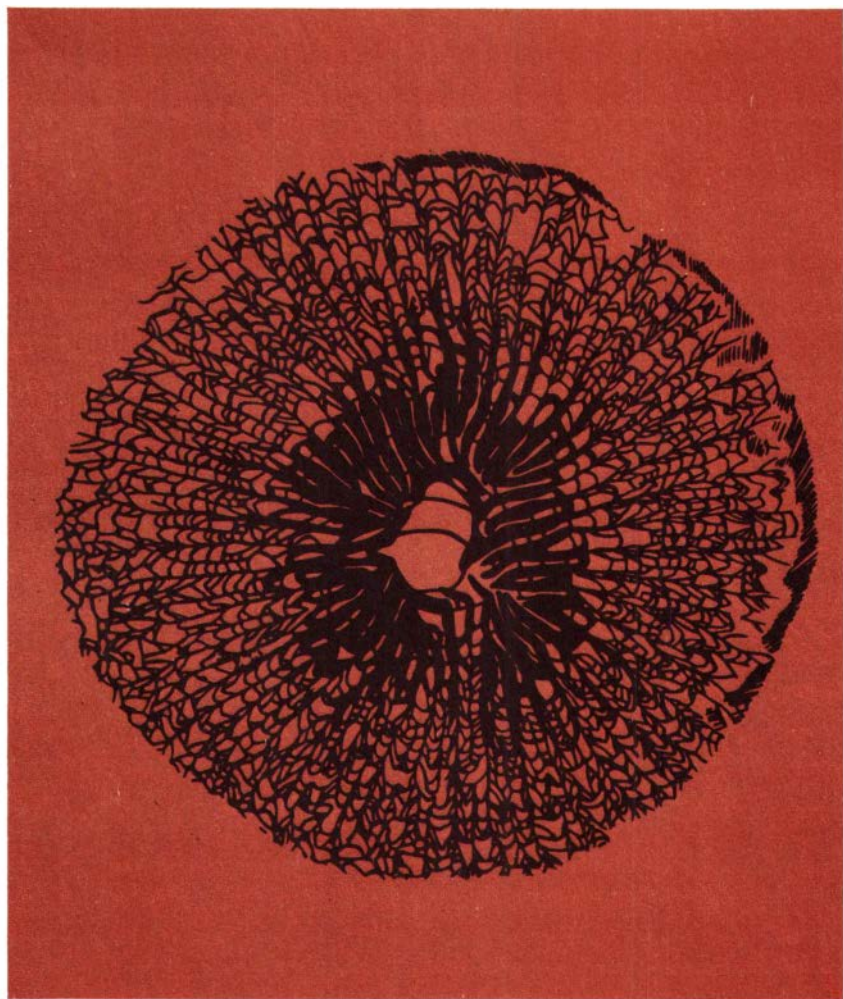


А.Б.Ивановский

РУГОЗЫ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОЛОГИИ И ГЕОФИЗИКИ

Вып. 242

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

SIBERIAN BRANCH

TRANSACTION OF THE INSTITUTE OF GEOLOGY AND GEOPHYSICS

Vol. 242

A. B. Iwanowski

RUGOSA



PUBLISHING HOUSE «NAUKA»
Moscow 1975

А. Б. Ивановский

РУГОЗЫ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Москва 1975

Ругозы. Ивановский А.Б. М., "Наука", 1975

В работе рассмотрены история изучения ругоз, морфология их скелета, положение в системе кишечнорастных, принципы систематизации. Подробно изложена система ругоз по семействам и родам и история их эволюции. Рассмотрены условия жизни ругоз и их значение для стратиграфии и палеогеографии.

Рис. 85. Библ. 205 назв.

О т в е т с т в е н н ы й р е д а к т о р
В.С.СОКОЛОВ

Responsible editor
V.S.SOKOLOV

Ругозы – палеозойские кораллы, обладавшие довольно высоко организованным скелетом, разумеется в сравнении с одновременно жившими другими кораллами – табулятами, гелиолитидами, хететидами. Это были теплолюбивые стеногалинные животные, очень похожие на склерактиний, принимающих сейчас участие в образовании рифов и атоллов.

Темпы эволюции ругоз были различными, многие их группы жили исторически короткие промежутки времени, что в известной мере определяет значение этих кораллов для геологической практики, но особо существенна роль ругоз при палеогеографических реконструкциях.

За более чем двухсотлетнюю историю изучения накопилась масса сведений по различным аспектам исследования ругоз – в области морфологии, систематизации, выяснения их роли как руководящих ископаемых и т.д. Теперь, по моему мнению, пришла пора обобщить все, что мы о них знаем.

Эта книга, разумеется, не претендует на роль сводки типа ставшей классической работы Д. Хилл (Hill, 1956). В ней изложена точка зрения автора по всем основным вопросам, касающимся ругоз, но не более. В систематической схеме фигурируют не все родовые названия.

Автор благодарен В.Н.Шиманскому, прочитавшему главы III и IV, В.Н.Дубатолову, Н.П.Кулькову, О.В.Юфереву, подробно ознакомившимся с главами VII – IX, которые сделали ряд ценных замечаний, а особенно признателен Б.С.Соколову.

История исследования ругоз довольно подробно изложена мной в специальной работе (История изучения палеозойских кораллов ..., 1973); остановимся на вопросах более кратко и рассмотрим их в несколько иных аспектах – попытаемся наметить основные рубежи в изучении ругоз и проанализировать результаты.

Сразу же можно выделить два крупных этапа, каждый из которых охватывает около ста лет: первый – от Линнея до Мильн-Эдварда и Эма и второй – от Мильн-Эдварда и Эма до наших дней. Разумеется, размах и уровень изучения ругоз сейчас и в начале прошлого века просто не сопоставимы, тем не менее оба этапа характеризует единая тенденция – завершением длительного периода накопления и уточнения различных сведений о кораллах является разработка новой систематической схемы, касающейся всех ругоз.

Ругозы постоянно фигурируют почти во всех трудах классиков зоологии и палеонтологии, имевших дело с остатками палеозойских беспозвоночных – К. Линнея, Ж.-Б. де Ламарка, А. Гольдфуса, Г. И. Фишера, Э. И. Эйхвальда, А. д'Орбиньи и многих других. Все эти натуралисты только фиксировали находки кораллов, но почти не исследовали их строения и очень мало уделяли внимания положению фаунистических остатков в геологическом разрезе. Иными словами, вторую половину XVIII и первую половину XIX веков можно охарактеризовать как этап первого накопления научных знаний в отношении палеозойских кораллов.

В сороковых годах прошлого столетия, вместе с другими кораллами, ругозы начали изучать блестящие французские зоологи Анри Мильн-Эдвард и Жюль Эм, которые не только обобщили все известное к тому времени о кораллах и впервые выделили ругоз как самостоятельную группу среди кишечнополостных, но исследовали также массу нового материала из всех геологических систем многих районов Земли, положили начало детальному изучению особенностей внутреннего строения скелета кораллов. В серии своих великолепных монографий (Milne-Edwards, . Naime, 1850–1854 и др.) А. Мильн-Эдвард и Ж. Эм предложили первую систематическую схему ругоз, установили массу новых родов и видов кораллов, впервые разработали научную терминологию, иными словами подвели итог изучению не только ругоз, но и всех кишечнополостных до начала второй половины прошлого столетия, причем основная роль в этом принадлежала им самим. После работ А. Мильн-Эдварда и Ж. Эма стало совершенно очевидным, что "описание фигурных камней" – совершенно бессмысленное и бесперспективное дело, что палеонтология не может достичь успехов без тесного взаимодействия с геологической практикой.

В итоге стало известно следующее: ругозы представляют собой генетически единую группу кораллов, близко родственную современным. Среди них известны как единичные, так и колониальные формы. Основу септального аппарата составляют шесть протосепт. Могут быть иногда шиповидные септы. Встречаются фоссулы. Пененхима отсутствует. Размножение происходило половым путем, а также почкованием или делением. Синаптикулы не известны. Развиты днища и траверсы, причем везикулярная ткань иногда выполняет всю полость коралла. Септы могут быть сложены особыми составляющими элементами – трабекулами.

После работ Мильн–Эдварда и Эма интерес к ругозам существенно возрос. Их начали изучать во многих странах мира, прежде всего в Великобритании (Мак Кой, Данкен, Никольсон, Томсон и др.), Германии (Рёмер, Шлютер, Кох, Кунт, Фрех и др.), России (Дыбовский, Штукенберг и др.), Северной Америке (Биллингс, Ромингер, Уайтивс, Симпсон и др.; несколько раньше такие работы были начаты Дэна и Холлом), Чехии (Барранд, Почта), Швеции (Линдстрем).

Конец прошлого и первую половину нашего столетия можно охарактеризовать как следующий этап накопления знаний. За это время появилось очень большое количество работ (более двух тысяч), в которых описаны кораллы от ордовика до перми буквально из всех уголков Земли, было установлено не менее трехсот неизвестных ранее родов и масса видов. В этот период исследование ругоз проводилось уже не примитивными способами, когда натуралист просто описывал преимущественно наружные особенности окаменелостей, а детально, причем в самых разнообразных аспектах.

К началу 50–х годов XX века, прежде всего благодаря многочисленным работам Ст.Смита (Smith), Д.Хилл (Hill), Ван–Хун–цзиня (Wang) и других, удалось установить, что скелет ругоз, как и склерактиний, сложен двумя основными типами склеренхимы – ламеллярной и фиброзной, что трабекулы могут быть как монакантными и рабдакантными (опять же как у склерактиний), так и голакантными (этот тип септальной структуры среди мезозойских и кайнозойских кораллов до сих пор не найден). Было выявлено большое разнообразие типов элементов скелета ругоз, септ, днищ, диссепиментов, осевых структур, способов вегетативного размножения и т.д. Одновременно уточнялась и совершенствовалась терминология.

Практически с начала XX века, начиная с работ А.Вогана (Vaughan) и Р.Каррузерса (Carruthers) по нижнему карбону Великобритании, ругозы стали рассматриваться как одна из групп руководящих ископаемых и заняли свое место в геологической практике. Известны даже попытки разработки детальных стратиграфических схем по ругозам для ряда районов, в частности для силура (Готланд, Сибирская платформа и др.), девона (Южный Китай, многие области СССР), карбона (Великобритания, Китай) и т.д.

Удалось выявить ряд филогенетических ветвей кораллов, наметить их взаимоотношения с другими группами кишечнополостных; теперь уже вряд ли у кого вызывает сомнение факт самостоятельности ругоз и их непосредственная генетическая связь со склерактиниями. Не окончательно решен лишь вопрос о таксономическом ранге ругоз – в то время как подавляющее большинство исследователей признает их отрядом в подклассе зоантарий, немногие палеонтологи обособляют ругоз, правда как и склерактиний, особым подклассом среди коралловых полипов.

Блестяще начатое еще в 30–е годы нашего века Д. Хилл (Hill, 1936) изучение деталей скелетных структур кораллов в последние годы было удачно продолжено Ван Хун–цзинем (Wang, 1950), М.Като (Kato, 1963), А.фон Шуппэ и П.Штакулем (Schoupe, Stacul, 1966), Дж.Джеллом (Jell, 1969). П.Н.Семеновым–Тянь–Шанским (Semenoff–Tian–Chansky, 1974) и другими палеонтологами, чему отчасти способствовало внедрение в практику сканирующего электронного микроскопа. В результате был установлен ряд особенностей строения скелета ругоз, в частности, неизвестный ранее тип трабекул – рипидаканы (Jell, 1969).

Были продолжены ревизии старых коллекций, начатые в 20–е годы английскими кораллистами Ст.Смитом и В.Лангом, что имеет большое значение для систематики. В этом отношении исключительный интерес представляют проведенные

Р.Биренхейде ревизии девонских кораллов Эйфеля (классические коллекции А.Гольдфуса, материалы Р.Ведекинда и др.), благодаря которым удалось, наконец, освободить палеонтологию от феерического количества родовых названий ругоз, предложенных в 20-е годы нашего века Р.Ведекиндом.

Итак, в середине XX века скопился огромный новый материал, появились новые сведения по морфологии кораллов, был переизучен целый ряд классических коллекций, что дало возможность на новом уровне произвести систематические построения. Новые систематические схемы ругоз почти одновременно были предложены Ван Хун-цзинем (Wang, 1950), на основе анализа деталей скелетных структур, М.Леконтом (Lecompte, 1952), Д.Хилл (Hill, 1956), Е.Д.Сошкиной, Т.А.Добролюбовой и Н.В. Кабакович (Основы палеонтологии, 1962), немного позднее — А.Б.Ивановским (1965а, 1967а и др.) и Н.Я.Спасским (1965). Если после появления системы Мильн-Эдварда и Эма в последующие годы палеонтологи лишь расширяли и уточняли ее, целиком соглашаясь с этими авторами по всем основным положениям, то таксономические схемы последних лет отличаются друг от друга зачастую принципиально. В этом отношении особенно выделяются схемы ругоз Ван Хун-цзиня (за основу принята только структура скелета), схема, принятая в "Основах палеонтологии" (много противоречий и неточностей; см.Ивановский, 1965а) и система Н.Я.Спасского, который принял главным критерием способ существования. Согласно этой гипотезе среди ругоз (тетракораллов) выделяются два крупных таксона — одиночные и колониальные кораллы, развитие которых протекало параллельно, из-за чего в обеих ветвях возникали формы с аналогичным строением скелета. Из всех указанных, наиболее обоснованной, простой и цельной бесспорно является схема Д.Хилл (1956), и этим можно объяснить ее успех — большинство палеонтологов мира так или иначе придерживаются именно этой системы.

Совсем недавно стали появляться работы, ревизующие отдельные генетические ветви. Пионерами в этом отношении явились М.Минато и М.Като, в 1965 г. подробно рассмотревшие ваагенофиллид и дураминид, а немного позднее (в 1974 г.) — гейерофиллид и псевдопапонид. Такого же характера работу предпринял автор в отношении триплазматид и циатофиллоидид (Ивановский, 1969а).

Роль кораллов как рифостроителей, особенно в палеогеографии и нефтяной геологии, оказалась весьма существенной (см. главу IX), начало работам в этом направлении было положено фактически Ма Тин-ином (Ma, 1936 и др.), который по местонахождениям древних рифов пытался определить положение тропической зоны и экватора, в частности, для девона.

Что же сейчас мы знаем о ругозах, к каким успехам привело их более чем двухсотлетнее изучение?

Во-первых, сейчас уже можно считать абсолютно доказанным, что ругозы представляют собой единую монофилетическую группу палеозойских кишечнополостных, появившуюся в середине ордовика и вымершую к началу триаса, что предками ругоз были табуляты-аулопориды, а потомками — склерактинии. Это положение практически уже почти никем не оспаривается.

Ругозы — древнейшие кишечнополостные, достигшие трабекулярной стадии развития скелета; в его формировании, наряду с ламеллярной и фиброзной склеренимой, участвовали трабекулы следующих четырех основных типов — голакант и рабдакант, монакант и рипидакант.

Ругозы были одиночными и колониальными (среди последних известен ряд типов колоний), большинство из них — инкоммуникатные (коммуникатными были лишь агетолитиды и некоторые ваагенофиллиды).

Встречаются как герматипные, так и агерматипные ругозы, причем и в последнем случае – подавляющее их большинство было обитателями прибрежных участков шельфа (примерно до 50 м). Однако известны и более глубоководные представители ругов (так называемая "циатаксониевая фауна"), которых меньше касались изменения внешней среды, что выразилось в замедленных темпах их эволюции. Эти кораллы, естественно, имели больше возможностей, по сравнению с населявшими прибрежные участки морей, для выживания с тем, чтобы в последующие времена вновь широко расселяться, занимая биотические уровни, покинутые другими кораллами.

Изучению строения скелета ругоз посвящено большое количество работ (Hill, 1935, 1936; Wang, 1950; Kato, 1963; Schouppé, Stacul, 1966; Jell, 1969 и многие другие). Эти же вопросы были изложены мною недавно (Ивановский, 1971а, 1972а,б).

Ругозы – одиночные или колониальные животные. На дистальном конце полипняка находится небольшое углубление (чашка), где жил полип; проксимальным концом коралл прикреплялся к субстрату¹.

Внешний облик одиночных ругоз весьма разнообразен. Среди рогообразных кораллов различают цератоидные (проксимальный угол около 20°), трохеоидные (около 40°), турбинатные (около 70°), пателлоидные (около 120°). Туфлеобразные, или кальцеолоидные ругозы при жизни лежали на дне, поэтому одна их сторона плоская. Такие кораллы часто имели одну крышечку, закрывавшую чашку, реже четыре крышечки (пирамидальная или гониофиллоидная форма). Если кораллы обвивались вокруг какого-либо предмета, возникала рептоидная или рептантная форма, если же плоскость их симметрии в процессе роста искривлялась – они приобретали сколекоидный облик. Иногда встречаются дискоидальные (пуговицеобразные) ругозы.

Одиночные кораллы прикреплялись к субстрату эпитекальными по своей природе каблукком прикрепления или корнеобразными выростами.

Образование колоний у ругоз происходило двумя основными способами – почкованием или делением.

Если кораллиты соприкасаются только в месте отпочковывания и имеют округлые очертания, колония называется ветвистой. В зависимости от ориентировки кораллитов различают фацелоидный, дендроидный и другие типы ветвистых колоний. Иногда кораллиты могут быть соединены особыми сиринопороидными перемычками, крампонами; соединительные поры или каналы среди ругоз известны пока лишь у агетолитид и некоторых ваагенофиллид.

В массивной колонии кораллиты плотно соприкасаются. В этом типе в зависимости от характера их сочленения выделяются колонии цероидные, плокоидные, астревидные, тамнастериоидные, афроидные. Если в массивной колонии встречаются ветвистые участки, она называется рамозной.

Ругозы покрыты снаружи тонким слоем голотеки, на которой различимы руги (линии нарастания); массивные колонии покрыты общей голотеккой. Внутри от голотеки расположен следующий покрывающий коралл слой – эпитека. На ней видны продольные ребра, отвечающие межсептальным промежуткам, и борозды, соответствующие септам; иногда встречаются эпитекальные чешуи.

Эпитека отсутствует только в плокоидных колониях. В ископаемом состоянии голотека часто не сохраняется, тогда коралл выглядит продольноребристым.

¹ См. в конце главы словарь основных морфологических терминов.

Форма чашки и характер ее краев могут быть очень разнообразными. Это зависит от строения внутренних частей скелета – септ, днищ, диссепиментов, расположения трабекул в септах, наличия или отсутствия осевых структур. Так, различают бокаловидные, воронковидные чашки с отвернутыми, острыми или плоскими (чашечная платформа) краями. На дне чашки могут быть возвышения (если есть осевые структуры) или ямки. Профиль дна чашки обусловлен характером горизонтальных элементов скелета.

Часто в чашке различимы фоссилы – расширения межсептальных промежутков около протосепт, сопровождающиеся, как правило, прогибанием днищ. Последнее иногда выражено очень интенсивно – табулярная фоссилла. Если осевые окончания смежных септ окаймляют фоссиллу, последняя называется закрытой, в противном случае – открытой. Природа фоссиллы до сих пор не выяснена. Расположенные внутри люмена скелетные элементы подразделяются на горизонтальные, формируемые каликобластиками базальной поверхности полипа (днища и диссепименты), и вертикальные, образовывавшиеся складками, отвечающими мезентериальным парам (септы и связанные с ними части скелета).

Септы – ориентированные от периферии к центру коралла вертикальные пластинки (пластинчатые септы) или ряды трабекул (шиповидные септы). Располагаются они радиально, субрадиально, перисто, гребневидно.

В зависимости от облика поперечного сечения различают булавовидные, клиновидные и другие типы септ. Их пластинки могут быть как широкими, плотно соприкасающимися, так и очень узкими или расширенными веретеновидно.

В зависимости от длины и взаимоотношения с диссепиментами выделяются амплексоидные септы – отходящие от наружной стенки и сокращающиеся в длину от нижележащего днища к вышележащему; лонсдалеоидные – отходящие не от стенки, а от пресепиментариума, наотические и др. По расположению септ судят о симметрии коралла – билатеральной или субрадиальной.

В зависимости от времени появления и длины различаются септы различных порядков и циклов. Первые шесть септ (протосепты) делят люмен на шесть секторов или секстантов, которые в дальнейшем делятся новыми септами пополам и еще раз далее пополам так, что септы первого – третьего порядков соответствуют септам первого – третьего циклов. Септы четвертого порядка закладываются между соседними септами первого и третьего порядков, пятого – между септами третьего и второго порядков, причем первые из них раньше вторых. Они примерно равновелики и делят предшествующие их появлению межсептальные промежутки на равные части, из-за чего и могут быть объединены в септы одного цикла. Таким образом, цикл объединяет примерно равновеликие септы, а порядок – одновременно появившиеся.

Это правило было установлено в результате изучения склерактиний и даже среди них можно найти ряд исключений, но для многих кораллов оно все же остается верным.

У ругоз почти всегда выделяются септы только трех порядков – циклов: протосепты, большие и малые (наиболее короткие) септы. Наличие септ пяти–шести циклов и девяти–десяти порядков известно у некоторых позднепалеозойских вагагенофилид.

У большинства ругоз септы появляются в четырех секстантах из шести – в главных (смежных с главной септой) и противоположных (между боковыми и противоположно–боковыми протосептами). Исключение в этом отношении, вероятно, составляют лишь некоторые уралиниды и полицелииды, у которых метасепты появляются и между противоположной и противоположно–боковыми протосептами.

На боковой поверхности септ иногда наблюдаются карины, представляющие собой либо расширения отдельных участков септ (отложения ламеллярной склеренхимы, периодическое удлинение фибр), либо выросты трабекул. По форме и расположению карины могут быть нескольких типов – как симметричными, так и асимметричными.

Септы ругоз были сложены либо трабекулами, либо нетрабекулярной склеренхимой, как фиброзной или ламеллярной, так и обеими вместе.

Типы трабекул ругоз в большинстве своем аналогичны известным у склерактивных – монаканты, рабдаканты, а также голаканты и рипидаканты. Разновидностями монаканта можно признать парамонакант и фибронормальные трабекулы.

Септы могут быть унитарекулярными, если их пластинки сложены одним рядом трабекул, и мультитрабекулярными, когда в поперечном сечении наблюдается несколько их рядов. Расположение трабекул в септе может быть горизонтальным, вертикальным наклонным, веерообразным и т.д. Если трабекулы соприкасаются неплотно, появляются пористые, перфорированные септы.

Края септ могут быть зазубрены, когда из них выступают осевые окончания трабекул. В этих случаях в поперечном сечении появляются палиформные лопасти, дольки. В спинериодной септе осевые выступы располагаются неравномерно.

Характеризующие цистириллин шиповидные септы представлены разобщенными трабекулами, погруженными на периферии в ламеллярную склеренхиму. У кетофиллид также акантинные по своей природе септы выглядят длинными шипами (лейстами).

Иногда трабекулы цистириллид могут образовывать конусы, отлагаясь слоями на диссепиментах. Стереоплазматические корки – слои базальной ламеллярной склеренхимы – не являются септальными образованиями. Встречающиеся у девонских цистириллид арочные пластины располагаются в люмене куполообразно.

В общем случае наружная стенка ругоз состоит из голотеки, эпитеки и внутреннего слоя склеренхимы, связанного происхождением с септами и имеющего ламеллярную или фиброзную структуру. Если окончания септ плотно соприкасаются, образуется септотека.

Иногда, обычно на границе зон днищ и диссепиментов, среди которых различаются стереотека и склеротека, развивается внутренняя стенка. Другим типом структур того же облика является аулос.

Среди горизонтальных скелетных элементов ругоз выделяются днища и диссепименты.

Днища служили основной базальной опорой полипу и естественно, что у зрелого коралла они должны быть; у незрелых форм их роль часто играли отложения ламеллярной склеренхимы.

В зависимости от соотношений днищ между собой и стенкой могут быть выделены полные и неполные днища, а также среди последних – дополнительные пластинки и первичные диссепименты. Форма днищ может быть самой разнообразной.

Диссепименты – мелкие изогнутые пластинки той же природы, что и днища. Чаще всего они развиты на периферии коралла, но иногда заполняют всю внутреннюю полость.

Межсептальные диссепименты формировались после септ. Так называемые лонсдалеонидные диссепименты (пресепименты), развитые у теки, отлагались раньше септ.

Как днища, так и диссепименты сложены мельчайшими фибрами, расположенными перпендикулярно отлагавшей их поверхности полипа.

Довольно часто встречаются у ругоз разного типа осевые структуры. Столбик, сформированный независимо от септ, известен только у циатаксонид. Палико-

лумеллы связаны происхождением с септами, вплоть до зрелой стадии могут оставаться с ними связанными или же обособляться, иногда периодически исчезать (прерывистый столбик).

Более сложными скелетными образованиями являются осевые колонны, сформировавшиеся как вертикальными, так и горизонтальными элементами скелета. Основными составляющими осевых колонн являются срединная пластинка, радиальные пластинки, разнообразные табеллы, осевые днища, клинотабулы и клинодиссепименты, различные комбинации которых и создают многообразие типов осевых колонн. Зона днищ при этом значительно усложняется, в ней уже различаются аксиальная и периаксиальная подзоны (зоны). К ложным осевым структурам относятся вортексы, акроколумеллы и др.

Ранние этапы роста древних ругоз характеризуются аулопородной (ламеллярной короткосептной) фазой. У более молодых кораллов скелет мог быть фиброзным и далее трабекулярным, хотя ругозы с ламеллярным и фиброзным скелетом встречались на протяжении всего палеозоя. Известны также стрептелезматонидная фаза (немногочисленные широкие септы), амплексоидная (короткие тонкие септы), зафрентонидная (септы перистые) и другие фазы в онтогенезе скелета ругоз.

У многих кораллов хорошо прослеживается процесс появления септ. Вначале закладывается осевая септа, сначала с одного, а затем и с другого конца которой появляются симметричные пары меньших септ. Из двух ранее появившихся обособляются боковые, а из других – противоположно-боковые септы. К этому времени сама осевая септа делится на главную (между боковыми) и противоположную. Эти первые шесть септ называются протосептами. У подавляющего большинства ругоз метасепты развиваются в четырех из шести образованных протосептами секстантах (так называемое правило Кунта); из появившихся позже протосепт более длинные называются большими, а более короткие – малыми септами.

В развитии скелета ругоз обычно различают следующие стадии: брэфическую (детскую), неаническую (юношескую), эфбическую (зрелую). Так называемая "геронтическая" (старческая) стадия основана на поперечных сечениях через чашку, когда коралл не рос.

ОСНОВНЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ТЕРМИНЫ

АКРОКОЛУМЕЛЛА. Осевая структура, образованная только внутренними окончаниями септ и днищами.

АТАВО-ТКАНЬ. Склеренхима, общая между родительским кораллитом и почкой. Ценогенетическое образование.

АУЛОС. Осевая полость, ограниченная соединяющимися внутренними окончаниями септ.

БОРОЗДЫ СЕПТАЛЬНЫЕ. Борозды на эпитеке, отвечающие септам.

ВЕЕР ДИСФИЛЛОИДНЫЙ. Расположение трабекул на периферии наклонно к эпитеке, в центре диссепиментариума – вертикально, а внутрь от него – наклонно в сторону оси.

ВЕЕР ФАЦЕЛЛОФИЛЛОИДНЫЙ. Расположение трабекул в соответствии с направлением выпуклости пластинок диссепиментариума при наличии подковообразных диссепиментов; с последними совпадает ось дивергенции.

ВЕПРЕКУЛЫ. Неправильные выросты трабекул периферических концов септ.

ВОРТЕКС. Спиральное закручивание осевых окончаний септ.

ГОЛАКАНТ. См.трабекула голакантная.

- ГОЛОТЕКА.** Наружный морщинистый слой, покрывающий коралл выше эпитеки.
- ГРЕБНИ КОЛУМЕЛЛЯРНЫЕ.** Следы внутренних окончаний септ на боковой поверхности паликолумеллы.
- Г.СЕПТАЛЬНЫЕ.** Короткие гребни, развитые на теке или пресециментах.
- ДЕЛЕНИЕ.** Размножение, при котором септы срastaются в центре коралла и становятся теками почек.
- ДИССЕПИМЕНТАРИУМ.** Область коралла, занятая диссециментами.
- Д.КОЛОСОВИДНЫЙ.** Мелкие диссецименты, которые при отсутствии малых септ одним концом опираются на септу, а другим на диссецимент.
- Д.КОНЦЕНТРИЧЕСКИЙ.** Диссецименты, симметрично опирающиеся обоими концами на соседние септы.
- ДИССЕЦИМЕНТЫ.** Различной формы и степени изогнутости пластинки, выполняющие периферическую зону коралла. Горизонтальный элемент скелета.
- Д.ПЕРВИЧНЫЕ.** Спорадические дополнительные пластинки, опирающиеся на теку и днище.
- Д.ГОРИЗОНТАЛЬНЫЕ, ПЛОСКИЕ.** Вертикальная серия диссециментов, развитых у теки.
- Д.ЛЕЖАЧИЕ, БОКОВЫЕ.** Диссецименты, верхим концом примыкающие к септе, а нижним либо к той же септе, либо к другому диссецименту.
- Д.ЛОНСДАЛЕОИДНЫЕ, ПРЕСЕЦИМЕНТЫ.** Диссецименты, развитые около теки, внутрь от которых появляются септы. Различают несколько порядков. Досептальный элемент скелета.
- Д.МЕЖСЕПТАЛЬНЫЕ.** Диссецименты, появляющиеся между септами, одновременно с ними или позже них.
- Д.ПЕНЕККИЗЛОИДНЫЕ.** Подковообразные диссецименты, наружным краем опирающиеся на теку.
- Л.ПОДКОВООБРАЗНЫЕ.** Диссецименты, обращенные выпуклостью вверх и всем краем опирающиеся на нижележащие диссецименты.
- ДНИША, ТАБУЛЫ.** Плоские или изогнутые пластинки, выполняющие внутреннюю полость коралла. Горизонтальный элемент скелета.
- Д.КАНИНОИДНЫЕ, КИФОФИЛОИДНЫЕ.** Днища с желобообразным перегибом на периферии и обычно плоские у оси.
- Д.НЕПОЛНЫЕ.** Днища не по всему периметру достигающие края табуляриума.
- Д.ОСЕВЫЕ.** Плоские или субгоризонтальные днища осевой зоны.
- Д.ПОПЕРЕЧНЫЕ, КОСЫЕ.** Мелкие часто изогнутые пластинки, занимающие промежуток между осевой колонной и клинотабулами.
- Д.ПОЛНЫЕ.** Днища, пересекающие весь текариум.
- Д.ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ, ПЕРИАКСИАЛЬНЫЕ.** Неполные днища периаксиальной зоны.
- ЗОНА ОСЕВАЯ, АКСИАЛЬНАЯ.** Днища и дополнительные пластинки, развитые у оси коралла.
- З.ПЕРИАКСИАЛЬНАЯ.** Днища и дополнительные пластинки, развитые наружу от осевой зоны, от которой отличаются обычно размерами и ориентировкой.
- КАБЛУК, РУБЕЦ ПРИРАСТАНИЯ.** Выrost в нижней части полипняка. Приспособление для прикрепления к субстрату.
- КАМЕРА ВИСЦЕРАЛЬНАЯ.** Область полипняка, занятая полипом.
- КАНАЛЫ СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ.** Коммуникатные образования некоторых ваагенофиллид.
- КАРИНЫ.** Килеобразные выступы на боковых поверхностях септ. Могут быть симметричными и асимметричными. Различаются горизонтальные (параллельные), синаптикулярные (расширения пучков фибр) и др.

- КЛИНОДИССЕПИМЕНТЫ.** Удлиненные почти вертикальные диссепименты, занимающие у многих трехзонных кораллов пространство между диссепиментами и клинотабулами.
- КЛИНОТАБУЛЫ.** Днища осевой зоны, круто поднятые на краях.
- КОЛОНИЯ АСТРЕЕВИДНАЯ.** Плокоидная колония, в которой септы смежных кораллитов не образуют бисептальных пластин.
- К.АФРОИДНАЯ.** Плокоидная колония, в которой кораллиты соприкасаются пре-сепиментариумами.
- К.ВЕТВИСТАЯ, ФАСЦИКУЛЯТНАЯ.** Колония, в которой соседние кораллиты не примыкают один к другому, сохраняя округлое очертание поперечного сечения.
- К.ДЕНДРОИДНАЯ.** Ветвистая колония, в которой кораллиты не параллельны друг другу.
- К.ЗОНАСТРЕОИДНАЯ.** Плокоидная колония цистифорных кораллов.
- К.МАССИВНАЯ.** Колония, в которой кораллиты плотно примыкают друг к другу.
- К.ПЛОКОИДНАЯ.** Массивная колония, в которой кораллиты лишены тек.
- К.РАМОЗНАЯ.** Массивная колония, с отдельными ветвистыми участками.
- К.ТАМНАСТЕРОИДНАЯ.** Плокоидная колония, в которой септы соседних кораллитов образуют бисептальные пластинки.
- К.ФАЦЕЛОИДНАЯ.** Ветвистая колония, в которой кораллиты параллельны.
- К.ЦЕРИОИДНАЯ.** Массивная колония, в которой кораллиты сохраняют теки.
- КОЛОННА ОСЕВАЯ.** Осевая структура, образованная различными (в зависимости от типа) комбинациями срединной и радиальных пластинок и табелл осевой зоны.
- К.О.АМИГДАЛОФИЛЛОИДНАЯ.** Образована плотно соприкасающимися срединной и радиальными пластинками.
- К.О.АУЛОФИЛЛОИДНАЯ.** Образована радиальными пластинками и табеллами.
- К.О.ЛИБУНОФИЛЛОИДНАЯ.** Образована широкой срединной пластинкой, немногочисленными радиальными пластинками и табеллами.
- К.О.КЛИЗИОФИЛЛОИДНАЯ.** Образована короткой широкой срединной пластинкой, радиальными пластинками, соответствующими числу больших септ, и табеллами.
- К.О.НАГАТОФИЛЛОИДНАЯ.** Образована срединной пластинкой и табеллами.
- КОЛУМЕЛЛА.** Осевая структура.
- К.ГУБЧАТАЯ.** Образована осевыми лопастями, дольками.
- КОНЕЦ КОРАЛЛА ДИСТАЛЬНЫЙ.** Верхний, наиболее широкий (у чашки).
- К.К.ПРОКСИМАЛЬНЫЙ.** Нижний, сужающийся к основанию.
- КОНУСЫ СЕПТАЛЬНЫЕ.** Слои трабекул, ориентированных косо вверх, периодически отлагавшиеся цистифиллидами.
- К.КОРКИ СТЕРЕОПЛАЗМАТИЧЕСКИЕ.** Периодически отлагавшиеся цистифиллидами слои ламеллярной склеренхимы.
- КОРАЛЛ.** Общий термин для обозначения коралловых полипов.
- К.ВЬЮЩИЙСЯ, РЕПТОИДНЫЙ, РЕПТАНТНЫЙ.** Коралл, обвивающийся вокруг другого коралла или постороннего предмета.
- К.ДИАФРАГМАТОФОРНЫЙ, ОДНОЗОННЫЙ.** Коралл, внутренняя полость которого выполнена только септами и днищами.
- К.ЛОЖНОПЛЕОНОФОРНЫЙ.** Коралл, у которого развиты первичные диссепименты, а обычные диссепименты отсутствуют.
- К.ПЛЕОНОФОРНЫЙ, ДВУЗОННЫЙ.** Коралл, у которого внутренняя полость выполнена септами, днищами и диссепиментами.
- К.ТРЕХЗОННЫЙ.** Коралл, у которого развиты септы, днища, диссепименты и осевые структуры.
- К.ЦИСТИФОРНЫЙ, ЦИСТИМОРФНЫЙ.** Коралл, внутренняя полость которого выполнена диссепиментами; пластинчатые днища не развиты.

КОРАЛЛИТ. Скелет одного полипа колонии.

КРАМПОНЫ. Трубчатые или плоские выросты, укреплявшие колонию.

КРИСТАЛЛИТЫ, ТАФТЫ. Элементарные скелетные выделения полипа, составляющие все типы склеренхимы.

КРЫШЕЧКА. Пластинка, закрывавшая чашку коралла.

ЛАМЕЛЛЫ. Элементы, составляющие ламеллярную склеренхиму.

ЛЕЙСТЫ СЕПТАЛЬНЫЕ. Длинные разобщенные голаканты кетофиллид.

ЛОПАСТИ, ДОЛЬКИ ОСЕВЫЕ, СЕПТАЛЬНЫЕ, ПАЛИКОФОРМНЫЕ. Свободно оканчивающиеся в осевой зоне трабекулы.

ЛЮМЕН. Внутренняя полость коралла, ограниченная текой, смежными вертикальными и горизонтальными элементами скелета.

МАРГИНАРИУМ. Область коралла, расположенная наружу от зоны днщ.

Представлена либо диссепиментариумом, либо стереозоной, либо септотеккой.

МЕТАСЕПТЫ. Совокупность больших септ кроме протосепт.

МОНАКАНТ. См.трабекула ионакантная.

МОРЩИНИСТОСТЬ ГОЛОТЕКИ. См.руги.

НЕО-ТКАНЬ. Склеренхима почек.

"ОМОЛАЖИВАНИЕ". Повторяющееся уменьшение диаметра чашки.

ПАЛИ. Вертикально ориентированные разошедшиеся у оси трабекулы.

ПАЛИКОЛУМЕЛЛА. Обособленное или нет часто ропалоидное окончание септы (чаще всего противоположной). Имеет вид столбика.

ПЛАСТИНКА БИСЕПТАЛЬНАЯ. Соединяющиеся наружными окончаниями септы соседних кораллитов плокоидной колонии.

П.СРЕДИННАЯ. Осевая часть главной или противоположной септы, лежащая в плоскости симметрии осевой колонны.

ПЛАСТИНКИ АРОЧНЫЕ. Лентообразные скелетные элементы некоторых цистириллид, направленные косо вверх к оси, образующие в совокупности подобие купола.

П.ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ, ТАБЕЛЛЫ. Мелкие днща, опирающиеся на нижележащее днще или на другие дополнительные пластинки.

П.РАДИАЛЬНЫЕ. Обычно обособленные осевые части септ, принимающие участие в сложении осевой колонны.

ПЛАТФОРМА ЧАШЕЧНАЯ. Плоский периферический участок чашки между чашечной ямкой и эпитекой.

ПОЛИПНЯК. Скелет полипа.

ПОЛУБЕЕР. Расположение трабекул в септе почти вертикальное у эпитеки и наклонное в сторону оси внутрь от эпитеки.

ПОРЫ. Коммуникальные образования в стенках (например, агетолиты).

ПОРЯДОК ПОЯВЛЕНИЯ СЕПТ. Совокупность септ, появляющихся одновременно по всему текариуму.

ПОЧКА. Начальная стадия роста дочернего кораллита.

ПОЧКОВАНИЕ БОКОВОЕ. Вегетативное размножение, при котором почки появляются на периферии чашки.

П.ИНТЕРДИССЕПИМЕНТАЛЬНОЕ. Почкование, при котором почки появляются в диссепиментариуме. Встречается в плокоидных колониях.

П.НЕПАРРИСИДАЛЬНОЕ. Собирательное понятие для всех типов почкования, при которых материнский кораллит продолжает существовать вместе с почками.

П.ПАРРИСИДАЛЬНОЕ. Почкование, при котором материнский полип после появления почек прекращает рост.

ПРАВИЛО КУНТА. Появление септ после протосепт только в четырех из шести секстантах (не развиваются между противоположной и противоположно-боковыми септами).

- П.МИЛЬН-ЭДВАРДА И ЭМА.** Правило последовательного появления септ по порядкам и циклам во всех секстантах.
- ПРЕСЕПИМЕНТЫ.** То же, что диссепименты лонсдалеоидные.
- ПРОТОКОРАЛЛИТ.** Начальный кораллит колонии.
- ПРОТОСЕПТЫ.** Первые шесть септ – главная, противоположная, две боковые и две противоположно-боковые,
- ПРОТОТЕКА.** Первые скелетные элементы коралла – базальный диск с начальными отложениями эпитеки.
- ПРУТИКИ РАБДАКАНТНЫЕ.** Составляющие рабдаканта, каркас из которых погружен в ламеллярную склеренхиму.
- ПСЕВДОКОСТЫ.** Продольные ребра на эпитеке, отвечающие межсептальным промежуткам.
- ПСЕВДОФОССУЛА.** Расширенный межсептальный промежуток у протосепты.
- РАБДАКАНТ.** См.трабекула рабдакантная.
- РУГИ.** Морщинистые знаки нарастания на голотеке.
- СЕКСТАНТЫ СЕПТАЛЬНЫЕ.** Сектора, образованные протосептами. Синоним неверного содержания – квадранты.
- С.ГЛАВНЫЕ.** Секстанты между боковыми септами и главной.
- С.ПРОТИВОПОЛОЖНЫЕ.** Секстанты между боковыми и противоположно-боковыми септами.
- СЕПТА АКАНТИННАЯ, ШИПОВИДНАЯ.** Вертикальный ряд изолированных трабекул.
- С.АМПЛЕКСОИДНАЯ.** Септа, полностью развитая на поверхности днища и сокращающаяся в дальнейшем к периферии.
- С.БОКОВАЯ.** Протосепта, расположенная между главной и противоположно-боковой септой.
- С.ГЛАВНАЯ, КАРДИНАЛЬНАЯ.** Протосепта, развивающаяся из осевой септы, около которой появляются сперва боковые септы, а затем метасепты.
- С.ГОЛАКАНТИННАЯ.** Акантинная септа, представленная голакантами.
- С. ГОЛОПЛАСТИНЧАТАЯ.** Пластинчатая септа, сложенная голакантами.
- С.ДИМОРФАКАНТИННАЯ.** Септа, сложенная голакантами и рабдакантами.
- С.КЛИНОВИДНАЯ.** Септа, расширенная на периферии и суживающаяся к оси.
- С.КОНТРАТИНГЕНТНАЯ.** Малая септа, примыкающая внутренним концом к соседней большой.
- С.ЛАМЕЛЛОТРАБЕКУЛЯРНАЯ.** Монопластинчатая септа, утолщенная ламеллярной склеренхимой.
- С.ЛАМЕЛЛЯРНАЯ.** Септа, сложенная ламеллярной склеренхимой.
- С.ЛОНСДАЛЕОИДНАЯ.** Септа, отходящая не от теки, а от пресецимента.
- С.МОНАКАНТИННАЯ.** Акантинная септа, представленная монакантами.
- С.МОНОПЛАСТИНЧАТАЯ.** Пластинчатая септа, сложенная монакантами.
- С.МУЛЬТИТ РАБЕКУЛЯРНАЯ.** Септа, сложенная несколькими рядами трабекул.
- С.НАОТИЧЕСКАЯ.** Септа, отходящая не от теки, а от наружной зоны, сложенной плотно расположенными изогнутыми пластинками и тонкими прутьобразными трабекулами. Процесс ее формирования был прерывистым.
- С.ОБРАТНОПЕРИСТАЯ.** Пластинчатая септа, сложенная парамонакантами.
- С.ОСЕВАЯ.** Первичная протосепта, появляющаяся в плоскости симметрии через весь поперечник коралла. В дальнейшем делится на главную и противоположную.
- С.ПАУЦИТРАБЕКУЛЯРНАЯ.** Септа, сложенная одним наклонным рядом трабекул. Ее боковые поверхности волнистые.
- С.ПЕРФОРИРОВАННАЯ.** Септа, в которой трабекулы, не плотно прилегая друг к другу, образуют поры.

- С.ПЛАСТИНЧАТАЯ.** Септа, сложенная либо плотным рядом трабекул, либо единым слоем ламеллярной или фиброзной склеренхимы.
- С.ПОЛУТРАБЕКУЛЯРНАЯ.** Трабекулярная септа, покрытая фибронормальной склеренхимой.
- С.ПРОТИВОПОЛОЖНАЯ.** Протосепта, развивающаяся из осевой септы, около которой появляются противоположно-боковые септы.
- С.ПРОТИВОПОЛОЖНО – БОКОВАЯ.** Протосепта, расположенная между противоположной и боковыми септами.
- С.РАБДАКАНТИННАЯ.** Акантинная септа, представленная рабдакантами.
- С.РАБДОПЛАСТИНЧАТАЯ.** Пластинчатая септа, сложенная рабдакантами.
- С.РИПИДАКАНТИННАЯ.** Акантинная септа, представленная рипидакантами.
- С.РИПИДОПЛАСТИНЧАТАЯ.** Пластинчатая септа, сложенная рипидакантами.
- С.РОПАЛОИДНАЯ, БУЛАВОВИДНАЯ.** Септа, осевой конец которой расширен.
- С.СПИНЕРИОИДНАЯ.** Септа с редкими неправильными выступами на внутреннем крае.
- С.ТРАБЕКУЛЯРНАЯ.** Септа, сложенная трабекулами.
- С.УНИТРАБЕКУЛЯРНАЯ.** Септа, сложенная одним рядом трабекул.
- С.ФИБРОЗНАЯ.** Септа, сложенная перисто расположенными фибрами, не образующими трабекул.
- С.ФИБРОЛАМЕЛЛЯРНАЯ.** Фибронормальная септа, утолщенная ламеллярной склеренхимой.
- С.ФИБРОНОРМАЛЬНАЯ.** Фиброзная септа, в которой фибры ориентированы перпендикулярно оси.
- СЕПТОТЕКА.** Стенка коралла, внутрь от эпитеки сложенная соприкасающимися наружными окончаниями септ.
- СЕПТЫ БОЛЬШИЕ.** Совокупность протосепт и метасепт, которые по длине или ширине превышают малые септы. См. серии септальные.
- С.ДЕЛЕНИЯ.** Обычно 2–5 соединяющихся в центре септ, которые при делении становятся теками дочерних кораллитов.
- С.МАЛЫЕ.** Совокупность септ следующего цикла после протосепт и больших метасепт, отличаются от них меньшими размерами. См. серии септальные.
- СЕРИИ СЕПТАЛЬНЫЕ.** Дифференциация септ по длине. К первой септальной серии относятся протосепты и большие метасепты, ко второй – появляющиеся между ними более короткие малые септы и т.д.
- СИСТЕМЫ СЕПТАЛЬНЫЕ.** Отчетливо выделяющиеся совокупности септ одного секстанта.
- СИФОНОФОССУЛА.** См. фоссула табулярная.
- СКЛЕРЕНХИМА.** Обобщающее понятие для карбонатных выделений полипа, из которых формируется его скелет.
- С.ЛАМЕЛЛЯРНАЯ.** Септа, состоящая из мелких, параллельно накладывавшихся друг на друга пластинок, слагаемых кристаллитами (тафтами).
- С.ФИБРОЗНАЯ.** Септа, состоящая из фибр, не образующих трабекул, каждая из которых слагается кристаллитами (тафтами).
- СКЛЕРОДЕРМИТ.** Пучок фибр с единым центром кристаллизации.
- СКЛЕРОТЕКА.** Стенка внутри текариума, образованная уплотненными смежными рядами диссепиментов.
- СТАДИИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ.** Последовательные стадии роста скелета коралла.
- СТАДИЯ ОНТОГЕНЕЗА ДЕТСКАЯ, БРЕФИЧЕСКАЯ.** Стадия онтогенеза, на которой появляются все шесть протосепт.
- С.О.ЗРЕЛАЯ, ЭФЕБИЧЕСКАЯ.** Стадия онтогенеза, начиная с которой окончательно складываются видовые особенности скелета коралла.
- С.О.ЮНОШКАЯ, НЕАНИЧЕСКАЯ.** Стадия онтогенеза, начиная с которой складываются видовые особенности скелета коралла.

- СТЕНКА ВНУТРЕННЯЯ.** См. аулос, склеротека, стереотека, циатотека.
- С.НАРУЖНАЯ.** Наружная оболочка скелета полипа.
- СТЕРЕОЗОНА.** Слой склеренхимы, отлагающийся внутрь от эпитеки.
- СТЕРЕОТЕКА.** Стенка внутри текариума, образованная соединением боковых поверхностей септ склеренхимой.
- СТОЛБИК, СТОЛБИК ИСТИННЫЙ.** Расположенная вдоль оси коралла структура, развивающаяся независимо от септ.
- СТРУКТУРА ОСЕВАЯ, КОЛУМЕЛЛА.** Скелетные элементы различного типа и происхождения, развивающиеся вдоль оси коралла.
- С.СЕПТЫ ШЕВРОННАЯ.** Расположение фибр в фиброзной септе параллельными слоями. В поперечном сечении структура отдельного слоя напоминает монакант.
- ТАБЕЛЛЫ.** В осевых колоннах—один из составляющих элементов. См. также пластинки дополнительные.
- ТАФТЫ.** То же, что кристаллиты.
- ТАБУЛЯРИУМ.** Область коралла, занятая днищами.
- ТЕКА.** Скелетный покров, связанный происхождением с внутренними элементами скелета.
- ТЕКАРИУМ.** Внутренняя полость коралла.
- ТРАБЕКУЛА.** Структурный элемент, совокупность которых образует септу.
- Т.ГОЛАКАНТНАЯ.** Тонкая веретенообразная бесструктурного облика трабекула, погруженная в ламеллярную склеренхиму.
- Т.МОНАКАНТНАЯ.** Веретенообразная трабекула, сложенная коническими пучками фибр, вершины которых расположены на ее оси и ориентированы к периферии.
- Т.ПАРАМОНАКАНТНАЯ.** Трабекула структуры, аналогичной монаканту, но вершины пучков фибр ориентированы к центру коралла.
- Т.РАБДАКАНТНАЯ.** Трабекула, образованная каркасом, состоящим из рабдакантных прутиков, погруженных в ламеллярную склеренхиму.
- Т.РИПИДАКАНТНАЯ.** Трабекула, образованная каркасом, состоящим из склеродермитов структуры типа монаканта.
- Т.ФИБРОНОРМАЛЬНАЯ.** Трабекула структуры типа монаканта, в которой фибры ориентированы перпендикулярно ее оси.
- ТРАВЕРСЫ.** Собираемый термин для диссепиментов и пресепиментов.
- УГОЛ ПРОКСИМАЛЬНЫЙ.** Угол, образованный сторонами проекции боковой поверхности одиночного коралла.
- ФАЗЫ В РАЗВИТИИ КОРАЛЛА.** Периодические отклонения от общего плана развития скелета: амлексоидная (короткосептная), аулопороидная (развиты лишь короткие ламеллярные септальные гребни), зафрентоидная (септы расположены перисто по отношению к главной септе), стрептелазматоидная (септы плотно примыкают друг к другу) и др.
- ФАЗЫ СКЕЛЕТООБРАЗОВАНИЯ:** 1) досептальная (формируются базальная пластинка, голотека, эпитека, пресепименты); 2) септальная (септы, карины, тека, стереотека, связанные происхождением с септами элементы осевых структур); 3) послесептальная (днища, диссепименты, склеротека, иногда тека, связанные происхождением с днищами элементы осевых структур).
- ФИБРЫ.** Элемент фиброзной склеренхимы.
- ФОРМЫ СТАДИИ.** Случаи изменения в процессе роста формы коралла.
- ФОРТЗАТЦЫ.** Вертикальные элементы скелета, расположенные на продолжении септ (как внутрь, так и наружу). Формировались после септ.
- ФОССУЛА.** Расширение и углубление межсептального промежутка около прото-септы.
- Ф.БОКОВАЯ, АЛЯРНАЯ.** Фоссула у боковой септы.
- Ф.ГЛАВНАЯ, КАРДИНАЛЬНАЯ.** Фоссула у главной септы.
- Ф.ЗАКРЫТАЯ.** Фоссула, ограниченная соединяющимися окончаниями септ.
- Ф.ОТКРЫТАЯ.** Фоссула, соединяющаяся со свободным осевым пространством.

- Ф.ПРОТИВОПОЛОЖНАЯ.** Фоссулла у противоположной септы.
- Ф.ТАБУЛЯРНАЯ, СИФОНОФОСУЛЛА.** Открытая фоссула, в которой днища круто прогнуты.
- ЦЕНЕНХИМА.** Пеносаркальные элементы скелета.
- ЦИАТОТЕКА.** Подobie внутренней стенки, образованное симметрично опущенными участками днищ.
- ЦИКЛЫ ПОЯВЛЕНИЯ СЕПТ.** Совокупность примерно равновеликих септ, разделяющих предшествующие их появлению межсептальные промежутки на равные части.
- ЧАШКА.** Углубление в дистальном конце коралла, где жил полип. В зависимости от глубины и формы краев различают бокалообразную, воронковидную и др. Последняя висцеральная камера.
- ЧЕШУИ ЭПИТЕКАЛЬНЫЕ.** Мелкие пластинки, прикрепленные к наружной поверхности коралла, обычно рядами. Характерны для некоторых цистициллид и триплазматид.
- ЭЛЕМЕНТЫ СКЕЛЕТА ВЕРТИКАЛЬНЫЕ.** Элементы скелета, формируемые мезентериальными складками (септы, пали, частично осевые колонны, паликолумеллы и др.).
- Э.С.ГОРИЗОНТАЛЬНЫЕ.** Элементы скелета, формируемые базальной эктодермой (днища, диссепименты, частично осевые колонны). Базальная опора полипа.
- ЭПИТЕКА.** Известковый слой, непосредственно покрывающий теку, на котором видны септальные борозды и межсептальные гребни. Снаружи покрыт голозойкой.
- ЯМКА ЧАШЕЧНАЯ, ОСЕВАЯ.** Углубление в средней части чашки, отвечающее прогибанию центральной зоны табуляриума.

Основная задача в исследовании ругоз сводится к установлению их систематического положения, поскольку лишь после этого мы сможем начать строить какие бы то ни было предположения об эволюции кораллов, применять ругоз в стратиграфии и в палеогеографии и т.д.

Специфика ругоз заключается в том, что в подавляющем большинстве случаев их разнообразие определяется внутренними, горизонтальными и вертикальными, элементами скелета, изучать которые можно только с помощью серий шлифов (или пленок) и пришлифовок. В последние годы в практику палеонтологии все шире внедряется применение электронного сканирующего микроскопа.

Методика и техника изготовления шлифов, пленок и пришлифовок ругоз разработаны очень хорошо и широко известны (см., например, Minato, 1961; Sando, 1967; v.Schouppé, Stacul, 1966; Jell, Hill, 1974; Ким, 1974; Semenoff—Tian—Chansky, 1974 и т.д.). Очень существенны способы получения последовательных серий, состоящих из большого количества шлифов или пленок (Minato, 1961; Ким, 1973 и др.), что дает возможность детально исследовать ход онтогенетического развития скелета кораллов.

Исследование скелета ругоз и его структуры сводится к изучению их в продольных и поперечных сечениях (рис.1, табл. 1).

Несомненно, что ругозы не только генетически, но и экологически достаточно близки склерактиниям, поэтому при восстановлении образа и условий их жизни мы в определенной степени можем использовать принцип актуализма. Необходимо при этом иметь в виду, что такие работы можно проводить только в комплексе с другими группами животных, при обязательном литолого-геохимическом исследовании вмещающих пород. Эти исследования имеют большое значение как для палеогеографии, так и для практической геологии, поскольку среди палеозойских кораллов известны наряду с агерматипными и герматипные ругозы, принимавшие участие в формировании рифовых массивов.

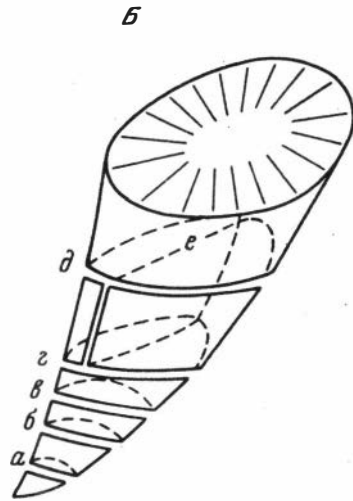
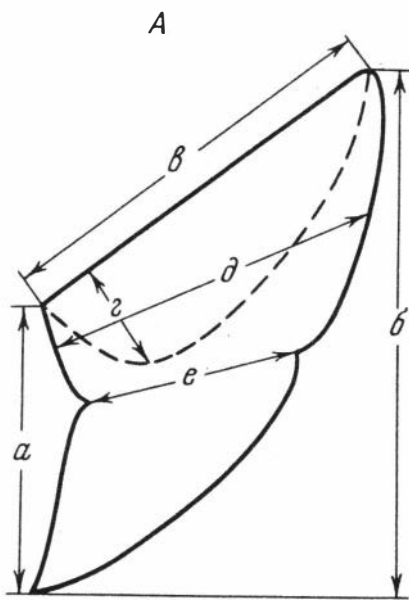


Рис. 1. А – размеры коралла. а – высота вогнутой стороны; б – высота выпуклой стороны; в – поперечник чашки; г – глубина чашки; д и е – диаметры.
 Б – примерная ориентировка плоскостей шлифования. а-д – поперечных; е – продольного

Таблица 1

Особенности изучения скелета ругоз в разных сечениях

	Септы и периферический ободок	Днища	Диссепименты	Осевые скелетные элементы
Поперечное сечение	Изучается внешняя стенка, толщина и строение ободка, его взаимоотношение с септами, характер, ширина, форма и целостность септ, карины, расположение внутренних концов септ. В серии срезов изучается эволюция септального аппарата в онтогенезе	Присутствие днищ только фиксируется	Иногда констатируется тип диссепиментов и их взаимоотношение с септами. В других случаях наличие диссепиментов только фиксируется	Определяется тип осевых скелетных элементов и роль внутренних концов септ в их образовании
Продольное сечение	Изучается характер и целостность септ, их взаимоотношение с горизонтальными элементами скелета, расположение в септах трабекул	Полное изучение зоны днищ и ее развития в онтогенезе	Изучается ширина и процесс развития диссепиментариума, тип и размеры диссепиментов, их взаимоотношение с днищами и септами	Изучается роль горизонтальных элементов скелета в формировании осевых структур

Геохронология представляет собой и основу, и главнейший контрольный фактор при любых палеонтологических исследованиях любого порядка, поэтому детальная стратиграфическая привязка фаунистических остатков к разрезу совершенно необходима.

Применение биометрии в отношении рогоз приобретает особое значение при изучении внутривидовой изменчивости и выявлении внутривидовых категорий. Прекрасным наглядным примером такого рода работы служит монография Р. Биренхейде (Birenheide, 1964) о девонских цистифилидах.

ПОЛОЖЕНИЕ РУГОЗ В СИСТЕМЕ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ

Если отличия ругоз от табулят достаточно ясны и сводятся к более высокой организации скелета, достигшей трабекулярной стадии (Ивановский, 1972 б), различию формы существования, темпов эволюции и т.д., что собственно не вызывает сейчас сомнений у палеонтологов, то отличие склерактиний от ругоз до сих пор ясно не сформулировано и на этот вопрос нет единства взглядов.

Достаточно подробно проблема морфологических соотношений ругоз и склерактиний в историческом аспекте рассмотрена Т.Г.Ильиной (1965), Е.В.Красновым (1965, 1970), А.Б.Ивановским (1966, 1970 и др.) и т.д. Поэтому ряда обстоятельств мы здесь не будем детально касаться, а примем их как уже совершенно очевидные, например то, что представители обеих групп могли иметь как осевое, так и боковое прикрепление (хотя первое у ругоз встречается реже, тогда как у склерактиний — наоборот), что у ругоз (ваагенофиллиды) известны прекрасно выраженные септы трех-пяти циклов, причем мелкие септальные зубчики на теке между септами развивались очень часто; у ваагенофиллид же известны меандрические колонии, у девонских *Solipetra* — пали (оба эти признака характеризуют не всех склерактиний, а только часть из них), обеим группам свойственно наличие экзо- и энтоэлементов и т.д. и т.п.

Необходимо кратко сказать и об отличиях ругоз и склерактиний. Так, до сих пор у ругоз не установлены ни косты (их существование только намечается), ни истинные синаптикулы (в противоположность всевозможным "внутренним стенкам" последние представляют собой самостоятельный элемент скелета), так же, как у склерактиний неизвестны ни голаканты, ни сложные осевые колонны. В отношении последнего справедливо ради заметим, что если признать их появление в скелете совпадением с моментом достижения наивысшей специализации в конце эры развития, то вполне вероятно, что склерактинии просто еще не дошли до соответствующей ступени эволюции.

Е.В.Краснов (1971) довольно наглядно показал, что так называемое "заложение септ по Мильн-Эдварду и Эму" по всем секстантам не является настолько присущим склерактиниям, как это представлялось ранее, т.е. известны случаи заложения септ в четырех, пяти, шести секторах, причем если они появляются только в четырех секстантах, то не всегда в соответствии с правилом Кунта. Заметим кстати, что отчетливо выраженное развитие септального аппарата "по Кунту" можно наблюдать далеко не у всех ругоз (некоторые зафрентоидиды, плеврофиллиды и другие; часто эта закономерность вуалируется онтогенетическими фазами).

Очень интересное обстоятельство выясняется при сравнении характера структур скелета ругоз и склерактиний. Если в обоих случаях известна как ламеллярная и фиброзная склеренхима, так и рабдаканты с монакантами, то можно утверждать, что голакантов у склерактиний пока не установлено, а у ругоз они известны только среди их древних представителей. Иначе говоря, если мы видим бесспорную общность, единство скелетных структур обеих групп кораллов, достигших трабекулярной фазы развития скелета, то указанный случай с голакантами выступает, во-первых, в пользу предположения о первичности, примитивности этого типа септальных структур, а во-вторых, свидетельствует явно против утверждения многих кораллистов (Kato, 1963; Schoupe, Stacul, 1966; Jell, Hill, 1974 и др.) о том, что голакант является якобы результатом вторичных изменений рабда-

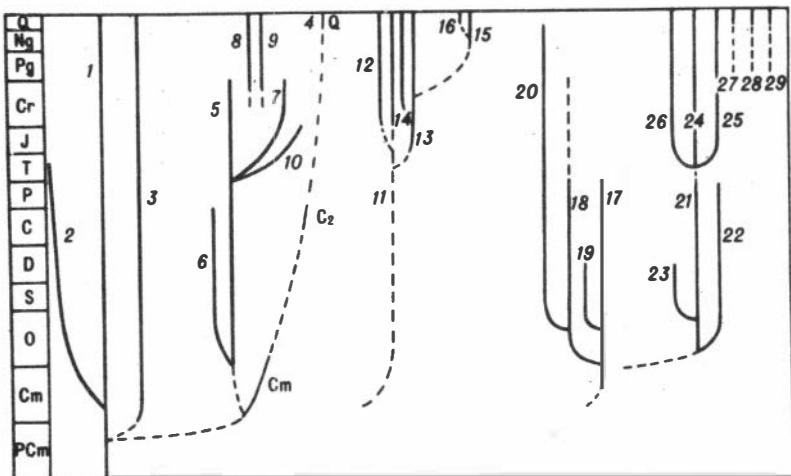


Рис. 2. Положение ругоз в системе кишечнополостных.

Класс Scyphozoa: 1 – подкласс Shyphomedusae; 2 – подкласс Conulata.

Класс Hydrozoa: 3 – подкласс Siphonophora. Подкласс Hydroidea: 4 – отряд Hydroida; 5 – отряд Stromatoporida; 6 – отряд Labechioida; 7 – отряд Sphaeractinoi-da; 8 – отряд Milleporida; 9 – отряд Stylasteriida; 10 – отряд Spongiomorphida

Класс Anthozoa: подкласс Octocorallia; 11 – отряд Pennatulida; 12 – отряд Gorgoniida, 13 – отряд Alcyonida; 14 – отряд Helioporida. Подкласс Cerantipatharia; 15 – отряд Antipathida; 16 – отряд Cerianthida. Подкласс Tabulatomorpha: 17 – отряд Auloporida; 18 – отряд Tabulata; 19 – отряд Heliolitoidea; 20 – отряд Chaetetida. Подкласс Sclerocorallia, отряд Rugosa: 21 – подотряд Streptelasmatina; 22 – подотряд Columnariina; 23 – подотряд Cystiphyllina; отряд Scleractinia; 24 – подотряд Faviina; 25 – подотряд Fungiina; 26 – подотряд Astrocoeniina. Подкласс Zoantharia; 27 – отряд Actiniaria; 28 – отряд Corallimorpharia; 29 – отряд Zoanthiniaria.

Примечание. В схему не включены Heterocorallia, положение которых в системе до сих пор не определено

канта. В последнем случае голаканты были бы обнаружены среди мезозойских склерактиний.

Отсюда совершенно однозначно следует, что морфологически ругозы и склерактинии исключительно близки и нет абсолютно никаких оснований разграничивать их на различные крупные таксоны по характеру строения и структуры скелета. Было бы абсурдом, например, утверждать, что склерактинии отличаются от ругоз спорадическим развитием синаптикул и пеннул или преобладающим появлением септ в соответствии с правилом Мильн-Эдварда и Эма.

Можно считать установленным, что первые ругозы (стрептелазматины) появились в начале среднего ордовика, а последние (также стрептелазматины) вымерли в начале перми. Предположение Т. Г. Ильиной (1965 и др.) о том, что в начале триаса якобы еще существовали достоверные плерофиллиды, оказалось неверным.

Ранее (Ивановский, 1966, 1970) я показал неестественность взглядов Е. В. Краснова, который, ссылаясь на Ж. Аллуато, предположил полифилетичность склерактиний в отношении ругоз, невозможность происхождения их различных генетических ветвей от разных морфологически сходных древних кораллов и о наибольшей вероятности итеративной дивергенции склерокораллов в триасе, поскольку такое явление было вообще свойственно ругозам. В этом отношении палеонтологии принадлежит решающее слово в систематике, поскольку, несмотря на ссылки на неполноту геологической летописи, только палеонтология располагает хронологичес-

ким критерием эволюции. Достаточно вспомнить рассуждения Дж. Лотси о полифилии грибов, а В. Арциховского – о флоре.

Очень много ошибок в систематике крупных таксонов – прежде всего неоправданный "гигантизм" – происходит из-за того, что нарушается принцип единства органического мира; нельзя проводить таксономические исследования какой-то группы организмов изолированно, без учета всей системы, иначе говоря, чтобы познать систему рогов, мы должны строить все свои предположения в строгом соответствии с остальными представителями коралловых полипов. Существует же тенденция различать среди кишечнорастных только подклассы и группы неопределенного систематического положения.

Общая система кишечнорастных изображена на рис. 2.

1. ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ РУГОЗ

Ругозы, как и все кишечнополостные, являются низко организованными животными и выявить закономерности их развития достаточно сложно. Дело в том, что подавляющее большинство различного рода закономерностей было установлено на основе изучения либо высших животных (преимущественно хордовых), либо растений; положение осложняется еще и тем, что многие так называемые "филогенетические законы" были опровергнуты практикой (Майр, 1971, стр. 107). Однако накопившийся опыт показывает, что для ругоз все же можно наметить ряд особенностей развития.

Общие направления и характер эволюции

Мы знаем, что древнейший тип скелетной склеренхимы ругоз – ламеллярный. Ламеллярными были стенки примитофиллид, их септальные элементы; ламеллярные базальные отложения выполняют проксимальные участки многих ругоз, особенно ордовикских и силурийских. У петраид и многих зафрентоидид даже вертикальные элементы скелета были полностью ламеллярными.

Следующий как по времени появления, так и по уровню организации этап развития скелета ругоз ознаменовался появлением фиброзной склеренхимы. Мы знаем, что фиброзными были не только теки, но и септы первых стрептелазматид и более молодых ругоз, в том числе многих пермских полицелиид. Наконец, наиболее совершенным типом скелетной структуры палеозойских кишечнополостных являются известные только у ругоз трабекулы.

Первая основная тенденция в эволюции кораллов, основное направление в развитии их скелета в общем виде может быть выражено следующим образом:

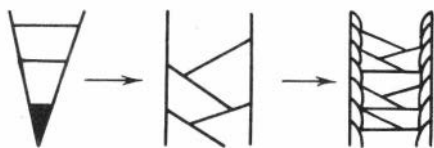


В общем – "классическом" – случае ругозы, входящие в состав единой генетической ветви (семейства) должны в своем развитии от начала истории до вымирания последнего представителя пройти эти стадии. Можно также ожидать, что и в онтогенезе структура тек и септальных элементов тоже должна повторять эту стадийность, но чаще всего в природе мы наблюдаем некоторые, порой весьма существенные, отклонения от этой схемы – иногда этапы становления скелетных структур растягиваются, тогда как другие бывают очень кратковременными (как в онто-, так и в филогенезах). В ряде случаев представители семейства вымирали, так и не достигнув трабекулярной стадии развития скелета (петраиды). В целом же, однако, указанная закономерность может быть прослежена, иногда с учетом различных отклонений, на протяжении всей истории ругоз.

Второй эволюционный тренд – тенденция к усовершенствованию горизонтальных частей скелета, к их специализации (но не к усложнению!).

Вспомним, что самой примитивной и древнейшей формой базальных структур являлись простые полные и редкие неполные днища. Формировать такие днища кораллу было сложно, так как в период их отложения значительное время он был вынужден полностью или частично "висеть" на септах. На это указывает несом-

Рис. 3. Развитие горизонтальных элементов скелета ругоз от диафрагматофорных к плеонофорным



ненное единство структуры каждой пластинки, образование которой могло быть только одновременным.

Значительно проще формировать горизонтальные элементы "по частям", путем постепенного отложения мелких неполных днш, дополнительных пластинок, так как в этом случае большая часть тела полипа постоянно имела базальную опору.

Следующим шагом по пути развития этого процесса явился переход к образованию диссепиментариума. Можно представить следующую схему тенденции в развитии базального скелета ругоз (рис. 3).

Эти моменты прослеживаются в разных семействах кораллов, хотя, как и в предыдущем случае, встречаются исключения; иногда отдельные этапы удлиняются по времени или укорачиваются, в других случаях представители семейства вымирали, не достигнув последнего этапа, и т.д. Так, цистифилиды первый и второй этапы прошли очень быстро (начало силура) и почти сразу же приобрели способность формировать цистиформный скелет, который и отличает их от остальных кораллов.

Септы ругоз консервативнее, и в их развитии не удается наметить подобных стадий. Кроме того, тип септ не только связан, но зачастую и обусловлен характером днш и диссепиментов (например, наотические и лондалеонидные септы).

Гетерэпистатическое развитие горизонтальных и вертикальных элементов ругоз определяет их различное значение для систематики, т.е. более консервативные септы дают для этой цели значительно большую информацию.

Я уже указывал, что развитие цистифилид протекало более быстрыми темпами по сравнению с многими группами ругоз. Другим примером акселеративной гетерохронии могут служить аулофилиды.

В своем развитии ругозы усовершенствовали скелет, причем после достижения определенного уровня специализации генетическая ветвь прекращала существование. Такая тенденция наблюдается среди различных групп как одиночных, так и колониальных кораллов и в этом заключается подтверждение в какой-то степени принципов Ш. Депере и Д. де Роза. Можно также предположить, что в отношении структуры скелета и организации его горизонтальных элементов развитие ругоз протекало по нескольким параллельным направлениям (Ивановский, 1960).

Мною (Ивановский, 1974) выделено две группы ругоз в отношении темпов и характера их эволюции.

На развитие кораллов первой группы основное воздействие оказывала внешняя среда. Случайные факторы могли играть существенную роль в изменении морфологии, тогда как генетическая наследственность сказывалась медленнее и менее заметно. Главные изменения здесь легче всего могут быть замечены в отношении какого-то одного-двух производных признаков (примеры: *Parawentzelella* в отношении *Wentzelella* и *Agetolites* - *Favistella* - частичная изменчивость по линии усложнения коммуникатности; колониальная *Palaeoraea* в отношении одиночных *Calostylis*; плеонофорные *Adamanophyllum* в отношении диафрагматофорных плерофилид, целый ряд кораллов соседними колоннами и т.д.). Такие ругозы обычно были узко распространены как в пространстве, так и во времени.

На изменчивость ругоз второй группы главное воздействие оказывали генетические факторы, в отношении внешней среды эти кораллы были более устойчивыми. Это проявлялось в одновременном постепенном изменении морфологии по нескольким направлениям (предковым признакам), тогда как резкое изменение одного-двух признаков для таких кораллов не характерно (примеры: виды *Entelophyllum*, *Ptychophyllum*, *Favistella*, *Tryplasma*, *Mesophyllum*, *Acanthophyllum*, *Palaeosmia*,

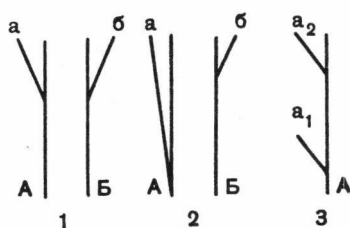


Рис. 4. 1 – синхронный параллелизм; 2 – гетерохронный параллелизм; 3 – итерации.

А и Б – разные генетические ветви; а и б – параллельно возникающие формы; а₁ и а₂ – итеративно возникающие формы

Calophyllum и многие другие). Эти ругозы, наоборот, без существенных отклонений чаще всего были широко распространены как в пространстве, так и во времени.

Иначе говоря, для первых были более характерны ортогенетические тенденции, а для вторых – номогенетические. Естественно, что направленности эволюции под воздействием либо только внешней среды ("чистый ортогенез"), либо только генетических факторов ("чистый номогенез"), как и вообще в природе, у ругоз не было.

Среди ругоз преобладали представители второй группы и можно предположить, что в своем большинстве они были менее чувствительны к изменениям внешней среды, чем герматипные склерактинии. Для каждой из указанных групп должен применяться разный таксономический подход – в первом случае за основу может быть принято существенное изменение какой-либо одной характерной черты, а во втором – изменение комплекса признаков.

Я уже отмечал, что основные тенденции в эволюции – по характеру структуры скелета и его горизонтальных элементов – были свойственны определенным генетическим ветвям ругоз, каждую из которых я рассматриваю семейством. Семейства развивались как параллельно синхронно (ликофиллиды – пилофиллиды – птихофиллиды, тиморфиллиды – аулофиллиды, лофофиллиды – лофофиллиды и др.), так и гетерохронно рекуррентно (арахнофиллиды – литостроциониды, хапсифиллиды – зафрентоидиды, птихофиллиды – циатопсиды и др.), а также итеративно (динофиллиды – амплексиды, птихофиллиды – циатофиллиды и др.) (рис. 4).

Известны также явления гомеоморфии и конвергенции (например, цистириллы и уралиниды).

Основные эпохи появления среди ругоз параллельно и итеративно развивавшихся семейств начинались, как правило, в конце регрессивного и в начале трансгрессивного этапов и истории Земли. Это можно наглядно показать на примере некоторых родов:

	Streptelasmaticae	Stauriicae
Карбон	<i>Rotiphyllum</i>	<i>Kwangsiphyllum</i>
Девон	<i>Metriophyllum</i>	<i>Dendrostella</i>
Силур	<i>Densiphyllum</i>	<i>Palaeophyllum</i>

Зрелые стадии представителей родов в правой и левой колонках очень сходны или почти тождественны. Иными словами, в силуре, девоне и карбоне появлялись морфологически сходные, как бы повторявшие друг друга на новом этапе, группы ругоз, как одиночных, так и колониальных (арахнофиллиды – литостроциониды, спонгофиллиды – лонсдалеииды).

Если среди одиночных кораллов периодически возникали колониальные формы, скорее всего вследствие приспособления к менявшимся условиям жизни, то обратного явления у колониальных кораллов не происходило никогда. На это указывает следующее:

1. Одиночные ругозы в определенные моменты своей истории имели "колониальные морфологические пары", одновременно, но сравнительно кратковременно существовавшие и имевшие очень близкие зрелые этапы роста скелета, аналогично развивавшегося. Все эти ругозы – моно- или малотипны (*Calostylis* – *Palaeareaea*, *Macgeea* – *Thamnophyllum*, *Heliophyllum* – *Gyathophyllum* и т.д.).

2. "Истинно колониальные ругозы" (колюмнариины), наоборот, никогда не отличались теми чертами, какие были присущи "колониальным парам одиночных кораллов"; они были, как правило, политипными, широко распространенными, долго существовавшими, с "растянутым онтогенезом скелета".

Поэтому, по моему, совершенно невозможно согласиться ни с Ж.-В. де Ламарком, ни с Д.Н.Соболевым, ни с Е.В. Красновым, ни с другими сторонниками возможности реверсий в этом направлении.

Онтогенез скелета

Онтогенез скелета отражает физиологию коралла и его развитие на протяжении жизни особи. Ход этого процесса можно считать практически выдерживающимся у представителей одного вида. Вряд ли можно ожидать существенных морфологических отклонений в онтогенезе особей, составляющих одну популяцию. Хотя это положение, естественно, имеет исключения, конечно в допустимых пределах, оно все же используется кораллистами-систематиками; в противном случае мы не смогли бы применять в таксономии даже фенотипические критерии.

Сразу же оговоримся, что даже в неонтологии, не говоря уже о скелетах давно вымерших кораллов, не может быть аксиоматически использован из-за очень большого числа исключений так называемый "филогенетический закон онтогенеза Геккеля", согласно которому организмы в своем развитии повторяют зрелые стадии предков. Такие исключения у ругоз усугубляются еще и часто встречающимися фазами, которые нельзя путать с онтогенетическими стадиями. Онтогенетические фазы могут появляться и исчезать в различные моменты роста полипняка (см. главу II; Ивановский, 1971).

Существенное влияние на онтогенез оказывают тахигенетические процессы — акселерация и ретардация, т.е. кажущееся убыстрение и замедление развития, что представляет собой явления того же порядка.

Появление фаз, скорее всего, обусловлено избирательной рекапитуляцией или протерогенезом; я думаю, что невозможно себе представить периодическое достижение морфологического сходства у незрелых форм следствием итерации или неотении.

Проявлением протерогенеза мы склонны признать периодическое возникновение в онтогенезе скелета двузонных кораллов зачаточных осевых колонн (вряд ли наоборот), указанные Т.А.Добролюбовой (1948), К.Г.Войновским—Кригером (1956) и др. Сразу же оговоримся, что такое "исчезновение в онтогенезе" осевых колонн не имеет ничего общего с периодическим "исчезновением" паликолумелл (литостроциониды, лофофиллиды, лофофиллииды и др.), что обусловлено неровным внутренним краем септы.

У ругоз вообще встречаются проявления протерогенеза в отношении склерактиний и это служит еще одним подтверждением непосредственной генетической близости обеих групп (см. главу III).

Возможно, некоторые случаи сравнительно позднего проявления существенно отклоняющихся от общего плана развития онтогенетических фаз могли быть обусловлены фетализацией. Так, возможно именно с фетализацией связаны заррентоморфные фазы развития ряда пермских полицелиид (Ивановский, 1972 в).

Значительно сложнее говорить о проявлениях у кораллов неотении; возможно, этим объясняются иногда встречающиеся недоразвитые колонии, когда протокораллит, не начав почковаться, проходил все этапы роста одиночного коралла. Все это, однако, пока можно считать лишь предположениями.

Сказанное свидетельствует о том, что изучение строения скелета ругоз и деталей его структуры в историческом аспекте играет очень важную роль, но связано со значительными трудностями.

Итерации и дивергенции

История ругоз свидетельствует о том, что в палеозое в одном или близко родственных семействах неоднократно появлялись формы, зрелые этапы роста которых морфологически очень сходны. В том, что такие кораллы (полихрономорфы по Н.Я.Спасскому и А.Г.Кравцову, 1971) не могут принадлежать одному таксону видовой или родовой группы свидетельствуют не только изолированные эпохи существования, но и детальное изучение их скелета.

Примеров итеративно возникавших ругоз довольно много: сиригоморфы, амплексоморфы, метриоморфы, дендростелломорфы, литостроциономорфы, зафрентоморфы и т.д. (Ивановский, 1971; Спасский, Кравцов, 1971). По мнению Н.Я.Спасского и А.Г.Кравцова, повторное появление морфологически близких ругоз было, возможно, связано с периодическим восстановлением однотипных условий жизни.

Явлениями параллелизма в развитии можно, например, объяснить появление в конце ландовери в составе разных семейств плеонофорных кораллов (*Phaulactis* из ликофиллид, *Rukhinia* из неоцистифиллид, *Stereoxylodes* из кодонофиллид), а также историю циатопсид с пресепиментами. Так, в раннем карбоне независимо произошли очень сходные зрелой стадией одиночные *Merlewoodia* и его ветвисто-колониальная пара *Aphrophyllum* (Австралия), соответственно *Melanophyllum* и *Melanophyllidium* (Урало-Тянь-Шаньская область) и пока только одиночный *Vesiculophyllum* (Северная Америка).

В составе одновременно существовавших семейств встречаются также явления конвергенции, например отдельные кораллиты *Entelophyllum articulatum* очень сходны с *Ptychophyllum* ex gr. *anticostiense*; гетерохронной конвергенцией можно признать такие формы, как представители *Spongophylloides* (поздний силур), *Papiliophyllum* и *Tabulophyllum* (девон), *Siphonophyllia* и другие уралинииды (ранний карбон). Часто встречающиеся у ругоз явления повторной дивергенции по однотипным направлениям (арахнофиллиды и спонгофиллиды – литостроциониды и лондалеииды и др.) были рассмотрены подробно ранее (Ивановский, 1970). Здесь детально остановимся лишь на главном случае – на проблеме взаимоотношений ругоз и склерактиний.

Многие исследователи, в том числе М.Неймайр (1898), Г. Эймер (Eimer, 1888–1897), П.П.Сушкин (1915), Л.С.Берг (1922), указывали на возможность так называемой "обратной эволюции", приводя в качестве примеров пингвинов (атрофия летательной функции крыльев), желтопузиков (атрофия конечностей) и др. М.Неймайр, например, прямо считал, что склерактинии произошли от ругоз именно в результате обратной эволюции, на что, по его мнению, якобы указывает вновь возникшее шестимерное развитие септ, осевое прикрепление и др.

Конечно, изменение первоначальных функций или даже атрофия того или иного органа влечет за собой несомненные изменения других частей организма, но все же эти процессы нельзя классифицировать как эволюцию в обратном направлении. Это, вероятно, было обусловлено приспособлением к новым адаптивным уровням.

Что же касается ругоз и склерактиний, то, хотя обе эти группы кораллов достаточно примитивно организованы, можно совершенно определенно утверждать, что они представляют собой результат повторной дивергенции единого генетического древа и обладали почти аналогичной морфологией скелета и общими эволюционными тенденциями (Ивановский, 1970).

Формообразование

Поскольку невозможно говорить о "современном" и "палеонтологическом" виде и палеонтология должна иметь дело с видами, а не с фенонами, мы обязаны принять концепцию (Майр, 1971), что способность репродуктивности может быть установлена непрерывным рядом количественной и качественной изменчивости. В

таком случае мы сразу же столкнемся с невозможностью определения так называемых переходных форм, так как границы между таксонами, в том числе и видами, оудут неизбежно сопряжены с разрывами. Из этого следует вывод о скачкообразном характере видообразования.

Вообще относительно "переходных форм" следует заключить, что таковых просто не может быть, как не существовал "*Homo stupidus*" в отношении *H. sapiens*, а *Archaeopteryx* все же представляет собой самую настоящую, хотя и очень примитивную, птицу. Если бы геккелевское предположение было верным, то за двести лет систематической палеонтологии все же можно было бы найти хотя бы одну "настоящую переходную форму".

Касаясь природы скачков, следует вспомнить известное положение де Фриза о том, что скачки могут возникнуть одновременно у нескольких форм единой популяции или даже в целой популяции, что разумеется и не отрицает индивидуальных скачков. Логично предположить, что скачки происходят на более пластичных ранних этапах развития (в этом отношении хороший материал дают рогозы) или даже в эмбриогенезе.

Проблема вымирания рогоз

Известны две точки зрения на причины вымирания – так называемый "принцип вытеснения Неймайра" и "принцип замещения". Согласно первой, более приспособленные к сложившимся условиям животные просто физически вытесняли менее приспособленных, имевших те же или близкие экологические требования.

Главные сторонники второго направления – П.П.Сушкин (1922), Е.П.Амалицкий (1896), Н.Н.Яковлев (1922) и другие полагали, что животные, сменившие более древних, не вытесняли их, а занимали биотический уровень ("экологическую нишу"), освободившийся после вымирания этих организмов, что произошло независимо. Действительно, каким образом можно себе представить, чтобы заполнившие в буквальном смысле слова в мезозое всю Землю рептилии были почти мгновенно вытеснены очень малочисленными мелкими млекопитающими? Аналогично этому примеру было бы просто противестественно, чтобы, образно говоря, две с половиной губки на границе раннего и среднего кембрия молниеносно вытеснили миллиарды археоциат: Не будем останавливаться на проблеме крупных смен фаун в истории Земли (см. статью Л.Беркнера и Л.Маршалла, "За рубежом", № 30, 1966).

Также невозможно себе представить, чтобы отсутствовавшие в палеозое склерактинии мигом бы "вытеснили" рогоз.

История развития рогоз как раз служит примером в пользу именно второй точки зрения, хотя этим я совершенно не собираюсь полностью игнорировать возможности исторической смены сообществ организмов по первому принципу (вероятно, это имеет большее отношение к животным, ведущим подвижный образ жизни).

Эпохи почти полного вымирания рогоз, отвечающие эпохам существенного сокращения морских бассейнов, – конец позднего силура и конец позднего девона; с начала поздней перми все оставшиеся к тому времени семейства кораллов начали заметно сокращаться, их эволюция пошла на убыль и в начале триаса не было ни одной достоверной рогозы (правда, до сих пор мы не знаем и ни одного разреза нижнего триаса с остатками кораллов).

На границах силура и девона и девона и карбона вымирали не поголовно все рогозы каких-либо семейств, но редкие представители всех известных тогда подотрядов сохранялись с тем, чтобы вслед за наступлением трансгрессии дать начало итеративной дивергенции. Это были агерматипные, как правило, мелкие одиночные диафрагматофорные кораллы типа "циатаксониевой фауны", приспособившиеся к жизни в наиболее погруженных участках шельфа (см. также главу VII).

В процессе эволюции рогозы приобретали способность формировать все более совершенный скелет. Постепенно это вело к большей специализации, после чего, достигнув наивысшей стадии специализации, филогения ветви прекращалась. Как

известно, принцип Уоллеса как раз и гласит, что более специализированные формы вымирают быстрее. Если сильно изменчивые в отношении морфологии цистириллы достигли в среднем девоне максимума специализации (арочные пластины, септальные конусы, вторичные септальные пластины), то к концу этой эпохи они уже полностью исчезли; быстро эволюционировавшие ругозы с осевыми колоннами (аулофиллиды), сами по себе представлявшие крайний предел специализации, существовали очень мало. Это же справедливо и в отношении ваагенофиллид, отличающиеся существенным усложнением осевых колонн (клинотабулы, клинодиссепименты и др.) и развитием у многих из них нескольких циклов и порядков септ.

С другой стороны, примитивные, судя по скелету, стрептелазматиды, циатофиллоидиды, амплексиды, плерофиллиды существовали без крупных изменений достаточно долго, иногда на протяжении нескольких периодов.

2. ОСНОВЫ СИСТЕМАТИЗАЦИИ РУГОЗ

Прежде всего, необходимо сформулировать те основные положения, на которых мы будем основывать свои построения.

Теоретические основы разработки системы

Понятие вида, популяции и фенона. Вид – это группа скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированных от других таких групп. Иными словами, представители вида являются репродуктивным сообществом, а вид в целом – генетическим и экологическим единством. Отсюда следует, что зоологический вид – единственная таксономическая категория, для которой границы между таксонами на данном уровне определены объективно (Майр, 1968, 1971). Проблемы вида в палеонтологии рассмотрены Г.Симпсоном (Simpson, 1961 и др.), Н.Ньюэллом (Newell, 1956), П.Сильвестром–Брэдли (Sylvester–Bradley, 1951, 1956 и др.), а у кораллов – Ф. Вуд–Джонсом (Wood–Jones, 1907), Дж.Хоффмейстером (Hoffmeister, 1926), частично Н.Н.Яковлевым (1913) и В.Вейссермелем (Weissermel, 1937).

Объективность, конкретность, реальность зоологического вида не может вызывать сомнений. Попытки резко разграничивать современные и вымершие виды или считать критерием установления последних мощность характеризующего слоя с позиций биологии невероятны (Майр, 1968, 1971; Завадский, 1968).

Для того, чтобы постичь смысл понятия "вид" на палеонтологическом материале, попытаемся сперва выяснить – сможем ли мы составить определенное представление о популяции вымерших животных при условии, что популяция – группа скрещивающихся между собой особей. Это определение подразумевает как генетическое и экологическое единство (популяция – составной элемент вида), так и непрерывность смены поколений. Последнее в палеонтологии может быть достоверно констатировано только в случае ископаемых банок, рифов и т.д., но не может быть доказано в геологическом разрезе, в котором фаунистически охарактеризованные прослои чередуются с породами, в которых остатки данного вида отсутствуют. Иными словами, с наибольшей степенью вероятности вымершая популяция может быть установлена только в прослоях, мощность которых целиком контролируется размерами особей исследуемого вида. Такие случаи в природе встречаются не часто. Здесь я имею в виду бентос, к которому относятся кораллы.

Изолированность репродуктивности может быть определена наличием дискретности, незаполненным разрывом между двумя коррелированными комплексами признаков, в нашем случае – деталей морфологии скелета (Майр, 1971). Группировка популяций внутри вида на основе комплекса морфологических или биогеографических отличий служит основой при выделении внутривидовых категорий.

Специфика палеонтологии состоит в том, что исследователь имеет здесь дело не с живыми организмами, а с образцами, грубо говоря – с камнями. Изучая их,

он может выделить остатки особей (скелет, ядра, отпечатки тканей, продукты жизнедеятельности и пр.), по которым, вместе с составлением представлений об экологии и хорологии, и должен восстановить вид.

Палеонтолог не имеет возможности непосредственно наблюдать мягкие ткани коралла, изучить его физиологию, экологию. Последнее удастся хотя и приближенно, восстановить путем геохимических и петрографических исследований (Hцb — bargd, 1971) с учетом данных по совместно встречающимся палеонтологическим остаткам.

Новейшие исследования ругоз и склерактивных, в том числе применение электронной микроскопии (Byuan, Hill, 1941; Jell, Hill, 1974 и др.), свидетельствуют о том, что мельчайшие детали структуры скелета этих кораллов исключительно близки. Это довольно определенно указывает на сходство их физиологии.

Такие стороны эволюции, как наследственность и изменчивость палеонтологу иногда легче проследить, чем неонтологу, поскольку только палеонтология располагает таким фактором, как время. Это облегчает задачу, так как мы можем составить заключение о том, какие черты строения скелета (следовательно и определенные функции организма) закреплялись в эволюции, а какие нет, какие его особенности были наиболее подвержены изменчивости и т.д.

Итак, практическая палеонтология имеет в конечном счете дело в лучшем случае с остатками особей, на основе изучения которых мы получаем представление о фенонах — фенотипически достаточно однородных выборках. Ее главная задача — распределение фенонов по видам и в дальнейшем — восстановление видов.

Внутривидовые категории представляют собой совокупность популяций, объединяющихся общим фенотипом при условии общности генотипа, которые, наряду с другими такого же типа популяциями, составляют вид. Среди современных животных распознаются подвиды, морфы, формы, экоморфы и естественно, что такие же категории должны различаться у вымерших видов; в палеонтологии могут быть установлены не только монотипические, но и политипические виды. Эти вопросы рассматривались Н. Ньюэллом (Newell, 1947, 1956), П. Сильвестром—Брэдли (Sylvesteг—Bradley, 1951; 1956, 1958), Э.Майром (1971) и другими, а применительно к ругозам — автором (Ивановский, 1974).

Высшие категории (род, семейство, отряд и т.д.) — совокупность родственных видов, отделенная от других таких совокупностей разрывом. Если видовая категория подчеркивает специфичность, обособленность и отличие, то высшие категории — сходство между группами видов. Эта противоположность определяет произвольность, субъективность рода и других высших категорий (но не естественных групп животных!), чем они коренным образом отличаются от таксонов видовой группы (Майр, 1971).

Род устанавливается прежде всего путем логических заключений на основании доказанного или предполагаемого родства видов, имеющих общего предка, а поэтому вполне справедливо приписываемое еще Линнею утверждение, что именно "род создает определенные признаки, а не признаки определяют род", т. е. морфологическое сходство представителей одного рода объясняется единой наследственностью, но ни в коем случае не наоборот. Род может быть представлен и экологической единицей, складывающейся из совокупности экологических параметров входящих в него видов.

Аналогичные заключения существуют и в отношении других категорий таксономической иерархии (семейство, отряд и т.д.).

Таксономические признаки. Поскольку палеозоологии свойственны все концепции зоологии вообще, мы обязаны применять те же подходы к систематике, что и неонтологи.

Таксономический признак — характерная особенность представителей таксона, которая отличает их от представителей других таксонов того же или другого ранга. Так, Э.Майр (1971) подразделяет признаки на диагностические (используемые преимущественно для низших категорий) и признаки—показатели родства (главным образом — для высших категорий).

Всякий признак как характерная особенность организма обусловлен жизнедеятельностью животного, особенностями строения его тела. Поэтому правильное понимание каждого признака и его природы несомненно содействует уточнению оценки этого признака в отношении пригодности в систематике. Это особенно существенно при возможности параллельного развития, когда, на первый взгляд, одна и та же черта может иметь разную природу; вообще говоря в палеонтологии каждый признак даже в пределах одной генетической ветви может иметь различную таксономическую ценность ("разный вес"). Как и в неонтологии, консервативные признаки (например, строение и структура септального аппарата) должны использоваться преимущественно для высших категорий, а быстро меняющиеся – для низших.

Таксономические критерии

Анализ морфологических признаков ругоз был предпринят ранее (Ивановский, 1971), однако я считаю необходимым внести в свои прежние представления ряд коррективов.

Система ругоз основывается на особенностях строения и структуры скелета, а также формы существования. Мы не можем объединять в один род одиночных и колониальных кораллов, даже при аналогичном строении скелета; первым было присуще только половое размножение, тогда как вторым – половое, периодически сменявшееся вегетативным. И это несмотря на то, что всем кишечнополостным свойственна общая тенденция к коммуникатности.

Различие в характере почкования и типах колоний можно рассматривать основой при установлении видов или родов, если такой признак выдерживается во времени у нескольких видов. В отношении деления нужно заметить, что этот тип размножения неразрывно связан с перестройкой скелета коралла и в систематике должен быть признан существенным.

Если способность вегетативно размножаться долго выдерживается в эволюции, она является таксономической предпосылкой самого высокого порядка; мы знаем, что одиночные кораллы иногда переходили к колониальному образу жизни, но обратный процесс не происходил никогда.

Детали скелетных структур – важный таксономический и контрольный признак при любых систематических построениях. Необходимо учитывать, что в одно и то же время различные заведомо близко не родственные группы ругоз могли иметь сходную или даже одинаковую структуру скелета, особенно септ и теки (например рабдаканты микофиллид и триплазматид). Это объясняет часто встречающееся у представителей различных семейств общее морфологическое сходство некоторых частей скелета.

Общий план структуры скелета (шиповидность или пластинчатость септ) – один из основных критериев при подразделении ругоз на подотряды. Практически существенное морфологическое отличие различных групп кораллов совпадает с изменением структуры скелета. Например, у цистириллид различие в типах трабекул может выступать как в качестве родовых или подродовых признаков, так и служить признаком семейства. Для более консервативных в этом смысле стрептезматид такие факты не могут расцениваться ниже отличительной черты семейства.

Внешняя форма одиночных ругоз зависела от условий жизни и сильно варьировала, а иногда гомеоморфия вызывала появление у разных ругоз одинаковой внешней формы. Если же этот фактор постоянно выдерживался, то выступающий в таком случае экологический критерий может определять не только род, но и семейство (кальцеолиты).

Тип прикрепительных образований зависел от характера субстрата, на котором селился полип, и не является таксономическим признаком.

Облик чашки при постоянстве других особенностей скелета не всегда выдерживается даже у представителей одного вида. О форме чашки можно судить по

характеру горизонтальных элементов скелета. Этот признак крайне изменчив, иногда даже в одном экземпляре на разных этапах роста.

Итак, устойчивые внешние признаки при постоянстве внутреннего скелета могут выступать как видовые, а иногда и как признаки семейства. У большинства ругоз эти факторы не стабильны, а поэтому различные отклонения здесь следует считать проявлением внутривидовой изменчивости.

Септальный аппарат ругоз наиболее консервативен и имеет значительно большее значение в систематике, чем днища и диссепименты. Наличие шиповидных или пластинчатых септ – признак подотряда; характер и тип расширения септ может явиться чертой семейства или надсемейства; достижение или недостижение септами оси в зависимости от развития осевой структуры может быть признаком рода, как и ясно выраженная каринация. Степень изогнутости пластинок септ – проявление внутривидовой изменчивости.

Преобладающее развитие протосепт – особенность надсемейства полицелиид; порядок заложения метасепт является признаком первого порядка и определяет отряд. Наличие септ нескольких циклов при его постоянстве (ваагенофиллиды) также весьма существенно.

Отчетливое развитие фоссул определяет общий план расположения метасепт, форму днищ и т.д., т.е. облик внутреннего скелета и обычно может считаться признаком категории не ниже семейства. У многих одиночных ругоз фоссула выражена довольно ясно.

Все ругозы формировали днища. Так называемые "кораллы без днищ" являются либо ранними этапами их роста, где роль опоры выполняла базальная склеренхима, либо имели очень тонкие днища, плохо сохранившиеся при фоссилизации. Иногда тип днищ выдерживался – так, у стрелтелазмид они обычно выпуклые, у цистициллид – диссепиментообразные, у кетофилид – сгруппированы в системы, у циатопсид – каниноидные и т.д. Часто даже в кораллите одной колонии или в одном одиночном коралле развиты всевозможные днища и тогда этот признак принимать нельзя.

Полнота днищ, их взаимоотношения между собой и форма, если они прослеживаются у ряда близких видов, могут выступать как родовые признаки.

Наличие или отсутствие диссепиментов – существенный признак, отличающий семейства и роды плеонофорных ругоз. Важен и характер взаимоотношений отдельных пластинок со смежными элементами скелета (подковообразные и иные диссепименты), что часто рассматривается признаком того же порядка, хотя известны и исключения.

Осевые скелетные образования – столбик, паликолумеллы, различные осевые колонны – характерные и легко диагностируемые особенности кораллов. Факт их развития может рассматриваться признаком семейства и надсемейства, тогда как различные типы осевых колонн определяют род.

Наличие склеротеки и стереотеки в общем случае характеризует самостоятельные роды ругоз, иногда семейства.

Характер онтогенеза скелета, несмотря на сложности, должен быть все же признан важным систематическим и контрольным критерием для низших категорий.

Основные принципы систематизации ругоз. Итак, один и тот же признак в разных случаях может характеризовать разные таксоны, а иногда вообще не является систематическим критерием. В этом отношении примером служит гребень птиц – иногда он выступает как родовой, иногда как видовой или подвидовой признак, тогда как у некоторых групп птиц эта черта меняется с возрастом и т.д. То же самое можно сказать и в отношении ложнокоренных зубов млекопитающих (Майр, 1971).

Разумеется, это касается и кораллов. Так, например, форма колонии в водных случаях определяет род, тогда как в других вообще не является таксономическим признаком и т.д.

При взвешивании признаков необходимо руководствоваться следующими положениями (Майр, 1971).

1. Таксоны устанавливаются на основе общих производных (синапоморфных), а не предковых признаков.

2. Сложные структуры (осевые колонны, типы диссепиментов, трабекул) имеют больший вес, чем простые, даже если их больше.

3. Признаки, не подверженные изменчивости, имеют малый вес, для таксонов низкого и большой — для высокого порядков (например, форма существования).

4. Признак, встречающийся часто, но спорадически (во многих случаях — пресепименты) имеет малый вес.

5. Длительное сохранение предковых признаков свидетельствует о консервативности таксона; это обстоятельство, как и тенденция к прогрессивному упрощению, показаны именно на материалах палеонтологии (Майр, 1971).

Поскольку мы имеем дело с живой природой, ни одно из этих положений не может быть окончательной рекомендацией и бесспорно прав Э.Майр (1971), считающий, что часто интуитивный подход, основанный на анализе совокупности таксономических признаков, эффективнее механического использования биометрии.

Значительные осложнения при систематизации вызывают неодинаковые темпы эволюции гомологичных и аналогичных черт строения скелета ругоз, а также параллелизм и конвергенция, что было вызвано адаптацией к сходным условиям жизни.

Установление таксона неизменно сопряжено с определением не фенотипической дистанции, а генетической.

При составлении систематической схемы не следует увлекаться выделением монотипных таксонов, особенно родов (выделение мало обоснованных родов вообще крайне нежелательное явление). У ругоз такие факты, к сожалению, имели место довольно часто.

Наконец, главное — выделение таксонов и их распределение по рангам можно производить только в строгой зависимости от родственных таксонов, чтобы не нарушать эквивалентности входящих в них категорий.

Вряд ли можно признать удачной составленную без учета палеонтологических данных, но широко распространенную среди неонтологов систему современных кишечнополостных (см., например, Наумов, Пастернак, 1968).

Согласно этой схеме в классе Anthozoa выделяется ряд подклассов, причем в один из них Hexacorallia включены отряды Actiniaria, Zoantharia, Antipatharia, Seriantharia и Madreporaria. Последний объединяет неподвижных одиночных и колониальных кораллов с наружным известковым скелетом, в том числе ругоз, склерактиний, табулят, гелиолитоидей, хететид, гетерокораллов. Если принять эту схему, то ругоз и табулят придется рассматривать надсемействами.

Другая крайность — искусственное завышение ранга ругоз и табулят до подкласса, что происходит потому, что авторы таких схем не учитывают систематического разнообразия других кораллов.

Обоснование систематической схемы ругоз. Критерии таксонов. Поскольку ругозы и склерактинии генетически достаточно близки, необходимо кратко рассмотреть принципы систематизации современных мадрепорарий.

Существуют две основные системы склерактиний. Первая принадлежит Т.Вогану и Дж.Уэллсу (см. Wells, 1956) и основана в отношении крупных таксонов (подотряды, семейства) на характеристике трабекул, типах размножения, изменении количества циклов шупалец, на характере септ и синаптикул. Вторая разработана Ж.Аллоауто (Alloiteau, 1952, 1957). В этом случае основными критериями при крупных таксономических построениях приняты тип симметрии, наличие или отсутствие синаптикул и также характеристика трабекул, т.е. тоже синапоморфные признаки и признаки большего веса.

Иначе говоря, первичное разделение эти авторы, хотя и по-разному, проводят по характерным особенностям, отличающим склерактиний от ругоз, а низшие категории выделяют на основе признаков меньшего веса. При систематизации этих групп должен быть один и тот же подход — анализ морфологии скелета — тем более, что все главнейшие особенности его строения в обоих случаях очень близки.

При определении видовой (и внутривидовой) принадлежности следует прежде всего ввести определение изменчивости; только после этого мы сможем констатировать зоологическую популяцию и соответствующую категорию в палеонтологии.

В этом отношении существенную роль бесспорно играют статистические методы, с помощью которых определяется вес того или иного признака. Хотя статистика и не решает таксономические проблемы, но таким образом она этому содействует. В отношении кораллов и мшанок размеры практически не играют существенной роли (Майр, 1971).

Достигнув зрелого состояния при весьма незначительных размерах, кораллы продолжают расти, в несколько раз превышая в дальнейшем первоначальные размеры зрелой стадии. Игнорирование этого обстоятельства приводит к ошибочному установлению новых таксонов (в частности *Pleramplexus* в отношении *Plerophyllum*). При выявлении изменчивости необходимо также учитывать возможность ее прерывистости, полиморфизма.

Бесспорно, одним из важнейших определяющих и контролирующих критериев в систематике является экологический принцип, в частности принцип Гаузе—Лэка (Майр, Линсли, Юзингер, 1956), согласно которому два вида не могут сосуществовать, если их экологические требования тождественны. Единство биотических и абиотических факторов сохраняется в пределах каждого таксона, хотя для каждой последующей более высокой категории бесспорно адаптивные уровни расширяются.

Следовательно, при систематизации нужно руководствоваться такими основными положениями.

1. Феноны (а мы все же имеем с ними дело) из одного стратиграфического горизонта представляют собой либо виды разных родов, либо результат проявления внутривидовой изменчивости.

2. Подвиды могут быть установлены только в отношении аллопатрических популяций.

3. Различать виды—двойники в палеонтологии практически невозможно.

Исходя из этого, мной положены в основу следующие критерии.

Виды одного рода могли существовать в разных условиях, иметь разные ареалы распространения и характеризоваться разными качественными параметрами. Они могут быть установлены на основе морфологических отличий зрелых этапов роста при обязательной констатации экологических критериев.

1. Существенное изменение одного морфологического признака. Например, *Caninophyllum archiaci* характеризуется посекстантным расширением септ, тогда как *C.patulum* — равномерным; *Dinophyllum involutum* и *Ptychophyllum stokesi* отличаются соответственно от *D.tenuis* и *P.euryone* наличием вортекса; *Tabularia turiensis* от *T.septata* — зачаточными гребнеобразными, а не пластинчатыми септами; *Cantrillia oroniana* от *C.prisca* — редкими круто изогнутыми, а не плоскими утолщенными днищами и т.д. *Tryplasma asiatica* отличается от других видов этого рода наличием эпитекальных чешуй (экологический критерий). Также на экологической основе критерием вида может быть избрана характерная внешняя форма, например *Holophragma mitrata* в противоположность *H.calceoloides* или *Craterophyllum pagoda* — *C.vulcanius*.

2. Незначительные морфологические изменения комплекса признаков. Так, *Favistella alveolata* отличается от *F.rigida* отчетливыми септами двух циклов, из которых большие почти достигают оси, и наличием желобообразного перегиба по периферии днищ; у *Lithostrotion maccoyanum* ровные тонкие септы, как правило, не достигают небольшого чечевицеобразного столбика и кораллиты почти всегда мелкие, в то время как у *L.portlocki* утолщенные изогнутые септы обычно достигают звездчатого столбика, а кораллиты значительно крупнее.

Итак, виды одного рода должны отличаться зрелой стадией онтогенеза скелета, причем для кораллов первой из рассмотренных выше эволюционных групп — существенным изменением какого—либо одного—двух морфологических признаков, а для рогоз второй группы — комплексом небольших морфологических отличий. Кро—

ме того, они должны отличаться разными экологическими требованиями. Иными словами, границы вида определяются пределами его изменчивости.

Виды – представители разных параллельно развивавшихся родов, виды сходные между собой конвергентно, так же как и виды, возникавшие итеративно, различаются ходом онтогенеза скелета. Процесс последовательной смены онтогенетических стадий и фаз все же может служить контролирующим критерием и таксономической предпосылкой.

Существенным контрольным критерием выступает хронологический фактор. Именно на этом основании мы можем утверждать, что кораллы, включаемые иногда в состав *Trochophyllum* и *Pernia*, на самом деле являются представителями одного рода, тогда как мы не имеем права объединять *Densiphyllum*, *Metriophyllum* и *Rotiphyllum*, так же как *Tabulophyllum* с *Papilophyllum* и др. Очень большое значение имеет также биогеографический критерий (например, рассмотренный выше случай с *Melanophyllum*, *Merlewoodia*, *Vesiculophyllum*).

Тот же подход, но значительно более детальный должен применяться в случае внутривидовых категорий. Поскольку палеонтология пока еще не в состоянии дать однозначный ответ на такие необходимые для этого вопросы, как ареалы вида, их экологические требования и не всегда даже может быть получена гарантия того, что исследуемые сообщества установлены в месте их первоначального обитания, это осложняет дело. Именно на эти вопросы мы должны стараться получить наиболее исчерпывающие ответы перед тем как начать заниматься выяснением внутривидовых систематических соотношений среди любых организмов. Если же нам все же удается получить на этот счет удовлетворительные ответы, то при делении внутривидовых категорий нужно руководствоваться следующим.

Формы (морфы) могут быть установлены на основе небольших частичных морфологических отклонений на зрелых этапах роста, в отношении совместно распространенных кораллов (например, существенное отличие формы или ширины диссепиментариума или табуляриума, ширина септальных пластин – ландоверийские *Tungussophyllum conulus* f. *tenuiseptata* и *T. conulus* f. *crassiseptata* или *Hapsiphyllum primigenius* f. *primigenius* и *H. primigenius* f. *tes lenkoi*).

Кораллы, относящиеся к разным формам (морфам) одного вида, могут совместно встречаться в одном пласте и иметь соответственно близкие или сходные экологические требования. При их констатации важную роль играют статистические методы.

Подвиды у ругоз могут быть констатированы на тех же основаниях, но при обязательной гарантии изоляции их ареалов, т.е. разные подвиды одного вида могут быть установлены в разных биогеографических регионах. Естественно, что разные подвиды одного вида не могут быть встречены в одном обнажении или в одновозрастных отложениях небольшого региона. Примерами наиболее достоверных подвидов могут служить раннепермские *Wentzelella szechuanense szechuanense* из южного Китая и *W. szechuanense orientale* с Дальнего Востока СССР или раннедевонские *Siphonophrentis variabilis variabilis* из штата Нью-Йорк и *S. variabilis europaeum* из Болгарии.

Выделение экотипических (экоморфных) разновидностей ("вариететов") в палеонтологии вряд ли целесообразно.

При установлении рода обязательным условием следует признать общность плана развития скелета всех его представителей. Хорошими родовыми критериями могут быть признаны форма существования и детали скелетных структур. Так, в один род не следует объединять одиночных и колониальных кораллов (например, "одиночные" и "колониальные" *Koninckophyllum*, *Primitophyllum* и *Proterophyllum*, *Stringophyllum* и *Sociophyllum*, *Cystilasma* и *Microplasma*, *Macgeea* и *Thamnophyllum* и т.д.

Наглядным примером в отношении различных типов трабекул могут служить триплазматиды, среди которых четко различаются одиночные и колониальные ругозы, отличающиеся именно этим признаком (*Cantrillia* – *Holacanthia*, *Tryplasma* – *Rhabdacanthia* и др.).

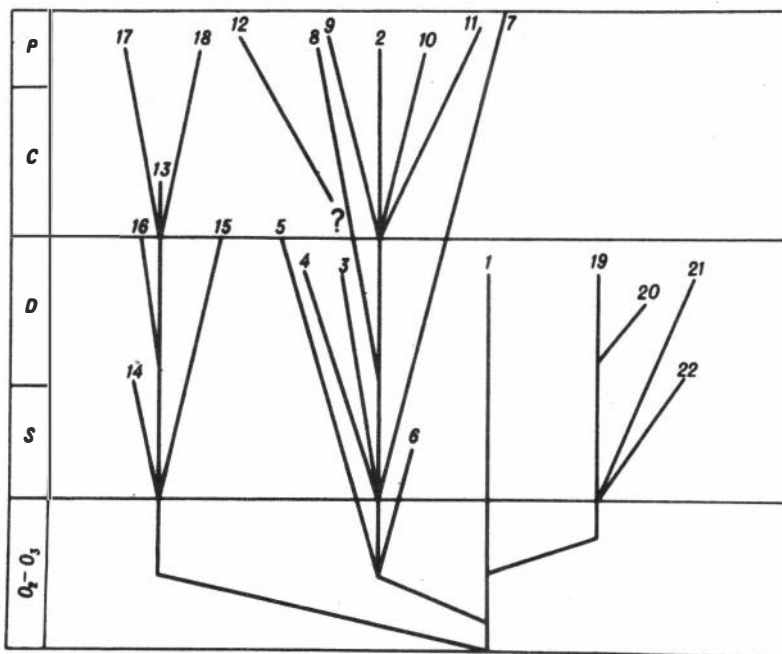


Рис. 5. Филограмма надсемейств ругоз

STREPTELASMATINA: 1 – Petraïicae; 2 – Densiphyllicae; 3 – Kodonophylli-
caе; 4 – Halliicae; 5 – Cyathophyllicae; 6 – Calostylicae; 7 – Polycoeliicae; 8 –
Lindstroemiicae; 9 – Zaphrentoidicae; 10 – Cyathopsicae; 11 – Aulophyllicae,
12 – Cyathaxoniicae.

COLUMNARIINA: 13 – Stauriicae; 14 – Arachnophyllicae; 15 – Spongophylli-
caе; 16 – Columnariicae; 17 – Lithostrotionicae; 18 – Lonsdaleiicae.

CYSTIPHYLLINA: 19 – Tryplasmaticaе; 20 – Calceolicae; 21 – Cystiphylli-
caе; 22 – Ketophyllicae

Категории группы семейства. Надсемейства объединяют несколько семейств, имеющих общего предка и настолько близкие основные особенности внутреннего строения, чтобы быть объединенными в одном подотряде.

Семейство – генетическая ветвь нескольких родов, представители которых имеют сходную морфологию скелета, общего предка, общую историю развития. Семейство в совокупности входящих в его состав родов отвечает намеченному выше циклу эволюции кораллов в отношении структуры скелета и его горизонтальных элементов и, это определяет самостоятельное положение семейства в системе ругоз.

Подсемейства, если их выделение целесообразно, устанавливаются по принципу группировки генетически близких родов, входящих в состав одного семейства.

Подотряды среди ругоз выделяются на основании характерной формы роста (исключительно колониальные, преимущественно одиночные, лишь в определенные моменты развития начинавшие формировать колонии), общего плана строения скелета и типа сложения септального аппарата. Это наиболее крупные в составе отряда филогенетические ветви, объединяющие несколько надсемейств.

Среди ругоз намечаются следующие группы (рис. 5).

1. Исключительно одиночные диафрагматофорные кораллы, развитие которых шло по пути освобождения скелета от обильной склеренхимы, усовершенствования септального аппарата и дниш (петраииды, денсифиллиды, линдстремииды, полице-
лииды, зафрентоидиды, циатаксониды).

2. Потомки денсифиллид, которые приобрели способность формировать диссепиментариум, а иногда – образовывать колонии (кодонофиллиды, холлиды, циатонсиды, аулофиллиды).

3. Потомки динофиллид, также формировавшие диссепиментариум (циатофиллиды).

4. Калостилиды, развитие вертикальных элементов скелета которых шло по пути их перфорации.

5. Консервативные всегда колониальные диафрагматофорные стауриды.

6. Плеонофорные потомки стауриид, развивавшиеся по линии усложнения горизонтальных элементов скелета и упрочнения колоний (арахнофиллиды, спонгофиллиды, колюмнарииды, литостроциониды, лонсдалеиды).

7. Цистифиллины, среди которых известно значительное количество типов септальных образований и горизонтальных элементов скелета.

При разработке системы мной приняты следующие положения.

1. На протяжении эволюции ругоз могла неоднократно возникать дивергенция по одним направлениям, что в сущности не противоречит принципу Л. Долло (например, происхождение колониальных кораллов от одиночных в начале их истории и в триасе; происхождение вначале силура одновременно арахнофиллид и спонгофиллид от диафрагматофорных циатофиллоидид и аналогичная картина в начале карбона в отношении литостроционид и лонсдалеидид).

2. Возможность неоднократных итераций (периодическое возникновение амplexоморф, метриоморф и др).

3. Невозможность обратной эволюции, т.е. что колониальные формы не возвращались к одиночному образу жизни (за исключением теоретически возможных случаев неотении), тогда как одиночные довольно часто переходили к колониальной форме роста; что если диафрагматофорные кораллы сплошь и рядом начинали формировать плеонофорный или цистифорный скелет, то в принципе обратные явления невозможны; что часто наблюдаемый параллелизм в развитии разных генетических ветвей не мог быть обратным (например, случай с крышечными кальцеолидами и цистифиллидами).

В этой главе приведен систематический указатель таксонов ругоз не ниже рода.

После родового названия и типа рода, его стратиграфического и географического положения приводится список его синонимов в понимании автора.

ТИП COELENTERATA FREY ET LEUCKART

КЛАСС ANTHOZOA EHPRENBURG

ОТРЯД RUGOSA M.-EDWARDS ET HAIME, 1850

Одиночные и колониальные кораллы с наружным известковым скелетом. Септы пластинчатые или шиповидные, обычно двух циклов, реже — до трех—пяти циклов. Симметрия билатеральная. Горизонтальные элементы скелета представлены днищами, часто диссепиментами, иногда цистиформные. Встречаются осевые скелетные элементы. Структура скелета ламеллярная, фиброзная или трабекулярная. Средний ордовик — пермь.

ПОДОТРЯД STREPTELASMATINA WEDEKIND, 1927

Одиночные, как исключение колониальные, диафрагматофорные или плеонофорные кораллы с пластинчатыми септами. Часто хорошо выражена фоссула. Средний ордовик — пермь.

НАДСЕМЕЙСТВО PETRAICAE DE KONINCK, 1872

Одиночные, реже колониальные диафрагматофорные кораллы с полностью ламеллярным скелетом. Средний ордовик — средний девон.

СЕМЕЙСТВО PRIMITOPHYLLIDAE IVANOVSKY, 1965

Кораллы одиночные. Септы представлены короткими гребнями или шипами. Развита базальная ламеллярная склеренхима. Средний — поздний ордовик.

Primitophyllum Kaljo, 1956. *P. prinum*; средний ордовик Эстонии.
(*Sinkiangolasma* Yü, 1960).

СЕМЕЙСТВО ZELOPHYLLIDAE IVANOVSKY, 1965

Одиночные кораллы или небольшие колонии. Септы имеют вид сплошных коротких гребней. Силур — средний девон.

Tabularia Soshkina, 1937. *T. turiensis*; силур, венлок Урала (*Amplexoides* Wang, 1947).

Zelophyllum Wedekind, 1927; *Z. intermedium*; силур, венлок, о. Готланд (*Kirakamiphyllum* Hill, 1956, pro *Maja Sugiyama*, 1940, *Protopilophyllum* Ivnsk, 1963).

Pycnostylus Whiteaves, 1884. *P. guelphensis*; нижний силур Канады (Онтарио) (? *Cyathopaedium* Schlüter, 1889; *Synamplexus* Grabau, 1922; *Aphyllum* Soshkina, 1937; *Fletcherina* Lang, S.-T., 1955 pro *Yabeia* Lang, S.-T., 1940, pro *Cylindrophyllum* Yabe et Hayasaka, 1915).

СЕМЕЙСТВО PETRAIIDAE DE KONINCK, 1872

Одиночные кораллы. Септы всегда пластинчатые, длинные, субрадиальные. Поздний силур – средний девон.

Petraia Münster, 1839. *P. decussata*. = *P. radiata*; верхний силур Баварии.

? *Orthophyllum* Pošta, 1902, *O. bifidum* Barr. in Pošta, 1902; нижний девон Чехии (? *Boolelasma* Pedder, 1967).

НАДСЕМЕЙСТВО DENSIPHYLLICAE DYBOWSKI, 1873

Одиночные диафрагматофорные кораллы, обычно хорошо выражена фосула. Осевых структур нет. Септы пластинчатые, фиброзные или трабекулярные. Протосепты не выделяются. Средний ордовик – пермь.

СЕМЕЙСТВО STREPTELASMATIDAE NICHOLSON IN NICH. ET LYDEKKER, 1889

Скелет фиброзный или фибро-ламеллярный. Септы в онтогенезе постепенно утончаются. Средний ордовик – ранний девон.

Lambeophyllum Okulitch, 1938. *Cyathophyllum profundum* Conrad, 1843; ордовик, Блэк Ривер, США (Висконсин). Рис. 6.



Рис. 6

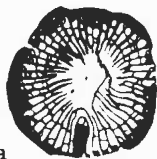


Рис. 7 а



б

Рис. 6. *Lambeophyllum profundum* (Conr.)

Поперечные сечения, $\times 1,8$. Средний ордовик Северной Америки (Hill, 1956).

Рис. 7. *Heterophrentis prolifica* (Bill.).

а – поперечное сечение; б – продольное сечение, $\times 0,9$. Девон Северной Америки (Hill, 1956)

Streptelasma Hall, 1847. *S. corniculum*; ордовик, трентон, США (Нью-Йорк) (*Palaeocyathus* Foerste, 1888; ? *Deiracorallium* Nelson, 1963; *Lobocorallium* Nelson, 1963; *Yohophyllum* Lin, 1965; *Ningnanophyllum* Lin, 1965; *Helicelasma* Neuman, 1969). *Bodophyllum* Neuman, 1969. *B. osmundense*; верхний ордовик Швеции.

Enterolasma Simpson, 1900. *Streptelasma* (*Petraia*) *stricta* Hall, 1874; девон, Гельдерберг, США (Нью-Йорк). (? *Rhegmaephyllum* Wedekind, 1927; *Orthopaterophyllum* Nikolaeva in Bulvanker, 1952; *Zelophyllia* Soshk., 1952; *Protosyringaxon* Ivnsk, 1963).

Pseudophaulactis Zaprudskaja in Ivanovsky, 1963. *P. lykophylloides*; силур, ландовери Сибирской платформы.

Ditoecholasma Simpson, 1900. *Petraia fanningana* Safford, 1869; девон, Гельдерберг, США (Теннесси). (*Tyria* Scheffen, 1933; *Dalmanophyllum* Lang et Smith, 1939 pro *Centrotus* Lind. in Thoms. et Nich., 1876).

СЕМЕЙСТВО DENSIPHYLLIDAE DYBOWSKI, 1873

Широкие септы сохраняют в онтогенезе свою толщину. Пластинчатые днища различимы лишь на зрелой стадии. Фоссула узкая, длинная. Средний ордовик – ранний силур.

Coelostylis Lindström, 1880, *C.törnquisti*; средний ордовик (2а) Швеции (*Leolasma* Kaljo, 1956).

Densiphyllum Dybowski, 1873. *D.thomsoni*; силур, лландовери Эстонии. (*Русноphyllum* Lind., 1873; *Duncanella* Nich., 1874; *Axolasma* Ivnsk, 1963).

Protozaphrentis Yü, 1957. *P.minor*; средний ордовик северо-западного Китая.

Kenophyllum Dybowski, 1873. *K.subcylindricum*; верхний ордовик Эстонии (? *Bighornia* Duncan, 1957).

Crassilasma Ivanosky, 1962, *C.simplex*; силур, лландовери Сибирской платформы. (*Borelasma* Neuman, 1969).

СЕМЕЙСТВО DINOPHYLLIDAE WANG, 1947

Септы всегда узкие. Днища обычно неполные, часты дополнительные пластинки. Поздний ордовик – средний девон.

Dinophyllum Lindström, 1882. *D.involutum*; силур, лландовери Сибирской платформы; ? = *Clisiophyllum hisingeri* M.-Edw. et H., 1851 (*Streptrophyllum* Grabau in Chi, 1931; *Neobrachyelasma* Nikolaeva, 1960; *Porfirieviella* Ivnsk, 1963; *Tenuilasma* Ivnsk, 1965).

Brachyelasma Lang, Smith, Thomas, 1940. *Dybowskia prima* Wdkd, 1927; верхний ордовик грабена Осло (*Dybowskia* Wdkd, 1927; *Strobilasma* Scheffen, 1933; *Axiphoria* Tcherepnina, 1960; *Amsdenoides* Sutherland, 1965).

Heterophrentis Billings, 1875. *Zaphrentis spatiosa* Bill., 1858 = *Z.prolifica* Bill., 1858; нижний девон, Гамильтон, Канады (Онтарио). (*Siphonophrentis* O'Connell, 1914; *Breviphrentis* Stumm, 1949; *Compressiphyllum* Stumm, 1949). Рис. 7.

Multicarinothyllum Spassky, 1965. *M.multicarinatum*; низы среднего девона Джунгарского Ала-Тая.

СЕМЕЙСТВО LACCOPHYLLIDAE GRABAU, 1928

Развит аулос, иногда паликолумелла или спорадические диссепименты. Онтогенез денсифиллоидный. Силур – девон.

Syringaxon Lindström, 1882. *Cyathaxonia siluriensis* Mc Coy, 1850; верхний силур, лудлов Великобритании (*Laccophyllum* Simpson, 1900; *Alleynia* Počta, 1902; *Barrandeophyllum* Počta, 1902; *Lindstroemia* (*Schindewolfia*) Weissmel, 1943; *Nicholsoniella* Soshkina, 1952; ? *Catactotoechus* Hill, 1954; *Ridderia* Spassky, 1960; ? *Saucrophyllum* Pedder, 1962; *Metrixaxon* Glinski, 1963; *Neaxon* Kullman, 1965). Рис. 8.

Columnaxon Scrutton, 1971. *C.angela*; силур, лудлов Венесуэлы.

Taralasma Pedder, 1967. *Syringaxon radiatum* Hill, 1950; нижний девон Австралии (Виктория).

Kozłowskaia Rożkowska, 1969. *K.flos*; верхний девон Польши (Свентокшишские горы). (*Kielcephyllum* Rożkowska, 1969).



Рис. 8. а — *Syringaxon acuminatum* (Simpson), продольное сечение, $\times 3,6$. Нижний силур США. (Simpson, 1900); б — *Syringaxon* ("*Barrandeo-phyllum*") *perplexum* (Рџста), поперечное сечение, $\times 1,8$. Средний девон Чехии (Hill, 1956)



а б

СЕМЕЙСТВО HAPSIPHYLLIDAE GRABAU, 1928

Широкие септы на зрелой стадии становятся уже и располагаются перисто по отношению к главной, находящейся в отчетливой фоссуре; в противоположных секстантах они радиальные. Силур — средний девон.

Tungussophyllum Ivanovsky, 1959. *Zaphrentis conulus* Lindstr., 1868; нижний силур о. Готланд. (*Pterophrentis* Ivnsk, 1963; *Densiphrentis* Ivnsk, 1963). Рис. 9. *Asthenophyllum* Grubbs, 1939. *A. orthoseptatum*; силур, Ниагара, США (Чикаго). ; *Triplophyllum* Simpson, 1900. *Zaphrentis terebrata* Hall, 1883; девон, Онондага, США (Огайо).

Hapsiphyllum Simpson, 1900. *Zaphrentis calcariformis* Hall, 1882; девон, Онондага, США (Огайо).

Hadrophyllum M.—Edwards et Haime, 1850. *H. orbigny*; средний девон США (Индиана, Огайо). Рис. 10.



а

Рис. 9. *Tungussophyllum conulus* (Lind.).

а — поперечное сечение; б — продольное сечение. $\times 0,9$. Нижний силур о. Готланд (Hill, 1956)



б



Рис. 10. *Hadrophyllum orbigny* M.—Edw. et H.

Вид чашки, $\times 0,9$. Средний девон Северной Америки (Hill, 1956)

СЕМЕЙСТВО AMPLEXIDAE SHAPMAN, 1893

Тонкие амплексоидные септы на зрелой стадии не достигают оси. Средний девон – пермь.

Amplexus Sowerby, 1814. *A. coralloides*; нижний карбон Ирландии. (*Bordenia* Greene, 1901; *Pseudoamplexus* Smyshljajeva, 1948; *Kassinella* Keller, 1959).

Nalivkinella Soshkina, 1939. *N. profunda*; верхний девон Урала. (*Amplexiphyl- lum* Stumm, 1949; *Metrioplexus* Glinski, 1963; *Gorizdronia* Rožkowska, 1969).

НАДСЕМЕЙСТВО CALOSTYLICAE ZITTEL, 1872

Диафрагматофорные ругозы с перфорированными септами. Поздний ордовик – ранний силур.

СЕМЕЙСТВО CALOSTYLIDAE ZITTEL, 1879

Единственное семейство. Поздний ордовик – ранний силур.

Grewingia Dybowski, 1873. *Clisiophyllum buceros* Eichwald, 1855; верхний ордовик Эстонии. (*Kiaerophyllum* Wdkd, 1927; *Cyatholasma* Ivnsk, 1961; *Rectigrewingia* Kaljo, 1961).

Calostylis Lindström, 1868. *C. cribraria*; нижний силур о. Готланд, = *Clisiophyllum denticulatum* Kjerulf, 1865. (*Hemiphyllum* Tomes, 1887).

Palaeareaea Lindström, 1882. *P. lopatini*; силур, ландовери Сибирской платформы. (*Araiostroton* Guo, 1965).

НАДСЕМЕЙСТВО HALLIICAE SHAPMAN, 1893

Одиночные кораллы. Расположение септ криптозафрентоидное или перистое. Ранние этапы роста диафрагматофорные, широкосептные. Силур – средний девон.

СЕМЕЙСТВО LYKOPHYLLIDAE WEDEKIND, 1927

Расположение септ криптозафрентоидное. Главная септа длинная. У плеонофорных кораллов диссепименты появляются параллельно с сужением септ либо постепенно (одновременно во всех секстантах, начиная с периферии), либо последовательно (начиная с противоположных секстантов). Силур.

Holophragma Lindström, 1896. *Hallia calceoloides* Lind., 1866; нижний силур о. Готланд. (*Pucnactis* Ryder, 1926).

Phaulactis (*Phaulactis*) Ryder, 1926. *P. cyathophylloides*; силур, о. Готланд. (*Lykophyllum* Wdkd, 1927; *Desmophyllum* Wdkd, 1927; *Hercophyllum* Jones, 1936).

Phaulactis (*Mesactis*) Ryder, 1926. *M. glevensis*; нижний силур Великобритании. (*Semaiophyllum* Vollbrecht in Wdkd, 1927).

Zerauschania Lavrusevitsch, 1964. *Z. prima*; силур, ландовери, Зеравшано–Гиссарской области. (*Ryderophyllum* Tcherepnina, 1965).

Onychophyllum Smith, 1930. *O. pringlei*; силур, ландовери Великобритании.

Lykocystiphyllum Wedekind, 1927. *L. gracile*; нижний силур о. Готланд. (*Sverigophyllum* Minato, 1961).

СЕМЕЙСТВО HALLIIDAE SHAPMAN, 1893

Кораллы на зрелой стадии плеонофорные. Септы расположены перисто. Прото-септы и фоссулы отчетливые. Ранний–средний девон.

Hallia M. – Edwards et Haime, 1850. *H. insignis*; нижний девон США (Огайо).
Рис. 116.

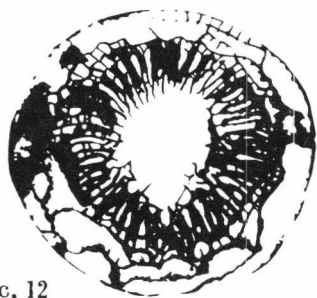
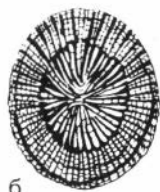
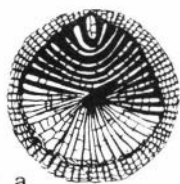


Рис. 11 а

б

Рис. 12

Рис. 11. Сопоставление особенностей внутреннего строения *Aulacophyllum* (а – поперечное сечение, $\times 1,1$) и *Hallia* (б – поперечное сечение, $\times 0,9$). (Le-compte, 1952)

Рис. 12. *Papiliophyllum brevisseptatum* (Stumm).

Поперечное сечение, $\times 0,9$. Нижний девон Невады (Hill, 1956)

Aulacophyllum M. – Edwards et Haime, 1850. *Caninia sulcata* d'Orbigny, 1850; средний девон США (Огайо). (*Odontophyllum* Simpson, 1900; *Pinnatophyllum* Graubau, 1922). Рис. 11а.

Papiliophyllum Stumm, 1937. *O.elegantulum*; низы среднего девона США (Невада). (*Eurekaphyllum* Stumm, 1937). Рис. 12.

СЕМЕЙСТВО NEOCYSTIPHYLLIDAE WEDEKIND, 1927

Кораллы на зрелой стадии плеонофорные, септы тонкие, расположены криптозафрентоидно. Силур – ранний девон.

Rukhinia Strel'nikov, 1963. *R. cuneata*; силур, лландовери Сибирской платформы.

Neocystiphyllum Wedekind, 1927, *N. maccoyi*; нижний силур о. Готланд.

Spongophylloides Meyer, 1881. *S. schumanni*; из валунов Прибалтики, = *Cystiphyllum grayi* M.–Edw. et H., 1851; силур, венлок Уэлса. (*Actinocystis* Lind., 1882; *Dubrovia* Zheltonogova, 1960; *Acnophyllum* Sytova, 1968; *Cymatella* Sytova, 1970).

Lamprophyllum Wedekind, 1927. *L. degeeri*; верхний силур о. Готланд. *Pseudocystiphyllum* Wang, 1947).

НАДСЕМЕЙСТВО KODONOPHYLLICAE WEDEKIND, 1927

Кораллы одиночные и колониальные. Маргинариум в процессе роста сильно расширяется, иногда замешаясь диссепиментами. Септы моно- или рабдопластинчатые. Встречаются акроколумеллы. Поздний ордовик – девон.

СЕМЕЙСТВО KODONOPHYLLIDAE WEDEKIND, 1927

Септы монопластинчатые, трабекулы широкие. Отчетливой септотеки нет. У девонских кораллов встречаются акроколумеллы. Поздний ордовик – девон.

Kodonophyllum Wedekind, 1927. *Streptelasma milne-edwardsi* Dyb., 1873. верхний силур о. Готланд, = *Madrepora truncata* Linné, 1758. (*Patrophontes* Lang et Smith, 1927; ? *Cymatelasma* Hill et Butler, 1936; ? *Neotryplasma* Kaljo, 1957; *Buwanckeriphyllum* Gorianov, 1966; *Maikottaphyllum* Lavrus., 1968).

Circophyllum Lang et Smith, 1930. *Rhizodes samsugnensis* Smith et Tremberth, 1927; верхний силур о. Готланд. (*Rhizodes* Smith et Tremberth, 1927).

Symphyphyllum Spassky, 1968, *S. styliferum*; нижний девон Алтая.

Chlamydoephyllum Pošta, 1902. *C. obscurum*; нижний девон Чехии.

Schlotheimophyllum Smith, 1945. *Fungites patellatum* Schlotheim, 1820; нижний силур о. Готланд. (?? *Chonophyllum* M. – Edw. et Haime, 1850).

Iowaphyllum Stumm, 1949. *Smithia johanni* Hall et Whitfield, 1872; верхний девон США (Айова).

Pseudochonophyllum Soshkina, 1937: *Chonophyllum pseudohelianthoides* Sherzer, 1892; нижний девон Чехии.

Carinophyllum Strelnikov, 1964. *Cyathophyllum confusum* Ро́ста, 1902; силур Богемии. (*Migmatophyllum* Pedder, 1971).

Stereoxylodes Wang, 1947. *Cyathophyllum (Heliophyllum) pseudodianthus* Weisssemel, 1894; из верхнесилурийских валунов Прибалтики. (*Nanshanophyllum* Yü, 1956; *Scyphophyllum* Strelnikov, 1964; *Ramulophyllum* Nikolaeva, 1964; *Capnophyllum* Sutherland, 1965).

Craterophyllum Foerste, 1909. *Chonophyllum (Craterophyllum) vulcanius*; силур, Браунспорт, США (Теннесси). (*Naos* Lang, 1926).

Alaiophyllum Gorianov, 1961. *A. jarushewskyi*; средний девон Ферганы.

Centristela Tsyganko, 1967. *C. fasciculata*; средний девон хр. Пай-Хой. (*Acrotabulophyllum* Gorianov, 1968).

Briantelasma Oliver, 1960. *B. americanum*; нижний девон США (Нью-Йорк).

Pseudoblothrophyllum Oliver, 1960. *P. helderbergium*; девон, Гельдерберг, США (Нью-Йорк).

Acrophyllum Thomson et Nicholson, 1876. *Clisiophyllum oneidaense* Bill., 1959; девон, Онондага Канады (Онтарио). (*Scenophyllum* Simpson, 1900).

СЕМЕЙСТВО MYCOPHYLLIDAE HILL, 1940

Диафрагматофорные кораллы с рабдопластинчатыми септами. Силур – ранний девон.

Pseudamplexus Weisssemel, 1897. *Zaphrentis ligeriensis* Barrois, 1889; нижний девон Франции. (*Pselophyllum* Ро́ста, 1902).

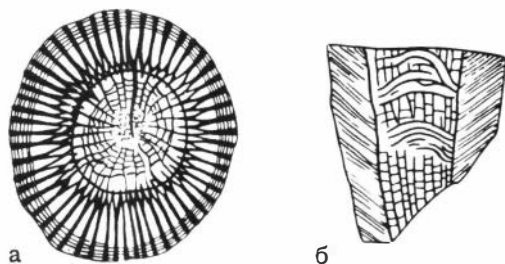
Sanidophyllum Etheridge, 1889. *S. davidis*; нижний девон Австралии (Новый Южный Уэльс). (*Pseudamplexophyllum* Shurygina, 1968).

Mycophyllum Etheridge, 1894. *M. crateroides*; силур, венлок Австралии (Новый Южный Уэльс). (? *Aspasmophyllum* C. Roemer, 1880; *Pseudomphyma* Wdkd, 1927).

Briantia Barrois, 1889. *B. repleta*; нижний девон Франции. Рис. 13.

Рис. 13. *Briantia repleta* Barr.

а – поперечное сечение; б – продольное сечение, $\times 1,3$. Нижний девон Франции (Lecompte, 1952)



СЕМЕЙСТВО PILOPHYLLIDAE HILL, 1942.

Кораллы одиночные, на зрелой стадии плеонофорные. В процессе роста маргинирум замещается диссепиментами разных типов. Силур – ранний девон.

Ornatophyllum Nikolaeva, 1964. *O. ornatum*; нижний девон Казахстана.

Pilophylloides Sytova in Sytova et Ulitina, 1966. *P. sulnense*; верхний силур Казахстана.

Pilophyllum Wedekind, 1927. *P. keyserlingi*; верхний силур о. Готланд.

Miculiella Ivanovsky, 1963. *M. annae*; силур, венлок Сибирской платформы. (*Contortophyllum* Strelnikov, 1968; *Expressophyllum* Strelnikov, 1968).

НАДСЕМЕЙСТВО CYATHOPHYLLICAE DANA, 1846

Плеоофорные одиночные и колониальные кораллы с тонкосептными диафрагма-тофорными (динофиллоидными) начальными этапами роста. Поздний ордовик – девон.

СЕМЕЙСТВО PTYCHOPHYLLIDAE DYBOWSKI, 1873

Кораллы одиночные. Монопластинчатые септы расположены субрадиально. Поздний ордовик – ранний девон.

Paliphyllum Soshkina, 1955. *P. primarium*; верхний ордовик Сибирской платформы. (*Sclerophyllum* Reiman, 1956; *Protocyathactis* Ivnsk, 1961).

Neopaliphyllum Zheltonogova, 1960. *N. soshkinae*; нижний силур Салаира. (? *Protoramulophyllum* Nikolaeva, 1964).

Cystipaliphyllum Lavrusevitch, 1964. *C. kimi*; силур. ландовери Таджикистана.

Ptychophyllum (*Ptychophyllum*) M.—Edwards et Haime, 1850. *P. stokesi*; нижний силур США (о. Друмонд на оз. Гурон). (*Cystiphorolites* Miller, 1889 pro *Vesicularia* Rominger, 1876; *Implicophyllum* Sytova in Sytova et Ulitina, 1966).

Ptychophyllum (*Cyathactis*) Soshkina, 1955. *C. typus*; силур, ландовери Сибирской платформы.

Kyphophyllum Wedekind, 1927. *K. lindstroemi*, силур, о. Готланд. (*Medinophyllum* Sytova in Sytova et Ulitina, 1966).

СЕМЕЙСТВО PTENOPHYLLIDAE WEDEKIND, 1923

Кораллы одиночные и колониальные. В процессе роста септы утончаются, иногда расширенными остаются лишь их внутренние концы. Встречаются карины. Днища, как правило, неполные, мелкие. Иногда развиты пресецименты. Симметрия билатеральная или субрадиальная. Девон.

Acanthophyllum Dybowski, 1873. *Cyathophyllum heterophyllum* M.—Edw. et H., 1851; средний девон Эйфеля. (*Grypophyllum* Wdkd, 1922; *Mesophylloides* Wdkd, 1922; *Ptenophyllum* Wdkd, 1923; *Dohmophyllum* Wdkd, 1923; *Trematophyllum* Wdkd, 1923; *Astrophyllum* Wdkd, 1924; *Rhopalophyllum* Wdkd, 1924; *Leptinophyllum* Wdkd, 1925; *Stenophyllum* Amanschauser in Wdkd, 1925; *Pseudoptenophyllum* Wdkd, 1925; *Sparganophyllum* Wdkd, 1925; *Hooeiphyllum* Taylor, 1951; ? *Svetlania* Sytova, 1970).

Neostriphophyllum Wedekind, 1922. *N. ultimum*; средний девон Эйфеля. (*Temnophyllum* Walther, 1928; *Diplophyllum* Soshk., 1939, *Geratinella* Soshk., 1941; *Sinodisphyllum* Sun, 1958; *Gurieviskiella* Zheltonogova, 1960; *Mansuphyllum*, Fontaine, 1961).

Mictrophyllum Lang et Smith, 1939. *M. nobile*; верхний девон Канады.

Lyrielasma Hill, 1939. *Cyathophyllum subcaespitosum* Chapman, 1925, = *L. chapmani* Pedder, 1967; нижний девон, зиген Австралии (Виктория). (*Embolophyllum* Pedder, 1967). Рис. 14.

Xystriphyllum Hill, 1939. *Cyathophyllum dunstani* Etheridge, 1911; низы среднего девона Австралии (Квинсленд). (*Pseudospongophyllum* Zhmaev in Kraevskaja, 1955). Рис. 15.

Taimyrophyllum Tchernyshev, 1941. *T. speciosum*; нижний девон Таймыра. (? *Eddastraea* Hill, 1942). Рис. 16.

Australophyllum Stumm, 1949. *Spongophyllum cyathophylloides* Etheridge, 1911; низы среднего девона Австралии.

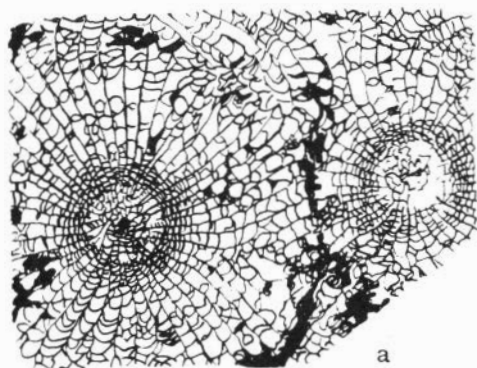
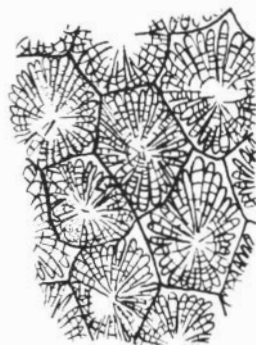
Moravophyllum Kettnerova, 1932. *M. ptenophylloides*; средний девон Моравии. (? *Nevadaphyllum* Stumm, 1937; ? *Lyliophyllum* Kelus, 1939; *Tortophyllum* Sloss, 1939; ? *Radiophyllum* Hill, 1942; ? *Bethanyphyllum* Stumm, 1949; *Heliophylloides* Stumm, 1949; *Pseudozaphrentis* Sun, 1958). Рис. 17.

Ceratophyllum Gürich, 1896. *C. typus* (? = *Cyathophyllum ceratites* Frech, 1886, non Goldfuss, 1826); средний девон Польши. (*Glossophyllum* Wdkd, 1924).

Рис. 14. *Lyriellasma subcaespitosum* (Чарман).
 Поперечное сечение, $\times 1,8$. Средний девон Австралии
 (Hill, 1956)



Рис. 15. *Xystriphllum dunstani* (Ether.).
 Поперечное сечение, $\times 1,8$. Средний девон Австралии
 (Hill, 1956)

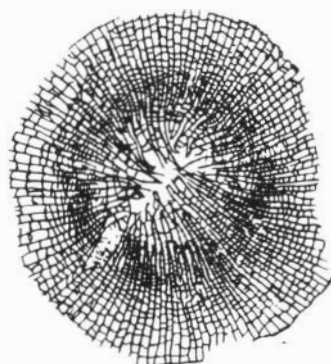


а



б

Рис. 16



а



б

Рис. 17

Рис. 16. *Taimyrophyllum* ("Eddastrea") *grandis* (Dun).
 а – поперечное сечение; б – продольное сечение, $\times 1,8$. Девон Австралии
 (Hill, 1956)

Рис. 17. *Moravophyllum ptenophylloides* Kettnerova.
 а – поперечное сечение; б – продольное сечение, $\times 0,9$. Средний девон Чехо-
 словакии (Hill, 1956).

СЕМЕЙСТВО STRINGOPHYLLIDAE WEDEKIND, 1921

Кораллы одиночные и колониальные. Трабекулы местами располагаются в септах изолированно. Поздний силур – девон.

Stringophyllum Wedekind, 1922. *S.normale*; средний девон Эйфеля (*Neospongophyllum* Wdkd, 1922; *Loipophyllum* Wdkd, 1925; *Schizophyllum* Wdkd, 1925; *Sunophyllum* Wang, 1948; *Vollbrechtophyllum* Taylor, 1950). Рис. 18.

Mesouralinia Shurygina, 1971. *M.magnifica*; силур, лудлов Урала.

Solipetra Fontaine, 1961. *S.vietnamica*; верхи среднего девона Северного Вьетнама. Рис. 19.

Donia Soshkina, 1951. *D.russiensis*; верхний девон Русской платформы.

Melasmaphyllum Wright, 1966. *M.mullamuddiensis*; ?средний девон Австралии (Новый Южный Уэлс). (*Metrosia* Wright, 1966).

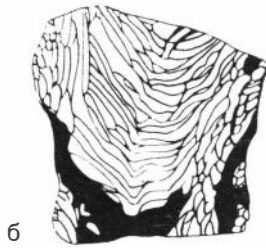
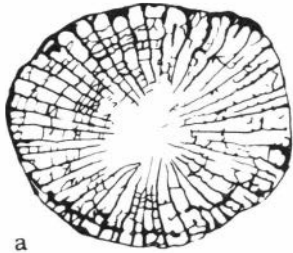


Рис. 18. *Stringophyllum normale* Wdkd.

а – поперечное сечение, $\times 1,8$; б – продольное сечение, $\times 1,1$. Средний девон ФРГ (Hill, 1956)

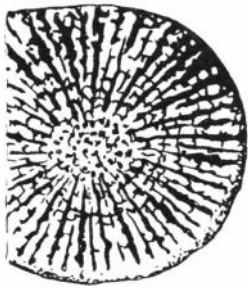


Рис. 19. *Solipetra vietnamica* Font.

Поперечное сечение, $\times 3,6$. Средний девон Вьетнама (Fontaine, 1961)

СЕМЕЙСТВО SYATHOPHYLLIDAE DANA, 1846

Одиночные и колониальные кораллы. Септы обычно каринированы. Днища широкие, часто неполные. Диссепименты межсептальные, многочисленные. Хорошо выражена кардинальная фосула, по отношению к которой септы располагаются перисто. Ранний–средний девон.

Breviphyllum Stumm, 1949. *Amplexus ionensis* Stumm, 1937; средний девон США (Невада).



Рис. 20. *Syathophyllum* ("Keriophyllum") *heiligensteini* (Wdkd). Поперечное сечение, $\times 1,8$. Средний девон Эйфеля (Hill, 1956)

Zaphrenthis Rafinesque et Clifford, 1820. *Z. phrygia*; ?средний девон США (Огайо, Кентукки). (*Helenterophyllum* Grabau, 1910; *Heliophrentis* Grabau, 1910).

Heliophyllum Hall in Dana, 1846. *Strombodes helianthoides* ?Goldfuss sensu Hall, 1943, =*Heliophyllum halli* M.—Edw. et H., 1850; девон, Гамильтон США (Нью-Йорк). (*Heliogonium* Chapman, 1893; *Charactophyllum* Simpson, 1900; ?*Phymatophyllum* Stumm, 1964).

Cyathophyllum Goldfuss, 1826. *C. dianthus*; средний девон Эйфеля. (? *Peripaedium* Ehrenberg, 1834; *Keriophyllum* Wdkd, 1923). Рис. 20.

СЕМЕЙСТВО ENDOPHYLLIDAE TORLEY, 1933

Одиночные и колониальные кораллы. Септы на диафрагматофорных этапах роста короткие, часто расширенные. Симметрия субрадиальная. Днища плоские. Развита диссепименты и пресецименты. Девон.

Blothrophyllum Billings, 1859. *B. decorticatum*; девон, Онондага, Канада (Онтарио). Рис. 21.

Рис. 21. *Blothrophyllum decorticatum* Bill.

Поперечное сечение, $\times 0,4$. Средний девон Северной Америки (Hill, 1956)



Рис. 22. *Tabulophyllum rectum* Fent. et Fent.

а — поперечное сечение; б — продольное сечение, $\times 0,9$. Верхний девон США (Hill, 1956)



Tabulophyllum Fenton et Fenton, 1924. *T. rectum*; верхний девон, Хакберри, США (Айова). (*Apolythophyllum* Walther, 1928; *Sinospongophyllum* Yoh, 1937; *Diversophyllum* Sloss, 1939; ?*Paracystiphyllodes* Tsien, 1969). Рис. 22.

Endophyllum M.—Edwards et Haime, 1851; *E. bowerbanki*; ?средний девон Англии (Торквэй). (*Nichotsonia* Schlüter, 1885).

СЕМЕЙСТВО PHACELLOPHYLLIDAE WEDEKIND, 1922

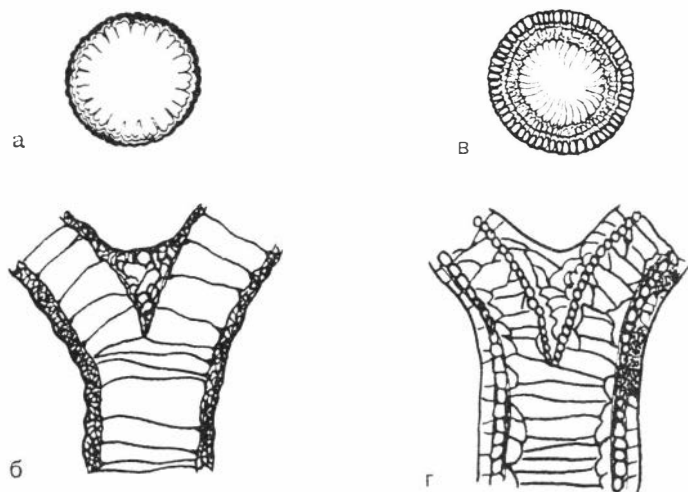
Одиночные кораллы или ветвистые колонии. Симметрия субрадиальная. Септы короткие. Днища полные, реже неполные, плоские. Развита плоские, подковообразные и межсептальные диссепименты. Трабекулы рипидакантные. Девон.

Macgeea Webster, 1889. *Pachyphyllum solitarium* Hall et Whitf., 1873; верхний девон США. (*Pterorhiza* Ehrenberg, 1834; *Pexiphyllum* Walther, 1928; *Protomacgeea* Rożkowska, 1956).

Thamnophyllum Penecke, 1894. *T. stachei*; ?средний девон Австрии. (*Fascicularia* Dyb., 1873; ?*Synaptophyllum* Simpson, 1900; *Phacellophyllum* Gürich, 1909; *Peneckiella* Soshk., 1939; *Sudetia* Rożkowska, 1960). Рис. 23.

НАДСЕМЕЙСТВО ZAPHRENTOIDICAE SCHINDEWOLF, 1938

Одиночные диафрагматофорные (диссепименты известны пока лишь у *Zaphriphyllum*) кораллы с ламеллярным, реже фиброзным, скелетом. Метасепты располагаются перисто по отношению к отчетливой главной фосуле и появляются в соответствии с правилом Кунта. Карбон — ранняя пермь.



Р и с. 23. а-б — *Thamnophyllum stachei* Penecke, поперечное и продольное сечения, $\times 1,8$. Средний девон Австрии; в-г — *Phacellophyllum caespitosum* (Goldfuss), поперечное и продольное сечения, $\times 1,8$. Средний девон ФРГ (Hill, 1956)

СЕМЕЙСТВО ZAPHRENTOIDIDAE SCHINDEWOLF, 1938

Единственное семейство. Карбон — ранняя пермь.

Zaphrentoides (*Zaphrentoides*) Stuckenberg, 1895. *Zaphrentis griffithi* M.—Edw. et H., 1851; нижний карбон Англии. (? *Duncania* de Koninck, 1872; *Enallophyllum* Greene, 1901; *Neozaphrentis* Grove, 1935; *Huangophyllum* Tseng, 1948).

Zaphrentoides (*Amplexizaphrentis*) Vaughan, 1906, *Zaphrentis bowerbanki* Thomson, 1883; нижний карбон Шотландии. (? *Barytichisma* Moore—Jeff., 1945; *Enniskillen* Kabak., 1962).

Zaphrentoides (*Homalophyllites*) Easton, 1944; *Lophophyllum calceola* White et Whitf., 1862; нижний карбон долины Миссисипи.

Zaphrentoides (*Zaphrentites*) Hudson, 1941. *Zaphrentis parallela* Carr., 1910; нижний карбон Шотландии. (*Cypellophyllum* Tolmachev, 1933 pro *Craterophyllum* Tolmachev, 1931; *Triplophyllites* Easton, 1944; *Stereophrentis* Fomitchev, 1953; *Parastereophrentis* Fomitchev, 1953).

Zaphriphyllum Sutherland, 1954. *Z. disseptum*; нижний карбон Британской Колумбии. Рис. 24.

Rotiphyllum Hudson, 1942. *Densiphyllum rushianum* Vaughan ?1908; нижний карбон Ирландии. (? *Lophotichium* Moore—Jeff., 1945; ? *Stereocorypha* Moore—Jeff., 1945; *Monophyllum* Fomitchev, 1953). Рис. 25.

Sychnoelasma Lang, Smith, Thomas, 1940. *Verneulia urbanowitschi* Stuck., 1895; нижний карбон Урала. (pro *Verneulia* Stuck., 1895; *Verneulites* Vass., 1960; *Fasciculiamplexus* Easton, 1962). Рис. 26.

Allotropiophyllum Grabau, 1928. *A. sinense*; нижняя пермь Китая. (? *Meniscophylloides* Kullman, 1966).

Trochophyllum M.—Edwards et Haime, 1850. *T. verneuli*; нижний карбон США (Кентукки). (*Permia* Stuck., 1895; ? *Meniscophyllum* Simpson, 1900; ? *Heptaphyllum* Clark, 1924; ? *Caenophyllum* Clark, 1926; *Crassiphyllum* Grove, 1935; *Thecophyllum* Fomitchev, 1953; ? *Friedbergia* Rożkowska, 1969; ? *Guerichiphyllum* Rożkowska, 1969). Рис. 27.

Varyphyllum M.—Edwards et Haime, 1850. *V. verneulianum*; нижний карбон США (Теннесси). Рис. 28.

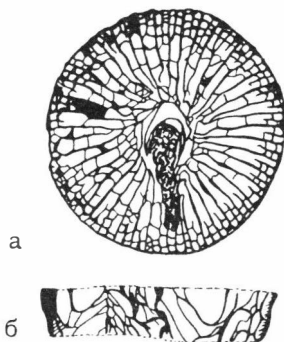


Рис. 24

Рис. 24. *Zaphriphyllum disseptum* Suth.
а – поперечное сечение; б – продольное сечение, $\times 7,2$. Нижний карбон Канады (Sutherland, 1958)



Рис. 25

Рис. 25. *Rotiphyllum rushianum* (Vaugh).
Поперечное сечение, $\times 1,8$. Визе Великобритании (Hill, 1956)

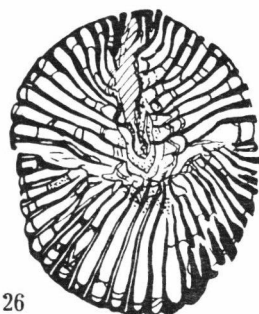


Рис. 26

Рис. 26. *Synchoelasma* (*Canadiphyllum*) *knoxii* Suth.
Поперечное сечение, $\times 2,7$. Нижний карбон Канады (Sutherland, 1958)

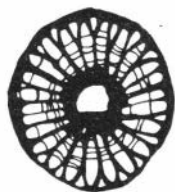


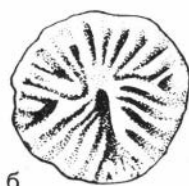
Рис. 27



Рис. 28



Рис. 29



б

Рис. 27. *Trochophyllum cavernulum* (Hudson).
Поперечное сечение, $\times 1,8$. Нижний карбон Великобритании (Hill, 1956)

Рис. 28. *Varyphyllum verneuilianum* M.—Edw. et H.
Вид чашки, $\times 0,9$. Нижний карбон Северной Америки (Hill, 1956)

Рис. 29. а – *Dipterophyllum glans* (White). Вид чашки, $\times 0,9$. Нижний карбон Северной Америки (Hill, 1956);

б – *Dipterophyllum* ("*Cumminsia*") *aplatum* (Moore—Jeff.). Вид чашки, $\times 0,9$. Верхний карбон (пенсильваний) США (Hill, 1956)

Dipterophyllum Roemer, 1883. *Zaphrentis glans* White, 1862; нижний карбон США (Айова). (? *Cumminsia* Moore—Jeff., 1945). Рис. 29.

Amplexocarinia Soshkina, 1928. *A. muralis*; нижняя пермь Урала (*Paralleynia* Soshkina, 1936; *Paracarinia* Chi, 1937).

НАДСЕМЕЙСТВО POLYCOELIACE ROEMER, 1883

Почти всегда одиночные диафрагматофорные, реже плеонофорные, кораллы, у которых протосепты выделяются длиной или шириной. Осевых структур нет. Силур – пермь.

СЕМЕЙСТВО ANISOPHYLLIDAE IVANOVSKY, 1965

Одиночные диафрагматофорные кораллы с ропалоидными главной и боковыми септами. Силур.

Anisophyllum M. — Edwards et Haime, 1850. *A. agassizi*; силур, Локпорт, США (Теннесси).

СЕМЕЙСТВО POLYCOELIIDAE ROEMER, 1883

Обычно одиночные, почти всегда диафрагматофорные кораллы. Противоположная септа отчетливая, длинная. Поздний силур—пермь.

ПОДСЕМЕЙСТВО POLYCOELIINAE ROEMER, 1883

Одиночные (кроме *Calophylloides*) диафрагматофорные кораллы с выделяющимися главной, противоположной и боковыми септами. Поздний силур—пермь.

Amandaraiia Lavrusevitch, 1968. *A. prima*; граница силура и девона (кунжакский горизонт) Зеравшано—Гиссарской области.

Calophyllum Dana, 1846. *C. donatianum* King, 1850; пермь Великобритании (*Polycoelia* King, 1849; *Tetraphyllum* Ludwig, 1865; *Phryganophyllum* de Koninck, 1872; *Gerthia* Grabau, 1928; *Tetralasma* Schindewolf, 1942; *Psynocoelia* Schindewolf, 1952 et *Pleophyllum* Lecompte, 1952, pro *Weissermelia* Schindewolf, 1942; *Maichelasma* Fomitchev, 1953).

Calophylloides Ivanovsky, gen. nov. *Polycoelia dobrolyubovae* Iljina, 1970; нижняя пермь Памира.

ПОДСЕМЕЙСТВО PROSMILIINAE IVANOVSKY, 1967

Одиночные плеонофорные кораллы с выделяющимися главной, противоположной и боковыми септами. Ранняя пермь.

Prosmilia Koker, 1924. *Pterophyllum cyathophylloides* Gerth, 1921; нижняя пермь Тимора. Рис. 30.



Р и с. 30. *Prosmilia cyathophylloides* (Gerth).

Поперечное сечение, $\times 2,2$. Нижняя пермь о. Тимор (Lecompte, 1952)

ПОДСЕМЕЙСТВО FLAGELLOPHYLLINAE IVANOVSKY, SUBFAM. NOV.

Кораллы колониальные, плеонофорные. Главная, противоположная и боковые септы длиннее метасепт. Ранний карбон.

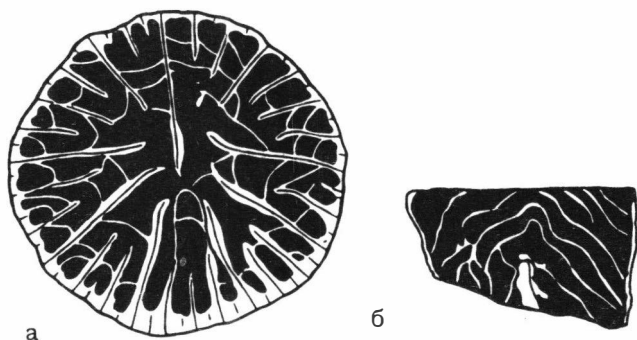
Flagellophyllum Fan in Yü, Lin, Fan, 1962. *F. shengi*; нижний карбон Китая.

ПОДСЕМЕЙСТВО SOCHKINEOPHYLLIDAE GRABAU, 1928

Одиночные диафрагматофорные кораллы. Главная септа короткая, противоположная и боковые длинные. Карбон—ранняя пермь.

Рис. 31. *Sochkineophyllum artiense* (Soshk.).

а – поперечное сечение;
б – продольное сечение,
× 1,8. Нижняя пермь Урала
(Hill, 1956)



Kindaidia Easton, 1945. *K. trigonalis*; нижний карбон США (Иллинойс).
Ankhelasma Sando, 1961. *A. typicum*; нижний карбон, Мерамек, США (Юта).
Sochkineophyllum Grabau, 1928. *Pterophyllum artiense* Sochkine, 1925; нижняя пермь Урала. Рис. 31.

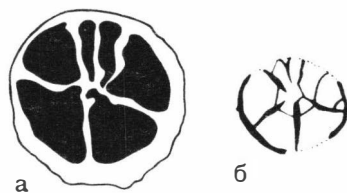
ПОДСЕМЕЙСТВО HEXALASMATINAE SOKOLOV, 1960

Одиночные диафрагматофорные кораллы, у которых выделяются все протосепты. Карбон – пермь.

Hexalasma Sochkina, 1928. *H. primitivum*; нижняя пермь Урала (*Pseudocryptophyllum* Easton, 1944). Рис. 32, а, б.

Рис. 32. а – *Hexalasma primitivum* Soshk.

Поперечное сечение, × 3,6. Нижняя пермь Урала; б – *H.* ("*Pseudocryptophyllum*") *savum* (East.). Поперечное сечение, × 2,7. Нижний карбон США (Hill, 1956)



СЕМЕЙСТВО PLEROPHYLLINAE KOKER, 1924

Одиночные почти всегда диафрагматофорные кораллы, у которых на всех стадиях полно выражены боковые и противоположно-боковые септы. Девон – пермь.

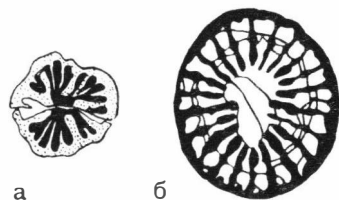
ПОДСЕМЕЙСТВО PLEROPHYLLINAE KOKER, 1924

Диафрагматофорные кораллы. Главная, боковые и противоположно-боковые септы всегда длиннее метасепт. Девон – пермь.

Pterophyllum Hinde, 1890. *P. australe*; пермь Западной Австралии. (*Timorosmia* Koker, 1924; *Endothecium* Koker, 1924; *Pleramplexus* Schind., 1940). Рис. 33.

Рис. 33. а – *Pterophyllum australe* Hinde.

Поперечное сечение, × 1,8. Нижняя пермь Австралии (Hill, 1956); б – *P.* ("*Endothecium*") *decipiens* (Schind.). Поперечное сечение, × 2,7. Нижняя пермь о. Тимор (Lecompte, 1952)



Oligophyllum Роџа, 1902. *O. quinqueseptatum*; средний девон Чехии. (*Pentelasma* Kullman, 1965). Рис. 34.

Cystelasma Miller, 1891. *C. lavesvillense*; нижний карбон США (Индиана).



Рис. 34. *Oligophyllum quinqueseptatum* Роџа.

Поперечное сечение, $\times 1,8$. Средний девон Чехословакии (Hill, 1956)

ПОДСЕМЕЙСТВО ADAMANOPHYLLINAE VASSILYUK, 1959

Кораллы плеонофорные. Септальный аппарат типа *Plerophyllum*. Ранний карбон. *Adamanophyllum* Vassilyuk, 1959; *A. incertus*; нижний карбон Донбасса.

ПОДСЕМЕЙСТВО TACHYLASMATINAE GRABAU, 1928

Диафрагматофорные кораллы. Главная септа короткая, боковые и противоположно-боковые длиннее метасепт. Поздний девон – пермь.

Cryptophyllum Carruthers, 1919. *C. hibernicum*; нижний карбон Ирландии. (?? *Pentaphyllum* de Koninck, 1872; *Pentamplexus* Schindewolf, 1940).

Ufimia Stuckenbergh, 1895. *U. carbonaria*; нижняя пермь Урала. (*Tachylasma* Grabau, 1922; *Rhopalolasma* Hudson, 1936; *Prionophyllum* Schindewolf, 1942).
Рис. 35.

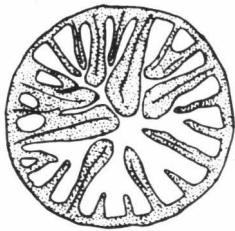


Рис. 35. *Ufimia tachyblastum* (Hudson).

Поперечное сечение, $\times 3$. Нижний карбон Великобритании (Hill, 1956)

ПОДСЕМЕЙСТВО TACHYPHYLLINAE IVANOVSKY, 1967

Плеонофорные кораллы. Септальный аппарат типа *Ufimia*. Ранний карбон. *Tachyphyllum* Dobrolyubova, 1962. *T. artyshtense*; нижний карбон Кузбасса.

НАДСЕМЕЙСТВО LINDSTROEMIIAE РОѢТА, 1902

Одиночные, почти всегда диафрагматофорные кораллы. Многие метасепты достигают оси, где соединяются, иногда образуется паликолумелла или осевые колонны. Девон – ранняя пермь.

СЕМЕЙСТВО LINDSTROEMIIDAE РОѢТА, 1902

Большинство септ соединяется у оси. Обособленной паликолумеллы и осевых колонн нет. Девон – ранняя пермь.

Metriophyllum M.-Edwards et Haime, 1850. *M. bouchardi*; верхний девон Франции. (*Lindstroemia* Nich. et Thoms., 1876; *Lopholasma* Simpson, 1900; *Stereolasma*

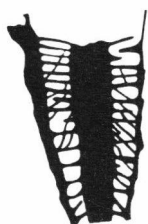


Рис. 36. *Metriophyllum bouchardi* M.—Edw. et H.
Продольное сечение, $\times 0,9$. Верхний девон Франции (Hill, 1956)

Simpson, 1900; *Kionelasma* Simpson, 1900; *Paterophyllum* Pošta, 1902; *Stewartophyllum* Busch, 1941; *Buschophyllum* Stumm, 1949; *Aemulophyllum* Oliver, 1958; *Haplophyllum* Pedder, 1967; *Petraiella* Rožkowska, 1969). Рис. 36.

Fasciculophyllum Thomson, 1883. *F. dybowskii*; нижний карбон Шотландии. (*Centrocellulosum* Thomson, 1883).

Gymnophyllum Howell, 1945; *G. wardi*; верхний карбон, пенсильваний, США (Оклахома).

Bradyphyllum Grabau, 1928. *B. bellicostatum*; верхний карбон Китая. (*Heterolasma* Grabau, 1922; ?*Lytvolasma* Soshkina, 1925; *Pseudobradyphyllum* Dobrolyubova, 1940; ?*Empodesma* Moore—Jeff., 1945).

Endamplexus Koker, 1924. *E. dentatus*; нижняя пермь Тимора. Рис. 37.

Duplophyllum Koker, 1924. *D. zaphrentoides* Eth., пермь Тимора. (*Euryphyllum* Hill, 1937; *Actinophrentis* Fomitchev, 1953). Рис. 38.

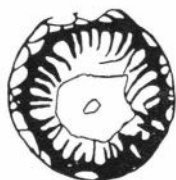


Рис. 37. *Endamplexus dentatus* Koker.
Поперечное сечение, $\times 0,9$. Нижняя пермь о. Тимор (Hill, 1956)

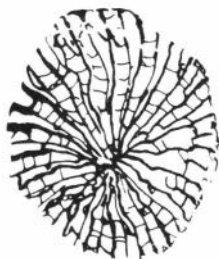


Рис. 38. *Duplophyllum zaphrentoides* Koker.
Поперечное сечение, $\times 1,8$. Нижняя пермь о. Тимор (Hill, 1956)

СЕМЕЙСТВО LOPHOPHYLLIDIIDAE MOORE ET JEFFORDS, 1945

Почти всегда диафрагматофорные кораллы. Развита, часто обособляющаяся на зрелой стадии, паликолумелла, образованная противоположной септой. Карбон—ранняя пермь.

Clinophyllum Grove, 1935. *Zaphrentis chouteauensis* Miller, 1891; нижний карбон США (Индиана).

Claviphyllum Hudson, 1942. *Cyathopsis ?eruca* Mc Coy, 1851; нижний карбон Шотландии. (*Antiphyllum* Schindewolf, 1952; *Longiclava* Easton, 1962).

Pseudoclaviphyllum Vassilyuk, 1964. *P. tenuiseptata*; нижний карбон Донбасса.

Lophocarinophyllum Grabau, 1922. *L. acanthiseptum*; нижний карбон Китая.

Lophophyllidium Grabau, 1928. *Cyathaxonia prolifera* Mc Chesney, 1860; верхний карбон США (Иллинойс). (*Sinophyllum* Grabau, 1928; *Malonophyllum* Okulitch et Albritton, 1937).

Lophophrentis Chi, 1935. *L. trilobata*; верхний карбон Китая. *Lophamplexus* Moore—Jeff., 1941; *Leonardophyllum* Moore—Jeff., 1941; *Stereostylus* Jeffords, 1947).

Диафрагматофорные (кроме *Zeliaphyllum*) кораллы с осевыми колоннами. На ранних, всегда диафрагматофорных, этапах роста септы достигают оси. Карбон – ранняя пермь.

Cravenia Hudson, 1928. *C. rhytoides*; нижний карбон Великобритании. (*Agaricophyllum* Fomitchev, 1953). Рис. 39.



Рис. 39. *Cravenia rhytoides* Hudson.
 Поперечное сечение, $\times 1,8$. Турне Великобритании (Hill, 1956)

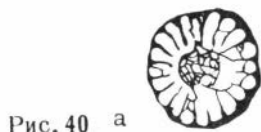


Рис. 40 а



б

Рис. 40. *Verbeekiella australis* (Beyrich).

а – поперечное сечение; б – продольное сечение, $\times 2$. Нижняя пермь о. Тимор (v. Schouppé, Stacul, 1955)



Рис. 41

Рис. 41. *Timorphyllum wanneri* Gerth.

Поперечное сечение, $\times 2$. Нижняя пермь о. Тимор (v. Schouppé, Stacul. 1955)

Verbeekiella Penecke, 1908. *Verbeekia pertica* Penecke, 1908; нижняя пермь Тимора. (*Verbeekia* Penecke, 1908). Рис. 40.

Zeliaphyllum Heritsch., 1936. *Z. suessi*; нижняя пермь Карнийских Альп.

Timorphyllum Gerth, 1921. *T. wanneri*; нижняя пермь Тимора. Рис. 41.

Khmerophyllum Fontaine, 1961. *K. cambodgense*; верхняя пермь Камбоджи.

НАДСЕМЕЙСТВО CYATHOPSICAE DYBOWSKI, 1873

Плеонофорные кораллы без осевых структур. Септы монопластинчатые. Начальные этапы роста диафрагматофорные, "зафрентоморфные". Фоссула, обычно, отчетливая, открытая. Карбон – ранняя пермь.

СЕМЕЙСТВО URALINIIDAE DOBROLYUBOVA, 1962

Развит широкий пресепиментариум. Ранний карбон.

Keyserlingophyllum Stuckenberg, 1895. *Cystiphyllum obliquum* Keyserling, 1846; нижний карбон Предуралья. (*Humboldtia* Stuckenberg, 1895; *Cystophrentis* Yü, 1933). Рис. 42.

Siphonophyllia Scouler in Mc Coy 1844. *S. cylindrica*; нижний карбон Ирландии. (*Paleocania* Lissitzin, 1925).

Kusbassophyllum Dobrolyubova, 1966. *K. tychtense*; нижний карбон Кузбасса.

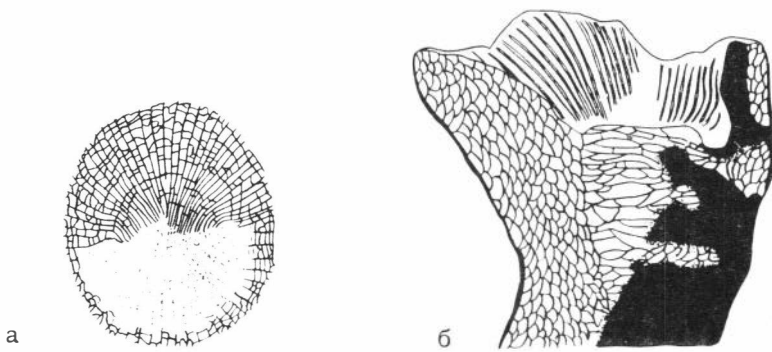


Рис. 42. *Keyserlingophyllum obliquum* (Keys.).

а – поперечное сечение; б – продольное сечение, $\times 0,9$. Турне Предуралья (Hill, 1956)

Uralinia Stuckenberg, 1895. *Heliophyllum multiplex* Ludwig, 1862; нижний карбон Предуралья. (*Pseudouralnia* Yü, 1931; *Neomicroplasma* Rogozov, 1960).

Melanophyllum Gorsky, 1951. *E. keyserlingophylloide*; нижний карбон Новой Земли. (*Kizilia* Degtjarev, 1965).

Melanophyllidium Kropatcheva, 1966. *M. lativesiculosum*; нижний карбон Средней Азии (Фергана).

Merlewoodia Pickett, 1967. *M. bensoni*; нижний карбон Австралии (Новый Южный Уэльс). (? *Naoides* Pickett, 1966).

Aphrophyllum Smith, 1920. *A. hallense*; нижний карбон Австралии (Новый Южный Уэльс). (? *Palaeasmilastraea* Yu et Lin in Yü, Lin, Fan, 1962; *Nothaphrophyllum* Pickett, 1966).

Vesiculophyllum Easton, 1944. *Chonophyllum seduliense* White, 1880; нижний карбон долины Миссисипи.

СЕМЕЙСТВО CYATHIOPSIDAE DYBOWSKI, 1873

Почти всегда одиночные кораллы. Диссепиментариум отчетливый, пресепименты спорадические. Карбон – ранняя пермь.

Caninia Michelin in Gervais, 1840. *C. comucopiae*; нижний карбон Бельгии (*Cyathopsis* d'Orb., 1849; *Peetzia* Tolmachev, 1924; *Disophyllum* Tolmachev, 1924; ? *Dagmaraephyllum* Rogozov, 1961).

Caninophyllum Lewis, 1929. *Cyathophyllum archiaci* M.-Edv. et. H., 1852; нижний карбон Великобритании (Уэльс). (? *Neocaninia* Lissitzin, 1925; ? *Calmiussiphylum* Vassilyuk, 1959; *Bifossularia* Dobr., 1966; ? *Commutatophyllum* Kaplan, 1971). Рис. 43.

Timania Stuckenberg, 1895. *T. schmidtii*; верхний карбон Тимана. (*Pseudotimania* Dobr. et Kabak., 1948; *Pseudotimania* Gorsky, 1951; *Timanophyllum* Fomichev, 1953; ? *Hornsundia* Fedorowski, 1965; ? *Svalbardphyllum* Fedorowski, 1965).

Gshelia Stuckenberg, 1888. *G. rouillieri*; низы верхнего карбона Подмосковья. (*Caninella* Gorsky, 1938; *Yakovleviella* Fomichev, 1953). Рис. 44.

Caninostrotion Easton, 1943. *C. variabilis*; карбон, Честер, США (Арканзас).

Enygmophyllum Fomichev, 1931. *E. taidonensis*; нижний карбон Кузбасса.

Bothrophyllum Trautschold, 1879. *B. conicum* Fischer, = *Turbinolia conica* Fischer, 1830; низы верхнего карбона, мячковские слои Подмосковья. (*Rossophyllum* Stuckenberg, 1888; *Bothroclisia* Fomichev, 1953).

Kueichouphyllum Yü, 1931. *K. sinense*; нижний карбон Китая. (*Yabeella* Yü, 1934); *Kesenella* Nagao et Minato, 1941).



Рис. 43. *Caninophyllum archiaci* (M.—Edw. et H.).
Поперечное сечение, $\times 0,9$. Нижний карбон Велико-
британии (Hill, 1956)



Рис. 44. *Gshelia rouilleri* Stuck.
а — поперечное сечение; б — продольное сечение,
 $\times 0,9$. Карбон Предуралья (Hill, 1956)



а

б

Campophyllum M.—Edwards et Haime, 1850. *Cyathophyllum flexuosum* Goldfuss, 1826; нижний карбон Эйфеля. (?*Schreteria* Kolosvary, 1951; ?*Phineus* Kolosvary, 1951; ?*Orygmophyllum* Fomichev, 1953).

Palaesmia M.—Edwards et Haime, 1848. *P.murchisoni*; нижний карбон Велико-британии (Сомерсет). (*Strephodes* Mc Coy, 1949; *Palastraea* Mc Coy, 1851; *Clisiophylites* Löweneck, 1932. *Skolekophyllum* Fomichev, 1953).

Heterocania Yabe et Hayasaka, 1920. *H.tholusitabulata*; нижний карбон Китая (Юньнань). (*Turbophyllum* Parks, 1951; *Faberophyllum* Parks, 1951; ?*Kazachiphyllum* Gorsky in Bikova, 1966). Рис. 45.



Рис. 45. *Heterocania tholusitabulata* Yabe et Hayasaka.
Поперечное сечение, $\times 0,9$. Нижний карбон Китая (Hill, 1956)

НАДСЕМЕЙСТВО AULOPHYLLICAE DYBOWSKI, 1873

Одиночные и колониальные плеонофорные кораллы с осевыми структурами.
Карбон — пермь.

СЕМЕЙСТВО LOPHOPHYLLIDAE GRABAU, 1928

Одиночные кораллы или ветвистые колонии. Развита столбик, представляющий собой обособленную паликолумеллу, развившуюся из противоположной септы. Септы монопластинчатые. Пресепименты спорадические. Карбон — ранняя пермь.

Lophophyllum M.—Edwards et Haime, 1850. *L. konincki*; нижний карбон Бельгии. (*Eostrotion* Vaughan, 1915; *Lophodibunophyllum* Lissitzin, 1925).

Koninckophyllum Thomson et Nicholson, 1876. *K. magnificum*; нижний карбон Шотландии. (*Lophophylloides* Stuckenbergh, 1904; *Neokoninckophyllum* Fomichev, 1953; *Turbinatocania* Dobrolyubova, 1970; *Spirophyllum* Fedorowski, 1970; *Mira* Fedorowski, 1971).



Рис. 46. *Lonsdaleoides boswelli* Heritsch.
 Поперечное сечение, $\times 1,8$. Нижняя пермь
 Карнийских Альп (Hill, 1956)

Koninckinaotum Fedorowski, 1971. *K. pseudocoloniale*; нижний карбон Польши (Свентокшишские горы).

Kionophyllum Chi, 1931. *K. dibunum*; низы верхнего карбона Китая. (*Koninckocania* Dobrolyubova, 1937; *Amygdalophylloides* Dobr. et Kabak., 1948; *Cystilophophyllum* Fomichev, 1953; *Pseudocarniaphyllum* Wu, 1962).

Lonsdaleoides Heritsch, 1936. *L. boswelli*; пермь, швагериновые слои. Карнийских Альп. Рис. 46.

СЕМЕЙСТВО AULOPHYLLIDAE DYBOWSKI, 1873

Почти всегда одиночные кораллы (колонии известны у *Nagatophyllum*, *Omiphylum*, *Taisyakuphyllum*) с септами двух циклов (кроме *Taisyakuphyllum*). Пресепименты встречаются как исключение. Ранние этапы роста диафрагматофорные. Карбон.

Aulophyllum M.—Edwards et Haime, 1850. *Clisiophyllum prolapsum* Mc Coy, 1849. (= *Turbinolia fungites* Fleming, 1828). Нижний карбон Шотландии. (*Cyclophyllum* Duncan et Thomson, 1867, nom. nov. pro *Cyclocyathus* Duncan et Thomson, 1867; *Setamainella* Minato, 1943).

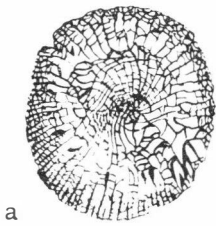
Staurophyllum Gorsky, 1951. *S. thomsoni*; нижний карбон Новой Земли.

Clisiophyllum Dana, 1846. *C. keyserlingi* Mc Coy, 1849; нижний карбон Великобритании. (*Arachniophyllum* Smyth, 1915; *Nervophyllum* Vassilyuk, 1959; *Neoclisio-phyllum* Wu, 1963). Рис. 47.

Auloclisia Lewis, 1927; *A. mutatum*; нижний карбон Великобритании. Рис. 48.

Cyathoclisia Dingwall, 1926. *C. tuberculatum*; нижний карбон Англии (Сомерсет). (*Clisaxophyllum* Grabau in Chi, 1931). Рис. 49.

Dibunophyllum Thomson et Nicholson, 1876. *D. muirheadi*=*Clisiophyllum bipartitum* Mc Coy, 1849; нижний карбон Шотландии. (*Rodophyllum* Thomson, 1874; *Rhodophyllum* Thomson, 1875; *Aspidiophyllum* Thomson, 1875; *Kurnatiophyllum* Thomson, 1875; *Kurnatiophyllum* Thomson, 1876; *Aspidiophyllum* Thoms. et Nich., 1876; *Cymatiophyllum* Thomson, 1878; *Albertia* Thomson, 1878; *Histiophyllum* Thomson, 1879; *Centrephyllum* Thomson, 1880; *Centrophyllum* Thomson, 1883; *Cymatophyllum* Thomson, 1901; *Centrolamellum* Thomson, 1901; *Protodibunophyllum* Lissitzin, 1925; *Slimoniphyllum* Kato et Mitchell, 1961; *Biphyllum* Fedorowski, 1971). Рис. 50.



а



Рис. 47 б



а

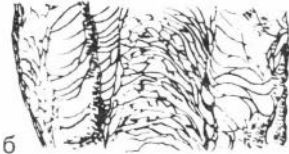


Рис. 48 б

Рис. 47. *Clisiophyllum keyserlingi* Mc Coy.

а — поперечное сечение; б — продольное сечение, $\times 0,9$. Нижний карбон Великобритании (Hill, 1956)

Рис. 48. *Auloclisia mutatum* Lewis.

а — поперечное сечение; б — продольное сечение, $\times 0,9$. Нижний карбон Великобритании (Hill, 1956)

Arachnolasma Grabau, 1922. *Lophophyllum sinense* Yabe et Haysaka, 1920; нижний карбон южного Китая. (*Yuanophyllum* Yü, 1931; *Yuanophylloides* Fomichev, 1953; *Arachnolasma* Bikova, 1966).

Symplectophyllum Hill, 1934. *S. mutatum*; нижний карбон Австралии (Квинсленд). (? *Berkhia* Gorsky, 1951).

Amygdalophyllum Dun et Benson, 1920. *A. etheridgei*; нижний карбон Австралии (Новый Южный Уэльс). (*Echigophyllum* Yabe et Hayasaka in Hayasaka, 1924; *Ekwasophyllum* Parks, 1951; *Arachnolasmella* Bikova, 1966).

Omphium Kato, 1967. *O. confertum*; нижний карбон Японии.

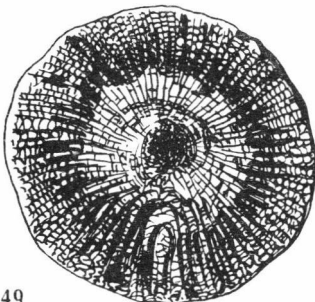
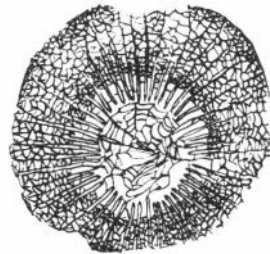


Рис. 49



а



Рис. 50 б

Рис. 49. *Cyathoclisia tabernaculum* Ding.

Поперечное сечение, $\times 0,9$. Нижний карбон Великобритании (Hill, 1956)

Рис. 50. *Dibunophyllum bipartitum* (Mc Coy).

а — поперечное сечение; б — продольное сечение, $\times 0,9$. Нижний карбон Великобритании (Hill, 1956)



Рис. 51. *Rylstonia fallax* (Huds, et Anders.)
 Поперечное сечение, $\times 0,9$. Нижний карбон Велико-
 британии (Hill, 1956)

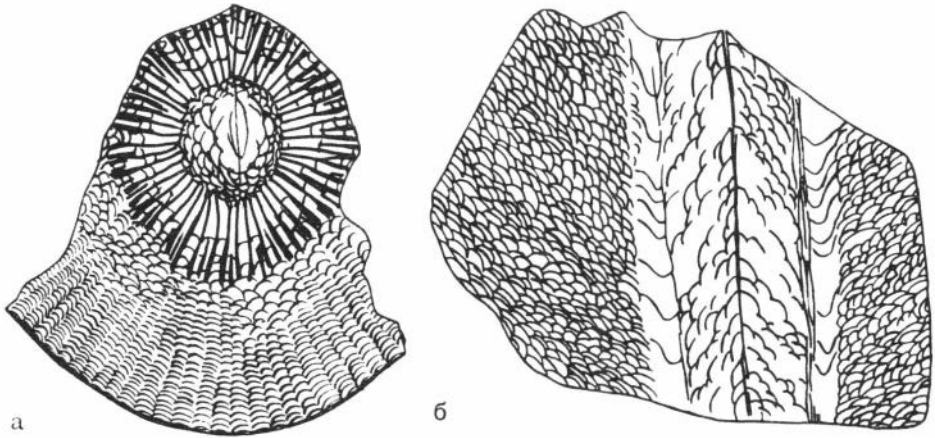


Рис. 52. *Nagatophyllum satoi* Ozawa.
 а – поперечное сечение; б – продольное сечение, $\times 1,8$. Карбон Японии
 (Hill, 1956)

Rylstonia Hudson et Platt, 1927. *R. benecompecta*; нижний карбон Великобри-
 тании. (*Hettonia* Hudson et Anderson, 1928; *Sugiyamaella* Yabe et Minato, 1944).
 Рис. 51.

Taisyakophyllum Minato, 1955. *T. rosifer*; верхний карбон, зона *Fusulinella*,
 Япония.

Nagatophyllum Ozaki, 1925. *N. satoi*; нижний карбон Японии. Рис. 52.

Carniaphyllum Heritsch, 1936. *C. gortanii*; верхний карбон Карнийских Альп.
 Рис. 53.

Amandophyllum Heritsch, 1941. *Clisiophyllum carnicum* Heritsch, 1936; верхний
 карбон, зона *Triticites*, Карнийских Альп. (*Dibunophylloides* Fomitchev, 1953;
Sestrophylum Fomitchev, 1953). Рис. 54.

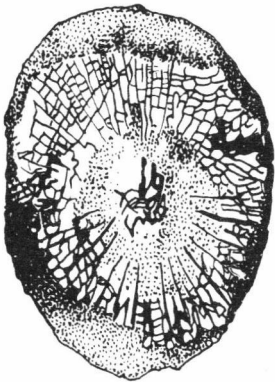


Рис. 53. *Carniaphyllum gortanii* Heritsch.
 Поперечное сечение, $\times 2,7$. Верхний карбон
 Карнийских Альп (Hill, 1956)



Рис. 54. *Amandophyllum carnicum*
 Heritsch.
 Поперечное сечение, $\times 2,7$.
 Верхний карбон Карнийских Альп
 (Hill, 1956)

СЕМЕЙСТВО CARCINOPHYLLIDAE HUDSON, 1942

Одиночные кораллы с осевыми колоннами, септами двух циклов и пресепиментариумом. Ранние этапы роста диафрагматофорные. Карбон – пермь.

Carcinophyllum Thomson et Nicholson, 1876. *C. kirsopianum*; нижний карбон, ви-зе Шотландии. (?? *Axophyllum* M.-Edw. et H., 1850; *Agassizia* Thomson, 1883; *Axolithophyllum* Fomitchev, 1953). Рис. 55.

Carruthersella Garwood, 1913. *C. compacta*; нижний карбон Великобритании (*Paracarruthersella* Yoh, 1961). Рис. 56.

Gangamophyllum Gorsky, 1938. *G. boreale*; нижний карбон Новой Земли. (*Chienohania* Lin et Fan, 1959; *Zakowia* Fedorowski, 1971).



Рис. 55

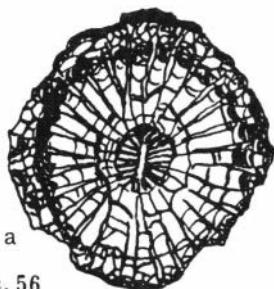


Рис. 56



б

Рис. 55. *Carcinophyllum kirsopianum* Thoms.

Поперечное сечение, $\times 2,4$. Нижний карбон Шотландии (Lecompte, 1952)

Рис. 56. *Carruthersella compacta* Garw.

а – поперечное сечение; б – продольное сечение, $\times 2,7$. Нижний карбон Великобритании (Hill, 1956)

СЕМЕЙСТВО WAAGENOPHYLLIDAE WANG, 1950

Колониальные, реже одиночные плеонофорные кораллы с осевыми колоннами, в формировании которых принимали участие клинотабулы, клинодиссепименты (ваагенофиллины) или разнообразные табеллы (дураминины). У ваагенофиллин появляются септы циклов выше третьего и изредка соединительные поры в стенках. Поздний карбон – пермь.

ПОДСЕМЕЙСТВО WAAGENOPHYLLINAE WANG, 1950

В формировании осевой колонны принимали участие клинотабулы и клинодиссепименты. Часты септы циклов выше третьего. Иногда развиты поры в стенках (каналы). Поздний карбон – пермь.

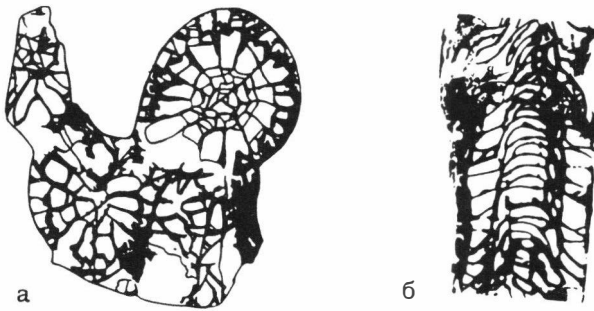
Waagenophyllum Hayasaka, 1924. *Lonsdaleia indica* Waagen et Wentzel, 1886; нижняя пермь Соляного Кряжа. (*Waagenella* Yabe et Hayasaka, 1915; *Yatsengia* Huang, 1932; *Liangshanophyllum* Tseng, 1949; *Pseudoyatsengia* Yabe, 1951; *Heritschiella* Moore-Jeff. in Hill, 1956; *Huayunophyllum* Tseng, 1959). Рис. 57.

Pseudocarniaphyllum Wu, 1962. *P. orientale*; верхний карбон Китая.

Huangia Yabe, 1950. *Corwenia chutsingensis* Chi, 1931; карбон Китая (Юньнань). (*Darwasophyllum* Puzhjanov, 1964).

Lonsdaleiastraea Gerth, 1921. *L. vinassai*; нижняя пермь Тимора. (*Wentzelellite* Wu, 1963). Рис. 58.

Polythecalis Yabe et Hayasaka, 1916. *P. confluens*; нижняя пермь, Чися, Китая (Юньнань). (*Chusenophyllum* Tseng, 1948).



Р и с. 57. *Waagenophyllum* ("Yatsengia") *asiatica* Huang.

а – поперечное сечение; б – продольное сечение, $\times 3,6$. Нижняя пермь Китая (Hill, 1956)

Praewentzelella Minato et Kato, 1965. *Waagenophyllum magnificum* Douglas, 1936; нижняя пермь Ирана.

Iranophyllum Douglas, 1936. *I.splendens*; нижняя пермь Ирана.

Laophyllum Fontaine, 1961. *Chonaxis pongouaensis* Mansuy, 1912; нижняя пермь Лаоса.

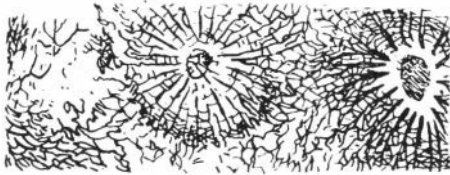
Miyagiella Minato et Kato, 1965. *M.miyagiensis*; верхи нижней перми Японии.

Wentzelella Grabau in Huang, 1932. *Lonsdaleia salinaria* Waagen et Wentzel, 1886; нижняя пермь Соляного Кряжа. (*Szechuanophyllum* Wang, 1957).

Ipciphyllum Hudson, 1958. *I.ipci*, = *Lonsdaleia indica* var. *laosensis* Patte, 1926; верхняя пермь Лаоса. (*Paraipcyphyllum* Wu, 1963).

Parawentzelella Fontaine, 1961. *Lonsdaleia canalifera* Mansuy, 1913; верхняя пермь Индокитая.

Wentzelloides Yabe et Minato, 1944. *W.maiyaensis*; верхняя пермь Японии.



Р и с. 58. *Lonsdaleiastraea vinassai* Genth.

Поперечное сечение, $\times 1,8$. Нижняя пермь о. Тимор (Hill, 1956)

ПОДСЕМЕЙСТВО DURHAMINIINAE MINATO ET KATO, 1965

Колониальные кораллы. Септы двух циклов. В осевых колоннах клинотабулы и клинодиссепименты обычно отсутствуют, но развиты различного типа табеллы (осевые, периаксиальные, периферические, клинотабеллы). Обычно присутствуют пресепименты. Ранняя пермь.

Heritschioides Yabe, 1950. *Waagenophyllum columbicum* Smith, 1935; нижняя пермь Канады. (*Durhamina* Wilson et Langenheim, 1962).

Kleopatrina Mc Cutcheon et Wilson, 1963. *Ptolemaia fatateeta* Mc Cutcheon et Wilson, 1961; нижняя пермь, Волфкэмн, США (Невада). (*Ptolemaia* Mc Cutcheon et Wilson, 1961).

НАДСЕМЕЙСТВО CYATHAXONIIDAE M.-EDWARDS ET HAIME, 1850

Одиночные диафрагматофорные кораллы со столбиком, образованным независимо от септ. Карбон–пермь.

СЕМЕЙСТВО CYATHAXONIIDAE M.—EDWARDS ET HAIME, 1850

Единственное семейство. Карбон — пермь.

Cyathaxonia Michelin, 1847. *C. cornu*; нижний карбон Бельгии. (*Cyathaxonella* Stuckenberg, 1895).

Cyathocarina Soshkina, 1928. *C. tuberculata*; нижняя пермь Урала.

Fataxonia Weyer, 1971. *F. reuteri*; верхний девон Тюрингии.

ПОДОТРЯД COLUMNARIINA ROMINGER, 1876

Всегда колониальные кораллы с пластинчатыми сентами. Симметрия субрадиальная. Протосепты и фоссулы неотчетливые. Средний ордовик — пермь.

НАДСЕМЕЙСТВО STAUROCAE M.—EDWARDS ET HAIME, 1850

Диафрагматофорные кораллы без осевых структур, размножавшиеся почкованием. Средний ордовик — ?ранний карбон.

СЕМЕЙСТВО CYATHOPHYLLOIDIDAE DYBOWSKI, 1873.

Кораллы, размножавшиеся почкованием. Средний ордовик — ?ранний карбон.

ПОДСЕМЕЙСТВО CYATHOPHYLLOIDINAE DYBOWSKI, 1873

Стенки кораллов сплошные. Средний ордовик — ?ранний карбон.

Proterophyllum Sokolov in Ivanovsky, 1969. *Favistella simplex* Sokolov, 1955; средний ордовик Сибирской платформы.

Favistella Dana, 1846. *Columnaria alveolata* Goldfuss, 1826; ордовик США (Нью-Йорк). (*Cyathophylloides* Dyb., 1873; *Favistina* Flower, 1961; *Crenulites* Flower, 1961).

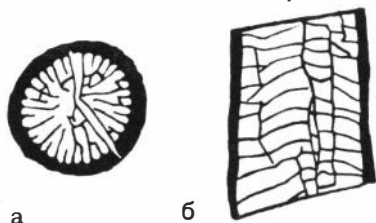


Рис. 59. *Dendrostella trigemme* (Quenst.).
а — поперечное сечение; б — продольное сечение, $\times 3$. Средний девон Канады (Pedder, 1964)

Palaeophyllum Billings, 1858. *P. rugosum*; ордовик Канады. (*Synamplexoides* Stearn, 1956; *Parabrachyelasma* Tcherepnina, 1960; *Modesta* Tcherepnina, 1962).

Dendrostella Glinski, 1957. *Favistella rhenana* Frech, 1886; средний девон Центральной Европы. (?? *Placophyllum* Simpson, 1900; ?? *Depasophyllum* Grabau, 1936; *Soshkinella* Ivania, 1960). Рис. 59.

Neotabularia Ivania, Kosareva, Fedorovich, 1968. *N. simplex*; нижний девон Алтая. ? *Insoliphyllum* Ermakova, 1957. *I. soshkinae*; верхний девон севера Русской платформы.

? *Kwangsiophyllum* Grabau et Yoh, in Yoh, 1931. *Syringophyllum permicum* Grabau et Yoh in Yoh, 1929; нижний карбон Китая. (*Syringophyllum* Grabau et Yoh in Yoh, 1929).

ПОДСЕМЕЙСТВО AGETOLITINAE KIM, 1962

В стенках кораллитов имеются поры. Поздний ордовик.

Agetolites Sokolov, 1955. *A. mirabilis*; верхний ордовик Казахстана. (*Agetolitella* Kim, 1962).

СЕМЕЙСТВО STAURIIDAE M.—EDWARDS ET HAIME, 1850

Диафрагматофорные или ложноплеонофорные кораллы, размножавшиеся делением. Силур — средний девон.

Ceraster Lindström, 1883. *C. calamites*; верхний силур Китая.

Stauria M.—Edwards et Haime, 1850. *S. astreiformis*.=*Madrepora favosa* Linné, 1758; верхний силур о. Готланд.

Battersbyia M.—Edwards et Haime, 1851. *B. inaequalis*; девон Великобритании (Девоншир). (? *Entelophylloides* Rukhin, 1938).

НАДСЕМЕЙСТВО ARACINOPHYLLICAE DYBOWSKI, 1873

Плеонофорные кораллы без пресепиментариума. Ранние этапы роста близки *Palaeophyllum*. Силур — ?ранний девон.

СЕМЕЙСТВО ARACINOPHYLLIDAE DYBOWSKI, 1873

Склеротек и стереотек чет, Силур.

Entelophyllum Wedekind, 1927. *Madreporites articulatus* Wahlenberg, 1821; силур о. Готланд. (*Xylodes* Lang et Smith, 1927; *Petrozium* Smith, 1930; *Strephophyllum* Lavrusevitch, 1971). Рис. 60.

Arachnophyllum Dana, 1846. *Acervularia baltica* Schweigger, sensu Lonsdale, 1839, = *Strombodes murchisoni* M.—Edw. et. H., 1851; силур, венлок Уэлса. (*Darwinia* Dyb., 1873; *Zenophila* Hill, 1940).

Weissermelia Lang, Smith, Thomas, 1940. *Ptilophyllum lindstroemi* Smith et Tremberth, 1927; верхний силур о. Готланд. (*Ptilophyllum* Smith et Tremberth, 1927).

Altaja Zheltonogova, 1960. *A. sibirica*, = *Strombodes gracilis* Bill., 1858; силур, Ниагара, Канада. Рис. 61.

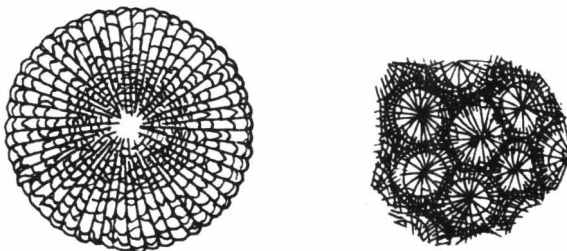


Рис. 60. *Entelophyllum articulatum* (Wahl.).

Поперечное сечение, $\times 1,8$. Силур о. Готланд (Hill, 1956)

Рис. 61. *Altaja gracilis* (Bill.).

Поперечное сечение, $\times 1,8$. Силур Канады (Lambe, 1901)

СЕМЕЙСТВО ACERVULARIIDAE LECOMPTE, 1952

Осевых структур нет. Развиты "внутренние стенки". Силур — ?ранний девон.

Diplophyllum Hall, 1851. *D. caespitosum*; силур Ниагара, США (Нью-Йорк).

Acervularia Schweigger, 1819. *A. baltica*, = *Madrepora ananas* Linné, 1758; силур о. Готланд. (*Floscularia* Eichwald, 1829; *Favastrea* de Blainville, 1834; *Arachnium* Keyserling, 1846; *Cyathogonium* Chapman, 1893; *Rhabdophyllum* Wdkd, 1927).

Tenuiphyllum Soshkina, 1937. *T. ornatum*; силур, венлок Урала. (? *Martinophyllum* Jell et Pedder, 1969).

НАДСЕМЕЙСТВО SPONGOPHYLLICAE DYBOWSKI, 1873

Плеонофорные кораллы с пресепиментариумом без осевых структур. Ранние этапы роста близки *Palaeophyllum*. Силур – девон.

СЕМЕЙСТВО SPONGOPHYLLIDAE DYBOWSKI, 1873

Единственное семейство. Силур – девон.

Strombodes Schweigger, 1819. *Madrepora stellaris* Linné, 1758; силур о. Готланд. (*Strombastraea* Ehrenberg, 1834; *Donacophyllum* Dyb., 1873; *Grabauphyllum* Foerste, 1917; *Imennovia* Shurygina, 1968).

Yassia Jones, 1930. *Spongophyllum enorme* Etheridge, 1913; силур Австралии (Новый Южный Уэльс). (? *Mictocystis* Eth., 1908; *Crinophyllum* Jones, 1932).

Spongophyllum M.-Edwards et Haime, 1851. *S. sedgwicki*; девон Великобритании (Девоншир). (*Neomphyma* Soshkina, 1937; *Kozłowiaphyllum* Rukhin, 1937).

Tabellaephyllum Stumm, 1948. *T. peculiaris*; верхний девон США (Аризона) (*Utaratuia* Crickmay, 1960). Рис. 62.

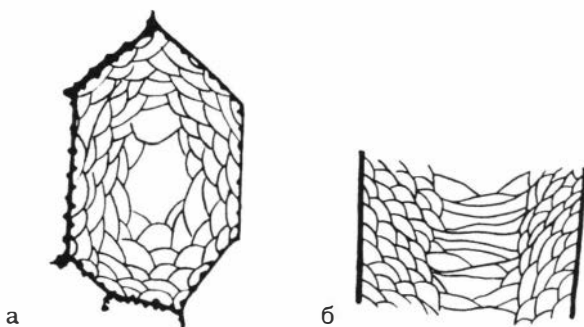


Рис. 62. *Tabellaephyllum* ("Utaratuia") *laevigata* (Crickmay).

а – поперечное сечение; б – продольное сечение, $\times 2,7$. Нижний девон Канады (Crickmay, 1960)

НАДСЕМЕЙСТВО COLUMNARIICAE NICHOLSON, 1879

Плеонофорные кораллы без осевых структур. Девон.

СЕМЕЙСТВО COLUMNARIIDAE NICHOLSON, 1879

Пузыристые эндотекальные образования слабо развиты. Девон.

Loyolophyllum Chapman, 1914. *Columnaria* (*Loyolophyllum*) *creswelli*; нижний девон Австралии (Виктория). Рис. 63.

Smithiphyllum Birenheide, 1962. *Spongophyllum imperfectum* Smith, 1945; верхний девон Канады. (*Crista* Tsyganko, 1971 – цериодная разновидность).

Fasciphyllum Schlüter, 1885. *F. conglomeratum*. = *Fascicularia* ? *conglomerata* Schlüter, 1880; средний девон Эйфеля.

Columnaria Goldfuss, 1826. *C. sulcata*; средний девон Эйфеля. (*Lithostroma* Rafinesque in Brongniart, 1829; *Neocolumnaria* Soshkina, 1949; *Solominella* Ivania, 1952; *Brevisseptophyllum* Ermakova, 1960).

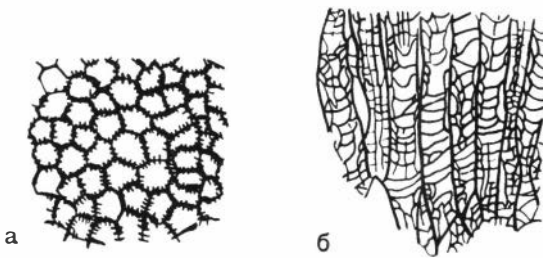


Рис. 63. *Loyolophyllum creswelli* Чапм.

а – поперечное сечение; б – продольное сечение, $\times 1,8$. Нижний девон Австралии (Illil, 1956)

СЕМЕЙСТВО CRASPEDOPHYLLIDAE DYBOWSKI, 1873

Септы часто каринированы. Межсептальные диссепименты многочисленные, пресеппименты спорадические. Ранние этапы роста диафрагматофорные. Монаканы располагаются веерообразно. Девон.

Eridophyllum M. – Edwards et Haime, 1850. *E. seriale*; девон США (Огайо). (?? *Axinura* Castelnau, 1843; *Craspedophyllum* Dyb., 1873; *Astraeophyllum* Nich. et Hinde, 1874; *Crepidophyllum* Nich. et Thomson, 1876; *Schistotoecholasma* Stewart, 1938). Рис. 64.

Acinophyllum Mc Laren, 1959. *Eridophyllum simcoense* Bill., 1859, девон Канады (Онтарио). (*Planetophyllum* Crickmay, 1960).

Disphyllum de Fromentel, 1861. *Cyathophyllum caespitosum* Goldfuss, 1826; (part.); средний девон Эйфеля. (*Cylindrophyllum* Simpson, 1900; *Cylindroheliu* Grabau, 1910; *Spinophyllum* Wdkd, 1922; *Schlüteria* Wdkd, 1922; *Pseudostringophyllum* Soshkina, 1939; *Megaphyllum* Soshkina, 1939; *Minussiella* Bulvanker, 1952; *Pseudocampophyllum* Ivnsk, 1958; *Zelolasma* Pedder, 1963; *Redstonea* Crickmay, 1958). Рис. 65.

Paradisphyllum Strusz, 1965. *P. harundinetum*; средний девон Австралии (Виктория).

Hexagonaria Gürich, 1896. *Cyathophyllum hexagonum* Goldfuss, 1826 (part.); средний девон Эйфеля. (*Polyphyllum* de Fromentel, 1861; ?? *Pseudoacervularia* Schlüter, 1881; ? *Prismatophyllum* Simpson, 1900; *Hexagoniophyllum* Gürich, 1909; ? *Argutastrea* Crickmay, 1960; *Exilifrons* Crickmay, 1968). Рис. 66.

Billingsastrea Grabau, 1917. *Phillipsastrea vemeuili* M. – Edw. et H., 1851; средний девон США (Висконсин). (?? *Asterocycles* Vanuxem, 1842; *Radiastrea* Stumm, 1937; *Keriophylloides* Soshkina, 1952).

Stellatophyllum Spassky, 1968. *S. lateratum*; нижний девон Алтая.

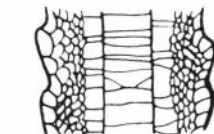
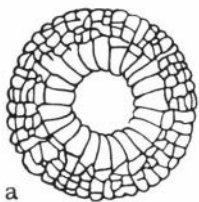


Рис. 64

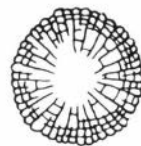


Рис. 65

Рис. 64. *Eridophyllum seriale* M. – Edw. et H.

а – поперечное сечение, $\times 4$; б – продольное сечение, $\times 2,9$, Девон США (Lecompte, 1952)

Рис. 65. *Disphyllum goldfussi* (Gein.).

а – поперечное сечение; б – продольное сечение, $\times 1,5$. Средний девон ФРГ (Lecompte, 1952)

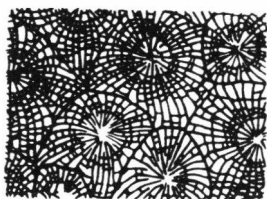


Рис. 66. *Hexagonaria hexagona* (Goldf.).
 Поперечное сечение, $\times 0,9$. Средний девон Эйфеля
 (Hill, 1956)

СЕМЕЙСТВО PHILLIPSASTRAEIDAE ROEMER, 1883

Массивные колонии. Обычно каринированные септы сложены веерообразно расположенными рипидакантами. Пресепименты спорадические. Часто развиты подковообразные диссепименты и стереотека. Девон.

Haplothecia Frech, 1885. *Madreporites filatus* var. *a* Schlotheim, 1820; верхний девон Гарца. (*Marisastrum* Rožkowska, 1965; *Bensonastrea* Pedder, 1966).

Рис. 67.

Trapezophyllum Etheridge, 1899. *Cyathophyllum elegantulum* Dun, 1898; нижний девон Австралии (Виктория). (*Sulcorphyllum* Pedder, 1963; *Frechastraea* Scrutton, 1968).

Phillipsastrea d'Orbigny, 1849. *Astraea hennahi* Lonsdale, 1840 (part.); верхний девон Великобритании (Девоншир). (*Pachyphyllum* M.—Edw. et H., 1850; *Smithia* M.—Edw. et H., 1851; *Medusaephyllum* Roemer, 1855; *Streptastrea* Sandberger et Sandberger, 1856). Рис. 68.

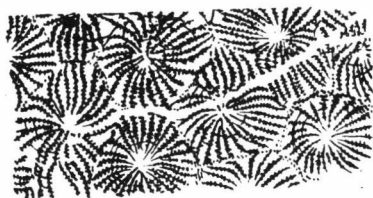


Рис. 67. *Haplothecia filata* (Schlloth.).
 Поперечное сечение, $\times 1,8$. Средний девон ФРГ (Hill, 1956)

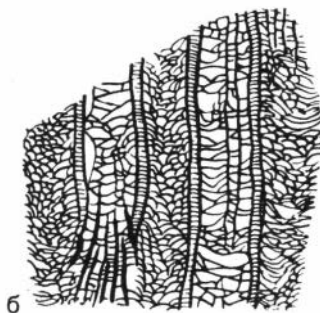


Рис. 68. *Phillipsastrea* (" *Pachyphyllum* ") *ibergense* (Roem)

а — поперечное сечение; б — продольное сечение, $\times 1,8$. Верхний девон ФРГ (Hill, 1956).

НАДСЕМЕЙСТВО LITHOSTROTIONICAE D'ORBIGNY, 1851

Плеонофорные кораллы с осевыми структурами. Пресепименты спорадические. Количество ясных септалных цикловне более двух. Карбон — ранняя пермь.

Ветвистые или цериоидные колонии. Карбон — ранняя пермь.

Lithostrotion Fleming, 1828. *L. striatum*; нижний карбон Великобритании. (*L. lit-hostrotion* Agassiz, 1846; *Nematophyllum* Mc Coy, 1849; *Stylaxis* Mc Coy, 1849; *Lithodendron* Mc Coy, 1849; *Lasmocyathus* d'Orbigny 1849; *Nematophyllum* M.—Edw. et H., 1850; *Petalaxis* M.—Edw. et H., 1850; ?*Schoenophyllum* Simpson, 1900; *Fischerina* Stuckenber, 1904; *Cionodendron* Benson et Smith, 1923; *Cystidendron* Schindewolf, 1927; *Cystistrotion* Schindewolf, 1927; *Stylostrotion* Chi, 1935; *Paralithostroton* Gorsky, 1938; ?*Hillia* de Groot, 1963. Рис. 69.

Stylastraea Lonsdale, 1845. *S. inconferata*; нижний карбон Урала. (*Diphystroton* Smith et Lang, 1930). Рис. 70.

Diphyphyllum Lonsdale, 1845. *D. concinnum*; нижний карбон Урала. (*Depasophyllum* Yü, 1934); *Donophyllum* Fomitchev, 1939).

Nemistium Smith, 1928. *N. edmondsi*; нижний карбон Великобритании.

Corwenia Smith et Ryder, 1926. *Lonsdaleia rugosa* Mc Coy, 1849; нижний карбон Уэlsa. Рис. 71.

Tschussowiphyllum Dobrolyubova, 1958. *T. podboriensis*; нижний карбон Русской платформы.

Tschussowskenia Dobrolyubova, 1936. *T. captiosa*; верхний карбон Предуралья.

Akiyosiphyllum Yabe et Sugiyama, 1942. *A. stylophorum*; пермь Японии.

?*Protowentzelella* Porfiriev, 1937. *P. simplex* нижняя пермь Южного Урала. (?*Eastonoides* Wilson et Langenheim, 1962). Рис. 72.

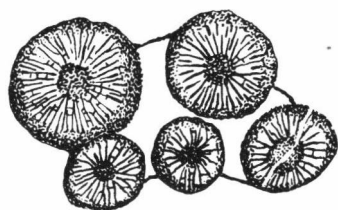


Рис. 69

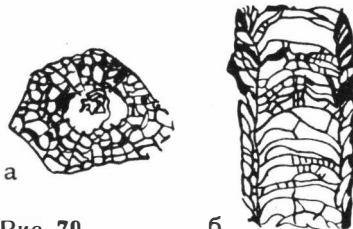


Рис. 70

б

Рис. 69. *Lithostrotion* ("Cionodendron") *column* (Bens. et Smith).

Поперечное сечение, $\times 2,7$. Нижний карбон Австралии (Hill, 1956)

Рис. 70. *Stylastraea inconferata* Lonsd.

а — поперечное сечение; б — продольное сечение, $\times 1,8$. Нижний карбон Урала (Hill, 1956)

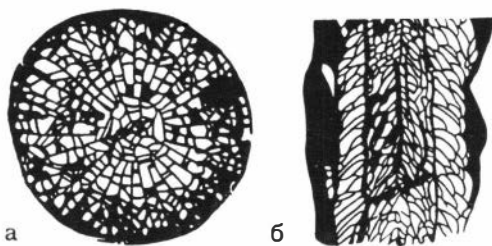


Рис. 71

Рис. 71. *Corwenia rugosa* (Mc Coy).

а — поперечное сечение; б — продольное сечение, $\times 1,8$. Нижний карбон Великобритании (Hill, 1956)

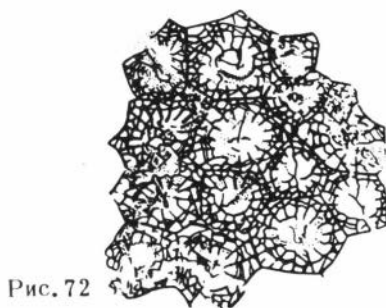


Рис. 72

Рис. 72. *Protowentzelella simplex* Porf.

Поперечное сечение, $\times 1,8$. Нижняя пермь Предуралья (Hill, 1956)

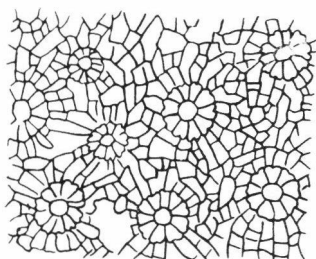
Астревидные или тамнастериоидные колонии. Карбон — ранняя пермь.
Protolonsdaleiasiraea Gorsky, 1932. *P. atbassarica*; нижний карбон Киргизской степи.

Orionastraea Smith, 1916. *Sarcinula phillipsi* Mc Coy, 1849; нижний карбон Уэльса.

Aulina Smith, 1916. *A. rotiformis*; нижний карбон Великобритании (Нортумоерленд). Рис. 73.

Pseudopavona Yabe, Sugiyama, Eguchi, 1943. *P. taisyakuana*; верхний карбон Японии.

Arachnastraea Yabe et Hayasaka, 1916. *A. manchurica*; нижняя пермь (швагеринский горизонт). Северо-Восточный Китай (*Cystophorastraea* Dobrolyubova, 1935). Рис. 74.



а



б

Рис. 73. *Aulina rotiformis* Smith.

Поперечное сечение, $\times 4,5$. Нижний карбон Великобритании (Lecompte, 1952)

Рис. 74. *Arachnastraea manchurica* (Yabe et Hayasaka).

а — поперечное сечение; б — продольное сечение, $\times 1,8$. Нижняя пермь Китая (Hill, 1956)

НАДСЕМЕЙСТВО LONSDALEIIDAE SHAPMAN, 1893

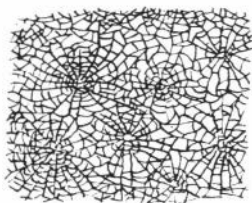
Плеонофорные кораллы с осевыми структурами и пресепиментариумом. Септы не более двух циклов. Ранние этапы роста диафрагматофорные. Карбон — ранняя пермь.

СЕМЕЙСТВО LONSDALEIIDAE SHAPMAN, 1893

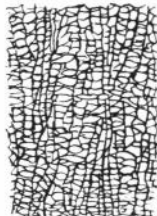
Ветвистые или цериоидные колонии. Карбон — ранняя пермь.

Lonsdaleia Mc Coy, 1849. *Erismatolithus Madreporites (duplicatus)* Martin, 1809; нижний карбон Великобритании (Дербишир). (*Acrocyathus* d'Orbigny, 1849; *Actinocyathus* d'Orb., 1849; ?*Chonaxis* M.—Edw. et H., 1851; *Stylidophyllum* de Fromentel, 1861; *Protolonsdalia* Lissitzin, 1925; *Sublonsdalia* Lissitzin, 1925).

Dorlodotia Salée, 1920. *D. briarti*; нижний карбон Бельгии. (*Lytvophyllum* Dobrol. in Soshk., Dobr., Porf., 1941). Рис. 75.



а



б

Рис. 75. *Dorlodotia tschernowi* (Soshk.).

а — поперечное сечение; б — продольное сечение, $\times 1,8$. Нижняя пермь Урала (Hill, 1956)

Thysanophyllum Nicholson et Thomson, 1876. *T. orientale*; нижний карбон Шотландии.

Lithostroktionella Yabe et Hayasaka, 1915. *L. unica*; нижний карбон южного Китая. (*Stelechophyllum* Tolmachev, 1933; pro *Stylophyllum* Tolmachev, 1924; *Cystolonsdaleia* Fomichev, 1953; *Eolithostroktionella* Zhizhina, 1956).

Sciophyllum Harker et Mc Laren, 1950. *S. lambarti*; карбон Канады.

СЕМЕЙСТВО CYSTOPHORIDAE FOMICHEV, 1953

Колонии афроидные, участками цериоидные. Поздний карбон – ранняя пермь.

Ivanovia Dobrolyubova, 1935. *I. podolskiensis*; верхний карбон (московский ярус) Русской платформы. (*Cystophora* Yabe et Hayasaka, 1916, *Langia* Flügel, 1970 nom. nov. pro *Cystophora* Yabe et Hayasaka, 1916. Рис. 76.



Рис. 76. *Ivanovia podolskiensis* Dobr.

а – поперечное сечение; б – продольное сечение, $\times 1,3$. Карбон Подмосковья (Hill, 1956)

ПОДОТРЯД CYSTIPHYLLINA NICHOLSON IN NICHOLSON ET LYDEKKER, 1889

Кораллы с акантинными септами. Поздний ордовик – средний девон.

НАДСЕМЕЙСТВО TRYPLASMATICAЕ ETHERIDGE, 1907

Диафрагматофорные или ложноплеонофорные кораллы нетуфлеобразной крышечной формы. Поздний ордовик – средний девон.

СЕМЕЙСТВО TRYPLASMATIDAE ETHERIDGE, 1907

Единственное семейство. Поздний ордовик – средний девон.

Cantrillia Smith, 1930. *C. prisca*; силур, лландовери Уэлса. (?? *Spiniferina* Penecke, 1894 pro *Acanthodes* Dyb., 1873; *Prototryplasma* Ivnsk, 1963).

Holacantia Sytova in Sytova et Ulitina, 1966. *Madrepora flexuosa* Linné, 1758; нижний силур о. Готланд.

Tryplasma (*Tryplasma*) Lonsdale, 1845. *T. aequabilis*; нижний девон Урала. (*Pholidophyllum* Lind., 1871; *Polyorophe* Lind., 1882; *Stortophyllum* Wdkd, 1927).

Tryplasma (*Pseudotryplasma*) Ivania, 1958. *P. tryplasmaeformis*, = *Amplexus al-taicus* Dyb., 1873; нижний девон Салаира.

Rhabdacanthia Ivanovsky, 1969. *Eridophyllum ?rugosum* M.-Edw. et H., 1851; силур, венлок Уэлса.



Рис. 77. *Combophyllum osismorum* M.—Edw. et H.
Вид чашки сверху, $\times 1,8$. Нижний девон Франции (Hill, 1956)

Storthyophyllum Weissemel, 1894. *S.megalocystis*; верхний силур о. Готланд. (*Xiphelasma* Smith et Lang, 1931).

Porpites Schlotheim, 1820. *P.haemisphericus*, = *Madrepora porpita* Linné, 1767 (part.); нижний силур о. Готланд. (*Palaeocyclus* M.—Edw. et H., 1849).

Kungejophyllum Sultanbekova, 1971. *K.ajagusensis*; силур, ландовери, Казахстана.

Wenlockia Kato, 1966. *W.thomasi*; силур, венлок Уэлса. (? *Hillophyllum* Webby, 1971).

Rhabdocyclus Lang et Smith, 1939. *Palaeocyclus fletcheri* M.—Edw. et H., 1851; силур, венлок Уэлса.

? *Combophyllum* M.—Edw. et Haime, 1850; *C.osismorum*; нижний девон Франции. Рис. 77.

? *Vojoycyclus* Prantl, 1939. *V.bohemicus*; средний девон Чехословакии.

? *Farabophyllum* Lavnusevitsch, 1971. *F.farabicum*; нижний девон Таджикистана.

НАДСЕМЕЙСТВО CALCEOLICAE ROEMER, 1883

Одиночные диафрагматофорные кораллы с крышечкой. Септы рабдакантинные, на периферии развит широкий слой ламеллярной склеренхимы. Ранний — средний девон.

СЕМЕЙСТВО CALCOLIDAE ROEMER, 1883

Единственное семейство. Ранний — средний девон.

Calceola Lamarck, 1799. *Anomia sandalinum* Linné, 1771; средний девон Эйфеля. (*Calceolina* Rafinesque, 1815).

НАДСЕМЕЙСТВО CYSTIPHYLLICAE M.—EDWARDS ET HAIME, 1850

Пластифорные кораллы. Силур — средний девон.

СЕМЕЙСТВО CYSTIPHYLLIDAE M.—EDWARDS ET HAIME, 1850

Развита базальная склеренхима. Силур — средний девон.

ПОДСЕМЕЙСТВО CYSTIPHYLLINAE M.—EDWARDS ET HAIME, 1850

Развиты только изолированные трабекулы. Силур — средний девон.

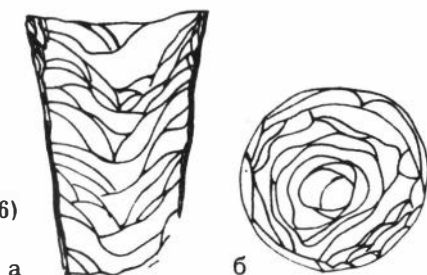
Cystiphyllum Lonsdale, 1839. *C.siluriense*; силур, венлок Уэлса. (*Conophyllum* Hall, 1851; *Araeopoma* Lind., 1883; *Lythophyllum* Wdkd, 1925; *Protaeopoma* Ting, 1937; *Skoliophyllum* Wdkd, 1937; *Pseudomicroplasma* Soshkina, 1949; ? *Praenardophyllum* Spassky, 1955; *Comanophyllum* Flügel, 1961; *Cysticonophyllum* Zapr. et Ivnsk, 1962).

Microconoplasma Ivanovsky, 1965. *M.crassa*; силур, ландовери Сибирской платформы.

Goniophyllum M.—Edwards et Haime, 1850. *Turbinolia pyramidalis* Hisinger, 1831; нижний силур о. Готланд.

Рис. 78. *Diplochone striata* Frech.

а — поперечное сечение; б — продольное сечение, $\times 0,9$. Средний девон ФРГ (Hill, 1956)



Gyalophyllum Wedekind, 1927. *G. angelini*; силур, Клинтеберг, о. Готланд.
Diplochone Frech, 1886. *D. striata*; средний девон Рейнской области. Рис. 78.
Kytocystis Strelnikov, 1968. *K. notabilis*; силур, венлок гряды Чернышева.

ПОДСЕМЕЙСТВО ZONOPHYLLINAE WEDEKIND, 1924

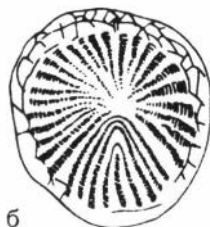
Развиты септальные конусы. ? Поздний силур — средний девон.

Plasmophyllum Dybowski, 1873. *Cyathophyllum goldfussi* M.—Edw. et H., 1851; средний девон Эйфеля. (? *Coleophyllum* Hall, 1883; *Bucanophyllum* Ulrich, 1886; ? *Stereophyllum* Schlüter, 1889; *Zonophyllum* Wdkd, 1924; *Pseudozonophyllum* Wdkd, 1924; *Legnophyllum* Wdkd, 1924; *Hemicystiphyllum* Wdkd, 1925; *Nardophyllum* Wdkd, 1925; *Paralythophyllum* Wdkd, 1925; ? *Plagiophyllum* Wdkd et Vollbr., 1931; *Cystiphylloides* Yoh, 1937; *Cystiplasma* Taylor, 1951; *Cladionophyllum* Stumm, 1961; *Patridophyllum* Ulitina in Sytova et Ulitina, 1966; *Neozonophyllum* Ulitina, 1968). Рис. 79.

Cystiphylloides Chapman, 1893. *Cystiphyllum aggregatum* Bill., 1859; средний девон Канады.

Рис. 79. *Plasmophyllum goldfussi* (M.—Edw. et H.).

а — продольное сечение; б — вид чашки, $\times 0,9$.
Средний девон Эйфеля (Hill, 1956)



ПОДСЕМЕЙСТВО DIGONOPHYLLINAE WEDEKIND, 1923

Развиты арочные пластины. Средний девон.

Mesophyllum Schlüter, 1889. *M. defectum*, = *Cyathophyllum vesiculosum* Goldfuss, 1826 (part.); средний девон Эйфеля. (*Cosmophyllum* Vollbrecht, 1922; *Digonophyllum* Wdkd, 1923; *Lekanophyllum* Wdkd, 1923; *Mochlophyllum* Wdkd, 1923; *Dialytophyllum* Amanschauer in Wdkd, 1925; *Atelophyllum* Wdkd, 1925; *Arcophyllum* Markov, 1926; *Bothriophyllum* Vollbrecht, 1926; *Zonodigonophyllum* Vollbrecht, 1926, *Enteleiophyllum* Walther, 1928; *Pseudocosmophyllum* Wdkd et Vollbr., 1931; *Hemicosmophyllum* Wdkd et Vollbr., 1931; *Uralophyllum* Soshkina, 1936). Рис. 80.

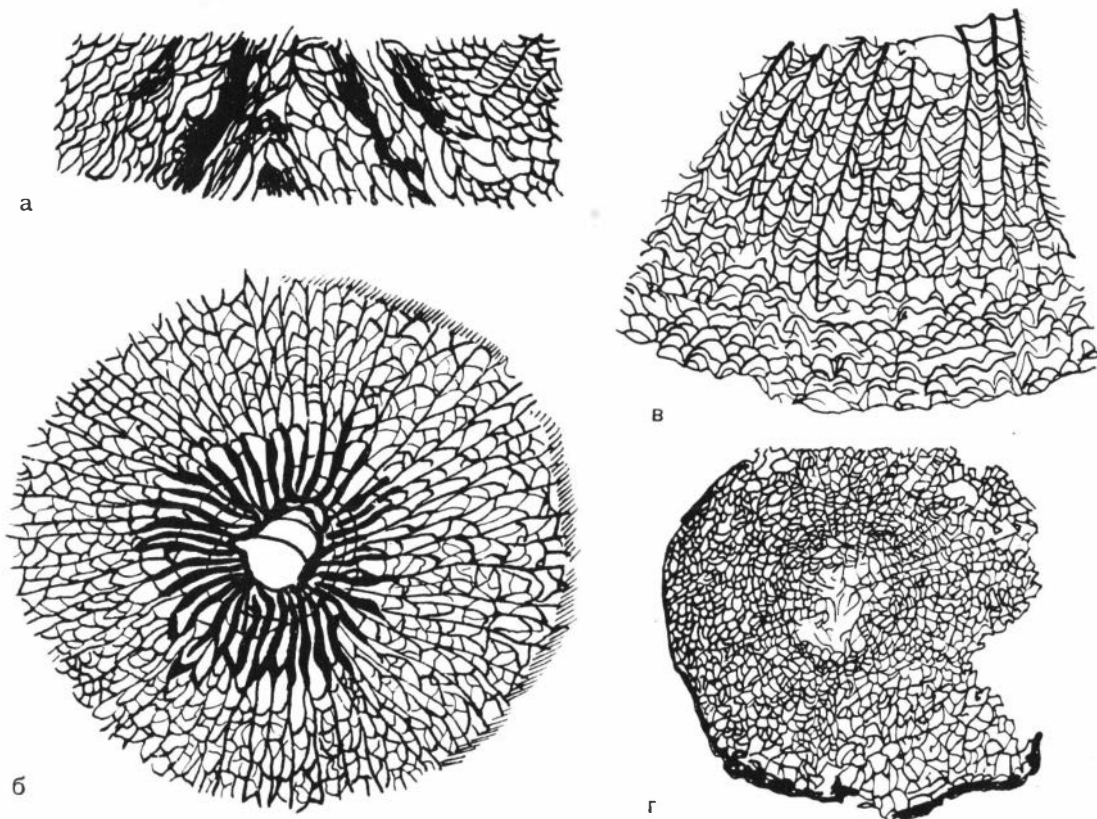


Рис. 80. а – *Mesophyllum* ("Digonophyllum") *schulzi* (Wdkd). 1 – поперечное сечение; 2 – продольное сечение, $\times 0,2$. Средний девон Эйфеля; б – *Mesophyllum* ("Arcophyllum") *typus* (Markov). Часть поперечного сечения, сильно увел. Средний девон Эйфеля; в – *Mesophyllum defectum* Sohlüt. Поперечное сечение, $\times 1,8$. Средний девон Эйфеля (Hill, 1956)

СЕМЕЙСТВО HOLMOPHYLLIDAE WANG, 1950

Базальная ламеллярная склеренхима не развита. Септальный аппарат представлен только изолированными трабекулами. Силур — средний девон.

Holmophyllum Wedekind, 1927. *H.holmi*; силур о.Готланд (*Gukoviphyllum* Sytova, 1968; *Holmophyllia* Sytova, 1970).

Cystilasma Zaprudskaja et Ivanovsky, 1962. *C.sibiricum*; силур, лландовери Сибирской платформы.

Microplasma Dybowski, 1873. *M.gotlandica*; силур о. Готланд.

Rhizophyllum Lindström, 1866. *Calceola gotlandica* Roemer, 1856; силур о. Готланд. (*Rhytidophyllum* Lind., 1883; *Platyphyllum* Lind., 1883; *Teratophyllum* Lang, S.-T., 1940).

Mazaphyllum Crook, 1955. *M.cortisjonesi*; силур Австралии (Новый Южный Уэльс).

Hedstroemophyllum Wedekind, 1927. *H.articulatum*; силур о.Готланд.

? *Reimanophyllum* Lavrusevitsch, 1971. *R.reimani*; нижний девон Таджикистана.

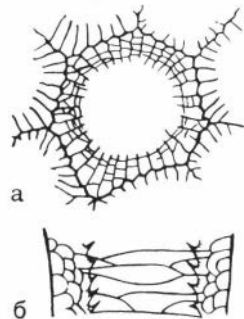
Chausakia Lavrusevitsch, 1959. *C.chausakiensis*; нижний девон Таджикистана. (*Nataliella* Sytova, 1966).

Spongonaria Crickmay, 1962. *S.filicata*; нижний девон западной Канады. Рис.81.

Mackenziephyllum Pedder, 1971. *M.insolitum*; средний девон западной Канады.

Рис. 81. *Spongonaria filicata* Crickmay.

а — поперечное сечение, $\times 1,8$; б — продольное сечение, $\times 2,2$. Нижний девон Канады (Crickmay, 1952)



НАДСЕМЕЙСТВО КЕТОРHYLLICAE LECOMPTE, 1952

Кораллы плеонофорные. Ранние этапы роста диафрагматофорные, близкие триплазматойдным. Септы голакантинные. Силур — ранний девон.

СЕМЕЙСТВО КЕТОРHYLLIDAE LECOMPTE, 1952

Единственное семейство. Силур — ранний девон.

Dentilasma Ivanovsky, 1962. *D.honorabilis*; силур, лландовери Сибирской платформы.

Ketophyllum Wedekind, 1927. *K.elegantulum*; силур, Клинтеберг, о.Готланд. (? *Heterolasma* Ehlers, 1919; *Dokophyllum* Wdkd, 1927; *Lindstroemophyllum* Wang, 1947).

Nipponophyllum Sugiyama, 1940. *N.giganteum*; силур Японии. (*Baeophyllum* Hill, 1940).

? *Sayugaea* Lambe, 1901. *S.whiteavesiana*; девон Канады (Онтарио).

? ОТРЯД HETEROCORALLIA SCHINDEWOLF, 1941

Мелкие диафрагматофорные одиночные кораллы (?ветвистые колонии) с четырьмя крестообразно сходящимися протосептами. Метасепты появляются в четырех секторах, образованных вильчато сходящимися к протосептам и метасептам первого цикла. Поздний девон — ранний карбон. Положение в системе неясно.

СЕМЕЙСТВО HETEROPHYLLIDAE DYBOWSKI, 1873

Единственное семейство. Поздний девон – ранний карбон.

Decaphyllum Frech, 1885. *D.koeneni*; верхний девон Центральной Европы.

Hexaphyllia Stuckenberg, 1904. *H.prismatica*; нижний карбон Подмосковья
(?? *Zaphrentulla* Bolkhovitinova, 1915). Рис. 82а, 83а.

Oligophylloides Rozkowska, 1969. *O.pachythecus*; верхний девон Польши.
Рис. 82б.

Heterophyllia Mc Coy, 1849. *H.grandis*; нижний карбон Великобритании (Дербишир). Рис. 82, г, 83, б.

Heterophylloides Schindewolf, 1941. *Heterophyllia (Heterophylloides) reducta*; нижний карбон Центральной Европы. Рис. 82в, 83в.

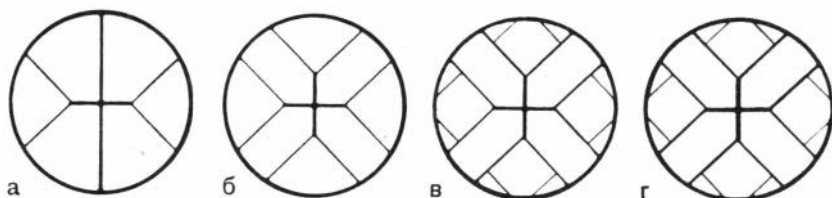


Рис. 82. Соотношение расположения септ у гетерокораллов

а – *Hexaphyllia*; б – *Oligophylloides*; в – *Heterophylloides*; г – *Heterophyllia*



Рис. 83. а – *Hexaphyllia mirabilis* Schind., поперечное сечение, $\times 13$. Визе Центральной Европы; б – *Heterophyllia grandis* Mc Coy, поперечное сечение, $\times 3$.

Визе Центральной Европы; в – *Heterophylloides reducta* Schind., поперечное сечение, $\times 5$. Визе Центральной Европы (Lecompte, 1952)

В самом начале истории древнейших ругоз, отличающихся от своих аулопороидных предков фактически лишь предпосылками к слиянию септальных шпиков в пластины (*Primitophyllum*), произошла отчетливая дивергенция путей их эволюции, прежде всего – по форме существования (колюмнарины будут рассмотрены отдельно). В конце ордовика просуществовавшие до того времени кораллы типа *Primitophyllum* образовали новую ветвь ругоз, у которых первичные аулопороидные шипики развивались не в сторону формирования пластинчатых септ, а по пути появления шиповидного по своей природе септального аппарата, но уже совершенно иной структуры (цистифиллины; их мы также рассмотрим отдельно). Это были три главные эволюционные группы ругоз, представители которых развивались в палеозое.

СТРЕПТЕЛАЗМАТИНЫ

Ордовик и силур

Скелет среднеордовикских одиночных ругоз был ламеллярным. Их рост сопровождался только отложением базальной склеренхимы. Это были мелкие кораллы, еще почти лишенные септ. Такие особенности прослеживаются и у некоторых более молодых представителей отряда.

Уже в середине среднего ордовика кораллы типа *Primitophyllum* (семейство Primitophyllidae) явились предками нескольких семейств одиночных ругоз. Одни из них отличались исключительно интенсивным развитием ламеллярных образований на всех стадиях роста скелета (Densiphyllidae), вторые – исчезновением склеренхимы уже на средних этапах развития (Streptelasmatidae), третьи – сравнительно небольшим ее количеством на протяжении всего роста скелета (Dinophyllidae). Однако в противоположность примитофиллидам скелет этих ругоз не ламеллярный, а уже фиброзный или даже трабекулярный, на основании чего они могут быть выделены в самостоятельное надсемейство денсифиллид.

Стрептелазматиды явились устойчивой группой, просуществовавшей вплоть до среднего девона, давшей начало многим самостоятельным филогенетическим ветвям, тогда как денсифиллиды вымерли в раннем силуре, а динофиллиды на протяжении всей своей истории (до среднего девона) оставались однообразными.

Семейство Streptelasmatidae. В среднем и в начале позднего ордовика стрептелазматиды, пожалуй, являлись наиболее широко распространенной группой ругоз. Их развитие протекало по линии постепенного освобождения скелета от обильной склеренхимы и постепенного ослабления осевых скелетных образований, а также совершенствования зоны днш при постоянном сохранении одиночной формы роста (линии *Streptelasma* – *Pseudophaulactis*). Начиная со средних этапов, скелет стрептелазматид становился фиброзным.

В раннем силуре их непосредственные потомки сохранили периферический ободок и сравнительно широкие септы, не соединяющиеся, однако, у оси. Такие черты строения присущи видам *Enterolasma* и *Pseudophaulactis*. Своеобразный реликт осевой структуры сохранился у *Ditoecholasma*, у которых обычно главная и противоположная септы соединяются у оси коралла.

В более молодых, чем нижнесилурийские отложения стрептелезматиды встречаются редко; последние их представители почти полностью вымерли в силуре и лишь очень немногие (например *Enterolasma*) перешли в девон, никогда более уже не достигнув эволюционного расцвета.

Древние стрептелезматиды явились несомненными предками таких широко распространенных в силуре ругоз, как динофиллиды, а через них — птихофиллиды, на что указывает сравнительное изучение строения и структуры скелета представителей этих семейств. Их ранние моменты роста характеризуются наличием краевого ободка и длинных достигающих оси септ при полном отсутствии диссепиментов, что было присуще зрелым этапам роста всех ордовикских и силурийских стрептелезматид.

Семейство Densiphyllidae. Первые денсифиллиды (*Kenophyllum*) известны, примерно, с границы среднего и позднего ордовика. Внутренняя полость таких кораллов целиком выполнена плотно соприкасающимися между собой септами, среди которых днища не различимы. При этом осевые комплексы более древних видов еще плотные, тогда как у молодых (*K. ex gr. subcylindricum*) они становятся зернистыми, хотя на ранних этапах все виды *Kenophyllum* обязательно проходят стадии с массивной осевой структурой. У позднеордовикских денсифиллид септы были сложены широкими пучками фибр.

Следующим шагом в эволюции явилось зарождение в конце ордовика ругоз, скелет которых также отличается массивностью, однако ложный столбик уже отсутствует и в освобожденном у оси пространстве появились редкие полные днища (линии *Coelostylis*—*Bodophyllum* — *Crassilasma*).

Другая группа силурийских денсифиллид (*Densiphyllum*) сохранила достигающие оси септы и ободок, значительно утратив расширения септальных пластин.

Развитие денсифиллид шло по тем же направлениям — упрочнение и облегчение скелета путем освобождения септального аппарата от избыточной склеренихмы, характерной для подавляющего большинства древних ругоз.

Денсифиллиды явились предками хапсифиллид, ликофиллид, кодонофиллид, калостиллид.

Близкие *Densiphyllum* лландоверийские представители семейства, у которых склеренихима на зрелой стадии начала сокращаться, были предками лаккофиллид. Последним присуще слияние, не достигая оси внутренних концов септ, образование аулоса.

Семейство Dinophyllidae. Первые динофиллиды появились в конце среднего ордовика, но их скелет устроен несравненно прогрессивнее, чем стрептелезматид или денсифиллид, поскольку характерная для последних обильная склеренихима здесь уже отсутствует, а септы тонкие. Первые динофиллиды принадлежат роду *Dinophyllum*, основной ветви семейства, дожившей до девона. Септы их длинные тонкие; у более молодых кораллов (*Brachyelasma*) этот признак прослеживается лишь на ранних этапах роста.

В лландовери у динофиллид проявилась способность формировать характерную для многих ругоз этого возраста структуру вортекс (*Dinophyllum involutum*), эти кораллы были известны до конца силура. Морфологически очень близкие *Brachyelasma*, девонские *Heterophrentis* возникли скорее всего итеративно от основного отвола семейства (*Dinophyllum*). Девонские же *Multicarinophyllum* имели каринированные септы.

Из лаккофиллид в силуре известны *Syringaxon* с аулосом и *Columnaxon* с паликолумеллой.

В конце ордовика динофиллиды начали формировать диссепиментариум и тем самым дали начало птихофиллидам.

На границе силура появилась обширная группа древних "зафрентоморфных ругоз", хапсифиллид, у которых всегда сохранялась отчетливая кардинальная фосула или даже несколько фоссул; по отношению к ним метасепты располагались перисто.

Ранние стадии всех хапсифиллид характеризуются радиальным или субрадиальным расположением утолщенных ламеллярной склеренхимой септ. Присущее всем зафрентоидам снесифическое расположение метасепт и развитие отчетливых фоссул окончательно сложились лишь у позднелландоверийских кораллов. Хапсифиллиды унаследовали от денсифиллид и сохранили на протяжении почти всей своей истории массивный однозонный скелет, расширенные септы и примитивные плоские или слабовыпуклые полные днища. Эти этапы прекрасно прослеживаются не только у примитивных древних *Tungussophyllum* или *Triplophyllum*, но также у *Asthenophyllum* и *Hapsiphyllum*, у которых на зрелых стадиях склеренхима заметно убывает. Тонкие голаканты хапсифиллид были погружены в широкий слой ламеллярной склеренхимы.

Развитие этих групп одиночных диафрагматофорных древних ругоз протекало по одним и тем же направлениям.

1. Постепенное освобождение скелета от обильной ламеллярной склеренхимы, что вело к облегчению и в то же время к упрочнению коралла. В дальнейшем эти ругозы начали формировать диссепименты, что привело к появлению новых семейств плеонофорных кораллов.

2. Образование отчетливой кардинальной фоссулы, что не было характерным для ордовикских видов (у *Kenophyllum*, *Streptelasma*, *Coelostylis* фоссула выражена значительно слабее, чем у *Crassilasma*, *Tungussophyllum*, *Asthenophyllum* и т.д.).

3. На протяжении всей своей истории представители этих групп сохранили одиночную форму роста и диафрагматофорный скелет.

Общность происхождения и эволюции и близость морфологии скелета допускают объединение рассмотренных филогенетических ветвей ругоз (семейства *Streptelasmatidae*, *Densiphyllidae*, *Dinophyllidae*, *Hapsiphyllidae*, *Laccophyllidae*) в единое надсемейство – *Densiphyllicae*.

Надсемейство *Petraicae* в силуре было представлено семействами *Zelophyllidae* и *Petraiidae*, входящие в состав которых кораллы также обладали ламеллярным диафрагматофорным скелетом. Септы зелофиллид были слабо выражены, имели вид небольших шипов. Широко распространенные малотипные *Zelophyllum* и *Pycnostylus* начали формировать колонии; известный из силура и нижнего девона *Pycnostylus guelphensis* конвергентно сходен, с одной стороны, с триплазматидами, а с другой – с некоторыми табулятами. Последние петраиды с характерными вильчатыми пластинчатыми септами вымерли в среднем девоне.

На границе ордовика и силура, позже появления первых плеонофорных стрептазматин, от основного ствола подотряда отошли еще две самостоятельные ветви кораллов, в той или иной мере формировавших диссепиментариум. Первая, надсемейство *Halliicae* (семейства *Lycophyllidae* и *Neocystiphyllidae*) характеризуется замещением у молодых представителей обильной в начале роста склеренхимы диссепиментами, тогда как вторые (*Kodophyllicae*) имели несколько иную историю. Большинство из них – диафрагматофорные кораллы, у которых в процессе роста маргинариум постепенно расширялся.

Семейство *Lycophyllidae*. Первые ликофиллиды (*Holophragma*, *Onychophyllum*) известны из лландовери. Это были очень сходные с денсифиллидами одиночные диафрагматофорные кораллы, широкие септы которых были сложены монакантами.

В раннем силуре появились ликофиллиды, у которых одновременно с постепенным сужением септ формировались диссепименты – это характерно для эволюционно более прогрессивных *Phaulactis*, которые на ранних и средних этапах роста проходили стадии *Holophragma*. В составе рода существовали две группы видов, отличающиеся способом утончения септ – посекстантно и постепенно, во всех секстантах одновременно, начиная с периферии. Первое присуще видам *Phaulactis* s. str., второе – подроду *Mesactis*. В конце раннего силура появились также короткосептные ликофиллиды с диссепиментами, потомки *Onychophyllum* – род *Lycocystiphyllum* – пример параллелизма в развитии семейства. У ряда форм (*Zerauschania*) были пресецименты.

Семейство закончило свою историю в конце силура; их вероятные девонские потомки — холлииды.

Эволюционно более молодым неоцистифиллидам свойственны отсутствие в начале роста плотно соприкасающихся септ и постепенное развитие ложноцистифорных горизонтальных элементов, очень напоминающих пузыристые днища цистифиллид. Им присуще также постепенное сужение в эволюции септалных пластин (линия *Rukhina* — *Neocystiphyllum* — *Lamprophyllum*).

Семейство *Kodonophyllodae* представлено, в основном, диафрагматофорными кораллами, у которых маргинариум по мере роста расширялся. Венлокские и лудловские потомки *Kodonophyllum* (*Stereoxylodes*) и *Schlotheimophyllum* (*Craterophyllum*) формировали диссепименты и строили мелкие колонии (*Circophyllum* и *Cariophyllum*). Многие кодонофиллиды перешли в девон.

Семейство *Pilophyllidae* в силуре было представлено малотиными родами *Prilophyllum*, *Ornatophyllum*, *Miculiella*, у видов которых уже на средних этапах ободок, по структуре близкий кодонофиллоидному, полностью замешался диссепиментами, причем у *Miculiella* наиболее отчетливо.

Итак, в силуре эволюция этих надсемейств протекала по близким направлениям:

1. Предками обеих групп ругоз являлись денсифиллиды с обильной септальной склеренхимой;

2. Интенсивно развитая у наиболее древних представителей склеренхима начала постепенно замешаться диссепиментами; с венлока плеонофорные виды начали преобладать, тогда как диафрагматофорные продолжали существовать и в девоне. Некоторые кораллы (*Zeravschania*, *Spongophylloides* и др.) формировали пресепиментариум, другие строили колонии.

3. Септы всех этих кораллов были трабекулярные.

Внешне близки кодонофиллидам также представители семейства *Mucophyllidae* (*Mucophyllum*, *Pseudamplexus*), отличающиеся рабдопластинчатыми септами.

Первые одиночные плеонофорные ругозы появились в конце ордовика. Древнейшие из них (*Paliphyllum*) характеризуются еще широкими трабекулярными септами, наличием зернистого осевого комплекса и диафрагматофорными ранними стадиями, очень близкими зрелым стадиям развития скелета динофиллид. Такие кораллы просуществовали с позднего ордовика до середины раннего силура; силурийские *Neopaliphyllum* несколько отличаются строением осевой зоны.

В конце позднего ордовика появились птихофиллиды со свободной осевой зоной (*Paliphyllum cybaeus*). В это же время кораллы такого типа приобрели способность формировать пресепиментариум (*Cystipaliphyllum*).

Птихофиллиды являются единой генетической ветвью одиночных плеонофорных ругоз, развитие которых закончилось в силуре. Их вероятные девонские потомки (птенофиллиды и др.) морфологически отличаются довольно существенно, хотя характер развития скелета и его структура допускают объединение этих ругоз в одно надсемейство. В конце своей истории некоторые из них строили колонии.

Пожалуй самыми оригинальными представителями стрептелазматин были калостилиды — ругозы с перфорированными септами, что можно признать проявлением протерогенеза в отношении склерактиний. Из них позднеордовикские *Grewingakia* в начале роста имели сплошные соприкасающиеся септы, что указывает на вероятность их родства денсифиллидам. Перфорации их септ только начиналась от центра к периферии и то лишь у зрелых особей. У силурийских *Calostylis* этот процесс захватил септы полностью, а некоторые раннесилурийские калостилиды (*Palaeareaea*) образовывали мелкие колонии.

Не менее интересна ветвь примитивных диафрагматофорных ругоз с доминирующими протосептами — полицелид. Обособились они, вероятно, в силуре от денсифиллид; именно к ним примыкает силурийский *Anisophyllum* с булавовидными главной и боковыми септами. Также из силура известны ругозы с выделяющимися всеми протосептами, морфологически сходные с *Hexalasma*, а с границы силура и девона — *Amandaraia* (доминируют главная, противоположная и боковые септы по типу *Calophyllum*). Как увидим далее, близкие кораллы были распространены в конце палеозоя.

Общее морфологическое отличие полицелиид от остальных стрептелеазматин значительно меньше, чем между другими категориями ругоз, выделяемыми отдельными подотрядами.

Общность плана строения скелета, черты его морфологии, характерная оди-ночная форма роста допускают объединение в один подотряд всех рассмотренных выше семейств.

Девон

В девоне продолжали существовать представители всех надсемейств ругоз, известных в силуре. Однако в их составе явилось несколько новых семейств, тогда как подавляющее большинство из них, зародившееся в раннем палеозое, полностью в девоне вымерло. В этом периоде появилась новая группа диафрагмато-форных кораллов, объединяемых в надсемейство линдстремиид, септы которых достигают оси. К началу карбона полностью исчезли почти все ругозы ордовикско-девонских дилогенетических ветвей и с начала турне наступил новый этап эволюции кораллов.

Среди девонских *Zelophyllidae* известны очень консервативные, практически не изменившиеся с венлока, *Pycnostylus*, часто упоминаемые как *Aphyllum sociale*; из петраид известны также аналогичные силурийским *Petraia* и, вероятно, *Orthophyllum*. Эти кораллы просуществовали до среднего девона.

Надсемейство *Densiphyllicae*. В раннем девоне вымерли последние достоверные стрептелеазматиды — *Enterolasma*, виды *Dinophyllum* существовали еще также в начале девона, а из среднего девона известны *Heterophrentis*, морфологически очень сходные с позднеордовикскими *Brachyelasma*, которые, вероятно, итеративно возникли от основного ствола динофиллид.

Из представителей надсемейства в девоне наиболее широко были представлены лаккофиллиды, среди которых продолжали существовать ругозы с аулосом (*Syringaxon*), в заключительный этап развития семейства начавшие формировать диссепименты (*Kozlowskinia*).

Семейство *Hapsiphyllidae* в девоне было представлено типичными *Hapsiphyllum*, а также оригинальным пуговицеподобным *Hadrophyllum* (?=*Microcyclus*).

Со среднего девона известны достоверные *Amplexidae* (*Nalivkinella*), первые представители которых очень напоминают динофиллид. Наибольшего количественного расцвета эти кораллы достигли в карбоне и ранней перми, откуда установлены типичные *Amplexus* с характерными септами. Однако на протяжении своей истории эти ругозы оставались крайне консервативными в отношении изменчивости, очень однообразными, но широко географически распространенными.

В общем в девоне представители надсемейства доживали свой век и почти вымерли к его концу, но дали начало новым надсемействам — *Lindstroemiicae* и *Zaphrentoidicae*.

В начале раннего девона полностью вымерли последние неоцистифиллиды (*Spongophylloides*), зато к середине периода по всей Земле были широко представлены *Halliidae* (*Hallia*, *Aulacophyllum*, *Papiliophyllum*). Виды последнего морфологически крайне сходны с более молодыми *Tabulophyllum*. Поскольку эти кораллы вряд ли близко родственны между собой, их сходство следует признать гомеоморфным. Холлииды отличаются ясным развитием протосепт и обычно фоссул.

Вплоть до середины девона просуществовали *Kodonophyllicae*. Из них известные в позднем силуре пилофиллиды вымерли уже в начале периода, а среди девонских *Kodonophyllidae* появилось довольно много новых родов — *Symphiphyllum* с массивной паликолумеллой, *Chlamydothyllum*, ветвисто-колониальные *Alaiophyllum*, широкосетчатая *Briantelasma*, кораллы с осевыми колоннами — одиночный *Acrophyllum* и колониальная *Centristela*. Доживали свой век в начале девона *Kodonophyllum* и *Schlotheimophyllum*. Как видим, в начале и середине девона семейство было весьма разнообразно.

Надсемейство Cyathophyllicae. Потомки одиночных силурийских птихофиллид в девоне были весьма разнообразны и очень широко географически распространены. Среди них намечается несколько самостоятельных филогенетических ветвей.

Семейство Ptenophyllidae. Наиболее древние птенофиллиды – раннедевонские одиночные плеонофорные *Acanthophyllum* – в раннем и среднем девоне широко распространились по Земле. Среди их более молодых представителей были известные фацелоидные (*Lyriellasma*), цериоидные (*Xystriphyllum*), тамнастриоидные (*Taimyrophyllum*) колонии. Все они характеризуются диафрагматофорными начальными этапами роста, плеонофорной средней стадией, отсутствием подковообразных диссепиментов.

Семейство Stringophyllidae объединяет одиночных (*Stringophyllum* и др.) и колониальных (*Melasmophyllum*, *Donia*) ругоз, у которых в пластинчатых по своей природе септах трабекулы вторично расходятся. Очень оригинальны в этом отношении *Solipetra*, в осевом пространстве которых вертикально ориентированные трабекулы образуют, аналогично склерактиниям, настоящие пали. Возможно, первые стрингофиллиды (*Mesouralinia*) появились в конце силура.

Семейство Cyathophyllidae было в девоне основной и самой многочисленной ветвью плеонофорных стрептелазматин, причем они были как одиночными, так и колониальными. Благодаря легкой приспособляемости к разным условиям, циатофиллиды широко распространились и были весьма разнообразными. Эти кораллы можно назвать наиболее типичными ругозами – диафрагматофорная ранняя стадия, начиная со средней стадии, обильные диссепименты, хорошо выраженные фосулы и протосепты; наряду с филлипастреидами они собственно и создают впечатление о девонских ругозах. У циатофиллид часто встречаются каринация септ, но пресеппименты для них никогда не были характерны. Именно к этому семейству относятся кораллы с присущими ругозам родовыми названиями – одиночные *Zaphrenthis*, колониальные с асимметричными каринами – *Cyathophyllum* и с симметричными – *Heliophyllum*.

Представители семейства Endophyllidae отличаются прекрасно выраженным пресеппиментариумом и широкосептной диафрагматофорной начальной стадией роста скелета. Среди них широко известны *Tabulophyllum* (особенно в середине периода и во франском веке). Для среднего девона космополитными можно считать и колониальных *Endophyllum*.

Семейство Phacellophyllidae объединяет очень характерных кораллов с подковообразными диссепиментами, как одиночных (*Macgeea*), так и ветвисто-колониальных (*Thamnophyllum*) и цериоидных (*Trapezophyllum*). Внутреннее строение полипняков этих ругоз настолько сходно, что вряд ли имеет смысл обособлять колониальные формы в особое семейство, основываясь на возможности параллелизма развития ругоз – нельзя не признать, что *Thamnophyllum* очень малотипный космополитный род; ведь все выделяемые в его составе "виды" в большинстве случаев явно тождественны.

Девонские *Polycoeliidae* представлены пока только плерофиллидами (*Oligophyllum*), у которых доминируют главная, боковые и противоположно-боковые септы.

В девоне появилась обширная ветвь одиночных, почти всегда диафрагматофорных ругоз, у которых септы достигают оси, причем из внутреннего конца протосепты (почти всегда – противоположной) часто образуются паликолумеллы. Предками этой группы, наиболее пышно представленной в карбоне и ранней перми, можно признать кодонофиллид. Эти ругозы были известны уже в раннем девоне и описывались под разными родовыми названиями (*Lindstroemia*, *Kionelasma*, *Aemulophyllum* и т.д.), но в среднем девоне – особенно (*Stereolasma*, *Stewartophyllum* и т.д.), тогда как на самом деле все они являются несомненными представителями *Metriophyllum*, поскольку обладают всеми отличительными особенностями последнего. Эти кораллы, объединяемые в семейство *Lindstroemiidae*, просуществовали до конца девона.

В общем девон можно кратко охарактеризовать как период постепенного доживания ругоз первого цикла дивергенции, как конец начального этапа их истории.

Из стрептелазматин к границе девона и карбона сохранились лишь очень редкие амплексиды (среди них на смену *Nalivkinella* пришли *Amplexus*), которые, почти не меняясь, просуществовали до середины перми. С карбона начался новый этап в развитии ругоз, завершившийся в конце перми, причем и в этом случае наиболее приспособленными оказались примитивные одиночные диафрагматофорные кораллы "циатаксониевой фауны".

Развитие раннекаменноугольных ругоз представляет собой совершенно новый этап в истории палеозойских кораллов, хотя в отношении как общих особенностей, так и закономерностей эволюции они несомненно и непосредственно преемственны более древним филогенетическим ветвям. Об этом ясно свидетельствует даже самый беглый анализ морфологии их скелета. Направления и характер развития ругоз в начале карбона не могут быть выявлены и прослежены без учета филогении девонских и более древних кораллов.

Ранний карбон ознаменовал собой начало пышного и в то же время резкого расцвета ругоз. В раннем турне происходило бурное развитие многочисленных совершенно новых групп кораллов; поскольку в данном случае возможное количество их гипотетических предков было крайне ограничено, все они бесспорно генетически близки. В поддержку этого выступает также достаточная близость морфологии скелета большинства их представителей. В этом отношении ранний карбон исключительно напоминает силур, когда огромное количество новых родов и семейств ругоз обособилось от весьма малочисленных, зачастую общих, предков. С другой стороны, совершенно очевидно, что палеогеографическая обстановка и комплекс экологических факторов в силуре и карбоне могли друг от друга существенно отличаться. Это должно было обусловить несколько иные направления хода развития кораллов, хотя всем без исключения ругозам должны быть обязательно присущи все основные общие эволюционные тенденции. Выяснить пути развития кораллов в раннем карбоне значительно легче, если тщательно учесть закономерности эволюции их непосредственных предков.

Необходимо отметить, что каменноугольным ругозам вообще были свойственны осевые структуры разнообразных типов, что у более древних кораллов встречается очень редко. Этот факт определенно следует считать шагом вперед в эволюции кораллов.

Для раннего карбона были характерны одиночные диафрагматофорные *Zaphrentoididae*. Большинство их имело ламеллярный типично "зафрентоидный" скелет, отчетливую, чаще закрытую, фосулу; изредка появлялись диссепименты (*Zaphrophyllum*), некоторые приобретали вторичный аулос (*Trochophyllum*), а другие приспособились к таким условиям, что у них выработалась пуговицеобразная внешняя форма (*Varyphyllum*). Последние зафрентоиды (*Amplexocarinia*, *Allotropiphyllum*) вымерли в ранней перми.

Начиная с карбона пышного расцвета достигли *Polyscoeliidae*. Среди них хорошо выделяются кораллы с доминирующими противоположно-боковыми септами (*Plerophyllidae*) и семейство *Polyscoeliidae*, представителям которого присуще обратное явление — их недоразвитие. В составе этих групп намечаются подсемейства по характеру развития главной и противоположной септ.

Семейство *Polyscoeliidae*, начиная с карбона, было представлено многими родами, просуществовавшими до конца перми. Длительность жизни вообще была более свойственна примитивным кораллам. Все они (*Calophyllum*, *Tetralasma*, *Kinkaidia*, *Sochkineophyllum*, *Hexalasma*) на протяжении своей истории почти не менялись и оставались очень сходными и лишь в перми (*Prosmilia*) на очень короткое время формировали диссепименты. Полицелииды, как впрочем и плерофиллиды, очень широко распространились по Земле. Собственно они и создают облик пермских ругоз.

Plerophyllidae, пожалуй, единственное семейство ругоз, доживших до самого конца палеозоя (*Plerophyllum*). Интересно, что в раннем карбоне многие их диаф-

рагматофорные представители имели как быплеонофорные пары – *Pterophyllum* и *Adamanophyllum*, *Ufimia* и *Tachyphyllum*.

Каменноугольные линдстремииды и тиморфиллиды, естественно, не могут быть объединены с полицелиидами, так как у них ни боковые, ни противоположно–боковые септы не выделяются ни длиной, ни шириной. Главный диагностический признак первых – ропалоидная противоположная септа, а также посекстантное расположение полно выраженных метасепт. Первое присуще очень многим ругозам, тогда как ни у полицелиид, ни у плерофиллид паликолумеллы не были развиты, не говоря уже об осевых колоннах тиморфиллид, у которых к тому же протосепты не доминируют. Эти элементы скелета аналогичны аулофиллоидным; обе эти группы ругоз, вероятно, представляют собой потомков линдстремиид типа *Metriophyllum*, которым как раз было свойственно наличие паликолумелл при полном развитии септального аппарата, диафрагматофорном скелете и одиночной форме роста. Кроме того, типичные полицелииды известны уже в силуре; невозможно себе представить, чтобы выдерживающиеся на протяжении палеозоя их характерное строение мгновенно резко изменилось.

В конце девона линдстремииды, вероятно, не полностью вымерли. Их более молодыми потомками следует считать *Bradyphyllum*, у которых в конце роста септы отходят от центра и пуговицеобразных *Cymnophyllum*.

Линдстремииды были предками многочисленных семейств, в том числе *Zaphrentoididae*, *Lophophyllidiidae*, а через них – *Timorphyllidae*.

Циатаксониды (*Cyathaxonia*, *Cyathocarinia*) принципиально отличаются от всех ругоз столбиком, развитие которого происходило независимо от септ.

Типичное для карбона и перми надсемейство *Suathopsicae* объединяет так называемых каниноморфных ругоз, генетически близких представителей семейств *Suathopsidae* и *Uraliniidae*, кораллов, группирующихся вокруг родов *Caninia*, *Siphonophyllia*, *Uralinia* и др. Всем им присущи следующие особенности морфологии скелета, по–разному проявляющиеся у различных представителей: 1) диафрагматофорные начальные этапы роста; 2) отсутствие осевых структур; 3) почти всегда одиночная форма роста.

Наиболее древние циатопсиды (*Caninia*) были еще очень близки примитивным амплексидам типа *Nalivkinella*, тогда как более прогрессивные отлагали диссепименты (*Caninophyllum*, *Palaeosmia* и др.). Для них типичны монопластинчатые септы, а поэтому невозможно объединять этих ругоз с цистифиллидами.

Следующим шагом в эволюции нужно признать появление ругоз типа *Siphonophyllia*, у которых отчетливо выражен пресепиментариум, что ознаменовало собой возникновение уралиниид. У *Uralinia* пресепиментариум достиг такой ширины, что зачастую почти полностью заполняет коралл, а септы принимают вид коротких шпиков. Аналогичные примеры эволюции горизонтальных частей скелета известны и среди других семейств ругоз.

Интересно, что среди уралиниид есть очень сходные одиночные кораллы, географическое распространение которых было узко ограничено – *Melanophyllum* (Урало–Тянь–Шаньская область), *Merlewoodia* (Австралия), *Vesiculophyllum* (Северная Америка), причем все они, примерно, одновозрастны (визе и его аналоги). У первого и второго из этих родов можно наметить как бы колониальные пары (соответственно *Melanophylloides* и *Aphrophyllum*). Этот пример может служить образцом параллелизма в развитии в составе одного семейства.

Характерная группа позднепалеозойских ругоз объединена в надсемейство *Aulophyllicae* – кораллы с осевыми колоннами и близкими элементами скелета. Более примитивные из них составляют семейство *Lophophyllidae*, для которых типично развитие простого столбика – видоизменной паликолумеллы и зарождение осевых колонн. Эти ругозы (наиболее типичные из них *Koninskophyllum*) просуществовали до конца ранней перми, изредка они строили колонии.

Уже в турне от основного ствола дофиллид обособились ругозы с великолепными осевыми колоннами – семейство *Aulophyllidae* и практически одновременно появились *Carcinophyllidae* – небольшая группа раннекаменноугольных коралл–

лов с осевыми колоннами и пресепиментариумом (*Carruthersella*, *Gangamophyllum*, *Carcinophyllum*).

Аулофиллиды существовали на протяжении всего карбона, причём их изменчивость более всего проявлялась в характере сложения их отличительной особенностью — осевой колонны (см. главу II). Различные их типы представляют собой различные комбинации одних и тех же элементов скелета (срединная пластинка, радиальные пластинки, табеллы) и аулофиллиды бесспорно являются очень близкими родственниками. Следует заметить, что развитие этого надсемейства протекало как бы параллельно надсемейству линдстремиид по линии усложнения осевых элементов скелета вплоть до появления осевых колонн.

Именно аулофиллид следует признать наиболее вероятными предками очень интересных широко распространённых в конце палеозоя ваагенофиллид, среди которых преобладали колониальные формы, но известны и одиночные (например, *Iranophyllum*). Их характерная черта — появление в осевых колоннах новых элементов — клинотабул и клинодиссепиментов, а также септ нескольких циклов, иногда пор в стенках.

Waagenophyllum и *Wentzelella* типичны для пермских колониальных ругоз. Они имеют сложные осевые скелетные образования, несколько циклов септ, а иногда и пористые стенки (*Parawentzella*) и меандрические колонии (*Wentzelloides*), т.е. те черты строения скелета, которые принято считать характерными для склерактиний.

Итак, к концу перми, к концу палеозойской эры, вымерли представители всех генетических ветвей стрептелазматин, многочисленных и разнообразных особенно в силуре и раннем карбоне, а наиболее приспособленными из них оказались примитивно организованные диафрагматофорные одиночные плерофиллиды.

КОЛЮМНАРИИНЫ

Ордовик, силур и девон

Первая крупная дивергенция ругоз по форме существования произошла уже на заре их истории, о чём свидетельствуют находки *Proterophyllum simplex* и близких ордовикских колониальных ругоз с ламеллярным скелетом. Это служит доказательством не только тесной генетической связи обоих подотрядов, но и подтверждает мнение о том, что колюмнариины произошли непосредственно от примитофиллид. Их колонии были ещё очень мелкими, а кораллиты сохранили округлённые очертания. Отсутствие таких данных являлось причиной бытовавшего представления о преемственности первых циатофиллоидид в отношении табулят, например лихенариид (Соколов, 1955 и др.) и, как следствие этого, неудач в попытках обнаружить "промежуточные между ними формы" (Hill, 1960). Без сомнения, *Saffordophyllum*, *Foerstephyllum* или *Nyctopora* внешне очень близки древним *Favistella*, хотя отсутствие общих стенок кораллитов у ругоз этому противоречит.

Септальный аппарат *Proterophyllum* был представлен как и у *Primilophyllum*, короткими ламеллярными гребнями и шипами, расположенными без видимой закономерности.

Стенки первых фавистелл были также ламеллярными, хотя Р. Флауэр (Flower, 1961) находил среди них и фиброзные. Септы *Favistella alveolata* и *F. rigida* были представлены сплошными пластинами двух циклов.

Примерно с конца среднего ордовика известны представители семейства *Cyathophylloida* с трабекулярными септами — *Palaeophyllum*. На их генетическую преемственность в отношении фавистелл указывают часто хорошо выраженные цериоидные начальные фазы роста колоний и ясная дифференциация септ. Эти ругозы существовали до конца раннего силура и представляют собой весьма важную группу, поскольку их потомками были широко распространённые в силуре и девоне все плеонофорные колюмнариины.

У представителей семейства *Cyathophylloidae* преобладали полные, плоские или слабо изогнутые днища — неполные днища известны очень редко.

Эволюцию древних циатофиллоидид можно представить следующей схемой: от ламеллярных *Proterophyllum* через ламеллярно-фиброзных *Favistella* с ясными септальными пластинами к *Palaeophyllum* с трабекулярными септами.

Размножение древних циатофиллоидид происходило почкованием. В противоположность им распространенные в силуре также диафрагматофорные *Stauriidae* отличаются именно способом новообразования — делением, аналогично тетрадидам. Близость особенностей строения скелета этих семейств свидетельствует в пользу их генетического родства.

В конце ордовика появились кораллы, скелет которых практически аналогичен *Favistella*, но кораллиты соединяются великолепно выраженными порами (*Agetolites*). Установлены они пока только в Средней Азии и в северо-западном Китае. Их роднит с ругозами не только порядок заложения септ (Ким, 1974), но также и самостоятельные стенки. Явление коммуникатности вообще было свойственно всем целентератам (кто, например, будет оспаривать принадлежность ругозам *Parawentzelella* или относить к табулятам "пористых" склерактиний?). Поскольку не только характер роста, но и все главнейшие особенности скелета агетолитид и фавистелл однотипны, я рассматриваю *Agetolites* и близких кораллов как особое подсемейство в составе *Cyathophylloidae*.

Обилие и в то же время видовое однообразие циатофиллоидид ордовика и силура существенно облегчают выявление их родственных связей, путей эволюции, изменчивости (Ивановский, 1969). Этого нельзя сказать о девонских диафрагматофорных колониальных ругозах (например, *Dendrostella*), поскольку их генетические корни доподлинно не установлены. Последние наиболее близкие им *Palaeophyllum* известны из венлока; возможно, какая-то ветвь силурийских циатофиллоидид просуществовала вплоть до начала девона. В отношении раннекаменноугольных *Kwangisphyllum* можно добавить лишь то, что они еще более редки и малочисленны. Поэтому положение как тех, так и других в составе семейства пока условно.

Первые представители семейства *Arachnophylidae* были на начальных этапах роста диафрагматофорными, очень близкими *Palaeophyllum* (ранние *Entelophyllum*). У более молодых арахнофиллид (*E. ex gr. articulatum*) ламеллярная склеренхима почти полностью исчезла, трабекулы стали отчетливыми, а базальные элементы представлены диссепиментами и разнообразными (часто кифофиллоидными) днищами, но все они без исключения проходят фазы аналогичные *Palaeophyllum*. Некоторые арахнофиллиды строили астревидные колонии (*Arachnophyllum*), а другие (*Weissermelia*) отлагали каринированные септы.

Внешне сходные *Lithostrotion Altaja* формировали паликолумеллу внутренним краем септы. Такие кораллы известны из нижнего силура Сибири и Северной Америки.

Эволюция арахнофиллид шла по пути развития диссепиментариума, усложнения дниш и укрепления колонии.

Уже в ландовери от основного ствола арахнофиллид отошла небольшая ветвь кораллов с различными "внутренними стенками" (семейство *Acervulariidae*).

Ругозы надсемейства *Spongophyllidae* появились и развивались параллельно арахнофиллидам. Сюда относятся колониальные кораллы с отчетливым пресепиментариумом. Их предками тоже были ругозы типа *Palaeophyllum*, на что указывает ход развития скелета первых спонгофиллид (*Evenkiella*, *Strombodes*). Вымерли они в девоне (*Tabellaephyllum*).

С циатофиллоидидами тесно связаны происхождением и *Columnariaceae*, что хорошо видно из рассмотрения их древней ветви, собственно семейства *Columnariidae*. Вероятно, что кораллы типа *Fasciphyllum*, *Loyolophyllum*, *Columnaria*, *Smithiphyllum* в начале девона произошли от ругоз, близких "*Columnaria gotlandica*" (Ивановский, 1969) или же явились непосредственными потомками раннедевонских *Dendrostella*.

Среди девонских потомков колюмариид намечаются два семейства – Craspedophyllidae, для которых характерны ветвистые и цериоидные колонии и отсутствие подковообразных диссепиментов и Phillipsastraeidae – цериоидные и астреевидные колонии и, наоборот, наличие подковообразных диссепиментов.

Семейство Craspedophyllidae во многом напоминает силурийских арахнофиллид, его представители были особенно характерны для конца раннего и среднего девона. В этом отношении интересно отметить, что ряд видов *Disphyllum* напоминает *Entelophyllum articulatum*, *Billingsastraea* – *Arachnophyllum* и т.д. Возможно, такое явление следует обаяснять гетерохронным параллелизмом, хотя ругоз со столбиком типа *Altaja* среди краспедофиллид пока неизвестно.

Семейство Phillipsastraeidae (Phillipsastrea) объединяет цериоидно- и астреевидно-колонийальных ругоз с прекрасно выраженными подковообразными диссепиментами. Аналогичные скелетные структуры в конце среднего и в начале позднего девона были известны у стрептелазматин (*Macgeea*, *Thamnophyllum*), что указывает также на вероятность параллелизма, в данном случае уже синхронного.

К концу девона вымерли почти все без исключения представители подотряда, развитие которых началось в середине ордовика и ни одно из семейств плеонофорных колюмариин не перешло в карбон.

Карбон и пермь

Из нижнего карбона известна обширнейшая группа колюмариин, отличающихся от всех более древних наличием осевых скелетных элементов различных типов. Среди них ясно намечаются две крупные филогенетические ветви, существенно отличающиеся особенностями морфологии скелета их представителей, но имеющие скорее всего общих предков, на что указывает процесс их роста. Это, во-первых, надсемейство Lithostrotionicae – септы отходят от внешней стенки – и, во-вторых – надсемейство Lonsdaleiicae – всегда развит широкий пресепиментариум, а характер осевых структур несколько иной, обычно более сложный. Развитие обоих надсемейств протекало параллельно, но независимо, близкими, но разными путями.

Начальные фазы роста раннекаменноугольных колюмариин диафрагматофорные; вероятно, и литостротиониды и лонсдалеииды имели общего предка среди колонийальных диафрагматофорных ругоз. Такие кораллы существовали (*Kwangsiphyllum*), очень близки и "*Lithostrotion*" *juncum*, которых иногда включают в состав *Kwangsiphyllum* (Kato, 1971). Дивергенция колюмариин по аналогичным направлениям уже происходила в силуре (см. выше).

Эволюция этих ругоз шла по пути усложнения горизонтальных элементов скелета и осевых структур при обязательном сохранении колонийальной формы роста. Это было свойственно и литостротионидам и лонсдалеидам, хотя в данном случае также известны исключения.

В составе надсемейства литостротионид выделяются два семейства: Lithostrotionidae – ветвистые и цериоидные колонии с паликолумеллами или осевыми колоннами дибунофиллоидного типа. Вымерли эти кораллы в ранней перми; 2) Pseudoravoniidae, объединяющее астреевидные колонии, близких по строению кораллов, которые также вымерли в перми.

Среди Lonsdaleiicae на том же основании можно выделить два семейства – Lonsdaleiidae (ветвистые и цериоидные кораллы с осевыми структурами и широким пресепиментариумом; известны в карбоне и ранней перми) и Cystophoridae; в составе этого семейства известен пока только каменноугольный род *Ivanovia*, отличающийся астреевидной колонией.

Итак, колюмариины были менее разнообразными, чем стрептелазматины, хотя на протяжении своей истории были также широко распространены. Вымерли они несколько раньше стрептелазматип, причем наиболее молодые из них отлича-

лись высокой специализацией (что нельзя сказать о плерофиллидах и полицелиидах), а просто организованные их представители исчезли уже, скорее всего, в начале карбона.

ЦИСТИФИЛЛИНЫ

Ордовик и силура

Примерно на границе среднего и позднего ордовика внутри первичных ламеллярных шипов примитофиллид начали зарождаться трабекулы. Это ознаменовало появление цистириллин, самыми древними и просто организованными из которых были *Tryplasmaticae*.

Все триплазматиды были диафрагматофорными. Существенную роль в их скелете всегда играла ламеллярная склеренхима. В процессе эволюции у них фактически менялся лишь тип трабекул, иногда появлялись простые колонии.

Древнейшим типом септальной структуры триплазматид является голакант (Ивановский, 1967). Такие трабекулы отличались очень тонким сложением. Детали их строения не сохранились даже в процессе только фоссилизации. Голакант погружен в ламеллярную склеренхиму, что определенно указывает на его связь с шипами примитофиллид. Рабдаканты — трабекулы более высокой организации, их каркасы также погружены в ламеллярную склеренхиму, из чего следует предположение о вторичности рабдаканта в отношении голаканта.

Структура монакантов отлична. Ламеллярная склеренхима здесь отсутствует, трабекула сложена фибрами, от длины которых зависит ширина септы.

Позднеордовикские *Tryplasma* и *Acanthocyclus* были мелкими одиночными кораллами с утолщенными днищами или вообще без днищ.

Виды *Cantrillia*, *Tryplasma* и *Acanthocyclus* просуществовали, почти не изменившись, вплоть до начала девона. В лландовери появились первые кораллы с монакантинными септами — *Porpites*.

Тенденция перехода к колониальной форме роста была свойственна всем триплазматидам. Часто встречаются у них и "явления омолаживания".

В конце раннего силура эта тенденция широко проявилась. Так, *Holacanthia* можно рассматривать колониальной разновидностью *Cantrillia*, *Rhabdacanthia* — *Tryplasma*, а *Wenlockia* — в определенной степени — *Porpites*. До сих пор не установлены колониальные ругозы с диморфакантинными септами, но это еще не значит, что они не существовали. Возможно, некоторые кораллы, отнесенные к *Rhabdacanthia*, в начале роста имели голаканты.

Среди силурийских кораллов с акантинными септами известны группы плеонофорных и цистифорных. Надсемейство цистифорных ругоз *Cystiphyllidae* содержит две группы, отличающиеся характером вертикальных элементов — с базальной склеренхимой (семейство *Cystiphyllidae*) и с изолированными трабекулами при отсутствии базальной ламеллярной склеренхимы (семейство *Holmophyllidae*). Представители третьего надсемейства *Ketophyllidae* имеют характерный лейстовидный септальный аппарат, отчетливую зону днищ и диссепиментариум.

Возникновение цистириллид ознаменовалось появлением в начале силура еще примитивных *Cystiphyllum* с частыми стереоплазматическими корками и многочисленными изолированными трабекулами (*C. ex gr. khantaikaense*). Одновременно возникли и первые *Cystilasma* (древнейшие холмофиллиды); для этих ругоз типично наличие обильной ламеллярной склеренхимы только в начальные этапы роста скелета, а начиная со средних, внутренняя полость коралла становится выполненной только пузырьстыми андотекальными образованиями, трабекулы при этом очень редки и обычно развиты лишь на внутренней поверхности стенки. Дифференциация горизонтальных элементов скелета у них еще отсутствует.

Примерно в конце лландовери появились цистириллиды с аналогичными *Cystiphyllum* особенностями внутреннего строения, формировавшие ветвистые колонии (*Microconoplasma*). В конце силура были известны и крышечные кораллы (*Go-*

niophyllum); распространение их, правда, в противоположность кальцеоидам было небольшим.

Среди холмофиллид были известны кораллы, характеризующиеся как голакантами, так и рабдакантами, как одиночной, так и колониальной формой роста. Так, *Microplasma*, появившихся, примерно на границе лландовери и венлока, можно рассматривать как бы колониальной парой *Cystilasma*. Считается, что *Holmophyllum* отличаются от *Hedstroemophyllum* рабдакантами в противоположность голакантам. Некоторые холмофиллиды вели лежачий образ жизни (*Rhizophyllum*), причем даже образовывали при этом колонии ("*Rhizophyllum*" *elongatum*).

Для представителей типично силурийского надсемейства *Ketophyllicae* характерен плеонофорный скелет. Первые такие ругозы появились в лландовери, начальные этапы роста их скелета были очень близки как триплазматидам, так и древним цистифилидам — обилие, преимущественно по периферии, ламеллярной склеренхимы, голаканты, простые, чаще полные, днища. Их ветвисто-колониальная разновидность понимается по-разному — я отношу их к *Nopponophyllum*, а А.И.Лавруевич (1971) выделил для них новый род *Ketophylloides*. Примерно в середине раннего силура окончательно сформировались все типичные особенности кетофиллид, что ознаменовалось появлением *Ketophyllum* с характерными действиями и сгруппированными в системы днищами. Последние кетофиллиды (*Cayugaea*) вымерли в начале девона.

Эволюция силурийских цистифилид представляется следующей. Родоначальной группой можно признать первых очень просто устроенных *Cystilasma*, септальные образования некоторых из них были еще очень слабо выражены. От этих форм могли произойти как холмофиллиды и первые кетофиллиды (*Dentilasma*), так и собственно цистифилиды, причем появление последних, возможно, было обусловлено изменением скорости роста полипняков, что отразилось в скелете в виде периодических отложений ламеллярной склеренхимы. В дальнейшем представители всех трех семейств развивались в силуре в одном направлении — по пути усложнения зон горизонтальных элементов скелета.

Девон

Девонские триплазматиды, как и силурийские, оставались весьма однообразными. В начале девона параллельно с обычной системой рабдаканта появилась его новая форма. В каркасе такой трабекулы отдельные составляющие располагались значительно реже и широко веерообразно, а сама трабекула становилась широкой типооканчивающейся (*Pseudotryplasma*).

Триплазматиды были одной из самых монотонных и консервативных групп ругоз. Венлок и лудлов были временем их расцвета. Последние достоверные триплазматиды известны из верхов нижнего девона, возможно, из низов среднего девона.

Триплазматидам морфологически, а скорее всего и генетически близки широко распространенные в конце раннего и в начале среднего девона (Hamada, 1971) кальцеолиды (*Galceola*). Проведенные в последние годы исследования деталей структуры их скелета (Jell, Hill, 1970; Ивановский, 1973) показали, что их септы, скорее всего, представлены рабдакантами, погруженными в ламеллярную склеренхиму, т.е. их диафрагматофорный скелет практически аналогичен триплазматидному. Лежачий образ жизни привел к появлению крышечки и прочно закрепился. В противоположность цистифилидам типа *Goniophyllum* эти особенности вполне можно рассматривать таксономической предпосылкой самого высокого порядка. Теоретически возможно, что крышечная форма закрепилась и у цистифилид (*Bhizophyllum*), но объединять последних с кальцеоидами в единый таксон нельзя. Более просто устроенные, но долго существовавшие кальцеолиды появились несомненно позже. Если же в этом случае допустить, с большой условностью, возможность итерации, можно предположить параллелизм в развитии крышечных ругоз, точнее "обратный параллелизм", чего пока мы не знали вообще. Скорее всего кальцеоли-

ды (триплазматиды) приобрели свою внешнюю форму параллельно цистифиллидам, но не наоборот. Кстати, некоторые девонские триплазматиды жили в таких условиях, что у них выработалась пуговицеобразная форма (сюда, возможно, относятся *Vojosocylus*).

В раннем девоне постепенно вымерли почти все холмофиллиды (*Cystilasma*, *Microplasma*, *Rhizophyllum*). Из их девонских представителей можно указать одиночных *Chavsakia* и афродидных *Mackenziephyllum*. Значительно больше морфологического разнообразия наблюдается у девонских цистифиллид, среди которых выделяются три подсемейства.

Подсемейство *Cystiphyllinae* характеризуется изолированными септальными трабекулами. Из них до среднего девона дожили *Cystiphyllum* и его колониальная разновидность *Microconoplasma*, из типично девонских ругоз сюда же относится *Diplochone*.

Для подсемейства *Zonophyllinae*, первые представители которого появились, возможно, еще в силуре, характерно развитие септальных конусов, сложенных как рабдакантами, так и монакантами. Это одиночные *Plasmophyllum*, фацелоидные *Cystiphyllidae* и др.

Наиболее полно выражен септальный аппарат в третьем подсемействе — у дигонофиллид, у которых развиты вторичные радиальные элементы, арки. Это были самые специализированные цистифиллиды, представляющие собой как бы заключительный этап эволюции всего подотряда. Такие ругозы (*Mesophyllum*) были в среднем девоне очень широко распространены.

Развитие цистифиллид полностью закончилось в среднем девоне.

ГЕТЕРОКОРАЛЛЫ

К гетерокораллам относятся одиночные удлиненные кораллы очень небольшого диаметра, у которых развиты только днища и фиброзные септы, начиная со второго порядка — контратингентного облика. Их наружная стенка образована септами и днищами (гетеротека; Schindewolf, 1941). До сих пор не решен вопрос о наличии у гетерокораллов эпитеки — Д.Хилл (Hill, 1938—1941) предполагает ее у некоторых *Heterophyllia*, а О.Шиндевольф (Schindewolf, 1941) считает, что для гетерокораллов характерна табулотека, сформированная краями днищ.

До недавних пор предполагали, что гетерокораллы существовали только в визе (*Heterophyllia*, *Hexaphyllia*, *Heterophylloides*). Сейчас кораллы эти описаны и из фанеральных отложений (?) — *Oligophylloides pachytheucus* (Rożkowska, 1969).

Положение в системе гетерокораллов тоже неясно. Если Х.Ябе и Т.Сугияма (Yabe, Sugiyama, 1940) и Н.В.Кабакович (Основы палеонтологии, 1962) включали их в состав ругоз, то О.Шиндевольф (Schindewolf, 1941) и Д.Хилл (Hill, 1956) считали их самостоятельным подразделением *Anthozoa* ранга отряда.

Главные отличия типичных гетерокораллов от ругоз и склерактиний заключаются в специфике развития их септального аппарата и в отсутствии на боковой поверхности ребристости. Для них характерны лишь четыре крестообразно расположенных протосепты (а не шесть, как у остальных склерокораллов). Метасепты закладываются не более чем в четырех из восьми секторах, образованных септами второго порядка (рис. 82).

Обращает на себя внимание расположение септ всех циклов, начиная со второго, они представляют собой как бы результат "раздвоения" септы, к которой они примыкают внутренними окончаниями. Именно так закладываются септы ряда склерактиний и, вероятно, ругоз. В этом случае септы гетерокораллов за исключением протосепт являются экзоэлементами, так как даже у *Heterophyllia*, у которых септы особенно многочисленны, появляясь во всех четырех секторах, последовательность и характер их заложения строго подчинены этому правилу.

В литературе известны случаи упоминания кораллов сходного строения и размеров и из более древних отложений. Это, например, *Decaphyllum koeneni* Frech,

1885 из франского яруса Гарца, у которых отчетливо выражена только одна протосепта, а вторая намечается отходящими от стенки навстречу друг другу короткими пластинками, причем направление их роста перпендикулярно "протосепте". Из метасепт в этом случае развиты элементы первого порядка с обоих концов "протосепты". Несколько напоминает гетерофиллид и *Angustiphyllum cuneiforme* Altevogt, 1965 из среднего девона Испании, хотя большие размеры, "ругозная" форма полипняка и обильные метасепты выступают против отнесения этого коралла к типичным гетерокораллам. Близки и *Zaphrentulea* (Болховитинова, 1915) из карбона Подмосковья.

Во всяком случае, состав гетерокораллов шире, чем представлялся лет тридцать назад. Кроме того, мало вероятно объединение их с ругозами (Yabe, Sugiyaма, 1940 как *Dicoelia* или (Кабакович, 1962) как *Heterocorallia*, поскольку для них не характерны присущие ругозам черты строения скелета. Я присоединяюсь к мнению О.Шиндевольфа (Schindewolf, 1941) и Д.Хилл (Hill, 1956), рассматривавшим гетерокораллов среди *Anthozoa* как самостоятельный отряд.

Итак, самые консервативные среди ругоз стрептелеазматин первыми ознаменовали начало истории отряда и последними – будучи родоначальниками склерактивных – вымерли в палеозое.

В развитии ругоз намечаются следующие этапы.

1. Ордовик. Господство диафрагматофорных стрептелеазматин и колюмнариин.
2. Лландоверийский век. Начало расцвета плеонофорных стрептелеазматин и цистириллин. Появление плеонофорных колюмнариин.
3. Венлокский век – поздний силур. Расцвет цистириллин, плеонофорных стрептелеазматин и колюмнариин. Упадок диафрагматофорных ругоз.
4. Ранний девон. Начало развития новых семейств стрептелеазматин и колюмнариин. Вымирание триплазматид.
5. Средний девон. Некоторый расцвет диафрагматофорных стрептелеазматин. Господство плеонофорных стрептелеазматин и колюмнариин. Вымирание последних цистириллин.
6. Фаменский век. Эпоха временного упадка ругоз.
7. Ранний карбон. Расцвет стрептелеазматин и плеонофорных колюмнариин. Начало расцвета полицелиид и плерофиллид.
8. Конец карбона – пермь. Постепенное вымирание стрептелеазматин и колюмнариин. Господство полицелиид, плерофиллид и ваагенофиллид.

Последние ругозы вымерли в палеозое и об образе их жизни мы можем составить представление лишь на основе общего палеоэкологического анализа с учетом сведений о наиболее близких им современных склерактиниях. К счастью, на этот счет имеются многочисленные данные.

Современные мадрепорарии – типичные стеногалинные животные, т.е. способные жить лишь при солености, близкой нормальной (35–36‰). Находки склерактиний в Красном море, где соленость повышена до 38–40‰ – исключение. Понижение солености – губительно для кораллов и они никогда не селятся и не выживают вблизи устьев больших рек. Например, сильный ливень во время отлива у побережья Восточной Австралии в 1956 г. вызвал массовую гибель кораллов, а, следовательно, и рифа (Наумов, Пастернак, 1968).

Герматипные мадрепорарии очень теплолюбивы. Оптимальной для них является температура окружающей среды 20–25 °С. Для кораллов губельны холодные морские течения и поэтому их нет в экваториальной зоне вдоль западного побережья Южной Америки. Скелет агерматипных форм при температуре ниже 18 °С либо очень тонкий, либо совсем не развивается. При температуре же ниже 14 °С коралл гибнет. Единственное исключение в этом случае представляют *Lophelia*, обитающие в Норвежском и Средиземном морях, а также у Новой Зеландии и интервале глубин 64–1975 м.

В противоположность агерматипным кишечнорастворимым, для существования герматипных кораллов и прежде всего их комменсалистов – диатомей зооксантелл необходим свет. Поэтому они не могут селиться глубже 50 м. Существует предположение о том, что на свету известковый скелет коралла формируется в девять раз быстрее, чем в темноте (Наумов, Пастернак, 1968).

Необходимыми условиями процветания кораллов являются также чистота, прозрачность и подвижность водной среды; последнее обеспечивает постоянный приток продуктов питания и кислорода.

От степени подвижности воды зависит форма полипняка. Так, у берегов Флориды в слабоподвижной среде колонии *Porites porites* тонкие стройные, а *Diploria clivosa* – пышные, высокие, при сильном течении ветви первого становятся толстыми короткими, а при бурном – колонии последнего приобретают совсем плоскую форму (Vaughan, Wells, 1943). В зоне прибоя колонии мадрепорарий образуют как бы единый монолит.

Большинство кораллов селится на твердом каменистом грунте. Даже небольшое заиливание или замутнение бассейна оказывает на них сильное воздействие, прежде всего на форму полипняков, сильное же заиливание губительно (Wood-Jones, 1907; Яковлев, 1913).

По данным А.Г.Кравцова (1971), ругозы могли жить на глинистом грунте в интервале глубин до 50 м при температуре 16–21 °С, но также в условиях только нормальной (для палеозоя) солености.

Начиная с силура кораллы принимали активное участие в формировании рифов и на характере этих сооружений остановимся подробнее.

Д.В.Наумов и Ф.А.Пастернак (1968) коралловыми рифами называют массовые скопления (заросли) морских организмов, обладающих твердым известковым скелетом. Их основу составляют мадрепоровые кораллы, роль которых как рифообразователей, однако, не всегда основная. Д.Хилл (Hill, 1971) под рифами пони-

мают образованные организмами карбонатные тела, возвышающиеся над дном независимо от возможности его опускания, которые резко отграничены от вмещающих осадков. Главное, что определяет риф — его органогенное происхождение.

Среди рифовых сооружений выделяются береговые, барьерные и атоллы. Все эти типы известны в палеозое.

Различные теории причины роста рифов подробно рассмотрел Ж.П. Шевалье (Chevalier, 1971). По его мнению, результаты современных исследований, с одной стороны, подтверждают высказанную еще в 1843 г. Ч. Дарвином точку зрения о том, что рост рифа компенсирует прогибание морского дна, а с другой — теорию ледникового контроля Дэли. В соответствии с последней, повышение уровня Мирового океана может наступать вследствие интенсивного таяния ледников после эпох великих оледенений. Можно считать доказанным, что рост рифа обусловлен стремлением слагающих его организмов, прежде всего кораллов, сохранить оптимальные условия жизни в строго определенном интервале глубин независимо от того, опускается ли дно бассейна или поднимается уровень моря.

Основные группы герматипных кораллов живут сейчас в интервале 20–30 фатомов (36–54 м), тогда как наиболее глубокий предел их процветания — 15 фатомов (27 м). Они распространились по Земле на площади более 27 млн км². Скорость роста кораллового рифа (Chave et al., 1972) определяется фактическим количеством карбоната кальция, сохраняющимся рифовой системой (около $\cdot 10^3$ г/м² в год), что составляет, примерно, 1 мм в год. Некоторые исследователи полагают (Moore, 1958), что в ряде случаев риф может расти со скоростью до 10 мм в год, а согласно А.Г. Кравцову (1971), скорость роста одиночных кораллов может достигать 20–30 мм в год, тогда как колониальных — даже 80 мм в год. Хорошим примером изучения современных рифов является работа У. Максвелла (Maxwell, 1969).

В палеозое рифы росли, преимущественно, в слегка углубленных участках устойчивых мелководных платформ, в их краевых зонах (Hill, 1971). Рассмотрим ряд примеров.

Остров Готланд. Анализу силурийских рифов Готланда посвящена капитальная сводка А. Мантена (Mantén, 1971), который различает среди них следующие типы (табл. 2).

Характерной особенностью готландских, да и других рифов этого возраста, является обилие строматопороидей.

Автор сравнивал силурийские рифы Скандинавии с таковыми из венлока Уэлса, из ордовика и силура Эстонии, из силура (Ниагара) области Великих озер и сделал ряд существенных выводов об условиях их образования.

Так, согласно Мантену, рифы Готланда образовались в тропиках (по характеру близких современным) в подвижной водной среде; на последнее указывает присутствие оолитов.

Жившие в рифе красные (*Solenopora*) и синезеленые (*Rothpletzella*) водоросли указывают на небольшую глубину бассейна. В частности, П. Клауд (Cloud, 1952) полагает, что синезеленые водоросли не могут существовать глубже 30 м, а красные изредка опускаются немного глубже. Поэтому рифы типа Хобурген формировались на глубине менее 30 м, а Хольмжеллар — на глубине 40 м в прозрачной чистой воде (обнаруженный в них пирит имеет диагенетическое происхождение).

Скорость роста готландских рифов, по Мантену, составляла, в среднем 1 м в 1000 лет (аналогично выводам Чейва и др., см. выше), причем в конце существования несколько медленнее. За этот же период накапливалось до 40 см вмещающих осадков.

Среди готландских рифов можно выделить группу обитавших как в рифе, так и на его склоне ("криноидные фации"): *Acerularia ananas*, *Calostylis denticulata*, *Cystiphyllum* ex gr. *siluriense*, *Entelophyllum* ex gr. *articulatum*, *Hedstroemophyllum articulatum*, *Phaulactis*, *Tryplasma glabra*, *Rhizophyllum gothlandicum*, *Stauria*, ряд кетофиллид.

Для рифов типа Верхний Висбю характерны *Dinophyllum involutum*, *Holophragma calceoloides*, *Schlotheimophyllum*, *Kyphophyllum*, *Tryplasma* s.l., *Goniophyllum*

Типы силурийских рифов о.Готланд (Manten, 1971)

Показатели	Upper Visby	Hoburgen	Holmhällar
Состав	Слоистые мергели и мергелистые известняки	Мергелистые известняки и известняки	Чаще чистые известняки
Форма	Холм, линза, перевернутый конус	Перевернутый эллипсоконус, плоская линза	Полумесяц
Размер	Менее 10 м ²	Около 100 м ²	Более 1000 м ²
Отношение высоты к длине	$1 - \frac{1}{5}$	$1 - \frac{1}{50}$	$\frac{1}{15} - \frac{1}{75}$
Органический состав обрамления	Чаще изменчивый	Обычно изменчивый	Чаще единый
Водоросли	Нет или редки	Присутствуют	Характерны
Всего видов в рифе	10 - 60	20 - 200	5 - 40
Основные рифостроители	Кораллы	Строматопороидеи и кораллы	Строматопороидеи
Их размеры	Небольшие	Средние	Крупные
Форма колоний строматопороидей	Чаще плоская	Лентикулярная	Округлая или неправильная
Продукты выветривания	Очень сильно мергелистые	Сильно мергелистые	Слабо мергелистые
Поверхность выветривания	Конгломератовидная, иногда слоистая	Обычно конгломератовидная, частично брекчированная или слоистая	Массивная
Окружающая порода	Узкая мантия слоистых мергелистых известняков	Рифовый детрит, много криноидных известняков	Рифовый детрит, ? криноидный известняк

pyramidale, а только для типа Хобурген — "*Rhegmaphyllum*", *Ptychophyllum*, *Zelophyllum*, *Schlotheimophyllum*, *Rhizophyllum*. Для последнего типа (Хольмхеллар) характерных ругоз нет.

В связи с этим интересно заметить, что согласно выводам Э.Р.Клааманна (1972) каждая из выделенных им для конца лландовери Эстонии фациальных зон — лагунная (прибрежная), отмельная в составе рифовой и внерифовой области, детритовая и переходная к открытому морю — четко отличается комплексами видов *Catenipora* и *Paleofavosites*. Существенно, что в лагунной зоне встречены только редкие кораллы, характерные для детритовой, отложения открытого моря вообще не со-

дёржат остатков табулят, а в породах переходного типа установлен лишь один вид, характерный для детритовой фации.

Изучая среднедевонские рифы Эйфеля, Р.Биренхайде (Birenheide, 1962) сделал ряд заключений о распределении в них различных органических остатков, в том числе и ругоз. Так, зона вблизи берега (Bankriff) характеризуется преобладанием строматопороидей и табулят, следующая за ней в сторону открытого моря *Block-Knollenriff* — табулят, строматопороидей, ветвистых (реже массивных) ругоз. Еще дальше (Rasenriff) — доминируют криноидеи, массивные и ветвистые ругозы, а в последней зоне (Rübenriff) наиболее широко распространены криноидеи и одиночные ругозы. В более глубоких участках шельфа преобладают брахиоподы, попадаются трилобиты и редко одиночные ругозы.

Выводы Р.Биренхайде очень важны, поскольку он показал на примере эйфельских рифов, что колониальные кораллы жили на меньших глубинах, чем одиночные и естественно играли большую роль в сооружении рифовых массивов.

Вообще ругозы, даже герматипные, не были основными рифообразователями. Селились они главным образом по краям рифа, причем колониальные кораллы занимали менее глубокие участки рифовой области, чем одиночные.

Некоторые закономерности в распространении ругоз можно наметить и в силуре Сибирской платформы. Здесь ругозы обнаружены почти исключительно в известняках; только около Норильска, в бассейне р.Имангда, кораллы найдены в граптолитовых мергелях среднего лландовери. В свою очередь, ругозами охарактеризованы почти все горизонты известняков, среди которых можно выделить три основных типа.

К первому типу относятся среднеплитчатые глинистые известняки (содержание терригенных компонентов 10–12%), широко распространенные в верхнем лландовери района Норильска, на реках Горбиячин, Летняя, Мойеро, Подкаменная Тунгуска и др. В них найдена обильная и разнообразная фауна — криноидеи, брахиоподы, трилобиты, кораллы, мшанки (особенно трепостоматы) и др. Почти все установленные в этом районе ругозы приурочены именно к этой разности известняков, тогда как остатки водорослей и строматопороидей встречаются здесь в подчиненном количестве.

Очевидно, седиментация известняков этого типа, в которых одиночные ругозы и изолированно селившиеся колонии наиболее обильны, происходила на шельфе открытого моря на глубинах не более 40–50 м. Вода в бассейне должна была быть теплой и подвижной; на последнее указывают многочисленные разрозненные створки брахиопод.

В наиболее глинистых разностях известняков этого типа была обнаружена основная масса диафрагматофорных ругоз. На такую взаимосвязь и ранее указывали многие исследователи (например, Горский, 1948; Schindewolf, 1952; Kullman, 1974 и др.). Плеонофорные кораллы в этих породах встречаются реже и весьма однообразны.

Слабоглинистые плитчатые известняки, часто доломитизированные, на Сибирской платформе встречаются в более молодых (верхи венлока) отложениях, где морские стеногалинные формы сменились обильным комплексом остракод (рр. Курейка, Мойеро). Это свидетельствует о том, что в период формирования верхневенлокской толщи в пределах Сибирской платформы морской бассейн явно начал засоляться. На это указывают также залегающие выше по разрезу доломитизированные известняки, доломиты и гипсы. Ругоз здесь, естественно, нет.

Второму типу принадлежат плотные массивные, часто сильно битуминозные известняки с очень малым количеством терригенных примесей (2–5%), повсеместно встречающиеся здесь в венлоке.

В этих породах обнаружены многочисленные водоросли и строматопороидеи, формировавшие уже небольшие рифовые сооружения диаметром до 5–10 м и даже более (р. Курейка). В них обнаружены мшанки, табуляты и довольно обильные, но однообразные ругозы (преимущественно *Miculiella*). Брахиоподы и трилобиты встречаются реже.

Как было указано выше, крупные скопления водорослей могут существовать лишь на небольших глубинах, а основная масса строматопороидей приурочена к наиболее мелководной зоне рифовой области. Обилие стеногалинной фауны (особенно кораллов) свидетельствует о нормальной солёности бассейна, подвижной водной среде, субтропическом или тропическом климате. Небольшие рифовые сооружения, близкие по своему облику курейским, известны в других местах западной окраины Сибирской платформы и напоминают береговые.

Третий тип известняков отличается полным или почти полным отсутствием фаунистических остатков, а водоросли в них совершенно не встречаются. Это плотные массивные породы, почти полностью лишённые терригенных компонентов. Их прослои разной мощности часто встречаются в лландовери и венлоке Норильска, в бассейне р.Хантайка, на реках Курейка и Мойеро, но ругозы (один экземпляр *Crassilasma crassiseptatum*) были обнаружены только в верхнем лландовери окрестностей Норильска. Видимо, эта разновидность является самой глубоководной из всех перечисленных.

Менее характерными для Сибирской платформы являются почти нацело сложенный остатками кораллов небольшой риф по р. Сухая Тунгуска и упомянутое выше местонахождение ругоз в бассейне р.Имангда.

На левом берегу р.Сухая Тунгуска в 6 км ниже устья рч. Дьявольская известен небольшой выход органогенных известняков, представляющий собой часть небольшого рифового массива, в сооружении которого, помимо водорослей и строматопороидей, принимали участие многочисленные кораллы, колонии которых иногда достигают в поперечнике 0,7–1,5 м. Среди ругоз наиболее крупные колонии характерны для *Entelophyllum articulatum*. Единичные ругозы встречаются здесь вместе с колониальными и весьма разнообразными (*Crassilasma*, *Brachyelasma*, *Holophragma*, *Mesactis*, *Ptychophyllum*).

Кораллы отличаются здесь крупными размерами (иногда в три–четыре раза крупнее, чем представители того же вида из других местонахождений) и массивным скелетом. Вообще облик этой фауны свидетельствует о том, что условия для обитания были исключительно благоприятными. Много здесь также мшанок–криптостомат, прикреплявшихся к водорослям, кораллам и строматопороидам, но кораллам как рифостроителям в этом случае принадлежит основная роль.

Условия, в которых обитали организмы, соорудившие этот риф в конце лландовери, были если не тождественны современному тропическому, то во всяком случае аналогичны им. Такого же типа органогенное образование находится на правом берегу р.Подкаменная Тунгуска у устья р.Сухая Лебязья.

В бассейне р.Имангда (район Норильска) ругозы найдены вместе с граптолитами в среднем лландовери. Здесь вмещающие породы представлены темно–серыми и зеленовато–черными сланцеватыми мергелями, в которых присутствуют битумы, органический детрит и пирит. Отсюда же установлены редкие мелкие брахиоподы явно угнетённого облика, но очень хорошей сохранности, с неразобшенными створками, поперечником 5–7 мм.

Ругозы очень мелкие (14–15 мм в высоту) – *Cantrillia oroniana* и *Tungussophyllum* sp. Условия обитания были для них крайне неблагоприятны (впрочем, и для брахиопод тоже). Дно бассейна было явно глинистое, а примитивный скелет свидетельствует либо о недостатке в воде карбоната кальция, либо о низкой температуре окружающей среды.

Находки кораллов в морских глинах и мергелях были известны и ранее. Так, Е.Д.Сошкина (1951) указывает на массовое количество ругоз во франских глинах Урала, а Ю.Кульман (Kullman, 1975) рассмотрел "циатаксониевую фауну" с гониатитами (см.ниже), но ругозы в граптолитовых сланцах до сих пор установлены не были.

Итак, на Сибирской платформе в силуре господствовал тропический или субтропический климат. Вблизи берега на мелких участках шельфа герматипные ругозы (*Entelophyllum articulatum*, *Strombodes socialis*, некоторые перечисленные выше одиночные кораллы) принимали в конце лландовери активное участие в фор-

мировании небольших береговых рифов (реки Сухая Тунгуска, Подкаменная Тунгуска). Ранневенлокский курейский риф выглядит более внушительно, но ругозы в его строительстве играли лишь третьестепенную роль.

Примыкающая к рифам более глубокая часть шельфа была заселена очень разнообразной фауной, но для этого случая (известняки первого типа) пока не удается наметить зональности в распространении ругоз. Ругозы практически отсутствуют в более глубоких участках шельфа (известняки третьего типа могли отлагаться и в областях эпизодического прогибания дна) и вприбрежной лагунной (по терминологии Э.Р.Клааманна, 1972) фациальной зоне.

Отсутствие на Сибирской платформе такой четкой зональности в распространении кораллов, какую мы видели на примере верхнего лландовери Эстония, можно объяснить не только меньшей детальностью изученности сибирских рифогенных образований, но также частыми эпейрогеническими колебаниями дна бассейна, а возможно и его несколько большей глубиной.

По-видимому, самыми глубоководными и несомненно агерматипными были именно мелкие одиночные диафрагматофорные кораллы, комплексы которых известны под названием "циатаксониевой фауны" и неоднократно описывались (Schindewolf, 1952; "намюр" Силезии). Наиболее подробно эти вопросы рассмотрены Ю.Кульманом (Kullman, 1975) на примере ругоз из отложений с цефалоподами девона и карбона Кантабрийских гор (Северная Испания) и девона Западной Турции. Все эти кораллы — мелкие (не более 20 мм в диаметре), одиночные диафрагматофорные, с редкими днищами и ровной поверхностью, что указывает на стабильность условий их роста. Систематический состав таких сообществ однотипный — конвергентно внешне очень сходные линдстремииды, зафрентоидиды, полицелииды, циатаксониды. Приурочены их находки, как и в случае силура района Норильска, к мергелистым отложениям, в которых встречаются также гониатиты и тентакулиты. Очень близкого облика комплекс описан Е.Д.Сошкиной (1928) из нижней перми Урала.

Ю.Кульман пришел к совершенно обоснованному выводу о том, что "циатаксониевые фауны" являются самыми глубоководными экологическими сообществами ругоз. Вероятно, диафрагматофорные кораллы могли существовать на больших глубинах, чем плеонофорные и тем более колониальные, и в большинстве случаев герматипными были именно плеонофорные ругозы, тогда как глубокие участки шельфа могли заселить лишь диафрагматофорные.

Мы ничего не знаем о возможности комменсализма ругоз и зооксантелл, но последнее обстоятельство допускает предположение о том, что представители "циатаксониевой фауны" как обитатели значительных глубин были лишены этой характернейшей особенности современных герматипных мадрепорарий. Однако совершенно не исключена вероятность комменсализма зооксантелл и мелководных колониальных, плеонофорных или, быть может, диафрагматофорных ругоз, принимавших участие в строительстве палеозойских рифов.

Очень интересный случай сожительства ругоз с водорослями описан П. Сатерлендом (Sutherland, 1974) по материалам из пенсильванских отложений Оклахомы. Крупные колонии литостроционелл располагаются небольшими группами. Если такие скопления колоний окружены водорослями (*Archaeolithophyllum*), то вокруг них одиночные ругозы не селились, а если водорослей нет, они встречаются в большом количестве, как и в пространстве между скоплениями литостроционелл. Вряд ли в данном случае можно говорить о том, что мы имеем дело с ценозами разных глубин (наличие и отсутствие водорослей), но факт антагонизма водорослей и одиночных кораллов здесь бесспорен.

Среди ругоз достоверно известны, как и у современных кораллов половой и вегетативный типы размножения. Можно полагать (Minato; Rowett, 1968), что почкующимся кораллам была свойственна последовательная смена (диморфизм) этих типов, тогда как одиночные кораллы, размножавшиеся половым путем, в принципе сохраняли способность перехода к колониальному образу жизни (см. главу IV). Многочисленные разновидности вегетативного размножения (почкования, деления,

а также фрагментации) подробно проанализированы Н.Я. Спасским и А.Г.Кравцовым (1974).

Мы склонны предположить также, что более глубоководные ругозы могли размножаться только половым путем, тогда как обитатели прибрежных участков шельфа — как половым, так и вегетативным.

Известны попытки определения по последовательным линиям нарастания на голотеке ругоз продолжительности года для различных систем палеозоя (Wells, 1963; Scrutton, 1965). Вообще выяснением влияния сезонных изменений климата на рост ругоз занимались многие исследователи, особенно Ма Тин-ин (Ma, 1937 и др.). Возможно, что действительно в один сезон скорость роста кораллов была большей, чем в другие и что именно эти обстоятельства обусловили встречающиеся у некоторых кораллов пережимы и вздутия "омолаживания", серии более частых и более редких днищ или спорадические стереоплазматические корки. Однако все перечисленные явления установлены преимущественно у обитателей рифовых зон, зачастую крупных массивных ругоз, а не агерматипных представителей "циатаксониевой фауны" и не у обитателей промежуточной между этими биотопами зоны. Необходимо иметь в виду, что и в палеозое сезонные колебания климата в тропиках вряд ли могли так сильно влиять на кораллы, не нарушая при этом режима жизни рифа в целом. Если к тому же учесть, что перечисленные аномалии в строении скелета присущи только заведомо определенным группам ругоз (триплазматиды, цистифиллиды, кетофиллиды), а у остальных встречаются спорадически или как исключение, то объяснение таким явлениям придется искать в физиологических особенностях различных кораллов.

Широко известны случаи комменсализма табулят с червями (Соколов, 1948; Schindewolf, 1958 и т.д.). У ругоз подобные явления также установлены (Кравцов, 1965), но изучены еще очень слабо.

Ругозы широко распространены в палеозое, главным образом Северного полушария и Австралии, и постоянно используются в стратиграфических целях вместе с другими группами ископаемых, хотя и в значительно меньшей степени, чем, скажем, брахиоподы или фораминиферы. Сейчас их комплексы обязательно учитываются как при разработке детальных стратиграфических схем, так и при корреляции.

Если кораллы ордовика еще довольно редки, то силурийские, девонские и каменноугольные ругозы получили уже широкое применение в геологической практике и их значение для стратиграфии может быть признано, примерно, равноценным табулятам, криноидеям, трилобитам, мшанкам и т.д.

Вообще значение какой-либо фаунистической группы для стратиграфии определяется темпами эволюции ее представителей и их отношением к изменению условий существования. В этом смысле роль ругоз как руководящих ископаемых несколько снижается неодинаковыми и неравномерными темпами эволюции различных ее представителей и их общей повышенной стенопотностью. Иными словами, они могут быть хорошо использованы в геологических целях как дополнительный материал при руководящей роли, например, брахиопод. К сожалению, случаи совместных находок ругоз с граптолитами и гониатитами чрезвычайно редки (это также объясняется их стенопотностью).

Среди ругоз известны группы как долго существовавших, так и таких, эволюция которых протекала весьма интенсивно. Можно выделить, например, группы родов, довольно четко характеризующие системы и отделы палеозоя (табл. 3).

Многочисленные примеры использования ругоз в стратиграфических целях совместно с другими ископаемыми достаточно широко известны, и перечислять их здесь нет ни необходимости, ни возможности (см., например, Flügel, 1970). Они известны для всех систем палеозоя всех континентов, причем имеется и ряд обобщающих работ, например, Ивановский, 1965 — по ордовика и силуру, Hill, 1943 — по палеозою Австралии, Oliver, 1967 — по нижнему и среднему девону востока Северной Америки, Спасский, 1964 — по девону СССР, Н. Flügel, 1967 — по границе силура с девоном, Hill, 1948 — по карбону, Kostič-Podgorska, 1964 — по карбону Югославии, Hill, 1957 — по верхнему палеозою и многие другие.

Известны также попытки составления биостратиграфических схем на основе исследования только ругоз. Рассмотрим широко известную схему Р.Ведекинда (Wedekind, 1927) для силура о. Готланд (табл. 4).

Как показали последние исследования (например, Manten, 1971), подавляющее большинство ругоз было собрано Р.Ведекиндом из слоев Висбю и Хогклинт. Их стратиграфическая приуроченность (особенно "средне" — и "верхнеготландских") осталась совершенно неясной, вследствие чего материалы Р.Ведекинда не могут быть использованы в стратиграфических целях (Lexique. . . I, 2с, 1958). Прежде всего это касается ругоз лудова, начиная со слоев Клинтеберг. Поэтому схема Р.Ведекинда не может быть сопоставлена как с общепринятой для Готланда, так и с единой стратиграфической шкалой, хотя остатки ругоз так широко распространены по разрезу. Ошибки Р.Ведекинда заключаются в полном игнорировании не только материалов по другим фаунистическим группам, но и по ругозам других регионов, а также в пренебрежении общими принципами стратиграфии и в крайне небрежной привязке кораллов как к разрезу, так и к местности. Все же

Стратиграфическое распространение рогов

Системы	Отдел	Характерные группы	Характерные роды из других групп
Пермь		Полицелиды, ваагенофиллиды	<i>Pterophyllum</i>
Карбон	Верхний (пенсильванский)	Характерных групп нет	<i>Bradyphyllum, Lophophylidium, Timania, Amandophyllum, Lithostrotionella</i>
	Нижний (миссисипский)	Уралиниды, аулофиллиды, карцинофиллиды, гетерокораллы	<i>Caninia, Caninophyllum, Palaeosmia, Lithostrotion, Lonsdaleia</i>
Девон	Верхний Средний	Птенофиллиды, стрингофиллиды, циатофиллиды, эндофиллиды, фацеллофиллиды, колюмнарииды, краспедофиллиды, филиппастреиды, кальцеолиды	<i>Nalivkinella, Metriophyllum, Dendrostella, Plasmophyllum, Mesophyllum</i>
	Нижний		
Силур	Верхний Нижний	Ликофиллиды, птихофиллиды, арахнофиллиды, ацервуларииды, холмофиллиды, кетофиллиды	<i>Cystiphyllum, Stereoxylodes, Carinophyllum, Crassiasma, Densiphyllum, Tungussophyllum, Evenkiella, Cantrillia, Dentilasma.</i>
	Верхний – средний	Стрептелазматиды, денсифиллиды, циатофиллоиды	<i>Primitophyllum, Paliphyllum</i>

Таблица 4

Схема стратиграфии силура о. Готланд

Ведекинд, 1927		Мантен, 1971			
		Готланд	Уэлс	Грабен Осло	Эстония
Верхний готландий	Omphymastufe	Хамра-Сундре	Даунтон		
Средний готландий	Верхн. Pilophyllumstufe	Бургсвик	Лудлов	9	К
	Среди. Pseudomphymastufe				
Нижний готландий	Нижний Kodonophyllum-Zelophyllumstufe (в мергелистых фациях низы разреза выделены в Ketophyllumstufe)	Хемзе Клитеберг			
	Нижний готландий	Dino-Chonophyllumstufe Зона Chonophyllum patellatum – Dokophyllum annulatum	Халла-Мульде Слите Хогклингт	Венлок	8
Dino-Chonophyllumstufe Зона Dinophyllum – Chonophyllum planum (стратотип в грабене Осло)		Висбю	Верхний лландовери	7	H

Зональное расчленение нижнего силура Сибирской платформы по ругозам

Биозоны			
Ярус	Подъярус	Ивановский, 1963	Ивановский, 1970
Венлок	Верхний	<i>Neocystiphyllum maccoyi</i> – <i>Cysticonophyllum dentatum</i>	<i>Neocystiphyllum maccoyi</i> – <i>Cystiphyllum siluriense</i>
	Средний – нижний	<i>Miculiella annae</i>	<i>Miculiella annae</i>
Лландовери	Верхний	<i>Streptelasma whittardi</i>	<i>Crassilasma crassiseptatum</i> – <i>Kodonophyllum complanatum</i>
		<i>Crassilasma simplex</i> – <i>C.</i> <i>curtiseptatum</i>	
	Средний – нижний	<i>Tungussophyllum conulus</i> – <i>Triplophyllum tetrafossu-</i> <i>lum</i> <i>Prototryplasma oroniana</i>	? <i>Triplophyllum tetrafossulum</i> – <i>Palaeareaa lopatini</i> – <i>Cantrilia oroniana</i>

Таблица 6

Сопоставление некоторых схем расчленения среднего девона по ругозам

Восточный Юньнань (Wang, 1948)		Западный склон Урала (Сласский, 1955)		Южные районы Зап. Сибири (Иванья, 1965)	
Верхи	<i>Diplochone</i> (D) <i>Prismatophyllum</i> (P)	Живетский ярус	<i>Grypophyllum isactis</i>	Верхний живет	<i>Heterophrentis sibiricum</i> – <i>Altaiophyllum</i> <i>Dialytophyllum annulatum</i> – <i>D. crassiseptatum</i>
Середина				Нижний живет	Ругоз нет
Низы	<i>Grypophyllum</i> (G)	Эйфельский ярус	<i>Campophyllum litvinovitschae</i> <i>Uralophyllum unicum</i> <i>Megaphyllum juresenense</i> <i>Fasciphyllum prismaticum</i>	Верхний эйфель	<i>Xystriphyllum sibiricum</i> – <i>Soshkinella vulgaris</i>
				Нижний эйфель	<i>Loyolophyllum</i> – <i>Fasciphyllum</i> <i>massivum</i> – <i>Spongophyllum</i> <i>halysitoides</i>

Эта схема была принята за основу Е.Л. Сошкиной (1937), в несколько ином, правда, виде, при изучении силурийских ругоз Урала, что, естественно, не принесло желаемых результатов.

В 1963 г. А.Б. Ивановским была предложена схема биостратиграфического расчленения по ругозам силура Сибирской платформы, впоследствии несколько уточненная (Ивановский, 1970 б) (табл. 5).

Эта схема в последние годы претерпела незначительные изменения прежде всего за счет уточнения систематического положения ругоз. За ее основу были приняты результаты изучения комплексов брахиопод, что особенно касается лландовери. Схема абсолютно не сопоставима с предложенной Р. Ведыкиндо (см. выше) для низов разреза силура о. Готланд.

Чрезвычайно наглядно сравнение некоторых, основанных исключительно на ругозах, схем стратиграфии среднего девона (табл. 6).

При любых стратиграфических построениях и корреляциях по ругозам необходимо иметь в виду, что вряд ли найдется много групп ископаемых, для которых даже такое понятие, как род не всегда однозначно понимается разными исследователями. Так, распространение *Phillipsastrea* авторы "Основ палеонтологии" (1962) ограничивают поздним девонем, тогда как другие (Scrutton, 1965) полагают, что его представители существовали на протяжении всего девона. По-разному понимают объемы ранг многих цистирилл (особенно *Plasmophyllum* и *Mesophyllum*), многие исследователи слишком узко понимают *Entelophyllum*, *Disphyllum*, целый ряд ваагенофиллид, полицелиид или, наоборот, слишком широко — классическим примером тут могут служить *Cyathophyllum*, *Columnaria* и *Zaphrenthis*.

Вернемся к табл. 6. Бесспорно, не только видовая, но часто и родовая интерпретация кораллов всеми этими авторами различна и порой существенно отличается от принятой в этой книге, но даже сопоставление на уровне семейств заведомо близких по возрасту ругоз, приводимых как зональные индексы, не допускает более или менее точной стратиграфической корреляции.

Возьмем сравнительно близко расположенные регионы — Урал и Саяно-Алтайскую область. Если эйфель Урала характеризуют колюмарииды (*Fasciphyllum*), крапнедофиллиды ("*Megaphyllum*", "*Campophyllum*" *litvinovitschae*) и цистириллы ("*Uralophyllum*"), то для синхронных отложений юго Западной Сибири наравне с колюмаридами присущи также спонгофиллиды, циатофиллоиды ("*Soshkinella*"), колониальные птенофиллиды (*Xystriphyllum*), но не "*Uralophyllum*", а совершенно другие цистириллы. Живетские зональные ругозы этих районов сопоставляются еще хуже. То же самое можно заключить и в отношении южных областей Китая.

Здесь мы оговоримся, причем оговорка эта весьма существенна, что общие комплексы ругоз всех этих районов все же сопоставимы, иными словами, что в среднем девоне существовал ряд видов широко географически распространенных кораллов (например, *Calceola sandalina*, многие *Acanthophyllum*, *Disphyllum*, *Plasmophyllum*, *Mesophyllum*), допускающий относительную корреляцию не только перечисленных районов, но и значительно более далеко располагающихся друг от друга и относящихся к заведомо разным биогеографическим провинциям. Однако многие из них отличаются широким вертикальным распространением. Высокая же, по сравнению, например, с брахиоподами, стенотопность ругоз приводит к тому, что характерными для разных регионов с разными физико-географическими условиями могут быть признаны зачастую специфические, эндемичные виды либо неизвестные в других местах вообще, либо встречающиеся в них на иных стратиграфических уровнях.

Существуют попытки разработки на основе ругоз стратиграфических схем для крупных административных районов, территория которых включает несколько биогеографических провинций (см., например, табл. 7).

Если теперь сравнить эту общую схему с рассмотренными выше региональными, то легко убедиться в том, что ни одна из них, в том числе и предложенная ранее для Урала Н.Я. Спасским, в нее не укладывается. Что же касается перечисленных в схеме характерных пражских родов ругоз, то представители всех их широко распространены и в верхнем силуре.

С другой стороны, зональные схемы, основанные на граптолитах или конодонтах, для различных провинций, хорошо сопоставимы между собой. Объяснение же неудач в этом отношении с ругозами следует искать в биологической специфике кораллов, в их стенотопности. Все попытки составления основанных только на ругозах биостратиграфических схем для крупных регионов, не говоря уже о "межконтинентальной зональной шкале", заведомо обречены на неудачу.

Подтверждением этому служат и хорошо известные примеры из нижнего карбона. В табл. 8 показана попытка сопоставления зональных коралловых схем Великобритании (Vaughan, 1907-1908) и Китая (Yü, 1931, 1933).

Попытку сравнить эти схемы предпринял автор (Ивановский, 1967) по материалам из нижнего карбона Сибири, откуда известны как "европейские", так и "китайские" кораллы, но полученные выводы нельзя признать утешительными, поскольку

Расчленение девона СССР по ругозам (Спаский, 1964)

Ярус	Подъярус	Век по ругозам	Время по ругозам
Фаменский	Верхний-нижний	Nalivkinella, Tabulophyllum	Nalivkinella profunda
Франский	Верхний Нижний	Phillipsastrea, Tabulophyllum, Neostrophophyllum	Phil. filata, Neostr. modicum Phil. thomasi, Megaphyllum caespitosum
Живетский	Верхний - нижний	Dialytophyllum, Stringophyllum	Pseudomicroplasma fongi, Favistella rhenana
Эйфельский	Верхний Нижний	Zonophyllum, Acanthophyllum, Stenophyllum	Zon. parvum, Sten. spinulosum Stenophyllum bulvankerae, Sten. devonicum
Пражский		Tryplasma, Pseudamplexus, Rhizophyllum	

Таблица 8

Схема расчленения нижнего карбона по кораллам

Великобритания				Китай	
Ярус	Зона	Характерная группа кораллов	Отсутствующие группы кораллов	Серия	Зона
Визейский	Dibunophyllum (D)	Клизофиллиды (особенно <i>Dibunophyllum</i>)		Shangssu Limest.	Yüanophyllum
	Seminula (S)	<i>Lithostrotion</i> , <i>Carcinophyllum</i>	Клизофиллиды кроме <i>Carcinophyllum</i>	Chiussu Ser.	Thysanophyllum
Турнейский	Syringothyris (C)	Кампофиллиды (особенно <i>Caminia</i>)	<i>Lithostrotion</i> , <i>Dibunophyllum</i> , <i>Carcinophyllum</i>	Tangpakou Ser.	Pseudouralinia
	Zaphrentis (Z)	<i>Zaphrentis</i>	Клизофиллиды, <i>Lithostrotion</i> , <i>Cyathophyllum</i>	Kolaohe Limest.	Cystophrentis
	Cleistopora	<i>Cleistopora</i>	Все остальные группы, упомянутые в таблице		

удалось лишь сопоставить европейские C + Z с зонами Pseudouralinia и Cystophrentis, а S + D₁ — с зоной Thysanophyllum.

Обширная раннекаменноугольная трансгрессия в условиях теплого климата все же обеспечила широкое географическое расселение ругоз, и это дает возможность наметить некоторые закономерности стратиграфического порядка.

Так, к середине турнейского яруса почти повсеместно приурочено массовое появление зафрентидид (*Zaphrentis* в понимании Вогана), а к началу визе — широчайшее расселение *Lithostrotion*. Зоны Вогана прослеживаются в Донбассе, а Yüanophyllum — в Средней Азии и т.д.

Более точные результаты получаются при подкреплении и контроле материалов по ругозам данными по остальным группам ископаемых — можно сослаться на

работы В.Н. Дубатолова и Н.Я. Спасского (1971) по девону Восточного Казахстана и В.Д. Фомичева (1953) — по верхнему карбону (пенсильванию) и перми Донбасса.

В общем среди ругоз известны как отдельные виды и роды, так и целые группы, которые могут оказать существенную помощь при разработке стратиграфических схем различной детальности и корреляции, но преобладают кораллы, не имеющие большого значения для широкой межрегиональной стратиграфии. Наиболее успешно ругозы могут использоваться в комплексе с другой стеногалинной фауной в пределах регионов единой палеобиогеографической провинции. К близким выводам пришла также В.А. Ивания (1965). Следует только иметь в виду, что если какой-то вид в каком-либо районе характеризуется узким вертикальным распространением, тогда как в других местах он же известен из более древних или более молодых отложений, использовать его в качестве зонального индекса все равно не следует, поскольку, во-первых, это затрудняет корреляцию, а, во-вторых, никто не может гарантировать, что в дальнейшем такой коралл не будет обнаружен там, где его пока что не нашли. Иными словами, "излишняя стенопность", не предусмотренная требованиями, предъявляемыми к руководящим ископаемым, существенно снижает стратиграфическое значение ругоз.

Остановимся теперь подробнее на этапности в развитии ругоз.

Ругозы ордовика были еще малочисленны и сравнительно однообразны, лишь в раннем силуре эти кораллы достигли своего первого эволюционного расцвета. Поэтому начнем наш обзор именно с начала силура.

Граница ордовика и силура. Сейчас границу между этими системами принято проводить в основании зоны *persculptus*, что наиболее вероятно соответствует кровле слоев 5 Норвегии, поркуни Эстонии, Ричмонда Северной Америки. Эта граница подтверждается результатами исследования ругоз, так как именно на этом рубеже произошел резкий эволюционный скачок — появился целый ряд новых "силурийских" семейств, в том числе ликофиллиды, арахофиллиды, ацервуларииды, кетофиллиды, а также ряд семейств, продолжавших свое развитие и в девоне — зелофиллиды, хапсифиллиды, пилофиллиды, спонгофиллиды, цистифиллиды (см. табл. 3).

Граница нижнего и верхнего силура принята сейчас в основании зоны *nilssoni*, т.е. между венлокскими и лудловским ярусами. Если же мы обратимся к ругозам, то значительно более отчетливая смена их комплексов проявляется раньше, примерно на границе лландоверийского и венлокского ярусов. В самом деле, если в это время и не произошло существенных изменений на уровне семейств, то именно с венлока началось резкое преобладание плеонофорных форм внутри целого ряда семейств (например, ликофиллиды, кодонофиллиды), практически исчезло подавляющее большинство древних диафрагматофорных кораллов типа *Crassiasma*, *Densiphyllum* и начали широко распространяться плеонофорные колонии (*Entelophyllum*, *Acervularia*).

Границу силура и девона принято проводить между зонами *transgrediens* и *uniformis*, что в раковинных фациях отвечает границе даунтонского и жединского ярусов. Этот рубеж, однако, по ругозам не совсем отчетлив, поскольку не сопряжен с явным изменением систематического состава их комплексов. К тому же сохранившиеся остатки ругоз даунтонские отложения не пользуются широким распространением, а наиболее типичные "девонские" ругозы появляются, примерно, в зигене.

Из семейств, история которых началась в силуре, к концу раннего девона вымерли стрептелазматыды, неоцистифиллиды, микофиллиды, пилофиллиды. В верхнем силуре и в аналогах жедина известны представители таких родов, как *Petraia*, *Enterolasma*, *Syringaxon*, *Spongophylloides*, *Carinophyllum*, *Schlotheimophyllum*, *Pseudamplexus*, *Spongophyllum*, *Tryplasma*, *Rhabdacanthia*, *Cystiphyllum*, *Microconoplasma*, *Rhizophyllum* и др.

Граница среднего и верхнего девона (граница живетского и франского ярусов) совпадает с существенным изменением систематического состава ругоз. К этому времени вымерли последние зелофиллиды, петраиды, динофиллиды, хапсифил-

Схема стратиграфии карбона в перми¹

Система	Отдел	Ярус	Зона
Пермь	Верхний	Татарский Казанский	Yabeina
		Кунгурский	Neoschwagerina
	Нижний	Артинский	Parafusulina
		Сакмарский	Pseudofusulina
		Ассельский	Pseudoschwagerina
Карбон	Верхний (пенсиль- ванский)	Гжельский	Triticites
		Московский	Fusulina-Fusulinella Profusulinella Pseudostaffella
	Нижний (мис- сисипский)	Визейский	
		Турнейский	

¹ За основу приняты работы японских палеонтологов-стратиграфов (см. Minato, Kato, 1965 b) и О.В.Юферева (1969 и др.).

лиды, кодонофиллиды, стаурииды, триплазматиды, цистириллы, а из появившихся в девоне – холлиды, циатофиллиды, кальцеолиды.

В девоне вымерло подавляющее большинство семейств ругоз, известных в первые периоды их истории – в карбон перешли лишь редкие амлексиды, очень редкие в девоне (*Ufimia*) и пышно развившиеся в конце палеозоя плерофиллиды, линдстремииды, и, возможно, циатофиллоиды (*Kwangisiphylum*), т.е. одиночные диафрагматофорные кораллы, которые, будучи приспособленными к жизни в относительно глубоких бассейнах (см. главу VII), смогли избежать вымирания, постигшего мелководных ругоз, прежде всего герматипных плеонофорных.

Граница девона и карбона по ругозам очень четко совпадает с основанием турнейского яруса. Действительно, если фаменские кораллы крайне скудны – описанные М.Ружковской (Rożkowska, 1969) ругозы имеют явно смешанный среднедевонско-визейский облик, – то именно в начале турна возникли и буквально молниеносно распространились многочисленные новые генетические ветви кораллов – зафрентоиды, полицелиды, уралиниды, циатопиды, а начиная с визеаулофиллиды, карцинофиллиды, лофифиллиды, литостроциониды, лонсдалеиды. Для визейского века очень характерны гетерокораллы.

Проблема выделения в карбоне отделов. Обращает на себя внимание резкая смена комплексов ругоз в конце визейского века. Скорее всего, это было вызвано похолоданием климата с последующим оледенением, что связывается с существенным сокращением уровня моря и регрессией. В самом деле, к концу раннего карбона вымерло огромное количество родов ругоз (уралиниды, подавляющее большинство циатопсид, аулофиллид, литостроционид, лонсдалеид и т.д.), тогда как в позднем карбоне не появилось ни одной их генетической ветви, а число новых родов ограничивается чуть ли не первым десятком, причем многие из них существовали и в перми. Таким образом, ругозы выступают в поддержку распространенного и в последнее время вновь аргументированного О.В.Юферевым представления с двучленным делением каменноугольной системы, что согласуется с данными, полученными по фораминиферам (Юферев, 1969 и др.). Мы также не можем назвать характерных "намюрских" и "башкирских" комплексов кораллов.

Стратиграфия карбона и перми должна прежде всего основываться на фораминиферах (особенно – фузулинидах), что обеспечит широкую межрегиональную корреляцию (табл. 9).

Исключительность фораминифер в отношении конца палеозоя очевидна, поскольку, помимо обилия, в противоположность граптолитам и, частично, гониатам, они широко распространены во всевозможных типах морских осадков. Благодаря усилиям огромного количества палеонтологов, позднепалеозойские фораминиферы изучены очень хорошо и необходимость перехода на унифицированную фораминиферовую (фузулинидную) шкалу стала совершенно очевидной.

Роль ругоз в стратиграфии перми невелика, в этот период доживали представители их последних генетических ветвей (наиболее типичны – полицелиды, плеорофиллиды, ваагенофиллиды с дураминидами). Самые верхние горизонты системы охарактеризованы последними *Plerophyllum*, ни один представитель которых не известен в триасе.

Ругозы широко распространены в морских, преимущественно карбонатных, отложениях, начиная с ордовика и вплоть до конца палеозоя, но главным образом — в северном полушарии и Австралии.

Известен целый ряд попыток палеогеографических реконструкций по кораллам — Hill, 1948 (карбон), 1951 (ордовик), 1957 (девон—пермь), 1971; Ивановский, 1965 б (ордовик и силур), Спасский, 1965 и др. (девон СССР) и т.д. Особое значение представляют работы Ма Тин-ина (Ma, 1936, 1937 и др.), многие из которых, к сожалению, не известны автору. Дело в том, что Ма Тин-ин, один из первых среди палеонтологов, на основе палеонтологических данных пришел к выводу о вероятности дрейфа континентов в прошлые геологические периоды, тогда как большинство геологов сводило свои построения лишь к фиксации местонахождений фауны и констатации факта, что в палеозое положение экватора было иным, чем сейчас.

В этой главе я попытался использовать кораллы для восстановления биогеографической обстановки на Земле в разные периоды палеозоя.

Поскольку мы не только не можем отказаться от применения принципа актуализма, но, наоборот, обязательно должны учитывать данные о распространении наиболее близких ругозам склерактиний, самой подходящей для первоначальных реконструкций является позднекаменноугольная (пенсильванская) эпоха. Дело в том, что в конце карбона, как и в четвертичном периоде, наступило обширное оледенение, захватившее значительную часть современных полярных областей (особенно наглядно это видно на примере Гондваны), что определило существование тогда климатической зональности, в наибольшей мере близкой нашей. Естественно, что в эпохи усиления трансгрессии (силур, средний девон, ранний карбон) климатические зоны на Земле значительно расширились, многие фаунистические провинциальные особенности существенно сглаживались или даже исчезали, что бесспорно затрудняет палеогеографические построения. Аналогичные примеры можно привести и из более молодых периодов истории нашей планеты; например, в олигоцене, когда положение экватора и полюсов оси вращения были если не такие же, как сейчас, то во всяком случае исключительно близкие, на Шпицбергене росли лиственные леса.

Сейчас скопилось уже более чем достаточно как общегеологических, так и палеомагнитных данных в пользу теории дрейфа континентов Вегенера и Дю Тойта (см., например, Кропоткин, 1971).

Я применял следующую методику палеогеографических реконструкций. Контур Лавразии и Гондваны заимствованы из работ П.Н.Кропоткина (1969, 1971) с учетом компьютерных данных (Smith, Hallam, 1970). На эту основу нанесены все известные рифовые массивы и местонахождения кораллов. Если принять во внимание вероятность близости климатической зональности в конце карбона современной, мы сможем сравнительно легко представить положение экватора, которое оказывается тождественным практически рассчитанному палеомагнитологами. Позднекаменноугольные климатические пояса могут быть приняты за основу и для более ранних эпох, но мы вправе предположить, что в более теплые периоды истории Земли тропики и субтропики были значительно шире, что подтверждается более широким распространением в силуре, девоне и раннем карбоне рифовых массивов. Однако мы не можем категорически утверждать, что экологические требования ругоз были те же, что и у склерактиний, так же как не можем констатировать существование или отсутст-

вие ранее каких-либо теплых и холодных течений, оказывающих сейчас существенное влияние на расселение кораллов.

Рассмотрим теперь перспективы выявления по ругозам элементов палеооо-географического районирования. Опыт предшествующих исследований свидетельствует о том, что в моменты усиления трансгрессии (начало силура, начало среднего девона, начало карбона) провинциальные особенности (эндемизм) кораллов существенно сглаживались, часто исчезали совсем. Общие принципы выделения зоогеографических провинций по кораллам были рассмотрены мной (Ивановский, 1965 б) в отношении ордовика и силура и Н.Я. Спасскими и др. (1974) – в отношении девона. Сейчас можно считать установившимся мнение о том, что строгая приуроченность кораллов тропическим и субтропическим зонам, а также их высокая экологическая требовательность могут оказать эффективную помощь не только при установлении климатической зональности в прежние периоды, но и при распознавании древних биогеографических провинций. Примером последнего может служить рассмотренная в главе VIII попытка сопоставления среднедевонских комплексов ругоз Урала, юга Западной Сибири и южного Китая.

Ордовик. Несмотря на то, что в ордовике ругозы были еще довольно редки, я все же пытался (Ивановский, 1965 б) наметить для конца периода существование двух биогеографических областей – Североамериканской и Скандинавско-Балтийской. Я полагал, что в наиболее отдаленных районах (восток Северной Америки и Западная Европа) каждая из этих областей была охарактеризована более или менее специфическими родовыми сообществами ругоз. По мере приближения к гипотетической границе между этими областями, располагавшейся, по моему мнению, в полосе современного Урала, эти особенности, однако, постепенно сглаживались.

После ревизии систематической (прежде всего родовой) принадлежности многих кораллов сейчас мне представляется несколько иная картина. Прежде всего, подтвержденные материалами по другим фаунистическим группам (брахиоподы, трилобиты и др.). Тихоокеанская и Атлантическая области (их акватории близки предположенным мной в 1965 г.; валидность названий устанавливается приоритетом) позднеордовикскими ругозами определяются не настолько точно, чтобы на основе кораллов можно было утверждать их существование. Эти отличия, скорее всего, носят провинциальный характер. В самом деле, *Streptelasma*, *Lambeophyllum*, *Palaeophyllum* известны и в Северной Америке и в Прибалтике, *Favistella* были распространены в Северной Америке, Сибири, Китае, на о.Тасмания, а очень близкие "*Cyathophylloides*" *kassariensis* – и в Прибалтике. Причину этого, возможно, следует искать в недостаточной изученности ордовикских ругоз вообще, особенно по сравнению с брахиоподами и трилобитами.

Силур. В начале силура на Земле не было широких полярных оледенений, что обусловило равномерный теплый климат и одну из самых значительных в истории Земли трансгрессию. Это привело к широкому расселению ругоз – их местонахождения известны по всему северному полушарию, в Венецуэле и Австралии. В силуре установлены древнейшие рифовые массивы, в формировании которых существенную роль играли и ругозы – о.Готланд (Mantep, 1971 и др.), Эстония (Клааманн, 1972 и др.), Уэлс (Hill, Butler et al., 1936), Урал, Сибирская платформа, р. Днепр, Австралия (Hill, 1971), Пакистан (Teichert, Stauffer, 1965). Особенно широко рифы были распространены в Северной Америке – в Айове (Philcox, 1971), в области Великих Озер (Lowenstam, 1957), в Индиане (Textoris et al., 1964), на северо-востоке Канады (Fortier et al., 1963). О характере палеозойских рифов см. главу VII.

Как видно из рис. 84, области распространения рифов и расселения кораллов в силуре занимали более широкую полосу, чем ныне, и были приурочены к морям, располагавшимся в пределах современного северного полушария. Положение экватора существенно отличалось от того, какое оно занимает в наши дни.

Пока нет никаких новых данных, уточняющих или опровергающих намеченное мной (Ивановский, 1965 б) для начала силура провинциальное районирование – существование Скандинавско-Балтийской, Западно-Европейской, Северо-Американской, Средне-Сибирской и Алтае-Казахстанской провинций, характеризующимися довольно специфическими комплексами ругоз. Возможно, следует выделить

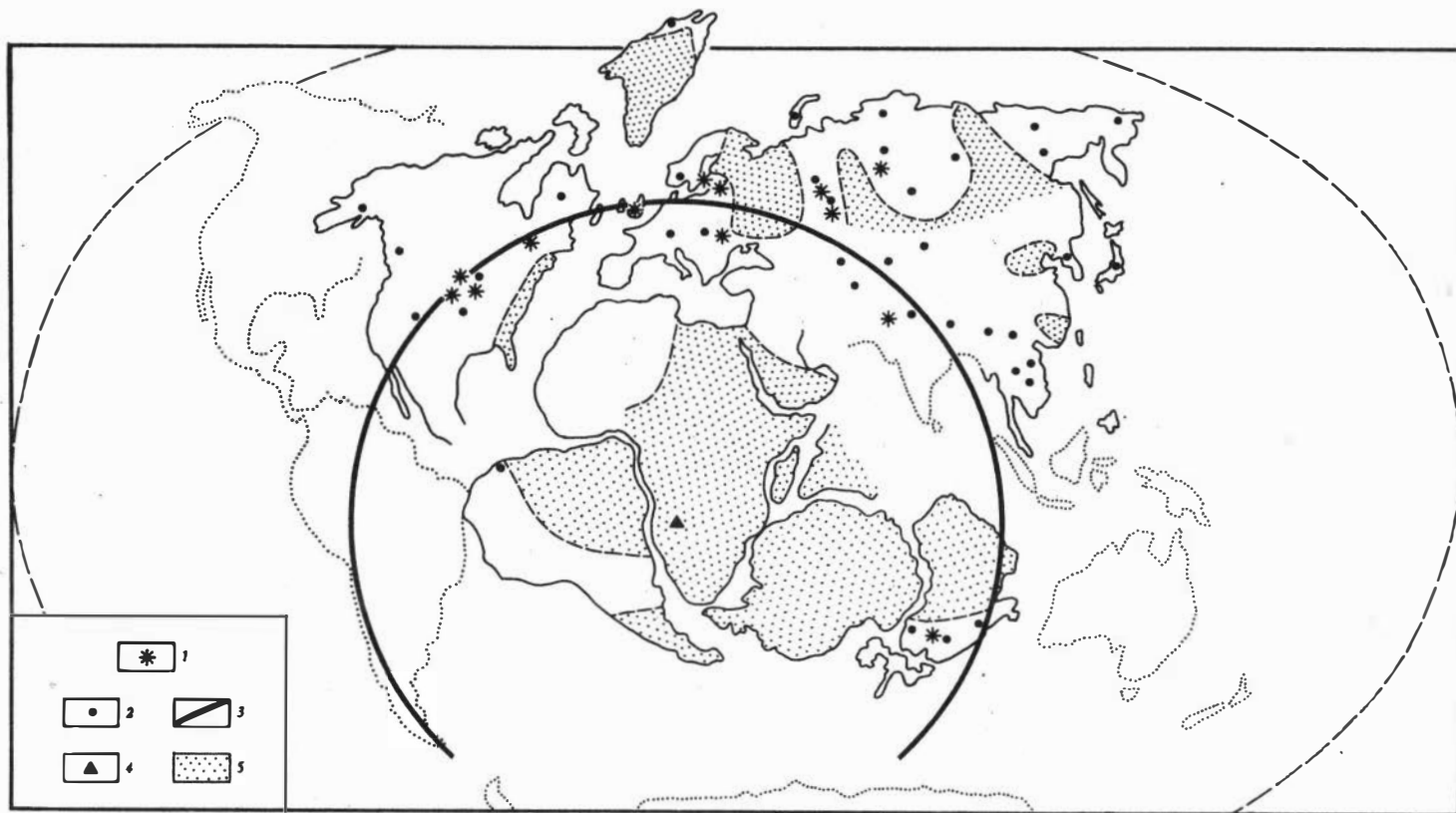


Рис. 84. Распространение рифов в силуре

1 – рифовые массивы; 2 – области местонахождений рифов; 3 – положение экватора; 4 – южный полюс оси вращения; 5 – наиболее достоверные участки суши

также в самостоятельные провинции районы Восточной Австралии и Южного Китая. В конце силура трансгрессия резко сократилась и даунтонские ругозы достоверно известны лишь в Баррандовой мульде, на р.Днестр, в Эстонии (Восточноевропейская провинция) и на Урале, в Саяно-Алтайской области; в Средней Азии (Урало-Алтайская провинция).

Девон. Палеобиогеографии девона по кораллам посвящен целый ряд работ (например, Ма, 1936; Hill, 1957, 1971; Дубатов, Спасский, 1964; Дубатов, 1972; Спасский и др., 1974). Для раннего девона, когда связи между бассейнами предельно сократились, выделяются Урало-Тянь-Шаньская, Арктическая, Алтае-Саянская, Джунгаро-Балхашская, Монголо-Охотская, Средиземноморская, Кордильеро-Канадская, Аппалачская провинции. Их границы в момент среднедевонской трансгрессии несколько сгладились, но во франском веке намечаются те же провинции, что и в раннем девоне (Hill, 1971).

Девонские рифы с ругозами распространены значительно шире, чем силурийские и занимали еще более широкую экваториальную зону. Раннедевонские рифовые массивы барьерного типа, рост которых начался в силуре, прослеживаются вдоль восточного склона Урала. Рифы этого возраста установлены в Северной Африке, Карнийских Альпах (Deroo et al., 1967), в Северной Америке (Огайо, Кетукки, Нью-Йорк; Oliver, 1960); среднедевонские — также на Урале, в Эйфеле (Bingenheide, 1962 и др.), в Польше (Pajchlowa et al., 1967), в Западной Австралии (Hill, 1971), в Северо-Западной Африке (Le Maitre, 1947; Dumestre, Illing, 1967), но особенно характерны они для Канады (Арктический архипелаг — Fortier et al., 1963; Альберта — Klovan, 1964, Онтарио — Fagerstrom, 1961; западные районы — Hriskevich, 1970). Известны девонские рифы и в Бельгии (Tsien, 1967, 1971).

Совершенно неизвестны девонские рифогенные образования в Южной Америке, на юге Африки и в Антарктиде, в то время как единичные находки кораллов установлены в Южной Африке (Schwarz, 1906; Gevers, 1929) и в Аргентине (Thomas, 1905). Это выступает в поддержку предположения о том, что в палеозое, во всяком случае в девоне, южный полюс оси вращения Земли располагался вблизи современного положения южной оконечности Африки. Климат тогда был достаточно теплым для возможности существования мадреперарий вообще, но не настолько, чтобы в тех условиях могли расти и развиваться их герматипные формы.

Ранний карбон (миссисипская эпоха), как и начало силура, отличался широкой трансгрессией и для этого времени, согласно Д.Хилл (Hill, 1971), удается наметить существование лишь трех биогеографических провинций по кораллам — первая охватывает современные Новую Шотландию, Евразию, Северную Африку и Западную Австралию, вторая — остальные районы Северной Америки, а третья — Восточную Австралию. Это подтверждается, в частности, находками морфологически очень сходных, но скорее всего параллельно развивавшихся *Melanophyllum* (восток Европы), *Vesiculophyllum* (Северная Америка) и *Merlewoodia* (воеток Австралии). В то же время известен ряд ругоз (например, *Lithastrotion*), широко распространившихся в начале карбона по всей Земле.

Положение экватора в раннекаменноугольную эпоху должно было быть близким таковому в конце периода, что подтверждается распространением ископаемых рифовых массивов. Раннекаменноугольные рифы известны на Урале, в Средней Азии, широко распространены по всей территории Северной Америки, в Великобритании (Hill, 1971), в Северной Африке (Pageyn, 1961), на востоке Австралии (Hill, 1971) и в Японии, откуда описан (Ota, 1968) настоящий атолл, очень сходный по своей структуре с современными тихоокеанскими. В конце раннего карбона рифогенные образования с ругозами были в Испании (Groot, 1963) и на Шпицбергене (Barbaroux, 1968).

К этому времени роль ругоз как рифообразователей по сравнению с более древними периодами возросла — строматопороидеи почти полностью вымерли, а значение табулят сильно уменьшилось.

В позднекаменноугольную (пенсильванскую) эпоху достоверные коралловые рифы известны были на Урале, в Японии и Северной Америке, хотя остатки

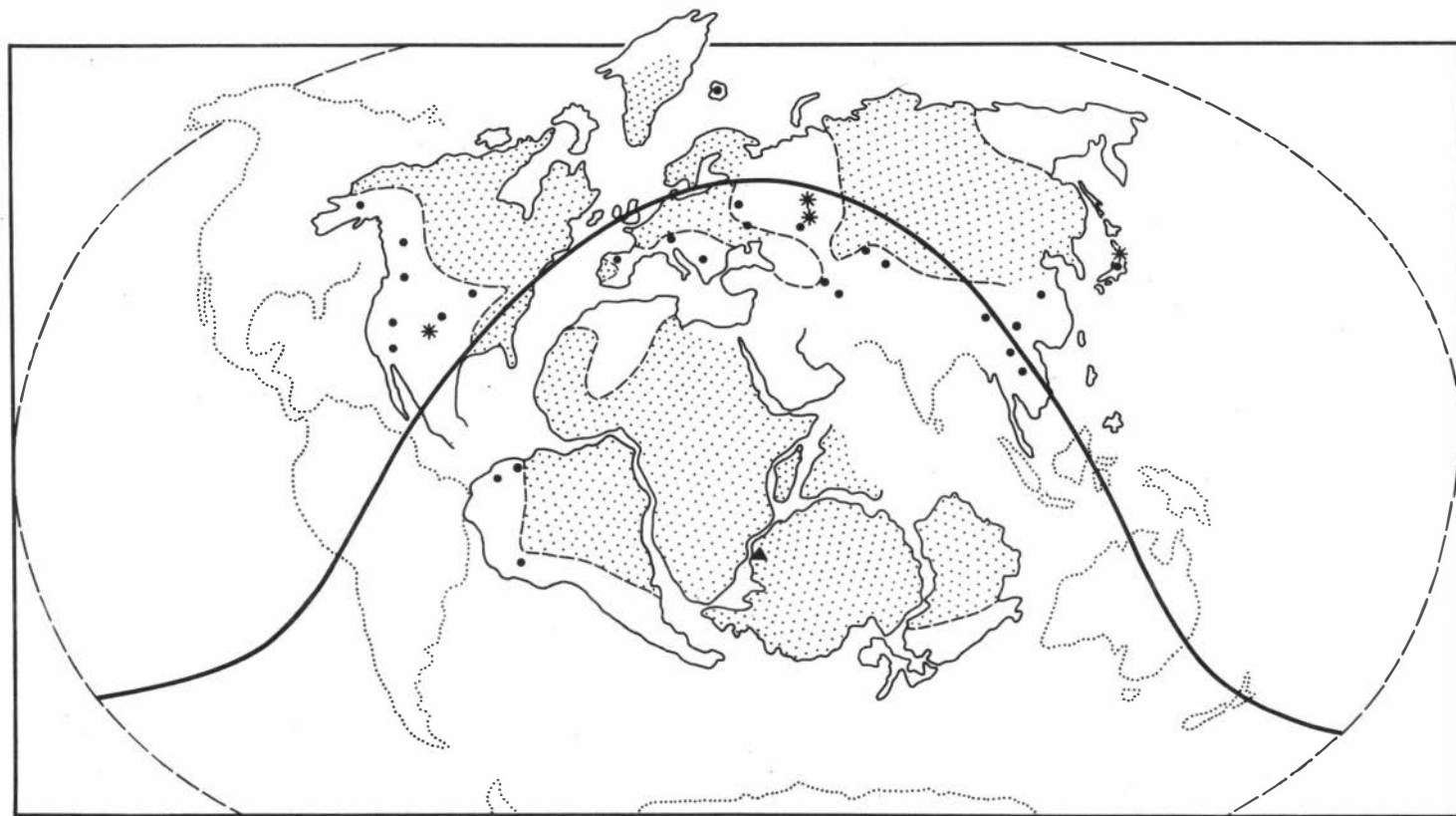


Рис. 85. Распространение рогозов в позднем карбоне. Условные обозначения те же, что и к рис. 84

ругоз установлены из достаточно большого количества пунктов (рис. 85). В целом область распространения кораллов, по сравнению с началом карбона, явно сократилась, что несомненно явилось следствием похолодания, приведшего в конце концов к одному из крупнейших оледенений в истории Земли.

Провинциальные особенности комплексов ругоз дляконца карбона сформулировать довольно трудно. Кораллы этого возраста полнее всего изучены в Карнийских Альпах, на востоке Русской платформы, в Донбассе, Японии, Китае и Северной Америке, причем каждый из этих регионов или большинство из них наряду с несколькими эндемичными формами содержит представителей широко распространенных родов ругоз. К их числу нужно отнести *Amplexus*, *Bradyphyllum*, *Lophophyllidium*, *Timania*, *Bothrophyllum*, *Amandophyllum*, *Lithostrotionella*.

Раннепермские рифы известны в Северной Америке — Техас, Нью-Мексико (Newell et al., 1953 и др.), в Предуралье, близкого характера органогенные постройки установлены в Карнийских Альпах, на Шпицбергене, возможно в Японии, хотя М. Минато и М. Като (Minato, Kato, 1965) отрицают существование там коралловых рифов в перми. В то же время пермские колониальные ругозы описаны в Новой Зеландии (Leed, 1956) и на о. Тимор (Gerth, 1921 и др.), а одиночные, кроме того, на Мадагаскаре (Astre, 1934) и в Западной Австралии (Hill, 1937 и др.).

Ч. Роветт (Rowett, 1972) отрицает господствовавшее до сих пор мнение, что вагаенофиллиды и дураминида определяют своим распространением "южные" и "северные" биогеографические области, поскольку известны случаи их совместных находок в Японии и Северной Америке. Однако такие районы, как Шпицберген и Урал, откуда ругозы сейчас детально изучены, охарактеризованы только дураминидами, тогда как в южной Европе, Соляном Кряже, Закавказье, Передней Азии, на юге Китая и в Индокитае не только известны, но и широко распространены одни вагаенофиллиды. Очень широко были распространены и наиболее типичные для перми одиночные диафрагматофорные стрептелазматыны — *Pterophyllum* и *Calophyllum*.

Итак, изучение ругоз свидетельствует о том, что в палеозое тропическая и субтропические климатические области охватывали акватории, располагавшиеся на территории современных нам континентов северного полушария. Поскольку кораллы — специфическая стенотопная фаунистическая группа, основывать биогеографическое районирование только на них конечно нельзя, может быть даже в большей степени, чем на другой группе фауны, но все же и здесь ругозы оказываются существенным подспорьем. Зато на основе исследования кораллов может производиться с большой точностью экологическое районирование, в частности могут быть констатированы биомы (и их древние аналоги — магнафации), например, магнафации рифов и "циатаксониевых фаун".

- Амалицкий В.П. 1896. О геологическом развитии организмов и земного рельефа. — Изв. Варшавского ун-та, 6, стр. 1–31.
- Берг Л.С. 1922. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Петроград, 306 стр.
- Беркнер Л., Маршалл Л. 1966. Великий парадокс жизни. — "За рубежом", 30, стр. 24–26.
- Болховитинова М.А. 1915. О каменноугольных кораллах и мшанках Московской губернии. — Зап. геол. отд. Общ. люб. естествозн., 3, стр. 61–81.
- Войновский-Кригер К.Г. 1956. О возникновении в онтогенезе кораллов *Cyathoclisia coniseptum* (Keys.) структуры типа *Caninia* (верхнее турне Среднего Урала). — Ежегодн. Всес. палеонтол. об-ва, 15, стр. 69–81.
- Горский И.И. 1948. Стратиграфическое значение кораллов *Rugosa* на примере верхнепалеозойских коралловых фаун Урала. — Материалы Всес. геол. ин-та, палеонтол. и стратигр., 5, стр. 104–119.
- Добролюбова Т.А. 1948. Изменчивость кораллов *Rugosa* филогенетического ряда *Dibunophyllum bipartitum* Mc Coy — *Caninia okensis* Stuck. — Изв. АН СССР, серия биол., 2, стр. 149–168.
- Дубатовлов В.Н. 1972. Зоогеография девонских морей Евразии (по материалам изучения табулят). Новосибирск, "Наука", 126 стр.
- Дубатовлов В.Н., Спасский Н.Я. 1964. Стратиграфический и географический обзор девонских кораллов СССР. М., "Наука", 140 стр.
- Дубатовлов В.Н., Спасский Н.Я. 1971. Девонские кораллы Джунгаро-Балхашской провинции. М., "Наука", 132 стр.
- Завадский К.М. 1968. Вид и видообразование. М., "Наука", 404 стр.
- Иваниа В.А. 1965. Девонские кораллы *Rugosa* Саяно-Алтайской горной области. Изд-во Томского ун-та, 398 стр.
- Ивановский А.Б. 1958. О *Pseudocampophyllum*, новом роде кораллов *Rugosa* из бейской свиты Южно-Минусинской впадины. — Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 124, стр. 341–346.
- Ивановский А.Б. 1963. Ругозы ордовика и силура Сибирской платформы. М., Изд-во АН СССР, 159 стр.
- Ивановский А.Б. 1965а. Древнейшие ругозы. М., "Наука", 151 стр.
- Ивановский А.Б. 1965б. Стратиграфический и палеобиогеографический обзор ругоз ордовика и силура. М., "Наука", 119 стр.
- Ивановский А.Б. 1966. Положение ругоз в системе коралловых полипов. — Докл. АН СССР, т. 166, № 2, стр. 455–458.
- Ивановский А.Б. 1967а. Этюды о раннекаменноугольных ругозах. М., "Наука", 92 стр.
- Ивановский А.Б. 1967б. Морфогенез септального аппарата ордовикских и силурийских ругоз. В кн.: Новые данные по биостратиграфии нижнего палеозоя Сибирской платформы. М., "Наука", стр. 117–143.
- Ивановский А.Б. 1969а. Кораллы семейств *Tryplasmataceae* и *Cyathophylloideae* (ругозы). М., "Наука", 104 стр.
- Ивановский А.Б. 1969б. Параллелизм в филогенетическом развитии ругоз. — Докл. АН СССР, т. 187, № 3, стр. 661–662.
- Ивановский А.Б. 1970а. Повторная дивергенция у кораллов. — Докл. АН СССР, т. 192, № 4, стр. 896–898.
- Ивановский А.Б. 1970б. Стратиграфические и палеогеографические комплексы ругоз на Сибирской платформе. — Геология и геофизика, 7, стр. 12–18.
- Ивановский А.Б. 1971а. О морфологической терминологии ругоз. — Палеонтол. журн., 1, стр. 12–16.
- Ивановский А.Б. 1971б. Повторные (итеративные) явления у ругоз. — Геология и геофизика, 8, стр. 98–103.

¹Приведены названия работ, цитированных в этой книге. Подробную библиографию см. Flügel, 1970 и "Историю изучения палеозойских кораллов и строматопоронидей" (1973).

- Ивановский А.Б. 1972а. Ругозы. В кн.: Морфология и терминология кишечнополостных, М., "Наука", стр. 32–47.
- Ивановский А.Б. 1972б. О скелете Anthozoa. В кн.: Морфология и терминология кишечнополостных. М., "Наука", стр. 67–68.
- Ивановский А.Б. 1972в. Внутривидовая изменчивость, морфология и онтогенез скелета *Calophyllum profundum* (Rugosa). В кн.: Вопросы морфологии, филогении и систематики в палеонтологии. М., "Наука", стр. 4–9.
- Ивановский А.Б. 1973. О строении и росте скелета *Calceola sandalina shuimokouensis* (ругозы). – Палеонтол. журн., стр. 127–129.
- Ивановский А.Б. 1974. Критерии рода, вида и внутривидовых категорий ругоз. В кн.: Древние Cnidaria, I. Новосибирск, "Наука", стр. 161–165.
- Ивановский А.Б., Кравцов А.Г., Спасский Н.Я. 1971. Таксономическая оценка различных особенностей морфологии скелета ругоз. – Геология и геофизика, 8, стр. 121–124.
- Ильина Т.Г. 1965. Четырехлучевые кораллы поздней перми и раннего триаса Закавказья. – Труды ПИН АН СССР, 107, стр. 104.
- История изучения палеозойских кораллов и строматопороидей. 1973, М., "Наука", 288 стр.
- Ким А.И. 1974. О филогении и положении в системе некоторых табулятоморфных кораллов. В кн.: Древние Cnidaria, I. Новосибирск, "Наука", стр. 118–122.
- Клааманн Э.Р. 1972. О сообществах табулят в силуре Прибалтики. – Изв. АН ЭстССР, химия, геология, т. 21, № 1, стр. 78–82.
- Кравцов А.Г. 1965. Комменсализму колониальных четырехлучевых кораллов. – Палеонтол. журн., 2, стр. 126–128.
- Кравцов А.Г. 1971. Элементы экологии современных ископаемых кораллов. – Зап. Ленингр. горного ин-та, т. 59, № 2, стр. 26–32.
- Краснов Е.В. 1965. Принципы систематизации склерактиний. В кн.: Склерактинии мезозоя СССР, М., "Наука", стр. 3–13.
- Краснов Е.В. 1970. Филогенез и проблема целостности группы Scleractinia. В кн.: Мезозойские кораллы СССР. М., "Наука", стр. 15–49.
- Краснов Е.В., Мельникова Г.К. 1971. Таксономическая оценка скелетных структур склерактиний. – Бюлл. МОИП, отд. геол., 2, стр. 141–142.
- Кропоткин П.Н. 1969. Проблема дрейфа материков (мобилизма). – Изв. АН СССР, физика Земли, 3, стр. 3–18.
- Кропоткин П.Н. 1971. О возрасте и происхождении океанов. В кн.: История мирового океана. М., "Наука", стр. 46–50.
- Лаврусевич А.И. 1959. Новый род *Chavsakia* из лудловских отложений Зеравшано–Гиссарской горной области. – Изв. отд. ест. наук АН ТаджССР, 1, стр. 35–41.
- Лаврусевич А.И. 1965. Представитель малоизвестного рода *Cerriaster* (Rugosa) из центрального Таджикистана. В кн.: Ругозы палеозоя СССР. М., "Наука", стр. 27–30.
- Лаврусевич А.И. 1971. Ругозы раннего силура Зеравшано–Гиссарской горной области. – Труды Упр. геол. Сов. Мин. ТаджССР, 3, стр. 38–106.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М., "Мир", 597 стр.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М., "Мир", 454 стр.
- Майр Э., Линсли Э., 10зингер Р. 1956. Методы и принципы зоологической систематики. М., ИЛ, 353 стр.
- Наумов Д.В., Пастернак Ф.А. 1968. Кишечнополостные. В кн.: Жизнь животных. Беспозвоночные. I. М., "Просвещение", стр. 223–326.
- Неймайр М., 1898. Корни животного царства. М., 230 стр.
- Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. 1962. М., Изд-во АН СССР, 485 стр.
- Соколов Б.С. 1948. Комменсализм у фавозитид. – Изв. АН СССР, серия биол., 1, стр. 101–110.
- Соколов Б.С. 1955. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Введение. – Труды ВНИГРИ, нов.серия, 85, 527 стр.
- Сошкина Е.Д. 1928. Нижнепермские (артинские) кораллы западного склона Северного Урала. – Бюлл. МОИП, отд. геол., 6, стр. 339–392.
- Сошкина Е.Д. 1937. Кораллы верхнего силура и нижнего девона восточного и западного склона Урала. – Труды Палеозоол. ин-та АН СССР, т.6, вып. 4, 112 стр.
- Сошкина Е.Д. 1951. Позднедевонские кораллы ругоза, их систематика и эволюция. – Труды ПИН АН СССР, 34, 124 стр.
- Спасский Н.Я. 1955. Кораллы Rugosa и их значение для стратиграфии среднего девона западного склона Урала. – Труды ВНИГРИ, нов.серия, 90, стр. 91–169.
- Спасский Н.Я. 1964. Девонские четырехлучевые кораллы Советского Союза. В кн.: В.Н.Дубатов, Н.Я.Спасский. Стратиграфический и географический обзор девонских кораллов СССР. М., "Наука", стр. 67–111.

- Спасский Н.Я. 1965. Основы систематики девонских четырехлучевых кораллов. В кн.: Ругозы палеозоя СССР. М., "Наука", стр. 80–90.
- Спасский Н.Я. 1967. Значение девонских четырехлучевых кораллов для палеобиогеографического районирования СССР. – Труды IX сессии ВПО. М., "Недра", стр. 49–55.
- Спасский Н.Я., Дубатов В.Н., Кравцов А.Г., Богоявленская О.В. 1974. Кишечнополостные и палеобиогеографическое районирование девонских морей. В кн.: Древние Cnidaria, II Новосибирск, "Наука", стр. 68–77.
- Спасский Н.Я., Кравцов А.Г. 1971. Закономерности появления морфологически сходных структур в эволюции четырехлучевых кораллов. – Зап. Ленингр. горного ин-та, т. 59, № 2, стр. 5–22.
- Спасский Н.Я., Кравцов А.Г. 1974. Типы почкования четырехлучевых кораллов. В кн.: Древние Cnidaria, I. Новосибирск, "Наука", стр. 165–169.
- Сушкин П.П. 1915. Обратим ли процесс эволюции? – Новые идеи в биологии, 8, стр. 1–39.
- Сушкин П.П. 1922. Эволюция наземных позвоночных и роль геологических изменений климата. – Природа, 3–5, стр. 3–31.
- Фомичев В.Д. 1953. Кораллы *Rugosa* и стратиграфия средне- и верхнекаменноугольных и пермских отложений Донецкого бассейна. М., Госгеолиздат, 622 стр.
- Черепнина С.К. 1974. К систематике подотряда *Phillipsastraeina* v. Schouppé, 1958. В кн.: Древние Cnidaria, I, Новосибирск, "Наука", стр. 198–204.
- Шурыгина М.В. 1968. Позднесилурийские и раннедевонские ругозы восточного склона Северного и Среднего Урала. В кн.: Кораллы пограничных слоев силура и девона Алтае-Саянской горной области и Урала. М., "Наука", стр. 117–145.
- Шурыгина М.В. 1971. Новые виды ругоз из силура восточного склона Урала. – Труды Свердловского горного ин-та, 79, стр. 102–118.
- Юферев О.В. 1969. Карбон Волго-Уральской области и важнейшие стратиграфические подразделения каменноугольной системы. В кн.: Верхний палеозой Сибири и Дальнего Востока, М., "Наука", стр. 73–79.
- Яковлев Н.Н. 1913. О некоторых результатах новейших исследований коралловых рифов Индийского океана и Красного моря. – Изв. Геол. Ком., 32, стр. 251–269.
- Яковлев Н.Н. 1922. Вымирание животных и растений и его причины по данным геологии. – Изв. Геол. Ком., 40, стр. 17–31.
- Alloiteau J. 1952. *Madréporaires post-paléozoïques*. Dans *Traité de paléontologie*, vol. I. Paris, p. 539–684.
- Alloiteau J. 1957. *Contribution a la systématique des madréporaires fossiles*. – Centre nat. rech. sci. Paris, 462 p.
- Astre G. 1934. La faune permienne des grés à *Productus* d'Ankitokazo dans le Nord de Madagascar. – Ann. géol. serv. min. Madagascar, 4, p. 63–90.
- Barbaroux L. 1968. Les formations "Detritiques-coraligènes" carbonifères de la presqu'île de Brogger (baie du Roi-Vestspitzbergen). – Bull. soc. géol. France, 9, p. 714–722.
- Birenheide R. 1962. Siedlungs- und Wuchsformen mitteldevonischer Korallen aus der Eifel. – Natur und Museum, 92, S. 21–28.
- Birenheide R. 1964. Die "Cystimorpha" (*Rugosa*) aus der Eifel. – Abh. Senckenberg. natur. Ges., 507, 120 S.
- Bryan W.H., Hill D. 1941. Spherulitic crystallisation as a Mechanism of Skeletal Growth in the Hexacorals. – Proc. Roy. Soc. Queensl., 52, p. 78–91.
- Chave K.E., Smith S.V., Roy K.J. 1972. Carbonate Production by Coral Reefs. – Marine Geol., 12, p. 123–140.
- Chevalier J. –P. 1971. Origine des formations récifales de l'île de Tahiti. – Bull. soc. étud. océan, 15, p. 53–58.
- Cloud P.E. 1952. Facies Relationships of Organic. – Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 36, p. 2125–2149.
- Crickmay C.H. 1960. The Older Devonian Faunas of the Northwest Territories. Calgary.
- Crickmay C.H. 1962. New Devonian Fossils from Western Canada. Calgary. 16 p.
- Deroo G., Gauthier J., Schmerber G. 1967. Études d'environnements carbonatés à propos du dévonien des Alpes Camiques. – Intern. Symp. on the Devonian System, vol. II. Calgary, p. 307–323.
- Dumestre A., Illing L.V. 1967. Middle Devonian Reefs in Spanish Sahara. – Intern. Symp. on the Devonian System, vol. II. Calgary, p. 333–350.
- Eimer G.H. Th. 1888–1897. Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachstums (I Teil, Jena, 1888, 461 S.). Orthogenesis der Schmetterlinge (II Teil, Leipzig, 1897, 513 S.).
- Fagerstrom J.A. 1961. The Fauna of the Middle Devonian Formosa Reef Limestone of Southwestern Ontario. – J. Paleont., 35, p. 5–48.
- Flower R. 1961. Montoya and Related Colonial Corals. – Mem. New Mexico Bur. Min., 7, 124 p.

- Flügel H. 1967. Die Korallen-faunen der Silur/Devon - Grenze. - Ann. Natur. Mus. Wien, 71, S. 57-68.
- Flügel H. 1970. Bibliographie der paläozoischen Anthozoa. Österreich. Akad. Wiss., Wien, v. I, 262 S, v. II, 323 S.
- Fontaine H. 1961. Les madreporaires paléozoïques du Viet-nam, du Laos et du Cambodge. - Arch. géol. Viet-nam, 5, 276 p.
- Fortier Y.O. et al. 1963. Geology of the North-Central Part of the Arctic Archipelago, North-West Territories (Operation Franklin). - Mem. Geol. Surv. Canada, 320, 671 p.
- Gerth H. 1921. Die Anthozoen der Dyas von Timor. - Paläontol. Timor, 9. Stuttgart, S. 65-147.
- Gevers T.W. 1929. A Tabulate Coral from the Bokkeveld Beds of South Africa. - Ann. South African Mus., 28, p. 123-129.
- Groot G.E. de. 1963. Rugose Corals from the Carboniferous of Northern Palencia (Spain). - Leid. Geol. Meded., 29, 123 p.
- Hamada T. 1971. Discovery of *Calceola* from the Fukuji Series, Gifu Prefecture, Japan. - Sci. Pap. Coll. Gener. Educ. Univ. Tokyo, 21, p. 79-91.
- Hill D. 1935. British Terminology for Rugose Corals. - Geol. Mag., 72, p. 481-519.
- Hill D. 1936. The British Silurian Rugose Corals with Acanthine Septa. - Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, 226, p. 189-217.
- Hill D. 1937. The Permian Corals of Western Australia. - J. Roy. Soc. West. Austral., 23, p. 43-62.
- Hill D. 1938-40. A Monograph of the Carboniferous Rugose Corals of Scotland. - Paleontogr. Soc. London, 91, 92, 94, 204 p.
- Hill D. 1943. A Re-interpretation of the Australian Paleozoic Records, Based on a Study of the Rugose Corals. - Proc. Roy. Soc. Queensl., 54, p. 53-66.
- Hill D. 1948. The Distribution and Sequence of Carboniferous Coral Faunas. - Geol. Mag., 85, p. 121-148.
- Hill D. 1951. The Ordovician Corals. - Proc. Roy. Soc. Queensl., 62, 27 p.
- Hill D. 1956. Rugosa. Heterocorallia. In Treatise on Invertebrate Paleontology, Part. F. Lawrence, p. F233-F327.
- Hill D. 1957. The Sequence and Distribution of Upper Paleozoic Coral Faunas. - Austral. J. Sci., 19, p. 42-61.
- Hill D. 1960. Possible Intermediates between Alcyonaria, Tabulata, Tabulata and Rugosa, and Rugosa and Hexacorallia. - Rept. Intern. Geol. Congr. Norden, XXII, Copenhagen, p. 51-58.
- Hill D. 1971. The Bearing of Some Upper Palaeozoic Reefs and Coral Faunas on the Hypothesis of Continental Drift. - J. Proc. Roy. Soc. NSW, 103, p. 93-102.
- Hill D., Butler A.J., Oakley K.P., Arkell W.J. 1936. Report of "Coral Reef" Meeting at Wenlock Edge, the Dudley District, and the Oxford District. - Proc. Geol. Assoc., 47, p. 130-139.
- Hill D., Jell J. 1969. On the Rugose Coral Genera *Rhizophyllum* Lindström, *Platyphyllum* Lindström and *Calceola* Lamarck. - N.Jb Geol. Pal. Mh., 9. p. 534-551.
- Hill D., Jell J. 1970. Devonian Corals from the Canning Basin, Western Australia. - Bull. Geol. Surv. West. Austral., 121, 158 p.
- Hill D., Jull R. 1965. Note on *Campophyllum flexuosum* (Goldfuss). - Geol. Mag., 102, p. 206-212.
- Hoffmeister J.E. 1926. The Species Problem in Corals. - Amer. J. Sci., ser. 5, vol. 12, p. 151-156.
- Hriskevich M.E. 1970. Middle Devonian Reef Production, Rainbow Area, Alberta, Canada. - Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 54, p. 2260-2281.
- Hubbard J.A. E. B. 1970. Sedimentological Factors Affecting to Growth of Viséan Caninoid Corals in Northwest Ireland. - Palaeontology, 13, p. 191-209.
- Jell J. 1969. Septal Microstructure and Classification of the Phillipsastraeidae. - In Stratigraphy and Paleontology. Essays Honour of Dorothy Hill. Canberra, p. 50-73.
- Jell J., Hill D. 1970. A Redescription of the Holotype of the Devonian Rugose Coral *Utatarua laevigata* Crickmay. - J. Paleontol., 44, p. 833-835.
- Jell J., Hill D. 1974. The Microstructure of Corals. В кн.: Древние Cnidaria, I, Новосибирск, "Наука", p. 8-14.
- Kato M. 1963. Fine Skeletal Structure in Rugosa. - J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. 4, vol. 11, p. 571-630.
- Kato M. 1971. J. Fleming's species of British Lower Carboniferous Corals. - Trans. Proc. Paleont. Soc. Japan, 81, p. 1-10.
- Klovan J.E. 1964. Facies Analysis of the Redwater Reef Complex, Alberta, Canada. - Bull. Canad. Petrol. Geol., 12, 100 p.
- Kostič-Podgorska V. 1964. Distributions and Stratigraphic Significance of Carboniferous Coral Faunas of Yugoslavia. - Ann. géol. pen. Balcan., 31, p. 117-126.

- Kullman J. 1975. Coral Associations from Cephalopod-bearing rocks of Spain and Turkey. В кн.: Древние Cnidaria, II, Новосибирск, "Наука", p. 161–166.
- Lambe L. 1901. A Revision of the Genera and Species of Canadian Paleozoic Corals. – Contr. Canad. Paleont., Geol. Surv. Canada, 4, p. 97–197.
- Lang W.D. Smith St., Thomas H.D. 1940. Index of Paleozoic Coral Genera. London, p. 231.
- Lecompte M. 1952. Madreporaires paléozoïques. Dans Traité de paléontologie, vol. I. Paris, p. 419–501.
- Leed H. 1956. Permian Reef-building Corals from North Auckland, New Zealand. – Bull. Geol. Surv. New Zealand (paleontol.), 25, p. 15–22.
- Le Maître D. 1947. Contribution à l'étude du dévonien du Tafilalet. II. Le récif coralligène de Ouhalane. – Not. serv. géol. Maroc, 67, 112 p.
- Lexique stratigraphique internationale. 1958. Vol. I. Europe. Fasc. 2c. Paris, 498 p.
- Lowenstam H.A. 1957. Niagaran Reefs in the Great Lakes Area. – Mem. Geol. Soc. Amer., 67, p. 215–248.
- Ma T. Y. H. 1936. On the Devonian Equator Located by the Growth Rate of Tetracorals. – J. Geol. Soc. Japan, 43, p. 46–49.
- Ma T. Y. H. 1937. On the Seasonal Growth in Paleozoic Tetracorals and the Climate during the Devonian Period. – Palaeontol. Sinica, ser. B. vol. 2, No 3, 50 p.
- Mantel A.A. 1971. Silurian Reefs of Gotland. Elsevier, Amsterdam, 539 p.
- Maxwell W.G.H. 1969. The Structure and Development of the Great Barrier Reef. In: Stratigraphy and Paleontology. Essays Honour of Dorothy Hill. Canberra, p. 353–374.
- Milne-Edwards H., Heime J. 1850–1855. A Monograph of the British Fossil Corals. – Palaeontol. Soc. London, monogr. 3, 6, 7, 8, 299 p.
- Milne-Edwards H., Heime J. 1851 Monographie des polypiers fossiles des terrains palaeozoïques. – Arch. mus. hist. nat. Paris, 5, 502 p.
- Minato M. 1955. Japanese Carboniferous and Permian Corals. – J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. 4, vol. 9, 202 p.
- Minato M. 1961. Ontogenetic Study of Some Silurian Corals of Gotland. – Acta Univ. Stockholm, Contr. Geol., 8, p. 37–100.
- Minato M., Kato M. 1965a. Waagenophyllidae. – J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. 4, vol. 12, 241 p.
- Minato M., Kato M. 1965b. Durhaminidae. – J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. 4, vol. 13, p. 11–86.
- Minato M., Rowett C.L. 1968. Modes of Reproduction in Rugose Corals. – Lethaia, 1, p. 175–183.
- Moore H.B. 1958. Marine Ecology. NY, Wiley, 1296 p.
- Neuman B. 1967. The Coral genus *Coelostylis*. – Geol. för. Förh. Stockholm, 88, p. 453–461.
- Neuman B. 1969. Upper Ordovician Streptelasmatic Corals from Scandinavia. – Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, n. ser., 1, 73 p.
- Newell N.D. 1947. Intraspecific Categories in Invertebrate Paleontology. – Evolution, 1, p. 163–171.
- Newell N.D. 1956. Fossil Populations. In Sylvester-Bradley P.C. Ed. 1956. Syst. Assoc. Publ., 2. London, p. 63–82.
- Newell N.D., Rigby J.K. et al. 1953. The Permian Reef Complex of the Guadalupe Mountains Region, Texas and New Mexico. A Study in Paleontology. San Francisco, 236 p.
- Oeckentorp K. 1974. The Microstructure of Paleozoic Corals. В кн.: Древние Cnidaria, I, Новосибирск, "Наука", p. 14–19.
- Oliver W. A. Jr. 1960. Rugose Corals from the Reef Limestones in the Lower Devonian of New York. – J. Paleont., 34, p. 59–100.
- Oliver W. A. Jr. 1967. Succession of Rugose Coral Faunas in the Lower and Middle Devonian of Eastern North America. – Intern. Symp. on the Devonian System, vol. II. Calgary, p. 733–744.
- Oliver W.A., Galle A. 1971 a. Rugose Corals from the Koneprusy Limestone (Lower Devonian) in Bohemia. – Sborn. geol. věd., (paleont.), 14, p. 35–106.
- Oliver W.A. Jr., Galle A. 1971 b. "*Calceola*" (= *Rhizophyllum*) and "*Billingsastraea*" (= *Iowaphyllum*) in Bohemia. – Vestn. Ust. ust. geol., 46, p. 209–216.
- Ota M. 1968. The Akiyoshi Limestone Group. A. Geosynclinal Organic Reef Complex. – Bull. Akiyoshi-dai Sci. Mus., 5, 44 p.
- Pajchłowa M., Stasińska A. 1967. Formations récifales du dévonien de la Pologne. – Intern. Symp. on the Devonian System, vol. II, Calgary, p. 325–330.
- Parry C. 1961. Les massifs carbonifères du Sahara Sud-Oranais. Centre nat. rech. sci. Paris, vol. I, 319 p.
- Pedder A.E.H. 1964. Correlation of the Canadian Middle Devonian Hume and Nahanni Formations by Tetracorals. – Palaeontology, 7, p. 430–451.

- Philcox M.E. 1971. Growth Forms and Role of Colonial Coelenterates in Reefs of the Gower Formation (Silurian) Iowa. — *J. Paleontol.*, 45, p. 338–346.
- Prantl F. 1940. Korallengattung *Xylodes* Lang et Smith im böhmischen Silur. — *Mitt. tschech. Akad. Wiss. Praha*, S. 1–31.
- Rowett C.L. 1972. Paleogeography of Early Permian Waagenophyllid and Durhaminid Corals. — *Pacific Geology*, 4, p. 31–37.
- Rozkowska M. 1969. Famennian Tetracoralloid and Heterocoralloid Fauna from the Holy Cross Mountains (Poland). — *Acta Palaeontol. Polon.*, 14, 181 p.
- Sando W. 1965. Revision of Some Paleozoic Coral Species from the Western United States. — *Prof. Pap. US Geol. Surv.*, 503–E, 36 p.
- Sando W. 1967. A Technique for Studying Early Ontogeny in Solitary Rugose Corals. — *J. Paleontol.*, 41, p. 1291–1293.
- Schindewolf O.H. 1941. Zur Kenntnis der Heterophylliden, einer eigentümlichen paläozoischen Korallengruppe. — *Paläontol. Zs.*, 22, S. 213–306.
- Schindewolf O.H. 1942. Zur Kenntnis der Polycoelien und Plerophyllen.—*Abh. Reichs-Bodenf.*, n. Folge, 204, 324 S.
- Schindewolf O.H. 1952. Korallen aus dem Oberkarbon (Namur) des oberschlesischen Steinkohlendeckens. — *Abh. Akad. Wiss. Lit., mat.-natur. Kl.* 1952. S. 143–227.
- Schindewolf O.H. 1958. Würmer und Korallen als Synöken. Zur Kenntnis der Systeme *Aspidosiphon/Heteropsammia* und *Hicetes/Pleurodictyum*.— *Abh. Akad. Wiss. Lit., mat.-natur. Kl.* 1958, S. 263–328.
- Schouppé A. von, Stacul P. 1955. Die Genera *Verbeekiella* Penecke, *Timorphyllum* Gerth; *Wannerophyllum* n. gen., *Lophophyllidium* Grabau aus dem Perm von Timor. — *Palaeontographica*, Suppl., 4, S. 95–196.
- Schouppé A. von, Stacul P. 1959. Säulchenlose Pterocorallia aus dem Perm von Indonesisch Timor. — *Palaeontographica*, Suppl. 4, S. 197–395.
- Schouppé A. von, Stacul P. 1966. Morphogenese und Bau der Skelettes der Pterocorallia. — *Palaeontographica*, Suppl., 11, 186 S.
- Schwarz E.H.L. 1906. South African Palaeozoic Fossils. — *Rec. Albany Mus.*, 1, p. 347–404.
- Scrutton C.T., 1965. Periodicity in Devonian Coral Growth. — *Palaeontology*, 7, p. 552–558.
- Semenoff-Tian-Chansky P.N. 1974. New Data of Certain Tetracorals Microstructure. — *В кн.: Древние Cnidaria, I*, Новосибирск, "Наука", p. 136–144.
- Shrock R., Twenhofel W. 1953. Principles of Invertebrate Paleontology. NY. p. 98–179.
- Simpson G.B. 1900. Preliminary Descriptions of New Genera of Paleozoic Rugose Corals. — *Bull. NY State Mus.*, 8, 199–222.
- Simpson G.G. 1961. Principles of Animal Taxonomy. NY, 249 p.
- Smith A. G., Hallam A. 1970. The Fit of the Southern Continents. — *Nature*, 225, p. 139–144.
- Strusz D.L., Jell J. 1970. *Cyathophyllum (Radiophyllum)* from the Devonian of Eastern Australia. — *Bull. Comm. Austral. Dep. Nat. Devel., Bur. Min. Res.*, Geol. a. Geophys., 116, p. 119–144.
- Stumm E.C. 1949. Revision of the Families and Genera of the Devonian Tetracorals. — *Mem. geol. Soc. Amer.*, 40, 92 p.
- Stumm E.C. 1964. Silurian and Devonian Corals of the Falls of the Ohio.—*Mem. Geol. Soc. Amer.*, 83, 91 p.
- Sutherland P.K. 1958. Carboniferous Stratigraphy and Rugose Coral Faunas of Northeastern British Columbia. — *Mem. Geol. Surv. Canada*, 285, 108 p.
- Sutherland P.K. 1965. Rugose Corals of the Henryhouse Formation (Silurian) in Oklahoma. — *Bull. Geol. Surv. Oklahoma*, 109, 92 p.
- Sutherland P.K. 1970. A Redescription of the Silurian Rugose Coral *Syringaxon situriense* (Mc Coy). — *J. Paleontol.*, 44, p. 1125–1128.
- Sutherland P.K. 1974. Solitary Rugose Corals and Algae in the Upper Carboniferous of Oklahoma, USA. В кн.: *Древние Cnidaria*, II. Новосибирск, "Наука", p. 36.
- Sylvester-Bradley P.K. 1951. The subspecies in Paleontology. — *Geol. Mag.*, 88, p. 88–102.
- Sylvester-Bradley P.K. (Ed.). 1956. The Species Concept in Paleontology. — *Syst. Assoc. Publ.*, 2, London, 145 p.
- Sylvester-Bradley P.C. 1958. Description of Fossil Populations. — *J. Paleontol.*, 32, 1, p. 214–235.
- Teichert C., Stauffer K.W. 1965. Paleozoic Reef Discovery in Pakistan. — *Rec. Geol. Surv. Pakistan*, 14, p. 1–2.
- Textoris D.A., Garozzi A.V. 1964. Petrography and Evolution of Niagaran (Silurian) Reefs, Indiana. — *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 48, p. 597–626.
- Thomas I. 1905. Neue Beiträge zur Kenntnis der devonischen Fauna Argentinienens. — *Zs. deut. geol. Ges.*, 57, S. 233–290.

- Tintant H. 1952. Principes de la systématique. Dans *Traité de paléontologie*, vol. I. Paris, p. 41–64.
- Tsien H.H. 1967. Distribution of Rugose Corals in the Middle and Upper Devonian (Frasnian) Reef Complex of Belgium. – *Intern. Symp. on the Devonian System*, vol. II. Calgary, p. 273–293.
- Tsien H.H. 1969. Contribution à l'étude des Rugosa du Couvinien dans la région de Couvin. – *Mém. inst. géol. Univ. Louvain*, 25, 174 p.
- Tsien H.H. 1971. The Middle and Upper Devonian Reef-Complexes of Belgium. – *Petrol. Geol. Taiwan*, 8, p. 119–173 (n.v.).
- Vaughan A. 1907–1908. Note on the Coral Zones of the Avonian (Lower Carboniferous). – *Proc. Geol. Assoc. London*, 20, p. 70–73.
- Vaughan T.W., Wells J.W. 1943. Revision of the Suborders, Families, and Genera of the Scleractinia. – *Geol. Soc. Amer., Spec. Pap.* 44, 363 p.
- Wang H.C. 1948. The Middle Devonian Rugose Corals of Eastern Yunnan. – *Contr. Geol. Inst. Univ. Peking*, 33, 42 p.
- Wang H.C. 1950. A Revision of the Zoantharia Rugosa in the Light of their Minute Skeletal Structures. – *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, ser. B, 234, p. 175–246.
- Wedekind R. 1927. Die Zoantharia Rugosa von Gotland (bes. Nordgotland). – *Sver. Geol. Unders.*, ser. Ca, 19, 94 S.
- Wedekind R. 1937. Einführung in die Grundlagen der historischen Geologie. 2. Stuttgart, S. 3–64.
- Weissermel W. 1937. Aus der Form- und Stammesgeschichte der Korallen. – *Sitzb. Ges. naturf. Freunde Berlin*, 4–7 (April–Juli 1936), S. 219–244.
- Wells J.W. 1956. Scleractinia. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part F. Lawrence, p. F328–F444.
- Wells J.W. 1963. Coral Growth and Geochronometry. – *Nature*, 197, p. 948–950.
- Wood-Jones F. 1907. On the Growth-Forms and Supposed Species in Corals. – *Proc. Zool. Soc. London*, May–June 1907, p. 518–556.
- Yabe H., Sugliyama T. 1940. Notes on *Heterophyllia* and *Hexaphyllia*. – *J. Geol. Soc. Japan*, 47, p. 81–86.
- Yü C.C. 1931. The Correlation of the Fengninian System, the Chinese Lower Carboniferous, as based on Coral Zones. – *Bull. Geol. Soc. China*, ser. 3, 10, p. 1–30.
- Yü C.C. 1933. Lower Carboniferous Corals of China. – *Palaeontol. Sinica*, ser. B, 12, 133 p.

ОТ АВТОРА	5
<i>Глава I.</i> ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РУГОЗ	6
<i>Глава II.</i> МОРФОЛОГИЯ СКЕЛЕТА РУГОЗ И МЕТОДЫ ИХ ИССЛЕДОВАНИЯ	10
<i>Глава III.</i> ПОЛОЖЕНИЕ РУГОЗ В СИСТЕМЕ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ . . .	23
<i>Глава IV.</i> ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИЗАЦИИ РУГОЗ	26
1. Основные особенности эволюции ругоз	—
Общие направления и характер эволюции	—
Онтогенез скелета	29
Итерации и дивергенции	30
Формообразование	—
Проблема вымирания ругоз	31
2. Основы систематизации ругоз	32
Теоретические основы разработки системы	—
Таксономические критерии	34
<i>Глава V.</i> СИСТЕМА РУГОЗ	41
<i>Глава VI.</i> ИСТОРИЯ РУГОЗ	79
<i>Глава VII.</i> ОБ УСЛОВИЯХ ЖИЗНИ РУГОЗ	94
<i>Глава VIII.</i> ЗНАЧЕНИЕ РУГОЗ ДЛЯ СТРАТИГРАФИИ	101
<i>Глава IX.</i> ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ РУГОЗ	109
ЛИТЕРАТУРА	115

PREFACE	5
<i>Chapter I.</i> THE HISTORY OF RUGOSE CORALS STUDY	6
<i>Chapter II.</i> THE MORPHOLOGY OF RUGOSA SKELETON AND THE METHODS TO EXAMINE THEM	10
<i>Chapter III.</i> THE POSITION OF RUGOSE CORALS AMONG COELENTERATES	23
<i>Chapter IV.</i> THE PRINCIPLES OF SYSTEMATIZATION OF RUGOSA	26
1. The principal particulars in Rogose corals evolution	-
General trends and the character of evolution	-
Skeletes ontogenesis	29
Iterations and divergences	30
Multiplication	-
The problems of Rugose corals extinction	31
2. The principles of systematization of Rugosa	32
Theoretical basis of devising the system	-
Taxonomic criteria	34
<i>Chapter V.</i> THE SYSTEM OF RUGOSE CORALS	41
<i>Chapter VI.</i> THE HISTORY OF RUGOSA	79
<i>Chapter VII.</i> ON ENVIRONMENT OF RUGOSE CORALS	94
<i>Chapter VIII.</i> THE SIGNIFICANCE OF RUGOSA IN STRATIGRAPHY	101
<i>Chapter IX.</i> PALAEOGEOGRAPHICAL RANGE OF RUGOSE CORALS	109
BIBLIOGRAPHY	115

Андрей Борисович Ивановский

РУГОЗЫ

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

Редактор издательства А. В. Гамаюнова
Художник В. П. Покусев
Технический редактор В. И. Дьяконова

Подписано к печати 27/1-75 г. Т-02124
Усл.печ. л. 10,8 Уч.-изд. л. 8,2
Формат 70x108 1/16 Бумага офсетная № 1
Тираж 750 экз. Тип.зак. 1572
Цена 82 коп.

Книга издана офсетным способом

Издательство "Наука", 103717 ГСП,
Москва, К-62, Подсосенский пер., 21
1-я типография издательства "Наука".
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12