У одиночных кораллитов позднеюрской *Cheilosimilia rugosa* Koby билатеральная симметрия в строении септального аппарата выражена в течение всего онтогенеза, а у позднеюрской *Montlivaltia genevieri* Koby палингенетические признаки прослеживаются на брефической и неанической стадиях. Аналогичная картина наблюдается в онтогенезе берриасской *Montlivaltia cimaea* Kusm., с той лишь разницей, что у этого вида унаследованные признаки дают о себе знать менее продолжительное время, чем у названных выше позднеюрских форм.

Та же закономерность установлена нами и при сопоставлении онтогенезов позднеюрского вида *Paramontlivaltia charcenensis* From. и берриасского *P. valanginensis* Kusm.

Сходную картину удалось проследить в бластогенезе колониальных раннемеловых склерактиний *Styliina pachystyliina* Koby, *St. favrei* Koby, *Diplocoenia octosepta* Kusm., *D. decaseptata* Kusm. и *Actinastraea colliculosa* Trautsch. (Кузьмичева, 1967).

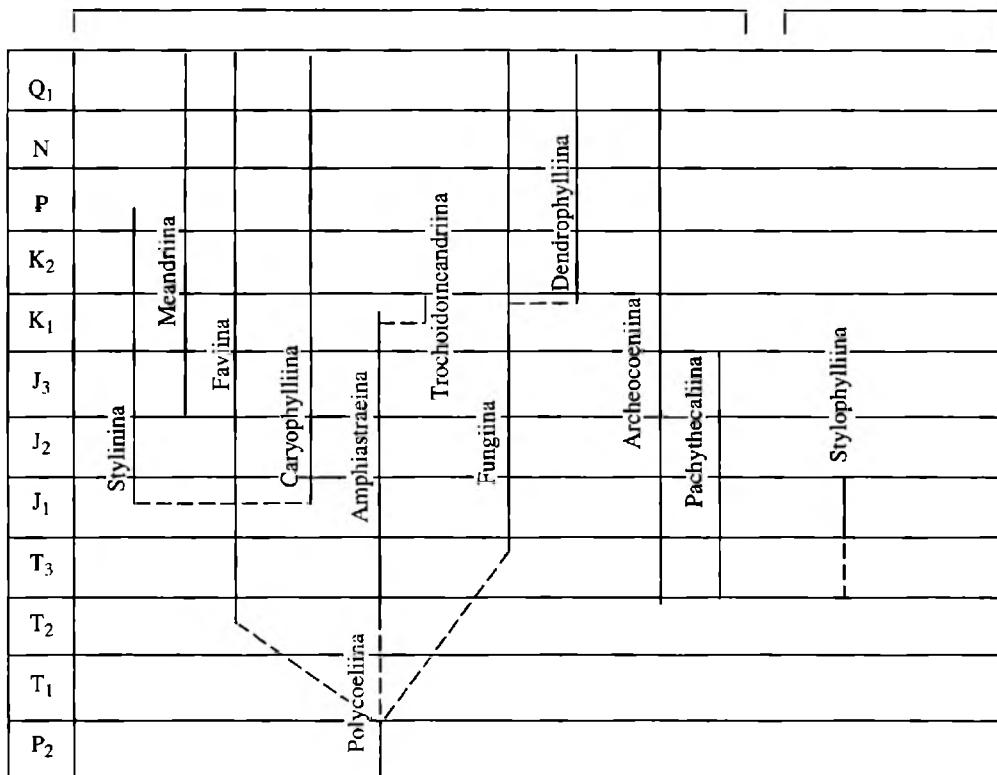


Рис. 16. Схема филогенетического развития отряда Scleractinia

Архаичные признаки, сближающие склерактиний с ругозами, такие, как заостренный чашечный край кораллитов, присутствие фоссулы и некоторые другие, были обнаружены нами у ряда видов одиночных форм (барремских – *Blotrocyathus archaeum* Kusm. sp. nov., *Dautlusmilia basarensis* Kusm. sp. nov., *Tiaresmilia casteri* Wells и позднеаптской *Trochosmilia asiatica* Kusm.), приспособившихся к жизни в как бы консервированной их среде органогенных построек. К сказанному нужно добавить, что черты унаследованности ряда признаков строения скелета склерактиний от ругоз проявляются также при паррисидальном почковании. Данные наших исследований приводят к заключению, что признаки, указывающие на наличие филогенетических связей между ругозами и склерактиниями, появляются на разных, но преимущественно молодых стадиях их онто- и бластогенеза и имеют различную продолжительность существования.

Причины отсутствия склерактиний в раннем триасе не выяснены. Наличие же свободных жизненных ниш в конце среднетриасовой эпохи способствовало быстрой дифференциации склерактиний. В это время появились малочисленные представители четырех подотрядов: *Archeocoeniina*, *Amphastraeina*, *Favina* и *Pachythecalina*.

Указанная выше архаичность некоторых морфологических черт у склерактиний не исключает наличия генетических корней и среди других семейств плеурофиллии, в частности *Hapsophylliidae*. Теоретическое обоснование этому мы находим у С.В. Мейена (1988, т. I, с. 123): «... мы не обязательно должны стремиться

свести наблюдаемое многообразие форм к одной исходной форме. Скорее речь должна идти о другом; следует показать, как полиморфизм органа у предковой группы организмов преобразовался в то распределение признаков того же органа, которое наблюдается у потомков. Идеал – “вывести разнообразие из однообразия” может быть заменен иным идеалом “вывести разнообразие потомков из многообразия предков”, учитывая при этом как постепенность, так и скачкообразность преобразований признаков и частоту их встречаемости по ходу эволюции. Если данная смена идеалов будет взята на вооружение морфологами, то это приведет к существенным изменениям во всем стиле их мышления».

Рассмотрим теперь развитие основных филогенетических стволов склерактиний согласно предложенной нами системе, опираясь, естественно, на наиболее хорошо изученные таксоны (рис. 16).

#### ПОДОТРЯД ARCHEOCOENINA ALLOITEAU, 1952

Наиболее характерными диагностическими признаками этих склерактиний, известных со среднего триаса, и поныне являются строение септ, состоящих преимущественно из простых трабекул, расположенных в виде простых серий, а также присутствие стенки-септотеки. Несомненно, прогрессивной их особенностью явилось развитие краевой зоны полипов и канальной системы в ценосарке.

Наиболее древнее семейство археоценоин – *Pinacophyllidae* Vaugh. and Wells (T<sub>2</sub>–T<sub>3</sub>), характеризующееся шиповидными септами, в ранней юре дало начало семейству *Actinastreidae* All. (J<sub>1</sub>–N). Это преимущественно цериоидные и илокоидные колонии, отличающиеся от пинакофиллид компактными пластинчатыми септами.

В дальнейшем рассматриваемый филогенетический ствол развивался в двух направлениях (рис. 17). В поздней юре он дал начало семейству *Astgoridae* Veprill, типичными чертами которого явились мощная субкомпактная перитека с шипастой поверхностью и морфологическая неустойчивость септального аппарата: у одних форм септы шипастые, с частично спаянными трабекулами, а у других компактные.

В позднем мелу актинастраиды дали начало семейству *Stylophoridae* Edw. et Haime (=*Pocilloporidae* Gray, 1842), характеризующемуся хорошо развитыми пластинчатыми септами, усилением ценосарка и табуло-колумнарной перитеки.

С долей условности мы относим к подотряду *Archeocoenina* семейство *Tropidophyllidae* Beauv., существовавшее с позднего триаса до начала позднего мела. Диагностическими его признаками служат: хорошо развитые компактные септы, сложенные трабекулами, расположенными обычно в виде одной серии, но у некоторых видов дивергентно, а также отчетливо выраженная орнаментация боковых поверхностей септ гранулами и пеннулами.

В состав данного семейства, с нашей точки зрения, входит род *Blotrocyclathus* Wells (баррем-апт), который на основании билатерального расположения септ и наличия образования типа фоссула мы склонны филогенетически сближать с ругозами из семейства *Hapsiphyllidae* Grabau. Ранее уже было сказано, что положение этого рода в системе неоднократно пересматривалось. Аллуато (Alloiteau, 1957) условно относил его к семейству *Ellipsoamiliidae* All. и усматривал связь с ругозами *Zaphrentis* Haime. Бовэ (Beauvais, 1980) придала данному семейству ранг подсемейства *Ellipsosmiliinae* в составе семейства *Tropiphylliidae* Beauv.

Наличие нового фактического материала позволяет нам более детально остановиться на анализе путей развития семейства *Actinastreidae* All. (рис. 18).

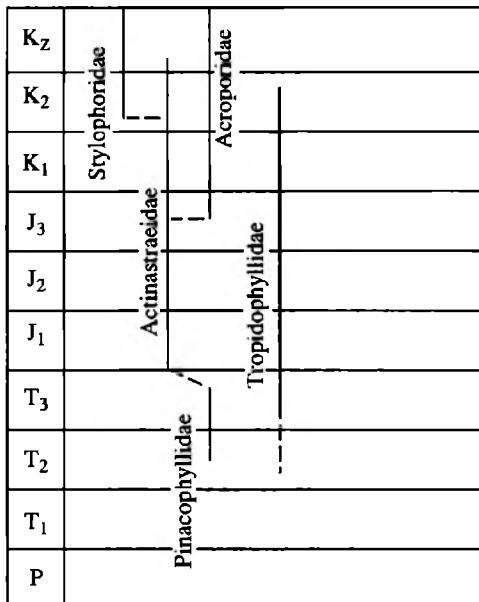


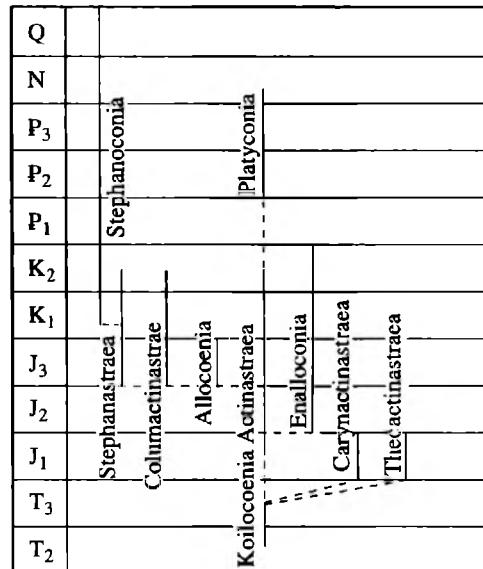
Рис. 17. Схема филогенетического развития подотряда Archeocoeniina

Рис. 18. Схема филогенетического развития семейства Actinastreidae

Предковой его формой был, возможно, род *Koilocoenia* Duncan (сем. *Pinacophyllidae*), появившийся в анизийском веке и характеризующийся переходным плокоидно-цириоидным типом колоний с мелкими кораллитами и хорошо развитыми септами.

От этой материнской формы в начале юры произошли роды *Actinastrea* d'Orb., *Carinactinastrea* Beauv. и *Thecacarinastrea* Beauv. Далее в средней юре от *Actinastrea* отошел морфологически близкий род *Enallocoenia* d'Orb., а в поздней юре от *Actinastrea* обособилась уже группа родов *Allocenia* Etall., *Columactinastrea* All. и *Stephanastrea* Etall., отличающихся от предкового рода наличием сваек. Учитывая такой важный систематический признак, как наличие или отсутствие сваек, мы выделили в сем. *Actinastreidae* два подсемейства: *Actinactraeinae* subfam. nov. и *Stephanocoeniinae* subfam. nov. Первое, возникшее в ранней юре и существовавшее по миоцен, объединяет роды: *Actinastrea* d'Orb., *Enallocoenia* d'Orb., и *Platycenia* Vaugh., характеризующиеся отсутствием сваек. Подсемейство *Stephanocoeniinae*, берущее начало в поздней юре и живущее поныне, включает роды: *Allocenia* Etall., *Columactinastrea* All., *Stephanastrea* Etall. и *Stephanocoenia* Edw. et Haime, имеющие хорошо выраженные сваики.

Завершая рассмотрение путей развития подотряда Archeocoeniina, следует особо подчеркнуть важность появления у его представителей в позднеюрской эпохе такого признака, как сваики. Известно, что сваики являются производными септ, связанными с возникновением экзосепт. Принимая во внимание, что сваики впервые появились в конце ранней юры у представителей подотряда *Carinophyllina*, мы полагаем, что в рассматриваемом случае находит подтверждение гетерохронное возникновение данного признака в процессе эволюции.



Рассматриваемый подотряд включает, согласно нашим представлениям, четыре семейства: *Amphiastraeidae* All. (J<sub>1</sub>–K<sub>1</sub>), *Pruvostastraeidae* Beauv. (J<sub>2</sub>–K<sub>2</sub>), *Heterocoeniidae* Opp. (J<sub>3</sub>–K<sub>2</sub>) и *Hexapetalidae* Eliaš. (J<sub>3</sub>–K<sub>1</sub>).

Непосредственного предка амфиастраеин мы указать затрудняемся, так как его надо искать среди раннемезозойских склерактиний. Г.К. Мельникова и Э. Роневич (Melnikova, Roniewicz, 1976) видят непосредственную связь амфиастраеин с пахитекалиидами.

Подразделение подотряда *Amphiastraeina* на семейства (рис. 19) основывается в основном на различиях в строении стенки кораллитов. Так, семейство *Amphiastraeidae*, появившееся в ранней юре, достигшее расцвета в поздней юре и вымершее в конце аптского века, характеризуется "мультилямellarной" или расслоенной стенкой на некоторых участках кораллитов. Это семейство имеет самый большой родовой и видовой состав в рассматриваемом подотряде, и в дальнейшем ему будет уделено нами больше внимания.

Семейство *Pruvostastraeidae*, взявшее начало в средней юре и вымершее в позднем мелу, имеет единую компактную стенку, состоящую из мелких трабекул. Систематический состав семейства невелик. Нами изучены три рода: *Acantogyra* Ogilvie, *Columellogyra* Turnšek и *Smolinoastraea* Kusmicheva, gen. nov.

Семейство *Heterocoeniidae*, возникшее в поздней юре и вымершее в середине позднего мела, характеризуется толстой септотекой, трабекулярные пучки которых постепенно переходят в перитеку. Систематическое разнообразие этого семейства невелико. Нами изучены пять родов: *Latusastraea* d'Orb., *Floria* Turnšek, *Agathelia* Reuss, *Pachycoenia* Alloiteau, *Heterocoenia* Edw. et Haime.

Семейство *Hexapetalidae*, имеющее небольшой стратиграфический интервал с позднего титона по баррем включительно, характеризуется толстой фиброзной стенкой с шестью, а иногда и больше стенными впячиваниями вовнутрь кораллитов. Известно только два рода: *Hexapetalum* Eliašova и *Polypetalum* Kusm. nov. gen.

Представители семейства *Amphiastraeidae* в связи со своеобразием морфологии кораллитов и в частности такими их архаичными признаками, как отсутствие краевой зоны, заостренный чашечный край, билатеральная симметрия в расположении и расположении септ в онтогенезе, присутствие стенки септотек и обильно развитых "лонсаделоидных" диссепиментов, рассматриваемое семейство часто называют "ругозами среди склерактиний".

Рассматриваемое семейство мало продвинуто и в отношении колониальности. Среди его представителей отсутствуют колонии тамнастероидного и гиднофороидного типов. Известен лишь один род *Amphimeandra* Beauv. из верхнеюрских отложений Японии (Beauvais, Mori Keig, 1988), обладающий меандриоидными колониями.

Начиная с поздней юры прослеживается сокращение родового состава и видового разнообразия амфиастраеин, особенно отчетливо выраженное с берриасского по готеривский век включительно. Затем в конце баррема и апте произошло увеличение числа этих таксонов, что по нашему мнению обусловлено адаптивной дифференциацией, связанной с затуханием рифообразования и экологическим кризисом для организмов, приспособившихся к жизни в этой среде.

При изучении подотряда *Amphiastraeina* нами прослежена определенная направленность в его морфогенезе. Особенно наглядно это выражено на

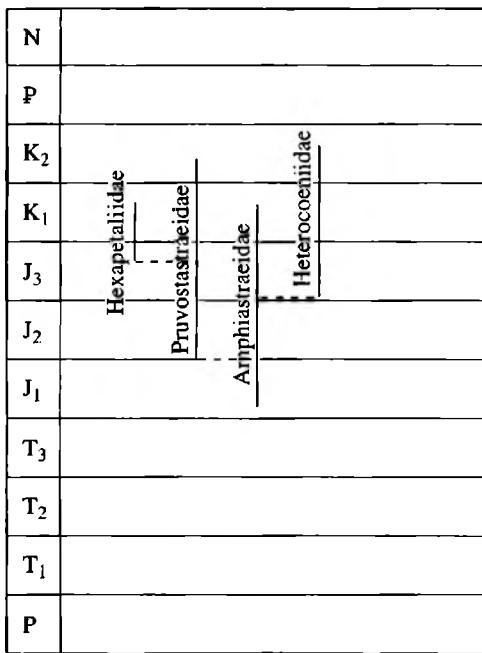


Рис. 19. Схема филогенетического развития подотряда Amphiastraeina

примерах представителей родов *Amphiastraea* Etall., *Donacosmilia* From., *Opistophyllum* Ogilvie и *Pseudopistophyllum* Geyer. На зрелой стадии бластогенеза преимущественно баррем-аптских видов имеет место нарушение характерной билатеральной симметрии в строении септального аппарата. Нивелируются размеры септ: большая септа (или их группа) становится короче и тоньше, исчезает также различие в длине септ, расположенных на противоположной стороне кораллитов. На этом фоне особенно контрастно выглядят различия в расположении и размерах септ у нормально развившихся кораллитов и кораллитов, несущих следы механических повреждений.

У названных выше родов наблюдаются также изменения в размерах кораллитов и количестве септ. У одних эти параметры возрастают, а у других уменьшаются. Нередко прослеживается и нарушение ориентировки срединной линии, она становится искривленной, зигзагообразной. Претерпевают также изменения диссепименты.

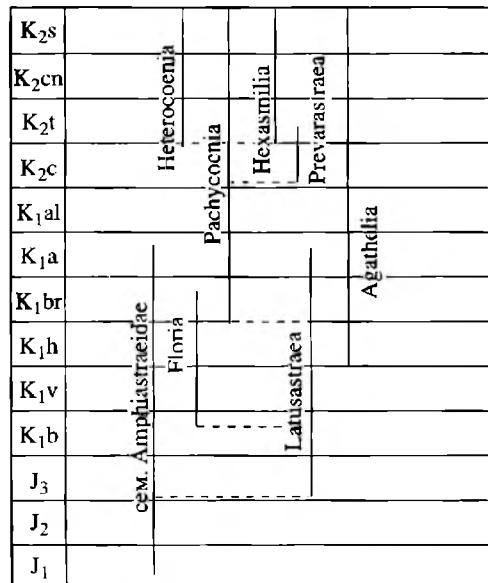
У берриасских видов *Amphiastraea aetiopica* Dietr., *A. gracilis* Koby крупные диссепименты чередуются с бокаловидными днищами, у баррем-аптских же видов (*A. tagauensis* Mor., *A. halilovi* Kusm. sp. nov., *A. geratica* Kusm. sp. nov.) диссепименты становятся более многочисленными и мелкими, а днища исчезают.

Рассмотрим теперь пути развития семейства *Heterocoeniidae* Oppenheim также относимого нами к подотряду Amphiastraeina. Согласно нашим представлениям это семейство возникло в поздней юре, достигло расцвета в туроне-сантоне и вымерло в конце сантонна. Характерными его признаками являются исключительно плокоидный тип колоний с вечешечным почкованием, короткие толстые септы, состоящие из мелких простых трабекул, расположенных то билатерально, то в плане трехлучевой или шестилучевой симметрии; перитека разнообразная, образованная чередованием пластин и пузырчатой ткани. Самым древним представителем семейства *Heterocoeniidae* следует, по-видимому, считать стелющиеся плокоидные колонии *Latusastraea* d'Orb., появившейся в начале позднеюрской эпохи (рис. 20). Билатеральная симметрия в расположении септ на протяжении всего бластогенеза, а также характер микроструктуры септ и перитеки сближают этот род с появившимися позже представителями данного семейства (Floria Tigrísek).

Начиная с раннего готерива, а затем в раннем барреме в развитии гетероцениид наметились два направления. Первое из них представлено родом

Рис. 20. Схема филогенетического развития семейства Heterocoenidae

Agathelia Reuss, характеризующимся усилением роли септального аппарата при увеличении диаметра кораллитов и сокращением роли ценосарка (перитеки). Второе направление, объединяющее роды *Pachycoenia* All., *Heterocoenia* Edw. et Haime, *Hexasmilia* From. и *Prevarastraea* Beauv., развивалось по пути уменьшения длины и увеличения толщины септ при усилении роли ценосарка, скелетные структуры которого как бы "вклинивались" в септы, утолщая их с периферии.



## ПОДОТРЯД TROCHOIDOMEANDRINA KUSMICHEVA. SUBORDO NOV.

Этот подотряд, как уже было сказано, наиболее близок к подотряду *Amphiastraeina*. Типичными его признаками являются гребневидные расщепления септ, состоящих из мелких простых трабекул, и септальное почкование. Появление этого нового таксона связано, надо полагать, с уже упоминавшимся выше во второй половине раннего мела экологическим кризисом колониальных форм, обитавших в органогенных постройках и своеобразной адаптацией его представителей.

ПОДОТРЯД FAVIINA VAUGHAN ET WELLS, 1943

Фавиины представляют собой одно из прогрессивных направлений в эволюции склерактиний. Это находит выражение в развитой краевой зоне полипов, появлении в структуре септ двойных дивергирующих серий простых и сложных, преимущественно компактных трабекул, редком, но все же присутствии сваек, а также хорошем развитии диссепментов и осевых структур. Все это сыграло большую роль в связи с переходом фавиин в новую адаптивную зону. Фавиины, взявшие начало в среднем триасе от одного из возможных предков ругоз, отряда *Polycoeliida*, сем. *Pleurophyllidae* Koker, в поздней юре и мелу достигли расцвета и продолжают свое существование поныне.

Объем подотряда Faviina в процессе его изучения трактовался неодинаково. Аллуато (Alloiteau, 1952) включил в его состав 16 семейств, Бовэ (Beauvais, 1980) – всего два семейства. С нашей точки зрения рассматриваемый подотряд включает шесть семейств: Montlivaltiidae Dietr., Placosmiliidae All., Axosmiliidae Geyer, Faviidae Greg., Rhizangiidae d'Orb. и Trochosmiliidae Pourt. emend nov.

Как видно на филогенетической схеме (рис. 21), в средней юре от семейства *Montlivaltiidae* отошли две ветви: плакосмилиидная и фавиидная. Первая из них объединяет формы, относящиеся к семействам *Axosmiliidae* и *Placosmiliidae* и характеризующиеся компактными септами со слабо зазубренными дисталь-

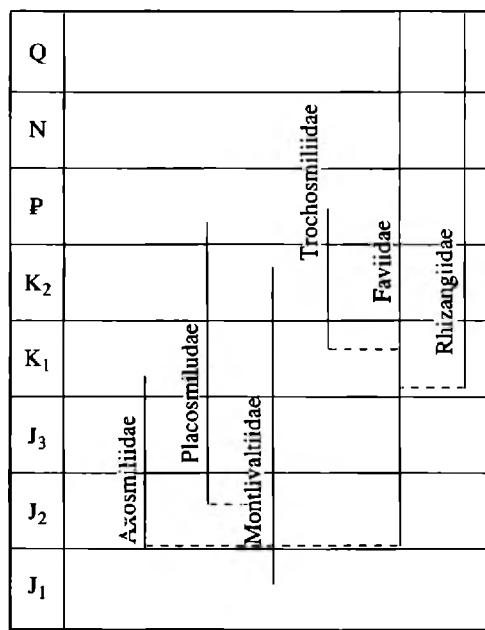


Рис. 21. Схема филогенетического развития подотряда Faviina

ным и внутренним краями, а также хорошо развитым пластинчатым столбиком. Вторая же ветвь включает семейства Faviidae, Rhizangiidae и Trochosmiliidae и отличается частично пористым внутренним краем септ и париетальным губчатым столбиком.

Мы полагаем, что присутствие среди ныне живущих склерактиний представителей семейств Faviidae и Rhizangiidae свидетельствует о более прогрессивных признаках строения их скелета по сравнению с вымершими фавинами. В частности, частичная пористость септ и наличие у них трабекулярных выростов надежно обеспечивает и механиче-

скую прочность, и опорную функцию септального аппарата для мягкого тела в условиях сравнительно мелководной зоны шельфа с высокой подвижностью водной среды.

Промежуточное положение между Montlivaltiidae и Faviidae занимает семейство Trochosmiliidae, существовавшее с позднего апта (клансая) по эоцен и обладающее такими явными признаками архаичности, как заостренный чашечный край, прерывистость септ за счет разобщения их на отдельные группы трабекул, окруженных стереоплазмой, а также "монтливалтиоидное" строение трабекул с неоднократной дивергенцией в плоскости септ.

Несмотря на указанные выше черты "монтливалтиоидности" в структуре септ, мы склонны генетически сближать Trochosmiliidae с Faviidae, поскольку и те и другие обладают рассеченными дистальным и внутренним краями септ и трабекулярным их строением (Кузьмичева, 1987а).

Что касается проявления признаков архаичности среди новых морфологических структур, надо полагать, мы имеем дело с нередко встречающимся явлением итеративной эволюции, при котором отдельные признаки предка в данном филогенетическом стволе неоднократно повторяются в связи с возвратом сходных условий внешней среды.

Рассмотрев общую картину развития подотряда Faviina, обратимся к анализу конкретных морфогенезов семейств Montlivaltiidae, Placosmiliidae и Rhizangiidae, каждое из которых представляет собой филогенетическую ветвь фавин, характеризующуюся четкими отличительными особенностями семейственного ранга.

Исходной формой семейства Montlivaltiidae Dietrich является род Montlivaltia Lamour., начальные стадии развития которого фиксируются ранними стадиями онтогенеза одиночных и бластогенеза колониальных его представителей (Кузьмичева, 1963, 1972в).

Приводимая нами филогенетическая схема (рис. 22) позволяет увидеть три вспышки в эволюции данного семейства.

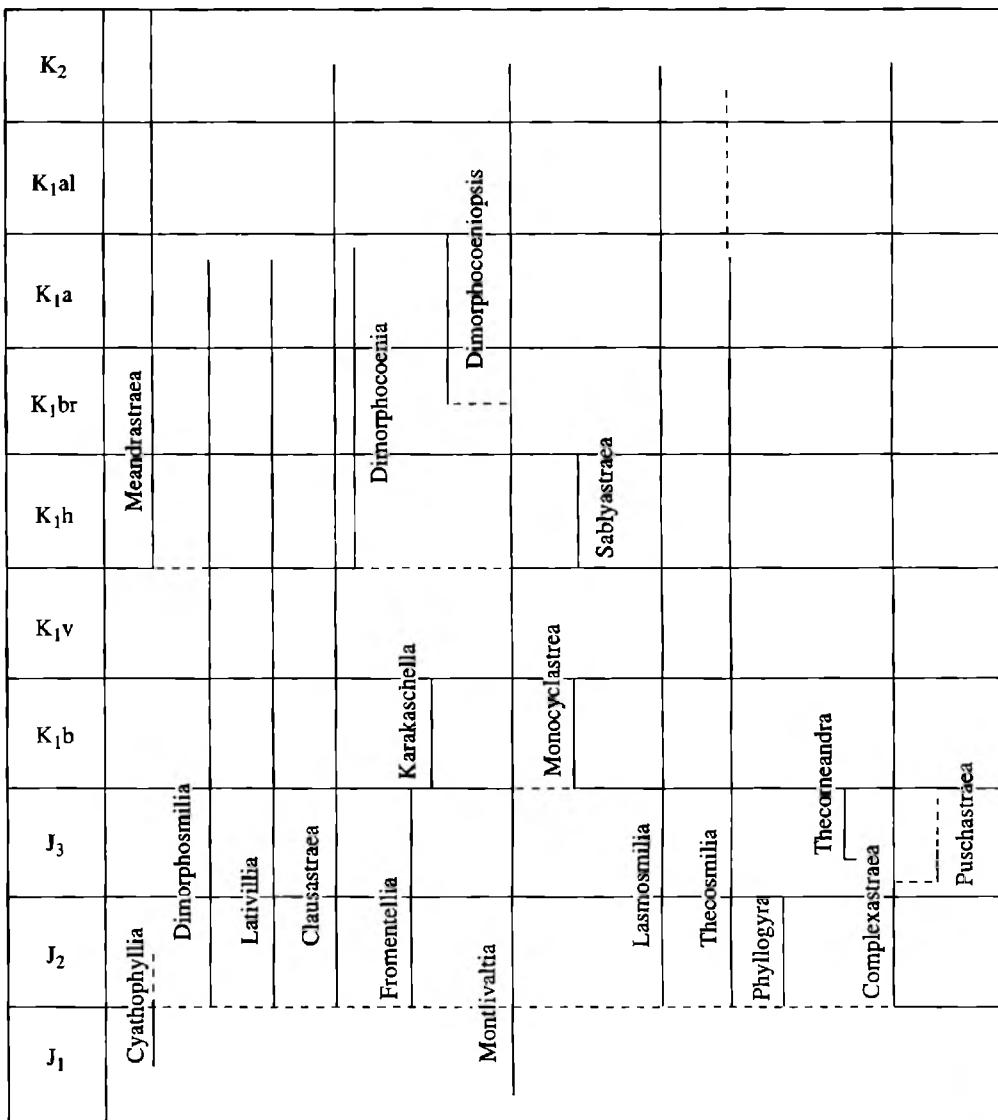
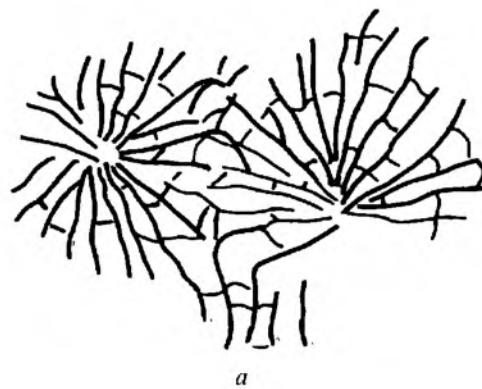


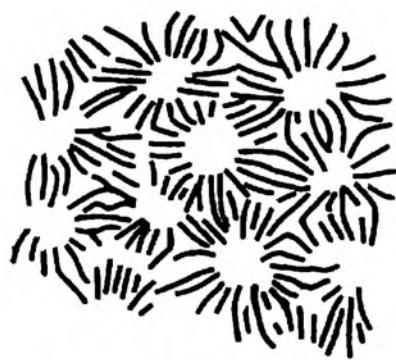
Рис. 22. Схема филогенетического развития семейства Montlivaltiidae

Первая из них имела место на рубеже ранней и средней юры и была связана, по-видимому, с обширной трансгрессией, начавшейся еще в геттингском веке. Возникшие вследствие этого обстановки благоприятствовали процессам формо- и видообразования, в результате которых возникли семь новых родов – *Dimorphosmilia* Tomes, *Fromentellia* Fenty, *Latiphyllia* From., *Clausastraea* d'Orb., *Lasmosmilia* d'Orb., *Phyllogyra* Tomes и *Complexastraea* d'Orb., характеризующихся высоким (тамнастероидным и меандриодным) уровнем колониальности.

Следующая вспышка в развитии Montlivaltiidae произошла в начале берриасского века и имела меньшие масштабы, чем первая. В это время зафиксировано увеличение разнообразия как одиночных, так и колониальных форм, в частности появление родов *Karakaschella* Kusm. gen. nov., отчетливо отличающегося от дру-



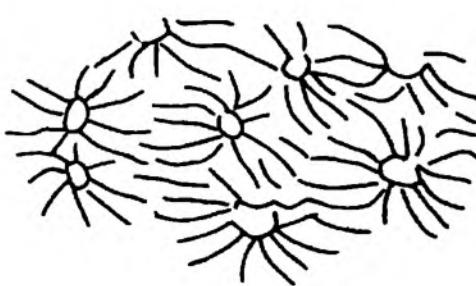
*a*



*b*



*c*



*z*



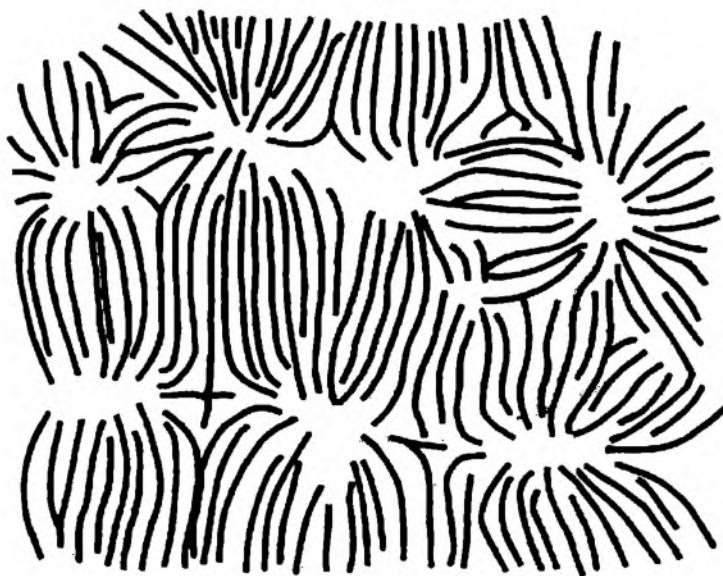
*d*



*e*

**Рис. 23.** Морфогенетические изменения в строении сеят рода *Clausastraea*

*a* – у *C. tessellata* d'Orb. (средняя юра); *b* – у *C. edwardsi* From. (верхняя юра); *c* – у *C. saltensis* All. (баррем – апт); *z* – у *C. alnensis* All. (сеноман); *d* – у *C. lamellastrigata* (турон); *e* – у *C. plana* From. (санктон); *ж* – у *C. arnaudi* All. (маастрихт) (по Alloiteau, 1960)



ж

гих монтливалтий хорошо выраженным днищами, и *Monocyclastraea* Kusm., представленного тамнастероидными колониями с одним рядом дочерних почек, возникших в астогенезе последовательно по спирали от материнского кораллита. Наконец, третья, заключительная вспышка приурочена к началу готеривского века, когда появились роды *Meandrastraea* d'Orb., *Dimorphocoenia* From. и *Sabylastraea* Kusm. gen. nov., характеризующиеся высоким интеграционным уровнем колоний.

Существенные морфогенетические изменения прослежены нами в соотношении септ смежных кораллитов у группы видов рода *Clausastraea* d'Orb. в интервале от средней юры по маастрихтский век включительно (рис. 23).

У древних видов названного рода (*Clausastraea tessellata* d'Orb. и *C. edwardsi* From.), существовавших в средней и частично поздней юре, в соседних кораллиях наблюдается неполное слияние септ и вместо целых бисептальных пластин развиваются септы, соприкасающиеся узловатыми образованиями. Вследствие этого колонии приобретают субплокоидный облик.

Дальнейшая эволюция клаузастрей шла преимущественно в направлении образования цельных бисептальных пластин и общего повышения уровня колониальности вплоть до тамнастероидного, а у маастрихтских *C. arnaudi* All. и *C. bellomontensis* All. и частично меандридного. На фоне же этой общей тенденции в сеномане и туроне появились виды *C. alnisensis* All. и *C. lamellastriata* All., которые вследствие итеративной эволюции вновь приобрели черты архаичности, включая субплокоидный габитус колоний, сближающий их с ранее названными древними видами.

Суммируя сказанное, можно заключить, что развитие семейства *Montlivaltiidae* шло по путям как синхронного, так и гетерохронного параллелизма. К примеру, тамнастероидные и меандридные типы колоний появлялись в начале средней юры, в начале берриаса и в начале готерива. Общая же тенденция в морфогенезе монтливалтийд состоит в уменьшении роли диссепментов.

В конце аптского века произошло вымирание четырех родов монтливалтийд (*Dimorphosmilia*, *Latiphyllia*, *Dimorphocoenia*, *Dimorphocoenopsis* и, возможно,

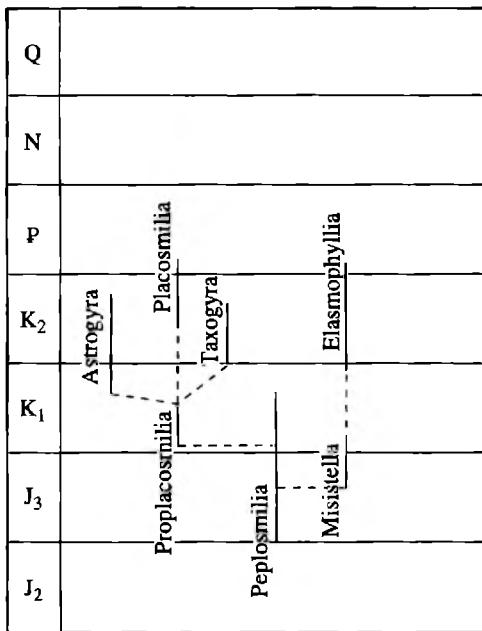


Рис. 24. Схема филогенетического развития семейства Placosmiliidae

Рис. 25. Схема филогенетического развития семейства Rhizangiidae

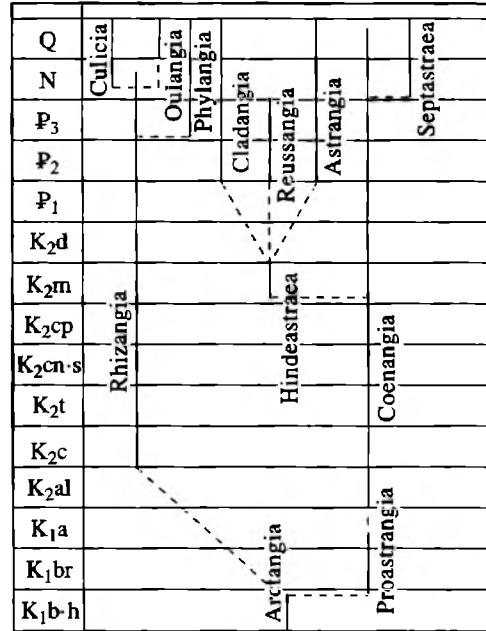
*Thecosmilia*), обусловленное, по всей видимости, упоминавшимся ранее экологическим кризисом в развитии рифовых фаций, к существованию в которых адаптировалось большинство этих склерактиний.

Семейство Placosmiliidae Alloiteau, характеризующееся присутствием пластинчатого столбика и остальными структурными и морфологическими признаками монтливалтийд, обособилось от филогенетической ветви монтливалтийд в средней юре (рис. 24). Вымирание же плакосмилийд относится к концу мелового и началу палеогенового периодов.

В развитии данного семейства особое внимание привлекают два этапа: раннемеловой, когда обособились роды, обладающие флабеллоидным (*Proplacosmilia* Kusm. gen. nov.) и меандриодным (*Astrogyra* Felix) типами колоний, и позднемеловой, связанный с появлением кустистых (*Elasmophyllia* d'Arch.) и меандриодных (*Taxogryta* Wells) колоний. Род *Elasmophyllia* мы рассматриваем как генетическое продолжение рода *Misisella* Eliašova (поздняя юра – ранний мел), отличающейся лишь способом почкования и более высоким уровнем интеграции полипов. Что же касается *Taxogryta* (поздний мел), то его отличие от меандриодных же колоний рода *Astrogyra* состоит в отсутствии амбулакров на вершинах холмов.

Из приведенных данных следует, что сравнительно непродолжительная история развития рассматриваемого семейства характеризуется, во-первых, переходом от одиночных к колониальным формам, а затем последовательным повышением уровня колониальности последних от флабеллоидных к меандриодным.

Семейство Rhisangiidae d'Orbigny (=Astrangiidae Verrill) объединяет немногочисленные агерматипные склерактинии, существующие с начала мелового периода поныне и характеризующиеся мелкими одиночными и колониальными формами с сильным рассечением дистальных и внутренних краев сент, состоящих из простых и сложных трабекул (рис. 25).



Основываясь на указанных признаках, в генетическом отношении мы склонны сближать данное семейство с Faviidae.

Наиболее древним представителем ризангиид является род *Arctangia* Wells, обладающий мелкими одиночными кораллитами с сильно рассеченными краями септ, состоящих из простых и сложных трабекул и распространенный в начале раннего мела.

Как видно на рис. 25, темпы формообразования ризангиид в течение мелового периода были в общем замедлены, хотя в барреме, туроне и начале эоцена имели место вспышки, ознаменовавшиеся появлением новых родов.

В барреме от основного ствола ризангиид обосновались две филогенетические ветви – *Proastrangia* Kusm. gen. nov. – *Coenangia* Vertil (ранний мел – ныне) и *Rizangia* Edw. et Haime (сеноман – ныне) с группой родов.

Первая ветвь оказалась более перспективной: в маастрихте от *Coenangia* отошел род *Hindeastraea* Wite, давший в начале эоцена три рода: *Astrangia* Edw. et Haime, *Reussangia* Wells и *Cladangia* Edw. et Haime.

Общее направление эволюции в данной ветви шло по пути последовательного повышения интеграции особей в колониях от субфацелоидных у *Proastrangia* к цериоидным у *Coenangia*, к плокоидным у *Hindeastraea* и других более молодых родов.

В сеномане от основного ствола рассматриваемого семейства обособилась ветвь колониальных форм, включающих роды *Rhizangia* Edw. et Haime (сеноман-миоцен), *Phylangia* Edw. et Haime (олигоцен-ныне) и *Oulangia* Edw. et Haime (миоцен-ныне), приспособившиеся к стелющимся образу жизни. Адаптивные признаки этой группы родов свидетельствуют о последовательном совершенствовании межкораллитной скелетной ткани, играющей существенную роль в опоре ценосарка.

В темпах развития семейства *Rhizangiidae* нельзя не видеть аналогии с рассмотренными ниже дендрофиллиидами (подотряд *Dendrophylliina*). Близкие формообразовательные процессы, отсутствие зооксантелл в теле полипов обусловили эволюционный процесс, идущий путем синхронного параллелизма в группах кораллов, далеко стоящих филогенетически.

#### ПОДОТРЯД STYLININA ALLOITEAU, 1952

Рассматриваемый подотряд объединяет склерактиний, характеризующихся плокоидным и меандриодным типами колоний с хорошо развитыми диссепментами, днищами и перитекой, а также септо-костями, состоящими из простых трабекул, расположенных в их плоскости, как правило, дивергентно.

Появившись в ранней юре, стилинины достигли расцвета в поздней юре и вымерли в конце палеоцена. Наряду с фавиинами и фунгиинаами они играли важную роль в рифообразовании.

Сходство брефической стадии бластогенеза в заложении септального аппарата, структуре септ, сложенных дивергентно ориентированными трабекулами, а также стенок кораллитов приводит к убеждению о существовании родственных связей между стилининами и фавиинами.

С нашей точки зрения рассматриваемый подотряд включает два семейства: *Stylinidae* d'Orb. (ранняя юра-ранний палеоцен) и *Cyathophoridae* Vaugh. and Wells (средняя юра-поздний мел). Большой фактический материал по циатофоридам позволяет нам подробнее остановиться на новых данных о путях развития этого семейства.

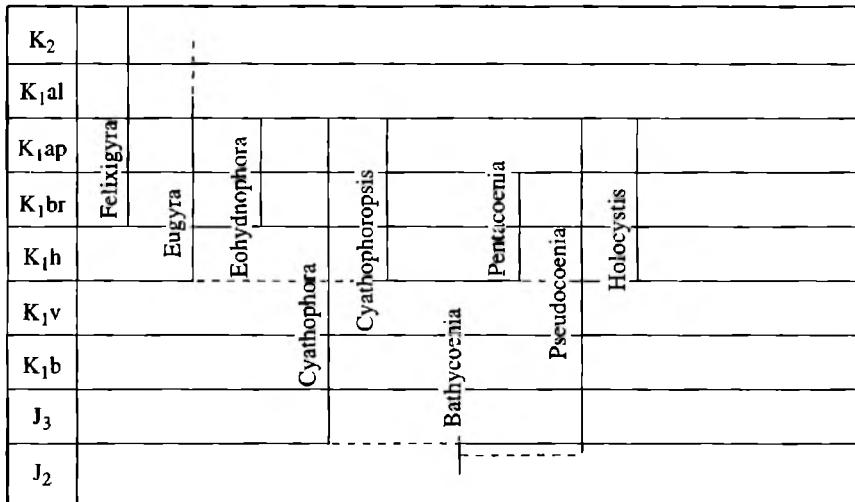


Рис. 26. Схема филогенетического развития семейства Cyathophoridae

Семейство Cyathophoridae d'Orbigny объединяет колониальные формы, характеризующиеся довольно простым строением скелета: слабо развитыми перитекой и септальным аппаратом и хорошо развитыми днищами. Представители циатофорид достоверно известны со средней юры. Преобладающее их большинство вымерло до позднего апта. Исключение составляет лишь род *Felixigrya* Prev., вымерший в сеномане (рис. 26).

Наиболее древним представителем Cyathophoridae был, по-видимому, род *Bathycoenia* Tomes, существовавший во второй половине средней юры и характеризующийся небольшими колониями со слабо развитым септальным аппаратом и без перитеки. Мы допускаем, что этот род дал начало развитию циатофорид в двух направлениях.

Первая из его филогенетических ветвей представлена родом *Cyathophora* Michelin, появившимся на рубеже средней и поздней юры, вымершим в апте и отличающимся очень слабо выраженными септокостами и хорошо развитыми днищами. Второе направление – псевдоцоенинная ветвь включает род *Pseudocoenia* d'Orb. (средняя юра – апт) и генетически близкие к нему роды *Cyathophoropsis* All. (готерив – апт), *Pentacoenia* d'Orb. (готерив – баррем) и *Holocystis* Lonsd. (готерив – апт) и характеризуется присутствием сравнительно более длинных септокост.

Как свидетельствуют полученные нами данные (Кузьмичева, 1982а), эволюция рода *Cyathophora* шла по пути “расщатывания” ранее стабильных морфологических признаков. В частности, у готеривских и особенно баррем-аптских видов и даже отдельных их колоний имеет место сокращение количества септокост, изменение их длины и толщины в пределах порядков. К примеру, у *C. steinmanni* Fritz. (баррем-апт) септокости превращены в едва заметные гребни на внутренних стенках кораллитов. Прослеживается также изменение толщины стенки и диаметра кораллитов. Если у оксфордских видов последний составляет 6–9 мм, то у готерив-аптских всего 1–4 мм. У ряда видов не остается без изменений и форма днищ. Если у позднеюрских видов днища преимущественно горизонтальные и слабо волнистые, то у берриасских и готеривских они становятся несколько выпуклыми, а у баррем-аптских приобретают холмообразное возвышение в центре.

Интересно, что у *C. excavata* From. из берриаса и готерива Горного Крыма на ранней стадии бластогенеза днища выпуклые, а на последующих стадиях роста кораллитов происходит их уплощение. У баррем-аптских же видов выпуклая форма днищ сохраняется в течение всего бластогенеза.

Нам удалось установить изменения во времени, происходившие у циатофид и с внеячеистой тканью – перитекой, хотя она у этого семейства развита слабо. Оказалось, что вследствие сближения кораллитов площадь, занимаемая перитекой, последовательно уменьшается, а у баррем-аптского вида *C. steinmanni* Fritz. соседние кораллиты имеют уже общую стенку.

Сближение кораллитов обычно ведет к интеграции колонии и не случайно в начале готерива появились меандридные колонии рода *Eugyra* From., а несколько позже, в начале баррема, – гиднофоридные *Felixigyra* Prev. и *Eohydnochora* Eguchi, представляющие высокие уровни колониальности в этом ряду форм.

Рассмотрим теперь ход эволюции второй названной выше филогенетической ветви – псевдоцоний, отличающейся от циатоморфной группы более развитыми длинными септостоками. Судя по разнообразию объединенных ею родов и видов, достигшему максимума в оксфордском и кимериджском веках и характеризующихся хорошо развитым септальным аппаратом, данная ветвь псевдоцоний более прогрессивна, чем рассмотренная ранее.

Начиная с раннего мела в развитии рода *Pseudocoenia* прослеживается тенденция, сходная с развитием рода *Cyathophora*. Это находит выражение в сокращении числа видов с 11 в оксфорд-кимеридже до четырех в баррем-апте, уменьшении длины и изменении формы днищ от горизонтальной слабо волнистой к выпуклой, а с готерив-баррема проявлении “расшатанности” признаков и возникновении в баррем-апте новых планов в расположении септосток: кратного четырем у рода *Holocystis* Lonsd. и кратного пяти у рода *Pentacoenia* d'Orb. Оба этих новых рода не отличаются видовым разнообразием. Упомянутая выше “расшатанность” признаков отчетливо прослеживается у их баррем-аптских представителей в нарушении порядков септосток и изменчивости их размеров не только на видовом уровне, но и у отдельных колоний. Особенно контрастно эти явления выражены у видов, обитавших в мелководных фациях Средиземноморской палеозоогеографической области. Сказанное находит подтверждение при сопоставлении колоний *Holocystis* bucowiensis Volz из нижнего баррема Туаркыра и Малого Балхана, приуроченных к песчаным фациям верхней части сублиторали, и колоний того же вида из относительно более глубоководных одновозрастных отложений Афганистана.

#### ПОДОТРЯД CARYOPHYLLINA ALLOITEAU, 1952

Рассматриваемый подотряд возник в ранней юре и достиг наибольшего развития в кайнозое. Он представлен преимущественно одиночными формами, встречающимися как в мелководной, так и глубоководной зонах Мирового океана. Характерными его морфологическими признаками являются хорошо развитый септальный аппарат со свайками и слабо развитые или отсутствующие диссепименты.

Как свидетельствуют имеющиеся в литературе данные (Wells, 1956; Краснов, 1970), наиболее древнее среди кариофиллинов семейство *Thecoscyathiidae* All. несет признаки, указывающие на его генетическую связь с фавинами: сочетание в структуре септ простых и сложных трабекул, а также присутствие эпитехи; на принадлежность же его к кариофиллиновым указывает наличие хорошо выраженных сваек.

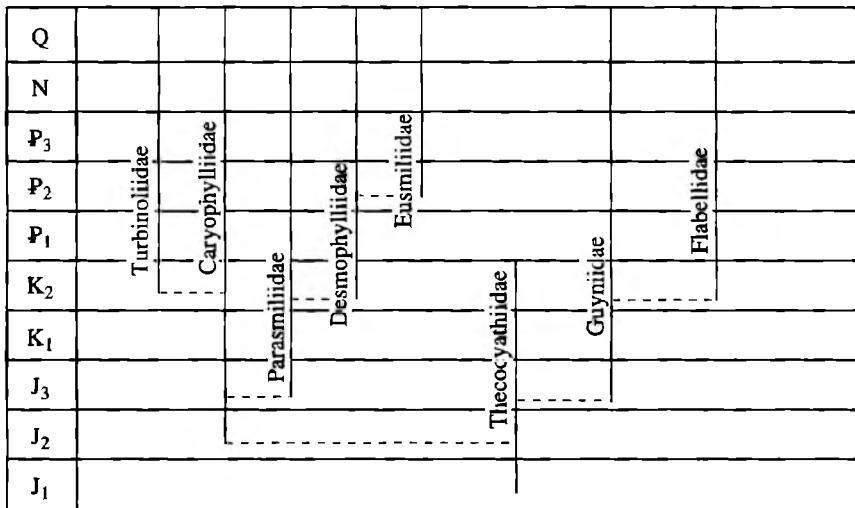


Рис. 27. Схема филогенетического развития подотряда Сагуорфиллии

Уже в позднеюрскую эпоху в развитии рассматриваемого подотряда обозначились три направления (рис. 27). Одно из них, включающее семейство Thecocystathiidae All. (ранняя юра–мел), характеризуется эпитеческой стенкой кораллитов, септами, состоящими из простых и сложных трабекул и хорошо развитыми свайками. Второе направление объединяет семейства Caryophylliidae Gray (средняя юра–ныне), Turbinoliidae Edw. (поздний мел–ныне), Parasmiliidae Vaugh. et Wells (поздняя юра–ныне), Desmophylliidae Vaugh. et Wells (мел–ныне) и Eusmiliidae Edw. et Haime (эоцен–ныне), относящиеся к надсемейству Caryophylloidea Gray. Оно отличается от предыдущего септотекальной стенкой кораллитов и септами, сложенными только простыми трабекулами. Наконец, третье направление включает, с нашей точки зрения, семейства Guyniidae Hick (поздняя юра–ныне) и Flabellidae Edw. (поздний мел–ныне), объединенные в надсемейство Flabelloidea Edw. Отличительными признаками данной филогенетической ветви склерактиний от текоциатид служат септы, состоящие исключительно из простых трабекул, и нередко присутствие пор в эпитеческой стенке кораллитов (сем. Guyniidae).

Следует отметить, что прогрессивным в эволюции рассматриваемого подотряда стало появление в ранней юре свайек, связанное с систематическими изменениями строения полипов, повлекшими за собой формирование наряду с эндосептами также и экзосепт. Это явление, обусловленное расширением ареала кариофиллии в направлении больших глубин, является одним из самых ярких примеров экогенеза в эволюции склерактиний.

Рассмотрим теперь морфологические особенности эволюции семейств кариофиллии.

Семейство Caryophylliidae Gray, взявшее начало в середине среднеюрской эпохи, характеризуется самым большим разнообразием родового и видового состава.

В начале позднемеловой эпохи в связи с сеноманской трансгрессией и установлением талассократического режима в обширных морских бассейнах возникли новые экологические ниши, что повлекло за собой вспышку в развитии склерактиний и других бентосных организмов. При этом в эволюции кариофиллий сразу же обозначились два филогенетических ствола в систематическом

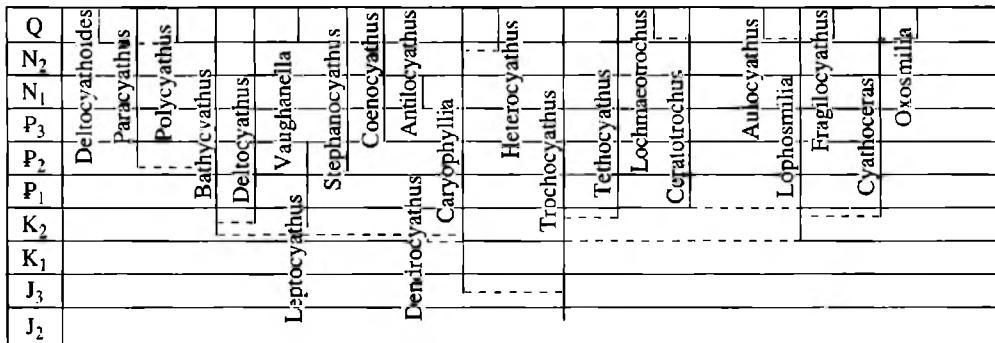


Рис. 28. Схема филогенетического развития семейства Caryophylliidae

ранге подсемейств, представители которых существуют и в наше время (рис. 28).

Подсемейство *Caryophylliinae* Edwards et Haime объединяет роды, характеризующиеся присутствием сваек и хорошо развитого столбика.

Начало данному подсемейству дал род *Trochocyathus* Edw. et Haime, появившийся в средней юре и обладающий отчетливо выраженным свайками, слабо развитым столбиком и зачаточной эпитекой.

Темпы формо- и видообразования в данном подсемействе в течение поздней юры и раннего мела возрастили медленно. Лишь с начала позднемеловой эпохи обозначилось большое систематическое разнообразие родов и видов, взявших начало от рода *Caryophyllia* Lam.

Как можно проследить на рис. 28, в начале позднего мела появились новые роды *Dendrocyathus* All. (сеноман), *Leptocyathus* Edw. et Haime (поздний мел-эоцен), а также *Tethocyathus* Kühn и *Bathocyathus* Edw. et Haime, существующие поныне.

Особое внимание из них с эволюционной точки зрения привлекает род *Tethocyathus*, отличающийся от *Trochocyathus* присутствием узкой краевой зоны и более отчетливо выраженной эпитекой. Приведенные данные об эпитеке приводят к предположению об гетеративном явлении – повторном появлении признака довольно далеких предков в единой филогенетической ветви.

Существовавший непродолжительное время род *Dendrocyathus* был представлен мелкими субфацелоидными колониями с одной короной сваек и тонким пластинчатым столбиком.

В эоцене появились генетически связанные с *Bathyocyathus* и *Leptocyathus* новые роды *Paracyathus* Edw. et Heime и *Stephanocyathus* Seg., обладающие такими признаками адаптации к существованию на больших глубинах<sup>1</sup>, как уплощенная дисковидная форма кораллитов, сильно развитая система сваек и сложный, пиретальный столбик.

В начале четвертичного периода, по-видимому, от рода *Stephanocyathus* взял начало род *Vaughanella* Grav., также приспособившийся к существованию в глубоководных фациях, но отличающийся от первого субтройдной формой кораллитов.

Сходная картина морфологических изменений, ведущих к совершенствованию опорных функций осевых образований кораллитов, прослеживается у ро-

<sup>1</sup> Известно, что ныне живущие виды из рода *Stephanocyathus* встречаются на глубинах до 2195 м.

дов *Deltocyathus* Jabe et Eguchi и *Paracyathus* Edw. et Haime, различающихся формой кораллитов и сваек и генетически тяготеющих к *Bathyocyathus*.

Появившийся в начале четвертичного периода новый род *Polycyathus* Duncan, характеризующийся мелкими флабеллоидными колониями, адаптировался к существованию в верхней части шельфа, на глубинах до 70 м.

Подсемейство *Ceratotrochiinae* Alloiteau отличается от номинативного подсемейства карифиллиин, филогения которого рассматривалась выше, прежде всего отсутствием сваек, что компенсировалось относительно механической прочности кораллитов и надежности их опорной функции утолщением септ и в разной степени развитым столбиком. Родоначальным для данного подсемейства, по нашим представлениям, был род *Lophosmilia* Edw. et Haime, в свою очередь взявший начало в сеномане от рода *Trochocyathus*. Одиночные кораллиты *Lophosmilia* характеризуются ребристой наружной поверхностью и слабо развитым пластинчатым столбиком.

В раннем маастрихте от *Lophosmilia* отошел род *Cyathoceras* Moseley, а позже, на рубеже маастрихта и дания, еще один новый род *Ceratotrochus* Edw. et Haime. Сопоставление их с предковым родом свидетельствует, что эволюция в этой филогенетической ветви шла по пути укрепления осевого образования кораллитов – столбика за счет усиления трабекулярного рассечения внутренних краев септ.

В начале четвертичного периода в рассматриваемом подсемействе имела место вспышка формо- и видообразования и возникли новые роды *Lochmaeotrochus* Alcock, *Aulocyathus* Marenz., *Fragilocyathus* Jabe et Eguchi и *Oxosmilia* Duchass. Три последние из них представлены одиночными формами с различно развитым столбиком и другими признаками в общем сближающих их с *Lophosmilia* Edw. et Haime и *Cyathoceras* Moseley. Род *Lochmaeotrochus* представлен мелкими фацеолоидными колониями, имеющими общие признаки с родом *Ceratotrochus*.

#### ПОДОТРЯД FUNGIINA VERRILL, 1952

Рассматриваемый подотряд, существующий с норийского века позднего триаса поныне (с расцветом в поздней юре–мелу), отличается большим систематическим разнообразием и широким географическим распространением как в древних морских бассейнах, так и в современном Мировом океане. Морфологический прогресс этих кораллов был обусловлен, с одной стороны, конструктивными опорными возможностями скелета: дивергентным расположением трабекул в септах, пористостью последних и наличием синаптикул, а с другой – архегенезом, т.е. перемещением в процессе развития из одной адаптивной зоны в другую.

Как видно на схеме (рис. 29), в позднем триасе, а затем в ранней юре наступила морфогенетическая дифференциация двух ветвей фунгиин, объединенных соответственно в два надсемейства: *Synastraeoidea* All. и *Thamnasterioidea* All.

“Синастраеоидная ветвь” объединяет фунгиин с отчетливо выраженной пористостью (упорядоченной, неупорядоченной, рассеянной или локальной) септ и хорошо развитыми синаптикулами (пенниулами, мипенниулами, менианами). В составе данного надсемейства мы различаем следующие семейства: *Microsolenidae* Koby, *Siderastraeidae* Vaugh. and Wells, *Dermosmiliidae* Koby, *Latomeandriidae* All., *Synastraeidae* All., *Actinaciidae* Vaugh. and Wells, *Poritidae* Gray и *Fungiidae* Dana.

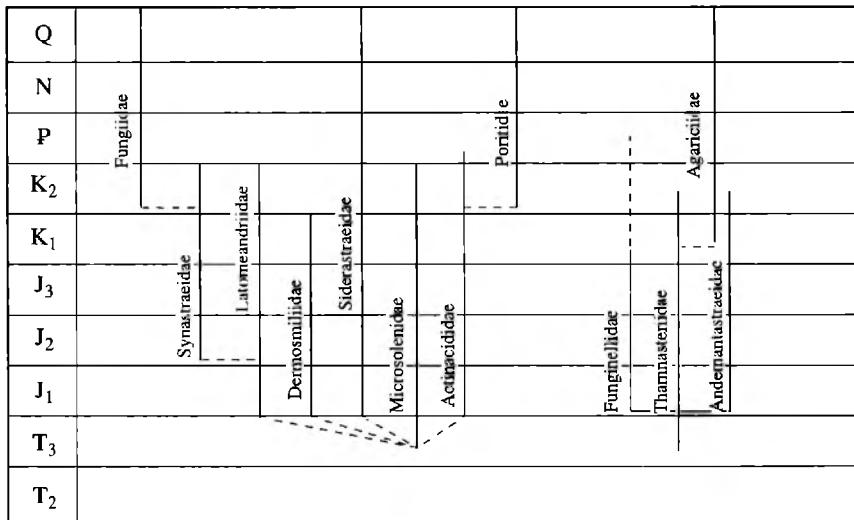


Рис. 29. Схема филогенетического развития подотряда Fungiina

На примере хорошо изученного нами семейства Latomeandriidae проиллюстрируем пути развития колониальности, пройденные им в течение своей истории. Заметим при этом, что названное семейство не представляет собой какого-то исключения, а наоборот, типично для надсемейства Synastraeoidea, другие же семейства, характеризуются аналогичным ходом интеграционного процесса, но с незначительными вариациями в фоформообразовании и темпах развития (Кузьмичева, 1986а, 1988а). Корни латомеандрий уходят, по всей видимости, к древним микросоленидам, обладающим также пористыми септами, состоящими из простых и сложных трабекул. Присутствие уже в середине раннеюрской эпохи высоко интегрированных колоний латомеандрий: *Brachyseris* All. и *Microphyllia* d'Orb. свидетельствует о быстрых темпах их формирования.

В целом развитие колониальности в семействе Latomeandriidae шло тремя путями. Первый – консервативный, давший начало роду *Aggomorphastraea* All. (средняя юра–поздний мел?), представляющий собой кустистые колонии с трубчатыми поперечными перемычками, свидетельствующими о временных связях между полипами. Присутствие даже таких связей – шаг к интеграции колоний, находящихся на низком фацелоидном уровне организации. Второй и третий пути в развитии колониальности более прогрессивные, обусловившие большое систематическое разнообразие рассматриваемого семейства. Один из них характеризуется фоформообразованием от кустисто-тамнастериоидных к меандриоидным колониям (*Latomeandra* Edw. et Haime, *Comophyllia* d'Orb., *Thamnoseris* Thurm. and Etall., *Brachyseris* All., *Collignoseris* Beauv.). Другой путь – от цериоидно-плокоидных колоний к меандриоидным (*Ambigyastraea* All., *Styboria* Etall.). Таким образом, разнообразие путей фоформообразования шло к одному биологическому эффекту – интеграции особей в колонии, созданию единого морфофизиологического целого.

Тамнастериоидная ветвь объединяет фунгииин, у которых синаптикулы и пористость септ выражены слабо. Сюда относятся семейства: *Thamnasteriidae* Vaughan and Wells, *Funginellidae* All., *Andemantastraeidae* All. и *Agariciidae* Gray.

Лишь представители семейства *Agariciidae*, существовавшего с раннего мела поныне, часто встречаются в рифовых фациях. Генетически агарицииды тяго-

теют к тамнастериидам: при той же структуре септ развитие пошло в сторону усиления синаптикулярных образований, пеннул, мениан.

В путях развития колониальности агариций прослеживается много общего с рассмотренным ранее семейством *Latomeandriidae* из синастраеоидной филогенетической ветви (Кузьмичева, 1987а).

Как следует из схемы развития подотряда *Fungiina* (рис. 29), синастраеоидная ветвь в развитии по сравнению с тамнастроидной является с нашей точки зрения более прогрессивной. Это следует, в частности, из того, что четыре относящихся к нему семейства (*Latomeandriidae*, *Siderastraeidae*, *Poritidae* и *Fungiidae*) широко представлены в современных акваториях. Надежная опорная система для полипов, представленная сочетанием сильно пористых септ и синаптикулами, создала для этих форм широкие адаптационные возможности. В свою очередь, среди названных семейств по степени прогрессивности нужно выделить появившееся в сеномане семейство *Fungiidae*, так как относящиеся к нему современные виды из родов *Cycloseris* Edw. et Haime и *Fungia* Lam. помимо свободного лежания на дне обладают еще способностью к самостоятельному перемещению по дну за счет увеличения собственного объема тела путем наполнения тканей жидкостью, а затем отталкивания щупальцами от рядом находящихся объектов. Не исключено, что подобная адаптация в дальнейшем может привести к развитию среди фунгиин нового филогенетического направления.

Стоит еще раз упомянуть о предположении Г. Джил и А. Куатес (Gill, Coates, 1977) о способности к частичному перемещению по дну и у ископаемых представителей рода *Chomatoseris* Thomas (нижняя–средняя юра) из семейства *Microsolenidae*. Основанием для этого допущения явились обнаруженная аналогия дисковидной формы кораллитов, отсутствие эпитехи и вееровидное расположение трабекул в септах.

Пример разновременного появления одной и той же адаптации в близко стоящих филогенетических отношениях семействах лишний раз свидетельствует о гетерохронности эволюционного процесса.

#### ПОДОТРЯД DENDROPHYLLINA VAUGHAN AND WELLS, 1943

Рассматриваемый подотряд существует с рубежа альба и сеномана и поныне. Он объединяет склерактиний, характеризующихся расположением септ по плану Пуртала, резко выраженной пористостью септ, наличием синаптикулярных брусков и простых дивергентно расположенных трабекул. Мы полагаем, что предковые формы данного подотряда принадлежали к семейству *Deltosmiliidae* из подотряда *Fungiina*. Сопоставление дендрофилиин с фунгиинами показывает, что эволюция этого филогенетического ствола шла по пути увеличения пористости септ, развития синаптикул и выработки нового плана в расположении септального аппарата.

Нельзя не принимать во внимание отсутствие в тканях современных представителей дендрофилиин зооксантелл и связанное с этим их тяготение к затененным участкам дна. Данный фактор, если он имел место и у ископаемых форм, не мог не отразиться на темпах их развития и систематическом разнообразии.

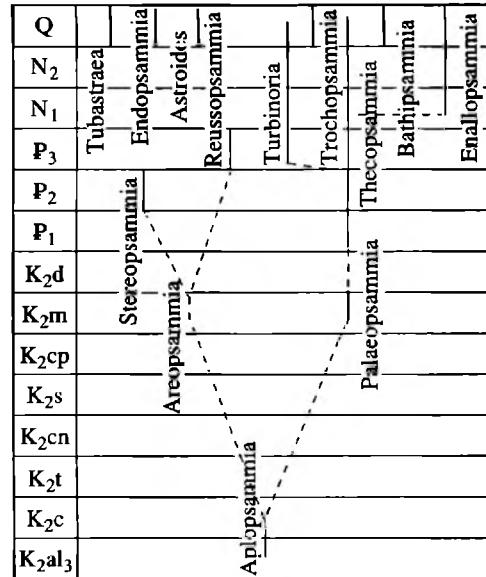
В развитии подотряда *Dendrophylliina* прослеживаются три филогенетические ветви, которым соответствуют семейства *Tubastraeidae* All., *Microbaciidae* Vaughan, и *Dendrophylliidae* Gray (рис. 30).

Тубастраeidная ветвь характеризуется тем, что заложение септ по плану Пуртала имеет место только на молодых стадиях онтогенеза, затем сменяется

Q				
$N_2$				
$N_1$				
$P_3$		<i>Micrabaciidae</i>		
$P_2$			<i>Tubastraeidae</i>	
$P_1$				<i>Dendrophylliidae</i>
$K_2$				
$K_1$				
$J_3$				

Рис. 30. Схема филогенетического развития подотряда Dendrophylliina

Рис. 31. Схема филогенетического развития семейства Tubastraeidae



свободно радиальным их расположением. Предковой формой кораллов этого семейства мы считаем род *Aplopsammia* All., появившийся на рубеже альба и сеномана. Одиночные кораллы этого рода имеют слабо развитые стенку и синаптикулярные бруски и отчетливо выраженный столбик. Его потомки, принадлежащие к роду *Palaeopsammia* Wann. и *Areopsammia* Dietr., обнаружены нами в верхнем маастрихте Западной Туркмении (Кузьмичева, 1987а). Одна из частей тубастреидной ветви, взявшая начало непосредственно от рода *Areopsammia*, характеризуется слабым развитием скелетных элементов и нечетко выраженным расположением септ по плану Пурталае на ранних стадиях онтогенеза. К данной ветви принадлежат роды *Stereopsammia* Edw. et Haime (эоцен), *Reussopsammia* Wells (олигоцен) и ныне живущие *Tubastraea* Lesson, *Endopsammia* Edw. et Haime и *Astroides* Quoy et Gaimard (рис. 31).

Другая часть рассматриваемой филогенетической ветви взяла начало непосредственно от рода *Palaeopsammia* на рубеже маастрихта и дания и в отличие от первой объединяет формы с более развитыми скелетными элементами и расположением септ опять же лишь на ранних стадиях онтогенеза, но четко по плану Пурталае.

Одиночные кораллы рода *Palaeopsammia* с хорошо выраженной эпитечкой и способностью образовывать дочерние почки от краевой зоны полипов, в палеоцене дали начало роду *Thecopsammia* Pourtales, отличающегося от своего предка лишь более сильно развитыми синаптикулярными брусками.

В начале олигоцена появились первые в рассматриваемой группе родов колониальные формы – листовидные плокоидные колонии *Turbinoria* Oken, а затем, в начале миоцена, фацелоидные колонии – *Enallopsammia* Mich. (Wells, 1956).

В начале четвертичного периода от рода *Thecopsammia* взяли начало в основном одиночные формы *Trochopsammia* Pourt. и *Bathipsammia* Marenz. Род *Trochopsammia* характеризуется толстыми септами, расположенными с незна-

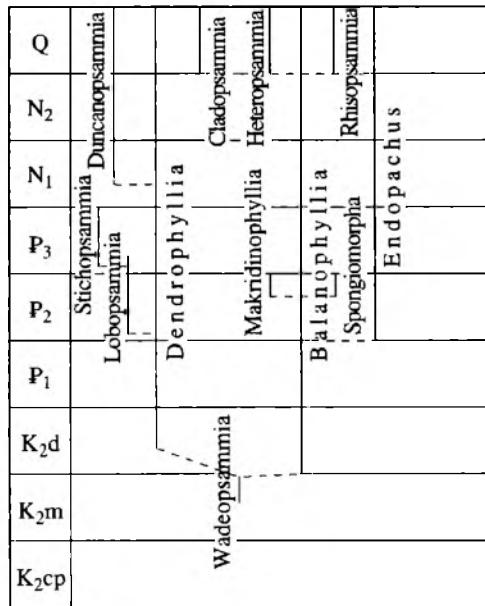


Рис. 32. Схема филогенетического развития семейства Dendrophylliidae

чительными отклонениями от плана Пуртале, и отсутствием столбика. Род же *Bathipsammia* очень близок к нему, но отличается более четким расположением септ по плану Пуртале и присутствием столбика.

Микрабацидная филогенетическая ветвь объединяет одиночные формы со всеми хорошо развитыми скелетными элементами, расположением септ четко по плану Пуртале и расположением кост на наружной поверхности кораллитов соответственно межсептальным промежуткам.

Развитие этой ветви было связано с переходом микрабацид к обитанию на больших глубинах. Среди

адаптивных признаков, присутствующих у этих форм, прежде всего обращают на себя внимание расщепление дистальных краев септ на шипы, увеличение пористости септ и появление многочисленных синаптикулярных брусков.

Перечисленные признаки хорошо выражены как на родовом, так и на видовом уровнях.

Изученный нами материал, начиная с альба и вплоть до современных видов, позволил проследить последовательный ряд морфогенетических изменений (Кузьмичева, 1987а) и обосновать приводимые в данной работе филогенетические построения.

Дендрофилиидная филогенетическая ветвь, объединяющая как одиночные, так и колониальные кораллы и характеризующаяся расположением септ по плану Пуртале в течение всего онтогенеза, взяла начало в конце маастрихтского века, по-видимому, от рода *Wadeopsammia* Wells – мелких одиночных дендрофилиид с тонкой стенкой, редуцированными до гранул ребрами и крупным столбиком (Wells, 1956).

От этого рода прослеживаются два морфогенетических ряда, соответствующих самостоятельным филогенетическим ветвям, которые мы соответственно назовем “дендрофильная” и “балянофильная” (рис. 32).

“Дендрофильная” ветвь объединяет колониальные формы, интеграция осо-  
бей которых шла по пути от кустистых *Dendrophyllia* Blainv. к флабеллоидно-  
фацелоидным (*Lobopsammia* Edw. et Haime) и далее флабеллоидным  
(*Stichopsammia Felix*) и плокоидным колониям – *Duncanopsammia* Wells.

Из ныне живущих представителей лишь род *Dendrophyllia* (даний–ныне) испытал расцвет в процессе распространения на большие глубины (до 1370 м), остальные же роды приурочены к мелководью (до 20 м).

“Балянофильная” ветвь представлена преимущественно одиночными формами с хорошо развитым скелетом. Наиболее древним ее представителем, взявшим начало, по всей видимости, от *Wadeopsammia*, является род *Balanophyllia* Woods, обладающий вплоть до настоящего времени довольно большим разнообразием видов.

В начале эоцена от *Balanophyllia* произошел род *Endopachus* Lonsdale, отличающийся от первого резко выступающими костями на боковых поверхностях кораллитов, а в позднем эоцене еще два рода – *Makridinophyllia* Kusm. и *Spongiopsammia* Kusm. Отличие первого из них от *Balanophyllia* состоит в мощном септальном аппарате и эллипсоидальном поперечном сечении, а второго – в значительном развитии синаптикулярных брусков, придающих всей эндотеке кораллитов губчатое строение.

В современных морях (глубины до 200 м) обитают два рода *Heteropsammia* Edw. et Haime и *Rhizopsammia* Verill, также генетически тяготеющих к роду *Balanophyllia*. Первый из них представлен преимущественно одиночными формами, способными давать путем внутричашечного почкования мелкие колонии. Второй обладает небольшими стелющимися колониями.

Под *Cladopsammia* Lacaze-Duthiers, также близкий к *Balanophyllia*, предпочитает более мелкие участки моря (до 20 м) и представляет собой мелкие кустистые колонии.

В целом в эволюции дендрофилии филогенетическая ветвь дендрофилий по сравнению с тубастраидами представляется нам более прогрессивной. Видимо устойчивость в ходе онтогенеза расположения септ по плану Пуртала и более раннее появление колониальных форм обусловили большую жизнеспособность и систематическое разнообразие родов и видов.

Суммируя все сказанное в данной главе, мы приходим к заключению, что историческое развитие склерактиний шло преимущественно дифилетическим путем.

Один его филогенетический ствол, представленный отрядом *Hexanthinaria Montonaro-Gallitelli*, объединяет формы с нетрабекулярной структурой септ, а второй, охватывающий отряд *Scleractinia Bourne*, включает формы, характеризующиеся трабекулярной структурой септ.

Происхождение гексантиниарий требует дальнейших исследований. Отряд же склерактиний, по мнению большинства специалистов, к которому присоединяется и мы, взял начало от позднепермских ругоз из отряда *Polycoelida* Sok., причем, с нашей точки зрения, родоначальным для него было не только семейство *Pleurophylliidae* Koker из подотряда *Polycoeliina* Soc., но и семейство *Hapsiphylliidae* Grabau из подотряда *Streptelasmatina*.

На ранних стадиях онтогенеза склерактиний очень консервативно ведут себя палингенетические признаки, причем продолжительность их существования в процессе роста кораллитов постепенно уменьшается от древних к более молодым таксонам.

Развитие колониальных форм во всех филогенетических ветвях склерактиний шло в едином направлении – повышения уровня колониальности за счет все более тесной интеграции особей. Пути и темпы этого процесса были неодинаковы для разных таксонов, но приводили к одному и тому же биологическому эффекту: последовательному возрастанию преобразований колонии в единое морфофизиологическое целое.

Не были постоянными и темпы эволюции, как в разных филогенетических ветвях, так и на разных этапах существования каждой отдельно взятой филогенетической ветви. В одних случаях, прежде всего на этапе становления таксонов, формо- и видообразование шло, как правило, довольно быстро, в течение примерно одного века (хотя известно, что их продолжительность неодинакова) эти процессы могли достичь высоких уровней развития, что особенно отчетливо прослеживается на примерах подотрядов *Fungiina* и большинства *Faviina*. В других же случаях эти процессы первоначально шли медленно и лишь затем

сменялись эволюционными вспышками, как это имело место в развитии подотряда *Dendrophylliina* и семейства *Rhizangiidae* из фавин.

В каждой филогенетической ветви, начиная с наиболее древнего таксона, морфологическая дифференциация протекала, как правило, в двух, реже трех направлениях, различающихся степенью адаптационной прогрессивности. При этом преобразования в строении скелета приобрели большую эффективность у тех групп склерактиний, эволюция которых шла по пути арогенеза, и меньшую у групп, развившихся по пути аллогенеза.

В процессе эволюции разных филогенетических ветвей склерактиний установлено как синхронное, так и гетерохронное возникновение аналогичных морфологических признаков, а также явление повторного (итеративного) появления признаков, связанное с соответствующим неоднократным возникновением сходных экологических условий существования.

## Глава 4

### ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ СКЛЕРАКТИНИЙ И ОКТОКОРАЛЛОВ

История палеоэкологических исследований склерактиний берет свое начало с работ Ж.Д. Дана (Dana, 1872), П.М. Дункана (Duncan, 1877), Т.В. Богана (Vaughan, 1915) и насчитывает уже более 100 лет.

Сведения об условиях, образе жизни и реакциях склерактиний на изменения абиотических и биотических факторов внешней среды в геологическом прошлом содержатся в десятках работ различных авторов, и лишь немногие из них посвящены специально тем или иным вопросам этой обширной проблемы. Труды же обобщающего направления, выполненные на современном материале, принадлежат Ж.С. Гардинеру (Gardiner, 1939), Д.В. Уэллсу (Wells, 1954), Ч.М. Ёнгу (Jonge, 1963), Д.В. Наумову и Ф.А. Пастернаку (1968), Г. Термье и Ж. Термье (Termier H., Termier G., 1968), Д.Р. Штоддарту (Stoddart; 1969), Ж.Г. Коннелю (Connell, 1973), Б.В. Преображенскому (1975, 1986), Б.В. Преображенскому и И.С. Арзамасцеву (1985) и др.

В литературе информация о палеоэкологических особенностях склерактиний и октокораллов, существовавших в различные геологические периоды, распределена весьма неравномерно. Лучше других в этом отношении изучены четвертичные и неогеновые кораллы, хуже палеогеновые, а мезозойским до последнего времени были посвящены буквально единичные работы, принадлежащие Н.С. Бендукидзе и А.А. Чиковани (1962), Е.И. Кузьмичевой и А.А. Шаля (1962), Е.В. Краснову (1965б), З. Ламбелету (Lambellet, 1968), Е.И. Кузьмичевой и И.А. Пяновской (1970), Е.И. Кузьмичевой (1972, 1983), Р.Г. Бабаеву и Е.В. Краснову (1960), Н.С. Бендукидзе (1982). Большая часть этих работ относится к палеоэкологии колониальных склерактиний, приуроченных к органогенным постройкам, и немногие содержат данные об одиночных формах, представляющих большой интерес для понимания эволюции склерактиний в связи с постепенным расширением их батиметрического распространения в течение кайнозойской эры в направлении от сублиторали к континентальному склону и даже верхней части глубин Мирового океана. В какой-то степени пробел в этом отношении восполняют лишь работы Г. Зибровиуса (Zibrowius, 1974, 1980) и Н.Б. Келлер (1974, 1976, 1977).

Экологические различия одиночных и колониальных склерактиний обусловлены их биологическими особенностями, состоящими, как показал В.Н. Беклемишев (1964), в иных уровнях организации. Индивид по сравнению с колонией менее прогрессивен, слабее противостоит неблагоприятным условиям внешней среды. Отдельно же взятая особь в колонии является подчиненной ее единице, утратившей свою индивидуальность в пользу морфофизиологической целостности колонии. Кроме того, благодаря бесполому размножению колония непрерывно расширяет занимаемое ею пространство, вытесняя тем самым одиночные формы.

Настоящая глава представляет собой попытку обобщить накопленный и частично опубликованный нами ранее материал синпалеоэкологических исследо-

ваний преимущественно раннемеловых и в меньшей степени позднеюрских, позднемеловых, палеогеновых и современных склерактиний и выяснить путем экогенетических сопоставлений общие тенденции в их приспособлении к менявшимся условиям внешней среды.

#### 4.1. Абиотические факторы

Результаты наших исследований включают данные о влиянии на существование и географическое распространение склерактиний климатического, светового, батиметрического, эдафического и гидродинамического факторов. Следует отметить, что из всех климатических факторов (инсоляционного режима, тепла и атмосферной влаги) для морских организмов, в том числе и склерактиний, особенно хорошо поддающимся наблюдению на палеонтологическом материале является температурный (Макридин, Мейен, 1988).

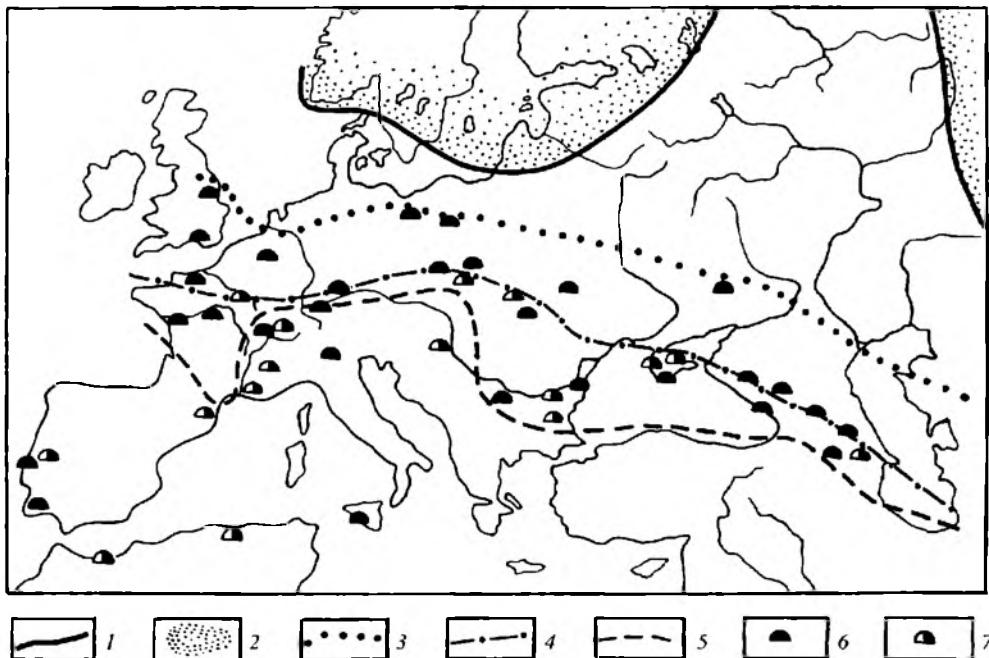
**Температурный фактор.** Одним из наглядных доказательств большого влияния данного фактора на географическое распространение изучаемых нами склерактиний может служить приводимая ниже схема (рис. 33). Из нее следует, во-первых, что вследствие общего похолодания климата северная граница распространения слагаемых склерактиниями органогенных построек в раннемеловую эпоху сместилась к югу по сравнению с позднеюрскими на 400–500 км. Во-первых, что не все роды (и виды) каркасообразующих (рифостроющих) склерактиний одинаково реагировали на изменение температурного режима. Такие роды как *Cyathophora*, *Thamnasteria* и *Microsolena*, часто присутствующие в органогенных постройках, оказались более толерантными по сравнению с другими и встречаются севернее упомянутого выше рубежа распространения органогенных построек.

Наблюдения же над ныне живущими рифостроющими склерактиниями (Coles et al., 1976) свидетельствуют, что не только роды и виды, но и отдельные особи одного и того же вида из разных популяций обладают различной термальной толерантностью. К примеру, верхняя летальная температура для одной части популяции, населяющей бухту Канеохе на Гавайских островах, составляет 32°, тогда как для другой, обитающей несколько южнее в атоле Эниветок, 34°.

В открытом море температурный режим водной среды находится в зависимости прежде всего от географической широты и глубины бассейна. Определенные его изменения могут возникать под влиянием теплых и холодных течений, рельефа дна, а также наличия архипелаговых островов, создающих в разделяющих их бассейнах различные условия прогревания вод.

С другой стороны, температурные условия существования склерактиний не всегда непосредственно зависят от батиметрического фактора. И хотя подобные примеры редки и даже совершенно уникальны, они привлекают внимание исследователей в аспекте недопустимости формального применения актуалистического метода.

Интересны в этом отношении литературные (Cheetham, 1971; Zibrowius, 1980), а также полученные нами данные (Кузьмичева, 1983а, 1986б) о субфоссильных раннеголоценовых глубоководных кораллах Средиземного моря ниже отметки 300 м, где температура сохраняется постоянной и составляет 13 °С. Глубинные течения, проникавшие через Гибралтарский пролив из Атлантики, обеспечивали хороший газообмен и принос достаточного количества пищи для бентоса, населявшего батиальную и абиссальную зоны. Это стечние условий, благоприятствовало возникновению на глубинах 900–1300 м зарослей кустистых колоний *Lophelia pertusa* (Linné) и *Dendrophyllia cornigera* (Lam.), одиночных



**Рис. 33.** Схема географического распространения колониальных склерактиний и их построек в течение позднеюрской эпохи и мелового периода на акватории Европы

1 – предлагаемое положение береговой линии во время максимальной трансгрессии, 2 – области сноса, 3 – северная граница распространения большинства колониальных склерактиний и их построек в позднеюрскую эпоху, 4 – северная граница распространения большинства колониальных склерактиний и их построек в раннемеловую эпоху, 5 – северная граница распространения большинства колониальных склерактиний и их построек в позднемеловую эпоху, 6 – позднеюрские коралловые постройки, 7 – раннемеловые коралловые постройки

склерактиний *Desmophyllum cristagalli* (Edw. et Haime), *Caryophyllum calveri* Duncan и из восьмилучевых кораллов *Isidella elongata* Esper. Существование этих кораллов на указанных глубинах и при температуре 13° пока не имеет аналогов, т.к. во всех других регионах коралловые заросли и образованные ими банки известны в пределах глубин 80–100 м.

Проведенные нами сопоставления показали, что ближайшими ископаемыми аналогами описанных коралловых зарослей Средиземного моря являются коралловые банки датского яруса, обнаженные в карьере Факсе (Дания). Эти органогенные постройки характеризуются весьма сходным со средиземноморскими зарослями систематическим составом каркасообразующих и сопутствующих им форм и, что особенно важно, общностью холодно- и теплолюбивых склерактиний, лишенных симбиоза с зооксантеллами – одноклеточными жгутиковыми водорослями.

Согласно А.Н. Читхему (Cheetham, 1971), банки Факсе были приурочены к краевой части шельфа и в свою очередь могут быть сопоставлены с современными зарослями склерактиний марокканской части шельфа Средиземного моря с глубинами порядка 80 м и температурами +15°... +16 °C. Отсюда следует, что данные Читхема не противоречат заключению о сходстве температурного режима, в котором существовали коралловые банки Факсе и глубоководные заросли Средиземного моря.

Из сказанного следует, что при суждении о температурном режиме древних морских бассейнов на основании ископаемых остатков склерактиний необходимо соблюдать большую осторожность, т.к. среди них наряду с типичными теплолюбивыми формами могут присутствовать формы, переносившие колебания температур, и даже холоднолюбивые формы, и нельзя исключать из поля зрения специфичность обстановок обитания.

**Световой фактор.** Существенное значение данного фактора для жизни преобладающего большинства склерактиний общеизвестно. О нем свидетельствует экспериментально доказанный факт (Goreau, 1959), что при достаточно интенсивном освещении их полипы, находящиеся в симбиозе с зооксантлами, могут продолжительное время расти и увеличиваться в весе без приема пищи, тогда как отсутствие света приводит к прекращению роста тела и, следовательно, скелетообразования и в итоге гибели полипов и их симбионтов (Преображенский, 1986).

Вместе с тем, для более глубокого понимания влияния света на изменчивость и развитие склерактиний, существовавших в прошлые геологические эпохи, целесообразно остановиться на полученных в течение последних 10 лет существенных результатах исследований экологии современных представителей этих организмов.

Натурными и экспериментальными наблюдениями Б.В. Преображенского и Н.А. Иванова (1982) была обоснована теснейшая зависимость роста рифостроющих склерактиний от интенсивности солнечных лучей, обуславливающей ход фотосинтеза зооксантелл – стимуляторов процесса кальцификации скелета колоний. Вместе с тем имеет место и толерантность к свету ряда видов, обитающих в рифовой фации (Dinesen Zena, 1983): *Pavona varians* Vertil, *Sebastopora hystrix* Dana, *Goniastrea pectinata* Ehr. и др.

Э.А. Титлянов, В.И. Звалинский и др. (1983), изучавшие фотосинтез зооксантел рифостроющих кораллов, показали, что приспособление последних к низкой интенсивности света осуществляется рядом адаптивных реакций: 1) увеличением в зооксантеллах содержания всех фотосинтетических пигментов, 2) увеличением содержания зооксантелл в клетках полипа, 3) в кораллах, обитающих ценосарком, увеличением концентрации полипов, а в кораллах, лишенных ценосарка, – увеличением размеров полипов и занимаемой ими площади. Как пишут названные авторы, все эти реакции протекают как при приспособлении к различным условиям освещения целых колоний, так и при адаптации различно освещенных частей одной колонии.

Исходя из приведенных данных, мы можем получить объяснение многим явлениям изменчивости ископаемых склерактиний. К примеру, многие кустистые колонии *Dendrophyllia candelabrum* Hennig из среднего дания Европы обладают довольно тонкими изогнутыми кораллитами, отпочковавшимися от материнского ствола. Принимая во внимание, что данный вид жил на глубине порядка 80 м и при температуре +15°... +16 °C (Cheetham, 1971) и что современные представители рода *Dendrophyllia* не находятся в симбиозе с зооксантеллами и относятся к относительно холоднолюбивым и тенелюбивым, мы объясняем изогнутость кораллитов приспособлением к индивидуализированным условиям более слабого освещения. Известен любопытный пример внутривидовой изменчивости способов питания колониальных форм (Szamt-Froelich, Pilson, 1980), когда в одной популяции *Astrangia danae* Edw. et Haime присутствуют экземпляры с зооксантеллами и без них. И если первые усваивают пищевые частицы и продукты фотосинтеза зооксантелл, то вторые используют лишь зоопланктон.

По всей видимости, с неравномерным распределением света можно связать изменчивость полусферических колоний *Styliina tubulifera* Phil. из оксфорда Горного Крыма. При одном и том же диаметре кораллитов, равном 5 мм, расстояние между центрами кораллитов, находящихся в верхней, лучше освещавшейся части колоний, составляет 6–7 мм, а на боковых, затененных ее поверхностях и к тому же хуже снабжавшихся пищей – 9–12 мм. Кроме того, кораллиты, приуроченные к вершине колонии, не выступают над поверхностью перитехи, тогда как кораллиты, расположенные на боковых сторонах колонии, приподняты над перитехой примерно на 2 мм.

Описанные различия, наблюдаемые на одной колонии, будучи обнаруженными на разобщенных ее фрагментах, вполне могли бы послужить основанием для отнесения последних к двум разным видам.

Еще более контрастно выглядит изменчивость, наблюдаемая у крупной неправильно полусферической колонии *Meandrastraea basarensis* Kusm. из баррема Малого Кавказа. Под влиянием, вероятно, различной интенсивности освещения рост этой колонии шел от центра с преобладанием в одном направлении – к свету, где она приобрела типичный для данного рода меандридный облик. По мере перехода к укороченной части колонии, формирование которой происходило при более слабом освещении, меандридный тип сочетания кораллитов сменяется меандридно-цириодным. Наконец, на участке колонии, находившейся, с нашей точки зрения, в наименее благоприятных условиях освещенности, кораллиты характеризуются низким интеграционным уровнем – цириодным. Таким образом, в строении одной колонии имеет место сочетание трех морфофизиологических уровней колониальности, обычно отвечающих в таксономическом отношении рангу разных родов.

В некоторых случаях вследствие наличия различно освещенных участков в коралловых зарослях существенные изменения испытывает строение поверхности колоний. Примером могут служить дендроидные тамнастероидные колонии *Thamnasteris arborescens* Felix из берриаса Горного Крыма. Их особенностью является присутствие ветвей обычного для данного вида облика, развивавшихся в условиях нормальной освещенности, и других ветвей с грубобугристой поверхностью вследствие приподнятости и даже своеобразной вывернутости кораллитов, что, с нашей точки зрения, связано с приуроченностью этих ветвей к затененным участкам и естественной тягой полипов к свету и пище.

Для склерактиний, не находящихся в симбиозе с зооксантеллами, свет не является совершенно необходимым условием существования, но, тем не менее, он оказывает косвенное влияние на их жизнь посредством других факторов – пищевого, температурного, гидрохимического и т.д. Это нельзя упускать из виду не только при неонтологических, но и палеонтологических исследованиях, хотя вычленить на ископаемом материале из суммарного влияния упомянутых выше факторов степень воздействия света чрезвычайно сложно.

Обратимся к закономерностям развития эпитеческого покрова, имеющегося у некоторых родов одиночных склерактиний. Этому не вполне еще решенному вопросу посвящены исследования ряда специалистов, среди которых следует выделить работы Н.С. Бендукидзе и Г.Я. Сихарулидзе (1971), Mogi Kei, Minoura Koji (1980), О.П. Фисуненко и А.И. Ковалевского (1982).

Сейчас с достаточной долей уверенности можно считать, что ритмическое строение эпитехи обусловлено сочетанием ряда физиологических процессов, проходящих под влиянием сезонных климатических изменений.

Согласно нашим наблюдениям (Кузьмичева, 1980а), проведенным преимущественно на берриасских представителях рода *Montlivaltia*, на ранних этапах

онтогенеза этих форм, процессы метаболизма протекали наиболее интенсивно и эпитеха образовывала сплошной покров. В дальнейшем же влияние сезонных колебаний температурного режима становилось более контрастным. В теплые сезоны имела место активизация всех жизненных процессов полипов, в том числе их секреционной деятельности, вследствие чего они выделяли большие количества  $\text{CaCO}_3$ , идущего как на утолщение септ и диссепментов, так и на формирование эпитехи. В относительно же холодные сезоны рост полипов, интенсивность их размножения и других физиологических процессов существенно снижалась, что приводило к утонению эпитехи или перерыву в ее образовании. Поэтому явление ритмичности в ее строении прослеживается как у форм с прерывистым, так и сплошным эпитекальным покровом. Сближение ритмически разобщенных колец эпитехи на старческих стадиях связано с общим замедлением роста кораллитов. Нужно добавить, что в приведенные рассуждения следует ввести поправку и на влияние батиметрического фактора, т.к. с увеличением глубин дна, температура вод и контрастность ее сезонных изменений, естественно падали.

В выяснении механизмов формирования эпитехи недостаточно ограничиться только ролью температурного и светового факторов, а необходимо учитывать и физиологические процессы, остающиеся пока еще мало изученными и потому дискуссионными. Неясно еще, почему у одних экземпляров изученных нами видов рода *Montlivaltia* рост эпитехи происходил в течение всего онтогенеза, у других лишь на некоторых его этапах, а у третьих – она вообще отсутствует. Связаны ли эти явления с влиянием факторов внешней среды или обусловлены физиологическими особенностями самих полипов?

Анализ имеющегося обширного материала показал, что наиболее часто нарушения целостности эпитекального покрова прослеживаются у кораллов из рода *Montlivaltia*, причем они разнообразны по своему характеру. Мы предприняли попытку классифицировать это явление на примере 142 экземпляров *Montlivaltia crimea* Kusm. из берриасского яруса Центрального Крыма и установили следующее:

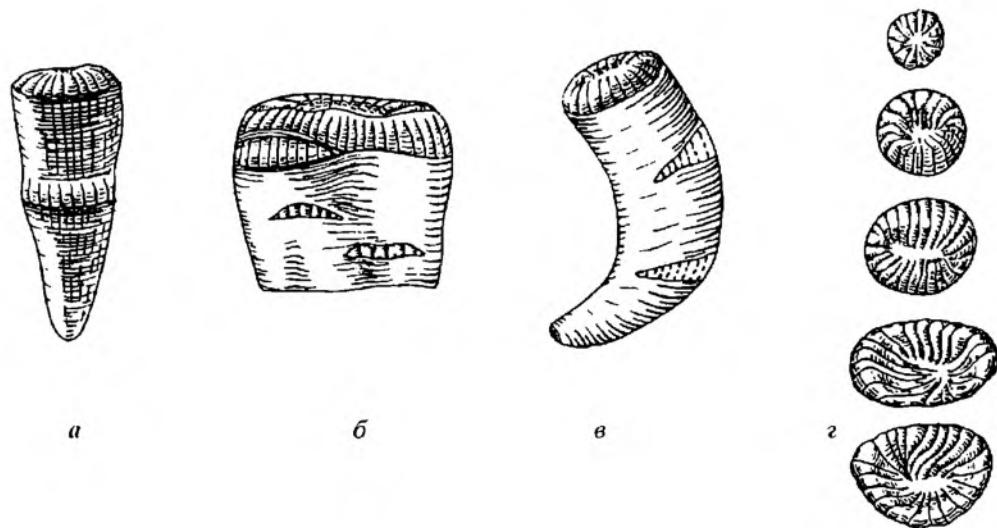
1. У большинства прямых и слабо изогнутых кораллитов наблюдается такая картина. На молодых стадиях роста на расстоянии 10–20 мм от основания эпитеха всегда присутствует, затем кораллиты резко сужаются, а эпитекальный покров в этом интервале (обычно 1–4 мм) становится тоньше или исчезает; в течение дальнейшего роста возникает ритмическое чередование промежутков, занятых эпитехой (2–6 мм) и лишенных ее (3–20 мм), либо же эпитеха на рассматриваемом участке вообще отсутствует (рис. 34, 35, а, б).

2. У единичных экземпляров в поле сплошного развития эпитехи неожиданно появляются участки, где она отсутствует (рис. 34, б). Мы связываем это явление с травматическим повреждением кораллитов.

3. У некоторых рогообразных экземпляров эпитеха обычно развита неодинаково на выпуклой и вогнутой сторонах кораллитов. Чаще она оказывается сплошной, более толстой и сильно морщинистой на вогнутой поверхности, прерывистой и тонкой – на выпуклой. Отклонения от этой закономерности, по-видимому, могли возникать в условиях ритмичного роста эпитехи (рис. 34, в).

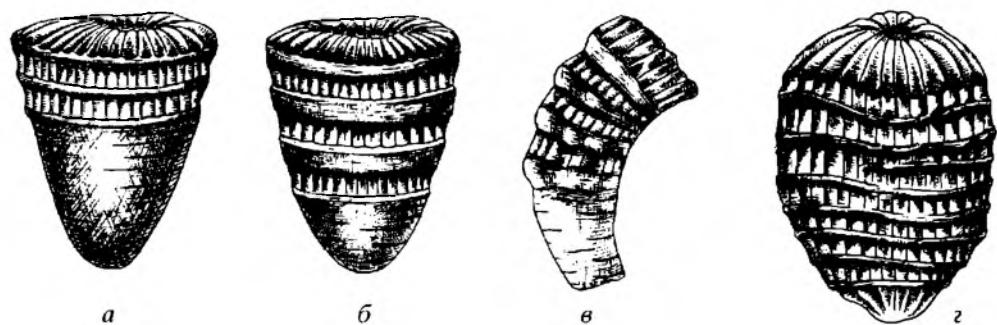
4. Реже отсутствие эпитехи оказывается связанным с явлением паррисидального почкования, которое может возникать на разных стадиях онтогенеза, и какую-либо упорядоченность в этом отношении проследить не удалось (рис. 34, г).

Для наших дальнейших рассуждений наибольший интерес представляют изменения в развитии эпитехи, описанные в первом пункте, на анализе которых мы и сосредоточим внимание (см. рис. 35).



**Рис. 34.** Нарушения в эпитекальном покрове у различных берриасских видов рода *Montlivaltia*

Нарушения вызваны: *а* – паррисидальным почкованием у *M. conica* Kusm., *б* – травмами у *M. kaufmani* Kobу, *в* – ускоренным ростом на выпуклой стороне у *M. crimea* Kusm., *г* – спиральное искривление септ у *M. crimea* Kusm.



**Рис. 35.** Различные типы ритмичного расположения эпитеки  
*а–в* – у *Montlivaltia crimea* Kusm., *г* – у *M. crassisepcta* From.

При изучении рассматриваемых экземпляров в шлифах удалось обнаружить наличие коррелятивных связей в развитии эпитеки и изменении некоторых признаков внутреннего строения кораллитов. Особенно отчетливо эти связи прослеживаются на тех участках, где полосы эпитеки ритмически чередуются с участками, на которых она отсутствует. Наличие эпитекального покрова, как правило, связано с некоторым увеличением толщины септ и диссепментов; на участках же, где эпитека отсутствует у многих экземпляров отмечается изменение формы поперечного сечения кораллитов с округлой на эллиптическую, а также спиральное завивание септ. Следует добавить, что изменение формы поперечного сечения кораллитов и спиральное завивание септ никогда не наблюдаются на самых ранних стадиях онтогенеза. У изученных нами берриасских *Montlivaltia crimea* Kusm. это явление прослеживается на расстоянии не менее 15–20 мм от основания кораллитов (см. рис. 35). Более того, у берриасских эк-

земпляров родственного монтливалтиям вида *Monocycлаstraea alpina* (Кобу), начиная с этого уровня (1–1,5 реже 2 см) появляются молодые почки, а перед фазой паррисидального почкования также наблюдается спиральное закручивание септ (Кузьмичева, 1980а).

Причина спирального завивания септ у многих одиночных склерактиний еще недостаточно выяснена. Е. Ламбелет (Lambelet, 1968) связывает это явление с патологией в развитии полипов, а К.Г. Войновский-Кригер (1980), наблюдавший этот признак на большом количестве палеозойских ругоз, склонен связывать его с изменением направления течений морских вод. По нашим наблюдениям, спиральное завивание септ, как правило, связано сужением диаметра и возникновением эллипсоидальной формы поперечного сечения кораллитов, что было обусловлено, по-видимому, неблагоприятными условиями жизни полипов (см. рис. 35).

Рассмотрим теперь вопрос о связи развития эпитеки с влиянием фациальных условий. Анализ нашего материала, а также литературных данных свидетельствует, что различные нарушения в развитии эпитеки особенно широко распространены у представителей *Montlivaltiidae*, приуроченных к илистым грунтам. Большинство изученных нами позднеюрских и раннемеловых *Montlivaltia*, обитавших в этой обстановке, характеризуются прерывистым эпитеческим покровом, а некоторые из них вообще его лишены. У многих позднеюрских форм эпитека представлена только тонкими разобщенными друг от друга полосками от 1–2 до 4–6 мм ширины (см. рис. 34, 2). Аналогичная картина имеет место у ряда видов *Montlivaltia* из глинистых отложений секвана Швейцарии и кимериджа Германии (Becker, Milaschewitsch, 1875). Указанная общность в развитии эпитеки, несомненно, обусловлена сходством фациальных обстановок, в которых обитали названные виды. В частности, на очень слабом развитии эпитеки могли отразиться относительная глубина обитания данных форм с очень малым содержанием симбионтов-зооксантел, как известно, способствующих процессу поглощения  $\text{CaCO}_3$  из воды.

Интересно теперь сопоставить результаты статистического анализа данных по неродственным видам из одной и той же фации. Из 241 хорошо сохранившегося экземпляра *Montlivaltia stictaea* Kusm., приуроченных к фации песчано-глинистой сублиторали берриасского яруса в окрестностях села Новокленовка Белогорского района Крымского п-ова, 81 имеет эпитеку на всей поверхности кораллитов, у 142 экземпляров эпитека прерывистая и 18 экземпляров полностью ее лишены.

Совершенно иная картина получается в отношении *Paramontlivaltia valanginensis* Kusm., относящегося к подотряду *Amphistaenia*. Из 150 имеющихся у нас экземпляров указанного вида 148 обладают полностью развитым эпитеческим покровом и лишь у двух экземпляров он отсутствует. Отсюда следует, что отдаленные друг от друга в филогенетическом отношении роды различно с точки зрения развития эпитеки реагировали на влияние одинаковых фациальных условий, что может найти объяснение только в их физиологической специфиности. В этой связи следует обратиться к имеющимся данным о закономерностях роста ныне живущих кораллов, которые могут помочь разобраться в причинах довольно часто наблюдаемого явления периодичности в возникновении и исчезновении эпитеки.

Согласно И.В. Ивлевой (1964), изучавшей количественные стороны питания и энергетический баланс *Actinia equina* Linn., обитающей в Черном море, в жизни этих организмов имеет место чередование периодов активного питания и развития с периодами прекращения приема пищи и роста организма. Длитель-

ность стадий относительного покоя различна: от 1 до 20 дней и более, причем в это время наблюдается значительное падение веса актиний.

Степень использования энергии на рост актиний особенно высока на первых стадиях онтогенеза, а с течением времени она падает, достигая нуля у взрослых форм. Из сказанного выше вытекает, что индивидуальное развитие кораллов проходит неравномерно, и это не может, по-видимому, не сказываться и на формировании их скелета.

Какую-то ясность в решении рассматриваемого вопроса может внести аналогия, усматриваемая нами в ритмическом строении эпитеки одиночных и чередовании темных и светлых полос в астогенезе колониальных форм. Многие специалисты связывают эту особенность астогенеза с сезонными колебаниями температурного режима морских вод и способностью колониальных форм к поглощению  $\text{CaCO}_3$ , причем темные полосы отвечают более теплым сезонам. Помимо этого Vargas и Lough, (1989) обратили внимание, что чередование светлых и темных полос в астогенезе нередко соответствует также периодичности полового размножения. Скорость роста колоний во время выброса планул замедляется, а скорость секреционной деятельности полипов не претерпевает изменений. В это время формируются темные полосы, светлые же полосы соответствуют бесполому вегетативному росту. Эту точку зрения разделяют многие специалисты, изучающие астогенез на разном материале.

**Эдактический, гидродинамический и батиметрический факторы.** Влияние названных факторов на жизнь склерактиний настолько тесно переплетается друг с другом, что рассматривать их порознь нам кажется нецелесообразно. Однако это не исключает выявление роли каждого из них в любом конкретном случае, когда ископаемые остатки и условия их захоронения несут определенную информацию в этом отношении.

Суммируя результаты наших палеоэкологических наблюдений, можно сказать, что мезозойские склерактинии обитали в следующих фациальных обстановках: 1) в непосредственной близости от скального берега на валунно-галечной литорали, 2) в литоральной зоне на участках каменного дна в области действия сильного прибоя и придонных течений, 3) в песчаной сублиторали и 4) в средней и нижней частях сублиторали на песчано-алевритовом, илисто-песчаном и илисто-известковом субстрате. При этом одиночные формы оказывались очень избирательными по отношению к субстрату. Обычно они тяготели к твердым и устойчивым песчаным грунтам, хотя некоторые из них адаптировались к нижней части сублиторали, используя для прикрепления гравийные и песчаные зерна и скелетные фрагменты различных организмов. В отличие от них колониальные склерактинии менее толерантны к субстрату и приурочены, как правило, к хорошо освещенным и прогреваемым глубинам верхней части сублиторали. Многие из описанных нами раннемеловых биогермов и биостромов развились на твердых, илисто-песчаных и даже илисто-алевритовых участках щельфовой зоны моря.

Известно, что одиночные склерактинии также встречаются в органогенных постройках, сложенных колониальными склерактиниями, но они всегда уступают последним в количественном и таксономическом отношениях.

Остановимся теперь на наиболее характерных морфологических адаптивных признаках склерактиний в перечисленных выше фациальных условиях.

Позднеаптские (клансейские) склерактинии, описанные нами из южной части Центральных Кызылкумов (Кузьмичева, 1982б), существовали в обстановке валунно-галечной литорали буквально на расстоянии нескольких десятков метров от скального берега, остатки которого сохранились в современном

рельефе пустыни на большом протяжении (Кузьмичева, Пяновская, 1968, 1970). Они представлены массивными полусферическими и караваевидными колониями *Astrogyra edwardsi* (Reuss), *Brachyseris induta* Stol., *Ovalastraea hermesi* (Reuss), *Mesomorpha rjanovskae* Kusm. и др. диаметром 0,05–0,25 м и высотой 0,02–0,10 м. Фрагменты кустистых колоний здесь встречаются крайне редко. Они характеризуются сноповидной формой и небольшими размерами, не превышающими 5–7 см в поперечнике и 6–10 см высоты.

Наличие индивидуализированных обстановок с точки зрения интенсивности движения вод и характера субстрата обусловило различные особенности захоронения остатков склерактиний. В одном месте, в пределах поля валунов, находящегося ниже второго берегового уступа, встречены одиночные кораллиты *Trochosmilia asiatica* Kusm. и немногочисленные колонии небольших размеров, не несущие следов транспортировки. В другом пункте, расположеннном дальше от береговой линии, на плотном слое валунного материала залегают ракушечники, заключающие более крупные колонии *Astrogyra edwardsi* (Reuss) и одиночные кораллиты *Trochosmilia asiatica* Kuam., большинство которых сохранило свою прижизненную ориентировку.

У многих собранных здесь полусферических колоний преобладают кораллиты, наклоненные к периферии. Вследствие этого по бокам колоний кораллиты очень сближены, а в верхней части расположены свободно, на некотором расстоянии друг от друга. Эта необычная ориентировка кораллитов свидетельствует, по нашему мнению, о затруднениях, которые испытывали полипы, росшие вверх из-за мелководности обстановки и о более благоприятных условиях роста полипов и в целом колонии вширь.

Обитавшие в этой же фации одиночные кораллиты *Trochosmilia asiatica* Kusm. имеют небольшие размеры и чашевидную, иногда коническую форму. Они, как и охарактеризованные выше колонии, прикреплялись к фрагментам раковин бивальвий, валунам и галькам, накопление которых происходило в условиях высокого гидродинамического режима, о чем помимо характера пород свидетельствуют крупные рубцы прирастания.

Другой наглядный пример адаптации склерактиний к существованию на валунно-галечечно-гравийной сублиторали относится к междуречью Бештерека и Зуи в центральной части Горного Крыма. Отсюда нами (Кузьмичева, Шаля, 1962) были описаны раннеготеривские кораллово-водорослевые биогермы (см. гл. 4), переполненные указанным выше грубообломочным материалом. Среди каркасобразующих форм здесь преобладают крупные с толстыми ветвями кустистые и дендроидные колонии *Thecosmilia toblerti* Koby, *Styliina* sp., *Donacosmilia* sp., а также массивные *Dimorphocoenia solomcae* Bend., *Styliina multisepata beshtereki* Kusm., *Thamnasteria* sp. и др.

Приведенные данные с учетом палеотектонического анализа свидетельствуют, что рассматриваемые органогенные постройки развились вблизи области сноса и представляют собой фрагмент (патч-риф) береговых рифов.

Свообразная обстановка для жизни склерактиний была связана с участками каменного дна в зоне литорали у скальных берегов открытого моря, характеризующихся очень высоким гидродинамическим режимом. Нам удалось наблюдать фацию каменного дна трижды: в упоминавшихся верхнеаптских (клан-сейских) образованиях Центральных Кызылкумов, в барреме Малого Кавказа и нижнем готериве юго-западной части Горного Крыма.

В окрестностях с. Аликулишаги Кубатлинского района Азербайджана примерно в 1,5 км ниже впадения р. Аликулишаги в р. Базарчай нами (Кузьмичева, 1975) был обнаружен и описан кораллово-гидроидный биогерм, развив-

шийся на размытой и эродированной течениями поверхности эффузивной толщи. Среди каркасообразующих форм, приуроченных главным образом к основанию этой органогенной постройки, нами определены барремские массивные колонии *Felixigrya duncani* Prev., *Eugyga lanckotopensis* (Mog.), *Placoscoenia annae* (Volz), *Thamnasteria punctata* From. и др., заключающие в глубоких рубцах прирастания гальки и небольшие валуны пород субстрата.

Наконец, в третьем случае в окрестностях с. Трудолюбовка Бахчисарайского района Крымской области мы столкнулись с обширным раннеготеривским кораллово-гидроидным биостромом, субстратом для которого послужила размытая поверхность плотных эффузивно-осадочных пород среднеюрского возраста. Заросли склерактиний, давшие начало этой органогенной постройке, находились в не совсем одинаковых условиях внешней среды с точки зрения динамики вод. Об этом свидетельствует разнообразие систематического состава склерактиний, приуроченных к разным его участкам. Создается представление, что в наиболее подвижной обстановке существовали преимущественно массивные караваеобразные колонии *Styliina elegans* Eichw., полусферические, грибообразные и лепешковидные колонии *Styliina sparsa* Trautsch., *Eugyga integriflora* From. и другие, тогда как встречающиеся среди них редкие мелкие кустистые спонговидные колонии *Schizosmilia* более тяготели к относительно спокойным условиям. Одиночные склерактинии в биостроме крайне редки – это *Montlivaltia rutila* (Trautsch.) и *M. intumescens* (Trautsch.), характеризующиеся чашевидной и циклолитоидной формой кораллитов.

На песчаной и илисто-песчаной сублиторали развивались небольшие кораллово-водорослевые биостромы и биогермы, обнаруженные в берриасе Горного Крыма и барреме Малого Балхана в Западной Туркмении, образованные разнообразными по систематическому составу колониями склерактиний. В зависимости от степени подвижности водной среды и других экологических условий преобладающую роль в них играют то массивные, то дендроидные, то кустистые колонии, причем нередко удается наблюдать локализацию каждого из этих типов колоний в разных участках одной и той же органогенной постройки. Описание рассматриваемых построек приведено в пятой главе.

Следует заметить, что из ископаемых восьмилучевых кораллов в этих фаунах, то есть на песчаном и илисто-песчаном субстрате, обитали колонии гелиопорид (в биогермах) и горгонаций. Судя по характеру оснований колоний, горгонации могли жить как на рыхлом, так и на плотном субстрате. Преобладание в наших сборах форм с расширенным основанием склоняют к мысли, что они более тяготели к уплотненному дну (Кузьмичева, 1980б). Современные же горгонации пользуются широким распространением от глубин шельфа до верхней части абиссали включительно, причем приурочены главным образом к каменистым вертикальным уступам предрифовых эскарпов (Преображенский, 1986). На илистых грунтах они существуют реже и имеют недоразвитый облик. На глубоководных же илах основания их колоний приобретают корневидные выросты, способствующие устойчивости прикрепления (Наумов, Пастернак, 1968; Кузьмичева, 1980б).

Нашиими наблюдениями подтвержден известный факт, что поступление терригенного и, в частности, тонкозернистого материала не благоприятствует развитию коралловых органогенных построек и в целом существованию склерактиний, причем в первую очередь их колониальных форм. Подтверждением этому могут служить колониальные склерактинии *Dendraraea aalensis* (Quenst.), обнаруженные П.А. Герасимовым (1955) в Подмосковье (с. Мячково) на сильно размытой поверхности среднекаменноугольных известняков в маломощной пе-

счано-гравийной (трансгрессивной) серии подстилающей среднекелловейские глины с обильной фауной морского мелководья. Проведенный нами фациальный анализ этого местонахождения, кстати, самого северного для позднеюрских склерактиний в европейской части нашей страны, свидетельствует, что названные крупные массивные грибовидные колонии развились в самом начале келловейской трансгрессии на эродированном каменном дне, а затем быстро прекратили свое существование из-за накопления песчанистых и алевритистых илов.

Одиночные же склерактинии и некоторые колонии легче приспосабливались к этой обстановке и разные их популяции нередко приобретали характер экологических морф. Так, неоднократно уже упоминавшийся нами вид *Montlivaltia crèmea Kust.* представлен в берриасских отложениях центральной части Горного Крыма двумя морфами, приуроченными к разным литерально сменяющим друг друга фациям. Одна из них, характеризующаяся большой толщиной септ и других сопряженных с ними скелетных элементов, существовала в фации грубобломочных карбонатных осадков верхней части сублиторали. Другая морфа, отличающаяся меньшей толщиной септ, была приурочена к понижениям дна этой же области сублиторали, где в более спокойной гидродинамической обстановке накапливались карбонатные илистые осадки.

Большое разнообразие примеров внутривидовой изменчивости склерактиний связано с усилением приноса илистого материала и ухудшением аэрации водной среды. Кстати среди ныне живущих склерактиний известно приспособление к удалению со своей поверхности осадка путем увеличения количества слизистых выделений (Logan, 1988).

Реакция большинства ископаемых одиночных склерактиний на изменения интенсивности поступления в населенный ими биотоп илистого материала фиксируется прежде всего изменениями темпов и характера их роста. В моменты усиленного илистого осадконакопления кораллиты быстро увеличивались в высоту. Наоборот, при снижении поступления илистого материала рост кораллитов шел больше вширь. Такой компенсационный рост кораллитов мог быть также связан с плотностью поселений, как это имело место у берриасских *Montlivaltia crèmea Kust.* и у древнеголоценовых средиземноморских *Desmophyllum cristagalli Edw. et Haime* (Кузьмичева, 1983а).

Надо полагать, что повышенное поступление илистого материала могло обусловить явление паррисидального почкования, возникавшего на разных стадиях онтогенеза ряда видов из рода *Montlivaltia*.

Рассматривая приспособления склерактиний к изменениям гидродинамического и эдафического факторов, палеонтологи, как правило, концентрируют внимание на одиночных и колониальных формах этих организмов, которые вели прикрепленный и значительно реже свободнолежащий образ жизни, хотя и в этом отношении многое нуждается в детализации. Так, для одиночных склерактиний типично так называемое осевое прикрепление, которое долгое время считали одним из важных отличительных признаков этих организмов от ругоз, якобы пользовавшихся исключительно боковым прикреплением (Яковлев, 1910). В дальнейшем было установлено, что среди склерактиний попадаются экземпляры, пользовавшиеся боковым прикреплением, а среди ругоз нередки формы, прикреплявшиеся осевым путем.

Остановимся кратко на описании названных способов прикрепленного образа жизни у ископаемых склерактиний (Кузьмичева, 1967, 1987). Осевое прикрепление наблюдается у кораллитов конической, цилиндрической и роговообразной формы. Оно осуществлялось охватом лежащего на дне твердого предме-

та – гальки, песчаного зерна, фрагмента раковины, часто обнаруживаемого в рубце прикрепления. Обычно у разных экземпляров одного и того же вида рубец прикрепления имеет разные размеры. Иногда он охватывает только эпитеческий покров, но довольно часто в него втягиваются также эндотекальные элементы. Такой рубец был описан нами (Кузьмичева, 1967) у *Peplostomilia taurica* Kusm. из берриаса Горного Крыма, обладающей широким основанием, вся нижняя поверхность которого охватывала крупные участки субстрата, в том числе гальки и другие обломки пород. Как правило, на боковых поверхностях основания этих кораллитов имеются вертикальные складки, служившие, по всей вероятности, средством увеличения механической прочности скелета.

Вполне понятно, что правильно конические и цилиндрические кораллиты, пользовавшиеся осевым прикреплением, обычно устойчиво сохраняли в течение всей жизни вертикальную ориентировку.

Иначе обстояло дело у склерактиний с рогообразными кораллитами. Эти полипы на ранних стадиях роста имели коническую форму кораллитов, однако по мере роста, приобретая изогнутость в виде рога, они вследствие смещения центра тяжести утрачивали устойчивость и под воздействием собственного веса или течений ложились на боковую поверхность и переходили к свободнолежащему образу жизни. Другие небольшие рогоизогнутые кораллиты, обладавшие достаточно надежным прикреплением, могли в течение всей жизни вести прикрепленный образ жизни.

Иной пример, не связанный с опрокидыванием кораллитов, позволяет проследить групповую изменчивость *Sagophyllia jasmundi* Wanner из упоминавшейся уже чаалджинской свиты Западной Туркмении, формировавшуюся по всей видимости, в зоне устойчивого придонного течения. Молодые кораллиты названного вида высотой до 10–12 мм обладают правильной конической формой. В процессе дальнейшего роста, попадая уже под воздействием течения, все они изгибались в его направлении почти под прямым углом.

Боковое прикрепление представляет среди склерактиний редкое явление. Однако мы проследили его на двух экземплярах *Montlivaltia cincta* Kusm. из берриасских отложений центральной части Горного Крыма, имеющих рубец прирастания не в основании, а на боковой поверхности кораллитов.

Итак, рост колоний склерактиний начинался с протокораллита, всегда прикреплявшегося к субстрату. В дальнейшем колонии либо сохраняли этот образ жизни, либо переходили к свободному лежанию на дне.

Обратимся теперь к свободнолежащему образу жизни. После прикрепления на ранних стадиях онтогенеза (астогенеза) многие склерактинии утрачивали связь с субстратом. К примеру, молодые экземпляры *Montlivaltia intumescens* Trautsch., характеризующиеся куполовидной формой кораллитов с уплощенным основанием, на котором имеется слабо выраженный рубец прирастания. Зрелые экземпляры утрачивали этот признак и переходили к свободному лежанию на дне.

Иной по характеру переход от прикрепленного к свободнолежащему образу жизни описали Э. Роневич и Э. Морицова (Roniewicz, Mogusowa, 1987) на примере одиночных кораллитов *Flabellum rariseptatum* из нижнего миоцена Антарктики. Взрослые кораллиты этого вида, утратившие прикрепление к субстрату, располагались в горизонтальном положении в иллистом осадке.

Основываясь на большом сходстве общего облика и особенно основания кораллитов и отсутствии рубца прирастания, мы полагаем, что аналогичный образ жизни с *Flabellum rariseptatum* вели и *Platytrochus clairbornensis* Greg. из монса (лузановской свиты) Черкасской обл. и *Sphenotrochus pulchellus* Edw. et Haime из верхнего эоцена (киевской свиты) Днепропетровской области.

Надежным приспособлением к свободнолежащему образу жизни склерактий в зоне мелководья, в условиях турбулентных движений водной среды, является вогнутая форма основания, увеличивающая площадь сцепления одиночных кораллитов и колоний с рыхлым субстратом. Хорошим примером этого могут служить циклолитоидные колонии *Dimorphocoenopsis beauvaisorum* Zlat. из апта Болгарии и *Aspidiscus cristatus* Linn. из сеномана Алжира. Из 200 имеющихся в нашем распоряжении экземпляров этого вида примерно две трети обладают отчетливо вогнутым, а остальные уплощенным основанием, мы полагаем, что первые были приурочены к условиям высокой динамики вод, а вторые существовали в сравнительно более спокойной обстановке. Подобную групповую изменчивость формы основания можно наблюдать также на одиночных кораллитах *Cunnolites profundus* (Opp.) из турон-сантонских отложений Малого Кавказа.

Специальные наблюдения опрокидывания под воздействием течений, проведенные Д.Ф. Скуайерсом (Squires, 1960) на примерах олигоценовых, миоценовых и плиоценовых одиночных склерактиний *Flabellum*, привели его к предположению о существовании особой филогенетической ветви, характеризующейся специфическим направлением адаптации, либо наличием гомеоморфного полиморфического их приспособления к специфическим же условиям внешней среды. Хорошим примером опрокидывания кораллитов в подвижной водной среде служат также вид *Axosmilia calceoliformis* Kusm. sp.nov., описанный нами из нижнего баррема Туаркыра, и *Tethocyathus kopetdagensis* Kusm. из чаалджинской свиты (даний-монс) Западного Копетдага. Юные кораллиты этих видов имеют точечный рубец прирастания, свидетельствующий о том, что они вели прикрепленный образ жизни, затем, с увеличением размеров, были повалены течениями на одну из сторон и дальнейшее их развитие при этой ориентировке приводило к изменению облика кораллитов, становившегося близким к известному девонскому виду ругоз *Calceola sandalina*.

Нельзя не обратить внимания на появляющиеся, хотя пока и разрозненные, сведения о различных перемещениях склерактиний как своеобразных приспособлениях к условиям внешней среды. Первым, по-видимому, обратил на это внимание Ф. Франк (Frank, 1964), описавший приспособление к самостоятельному перевертыванию зрелых колоний ныне живущего в районах Флориды, Антильских островов и Багамской банки вида *Manicina areolata* (Linn.) из подотряда *Faviina*.

Существенно расширила наши представления о подвижном образе жизни некоторых современных склерактиний работа Г.А. Джилл и А. Куатеса (Gill, Coates, 1977), содержащая не только обобщения фактического материала, но и попытку его морфофункционального анализа, результаты которого могут помочь в поисках активно перемещающихся форм среди вымерших склерактиний. Согласно указанным авторам, у склерактиний существуют три типа подвижности: 1) пассивное вращение под воздействием физических и (или) биологических факторов; 2) перманентное перемещение длительно сосуществующими с ними симбионтами или другими донными животными и 3) самостоятельное движение путем рыхления осадка под своим основанием, переворачиванием или боковым смещением.

Свободнолежащие сферические и бугорчатые колонии склерактиний, принадлежащие к первому типу, связаны с мягкими илистыми мелководными грунтами, время от времени попадающими в сферу турбулентных движений водной среды, в условиях которых и происходит их пассивное циркумротационное перемещение. Некоторые формы, например шаровидные колонии *Siderastraea*, обладают способностью переворачиваться также за счет движения щупалец.

Колонии склерактиний, относимые ко второму типу, имеют облик, сходный с описанным ранее. Их перемещение может (могло) быть связано с деятельностью их симбионтов – червей-инквилинистов, либо ракообразных, рыб и других донных обитателей.

Сопоставление строения и особенностей роста скелета ныне живущего вида *Cycloseris cyclolites* (Lam.), относящегося к третьему типу, с юрским *Chomatoseris* sp. показало, что они характеризуются многими близкими признаками: малыми размерами и дисковидной формой кораллитов, концентрическим ростом вширь, отсутствием эпитехи и вееровидным расположением трабекул в септах; к тому же они приурочены к сходным илисто-песчаным фациям, что приводит к заключению об аналогичном образе их жизни.

Как свидетельствуют Г. Джилл и А. Куатес, подвижные склерактинии приспособлены к илисто-песчаным грунтам и сосредотачиваются там, где нет седентарных организмов и присутствуют подвижные обитатели дна: моллюски, иглокожие и др. Исходя из этого они считают, что поиски ископаемых склерактиний, обладавших способностью к активному перемещению, следует вести в аналогичных фациях.

Недавно опубликованная работа (Chadwick, 1988), содержащая результаты экспериментальных наблюдений над одиночными *Fungia scutaria* (Lam.), обитающими в рифах у Гавайских островов, дополняет сведения о механизме активного перемещения склерактиний. Оказывается, что экземпляры указанного вида могут передвигаться на расстояние до 10 мм посредством расширения в ночное время своих мягких тканей и отталкивания ими от субстрата или соседних предметов. Кстати, эти небольшие по размерам формы могут также пассивно переноситься движениями воды на значительные расстояния. Способность к активному передвижению *F. scutaria* (Lam.) создала этому виду новые возможности в конкуренции со своими соседями по сообществу, в том числе и с другими склерактиниями. В этой связи возникает вопрос, не является ли возникновение адаптаций, свойственных названному виду (и другим, может быть, пока неизвестным формам), началом нового направления в процессе развития склерактиний?

Суммируя данные, можно заключить, что искать в ископаемом материале подвижные при жизни формы склерактиний следует среди мелких плоских кораллитов и колоний с вогнутым или плоским основанием, не имеющих следов прикрепления, как, например, *Fungia* и *Cycloseris* из сем. *Fungiidae*.

Интересна своеобразная реакция современного вида *Seriatopora hystrich* на ухудшение условий среды, связанная с особой формой подвижности полипов, так называемым “выпрыгиванием” их из чашек (Sammacco, 1982). При снижении подвижности и аэрации водной среды и, следовательно, ухудшении условий питания ценосарк у названного вида стягивается к полипам и последние выходят из своих чашек и отделяясь от кораллитов, дрейфуют в воде, а затем прикрепляются к субстрату и создают новую колонию. В лабораторных условиях установлено, что в течение двух-трех суток зрелая колония может потерять таким образом все принадлежавшие ей полипы.

К сожалению, зафиксировать аналогичное явление у ископаемых склерактиний, даже если оно имело место, вряд ли возможно, т.к. “выпрыгивание” полипов не сопровождается возникновением каких-то особенностей строения кораллитов.

Исследованиями Т.В. Богана и Ж.В. Уэллса (Vaughan, Wells, 1943) и Д.Ф. Сквайреса (Squires, 1958) было установлено, что начиная с конца мелового периода постепенно расширилось распространение склерактиний (прежде всего представителей *Saguarophylliina*, *Dendrophylliina* и *Fungiina*) с шельфа на континентальный склон и даже в верхнюю часть батиали Мирового океана. Приведем на

этот счет данные, имея в виду, что параллельно с изменениями глубин, происходили определенные изменения гидродинамического и эдафического факторов.

Все известные в литературе мезозойские виды из названных выше подотрядов приурочены к различным фациям. Ныне живущие виды этих же подотрядов встречаются в значительно большем батиметрическом диапазоне. Так, представители родов *Ceratotrochus*, *Paracyathus*, *Desmophyllum* и *Caryophyllia* из подотряда *Caryophyllina* достигают соответственно глубин 732 м, 1472 м, 2286 м и 2743 м; представители родов *Thecosammia*, *Balanophyllia* и *Dendrophyllia* из подотряда *Dendrophylliina* – соответственно глубин 1097 м, 1100 м и 1372 м и, наконец, представители рода *Fungiacyathus* из подотряда *Fungiina* известны на глубинах от 58 до 5868 м.

Специалисты, изучавшие современную глубоководную фауну (Squires, 1958; Chevalier, 1960; Келлер, 1974) констатируют, что подобный экогенез склерактических связанный с выработкой адаптивных, по сути, неотенических признаков, выражающихся в сокращении числа септ, усиления их орнаментации и общем утонении скелета кораллитов. Интересный пример этого приводят Д.В. Уэллс (Wells, 1957) и Н.Б. Келлер (1974). Согласно их данным группа видов из рода *Flabellum*, известного с эоцена поныне, обитавшая на глубинах шельфа и батиали (до 1200 м), характеризуется многочисленными септами (от 80 до 348) и слабо развитой скульптурой, тогда как другие виды, встречающиеся в интервале глубин от 400 до 2800 м имеют малочисленные и более тонкие септы, боковые поверхности которых покрыты отчетливо выраженными гранулами.

Сходная картина экогенеза была установлена нами (Кузьмичева, 1987а) при изучении рода *Micrabacia* из подотряда *Fungiina*. Эволюция этого рода, начиная с рубежа альба и сеномана, состояла главным образом в увеличении пористости септ и росте числа синаптикулярных брусков, что скорее всего было связано с расширением батиметрического ареала его представителей. Сказанное находит подтверждение в данных О. Кюна (Kühn, 1967) о распространении кайнозойских видов этого рода в интервале глубин от 90 до 330 м.

В общем в этом же направлении шло развитие и рода *Stephanophyllia*, взявшего начало в эоцене от *Micrabacia*. Уже наиболее древний его вид *St. imperialis* Mich. из эоцена Франции характеризуется крупными кораллитами, расщеплением дистальных краев септ на трабекулярные шиповидные выступы и более сильным развитием синаптикулярных брусков. Эти признаки еще более ярко выражены у миоценового вида *St. elegans* Brönn и современного вида *St. formosissima* Moseley, обитающих на глубинах от 73 до 830 м. Вершиной адаптации на больших глубинах (до 4000 м) в рассматриваемом морфогенетическом ряду является род *Leptoporus*. Наиболее характерными адаптивными признаками *L. discus* Moseley являются сильно расширенное основание кораллитов и большая пористость септ, дистальные края которых несут длинные шиповидные выросты.

## 4.2. Биотические факторы

Биотические взаимоотношения рецентных склерактиний изучались многими специалистами. Значительно меньше в этой области сделано палеонтологами (Геккер, 1966; Кузьмичева, 1972б; Краснов, Силина, 1983, и др.), а между тем биотические факторы играли большую роль в эволюции организмов вследствие прежде всего внутргрупповой конкуренции.

Ниже мы приводим обобщения преимущественно собственных исследований, сочетая их с литературными данными, о влиянии биотических факторов на развитие древних и ныне живущих склерактиний и октокораллов.

**Трофический фактор.** Наиболее важным биотическим фактором, обеспечивающим жизнедеятельность организмов, является пища. Ее отсутствие, несмотря на прочие благоприятные условия внешней среды, неизбежно приводит к гибели организмов.

Ныне живущие склерактинии относятся преимущественно к пассивным фильтраторам, сестонофагам и питаются в основном зоо- и фитопланктоном и органическим детритом (Преображенский, 1986).

Нет оснований думать, что мезозойские представители этих групп пользовались принципиально иной по характеру пищей, хотя с биохимической точки зрения состав организмов, входивших в их "меню", был иным.

Указанные продукты питания изобилуют в фациях рифов и других органогенных построек, характеризующихся разнообразием систематического состава склерактиний. Но даже в этой оптимальной обстановке не могли не давать о себе знать индивидуализированные условия питания полипов, зависевшие от их ориентировки, размеров и взаиморасположения в колониях. Несомненно, расположение полипов на некотором расстоянии друг от друга способствовало захвату пищи, приносимой током воды во взвешенном состоянии. И наоборот, сближенные полипы, находящиеся в большом количестве на одном уровне, оказываются в неблагоприятных условиях.

Одним из примеров борьбы за пищу могут служить массивные колонии склерактиний *Styliina stetmai* Prev. из верхнего апта (клансея) Центральных Кызылкумов, характеризующиеся расположением кораллитов (полипов) на различном уровне по отношению к чашечной поверхности. Аналогичное явление мы наблюдаем и у дендроидных тамнастероидных колоний *Tamnoseris arboreascens* Félix из берриаса Крыма. Этот адаптивный признак наблюдается и у ряда современных склерактиний.

Другим приспособлением для захвата большего количества пищи служило, с нашей точки зрения, внутричашечное почкование у одиночных кораллов. Например, в берриасском ярусе Горного Крыма наряду с одиночными формами *Montlivaltia kaufmani* Koby, *M. crimea* Kusm. и др. встречаются формы, принадлежащие этим же видам, но отличающиеся от первых возникновением вокруг материнского организма ряда дочерних чашек. Д.В. Наумов и Ф.А. Пастернак (1968) склонны объяснять это влиянием повышенного содержания в воде илистых частиц. Возразить против этого предположения трудно, т.к. указанные виды действительно обитали на илистом органогенно-обломочном субстрате (Кузьмичева, 1963). Но вместе с тем следует заметить, что увеличение притока воды, обусловленное появлением дочерних почек, одновременно способствует интенсификации дыхания и питания.

**Приженные связи склерактиний с другими организмами.** Известно, что в природе имеет место выборочность постоянных форм обитания живых существ. Для склерактиний высшим типом сожительства является их симбиоз с водорослями – зооксантеллами, отдающими в процессе фотосинтеза склерактиниям кислород и поглощающими выделяемый ими углекислый газ. Некоторые примеры влияния этого симбиоза, т.е. совместного существования двух организмов, приводящего к взаимной выгоде, но без активной заинтересованности одного из них, как и реакции склерактиний, не находившихся в сожительстве с зооксантеллами, были рассмотрены нами в предыдущем разделе.

Среди современных склерактиний широко развиты явления сожительства с другими организмами, кроме зооксантелл, в формах синойкии, симбиоза и паразитизма. Нам удалось наблюдать синойкию и симбиоз раннемеловых склерак-

тиний, относящихся к разным родам, а также с гидроидными и червями-трубокожилами.

Часто удается зафиксировать сожительство раннемеловых склерактиний и червей-трубокожилов. На примере большого количества колоний можно видеть, как почкующиеся полипы постепенно окружали трубы морских червей, прикрепившиеся к их краю; через некоторое время эти трубы оказывались уже в центре колонии. В других случаях черви-трубокожилы, прикрепившиеся к чашечной поверхности скелета, заглушали в процессе роста развитие ряда полипов, либо вынуждали их обволакивать трубку, изменяя свою конфигурацию, но сохраняя при этом жизнеспособность.

У одиночных склерактиний *Montlivaltia kaufmanni* Koby и *M. crèmea* Kusm. на-ми было прослежено разнообразное сочетание с червями-трубокожилами, рас-сматриваемое в качестве синойкии. Обычно черви-трубокожилы различно при-креплялись к чашечной поверхности. Они либо кольцом окружали чашку, либо росли вместе с кораллитом и были ориентированы вертикально по его стенке.

Ископаемый материал редко позволяет судить о выборочности постоянных форм обитания одних организмов по отношению к другим. Поэтому наше вни-мание привлек тот факт, что обитавший в том же биотопе с названными выше представителями рода *Montlivaltia* вид *Paramontlivaltia valanginensis* Kusm. харак-теризуется полным отсутствием описанного выше сожительства с червями-трубокожилами. Это заключение, основанное на просмотре сотен кораллитов *P. valanginensis* Kusm., приводит к заключению, что этот вид обладал какой-то защитной реакцией по отношению к червям-трубокожилам.

Достоверный пример сезонного сожительства был обнаружен нами при изу-чении *Smilothrochus excavatus* Nag. из маастрихта Прикаспийской впадины. Одиночные кораллиты этого вида ритмично, с интервалом 3,5–5 мм, трижды опоя-саны у чашечного края лентовидными колониями восьмилучевого коралла *Epiphaxum alloporoides* Lonsd. Отмеченные ритмы отвечают годичному прирос-ту кораллитов *S. excavatus* Nag.

Наиболее разнообразные прижизненные связи отмечены нами у восьмилу-чевых кораллов из отряда *Gorgonaria*. Нередко интернодии *Paris* несут следы нарушений нормального их роста, вызванные, как мы полагаем, прижизненны-ми травмами и деятельностью организмов-комменсалов. Выяснению сущности этих явлений способствовали наши наблюдения над колонией современной *Isidella elongata* Esper., извлеченной с глубины 800 м в Средиземном море (сборы К.М. Шимкуса). Наряду с целыми интернодиями в пределах указанной колонии были обнаружены искривленные, сильно поврежденные интернодии, травмиро-ванные какими-то хищниками.

На поверхности интернодиев очень часто различимы разнообразные по форме и размерам вздутия и выросты. Изучение их при помощи поперечных и продольных пришлифовок показало, что они представляют собой следы жизне-деятельности различных симбионтов. Крупные вздутия и сучковидные выросты связаны с деятельностью членистоногих из отряда *Sorceroda*, мелкие куполооб-разные вздутия – с деятельностью прикреплявшихся фораминифер рода *Rosalina*, а нитевидные поперечные кольца на интернодиях очень напоминают следы сверления мшанок. Кстати, мшанки после копепод являются наиболее распространенными симбионтами горгонарий. Кроме следов сверления, мшан-ки из отряда *Cyclostomata*, существовавшие в симбиозе с *Krimella klikschini* Kusm., образовывали своеобразные гроздевидные колонии, трудно отграничи-ваемые от колонии коралла. Все эти организмы попадали внутрь полости коло-ний горгонарий вместе с током воды через систему каналов ценосарка и суще-

ствовали вместе с хозяином до тех пор, пока новые слои нарастания интернодиев не замуровали их, после чего они погибали.

Важную роль в развитии бентосных организмов, в том числе склерактиний и октокораллов, играет плотность поселений, которая нередко приводит к гибели одного из конкурентов.

Наши исследования (Кузьмичева, 1972а) показали, что тесное поселение нередко приводило к существенному изменению формы скелета. Так, в нижнеготеривских биогермах окрестностей с. Мазанка в Крыму нами обнаружены две экологические морфы *Styliina fruticulosa* Kusm., возникновение которых, несомненно, было вызвано различными условиями роста этих колоний. Одна из этих морф – стелящаяся – развивалась в обстановке свободного роста вширь, тогда как другая, дендровидная, была стеснена и это обусловило возникновение выступов на ее поверхности.

В фациях биогермов и биостромов часто наблюдается борьба за пространство между склерактиниями, гидроидными, мшанками, играющими роль породообразующих организмов, а также между ними и организмами-рифолюбами: двустворчатыми и брюхоногими моллюсками, брахиоподами и др.

На отдельных участках боковой поверхности некоторых экземпляров одиночных склерактиний *Montlivaltia* sp. из берриаса Горного Крыма, лишенных эпитехи, наблюдаются разнообразное искривление септ и развитие известковых микронодреватых образований. Мы полагаем, что это явление обусловлено прижизненными травмами (может быть, укусами хищников) и последующим их залечиванием, либо деятельностью неизвестных паразитировавших организмов.

Посмертные связи склерактиний с другими организмами. После гибели склерактиний их скелеты играли роль субстрата для различных представителей бентоса. Наиболее часто на колониях раннемеловых склерактиний поселялись известковые водоросли, остатки которых имеют вид бесцветных корочек или слоистых обволакиваний. Особенно много водорослевых обволакиваний на стволах кустистых и дендровидных колоний *Thecosmilia tobleri* Koby, *Styliina fruticulosa* Kusm., *Thamnoseris arborescens* Felix и *Microsolena kugleri* Wells, порой затрудняющих определение их систематической принадлежности. Очень часто в качестве обволакивающих организмов выступают известковые губки, строматопороиды и хететиды.

Скелеты склерактиний после гибели полипов служили хорошим субстратом для прикрепления агглютинирующих фораминифер *Litoutuba* sp., *Bdelloidina* sp.<sup>1</sup>, мшанок из родов *Stomatopora* и *Vereticulosia*<sup>2</sup>, червей-трубокожилов – *Serpula* и *Spirorbis*, тацидных брахиопод и устриц.

Следует заметить, что мы, как и другие палеонтологи, имеем дело, прежде всего с эпифионтами, которые вели прикрепленный и зарывающийся образ жизни и редко, по косвенным признакам, можем судить о деятельности подвижных эпифионтов.

Все перечисленные выше эпифионты, кроме агглютинирующих фораминифер и тацидных брахиопод, приурочены к склерактиниям, обитавшим как в фации биогермов, так и глинистых органогенно-обломочных известняков. Раковины же агглютинирующих фораминифер встречены лишь на колониях склерактиний из нижнебарремских биогермов и биостромов Малого Балхана. Остатки тацидных брахиопод обнаружены на одиночных кораллитах и колониях из берриасских и нижнеготеривских биогермов Горного Крыма, а также из органоген-

<sup>1</sup> Определение Т.Н. Горбачик.

<sup>2</sup> Определение В.А. Сокурова

ных построек Малого Балхана (Кузьмичева, Прозоровский, 1968б). Прирастающие к колониям или одиночным кораллитам раковины устриц сохраняются не всегда. В случае, если они были уничтожены, на скелетах склерактиний можно заметить следы прикрепления, представляющие собой небольшие овальные наросты, в поперечнике примерно 7–10 мм, утолщенные по краям, ноздреватой структуры и обычно с фиолетовым оттенком.

Среди посмертных эпифионтов (эндобионтов) склерактиний часто встречаются сверлящие организмы. Наиболее широко распространенным из раннемеловых сверлильщиков скелетов склерактиний являются двустворчатые моллюски – литодомусы. Часто следы их деятельности прослеживаются, например, на колониях из базального горизонта клансея Центральных Кызылкумов (Кузьмичева, Пяновская, 1970), нижнеготеривских органогенных построек юго-западного Крыма, а также баррем-аптских органогенных построек Мармарошской зоны Карпат (Круглов, Кузьмичева, 1968).

На втором месте по распространению стоят, по-видимому, следы сверлений усоногих раков *Brachyzapfes elliptica* Codez. Впервые они были описаны в работах Ж. Кодез, Р. Заинт-Зейне, 1957 (Codes I., Saint-Seiner, 1957) и А. Зейлахера (Seilacher, 1968). В плане эти сверления имеют эллипсоидальные очертания с одним заостренным и другим расширенным концом. В продольном сечении они сходны с несколько искривленной колбочкой. Размеры описываемых сверлений невелики: в поперечнике 1–1,5 мм и глубиной 1,5–1,8 мм.

Следы сверлений *Brachyzapfes* наиболее часто встречаются на колониях и одиночных кораллитах из верхнеаптских (клансейских) отложений Центральных Кызылкумов и нижнеготеривского биострома в окрестностях с. Трудолюбовки в юго-западном Крыму. Несколько меньше их на колониях из других местонахождений раннемеловых органогенных построек юга бывшего СССР.

Довольно широким распространением на скелетах раннемеловых склерактиний пользуются своеобразные следы сверлений губки *Clione*.

Зоологи, изучающие современные коралловые рифы, отмечают огромную разрушающую роль известковых водорослей. Определение же этих следов жизнедеятельности на современном и особенно ископаемом материале затруднено значительным их сходством со сверлениями грибов, губок и мшанок.

На ряде колоний *Heliocoenia* sp. из берриасских биогермов юго-западного Крыма (с. Высокое) различимы следы сверлений, напоминающие таковые известковых водорослей *Abebiella*, а на колониях *Actinastraea colliculosa* Trautsch. и *Ellipsocoenia plana* From. из уже упоминавшегося выше нижнеготеривского биострома у с. Трудолюбовка и *Mesotrophia pjanovskae* Kustm. из верхнего апта (клансея) Центральных Кызылкумов – рода *Girvanella*.

Кроме описанных, на скелетах некоторых раннемеловых склерактиний обнаружены следы деятельности организмов-сверлильщиков невыясненного систематического положения. Из них наиболее широко распространены сверления, напоминающие прямые или несколько искривленные ножевые порезы, протяженностью от 5 до 30 мм, шириной 0,5–1,2 мм и глубиной 0,8–1,2 мм. Они отмечены нами на одиночных и колониальных склерактиниях из берриаса и нижнего готерива Горного Крыма, нижнего баррема Закавказья и Малого Балхана.

Иной формы встречены нами сверления на эпитеке берриасских *Montlivaltia kaufmani* Koby и M. sp. из Горного Крыма. Они представляют собой цепочки углублений, каждое из которых напоминает сверление усоногих раков *Brachyzapfes elliptica* Codez, но отличается более резко выраженными треугольными очертаниями. Общая протяженность этих цепочек колеблется от 8 до

20 мм; размеры же отдельных сверлений составляют: длина 0,8–1 мм и глубина 1,3–1,5 мм.

На основании всего сказанного для нас несомненно, что полевые и лабораторные наблюдения над эпи- и инфауной, сопутствующей склерактиниям при жизни или посмертно, открывают большие возможности для выяснения фациальных обстановок прошлого. Ярким примером в этом отношении может быть установленная нами тенденция в углублении раннебарремского бассейна на территории Западной Туркмении (Малый Балхан), фиксируемая постепенным уменьшением количества эпифитонтов на склерактиниях, слагающих здесь, наряду с другими рифостроителями, пять горизонтов органогенных построек (Кузьмичева, Прозоровский, 1968а).

Настоящая глава является попыткой обобщения накопленных нами наблюдений по палеоэкологии ископаемых склерактиний и октокораллов и она не может претендовать на полноту охвата всего фактического материала. Свою задачу мы видели прежде всего в том, чтобы подвести итог своей многолетней работе и привлечь внимание других специалистов к этой увлекательной и важной области исследований.

## Глава 5

# НИЖНЕМЕЛОВЫЕ ОРГАНОГЕННЫЕ ПОСТРОКИ ЮГА БЫВШЕГО СССР

Изучение ископаемых органогенных построек, как индикаторов специфических физико-географических условий среды имеет большое теоретическое и практическое значение для палеонтологии, литологии, фациального и палеогеографического анализа.

Термин “органогенные постройки” используется в качестве обобщенного наименования всех разнообразных карбонатных геологических тел органогенной природы, образованных остатками бентосных, главным образом, колониальных беспозвоночных животных и растительных организмов, захороненных преимущественно в прижизненном положении (Ископаемые рифы ..., 1968, с. 248).

Следует привести и более развернутое определение: “органогенная постройка – обособленное, массивное карбонатное тело, образованное скелетами остатками колониальных и одиночных организмов, нараставших один на другой, захороненных на месте роста и создававших устойчивый каркас, внутри которого накапливались генетически связанные с ним карбонатные осадки, что приводило к образованию особых участков морского дна со своим биоценозом и особым комплексом осадков, возвышающихся и отличающихся от окружающих участков” (Королюк, Михайлова, 1975, с. 12).

Органогенные постройки известны начиная с позднего докембра, особенно же широкого развития они достигли в мезозое и кайнозое и продолжают существовать в современном Мировом океане в тропических и субтропических районах. Естественно, что систематический состав их каркасообразующих (рифостроюющих) и населяющих (рифолюбивых) организмов неоднократно претерпевал существенные изменения. При этом сохранялись характерные морфологические и структурно-фациальные особенности, присущие разным типам этих геологических тел, что позволяет классифицировать и различать их в ископаемом состоянии.

Важную роль в разработке классификации и составлении методики изучения ископаемых органогенных построек сыграли Третья и Четвертая палеоэколого-литологические сессии, проведенные по инициативе и под руководством Р.Ф. Геккера. Труды этих сессий опубликованы под наименованием “Ископаемые рифы и методика их изучения” (Свердловск, 1968). Дальнейшие результаты исследований в этом направлении помещены в сводках “Ископаемые органогенные постройки, рифы, методы их изучения и нефтегазоносность”, Наука, 1975; “Литология и палеогеография биогенных массивов”, Наука, 1975; “Геологическая съемка в районах развития отложений с органогенными постройками”, Л.: Недра, 1982.

С нашей точки зрения, классификация органогенных построек, приведенная в последней из названных выше сводок (см. табл. 2), в основном удовлетво-

рят современным знаниям в данной области исследований, хотя в деталях и нуждается в совершенствовании.

Перейдем теперь к описанию в стратиграфической последовательности органогенных построек, обнаруженных и изученных нами в разрезах нижнемеловых отложений Горного Крыма (Кузьмичева, Шаля, 1962; Кузьмичева, 1966а, б), Малого Балхана и Туаркыра в Западной Туркмении (Кузьмичева, Прозоровский, 1968), Мармарошской зоны Украинских Карпат (Чернов, 1968; Круглов, Кузьмичева, 1968; Кузьмичева, 1975), Азербайджанской части Малого Кавказа (Кузьмичева, 1975).

В последние годы аналогичные органогенные постройки были встречены сотрудниками Мальм-неокомской экспедиции кафедры исторической геологии СПГУ в разрезах нижнего мела Большого Балхана и Копетдага (Бугрова, Пребраженский и др., 1985; Бугрова, 1986, 1989; Бугрова и др., 1987).

Закономерности распространения мезозойских и кайнозойских органогенных построек в мировом масштабе рассмотрены М. Жинью (1952), К.С. Кузьминской и В.Е. Хайном (1964), Р.У. Скоттом (Scott, 1988), а позднеюрских и раннемеловых на территории бывшего Советского Союза и сопредельных стран Западной Европы нами (Кузьмичева, 1966б; Макридин и др., 1968). Приведем выше опубликованную нами схему (рис. 33), не претерпевшую изменений уже в течение более 20 лет.

Основными породообразующими (каркасными) организмами исследованных нами сооружений являются склерактинии, существенную роль играют также известковые водоросли, гидроиды и рудисты.

Как мы убедились, начальным в процессе формирования всякой органогенной постройки оказывается появление взаимовыгодного сожительства колониальных организмов (в нашем случае склерактиний) и симбионтных с ними водорослей – зооксантелл, приуроченных по аналогии с современными кораллами к эктодерме полипов и стимулировавших функционирование выделяющих карбонатное вещество клеток.

**Б е р и а с с к и й я р у с. Нижнеберриасский подъярус.** Наиболее древние из нижнемеловых органогенных построек встречены нами в нижнеберриасском подъярусе юго-западной части Горного Крыма в полосе, прилежащей к старому шоссе Бахчисарай–Ялта. Здесь, на северном склоне Айпетринской яйлы, стратиграфически выше карбонатно-терригенных пород с *Virgatosiphinctes transitorius*, характерным для верхнего титона Штрамберга, лежит толща известняков и мергелей мощностью порядка 100 м, возраст которой датируется ранним берриасом на основании присутствия *Pseudosubplanites ponticus* Ret. и трех горизонтов с остатками нериней *Phaneroptyxis broili* Pčhel. Из-за залесенности района непосредственный переход от верхнего титона к берриасу проследить не удалось.

В рассматриваемом разрезе нами прослежены три седиментационных цикла, каждый из которых начинается обычно детритусовыми известняками и заканчивается мергелями и глинами.

К мергелистым породам приурочены холмообразные и линзовидные мало мощные (до 1,5–2 м и протяженностью 3–4 м) кораллово-гидроидные калипты (миниатюрные биогермы), образованные кустистыми дендроидными и массивными колониями склерактиний: *Latomeandra plicata* Goldf., *Placophyllia rugosa* Beck., *Selenogyra geikieli* Ogilvie, *Cyathophora hexalobata* Kusm., а также реже встречающимися колониями миллелорин и хететид (рис. 36).

Преобладание среди указанных видов форм, широко распространенных в верхнем титоне Западной Европы, склоняют нас к предположению о принад-

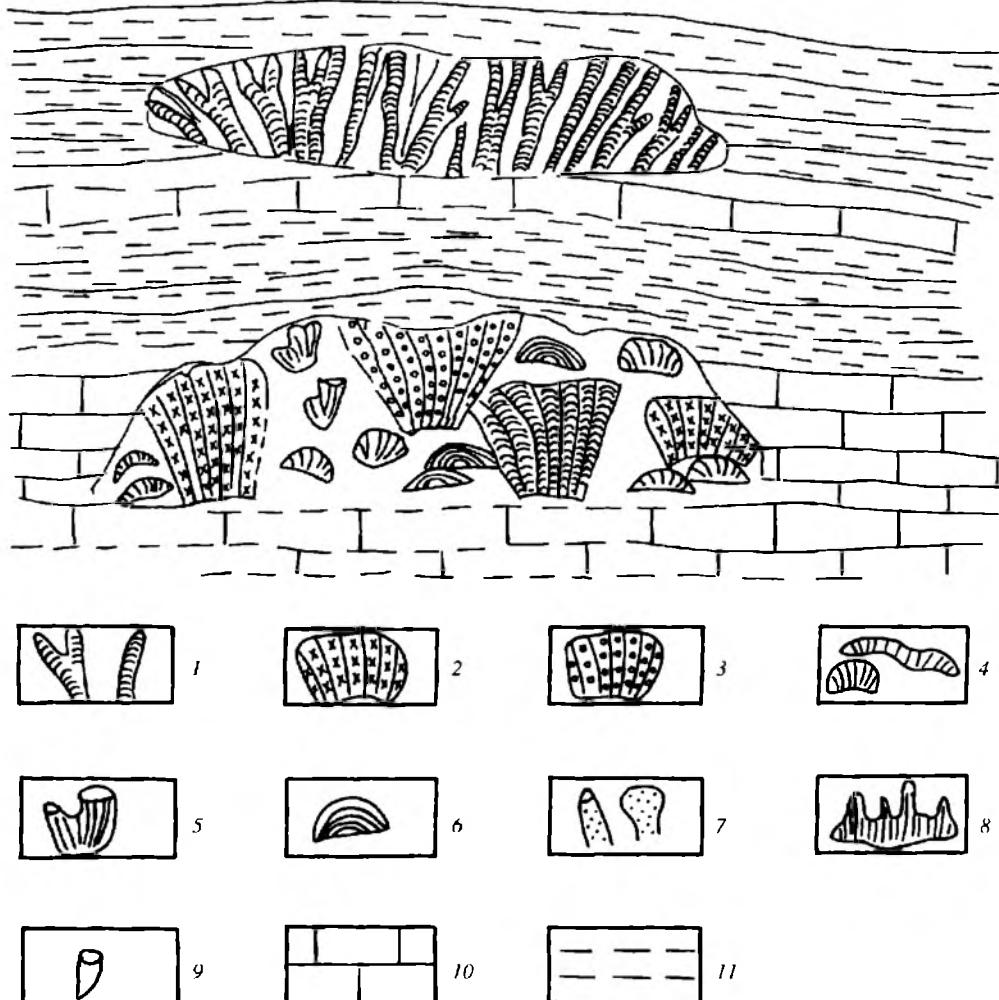


Рис. 36. Схема строения органогенных построек (калипты) среди карбонатно-мергелистых пород нижнего берриаса Крыма (шоссе Бахчисарай-Ялта)

1 – кустистые колонии строматопорид, 2 – кустистые колонии склерактиний из фунгиин, 3 – кустистые колонии из стилинин, 4 – массивные колонии склерактиний, 5 – колонии р. Latomeandrina, 6 – полусферические колонии миллепорин, 7 – одиночные губки, 8 – колониальные губки, 9 – одиночные кораллы, 10 – известняки, 11 – глины

лежности данных органогенных тел к пограничной толще титона и берриаса. Обилие дискоциклин подтверждает это.

Более достоверно к нижнему подъярусу берриаса принадлежат холмообразные биогермы высотой 2,5–3 м и протяженностью в разрезе 4–5 м, залегающие среди песчаных глин в бассейне реки Сары-су у южной окраины с. Балки (рис. 37). Образованы они корковидными и цилиндрическими губками, дендроидными и уплощенными колониями строматопорид и очень редких склерактиний *Baksanophyllia cylindrica* Kusm., а также неопределенных гексантиниарий (?). Очень широко распространены остатки червей-трубокожилов. Стратиграфически этот горизонт с биогермами лежит выше слоев с *Bertiasella privasensis*.

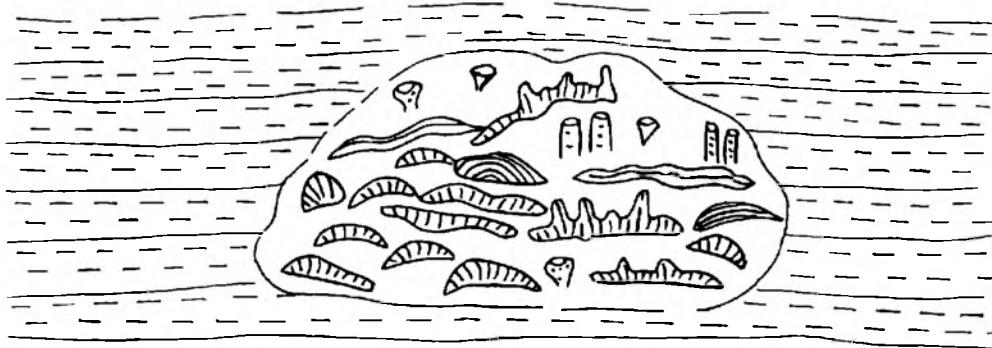


Рис. 37. Схема строения нижнеберриасских губково-гидроидных биогермов в бассейне р. Сары-су у с. Балки (Центральный Крым)

Условные обозначения см. на рис. 36



Рис. 38. Схема строения нижнеберриасских губково-коралловых биогермов в основании горы Баксан (Центральный Крым)

Условные обозначения см. на рис. 36

Также в Центральном Крыму, в бассейне р. Бурульчи у северной окраины с. Межгорье, в основании возвышенности 515, что у горы Баксан, залегает толща известковых глин и мергелей с глыбообразными биогермами высотой 1,7–2,5 м и протяженностью 4–10 м (рис. 38). Основными каркасными организмами рассматриваемых биогермов являются кремневые губки, скелеты которых имеют разнообразную форму: коническую, цилиндрическую, грибовидную и лепешковидную и др. Склерактинии представлены лепешковидными, конично-цилиндрическими и полусферическими колониями *Microsolena guttata* Koby, *Dimorpharaea burultschensis* Kusm., *Baksanophyllum cylindrica* Kusm., часто встречающимися вместе с губками в прижизненной ориентировке.

С нашей точки зрения, биогермы района с. Межгорье стратиграфически соответствуют биогермам окрестностей с. Балки. Согласно Т.Н. Богдановой, С.В. Лобачевой (1981) данный горизонт органогенных построек отвечает слоям с *Sympythyris arguinensis* Moiss., т.е. нижней части верхнего берриаса.

Заслуживает уточнения и наименование описываемого горизонта. Если первоначально его называли “губковым”, то при более детальном изучении оказалось, что наряду с губками каркасными организмами этих биогермов являются также склерактинии, преимущественно фунгины.

Небольшое разнообразие здесь систематического состава склерактиний обусловлено, несомненно, неблагоприятными условиями существования этих организмов, особенно из-за поступления большого количества илестого материала, о чем свидетельствует заполнение им всех пустот в биогермах.

Организмы-рифолюбы в описываемых биогермах представлены прикрепленными агглютинирующими фораминиферами, одиночными склерактиниями *Montlivaltia cf. kaufmani* Koby и *Aplocyathus* sp., червями-трубокожилами, мшанками, разнообразными бивальвиями (прикрепленными, передвигавшимися, сверлильщиками), тецидными брахиоподами и морскими ежами.

По устному сообщению Н.И. Лысенко стратиграфическому положению горизонта губково-коралловых биогермов, что в основании горы Баксан, соответствует губковый пласт в юго-западной части Горного Крыма (на седловине между Ялпах-кай и Сюрю-кай), лежащей выше титонских конгломератов и толщи переслаивания известняков и аргиллитов. Из склерактиний в этом губковом пласте обнаружены редкие мелкие ветвистые колонии склерактиний *Oculina monesteriensis* Kusm. sp. nov. и одиночные формы *Montlivaltia* sp.

Верхнеberriasy подъярус. В Центральной и Юго-Западной частях Горного Крыма на терригенно-карбонатных породах с верхнеберриасскими аммонитами *Euthymuceras euthymi* Pict. (г. Баксан, высота 515 и др.), на органогенно-обломочных известняках, псевдооолитовых известняках (реки Бельбек, Зуя, Бештерек и др.), иногда лишенных органогенных остатков, но лежащих выше слоев с *Sympthyridia argunensis* Moiss., залегают известняки, заключающие органогенные постройки (Кузьмичева, 1966а). Стратиграфическое положение этой толщи, несмотря на обилие ископаемых остатков, длительное время остается спорным. Н.С. Бендукидзе (1961) принимала эти породы за баррем (ургон), В.В. Друшниц (1960, 1963), Е.И. Кузьмичева и А.А. Шаля (1962), Е.И. Кузьмичева (1966а), Н.И. Лысенко и Б.Т. Янин (1979) относили указанную толщу к валанжину, Т.Н. Богданова и С.В. Лобачева (1981) – к верхнему берриасу.

Сложность данного вопроса состоит в том, что породы, слагающие данную толщу, включая органогенные постройки, содержат разнообразный комплекс остатков бентосных организмов (склерактинии, брахиоподы, бивальвии и др.), в котором не обнаружены надежные руководящие формы берриаса или валанжина. Что же касается монографически изученных мной склерактиний, то приводимый их комплекс не имеет аналогов ни в стратотипах названных ярусов, ни в их разрезах других регионов.

Исходя из имеющегося фактического материала, я в своих построениях с известной долей условности отношу рассматриваемую толщу с органогенными постройками к верхнему берриасу.

Перейдем теперь к описанию собственно органогенных построек, прослеженных мною по долинам и водоразделам рек Бельбек, Зуя, Бештерек и Бурульча. Выяснено, что они представляют собой горизонт водорослево-коралловых и водорослево-гидроидно-коралловых биогермов, причем их морфология, размеры, характер залегания, состав породообразователей не испытывают по простиранию существенных изменений (кроме г. Баксан и высоты 515). Имеющиеся же отклонения носят частный характер, обусловленный в большинстве случаев индивидуализированными обстановками условий роста организмов.

Размеры биогермов колеблются в пределах 2,5–11 м высоты и 3–10 м протяженности в разрезах. Подстилающими и вмещающими их породами чаще всего являются органогенно-обломочные известняки, состоящие из фрагментов скелетов кораллов, гидроидов, брахиопод, бивальвий и др.

Наиболее хорошо эти биогермы обнажены в Юго-Западном Крыму, в окрестностях с. Н. Голубинка на р. Бельбек. Начиная с бассейна р. Черной, горизонт биогермов протягивается в северо-восточном направлении к бассейну р. Кача, где постепенно выклинивается, а затем снова появляется в Центральном Крыму.

Биогермы, изученные мной в районе с. Н. Голубинка, приурочены к органогенно-обломочным известнякам. Они имеют неправильную холмообразную форму, отчетливо выраженную в рельефе склонов речной долины.

Местами в биогермах и межбиогермных понижениях имеются скопления гальки кварца, свидетельствующие о близости области сноса.

Основными породообразующими организмами рассматриваемых биогермов являются колониальные склерактинии, синезеленые водоросли и гидроидные. Преобладание массивных корковидных и лепешковидных колоний склерактиний и гидроидных, плотно прилегающих одна к другой, придает поверхности биогермов "чешуйчатый" характер. Наиболее широко распространены здесь массивные колонии – *Actinastrea aff. scyphoidea* Wells, *Cyathophora exavata* From., *C. mirtschinkae* Kusm., *C. hexalobata* Kusm., *Styliina pachystylina* Koby, *St. favrei* Koby, *St. karakaschi* Kusm., *Diplocoenia polygonalis* Kusm., *D. octoseptata* Kusm., *D. decaseptata* Kusm., *Rhipidogrya belbekenia* Kusm., *Clausastraea saltensis* All., *Amphiastraea aetiopica* Dietrich, *Comoseris meandrodes* (Koby), *Microsolena distefanoi* Prev., *Microphyllia inaequensis* Orb., *Latiastrea gracilis* Orb. и др. Кустистые же формы представлены всего двумя видами: *Calamophyllum compressa* Orb. и *Thecosmilia tobleri* Koby.

Немаловажную роль в строении биогермов играют хететиды и строматопориды, а также гидрокораллы из рода *Millepora*. Синезеленые водоросли чаще всего обволакивают известковыми корочками колонии в биогермах или в виде округлых стяжений выполняют промежутки между колониями.

Организмы-рифолюбы в биогермах представлены известковыми губками, одиночными склерактиниями, червями-трубокожилами, мшанками, якорными и прираставшими брахиоподами, устрицами, гастроподами, морскими лилиями и ежами. В биогермах обитали также организмы, способствовавшие их разрушению. К ним относятся сверлящие синезеленые водоросли, губки *Cliona*, бивальвии-литодомусы и усоногие раки *Brachyzapfes*. Следы деятельности этих организмов можно увидеть на колониях кораллов, причем сверления бивальвий и усоногих раков встречаются чаще, чем других сверлильщиков (Кузьмичева, 1966а).

Аналогичный состав строящих организмы и рифолюбов зафиксирован на ми и в биогермах, обнаженных в окрестностях сел Богатое Ущелье, Горное и Высокое.

В Центральной части Горного Крыма в окрестностях с. Соловьевка в склоне долины р. Бештерек биогермы залегают на слоистых органогенно-обломочных, нередко грубоdetритусовых известняках (рис. 39). Они состоят из хорошо окатанных частиц микрозернистого вещества и обломков игл морских ежей, раковин бивальвий и гастропод, обломков скелетов кораллов. Характерно для этих известняков также наличие остатков багряных водорослей из группы *Lithothamnium* и конических образований с поперечными перегородками, относимых В.П. Масловым к водорослям из рода *Coscinoconus*. Размеры обломков скелета организмов колеблются от 0,1 до нескольких миллиметров, но в пределах каждого слоя видна некоторая их сортированность по грануло-метрическому составу.

Вмещающие биогермы породы представлены органогенно-детритусовыми и органогенно-обломочными известняками. Первые из них сложены совершенно неотсортированными по величине и окатанности обломками игл морских ежей, члеников криноидей, раковин гастропод, фораминифер и колоний мша-

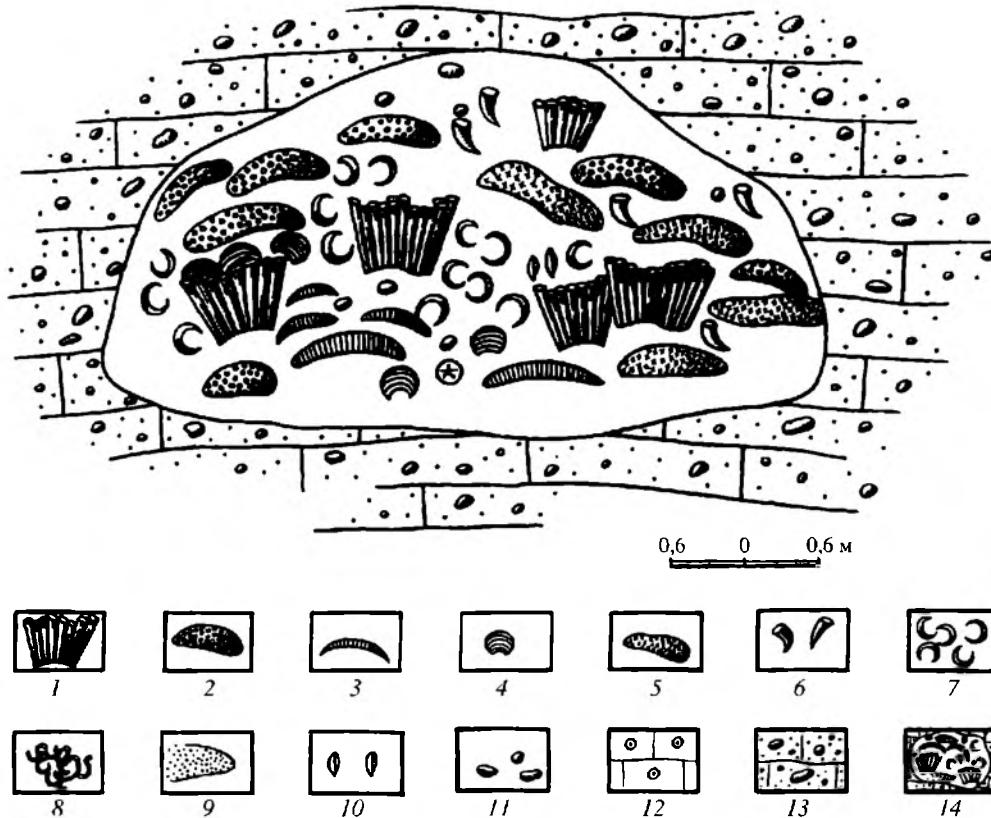


Рис. 39. Схема строения биогерма среди известняков верхнего берриаса в долине р. Бештерек у с. Соловьевка (Центральный Крым)

1 – колонии склерактиний кустистой формы, 2 – массивные колонии, 3 – колонии лепешковидной формы, 4 – гидроидные колонии, 5 – желваковидные колонии склерактиний, 6 – одиночные кораллы, 7 – устрицы, 8 – черви-трубокожилы, 9 – линзы песка внутри построек, 10 – якорные брахиоподы, 11 – галька кварца внутри построек, 12 – оолитовый известняк, 13 – органогенно-обломочный известняк, 14 – водорослево-коралловые постройки среди обломочных и оолитовых известняков

нок и склерактиний. Обычно обломки имеют тонкую волнистую пористую оболочку, образованную, по-видимому, синезелеными водорослями. Вблизи биогермов преобладают дегритусовые известняки, а в удалении от них органогенно-обломочные.

Сами развитые здесь водорослево-коралловые биогермы имеют неправильно-коническую, трапециевидную и грибовидную форму и образуют единый горизонт, протягивающийся на восток вплоть до бассейна р. Сары-су. Высота биогермов 2–4 м, протяженность по выходу в разрезе 4–7 м; расстояние между соседними биогермами порядка 4–12 м.

Основными породообразующими их организмами являются склерактинии, представленные кустистыми и массивными колониями, причем первые достигают 1,5 м высоты и образуют каркас построек, а массивные колонии либо заполняют промежутки между ними, либо нарастают на них. Размеры массивных колоний также довольно большие: высота 0,12–0,15 м и диаметр 0,15–0,25 м.

Основные виды склерактиний, принимавших участие в строении биогермов, следующие: кустистые колонии – *Calamophyllia compressa* d'Orb., *Styliina virgultosa* Kusm.; массивные колонии – *Actinastrea cf. scyphoidea* Wells, *Styliina multi-septata multisepata* Kusm., *Diplocoenia polygonalis* Kusm., *D. octoseptata* Kusm., *D. decaseptata* Kusm., *Rhipidogrya belbekenia* Kusm., *Microphyllia inaquensis* Orb., *Clausastraea saltensis* All. и др.

Небольшие изменения условий внешней среды сказывались на составе основных породообразующих форм. Например, в одном биогерме мы встречаем примерно в одинаковом количестве массивные и кустистые колонии склерактиний, причем среди последних – *Calamophyllia compressa* d'Orb., а в другом, расположеннем от первого на расстоянии 10–12 м по простирианию, преобладают кустистые формы *Styliina virgultosa* Kusm., представители же других видов редки.

Помимо склерактиний в сложении биогермов принимали участие хететиды, гидроидные (строматопороиды и гидрокораллы – *Millepora* sp.). Форма этих колоний корковидная, полусферическая и грибовидная. Они, как и некоторые склерактинии, обволакивают поверхность и выполняют промежутки между их колониями.

Нередко пустоты между отдельными колониями заполнены органогенно-обломочным или детритусовым материалом.

Участие синезеленых водорослей в образовании органогенных построек, несомненно, велико. Обычно они облекают в виде тонких белых корочек скелеты колоний кораллов и гидроидных или образуют самостоятельные желвако-видные тела типа *Orthonella*.

Организмы-рифолюбы в описываемых биогермах распространены широко и представлены известковыми губками, одиночными склерактиниями, червями-трубокожилами, устрицами, прикрепленными разрозненно и образующими скопления, неринеями, мшанками, якорными и прираставшими брахиоподами. Нередко брахиоподы встречаются в прижизненной ориентировке между прутьями дендроидных колоний или обраставшими их массивными колониями. Наиболее распространенными сверлильщиками в этих биогермах были бивальвии-литодомусы и усоногие ракчи *Brachyzapfes*.

Тут же, в окрестностях с. Соловьевка, на 6 м выше горизонта биогермов залегает коралловый пласт, состоящий из слоистых псевдооолитовых известняков, заключающих калинты из дендроидных колоний склерактиний *Thamnoseris arborescens* Felix, высотой 0,7–1 м и протяженностью 0,4–0,6 м. Вместе с ними встречаются обволакивающие синезеленые водоросли. Организмы-рифолюбами калинтов были, по-видимому, лишь ринхонеллидные брахиоподы.

Аналогичные органогенные постройки обнаружены также у с. Глубокое.

У с. Лесноселье на р. Бештерек стратиграфически выше описанного горизонта биогермов среди органогенно-обломочных псевдооолитовых известняков залегает водорослево-коралловый биогерм высотой 2,5 м и протяженностью 4,5 м. Он состоит в основном из дендроидных колоний *Thamnoseris arborescens* Felix, образующих его каркас; в периферической части дендроидные формы встречаются реже и преобладают массивные корковидные тамнастериоидные колонии. Здесь обнаружено много остатков организмов-рифолюбов: одиночных склерактиний, гидрокораллов и гидроидных, бивальвий, брюхоногих (особенно много мелких нериней) и брахиопод, покрытых корочками известковых водорослей.

Долина реки Зуи сильно залесена и обнаружить здесь органогенные постройки нам не удалось. Но они хорошо прослеживаются в рельефе водоразде-

ла Зуи и Бурульчи, образуя холмообразные поднятия, в осыпи которых встречаются многочисленные обломки колоний склерактиний и других породообразующих организмов.

В долине р. Бурульчи у с. Межгорье хорошо выраженные водорослево-коралловые органогенные постройки располагаются в карнизе и на вершине горы Баксан. В основании карниза горы видно как органогенно-детритусовые светло-розовые известняки постепенно вверх по разрезу обогащаются массивными лепешковидными колониями склерактиний и примерно через 2,5 м образуют биостром, протяженностью 30–40 м и мощностью 1,5–2 м. Сложен он лепешковидными и корковидными колониями склерактиний, тесно прилегающими друг к другу, чем собственно и создается биогенная слоистость этого образования. Размеры наиболее крупных колоний: высота 1,5–4 см, диаметр 5–12 см. Систематическое разнообразие склерактиний не очень велико: *Bacsanophyllia cylindrica* Kusm., *Microsolena guttata* Koby, *M. distefanoi* Prev., *Dimorpharaea burulchiensis* Kusm., *Synastraea icaunensis* Orb. и др. Кустистые колонии отсутствуют. Перекрыт описываемый биостромом органогенно-детритусовым известняком с редкими колониями склерактиний.

Второй биостром расположены в 12 м выше первого и сложен такими же колониями склерактиний и гидроидов-строматопороидей, что и описанный выше; протяженность его 50–70 м, мощность 4–5 м.

Организмы-рифолюбы представлены здесь одиночными склерактиниями *Acrosimilia*, червями-трубокожилами, мшанками и брахиоподами.

На описанном биостроме залегают белые органогенно-детритусовые известняки (5–6 м) с немногочисленными колониями склерактиний и гидроидов.

В свою очередь, на этих известняках уже в верхней части горы Баксан располагаются холмообразные водорослево-коралловые биогермы высотой 1,5–5 м и протяженностью 2,5–10 м, хорошо различимые в стенке карниза и в рельефе поверхности горы. Соседние биогермы нередко сливаются своими основаниями, образуя так называемые сложные биогермы. Вмещающими их породами являются органогенно-детритусовые и органогенно-обломочные известняки.

Сложены эти биогермы колониями склерактиний и гидроидами, а также синезелеными водорослями. Колонии склерактиний преимущественно массивные-полусферические, лепешковидные, корковидные и грибовидные: *Heliocoenia orbignyi roznoviensis* Mog., *Cyathophora bacsanica* Kusm., *Clausastraea lobatchevae* Kusm. sp. nov., *Diplocoenia decaseptata* Kusm., *Microsolena guttata* Koby, *M. aff. kugleri* Wells, *Synastraea icaunensis* Orb., *Dimorpharaea burulchiensis* Kusm., *Fungiastrea* sp., *Acrosimiliopsis fungiformis* Kusm. sp. nov., *Floria planinensis* Turnšek. и др.; редко встречаются кустистые колонии *Sclerosimilia* sp. Из гидроидных широко распространены строматопороиды, а также хететиды. Организмы-рифолюбы представлены цилиндрическими и обрастающими губками, червями-трубокожилами, мшанками, устрицами, неринеями, брахиоподами и морскими ежами.

К нерасчлененной толще берриас-валанжинского возраста приурочены органогенные постройки, обнаруженные в разрезе возвышенности Большой Балхан в Западной Туркмении (Бугрова, 1986). Они представлены в основном биостромами. Так, в нижней части верхнеарланской подсвиты находится биостром мощностью до 5 м, залегающий среди пелитоморфных известняков. Породообразующие его склерактинии принадлежат преимущественно к родам *Actinastraea*, *Microsolena*, *Fungiastrea*, *Thamnoseris* и *Meandrophyllia*. Сопутствующие кораллам организмы-рифолюбы, представлены мелкими брахиоподами, редкими бивальвиями, гастроподами и морскими ежами.

Совершенно очевидно, что уточнение возраста описанных выше органогенных построек будет зависеть от разработки схемы стратиграфии нерасчлененных карбонатных толщ верхнего берриаса-валанжина.

Готеривский ярус. Приуроченные к этому ярусу органогенные постройки распространены в Горном Крыму, Малом Кавказе и Западной Туркмении.

В юго-западной части Горного Крыма, у с. Трудолюбовка, в верховье Бодракской балки, на размытой поверхности среднеюрских эфузивно-осадочных пород с резко выраженным перерывом залегает биостром толщиной 2–3 м, прослеживаемый на протяжении более 70 м. Он образован в основном прилегающими друг к другу караваеобразными колониями склерактиний *Styliina elegans* Eichw., достигающими в поперечнике 0,50–0,60 м и высоты 0,20–0,25 м. Кроме них здесь встречены колонии *Actinastraea colliculosa* Trautsch., *Styliina sparsa* Trautsch., *Eugyra cotteaui* d'Orb., *E. pontica* Karak., *Agathelia turbinata* (Trautsch.), *Montlivaltia pumila* Trautsch., *Dimorphocoenia solomkoae* Bend., *Ellipsocoenia plana* From., *E. hemispherica* From. и др. Второстепенную роль в качестве породообразующих организмов играют гидроидные (строматопороиды и хететиды), гидрокораллы *Millepora* sp., а также синезеленые водоросли, тонкими корками обраставшие колонии кораллов и гидроидов.

Возраст рассматриваемого биострома на основании находок аммонитов *Leopoldia leopoldi* d'Orb. (определение В.В. Друщица) датируется ранним готеривом.

Описываемый биостром замещается по простиранию известковистыми песчаниками с кварцевой галькой и местами (например, на плато Патиль) скоплениями разнообразных колониальных склерактиний, образовывавших кратковременно существовавшие заросли.

Также в окрестностях с. Трудолюбовка, в разрезе гор Кермен и Сараман, на размытой поверхности глинистых сланцев таврической серии залегают биогермы высотой более 10 м и протяженностью не менее 50–60 м, сложенные преимущественно массивными колониями склерактиний: *Styliina elegans* Eichw., *Helioocoenia rozkowskae* Mog., *Eugyra pontica* Karak., *E. cotteaui* From., *Dimorphocoenia solomkoae* Bend., *Clausastraea superficialis* (Karak.), *C. alloiteaui* Mog., *Dimorphosmilia collina* Kusm. sp. nov., *Agathelia turbinata* (Trautsch.), *Latusastraea provincialis* Sol., *Thamnoseris carpatica* Mog., *Ellipsocoenia turbinata* (From.), *Actinaraea* sp. и др., а также гидрокораллами, строматопороидами и хететидами.

Возраст этих биогермов определяется большим сходством их комплексов склерактиний и других организмов с описанным выше достоверно раннеготеривским биостромом Бодракской балки.

В долине р. Бештерек, у южной окраины с. Мазанка, среди песчанистых органогенно-обломочных, микродетритусовых и сгустковых известняков с большим количеством гравия, гальки и небольших валунов кварца, песчаников и вулканогенных пород на расстоянии по вертикали 8 м друг от друга, залегают два горизонта водорослево-коралловых биогермов (рис. 40). Форма этих тел трапециевидная, грибообразная и холмообразная, протяженность в разрезе 11–12 и высота 3–3,5 м; расстояние между соседними биогермами одного и того же горизонта колеблется примерно от 20 до 30 м.

Каверны и пустоты в биогермах заполнены валунно-галечным и гравийным материалом, свидетельствующим о развитии этих органогенных построек в непосредственной близости от области сноса.

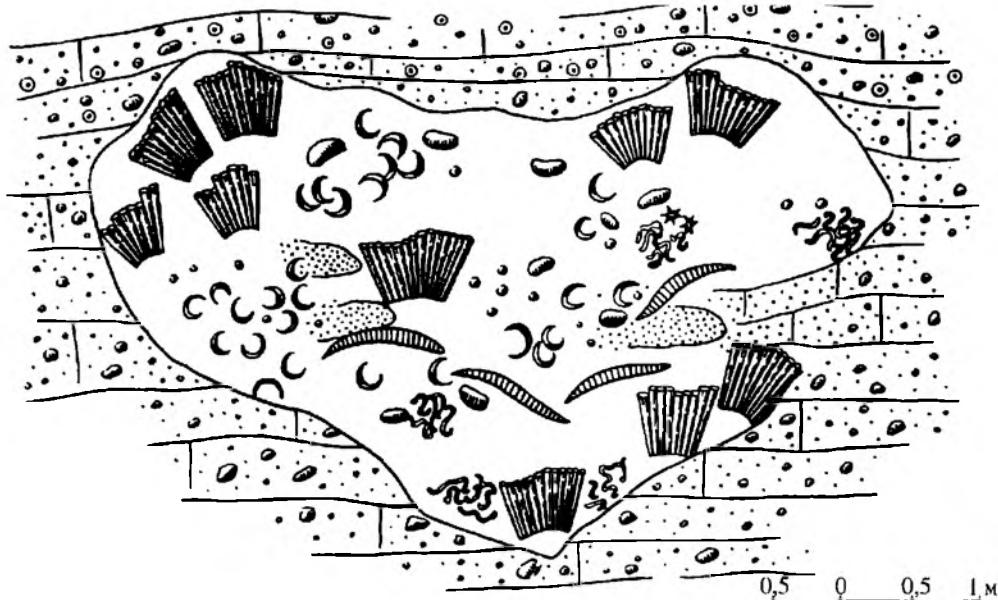


Рис. 40. Схема строения биогерма среди готеривских известняков в долине р. Бештерек у с. Мазанка (Центральный Крым)

Условные обозначения см. на рис. 39

Основными породообразующими организмами биогермов являются склерактинии, представленные кустистыми дендровидными колониями *Thecosmilia tobleri* Koby, *Styliina fruticulosa* Kusm., *Thamnasteria digitata* From., *Donacosmilia* sp. и массивными колониями *Actinastraea colliculosa* Trautsch., *Styliina multisepata beshterekii* Kusm. и др. Реже встречаются гидрокораллы, строматопороиды и хетиды. Состав склерактиний этих биогермов имеет большое сходство с комплексом этих ископаемых из раннеготеривских органогенных построек района с. Трудолюбовка.

Несомненно, с описанными биогермами окрестностей с. Мазанка могут быть сопоставлены значительно меньшие по размерам ( $1,5 \times 1,5$  м) биогермы, обнаженные в долине реки Фундуклы у с. Петрово и сложенные колониями склерактиний *Styliina fruticulosa* Kusm., *Thamnasteria digitata* From., *Microsolena* sp., *Calamophyllia* sp. и др.

Б а р е м с к и й я р у с . Органогенные постройки, приуроченные к названному ярусу, пользуются в бывшей южной части Советского Союза наиболее широким распространением. Они встречены в Закаспии (возвышенности Малый Балхан и Туаркыр), на Малом Кавказе (с. Аликулиушаги) и в Мармарошской зоне Карпат в бассейне р. Уголька.

В разрезе юго-западной части Малого Балхана отчетливо прослеживаются два коралловых биострома и четыре горизонта биогермов (Кузьмичева, 1975, рис. 2). Вмещающими их породами являются пелитоморфные известняки с прослойями известковистых алевролитов и глин, отнесенные Ю.Л. Вербой и В.А. Прозоровским (1972) к нижнему баррему.

Наиболее древней из этих органогенных построек оказывается биостром (4,6 м), прослеженный нами на протяжении более 50 м. Основными его породо-

образующими организмами оказываются корковидные и лепешковидные колонии склерактиний *Actinastreae urgonaensis* Koby, *A. pseudominima* Koby, *Polytremacis urgonaensis* Koby, *Amphastreae tarauensis* Mor., *Microsolena kugleri* Wells, *Microphyllia cretacea* Kusm. sp. nov., *Actinastreae* sp., *Clausastreae saltensis* All., достигающие в поперечнике 0,25–0,30 м и высоте 0,05–0,06 м. Пространство между соседними колониями заполнено известковистым алевритовым материалом.

В 10–13 м вверх по разрезу располагается второй биостром (1,3 м), характеризующийся большим содержанием в пустотах известково-глинистого материала и несколько иным составом породообразующих склерактиний. Среди них преобладают *Eugyra cotteaui* d'Orb., *Clausastreae saltensis* All., *Aulastraea kalugini* Kusm. sp. nov., *Summigaraea concentrica* All., *Microsolena kugleri* Wells, *Microphyllia cretacea* Kusm. sp. nov.

Над этим биостромом в 2 м залегает первый из четырех горизонтов биогермов. Три последующих горизонта биогермов расположены в 8 м выше его с интервалом друг от друга порядка 5,5–7 м. Субстратом для них служат пелитоморфные глинисто-алевритистые известняки с мелким раковинным детритом.

Морфологически все описанные биогермы могут быть подразделены на две группы: простые и сложные (Кузьмичева, Прозоровский, 1968). Первые обладают обычной для этих органогенных построек холмо- или трапециеобразной формой поперечного сечения. В отличие от них сложные биогермы представляют собой ассоциации простых биогермов, слитых своими основаниями. Создается впечатление, что первоначально возникла зарось колоний, образовавшая биостром, послуживший общим основанием, а затем на нем, на некотором расстоянии друг от друга, возникли тела биогермов, размеры которых колеблются: высота от 1,5 до 3,5 м, протяженность в разрезе от 5–8 до 20–25 м.

Основными породообразующими организмами двух нижних горизонтов биогермов являются известковые водоросли, хететиды, гидроидные (строматопороиды) и склерактинии: *Actinastreae pseudominima* Koby, *Cyathophora cf. minima* Etall., *Clausastreae cf. saltensis* All., *Latusastreae provincialis* Sol., *Pachycoenia balchanensis* (Kusm.), *Stereocoenia collinaria* (Orb.), *Fungiastreae tendagytensis* Dietr., *Microphyllia cretacea* Kusm. sp. nov., *Microsolena kugleri* Wells, *Ellipsocoenia regularis* (d'Orb.) и др.

Биогермы же двух вышележащих горизонтов сложены преимущественно скелетами гидроидных организмов. Форма колоний их самая разнообразная: корковидная, обволакивающая, кустистая и пр. Склерактинии здесь представлены массивными и дендроидными колониями, принадлежащими *Eugyra cotteaui* d'Orb., *E. lanckoronaensis* (Mor.), *Thamnasteria punctata* From., *Microsolena kugleri* Wells, *Pleurostylna turkmenensis* Kusm. и др. (рис. 41).

Примерно на одинаковом стратиграфическом уровне с этими горизонтами нижнебарремских биогермов Малого Балхана, на Туаркыре, в разрезе горы Кельдже в толще песчанистых известковистых глин и мергелей залегают калипты, образованные слиянием 3–5 крупных (0,30–0,40 м в поперечнике и 0,20–0,25 м высоты) субплакоидных колоний склерактиний *Proastrangia phakeloides* Kusm. sp. nov. Расстояние между соседними калиптами колеблется примерно от 0,5 до 3 м. В этих же слоях, наряду с описанными своеобразными постройками, встречаются отдельные колонии склерактиний *Cyathophora* sp., а также одиночные кораллы *Axostilia calceoliformis* Kusm. sp. nov.

В Азербайджанской части Малого Кавказа, в бассейне р. Базарчай у с. Аликулишаги на размытой поверхности горизонта шаровых лав располагается коралловый пласт, сложенный массивными сферическими и полусферическими

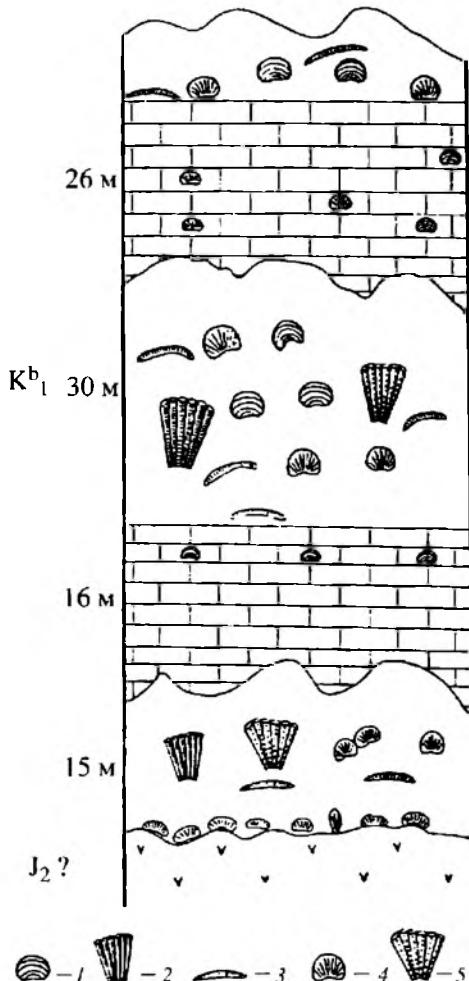


Рис. 41. Схема органогенных построек в барреме Малого Кавказа (р-н с. Аликули-ушаги)

1 – массивная колония гидроидных, 2 – кустистая колония гидроидных, 3 – лепешковидная колония склерактиний, 4 – массивная колония склерактиний, 5 – кустистая колония склерактиний

колониями склерактиний *Felixigyra duncani* Prev., *Myriophyllia lanckoronen-sis* Mor., *Adelocoenia annae* (Volz), *Thamnasteria punctata* From. и др. Он служит основанием для горизонта биогермов сложной холмообразной формы, достигающих протяженности 30 м и высоты 10–15 м. Основными породообразующими организмами этих биогермов являются склерактинии, представленные массивными колониями *Actinastrea globosa* From., *Cyathopora steinmani* Fritsch., *Felixigyra duncani* Prev., *Thamnasteria punctata* From., *Microsolena kugleri* Wells, *Ellipsocoenia plana* (From.), *Actinacis remesi* Felix и дендроидными колониями *Cryptocoenia* sp. Немаловажную роль в строении этих биогермов играли также гидроидные-строматопоры и хететиды, а также восьмилучевые кораллы из рода *Proheliopora*.

Примерно в 15 м выше по разрезу на слое тонкозернистого известняка с многочисленными раковинками орбифиогермов, имеющих протяженность

толин, располагается новый горизонт 35–40 м и высоту до 30 м и сложенных главным образом известковыми водорослями, колониями гидроидов и склерактиний. Среди последних определены: *Felixigyra duncani* Prev., *F. picteti* (Koby), *Columnocoenia ksiazkiewizi* Mor., *Microsolena kugleri* Wells, *Trochomeandra problematica* Mor., *Meandrostraea basaren-sis* Kusm. sp. nov., *Columellogyra lomensis* Turnšek, *Amphiastraea khalilovi* Kusm., *Smolinostraea smolini* Kusm. sp. nov. и др.

В 25–30 м над этим горизонтом среди органогенно-обломочных известняков залегает третий, наиболее молодой горизонт барремских биогермов, достигающих 4–5 м высоты и 40–50 м протяженности. По составу породообразующих организмов он характеризуется значительным преобладанием гидроидных над склерактиниями, представленными здесь следующими видами: *Actinastrea* sp., *Adelocoenia annae* (Volz), *Eugyra cotteaui* d'Orb., *Myriophyllia lanckoronen-sis* Mor., *Thamnasteria punctata* From., *Actinacis remesi* Felix и др.

Возраст пород, вмещающих все три описанные горизонта биогермов, предыдущими исследователями (Халилов, 1959) датировался как барремский.

Присутствие в биогермах общих видов склерактиний с достоверно нижне-барремскими органогенными постройками Малого Балхана позволяет нам высказать предположение о возможности стратиграфического сопоставления этих образований.

**Барремский и аптский ярусы нерасчлененные.** В Мармарошской зоне Карпат, по-видимому, на верхнеюрских глинистых сланцах и эфузивных породах, залегают крупные фрагменты коралловых рифов<sup>1</sup>, приуроченные к сейсмультской свите предположительно баррем-аптского возраста (Чернов, 1980; Кузьмичева, 1980в).

Каркасными организмами этих огромных тел являются массивные и кустистые колонии склерактиний, достигающих в поперечнике 0,30–0,40 м и высоты 0,20–0,60 м: *Actinastrea pseudominima* Koby, *Pentacoenia pulchella* d'Orb., *Styliina regularis* From., *Eugyra cotteaui* d'Orb., *E. lanckoronensis* (Morg.), *Felixigyra picteti* (Koby), *F. duncani* Prev., *Polytremacis urgongensis* Koby, *Clausastreaa alloiteaui* Morg., *Colomnocoenia ksiazkiewizi* Morg., *Mesomorpha chaetetoides* (Trauth), *Columellogyra lomensis* Turtsek и др. Существенную роль в строении рифов играли также гидроидные (строматопороиды, хететиды), гидрокораллы и известковые водоросли.

Подытоживая картину развития органогенных построек в раннемеловую эпоху, нельзя не отметить, что интенсивность их формирования по сравнению с поздней юрой была несколько ниже и это находит выражение в мощности самих тел и ограниченности площади их географического распространения.

Так, берриасские органогенные постройки распространены только в Крыму, а в Западной Туркмении – берриас-валанжинские. В Западной Европе мы их аналогов не знаем. Готеривские встречаются чаще: они обнаружены в Крыму, на Малом Кавказе и в Западной Европе. И значительно шире развиты баррем-аптские (ургонские) постройки, известные в пределах всей средиземноморской палеозоогеографической области, в частности в Карпатах, Малом Кавказе и Западной Туркмении. В Крыму же ургонская фация отсутствует.

Что касается основных породообразующих организмов – склерактиний, то их роль в раннемеловую эпоху ничуть не меньше, чем в позднеюрской эпохе. В подтверждение этого остановимся на количественном составе родов этих организмов, известных в описанных нами постройках. Так, в берриасских биогермах и биостромах насчитывается их 44 рода, в готеривских – 38, в баррем-аптских (ургонских) – 51. Наконец, в органогенных постройках фации Гозау (верхний турон-сантон), широко распространенной в Западной Европе и частично в Закавказье, принимало участие до 48 родов склерактиний.

В составе же семейств и родов имели место частичная смена и перераспределение, обусловленные как процессом эволюции, так и спецификой менявшихся экологических условий.

Как показали наши наблюдения, породообразующие берриасские склерактинии морфогенетически больше тяготеют к позднеюрским. Это находит выражение в морфологической стабильности сформировавшихся ранее признаков. Готеривские же склерактинии обнаруживают большую морфологическую общность с баррем-аптскими формами. Особенно это касается тех таксонов, которые в конце апта закончили свое существование. Проявляется это в “расшатанности” признаков, вызванной, надо полагать, наступавшим к концу аптского века экологическим кризисом и, как следствие этого, поисками новых адаптаций.

<sup>1</sup> Некоторые рассматривают их как экзотические скалы – клипены.

## Глава 6

### ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ СКЛЕРАКТИНИЙ И ОКТОКОРАЛЛОВ

Причины этапности эволюции органического мира (и его отдельных групп) очень разнообразны и далеко не всегда возникает возможность вскрыть непосредственно связи между ее биологическим выражением и воздействием факторов внешней среды (Соколов, 1978). В связи с этим понятия "этап" и "этапность" не получили применительно к развитию жизни на Земле универсального определения. Имеющаяся же во многих справочных изданиях общая формулировка, согласно которой "этап" (франц. – *etape*) – отрезок времени, ознаменованный каким-либо качественным изменением, событиями (Сов. энциклопедич. словарь, 1957, с. 234), в данном случае явно недостаточна, т.к. этапы, согласно Е.А. Рейтлингер (1972), в зависимости от присущей им эволюционной значимости могут иметь различные иерархически соподчиненные порядки.

Имеющийся в нашем распоряжении материал позволяет последовательно рассмотреть лишь "биологическое выражение" этапности развития склерактиний и октокораллов в течение мезозоя и кайнозоя и попутно коснуться некоторых вопросов о факторах среды, оказавших существенное влияние на ход этого процесса.

А.Н. Мюллер (Müller, 1961) в развитии склерактиний выделил три фазы, отвечающие по сути ароморфным состояниям группы, связанным с крупными этапами в рифостроении. Первая, сравнительно слабо выраженная фаза, приурочена к среднему и позднему триасу; вторая, наиболее сильная, совпала с поздней юрой и мелом, а третья – с миоценом.

Как известно, развитие групп организмов идет не только путем аллогенеза, т.е. внутри одной адаптивной зоны (к примеру, комплекса рифовых фаций), но и арогенеза – с выходом в другую адаптивную зону, обеспечившую приобретение каких-то принципиально иных приспособлений. И в этом отношении такие промежутки времени, как ранне- и среднеюрская эпохи, палеоцен и эоцен, не упоминаемые А.Н. Мюллером, остались лишь рубежами намеченных им фаз.

Накопившийся в течение последних 25–30 лет фактический материал исследований склерактиний и октокораллов позволяет детализировать приведенные выше представления А.Н. Мюллера и проследить в развитии этих групп не только этапы, но и подэтапы. В качестве же рубежей между ними мы, вслед за Е.А. Рейтлингер (1972), принимаем возникновение новых ароморфных преобразований того или иного эволюционного значения. На палеозойских фораминиферах Рейтлингер отметила, что ароморфные преобразования происходят стадийно, путем последовательных эволюционных фаз, причем начальная фаза становления прогрессивных признаков относится к предыдущему этапу. Аналогичную картину становления мы проследили на склерактиниях и октокораллах.

Если принимать точку зрения происхождения склерактиний от ругоз, то правомерно заметить, что первые присущие склерактиням признаки были об-

наружены О. Шинdevольфом (Schindewolf, 1942), а затем Т.Г. Ильиной (1963) у позднепермских ругоз плеурофиллид. При изучении самых последних плеурофиллид названными авторами установлена изменчивость некоторых признаков, стабильно выраженных у более древних их представителей: положение и длина главной септы, усиление дифференциации длины септ и возникновение в связи с этим видимой цикличности в строении септального аппарата, уменьшение размеров главных квадрантов и увеличение секторов около противоположной септы, смена булавовидной формы септ на клиновидную. Все эти отклонения от типичных ругоз в дальнейшем приобрели доминирующее значение уже у склерактиний.

В развитии склерактиний мы различаем четыре этапа: первый – со среднего триаса (анизийский век) до середины ранней юры; второй – с конца ранней юры по конец раннемеловой эпохи; третий – охватывающий поздний мел до начала датского века и четвертый – с дания по настоящее время. Ниже приведем характеристику перечисленных этапов.

**Первый этап** – связан с появлением и становлением отряда склерактиний в пределах Тетической палеозоогеографической области. Разнообразные мелководные фации, существовавшие с начала этапа и вплоть до геттингского века, когда закончились проявления раннекиммерийской фазы складчатости, благоприятствовали пышному развитию этих организмов. Способствовала этому и тепловодность океана Тетис. Так, палеоклиматолог Д. Фракс (Frakes, 1979) оценивает его среднюю температуру в триасовом периоде на 20° выше современной.

Уже к концу триаса склерактинии были представлены шестью подотрядами: *Pachythecaliina*, *Stylophylliina*, *Amphiastraeina*, *Fungiina*, *Archeocoeniina* и *Faviina*, чему существенно способствовала первая в мезозое фаза рифообразования в Тетической геосинклинали. Однако систематическое разнообразие внутри этих подотрядов было еще невелико и каждый из них объединял примерно по два-три семейства. Одиночные формы преобладали над колониальными, а среди последних доминирующую роль играли кустистые, дендроидные и цероидные колонии, хотя существовали и более высоко интегрированные тамнастериоидные колонии – *Asteraeomorpha* Reuss, *Pamiraseris* Melnikova и др.

По данным Ж. Куиф (Cuif, 1977) и Л. Бовэ (Beauvais, 1980) структура септ большей части этих кораллов была не трабекулярная, хотя существует и другой взгляд на этот счет (Ильина, 1984; Мельникова, 1986). Элементы строения кораллитов рассматриваемых склерактиний несут черты архаичности: наряду с пластинчатыми септами, присутствуют шиповидные (Stylophyllidae); чашечный край одиночных кораллитов преимущественно заостренный, а эндотека представлена в основном крупными диссепментами.

В конце описываемого этапа вымер подотряд *Stylophylliina*, а также три семейства из девяти, принадлежащих другим подотрядам, одновременно появились 11 семейств, относящихся к продолжавшим существовать подотрядам: *Archeocoeniina*, *Faviina*, *Fungiina* и *Amphiastraeina*.

Резкая смена крупных таксонов, выразившаяся в вымирании форм с архаичными признаками, явилаась, надо полагать, отражением наступившей в середине ранней юры регressiveвой фазы в развитии морских бассейнов Тетической области (Аркелл, 1961).

**Второй этап** – охватил примерно 50 млн лет и оказался одним из самых продолжительных для склерактиний. Начало его, по всей видимости, было ознаменовано тоарской трансгрессией, широко распространившейся с конца раннеюрской эпохи в Тетической области. В целом в течение всего рассматриваемого промежутка геологического времени обстановка обитания кораллов в пределах

как Средиземноморской, так и Бореальной палеозоогеографических областей не были стабильными. Терригенные фации сменялись карбонатными с периодическими разной продолжительности фазами рифостроения, обусловленными колебаниями температурного режима бассейнов.

Освоение новых экологических ниш во многом способствовало увеличению систематического разнообразия склерактиний, в первую очередь из подотрядов, возникших в “недрах” предыдущего этапа: *Amphiastraeina*, *Archeocoeniina*, *Faviina* и *Fungiina*. Появление таких крупных подотрядов, как *Stylinina* и *Sagophylliina*, которым, по сути, предстояло стать в дальнейшем доминирующими формами в коралловых сообществах, связано с выработкой нового структурного плана скелетных элементов и появлением новых морфологических признаков, обеспечившим и этим организмам большую жизнеспособность в новых экологических условиях. К началу рассматриваемого этапа приурочено также появление первых видов, родов и семейств подотряда *Sagophylliina*, представленного преимущественно одиночными формами, адаптировавшимися в нерифовых фациях.

Динамика смены систематического состава внутри подотрядов не была однозначной. Если разнообразие семейств и родов в таких подотрядах, как *Stylinina* и *Amphiastraeina* пошло к концу этапа на убыль, то у большинства других заметно возросло, а у *Sagophylliina* только приобрело тенденцию к возрастанию.

В общей сложности в течение второго этапа развития склерактиний существовало 23 семейства, причем с его началом связано появление 11 семейств: *Actinastraeidae*, *Stylinidae*, *Montlivaltiidae*, *Thecocystiidae*, *Latomeandriidae*, *Siderastraeidae*, *Amphiastraeidae*, *Funginellidae*, *Andemantastraeidae*, *Dermosmiliidae* и *Actinacidae*.

Значительно увеличился и родовой состав. В течение среднеюрской эпохи зафиксировано появление 62 родов, причем половина из них принадлежит подотряду *Fungiina*. В конце этапа вымерло пять семейств: *Amphiastraeidae*, *Pruvostastraeidae*, *Dermosmiliidae*, *Cyathophoridae* и *Hexapetalidae*.

Изменение систематического разнообразия склерактиний в течение рассматриваемого этапа во многом обусловлены фазами рифостроения, приуроченными к байос-бату и оксфорд-кимериджу. Наиболее крупная во всей мезозойской эре вспышка в развитии коралловых органогенных построек, включая рифы, пришлась на позднеоксфордское время и кимериджский век и охватила огромное пространство Тетической и других развивающихся в это время геосинклинальных зон. Сравнительно меньшего масштаба процессы рифостроения приурочены к титону и баррем-апту. Естественно, что названные фазы развития разнообразных органогенных построек характеризуются появлением особенно большого систематического и экологического разнообразия рифообразующих (каркасобразующих) колониальных форм склерактиний.

Остановимся теперь на анализе наиболее важных морфологических признаков скелета склерактиний, доминировавших в течение рассматриваемого этапа. У семи семейств (*Stylinidae*, *Amphiastraeidae*, *Montlivaltiidae*, *Latomeandriidae*, *Siderastraeidae*, *Dermosmiliidae*, *Andemantastraeidae*), появившихся в начале этапа, основные каркасобразующие формы рифов достигали самых высоких уровней колониальности: тамнастериодного, меандриодного и гиднофороидного, при которых индивидуальность отдельных особей в колониях утрачивалась в пользу увеличения индивидуальности колонии как единого целого. Это стремление к колониальной целостности в различных филогенетических ветвях склерактиний шло разными путями, способами и темпами. Так, у некоторых фациелойдных колоний по

степени интеграции стоящих, казалось бы, на низком уровне (например у рода *Aggomorphastraea*) наблюдаются поперечные трубы между кораллитами, свидетельствующие о существовании связей между полипами. Широкое распространение в течение данного этапа у склерактиний подотряда Faviiпа получил так называемый “монтажный” план расположения трабекул в септах, способствовавший расцвету этой группы особенно в конце позднеюрской эпохи.

Весьма существенными приобретениями склерактиний в конце ранней и начале средней юры оказалось дальнейшее развитие септальных производных – пеннул и сваек. Ранее пеннулы были наиболее характерны для представителей подотряда *Fungiina* (сем. *Microsolenidae*, *Thamnasteriidae*). В дальнейшем формы, обладающие этими микроморфологическими элементами, способствующими выполнению опорной функции септ, стали занимать все более заметное место в составе других семейств.

Возникновение экзосепт с последующим их расщеплением и образованием сваек явилось важным прогрессивным признаком, способствовавшим в дальнейшем расширению географического ареала одиночных склерактиний.

Имеющиеся статистические данные свидетельствуют, что внутри рассматриваемого этапа значительных изменений на надродовом уровне в систематическом составе склерактиний не происходило. Сказанное относится, в частности, и к рубежу юрского и мелового периодов, когда произошла заметная смена видовых комплексов (Кузьмичева, 1987а). Вместе с тем имевшие место морфогенетические преобразования как бы подготавливали внутри данного этапа те таксономические преобразования, которые дали о себе знать в течение третьего и четвертого этапов эволюции склерактиний.

Проведенные нами сравнительно-морфологические исследования представителей крупных семейств *Cyathophoridae* и *Amphistaenidae*, доминировавших в юре и раннем мелу среди рифостроющих склерактиний, показали, что в конце готеривского века в строении их скелета произошли довольно существенные изменения, наиболее четко проявившиеся уже в раннем барреме – апте.

Так, у амфиастраеид (подотряд *Amphistaenina*) меняется симметрия в расположении септ от стабильной билатеральной к радиальной и это находит выражение в нивелировании длины одной большой септы или группы септ. У циатофорид (подотряд *Stylinina*) наблюдается тенденция в переходе от горизонтальных и вогнутых днищ к выпуклым. Причем у берриасских видов указанные признаки: симметрия септ и характер днищ выражены еще стабильно и в морфологическом отношении они тяготеют к позднеюрским, но у барремских видов картина “расшатанности” признаков выражена уже контрастно. В этом отношении уместно заметить, что рубеж берриаса и готерива принят за границу двух неравнозначных по продолжительности подэтапов: “юрского” – от границы лейаса–догера по берриас включительно и раннемелового – от начала готеривского века по апт включительно (Кузьмичева, 1989). По-видимому, с раннего баррема появились и немногочисленные одиночные и колониальные формы, относимые нами к подотряду *Trochoidomeandriina* Kuzm. subordo nov., у которых прослеживаются еще недостаточно изученные микроморфологические элементы строения, названные нами трабекулярными ребрами (“трабекулярные усики” в плане). Создается представление, что в опорной функции скелета произошла замена одного структурного элемента, как например, диссепментов другими – производными самих септ.

В средней юре (тоарский век) появилось одно из самых примитивных представителей подкласса *Alcyonaria* из восьмилучевых кораллов – семейства *Nephtheidae*, семь из восьми известных родов которого живут в настоящее время.

К раннебарремскому времени приурочено появление первых представителей другого подкласса восьмилучевых кораллов – гелиопорид, обладающих широповидными септами (род *Parapolytremacis* Mog., а позднее, – *Proheliopora* Kusm.). Эти кораллы наряду со склерактиниями участвовали, в баррем–апте в рифостроении во многих акваториях Тетической области.

Третий этап имеет продолжительность около 30 млн лет. В палеогеографическом отношении его начало связано прежде всего с давней о себе знать еще в альбском веке "...одинокой плавной эвстатической трансгрессией, которая в конце раннемеловой эпохи сменилась быстрой регрессией также эвстатической природы" (Найдин и др., 1984, с. 125). Согласно цитированным авторам (там же), альб–сеноманская трансгрессия осложнялась локальными регрессиями – местными обмелениями, обусловленными частыми тектоническими поднятиями.

К рубежу между альбом и сеноманом, т.е. между ранне- и позднемеловой эпохами почти полностью вымерли представители подотряда *Stylinina* и появились первые еще малочисленные кораллы подотряда *Dendrophylliina*, относящиеся к семействам *Micrabaciidae* и *Tubastraeidae*.

Альбский и сеноманский века, характеризующиеся преобладанием терригенного осадконакопления, еще сравнительно недавно принято было считать временем доминирования одиночных склерактиний над колониальными. Однако, как свидетельствует анализ материала, проведенный нами в глобальном масштабе, соотношение между этими группами оказывается все же в пользу колониальных форм (соответственно 34 и 21), причем особенно широкое распространение они получили в ряде регионов Средиземноморской палеозоогеографической области, где встречаются образованные ими органогенные постройки (Италия, Палестина, Сирия, Мадагаскар).

Рассматриваемый этап с морфологической точки зрения ознаменовался весьма существенной перестройкой структуры скелета, связанной с приспособлением к изменившимся фациальным условиям шельфа и особенно проникновением некоторых одиночных и колониальных форм на глубины батиали.

Сказанное относится к давнему о себе знать еще в начале предыдущего этапа и достигшему максимума в позднемеловую эпоху и кайнозойской эре, возрастианию роли сваек в строении септального аппарата форм из подотряда *Caryophylliina*, а также усилинию пористости септ, усложнению межсептальных синаптикулярных образований, притрабекулярных брусков и осевых образований за счет расщепления внутренних краев септ при одновременном снижении роли диссепментов. Передача функций диссепментов другим, названным выше образованиям, при сочетании с пористостью обеспечивало, надо полагать, более легкую и прочную конструкцию скелета. Приобретение новых более прогрессивных опорных элементов обусловило преобладание в систематическом составе позднемеловых склерактиний представителей подотрядов *Fungiina*, *Dendrophylliina* и *Caryophylliina*.

К сказанному следует добавить, что среди позднемеловых склерактиний подотрядов *Archeocoeniina*, *Faviina* и *Fungiina* заметно возросло количество таксонов, характеризующихся пористым скелетом.

Позднемеловая эпоха оказалась благоприятной для склерактиний, у которых развитие септального аппарата шло по так называемому плану Пуртала<sup>1</sup>. Этот способ септообразования, появившийся в начале позднемеловой эпохи у

<sup>1</sup> Указание Д. Туришек (Turnšek, 1981, с. 27, табл. 27, фиг. 1–8) на присутствие у вида *Paleopsammia zljelinensis* Turn. из баррем–апта Югославии развития септального аппарата на ранних стадиях онтогенеза по плану Пуртала кажется нам сомнительным.

двух семейств: *Micrabaciidae* и *Tubastraeidae* из подотряда *Dendrophylliina*, не сразу занял господствующее положение. Первоначально достаточно последовательно этот признак прогрессировал лишь у *Micrabaciidae*, тогда как у семейства *Tubastraeidae* он не был выражен стабильно. На ранних стадиях онтогенеза представителей этого семейства заложение и расположение септ шло по плану Пуртале, а затем на более поздних стадиях септы располагались свободно радиально. И лишь в семействе *Dendrophylliidae*, появившемся в конце маастрихтского века, расположение септ по плану Пуртале выдерживалось на протяжении всего онтогенеза.

На примере этих двух генетически близких семейств прослеживается эволюция по двум направлениям. Одно из них, характерное для семейства *Tubastraeidae*, явилось как бы “пробой сил” в развитии септального аппарата по плану Пуртале. Второе, типичное для семейства *Dendrophylliidae*, оказалось более прогрессивным, что нашло выражение в более быстрых темпах формирования, включая также появление в его составе колоний (Кузьмичева, 1987а).

Довольно быстрыми темпами в течение рассматриваемого этапа шло развитие колониальных форм в подотрядах *Fungiina* и *Faviina*. Самые высокие уровни колониальности – тамнастероидный, меандроидный и гиднофороидный прослеживаются почти в каждом из семейств. Значительно медленнее протекало формообразование среди представителей подотряда *Dendrophylliina*. Первые колонии фацелоидного облика появились в его составе лишь в начале датского века. Надо полагать, что это было связано с постепенной миграцией ряда родов на большие глубины.

По аналогии с современными колониями рода *Dendrophyllia* можно допустить, что наиболее древние его представители были лишены зооксантелл и обитали в малоосвещенных биотопах. Об этом, в частности, свидетельствуют искривления кораллитов кустистых колоний *Dendrophyllia candelabrum* Hennig из нижнего палеоцена Поволжья, что можно рассматривать как своеобразное приспособление к созданию одними кораллитами затененных участков для других.

Немаловажным событием в начале позднемелового этапа (в начале среднего сеномана) стало появление среди восьмилучевых кораллов первых представителей отряда *Gorgonaria* (род *Parisis*), а несколько позже (в позднем туроне) рода *Moltkia*, обладающих известково-коллагеновым внутренним скелетом.

Сравнительно слабое развитие на этом подэтапе горгонарий, а также склерактиний, по всей видимости, было связано с имевшим место, по данным Д.П. Найдина и А.С. Алексеева (1981), кислородным минимумом на рубеже сеномана и нижнего турона. Численность представителей горгонарий значительно возросла лишь к концу позднемеловой эпохи и началу кайнозоя.

На основании появления крупных таксонов позднемеловой этап эволюции склерактиний и восьмилучевых кораллов можно подразделить на три подэтапа: сеноман-раннетуронский, позднетуронский-кампаний и маастрихтский. Первый из них характеризуется появлением на рубеже альба и сеномана подотряда *Dendrophylliina*, а в среднем сеномане отряда *Gorgonaria*. Второй подэтап ознаменован появлением в позднем туроне отряда *Pennatularia* с двумя семействами *Renillidae* и *Virgulariidae* и вспышкой рифостроения (фация Гозау) в Средиземноморской палеозоогеографической области. Согласно Д.П. Найдину (1976), развитие фации Гозау было связано с повышением температуры вод бассейна. Наконец, характерной чертой третьего подэтапа явилось увеличение разнообразия систематического состава восьмилучевых кораллов – появление в раннем маастрихте двух новых семейств горгонарий – *Keroididae* и *Ellisellidae*, а среди пенинатулярий нового рода *Graphularia*. Кроме того, в маастрихте имела место

локальная вспышка рифообразования в Западной Европе (Umbrove, 1926), вследствие которой увеличилось видовое разнообразие склерактиний и, в частности, появились гигантские одиночные формы *Smilothrochus grandis* Siem. и *Sm. galeriformis* Kner.

Завершение позднемелового этапа на рубеже маастрихтского и датского веков было связано, по всей видимости, с понижением эвстатического уровня Мирового океана и обширной регрессией, обусловившей расширение пространств, занятых лагунными и континентальными фациями, и сужение биотопов кораллов и других донных организмов.

**Четвертый этап** в абсолютном исчислении насчитывает около 53 млн лет. К его началу относится завершение регressiveвой фазы, связанной с ларамийским орогенезом и обусловленной этим перестройкой палеогеографической обстановки в морских бассейнах развившихся геосинклиналей.

На рубеже маастрихта и дания произошли изменения в систематическом составе склерактиний, выразившиеся в вымирании трех семейств: *Latomeandriidae*, *Synastraeidae* и *Thecoscyathidae* соответственно из подотрядов *Fungiina* и *Caryophylliina*, 19 родов и 62 видов и появлении 17 родов и 55 видов, принадлежащих преимущественно подотрядам *Fungiina* и *Caryophylliina*<sup>1</sup>. Нельзя упустить из вида также возникновение среди восьмилучевых кораллов – горгонарий трех новых семейств: *Briareidae* Gray, *Melithaeidae* Gray, *Pitmnoidea* Gray и увеличение разнообразия *Pennatularia* (морских перьев).

Следует заметить, что объяснение причин указанных изменений в систематическом составе склерактиний нельзя связывать с влиянием исключительно тектонических и обусловленных ими седиментационных факторов, хотя они несомненно и сыграли важную роль в этом отношении. Параллельно с ними действовали и другие абиотические и пока еще не полно оцениваемые исследователями биотические факторы. Именно сложное их переплетение и привело к тому, что как вымирание, так и появление новых таксонов происходили не катастрофически быстро, буквально на рубеже маастрихта и дания, а были растянуты во времени.

При характеристике более древних этапов эволюции склерактиний, мы уже отмечали, что первые представители подотряда *Caryophylliina* появились в начале второго этапа. Среди них следует отметить роды *Trochocyathus* и *Caryophyilia*, существующие соответственно со средней и поздней юры и поныне. В поздней юре и раннем мелу возникли еще некоторые роды кариофиллиин, в частности, *Dungulia* Openheim и *Parasmilia* Edw. et Haime, а в альбе *Ceratotrochus* Edw. et Haime, ставшие, вместе с названными выше, типичными среди кайнозойских одиночных склерактиний.

Доминирующие в составе кайнозойских рифообразующих форм роды *Astreopora* Blainv. (семейство *Acroporidae*, подотряд *Archeocoeniina*), *Siderastraea* Blainv. (семейство *Siderastraeidae*, подотряд *Fungiina*), *Diplastraea* Matthai (семейство *Agathiphilliidae*, подотряд *Faviina*), *Archohelia* Vaugh. (семейство *Faviidae*, подотряд *Faviina*) и др. уходят корнями в поздний турон.

В Дании произошла новая крупная вспышка в развитии одиночных склерактиний, ознаменовавшаяся возникновением среди кариофиллиин и дендрофиллиин 17 родов и 55 видов. В позднедатское время появились первые одиночные формы, относящиеся к роду *Fungioocyathus* (сем. *Fungiidae*). Одновременно с этим

<sup>1</sup> Некоторые различия между приведенными данными в настоящей работе и опубликованными нами в 1981 г. статистическими данными (Кузьмичева, 1981) объясняются произошедшими изменениями в систематике склерактиний.

сильно сократилось количество породообразующих колониальных склерактий. Все сказанное свидетельствует о том, что датский век не был оптимальным для эволюции этих организмов, о чем свидетельствует отсутствие рифов. Исключение составляют лишь коралловые банки в акватории севера Западной Европы (Дания, Швеции), где основными каркасобразующими формами являются кустистые колонии *Dendrophyllia*, тяготеющие к затемненным участкам дна.

Объяснение слабого развития в Дании коралловых органогенных построек следует видеть не только в широкой регрессии и обмелении морских бассейнов, но и похолодании климата (Тейс, Найдин, 1973).

В монском веке увеличилось разнообразие видов колониальных склерактий из подотрядов *Archeocoenina*, *Fungiina* и *Faviina*, а также родов горгонарий.

Дальнейшая стабилизация в акваториях Тетиса температурного режима обусловила начало здесь в эоценовой эпохе первой кайнозойской фазы рифо-строения.

Морфологический анализ скелета кайнозойских склерактий свидетельствует, что в их составе доминирующую роль играют таксоны, характеризующиеся септами, сложенными простыми мелкими трабекулами, лежащими в плоскости септы дивергентно, и синаптикулярными образованиями в межсептальных промежутках (подотряды *Fungiina* и *Dendrophylliina*). Увеличилось с семи в мезозое до 34 в кайнозое количество родов, у которых септальный аппарат построен по плану Пуртала. По сравнению с предыдущим этапом еще больше возросло число родов и видов из семейства *Micrabaciidae*, *Fungiidae* и др., обладающих септами с шиловидными трабекулярными выростами на дистальном крае и приспособившихся к жизни на больших глубинах. В рифовых комплексах гла-венствующую роль заняли формы с пористым скелетом. Среди колониальных форм подотрядов *Faviina*, *Fungiina* и *Meandriina* произошло дальнейшее повышение уровня колониальности и увеличилось количество таксонов, характеризующихся меандридным, гиднофороидным и ценосаркальным типами колоний.

В течение кайнозойской эры имели место крупные палеогеографические события, в частности, различные фазы альпийского орогенеза, эвстатические колебания уровня Мирового океана и другие события, которые не могли не оказывать влияния на изменения систематического состава склерактий. Поэтому мы полагаем, что дальнейшие углубленные исследования в этом направлении позволят подразделить кайнозойский этап развития склерактий на подэтапы.

Предстоит еще глубоко исследовать вопрос о времени появления первых склерактий, способных к активному перемещению по дну, о разнообразии механизмов подвижности и признаках строения скелета, присущих подвижным формам, а также в целом значении этого явления для эволюции склерактий.

## Глава 7

# СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ВИДОВ

### КЛАСС ANTHOZOA ПОДКЛАСС SCLEROCORALLIA

#### ОТРЯД SCLERACTINIA

ПОДОТРЯД ARCHEOCOENIINA ALLOITEAU, 1952

СЕМЕЙСТВО TROPIPHYLLIDAE BEAUV AIS, 1980

ПОДСЕМЕЙСТВО ELLIPSOSMILIIINAE BEAUV AIS, 1980

Род *Blothrocyathus* Wells, 1932

*Blothrocyathus archaeum*, Kusmicheva, sp. nov.

Табл. 1, фиг. 1–2

Название вида от греч. *agchaios* – древний, первоначальный.

Голотип. ПИН, № 4768/2; Азербайджан, Кубатлинский р-н, окрестности с. Дашатлы; баррем.

Описание. Одиночные кораллиты коническо-цилиндрической формы, высотой 40–45 мм и диаметром поперечного сечения 19–20 мм. Чашка воронко-видная, чашечный край округлый. Эпитеха отсутствует. Стенка – диссепиментотека. Септы компактные, ровные и нередко слабо дугообразно изогнутые, состоят из мелких простых и сложных трабекул, напоминающих схему расположения трабекул в поперечном сечении у монтливалтиид, число септ 62–67. Септы первого и второго порядков мало отличаются по своим размерам и доходят до центра кораллитов, не слияясь осевыми краями. Септы третьего порядка немного короче септ второго порядка, септы четвертого порядка составляют 1/2 длины септ третьего порядка, септы пятого порядка развиты не повсеместно и составляют примерно 1/3 длины четвертого порядка. Боковая поверхность септ покрыта острыми шипиками, ориентированными вдоль трабекул, образующих одну простую серию. В расположении септ намечается билатеральная симметрия, которая выражена в большей удлиненности одной из септ, хотя по толщине она не всегда отличается от остальных септ первого порядка, затем в перистом расположении ряда септ и в образовании типа фоссулы. Диссепименты обильные. На периферии кораллитов они крупные и выпуклые, от них к осевой части кораллитов отходят уплощенные круто наклоненные диссепименты, переходящие в днища.

Сравнение. От типового вида *B. hartisi* (Wells, 1932, с. 242, табл. 30, фиг. 6, 7; табл. 31, фиг. 3, 4) из апта штата Техас (США) отличается более сильно выраженным признаками, сближающими его с ругозами-зафрентидами: билатеральным расположением септ, наличием одной более длинной септы, присутствием образования типа фоссулы, а также большим числом септ почти на полный порядок и более крупными диссепиментами на периферии кораллитов.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Баррем Азербайджанской части Малого Кавказа и Афганистана.

М а т е р и а л . Три экземпляра удовлетворительной сохранности. Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Дашатлы; Юго-Восточный Афганистан.

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

Р о д Actinastraea d'Orbigny, 1849

Actinastraea kugusemensis Kusmicheva, 1983

Табл. 1, фиг. 3

Actinastraea kugusemensis: Кузьмичева, 1983б, с. 29, табл. 2, фиг. 1.

Г о л о т и п . Санкт-Петербург, Музей ЦНИГР, 1/11931. Коллекция Е.И. Кузьмичевой, Мангышлак, кол. Каасязь; нижний валанжин, лона Buchia keyserlingi.

О п и с а н и е . Дендроидные цериоидные колонии. Поперечное сечение отдельных ветвей округлое или овальное и наибольший их диаметр 17–25 мм. Поверхность прутьев неровная, бугорчатая. Кораллиты многоугольных очертаний. Чашки неглубокие. Расстояние между противоположными стенками кораллитов 1,8–2,5 мм, между центрами кораллитов 2–2,5 мм. Стенка – септотека.

Септы компактные, сравнительно толстые, состоящие из простых трабекул, расположенных в виде одной простой серии, ориентированной под углом 45° к стенке. Внутренние края септ несут мелкие одинаковые зубчики. Боковая поверхность септ с небольшими шипиками, лежащими вдоль трабекул. Осевые концы септ до столбика не доходят. Число септ 18–21. Септы первого и второго порядков почти одинаковой длины, септы третьего порядка (неполный комплект) почтиrudиментарные. Эндотека представлена слабо выраженными уплощенными диссепментами. Столбик грифелевидный, генетически связан с одной из септ первого порядка.

С р а в н е н и е . По количеству септ описываемый вид близок к *A. colliculosa* (Trautschold), а по размерам кораллитов к *A. dodecaphyllia* (Trautschold, 1886, с. 8 (26), табл. 4, фиг. 2) из готеривских отложений Крыма. Отличие от первого вида состоит в 1,5 раза большем диаметре кораллитов, большей толщине септ, их тупых осевых концах иrudиментарных септах третьего порядка, а от последнего вида он отличается большим на 6–8 числом септ.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Валанжин Мангышлака.

М а т е р и а л . 18 фрагментов колоний удовлетворительной сохранности. Казахстан, Западный Караганда, кол. Каасязь, кол. Сорхудук, родн. Чирили; нижний валанжин. Кол. Карапимрау, пос. Шапар, гора Айракты; верхний валанжин. Восточный Мангышлак, гора Тюесу, кол. Кугусем; нижний валанжин.

Actinastraea colliculosa (Trautschold, 1886)

Табл. 1, фиг. 4

*Goniastraea micropora*: Eichwald, 1865–1868, с. 156, табл. 13, фиг. 7.

*Astrocoenia colliculosa*: Trautschold, 1886, с. 10 (128), табл. 5, фиг. 1; Solomko, 1888, с. 26; Каракаш, 1907, с. 264, табл. 22, фиг. 7; Dietrich, 1926, с. 94, табл. 5, фиг. 3, табл. 14, фиг. 1; Бендукидзе, 1961, с. 7, табл. 6, фиг. 1.

*Actinastraea colliculosa*. Кузьмичева, 1960, с. 134, табл. 4, фиг. 1а–в; Кузьмичева, 1983б, с. 29, табл. 3, фиг. 2.

Г о л о т и п . Санкт-Петербург, СПГУ, кафедра исторической геологии. Коллекция Г. Траутшольда. Крым, Симферопольский р-н, р. Алма, с. Партизаны (Саблы); нижний готерив.

**О п и с а н и е .** Массивные цериоидные колонии желваковидной или корковидной формы с гладкой или бугорчатой верхней поверхностью. Почекование внечашечное и внутричашечное. Почкиющиеся кораллиты располагаются пучками, обусловливая этим бугорчатость поверхности. Высота бугров 15 мм, ширина 20–22 мм. Чашки кораллитов неглубокие, многоугольных очертаний, размеры их 1,2–1,5 мм, расстояние между их центрами 1,8–2,5 мм.

Стенка – септотека, с отверстиями (лакунами) неправильной формы, размером до 0,2 мм.

Септы компактные, состоящие из простых трабекул, расположенных в виде одной простой серии, протягивающейся под углом 45° к стенке. Слагающие их склеродермиты в массе крупные, но между ними наблюдаются также мелкие склеродермиты. Дистальные и внутренние края септ снабжены небольшими одинакового размера зубчиками. Боковая поверхность септ несет несросшиеся между собой небольшие шипики, располагающиеся в струйки, идущие вдоль трабекул.

Септы сравнительно толстые, прямые. Осевые их концы чаще всего не достигают столбика; лишь иногда септы первого порядка сливаются с ним. Число септ – 20.

На ранней стадии роста, при диаметре 1 мм, отчетливо видны пять одновременно возникших септ первого порядка, расположенных двусторонне симметрично. Пять септ второго порядка составляют примерно 1/3 длины септ первого порядка. В четырех секторах удается наблюдать 4rudиментарные септы третьего порядка. На взрослой стадии происходит увеличение длины септ второго порядка и возникновение недостающих септ третьего порядка. В результате септы второго порядка становятся почти не отличимыми от септ первого порядка, что и создает впечатление о 10 первоначально возникших септах (Solomko, 1888, с. 26; Каракаш, 1907, с. 264), а не о 5, как это имеет место в действительности. Септы же третьего порядка в количестве 20 кажутся возникшими во вторую очередь. Они обычно отвечают по длине 1/3 септ первого и второго порядков.

Эндотека представлена крупными выпуклыми или уплощенными диссепментами. Столбик грифелевидный, сравнительно небольшой.

**З а м е ч а н и е .** Е.А. Эйхвальд (Eichwald, 1865–1868, с. 156, табл. 13, фиг. 7) описал под наименованием *Goniastreaa micropora* обломок полипняка с небольшими бугорчатыми выступами, внешне очень похожей на *Actinastreaa colliculosa* (Trautsch.) и получен из того же местонахождения, что и голотип последнего. В диагнозе он отметил полигональность кораллитов и присутствие септ в количестве 8–10. Приведенное Э.И. Эйхвальдом изображение *Goniastreaa micropora* страдает неточностью: в каждом кораллите показано 8 больших септ, тогда как реберных утолщений в области стенки насчитывается 10; не показаны мелкиеrudиментарные септы. Но все же оно дает основание ввести *Goniastreaa micropora* Eichw. в синонимику *Actinastreaa colliculosa* (Trautsch.).

Согласно правилу приоритета следовало бы сохранить наименование, данное рассматриваемому виду Е.А. Эйхвальдом, считая название *Actinastreaa colliculosa* (Trautsch.), введенное позднее, его синонимом. Однако нельзя не считаться, с нашей точки зрения, с тем фактом, что Г. Траутшольд привел значительно более подробное и правильное описание и приемлемое для определительской работы изображение этого вида, тогда как Е.А. Эйхвальд указал лишь единичные его признаки, причем некоторые, как было сказано выше, ошибочно.

Собранные нами экземпляры *Actinastreaa colliculosa* (Trautsch.) отличаются от голотипа менее часто расположеными бугорчатыми образованиями на поверхности полипняка. Диаметр же и форма кораллитов вполне отвечают изо-

браженным на рисунке Г. Траутшольда, хотя в тексте он почему-то указал, что диаметр равен 1 мм, что не соответствует действительности. Эта ошибка была подмечена и исправлена Е. Соломко в 1888 г. Позже, в 1907 г. Н.Н. Каракаш указал, что диаметр кораллитов у *Actinastraea colliculosa* (Trautsch.) не превышает 1 мм, хотя у описанных им экземпляров этого вида, хранящихся в Музее кафедры исторической геологии СПГУ, отчетливо различаются кораллиты диаметром от 1 до 1,5 мм.

Очень близок к *Actinastraea colliculosa* (Trautsch.) по внешнему облику полипняков, числу септ и диаметру кораллитов вид *Astrocoenia minima* (Fromentel, 1857, с. 47). Отличительными особенностями первого служат меньшая глубина чашки и меньшая длина септ. Кроме того, Н.И. Каракаш указал, что *Actinastraea colliculosa* (Trautsch.) не имеет холмообразных выступов на поверхности полипняков и характеризуется присутствием складок неправильной формы. Однако судя по изображению (Каракаш, 1907, табл. 22, фиг. 18, табл. 23, фиг. 21), этот автор ошибочно описал под указанным наименованием один из видов *Styliina*, имеющий округлые очертания кораллитов.

**Справление.** Следует указать также на внешнее сходство полипняков описываемого вида и *Actinastraea dodecaphyllia* (Trautsch., 1886, с. 8(126), табл. 4, фиг. 2). Отличие первых состоит в большем диаметре кораллитов (примерно на 0,5 мм) и большем количестве септ (20 вместо 12).

**Распространение.** Нижний горерив Юго-Западного Крыма.

**Материал.** 26 экземпляров разной сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка; Симферопольский р-н, р. Алма, с. Партизаны.

#### *Actinastraea retifera* (Stolička, 1873)

Табл. 1, фиг. 5

*Astrocoenia retifera*. Stolička, 1873, с. 26, табл. 5, фиг. 2.

*Astrocoenia whitheyi*: Wells, 1932, с. 230, табл. 31, фиг. 6; табл. 32, фиг. 1, 2; табл. 37, фиг. 1.

*Actinastraea retifera*: Кузьмичева, 1982б, с. 102, табл. 1, фиг. 2.

**Голотип.** Местонахождение неизвестно. Индия, окрестности Моравитур; верхний мел, сеноман (формация Утатур).

**Описание.** Массивные желваковидные и дендроидные колонии цериоидного типа. Чашечная поверхность с холмообразными выступами. Почекование внутри- и внеочашечное. Чашки неглубокие. Кораллиты многоугольных очертаний; размеры их 1,5–3 мм. Расстояние между центрами смежных кораллитов 2–2,5 мм. Диаметр отдельных дендроидных ветвей 25–30 мм.

Стенка-септотека с отверстиями (лакунами) неправильной формы, размером 0,1–0,2 мм.

Септы компактные, состоящие из простых трабекул. Боковые поверхности септ несут несросшиеся между собой небольшие шипики, расположенные в струйки, идущие вдоль трабекул. Число септ – 24. Шесть септ первого порядка доходят до центра, сливааясь осевыми концами со столбиком, шесть септ второго порядка составляют 1/2 длины от септ первого порядка и 24 септы третьего порядка –rudimentарные, иногда сливающиеся своими осевыми краями с близлежащими.

Эндотека представлена уплощенными сравнительно редкими диссепиментами. Столбик грифелевидный или пластинчатый.

**Справление.** От *A. pseudominima* (Koby, 1897, с. 59, табл. 15, фиг. 4) из баррема Швейцарии описываемый вид отличается большим в два раза диаметром кораллитов и меньшей длиной септ третьего порядка. От *A. reussiana*

(Stoličzka, 1873, с. 26, табл. 5, фиг. 3–4) из сеномана Индии отличается почти в два раза большим диаметром кораллитов и большей толщиной септ.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Сеноман Индии (формация Утатур), апт Центральной Америки (формация Глен Розе), верхний апт (клансей) Центральных Кызылкумов.

М а т е р и а л. 23 фрагмента колоний удовлетворительной сохранности. Южная часть Центральных Кызылкумов, пос. Дженгельды, кол. Шурук; верхний апт (клансей).

#### ПОДОТРЯД AMPHIASTRAEINA ALLOITEAU, 1952

С Е М Е Й С Т В О AMPHIASTRAEIDAE ALLOITEAU, 1952 EMEND. BEAUV AIS, 1980

Р о д *Paramontlivaltia* Alloiteau, 1952

*Paramontlivaltia charcennensis* (Fromentel, 1862)

Табл. II, фиг. 1

*Montlivaltia charcennensis*: Fromentel, 1862, с. 12, табл. 2, фиг. 5; табл. 4, фиг. 1.

*Paramontlivaltia charcennensis*: Alloiteau, 1952, с. 663; 1957, с. 110, табл. 8, фиг. 3.

Г о л о т и п. Франция, Париж, Музей естественной истории. Коллекция Е. Фроментеля № 70; верхний оксфорд.

О п и с а н и е. Одиночные кораллиты конической и цилиндрической формы с округлым или овальным поперечным сечением. Высота их достигает 45–60 мм, а диаметр поперечного сечения 30–40 мм. Чашка бокаловидная с заостренным чашечным краем. Стенка – мультиламеллярная археотека (септотека) с морщинистой эпитечкой. Септы компактные, состоящие из мелких простых трабекул. Боковая поверхность септ покрыта слабо развитыми гранулами, образующими очень тонкие концентрические струйки, ориентированные параллельно дистальному краю.

На самой ранней стадии роста при диаметре 1,2 мм видна одна большая септа. При сечении 1,8 мм по бокам от нее появляются две более короткие септы и две очень слабо развитые противоположные им септы. При диаметре 2,1 мм наряду с увеличением размеров ранее возникших наблюдается появление двух новых септ, расположенных против большой септы и первыми боковыми. Таким образом, во всех трех описанных сечениях имеет место хорошо выраженное билатеральное расположение септ.

У взрослых экземпляров диаметром 20×12 мм насчитывается 56 слабо дугообразно изогнутых септ. Наконец, у наиболее крупных зрелых экземпляров, имеющих диаметр 32×22 мм, число септ достигает 96–100. Все они довольно толстые, слабо дугообразно изогнутые вдоль всей плоскости, несущие на осевых концах булавовидные утолщения.

Диссепименты мало выпуклые, уплощенные, ориентированные косо от периферии к центру кораллита. Иногда поверхность их усложнена более мелкими дополнительными диссепиментами. По периферии кораллитов прослеживаются слабо выраженные “лонсаделоидные” септы.

С р а в н е н и е. От *P. valanginensis* Kusm. из берриаса Горного Крыма описываемый вид отличается большей толщиной септ, меньшим их числом, более часто расположенными уплощенными диссепиментами и меньшим развитием на периферии кораллитов “лонсаделоидных” диссепиментов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний оксфорд (лузитан) Франции и Юго-Западного Крыма.

М а т е р и а л. Три экземпляра хорошей сохранности. Крым, с. Счастливое.

*Paramontlivaltia valanginensis*: Кузьмичева, 1963, с. 25, табл. 2, фиг. 5.

Г о л о т и п. ПИН, № 4768/9; Крым, Симферопольский р-н, с. Соловьевка; нижний берриас.

О п и с а н и е . Одиночные кораллиты конической и конично-цилиндрической формы, высотою 60–65 мм и поперечным сечением 35–40 мм. Поперечное сечение округлое или овальное. Чашка бокаловидная глубокая с пологими склонами и заостренным краем. Стенка – мултиламеллярная септотека (рис. 42).

Септы компактные, состоящие из простых трабекул. Дистальные и наружные их края почти гладкие. Боковая поверхность септ орнаментирована очень мелкими гранулами, располагающимися параллельно дистальному краю септ.

На ранней стадии при диаметре кораллитов 1,5–1,8 мм хорошо развита одна большая толстая септа с заостренным либо округлым осевым концом. Противоположная септа короче, боковые септы также короче и развиты неравномерно по окружности кораллита. Септы утолщены стереоплазмой, осевая срединная линия искривленная иногда зигзагообразная.

При диаметре 2–2,5 мм четче видны септы второго порядка, появляются диссепименты. Далее при диаметре 4–5 мм ранее существовавшие септы заметно увеличиваются по длине и приобретают слабую дугообразную изогнутость. В пространствах между ними беспорядочно появляются новые септы, однако общая билатеральная симметрия в строении септального аппарата сохраняется.

При диаметре 7–8 мм количество септ возрастает до 14–16. Все они дугообразно изогнуты и, сливаясь осевыми концами, образуют септальные связки. Далее при диаметре 10–11 мм развиты уже 26 септ, причем по мере увеличения количества уменьшается от периферии к центру кораллита их толщина. Срединная линия у всех септ ровная. Наконец, у наиболее крупных зрелых экземпляров диаметром 33–40 мм насчитывается 180 тонких септ. Стереоплазматические утолщения на осевых концах несут только септы первых трех порядков. Характерная для молодых экземпляров двусторонняя симметрия в строении септального аппарата нарушается. У некоторых экземпляров дугообразная изогнутость септ уступает место гребневидному их расположению, тогда как у других этот признак, как и наличие септальных связок, сохраняется в течение всей жизни.

Диссепименты – удлиненные уплощенные пластины косо наклонены от периферии кораллита к центру, их поверхности усложнены более мелкими диссе-

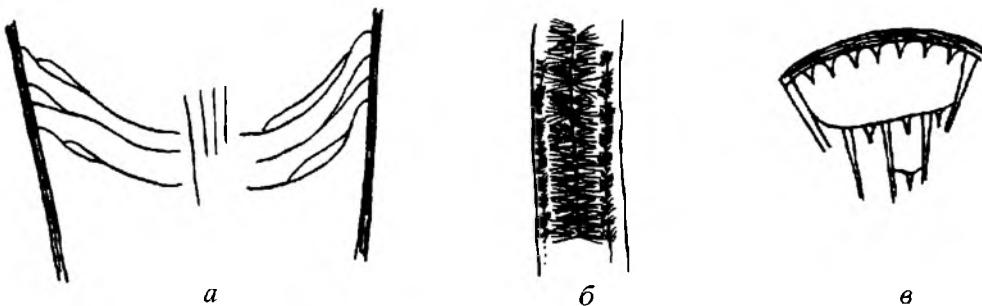


Рис. 42. Строение скелетных элементов *Paramontlivaltia valanginensis* Kusm.

а – кораллит в продольном сечении,  $\times 0,5$ ; б – септа в поперечном сечении,  $\times 140$ ; в – фрагмент взаимоотношения септ и диссепиментов на периферии кораллитов,  $\times 2$

пиментами. На периферии кораллита сильно развиты "лонсдалелоидные" диссепименты, прерывающие развитие септ.

**Сравнение.** От *P. charcennensis* описываемый вид отличается более тонкими септами, большим их числом и большим развитием на периферии кораллитов лонсдалелоидных диссепиментов.

**Распространение.** Нижний берриас Горного Крыма.

**Материал.** 166 экземпляров хорошей сохранности. Крым, с. Н. Голубинка, с. Горное, с. Высокое, с. Новокленовка, с. Балки, с. Соловьевка.

### Род *Selenegyra* Ogilvie, 1897

#### *Selenegyra geikiei* Ogilvie, 1897

Табл. II, фиг. 3, 4

*Selenegyra geikiei*: Ogilvie, 1897, с. 117, табл. 13, фиг. 7-9.

**Голотип.** Чехия, Моравия, Штрамберг; титон.

**Описание.** Фацелоидные колонии. Почекование внутричашечное и внечашечное. Кораллиты в поперечном сечении полулуцких очертаний на протяжении всего онтогенеза. Размеры их  $8 \times 3$  мм,  $10 \times 4$  мм. Снаружи кораллиты покрыты тонким эпитечальным покровом. Стенка – септотека (рис. 43). Септы тонкие, дугообразно изогнутые билатерально расположенные. "Главная" септа и другие септы, прилегающие к ней, длиннее септ противоположной стороны. Обычно наиболее длинные септы формируются на вогнутой стороне кораллитов. Количество септ 37-40. Внутренние концы септ в поперечном сечении с булавовидными утолщениями, а нередко и с вильчатым расщеплением. Боковые поверхности септ с мелкими одинаково-го размера гранулами. Диссепименты присутствуют.

**Сравнение.** В составе рода *Selenegyra* известен лишь данный вид.

**Распространение.** Верхний титон (портланд) Чехии; верхний титон и нижний берриас Юго-Западного Крыма.

**Материал.** Пять фрагментов кораллитов удовлетворительной сохранности, Крым, Бахчисарайский р-н, обнажение вдоль старого шоссе Бахчисарай-Ялта.

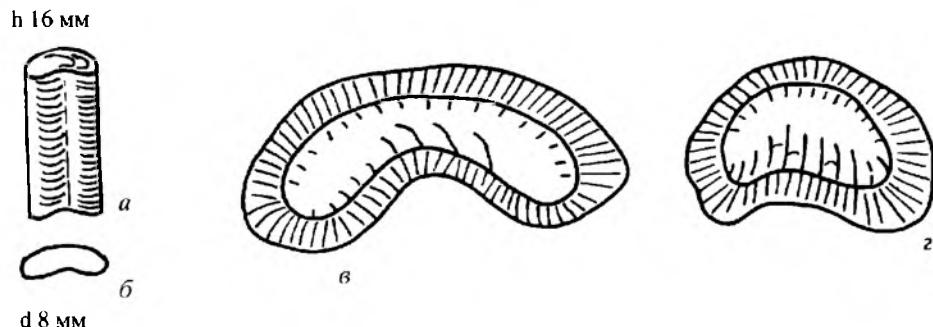


Рис. 43. Строение скелетных элементов *Selenegyra geikiei* Ogilvie

*a* – кораллит сбоку; *б* – поперечное сечение кораллита, нат. вел.; *в, г* – кораллиты в поперечном сечении,  $\times 10$ ,  $\times 5$

## Род *Aulastraea* Ogilvie, 1897

*Aulastraea conica* Schäfer et Senowbary-Daryan, 1980

Табл. III, фиг. 1

*Aulastraea conica*: Schäfer, Senowbary-Daryan, 1980, с. 3, табл. 1–2, рис. 2–6.

Голотип. Германия, в г. Эрланген, Палеонтологический институт Университета. О-в Сицилия, Madonie-Berge; верхний титон.

Описание. Фацелоидно-цириоидные колонии. Почекование внутричашечное. Кораллиты с двумя стенками: наружной овально-многоугольной и внутренней окружной. Наружные стенки толстые, размеры кораллитов в их пределах: 18×12 мм, 20×13 мм; диаметр окружных кораллитов 8×10 мм. Расстояние между центрами кораллитов 11–17 мм. Стенка наружная – септотека, внутренняя – диссепиментотека. Септы тонкие, слабо дугообразно изогнутые вдоль всей плоскости, билатерально расположенные. “Главная” септа толще и длиннее всех остальных. Септы, лежащие на стороне “главной”, в количестве 8–9 также длиннее септ противоположной стороны и несут на осевых концах булавовидные утолщения. Число септ 48–60. Септы первых трех порядков четко обозначены, септы же последующих порядков –rudimentарные и развиты неповсеместно. Диссепименты очень обильные. В интерваллиуме между двух стенок они крупные, прерывающие развитие септ, внутри окружных кораллитов – мелкие, но также прерывающие развитие септ высоких порядков.

Сравнение. От *A. macer* (Eliašova, 1975, с. 12, табл. 5, фиг. 1, 2; табл. 6, фиг. 2) из титона Моравии (Чехия) описываемый вид отличается окружной внутренней стенкой кораллитов и несколько большим числом септ.

Распространение. Верхний титон о-ва Сицилия; верхний берриас Центрального Крыма.

Материал. Две колонии хорошей сохранности. Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, с. Межгорье, гора Баксан; верхний берриас.

*Aulastraea kalugini* Kusmicheva, sp.nov.

Табл. III, фиг. 2

Название вида в честь геолога В.П. Калугина.

Голотип. ПИН, № 4768/17; Туркмения, Малый Балхан; нижний баррем.

Описание. Массивные цериоидные колонии желваковидной формы. Кораллиты с двумя стенками: наружной многоугольной и внутренней окружной. Многоугольные толстые стенки между кораллитами выражены нечетко из-за сильного развития диссепиментов. Нередко несколько окружных чашек кораллитов объединены одной общей многоугольной стенкой. Расстояние от одной многоугольной стенки до другой 15–20 мм, размеры окружных или овальных чашек 6 мм; 7×3,5 мм; расстояние между центрами кораллитов 10–15 мм. Почекование внутричашечное.

Септы тонкие, дугообразно изогнуты вдоль всей плоскости, состоят из мелких простых трабекул. Билатеральная симметрия в расположении септ очевидна, хотя так называемая “главная” септа по толщине ничем не отличается от остальных септ. Число септ 30–40. Диссепименты сильно развиты и по этой причине они нередко прерывают развитие не только септ, но и стенок, что обуславливает расположение чашек кораллитов среди пузырчатой ткани.

Сравнение. От *A. conica* отличается меньшим различием длины “главной” септы по сравнению с другими септами и массивным типом колонии. От баррем-аптского вида *A. rompescjii* (Dietrich, 1926, с. 63, табл. 5, фиг. 2, 7) опи-

сывающий вид отличается большим развитием диссепментов между наружной и внутренней стенками.

Распространение. Нижний баррем Малого Балхана.

Материал. Две колонии хорошей сохранности. Туркмения, западная часть Малого Балхана.

### Род *Opistophyllum* Ogilvie, 1897

*Opistophyllum caucasicum* Kusmicheva, 1988

Табл. III, фиг. 3

*Opistophyllum caucasicum*: Кузьмичева, 1988б, с. 164, табл. 4, фиг. 2.

Голотип. ПИН, № 4768/18; Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Дашатлы; баррем.

Описание. Одиночные кораллиты коническо-цилиндрической формы высотою 40–50 мм и диаметром 9–12 мм. Чашка воронковидная с заостренным чашечным краем. Снаружи тонкий эпитеческий покров.

Септы тонкие билатерально расположенные. Девять “главных” септ сосредоточенных на одной стороне кораллита отличаются своей длиной от септ расположенных противоположно. Боковые поверхности септ с шиповидными карниами. Осевые линии септ с зигзагообразным искривлением. Осевые концы септ заостренные. Число септ 48–50. Намечается дифференциация септ на порядки. Диссепменты крупные, на периферии кораллитов частично прерывают развитие септ.

Сравнение. В нижнемеловых отложениях известен пока только данный вид.

Распространение. Баррем Азербайджанской части Малого Кавказа.

Материал. Два экземпляра удовлетворительной сохранности; Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Дашатлы; баррем.

### Род *Pseudopistophyllum* Geyer, 1955

*Pseudopistophyllum magnum* Kusmicheva, sp.nov.

Табл. III, фиг. 4

Название вида от лат. *magnum* – крупный.

Голотип. ПИН, № 4768/19; Крым, Белогорский р-н, с. Межгорье, гора Баксан; верхний берриас.

Описание. Кустистые колонии. Кораллиты цилиндрической формы в сечении округлые или слабый овал диаметром 25–30 мм. Снаружи – эпитеческий покров, стенка – септотека. Почкование внутричашечное.

Септы компактные, состоящие из простых трабекул, толстые, дугообразно изогнутые вдоль всей плоскости. Симметрия в расположении септ – билатеральная. Размеры “главных” септ (их 13), сосредоточенных на одной из сторон кораллита, почти не отличаются от всех остальных. Боковые поверхности септ покрыты мелкими одинаковыми гранулами, осевые концы с булавовидными утолщениями. Общее число септ в кораллите 50–53. Септы разных порядков почти не отличаются своими размерами. Диссепменты хорошо развиты, особенно в периферической части кораллитов, где они нередко прерывают развитие септ.

Сравнение. От *P. woznikense* (Morycowa, 1974, с. 474, табл. 5, фиг. 3; табл. 6, фиг. 1) из верхнего титона Чехии отличается большим в два раза диа-

метром кораллитов, большей толщиной септ и большим их числом (на 10–12), а также почти одинаковым размером септ по обе стороны кораллита – со стороны “главных” септ и им противоположных.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Верхний берриас Центральной части Горного Крыма.

**М а т е р и а л.** Четыре обломка колоний хорошей сохранности. Крым, Белогорский р-н, с. Межгорье, гора Баксан; верхний берриас.

**Р о д *Amphiastraea* Etallon, 1859**

***Amphiastraea gracilis* Koby, 1889**

Табл. III, фиг. 5

*Amphiastraea gracilis*: Koby, 1889, с. 434, табл. 115, фиг. 3; Eliašova, 1975, с. 7, табл. 1, фиг. 2,3; рис. в тексте 1.

**Г о л о т и п.** Чехия, Прага, Национальный музей. Коллекция Е. Элиашовой. Чехия, Моравия, Штрамберг; титон.

**О п и с а н и е.** Массивные цериоидные колонии. Кораллиты пяти- и семиугольных очертаний, размеры их 5–7 мм; 6–5 мм. Расстояние между центрами кораллитов 4–5, 5 мм. Стенки между кораллитами толстые (0,8×0,8 мм) септотеки.

Септы сравнительно тонкие, дугообразно и волнистоизогнутые в числе 30–36 расположены в симметрии близкой к радиальной. Так называемая “главная” септа выражена не контрастно по сравнению с остальными септами, хотя и различима в кораллите. Септы первого порядка доходят до центра кораллитов, но не сливаются своими осевыми концами, а лишь иногда касаются. Внутренняя округлая стенка в многоугольных кораллитах выражена нечетко, иногда отсутствует. Диссепименты крупные выпуклые, на периферии кораллитов редко прерывают развитие септ.

**С р а в н е н и е.** От *A. cylindrica* (Ogilvie, 1897, с. 106, табл. 12, фиг. 8–10) из титона Чехии отличается большим в два раза диаметром кораллитов и большим (на 10–13) числом септ и наличием,rudimentарных септ четвертого порядка. От *A. fallax* (Eliašova, 1975, с. 8, табл. 2, фиг. 1,2) из титона Чехии отличается также в два раза большим диаметром кораллитов и более толстыми стенками между кораллитами. От *A. stictica* отличие состоит в радиальной симметрии расположения септ на взрослой стадии. От *A. aetiopica* отличается радиальным расположением септ, слабо выраженной, а иногда и совсем отсутствующей внутренней стенкой и слабым развитием “лонсаделоидных” диссепиментов на периферии кораллитов.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Титон Чехии; верхний берриас Центрального Крыма.

**М а т е р и а л.** Три очень крупные колонии хорошей сохранности. Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, с. Межгорье, карьер на возвышенности 515.

***Amphiastraea stictica* Kustmicheva, sp. nov.**

Табл. IV, фиг. 1

**Н а з в а н и е вида от Крыма.**

**Г о л о т и п. ПИН, № 4768/21; Крым, с. Передовое; верхний титон.**

**О п и с а н и е.** Желваковидные цериоидные колонии размером: высота 45–60 мм, поперечное сечение 80–90 мм. Чашки воронковидные, очень глубокие. Кораллиты многоугольных очертаний, их размеры: 5,5–6 мм, расстояние между их центрами 4–5 мм. Почекование внутричашечное. Стенка – септотека. Внутренняя стенка кораллитов отсутствует.

Септы сравнительно тонкие, билатерально расположенные. Одна из септ, так называемая “главная” выражена четко. Септы, лежащие на той стороне кораллита, где и “главная”, обладают значительно большей длиной по сравнению с септами противоположной стороны. Последние иногда выглядятrudиментарными. Число септ 24–30. Диссепименты присутствуют, но выражены слабо и очень редко прерывают развитие септ на периферии кораллитов.

**Сравнение.** По размерам кораллитов и количеству септ описываемый вид близок к ряду видов из верхней юры и берриаса, но отличие его состоит в очень контрастной длине септ, ориентированных по обе стороны кораллитов, отсутствии внутренней стенки и более слабом развитии диссепиментов.

**Распространение.** Верхний титон Юго-Западной части Горного Крыма; ?валанжин Афганистана.

**Материал.** Две колонии удовлетворительной сохранности. Крым, с. Передовое; Афганистан, провинция Халмеран.

### *Amphiastraea aetiopica* Dietrich, 1925

Табл. IV, фиг. 2

*Amphiastraea aetiopica*: Dietrich, 1925, с. 62, табл. 8, фиг. 1; Бендукидзе, 1961, с. 6, табл. 5, фиг. 8; Turnšek, 1976, с. 51, табл. 5, фиг. 4–6.

**Голотип.** Место хранения неизвестно. Восточная Африка, Танганьика; баррем (ургон).

**Описание.** Массивные цериоидные неправильной и правильной полусферической формы. Почекование внутричашечное. Чашечная поверхность несколько выпуклая или уплощенная. Кораллиты многоугольные, плотно примыкающие друг к другу. Расстояние между противоположными их стенками 4,5–7 мм. Чашки кораллитов округлые, обычно расположенные эксцентрично. Диаметр их 3,5–5 мм; расстояние между центрами чашек соседних кораллитов 3,5–6 мм. Стенка между кораллитами – септотека. Чашечная стенка – диссепиментотека и септотека.

Септы компактные, состоящие из простых мелких трабекул, образующих простую серию. Дистальный их край несет мелкие зубчики. Боковая поверхность покрыта мелкими гранулами. В кораллитах септы расположены билатерально и несколько дугообразно изогнуты. Число септ 24–36. Септы первого и второго порядков клиновидные, достигающие осевой части кораллитов. Среди них отчетливо выражена главная септа, отличающаяся большей толщиной. Септы третьего и четвертого порядков развиты слабо.

Эндотека представлена днищами и диссепиментами. Сильно развитые на периферии кораллитов диссепименты нередко прерывают рост септ. Крупные диссепименты наклонены в сторону осевой части кораллитов. Днища бокало-видные, усложненные диссепиментами.

#### Размеры, мм:

Экз. №	Диаметр чашек	Расстояние между центрами чашек	Расстояние от одной стенки до другой	Число септ
14/2537	3–3,5	3,5–5	4–6	27–28
14/2543	3–3,8	6–7,5	5,5–7,5	25–32
14/1115	2,8–3,5	4–5	4–6	28–32
14/1105	3,5–4	4,5–5	5,5–6	36

**Сравнение.** Наибольшее сходство имеет с *A. basaltiformis* (Koby, 1889, с. 433, табл. 115, фиг. 1–2) из верхней юры Швейцарии. Отличие его состоит, в основном, в два–три раза меньших размерах кораллитов и меньшим числом (на 10–12) септ.

**Распространение.** Верхний берриас Юго-Западного Крыма; ?баррем восточной Африки.

**Материал.** Семь колоний хорошей сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка, с. Высокое.

### *Amphiastraea khalilovi* Kusmicheva, 1988

Табл. IV, фиг. 3

*Aulastraea khalilovi*: Кузьмичева: 1988б, с. 164, табл. 4, фиг. 1а, б.

**Голотип.** ПИН, 4768/23; Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулиушаги; баррем.

**Описание.** Массивные колонии цериоидного типа, полусферической и желваковидной формы. Чашки кораллитов бокаловидные, углубленные. Стенка – септотека шириной 1–1,5 мм. П почкование внутричашечное, чаще внутристенное. Кораллиты пяти-шестиугольных очертаний. Расстояние от одной стенки до другой 7–9 мм, 7–12 мм. Расстояние между центрами кораллитов 11–12 мм.

Септы сравнительно тонкие, многочисленные, состоящие из простых трабекул. Билатеральная симметрия в расположении септ почти не выражена. Многие септы дугообразно искривлены вдоль всей плоскости, а своими осевыми концами сливаются или касаются. Число септ 48–52.

Эндотека представлена крупными выпуклыми диссепиментами, особенно развитыми на периферии кораллитов и в срединной их части, где они образуют внутреннюю стенку неправильных очертаний. Присутствуют “лонсаделоидные” диссепименты, прерывающие нормальное развитие септ.

**Сравнение.** От одновозрастного вида *A. gagaensis* описываемый вид отличается несколько большими (в 2–2,5 раза) размерами кораллитов и неправильными очертаниями их внутренней стенки, сильнее развитыми диссепиментами на периферии кораллитов и большей толщиной септ.

**Распространение.** Баррем Малого Кавказа.

**Материал.** Две колонии хорошей сохранности. Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулиушаги.

### *Amphiastraea geratica* Kusmicheva, sp.nov.

Табл. IV, фиг. 4

**Название вида от провинции Герат в Афганистане.**

**Голотип.** ПИН, № 4768/24; Афганистан, провинция Герат; баррем.

**Описание.** Желваковидные цериоидные колонии высотою 40–50 мм и в поперечном сечении 70–80 мм. Чашечная поверхность неравномерно бугорчатая. П почкование внутричашечное. Кораллиты многоугольных очертаний, размеры в поперечном сечении 1,2–1,8 мм. Расстояние между центрами кораллитов 1,2–1,5 мм. Стенка многоугольных кораллитов – септотека. Внутренняя стенка отсутствует.

Септы компактные, дугообразно, а некоторые волнисто изогнутые, состоящие из мелких простых трабекул, расположенных в простую серию. В расположении септ симметрия билатеральная. Так называемая “главная” септа выражена четко и отличается от других своей длиной. Септы, расположенные на сто-

роне, где и “главная” септа, на много длиннее септ противоположной стороны. Число септ 16–18. Диссепменты очень слабо выражены.

**Сравнение.** От всех известных видов рода *Amphistaeraea* описываемый вид отличается очень малыми размерами кораллитов, отсутствием у них внутренней стенки, слабым развитием диссепментов.

**Распространение.** Баррем Западного Афганистана.

**Материал.** Две колонии хорошей сохранности. Афганистан, провинция Герат.

### *Amphistaeraea tarauensis* Morycowa, 1971

Табл. IV, фиг. 5; табл. V, фиг. 1,2

*Amphistaeraea tarauensis*: Morycowa, 1971, с. 98, табл. 26, фиг. 1; Кузьмичева, 1980в; с. 98, табл. 36, фиг. 3а,б; 1988, с. 163, табл. 3, фиг. 5.

**Голотип.** Польша, г. Krakow, Музей Ягелонского университета. Коллекция Э. Морицовой, № 120. Румыния, Valea Izvorul-Alb; нижний апт.

**Описание.** Массивные цериоидные колонии, достигающие 10–15 см в диаметре и в высоту 7–10 см. Кораллиты призматические, пяти-шестиугольных очертаний. Расстояние между стенками кораллитов 8–10 мм. Чашки округлых или эллипсоидальных очертаний, диаметр их 4–5,5 мм, расстояние между их центрами 6–10 мм.

Стенка между кораллитами – септотека. Чашечная стенка – диссепментотека. Септы компактные, состоящие из мелких простых трабекул. В расположении септ преобладает радиальная симметрия над билатеральной. Одна большая септа (главная), так характерная для этого рода, у данного вида нивелирована и по длине и толщине почти не отличается от остальных. Септы в числе 42–48 сравнительно тонкие, слабо дугообразно изогнутые. Срединная линия у многих септ зигзагообразно изогнутая, осевые концы септ с вильчатым расщеплением. Боковая поверхность септ несет мелкие одинаковых размеров зубчики, ориентированные параллельно дистальному краю септ. Эндотека представлена хорошо выраженным диссепментами, часто прерывающимися развитие септ на периферии кораллитов.

**Сравнение.** По размерам кораллитов близок к *A. aetiopica*. Отличие его состоит в два раза большем числе септ, меньшей их толщине, а также в расположении септ, приближающемся к радиальному.

**Распространение.** Нижний баррем Зап. Туркмении; баррем Малого Кавказа и Афганистана; верхний баррем – нижний апт Мармарошской зоны Карпат; нижний апт Румынии.

**Материал.** 23 колонии хорошей сохранности. Туркмения, Малый Балхан (5 экз.). Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулишаги (7 экз.). Украина, Мармарошская зона Карпат, р. Апица, руч. Тевшак (11 экз.).

### *Род Hykeliphyllum* Eliašova, 1975

*Hykeliphyllum parvum* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. V, фиг. 3

**Название вида** от лат. *parvum* – меньший.

**Голотип.** ПИН, № 4768/27; Афганистан, р-н Мукура; баррем.

**Описание.** Кустистые субцириоидные колонии. Почекование внеочечное. Кораллиты округлых очертаний, но от тесного расположения в ко-

лонии приобретают на некоторых участках многоугольные очертания. Диаметр кораллитов 1,5–2 мм, расстояние между их центрами 1,5–1,8 мм. Стенка – септотека.

Септы тонкие, состоят из простых трабекул, расположенных в одну простую серию. Число септ 18–20. В расположении септ наблюдается “расшатанность”: нечеткое выражение билатеральной симметрии септ, “главная” септа во многих кораллитах не отличается своими размерами от остальных септ. Вдоль всей плоскости септы дугообразно искривлены, у некоторых наблюдается вильчатое расщепление осевых концов. Септы первого и второго порядков не отличаются своими размерами, септы третьего порядка, присутствующие неповсеместно, –rudиментарные.

Эндотека представлена редкими крупными уплощенными диссепиментами, иногда прерывающими развитие септ на периферии кораллитов.

**Сравнение.** От типового вида *N. lepidum* (Eliašova, 1975, с. 21, табл. 11, фиг. 1, а–с) из титона Чехии (Моравия) отличается очень малыми (в 5–6 раз) размерами кораллитов, в два раза меньшим числе септ и менее выраженной билатеральной симметрией в их расположении.

**Распространение.** Баррем Афганистана.

**Материал.** Голотип.

### Род *Pleurostyliina* Fromentel, 1857

#### *Pleurostyliina turkmenensis* Kusmicheva, 1987

Табл. V, фиг. 4

*Pleurostyliina turkmenensis*: Кузьмичева, 1987в, с. 237, табл. 3, фиг. 3, а–б.

**Голотип.** ПИН; № 4768/28; Туркмения, западный склон Малого Балхана; нижний баррем.

**Описания.** Массивные цериоидные колонии высотою 60–80 мм и поперечным сечением 100–120 мм. Кораллиты четырех- и пятиугольных очертаний. Расстояние от одной стенки кораллита до другой 4–6 мм, расстояние между центрами кораллитов 3–4 мм. Чашки глубокие воронковидные. Почкование внутривильчатое. Стенка – септотека, сравнительно неширокая 0,3–0,5 мм. Септы толстые, в поперечном сечении клиновидные, вдоль всей плоскости слабо дугообразно изогнутые, в осевой части кораллита резко утончающиеся. Боковые поверхности септ несут усиковидные трабекулярные выросты. Большая “главная” септа в кораллитах отсутствует или слабо выражена. Число септ 17–22. Эндотека представлена крупными высокими диссепиментами, слабо наклоненными в сторону осевой части.

**Сравнение.** От *P. corallina* From. (Eliašova, 1975, с. 9, табл. 3, фиг. 1, 2) из титона Чехословакии рассматриваемый вид отличается большим в три раза диаметром кораллитов, меньшим числом септ и слабо выраженной “главной” септой.

**Распространение.** Нижний баррем Западной Туркмении.

**Материал.** Пять колоний удовлетворительной сохранности. Туркмения, возвышенность Малый Балхан.

## Род *Placophyllia* d'Orbigny, 1850

*Placophyllia curvata* Turnšek, 1974

Табл. V, фиг. 5; табл. VI, фиг. 1

*Placophyllia curvata*: Turnšek, 1974, с. 18, табл. 8, фиг. 1.2; табл. 9, фиг. 1,2; Кузьмичева, 1980в, с. 96, табл. 35, фиг. 4, а,б.

Голотип. Любляна, Музей АН Словении, № Р-514. Коллекция Д. Турсек. Словения, Осойница у Баньской Планеты; баррем-апт.

Описание. Колонии кустистые, почкование внеочечное. Кораллиты округлых очертаний, диаметр их 6–8 мм, расстояние между их центрами от 5 до 15 мм. Стенка тонкая, септотека, местами с расщеплением (“мультиплакатная”).

Септы компактные, состоящие из мелких простых трабекул. На боковой поверхности мелкие гранулы, расположенные частыми дугообразными струйками, ориентированные параллельно дистальному краю септ. Септы прямые, со стереоплазматическими утолщениями. Число септ 20–30. Одна из септ в некоторых кораллитах удлиненная и сливается с пластинчатым столбиком. Септы первого порядка сравнительно длинные, но до столбика не доходят, септы второго порядка составляют 3/4 длины септ первого порядка, септы третьего порядка составляют 1/2 длины септ второго порядка, септы четвертого порядка развиты неповсеместно. Столбик пластинчатый. На периферии кораллитов крупные диссепименты, переходящие в центре кораллитов в бокаловидные днища. В 5 мм насчитывается шесть–семь днищ.

Сравнение. От *P. rugosa* Becker (Turnšek, 1972, с. 184, табл. 24, фиг. 1–2) из верхнего оксфорда и нижнего киммериджа Западной Европы отличается более короткими септами всех порядков, а также большей толщиной септ и столбика.

Замечание. Отсутствие в некоторых кораллитах так называемой “главной” септы объясняется, с нашей точки зрения, “расшатанностью” этого признака, связанной с постепенным вымиранием рода *Placophyllia* в конце раннемеловой эпохи. Отнесение некоторыми авторами (Turnšek, 1972, с. 183) рода *Placophyllia* к сем. *Placostilliidae* кажется нам ошибочным. О его принадлежности к сем. *Amphiastraeidae* свидетельствуют особенности структуры стенки кораллитов и септального аппарата.

Распространение. Баррем–апт Словении и Украинских Карпат.

Материал. Одна колония хорошей сохранности. Украинские Карпаты, р. Большая Уголька, гора Молочный Камень.

## Род *Dauthusmilia* Kusmicheva, gen. nov.

Название рода от с. Даутлу в Азербайджане.

Типовой вид – *D. basarensis* sp. nov.; баррем Азербайджанской части Малого Кавказа.

Диагноз. Одиночные кораллиты коническо-цилиндрической формы с овальным поперечным сечением. Чашка воронковидная. Снаружи эпитечальный покров, доходящий до края чашки. Стенка – септотека. Столбик эллипсоидальный, широкий, представляющий собой сочетание вертикальных элементов и диссепиментов.

Сравнение. От известных одиночных кораллов из сем. *Amphiastraeidae* отличается присутствием сложного столбика.

Состав. Известен типовой вид.

*Dautlusmilia basarensis* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 2; табл. VII, фиг. 1

Название вида от р. Базарчай.

Голотип. ПИН, № 4768/30; Азербайджан, р. Базарчай, с. Даутлу; баррем.

Описание. Одиночные кораллиты коническо-цилиндрической формы высотою 75–80 мм и с овальным поперечным сечением: 45×30 мм. Чашка воронковидная неглубокая. Эпитеческий покров хорошо выражен и доходит до края чаши. Стенка – септотека, на некоторых участках расщепляющаяся.

Септы компактные, толстые, слегка волнистоизогнутые, состоящие из простых трабекул, ориентированных в виде одной простой серии. Боковые поверхности септ покрыты очень мелкими частыми гранулами, сосредоточенными в тонкие арковидные струйки, лежащие параллельно дистальному краю септ. Осевые концы септ с булавовидными утолщениями. Число септ 85. Септы первого и второго порядков одинаковые по длине и толщине, септы третьего порядка тоньше и чуть короче, а септы четвертого и пятого порядков значительно короче таковых предшествующих порядков. Столбик эллипсоидальный, длиной 12 мм и шириной 3 мм представляет собой сочетание трабекулярных элементов (возможно палиформные доли септ первых двух порядков и диссепментов). Диссепменты крупные, косо ориентированные в межсептальных промежутках преимущественно на периферии кораллитов.

Сравнение. В составе рода *Dautlusmilia* известен лишь данный вид.

Распространение. Баррем Азербайджанской части Малого Кавказа.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО PRUVOSTASTRAEIDAE BEAUVAINS, 1980

Род *Acanthogyra* Ogilvie, 1897

*Acanthogyra columnaris* Ogilvie, 1897

Табл. VII, фиг. 2

*Acanthogyra columnaris*: Ogilvie, 1897, с. 131, табл. 16, фиг. 2; Eliašova, 1973, с. 274, табл. 2, фиг. 1; табл. 14, фиг. 2.

Голотип. Место хранения неизвестно. Чехия, Моравия, Штрамберг; тип.

Описание. Желваковидные цериоидные колонии. Почкование внутричашечное. Кораллиты многоугольных очертаний с заостренным чашечным краем. Размеры кораллитов: поперечное сечение 8–10 мм, расстояние между их центрами 5–8 мм. Стенка – септотека.

Септы компактные, дугообразно изогнутые, состоящие из мелких простых трабекул. Боковые поверхности септ покрыты мелкими одинаковыми гранулами. Септы кораллитов и стенки сравнительно тонкие. Число септ 30–40. В некоторых кораллитах различима так называемая “главная” септа. Септы первого и второго порядков мало отличимы по размерам и своими концами касаются столбика. Септы третьего порядка составляют 2/3 длины септ второго порядка. Септы четвертого порядкаrudиментарные и присутствуют неповсеместно. Диссепменты присутствуют и своим развитием прерывают развитие септ третьего и четвертого порядков. Столбик пластинчатый, часто дугообразно изогнутый.

Сравнение. От *A. parvisepata* (Eliašova, 1973, с. 274, табл. 3, фиг. 1, 2) из титона Штрамберга отличается несколько меньшими размерами кораллитов

и более тонкими септами; от *A. micra* (Eliašova, 1973, с. 275, табл. 2, фиг. 2) также из титона Штрамберга отличается большими размерами кораллитов и большим числом септ.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Титон Словакии, Италии и Крыма.

М а т е р и а л . Две колонии хорошей сохранности. Крым, Севастопольский р-н, с. Передовое.

### *Acanthogyra parviseptata* Eliašova, 1973

Табл. VII, фиг. 3

*Acanthogyra parviseptata*: Eliašova, 1973, с. 274, табл. 3, фиг. 1, 2.

Г о л о т и п . Чехия, Прага, Музей геологической службы. Коллекция Е. Элиашовой. Чехия, Моравия, Штрамберг; титон.

О п и с а н и е . Массивные цериоидные колонии высотою 42 мм и с поперечным сечением 35×45 мм. Почекование внутричашечное. Чашки воронковидные глубокие. Кораллиты многоугольных очертаний, в поперечном сечении 12–14 мм. Расстояние между центрами кораллитов 9–10 мм. Стенка – септотека, толстая.

Септы компактные, толстые, ровные, состоящие из мелких простых трабекул. Осевые концы септ с булавовидными утолщениями. Боковые поверхности с мелкими одинакового размера шипиками. Число септ 42–47. Септы первого и второго порядков одинаковые по размерам, доходят до столбика. Септы третьего порядка чуть короче септ второго порядка, септы четвертого и частично пятого порядка –rudimentарные. Диссепименты хорошо развиты, в периферической части кораллитов прерывают развитие септ четвертого порядка. Столбик пластинчатый, тонкий.

С р а в н е н и е . От типового вида *A. columnaris* (Ogilvie, 1897, с. 131, табл. 16 фиг. 2) из титона Штрамберга отличается в 1,5 раза большим диаметром кораллитов, более толстыми септами и стенками между кораллитами. От *A. aptiana* (Turnšek, 1981, с. 25, табл. 24, фиг. 1–4) из баррем-апта Словении отличается большим в два раза числом септ, меньшим развитием диссепиментов на их периферии и хорошо развитым пластинчатым столбиком.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Титон Чехии и Северного Кавказа; нижний берриас центральной части Горного Крыма.

М а т е р и а л . Две колонии хорошей сохранности. Крым, р. Тонас, окрестности с. Красноселовка; нижний берриас; Северный Кавказ, верховье р. Хокодзы.

### *P od Columellogyra* Turnšek, 1976

#### *Columellogyra lomensis* Turnšek, 1976

Табл. VII, фиг. 4

*Columellogyra lomensis*: Turnšek, 1976, с. 44, табл. 15, 16.

*Colomnogyra lomensis*: Кузьмичева, 1987в, с. 238, табл. 4, фиг. 1а, б; 1988б, с. 165, табл. 4, фиг. 3а, б.

Г о л о т и п . Словения, г. Любляна, Геологический музей Словацкой АН. Коллекция Д. Турншек, № Р-619. Словения; барремская брекчия в породах сенона.

О п и с а н и е . Желваковидные цериоидные колонии высотою 40–55 мм, с поперечным сечением 50–60 мм. Чашечная поверхность слегка всхолмленная. Чашки бокаловидные глубокие с заостренным чашечным краем. Кораллиты многоугольных очертаний, в поперечном сечении 2,5–3 мм. Расстояние между их центрами 2–2,5 мм. Стенка – септотека. Почекование внутричашечное.

Септы компактные, состоящие из мелких простых трабекул, расположенных в одну простую серию. Боковая поверхность септ орнаментирована мелкими округлыми гранулами, располагающимися в струйки под углом 40° к стенке. Число септ 24–48. Септы слабо дугообразно изогнутые, располагающиеся в большинстве кораллитов билатерально. Эта симметрия обусловлена неравномерным развитием септ с одной и другой сторон кораллита. Септы первого и второго порядка почти одинаковой длины и достигают столбика. Септы третьего порядка составляют примерно половину длины второго порядка. Септы четвертого порядка –rudimentарные, развитые преимущественно в области стенки. Столбик пластинчатый, дугообразно изогнутый и ориентированный вдоль большой оси кораллита. Эндотека представлена крупными диссепментами, прерывающими во многих кораллитах развитие септ.

Состав. Известен типовой вид.

Распространение. Готерив Юго-Западной части Горного Крыма, нижний баррем Малого Балхана; баррем Словении, Малого Кавказа и верхний баррем – нижний апт Мармарошской зоны Украинских Карпат.

Материал. 22 колонии. Крым, Бахчисарайский р-н, гора Кермен (2 экз.); Западная Туркмения, Малый Балхан (3 экз.); Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулиушаги (7 экз.); Мармарошская зона Украинских Карпат, бассейн р. Уголька (10 экз.).

#### Род *Smolinastraea* Kusmicheva, gen. nov.

Название рода и типового вида в честь П.П. Смолина.

Типовой вид – *Smolinastraea smolini* sp. nov.; баррем Азербайджанской части Малого Кавказа.

Диагноз. Массивные меандридные колонии. Холмы, разделяющие меандры, с амбулакрами. Бисептальные пластины компактные с трабекулярными усиковидными ответвлениями на боковых поверхностях. Столбик пластинчатый. Диссепменты присутствуют.

Состав. Типовой вид.

Сравнение. От всех известных родов из семейства *Trochoidomeandriidae* типшек отличается меандридной формой колоний.

#### *Smolinastraea smolini* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1

Голотип. ПИН, № 4768/37; Азербайджан, Кубатлинский р-н, р. Базарчай, с. Аликулиушаги; баррем.

Описание. Массивные меандридные колонии желвакообразной формы с ложбинами шириной 8–10 мм. Ложбины глубокие, холмы, разделяющие их, широкие округлые с широкими амбулакрами. Стенка между ложбинами кораллитов отсутствует.

Септы бисептальные, пластины компактные, дугообразно изогнутые сравнительно толстые, состоящие из мелких простых трабекул, производящих на боковых поверхностях септ трабекулярные ответвления. Осевые концы септ несут, как правило, вильчатые разветвления или булавовидные утолщения. В 5 мм насчитывается 5–6 септ. В некоторых замкнутых кораллитах насчитывается 24–26 септ. Эндотека представлена диссепментами и пластинчатым столбиком.

Состав. Известен лишь данный вид.

Распространение. Азербайджан, Кубатлинский р-н, р. Базарчай, с. Аликулиушаги; баррем.

Материал. Голотип.

Р о д *Latusastraea* Orbigny, 1850*Latusastraea polygonalis* (Fromentel, 1862)

Табл. VIII, фиг. 2

*Pleurocoenia polygonalis*: Fromentel, 1862, с. 42, табл. 131, фиг. 1.*Pleurocoenia* of. *polygonalis*: Felix, 1890–91, с. 157, табл. 24, фиг. 1.

Г о л о т и п . Париж, Геологическая лаборатория Сорбонны. Коллекция Е. Фроментеля. Франция; неоком.

О п и с а н и е . Массивные плокоидно-цириоидные колонии. Почкование внечашечное. Кораллиты в поперечном сечении полулунных очертаний. Их размеры: по большой оси 3–4 мм, по малой – 1,2 мм. Расстояние между центрами кораллитов 2,5–3 мм. Стенка – септотека, толстая, переходящая в ребристую пэритеку.

Септокости компактные малых размеров, состоящие из мелких простых трабекул. Расположены они билатерально: одна из септокост, лежащая вдоль малой оси кораллита, длиннее и толще остальных. Упорядоченности в заложении септокост в онтогенезе нет. Общее число септокост колеблется от 18 до 32. Днища вогнутые, воронковидные.

С р а в н е н и е . От всех известных представителей рода *Latusastraea* описываемый вид отличается крупными размерами кораллитов.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Нижний готерив Юго-Западного Крыма; неоком Мексики и Франции.

М а т е р и а л . Одна колония удовлетворительной сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка.

*Latusastraea exiguis* Fromentel, 1862

Табл. VIII, фиг. 3

*Latusastraea exiguis*: Fromentel, 1862, табл. 131, фиг. 1; Могусова, 1964, с. 60, табл. 20, фиг. 3; Turnšek, 1974, с. 34, табл. 6, фиг. 1.2; Кузьмичева, 1980, с. 100, табл. 37, фиг. 1.

Г о л о т и п . Париж, Музей естественной истории. Коллекция Е. Фроментеля. Франция, департамент Воклюз; нижний апт.

О п и с а н и е . Колонии массивные, полусферической формы, а также стелющиеся. Почкование внечашечное. Кораллиты овальных или реже округлых очертаний. Диаметр кораллитов 0,9–1,4 мм, расстояние между центрами смежных кораллитов 1,5–2,5 мм. Чашки глубокие. Стенка – септотека. Септы расположены билатерально: одна септа длиннее и толще остальных и достигает центра. Остальные септы –rudиментарные. Число септ 20–25. Днища полные, слабо вогнутые, хорошо выраженные.

С р а в н е н и е . По числу септокост близок к *L. provincialis* (d'Orbigny, 1850, с. 209) из турона Франции. Отличие состоит в овальной форме очертаний кораллитов, несколько меньшем их диаметре и меньшем числе (на 12–15 септокост).

Р а с п р о с т р а н е н и е . Готерив Юго-Западной части Горного Крыма; баррем Малого Кавказа, Польши, Афганистана; верхний баррем – нижний апт Украинских Карпат; баррем Словении; нижний апт Франции.

М а т е р и а л . Семь колоний. Крым, Бахчисарайский р-н, гора Сараман (2 экз.); Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулиушаги (1 экз.); Мармарошская зона Украинских Карпат, руч. Карлов (4 экз.).

*Latusastraea provincialis* (d'Orbigny, 1850)

Табл. VIII, фиг. 4

*Pleurocoenia provincialis*: Orbigny, 1850, c. 209;

*Latusastraea provincialis*: Solomko, 1888, c. 76; Felix, 1890, c. 178, табл. 25, фиг. 16; Mogusowa, 1964, c. 70, табл. 19, фиг. 3, а, б, табл. 20, фиг. 4; Кузьмичева, 1980в, c. 99, табл. 36, фиг. 5; Кузьмичева, 1987в, c. 228, табл. 2, фиг. 2.

Г о л о т и п . Франция, Париж, Музей естественной истории. Коллекция А. д'Орбины, № 7108. Франция, Солт; турон.

О п и с а н и е . Массивные полусферические или лепешковидные, стелющиеся колонии. Почекование внеочашечное. Чащечная поверхность неровная. Кораллиты овальных или реже округлых очертаний, расположены пучкообразно и тесно примыкают друг к другу с двух или трех сторон. На свободной же стороне видны септокости. Диаметр кораллитов от 1 мм до 1,7 мм. Расстояние между центрами смежных кораллитов колеблется от 1 до 3 мм. Чашки глубокие. Стенка – септотека.

Септокости компактные, состоящие из мелких простых трабекул. В попечечном их сечении видна срединная темная линия с отходящими почти перпендикулярно фиброкристаллами. Иногда эта линия распадается на отдельные точки-пучки фиброкристаллов. Септокости расположены билатерально. Одна септокоста – “главная”, длиннее и толще остальных, достигает осевой части кораллита. Остальные септокости развиты слабо. Число септокост в кораллитах от 25 до 42.

Эндотека состоит из полных горизонтальных, слабо вогнутых или выпуклых днищ. Перитеха включает костальные участки септокост.

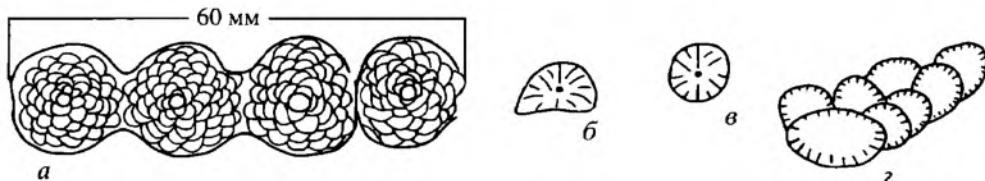
Р а з м е р ы, мм:

Коллекцион- ный №	Диаметр кораллитов	Расстояние между центра- ми кораллитов	Число септокост
1206	1,2–1,5	1–2	25–38
14/125	1,0–1,7	1,2–1,7	27–32
97/56	1,2–1,5	1,5–2,5	24–35
97/135	1,2–1,6	1,8–2,2	24–38
97/134	1,0–1,5	1,6–3,0	20–40

Сравнение . По числу септокост близок к *L. exiguis* From. Отличие состоит в более округлой форме очертаний кораллитов, несколько большем их диаметре, более широкой стенки между кораллитами и большем (на 12–15) числе септокост.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Готерив Юго-Западной части Горного Крыма и Мексики; готерив-баррем Румынских Карпат; нижний баррем Западной Туркмении; баррем-апт Украинских Карпат; турон Франции.

М а т е р и а л . Четыре колонии. Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка (1 экз.); Туркмения, Малый Балхан (1 экз.); Мармарошская зона Украинских Карпат, р. Б. Уголька (2 экз.).



**Рис. 44. Строение скелетных элементов *Floria planinensis* Turnšek**  
 а – участок колонии в поперечном сечении, нат. вел.; б – кораллиты в поперечном сечении,  $\times 10$ ; в –  $\times 5$

**Род *Floria* Turnšek, 1981**  
*Floria planinensis* Turnšek, 1981

Табл. VIII, фиг. 5

*Floria planinensis*: Turnšek, Mihajlovic, 1981, с. 13, табл. 5, фиг. 1–6; табл. 6, фиг. 1–3; табл. 7, фиг. 1,2.

**Голотип.** Словения, Любляна, Музей Словацкой АН; баррем–нижний апт.

**Описание.** Дендроидные и желваковидные цериоидно-плокоидные колонии. Почекование внечашечное, последовательно спиральное. Диаметр дендроидных прутьев “бутонов” 10–15 мм, расстояние между их центрами 12–20 мм. Кораллиты округлых, полусферических или полигональных очертаний размером 1–1,3 мм, расстояние между их центрами 1,5–1,8 мм. Стенка – септотека, иногда различима узкая перитеха (рис. 44).

Септы компактные, ровные или слабо дугообразно изогнутые. В расположении септ наблюдается радиальная и билатеральная симметрия. Обычно после заложения шести протосепт возникает четыре септы второго порядка, которые наряду с септами первого порядка сливаются со столбиком. Число септ 10–16.

Эндотека состоит из редких уплощенных диссепментов и толстого грифелевидного столбика.

**Сравнение.** Известен лишь данный вид.

**Распространение.** Верхний берриас Центрального Крыма; ?баррем–нижний апт Словении.

**Материал.** Одна колония хорошей сохранности. Крым. Белогорский р-н, р. Бурульча, возвышенность 515.

**Род *Agathelia* Reuss, 1854**  
*Agathelia turbinata* (Trautschold, 1886)

Табл. IX, фиг. 1

*Styliina turbinata*: Trautschold, 1886, с. 124, табл. 3, фиг. 1; Каракаш, 1907, с. 238, табл. 23, фиг. 1,2,4; Кузьмичева, 1960, с. 132, табл. 1, фиг. 1, 2, а, б.

*Agathelia turbinata*: Бендукидзе, 1961, с. 20, табл. 2, фиг. 6, а, в, 7, а, в; табл. 5, фиг. 7.

**Голотип.** Местонахождение неизвестно. Крым, Симферопольский р-н, р. Алма, с. Партизаны; нижний готерив.

**Описание.** Плокоидные колонии желваковидной и грибовидной формы. Почекование внечашечное. Чашечная поверхность уплощенная или выпуклая. Чашки сравнительно неглубокие, округлые или слегка овальные, несколько выступающие над чашечной поверхностью. Диаметр взрослых кораллитов 5,5–6,5 мм, расстояние между их центрами 8–10 мм.

Развитие колонии начинается с возникновения протокораллита. Нами были прослежены начальные стадии развития колонии с того момента, когда первоначальная особь имела диаметр 1,4 мм и количество септ равное 10, из них 5 ребро-септ первого порядка, доходящих до столбика и 5rudиментарных. Расположение септ двусторонне-симметричное.

В поперечном сечении, расположенным в 6 мм выше предыдущего, первоначальный кораллит достигает в диаметре 4,4 мм, а количество септ увеличивается у него до 40. При этом 5 септ второго порядка, разрастаясь, приближаются по длине к септам первого порядка. На этой стадии роста появляется 10 септ третьего порядка, составляющих 1/2 длины септ первого порядка, а также 20rudиментарных септ четвертого порядка. Одновременно путем внечашечного почкования возникает еще три кораллита, расположенных тесно друг к другу; один из них имеет диаметр 3 мм, два других соответственно 2 и 1,8 мм.

В поперечном сечении, находящемся выше еще на 4 мм, первоначальный кораллит достигает в диаметре уже 5 мм. Септы второго порядка по величине становятся неотличимыми от септ первого порядка, септы третьего порядка составляют 3/4 длины септ второго порядка, а септы четвертого порядка увеличиваются до 1/2 длины септ третьего порядка. Кроме того, остальные коралллы вырастают в диаметре соответственно до 3,5 и 2,5 мм и как бы отодвигаются друг от друга благодаря образованию внеячеистой ткани – перитеки. Попутно от первоначального кораллита возникает еще один кораллит, обладающий диаметром 1,5 мм. Стенка – септотека.

Септы компактные, сравнительно толстые, состоящие из мелких простых трабекул, образующих одну простую серию. На внутренних краях септ имеются крупные одинаковые зубчики – аурикулы. Боковая поверхность септ покрыта одинаковыми крупными шипиками, в некоторых кораллитах переходящими в боковые ответвления. Число септ 40–42.

Эндотека представлена уплощенными диссепиментами. Столбик пластинобразный, срастающийся с одной из септ.

Перитека состоит из чередования листообразных пластин с шипастой поверхностью и диссепиментов между ними. Расстояние между пластинами 2–3 мм.

Размеры, мм:

Экз. №	Диаметр кораллитов	Расстояние между центрами кораллитов	Число септ
176	5–6	8	40
14/163	4–6	17–15	40
14/245	6	5–10	40
14/446	5,5–6	6–9	40
14/196	5,5–7	6,5–12	40
14/1917	5–6	8–10	40

Сравнение. От типового вида *A. asperella* (Reuss, 1854, с. 82, табл. 9, фиг. 10–12) из верхнего турона Австрии отличается в два раза меньшим диаметром кораллитов, более толстыми септами и меньшим их числом.

Распространение. Нижний горизонт Юго-Западного Крыма.

Материал. 53 колонии разной сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка, возвышенности Сараман, Кермен, Патиль.

## Род *Pachycoenia* Alloiteau, 1952

### *Pachycoenia balkhanensis* (Kusmicheva, 1987)

Табл. IX, фиг. 2

*Heterocoenia balkhanensis*: Кузьмичева, 1987в, с. 225, табл. 2, фиг. 1 а, б.

Голотип. ПИН, № 4768/43; Туркмения, Малый Балхан; нижний баррем.

Описание. Плокоидная желваковидная колония высотой 87 и в поперечнике 115 мм. Чашечная поверхность слабо выпуклая. Цилиндрические кораллиты обычно выступают над поверхностью перитехи на 1,5–2 мм. Кораллиты округлые, диаметр их 2–2,2 мм. Расстояние между их центрами 3,5–4,5 мм. Стенка – септотека, толстая и плотная.

Септы компактные, длинные, резко расширяющиеся к стенке кораллита. Состоят септы из мелких “элементарных трабекул”, образующих в плоскости септы простую серию. В поперечном сечении септы различимы очень мелкие, точечные пучки трабекул, образующие большое количество рядов у наружного края септ. Боковые поверхности септ несут разветвленные длинные шиповидные образования. Число септ 12. Септы первого порядка в количестве шести достигают осевой части кораллита, где иногда соприкасаются друг с другом без образования столбика. Септы второго порядка очень тонкие, составляют 1/2 длины септ первого порядка и редко сохраняются. Симметрия в расположении септ радиальная, гексамерная. “Главная” септа почти нигде не выделяется среди остальных септ. Эндотека представлена слабо развитыми диссепиментами.

Перитеха состоит из чередования листообразных пластин с шипастой поверхностью и диссепиментов. Расстояние между соседними пластинами колеблется от 2,5 до 4 мм. В промежутках между пластинами форма и размеры диссепиментов с ростом колонии изменяются от крупных слабо выпуклых к мелким сильно выпуклым. Как показало наблюдение, появление почковящихся кораллитов в перитехе приурочено именно к стадии развития мелких выпуклых диссепиментов.

В астогенезе колонии от молодых стадий к поздним наблюдается постепенное сокращение расстояния между пластинами в перитехе.

Сравнение. В нижнемеловых отложениях известен один вид рода *Pachycoenia*. От сантонского вида *P. fuchsii* (Felix, 1903, с. 231, табл. 19, фиг. 3) отличается меньшим диаметром кораллитов и меньшим развитием диссепиментов в эндотеке.

Распространение. Нижний баррем Западной Туркмении.

Материал. Голотип.

## Род *Heterocoenia* Edwards et Haime, 1848

### *Heterocoenia exigua* (Michelin, 1847)

Табл. IX, фиг. 3

*Lithodendron exiguum*: Michelin, 1847, с. 305, табл. 72, фиг. 7.

*Heterocoenia exigua*: Alloiteau, 1941, с. 75, табл. 15, фиг. 5–7; M. Beauvais, 1977, с. 273, табл. 1, фиг. 1, 2; Кузьмичева, 1987в, с. 80, табл. 1, фиг. 1.

Голотип. Париж, Геологическая лаборатория Сорбонны. Коллекция Г. Мишелина. Франция; верхний сантон.

Описание. Плокоидные желваковидные и дендроидные колонии высотою 50–60 мм и поперечным сечением 90–110 мм. Почкование внеочашечное. Цилиндрические кораллиты слегка выступают над поверхностью колонии. Диаметр кораллитов 4–4,5 мм. Расстояние между их центрами 5–7 мм. Стенка – септотека, толстая.

Септы компактные, состоят из мелких “элементарных трабекул”<sup>1</sup>, образующих в плоскости септы одну простую серию. На ранних стадиях бластогенеза, при диаметре 2–3 мм, кораллиты имеют трехлепестковые очертания, обусловленные присутствием трех протосепт, причем одна из них, чаще всего длинная, протягивается почти до осевой части кораллита. Септы второго порядка в числе трех –rudimentарные. На взрослой стадии септы второго порядка дорастают до длины септ первого порядка. Присутствующие шесть септ толстые, клиновидные, расположенные в плане трехлучевой симметрии. Внутри кораллитов присутствуют вогнутые или субгоризонтальные днища, расстояние между которыми 0,6–0,8 мм. Перитека представлена ритмичным чередованием толстых листообразных пластин ноздреватой структуры с шипастой поверхностью и диссепиментов. Расстояние между пластинами в средней части колонии 2,5–3 мм. В интервале между пластинами форма и размеры диссепиментов с ростом колонии изменяются от крупных слабо выпуклых к мелким сильно выпуклым. Столбик отсутствует.

Сравнение. От *H. grandis* (Reuss, 1854, с. 100, табл. 10, фиг. 1,2) из сантона Австрии описываемый вид отличается меньшим в 1,5 раза диаметром кораллитов и более тонкими слабо развитыми септами, от *H. provincialis* (Reuss, 1854, с. 100, табл. 10, фиг. 3,4) из того же местонахождения отличается большим в два раза диаметром кораллитов и более толстыми стенками.

Распространение. Сантон Армении; верхний сантон Франции.

Материал. Два экземпляра хорошей сохранности. Армения, с. Шишская и с. Казаханли.

#### СЕМЕЙСТВО НЕХАРПЕТАЛИДАЕ *ELIAŠOVA*, 1976

##### Род *Hexapetalum* *Eliašova*, 1975

###### *Hexapetalum pium* *Eliašova*, 1975

Табл. IX, фиг. 4

*Hexapetalum pium*: *Eliašova*, 1975, с. 362, табл. 2, фиг. 2, 3; табл. 3, фиг. 1,5; табл. 4, фиг. 1–3.

Голотип. Чехия; Прага, коллекция Е. Элиашовой, № НГ 576. Штрамберг; титон.

Описание. Фацелоидные колонии. Цилиндрические кораллиты округлых или овальных очертаний. Диаметр их 4–5,5 мм, расстояние между их центрами 5–7 мм. П почкование внутричашечное. Стенка кораллитов толстая, фиброзная с шестью стальными вмятиями вовнутрь кораллитов, отчего сами кораллиты приобретают шестилепестные очертания. Толщина стенки 1,2–1,5 мм.

Септы тонкие, слабо дугообразно изогнутые как бы “вставные” в стенке. Симметрия расположения септ билатеральная. Одна из септ наиболее длинная, пересекает осевое пространство кораллита. Число септ 20–24. Эндотека представлена днищеподобными образованиями.

Сравнение. От *H. impium* (Eliašova, 1976, с. 364) из титона Штрамберга отличается значительно меньшими размерами кораллитов.

Распространение. Титон Чехии, верхний титон – берриас Центральной части Горного Крыма.

Материал. Две колонии удовлетворительной сохранности. Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, с. Межгорье; верхний титон – ?берриас; возвышенность 515; верхний берриас.

<sup>1</sup> Вопрос о структуре скелета дискуссионен. Одни исследователи вслед за М. Бовэ (M. Beauvais, 1977) видят в нем трабекулярную структуру, другие, согласно Л. Бовэ (L. Beauvais, 1980), считают, что скелет фиброзный, а не трабекулярный.

*Nexapetalum ivanovskii Kusmicheva, sp. nov.*

Табл. X, фиг. 1

Название вида в честь А.Б. Ивановского.

Голотип. ПИН, № 4768/46; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Высокое; верхний берриас.

Описаниe. Фацелоидные колонии, в которых почкующиеся кораллиты из-за тесноты поселения придают всей колонии облик массивной. Высота колоний 30–40 мм, поперечное сечение 35–45 мм. Почекование внутристенное. Кораллиты шестилепестных очертаний имеют диаметр 2–2,5 мм, расстояние между их центрами 4–5 мм.

Стенка толщиной 0,3 мм с шестью пальцевидными выростами, причем один из выростов более длинный.

Септы пластинчатые, тонкие, дугообразно изогнутые, четкой закономерности в их расположении нет. Число септ 10–12. На ранних стадиях бластогенеза при диаметре 0,3–0,4 мм обособляется один большой стенной выступ. Затем появляется противоположный. Септы появляются при диаметре 0,6 мм. Эндотека представлена крупными выпуклыми диссепментами, прерывающимися иногда развитие септ на периферии.

Сравнение. От *N. rium* отличается в два раза меньшими диаметрами кораллитов и почти в два раза меньшим числом септ.

Распространение. Верхний берриас Юго-Западного Крыма.

Материал. Две колонии удовлетворительной сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, бассейн р. Бельбек, с. Высокое.

**Род *Polypetalum Kusmicheva, gen. nov.***

Название рода от греч. *polys* – много и *petalum* – лепесток.

Типовой вид – *Polypetalum submeandroides Kusmicheva, sp. nov.*; Крым, Куйбышевский р-н, с. Глубокое; верхний берриас.

Диагноз. Массивные желваковидные субмеандриодные и субцириоидные колонии. Кораллиты неправильных очертаний. Стенка фиброзная с незакономерно “ползучим”, фиброзным ответвлением пальцевидных впячиваний внутрь кораллита и наружу от него. Эти образования выполняют функцию септ. Тонкие септальные образования фиброзной структуры выражены слабо. Почекование за счет стенных ответвлений. Диссепменты развиты хорошо.

Состав. Известен типовой вид.

Сравнение. От *Nexapetalum Eliašova* отличается массивной формой колонии, неправильными очертаниями кораллитов и очень слабо развитыми септами.

Распространение. Верхний берриас Юго-Западного Крыма; нижний баррем Западной Туркмении.

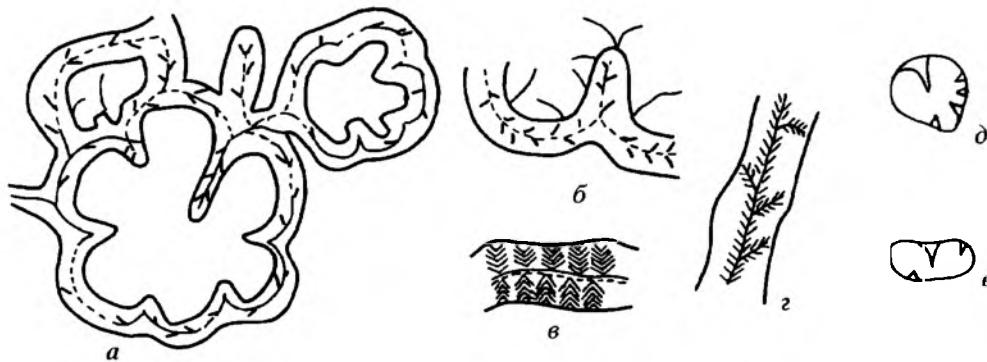
***Polypetalum submeandroides Kusmicheva, sp. nov.***

Табл. X, фиг. 2

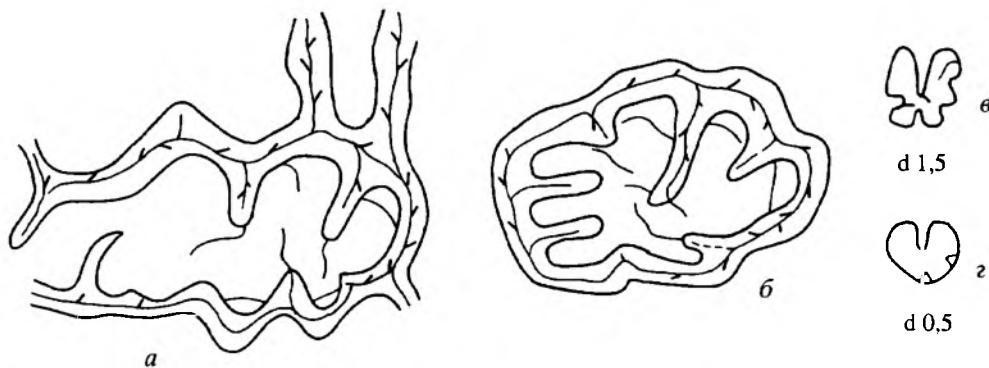
Название вида от лат. *sub* – близкий и *meandroides* – меандрический.

Голотип. ПИН, № 4768/47; Крым, Куйбышевский р-н, с. Глубокое; верхний берриас.

Описаниe. Желваковидные субмеандрические колонии высотой 90 мм и поперечным сечением 12–14 мм. Кораллиты нечетких очертаний. Стенка толстая, фиброзная, с незакономерным “ползучим” фиброзным ответвлением в виде пальцевидных выступов внутрь кораллита и наружу от него, отчего очертания кораллитов от правильных шестилепестных до удлиненно-неправильно-



**Рис. 45.** Строение скелетных элементов *Polypetallum submeandroides* Kusm., sp. nov.  
 а, б – взрослые кораллиты в поперечном сечении,  $\times 4$ ; в – стенка в поперечном сечении,  $\times 10$ ;  
 д, е – юные кораллиты,  $\times 30$



**Рис. 46.** Строение скелетных элементов *Polypetallum prozorovskii* (Kusm.)  
 а, б – взрослые кораллиты в поперечном сечении,  $\times 6$ ; в – юные кораллиты,  $\times 25$

многолепестных. Толщина стенки 0,7–0,8 мм. Диаметр шестилепестных кораллитов 8–10 мм (рис. 45).

Септы, если за них принимать толстые стенные ответвления, имеют фиброзную структуру, как и стенки, число их 6–12. Закономерности в их заложении и расположении нет. Тонкие волосовидные септальные образования – ответвления от толстых септ, очень редки. Эндотека представлена крупными выпуклыми диссепментами, что хорошо видно в продольном сечении, а в поперечном сечении – тонкими перемычками между толстыми септами.

**Сравнение.** От *P. prozorovskii* (Kusm.) отличается большими в два раза размерами кораллитов, более толстой стенкой и более крупными фиброзными пучками в ней.

**Материал.** Голотип.

#### *Polypetallum prozorovskii* (Kusmicheva, 1987)

Табл. X, фиг. 3

*Glenaraea prozorovskii*: Кузьмичева, 1987в, с. 239, табл. 4, фиг. 2.

**Голотип.** ПИН, № 4768/48; Туркмения, Малый Балхан; нижний баррем.

**Описание.** Массивные цериоидно-меандриодные колонии высотой 55–60 мм и поперечным сечением 60–70 мм. Чашки бокаловидные, неглубокие.

Кораллиты имеют неопределенные очертания, хотя среди некоторых можно различить трехугольные и четырехугольные контуры диаметром 3–4 мм. Нередко два-три, кораллита сливаются в ложбины-меандры, шириной 4–5 мм (рис. 46).

Стенка фиброзная с незакономерным “ползучим” ответвлением клиновидных септ. Срединная линия септ зигзагообразно изогнута. Закономерности в заложении и расположении септ нет. Септы сравнительно толстые, в числе 7–12, с тонкими волосовидными выступами на осевых краях септ и иногда боковых их поверхностях. Эндотека представлена сильно выпуклыми диссепиментами.

**Сравнение.** От близкого вида *P. submeandroides* sp. nov. из берриаса Горного Крыма описываемый вид отличается в два раза меньшими размерами кораллитов, наличием меандров, более тонкой стенкой и слабо развитыми фиброзными пучками.

**Распространение.** Нижний баррем Западной Туркмении.

**Материал.** Три колонии удовлетворительной сохранности. Туркмения, Западная часть Малого Балхана.

#### ПОДОТРЯД TROCHOIDOMEANDRINA KUSMICHEVA, SUBORDO NOV.

**Диагноз.** Одиночные и колониальные формы. Почекование септальное, радиально расположенные септы компактные, состоящие из простых мелких трабекул, образующих одну серию. Боковые поверхности септ с гребневидными трабекулярными выростами, заполняющими почти все межсептальное пространство. Стенка – септотека с тенденцией к концентрическому расщеплению. Присутствуют диссепименты и иногда немногочисленные синаптикулы.

**Сравнение.** По структуре септ описываемый подотряд наиболее близок и, по-видимому, генетически связан с подотрядом *Amphiastraeina*. Отличие его состоит в сильно развитых гребневидных трабекулярных выростах на боковых поверхностях септ и отсутствии билатеральной симметрии в их расположении.

**Состав подотряда.** Одно семейство *Trochoidomeandridae* Turnšek, 1976, объединяющее три рода.

**Распространение.** Нижний мел, баррем–апт Средиземноморской области.

#### СЕМЕЙСТВО TROCHOIDOMEANDRIDAE TURNŠEK, 1976

##### Род *Tiaresmilia* Wells, 1932

*Tiaresmilia casteri* Wells, 1932

Табл. X, фиг. 4,5

*Tiaresmilia casteri*: Wells, 1932, с. 228, табл. 30, фиг. 5, 10.

**Голотип.** Место хранения неизвестно. США, штат Техас; апт.

**Описание.** Одиночные кораллиты конической формы высотою 30–40 мм и диаметром поперечного сечения 22–30 мм. Чашка воронковидная, неглубокая, поперечное сечение округлое. Эпитечальный покров тонкий, слабо развит. Стенка – септотека – тонкий фиброзный покров.

Септы толстые, ровные, состоящие из мелких простых трабекул, расположенных в одну серию. Боковые поверхности септ несут равномерно распо-

**Рис. 47.** Строение скелетных элементов *Tiaresmilia casteri* Wells: стенка и септа в поперечном сечении,  $\times 6$

ложенные трабекулярные выросты. В поперечном сечении они выглядят в виде усиков и ориентированы под углом к плоскости септы, с булавовидными утолщениями на концах. Эти выросты от двух смежных септ занимают почти все межсептальное пространство (рис. 47). Число септ 24–30. Диссепменты, синаптикулы и столбик отсутствуют.

Состав. Известен лишь данный вид.

Распространение. Баррем Азербайджанской части Малого Кавказа; апт США.

Материал. Два молодых экземпляра удовлетворительной сохранности. Азербайджан. Кубатлинский р-н, с. Аликулишаги.



### Род *Trochoidomeandra* Morycowa, 1971

#### *Trochoidomeandra problematica* Morycowa, 1971

Табл. XI, фиг. 1

*Trochoidomeandra problematica*: Morycowa, 1971, с. 131, табл. 37, фиг. 1, 2, табл. 38, фиг. 1, рис. в тексте 38, 39; Кузьмичева, 1988, с. 180, табл. 8, фиг. 3 а, б.

Голотип. Польша, г. Krakow, Музей Ягелонского ун-та. Коллекция Э. Морицовой, № 190. Румыния, горы Рарэу; нижний апт.

Описание. Массивные крупные цериоидно-меандроидные колонии<sup>1</sup>. Почекование внутричашечное – септальное: удлиненные шиповидные трабекулярные выросты двух смежных септ постепенно переходят в септы вновь оформленвшегося кораллита. При этом септы предшествующего кораллита становятся стенками последующего кораллита и т.д. При этом размеры и поперечное очертание кораллитов очень непостоянны, но чаще всего это удлиненные многоугольники размером 5–6 мм  $\times$  10–12 мм. Стенка кораллитов – септотека.

Септы компактные, от толстых до тонких, слабо дугообразно изогнуты, состоят из простых трабекул. Боковые поверхности септ с длинными шиповидными трабекулярными выростами. Осевые концы септ с булавовидными утолщениями. Внутренние края септ с четковидными зубчиками. Число септ 22–26. Эндотека представлена хорошо развитыми крупными диссепментами, иногда прерывающими развитие септ на периферии. Столбик отсутствует.

Состав. Известен лишь данный вид.

Распространение. Баррем Малого Кавказа; нижний апт Румынии.

Материал. Две колонии хорошей сохранности. Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулишаги.

<sup>1</sup> Э. Морицова (Morycowa, 1971) под родовым названием *Trochoidomeandra* описала молодую стадию колонии. Д. Турншек (Turnšek, 1981) под этим же названием описала одиночный коралл, генетически близкий к *Trochoidomeandra*, но на наш взгляд, не относящийся к нему.

**Род *Bogdanovicoenia Kusmicheva, gen. nov.***

**Название** род в память А.А. Богданова.

**Типовой вид** – *Amphistaera bogdanovi* (Kusmicheva, 1980). Верхний баррем – нижний апт Украинских Карпат.

**Дагноз.** Массивные цериоидные колонии с толстыми септами, состоящими из мелких простых трабекул. От срединной линии септ отходят трабекулярные выросты, венчающие боковые поверхности септ и внутренние их концы. Диссепменты присутствуют. Стенка – септотека. Внутренняя стенка отсутствует. Покровование внутричашечное.

**Сравнение.** От *Trochomeandra* Mog. отличается массивной желваковидной формой колонии, большей толщиной стенки, септ. От *Amphistaera Etall.* – крупными трабекулярными выростами на поверхности септ и отсутствием внутренней стенки.

**Состав.** Типовой вид.

***Bogdanovicoenia bogdanovi* (Kusmicheva, 1980)**

Табл. XI, фиг. 2

*Amphistaera bogdanovi*: Кузьмичева, 1980, с. 99, табл. 36, фиг. 4.

**Голотип.** ПИН, № 4768/51; Украинские Карпаты, р. Лужанка, руч. Тысиковатый; верхний баррем – нижний апт.

**Описания.** Массивные цериоидные колонии многоугольных очертаний. Расстояние между стенками кораллитов 17–20 мм, расстояние между центрами кораллитов 14–17 мм. Стенка между кораллитами септотека. Покровование внутричашечное.

Септы очень толстые, слабо дугообразно изогнутые, в осевой части кораллитов резко заостряющиеся. Септы состоят из мелких простых трабекул. Боковые поверхности септ, а также их внутренние концы несут трабекулярные ответвления. Септы первого и второго порядков почти не различимы по своим размерам, септы третьего порядка короче предшествующих порядков. Число септ 22–24. Диссепменты присутствуют, но из-за широких септ и их ответвлений плохо различимы.

**Сравнение.** Известен лишь данный вид.

**Распространение.** Верхний баррем-нижний апт Украинских Карпат.  
**Материал.** Голотип.

**ПОДОТРЯД FAVINA VAUGHAN ET WELLS, 1943**

**СЕМЕЙСТВО MONTLIVALTIIDAE DIETRICH, 1826**

**Род *Montlivaltia Lamoroux, 1821***

***Montlivaltia kaufmani* Koby, 1896**

Табл. XI, фиг. 3; табл. XII, фиг. 1

*Montlivaltia kaufmani*: Koby, 1896, с. 37, табл. 3, фиг. 7, 7a.

**Голотип.** Базель, музей. Коллекция Штутца. Швейцария, Баннальп; неком.

**Описания.** Кораллиты коническо-цилиндрические или волчковидные. Основание расширенное. Поперечное сечение чаще всего округлое, иногда слабо овальное. Чашка бокаловидная, глубокая, с широким овальным чашечным краем. Чашечная ямка удлиненная. Стенка – эпикостальная паратека.

Септы компактные, состоящие из простых и сложных трабекул, расположенных в боковой плоскости септы в виде одной вееровидно расходящейся системы. Дистальный и наружный края септ несут острые зубчики.

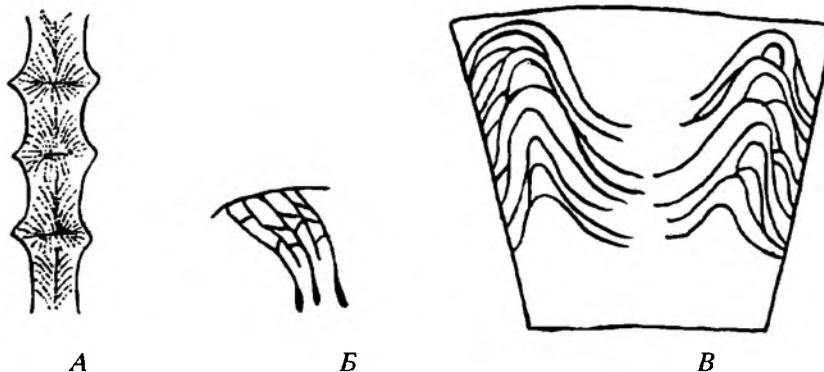


Рис. 48. Строение скелетных элементов *Montlivaltia kaufmani* Koby

А – септа в поперечном сечении,  $\times 140$ ; Б – взаимоотношение септ и диссепиментов в поперечном сечении, нат. вел.; В – кораллит в продольном сечении, нат. вел

При диаметре кораллита 17–25 мм насчитывается 95 септ, слабо дугообразно изогнутых вдоль всей плоскости. До осевой ложбины доходят септы первого и второго порядков, иногда переплетаясь своими осевыми концами. При диаметре кораллита 37–75 мм и высоте до 55 мм насчитывается 156 септ. Из них до центра доходят септы первых трех порядков. По толщине и длине эти септы мало отличаются друг от друга. Септы остальных порядков значительно тоньше и короче. При диаметре кораллита 50–55 мм и высоте 60–70 мм число септ достигает 200 (рис. 48).

Эндотека представлена широкими, напоминающими днища, бокаловидными диссепиментами, прерывистыми в осевой и несколько усложненными табеллами в периферической части. В поперечном сечении кораллита диссепименты немногочисленные, беспорядочно, но в общем, косо ориентированные между септами.

Размеры, мм:

Экз. №№	Диаметр	Высота	Число септ
14/459	25–17	55	95
	45–37		
14/1238	23–18	44	75
	43–38		
14/404	36–35	36	134
14/389а	40–38	22	149
14/350	41–41	30	153

**Сравнение.** Молодые экземпляры *M. kaufmani* по числу септ близки к взрослым кораллитам *M. stipea*, распространенным в одновозрастных отложениях Крыма. Отличие описываемого вида состоит в более глубокой и широкой чашке, более выраженной дугообразной изогнутости септ и уплощенной форме диссепиментов.

**Распространение.** Нижний берриас Крыма; неоком Швейцарии.

**Материал.** В коллекции 16 экземпляров, из них 5 – удовлетворительной сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка (2 экз.), Белогорский р-н, р. Сарысу, с. Балки, р. Бурульча, гора Баксан, горизонт губково-коралловых биогермов (14 экз.).

*Montlivaltia crimea* Kusmicheva, 1963

Табл. XII, фиг. 2

*Montlivaltia crimea*: Кузьмичева, 1963, с. 22, табл. 2, фиг. 2.

Г о л о т и п. ПИН, № 4768/53; Крым, Белогорский р-н, р. Сарысу, с. Балки; нижний берриас.

О п и с а н и е. Кораллиты коническо-цилиндрические. Основание коническое. Чашка бокаловидная, глубокая. Чашечный край округлый. Чашечная ямка удлиненная. Стенка – эпикостальная паратека.

Септы компактные, состоящие из простых и сложных трабекул, расположенных в виде одной веерообразно расходящейся системы. Дистальный и наружный края септ несут острые зубчики, а внутренний край лишен зубчиков. Боковая поверхность септ орнаментирована веерообразно расходящимися струйками.

При диаметре кораллитов 11 мм число септ около 50; при диаметре 13 мм – септ около 60, а при диаметре 22,5–106; при диаметре 23–28 мм число септ увеличивается до 160. Уже на молодой стадии роста, при диаметре кораллитов 20–22,5 мм септы первых трех порядков имеют большую толщину, чем септы последующих порядков, и достигают осевой зоны.

Эндотека представлена диссепиментами, напоминающими днища, но не пересекающими осевую зону кораллита. В осевой части диссепименты уплощенные, круто наклоненные к центру. Ближе к периферии они увеличиваются в размерах, высоко приподнимаются и усложнены мелкими диссепиментами. Непосредственно же у стенки кораллита диссепименты сильно выпуклые, наклоненные в сторону стенки и расположенные в 2–3 ряда (рис. 49, A).

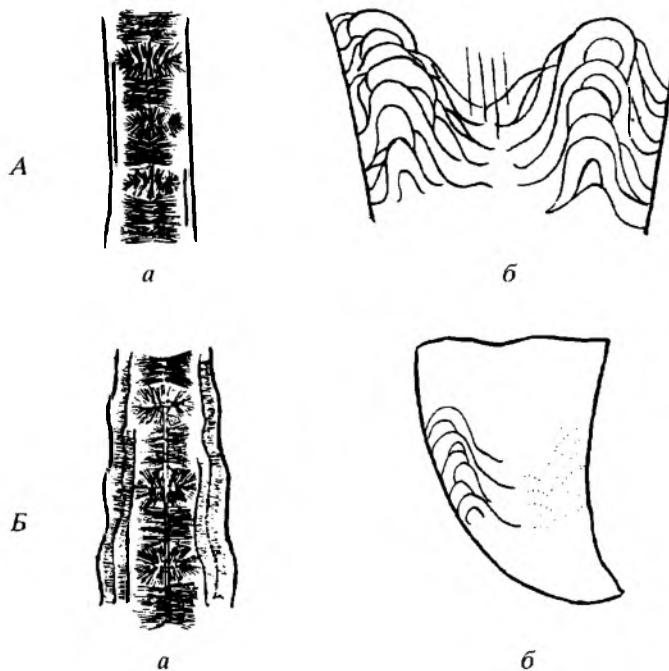


Рис. 49. Строение скелетных элементов *Montlivaltia crimea* Kusm. (A) и *M. minima* Kusm. (B)  
 а – септа в поперечном сечении,  $\times 140$ ; б – продольное сечение кораллита,  $\times 0,2$

Размеры, мм:

Экз. №	Диаметр	Высота	Число септ
14/389	32–27	58	148
	34–29		
14/458	35–33	50	160
14/1304	30–23	56	141
Голотип	28–26	46	134
14/2378			

Сравнение. По внешнему облику кораллитов и толщине септ описываемый вид имеет сходство с *M. icaunensis* (Fromentel, 1863) из готерива Франции. Отличается большей высотой кораллитов и большим числом (на 15–18) септ при одном и том же диаметре. Несколько большим и более выпуклыми диссепментами описываемый вид отличается также от *M. multiformis* (Toula, 1889, с. 87, табл. 6, фиг. 8) из ургона Болгарии.

Распространение. Нижний берриас Юго-Западного и Центрального Крыма.

Материал. Имеется свыше 200 экземпляров хорошей сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, с. Н. Голубинка; Симферопольский р-н, р. Бештерек, с. Соловьевка; Белогорский р-н, р. Сарысу, с. Новокленовка, с. Балки.

*Montlivaltia minima* Kusmicheva, 1963

Табл. XII, фиг. 3

*Montlivaltia minima*: Кузьмичева, 1963, с. 23, табл. 2, фиг. 3.

Голотип. ПИН, № 4768/59; Крым, Симферопольский р-н, р. Бештерек, с. Соловьевка; нижний берриас.

Описание. Небольшие кораллиты конической и коническо-цилиндрической формы. Основание их всегда коническое. Чашка бокаловидная, неглубокая, с заостренным краем. Чашечная ямка продолговатая. Стенка – эпикостальная паратека.

Септы толстые (на 5 мм приходится 5–7 септ), слабо дугообразно изогнутые, с заостренными осевыми концами, компактные, состоящие из простых и сложных трабекул, расположенных в виде одной веерообразно расходящейся системы. Дистальный и наружный края септ несут большие, несколько заостренные зубчики, в то время как внутренний край лишен их. Боковая поверхность септ покрыта веерообразно расходящимися струйками. Форма их поперечного сечения веретеновидная с утолщением в периферической части.

Возрастные изменения наиболее отчетливо проявляются в последовательном увеличении числа септ. На юной стадии роста кораллитов, при диаметре 4 мм, насчитывается 23 септы, а у взрослых экземпляров, достигших в диаметре 18–20 мм, септ уже 87–96. До центра кораллитов доходят септы первого и второго порядков.

Эндотека представлена диссепментами. В осевой части они уплощены и круто наклонены к центру. Ближе к периферии диссепменты крупные, сильно выпуклые, налегающие один на другой, а непосредственно у стенки – уплощенные и круто наклоненные к периферии (см. рис. 49, Б).

Размеры, мм:

Экз. №	Диаметр	Высота	Число септ
14/1703	18	22	65
14/1706	24–18	25	75
14/1002	19–17	20	87
Голотип 14/709	22,5	22,5	74
14/2133	13,5	24	53

**Справление.** По форме чашки и количеству септ описанный вид близок к *M. rugulosa* (Koby, 1897) из верхнего валанжина Швейцарии. Отличие состоит в меньших размерах взрослых кораллитов, присутствии продольной осевой ложбины и большей толщине септ.

**Распространение.** Нижний берриас Юго-Западного и Центрально-го Крыма.

**Материал.** Семь экземпляров хорошей сохранности. Крым, Куйбышев-ский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка (3 экз.); Симферопольский р-н, р. Беште-рек, с. Соловьевка (4 экз.).

***Montlivaltia sarysuensis* Kusmicheva, sp. nov.**

Табл. XIII, фиг. 1

**Название рода от р. Сарысу.**

**Голотип.** ПИН, № Крым, № 4768/60; Белогорский р-н, р. Сарысу, с. Бал-ки; нижний берриас.

**Описание.** Одиночные коническо-цилиндрические кораллиты высотою 40–45 мм и диаметром поперечного сечения 40 × 30 мм. Поперечное сечение – овал на протяжении всего онтогенеза. Чашка бокаловидная с пологими склонами и широким чашечным краем. Эпитеческий покров отсутствует.

Септостоны компактные, толстые, состоящие из чередования простых и сложных трабекул. Сложные трабекулы очень крупные. Их окончания на дистальном и наружном краях септостоны выглядят четкими гранулами. На боковой поверхности септостоны их наличие обозначено резко выступающими струйками. Разрастание сложных трабекул в межсептальные пространства нередко приводит к соединению их с таковыми смежных септостоны с образованием синаптикул. Число септостоны 130–136. Они дугообразно искривлены вдоль всей плоскости, а в осевой части спирально завернуты, столбика при этом не образуют. Такое искривление септостоны присутствует на протяжении всего онтогенеза. Диссепменты слабо выражены.

**Справление.** От всех известных видов *Montlivaltia* описываемый вид отличается более сильным развитием сложных трабекул.

**Распространение.** Нижний берриас Центрального Крыма.

**Материал.** Два экземпляра хорошей сохранности. Крым, Белогорский р-н, р. Сарысу, с. Балки.

***Montlivaltia pumila* Trautschold, 1886**

Табл. XIII, фиг. 2

*Montlivaultia pumila*: Trautschold, 1886, с. 121, табл. 1, фиг. 4, а–с; Каракаш, 1907, с. 245, табл. 22, фиг. 2, табл. 23, фиг. 7; Дампель, Котович, 1949, с. 89, табл. 10, фиг. 5А; Кузьмичева, 1960, с. 135, табл. 4, фиг. 3 а, б; Бендукидзе, 1961, с. 13, табл. 1, фиг. 6, 7.

**Голотип.** Место хранения неизвестно. Крым, Симферопольский р-н, р. Алма, с. Партизаны (Саблы); нижний горизонт; кораллово-водорослевый биостромный известняк.

**Описание.** Одиночные кораллиты волчковидной или блюдцевидной формы с коническим или широкоовальным основанием. Чашка воронковидная с пологими склонами. Эпитеческая слабо развита.

Юные экземпляры высотой до 11 мм и диаметром поперечного сечения 13–15 мм обладают волчковидной формой. Основание коническое. Чашка воронковидная с пологими склонами. Число септ достигает 78. До осевой ямки доходят септы первого, второго и третьего порядков, несущие на концах булаво-видные утолщения.

Молодые экземпляры, достигающие высоты 15–23 мм и диаметра поперечного сечения 37–38 мм, обладают более глубокой чашкой, чем на предыдущей стадии роста; число септ возрастает до 132.

На взрослой стадии преобладает рост кораллитов вширь, вследствие чего они приобретают блюдцевидную форму. Размеры взрослых экземпляров характеризуются высотой 20–23 мм и диаметром поперечного сечения 80–110 мм. Стенка – эпикостальная паратека.

У ряда экземпляров этого вида выражено внутричашечное почкование, которое в результате регенерации или саморегулирования размеров тела приводит к возникновению 2–3 дочерних почек.

Септы компактные, состоящие из простых и сложных трабекул. Трабекулы образуют одну расходящуюся систему. Дистальный и наружный края септ несут одинакового размера острые зубчики, расположенные на равном расстоянии друг от друга; внутренний край лишен зубчиков. Боковая поверхность септ покрыта тонкими, вертикально ориентированными струйками, отклоняющимися к периферии у наружного края. Септы толстые, число их на взрослой стадии роста достигает 240.

Эндотека представлена крупными уплощенными диссепментами. По периферии кораллита они наклонены наружу. Диссепменты, расположенные ближе к осевой части, удлиненные, ориентированные горизонтально или слабо наклонно вовнутрь. В осевой части они остаются выпуклыми или лишь слабо уплощаются.

В составе данного вида можно выделить две экологические морфы: уплощенно-волчковидную и коническую. Первая характеризуется овальным основанием и свободно разраставшимся вширь кораллитом, а вторая обладает удлиненно-коническим основанием и отчетливо выраженной тенденцией к росту кораллита вверх.

Таблица измерений уплощенно-волчковидной морфы

Экз. №№	Диаметр кораллитов, мм	Высота, мм	Число септ
14/26	13 × 15	11	78
14/109	35 × 30		131
14/606	37 × 28	27	121
14/981	45 × 37	20	154
14/745	65 × 80	18	145
14/976	52	23	160
14/973	50 × 42	13	191
14/987	60 × 46		184
14/202	80 × 50	30	220

Таблица измерений конической морфы

Экз. №№	Диаметр кораллитов, мм	Высота, мм	Число септ
14/1928	43 × 36	38	151
14/976	52	23	160
14/19	75 × 70	47	
14/981	45 × 37	20	
14/973	50 × 42	13	191
14/745	65 × 80	18	242

**З а м е ч а н и е.** В результате наших исследований удалось установить, что Г. Траутшольд и Н.И. Каракаш располагали лишь молодыми экземплярами описываемого вида. Об этом свидетельствует указание Г. Траутшольда о присутствии в его коллекции экземпляра, обладающего диаметром 70–100 мм, высотой 24 мм и числом септ 168. Каракаш описал экземпляры, имеющие соответственно следующие размеры: диаметр 54–60 мм и высоту 24 мм.

Располагая не только молодым, но и взрослым экземплярами, нам удалось уточнить диагноз и расширить сведения о возрастной изменчивости *Montlivaltia rutila* Trautsch. и, в частности, выяснить изменение количества септ и внутреннего строения кораллитов в процессе роста.

**С р а в н е н и е.** От всех известных видов рода *Montlivaltia* отличается самыми большими размерами, чашевидной формой кораллитов и большим (свыше 200) числом септ и большей их толщиной.

**Э к о л о г и ч е с к и е о с о б е н н о с т и.** Рассматриваемый вид обитал в фации кораллово-водорослевых банок, располагавшихся вблизи берега. Возникновение его уплощенно-волчковидной морфы связано, по-видимому, с теми участками банок, куда поступало сравнительно мало песчаного и илистого материала. Развитие же конической морфы обусловлено, с нашей точки зрения, интенсивным приносом терригенных частиц, обусловливавшим рост кораллитов вверх и предохранение этим путем организмов от заливания.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний готерив Юго-Западного Крыма.

**М а т е р и а л.** 20 экземпляров хорошей сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, с. Трудолюбовка, плато Патиль; Симферопольский р-н, с. Партизаны.

#### *Montlivaltia intumescens* (Trautschold, 1886)

Табл. XIII, фиг. 3

*Cyclolites intumescens*: Trautschold, 1886, с. 119, табл. 1, фиг. 1; Каракаш, 1907, с. 254, табл. 23, фиг. 11–13; Кузьмичева, 1960, с. 55, табл. 3, фиг. 1–3.

**Г о л о т и п.** Место хранения неизвестно. Крым, Симферопольский р-н, с. Партизаны; нижний готерив.

**О п и с а н и е.** Одиночные кораллиты куполовидной формы с выпуклой чашечной поверхностью, удлиненной чашечной ямкой и уплощенным основанием. Высота кораллитов 17–20 мм, диаметр поперечного сечения 28–30 мм. Стенка – эпикостальная паратека. Эпитечальный покров хорошо выражен.

Септы компактные, состоящие из правильного чередования простых и сложных трабекул. Дистальные края септ с одинаковыми острыми зубчиками. Число септ 108–110. Эндотека представлена крупными уплощенными диссепментами.

**С р а в н е н и е.** От всех известных видов *Montlivaltia* отличается куполовидной формой и уплощенным основанием кораллитов, а также меньшим количеством септ при одном и том же диаметре кораллитов.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний готерив Юго-Западного и Центрально-го Крыма.

**М а т е р и а л.** 16 экземпляров удовлетворительной сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, с. Трудолюбовка, плато Патиль, возвышенности Шелудивая, Длинная, г. Присяжная. Симферопольский р-н, с. Партизаны (Саблы).

## Род *Thecosmilia* Edwards et Haime, 1848

### *Thecosmilia tobleri* Koby, 1897

Табл. XIII, фиг. 4

*Thecosmilia tobleri*: Koby, 1897, с. 38, табл. 13, фиг. 1–4.

Голотип. Не обозначен. Место хранения синтипов г. Базель, музей. Коллекция Штутца. Швейцария. Баннальп; неоком.

Описаниe. Дендроидные колонии. Почкование внутричашечное. Вновь возникшие кораллиты, в количестве 2–3, отходят от материнского ствола под очень маленьким углом и протягиваются почти параллельно друг другу. В поперечном сечении кораллиты округлые, овальные или треугольные. Диаметр кораллитов 20–30 мм. Расстояние между центрами смежных кораллитов от 15 до 30 мм. Стенка – паратека.

Септы компактные, состоящие из простых и сложных трабекул, расположенных в виде одной вееровидно расходящейся системы. Очертания дистального края наблюдать не удалось. Внутренний край гладкий. Боковая поверхность септ покрыта мелкими гранулами, слившимися в струйки и располагающимися вееровидно вдоль трабекул. Септы довольно толстые, дугообразно изогнутые. Обычно насчитывается от 62 до 80 септ. На 5 мм приходится 6–7 септ. Осевые концы септ первого и второго порядков несут булавовидные утолщения.

Эндотека представлена диссепментами, довольно редкими и несколько выпуклыми в периферической части кораллитов и многочисленными, уплощенными, круто наклоненными в осевой их части. Последние напоминают днища, но нигде не пересекают осевую зону кораллитов. Голотека тонкая, с поперечными морщинами.

Сравнение. Описываемый вид имеет сходство с *Th. trichotoma* (Goldf.) из кимериджа (Timpšek, 1972, с. 31, табл. 14, фиг. 1–2) Тетической палеозоогеографической области. Его отличие состоит в большей толщине септ.

Распространение. Верхний берриас и готерив Крыма, баррем Малого Кавказа; неоком Швейцарии.

Материал. Четыре фрагмента колоний хорошей сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка (1 экз.); Симферопольский р-н, р. Бештерек, с. Мазанка (2 экз.); готерив; Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Дашатлы (1 экз.); баррем.

## Род *Complexastraea* d'Orbigny, 1849

### *Complexastraea latoseptata* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XIV, фиг. 1

Название вида от лат. *latus* – толстый и лат. *septum* – перегородка.

Голотип. ПИН, № 4768/71; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас.

Описаниe. Массивные плокоидно-тамнастериоидные колонии грибовидной и полусферической формы с уплощенной чашечной поверхностью. Почкование внутричашечное. Кораллиты округлых или овальных очертаний слегка приподняты над поверхностью колонии. Чашечные края широкоовальные. Диаметр кораллитов 20–25 мм, расстояние между их центрами 20–30 мм. Стенка – диссепментотека, слабо развита.

Септы толстые, дугообразно изогнутые, состоящие из четкого чередования простых и сложных трабекул. Дистальные края септ несут острые одинаковые

зубчики, боковые поверхности с гребневидными выступами, соответствующими сложным трабекулам, лежащим в плоскости септы веерообразно. Число септ 40–45. В 5 мм насчитывается 5–7 септ. Эндотека представлена хорошо выраженными диссепментами более менее равномерно расположеными во всем межсептальном пространстве. Перитеха выражена слабо, состоит из диссепментов и присутствует неповсеместно.

**Сравнение.** Описываемый вид имеет заметное сходство с позднеюрскими видами: *C. hemisphaerica* Geyer (Geyer, 1954, с. 184, табл. 15, фиг. 3), *C. thevenini* Etall. (Geyer, 1954, с. 183, табл. 15, фиг. 2) и *C. burgundiae* Bl. (Roniewicz, 1960, с. 461, табл. 5). Отличие от первого из них состоит в большем диаметре кораллитов и большем числе септ, от второго – в большей толщине септ, а от третьего в большей толщине септ и менее часто располагающихся диссепментах.

**Распространение.** Верхний берриас, нижний готерив Юго-Западного Крыма.

**Материал.** Девять колоний хорошей сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка (4 экз.); верхний берриас; Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка (5 экз.); нижний готерив.

#### **Род *Clausastraea* d'Orbigny, 1849 emend. Koby, 1885**

##### ***Clausastraea gigantea* Kusmicheva, sp. nov.**

Табл. XIV, фиг. 2

**Название вида** от лат. *gigantus* – большой.

**Голотип.** ПИН, № 4768/72; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Солнечноселье; верхний берриас.

**Описание.** Массивные тамнастериоидные колонии грибовидной формы с уплощенной чашечной поверхностью. Чашки бокаловидные глубокие чаще всего располагающиеся концентрическими рядами. Диаметр кораллитов 12–13 мм, расстояние между их центрами 13–15 мм.

Септы – бисептальные пластины, толстые, дугообразно изогнутые, состоящие из чередования простых и сложных трабекул. Боковые поверхности септ слабо орнаментированы. Число септ 30–33. В 5 мм насчитывается 6 септ. Септы первого и второго порядков осевой ложбины, округлой или овальной формы, как правило, не достигают. Эндотека представлена бокаловидными днищами.

**Сравнение.** От *C. alloiteau* Mog. из баррема–апта более южных регионов Тетической области отличается более короткими септами первых двух порядков, не входящими в пределы чашечной ложбины, от *C. lobachevae* Kusm. sp. nov. отличается большим диаметром кораллитов и большей толщиной септ.

**Распространение.** Верхний берриас Юго-Западного Крыма.

**Материал.** Две колонии удовлетворительной сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Солнечноселье.

##### ***Clausastraea lobachevae* Kusmicheva, sp. nov.**

Табл. XIV, фиг. 3

**Название вида** в честь С.В. Лобачевой.

**Голотип.** ПИН, № 4768/73; Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, с. Межгорье, возвышенность 515; верхний берриас.

**Описание.** Массивные тамнастериоидные крупные колонии полусферической и желваковидной формы. Чашки кораллитов с глубокими чашеч-

ными ямками. Диаметр кораллитов 10–11 мм, расстояние между их центрами 9–10 мм.

Септы – бисептальные пластины, сравнительно тонкие, слабо дугообразно изогнутые, состоящие из чередования простых и сложных трабекул. Число септ 30–39. Как правило, до осевой части кораллита септы не доходят, оставляя свободной чашечную ямку округлой или овальной формы. В 5 мм насчитывается 7–8 септ. Эндотека представлена частыми бокаловидными днищами. В 5 мм насчитывается 7–8 днищ.

Сравнение. От *C. alloiteaui* (Mogusowa, 1964, с. 64, табл. 15, фиг. 2, табл. 16, фиг. 2, а–с) из баррема-апта Польских Карпат описываемый вид отличается более короткими бисептальными пластинаами, не доходящими до чашечной ложбины, от *C. gigantea* отличается более тонкими септами и меньшим диаметром кораллитов.

Распространение. Верхний берриас Центральной и Юго-Западной части Горного Крыма.

Материал. Три колонии хорошей сохранности. Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, с. Межгорье, возвышенность 515 (1 экз.); Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Солнечноселье (2 экз.).

#### *Clausastraea alloiteaui* Mogusowa, 1964

Табл. XIV, фиг. 4

*Clausastraea alloiteaui* Mogusowa, 1964, с. 64, табл. 15, фиг. 2, табл. 16, фиг. 2 а–с.

Голотип. Krakow, музей Ягелонского университета. Коллекция Э. Морицовой, № 50. Польша, Krakowskie воеводство, Ястребия; баррем – нижний апт.

Описание. Массивные тамнастероидные полусферической формы колонии, достигающие крупных размеров. Чашечная поверхность уплощенная. Чашки бокаловидной формы, сравнительно глубокие. Диаметр кораллитов 8–10 мм, расстояние между центрами чашек 8–11 мм.

Септы – бисептальные пластины сравнительно тонкие, слабо дугообразно изогнутые, состоящие из чередования простых и сложных трабекул, располагающихся дивергентно. Боковые поверхности септ несут мелкие часто расположенные шипики. Число септ 34–36. До осевой части кораллита обычно доходят септы первых двух порядков, иногда касаясь между собой, но без образования столбика. В 5 мм насчитывается 7–8 септ. Эндотека представлена бокаловидными днищами. В 5 мм обычно насчитывается 8 днищ.

Сравнение. От *S. saltensis* (Alloiteau, 1960, с. 25, табл. 3, фиг. 2) из баррем-апта Тетической области отличается более тонкими бисептальными пластинаами и большим их числом почти в два раза.

Распространение. Баррем – нижний апт Польских Карпат; верхний баррем – нижний апт Украинских Карпат.

Материал. Четыре колонии удовлетворительной сохранности. Украинские Карпаты, р. Большая Уголька, гора Молочный камень.

#### *Clausastraea grandidentata* (Zlatarski, 1968)

Табл. XIV, фиг. 5; табл. XV, фиг. 1

*Paraclausastraea grandidentata*: Zlatarski, 1968, с. 161, табл. 4, фиг. 1, 2.

Голотип. София, Институт геологии БАН. Коллекция В. Златарски, № 6374. Болгария, окрестности г. Ловеч; апт.

Описание. Массивные тамнастероидные колонии грибовидной формы с уплощенной чашечной поверхностью. Высота колоний 25–30 мм, диаметр по-

перечного сечения 70 × 120 мм. Чашки бокаловидные глубокие, располагаются чаще всего концентрическими рядами, но по своим размерам дочерние чашки ничем не отличаются от центральной материнской чашки. Намечается слияние ряда чашек в короткие меандры. Диаметр кораллитов 10–16 мм, расстояние между их центрами 13–15 мм.

Септы – бисептальные пластины, толстые, дугообразно изогнутые, в числе 29–34, состоят из частого чередования простых и сложных трабекул. Септы первых двух порядков доходят до центра кораллитов, касаясь своими осевыми концами, но без образования париетального столбика. Толщина бисептальных пластин в срединной части доходит до 1,5–2 мм.

Эндотека представлена бокаловидными днищами, переходящими в краевой части кораллитов в широкоovalные диссепменты. В 5 мм насчитывается 6 днищ.

Справление. По размеру кораллитов и толщине бисептальных пластин описываемый вид близок к *C. gigantea* sp. nov. из берриаса Горного Крыма, однако отличие его заключается в более длинных септах первого и второго порядка, пересекающих чашечную ложбину и касающихся друг друга.

Распространение. Баррем Северного Афганистана; апт Болгарии.

Материал. Одна колония хорошей сохранности. Афганистан, провинция Герат.

### *Clausastraea saltensis* Alloiteau, 1960

Табл. XV, фиг. 2

*Clausastraea saltensis* Alloiteau: 1960, с. 25, табл. 3, фиг. 2; Кузьмичева, 1980в, с. 97, табл. 36, фиг. 1а,б; Кузьмичева, 1987в, с. 235, табл. 3, фиг. 1а,б; 1988б, с. 161, табл. 3, фиг. 3а,б.

*Clausastraea julistephanovi*: Zlatarski, 1968, с. 27, табл. 3, фиг. 1, табл. 4, фиг. 1.

Голотип. Париж, Музей естественной истории. Коллекция Е. Фроментеля, № 130. Франция, департамент Воклюз, Салт; апт.

Описание. Массивные тамнастероидные полусферические и лепешковидные колонии. Размеры колонии: высота 2,5–4 см, диаметр колонии 7–12 см. Чашечная поверхность уплощенная. Чашки кораллитов углубленные, в сечении округлые или овальные, иногда две-три чашки сливаются вместе. Диаметр кораллитов 5–8 см, некоторые кораллиты достигают 8–10 мм. Расстояние между центрами соседних кораллитов 5–10 мм. Стенка между кораллитами отсутствует.

Септы – бисептальные пластины, сравнительно толстые, дугообразно изогнутые, в числе 16–22, компактные, состоящие из простых и сложных трабекул, расположенные в плоскости бисептальной пластины дивергентно. Боковые поверхности их несут неравномерно расположенные шипики или гранулы. Осевой части кораллитов достигают только септы первого и частично второго порядков. Септы третьего порядка значительно короче и тоньше. В 5 мм насчитывается 5–6 септ. Эндотека состоит из полого вогнутых днищ, переходящих из одного кораллита в другой.

Справление. По диаметру кораллитов и строению септ описываемый вид близок к *C. alloiteau*. Отличие же его состоит в меньшем числе септ и в большей их толщине.

Распространение. Нижний баррем Малого Балхана; баррем-нижний апт юга Франции, Украинских и Румынских Карпат.

Материал. 17 колоний хорошей сохранности. Украинские Карпаты, р. Б. Уголька, с. Зибров Луг (10 экз.); Туркмения, Малый Балкан (7 экз.).

## Род *Dimorphosmilia* Tomes, 1902

*Dimorphosmilia collina* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XV, фиг. 3,4

Название вида от лат. *collinus* – холмистый.

Голотип. ПИН, № 4768/77; Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка, плато Патиль; нижний готерив.

Описание. Массивные тамнастероидно-субмеандридные колонии полусферической и корковидной формы, достигающие в поперечнике 100–120 мм и высотой 40 мм. Почекование внутричашечное. Чашечная поверхность выпуклая. Чашки бокаловидные, глубокие, разобщены широкими радиально располагающимися холмами. В промежутках между холмами отдельные кораллиты не сливаются в меандры, они остаются изолированными, располагаясь в один ряд, либо беспорядочно по 3–5 индивидуумов. На поверхности холмов иногда различимы узкие амбулакры. Диаметр кораллитов 13–15 мм, расстояние между их центрами в ложбинах 8–13 мм, между ложбами 15–20 мм. Стенки между кораллитами отсутствуют, но иногда за счет сгущения диссепиментов на периферии некоторых кораллитов различима паратека.

Септокости толстые, особенно в средней части, дугообразно изогнутые вдоль всей плоскости. Число их 34–36, причем в их расположении видны лепестковидные очертания (обычно имеется 4–5 лепестков с 6–7 септокостами в каждом). На 5 мм приходится 5 септокост. Осевые концы их лишены булавовидных утолщений, не сливаются и не соприкасаются друг с другом. Структурно септокости состоят из чередования простых и сложных трабекул. Эндотека состоит только из диссепиментов – частых и мелких на периферии и постепенно выполаживающихся к центру кораллитов.

Справление. По диаметру кораллитов, числу септокост, можно обнаружить сходство с баррем–аптским видом *Dimorphocoenia izvoralensis* (Могусова, 1971, с. 78, табл. 16, фиг. 1; табл. 17, фиг. 1). Различие между ними состоит на уровне родовых признаков: в способе почкования кораллитов. У описываемого вида колонии субмеандридного типа с радиальными холмами.

Распространение. Нижний готерив Юго-Западного Крыма.

Материал. Четыре колонии хорошей сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка, плато Патиль.

## Род *Karakaschella* Kusmicheva, gen. nov.

Название рода в честь палеонтолога Н.И. Каракаша.

Типовой вид – *K. novoklenovkaensis* sp. nov.; Центральная часть Горного Крыма; нижний берриас.

Диагноз. Одиночные кораллиты коническо-цилиндрической формы. Чашка бокаловидная неглубокая с эллипсовидным углублением. Присутствуют бокаловидные днища.

Видовой состав. Типовой вид.

Справление. Описываемый род имеет сходство с *Montlivaltia*, однако отличается от него хорошо развитыми днищами.

Распространение. Нижний берриас Центрального Крыма.

*Karakaschella novoklenovkaensis Kusmicheva, sp. nov.*

Табл. XV, фиг. 5; табл. XVI, фиг. 1

Н а з в а н и е вида от с. Новокленовка.

Г о л о т и п. ПИН, № 4768/79; Крым, Белогорский р-н, р. Сарысу, с. Новокленовка; нижний берриас.

О п и с а н и е. Коническо-цилиндрические кораллы с бокаловидной чашкой. Чашечный край широкий овальный. Чашечная ложбина удлиненная. Высота взрослых экземпляров 46–50 мм, диаметр поперечного сечения 45 × 38 мм. Число септ 150–160.

Септы компактные, состоящие из чередования простых и сложных трабекул.

При диаметре кораллитов 20–24 мм число септ 72. Все септы покрыты стереоплазмой. Септы первого и второго порядков доходят до центра и оканчивают чашечную ложбину. Септы третьего порядка немного короче септ второго порядка; септы четвертого порядка составляют 3/4 длины септ третьего порядка, а не повсеместно развитые септы пятого порядка составляют около половины длины септ четвертого порядка. Дистальные и наружные края всех септ несут одинаковые острые зубчики, расположенные на равном расстоянии друг от друга.

При диаметре 30–40 мм количество септ 141. Септы первого, второго и третьего порядков, оконтуривающие чашечную ложбину, покрыты слабо выраженной стереозоной и на дистальных концах несут булавовидные утолщения. Септы четвертого порядка тонкие, составляющие 3/4 длины септ третьего порядка. Септы пятого порядка развиты примерно одинаково и составляют половину длины септ четвертого порядка.

Эндотека представлена днищами и диссепментами. Днища бокаловидные, расположенные на расстоянии 1,5–2 мм друг от друга. В периферической части кораллита они переходят в крупные диссепменты.

Р а с п р о с т р а н и е. Нижний берриас Центральной части Горного Крыма.

М а т е р и а л. Пять экземпляров хорошей сохранности. Крым, Белогорский р-н, р. Сарысу, с. Новокленовка.

**Р о д *Monocyclastraea* Kusmicheva, 1972**

*Monocyclastraea alpina* (Koby, 1898)

Табл. XVII, фиг. 1

*Dimorphastraea alpina*: Koby, 1898, с. 71, табл. 12, фиг. 7–10.

*Dimorphocoenia alpina*: Кузьмичева, 1960, с. 135, табл. 7, фиг. 1, а, б, 2.

*Monocyclastraea alpina*: Кузьмичева, 1972в, с. 49, табл. 8, фиг. 1, 2.

Г о л о т и п не обозначен. Место хранения синтипов – Базель. Коллекция Ф. Коби. Швейцария, Баннальп; неоком.

О п и с а н и е. Троходиные и конические, коническо-цилиндрические колонии тамнастероидного типа. Размеры их колеблются от 40 до 85 мм высоты и от 20 до 60 мм в диаметре. Почкивание внутричашечное. Основание колонии коническое или широкоовальное. Поперечное сечение колонии округлое или неправильного очертания. Чашечная поверхность уплощенная или слабо выпуклая за счет некоторой приподнятости центральной материнской чашки. Чашки глубокие. Материнская чашка располагается в центре колонии, иногда слабо эксцентрично. Дочерние чашки на взрослой стадии в числе 9–12 располагаются вокруг материнской, как правило, в один ряд, не всегда строго на одинаковом расстоянии друг от друга. Диаметр дочерних чашек не превышает 7 мм. Стенка – паратека, расположенная снаружи септокост.

На ранней стадии роста колонии септы компактные, состоящие из простых и сложных трабекул, образующих одну вееровидно расходящуюся систему. Ди-стальный и наружный края их несут острые зубчики, одинакового размера, расположенные на равном расстоянии друг от друга. Внутренний край септ гладкий. Боковая поверхность септ покрыта бугорками, сросшимися в вертикальные струйки, располагающиеся в виде одной вееровидно расходящейся системы. Септы толстые (0,5–0,8 мм), слабо дугообразно изогнутые. До удлиненной осевой ложбины доходят септы первого и второго порядков, никогда не сливаясь друг с другом своими осевыми концами.

В дочерних кораллитах септокости также имеют вееровидное расположение трабекул.

Самые ранние стадии онтогенеза прослежены при диаметре 1 мм. Четко видны шесть первичных радиально расположенных септ и шесть только что появившихся септ второго порядка. При диаметре 1,5 мм те же 12 септ, но септы второго порядка становятся значительно длиннее. При диаметре 7 мм насчитывается до 42 гребневидно расположенных септ, несущих на осевых концах булавовидные утолщения. До осевой ложбины доходят септы первого и второго порядков. При дальнейшем росте коралла, примерно до 15–20 мм высоты и 30–35 мм в поперечном сечении, наблюдается увеличение числа септ, и развитие в целом на этой стадии идет по типу одиночных кораллов из рода *Montlivaltia*.

Так, при диаметре 42 мм на расстоянии 10 мм от центра зафиксировано возникновение трех почек, причем две из них появляются по одну сторону чашечной ложбины, а одна – по другую. Чашки обособлены друг от друга нечетко, их появление улавливается по септальному разрыву. На следующей стадии роста при диаметре колонии 40–47 мм три ранее возникшие чашки уже ясно сформированы, септы их в осевой части слегка изогнуты и наблюдается появление новых дочерних чашек, выраженных лишь в виде разрывов септ. Расположение их такое же, что и в первом случае, а именно: две чашки возникают на той стороне, где была одна чашка, а третья на той стороне, где их было две. Итак, на этой стадии роста колонии вокруг центральной чашки расположено уже шесть дочерних чашек. Одни из них обособлены четко, другие – зачаточно. В продольном сечении появление новых чашек отмечается в изменении формы диссепментов: выпуклые и косо расположенные, они постепенно выполаживаются и принимают вогнутую форму, что соответствует осевой части нового кораллита. В некоторых участках различимы хорошо выраженные воронковидные днища. На 11 мм выше только что описанного поперечного сечения, при диаметре 43–50 мм, все шесть дочерних чашек четко обособлены. Число септ в центральной чашке 25–30. Кроме того, намечается появление еще двух чашек по обеим сторонам чашечной ямки со стороны малой оси эллипса. Наконец, при диаметре 50–61 мм отмечается полное обособление 8 чашек и появление еще одной, девятой. Вследствие этого взрослая колония имеет 9, а иногда, при дальнейшем росте, 11 маленьких дочерних чашек вокруг материнской.

На последних стадиях некоторых экземпляров *M. alpina* (Koby) наблюдается сокращение числа дочерних кораллитов до двух-трех. Но нам не приходилось видеть полного превращения колонии в одиночный организм.

Снаружи колонии появление новых кораллитов обусловливает возникновение выступов – краевых долей.

З а м е ч а н и е. Описываемые экземпляры отличаются от синтипов данного вида (Koby, 1898, табл. 12, фиг. 7–10) более разнообразной формой колонии, чаще всего центральным расположением материнской чашки и слабо дугооб-

разно искривленными септами. О форме основания колонии судить трудно, т.к. экземпляры, изображенные в работе Ф. Коби не извлечены из породы.

**Сравнение.** По признакам наружного строения описываемый вид обнаруживает сходство с *Dimorphastraea lorioli* (Koby, 1898, с. 72, табл. 17, фиг. 1, 1а, 4), отличаясь конической формой колонии, присутствием вокруг материнской чашки одного ряда дочерних чашек и отчетливо выраженными зубчиками на наружном и дистальном краях септ. От кимериджского вида *M. shachverdljarensis* (Бабаев, 1970, с. 108, рис. 2) рассматриваемый вид отличается большими размерами колоний, более поздним появлением дочерних почек. По-видимому, один экземпляр названного кимериджского вида, описанного Р.Г. Бабаевым, представляет собой молодую стадию колонии *Monocyclastraea* или почкующийся экземпляр из рода *Montlivaltia*.

**Распространение.** Нижний берриас Юго-Западной и Центральной части Горного Крыма.

**Материал.** Свыше 200 экземпляров хорошей сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, бассейн р. Бельбек, сс. Н. Голубинка, Горное, Высокое; Симферопольский р-н, р. Бештерек, с. Соловьевка; Белогорский р-н, р. Сарысу, с. Новокленовка, с. Балки.

### **Род *Dimorphocoenia* Fromentel, 1857**

*Dimorphocoenia crassisepta* Fromentel, 1857

Табл. XVII, фиг. 2

*Dimorphocoenia crassisepta*: Fromentel, 1857, с. 55, табл. 8, фиг. 1.

**Голотип.** Париж, Палеонтологическая лаборатория Сорбонны. Коллекция Е. Фроментеля. Франция; готерив.

**Описания.** Массивные тамнастероидные колонии уплощенной формы с тенденцией слияния двух-трех кораллитов в ложбины, разобщенные широкими округлыми холмами. Чашки кораллитов неглубокие. Центральная материнская чашка диаметром 10–12 мм по своим размерам и количеству септ почти не отличается от окружающих ее сформировавшихся путем внутричашечного почкования дочерних почек. Расстояние между центрами смежных кораллитов 8–11 мм.

Септы – бисептальные пластины толстые, дугообразно изогнутые, придающие кораллитам 4–5 лепестные очертания. Осевые концы не заостренные. Число бисептальных пластин в центральном кораллите 35–37, в окружающих 31–32. Боковые поверхности септ покрыты крупными каринами, лежащими вдоль дивергентно располагающихся трабекул. Сложные трабекулы особенно четко выражены в чередовании с простыми трабекулами. В 5 мм насчитывается 4–6 бисептальных пластин. Эндотека представлена слабо выраженными диссепментами.

**Сравнение.** От близкого вида *D. izvoralbensis* отличается более толстыми бисептальными пластинами, большей их изогнутостью, придающей кораллитам лепестковидные очертания, несколько меньшим числом септ и слабо развитыми диссепментами, от *D. solomkoae* из нижнего готерива Крыма (Бендукидзе, 1961, с. 15, табл. 1, фиг. 8, а) – также более толстыми септами и слабо развитыми диссепментами.

**Распространение.** Нижний готерив Юго-Западного Крыма; готерив Франции.

**Материал.** Две колонии хорошей сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка.

*Dimorphocoenia izvoralbensis* Могусова, 1971

Табл. XVII, фиг. 3

*Dimorphocoenia izvoralbensis*: Могусова, 1971, с. 78, табл. 16, фиг. 1; табл. 17, фиг. 1; в тексте рис. 24; Кузьмичева, 1988б, с. 160, табл. 2, фиг. 4; табл. 3, фиг. 1.

Г о л о т и п. Польша, Краков, Музей Ягелонского университета, коллекция Э. Морицовой, № 90. Румыния; нижний апт.

О п и с а н и е. Массивные, тамнастериоидные колонии полусферической и лепешковидной формы. Чашечная поверхность уплощенная или слабо выпуклая. Чашки неглубокие. В центре колонии одна большая материнская чашка диаметром 12–13 мм. Вокруг нее концентрическими рядами располагаются дочерние кораллиты диаметром 8–10 мм. Расстояние между чашечными центрами в ряду 8–10 мм, между центрами чашек в соседних рядах 10–12 мм. В некоторых рядах 2–3 чашки сливаются в ложбины, разобщенные широкими округлыми холмами.

Бисептальные пластины компактные, состоящие из чередования простых и сложных трабекул, толстые, слабо дугообразно изогнутые. Дистальные края их несут четковидные одинакового размера зубчики, а боковые поверхности септ орнаментированы крупными гранулами, сливающимися в струйки, располагающиеся параллельно дистальному краю септ. Число бисептальных пластин в центральной чашке 40–47, в дочерних чашках 18–30. В 5 мм насчитывается 7–9 септ.

Эндотека представлена крупными хорошо выраженными диссепиментами.

С р а в н е н и е. От *D. crassisepta* (Fromentel, 1857, с. 55, табл. 8, фиг. 1) из готерива Франции отличается менее толстыми бисептальными пластинами и многочисленными диссепиментами, от *D. solomkoae* (Бендукидзе, 1961, с. 15, табл. 1, фиг. 8; табл. 5, фиг. 2) из готерива Крыма большим диаметром кораллитов и большей толщиной бисептальных пластин.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Баррем Малого Кавказа и Афганистана; нижний апт Румынии.

М а т е р и а л. Четыре колонии хорошей сохранности. Азербайджан, Кубатлинский р-н, р. Базарчай, с. Аликулиушаги (3 экз.); Афганистан (Дузд) (1 экз.).

**Р о д *Sablyastraea* Kusmicheva, gen. nov.**

Н а з в а н и е р о д а от с. Саблы.

Т и п о в о й в и д – *Sablyastraea almensis* sp. nov. Нижний готерив Юго-Западного Крыма.

Д и а г н о з. Фацелоидно-тамнастериоидные колонии. Почкование вне- и внутричашечное. Септокости компактные, состоят из четкого и частого чередования простых и сложных трабекул. Диссепименты присутствуют.

С р а в н е н и е. От всех известных родов семейства *Montlivaltiidae* отличается фацелоидно-тамнастериоидными колониями.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

***Sablyastraea almensis* Kusmicheva, sp. nov.**

Табл. XVII, фиг. 4

Н а з в а н и е в и д а от р. Альма.

Г о л о т и п. ПИН, № 4768/85; Крым, Симферопольский р-н, р. Альма, с. Партизаны (Саблы); нижний готерив.

О п и с а н и е. Фацелоидно-тамнастериоидные колонии. Почкование вне- и внутричашечное. Высота колоний небольшая 20–30 мм, поперечное сечение 60–70 мм. Диаметр кораллитов 20–23 мм, расстояние между их центрами

13–15 мм. Чашки кораллитов глубокие, воронковидные с пологими склонами. Эпитеческий покров отсутствует.

Септы – диссептальные пластины толстые, компактные, состоящие из четкого чередования простых и сложных трабекул. Боковые поверхности септ с резко выступающими струйками, располагающимися дивергентно. Дистальные края септ с острыми частыми зубчиками. Число бисептальных пластин 52–70. На 5 мм приходится 5–6 септ. До центра кораллитов доходят септы первого и второго порядков, не сливаясь и не соприкасаясь своими осевыми концами. Диссепменты хорошо развиты.

Сравнение. Известен лишь описываемый вид.

Распространение. Нижний горетив Юго-Западного Крыма.

Материал. Три колонии хорошей сохранности. Крым, Симферопольский р-н, р. Альма, с. Партизаны (Саблы).

### Род *Meandrastraea* d'Orbigny, 1849

*Meandrastraea basarensis* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XVIII, фиг. 1

Название вида от р. Базарчай.

Голотип. ПИН, № 4768/86; Азербайджан, Кубатлинский р-н, р. Базарчай, с. Аликулишаги; баррем.

Описание. Массивные меандридные и субмеандридные с множественным почкованием колонии полусферической и уплощенной формы. Меандры широкие, глубокие; гребни, разделяющие ложбины, широкие, округлые без амбулакров, расстояние между ними 6,5–8 мм. Чашечные центры в ложбинах несут черты индивидуальности. Диаметр отдельных самостоятельных кораллитов 7–10 мм.

Септокости ровные и слабо дугообразно изогнутые, компактные, состоящие из чередующихся простых и сложных трабекул. Сложные трабекулы расположены часто и на боковой поверхности септокост несут карини, лежащие дивергентно. В 5 мм насчитывается 8 септокост. Оевые концы септокост со слабыми булавовидными утолщениями, в отдельных изолированных кораллитах насчитывается 30–37 септокост. Стенка – паратека и септотека. Эндотека представлена крупными диссепментами более обильно представленными в периферической части ложбин. Столбик отсутствует.

Сравнение. От типового вида *M. pseudomeandra* Mich. (Alloiteau, 1941, с. 29, табл. 8, фиг. 5–7) из турона Франции отличается меньшим диаметром кораллитов и количеством септокост.

Распространение. Баррем Азербайджанской части Малого Кавказа.

Материал. Две колонии хорошей сохранности. Азербайджан, Кубатлинский р-н, р. Базарчай, с. Аликулишаги.

### Семейство FAVIIDAE GREGORY, 1900

#### Род *Pleurocora* Edwards et Haime, 1848

*Pleurocora monestrensis* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XVIII, фиг. 2

Название вида от названия оврага Монестр.

Голотип. ПИН, № 4768/88; Крым, Севастопольский р-н, Байдарская долина, овраг Монестр; нижний берриас.

Описание. Фацелоидно-плокоидные колонии. Почкивание внеочашечное, но иногда в некоторых кораллитах наблюдается внутриочашечное. Корал-

литы располагаются пучковидными группами, в той или иной степени возвышаясь над ребристой перитекой. Кораллиты округлых или овальных очертаний, диаметр их 4–6 мм, расстояние между их центрами 5–7 мм. Наружная поверхность кораллитов ребристая. Стенка – септотека.

Септокости ровные, состоят из мелких простых трабекул, число их 36–38. Боковые поверхности их несут мелкие шипики. Септокости первых трех порядков с полиформными долями. Столбик париетальный, слабо развит. Эндотека представлена слабо уплощенными диссепиментами. Перитека (если она присутствует) плотная, ребристая.

Сравнение. В нижнемеловых отложениях известен один вид этого рода.

Распространение. Нижний берриас Юго-Западного Крыма.

Материал. Шесть обломков колоний удовлетворительной сохранности и одна целая молодая колония хорошей сохранности. Крым, Севастопольский р-н, овраг Монестр; верхняя часть нижнего берриаса.

### Род *Columnocoenia* Alloiteau, 1951

*Columnocoenia patilensis* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XVIII, фиг. 3

Название вида от плато Патиль.

Голотип. ПИН, № 4768/89; Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, окрестности с. Трудолюбовка, плато Патиль; нижний готерив.

Описания. Массивные плокоидные колонии сферической и полусферической формы, высотою 30–35 мм и поперечным сечением 35–40 мм. Почекование внешнечечное. Кораллиты округлых очертаний, иногда из-за тесноты расположения многоугольные. Диаметр кораллитов 5–6 мм, расстояние между их центрами 7–8 мм. Чашки неглубокие, бокаловидные. Стенка – септотека.

Септокости компактные в числе 34–36, состоящие из мелких простых трабекул. Срединная линия септост и зигзагообразно искривлена. Боковая поверхность их с крупными гранулами. Внутренние края септост первого и второго порядка с трабекулярными полиформными выступами. Септокости первого и второго порядков доходят до центра кораллитов и своими внутренними краями иногда образуют париетальный или пластинчатый столбик. Септокости третьего порядка составляют 2/3 длины септост второго порядка. Диссепименты уплощенные, слабо развиты. Перитека узкая, представлена костальными участками септ.

Сравнение. От *C. ksiazkiewiczi* Mog. отличается большим почти в два раза диаметром кораллитов и большим (на 10–12) числом септост.

Распространение. Нижний готерив Юго-Западного Крыма.

Материал. 15 колоний хорошей сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, с. Трудолюбовка (5 экз.), плато Патиль (4 экз.), возвышенности Кермен (3 экз.) и Сараман (3 экз.).

### *Columnocoenia ksiazkiewiczi* Mogusowa, 1964

Табл. XVIII, фиг. 4

*Columnocoenia ksiazkiewiczi*: Mogusowa, 1964, с. 109, табл. 17, фиг. 1–4; табл. 18, фиг. 1, а–с; Кузьмичева, 1980в, с. 97, табл. 36, фиг. 2; Кузьмичева, 1987в, с. 236, табл. 3, фиг. 2а, б.

Голотип. Краков, Музей Ягелонского университета. Коллекция Э. Морицовой, № 120. Польша, Краковское воеводство, Ястржембия; гродзинские слои (баррем–ант).

**О писан и е.** Массивные плокоидные желваковидные колонии высотой 30–45 мм и диаметром 35–60 мм. Почекование внечашечное. Кораллиты округлых очертаний, диаметром 2–4 мм. Расстояние между их центрами 4–5,5 мм. Чашки неглубокие, уплощенные. Стенка – септотека.

Септокости компактные, в числе 24, волнисто изогнутые. В продольном сечении септостоц различима зигзагообразная срединная линия, соответствующая центрам трабекул. Боковые поверхности септостоц гранулированы, а внутренние края с палиформными выступами. Септостоц первых двух порядков доходят до осевой зоны кораллитов и касаясь между собой образуют париетальный либо пластинчатый столбик. Септостоц третьего порядка составляют 2/3 длины септостоц второго порядка. Диссепименты уплощенные, слабо развитые. Перитеха представлена костальными перемычками септ.

**Сравнение.** От *C. patilensis* отличается меньшим почти в два раза диаметром кораллитов и меньшим числом (на 10–13) септостоц.

**Распространение.** Нижний баррем Западной Туркмении; баррем Малого Кавказа; баррем–апт Мармарошской зоны Украинских Карпат, Польши и Румынии.

**Материал.** 11 колоний хорошей сохранности. Туркмения, Малый Балхан (3 экз.); Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулиушаги (1 экз.); Украинские Карпаты, р. Б. Уголька, гора Мраморный Карьер (7 экз.).

### Род *Pseudomyriophyllia* Mogusowa, 1971

#### *Pseudomyriophyllia orientalis* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XVIII, фиг. 5; табл. XIX, фиг. 1

**Название вида от лат. *orientalis* – восточный.**

**Голотип.** ПИН, № 4768/94; Азербайджан, Кубатлинский р-н, р. Базарчай, с. Аликулиушаги; баррем.

**Описание.** Массивные меандриоидные и субмеандриоидные колонии уплощенной полусферической формы. Чашечные ложбины шириной 5–7 мм разобщены широкими округлыми холмами. Меандры удлиненные, изогнутые и на некоторых участках дихотомирующие. Расстояние между центрами кораллитов в меандрах 5–8 мм. Диаметры отдельных изолированных кораллитов 5–10 мм. Стенка – септотека и паратека.

Септостоц толстые, компактные, но на внутренних краях различимы слабо развитые поры и широкие булавовидные утолщения. Число септостоц в обособленных кораллитах 30–36. В 2 мм насчитывается 3 септостоц. Эндотека представлена обильными диссепиментами и слабо выраженным париетальным столбиком в чашечных центрах и удлиненным пластинчатым между кораллитами в ложбинах.

**Сравнение.** От *P. sagrathica* (Mogusowa, 1971, с. 93, табл. 22, фиг. 1, табл. 23, фиг. 1) из нижнего апта Румынии отличается большей шириной ложбин, более толстыми и длинными септостоцами с тупыми осевыми концами и большим их числом в изолированных чашках.

**Распространение.** Баррем Азербайджанской части Малого Кавказа.

**Материал.** Две колонии хорошей сохранности. Азербайджан, Кубатлинский р-н, р. Базарчай, с. Аликулиушаги.

## Р о д Axosmilia Edwards et Haime, 1848

Axosmilia calceoliformis Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XIX, фиг. 2

**Н а з в а н и е** вида от рода *Calceola* и лат. *formis* – придавать форму.

**Г о л о т и п.** ПИН, № 4768/96; Туркмения, Туаркыр, гора Кельдже; верхний баррем.

**О п и с а н и е.** Одиночные конические кораллиты, уплощенные с одной стороны и напоминающие по внешнему облику девонскую *Calceola*. Высота взрослых экземпляров 25–35 мм. Поперечное сечение удлиненно-овальное в течение всего онтогенеза, его размеры 23 × 14 мм и 25 × 12 мм. Чашка воронко-видная с острым краем, ориентированным под некоторым углом к оси кораллита за счет большей длины уплощенной поверхности по сравнению с противоположной его стороной. Эпитеха доходит до чашечного края.

В основании кораллитов присутствует очень слабо выраженный рубец прикрепления, свидетельствующий о том, что прикрепленным образом жизни пользовались лишь самые юные формы, в процессе же дальнейшего роста они переходили к свободному лежанию на субстрате с опорой на уплощенную поверхность кораллита.

Септы компактные, состоящие из мелких простых и сложных трабекул, толстые за счет стереоплазмы, сохраняющейся на протяжении всего онтогенеза. Число септ 58–60. Осевые концы септ несут булавовидные утолщения и со столбиком не сливаются. Боковые их поверхности с едва различимыми гранулями, расположеными параллельно дистальному краю. Последний несет мелкие одинаковые по размерам зубчики.

Столбик пластиначатый, средних размеров. Его развитие на поздних стадиях роста кораллитов прекращается. Диссепменты очень немногочисленные, присутствуют только на периферии кораллитов.

**С р а в н е н и е.** От всех других видов из рода *Axosmilia* отличается уплощенностью одной из боковых сторон кораллита. От *Axosmilia bofilli* (Angelis d'Ossat, 1905, с. 236, табл. 16, фиг. 4, а–с) из баррема–апта Италии его отличие состоит в меньших размерах кораллитов, а от *A. kobyi* (Angelis d'Ossat, 1905, с. 233, табл. 15, фиг. 4, а–с) также из баррема–апта Италии – в форме септ с булавовидными утолщениями осевых краев.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Туркмения, Туаркыр; верхний баррем.

**М а т е р и а л.** 21 экземпляр удовлетворительной сохранности. Туркмения, Туаркыр, гора Кельдже.

## Р о д Peplosmilia Edwards et Haime, 1859

Peplosmilia taurica Kusmicheva, 1963

Табл. XIX, фиг. 3

*Peplosmilia taurica*: Кузьмичева, 1963, с. 24, табл. II, фиг. 4.

**Г о л о т и п.** ПИН, № 4768/98; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; нижний берриас.

**О п и с а н и е.** Кораллиты субцилиндрические, трохоидные. Основание чаще всего расширенное, иногда несущее вертикальные складки. Поперечное сечение кораллитов в чашечной области округлое или слабо овальное. Чашка бо-

каловидная глубокая. Чашечный край округлый. Стенка – эпикостальная паратека и септотека.

Септы толстые, веретенообразные, утолщенные в периферической части, компактные, состоящие из простых и сложных трабекул. Трабекулы расположены в виде одной веерообразно расходящейся системы. Диастальный и наружный края септ несут острые зубчики. Внутренний край гладкий. Боковая их поверхность орнаментирована небольшими гранулами, тесно примыкающими друг к другу и образующими систему веерообразно расходящихся бороздок. При диаметре кораллита 3 мм имеются 24 септы, причем до столбика доходят только шесть септ первого порядка. На взрослой стадии число септ увеличивается до 96–126, до столбика доходят септы первых трех порядков, причем септы первого и второго порядков сливаются с ним.

Эндотека представлена диссепиментами. Диссепименты уплощенные, волнисто-изогнутые, напоминающие днища, но не пересекающие осевую зону кораллита. Они несколько наклонены от стенки в направлении к осевой части, где их концы изогнуты кверху и примыкают к толстому пластинообразному столбiku. Последний на молодых стадиях роста кораллита слит с одной из септ первого порядка, а на взрослой стадии чаще всего соединен с септами первых двух порядков.

#### Размеры, мм

Экз. №	Диаметр	Высота	Число септ
14/1165	14–18	34	42
14/1094	19–14	22	48
голотип 14/1164	19–18	24	51–70
14/1120	26–22	?	96–100
14/1095	23–20	43	86
14/2930	30–25	55	97
9681	30	?	126

Сравнение. От *P. fromenteli* Angelis d'Ossat и *P. stutzi* (Koby), распространенных в ургонской фации (баррем–нижний апт) Словении и Швейцарии, отличается в два раза большим числом септ и меньшей их толщиной.

Распространение. Нижний берриас Юго-Западного Крыма.

Материал. 26 экземпляров хорошей сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка, с. Солнечноселье.

#### *Peplosmilia dashatlyensis* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XX, фиг. 1

#### Название вида от с. Дашатлы.

Голотип. ПИН, № 4768/99; Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Дашатлы; баррем.

Описание. Одиночные коралллы цилиндрической и субцилиндрической формы. Чашка бокаловидная, неглубокая с широким чашечным краем. Поперечное сечение округлое, в диаметре 32–34 мм или овальное 25–18 мм. Число септ 130–136. Септы сравнительно тонкие, до столбика доходят септы первого и второго порядков, осевые концы их закрученные и с булавовидными утолщениями. Стенка – септотека, эпитечальный покров отсутствует.

Диссепименты обильные, судя по поперечному сечению расположены не беспорядочно, а сконцентрированы в три зоны шириной 2,5–3,5 мм.

Сравнение. От *P. fromenteli* Angelis d'Ossta и *P. stutzi* (Koby) из ургонской фации Италии и Сербии отличается более тонкими септами и значительно

большим их числом, а от *P. taurica* Kusm. из берриаса Крыма, кроме того, более обильными диссепментами.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Баррем Азербайджанской части Малого Кавказа, Малого Балхана и Афганистана.

М а т е р и а л. Три экземпляра. Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Дашибатлы; Туркмения, Малый Балхан; Афганистан, провинция Герат.

### Р о д *Proplacosmilia* Kusmicheva, gen. nov.

Н а з в а н и е р о д а от лат. *pro* – первая и *Placosmilia*.

Т и п о в о й в и д – *P. subelliptica* sp. nov.; верхний берриас Юго-Западного Крыма.

Д и а г н о з. Одиночные кораллиты флабеллоидной формы с расширенным основанием и неправильно эллиптическим поперечным сечением. Эпитеческий покров отсутствует. Септы толстые, столбик пластинчатый.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. От *Placosmilia* Edw. et Haime (верхний мел-эоцен) отличается ограниченностью роста кораллитов вдоль большой оси примерно в два-три раза.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний берриас Юго-Западного Крыма.

### *Proplacosmilia subelliptica* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XXI, фиг. 1, 2

Н а з в а н и е в и д а от лат. *sub* – около и *elliptica* – эллиптическая.

Г о л о т и п. ПИН, № 4768/100; Крым, Куйбышевский р-н, с. Н. Голубинка; верхний берриас.

О п и с а н и е. Одиночные кораллиты флабеллоидной формы с расширенным основанием. Высота 30–35 мм, поперечное сечение 45 × 30 мм. Чашка бокаловидная, глубокая. На молодой стадии роста при диаметре 30 мм кораллиты имеют неправильно округлые очертания. В дальнейшем преобладает рост по одной из осей, отчего поперечное сечение кораллитов принимает флабеллоидную форму. Неправильные контуры поперечного сечения при этом сохраняются.

Септы толстые, ровные, состоящие из простых и сложных трабекул. Число септ 96–98. Септы первых трех порядков несут булавовидные утолщения на концах и касаются столбика, септы последующих порядков имеют в поперечном сечении копьевидные очертания. Столбик пластинчатый, тонкий. Диссепменты умеренно развиты.

С о с т а в. Типовой вид.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний берриас Юго-Западного Крыма.

М а т е р и а л. Четыре экземпляра хорошей сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, с. Н. Голубинка.

### Р о д *Astrogyra* Felix, 1900

#### *Astrogyra edwardsi* (Reuss, 1854)

Табл. XXI, фиг. 3

*Gyrosmilia edwardsi*: Reuss, 1854, с. 92, табл. 4, фиг. 1–3.

*Astrogyra edwardsi*: Felix, 1903, с. 252; Бендукидзе, 1956, с. 91, табл. 1, фиг. 5; табл. 7, фиг. 8; Surag, 1961, с. 659, табл. 4, фиг. 17–19; Кузьмичева, 1982б, с. 106, табл. 2, фиг. 1.

Г о л о т и п. Вена, Геологический музей. Коллекция А.Е. Ройсса. Австрия, Гозау; турон.

**О п и с а н и е.** Массивные меандриоидные колонии полусферической и лепешковидной формы. Размеры колонии: высота 110–130 мм, поперечное сечение 150–200 мм. Меандры сравнительно короткие 30–50 мм, ширина их 15–20 мм и глубина 2,5–3 мм. На вершинах холмов присутствуют амбулакры шириной 2 мм.

Септокости компактные, состоящие из сочетания простых и сложных трабекул, толстые, в 25 мм насчитывается 20–24 септокости. Экземпляры колоний этого вида из турона Азербайджана имеют стереоплазматические утолщения. Осевые концы септ слабо дугообразно искривлены.

Эндотека представлена крупными слегка уплощенными диссепментами, экзотека – костальными участками септокости, образующих амбулакры и диссепменты.

**С р а в н е н и е.** Известен лишь данный вид.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Верхний апт (клансей) Центральных Кызылкумов; сеноман Индии; турон Австрии; сантон Западной Грузии и Азербайджана.

**М а т е р и а л.** Семь колоний хорошей сохранности. Узбекистан, Южная часть Центральных Кызылкумов, пос. Дженгельды.

С Е М Е Й С Т В О RHIZANGIIDAE D'ORBIGNY, 1851

**Р о д Proastrangia Kusmicheva, gen. nov.**

**Н а з в а н и е** рода от лат. *pro* – первая и *Astrangia*.

**Т и п о в о й** в и д – *P. phakeloides* sp. nov. Западная Туркмения, Туаркыр, гора Кельдже; верхний баррем.

**Д и а г н о з.** Фацелоидно-цириоидные колонии небольших размеров. Почекование внеочашечное и внутриочашечное. Кораллиты округлые, при тесноте поселения – многоугольные. Столбик париетальный, слабо развит. Присутствует эпитетка.

**С о с т а в.** Типовой вид.

**З а м е ч а н и е.** Уэллс (Wells, 1956) в составе рода *Astrangia* Edwards et Haime выделил два подрода: номинативный (эоцен–ныне) и побочный *Coenangia* Verril (альб–ныне). Отличие последнего от номинативного подрода, обладающего субплакоидными колониями, состоит в цериоидном типе колонии. Изучив род *Astrangia* и выделив близкий к нему род *Proastrangia* из баррема Туаркыра, мы рассматриваем названные выше подроды в качестве самостоятельных родов.

**С р а в н е н и е.** Описываемый род отличается от близких к нему *Coenangia* и *Astrangia* фацелоидно-цириоидным типом колонии. Кроме того, его отличие от рода *Astrangia* состоит в отсутствии перитеки.

**Proastrangia phakeloides Kusmicheva, sp. nov.**

Табл. XXI, фиг. 4

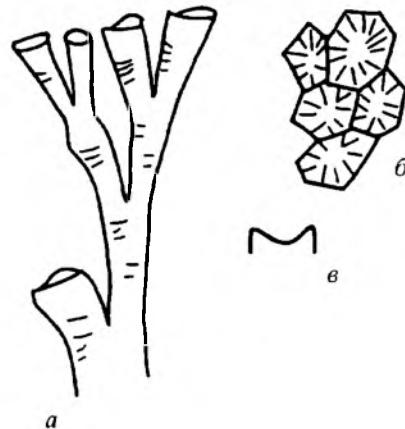
**Н а з в а н и е** вида от греч. *phakelos* – пучок прутьев.

**Г о л о т и п.** ПИН, № 4768/106; Туркмения, Туаркыр, гора Кельдже; верхний баррем.

**О п и с а н и е.** Фацелоидно-цириоидные колонии высотою 50–60 мм. Почекование внеочашечное от краевой зоны кораллитов и внутриочашечное. В результате такого почкования кораллиты нередко располагаются пучкообразно. Поперечное сечение кораллитов круглое, но при тесноте их расположения может быть многоугольным (рис. 50). Диаметр кораллитов 5–6 мм, расстояние ме-

**Рис. 50.** Строение скелетных элементов *Proastrangia phakeloides* Kusm., sp. nov.

*а* – кораллиты колонии сбоку, нат. вел.; *б* – кораллиты в поперечном сечении,  $\times 2$ ; *в* – очертание чашечной поверхности,  $\times 1,5$



жду их центрами 6–8 мм, чашки бокаловидные с заостренным краем. Стенка – септотека. Эпитека доходит до краевой зоны кораллитов.

Септы ровные, лучистые, компактные, состоящие из простых и сложных трабекул. Число септ – 48. Дистальный край септ с мелкими ровными зубчиками. Боковые поверхности септ неупорядочено расположенные разного размера шипики. Внутренние края септ пористые с небольшими булавовидными утолщениями. Некоторые септы соединены внутренними краями с близлежащими септами. Столбик париетальный, развит слабо. Диссепменты развиты хорошо, особенно на периферии кораллитов. Присутствуют редкие синаптикулы.

**Сравнение.** Другие виды рода *Proastrangia* неизвестны.

**Распространение.** Верхний баррем Туаркыра.

**Материал.** Шесть фрагментов крупных колоний хорошей сохранности, образующих в терригентной толще баррема Туаркыра миниатюрные биогермы (калипты).

#### СЕМЕЙСТВО TROCHOSMILIIDAE POURTALES, 1871

**Дагноз.** Структура септ “монтливалтиидная”, трабекулы простые и сложные, разобщенные стереоплазмой, образуют несколько систем дивергенции. Внутренние края септ расщеплены выступами концов трабекул. Столбик париетальный.

**Состав.** Описываемое семейство достоверно включает род *Trochosmilia* Edw. et Haime и *Cyclastraea* Alloiteau.

**Сравнение.** Своебразной структурой септ описываемое семейство наиболее сходно с представителями семейств *Montlivaliidae* и *Faviidae* из подотряда *Faviina*, хотя отличается от них прерывистостью септ и их сложением из нескольких систем дивергентных трабекул, а от монтливалтиид еще и наличием париетального столбика.

Расщепление внутренних краев септ сближает данное семейство с представителями семейства *Stylophyllidae* из подотряда *Stylophyllina*. Существенным же отличием от него служит трабекулярная структура септ.

**Зачатие.** Рассматриваемое семейство было выделено в 1871 г. Пуртале, но предложенный им его диагноз не содержит микроморфологических и микроструктурных признаков, на которых прежде всего основывается современная классификация склерактиний. Поэтому, если К. Циттель (1934) и Т.В. Боган и Ж. Уэллс (Vaughan, Wells, 1943) разделяли представления Л.Ф. Пуртале на целесообразность выделения данного семейства, то начиная с появления работы Ж. Аллуато (Alloiteau, 1952) и Ж. Уэллса (Wells, 1956) все исследователи уже не включали его в свои системы.

Действительно, систематическое положение семейства *Trochosmiliidae* выяснить сложно. С одной стороны, его типовой род несет признаки древних (триасовых и раннеюрских) стиллофиллиид в виде расщепленности септ и заостренного чащечного края, с другой стороны, он характеризуется “монтаживалтиидной” структурой септ, отчетливо сближающей его с фавинами, развитие которых приходится на юру и ранний мел.

Результаты наших исследований позволили существенно изменить и дополнить диагноз описываемого семейства и высказать предположение о его родственной связи с семейством *Faviidae*, что в принципе не расходится с более ранними представлениями Т.В. Богана и Ж. Уэллса (Vaughan, Wells, 1943). Если допустить, что предковые формы фавиид обладали разобщенными трабекулами в септах, как это нередко наблюдается у древних таксонов ругоз, гелиопорид, а также и склерактиний, то вторичное появление у трохосмилиид трабекулярного расщепления и “монтаживалтиидной” структуры септ можно рассматривать как проявление итеративной эволюции.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний мел, аптский ярус (клансей)–эоцен.

**Р о д *Trochosmilia* Edwards et Haime, 1848**

*Trochosmilia asiatica* Kusmicheva, 1982

Табл. XXI, фиг. 5, 6; табл. XXII, фиг. 1

*Trochosmilia asiatica*: Кузьмичева, 1982б, с. 101, табл. 1, фиг. 1, а, б.

Г о л о т и п. ПИН, № 4768/107; Узбекистан, Центральные Кызылкумы, пос. Джентельды; верхний апт (клансей).

О п и с а н и е. Одиночные кораллиты волчковидной, субцилиндрической формы преимущественно с расширенным основанием. Чашка бокаловидная, неглубокая, с заостренным краем и округлым или слабо овальным поперечным сечением. Высота кораллитов 25–40 мм, диаметр поперечного сечения 25–30 мм. Стенка – септотека.

Септы многочисленные тонкие с прерывистыми трабекулами, окруженными стереоплазмой. На боковой поверхности каждой разветвленной системы трабекул различима своя система дивергенции. В поперечном сечении четко выражены ромбовидные пучки сложных трабекул, имеющих сходство с таковыми рода *Montlivaltia*. Дистальные края септ имеют чётковидную зазубренность. Число септ 160–175. Внутренние края септ несут трабекулярные выросты (рис. 51). Со-прикосновение внутренних концов септ первых трех порядков образует столбик гранулированной структуры и эллипсоидальных очертаний. Септы последующих порядков своими внутренними концами сливаются с близлежащими. Эндотека представлена немногочисленными диссепментами и редкими синаптикулами, представляющими собой соединение фиброзных выступов трабекул.

С р а в н е н и е. От типового вида *Tr. corniculum* Michelin (Gill, Russo, 1973, с. 7, табл. 1, фиг. 1–6; табл. 2, фиг. 1–6) из эоцена Италии отличается более тон-

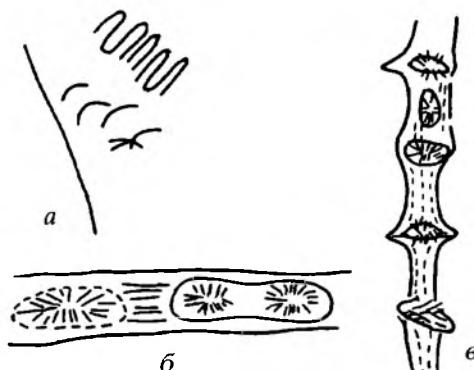


Рис. 51. Строение скелетных элементов *Trochosmilia asiatica* Kusm.

а – септа в продольном сечении,  $\times 2$ ; б, в – септы в поперечном сечении,  $\times 120$

кими септами, большей трабекулярной разобщенностью септ первых трех порядков, большим (на 20–25) числом септ, а также более слабо развитым столбиком.

Р а с п р о с т р а н и е. Верхний апт (клансей) южной части Центральных Кызылкумов; нижний альб северной части п-ва Синай.

М а т е р и а л. 36 экземпляров удовлетворительной сохранности. Узбекистан, Центральные Кызылкумы, пос. Дженгельды и колодец Шурук (30 экз.); п-ов Синай (6 экз.).

**ПОДОТРЯД STYLININA ALLOITEAU, 1952**

**С Е М Е Й С Т В О CYATHOPHORIDAE VAUGHAN ET WELLS, 1943**

**Р о д Cyathophora d'Orbigny, 1843**

*Cyathophora miyakoensis* (Eguchi, 1936)

Табл. XXII, фиг. 2

*Cyathophora miyakoensis*: Turnšek, Buser, 1976, с. 47, табл. 1, фиг. 3–5.

Г о л о т и п. Место хранения неизвестно.

О писа н и е. Плокоидные и дендроидные колонии с диаметром ветвей 10–18 мм. Почекование внеочашечное. Кораллиты округлых очертаний, диаметр их 1,5–1,8 мм, расстояние между их центрами 2–2,5 мм. Стенка – табулотека и септотека.

Септокости тонкие, состоящие из мелких простых трабекул. Число септокост 12. Шесть септокост первого порядка сравнительно длинные, но до центра кораллитов не доходят, септокости второго порядка составляют примерно 1/2 длины септокост первого порядка, но нередко в некоторых кораллитах они выглядятrudиментарными. Эндотека состоит из волнисто изогнутых или слабо выпуклых днищ. Перитеха представлена костальными участками септ и слабо выраженными диссепментами. Количество кост вокруг каждого кораллита – 24.

С р а в н е н и е. От *C. rugmaea* Volz (Mogusowa, 1971, с. 40, табл. 5, фиг. 1) из баррема и апта Тетической палеозоогеографической области отличается большим диаметром кораллитов и более длинными септокостами первого порядка. От *C. minima* Etall. (Mogusowa, 1964, с. 22, табл. 3, фиг. 1; табл. 5, фиг. 4) из верхнего титона Западной Европы отличается несколько большим диаметром кораллитов, более тонкими септокостами и в два раза большим числом кост в перитеке.

З а м е ч а н и е. Наличие слабо выпуклых днищ – признак, характерный главным образом для баррем–аптских представителей циатофорид. Появление же его у раннеберриасского вида *C. miyakoensis* можно рассматривать как отклонение в развитии, которое, согласно правилу Крэнке, у дочерних форм может стать доминирующим.

Р а с п р о с т р а н и е. Нижний берриас Юго-Западной части Горного Крыма; нижнемеловая брекчия в породах сенона Югославии; ургон Японии.

М а т е р и а л. Четыре фрагмента колоний хорошей сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, старое шоссе Бахчисарай–Ялта; верхний титон?–нижний берриас.

***Cyathophora steinmanni* Fritzsche, 1924**

Табл. XXII, фиг. 3

*Cyathophora steinmanni*: Fritzsche, 1924, с. 316, табл. 3, фиг. 8; табл. 4, фиг. 3; Mogusowa, 1964, с. 24, табл. 3, фиг. 2, а, б; табл. 5, фиг. 2, 3; Turnšek, 1976, с. 39, табл. 2, фиг. 1, 2; Кузьмичева, 1988б, с. 155, табл. 1, фиг. 2, а, б.

Г о л о т и п. Местонахождение неизвестно. Чили; готерив–баррем.

О писа н и е. Плокоидные колонии желвакообразной и полусферической

формы. Чашки глубокие, округлые. Диаметр кораллитов 2–4,5 мм. Расстояние между центрами соседних кораллитов 3,5–6 м.

Радиальные элементы представлены очень короткими септокостами трех порядков, располагающимися в шестилучевой симметрии. Общее число септокост 20–24. Септокости компактные, состоящие из простых трабекул. В попечном сечении септокости толстые, короткие, иногдаrudиментарные; септокости разных порядков не всегда отличаются друг от друга. Септы третьего порядка иногда могут быть выражены только костями в перитеке. В расположении порядков септокост нет обычной четкости. На одном участке окружности она различима, а на другом этого может не быть. Стенка – табулотека и септотека. Эндотека представлена днищами и диссепиментами. Расстояние между днищами 0,5–0,8 мм. Днища в основном субгоризонтальные и выпуклые, редко слабо вогнутые. Перитека представлена костями и табулоподобными образованиями.

**И з м е н ч и в о с т ь.** Наиболее контрастно выражена внутриколониальная изменчивость в характере строения эндотеки. Диссепименты в эндотеке могут быть очень редки или же составляют значительную часть эндотеки. Перитека на участках может почти совсем отсутствовать, и тогда кораллиты принимают многоугольные очертания, а такие участки колонии имеют не плокоидный, а цериоидный вид. Иногда различима одна общая стенка между кораллитами.

Число диссепиментов в одном кораллите может изменяться от почти полного их отсутствия до участков с большим их количеством. Такие участки в соседних кораллитах находятся примерно на одном уровне и прослеживаются по всей колонии. По вертикали на колонию 4–5 см высотою приходится 3–4 таких уровня, что, по-видимому, было связано с сезонными изменениями.

**С р а в н е н и е.** От очень близкого вида *C. excavata* (Fromentel, 1867, с. 41, табл. 5, фиг. 9, 10) из готерива Франции отличается более сближенными кораллитами в колонии и в этой связи отсутствием костальной перитеки. От остальных видов рода *Cyathophora* отличается очень слабым развитием септокост.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Верхний берриас Юго-Западного Крыма; готерив-баррем Польши; баррем Югославии и Малого Кавказа.

**М а т е р и а л.** Шесть колоний хорошей, сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, с. Н. Голубинка (4 экз.); Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликули-ушаги (2 экз.).

### *Cyathophora mirtschinkae* Kusmicheva, 1972

Табл. XXII, фиг. 4

*Cyathophora mirtschinkae*: Кузьмичева, 1972, с. 106, табл. 31, фиг. 3, рис. 20; Кузьмичева, 1980в, с. 92, табл. 34, фиг. 2, 3.

**Г о л о т и п.** МГУ, Музей землеведения, № 14/2209; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас.

**О п и с а н и е.** Плокоидные колонии полусферической и желваковидной формы. Почкивание внечашечное. Чашки округлых очертаний, глубина их 2,5–3 мм. Диаметр кораллитов 4–4,5 мм. Расстояние между центрами соседних кораллитов 3,5–6 мм.

Стенка – табулотека и септотека. Септокости первого порядка довольно длинные для этого рода, но не достигают центров кораллитов. Септокости второго порядка составляют 1/2 длины септокост первого порядка, а септокости третьего порядка –rudиментарные. Число септокост 12–24.

Эндотека состоит из горизонтальных и слабо выпуклых днищ, на поверхности которых иногда различимы диссепименты. Перитека представлена септоко-

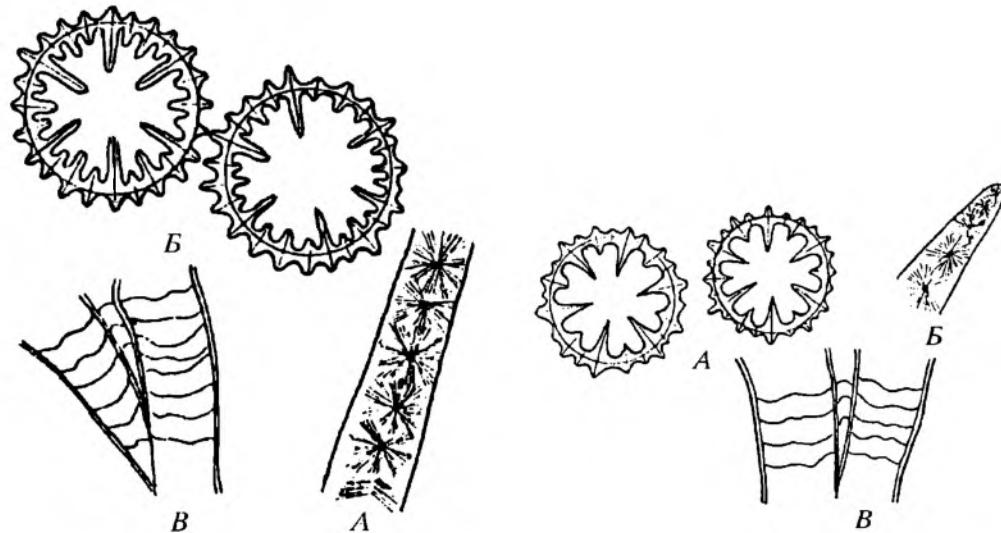


Рис. 52. Строение скелетных элементов *Cyathophora mirtschinkae* Kusm.

А – септа в поперечном сечении,  $\times 15$ ; Б – кораллиты в поперечном сечении,  $\times 4$ ; В – кораллиты в продольном сечении,  $\times 2$

Рис. 53. Строение скелетных элементов *Pseudocoenia hexalobata* (Kusm.)

А – кораллиты в поперечном сечении,  $\times 3$ ; Б – септы в поперечном сечении,  $\times 120$ ; В – кораллиты в продольном сечении,  $\times 2,5$

стами и горизонтальными элементами, лежащими на продолжении днищ (рис. 52).

Сравнение. От *C. excavata* (Fromentel, 1857, с. 41, табл. 5, фиг. 9–10) из готерива Франции отличается большей длиной септ первого и второго порядков, от *C. bacسانica* (Кузьмичева, 1972, с. 108, рис. 22) из верхнего берриаса Крыма меньшим в два раза диаметром кораллитов.

Распространение. Верхний берриас Крыма; верхний баррем – нижний апт Украинских Карпат.

Материал. 11 колоний удовлетворительной сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, с. Н. Голубинка (5 экз.); Украинские Карпаты, река Большая Уголька, село Зибров Луг (6 экз.).

#### Род *Pseudocoenia* d'Orbigny, 1850

*Pseudocoenia hexalobata* (Kusmicheva, 1972)

Табл. XXIII, фиг. 1

*Cyathophora hexalobata*: Кузьмичева, 1972, с. 107, табл. 31, фиг. 4; рис. 21.

*Pseudocoenia cf. hexaphellia*: Tumšek, 1973, с. 96, табл. 1, фиг. 1–2.

Голотип. ПИН, № 4768/121; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас.

Описаниe. Плакоидные колонии сферической и полусферической формы. Чашки округлые, глубокие, сближенные друг к другу. Диаметр кораллитов 6–7 мм. Расстояние между центрами соседних кораллитов 6,5–8 мм. Стенка – табулотека, толстая, образованная изогнутыми кверху периферическими краями днищ.

Септокости состоят из простых трабекул, образующих одну простую серию. Внутренний край септокост несет одинаковой формы острые зубчики.

Септокости в поперечном сечении остроконические, сравнительно толстые. Число септокост – 12. Шесть септокост первого порядка до центра кораллитов не доходят; септокости второго порядка соответствуют одной трети длины септокост первого порядка. В некоторых кораллитах прослеживаются очень слабо развитые септокости третьего порядка, имеющие вид ребер в перитеke.

Эндотека состоит преимущественно из горизонтальных и слабо выпуклых днищ, а перитеke – из септокост и горизонтальных либо слабо выпуклых горизонтальных элементов (рис. 53).

**Сравнение.** От *P. hexaphyllia* (d'Orb.) (Mogusowa, 1966, с. 182, табл. 2, фиг. 1, а–в, 2) из верхнего оксфорда Франции и Польши отличается почти в два раза большим диаметром кораллитов, более длинными и толстыми септокостами первого порядка, а также более толстой стенкой.

**Замечание.** Экземпляр, описанный Д. Турншек (Turnšek, 1973, с. 96, табл. 1, фиг. 1–2) из титона Сербии как *Pseudocoenia cf. hexaphyllia* (d'Orb.), идентичен с нашими экземплярами из верхнего берриаса Крыма.

**Распространение.** Верхний берриас Юго-Западной части Горного Крыма; титон Сербии.

**Материал.** Семь колоний хорошей сохранности. Крым, возвышенность Кызыл-кая (1 экз.); Куйбышевская обл., р. Бельбек, с. Н. Голубинка, с. Солнечноселье (3 экз.); Белогорский р-н, р. Бурульча, с. Межгорье, возвышенность 515 (3 экз.).

### *Pseudocoenia annae* (Volz, 1903)

Табл. XXIII, фиг. 2

*Cyathophora annae*: Volz, 1903, с. 26, табл. 4, фиг. 9–13.

*Adelocoenia annae*: Mogusowa, 1964, с. 26, табл. 4, фиг. 9–13.

*Pseudocoenia annae*: Mogusowa, 1971, с. 42; Кузьмичева, 1988б, с. 156, табл. 1, фиг. 3, а–б.

**Голотип.** Место хранения неизвестно. Румыния; баррем – нижний апт.

**Описание.** Плокоидные желвакообразные, сферические и полусферические колонии. Чашки почти не выступают над поверхностью колонии. Кораллиты округлых и округло-многоугольных очертаний диаметром 2–4 мм. Расстояние между центрами соседних кораллитов 3–5 мм.

Септокости компактные, состоят из простых трабекул. Число септокост 12–24. Шесть септокост первого порядка длиной 1/2–2/3 радиуса кораллита в поперечнике имеют удлиненно клиновидную форму с булавовидными осевыми концами. Септокости второго порядка достигают 1/3 септокост первого порядка, также клиновидные. Септокости третьего порядкаrudиментарные, иногда выражены только в перитеке.

Стенка – табулотека. Эндотека состоит из субгоризонтальных и слабо выпуклых днищ и слабо развитых на их поверхности диссепиментов. Перитеke состоит из диссепиментов, которые иногда при преобладании субгоризонтальных пластин напоминают табулярную ткань.

**Изменчивость.** Наиболее характерна внутриколониальная изменчивость. В основании колонии, на нижней и боковой ее поверхностях, чашки более мелкие, расстояние между ними может быть больше примерно в пять раз по сравнению с верхней частью колонии. Встречаются участки угнетенного роста, выраженные ложбиной на поверхности колонии, в которой кораллиты сдавленной, удлиненной формы, более мелкие с мощной перитекой.

В кораллитах одной колонии могут быть неравномерно развитые септокости второго и третьего порядка. В одном кораллите длина септокост второго

порядка может колебаться, а некоторые септокости третьего порядка могут быть выражены только костями.

Внутривидовая изменчивость выражена в колебании формы осевого конца септокости от острой до булавовидной в разных колониях. Соответственно колеблется толщина септокости.

**Сравнение.** От *P. hexalobata* (Кузьмичева, 1972, с. 101, табл. 31, фиг. 4) из берриаса Крыма отличается меньшим диаметром кораллитов и несколько меньшей длиной септокости первого и второго порядков и большим расстоянием между центрами кораллитов.

**Распространение.** Берриас – готерив Крыма; готерив – нижний апт Румынии; нижний баррем Западной Туркмении; баррем Малого Кавказа.

**Материал.** 14 колоний хорошей сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, с. Н. Голубинка (3 экз.); Бахчисарайский р-н, с. Трудолюбовка; (3 экз.); Зап. Туркмения, Малый Балхан (6 экз.); Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулиушаги (2 экз.).

### **Род *Holocystis* Lonsdale, 1848**

#### *Holocystis bukowinensis* Volz, 1903

Табл. XXIII, фиг. 3

*Holocystis bukowinensis*: Volz, 1903, с. 27, табл. 4, фиг. 14–17; Могусова, 1964, с. 25, табл. 3, фиг. 3, а–в; табл. 5, фиг. 1; Могусова, 1971, с. 44, табл. 6, фиг. 4; Кузьмичева, 1987в, с. 222, табл. 1, фиг. 3, а–б; Кузьмичева, 1988б, с. 187, табл. 1, фиг. 4, а, б.

**Голотип.** Место хранения неизвестно. Румыния; баррем – нижний апт.

**Описание.** Плокоидные колонии сферической и полусферической формы. Кораллиты округлых очертания с диаметром 1,3–2,2 мм. Расстояние между центрами соседних кораллитов 1,5–3,3 мм. Чашки неглубокие.

Радиальные элементы скелета представлены 16 септокостами трех порядков. Септокости расположены в плане четырехлучевой симметрии. Кости короткие, толстые. Четыре септокости первого порядка тонкие длиной от 1/3–2/3, чаще до 1/2 радиуса кораллита. Септокости второго порядка достигают половины длины септокости первого порядка. Септокости третьего порядка достигают в свою очередь половины длины септокости второго порядка илиrudimentарные.

Стенка – табулотека и септотека. Эндотека представлена днищами – горизонтальными, слегка выпуклыми, очень редко слабо вогнутыми – и очень редкими диссепментами на поверхности днищ. Расстояние между днищами 0,2–0,5 мм. Перитеха представлена пузырчатой тканью и костями.

**Изменчивость.** Наиболее контрастно выражена внутриколониальная изменчивость в количестве, длине и степени развития порядков септокости. Длина септокости одного порядка может колебаться от 1/3 до 2/3 радиуса кораллитов в пределах одного кораллита. Септокости второго порядка могут бытьrudimentарными или почти достигать длины септокости первого порядка. Септокости третьего порядка чащеrudimentарные, иногда выражены только kostальными участками. Довольно часто на некоторых экземплярах колоний можно увидеть нарушение четкой четырехлучевой симметрии.

**Сравнение.** От *H. octolobata* sp. nov. отличается в 1,5 раза меньшим диаметром кораллитов и более длинными септокостами.

**Распространение.** Нижний баррем Западной Туркмении; баррем Малого Кавказа; баррем – нижний апт Румынии, Польши, Афганистана.

**Материал.** Семь колоний удовлетворительной сохранности. Туркмения, Малый Балхан (4 экз.); Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулиушаги (3 экз.).

*Holocystis octolobata* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XXIII, фиг. 4, 5

Н а з в а н и е вида от греч. *okto* – восемь и *lobos* – лепесток.

Г о л о т и п . ПИН. № 4768/127; Западная Туркмения, Аккыр; баррем.

О п и с а н и е . Плокоидные желваковидные колонии. Кораллиты цилиндрические, в поперечном сечении имеют четырех и восьмилепестковые очертания. Диаметр кораллитов 3–3,5 мм, расстояние между их центрами 3,5–4 мм. Радиальные элементы представлены 8 септокостами, расположенными в плане четырехлучевой симметрии. Четыре септокости первого порядка тонкие ровные иногда стреловидные по длине составляют 1/2 или 2/3 радиуса кораллита. Септокости второго порядка –rudimentарные. Стенка – табулотека и септотека. Эндотека состоит из днищ уплощенных и редких диссепиментов на их поверхности. Перитека представлена костальными участками септ и уплощенными диссепиментами.

И з м е н ч и в о с т ь . Наиболее подвержены изменчивости радиальные элементы. Это касается их длины, толщины степени развития в порядках септ. Нередко в кораллитах присутствуют лишь четыре септокости.

С р а в н е н и е . От *H. bukowinensis* (Volz, 1903, с. 27, табл. 4, фиг. 14–17) из баррем-нижнего апта Румынии отличается большим в 1,5 раза диаметром кораллитов и меньшими длиной и числом септокост.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Баррем Западной Туркмении и Афганистана.

М а т е р и а л . Три колонии хорошей сохранности. Западная Туркмения, Аккыр (2 экз.); Афганистан, Халмиран (1 экз.).

**Р о д *Pentacoenia* d'Orbigny, 1850**

*Pentacoenia elegantula* d'Orbigny, 1850

Табл. XXIV, фиг. 1

*Pentacoenia elegantula*: Fromentel, 1857, с. 51, табл. 7, фиг. 6–7; Mogusowa, 1964, с. 31, табл. 6, фиг. 4, рис. в тексте 3, а.

Г о л о т и п . Место хранения неизвестно. Франция; готерив.

О п и с а н и е . Плокоидные желваковидные либо корковидные колонии с уплощенной чашечной поверхностью. Диаметр кораллитов 2–3 мм, расстояние между центрами кораллитов 2–3 мм. Стенка – септотека и паратека. Септокости тонкие, ровные, расположенные на взрослой стадии в плане пятилучевой симметрии. Нередко пятилучевая симметрия нарушается за счет неравномерного заложения и развития септокост последующих порядков. Число септокост – 10–20. Пять септ первого порядка остроконечные, до центра не доходят, пять септ второго порядка составляют 1/3 длины септ первого порядка илиrudimentарные, выраженные только в пределах стенки или перитеки.

Эндотека состоит из слабо выпуклых днищ, иногда с редкими диссепиментами на их поверхности. Перитека состоит из костальных участков септ и диссепиментов.

С р а в н е н и е . От *Cyathophora* (*Pentacoenia*) *pulchella* d'Orb. (Fromentel, 1857, с. 52) и *C.* (*Pentacoenia*) *microtrema* d'Orb. (Fromentel, 1857, с. 52) из готерива Франции описываемый вид отличается почти в три раза большим диаметром кораллитов.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Готерив Франции, Юго-Западного Крыма; готерив – баррем Польши.

М а т е р и а л . Пять колоний удовлетворительной сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, с. Трудолюбовка, плато Патиль; нижний готерив.

## Род *Eugyra* Fromentel, 1857

### *Eugyra interrupta* Fromentel, 1857

Табл. XXIV, фиг. 2

*Meandrina tenella*: Eichwald, 1865, с. 148, табл. 12, фиг. 4 (non Goldf.).

*Eugyra interrupta*: Fromentel, 1857, с. 444, табл. 115, фиг. 3; Solomko, 1888, с. 14, табл. 1, фиг. 7; Карапаш, 1907, с. 254, табл. 22, фиг. 8; Кузьмичева, 1960, с. 133, табл. 3, фиг. 2а, в; Бендукидзе, 1961, с. 11, табл. 4, фиг. 9.

Голотип. Место хранения неизвестно. Франция, Воклюз; неоком.

Описание. Меандриодные колонии грибовидной и лепешковидной формы с уплощенной чашечной поверхностью. Чашечные ложбины удлиненные, слабо синусоидально изогнутые и дихотомирующие. Ширина ложбин 2,5–3 мм, глубина их 1,5 мм. Стенка – септотека, совпадающая с линией расходления трабекул в септостаках.

Септостаки компактные, состоящие из простых трабекул, расположенных в виде одной вееровидно расходящейся системы. Крупные склеродермиты располагаются в один ряд. По обеим сторонам их имеется по одному ряду мелких пучков склеродермитов. Дистальные края септостаков несут мелкие округлые зубчики. Септостаки первого порядка одной ложбины являются септостаками второго порядка другой. На 5 мм приходится 9–10 септостаков (5 больших и 4 малых). В поперечном сечении они шиповидные, быстро расширяющиеся к своей срединной части. Эндотека состоит из субгоризонтальных днищ, расстояние между которыми 0,5–0,6 мм.

Сравнение. Имеет сходство с *E. neocomiensis* (Fromentel, 1857, с. 31, табл. 3, фиг. 6, 7), но отличается большей шириной и большей толщиной септостаков. От *E. cotteaui* (Fromentel, 1857, с. 30, табл. 3, фиг. 4, 5), также характеризующегося дихотомически ветвящимися ложбинами, отличается уплощенной формой и большей шириной ложбин.

Распространение. Нижний гортерив Юго-Западного Крыма; гортерив Франции.

Материал. Шесть колоний хорошей сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, с. Трудолюбовка, плато Патиль (4 экз.); верховье Бодракской балки (2 экз.).

### *Eugyra pontica* Karakasch, 1907

Табл. XXIV, фиг. 3

*Eugyra pontica*: Каракаш, 1907, с. 254, табл. 23, фиг. 8; Дампель, Котович, 1949, с. 88, табл. 10, фиг. 1, а–в; Кузьмичева, 1960, с. 133, табл. 3, фиг. 1, а–в.

*Eugyra pontica* Karak. var. *hydnophoroides*: Бендукидзе, 1961, с. 12, табл. 4, фиг. 8.

Голотип. Санкт-Петербург, Музей кафедры исторической геологии, СПГУ. Коллекция Н.Н. Каракаша, № 103/1511. Крым, Симферопольский р-н, р. Алма, с. Партизаны; нижний гортерив.

Описание. Меандриодные желваковидные колонии с неправильной формой выпуклой чашечной поверхностью. Ложбины слившихся чашек то прямые, то изогнутые; ширина их не превышает 2 мм. Глубина ложбин до 1,5 мм. Стенка – септотека.

Септостаки состоят из простых трабекул, расположенных в виде одной вееровидно расходящейся системы (рис. 54). Слагающие их склеродермиты, как правило, крупные. На некоторых участках удается проследить по одной полоске мелких склеродермитов. Дистальные края септостаков из-за недостаточно хорошей сохранности наблюдать не удалось; внутренние края несут мелкие, едва

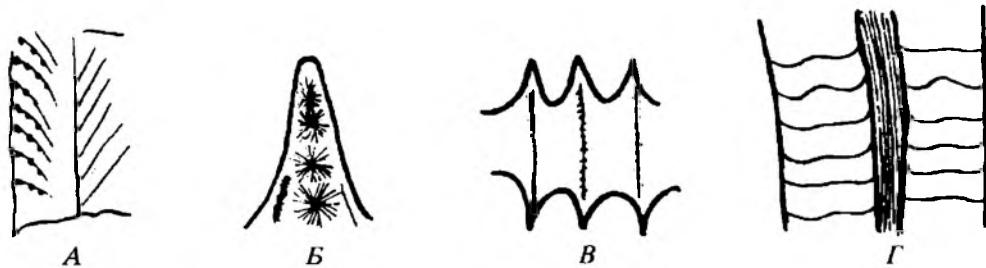


Рис. 54. Строение скелетных элементов *Eugyra pontica* Karak.

А – септокоста сбоку,  $\times 15$ ; Б – септокоста в поперечном сечении,  $\times 30$ ; В – взаимоотношение септокост в плане,  $\times 6$ ; Г – кораллиты в продольном сечении,  $\times 2,5$ .

заметные зубчики. Боковая поверхность ребро-септ покрыта сравнительно редкими, крупными, округлыми зернами. Все септокости имеют одинаковую длину и толщину, причем септокости одной ложбины располагаются в промежутках септокост соседней ложбины. На 5 мм приходится 10 септокост.

Эндотека представлена почти горизонтальными или слабо выпуклыми днищами. Расстояние между соседними днищами 0,2–0,7 мм.

З а м е ч а н и е . Описанные экземпляры отличаются от голотипа несколько более тонкими септокостами. Если у голотила на 5 мм приходится 8 септокост, то у наших экземпляров 10.

С р а в н е н и е . По ширине ложбин и толщине септокост описываемый вид близок к *E. neocomiensis* (Fromentel, 1857, с. 31, фиг. 6, 7), но отличается одинаковой длиной всех септокост.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Нижний гортерив Юго-Западного Крыма.

М а т е р и а л . 12 обломков колоний хорошей сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, с. Трудолюбовка; нижний гортерив.

#### *Eugyra lanckoronensis* (Mogusowa, 1964)

Табл. XXIV, фиг. 4

*Myriophyllia lanckoronensis*: Mogusowa, 1964, с. 50, табл. 9, фиг. 3, а, б; табл. 10, фиг. 2, 3.

*Eugyra lanckoronensis*: Mogusowa, 1971, с. 58, табл. 9, фиг. 1; Кузьмичева, 1980в, с. 94, табл. 35, фиг. 1а, б; Кузьмичева, 1987в, с. 224, табл. 1, фиг. 5а, б; 1988б, с. 157, табл. 2, фиг. 1, а, б.

Г о л о т и п . Польша, Краков, Лаборатория геологии Ягелонского университета. Коллекция Э. Морицовой, № 60. Польша, Ястржембия; баррем – нижний апт (гродзинские слои).

О п и с а н и е . Массивные меандридные колонии с уплощенной чащечной поверхностью. Чашечные ложбины прямой и изогнутой формы. Ширина ложбин 1–1,5 мм, глубина 0,6–0,7 мм. Стенка – септотека. Соседние ложбины соединяются стенкой, имеющей вид длинных острых тонких бугров.

Септокости с резко заостряющимися осевыми концами, компактные состоящие из простых трабекул. Септокости первого порядка сравнительно длинные, но до осевой части ложбин не доходят, септокости второго порядка составляют 1/2 длины септокост первого порядка. Септокости третьего порядка очень мелкие и прослеживаются не во всех ложбинах. На 5 мм приходится 15 септокост.

Эндотека представлена горизонтальными или слабо выпуклыми днищами, расстояние между которыми от 0,2 до 0,8 мм.

**Сравнение.** Близким к описываемому видом по форме септокост и ширине ложбин является *E. cuylei* (Wells, 1948, с. 611, табл. 89, фиг. 6) из баррема Мексики.

Отличие первого заключается в более тонких септокостах и отсутствии диссепиментов.

**Распространение.** Нижний баррем Западной Туркмении; баррем Румынии, Польши, Малого Кавказа; верхний баррем – нижний апт Мармарошской зоны Карпат.

**Материал.** 23 фрагмента колоний хорошей сохранности. Туркмения, Малый Балхан (5 экз.); Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулиушаги (7 экз.); Украина, Мармарошская зона Карпат, р. Б. Уголька, гора Мраморный Карьер (11 экз.).

### Род *Felixigyra* Prever, 1909

#### *Felixigyra duncani* Prever, 1909

Табл. XXV, фиг. 1

*Felixigyra duncani*: Prever, 1909, с. 119, табл. 11, фиг. 11; табл. 12, фиг. 4; Mogusowa, 1964, с. 52, табл. 9, фиг. 5; табл. 10, фиг. 5, а, б; Turnšek, 1973, с. 97, табл. 2, фиг. 1-3; табл. 3, фиг. 1, 2; Кузьмичева, 1980в, с. 95, табл. 35, фиг. 2, а, б; 1988б, с. 158, табл. 2, фиг. 2, а, б; табл. 9, фиг. 2, а, б.

**Голотип.** Место хранения неизвестно. Италия; сеноман.

**Описание.** Массивные гидрофороидные колонии. Чашки кораллитов расположены в прерывистые серии – ложбины. Холмы, разделяющие ложбины, резко выраженные, заостренные и обычно короткие. Расстояние между холмами 1,5–2,5 мм, протяженность 1,5–7 мм. Холмы нередко связаны между собой внутренними концами близлежащих септокост. Ложбины довольно глубокие короткие прямые и синусоидально изогнутые.

Септокости компактные, состоящие из мелких простых трабекул, расположены в два порядка. Септокости первого порядка хорошо развиты, осевые концы их большей частью тупые. Септокости второго порядка слабо развиты, осевые концы их также тупые. В 5 мм насчитывается 4–5 септокости. Эндотека представлена хорошо выраженным днищами и редкими диссепиментами.

**Сравнение.** Описываемый вид близок к *F. patruilisi* (Mogusowa, 1971, с. 62, табл. 10, фиг. 1–4) из нижнего апта Румынии. Отличие его состоит в большей длине холмообразных выступов и септокост, а также большей толщине последних.

**Распространение.** Нижний баррем Западной Туркмении; баррем Малого Кавказа; баррем – нижний апт Мармарошской зоны Украинских Карпат, Польши, Румынии и сеноман? Италии.

**Материал.** 32 фрагмента колоний хорошей сохранности. Туркмения, Малый Балхан (4 экз.); Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулиушаги, с. Дашибатлы (8 экз.); Украина, Мармарошская зона Карпат, р. Б. Уголька, гора Мраморный Карьер, с. Зибров Луг, р. М. Уголька (20 экз.).

### Род *Styliina* Lamarck, 1816

#### *Styliina pachystyliina* Koby, 1895

Табл. XXV, фиг. 1

*Styliina pachystyliina*: Koby, 1895, с. 26, табл. 5, фиг. 6; Кузьмичева, 1960, с. 132, табл. 2, фиг. 1, а, б.

**Голотип.** Не обозначен. Местонахождение синтипов – Ньюонетл, музей. Коллекция Ф. Коби; Швейцария, Мурто; баррем (ургон).

**Описание.** Сферические и полусферические колонии с ровной или бугорчатой чашечной поверхностью. Чашки округлых очертаний, глубиной до

1,5 мм, расположенные в перитеke довольно равномерно. Диаметр кораллитов 1,5–2 мм. Расстояние между центрами соседних кораллитов 2,8–4 мм. Почекование внечашечное.

Стенка – паратека и септотека, образованная изогнутыми периферическими концами диссепиментов и септокост.

Септокости компактные, состоящие из простых трабекул, образующих одну простую серию, ориентированную параллельно чашечному краю. Дистальный край септокост снабжен мелкими одинаковыми зубчиками, а внутренний несет очень мелкие, едва различимые зубчики.

У юных кораллитов, менее 1 мм в диаметре, насчитывается 6 септокост первого порядка, расположенных двусторонне-симметрично. Три из них наиболее длинные доходят до центра. Шесть септокост второго порядка развиты также неравномерно, две из них гораздо короче остальных. На молодой стадии роста кораллитов при диаметре около 1,4 мм число септокост 14, из них до столбика доходят 6 септокост первого порядка. Две септокости второго порядка приближаются по длине к септокостам первого порядка, а остальные 4 септокости второго порядка соответствуют  $\frac{3}{4}$  длины септокост первого порядка. Наконец, две септокости третьего порядка развиты очень слабо. На взрослой стадии, при диаметре порядка 2 мм, насчитывается 16 септокост: 8 из них (6 первого и 2 второго порядков) доходят до столбика и иногда сливаются с ним, остальные 8 развиты, как правило равномерно: 4 из них соответствуют  $\frac{3}{4}$  длины септокост первого порядка, 4 других половине длины последних или выражены очень слабо. Септокости расположены двусторонне-симметрично.

Эндотека представлена уплощенными диссепиментами, примыкающими осевыми концами к столбiku. Столбик грифелевидный или эллипсовидный, утолщенный за счет слияния с осевыми концами септокост. Перитеke состоит из септокост и мелких выпуклых диссепиментов. Голотека очень тонкая и гладкая.

Размеры, мм:

Экз. №№	Диаметр кораллитов	Расстояние между центрами кораллитов	Число септокост
14/1198	1,8–2	2–2,2	16
14/1128	1,8–2,1	2–2,5	16
14/1587	2	2,2–4	16
14/2364	2–2,1	2,5–3,5	6

**Сравнение.** По форме колоний и числу септокост в кораллитах описываемый вид имеет сходство со *St. lamellosa* (Trautschold, 1886, с. 125, табл. 3, фиг. 4), однако отличается от него меньшими диаметром кораллитов и более тесным их расположением.

**Распространение.** Верхний берриас Юго-Западной части Горного Крыма; баррем (ургон) Швейцарии.

**Материал.** Три целых колонии и 17 обломков колоний хорошей сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка, с. Горное, с. Высокое.

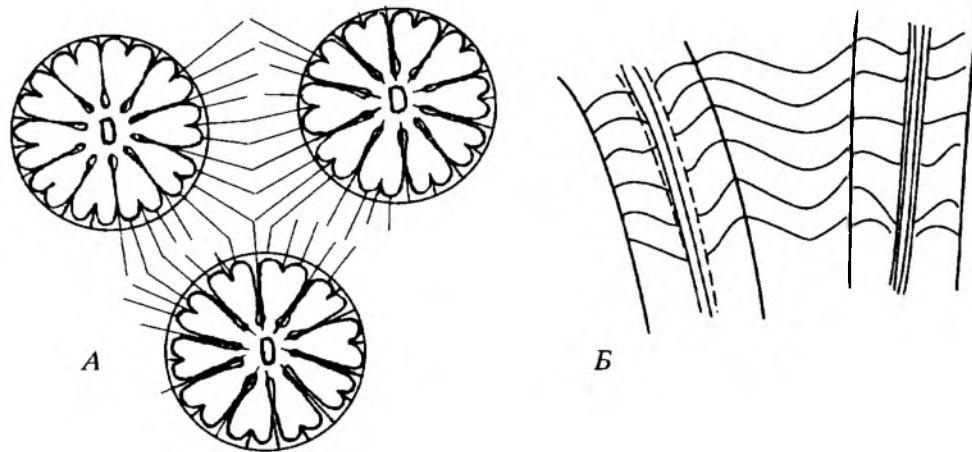


Рис. 55. Строение скелетных элементов *Stylium favrei* Koby

А – кораллиты в поперечном сечении,  $\times 10$ ; Б – кораллиты в продольном сечении,  $\times 6$

*Stylium favrei* Koby, 1895

Табл. XXV, фиг. 3

*Stylium favrei*: Koby, 1895 (1896). с. 27, табл. 5, фиг. 5.

Г о л о т и п . Не обозначен. Синтипы хранятся в Швейцарии, в музее г. Женевы. Коллекция Ф. Коби. Швейцария; баррем.

О п и с а н и е . Сферические и полусферические колонии. Почкивание венчашечное. Чашечная поверхность выпуклая. Чашки неглубокие, слегка выступающие над поверхностью колоний. Диаметр кораллитов 1,8–2 мм. Расстояние между центрами соседних кораллитов 3,5–4 мм. Стенка – паратека.

Септокости компактные, состоящие из простых трабекул, расположенных в виде одной простой серии, ориентированной параллельно дистальному краю. Дистальные края септокост снабжены плохо сохранившимися зубчиками. Внутренние края несут небольшие острые зубчики. Строение боковой поверхности наблюдать не удалось.

На юных стадиях развития кораллитов, при диаметре кораллитов 1,1 мм насчитывается 10 септокост, расположенных двусторонне-симметрично; пять септокост первого порядка достигают столбика, а пять септокост второго порядка развиты очень слабо. На взрослой стадии, при диаметре кораллитов 2 мм септокости первого и второго порядков не отличаются по своей длине и толщине друг от друга, доходят до столбика, но не сливаются с ним. Их осевые концы несут булавовидные утолщения. Септокости третьего порядка, в числе 10, отвечают одной трети длины септокост первого и второго порядков. Септокости четвертого порядка различимы только в перитеке (рис. 55).

Эндотека состоит из уплощенных диссепиментов. Столбик толстый, эллипсоидальный. Перитека представлена септокостами и удлиненными, слабо вогнутыми диссепиментами.

С р а в н е н и е . По диаметру кораллитов и строению перитеки рассматриваемый вид близок к *St. sparsa* (Trautschold, 1886, с. 124, табл. 3, фиг. 2), находящимся с ним, но-видимому, в близком родстве. Отличие описываемого вида состоит в большем диаметре и более тесном расположении кораллитов друг по отношению к другу, а также в присутствии слабо развитых септокост четвертого

го порядка, заложение которых удается проследить вблизи чашечного края во многих участках перитеки.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Верхний берриас Юго-Западного и Центрального Крыма; баррем Швейцарии.

М а т е р и а л . 10 крупных обломков колоний удовлетворительной сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка (7 экз.); Центральный Крым, р. Зуя, с. Красноселье (3 экз.).

### Styliina esmuni Felix, 1909

Табл. XXV, фиг. 4

Styliina esmuni: Felix, 1909, с. 172, табл. 7, фиг. 4,4a; Mogusowa, 1964, с. 38, табл. 5, фиг. 8; табл. 6, фиг. 1, а, б.

Г о л о т и п . Место хранения неизвестно. Сирия; сеноман.

О п и с а н и е . Колонии полусферической формы. Почкование внечашечное. Чашки глубиной 1,5–2 мм несколько выступают над поверхностью колоний. Диаметр кораллитов 3,5–4 мм. Расстояние между центрами соседних кораллитов 3,5–6,6 мм. Стенка – паратека.

Септокости компактные, состоящие из простых трабекул, образующих единую простую серию, расположенную параллельно дистальному краю. Дистальные края септокост несут мелкие, острые, одинаковых размеров зубчики. Внутренний край их также снабжен зубчиками, обладающими несколько большими размерами. Боковую поверхность септокост наблюдать не удалось.

Взрослые кораллиты достигают 3,5–4 мм в диаметре и заключают 24 септокости. Из них 6 септокост первого порядка доходят до столбика, но не сливаются с ним, осевые концы их снабжены булавовидными утолщениями – аурикулами. Септокости второго порядка, также в количестве шести, соответствуют 3/4 длины септокост первого порядка, а септокости третьего порядка – 1/3 длины септокост второго порядка.

Эндотека представлена почти горизонтальными или слегка вогнутыми диссепментами. Столбик толстый, грифелевидный или эллиптический. Перитека состоит из септокост и небольших довольно сильно выпуклых диссепментов.

Р а з м е р ы, мм:

Экз. №№	Диаметр кораллитов	Расстояние между центрами кораллитов	Число септокост
14/1148	3,5–3,8	5,5	24
666	3–3,2	5,5–5	24

С р а в н е н и е . По размерам кораллитов, количеству септокост и форме столбика рассматриваемый вид очень близок к *St. tenax* (Etallon, Thürgmann, 1862, с. 371, табл. 52, фиг. 6) и *St. valfinensis* (Koby), 1881, с. 77, табл. 15, фиг. 2) из верхней юры Швейцарии. От первого из названных видов он отличается меньшим расстоянием между центрами смежных кораллитов и наличием аурикул на осевых концах септ, а от второго – большим расстоянием между центрами кораллитов, более короткими септокостами третьего порядка.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Верхний берриас Юго-Западного Крыма; баррем – апт Польши; ?сеноман Сирии.

М а т е р и а л . 15 обломков колоний удовлетворительной сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с.с. Н. Голубинка, Горное, Высокое.

# Styliina elegans Eichwald, 1865

Табл. XXV, фиг. 5

*Styliina elegans*: Eichwald, 1865, с. 135, табл. 10, фиг. 8; Каракаш, 1907, с. 242, табл. 22, фиг. 16; Кузьмичева, 1960, с. 132, табл. 2, фиг. 2, а, б.

*Styliina parvistella*: Volz, 1903, с. 19, табл. 3, фиг. 13–20; Могусова, 1971, с. 45, табл. 7, фиг. 1; Turnšek, 1981, с. 14, табл. 8, фиг. 1–3.

**Г о л о т и п .** Хранится в Санкт-Петербурге, в СПГУ, на кафедре исторической геологии. Коллекция Е.А. Эихвальда. Крым, Симферопольский р-н, р. Алма, с. Партизаны (Саблы); нижний готерив.

**О п и с а н и е .** Массивные корковидные плокоидные колонии, на боковой поверхности с четкими горизонтальными или волнистыми линиями, расположеными в 4–7 мм друг от друга и свидетельствующими об остановках в росте колонии. Почекование внешнее. Кораллиты – тонкие цилиндрические трубы, располагающиеся в перитеke тесно, вертикально или расходящимися пучками шириной 12–16 мм. Диаметр кораллитов 0,8–1 мм; расстояние между их центрами 1,3–2 мм. Кораллиты обычно соприкасаются костальными перемычками.

Стенка – паратека и септотека. Септокости компактные, состоящие из простых трабекул, расположенных в виде одной простой параллельной серии, ориентированной параллельно чашечному краю и под углом 62° к стенке кораллита. Внутренний край септокост снабжен одинаковыми по размерам и форме острыми зубчиками. Боковая поверхность септокост покрыта мелкими зернами, срастающимися в тонкие струйки, протягивающиеся параллельно дистальному краю. Число септокост – 16.

При диаметре кораллитов 0,5 мм присутствует шесть более или менее одинаковых по размерам септокост первого порядка, расположенных двусторонне-симметрично, а такжеrudиментарные септокости второго порядка, развитые неравномерно во всех секторах. Обычно в четырех секторах они развиты лучше, чем в двух других. На взрослой стадии, при диаметре кораллитов 1 мм, две септокости второго порядка приближаются по длине к септокостам первого порядка, что создает впечатление о присутствии восьми септокост первого порядка. Остальные четыре септокости второго порядка соответствуют 1/2 длины септокост первого порядка, а четыре септокости третьего порядка, возникающие только в четырех секторах, приближаются по длине к септокостам второго порядка, что, опять таки, создает впечатление о наличии восьми вторично возникших септ. В расположении септокост наблюдается двусторонняя симметрия. До столбика обычно доходят, но как правило, не сливаются с ним, 8 септокост.

Эндотека представлена уплощенными диссепиментами, соприкасающимися друг с другом в осевой части. Расстояние между днищами 0,7–0,8 мм. Столбик тонкий, грифелевидный.

Перитека состоит из септокост и уплощенных диссепиментов. Причем септокости, принадлежащие соседним кораллитам, не всегда сливаются и даже соприкасаются друг с другом.

**С р а в н е н и е .** По количеству септокост и размерам кораллитов рассматриваемый вид очень близок к *S. micropora* (Koby, 1896, с. 25, табл. 5, фиг. 3,4) из баррема Швейцарии. Отличие же его состоит в большей массивности полипников с чередованием горизонтальных пластин, отвечающим периодическим остановкам в росте колоний.

**Р а с п р о с т р а н е н и е .** Нижний готерив Юго-Западного Крыма; готерив – баррем Венгрии; баррем – апт Румынии и Югославии.

**М а т е р и а л .** Более 20 в значительной степени перекристаллизованных фрагментов колоний. Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка; Симферопольский р-н, р. Алма, с. Партизаны.

## Р о д *Helicoenia* Etallon, 1859

*Helicoenia orbignyi* Roniewicz, 1966

*Helicoenia orbignyi roznoviensis* Morycowa, 1968

Табл. XXVI, фиг. 1

*Helicoenia orbignyi roznoviensis*: Morycowa, 1968, с. 22, рис. 2, 3, табл. 7, фиг. 1, а.

Г о л о т и п . Краков, Лаборатория геологии Ягелонского ун-та. Коллекция Э. Морицовой № 2. Польша, окрестности г. Рожнов; берриас.

О п и с а н и е . Плокоидные желваковидные колонии обычно с холмообразными выступами на чашечной поверхности. Почекование внечашечное. Чашки неглубокие округлых очертаний, диаметр их 1,3–1,5 мм, расстояние между центрами смежных кораллитов 1,4–2,5 мм. Стенка – септотека.

Септостоны компактные, состоящие из мелких простых трабекул. Септостоны первого порядка довольно длинные, но, как правило, столбика не достигают и на осевых концах они несут булавовидные утолщения. Иногда две-три из этих септ сливаются своими осевыми концами со столбиком. Септостоны второго порядка составляют 3/4 длины септостоны первого порядка, а септостоны третьего порядка – 1/2 длины септостоны второго порядка. Боковые поверхности септостоны покрыты мелкими гранулами, образующими ряды, круто наклоненные к внутреннему краю. Последний имеет зубчатый (фестончатый) край. Общее число септостоны – 24.

Эндотека представлена редкими уплощенными диссепиментами. Столбик грифелевидный. Перитеха состоит из сильно выпуклых диссепиментов.

С р а в н е н и е . Описываемый подвид отличается от номинативного, происходящего из верхнего Оксфорда Польши (Roniewicz, 1966, с. 206, табл. 11, фиг. 1), почти в два раза меньшим диаметром кораллитов.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Берриас Юго-Западной и Центральной части Горного Крыма; берриас Польских Карпат.

М а т е р и а л . Шесть фрагментов колоний удовлетворительной сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, старое шоссе Бахчисарай – Ялта (1 экз.); нижний берриас; Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с.с. Н. Голубинка, Солнечноселье (3 экз.); Белогорский р-н, р. Бурульча, возвышенность 515 (2 экз.); верхний берриас.

*Helicoenia bodrakensis* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XXVI, фиг. 2

Н а з в а н и е вида от р. Бодрак в Крыму.

Г о л о т и п . ПИН, № 4768/145; Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка; нижний готерив.

О п и с а н и е . Плокоидные колонии грибовидной и уплощенной коркообразной формы. Округлые в поперечном сечении кораллиты имеют диаметр 2,5–3 мм, расстояние между центрами кораллитов 4–5 мм. Стенка – септотека. Почекование внечашечное.

Септостоны компактные, ровные, сравнительно тонкие, число их 16–18. Шесть септостоны первого порядка до столбика не доходят и делят кораллит на одинаковые секторы. Последующее септообразование идет не строго гексамерно: в трех-четырех секторах может возникнуть по две одинакового размера септостоны, тогда как в других по одной или три разного размера. Осевые концы некоторых септостоны несут булавовидные утолщения (аурикулы?). Эндотека представлена уплощенными редкими диссепиментами. Столбик грифелевид-

ный, связан с одной из септокост первого порядка. Перитека состоит из костальных участков септ и сильно выпуклых диссепиментов.

**Сравнение.** От *H. rozkowskae* отличается в два раза меньшим диаметром кораллитов и меньшим числом септокост. От *H. sagrathica* (Mogusowa, 1964, табл. 8, фиг. 1, 2) из того же местонахождения в 1,5 раза большим диаметром кораллитов и меньшим на 8–10 числом септокост.

**Распространение.** Нижний готерив Юго-Западного Крыма.

**Материал.** Восемь колоний удовлетворительной сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка, плато Патиль (5 экз.); гора Сараман (3 экз.).

#### *Heliocoenia rozkowskae* Mogusowa, 1964

Табл. XXVI, фиг. 3

*Heliocoenia rozkowskae*: Mogusowa, 1964, с. 40, табл. 7, фиг. 6; табл. 8, фиг. 3, 4; рис. в тексте 4; Turnšek, 1981, с. 12, табл. 4, фиг. 4–7.

**Голотип.** г. Krakow, Лаборатория геологии Ягелонского ун-та. Коллекция Э. Морицовой № 30. Польша, Трямезна; готерив.

**Описание.** Плокоидные колонии полусферической формы. Цилиндрические кораллиты округлых очертаний слегка приподняты над гранулированной перитекой. Диаметр кораллитов 4–6 мм, расстояние между центрами кораллитов 8–9 мм. Стенка – септотека и паратека. Почекование внешнечечное.

Септокости компактные, ровные, в плане ромбовидных очертаний. Расширенные участки септ приходятся на область стенки. Число септокост в кораллитах колеблется от 24 до 32. Септокости первого порядка длинные, но до центра не доходят, септокости второго порядка составляют 2/3 септ первого порядка, а септокости третьего порядка равны примерно половине длины септокост второго порядка. Септокости четвертого порядка присутствуют неповсеместно иrudimentарные. Эндотека представлена редкими уплощенными диссепиментами. Перитека состоит из густо расположенных мелких сильно выпуклых диссепиментов, несущих на своей поверхности шипики. Столбик пластинчатый или грифелевидный – производный одной из септокост первого порядка.

**Сравнение.** От всех известных представителей из рода *Heliocoenia* описываемый вид отличается большим диаметром кораллитов, большим расстоянием между их центрами и большим числом септокост.

**Распространение.** Нижний готерив Юго-Западной части Горного Крыма; готерив Польши.

**Материал.** Четыре колонии удовлетворительной сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, плато Патиль, гора Большой Кермен.

#### *Heliocoenia karakumica* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XXVI, фиг. 4

**Название вида от пустыни Каракумы.**

**Голотип.** ПИН, № 4768/147; Туркмения, возвышенность Малый Балхан; нижний баррем.

**Описание.** Плокоидные желваковидные колонии с внешнечечным почкованием. Цилиндрические кораллиты не возвышаются над поверхностью перитеки, диаметр их 3–3,5 мм, расстояние между центрами кораллитов 3,5–3,8 мм. Стенка – септотека.

Септокости компактные, ровные, в числе 24. Септокости первого и второго порядка почти одинаковой длины и на осевых концах несут булавовидные утолщения, напоминающие палиформные доли. Одна из септокост первого порядка является носителем пластинчатого столбика. Септокости третьего порядка составляют 1/2 длины септокост второго порядка. Боковые поверхности септокост с мелкими шиповидными выступами. Эндотека состоит из слабо выраженных диссепиментов и пластинчатого столбика. Перитеха состоит из костальных участков септ и мелких диссепиментов.

**Сравнение.** От *N. rozkowskae* отличается меньшим в два раза диаметром кораллитов и меньшим на 10–12 числом септокост. От *N. sargatica* (Могусова, 1964, с. 42, табл. 6, фиг. 3) из баррема и апта Польши – большим в два раза диаметром кораллитов и большими размерами булавовидных утолщений на осевых концах септокост, от *N. bodrakensis* sp. nov. из нижнего готерива Крыма – большим на 6–8 числом септокост и более крупными булавовидными утолщениями концов септ.

**Распространение.** Нижний баррем Западной Туркмении.

**Материал.** Четыре колонии хорошей сохранности. Туркмения, возвышенность Малый Балхан.

### Род *Cladophyllia* Edwards et Haime, 1851

*Cladophyllia stewartae* Wells, 1944

Табл. XXVII, фиг. 1

*Cladophyllia stewartae*: Wells, 1944, с. 442, табл. 74, фиг. 2, 3; Кузьмичева, 1982, с. 103, табл. 1, фиг. 4.

**Голотип.** США, штат Огайо, университет. Север Венесуэлы; верхний баррем.

**Описание.** Небольшие фацелоидные колонии, почкующиеся внутричашечно. Кораллиты округлые, овальные, иногда многоугольные, ориентированные вертикально и тесно примыкающие друг к другу. Диаметр кораллитов 3–4 мм; расстояние между центрами соседних кораллитов 3,5–4 мм. Стенка – септотека довольно толстая. Септокости ровные, толстые, компактные, состоящие из мелких простых трабекул. Боковая их поверхность покрыта редкими крупными гранулами. Общее число септокост – 24. Септокости первого и второго порядков почти одинаковой длины и толщины, сливающиеся в осевой части кораллитов с образованием толстого столбика. Септокости третьего порядка составляют половину длины септокост второго порядка. Эндотека представлена обильно развитыми, уплощенными диссепиментами. За счет диссепиментов, примыкающих к септокостам, очертания последних утолщены и приобретают иногда ромбовидные очертания.

**Сравнение.** От *C. furcifera* (Roemer, 1888, с. 8, табл. 1, фиг. 4) из среднего альба штата Техас отличается большей высотой и меньшим в 1,5 раза диаметром кораллитов. От *Cl. miroi* (Felix, 1891, с. 153, табл. 25, фиг. 10) из апта юга Мексики отличается большим в 1,5 раза диаметром кораллитов и большим развитием столбика.

**Распространение.** Верхний баррем Венесуэлы; верхний апт (клан-сей) Центральных Кызылкумов.

**Материал.** Три колонии хорошей сохранности. Узбекистан, южная часть Центральных Кызылкумов, пос. Дженгельды.

Род *Trochocyathus* Edwards et Haime, 1848*Trochocyathus laticonicum* (Dampel et Kotovič, 1949)

Табл. XXI, фиг. 7

*Thecoccyathus radians* Koby var. *laticonica*: Дампель, Котович, 1949, с. 93, табл. 11, фиг. 5, а-с.  
*Discocyathus radians* Koby var. *laticonica*: Кузьмичева, 1960, с. 137, табл. 6, фиг. 2, 3.

Голотип. Место хранения неизвестно. Крым, Белогорский р-н, р. Сарысу, с. Новокленовка; нижний берриас.

Описание. Одиночные дискоидальные, волчковидные, иногда конические кораллиты диаметром 11–16 мм, высотой 5–9 мм; поперечное сечение округлое или слабо овальное. Чашка неглубокая, у некоторых юных экземпляров – уплощенная. Наружный эпитечальный покров развит слабо в виде разрозненных тонких струек далеко не на всех экземплярах. Стенка – септотека.

Септокости компактные, состоящие из простых трабекул, расположенных в виде одной вееровидной системы. Дистальный и наружный края септокости несут небольшие острые зубчики. Боковые поверхности септокости покрыты довольно крупными шипиками, которые располагаются, судя по поперечному сечению септ, чередуясь то с одной, то с другой стороны плоско-

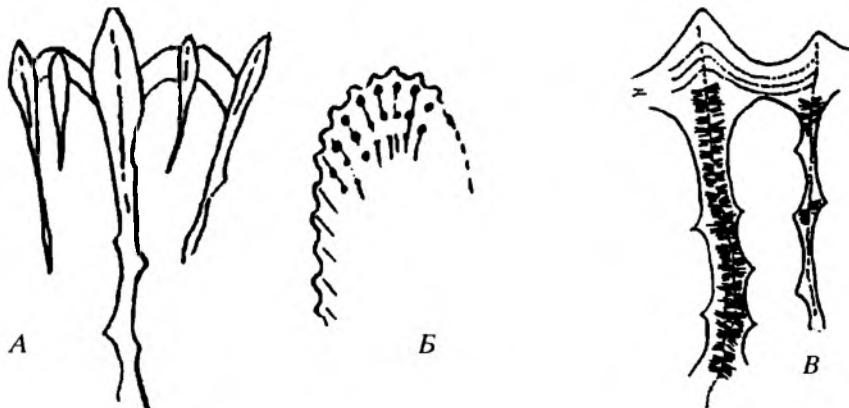


Рис. 56. Строение скелетных элементов *Trochocyathus laticonicum* (Damp. and Kot.)  
 А – соотношение септ и стенки,  $\times 5$ ; Б – септокости сбоку,  $\times 10$ ; В – септокости, стенка в поперечном сечении,  $\times 40$

сти септы. Каждый из таких шипиков представляет собой трабекулярное ответвление от осевой линии септы (рис. 56). Внутренние края септокости второго и третьего порядков несут свайки. Наружные края септокости отчетливо выступают на поверхности кораллитов. Это относится особенно к септокостям первого и второго порядков. Обычно между двумя рельефно выступающими септокостями первого и второго порядков располагаются не более трех меньших по длине и толщине септокости низших порядков. Эта особенность в расположении септокости иногда придает поперечному сечению кораллитов многоугольную форму. Указанный признак подвержен широкой изменчивости, которая сводится к вариированию степени обособленности септокости первого и второго порядков, их толщины и длины.

Эндотека отсутствует. Столбик париетальный, губчатый, образованный внутренними краями септокост.

Размеры, мм:

Экз. №№	Диаметр кораллитов	Высота кораллитов	Число септокост
14/1533	15	3	69
14/1530	14	6	62
14/1520	12	4	54–60
14/1527	14	6	65
14/1503	15	3,5	72

Общие замечания. В 1949 г. Н.Х. Дампель и В.А. Котович описали рассматриваемый вид из валанжинских (н. берриасских) отложений Крыма, как разновидность "*Thecoscyathus radians*" Koby, распространенного в альте Швейцарии. Наши наблюдения показали, что описываемый вид существенно отличается от *Th. radians* Koby значительно выступающими на поверхности кораллитов наружными краями септокост, формой сваек в поперечном сечении. По отсутствию эпитечального покрова его, в отличие от наших ранних представлений (Кузьмичева, 1960), следует отнести к роду *Trochocyathus* Edw. et Haime. Основываясь на этом, мы описали *Thecoscyathus radians* Koby var. *laticonica* Damp. et Kot. в качестве самостоятельного вида *Trochocyathus laticonicum*.

Распространение. Нижний берриас центральной части Горного Крыма.

Материал. Около 100 экземпляров хорошей сохранности. Крымская обл., Белогорский р-н, р. Сарысу, с. Балки.

ПОДОТРЯД MEANDRIINA ALLOITEAU, 1952

СЕМЕЙСТВО MEANDRIIDAE ALLOITEAU, 1952

Род *Aulophyllia* Alloiteau, 1957

*Aulophyllia belbekensis* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XXVII, фиг. 2

Название вида от р. Бельбек.

Голотип. ПИН, № 4768/150; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; нижний берриас.

Описание. Конические и коническо-цилиндрические кораллиты, иногда слегка рогообразно изогнутые. Основание коническое. Поперечное сечение округлое или слегка овальное. Чашка бокаловидная, неглубокая. Чашечный край заостренный. Стенка – эпикостальная паратека. Диаметр кораллитов 20–30 мм. Высота 25–30 мм.

Септы компактные, состоящие из простых мелких трабекул, образующих одну вееровидно расходящуюся систему. Боковые поверхности септ лишены каких либо заметных трабекулярных выступов. Число септ колеблется от 88 до 96.

На самой юной стадии при диаметре 3,6 мм имеется 28 толстых септ за счет стереоплазмы, причем столбики достигают только септы первого порядка. На взрослой стадии при диаметре 20–24 мм число септ достигает 96 и

только осевые концы септ первого и второго порядков несут стереоплазматические утолщения. До столбика доходят септы первого и второго порядков.

Эндотека состоит из диссепиментов, днищ и столбика. На периферии кораллитов имеется один ряд небольших выпуклых диссепиментов, наклоненных в сторону осевой части. От них отходят воронкообразные, волнистоизогнутые днища, примыкающие к пластинообразному столбiku.

Сравнение. Известен лишь голотип.

Распространение. Нижний берриас Юго-Западного Крыма.

Материал. Девять экземпляров удовлетворительной сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Горное (5 экз.); Симферопольский р-н, р. Бештерек, с. Соловьевка (4 экз.).

### Род *Rhipidogyra* Edwards et Haime, 1848

*Rhipidogyra curvata* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XXVII, фиг. 3, 4

Название вида от лат. *curvum* – искривленность.

Голотип. ПИН, № 4768/151; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Солнечноселье; верхний берриас.

Описание. Колонии флабелло-фацелоидные, состоящие из изолированных пластин, изогнутых волнисто. Чашечная поверхность уплощенная, почкование внутричашечное, линейное. Высота колонии 4–5 см. Длина ложбин 6,5–7 см. Ширина ложбин 2 см.

Стенка – септотека, усложненная стереозоной. Септы компактные, состоящие из простых трабекул. Боковые поверхности септ несут мелкие одинаковые шипики. В поперечном сечении септ видна срединная темная линия с отходящими перпендикулярно к ней мелкими пучками склеродермитов. На молодой стадии при диаметре 2,5–2 мм присутствует 22 септы. На этой стадии хорошо обособлены шесть септ первого порядка, характеризующиеся неодинаковой длиной и толщиной и делящие овальное сечение кораллита на неодинаковые секторы. Надо полагать, что возникновение этих шести септ проходило неодновременно. Шесть септ второго и восемь септ третьего порядков также характеризуются неодинаковой длиной и толщиной. При диаметре 4,5–3 см число септ 28, появившиеся септы четвертого порядка –rudimentарные. На взрослой стадии у чашечного края наружные края септ резко выступают. Септы первого и второго порядков толстые, ровные, третьего и четвертого – сравнительно тоньше. Осевые концы всех порядков септ несут булавовидные утолщения.

Столбик пластинчатый, тонкий. Эндотека представлена слабо выпуклыми диссепиментами.

Сравнение. Из нижнемеловых отложений представитель рода *Rhipidogyra* описан впервые.

Распространение. Верхний берриас Юго-западного и Центрально-го Крыма.

Материал. Имеется пять не полностью сохранившихся колоний. Крым, Куйбышевский р-н, с. Н. Голубинка (2 экз.); с. Солнечноселье (1 экз.); Симферопольский р-н, с. Соловьевка (2 экз.).

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

Р о д *Hemiporites* Alloiteau, 1951

*Hemiporites jacobi* Alloiteau, 1950

Табл. XXVII, фиг. 5

*Hemiporites jacobi*: Alloiteau, 1957, с. 233, табл. 9, фиг. 10; табл. 18, фиг. 12; Кузьмичева, 1982б, с. 103, табл. 1, фиг. 5.

Г о л о т и п . Франция, Париж, Геологическая лаборатория Сарбонны. Коллекция Ж. Аллуато. Франция; турон.

О п и с а н и е . Массивные полусферические плокоидные колонии с неровной чашечной поверхностью. Кораллиты округлых и слабо овальных очертаний, слегка приподняты над чашечной поверхностью. Диаметр кораллитов 4–6 мм, расстояние между их центрами 4–7 мм. Стенка – септотека и частично синаптикулита.

Септокости компактные, состоящие из простых трабекул. В поперечном сечении септокости имеют ромбовидные очертания за счет значительного утолщения их в срединной части. У ряда септокост в утолщенных участках различимы округлые или овальные поры – следы удлиненных каналов (Alloiteau, 1957). Боковая поверхность септокост покрыта неравномерно расположеными шипиками. На осевых концах некоторых септокост различимы булавовидные очертания, напоминающие свайки. Число септокост 24–26.

Септокости первого и второго порядков толстые, почти не различимые по своей длине и толщине. Септокости третьего порядка составляют 1/2 длины септокост второго порядка, хотя по толщине они не отличаются от своих предшественников. Столбик пластинчатый, толстый.

Эндотека состоит из слабо развитых уплощенных диссепиментов и синаптикул, развитых преимущественно в костальных (срединных) участках септ и представляющих собой соединение или касание трабекулярных ответвлений двух смежных септ. Перитека развита не повсеместно, а лишь там, где септокости прерываются в своей средней части и представлена вертикальными трабекулярными элементами и синаптикулами.

С р а в н е н и е . В составе рода *Hemiporites* известен лишь данный вид.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Верхний апт (клансей) Центральных Кызылкумов; турон Франции.

М а т е р и а л . Восемь колоний хорошей сохранности. Узбекистан, Бухарская обл., пос. Дженгельды и пос. Шурук.

ПОДОТРЯД FUNGIINA. VERRIL, 1865

НАДСЕМЕЙСТВО SYNASTRAEOIDEA ALLOITEAU, 1952

С Е М Е Й С Т В О MICROSOLENIDAE KOBY, 1890

Р о д *Dimorpharaea* Fromentel, 1861

*Dimorpharaea burulchiensis* Kusmicheva, 1972

Табл. XXVIII, фиг. 1, 2

*Dimorpharaea burulchiensis*: Кузьмичева, 1972в, с. 51, табл. 8, фиг. 4.

Г о л о т и п . ПИН, № 4768/154; Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, с. Межгорье, гора Баксан; верхний берриас.

О п и с а н и е . Тамнастериоидные корковидные или полусферические колонии диаметром 60–120 мм и высотою 30–35 мм. Чашечная поверхность уплощенная или слабо выпуклая. Почекование краевое внутричашечное. Каждый кораллит дает только один дочерний кораллит. Все дочерние кораллиты располагаются

по одну сторону, вследствие чего образуют спираль. Диаметр материнского кораллита 18–20 мм. Расстояние между центрами соседних дочерних кораллитов в одном ряду 6–10 мм, а в смежных рядах 10–11 мм.

Септокости пористые, состоящие из сложных трабекул, образующих одну вееровидно располагающуюся систему. Поры крупные, расположенные правильными вертикальными рядами. В материнском кораллите насчитывается 58–60 септокост, расположенных радиально-лучисто. В дочерних кораллитах число септокост колеблется от 22 до 29, причем они образуют два пучка. В дочерних кораллитах на 4 мм приходится 9–14 септокост.

Эндотека представлена многочисленными синаптикулами и слабо развитыми диссепиментами. Синаптикулы представляют собой срастание равномерно расположенных пенинул двух смежных септ.

**Сравнение.** От *D. bargenei* (Felix, 1891, с. 144, табл. 22, фиг. 3; табл. 23, фиг. 7) из неокома Мексики отличается более толстыми септокостами и меньшим их числом.

**Распространение.** Верхний берриас Центральной части Горного Крыма.

**Материал.** 22 хорошо сохранившиеся колонии. Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, с. Межгорье, гора Баксан и высота 515 (13 экз.); Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка (9 экз.).

### Род *Comoseris* d'Orbigny, 1849

*Comoseris labyrinthiformis* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XXVIII, фиг. 3

**Название вида** от греч. *labyrinthos* – лабиринт и *forma* – вид.

**Голотип.** ПИН, № 4768/157; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас.

**Описание.** Массивные меандридные колонии сферической и желваковидной формы, высотою 130–150 мм и поперечным сечением 100–120 мм. Меандрирующие ложбины короткие – 10–14 мм, сильно изогнутые, глубиной до 1,5 мм. Ширина их 5–7 мм. Разделяющие меандры холмы высокие со слабо округленной вершиной. Чашки с четко обособленными ямками располагаются в ложбинах в один или два ряда. Расстояние между чашечными центрами в одном ряду от 3 до 9 мм. Стенка – синаптикулопетка.

Септокости пористые. Овальной формы поры располагаются правильными вертикальными рядами. Септокости состоят из простых и сложных трабекул, образующих одну вееровидно-расходящуюся систему. Дистальные края их несут четковидные округленной формы зубчики. Септокости сливающиеся, в числе 40–42. На 1 мм приходится 3 септокости.

Эндотека состоит из синаптикул и диссепиментов. Синаптикулы очень часты и располагаются рядами. Диссепименты развиты слабо и представлены слабо выпуклыми редкими листочками.

Столбик не четко развит; в осевой части некоторых кораллитов слившиеся осевые края септокост образуютrudиментарный столбик.

**Сравнение.** По форме меандрирующих серий и ширине ложбин очень близок к *C. meandroides* (Koby, 1897, с. 85, табл. 20, фиг. 3–6). Отличие состоит в более широких и более изогнутых ложбинах, более высоких и уплощенных холмах, разделяющих ложбины, и более тонких септах.

**Распространение.** Верхний берриас Юго-Западного Крыма.

**Материал.** Две колонии хорошей сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка.

*Comoseris meandroides* (Koby), 1897

Табл. XXVIII, фиг. 4

*Meandrarea meandroides*: Koby, 1897, с. 85, табл. 20, фиг. 3–6.

Г о л о т и п. Не обозначен. Синтипы хранятся в Швейцарии, в Женеве. Коллекция Ф. Коби. Швейцария, Марто; баррем.

О п и с а н и е. Колонии грибовидной формы с расширенным основанием. Чашечная поверхность уплощенная. Меандрирующие ложбинны короткие, до 10–15 мм протяженностью, шириной 4–5 мм и глубиной 3–4 мм, разобщены высокими несколько округленными холмами. Чашечные центры обособлены. Стенка – синаптикулата нечетко выражена.

Септокости пористые; овальные поры расположены по всей их поверхности. Образованы септокости простыми и сложными трабекулами, слагающими единую вееровидно расходящуюся систему. Диастальный край септокост несет одинаковые правильной формы зубчики. В пределах чашек септокости несколько дугообразно изогнуты, а вне их почти параллельны друг другу. В каждой чашке насчитывается не более 30 септокост, причем на 1 мм приходится 4 септокости.

Эндотека представлена многочисленными синаптикулами, расположеными концентрическими рядами и редкими диссепментами. Столбик париетальный, образованный внутренними концами септокост и синаптикулами. Голотека в виде очень тонкого струйчатого покрова.

З а м е ч а н и е. Описываемый экземпляр отличается от синтипов большей на 5–6 мм длиной меандрических ложбин и на 1 мм большим расстоянием между чашечными центрами внутри ложбин.

С р а в н е н и е. По форме и размерам меандрирующих ложбин близок к *C. baltoensis* (Roniewicz, 1966, с. 231, табл. 17, фиг. 4; табл. 18, фиг. 5) из верхнего Оксфорда Польши. Отличается более четко обособленными чашечными центрами в ложбинах и более тонкими и изогнутыми септами по всей плоскости.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний берриас Юго-Западного Крыма; баррем (ургон) Швейцарии.

М а т е р и а л. Одна колония хорошей сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка.

СЕМЕЙСТВО *SYNASTRAEIDAE ALLOITEAU*, 1952

Род *Acrosmilia* d'Orbigny, 1849

*Acrosmilia baidaryensis* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XXVIII, фиг. 5

Н а з в а н и е вида от с. Байдары.

Г о л о т и п. ПИН, № 4768/159; Крым, Севастопольский р-н, Байдарская котловина, с. Байдары; берриас.

О п и с а н и е. Одиночные кораллиты грибовидной формы высотой 20–25 мм и округлым поперечным сечением 40–43 мм. Чашечная поверхность уплощенная. Наружная поверхность кораллитов ребристая. Основание напоминает ножку гриба. Чашечная поверхность уплощенная с овальной чашечной ямкой. Стенка – синаптикулата.

Септокости ровные, сливающиеся, сравнительно толстые, слабо пористые, состоят из сложных трабекул. Число септокост – 190–200. Поры приурочены,

главным образом, к внутреннему краю септокост. Дистальные края септокост имеют четковидную зазубренность. Пендулы на боковой поверхности септ присутствуют. Синаптикулы и диссепименты слабо выражены. Столбик париетальный за счет осевых концов септ, развит слабо.

Справление. От *Acrosimilia fotisalensis* Kusm., sp. nov. из берриаса отличается почти в два раза большим числом септокост, большей их толщиной и грибовидной формой кораллитов.

Распространение. Берриас Юго-Западного Крыма.

Материал. Два экземпляра хорошей сохранности. Крым, Севастопольский р-н, с. Байдары.

### *Acrosimilia fotisalensis* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XXVIII, фиг. 6

Название вида от с. Фотисала.

Голотип. ПИН, № 4768/160; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас.

Описание. Одиночные субцилиндрические кораллиты с расширенным основанием, высотой 40–58 мм и поперечным сечением на взрослой стадии 30–36 мм. Чашка неглубокая со слабо округлым чашечным краем. Наружная поверхность ребристая. Стенка – синаптикулопетка.

Септокости пористые, образованы одной системой дивергенции сложных трабекул. Крупные поры приурочены преимущественно к дистальному и внутреннему краям септокост. Септокости в числе 110–112 сравнительно толстые, особенно вблизи их периферического края, сливавшиеся своими внутренними краями с близлежащими. Боковые поверхности септокост с многочисленными пендулами, располагающимися рядами. Наружные края пендул с мелкими зубчиками. Соединение двух смежных септокост образует синаптикулы. Диссепименты присутствуют. Столбик – париетальный, образованный внутренними краями септокост, имеет зернистую структуру, развит слабо.

Справление. От многих видов, описанных Е. Фроментелем (Fromentel, 1857, 1865) из разных горизонтов неокома Франции, описываемый вид отличается большим диаметром кораллитов и меньшим количеством септокост.

Распространение. Верхний берриас Юго-Западного Крыма.

Материал. Три экземпляра разных возрастных стадий хорошей сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка.

### Род *Acrosimiliopsis* Kusmicheva, gen. nov.

Название рода от рода *Acrosimilia* и лат. *opsis* – сходный.

Типовой вид – *A. fungiformis* sp. nov.; верхний берриас Центрального Крыма.

Диагноз. Одиночные кораллиты грибовидной формы. Чашечная поверхность полусферическая, чашечная ямка узкая. Основание кораллитов стеблевидное. Структура септ напоминает род *Acrosimilia*, но поры на септах сосредоточены ближе к внутреннему краю. Столбик и диссепименты слабо развиты. Эпитеческий покров тонкий.

Состав. Типовой вид.

**Сравнение.** От близкого рода *Acrosmia* описываемый род отличается выпуклой чашечной поверхностью, стеблевидным основанием и слабым эпитечальным покровом.

**Распространение.** Верхний берриас Центрального Крыма.

***Acrosmiliopsis fungiformis* Kusmicheva, sp. nov.**

Табл. XXIX, фиг. 1,2

**Название вида** от лат. *fungus* – гриб и *forma* – форма.

**Голотип.** ПИН, № 4768/161; Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, с. Межгорье, гора Баксан; верхний берриас.

**Описание.** Одиночные грибовидной формы кораллиты высотою 12–14 мм и поперечным сечением 16–18 мм. Чашечная поверхность выпуклая, чашечная ямка узкая, глубокая. Основание стеблевидное. Стенка – синаптикулотека. Эпитечальный покров слабо развит.

Септы пористые, сливающиеся своими внутренними краями с близлежащими септами. Число септ 90–96. Дистальные края септ имеют четковидные одинакового размера зубчики. Поры крупные, развиты преимущественно на 1/2 длины септы, лежащей ближе к осевой зоне кораллита, вторая половина – компактная. Боковая поверхность септ с шиповидными выступами, удлинение которых в межсептальное пространство дает синаптикулы. Закономерности в расположении синаптикул нет. Диссепменты отсутствуют. Столбик париетальный, зерновидной структуры, выражен слабо.

**Сравнение.** Известен только описываемый вид.

**Распространение.** Верхний берриас Центрального Крыма.

**Материал.** Четыре экземпляра хорошей сохранности. Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, с. Межгорье, гора Баксан.

**Род *Synastrea* Edwards et Haime, 1848**

***Synastrea icaunensis* d'Orbigny, 1850**

Табл. XXIX, фиг. 3

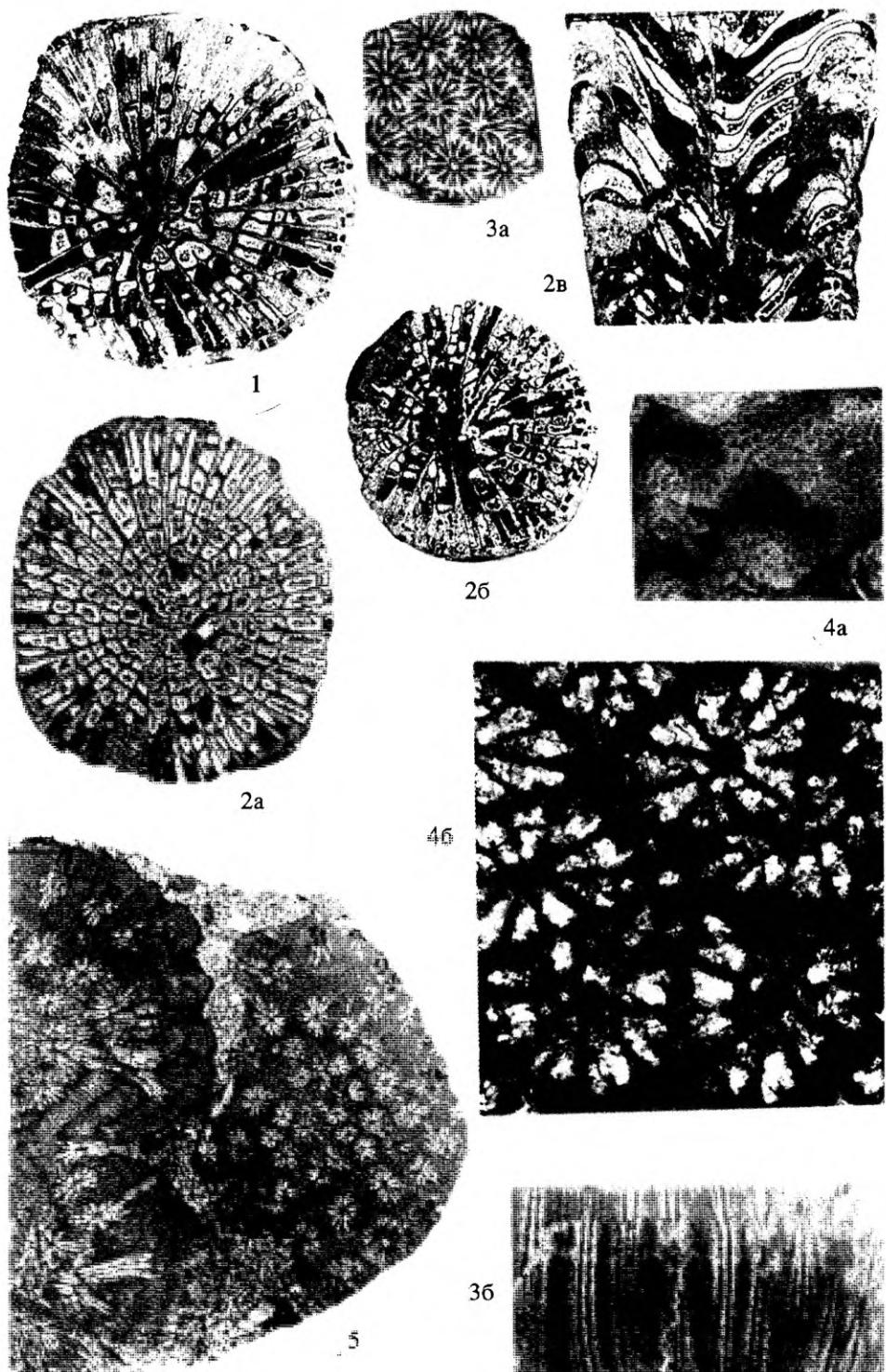
*Synastrea icaunensis*: d'Orbigny, 1850, с. 94; Lejeune, 1935, с. 41, табл. 26, фиг. 12, 13.

**Голотип.** Париж, Музей естественной истории. Коллекция А. д'Орбigny, № 5302. Франция, Жонне; нижний неоком.

**Описание.** Массивные тамнастериоидные колонии полусферической формы. Почекование внутричашечное. Чашечная поверхность выпуклая. Чашки неглубокие. В расположении чашек иногда наблюдается упорядоченность, проявляющаяся в возникновении неполных концентрических рядов. Такое расположение чашек обусловлено краевым почкованием: каждая последующая чашка возникает от предыдущей. Диаметр чашек 9–10 мм; расстояние между их центрами 10–11 мм. Основание полипников уплощенное, покрытое тонкой морщинистой голотекой. Стенка отсутствует.

Септокости в общем компактные, сливающиеся, дугообразноизогнутые, в числе 38–40. Крупные округлые поры наблюдаются лишь у внутреннего их края. Трабекулы сложные, образующие одну вееровидно-расходящуюся систему. Иногда между пучками сложных склеродермитов наблюдаются пучки простых склеродермитов. Дистальный и внутренний края септокост несут острые зубчики.

Таблица I



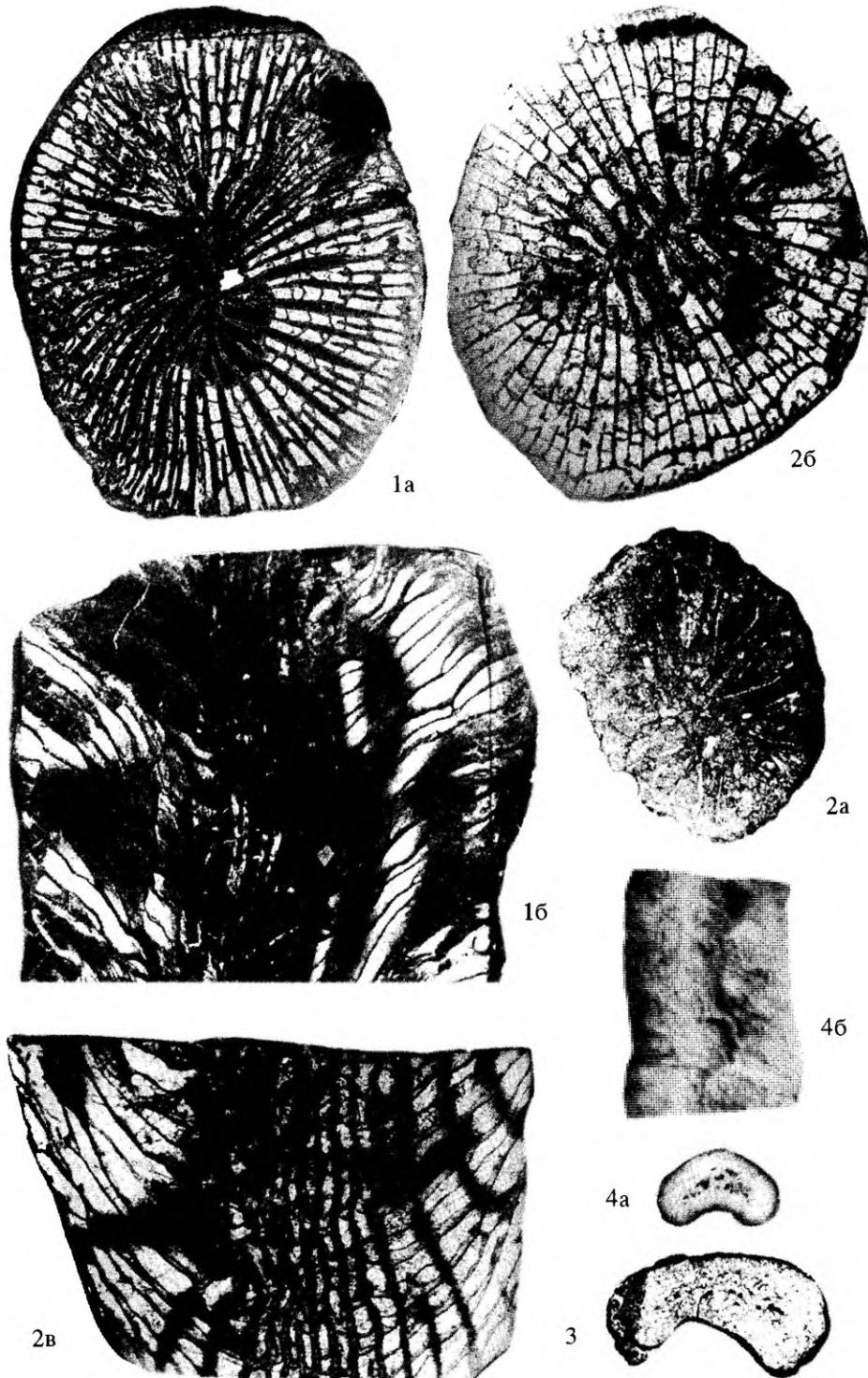


Таблица III

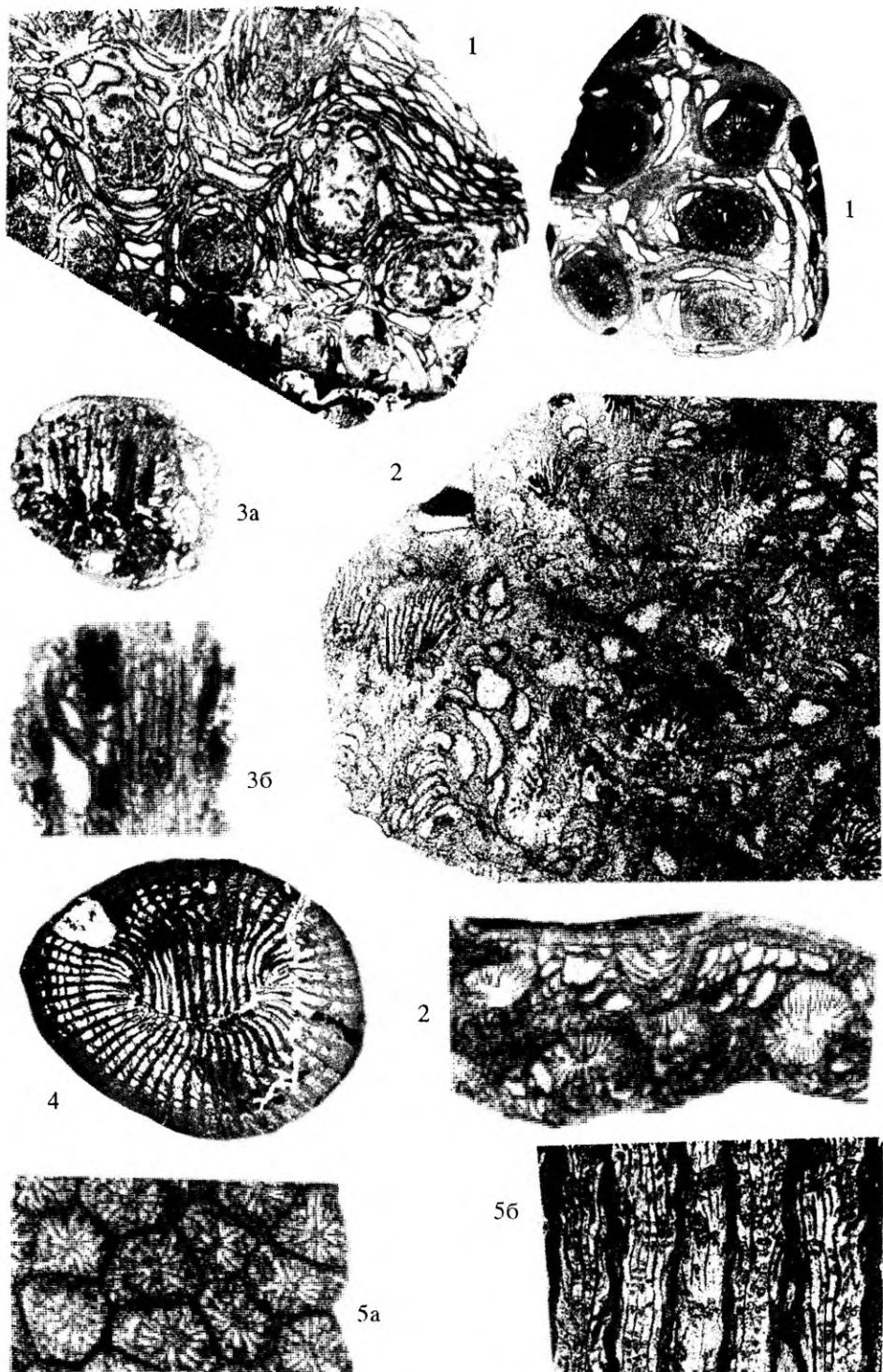
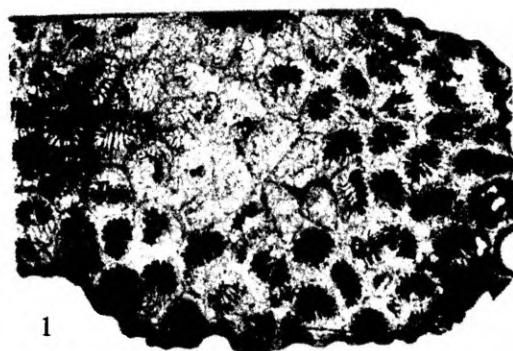
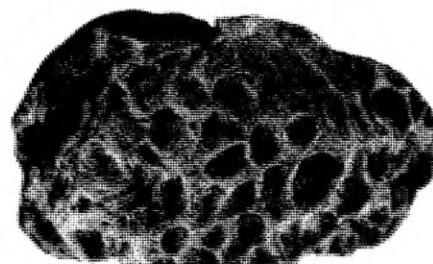


Таблица IV



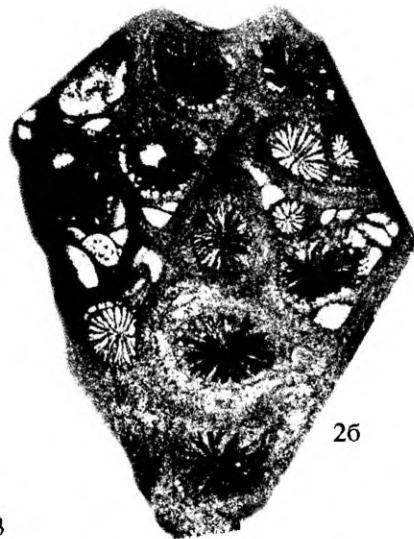
1



2a



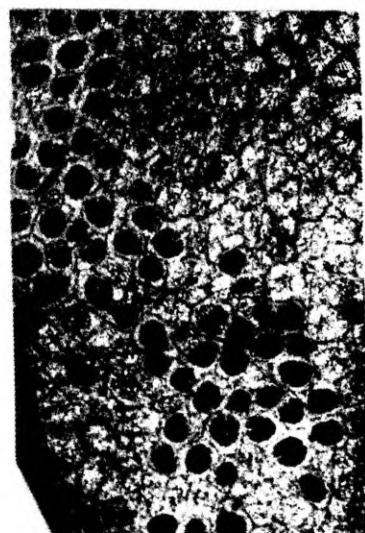
3



2б

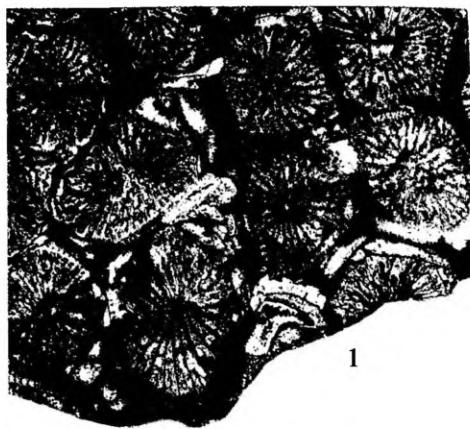


5

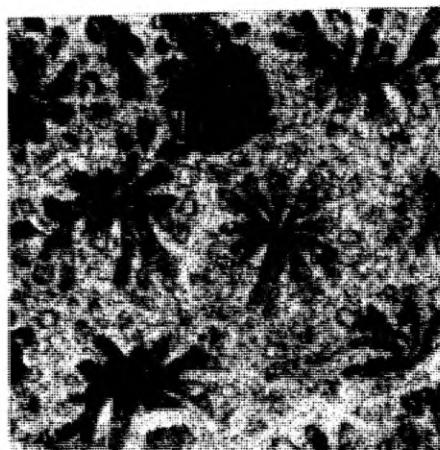


4

Таблица V



5

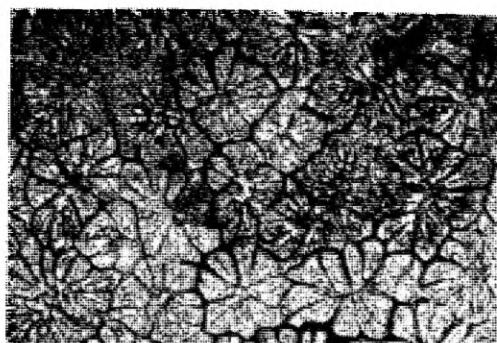
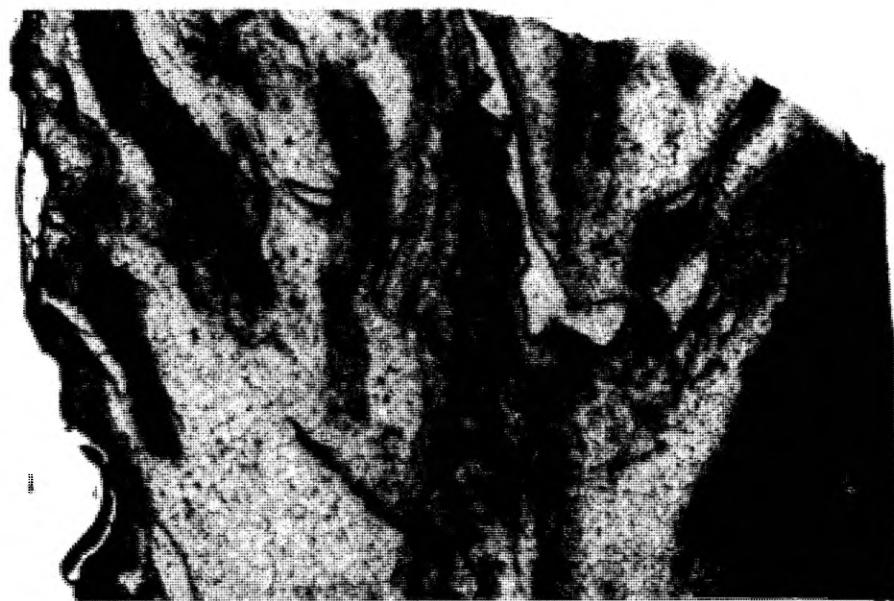




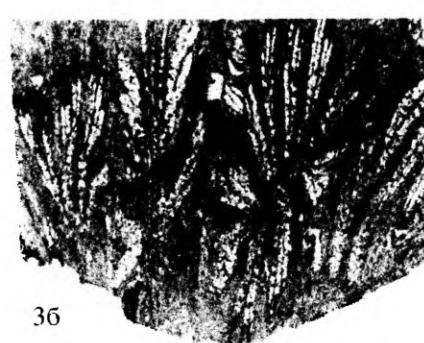
1



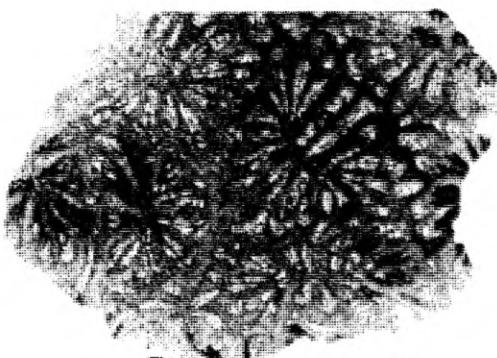
2



2



3б

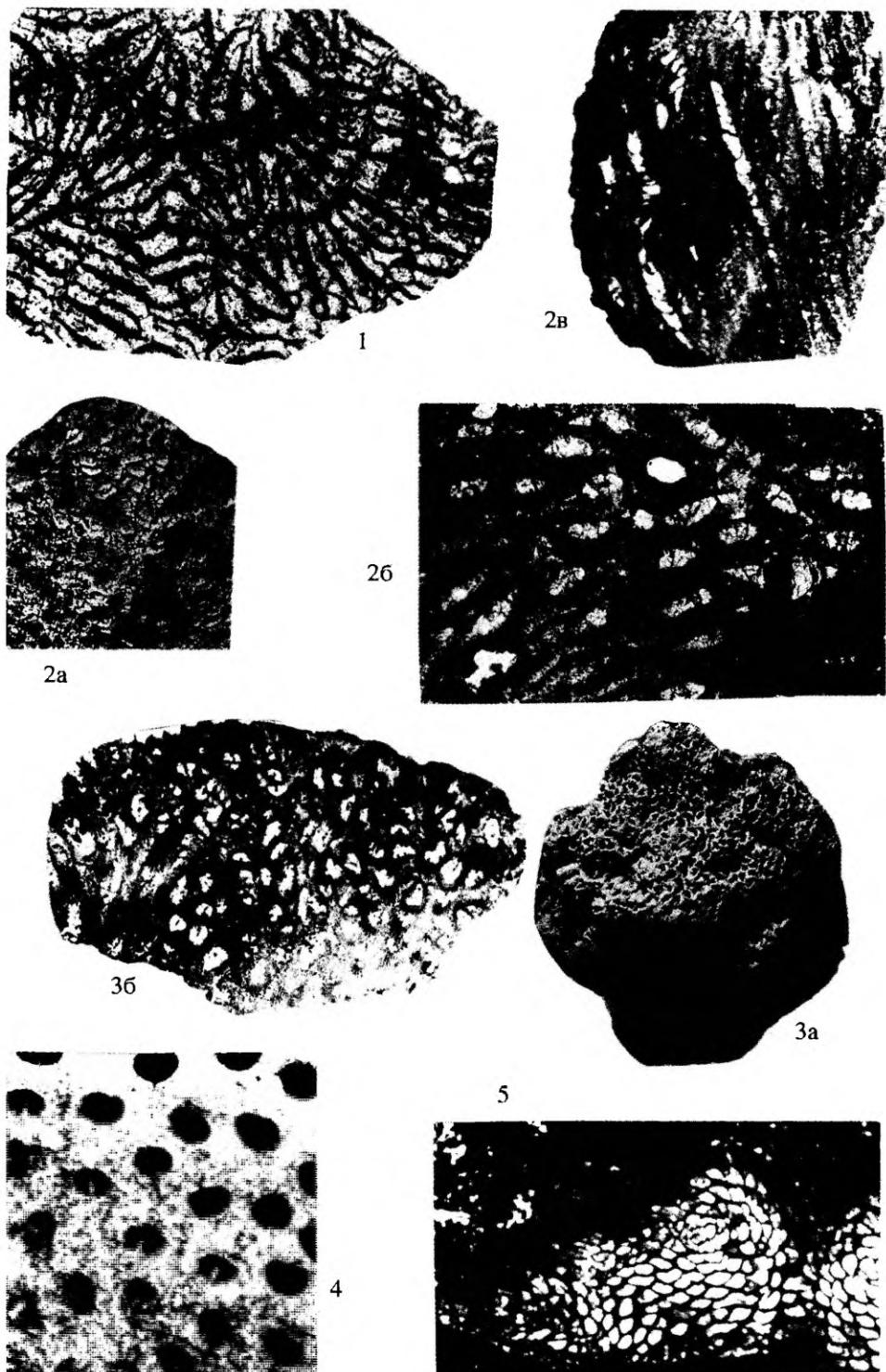


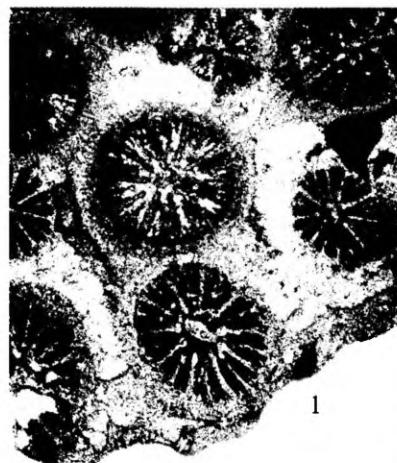
3а



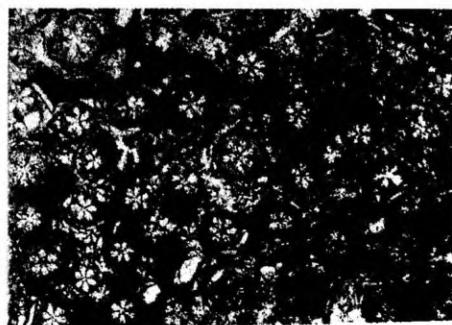
4

Таблица VIII





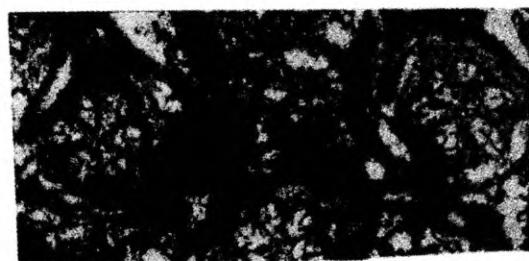
1



2a



3a



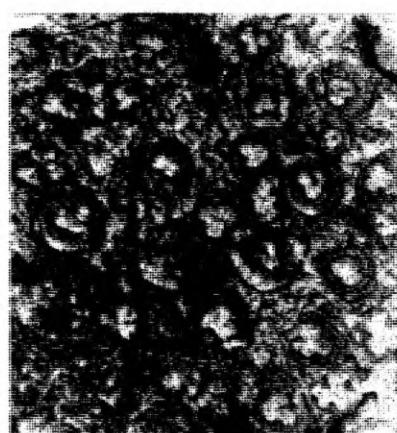
2b



3a

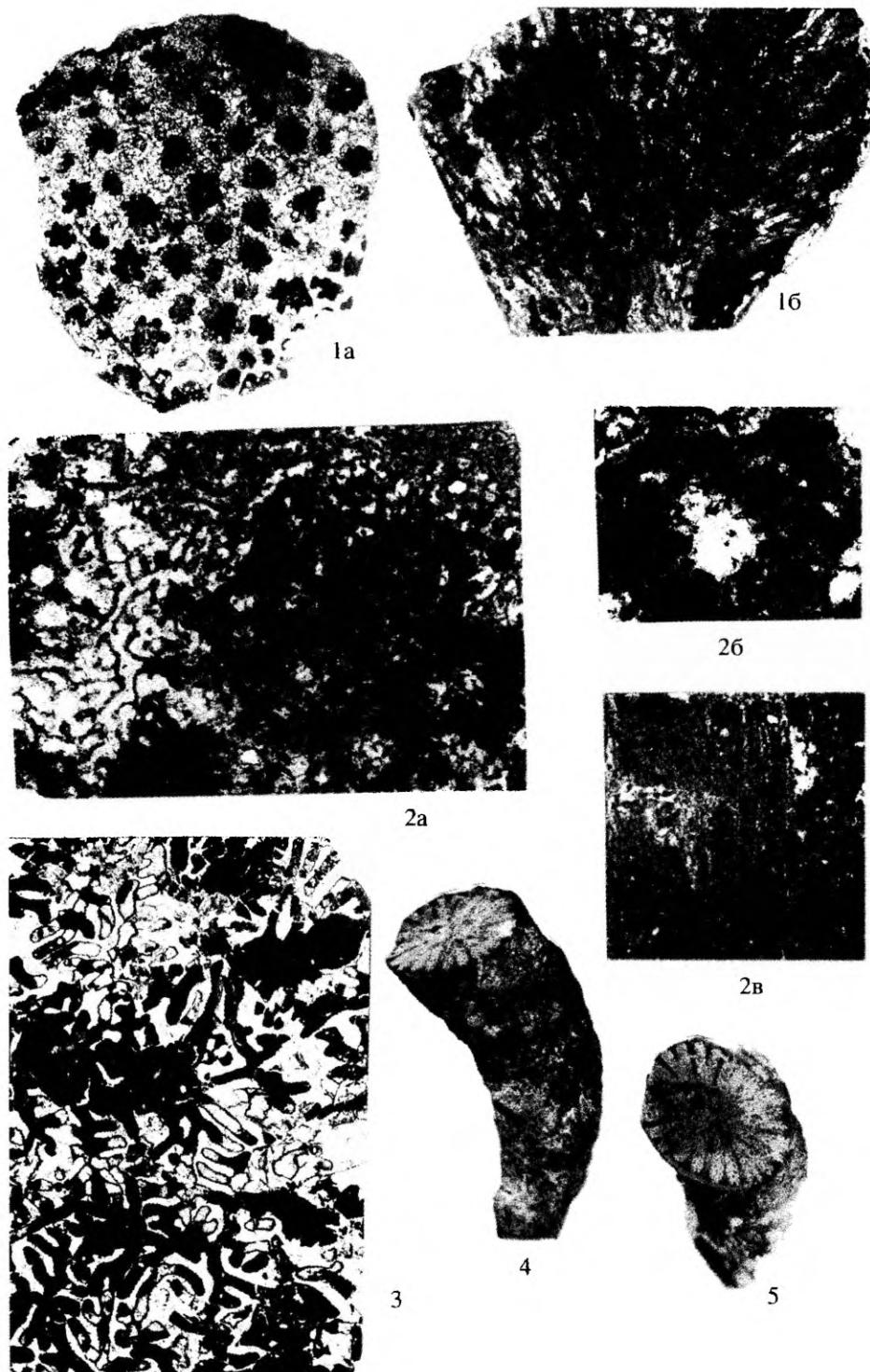


4b



4a

Таблица X





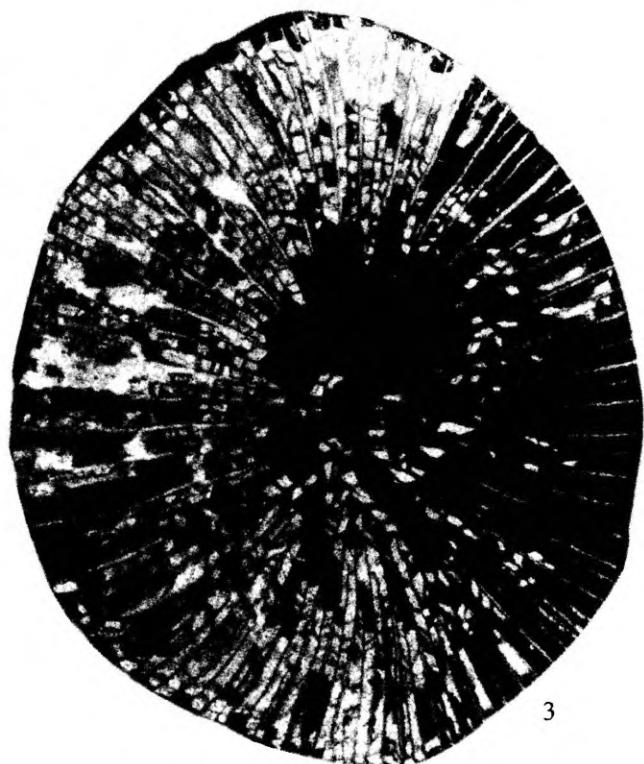
1a



2



1б



3



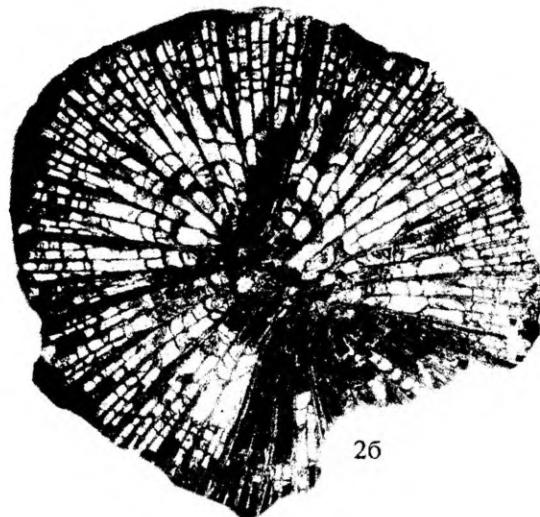
1



2b



3



2b



2a

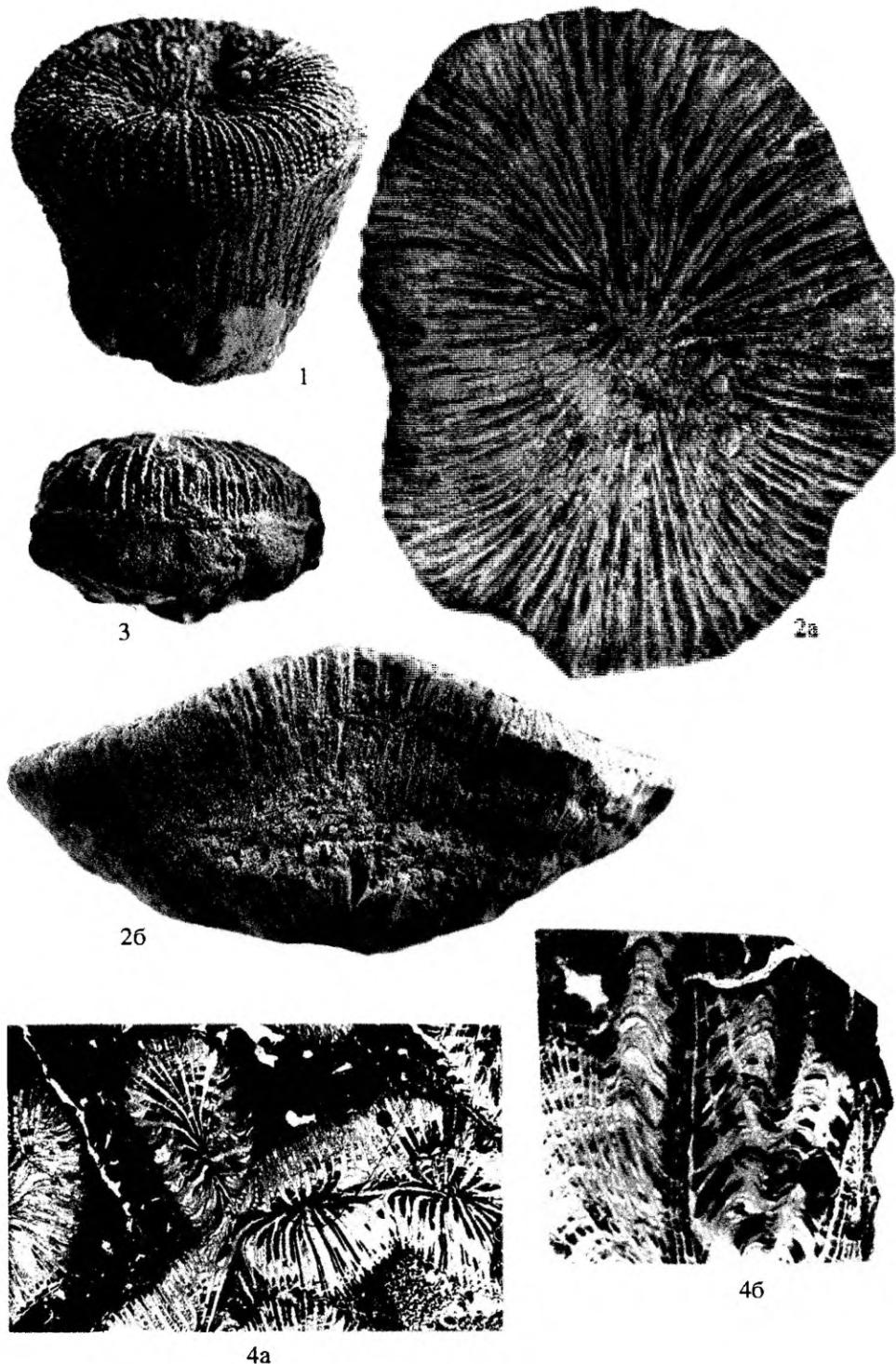
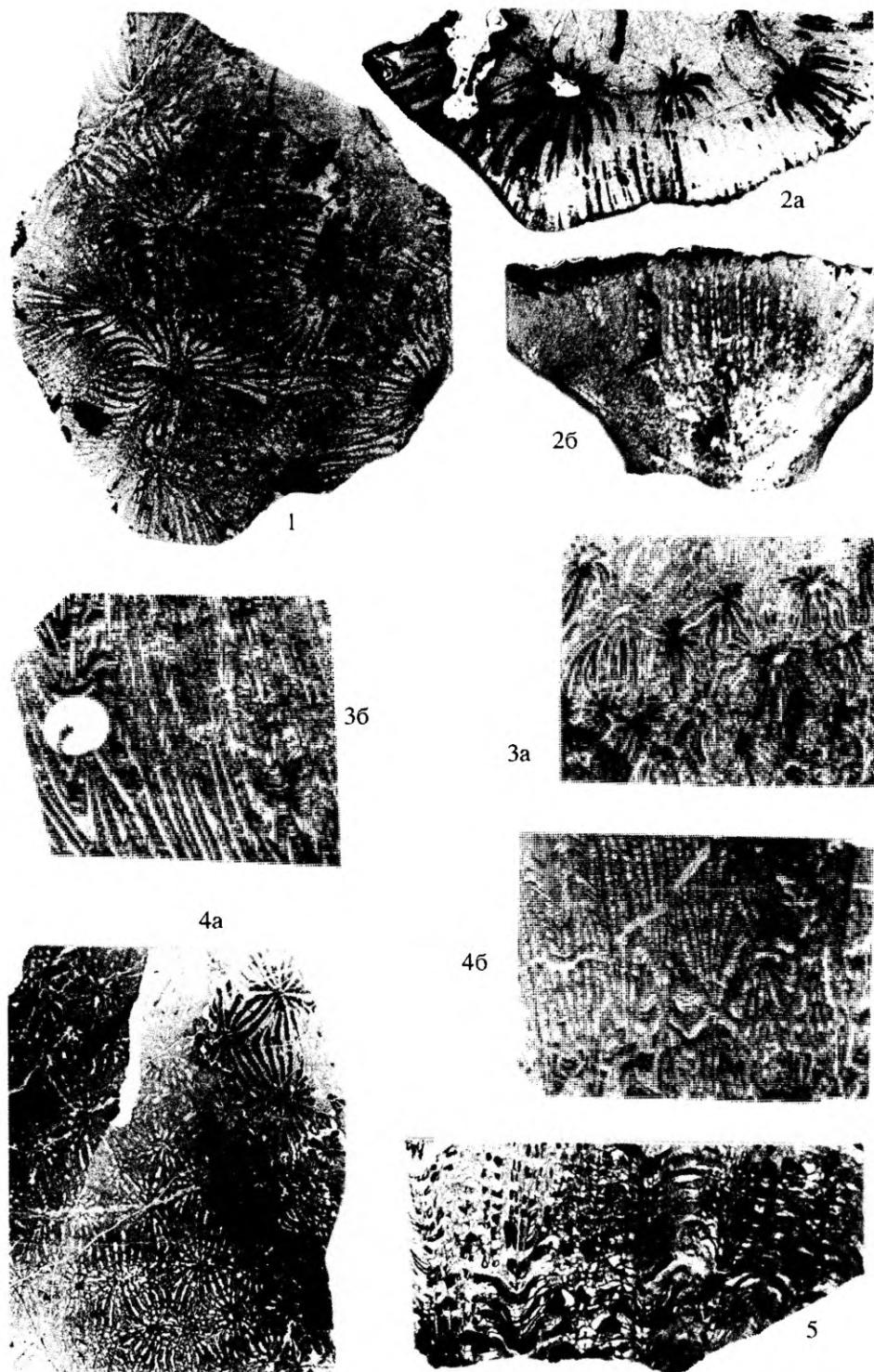
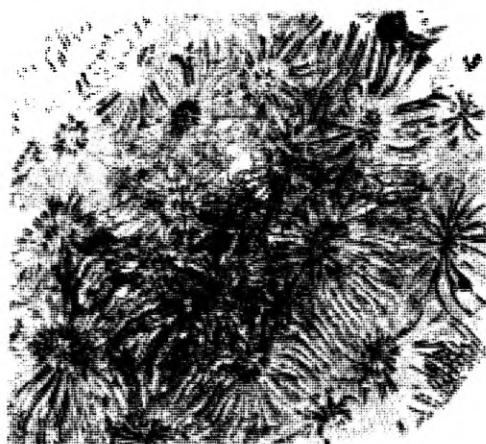
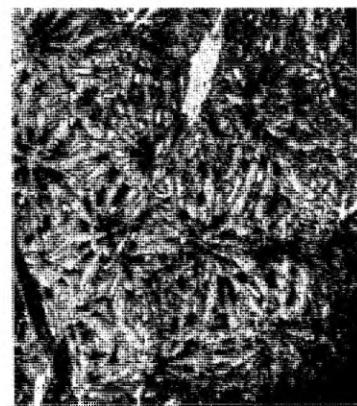


Таблица XIV

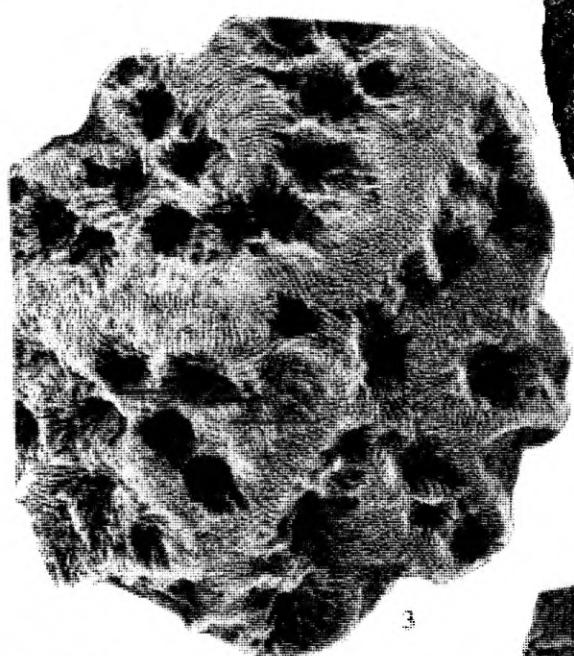




1



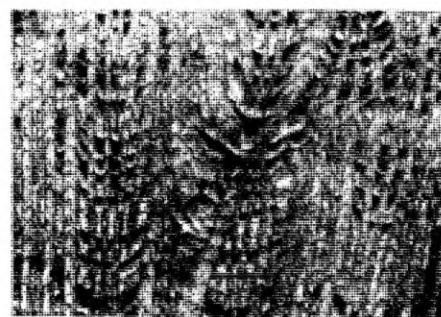
2a



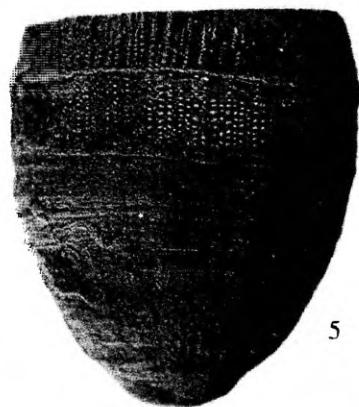
3



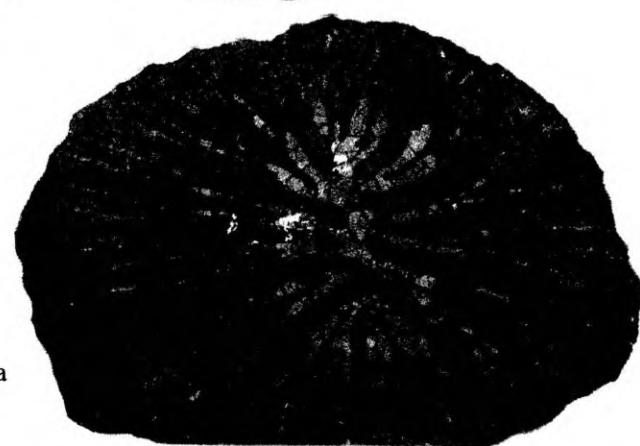
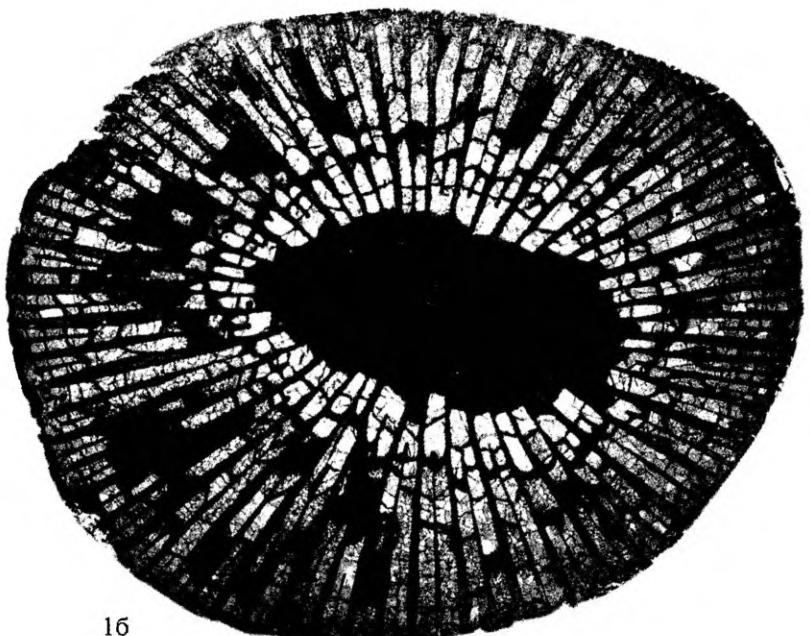
4



2б



5



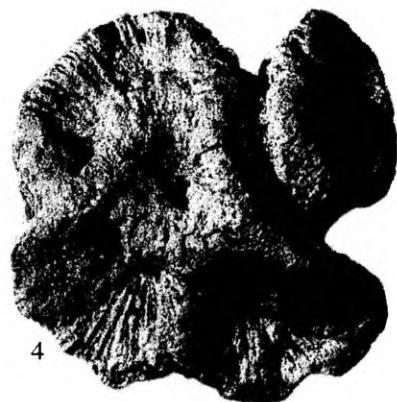
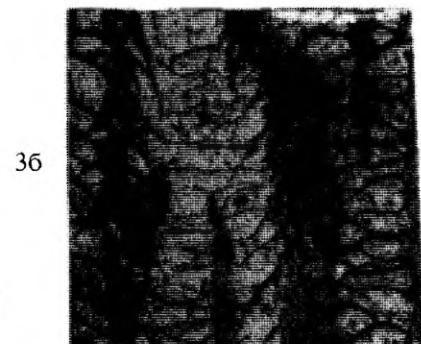
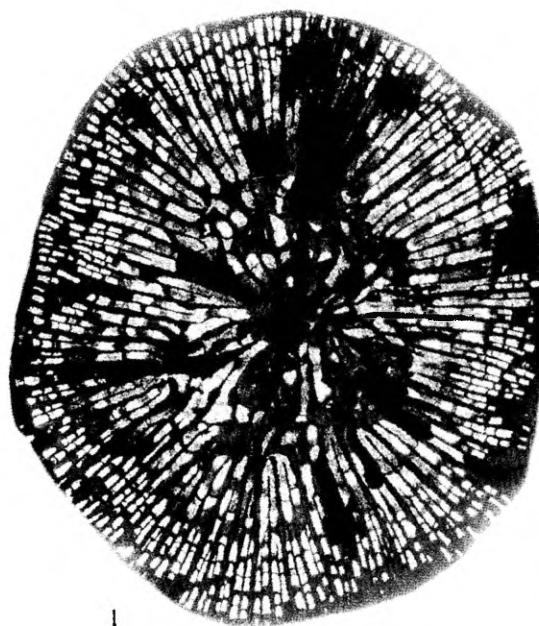
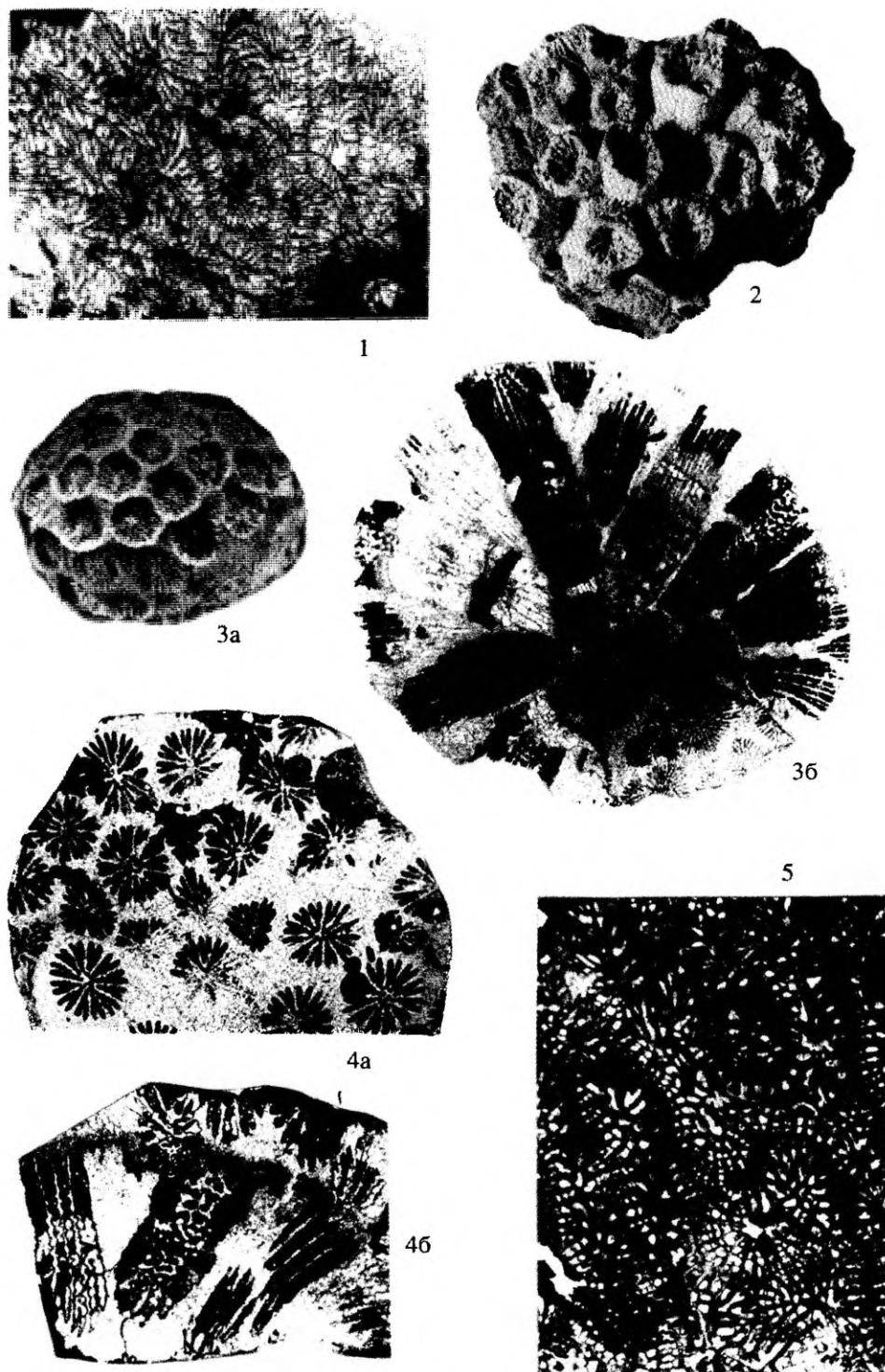
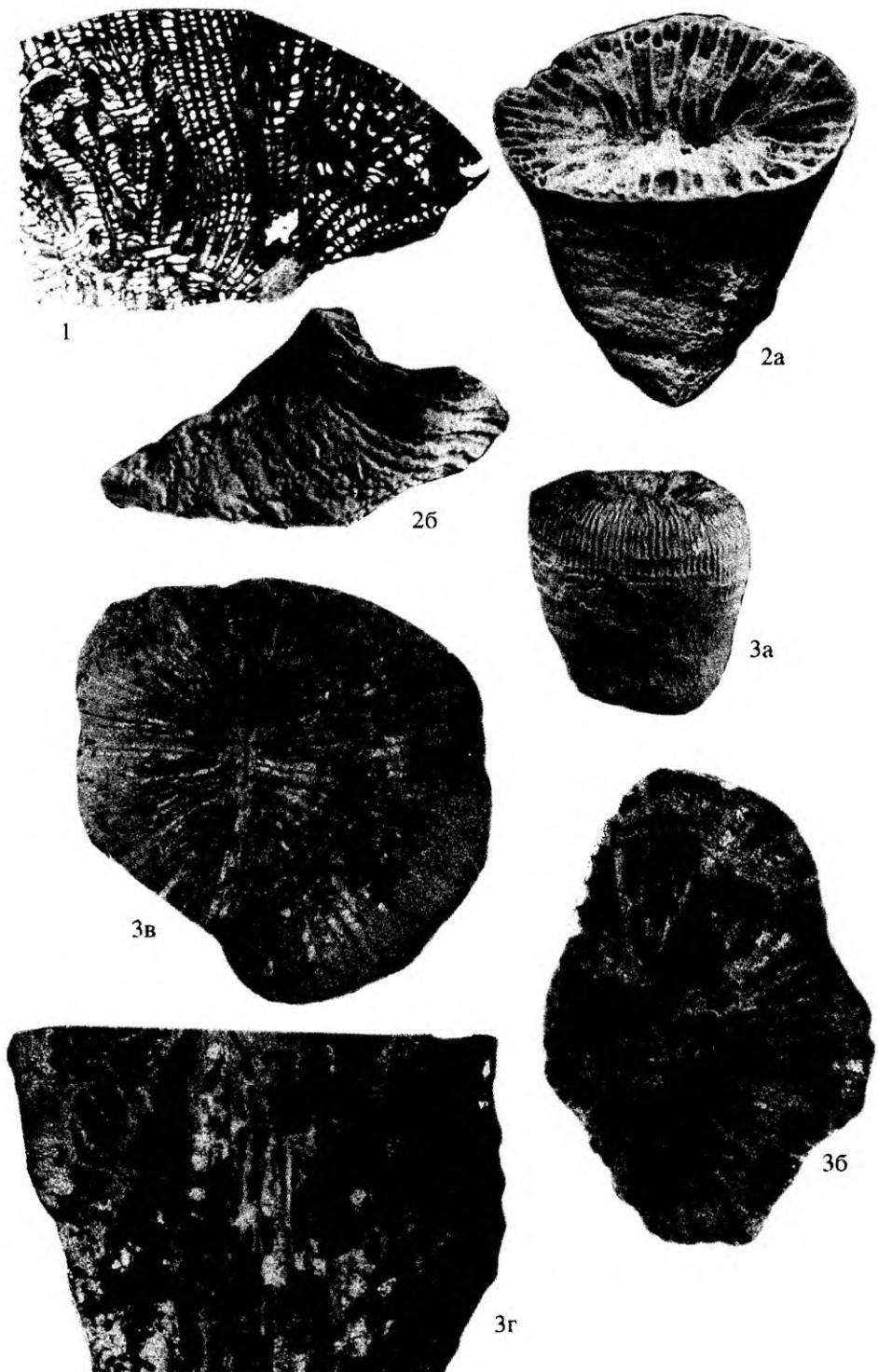
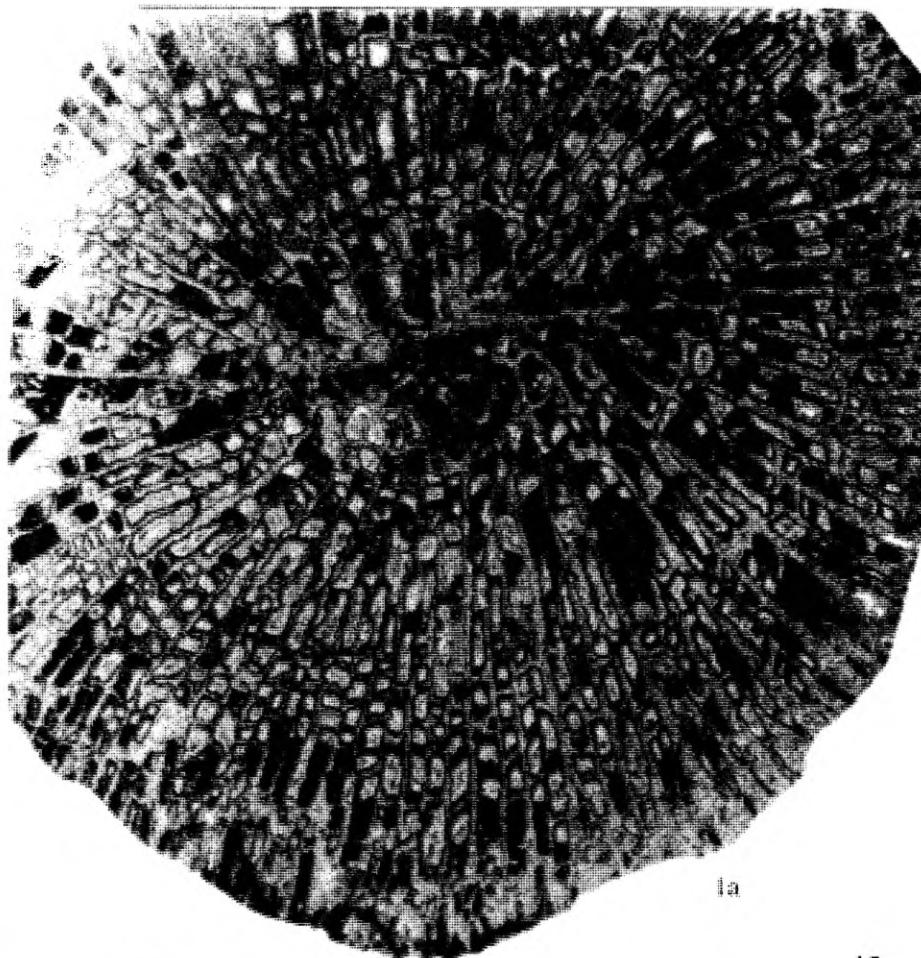


Таблица XVIII

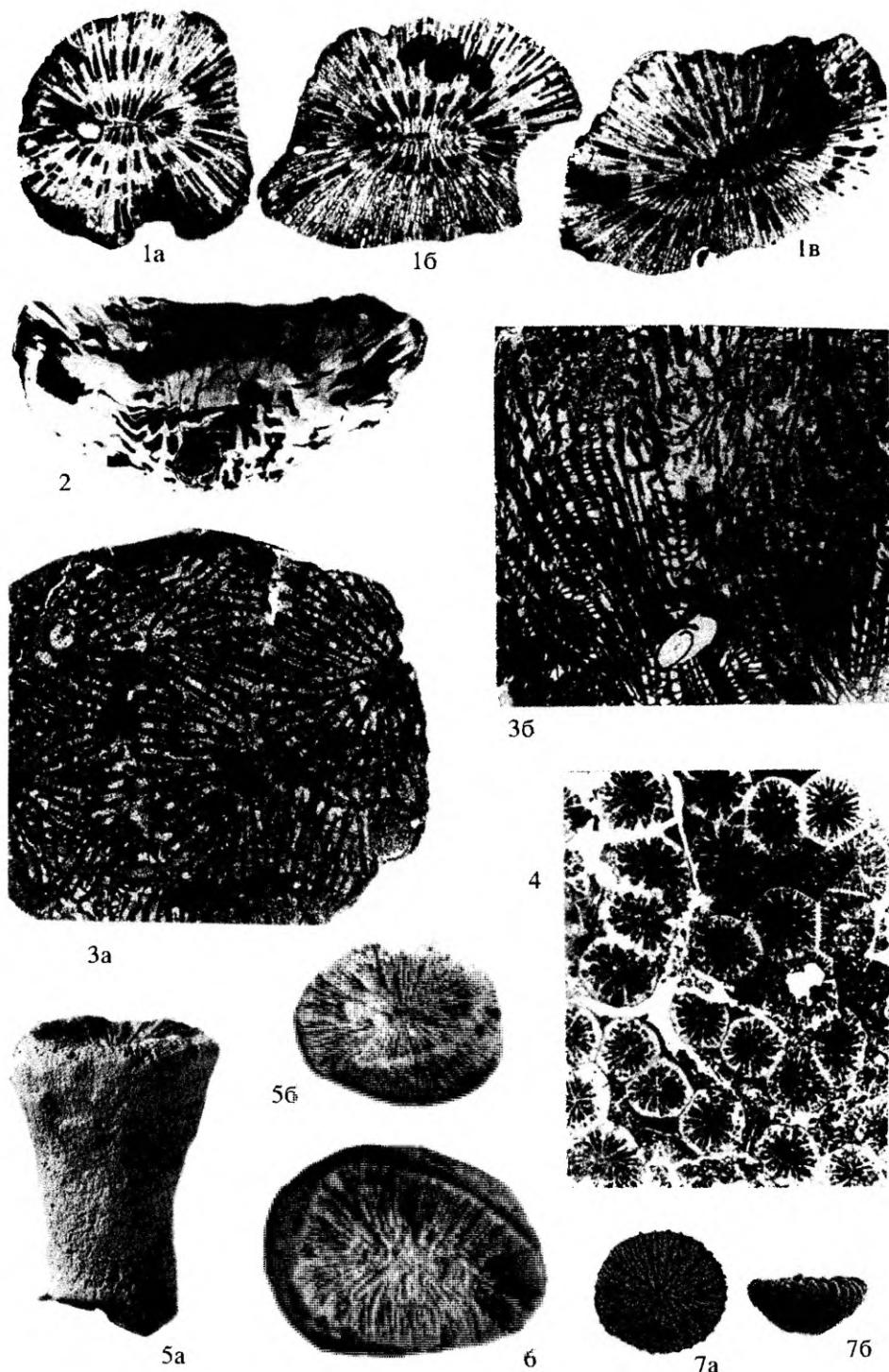


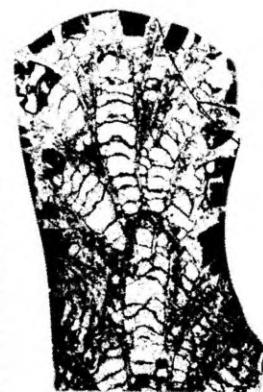
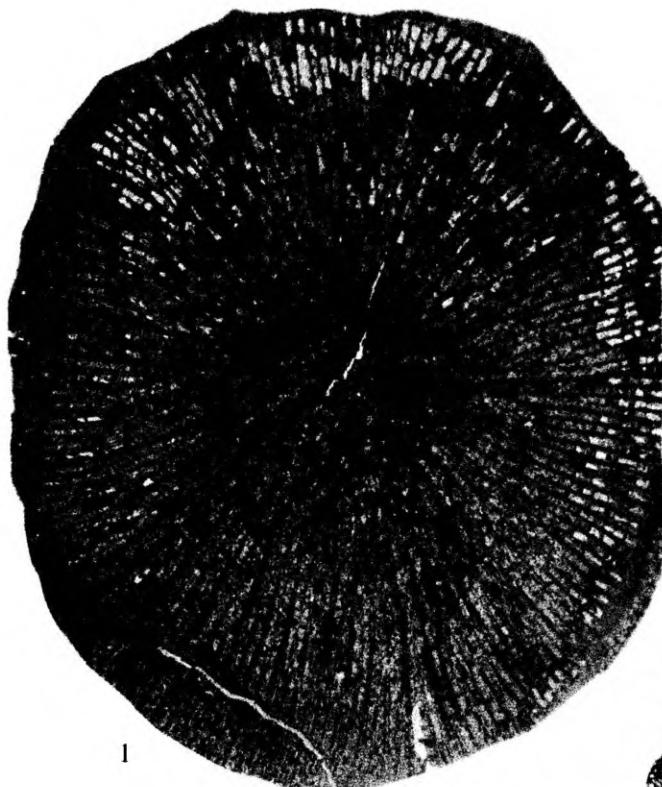




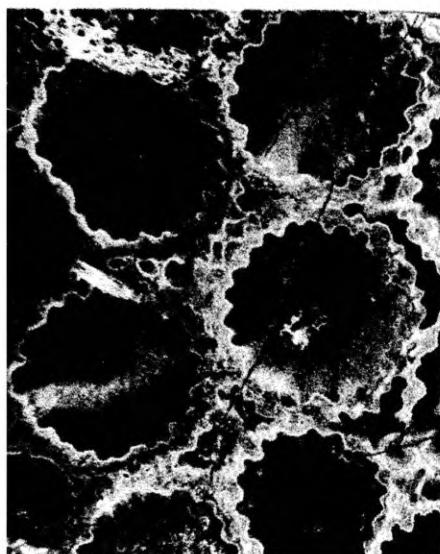
15







3a



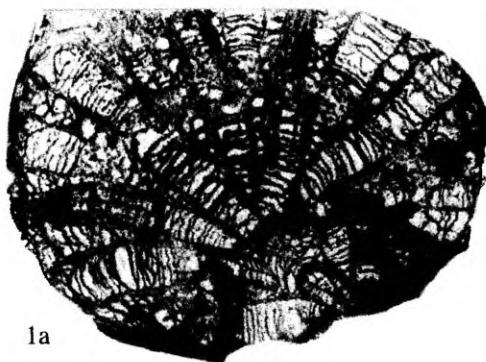
4



3б



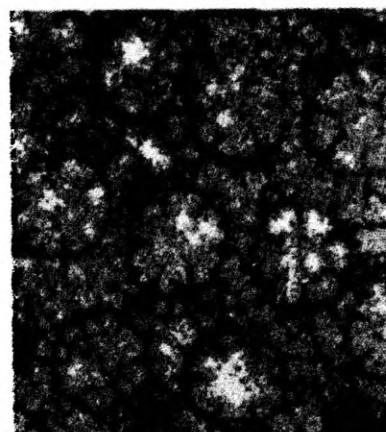
Таблица XXIII



1a



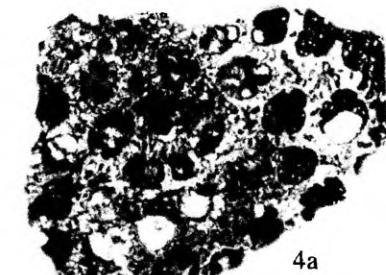
1б



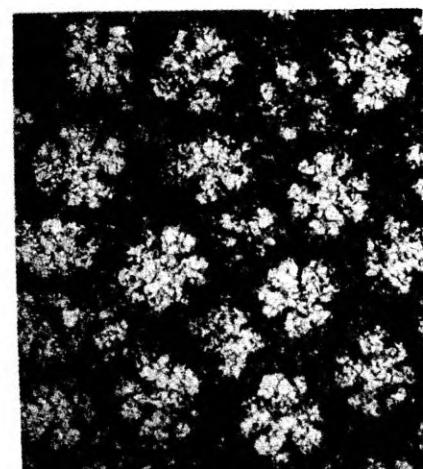
2a



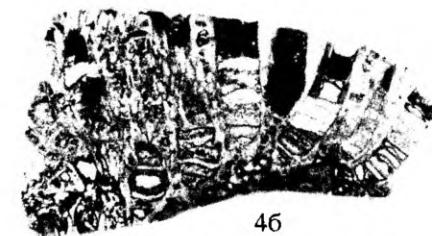
2б



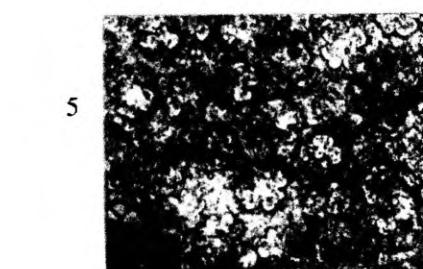
4a



3



4б



5

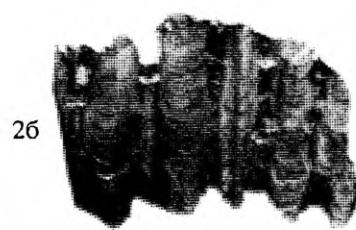
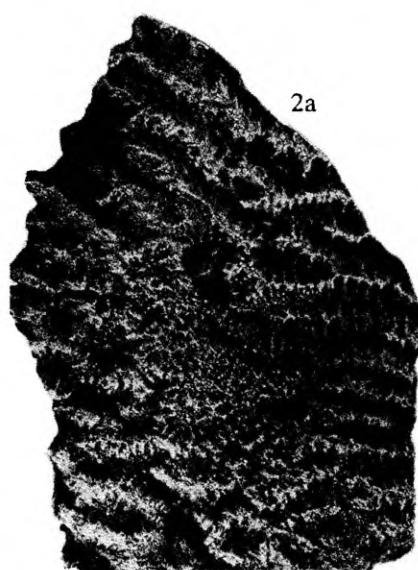
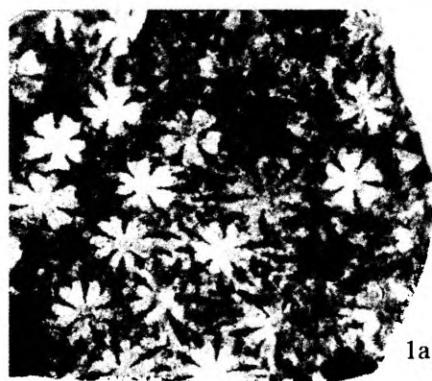
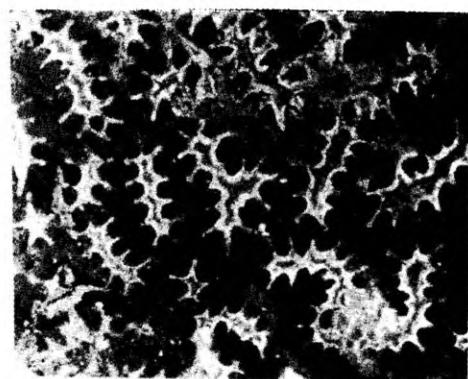


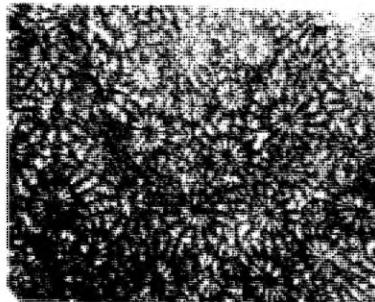
Таблица XXV



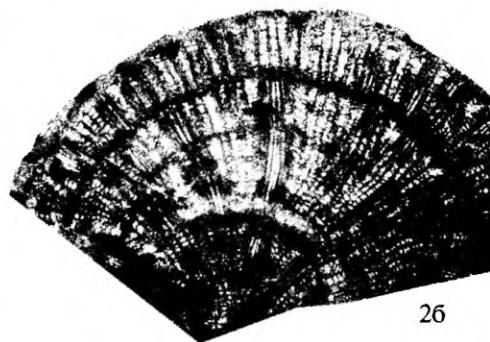
1a



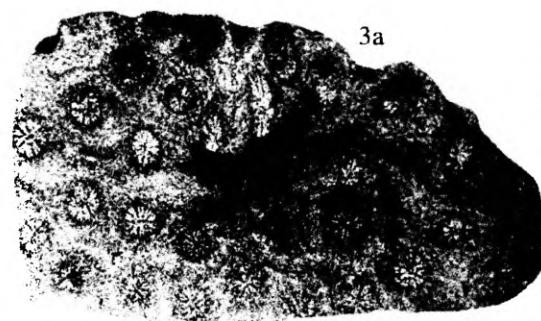
16



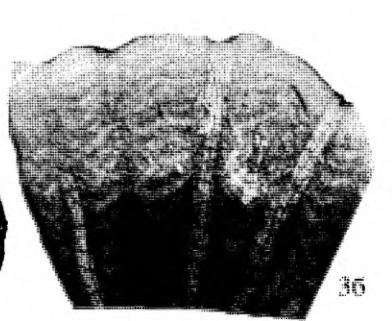
2a



26



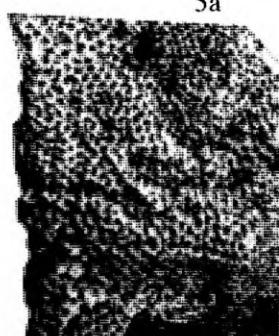
3a



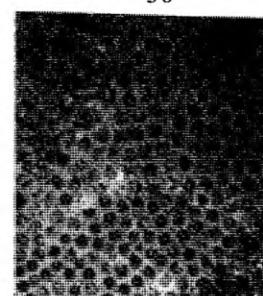
36



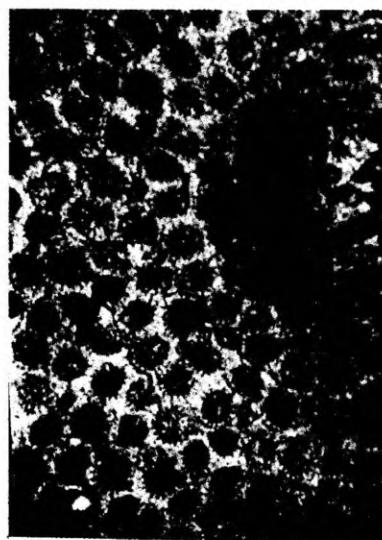
4



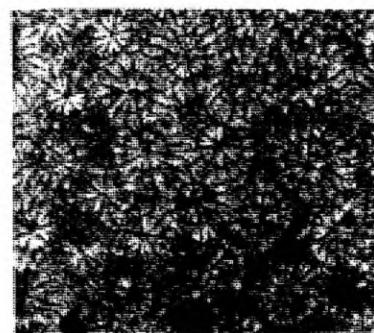
5a



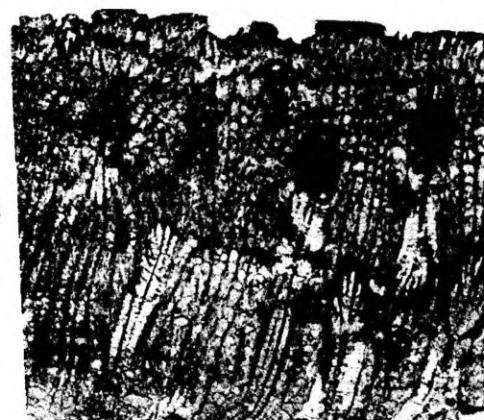
56



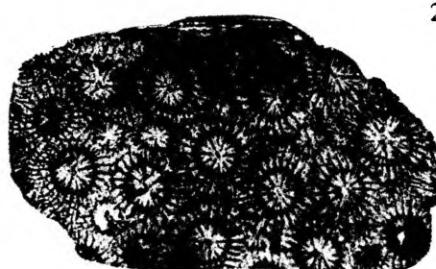
1



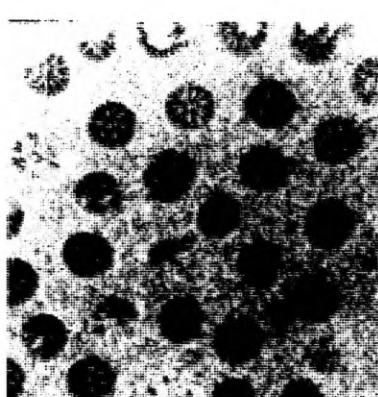
2a



26



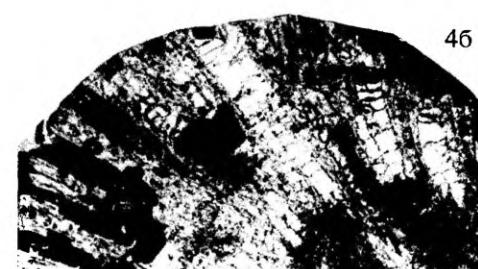
3a



4a



36



46

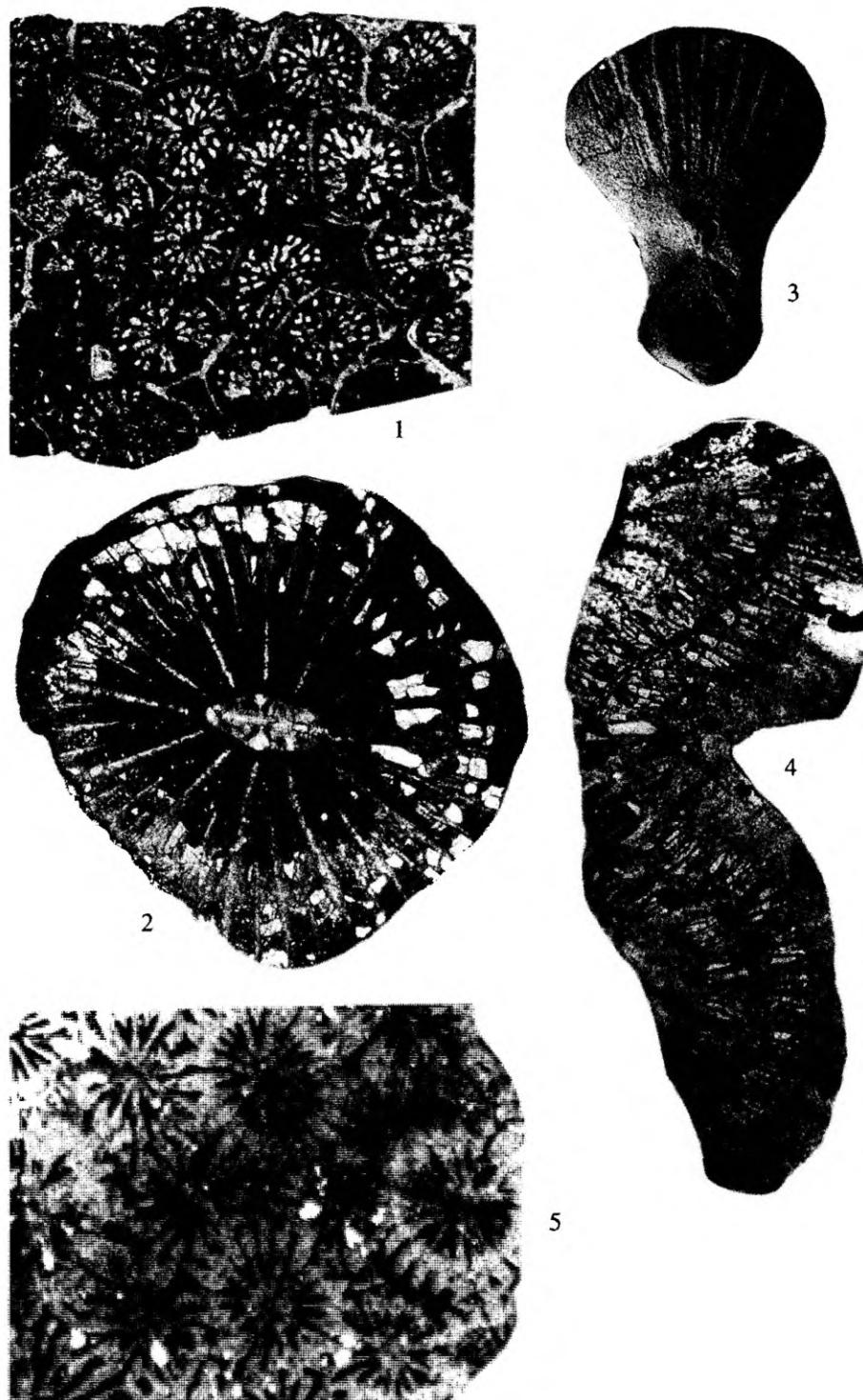


Таблица XXVIII

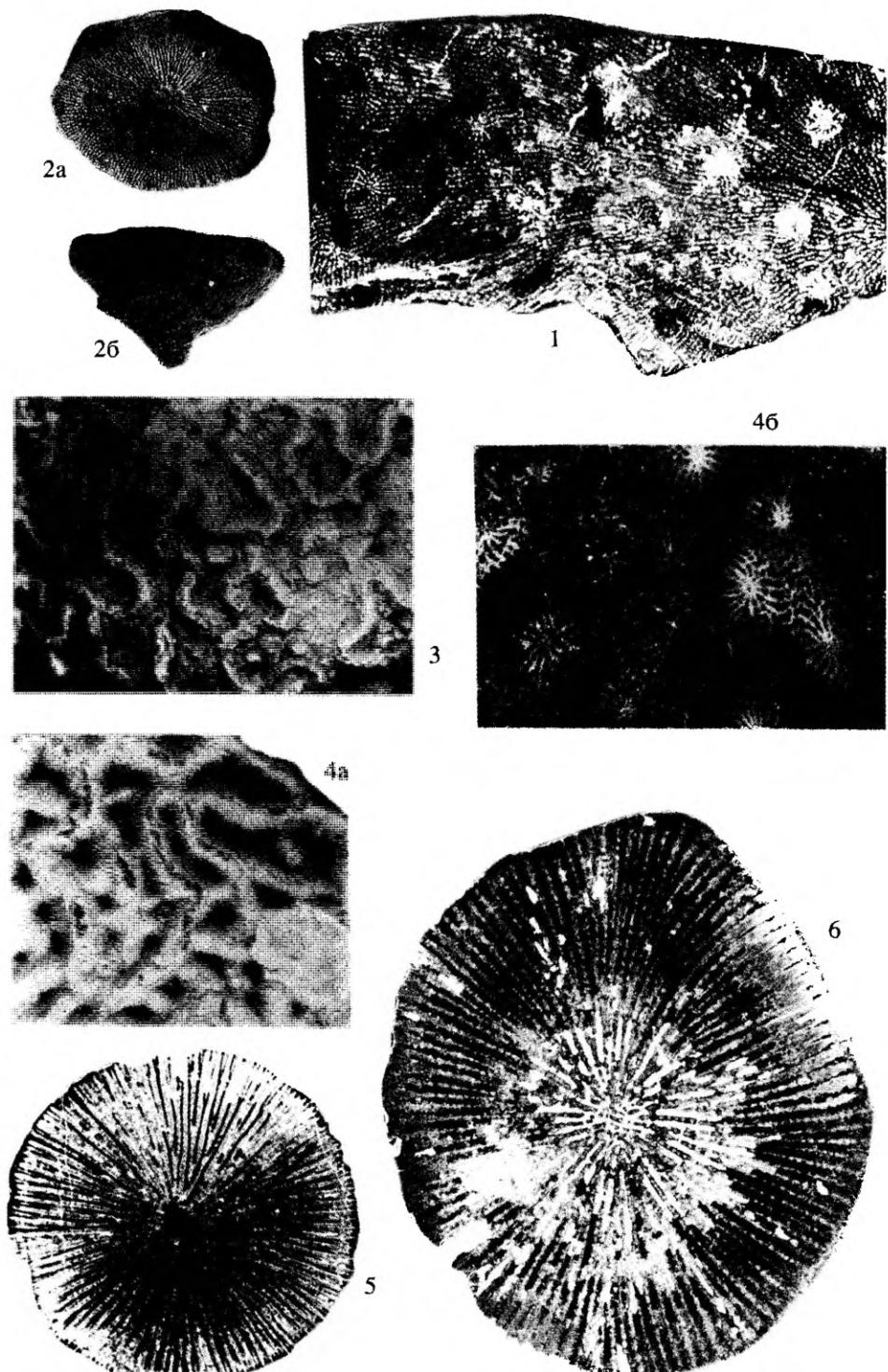
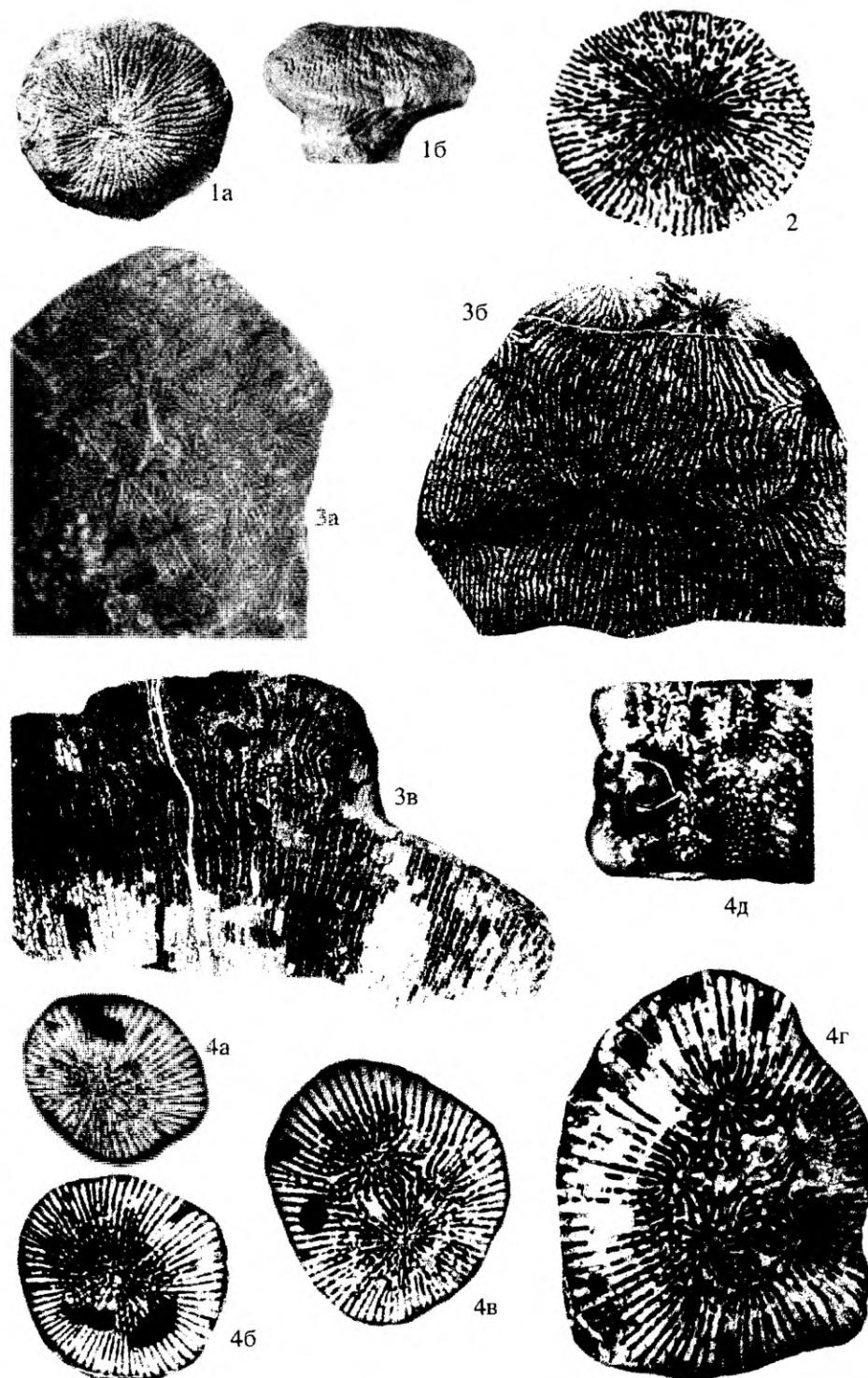
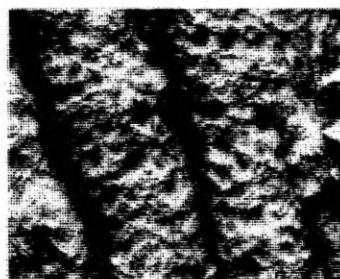
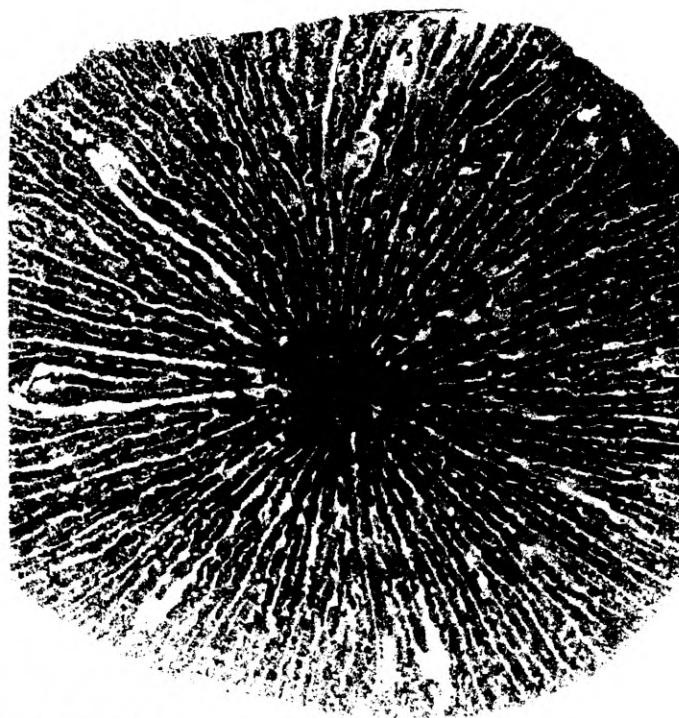


Таблица XXIX





3a



Таблица XXXI

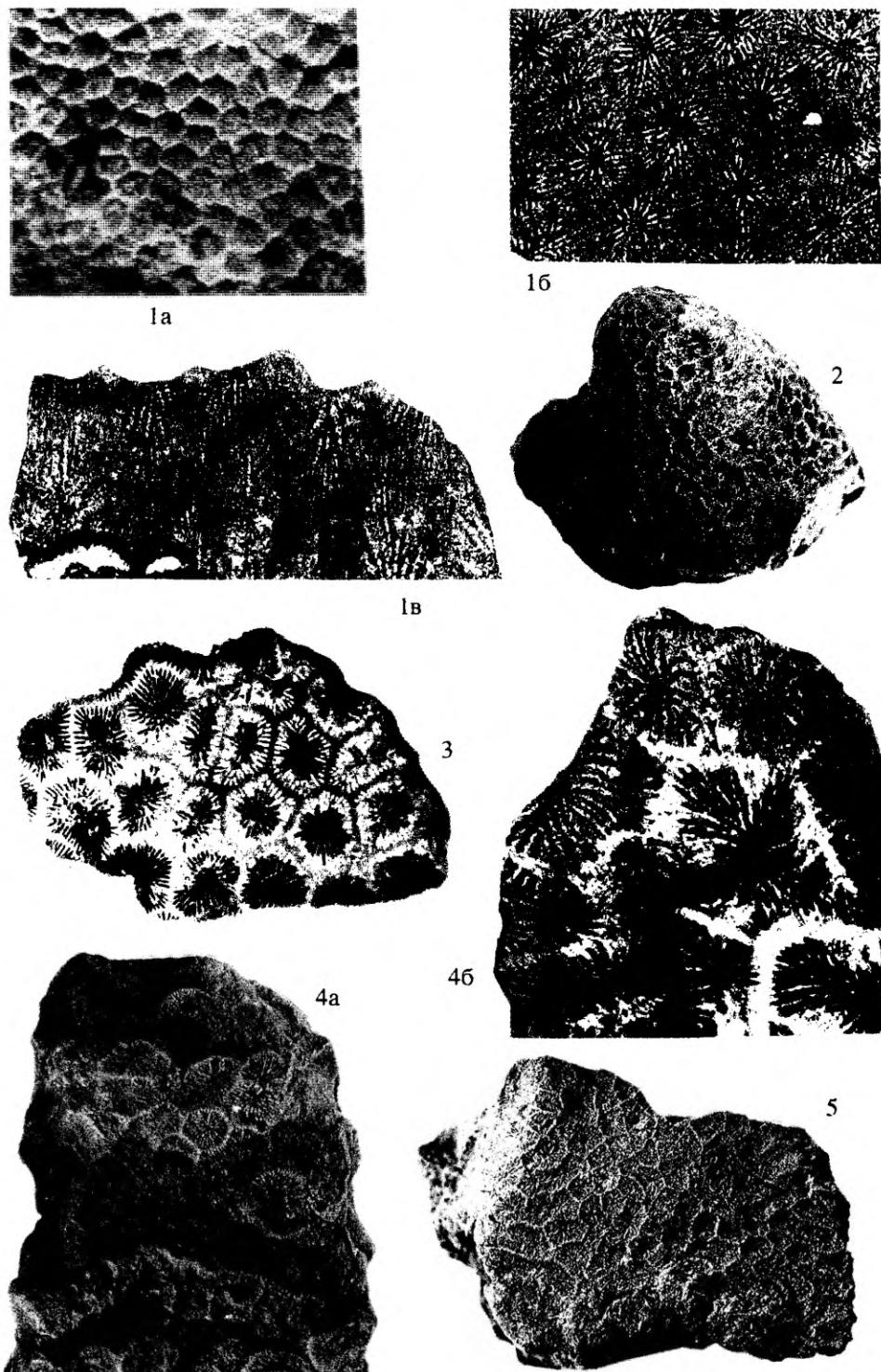
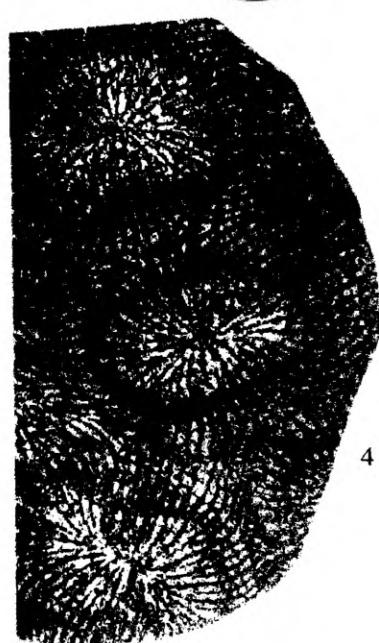
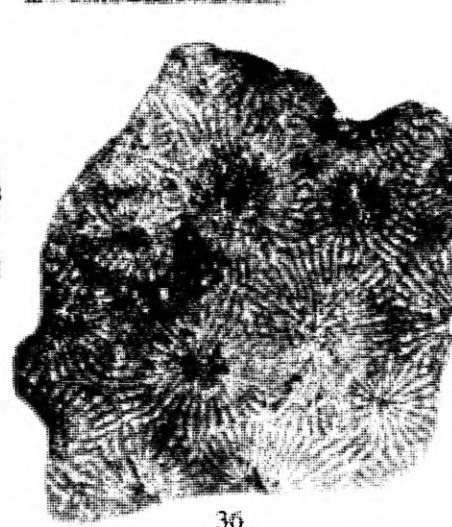
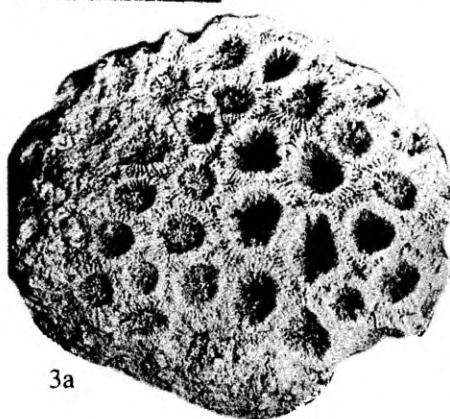
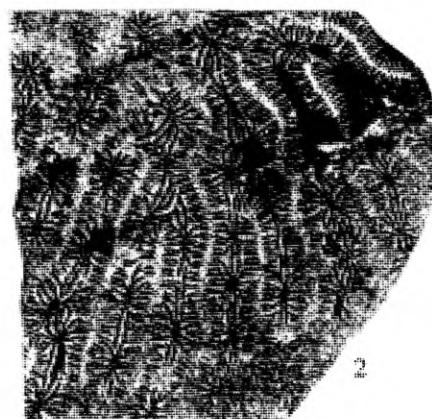


Таблица XXXII



**Рис. 57.** Строение скелетных элементов *Synastrea icaunensis* d'Orb.

*A* – септа в поперечном сечении,  $\times 60$ ; *B* – поры вблизи дистального края,  $\times 6$ ; *B* – диссепименты сбоку,  $\times 5$ ; *Г* – внутренний край септы сбоку,  $\times 4$

На боковой их поверхности расположены крупные острые шипики, образующие ряды, параллельные дистальному краю. В поперечном сечении септокост отчетливо прослеживается неправильная форма и неодинаковые размеры этих шипиков (рис. 57).

Эндотека состоит из редких синаптикул и диссепиментов. Последние значительно удлиненные и уплощенные. Столбик париетальный, образованный осевыми концами септокост.

**Размеры, мм:**

Экз. №№	Диаметр кораллитов	Расстояние между центрами кораллитов	Число септокост
14/2391	9–10	11	38–40
14/2496	10	10–11	35–42
14/2495	9–11	10–11	36–42

**Общие замечания.** Недостаточно подробное описание голотипа не позволяет провести сопоставление с ним наших экземпляров по всем признакам. Поддающиеся же сравнению признаки не обнаруживают между ними никаких сколько-нибудь существенных отличий.

**Сравнение.** Описываемый вид близок к *S. bellula* (d'Orbigny, 1850, с. 94), но отличается от него несколько меньшим диаметром кораллитов и меньшим изгибом септокост.

**Распространение.** Берриас Юго-Западного и Центрального Крыма; нижний неоком Франции.

**Материал.** Восемь колоний удовлетворительной сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Солнечноселье (3 экз.); нижний берриас; Белогорский р-н, р. Бурульча, гора Баксан (5 экз.); верхний берриас.

### Род *Baksanophyllia* Kusmicheva, 1972

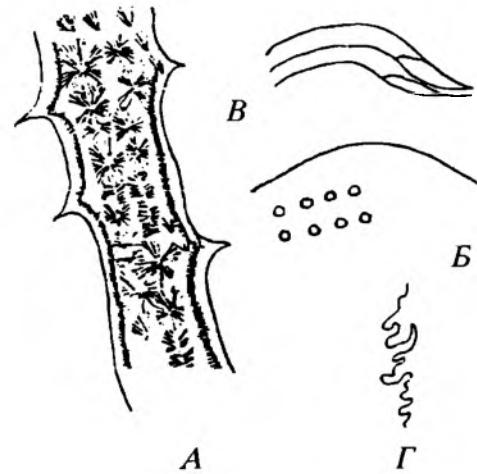
*Baksanophyllia cylindrica* Kusmicheva, 1972

Табл. XXIX, фиг. 4

*Baksanophyllia cylindrica*: Кузьмичева, 1972в, с. 51, табл. 8, фиг. 3.

**Голотип.** ПИН, № 4768/164; Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, с. Межгорье, гора Баксан; верхний берриас.

**Описание.** Коническо-цилиндрические тамнастероидные колонии. На ранней стадии роста при диаметре 12–13 мм внутри материнского кораллита возникают 1–2 дочерние почки. По мере дальнейшего роста количество дочерних почек увеличивается до 3–6, причем материнский кораллит смещается к



краю колонии, а дочерние кораллиты достигают его размеров. У наиболее крупных экземпляров, имеющих диаметр 25–30 мм и высоту 40–48 мм, насчитывается 5–6 кораллитов диаметром 4,5–6 мм. Расстояние между центрами соседних кораллитов 5–6 мм. Стенка между кораллитами отсутствует. Септокости пористые, причем этот признак наиболее отчетливо прослеживается на внутреннем и частично дистальном краях. При диаметре материнской чаши 10–11 мм насчитывается 58–60 радиально ориентированных септокост. При увеличении диаметра до 18 мм число септокост возрастает до 74. Все они толстые, постепенно утоняющиеся к осевому концу и состоящие из сложных трабекул. Боковая поверхность септокост в компактной своей части несет острые, беспорядочно расположенные зубчики неодинаковых размеров. Число септокост в дочерних кораллитах – 20–22.

Эндотека представлена уплощенными диссепиментами и синаптикулами, срастающимися иногда в короткие ряды. Столбик париетальный, слабо развитый.

Сравнение. Известен только данный вид.

Распространение. Верхний берриас – нижний готерив Центральной и Юго-Западной частей Горного Крыма.

Материал. Пять колоний хорошей сохранности. Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, с. Межгорье, гора Баксан (3 экз.); верхний берриас; Бахчисарайский р-н, р. Кача, с. Верхоречье (2 экз.); валанжин.

#### Род *Paracyclastraea* Kusmicheva, gen. nov.

Название рода от лат. *para* – рядом и *Cyclastraea*.

Типовой вид – *P. kamyschani* Kusm., sp. nov.; Азербайджан, р. Базарчай, с. Аликулиушаги; баррем.

Диагноз. Одиночные кораллиты дисковидной формы. Чашечная поверхность куполовидная с эллипсоидальной чашечной ямкой. В основании – морщинистая эпитеха.

Септы пористые, состоящие из простых и сложных трабекул, расположенных в дивергентную систему. Столбик париетальный грануловидный.

Сравнение. От близкого морфологически *Cyclastraea* отличается пористостью септ.

Видовой состав. Типовой вид.

#### *Paracyclastraea kamyschani* Kusmicheva, sp. nov

Табл. XXX, фиг. 1

Название вида в честь В.П. Камышана.

Голотип. ПИН, № 4768/167; Азербайджан, р. Базарчай, с. Аликулиушаги; баррем.

Описание. Одиночные кораллиты дисковидной формы высотой 8 мм и поперечным сечением 40 мм. Чашечная поверхность слабо выпуклая, чашечная ямка эллипсоидальная, углубленная. Уплощенное основание покрыто эпитекой.

Септы тонкие, пористые, слабо волнисто изогнутые, состоящие из простых и сложных трабекул. Число септ 190–200. Поры сосредоточены преимущественно у дистального и внутреннего краев септ; более пористы молодые септы. Боковые поверхности септ несут острые неодинакового размера шипики, расположенные, судя по поперечному сечению, незакономерно, чередуясь с одной и другой стороны плоскости септы. Диссепименты и синаптикулы слабо разви-

ты. Столбик эллипсоидальных очертаний, париетальный, гранулированный за счет внутренних краев септ.

Сравнение. Известен лишь описываемый вид.

Распространение. Баррем Малого Кавказа.

Материал. Два экземпляра хорошей сохранности. Азербайджан, Кубатлинский р-н, р. Базарчай, с. Аликулиушаги.

СЕМЕЙСТВО LATOMEANDRIIDAE ALLOITEAU, 1952

Род *Latomeandra* Edwards et Haime, 1848

*Latomeandra plicata* (Goldfuss, 1827)

Табл. XXX, фиг. 2

*Chorisastraea dubia*: Backer, Milaschevitsch, 1875–76, с. 116, табл. 39, фиг. 7, 8.

*Latomeandra plicata*: Vaughan et Wells, 1943, с. 119, табл. 10, фиг. 4; Wells, 1956, с. 380, рис. 269, 6.

Голотип. Место хранения неизвестно. Германия, Вюртемберг; верхний кимеридж.

Описание. Фацелоидно-меандридно-тамнастериоидные колонии с одним, двумя и тремя чашечными центрами. Чашки неглубокие, наружная поверхность колоний ребристая. Диаметр моноцентрических кораллитов 7–15 мм. Стенка – септотека и синаптикулита.

Септокости пористые преимущественно вблизи внутреннего края, слабо дугообразно изогнутые, сливающиеся, состоящие из простых и сложных трабекул. Боковые поверхности септокост с незакономерно расположенным шиповидными выступами. Число септокост 60–70 мм. На 1 мм приходится 3–4 септокости (рис. 58).

Эндотека представлена диссепиментами и синаптикулами. Столбик париетальный, слабо развит.

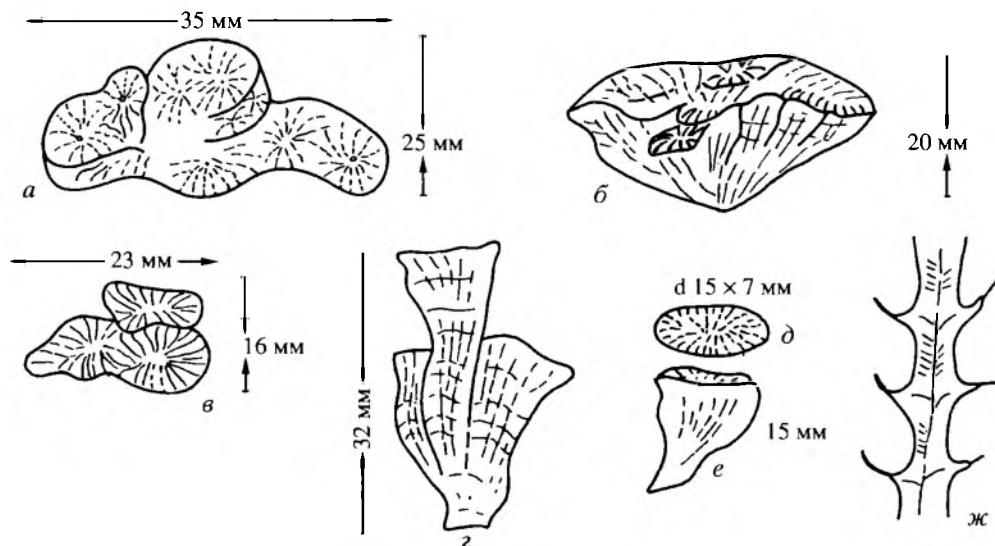


Рис. 58. Строение скелетных элементов *Latomeandra plicata* (Goldf.).

а – колония сверху, б – колония сбоку, нат. вел.; в – соотношение трех кораллитов; 2 – они же сбоку, нат. вел.; д, е – протокораллит сверху и сбоку, нат. вел.; ж – септа в поперечном сечении,  $\times 40$ .

**Сравнение.** От *L. fromenteli* Koby (Turpšek, 1972, с. 106, табл. 30, фиг. 1) из верхнего оксфорда – нижнего кимериджа Тетиической палеозоогеографической области отличается большим в два раза числом септокост.

**Распространение.** Верхний кимеридж – титон Германии, Югославии; верхний титон – нижний берриас Юго-Западного Крыма.

**Материал.** 12 целых колоний и фрагментов хорошей сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, старое шоссе Бахчисарай – Ялта; верхний титон – нижний берриас.

### Род *Thamnoseris* Thurmann et Etallon, 1864

*Thamnoseris arborescens* Felix, 1890–1891

Табл. XXX, фиг. 3

*Thamnoseris arborescens*: Felix, 1890–1891, с. 152, табл. 25, фиг. 11–15.

**Голотип.** Место хранения неизвестно. Мексика; ?неоком.

**Описание.** Дендровидные колонии тамнастероидного типа. Прутья диаметром 20–23 мм и высотой<sup>1</sup> 20–30 см дихотомически ветвятся и тесно примыкают друг к другу. Вершинная часть прутьев за счет неравномерности роста кораллитов заострена. На всей поверхности прутьев различимы мелкие, до 2,5–3 мм в диаметре, сжатые с боков многоугольные кораллиты. Глубина чашек 1,5–2 мм. Расстояние между центрами соседних кораллитов 3,5–3 мм. Стенка – синаптикулотека.

Септы – бисептальные пластины, компактные почти на всем протяжении, и только у внутреннего края различимы поры. Трабекулы, слагающие септы, простые. В поперечном сечении их видны один или чаще два ряда полос, состоящих из небольших пучков склеродермитов. Бисептальные пластины довольно тонкие, сливающиеся внутренними концами друг с другом. Всего их насчитывается от 24 до 42. На 1 мм приходится 3 септы.

Эндотека представлена многочисленными синаптикулами и очень малочисленными и плохо различимыми диссепментами. Столбик париетальный, образован осевыми концами септокост.

**Размеры, мм:**

Экз. №№	Диаметр кораллитов	Расстояние между центрами кораллитов	Число септ	Число септ в 1 мм
14/1635	2,5–3	3–3,5	22–28	3
14/1644	2–3	2,5–3,5	23–42	3
14/1644a	2,5	2–3,5	21–40	3

**Сравнение.** От *Th. sagratica* данный вид отличается дендровидной формой колоний и более толстыми септами.

**Замечания.** Описываемые экземпляры отличаются от голотипа данного вида несколько большими размерами (на 0,5 мм). Возможно, что это связано с внутривидовой изменчивостью.

**Распространение.** Верхний берриас Центрального Крыма; неоком Мексики.

**Материал.** 10 фрагментов колоний удовлетворительной сохранности. Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, с. Межгорье (4 экз.); Симферопольский р-н, р. Бештерек, с. Соловьевка (6 экз.).

<sup>1</sup> За высоту взято расстояние между соседними местами дихотомического ветвления.

*Thamnoseris carpatica* Могусова, 1971

Табл. XXXI, фиг. 1

*Thamnoseris carpatica*: Могусова, 1971, с. 106, табл. 28, фиг. 1; Turnšek, 1981, с. 29, табл. 31, фиг. 4, 5; Кузьмичева, 1988б, с. 169, табл. 5, фиг. 4а, б.

Г о л о т и п. Польша, Краков, музей Ягелонского ун-та. Коллекция Э. Морицовой, № 138. Румыния, Раро; нижний апт.

О п и с а н и е. Массивные цериоидно-тамнастериоидные корковидные колонии с уплощенной чашечной поверхностью. Чашки неглубокие. Кораллиты полигональных очертаний. Диаметр кораллитов 2,5–4 мм, расстояние между их центрами 3,5–5 мм. Стенка – синаптикулопетка.

Септы – бисептальные пластины слабо дугообразно изогнутые, осевыми краями сливающиеся с соседними септами. Пористость приурочена в основном к дистальному и внутреннему краю бисептальных пластин. Трабекулы, составляющие септы, простые, лежат дивергентно в плоскости септы. В поперечном сечении септ различимы крупные темные центры кристаллизации, окруженные фестончатыми пеннулами. Число бисептальных пластин 24–42. В 1 мм насчитывается 4 септы. Эндотека состоит из синаптикул, представляющих слияние соседних фестончатых выростов пеннул, слабо выраженных диссепментов и париетального (гранулированного) столбика.

С р а в н е н и е. По числу септ описываемый вид близок к *Th. morchella* (Reuss, 1854, с. 107, табл. 21, фиг. 9–10) из сантона Альп (Гозау), отличие же состоит в меньшем, почти в два раза диаметре кораллитов и более тонких септах.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний гортерив Юго-Западной части Горного Крыма; баррем – нижний апт Словении; нижний апт Румынских Карпат.

М а т е р и а л. 11 колоний удовлетворительной сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, возвышенности Кермен (3 экз.), Сараман, плато Патиль (8 экз.).

**Р о д *Latiastraea Beauvais, 1964***

*Latiastraea bella* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XXXI, фиг. 2

Н а з в а н и е вида от лат. *bellus* – красивый.

Г о л о т и п. ПИН, № 4768/173; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас.

О п и с а н и е. Массивные цериоидные колонии полусферической формы. Высота колоний 40–50 мм, ширина в основании 45–60 мм. Кораллиты многоугольных очертаний, чашки неглубокие. Размеры кораллитов 1,5–3 мм, расстояние между их центрами 2,5–3 мм. Почекование внечашечное, редко внутричашечное.

Стенка – септотека и синаптикулопетка. Септокости слабо пористые, поры развиты преимущественно на осевых концах. Трабекулы, слагающие соптокости, простые и сложные. В поперечном сечении септостох на боковых их поверхностях видны мелкие острые зубчики. На ранней стадии при диаметре 1,2 мм – 15 септостох, шесть из них первого порядка делят полость кораллита на неровные сектора. Септостохы последующих порядков возникли, по-видимому, неодновременно, т.к. имеют неодинаковую длину и толщину и развиты не во всех секторах. На взрослой стадии число септостох 30–34, осевые концы смежных септостох нередко сливаются. До центра кораллита доходят септостохи первого и второго порядков. У стенки кораллита в 1 мм располагается 4 септостохи.

Эндотека представлена обильными диссепиментами и редкими синаптикулами. Столбик губчатый, образованный осевыми концами септокост.

С р а в н е н и е. От *L. gracilis* отличается меньшим в два раза диаметром кораллитов и меньшим (на 10–20) числом септокост.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний берриас Юго-Западного Крыма.

М а т е р и а л. Пять колоний удовлетворительной сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка.

### *Latiastrea gracilis* (d'Orbigny, 1850)

Табл. XXXI, фиг. 3

*Prionastraea gracilis*: Orbigny, 1850, c. 93; Lejeune, 1935, c. 36, табл. 24, фиг. 12–14.

Г о л о т и п. Франция, Палеонтологическая лаборатория в Сорбонне. Коллекция А. Орбigny. Франция; нижний неоком.

О п и с а н и е. Массивные цериоидные колонии, полусферической формы. Размеры колоний – высота 35 мм, ширина 60–65 мм. Кораллиты многоугольных очертаний. Размеры кораллитов 4–5 мм, расстояние между их центрами 4,5–6 мм. Почекование внутричашечное.

Стенка – септотека и синаптикулопетека. Септокости слабо пористые, поры развиты преимущественно вблизи осевых концов. Трабекулы, слагающие септокости, простые и сложные. В поперечном сечении септокост на боковой поверхности их видны мелкие острые зубчики. Число септокост 44–49. Септокости первого и второго порядков доходят до центра, а третьего и четвертого до центра не доходят и большинство из них сливаются своими осевыми концами. У стенки кораллита в 1 мм располагается 3 септокости.

Эндотека представлена диссепиментами и синаптикулами. Столбик губчатый, образованный осевыми концами септокост.

С р а в н е н и е. Отличается от вида *L. bella* sp. nov. из этих же отложений юго-западной части Горного Крыма большими в два раза размерами кораллитов и большим (на 10–20) числом септокост.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний неоком Франции; верхний берриас Юго-Западной части Горного Крыма.

М а т е р и а л. Две колонии удовлетворительной сохранности. Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка.

### **Р о д *Microphyllia* d'Orbigny, 1849**

#### *Microphyllia inaequalis* (d'Orbigny, 1850)

Табл. XXXI, фиг. 4

*Ellipsocoenia inaequalis*: Lejeu, 1935, табл. 5, фиг. 1, 2 (изображение голотипа d'Orbigny, 1850).

Г о л о т и п. Франция, Палеонтологическая лаборатория в Сорбонне. Коллекция А. Орбigny, № 5373; нижний неоком.

О п и с а н и е. Массивные грибовидные и желваковидные цериоидно-меандриоидные колонии. Чашечная поверхность уплощенная. Кораллиты, неслившиеся в меандры, имеют полигональные очертания и поперечные сечения их достигают 5 × 6 мм или 6 × 10 мм. Ширина меандра 8–10 мм, протяженность их 13–15 мм, расстояние между центрами кораллитов в меандрах 3,5–7 мм. Холмы, разделяющие меандры, заостренные, невысокие. Стенка септотека и синаптикулопетека.

Септокости толстые, сливающиеся своими внутренними краями, пористые, состоящие из простых и сложных трабекул. Поры сосредоточены ближе к внутреннему краю септокост. Боковые поверхности септокост покрыты крупными

ми, резко выступающими шипиками, представляющими собой трабекулярные ответвления от срединной линии септы, либо выступающие фиброзные концы сложных трабекул. Число септокост в изолированных кораллитах 43–44. В 2 мм насчитывается 5 септокост. Диссепименты и синаптикулы присутствуют. Столбик париетальный, выражен слабо.

Сравнение. От *M. taurica* sp. nov. отличается большими в два раза размерами кораллитов и шириной меандров, более толстыми септокостами и меньшим (на 15–20) их числом, от *M. cretacea* sp. nov. из нижнего баррема Туркмении отличается большей шириной ложбин и меньшей их протяженностью, большим почти в два раза числом септокост и большей их толщиной.

Распространение. Нижний неоком Франции; верхний берриас Центрального Крыма.

Материал. Восемь колоний хорошей сохранности. Крым, Симферопольский р-н, р. Бештерек, с. Соловьевка.

*Microphyllia taurica* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XXXI, фиг. 5; табл. XXXII, фиг. 1

Название вида от древнего названия Крыма – Таврия.

Голотип. ПИН, № 4768/178; Крым, Симферопольский р-н, с. Курцы; нижний готерив.

Описание. Массивные цериоидно-меандридные колонии грибовидной и желваковидной формы с уплощенной чашечной поверхностью. Основание без эпитехи. Кораллиты по 3–4 индивидуума слиты в прямые, иногда слабо дугообразно изогнутые меандры, шириной 2,5–4 мм и протяженностью 10–15 мм. Размеры кораллитов 2,5–4 мм. Холмобразные стенки, разделяющие уплощенные меандры, невысокие, заостренные. В некоторых меандрах кораллиты индивидуализированы. Расстояние между чашечными центрами в меандрах 3–5 мм. Стенка септотека и синаптикулотека.

Септокости пористые, сливающиеся своими внутренними краями с соседними септокостами, состоят из простых и сложных трабекул. Пористость незначительная, поры приурочены, главным образом, ближе к внутреннему краю септокост. Число септокост в изолированных кораллитах 60–66. В 2 мм насчитывается 9 септокост. Боковые поверхности септокост несут незакономерно расположенные шиповидные выросты. Диссепименты и синаптикулы выражены слабо. Столбик париетальный, также выражен незначительно.

Сравнение. От *M. cretacea* sp. nov. из нижнего баррема Туркмении отличается меньшими размерами кораллитов и длиной меандров, более тонкими септокостами и значительно большим их числом.

Распространение. Нижний готерив Юго-Западного Крыма.

Материал. Четыре колонии хорошей сохранности. Крым, Симферопольский р-н, с. Курцы.

*Microphyllia cretacea* Kusmicheva, sp. nov.

Табл. XXXII, фиг. 2

Название вида от лат. *cretacea* – меловая.

Голотип. ПИН, № 4768/179; Туркмения, Малый Балхан; нижний баррем.

Описание. Массивные меандридные и субмеандридные колонии желваковидной формы. Почекование внутричашечное. Чашечные ложбины – меандры шириной 4–6 мм и длиной 25–30 мм разобщены заостренными холмами. Меандры прямые и искривленные, иногда дихотомирующие, чашечные центры в них несут

черты индивидуальности. Расстояние между чащечными центрами в меандрах 4–5 мм. Стенка – септотека и синаптикулопека. Септокости сравнительно тонкие, пористые, иногда сливающиеся со смежными септокостами. Боковые поверхности септокост с мелкими острыми шипиками, располагающимися в поперечном сечении септы незакономерно. Внутренние их края с булавовидными утолщениями. Число септокост в изолированных чашках 20–24. В области стенки в 1 мм насчитывается три септокости. Эндотека состоит из слабо выраженных диссепиментов и синаптикул. Столбик париетальный, “зерновидной” структуры.

Сравнение. От *Microphyllia* sp., описанного Э. Морицовой (Могусова, 1971, с. 125, табл. 31, фиг. 2) из нижнего апта Румынских Карпат, отличается более широкими меандрами и более толстыми септокостами, от *M. inaequalis* d'Orb. – большей протяженностью меандров, меньшим числом септокост и меньшей их толщиной.

Распространение. Нижний гортерив Юго-Западного Крыма; нижний баррем Западной Туркмении.

Материал. Три колонии хорошей сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, плато Патиль (1 экз.); Туркмения, Малый Балхан (2 экз.).

### Род *Ellipsocoenia* d'Orbigny, 1850

#### *Ellipsocoenia turbinata* (Fromentel, 1857)

Табл. XXXII, фиг. 3

*Favia turbinata*: Fromentel, 1857, с. 36, табл. 5, фиг. 1, 2; Кобу, 1898, с. 51, табл. 10, фиг. 1–4.

*Diplocoenia turbinata*: Кузьмичева, 1960, с. 136, табл. 5, фиг. 3, а–в.

*Diploastraea (Favia) turbinata*: Бендукидзе, 1961, с. 36, табл. 2, фиг. 2, а–в; табл. 5, фиг. 5.

*Ellipsocoenia turbinata*: Могусова, 1964, с. 100, табл. 30, фиг. 3, табл. 32, фиг. 2.

Голотип. Франция, Париж, Музей естественной истории. Коллекция Е. Фроментеля. Франция, Жене; гортерив.

Описание. Массивные плокоидно-цириоидные полусферические колонии с неровной чащечной поверхностью. Почекование внутричашечное и внечашечное. Чашки слабо выступают над поверхностью колонии, неглубокие, округлые или полигональных очертаний. Присутствуют две стенки – синаптикулопеки: внутренняя овальных или округлых очертаний диаметром 4,5–5 мм и наружная – полигональная размером 6–7 мм. В наружной стенке различимы амбулакры. Расстояние между чащечными центрами 4–7 мм.

Септокости слабо пористые, состоят из простых трабекул, образующих ветвевидно расходящуюся систему. В поперечном сечении септокост виден один или два ряда пучков склеродермитов. Смежные септокости осевыми концами сливаются. На взрослой стадии насчитывается 45–54 септокости. В 5 мм насчитывается 12–17 септокост.

Эндотека состоит из довольно немногочисленных синаптикул и хорошо развитых диссепиментов. Диссепименты крупные, располагающиеся наклонно в сторону осевой части. Столбик париетальный, образованный осевыми концами септокост (рис. 59).

Перитека включает кости и диссепименты. Септокости соседних кораллитов касаются друг друга своими периферическими концами.

Размеры, мм:

Экз. №№	Диаметр кораллитов	Расстояние между центрами кораллитов	Число септокост
14/2515	4,5–5	4,5–5	54
14/1770	4,5–5	4–5	47–52
14/1769	5–6,5	5–6,5	43–47

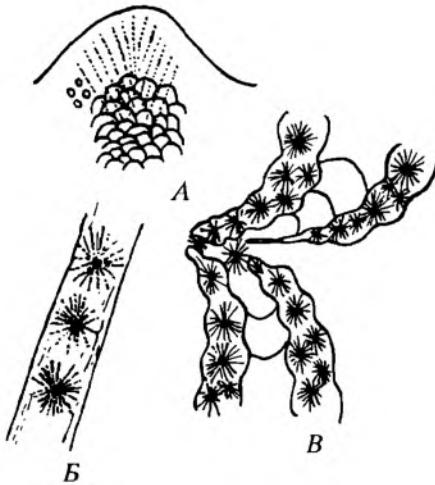
**Рис. 59.** Строение скелетных элементов *Ellipsocoenia turbinata* From.

А – септа сбоку,  $\times 3$ ; Б – септа в поперечном сечении,  $\times 60$ ; В – сочетание осевых концов септ,  $\times 40$

**Сравнение.** Близкими к описываемому виду являются *E. taurica* (Караш, 1907, с. 248, табл. 22, фиг. 10; табл. 23, фиг. 5) и *E. gracilis* (там же, с. 249, табл. 22, фиг. 2; табл. 23, фиг. 18). От первого отличие состоит в меньшем диаметре кораллитов, от второго – в большем диаметре кораллитов и большем количестве септокост. От *E. sargathica* (Mogusowa, 1964, с. 99, табл. 30, фиг. 4; табл. 31, фиг. 4) из готерива и баррема Карпат отличается ровными очертаниями внутренней стенки кораллитов.

**Распространение.** Нижний готерив Юго-Западной части Горного Крыма; готерив Франции; готерив – баррем Карпат.

**Материал.** 20 колоний хорошей сохранности. Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, плато Патиль, возвышенности Кермен и Сараман.



### Род *Ovalastraea* d'Orbigny

#### *Ovalastraea heckeri* Kusmicheva, 1982

Табл. XXXII, фиг. 4

*Ovalastraea heckeri*: Кузьмичева, 1982б, с. 105, табл. 1, фиг. 6.

**Голотип.** ПИН, № 4768/183; Узбекистан, Бухарская обл., пос. Дженгельды; верхний апт (клансей).

**Описание.** Массивные плокоидные колонии полусферической или уплощенной формы. Размеры колоний: высота 2–3,5 см, поперечное сечение 7–9 см. Почекование внутри- и внешнеочечное. Кораллиты слегка приподняты над чашечной поверхностью. Очертания их округлые, овальные, иногда из-за тесноты расположения многоугольные. Диаметр кораллитов 9–13 мм; расстояние между центрами соседних кораллитов 8–12 мм. Чашки бокаловидные. Септокости ровные, сравнительно тонкие, но в периферической части несколько утолщенные, состоят из незакономерного чередования простых и сложных трабекул. Число септ – 58–60. Пористость септокост выражена слабо. Поры приурочены главным образом к внутренним краям септокост. Столбик париетальный, образованный внутренними краями септокост. Диссепменты обильно представлены, синаптикулы редки. Стенка – паратека и частично септотека. Узкая перитеха состоит из диссепментов и костальных участков септ.

**Сравнение.** От *O. polygonalis* All. (Turnšek, 1981, с. 29, табл. 28, фиг. 1–5) из баррема и нижнего апта Словении отличается большим в два раза диаметром кораллитов и большим (на 20–25) числом септокост.

**Распространение.** Баррем Малого Кавказа, верхний апт (клансей) Центральных Кызылкумов.

**Материал.** 22 колонии хорошей сохранности. Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулиушаги (1 экз.); баррем; Узбекистан, Бухарская обл., пос. Дженгельды (21 экз.); верхний апт (клансей).

## ЛИТЕРАТУРА

- Аркелл М.* Юрские отложения земного шара. М.: Изд-во иностр. лит., 1961. 586 с.
- Бабаев Р.Г.* Новый вид склерактиний рода *Dimorphocoenia* из кимериджа Малого Кавказа // Палеонтол. журн. 1970. № 2. С. 107–109.
- Бабаев Р.Г., Краснов Е.В.* Формы роста кораллов современных и древних рифовых лагун // Кораллы и рифы фанерозоя СССР. Тр. IV Всесоюз. симпоз., Тбилиси, 1978. М., 1980. С. 166–171.
- Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964. Т. 1. Протоморфология. 432 с.; Т. 2. Органология. 446 с.
- Бендукидзе Н.С.* Верхнемеловые кораллы окрестностей Годогани и Удзлоури // Тр. ГИН АН ГССР, 1956. Т. 9. С. 79–125.
- Бендукидзе Н.С.* К изучению нижнемеловых кораллов Крыма // Тр. ГИН АН ГССР. Сер. геол. 1961. Т. 12 (17). С. 5–40.
- Бендукидзе Н.С.* Позднеюрские кораллы рифогенных отложений Кавказа и Крыма // Тр. ГИН АН ГССР. Н. С. 1982. Вып. 74. С. 166.
- Бендукидзе Н.С., Сихарулидзе Г.Я.* О таксономическом значении эпитехи и способа размножения шестилучевых кораллов // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1971. Т. 46, вып. 2. С. 142–143.
- Бендукидзе Н.С., Чиковани А.А.* Шестилучевые кораллы // Основы палеонтологии: Губки, археоциаты, кишечнополостные. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 357–423.
- Богданова Т.Н., Лобачева С.В., Прозоровский В.А., Фаворская Т.А.* О расчленении берриасского яруса Горного Крыма // Вестн. ЛГУ. Геология. География. 1981. № 6, вып. 1. С. 5–14.
- Бугрова И.Ю.* Некоторые результаты изучения нижнемеловых склерактиний горных районов Западной Туркмении // Фанерозойские рифы и кораллы СССР. Тр. V Всесоюз. симпоз. по кораллам и рифам. Душанбе, 1983. М., 1986. С. 94–97.
- Бугрова И.Ю.* Кишечнополостные ургонской фации Западного Копетдага // Палеонтологический метод в практической стратиграфии. М.: Изд-во АН СССР, 1989. С. 23–31.
- Бугрова И.Ю., Верба Ю.Л. и др.* Нижнемеловой рифовый комплекс Большого Балхана // Геологическое строение Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1987. С. 79–99.
- Бугрова И.Ю., Преображенский М.Б. и др.* Нижнемеловые рифовые комплексы Западной Туркмении // Вестн. ЛГУ. Геология. География. 1985. № 7, вып. 1. С. 22–30.
- Верба Ю.Л., Прозоровский В.А.* Готеривские и барремские отложения Малого Балхана // Там же. 1972. № 6. С. 51–63.
- Войновский-Кригер К.Г.* О направлении завивания септ у ругоз // Кораллы и рифы фанерозоя СССР: Тр. IV Всесоюз. симпоз. Тбилиси, 1978. М., 1980. С. 98–100.
- Геккер Р.Ф.* О прижизненных связях организмов геологического прошлого // Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966. С. 14–30.
- Герасимов П.А.* Руководящие ископаемые мезозоя Центральных областей европейской части СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1955. Ч. 1. 374 с.; Ч. 2. 89 с.
- Гиляров М.С.* О функциональном значении симметрии организмов // Зоол. журн. 1944. Т. 23. С. 213–215.
- Дампель Н.Х., Котович В.А.* Тип *Coelenterata* // Атлас-руководство ископаемых фаун СССР: Нижний отдел меловой системы. М.: Госгеолтехиздат, 1949. Т. 10. С. 80–95.
- Друшниц В.В.* Нижнемеловые отложения Крыма // Атлас нижнемеловой фауны Крыма и Северного Кавказа. М.: Госгеолтехиздат, 1960. С. 53–74.

- Друшциц В.В. Биостратиграфия и аммониты нижнего мела Крыма и Северного Кавказа: Автoref. дис. ... д-ра геол. наук. М.: 1963. 54 с.*
- Жинью М. Стратиграфическая геология. М.: Изд-во иностр. лит., 1952. 1–638 с.*
- Иванова-Казас О.М. Становление билатеральной симметрии в онтогенезе Metazoa // Эволюционная морфология беспозвоночных. Л.: Наука, 1983. С. 90–110.*
- Ивлева И.В. Элементы энергетического баланса актиний // Тр. Севастоп. биол. станции. 1964. Т. 15. С. 410–428.*
- Ильина Т.Г. Новые данные о происхождении шестилучевых кораллов // Докл. АН СССР. 1963. Т. 148, № 1. С. 194–196.*
- Ильина Т.Г. Четырехлучевые кораллы поздней перми и раннего триаса Закавказья. М.: Наука, 1965. 104 с.*
- Ильина Т.Г. Историческое развитие кораллов. Подотряд Polycoeliina. М.: Наука, 1984. 182 с.*
- Ископаемые рифы и методика их изучения: Тр. III палеоэкол.-литол. сессии, УФ АН СССР. Свердловск. 1968. 251 с.*
- Каракаш Н.И. Нижнемеловые отложения Крыма и их фауна. СПб., 1907. 482 с. (Изв. СПб. о-ва естествоиспытателей; Т. 32, вып. 5).*
- Келлер Н.Б. Новые данные о некоторых видах мадрепоровых кораллов из рода *Flabellum* // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1974. Т. 98. С. 199–212.*
- Келлер Н.Б. Глубоководные мадрепоровые кораллы рода *Fungicocyathus* из Курило-Камчатского и Алеутского желобов // Там же. 1976. Т. 99. С. 31–44.*
- Келлер Н.Б. Новые виды рода *Leptopeltis* и некоторые особенности глубоководных агерматипных кораллов // Там же. 1977. Т. 108. С. 37–42.*
- Королюк И.К., Михайлова М.В. и др. Ископаемые органогенные постройки, рифы и методы их изучения. М.: Наука, 1975. 235 с.*
- Краснов Е.В. Принципы систематики склерактиний // Склерактинии мезозоя СССР. М.: Наука, 1965а. С. 3–13.*
- Краснов Е.В. Об экологических особенностях титонских склерактиний Крыма и их генетических связях // Тр. I Всесоюз. симпоз. по изуч. ископаемых кораллов. М.: Наука, 1965б. Вып. 4: Склерактинии мезозоя СССР. С. 14–21.*
- Краснов Е.В. Филогенез и проблема целостности группы *Scleractinia* // Мезозойские кораллы СССР: Тр. II Всесоюз. симпоз. по изуч. ископаемых кораллов. М.: Наука, 1970. С. 15–40.*
- Краснов Е.В. Морфология скелета склерактиний // Морфология и терминология кишечнополостных. М.: 1971. С. 52–68. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР).*
- Краснов Е.В., Силина А.В. Кораллобионты колоний мадрепоровых кораллов // Биология коралловых рифов: Исследования на банке Фантом (Тиморское море). Владивосток, 1983. С. 43–50.*
- Круглов С.С., Кузьмичева Е.И. Новые данные о фауне кораллов Мармарошских утесов (Закарпатье) // Палеонтол. сб. / Львов. ун-т. 1968. Вып. 2, № 5. С. 58–62.*
- Крыжановский С.Г. Принцип рекапитуляции и условия исторического понимания развития // Памяти академика А.Н. Северцова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 281–366.*
- Кузьминская К.С., Хайн В.Е. Развитие рифов в истории Земли // Жизнь Земли. 1964. № 2. С. 31–43.*
- Кузьмичева Е.И. Шестилучевые кораллы // Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. М.: Госгеолтехиздат, 1960. С. 125–142.*
- Кузьмичева Е.И. Новые виды ранневаланжинских одиночных склерактиний Горного Крыма // Палеонтол. журн. 1963. № 3. С. 18–26.*
- Кузьмичева Е.И. Стратиграфическое и фациальное распространение шестилучевых кораллов (склерактиний) в неокоме Горного Крыма // Природные и трудовые ресурсы Левобережной Украины: Материалы II Межведомств. науч. конф. М.: Недра, 1966а. Т. 6. С. 58–63.*
- Кузьмичева Е.И. Значение склерактиний и их построек для палеозоогеографического районирования // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1966б. Т. 41, вып. 6. С. 145–146.*
- Кузьмичева Е.И. К морфологии раннемеловых склерактиний // Палеонтол. журн. 1967. № 4. С. 48–55.*

Кузьмичева Е.И. Новые данные по экологии раннемеловых склерактиний Крыма, Малого Кавказа и Средней Азии // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1972а. Т. 47, вып. 6. С. 112–119.

Кузьмичева Е.И. Биотические взаимоотношения раннемеловых склерактиний // Палеонтол. сб. / Львов. ун-т. 1972б. № 9, вып. 1. С. 26–34.

Кузьмичева Е.И. О берриасских склерактиниях Горного Крыма // Палеонтол. журн. 1972в. № 2. С. 47–52.

Кузьмичева Е.И. Новые виды раннемеловых склерактиний Горного Крыма // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Наука, 1972г. С. 106–110.

Кузьмичева Е.И. Барремские органогенные постройки некоторых районов юга СССР // Литология и палеогеография биогенных массивов. М.: Наука, 1975. С. 174–183.

Кузьмичева Е.И. Закономерности развития эпитехи у одиночных склерактиний // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1980а. Т. 55, вып. 1. С. 85–92.

Кузьмичева Е.И. Ископаемые горгониды // Палеонтол. журн. 1980б. № 4. С. 3–12.

Кузьмичева Е.И. Кораллы // Ургонские отложения Советских Карпат. М.: Наука, 1980в. С. 90–108.

Кузьмичева Е.И. Тип *Coelenterata*. Кишечнополостные // Развитие и смена простейших, кишечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1981. С. 51–73.

Кузьмичева Е.И. Пути развития колониальности и морфогенез у склерактиний // Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1982а. С. 26–43.

Кузьмичева Е.И. Кораллы верхнего апта (клансая) Центральных Кызылкумов // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1982б. Т. 57, вып. 2. С. 98–111.

Кузьмичева Е.И. О глубоководных кораллах Средиземного моря и центральной части Атлантического океана // Вестн. МГУ. Сер. 4. Геология. 1983а. № 1. С. 23–31.

Кузьмичева Е.И. Класс *Anthozoa* // Валанжин Мангышлака. М.: Наука, 1983б. С. 28–34.

Кузьмичева Е.И. Развитие колониальности у склерактиний // Палеонтол. журн. 1986а. № 4. С. 3–14.

Кузьмичева Е.И. Коралловые заросли Средиземного моря и их ископаемые аналоги // Фанерозойские рифы и кораллы СССР: Тр. V Всесоюз. симпоз. по кораллам и рифам. Душанбе, 1983. М.: Наука, 1986б. С. 97–100.

Кузьмичева Е.И. Верхнемеловые и палеогеновые кораллы СССР. М.: Наука, 1987а. 187 с.

Кузьмичева Е.И. Склерактинии: современные и ископаемые // Рифы и рифообразующие кораллы. М.: Наука, 1987б. С. 148–170.

Кузьмичева Е.И. Кораллы из нижнебарремских органогенных построек Малого Балхана и Туаркыра // Геологическое строение Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1987в. С. 217–262.

Кузьмичева Е.И. Основные особенности функциональной морфологии колониальных организмов // Современная палеонтология. М.: Недра, 1988а. Т. 1. С. 123–139.

Кузьмичева Е.И. Меловые кораллы Азербайджана // Меловая фауна Азербайджана / Ин-т геологии АН АзССР. Баку: Элм, 1988б. С. 153–183.

Кузьмичева Е.И. Этапы развития склерактиний и октокораллов // Биотические события на основных рубежах фанерозоя. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 90–103.

Кузьмичева Е.И., Прозоровский В.А. Барремские органогенные постройки Западной Туркмении // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1968а. Т. 48, вып. 1. 153 с.

Кузьмичева Е.И., Пяновская И.А. Новые местонахождения альбских кораллов в Центральных Кызылкумах // Докл. АН СССР. 1968б. Т. 183, № 1. С. 176–177.

Кузьмичева Е.И., Пяновская И.А. Условия захоронения, систематический состав и экологические особенности альбских склерактиний Центральных Кызылкумов // Вестн. МГУ. Сер. 4, Геология. 1970. № 4. С. 70–74.

Кузьмичева Е.И., Шаля А.А. Органогенные образования в неокомских отложениях Центрального Крыма // Изв. вузов. Геология и разведка. 1962. № 12. С. 28–34.

Лысенко Н.И., Янин Б.Т. Биостратиграфическая характеристика типового разреза верхней юры и нижнего мела Центрального Крыма // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1979. № 6. С. 70–80.

*Макридин В.П., Кац Ю.И., Кузьмичева Е.И.* Принципы, методика и значение фауны коралловых построек для зоогеографического районирования юрских и меловых морей Европы, Средней Азии и сопредельных стран // Ископаемые рифы и методика их изучения. Свердловск, 1968. С. 184–195.

*Макридин В.П., Мейен С.В.* Палеобиогеографические исследования // Современная палеонтология. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 5–31.

*Марковский Б.П.* Методы биофацциального анализа. М.: Недра, 1966. 271 с.

*Марфенин Н.Н.* Вариации в строении “модулей” у киндарий как показатель фенотипической изменчивости // Внутривидовая изменчивость кораллов и спонгиоморфид. М.: Наука, 1992. С. 3–9.

*Мейен С.В.* Морфологические исследования в палеонтологии // Современная палеонтология. М.: Недра, 1988. Т. 1. С. 80–123.

*Мельникова Г.К.* Новые позднетриасовые кораллы подотряда *Protoheterastraeina* Melnicova, subord. nov. Юго-Восточного Памира // Новые виды ископаемой флоры и фауны Таджикистана. Душанбе, 1984. С. 56–74.

*Мельникова Г.К.* Новые данные по систематике и филогении пахитекалид (склерактиний) // Фанерозойские рифы и кораллы СССР. Тр. V Всесоюз. симпоз. по кораллам, Душанбе, 1983. М.: Наука, 1986. С. 83–89.

*Найдин Д.П.* Эпейрогенез и эвстазия // Вестн. МГУ. Сер. 4, Геология. 1976. Вып. 2. С. 3–16.

*Найдин Д.П., Алексеев А.С.* Значение данных океанского бурения для интерпретации обстановки накопления и условий обитания фауны сеномана Горного Крыма // Эволюция организмов и биостратиграфия мелового периода. Владивосток, 1981. С. 7–21.

*Найдин Д.П., Беньяновский В.Н., Копаевич Л.Ф.* Методы изучения трансгрессий и регрессий. М.: Изд-во МГУ, 1984. 162 с.

*Наумов Д.В., Пастернак Ф.А.* Тип кишечнополостных // Жизнь животных. М.: Просвещение, 1968. Т. 1. С. 223–326.

*Попов А.В.* О соотношении биотических и абиотических факторов в эволюции // Тр. 33-й сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва, Ленинград, 1987. Л., 1989. С. 101–109.

*Преображенский Б.В.* О номенклатуре жизненных форм кораллов // Биология моря. Систематика и экология. Владивосток, 1975. № 1. С. 23–30.

*Преображенский Б.В.* Современные рифы. Владивосток: ДВНЦ, 1986. 240 с.

*Преображенский Б.В., Арзамасцев И.О.* Жизненные формы колониальных склерактиний // Палеонтол. журн. 1985. № 4. С. 4–11.

*Преображенский Б.В., Иванов Н.А.* Влияние света на скелетный рост и жизненные формы рифостроящих кораллов // Биология коралловых рифов. Владивосток, 1982. С. 82–90.

*Преображенский Б.В., Краснов Е.В.* Онтогенез некоторых современных и ископаемых кораллов рода *Flabellum* (*Scleractinia*) // Биол. коралловых рифов. Морфол., системат., экол. М., 1980. С. 183–191.

*Раун Д., Стенли С.* Основы палеонтологии. М.: Мир, 1974. 390 с.

*Рейтлингер Е.А.* Принципы проведения биостратиграфических границ на основе изучения каменноугольных фораминифер // Тез. докл. 18-й сес. ВПО. Л., 1972. С. 84–85.

*Соколов Б.С.* Этапность развития органического мира и биостратиграфические границы // Тр. 18-й сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва: Проблемы этапности развития органического мира. Л., 1978. С. 5–11.

*Тейс Р.В., Найдин Д.П.* Палеотермометрия и изотопный состав кислорода органогенных карбонатов. М., 1973. С. 233–252.

*Титлянов Э.А., Звалинский В.И.* и др. Фотосинтез зооксантелл рифостроящих кораллов в разных условиях освещения // Биология коралловых рифов. Исследования на банке Фантом. Владивосток, 1983. С. 51–74.

*Федотов Д.М.* Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М.: Наука, 1966. 404 с.

*Фисуненко О.П., Ковальский А.И.* О некоторых результатах изучения колец нарастания каменноугольных кораллов Донецкого бассейна // Нов. данные по стратигр. и фауне фанерозоя Украины. Киев, 1982. С. 160–163.

Халилов А.Г. Нижнемеловые отложения азербайджанской части Малого Кавказа. Баку: Изд-во АН АзССР, 1959. 295 с.

Циттель К. Основы палеонтологии. Палеозоология. Ч. 1. Беспозвоночные. Л.: Госгеонефтеиздат, 1934. С. 165–193.

Чернов В.Г. Новые данные о возрасте и происхождении Мармарошских утесов Советских Карпат // Вестн. МГУ. Сер. 4, Геология. 1968. Вып. 1. С. 126–127.

Чернов В.Г. Обоснование возраста ургонских отложений в Мармарошской зоне Советских Карпат // Ургонские отложения Советских Карпат. М.: Наука, 1980. С. 33–36.

Шишкин М.А. Закономерности эволюции онтогенеза // Современная палеонтология. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 169–209.

Яковлев Н.Н. О происхождении характерных особенностей *Rugosa* // Тр. Геол. ком. 1910. Вып. 66. С. 1–16.

Alloiteau J. Revision de la collection H. Michelin. I. Cretace // Mem. Mus. nat. hist. natur. N.S. 1941. T. 16. P. 110.

Alloiteau J. Madréporaires post-paléozoïques // Traité de Paléontologie. P., 1952. P. 539–684.

Alloiteau J. Contribution a la systématique des Madréporaires fossiles. Paris, Ed. du Centre Nat. Rech. Sci. 1957. Vol. 1. 462 p.

Alloiteau J. Recherches sur le développement du squelette chez des Madréporaires // Bull. Soc. géol. 1959. Ser. 7. T. 1. P. 678–686.

Alloiteau J. Sur le genre *Clausastraea* // Ann. paléontol. 1960. T. 46, N 1. P. 1–46.

Angelis d'Ossat G. Coralli del Cretacico inferiore della Catalogna // Palaeontol. Ital. 1905. T. 11. P. 169–251.

Barnes D.J., Lough J.M. The nature of skeletal density banding in scleractinian corals // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1989. Vol. 126, N 2. P. 119–134.

Beauvais L. Sur quelques genres nouveaux ou peu connus des madréporaires jurassiques // Eclog. geol. helv. 1970. T. 63, N 3. P. 1109–1131.

Beauvais L. Sur la taxonomie des Madréporaires mesozoïques // Acta palaeontol. pol. 1980. Vol. 25. N 3/4. P. 345–360.

Beauvais L., Chevalier J.P. La croissance périodique chez des scleractiniaires actuels et fossiles // Bull. Soc. zool. France. 1980. T. 105, N 2. P. 301–308.

Beauvais L., Mori K. *Amphiuandra*, a new genus in the family Amphiastraeidae (Mesozoic scleractinia) // Geobios. 1988. Vol. 21, N 1. P. 103–108.

Beauvais M. Un nouveau sous-ordre des Heterocoeniida // Mem. Bur. rech. géol. et minières. 1977. N 89. P. 271–282.

Becker E., Milaschevitsch C. Die Korallen der Nattheimer Schichten // Palaeontographica. 1875–1876. Bd. 21. S. 121–244.

Bölsche W. Die Korallen des nord-deutschen Jura und Kreide-Gebirges // Ztschr. Dt. geol. Ges. 1866. Bd. 18, H. 3. S. 439–486.

Chadwick N.E. Competition and locomotion in a free-living fungiid coral // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1988. Vol. 123, N 3. P. 189–200.

Cheetham A.H. Functional morphology and biofacies distribution of Cheilostome Bryozoa in the Danian Stage (Paleocene) of Southern Scandinavia // Smithsonian. Contrib. Paleobiol. 1971. Vol. 6. P. 1–88.

Chevalier J.P. Contribution a l'étude du développement du plan de Pourtales chez les Eupsammidae (Madréporaires); cas de *Balanophyllia italicica* Mich. sp. // Bull. Soc. géol. France. 1959 (1960). T. 1, N 7. P. 691–696.

Codez J., Saint-Seine R. Revision des Cirripedes Arcothoraciques fossiles // Bull. Soc. géol. France. Ser. 6. 1957. P. 699–719.

Coles S.L., Jokiel P.L., Lewis C.R. Thermal tolerance in tropical versus subtropical Pacific reef corals // Pacif. Sci. 1976. Vol. 30, N 2. P. 159–166.

Connell J.H. Population ecology of reef building corals // Biology and geology of coral reefs. L., 1973. Vol. 2. P. 205–245.

Cuif J.P. Etude ontogénique de quelques Madréporaires Caryophylliidae actuels et fossiles // Mem. Mus. nat. hist. natur. C. 1968. Fasc. 3. P. 101–156.

Cuif J.P. Indices d'affinités paléozoïques chez des Madréporaires du Trias supérieur // C. r. Acad. sci. D. 1974. T. 279. P. 1753–1756.

- Cuif J.P.* Caractères morphologiques, microstructuraux et systématiques des Pachythecalidae. Nouvelle famille des madréporaires triasiques // *Geobios*. 1975a. T. 8, N 3. P. 157–180.
- Cuif J.P.* Recherches sur des Madréporaires du Trias. III. Etude des structures pennulaires chez les Madréporaires triasiques // *Bull. Mus. nat. hist. natur. Ser. 3*. 1975b. N 310. P. 45–127.
- Cuif J.P.* Caractères et affinités de Gallitella, nouveau genre de madréporaires du Carnien des dolomites // *Mém. Bur. rech. géol. et minières*. 1977. N 89. P. 256–263.
- Cuif J.P.* Microstructure versus morphology in the skeleton of early Scleractinian corals // *III Intern. symp. on fossil cnidarians*. Warszawa, 1979. P. 107–121.
- Dana J.D.* Zoophytes: The United States exploring expedition during the years 1838–1842 under the command of Charles Wilkes, 1846–1849. Vol. VII. X, 740 p.
- Dana J.D.* Corals and coral islands. N.Y. 1872. 398 p.
- Dietrich W.* Steinkorallen des Malm und der Unterkreide im südlichen Deutsch-Ostafrika // *Paläontogr. Ztschr.* 1926. Suppl. VII. S. 40–102.
- Dinesen Z.D.* Shade-dwelling corals of the Great Barrier reef // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1983. Vol. 10, N 2. P. 173–185.
- Dodge R.E., Vaisnys J.B.* Skeletal growth chronologies of recent and fossil corals // *Skeletal growth of Agnatic organisms*. N.Y., L.: Plenum press, 1980. P. 493–514.
- Duncan P.M.* *Guynia annulata* // *Philos. Trans. Roy. Soc. London*. 1872. Vol. 162. P. 29–40.
- Duncan P.M.* On the rapidity of growth and variability of some Madreporaria on an Atlantic cable... // *Ann. Mag. Natur. Hist.* 1877. Vol. 20. P. 361–365.
- Edwards H., Haime J.* Recherches sur les polypiers // *Ann. Sci. natur.* 1848–1851. T. 9. P. 37–89, 211–344; T. 10, P. 65–114; 209–320; T. 11. P. 233–312; T. 12. P. 95–197; T. 13. P. 63–110; T. 15. P. 73–144; T. 16. P. 21–70.
- Edwards H., Haime J.* Histoire naturelle des coralliaires ou polypes proprement dits. P., 1857–1860. T. 1. 326 p.; T. 2. 633 p.; T. 3. 560 p.
- Ehrenberg C.G.* Corallenthiere des Rothen Meeres: Beitr. zur physiol. Kenntnis der Corallenthiere in Allgemeinen // *Abh. Kgl. Akad. Wiss. Berlin*. 1834. S. 225–380.
- Eichwald E.A.* *Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie*, 1865–1868. T. 11. Periode moyenne. 136 p.
- Eliašova H.* Sous-famille Rhipidogyrinae Koby, 1905 (Hexacorallia) des calcaires de Štramberk (Tithonien, Tchecoslovaquie) // *Čas. miner. a geol.* 1973. Roč 18, N 3, S. 276–287.
- Eliašova H.* Sous-ordre Amphiastraeina Alloiteau, 1952 (Hexacorallia) des calcaires de Štramberk (Tithonien, Tchecoslovaquie) // *Ibid.* 1975. Roč 20, N 1. S. 1–23.
- Eliašova H.* Corals of the order Hexanthinaria Montanaro Galitelli, 1975, Zoantharia de Blainville, 1830 of the Štramberk Limestone // *Vestn. Ustred. ústavu geol.* 1976. Vol. 51. P. 357–365.
- Etallon A., Thurmann J.* *Lethaea Bruntrutana ou Etudes paléontologiques et stratigraphiques sur le Jura Bernois et en particulier les environs des Porrentruy* // *Mem. Soc. Nat. Suisse*. 1862. Vol. 18. P. 357–412.
- Felix J.* Versteinerungen aus der Mexikanischen Jura und Kreide – Formation // *Palaeontographica*. 1890–1891. Bd. 37. S. 140–199.
- Felix J.* Die Anthozoen der Gosauschichten in den Ostalpen // *Ibid.* 1903. Bd. 49. S. 163–360.
- Felix J.* Beiträge zur Kenntnis der Korallenfauna des Syrischen Cenoman // *Beitr. Paläontol. Geol.* 1909. Bd. 22. S. 93–116.
- Flugel H.W.* Rugosa und Auloporida: Abstammung und systematische Stellung der Rugosa und Auloporida // *Paläontol. Ztschr.* 1985. Bd. 59, N 3/4. S. 201–210.
- Frakes L.* Climates throughout geological time. Amsterdam: Elsevier, 1979. 278 p.
- Frank F.* Aktive Lage und Ortsveränderung bei der Koloniekoralle *Manicina areolata* und ihre paläoökologische Bedeutung // *Senckenberg. Lethaea*. 1964. Bd. 45, N 1/4. S. 299–323.
- Fritzsche C.H.* Neue Kreidefaunen aus Südamerika (Chile, Bolivia, Peru, Columbia) // *Neus Jahrb. Miner. Beil.* 1924. Bd. 50. S. 313–334.
- Fromentel E.* Description des polypiers fossiles de l'étage neocomien // *Bull. Soc. Sci.* 1857. P. 1–78.
- Fromentel E.* Monographie des polypiers jurassiques superieurs: Etage portlandien // *Mem. Soc. Linn. Norm.* 1862. T. XII. P. 1–56.

- Gardiner J.S.* The ecology of solitary corals // John Murray Exped. Sci. Rep. 1939. Vol. 6. P. 243–250.
- Geyer O.F.* Die Oberjurassische Korallenfauna von Württemberg // Palaeontographica, A. 1954. Bd. 104. S. 121–220.
- Gilbert M.* Quelques Turbinoliidae cénozoïques des collections de l’Institut royal des sciences naturelles de Belgique // Bull. Inst. roy. sci. natur. Belg. Sci. terre. 1974. Vol. 50, N 1. P. 1–27.
- Gill G.A.* Quelques précisions sur les septes perforé des Polypiers mésozoïques // Mém. Soc. géol. France. N.S. 1967. N 106. P. 55–81.
- Gill G.A.* Essai de regroupement des stylines (Hexacoralliaires) d’après la morphologie des bords internes de leurs septes // Mém. Bur. rech. géol. et minières. 1977. N 89. P. 283–295.
- Gill G.A.* The fulturae (“compound synapticulae”), their structure and reconsideration of their systematic value // Acta palaeontol. pol. 1980. Vol. 25, N 3/4. P. 301–310.
- Gill G.A., Coates A.G.* Mobility, growth patterns and substrate in some fossil and Recent corals // Lethaia. 1977. Vol. 10, N 2. P. 119–134.
- Gill G.A., Russo A.* Presence d’une structure septale de type “montlivaltide” chez Trochosmilia, Madréporaire éocène // Ann. paléontol. 1973. T. 59. P. 1–61.
- Goldfuss A.* Petrefacta Germanie. 1, 2. B., 1826–1829. Bd. 1. S. 1–70, 71–168.
- Goreau T.F.* The phisiology of skeleton formation in corals // Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole. 1959. Vol. 116, N 1. P. 59–75.
- Haeckel E.* Systematische Phylogenie der wirbellosen Thiere. 1896. Bd. 2. XVIII, 720 S.
- Heider A.R.* Korallenstudien // Ztschr. wiss. Zool. 1886. Bd. 44. P. 507–535; 1891. Bd. 51. S. 315–322.
- Hill D.* Possible intermediates between Alcyonaria, Tabulata and Rugosa and Hexacorallia // Rep. XXI Intern. geol. congr. 1960. Pt XXII. P. 51–58.
- Jell I.S.* The microstructure of some scleractinian corals // Proc. II Intern. symp. coral. reefs. Brisbane, 1974. Vol. 2. P. 30–320.
- José M. Reig Oriol.* Madreporarios cretácicos de España. Barcelona, 1995. 45 p.
- José M. Reig Oriol.* Generos y especies nuevas de Madreporarios cretácicos de España. Barcelona, 1997. 34 p.
- Koby F.* Monographie des polypiers jurassiques de la Suisse // Mem. Soc. Paléontol. Suisse. 1881–1889. Vol. 7. P. 1–60; Vol. 8. P. 61–108; Vol. 10. P. 109–148; Vol. 11. P. 149–212; Vol. 12. P. 213–304; Vol. 13. P. 305–352.
- Koby F.* Monographie des polypiers crétaces de la Suisse // Ibid. 1895–1898. Vol. 22. P. 1–28; Vol. 23. P. 29–62; Vol. 24. P. 63–100.
- Koch G.* Über die Entwicklung des Kalkskelettes von *Astroides calyculus* und dessen morphologische Bedeutung // Zool. Stat. Neapel. Mitt. 1882. Bd. 3. S. 284–292.
- Kolosvary G.* The phylogenetic classification of the Madreporarian corals // J. Paleontol. 1960. Vol. 34, N 5. P. 1051–1053.
- Kühn O.* Die Micrabaciidae des Österreichischen Tertiars // Anz. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. 1967. Bd. 104, N 1/14. S. 319–336.
- Lafuste J.* La symétrie et le développement de l’appareil septal chez quelques polypiers anthozoaires de la famille des Stylinidae // Bull. Soc. Géol. France. 1957. Vol. 7, N 1/3. P. 149–157.
- Lamarck J.B.P.* Système des animaux sans vertèbres. P., 1801. 432 p.
- Lamarck J.B.P.* Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. P., 1816. Vol. 2. 568 p.
- Lambelet E.* Korallen im Korallen-Oolith mit besonderer Berücksichtigung der Gattungen Montlivaltia und Thecosmilia. Hamburg, 1968. 235 s.
- Lathuilière B.* Is morphology a good way to understand the evolution of corals? // Paleontol. Soc. Pap. 1996. № 1. P. 81–105.
- Lathuilière B.* Itinéraires astogéniques chez des coraux simples et coloniaux Montlivaltiides du bajocien de France // Géobios. 1996. Vol. 29, N 5. P. 557–603.
- Lejeune M.* Montlivaltia: Contribution à l’étude biologique des Hexacoralliaires fossiles // Ann. paléontol. 1935. Vol. 24. P. 99–135.
- Logan A.* Sediment-shifting capability in the Recent solitary coral *Scolymia cubensis* Edw. and Haime from Bermuda // Bull. Mar. Sci. 1988. Vol. 43, N 2. P. 241–248.
- Melnikova G.K., Roniewicz E.* Contribution to the systematics and phylogeny of Amphiastraeina (Scleractinia) // Acta palaeontol. pol. 1976. Vol. 21, N 1. P. 97–114.

- Michelin J.L. Iconographie zoophytologique: Description par localites et terrains des polypiers fossiles de France et pays environnans, 1840–1847. 1841–1843. P. 17–148; 1847. P. 1–348.*  
*Montanaro-Gallitelli E. Hexantiniaria a new order of Zoantharia (Anthozoa, Coelenterata) // Boll. Soc. paleontol. Ital. 1975. Vol. 14, N 1. P. 8–22.*
- Mori K. Intraspecific morphological variations in a Pleistocene solitary coral Caryophyllia (Premocyathus) compressa Jabe and Eguchi // J. Paleontol. 1987. Vol. 61, N 1. P. 21–31.*
- Mori K., Minoura K. Ontogeny of epitecal and septal structures in scleractinian corals // Lethaia. 1980. Vol. 13, N 4. P. 321–326.*
- Morycowa E. Hexacoralla des couches de Grodziszcz (Néocomien, Carpathes) // Acta palaeontol. pol. 1964. Vol. 9. P. 3–114.*
- Morycowa E. Les Madréporaires des Calcaires urgoniens de la série haut-tertiaire dans la Tatra Polonaise // Roczn. Pol. Tow. geol. 1966. Vol. 36. № 4. P. 519–542.*
- Morycowa E. Egzotyki wapieni typu sztramberskiego z koralowcami znad Jeziora Roznowskiego // Ibid. 1968. Vol. 38, N 1. P. 19–32.*
- Morycowa E. Hexacorallia et Octocorallia du crétacé inférieur de Rarau (carpathes orientales Roumaines) // Acta palaeontol. pol. 1971. Vol. 16, N 1/2. P. 1–149.*
- Morycowa E. Hexacorallia d'un bloc exotique de calcaire tithonique à Wozniki près de Wadowice // Acta geol. Pol. 1974. Vol. 24, N 3. P. 457–484.*
- Moseley H. Report on Helioporidae // Report on certain hydroid, alcyonarian and madreporarian corals procured during the voyage of H.M.S. "The Challenger". L., 1881. Vol. 2. P. 102–126.*
- Müller A.H. Grossablauf der Stammesgeschichte: Erscheinungen und Probleme. Jena, 1961. 116 s.*
- Ogilvie M.M. Microscopic and systematic study of madreporarian types of corals // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 1896. Vol. 187. P. 83–345.*
- Ogilvie M. Die Korallen der stramberger Schichten // Palaeontographica. 1896–1897. Suppl. 2, Abt. 7. S. 73–282.*
- Oliver W.A. The relationship between Rugosa and Scleractinia // III Intern. symp. on fossil cnidarians. Warszawa, 1979. P. 152–174.*
- Orbigny (A.d'). Prodrome de paléontologie. P., 1849–1850. Vol. 2. 450 p.*
- Pourtale L.F. Contributions to the fauna of the Gulf stream and great depths // Bull. Harvard Univ. Mus. Comp. Zool. Ser. 2. 1868. Vol. 1. P. 121–142.*
- Pratz E. Über die verwandtschaftlichen Beziehungen einiger Korallengattungen mit hauptsächlicher berücksichtigung ihrer Septal-Struktur // Palaeontographica. 1882. Bd. 29. S. 81–124.*
- Prever L. La fauna coralligena del cretaceo de Monti d'Ocre nell'Abruzzo Aquilano par Parona // Mem. Carte geol. Ital. 1909. T. 5, N 1. P. 51–147.*
- Reuss A.E. Beiträge zur Charakteristik der Kreideschichten in den Ost-alpen, Besonders im Gosauthale und am Wolfgangsee // Denkschr. Akad. Wiss. Wien. 1854. Bd. 7. S. 1–156.*
- Reuss A.E. Paläontologische Studies über die älter Tertiärschichten der Alpen // Ibid. 1868–1872. Bd. 28. S. 128–185; Bd. 29. S. 215–298; Bd. 33. S. 1–60.*
- Roemer F.A. Ueber eine durch die Häufigkeit hippuritenartiger Chamiden ausgezeichnete Fauna der oberturonen Kreide von Texas // Paläontol. Abh. 1888. Bd. 4. S. 281–296.*
- Roniewicz E. Complexastraea, Thecosmilia z Astartu Polski // Acta palaeontol. pol. 1960. Vol. 5, N 4. P. 451–470.*
- Roniewicz E. Les Madréporaires du Jurassique supérieur de la bordure des Monts de Sainte-Croix, Pologne // Ibid. 1966. Vol. 11, N 2. P. 157–264.*
- Roniewicz E. Les Scleractiniaires du Jurassique supérieur de la Dobrogea Centrale, Roumanie // Palaeontol. pol. 1976. Vol. 34. P. 17–121.*
- Roniewicz E. Pennular and non-pennular Jurassic Scleractinians – some examples // Acta palaeontol. pol. 1982. Vol. 27, N 1/4. P. 157–193.*
- Roniewicz E., Morycowa E. Development and variability of Tertiary Flabellum raristepatum (Scleractinia), King George Island, West Antarctica // Palaeontol. pol. 1987. N 40. P. 83–103.*
- Sammarco P.W. Polyp bailout: An escape response to environmental stress and new means of reproduction in corals // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982. Vol. 10, N 1. P. 57–65.*

*Schäfer P., Senowbari-Daryan B.* Aulastraea conica, eine neue Koralle (Scleractinia: Amphiastraeidae) aus Tithon-Riff-kalken der Madone-Berge // Senckenberg. lethaea. 1980. Bd. 61, N 1/2. S. 1–10.

*Schindewolf O.H.* Zur Kenntnis der Polycoeliens und Pleurophyllen. Eine Studie über ihre den Ban der “Tetracorallen” und ihre Beziehungen zu den “Madreporarien” // Abh. Reichsanst. Bodenforsch. N.F. 1942. H. 204. S. 1–234.

*Scott R.W.* Evolution of Late Jurassic and Early Cretaceous reef biotas // Palaios. 1988. Vol. 3, N 2. P. 184–193.

*Scrutton C.T.* Periodicity in Devonian coral growth // Palaeontology. 1965. Vol. 7, N 4. P. 552–558.

*Seilacher A.* Swimming habits of belemnites recorded by borning barnacles // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1968. Vol. 4, N 4. P. 279–285.

*Solomko E.* Die Jura- und Kreidekorallen der Krim // Зап. Имп. СПб. о-ва. Сеп. 2. 1888. Т. 24. С. 67–231.

*Sorauf J.E.* Microstructure and formation of dissements in the skeleton of the Recent Scleractinia (Hexacorals) // Biomineralis. Res. Rep. 1970. Vol. 2. P. 1–16.

*Sorauf J.E.* Skeletal microstructure and microarchitecture in Scleractinia (Coelenterata) // Palaeontology. 1972. Vol. 15, N 1. P. 88–107.

*Squires D.F.* The Cretaceous and Tertiary corals of New Zealand // Paleontol. Bull. Geol. Surv. 1958. Vol. 29, N 7. P. 1–107.

*Squires D.F.* Instance of evolution in the coral Flabellum // Bull. Geol. Soc. Amer. 1960. Vol. 71, N 12, pt 2. P. 1–1984.

*Stoddart D.R.* Ecology and morphology of recent reefs // Biol. Rev. 1969. Vol. 44. P. 433–498.

*Stoličzka F.* The corals or Anthozoa from the Cretaceous rocks of South India // Palaeontol. indica. 1873. Vol. 4. P. 133–190.

*Struve A.* Ein Beitrag zur Kenntnis des festen Gerüstes der Steinkorallen // Verhandl. Russ. Miner. Ges. 1898. Bd. 35. S. 43–116.

*Šuraru M.* Forme noi de coralieri din cretacicul superior al Bazinului Borodului // Stud. și cercet. geol. 1961. Vol. 6. P. 653–665.

*Szmarc-Froelich A., Pilson M.E.Q.* The effects of feeding frequency and symbiosis with Zooxantellae on the biochemical composition of Astrangia danae Edw. et Haime // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1980. Vol. 48, N 1. P. 85–97.

*Tamura T., Hada J.* Growth rate of reef building corals inhabiting in the South See island // Sci. Rep. Tōhoku Imp. Univ. 1932. Vol. 7. P. 433–455.

*Termier H., Termier G.* Biologie et ecologie des premiers fossiles. P., 1968. 213 p.

*Toula F.* Geologische Untersuchungen im centralen Balken // Denkschr. Akad. Wiss. Wien. 1889. Bd. 55. S. 1–108.

*Trautschold H.* Le Néocomien de Sably en Cremée // Mem. Soc. Natur. Moscou. 1886. Т. 15. P. 119–146.

*Tregouboff G.* Embranchements des Coelenteres // Tregouboff G., Rose M. Mannel planctonol méditerr. P., 1978. Т. 1. P. 263–264.

*Turnšek D.* Zgornjejurske korale iz južne Slovenije // Razpr. dissertationes. 1972. Vol. 15, N 4. P. 1–265.

*Turnšek D.* Spodnjekredne korale, hidrozoji in hetetide z Banske planote in Trnovskega gozda // Razpr. Slov. akad. znan. in umetn. Razpr. IV. 1974. Vol. 17, N 2. P. 33–124.

*Turnšek D., Buser S.* Cnidarian fauna from senonian breccia of Banjška planata (NW Jugoslavia) // Razpr. dissertationes. 1976. Vol. 19, N 3. P. 1–88.

*Turnšek D., Masse J.P.* The Lower Cretaceous hydrozoa and chaetidae from Provence (South-Eastern France) // Razpr. Slov. akad. znan. in umetn. Razpr. IV. 1973. Vol. 16. P. 217–244.

*Turnšek D., Michajlovic M.* Lower Cretaceous Cnidarians from Eastern Serbia// Razpr. dissertationes. 1981. Vol. 28. P. 1–54.

*Umbrove J.H.F.* Die Korallenfauna aus der Tuffkreide von Maastricht // Z. Bl. Miner. Geol. und Palaeontol. Ser. B. 1926. S. 414–416

*Vaughan T.W.* The geologic significance of the growth-rate of the Floridian and Bahaman shoul-water corals // J. Wash. Acad. Sci. 1915. Vol. 5. P. 591–600.

- Vaughan T.W., Wells J.W.* Revision of the suborders, families and genera of Scleractinia // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1943. N 44. P. 1–363.
- Volz W.* Über eine Korallenfauna aus dem Neocom der Bucowina // Beitr. Geol., Paläontol. Osterr.-Ung. Or. 1903. Bd. 15. S. 9–30.
- Wells J.W.* Corals of the Trinity group of the Comanchean of Central Texas // J. Paleontol. 1932. Vol. 6. P. 225–256.
- Wells J.W.* Cretaceous, Tertiary and Recent corals, Sponge and alga from Venezuela // Ibid. 1944. Vol. 18, N 5. P. 429–447.
- Wells J.W.* Lower Cretaceous corals from Trinidad // Ibid. 1948. Vol. 25, N 5. P. 608–616.
- Wells J.W.* Recent corals of the Marshall Islands // Geol. Surv. Profess. Pap. 1954. Vol. 260. P. 385–486.
- Wells J.W.* Treatise on invertebrate paleontology. Pt F. Coelenterata. Lawrense: Geol. Soc. Amer. and Univ. Kans. press, 1956. P. 328–437.
- Wise Sh.W., Jr, Hay W.W.* Ultrastructure of the septa of scleractinian corals // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1966. N 87. P. 187–188.
- Yonge C.M.* The biology of coral reefs // Adv. Mar. Biol. 1963. Vol. 1. P. 209–260.
- Young C.M., Nicolls A.G.* Studies on the physiology of corals // Great Barrier Reef expedition Sci. Rep. L., 1930–1932. Vol. 1. P. 213–251.
- Zibrowius H.* Caryophyllia sarsiae Zibrowius and other Recent deep-water Caryophyllia previously reffered to little known fossil species // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1974. Vol. 54, N 4. P. 769–784.
- Zibrowius H.* Les Scleractiniaires de la Méditerranée et de Atlantique nordoriental // Mém. Inst. océanogr. Monaco. 1980. N 11. P. 1–284.
- Zlatarski V.* Paraclausastraea un nouveau genre de Madreporaria de l'Aptien de la Bulgarie du Nord // Rév. Bulg. Geol. Soc. 1968. Vol. 29, pt 2. P. 159–171.
- Zlatarski V.* Cyclastraea meltensis, nouvelle espece de Madreporaria de l'Aptien de la Bulgarie // C. r. Acad. bulg. sci. 1970. Vol. 23, N 2. P. 201–204.

# ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ

## Таблица I

**Фиг. 1, 2.** *Blothrocyathus archaeum* Kusm. sp. nov.

1 – экз. ПИН, № 4768/1; поперечное сечение ( $\times 4$ ); 2 – голотип – ПИН, № 4768/2 ( $\times 4$ ); 2а, б – поперечное сечение; 2в – продольное сечение; Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Дашатлы; баррем

**Фиг. 3.** *Actinastraea kugusemensis* Kusm.; экз. ПИН, № 4768/3 ( $\times 3$ ); 3а – поперечное сечение; 3б – продольное сечение; Казахстан, Западный Караганда, кол. Сорхудук; нижний валанжин

**Фиг. 4.** *Actinastraea colliculosa* (Trautschold); экз. ПИН, № 4768/4; 4а – вид колонии сверху (нат. вел.); 4б – поперечное сечение ( $\times 20$ ); Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бордак, с. Трудолюбовка; нижний готерив

**Фиг. 5.** *Astinastraea retifera* (Stoličzka); экз. ПИН, № 4768/5 ( $\times 2$ ); продольное и поперечное сечение; южная часть Центральных Кызылкумов, пос. Джемельды, кол. Шурук; верхний апт (клансей)

## Таблица II

**Фиг. 1.** *Paramontlivaltia charcennensis* From.; экз. ПИН, № 4768/6; 1а – поперечное сечение ( $\times 1,5$ ); 1б – продольное сечение ( $\times 1,5$ ); Крым, с. Счастливое; верхний оксфорд

**Фиг. 2.** *Paramontlivaltia valanginensis* Kusm.; голотип – ПИН, № 4768/9; 2а – поперечное сечение ( $\times 4$ ); 2б – поперечное сечение ( $\times 1,5$ ); 2в – продольное сечение ( $\times 1,5$ ); Крым, Белогорский р-н, с. Новокленовка; нижний берриас

**Фиг. 3, 4.** *Selenegyra geikiei* Ogilvie; 3 – экз. ПИН, № 4768/14 ( $\times 3$ ); поперечное сечение; 4 экз. – ПИН, № 4768/15; 4а – поперечное сечение; 4б – вид кораллита сбоку ( $\times 3$ ); Крым, Бахчисарайский р-н, обнажение вдоль старого шоссе Бахчисарай–Ялта; верхний титон?–нижний берриас

## Таблица III

**Фиг. 1.** *Aulastraea conica* Schäfer and Senowbary-Dargan; экз. ПИН, № 4768/16 (нат. вел.); поперечные сечения разных участков одной колонии; Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, возвышенность 515; верхний берриас

**Фиг. 2.** *Aulastraea kalugini* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/17 (нат. вел.); поперечные сечения одной колонии; Туркмения, Красноводский р-н, возвышенность Малый Балхан; нижний баррем

**Фиг. 3.** *Opistophyllum caucasicum* Kusm.; голотип – ПИН, № 4768/18 ( $\times 3$ ); 3а – поперечное сечение; 3б – продольное сечение; Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Дашатлы; баррем

**Фиг. 4.** *Pseudopistophyllum magnum* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/19 ( $\times 0,5$ ); поперечное сечение; Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, гора Баксан; верхний берриас

**Фиг. 5.** *Amphiastraea gracilis* Koby; экз. ПИН, № 4768/20 ( $\times 2$ ); 5а – поперечное сечение; 5б – продольное сечение; Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, возвышенность 515; верхний берриас

#### Таблица IV

**Фиг. 1.** *Amphiastraea crimica* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/21 (×0,5); поперечное сечение; Крым, Севастопольский р-н, с. Передовое; верхний титон

**Фиг. 2.** *Amphiastraea aetiopica* Dietrich; экз. ПИН, № 4768/22; 2а – вид колонии сверху (нат. вел.); 2б – поперечное сечение (×2); Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас

**Фиг. 3.** *Amphiastraea khalilovi* Kusm.; голотип – ПИН, № 4768/23; поперечное сечение (×5); Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулиушаги; баррем

**Фиг. 4.** *Amphiastraea geratica* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/24; поперечное сечение (×3); Афганистан, провинция Герат; баррем

**Фиг. 5.** *Amphiastraea tarauensis* Mor.; экз. ПИН, № 4768/25; поперечное сечение (нат. вел.); Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулиушаги, с. Дашатлы; баррем

#### Таблица V

**Фиг. 1, 2.** *Amphiastraea tarauensis* Mor.; 1 – экз. ПИН, № 4768/25; поперечное сечение (×0,5); Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулиушаги, с. Дашатлы; баррем; 2 – экз. ПИН, № 4768/26; поперечное сечение (нат. вел.); Украина, Мармарошская зона Карпат, р. Апшица; баррем-апт

**Фиг. 3.** *Hykeliphyllum parvum* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/27 (×2); 3а – поперечное сечение; 3б – продольное сечение; Афганистан, р-н Мукура; баррем

**Фиг. 4.** *Pleurostylna turkmenensis* Kusm.; голотип – экз. ПИН, № 4768/28 (×5); Туркмения, Красноводская обл., возвышенность Малый Балхан; нижний баррем

**Фиг. 5.** *Placophyllia curvata* Turnšek; экз. ПИН, № 4768/29; поперечное сечение (нат. вел.); Украина, Мармарошская зона Карпат, р. Большая Уголька; баррем-апт

#### Таблица VI

**Фиг. 1.** *Placophyllia curvata* Turnšek; экз. ПИН, № 4768/29; продольное сечение (нат. вел.); Украина, Мармарошская зона Карпат, р. Большая Уголька; баррем-апт

**Фиг. 2.** *Dautlusmilia basarensis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/30; поперечное сечение (×3,5); Азербайджан, р. Базарчай, с. Даутлу; баррем

#### Таблица VII

**Фиг. 1.** *Dautlusmilia basarensis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/30; продольное сечение (×3,5); Азербайджан, р. Базарчай, с. Даутлу; баррем

**Фиг. 2.** *Acanthogyra columnaris* Ogilvie; экз. ПИН, № 4768/32 (нат. вел.); поперечное сечение; Крым, Севастопольский р-н, с. Передовое; верхний титон

**Фиг. 3.** *Acanthogyra parviseptata* Eliaš; экз. ПИН, № 4768/33 (×3); 3а – поперечное сечение; 3б – продольное сечение; Крым, р. Тонас, с. Красноселовка; нижний берриас

**Фиг. 4.** *Columellogyra lomensis* (Turnšek); экз. ПИН, № 4768/34; поперечное сечение (×4); Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулиушаги, с. Дашатлы; баррем

#### Таблица VIII

**Фиг. 1.** *Smolinoastraea smolini* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/37; продольное сечение (×3,5); Азербайджан, Кубатлинский р-н, р. Базарчай, с. Аликулиушаги; баррем

**Фиг. 2.** *Latusastraea polygonalis* (From.); экз. ПИН, № 4768/38; 2а – вид колонии сверху (нат. вел.); 2б – поперечное сечение (×3); 2в – продольное сечение (нат. вел.); Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка; нижний готерив

**Фиг. 3.** *Latusastraea exiguis* From.; экз. ПИН, № 4768/39; 3а – вид колонии сверху (нат. вел.); 3б – поперечное сечение (×3); Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка; нижний готерив

**Фиг. 4.** *Latusastraea provincialis* (d'Orb.); экз. – МЗ МГУ, № 64/15; поперечное сечение (×3); Украина, Мармарошская зона Карпат, р. Большая Уголька; баррем–апт

**Фиг. 5.** *Floria planinensis* Turek; экз. ПИН, № 4768/41; поперечное сечение (×4); Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, возвышенность 515; верхний берриас

#### Таблица IX

**Фиг. 1.** *Agathelia turbinata* (Trautsch.); экз. ПИН, № 4768/42; поперечный шлиф (×3); Крым, Бахчисарайский р-н, с. Трудолюбовка, плато Патиль; нижний готерив

**Фиг. 2.** *Pachycoenia balkhanensis* Kusm.; экз. ПИН, № 4768/43; 2а – поперечное сечение (×2); 2б – поперечное сечение (×3); 2в – продольное сечение (×2); Туркмения, Красноводская обл., возвышенность Малый Балхан; нижний баррем

**Фиг. 3.** *Heterocoenia exigua* (Mich.); экз. ПИН, № 4768/44; 3а – поперечное сечение (×2); 3б – продольное сечение (×2); Армения, с. Шишская; сантон

**Фиг. 4.** *Hexapetalum pium* Eliaš; экз. ПИН, № 4768/45; 4а – поперечный шлиф (×2); 4б – продольное сечение (×2); Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, возвышенность 515; верхний берриас

#### Таблица X

**Фиг. 1.** *Hexapetalum ivanovskii* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/46; 1а – поперечное сечение (нат. вел.); 1б – продольное сечение (нат. вел.); Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Высокое; верхний берриас

**Фиг. 2.** *Polypetalum submeandroides* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/47; 2а – поперечное сечение (×2); 2б – кораллит в поперечном сечении (×3); 2в – продольное сечение (×2); Крым, Куйбышевский р-н, с. Глубокое; верхний берриас

**Фиг. 3.** *Polypetalum prozorovskii* Kusm.; голотип – ПИН, № 4768/48; поперечное сечение (×2); Туркмения, Красноводская обл., возвышенность Малый Балхан; нижний баррем

**Фиг. 4, 5.** *Tiaresmilia casteri* Wells; 4 – экз. ПИН, № 4768/49; 5 – экз. ПИН, № 4768/249; вид кораллитов сверху и сбоку (×2); Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулиушаги; баррем

#### Таблица XI

**Фиг. 1.** *Trochomeandra problematica* Mor.; экз. ПИН, № 4768/50; 1а – поперечное сечение (×5); 1б – продольное сечение (нат. вел.); Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Аликулиушаги; баррем

**Фиг. 2.** *Bogdanovicoenia bogdanovi* (Kusm.); экз. ПИН, № 4768/51; поперечное сечение (×2); Украина, Мармарошская зона Карпат, р. Лужанка, руч. Тысниковатый; баррем–апт

**Фиг. 3.** *Montlivaltia kaufmani* Koby; экз. ПИН, № 4768/52; поперечное сечение (×2); Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; нижний берриас

#### Таблица XII

**Фиг. 1.** *Montlivaltia kaufmani* Koby; экз. ПИН, № 4768/52; поперечное сечение (×2); Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; нижний берриас

**Фиг. 2.** *Montlivaltia crimea* Kusm.; голотип – ПИН, № 4768/53; 2а – кораллит сбоку (нат. вел.); 2б – поперечное сечение (×2); 2в – продольное сечение (×2,5); Крым, Белогорский р-н, р. Сарысу, с. Балки; нижний берриас

**Фиг. 3.** *Montlivaltia minima* Kusm.; голотип – ПИН, № 4768/59; вид кораллита сбоку (нат. вел.); Крым, Симферопольский р-н, р. Бештерек, с. Соловьевка; нижний берриас

#### Таблица XIII

**Фиг. 1.** *Montlivaltia sarysuensis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/60; кораллит сбоку (нат. вел.); Крым, Белогорский р-н, р. Сарысу, с. Балки; нижний берриас

**Фиг. 2.** *Montlivaltia pumila* Trautsch.; экз. ПИН, № 4768/61 (нат. вел.); 2а – вид сверху; 2б – вид сбоку; Крым, Бахчисарайский р-н, с. Трудолюбовка, плато Патиль; нижний готерив

**Фиг. 3.** *Montlivaltia intumescens* (Trautsch.); экз. ПИН, № 4768/65 ( $\times 0,5$ ); вид сбоку; Крым, Бахчисарайский р-н, с. Партизаны, гора Присяжная; нижний готерив

**Фиг. 4.** *Thecosmilia tobleri* Koby; экз. ПИН, № 4768/70 (нат. вел.); 4а – поперечное сечение; 4б – продольное сечение; Крым, Симферопольский р-н, р. Бештерек, с. Соловьевка; верхний берриас

#### Таблица XIV

**Фиг. 1.** *Complexastraea latoseptata* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/71 (нат. вел.); поперечное сечение; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н.Голубинка; верхний берриас

**Фиг. 2.** *Clausastraea gigantea* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/72 (нат. вел.); 2а – поперечное сечение; 2б – продольное сечение; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Солнечноселье; верхний берриас

**Фиг. 3.** *Clausastraea lobachevae* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/73 (нат. вел.); 3а – поперечное сечение; 3б – продольное сечение; Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, с. Межгорье, возвышенность 515; верхний берриас

**Фиг. 4.** *Clausastraea alloiteai* Mor. sp. nov.; экз. ПИН, № 4768/74 (нат. вел.); 4а – поперечное сечение; 4б – продольное сечение; Украина, Мармарошская зона Карпат, р. Большая Уголька, гора Молочный Камень; баррем–нижний апт

**Фиг. 5.** *Clausastraea grandidentata* (Zlat.); экз. ПИН, № 4768/75 (нат. вел.); поперечное сечение; Афганистан, провинция Герат; баррем

#### Таблица XV

**Фиг. 1.** *Clausastraea grandidentata* (Zlat.); экз. ПИН, № 4768/75 (нат. вел.); поперечное сечение; Афганистан, провинция Герат; баррем

**Фиг. 2.** *Clausastraea saltensis* All.; экз. ПИН, № 4768/76 ( $\times 2$ ); 2а – поперечное сечение; 2б – продольное сечение; Украина, Мармарошская зона Карпат, р. Большая Уголька, с. Зибров Луг; баррем–нижний апт

**Фиг. 3, 4.** *Dimorphosmilia collina* Kusm. sp. nov.; 3 – голотип – ПИН, № 4768/77; вид колонии сверху (нат. вел.); 4 – топотип – ПИН, № 4768/78 ( $\times 3$ ); Крым, Бахчисарайский р-н, с. Трудолюбовка, плато Патиль; нижний готерив

**Фиг. 5.** *Karakaschella novoklenovkaensis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/79 (нат. вел.); Крым, Белогорский р-н, р. Сарысу, с. Новокленовка; нижний берриас

#### Таблица XVI

**Фиг. 1.** *Karakaschella novoklenovkaensis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/79; 1а – поперечное сечение при диаметре  $20 \times 24$  мм ( $\times 3$ ); 1б – поперечное сечение при диаметре  $38 \times 45$  мм ( $\times 2$ ); 1в – продольное сечение ( $\times 2$ ); Крым, Белогорский р-н, р. Сарысу, с. Новокленовка; нижний берриас

#### Таблица XVII

**Фиг. 1.** *Monocyclastraea alpina* Koby; экз. ПИН, № 4768/81; поперечное сечение взрослой стадии колонии ( $\times 1,5$ ); Крым, Белогорский р-н, р. Сарысу, с. Балки; нижний берриас

**Фиг. 2.** *Dimorphocoenia crassisepta* From.; экз. ПИН, № 4768/83; поперечное сечение ( $\times 0,5$ ); Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка; нижний готерив

**Фиг. 3.** *Dimorphocoenia izvoralensis* Mor.; экз. ПИН, № 4768/84; 3а – поперечное сечение ( $\times 3$ ); 3б – продольное сечение ( $\times 2,5$ ); Азербайджан, Кубатлинский р-н, р. Базарчай, с. Аликулиушаги; баррем

**Фиг. 4.** *Sablyastraea almensis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/85 ( $\times 0,5$ ); вид колонии сверху (нат. вел.); Крым, Симферопольский р-н, с. Партизаны; нижний готерив

### Таблица XVIII

**Фиг. 1.** *Meandrastraea basarensis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/86; поперечное сечение колонии (нат. вел.); Азербайджан, Кубатлинский р-н, р. Базарчай, с. Аликулиушаги; баррем

**Фиг. 2.** *Pleurocora monestrensis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/88; вид колонии сверху ( $\times 2$ ); Крым, Севастопольский р-н, овраг Монестр; нижний берриас

**Фиг. 3.** *Columnoscoenia patilensis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/89; За – колония сбоку (нат. вел.); 3б – продольное сечение ( $\times 2$ ); Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка, плато Патиль; нижний гортерив

**Фиг. 4.** *Columnoscoenia ksiazkiewiczi* Mor.; экз. ПИН, № 4768/90 ( $\times 2$ ); 4а – поперечное сечение; 4б – продольное сечение; Туркмения, Красноводская обл., возвышенность Малый Балхан; нижний баррем

**Фиг. 5.** *Pseudomytiophyllia orientalis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/94 ( $\times 2$ ); поперечное сечение; Азербайджан, Кубатлинский р-н, р. Базарчай, с. Аликулиушаги; баррем

### Таблица XIX

**Фиг. 1.** *Pseudomytiophyllia orientalis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/94 ( $\times 2$ ); продольное сечение; Азербайджан, Кубатлинский р-н, р. Базарчай, с. Аликулиушаги; баррем

**Фиг. 2.** *Axosmilia calceoliformis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/96 ( $\times 0,5$ ); 2а – кораллит сверху; 2б – кораллит сбоку; Туркмения, Туаркыр, гора Кельдже; верхний баррем

**Фиг. 3.** *Peplosmilia taurica* Kusm.; голотип – ПИН, № 4768/98; За – кораллит сбоку (нат. вел.); 3б – поперечное сечение на молодой стадии ( $\times 4$ ); 3в – поперечное сечение на взрослой стадии ( $\times 3$ ); 3г – продольное сечение ( $\times 3$ ); Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; нижний берриас

### Таблица XX

**Фиг. 1.** *Peplosmilia dashatlyensis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/88 ( $\times 3$ ); 1а – поперечное сечение; 1б – продольное сечение; Азербайджан, Кубатлинский р-н, с. Дашатлы; баррем

### Таблица XXI

**Фиг. 1, 2.** *Proplacosmilia subelliptica* Kusm. sp. nov.; 1 – голотип – ПИН, № 4768/100; (нат. вел.); 1а–1в – поперечные сечения на разных стадиях роста; 2 – экз. ПИН, № 4768/101; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас

**Фиг. 3.** *Astrogyra edwardsi* (Reuss); экз. ПИН, № 4768/102 (нат. вел.); За – поперечное сечение; 3б – продольное сечение; Узбекистан, Центральные Кызылкумы, пос. Дженгельды; верхний апт (клансей)

**Фиг. 4.** *Proastrangia phakeloides* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/106; поперечное сечение ( $\times 2$ ); Туркмения, Туаркыр, гора Кельдже; верхний баррем

**Фиг. 5, 6.** *Trochosmilia asiatica* Kusm.; голотип – ПИН, № 4768/107 ( $\times 0,5$ ); 5а – вид кораллита сбоку; 5б – вид сверху; 6 – экз. ПИН, № 4768/108 ( $\times 0,5$ ); вид сверху; Узбекистан, Центральные Кызылкумы, пос. Дженгельды; верхний апт (клансей)

**Фиг. 7.** *Trochocyathus laticonicum* (Dampel et Kotovič); экз. ПИН, № 4768/113 (нат. вел.); 7а – вид сверху; 7б – вид сбоку; Крым, Белогорский р-н, р. Сарысу, с. Балки; нижний берриас

### Таблица XXII

**Фиг. 1.** *Trochosmilia asiatica* Kusm.; экз. ПИН, № 4768/109; поперечное сечение ( $\times 4$ ); Узбекистан, Центральные Кызылкумы, пос. Дженгельды; верхний апт (клансей)

**Фиг. 2.** *Cyathophora miyakoensis* (Eguchi); экз. ПИН, № 4768/118 ( $\times 3$ ); 2а – поперечное сечение; 2б – продольное сечение; Крым, Бахчисарайский р-н, обнажение вдоль старого шоссе Бахчисарай–Ялта; верхний титон?–нижний берриас

**Фиг. 3.** *Cyathophora steinmani* Fritzsche; экз. ПИН, № 4768/119 (×3); За – поперечное сечение; 3б – продольное сечение; Азербайджан, Кубатлинский р-н, р. Базарчай, с. Аликулиушаги; баррем

**Фиг. 4.** *Cyathophora mirtschinkae* Kusm.; экз. ПИН, № 4768/120 (×2); поперечное сечение; Украина, Мармарошская зона Карпат, р. Большая Уголька; верхний баррем–нижний апт

#### Таблица XXIII

**Фиг. 1.** *Pseudocoenia hexalobata* (Kusm.); экз. ПИН, № 4768/121 (нат. вел.); 1а – продольное сечение; 1б – поперечное сечение; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас

**Фиг. 2.** *Pseudocoenia annae* (Volz); экз. ПИН, № 4768/122 (×3); 1а – поперечное сечение; 1б – продольное сечение; Азербайджан, Кубатлинский р-н, р. Базарчай, с. Аликулиушаги; баррем

**Фиг. 3.** *Holocystis bukowinensis* Volz; экз. ПИН, № 4768/123 (×5); поперечное сечение; Туркмения, Малый Балхан; нижний баррем

**Фиг. 4, 5.** *Holocystis octolobata* Kusm. sp. nov.; 4 – голотип – ПИН, № 4768/127 (×2); 4а – поперечное сечение; 4б – продольное сечение; Туркмения, пос. Аккыр; баррем. 5 – экз. ПИН, № 4768/128 (×2); поперечное сечение; Афганистан, г. Халмиран; баррем

#### Таблица XXIV

**Фиг. 1.** *Pentacoenia elegantula* d'Orbigny; экз. ПИН, № 4768/129 (×3); 1а – поперечное сечение; 1б – продольное сечение (×2); Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка, плато Патиль; нижний готерив

**Фиг. 2.** *Eugyra interupta* (From.); экз. ПИН, № 4768/130 (×2); 2а – вид колонии сверху; 2б – продольное сечение; Крым, Симферопольский р-н, р. Альма, с. Партизаны; нижний готерив

**Фиг. 3.** *Eugyra pontica* Karak.; экз. ПИН, № 4768/131 (×2); 2а – поперечный шлиф; Крым, Симферопольский р-н, р. Альма, с. Партизаны; нижний готерив

**Фиг. 4.** *Eugyra lanckoronensis* (Mog.); экз. ПИН, № 4768/132 (нат. вел.); 4а – поперечное сечение; 4б – продольное сечение; Туркмения, Красноводская обл., возвышенность малый Балхан; нижний баррем

#### Таблица XXV

**Фиг. 1.** *Felixigrya duncani* Prev.; экз. ПИН, № 4768/134 (×4); 1а – поперечное сечение; 1б – продольное сечение; Азербайджан, Кубатлинский р-н, р. Базарчай, с. Аликулиушаги; баррем

**Фиг. 2.** *Styliina pachystyliina* Kobу; экз. ПИН, № 4768/136 (×2); 2а – поперечное сечение; 2б – продольное сечение; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас

**Фиг. 3.** *Styliina favrei* Kobу; экз. ПИН, № 4768/138 (×2); За – поперечное сечение; 3б – продольное сечение; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас

**Фиг. 4.** *Styliina esmuni* Felix; экз. ПИН, № 4768/139 (×2); Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас

**Фиг. 5.** *Styliina elegans* Eichw.; экз. ПИН, № 4768/140; 5а – вид колоний сверху (×1,5); 5б – поперечное сечение (×2); Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка; нижний готерив

#### Таблица XXVI

**Фиг. 1.** *Helicoenia orbignyi roznoviensis* Mog.; экз. ПИН, № 4768/143 поперечное сечение (×4); Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас

**Фиг. 2.** *Helicoenia bodrakensis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/145 (×2); 2а – поперечное сечение; 2б – продольное сечение; Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка; нижний готерив

**Фиг. 3.** *Helicoenia rozkowskiae* Mog.; экз. ПИН, № 4768/146 (нат. вел.); За – поперечное сечение; 3б – продольное сечение; Крым, Бахчисарайский р-н, с. Трудолюбовка, плато Патиль; нижний гортерив

**Фиг. 4.** *Helicoenia karakumica* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/147 ( $\times 2$ ); 4а – поперечное сечение; 4б – продольное сечение; Туркмения, Красноводская обл., возвышенность малый Балхан; нижний баррем

#### Таблица XXVII

**Фиг. 1.** *Cladophyllia stewartae* Wells; экз. ПИН, № 4768/148 ( $\times 3$ ); Узбекистан, Центральные Кызылкумы, пос. Дженгельды; верхний апт (клансей)

**Фиг. 2.** *Aulophyllia belbekensis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/150; поперечное сечение на взрослой стадии ( $\times 4$ ); Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Солнечноселье; нижний берриас

**Фиг. 3, 4.** *Rhipidogryra curvata* Kusm. sp. nov.; 3 – экз. ПИН, № 4768/151; молодой экземпляр, вид сбоку ( $\times 3$ ); 4 – голотип – ПИН, № 4768/152; поперечное сечение ( $\times 2$ ); Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Солнечноселье; верхний берриас

**Фиг. 5.** *Hemiporites jacobi* All.; экз. ПИН, № 4768/153; поперечное сечение ( $\times 2$ ); Узбекистан, Центральные Кызылкумы, пос. Дженгельды; верхний апт (клансей)

#### Таблица XXVIII

**Фиг. 1, 2.** *Dimorpharaea burulchiensis* Kusm. sp. nov.; 1 – голотип – ПИН, № 4768/154; поперечное сечение колонии ( $\times 2$ ); Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, с. Межгорье, гора Баксан; берриас; 2 – экз. ПИН, № 4768/156 (нат. вел.); 2а – вид молодой колонии сверху; 2б – вид сбоку; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас

**Фиг. 3.** *Comoseris labyrinthiformis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/157; вид колонии сверху (нат. вел.); Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас

**Фиг. 4.** *Comoseris meandrodes* Koby; экз. ПИН, № 4768/158; 4а – вид колонии сверху (нат. вел.); 4б – поперечное сечение ( $\times 3$ ); Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас

**Фиг. 5.** *Acrosimilia baidaryensis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/159; поперечное сечение (нат. вел.); Крым, Севастопольский р-н, с. Байдары; берриас

**Фиг. 6.** *Acrosimilia fothisalensis* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/160; поперечное сечение ( $\times 2$ ); Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас

#### Таблица XXIX

**Фиг. 1, 2.** *Acrosimiliopsis fungiformis* Kusm. sp. nov.; 1 – голотип – ПИН, № 4768/161 (0,5); 1а – вид сверху; 1б – вид сбоку; 2 – экз. ПИН, № 4768/162; поперечное сечение ( $\times 2$ ); Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, с. Межгорье, гора Баксан; верхний берриас

**Фиг. 3.** *Synastraea icaunensis* d'Orb.; экз. ПИН, № 4768/163; 3а – вид колонии сверху (нат. вел.); 3б – поперечное сечение ( $\times 2$ ); 3в – продольное сечение ( $\times 2$ ); Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Горное; нижний берриас

**Фиг. 4.** *Bacsanophyllia cylindrica* Kusm.; голотип – ПИН, № 4768/164; 4а–4г – последующие стадии астогенеза в поперечном сечении ( $\times 2$ ); 4д – продольное сечение ( $\times 2$ ); Крым, Белогорский р-н, р. Бурульча, с. Межгорье; верхний берриас

#### Таблица XXX

**Фиг. 1.** *Paracyclastraea kamyshani* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/167; поперечное сечение ( $\times 2,5$ ); Азербайджан, Кубатлинский р-н, р. Базарчай, с. Аликулиушаги; баррем

**Фиг. 2.** *Latomeandra plicata* (Goldfuss); экз. ПИН, № 4768/168; поперечное сечение ( $\times 2$ ); Крым, Бахчисарайский р-н, обнажение вдоль старого шоссе Бахчисарай–Ялта; верхний титон?–нижний берриас

**Фиг. 3.** *Thamnoseris arborescens* Felix; экз. ПИН, № 4768/171; За – вид колонии сбоку (нат. вел.); 3б – участок колонии сверху ( $\times 6$ ); Крым, Симферопольский р-н, с. Соловьевка; верхний берриас

#### Таблица XXXI

**Фиг. 1.** *Thamnoseris carpathica* Mor.; экз. ПИН, № 4768/172; 1а – вид колонии сверху (нат. вел.); 1б – поперечное сечение ( $\times 3$ ); 1в – продольное сечение ( $\times 3$ ); Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка; нижний готерив

**Фиг. 2.** *Latiastrea bella* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/173; Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас

**Фиг. 3.** *Latiastrea gracilis* d'Orb.; экз. ПИН, № 4768/174; поперечное сечение ( $\times 2$ ); Крым, Куйбышевский р-н, р. Бельбек, с. Н. Голубинка; верхний берриас

**Фиг. 4.** *Microphyllia inaequalis* (d'Orb.); экз. ПИН, № 4768/177; 4а – вид колонии сверху (нат. вел.); 4б – поперечное сечение ( $\times 5$ ); Крым, Симферопольский р-н, р. Бештерек, с. Соловьевка; верхний берриас

**Фиг. 5.** *Microphyllia taurica* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/178; вид колонии сверху (нат. вел.); Крым, Симферопольский р-н, с. Курцы; нижний готерив

#### Таблица XXXII

**Фиг. 1.** *Microphyllia taurica* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/178; поперечное сечение ( $\times 3$ ); Крым, Симферопольский р-н, с. Курцы; нижний готерив

**Фиг. 2.** *Microphyllia cretacea* Kusm. sp. nov.; голотип – ПИН, № 4768/179; поперечное сечение (нат. вел.); Туркмения, Красноводская обл., возвышенность малый Балхан; нижний баррем

**Фиг. 3.** *Ellipsocoenia turbinata* (From.); экз. ПИН, № 4768/181; За – вид колонии сверху ( $\times 2$ ); 3б – поперечное сечение ( $\times 3$ ); 3г – продольное сечение ( $\times 3$ ); Крым, Бахчисарайский р-н, р. Бодрак, с. Трудолюбовка, плато Патиль; нижний готерив

**Фиг. 4.** *Ovalastraea heckeri* Kusm.; экз. ПИН, № 4768/183; поперечное сечение ( $\times 2$ ); Узбекистан, Центральные Кызылкумы, пос. Джонгельды; верхний апт (клансей)

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие .....	3
ГЛАВА 1. Морфология скелета склерактиний .....	5
ГЛАВА 2. Основные пути эволюции онтогенеза склерактиний .....	22
ГЛАВА 3. Система и филогенетическое развитие склерактиний .....	33
ГЛАВА 4. Палеоэкология склерактиний и октокораллов .....	65
ГЛАВА 5. Нижнемеловые органогенные постройки юга бывшего СССР	86
ГЛАВА 6. Этапы развития склерактиний и октокораллов .....	100
ГЛАВА 7. Систематическое описание видов .....	108
Литература .....	194
Объяснения к фототаблицам .....	204

Кузьмичева Елена Ивановна

**МОРФОЛОГИЯ СКЕЛЕТА,  
СИСТЕМА И ЭВОЛЮЦИЯ  
СКЛЕРАКТИНИЙ**

Серия “Труды Палеонтологического института”

Т. 286

*Утверждено к печати*

*Ученым советом*

*Палеонтологического института*

*Российской академии наук*

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*

Редактор *Г.М. Орлова*

Художественный редактор *Е.А. Быкова*

Технический редактор *О.В. Аредова*

Корректоры *А.Б. Васильев, В.М. Ракитина*