

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. А.А. БОРИСЯКА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ
НАУК

На правах рукописи



Крутых Андрей Алексеевич

**МОРФОГЕНЕЗ И СИМБИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ ТАБУЛЯТ**

Специальность 1.6.2. – Палеонтология и стратиграфия

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:

Рожнов Сергей Владимирович

Доктор биологических наук, академик РАН

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	3
Глава 1. История изучения табулятоморфных кораллов	9
1.1.История становления современной систематики табулятоморфных кораллов	9
1.2.История изучения микроструктуры табулят.....	14
1.3.История изучения морфогенеза табулят	16
Глава 2. Общая характеристика подкласса Tabulata.....	20
2.1. Морфология и терминология скелета.....	20
2.2 Общая характеристика	30
Глава 3. Материал, местонахождения и методы	36
3.1.Материал и местонахождения	36
3.2.Методы	46
Глава 4. Систематические описания	51
Глава 5. Симбиоз и формы колониального роста	75
5.1.Формы колоний табулят	75
5.2.Симбиотические ассоциации табулят	81
Глава. 6. Морфогенетические аспекты	100
6.1.Соотношение скелета и мягкого тела табулят.....	100
6.2.Астогенез и онтогенез <i>Michelinia rara</i> Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2026.....	118
6.3.Микроструктура скелетных элементов представителей п/кл Tabulata	124
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	130
Список литературы	133
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	150

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Табуляты – обширный подкласс палеозойских кораллов, для которых характерны исключительно колониальные формы. Предковые формы табулят, описанные Б. С. Соколовым, известны из среднего кембрия, а первые достоверные табуляты появляются в раннем ордовике. Характерной чертой представителей данного подкласса является особенная форма полипника, слабая развитость внутричашечных скелетных элементов, выражающаяся в отсутствии настоящих септ, наличие у большинства таксонов хорошо развитых днищ и соединительных образований.

Следует отметить слабое отражение в литературе позднепалеозойского этапа эволюции этой группы бентосных беспозвоночных, процветавших в раннем палеозое и в ранне- и среднедевонскую эпохи. Широкое развитие в Центральной России морских отложений верхнего девона и карбона позволяет в значительной мере восполнить этот пробел.

Использование современных методов построения виртуальных моделей при помощи рентгеновской микротомографии значительно повышает качество и детальность исследований процессов формирования и развития колониального скелета. Стоит отметить, что данный метод не всегда приносит успешные результаты и иногда все же остается необходимым традиционное исследование в шлифах. Однако современных работ с использованием новейших методик для изучения астогенеза и онтогенеза табулят крайне мало. Большой интерес представляет работа Нобла и Ли, в которой рассматривается астогенез и онтогенез некоторых фавозитид и гелиолитид (Noble, Lee, 1990).

До настоящего времени достаточно слабо были изучены фавозитиды из каменноугольных отложений Подмосковья, относящиеся к двум семействам – *Micheliniidae* Waagen et Wentzel, 1886 и *Favositidae* Dana, 1846. Представители семейства *Favositidae* Dana, 1846 из карбона Подмосковья ранее не отмечались в литературе. Подмосковные представители *Micheliniidae* впервые были отмечены Г.И. Фишером фон Вальдгеймом в «Ориктографии Московской губернии» под названием «*Cyathophyllum*» *pyriforme* [= *Michelinia pyriformis*] (Fisher, 1830). В последующих работах кратко отмечались или описывались новые находки представителей рода *Michelinia* de Konick, 1841 из каменноугольных отложений Подмосковского бассейна (Семенов, Меллер, 1864; Лебедев, 1902; Болховитинова, 1915; Соколов, 1955; Морозов и др., 1992; Alekseev et al., 2009 и др.), однако детально не изучались.

Материал

Коллекция, составившая основу этой работы, большей частью собрана и передана коллегами. Средне-верхнекаменноугольные фавозитиды, составившие основу данной работы, происходят из двух разных местонахождений. Экземпляры, описанные как *Sutherlandia* sp. происходят из старых сборов А. А. Эрлангера в окрестностях с. Ям Московской области и приурочены к отложениям московского яруса среднего карбона. Экземпляры *Michelinia rara* и *Sutherlandia gzheliensis* приурочены к отложениям гжельского яруса верхнего карбона и происходят из окрестностей гжельского стратотипа. Многочисленные колонии *Sutherlandia gzheliensis* и большая часть *Michelinia rara* переданы автору Г. В. Миранцевым. Несколько колоний *Michelinia rara* были переданы палеонтологом-любителем В. Г. Горбенко. Позднеордовикские циртофиллиды Красноярского края, использованные в работе в качестве сравнительного материала для изучения септального аппарата, переданы В. Б. Кушлиной и один экземпляр также любезно передан С. С. Терентьевым. Франские аулопориды Центрального девонского поля собирались автором лично в 2023 – 2024 годах, а также частично были переданы А. Ю. Щедухиным и Р. Калабиным. Раннепермские табуляты о. Тимор переданы Г. В. Миранцевым. Изученная коллекция насчитывает 108 экз. колониальных скелетов табулят и хранится в лаборатории высших беспозвоночных ПИН РАН под номером ПИН №5930. Дополнительно изучалась типовая коллекция пермских фавозитид Приуралья Н. Н. Яковлева, хранящаяся в Геологическом институте им. А. П. Карпинского и были просмотрены коллекции табулят нижнего и среднего девона Кузнецкого бассейна И. И. Чудиновой, хранящиеся в фондах ПИН РАН.

Цель и задачи

Целью данного исследования является выявление особенностей симбиотических взаимоотношений новых видов и морфогенеза отдельных представителей табулят. В рамках поставленной цели решались следующие задачи:

1. Провести ревизию таксономического состава фавозитид из среднего-верхнего карбона Подмосковья.
2. Произвести обзор симбиотических связей табулят с представителями других классов животных.
3. Провести морфофункциональный анализ септальных структур табулят.

4. Выявить и описать особенности астогенетических процессов на примере представителей вида *Michelinia rara* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2026.
5. Изучить микроструктуру скелета некоторых табулятоморфных кораллов.

Научная новизна

Впервые изучен таксономический состав фавозитид из средне-верхнекаменноугольных отложений Подмосковья и описано два новых вида. Представители *Sutherlandia* sp., вероятно, также составляют новый вид. Детально изучена морфология их скелета. Выявлены новые формы полипников у представителей рода *Sutherlandia*, приуроченные к поселениям на различных субстратах. Описан астогенез михелиниид на примере имеющихся в коллекции экземпляров *Michelinia rara* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2026. Выдвинуто предположение о возможном предназначении септального аппарата табулят для более надежного закрепления полипа в чашке.

Теоретическая и практическая значимость исследования

Полученные результаты расширяют знания о таксономическом разнообразии каменноугольных фавозитид. Также они дополняют сведения о симбиотических взаимоотношениях и особенностях морфогенеза табулят. Род *Michelinia* распространен только в нижней части гжельского яруса Подмосковья и может служить неплохим биостратиграфическим индикатором этого интервала. Практически полученные данные могут использоваться для определения, а также в качестве теоретической и практической основы для дальнейших исследований морфогенеза табулятоморфных кораллов.

Защищаемые положения.

1. Из средне- и верхнекаменноугольных отложений Подмосковья впервые описаны представители отряда фавозитид *Sutherlandia* Cocke et Bowsher 1968 (сем. Favositidae Dana, 1846) и *Michelinia* de Koninck, 1841 (сем. Micheliniiidae Waagen et Wentzel, 1886). Среди них установлены и детально описаны 2 новых вида: *S. gzheliensis* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2025 и *M. rara* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2026 из отложений кошеровской свиты добрытинского горизонта гжельского яруса. Проведена ревизия рода *Sutherlandia*, в результате которой в нем признаны валидными 19 видов. Микроструктура стенки *S. gzheliensis* является одним из отличительных признаков вида, а микроструктура стенки *M. rara* имеет типичное для всех представителей данного рода строение.

2. В средне- и позднекаменноугольных бассейнах Подмосковья имели место поселения *Sutherlandia gzheliensis* и *Sutherlandia* sp. на стеблях иглокожих, а также обрастания ими игл брахиопод-продуктид. При сравнении средне- позднекаменноугольных представителей рода *Sutherlandia* с раннепермскими (артинско-кунгурскими) фавозитами (*Favosites permica* Gerth, 1921; *Pseudofavosites stylifer* Gerth, 1921) и аулопоридами (*Aulohelia irregularis* Gerth, 1921) выявлены сходства в симбиотических взаимоотношениях. Поселения приурочены, как к малоподвижным, так и к способным значительно изгибаться фрагментам стеблей. Возможность поселения на таких участках обуславливается стабильностью положения стебля.
3. Особенности строения септального аппарата табулят, такие как слабая выраженность, непостоянность симметрии, многосоставность, указывает на специфическое функциональное назначение, заключающееся в более надежном закреплении полипа в чашке.
4. Изучение таких морфогенетических аспектов, как астогенез колониальной постройки и онтогенез отдельных полипов на одном экземпляре позволяет судить о разной степени интеграции полипов в колонию. У представителя семейства Micheliniidae в астогенезе выделено 4 стадии и установлено преобладание астогенетических процессов над онтогенетическими, что свидетельствует о большей морфогенетической интегрированности полипов в колонию, чем у представителей других семейств фавозитид.

Апробация

По результатам работы опубликованы 5 статей в журналах, рекомендуемых ВАК и 7 тезисов докладов. Полученные результаты докладывались на LXIX сессии Всероссийского Палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 2023); XIX Всероссийской научной школе молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2023); 1st Session of the 2nd Council of APA and the Asian Palaeontological Young Scholars (Китай, Нанкин, 2023); LXX сессии Всероссийского Палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 2024); 5-й конференции «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии» (Москва, 2024); LXXI сессии Всероссийского Палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 2025); XXI Всероссийской научной школе молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2025).

Личный вклад

Автор принимал участие в полевых работах на территории Центрального девонского поля в 2023–2024 гг., в результате которых была дополнена коллекция табулят. Также автором отпрепарированы экземпляры табулят, сделаны прорисовки их фотографических снимков, изготовлено 97 шлифов, часть из них специально подготовлена и отснята на СЭМ, построены виртуальные 3Д модели на рентгеновском микротомографе, произведены измерения скелетных элементов. Автором проведена ревизия видового состава рода *Sutherlandia*, описан один новый вид, отнесенный к данному роду и один новый вид рода *Michelinia* (в соавторстве). Из среднего карбона Подмосковья также описаны представители предположительно нового вида *Sutherlandia* sp. Также автором были изучены симбиотические ассоциации, образуемые средне-верхнекаменноугольными табулятами с криноидеями и проведено сравнение со сходными примерами симбиоза из нижней перми Индонезии. На примере представителей нового вида *Michelinia rara* автором был изучен астогенез колонии и онтогенез отдельных кораллитов, выделено 4 стадии формирования полипняка. Проанализированы формы колоний каменноугольных фавозитид Московской синеклизы и выделено несколько новых типов полипняков у представителей рода *Sutherlandia*, приуроченные к специфическим способам прикрепления к субстрату. Проведен анализ строения септального аппарата у средне-верхнекаменноугольных фавозитид Подмосковья, сравнение со строением септального аппарата у некоторых пермских видов, а также представителей верхнеордовикских гелиолитид (сем. *Cyrtophyllidae* Sokolov, 1950), изученных в работе. Обобщены литературные данные о строении септального аппарата у большинства родов из всех отрядов табулят. Обоснованы выводы о возможном основном функциональном предназначении септального аппарата, связанном, прежде всего, с закреплением полипа в чашечке.

Структура и объем диссертации

В работу входят введение, шесть глав, заключение и список литературы из 246 наименований (в том числе на иностранных языках - 180), 66 рисунков, 7 фототаблиц и 6 текстовых таблиц. Общий объем работы 159 стр.

Благодарности

Автор выражает большую благодарность научному руководителю, С. В. Рожнову, за полезные советы, идеи и рекомендации по изучению материала и замечания к тексту; Г. В. Миранцеву за ценные рекомендации, переданный для изучения уникальный ископаемый материал, помощь с поиском литературы, организацию полевых выездов и поддержку; В. А. Коноваловой за полезные советы по оформлению и содержанию работы; Е. С. Казанцевой за

консультации и поддержку; другим коллегам из лаборатории высших беспозвоночных ПИН РАН (Г.С. Ткачевой, Г.А. Анексеевой) за помощь в полевых сборах, советы и моральную поддержку; И. П. Большиянову и А. Ю. Щедухину за переданный материал; палеонтологам-любителям Р. Калабину и В. Г. Горбенко за предоставленные несколько экземпляров; Ю. В. Шуваловой и Т. С. Сергеевой за знакомство с методикой отбора проб для изотопного анализа; Р. А. Ракитову за проведение сеансов на сканирующем электронном микроскопе и рентгеновском микротомографе; С. В Багирову за консультации и помощь в фотографировании табулят. Также автор благодарен Г. С. Искюль за помощь с поиском необходимой литературы и советы, а также С. С. Терентьеву за переданный материал.

Глава 1. История изучения табулятоморфных кораллов

1.1. История становления современной систематики табулятоморфных кораллов

Первые упоминания табулят приходятся на долиннеевское время. Исследователи того времени относили табулят к сборной группе Zoophyta, включавшей организмы, которые обладали чертами как беспозвоночных животных, так и растений. В работах Карла Линнея (Linnaeus, 1758) табуляты относятся к Lithophyta – группе организмов, которые внешне напоминали растения, но обладали минеральным скелетом (Основы палеонтологии, 1962).

В конце XVIII – первой половине XIX века они неоднократно упоминаются в работах многих авторов под общим названием полипы.

К середине XIX века в работе (Milne Edwards et Haime 1849) данной группе кораллов присваивается современное привычное название – Tabulata. Их систематическое положение устанавливают в ранге подотряда отряда шестилучевых кораллов Zoantharia и выделяют в нем 4 семейства: Milleporidae, Favositidae (с 4 подсемействами: Favositinae, Chaetetinae, Halysitinae, Pocilloporinae), Seriatoporidae, Thesidae. Роды *Pyrgia* и *Aulopora* ими были отнесены к Zoantharia tubulosa. В состав данного подотряда, помимо непосредственно табулят в их современном понимании, вошли восьмилучевые кораллы, шестилучевые кораллы, мшанки, гелиолитиды, гидрозои и ругозы и не вошли аулопорида. Введенную им систематику позднее принимали и использовали А. д'Орбиньи, Э. И. Эйхвальд, Э. Фроментель и другие (Соколов, 1955).

На протяжении XIX – первой половины XX веков продолжались попытки установить связи табулят с разными подклассами кораллов. Например, А. Е. Верилл считал, что Zoantharia Tabulata не являются естественной группой и должны быть частично отнесены к гидроидным, частично к мадрепоровым кораллам (Verill, 1867, 1872). Г. Линдстрем обратил внимание на неоднородность данной группы, им были исключены многие роды, принадлежащие Bryozoa и Hydrozoa. Так же он указал на обособленность гелиолитид, но вместе с фавозитидами отнес их к Zoantharia Perforata, то есть к Hexacorallia. Роды *Syringopora*, *Flatcheria* и *Michelinia* исключаются им из состава табулят, как более близкие к ругозам (Lindström, 1873, 1876). К. А. Циттель большинство табулят (рода *Aulopora*, *Syringopora*, *Halysites*, *Thesia*, *Calapoecia*) и всех гелиолитид относил к Alcyonaria (Zittel, 1876–1880). Г. А. Никольсон считал возможным отнесение к Hexacorallia только фавозитид, относя остальных табулят частично к мшанкам, а частично к Alcyonaria (Nicholson, 1889). В работах Г. Герта высказывается сходный с Никольсоном взгляд на систематическое положение табулят. Также им было предложено подразделение табулят на две группы – Cryptoseptata (кораллы, у которых септальный аппарат

стремится к обособлению, гексамерности, что определяет их близость с шестилучевыми кораллами) и Pseudoseptata (кораллы, у которых септальный аппарат слабо развит и имеет большую изменчивость рядов септальных элементов). К первой группе он относит гелиолитид и большую часть фавозитид, а ко второй Auloporidae, Trachypsammidae и роды *Michelinia*, *Palaeacis*, а также другие роды, обнаруживающие близость к Alcyonaria (Gerth, 1908, 1910). Табулят к шестилучевым кораллам относили А. А. Штукенберг и М. Э. Янишевский, за исключением отрядов Syringoporida и Auloporida, относимых ими к Alcyonaria (Штукенберг 1888, 1895, 1904, 1905; Янишевский, 1900). Н. Н. Богатырев в своих работах всех табулят относит к Hexacorallia (Богатырев, 1899). Уже к середине XX века от этого взгляда отказались. Это было связано с тем, что представления о близости табулят и гексакораллов обычно предусматривали неизбежное разделение табулят на Hexacorallia и Alcyonaria, причем грань между ними оставалась весьма условной, несмотря на значительные различия в строении скелета у современных шести- и восьмилучевых кораллов.

Также, в этот период широко распространяется теория о близости и возможной родственности табулят с Alcyonaria. Эти взгляды развивали Г. Н. Мозли, Г. Долфусс, Ф. У. Сардесон. Их исследования были основаны на изучении и сравнении родов *Heliolites* (рассматриваемых в качестве представителей табулят) и современных *Heliopora*, которое показало их родство и, следовательно, близость Tabulata и Octocorallia. Также большое значение для развития этих взглядов имело сильное сходство представителей рода *Syringopora*, а также многих представителей отряда Syringoporidae в целом с современной *Tubipora*. Результаты данных исследований позволили рассматривать табулят в качестве вымершей группы, непосредственно предшествовавшей восьмилучевым кораллам (Moseley, 1881; Dolfuss, 1875; Sardeson, 1896).

Сходство большинства сравниваемых ископаемых и современных форм обуславливается конвергенцией, о которой авторы тех лет не подозревали, в результате чего эти исследования сильно повлияли на восприятие табулят в качестве группы, предшествующей восьмилучевым кораллам (Соколов, 1955). На этом основании Сардесон отнес всех табулят к различным отрядам современных Alcyonaria. В результате он выделил основные линии Cnidaria: Tabulata – Octocorallia и Rugosa – Hexacorallia (Sardeson, 1896). Представленная новая схема классификации Tabulata – Octocorallia ликвидировала Tabulata как самостоятельную таксономическую единицу (Соколов, 1955). Той же позиции придерживался и Г. Штейнман (Штейнман, 1909). В ключе данной теории Г. Х. Свиннертон предлагает полностью отказаться от употребления термина Tabulata (Swinerton, 1923). В работе Фентонов данный термин используется исключительно в качестве условного обозначения палеозойских Alcyonaria (Fenton, Fenton, 1938).

В. Ж. Окулич, проводя систематическую ревизию табулят, распределил их между тремя подклассами кораллов: *Tabulata*, *Hexacorallia* и *Schizocorallia* (новый подкласс, включающий семейства *Heliolitidae*, *Chaetetidae* и *Tetradiidae*). В составе *Alcyonaria* он оставил роды табулят, у которых он предполагал присутствие соединительных пор. Таким образом, в отличие от предшественников, разделяющих табулят между *Alcyonaria* и *Hexacorallia*, Окулич отнес к альционариям именно пористых табулят, однако без каких-либо пояснений на этот счет (Okulitch, 1936, 1937, 1939). Г. Вудс (1958) обращает внимание, что табуляты не могут достоверно быть отнесены ни к *Zoantharia*, ни к *Alcyonaria*, а образуют самостоятельную группу среди *Anthozoa* и в своем происхождении могут быть связаны с древними формами ругоз (Woods, 1958).

С 20-х до начала 50-х годов XX века теория о тесной связи *Tabulata* и *Alcyonaria* имела абсолютное господство в отечественной литературе. Наиболее весомым контраргументом против данной теории являлись представления о принципиальной разнице в происхождении скелетов представителей этих групп кораллов. Скелет восьмилучевых кораллов является мезоглеальным или внутренним, тогда как колониальный скелет табулят эктодермальный или наружный, что обнаруживает сходства с другим палеозойским подклассом кораллов – *Rugosa* (Соколов, 1955). Одним из первых предположение о родстве табулят и ругоз высказал Э. Д. Чапман еще в конце XIX века (Chapman, 1893).

Это стало основанием для попыток обоснования их филогенетического родства. Р. Ведекинд предположил, что табуляты являлись предками ругоз (Wedekind, 1927). Теорию о близости табулят, в той или иной степени, также разделяли С. Смит, У. Х. Истон, Р. С. Басслер (Smitt, 1945; Easton, 1944; Bassler, 1950). В результате попыток обнаружения связи табулят и ругоз был установлен ряд их общих признаков, которые полностью исключили возможность отнесения табулят к восьмилучевым кораллам. Однако все попытки отнести табулят к ругозам столкнулись с непреодолимыми трудностями на основании больших различий в морфологии этих кораллов. Таким образом, все попытки подчинения табулят ругозам представляют наиболее радикальную точку зрения в ревизии систематики табулят (Соколов, 1955).

Идеи о возможности обособления табулят в качестве самостоятельного подкласса *Anthozoa* возникают в 20-е годы XX века. О. Абель одним из первых обратил внимание на самостоятельность ветви *Tabulata*, несмотря на достаточную неоднородность ее состава, и противопоставил ее *Alcyonaria* и *Zoantharia*. Кроме того, он рассматривал гелиолитоидей отдельно от всех остальных табулят на основании наличия у них промежуточного скелета – цененхимы, не характерного для всех остальных табулят (Abel, 1920).

В отечественной литературе М. В. Павлова первой выделила табулят в качестве самостоятельного подкласса Anthozoa, за исключением лишь гелиолитид, которых она относила к Alcyonaria (Павлова, 1927). В. Б. Порфирьев рассматривал табулят в ранге отряда, однако подчинял его непосредственно Anthozoa (Порфирьев, 1937).

Также исследования Б. Б. Чернышева, А. Н. Иванова, Б. С. Соколова, Р. С. Басслера обосновали отнесение Tetradiida к табулятам (Чернышев, 1938; Иванов, 1940; Соколов, 1950; Bassler, 1950).

Таким образом, спустя столетие с момента опубликования первой систематики табулят Мильн-Эдвардса и Хайме, уже были рассмотрены все возможные теории о филогенетическом родстве табулят с другими подклассами кораллов, неоднократно проводились ревизии, исключившие из состава табулят большинство таксонов, не относящихся к Anthozoa и была установлена самостоятельность Tabulata. К середине XX века, Соколов (1947 – 1955), установил родственные связи между отдельными крупными группами табулят, упрочнил филогенетическое положение табулят в качестве подкласса и исключил ряд чужеродных групп. Соколов исключил из состава табулят группу Chaetetida на основании полнейшего отсутствия септальных образований, специфичного способа вегетативного размножения в виде продольного деления, часто неполного, трабекулярного строения стенки, распадающейся иногда на отдельные столбики. Также им была исключена из состава табулят и группа Heliolitida на основании наличия у них цененхимы, строго поперечного числа септальных образований – 12, отсутствия внутрискелетного сообщения между отдельными кораллитами, особого способа вегетативного размножения – цененхимального почкования. Им была обоснована самостоятельность Tabulata в качестве подкласса кораллов. Вследствие значительной разнородности табулят, их объединение в составе Zoantharia препятствовало разработке систематики этой группы и приводило к противоречивым выводам относительно их систематического положения. В 1955 году была опубликована монография Соколова «Табуляты палеозоя Европейской части СССР», в которой группа полностью систематизируется, табуляты рассматриваются в ранге самостоятельного подкласса кораллов, который подразделяется на два отдела (Communicata – обладающие соединительными образованиями и Incommunicata – без соединительных образований), которые в свою очередь включают в себя отряды: Favositacea, Syringoporacea, Sarcinulacea, Auloporacea, Lichenariacea, Tetradiacea, Halysitacea.

В 1956 году выходит первый том многотомного справочника «Treatise on Invertebrate Paleontology», посвященный кишечнополостным (Part F). Д. Хилл и Э. Ч. Стюм рассматривают табулят в качестве отряда подкласса Zoantharia. В составе отряда Tabulata ими выделяются следующие семейства: Chaetetidae, Syringophyllidae, Heliolitidae, Favositidae, Halysitidae,

Auloporidae (Hill, Stumm, 1956). Данные о систематике табулят в этой работе основаны на работах Сардесона, Герта, Окулич и не учитывают последние результаты, полученные годом ранее Соколовым.

Следующая крупная фундаментальная работа, посвященная многосторонней характеристике табулят, появляется в 1962 году в виде одного из томов сборника «Основы палеонтологии» под редакцией Б. С. Соколова, посвященный губкам, археоциатам, кишечнополостным и червям. Здесь Tabulata уже рассматриваются в качестве самостоятельного подкласса класса Anthozoa и включает в себя следующие отряды: Favositida, Syringoporida, Sarcinulida, Auloporida, Lichenariida, Tetradiida, Halysitida. В качестве главных признаков, характерных для всего подкласса Tabulata Соколов выделяет: 1) общность начальных форм онтогенеза, проходящих через начальную аулопороидную стадию; 2) общее для всех родов эктодермальное происхождение скелета с характерными типами пластинчатой и трабекулярной микроструктурами стереоплазмы; 3) незначительные размеры кораллитов, за редкими исключениями (некоторые виды *Michelinia* и *Favosites*), а также простота внутренних скелетных образований и их слабая дифференциация; 4) общий план строения септального аппарата, формирующий несколько специфических типов; 5) наличие двух типов колониального скелета: сообщающегося с развитием соединительных пор или трубочек и свободного, для которого характерно отсутствие каких-либо соединительных образований; 6) общий тип бесполого размножения, преимущественно в виде бокового или промежуточного почкования; 7) общие черты отношения к обстановке обитания (Соколов, 1962).

Гелиолитиды выделены в качестве самостоятельного подкласса Heliolitidea, включающего три отряда: Protaraeida, Heliolitida и Proporida (Соколов, 1962). Эта работа стала продолжением крупной ревизии систематики табулят, опубликованной ранее Соколовым (Соколов, 1955).

Также большую роль в исследовании табулят на территории нашей страны сыграло проведение нескольких Всесоюзных симпозиумов по изучению ископаемых кораллов (1963–1978) (Дубатов, Соколов, 1973).

Последняя крупная фундаментальная работа, посвященная всестороннему обзору подкласса Tabulata, вышла в 1981 году в виде одного тома сборника «Treatise on Invertebrate Paleontology» за авторством Д. Хилл. За основу для систематики табулят была принята концепция Соколова с небольшими изменениями (Соколов, 1962). В данной работе Tabulata также рассматривается в качестве самостоятельного подкласса, включающего отряды: Chaetetida (под вопросом), Tetradiida, Sarcinulida, Favositida, Heliolitida, Auloporida. Здесь отряд Syringoporida

включен в отряд Auloporida в качестве одного из надсемейств – Syringoporoidea; отряд Lichenariida включен в отряд Chaetetida в качестве семейства Lichenariidae; отряд Halysitida включен в отряд Heliolitida в ранге подотряда Halysitina (Hill, 1981).

В 1986 году выходит обширная монография И. И. Чудиновой «Состав, система и филогения ископаемых кораллов. Отряд Сирингопорида». В данной работе был комплексно изучен обширный материал сирингопорид из различных стратиграфических интервалов и географических областей. Выделено множество новых родов сирингопорид, подробно изучен астогенез, онтогенез и почкование, уточнено геологическое распространение. Впервые разработана филогения сирингопорид (Чудинова, 1986).

Систематическое положение гелиолитоидей наиболее полно пересматривается в работе О. Б. Бондаренко «Система гелиолитоидей». Всех гелиолитоидей автор относит к подклассу Tabulatomorpha Sokolov, 1971 (=Tabulata) в ранге надотряда Heliolitoidea, включающего отряды: Coccoseridida, Proporida, Khangalitida, Heliolitida (Бондаренко, 1992). В более поздних работах Н. К. Оспановой отмечается обособленность гелиолитид от остальных табулят, выраженная в постоянстве симметрии септального аппарата, наличии хорошо развитой цененхимы, отсутствии каких-либо коммуникаций между отдельными кораллитами и предполагается возможность повышения таксономического ранга гелиолитид до подкласса (Ospanova, 2010).

Также недавно было пересмотрено систематическое положение тетрадиид. Х. М. Стил-Петровичем, на основании детального изучения морфологии ордовикских тетрадиид, были сделаны выводы о принадлежности их к красным водорослям (Steel-Petrovich, 2009a, 2009b, 2010).

Таким образом на данный момент в подкласс Tabulata включают четыре отряда: Auloporida, Favositida, Sarcinulida, и еще один из отрядов – Heliolitida разными исследователями рассматривается в качестве отряда табулят, либо ему присваются более высокие таксономические ранги.

1.2. История изучения микроструктуры табулят

Впервые микроструктуру стенки кораллов изучил А. Струве. Значительная часть этой работы посвящена изучению микроструктуры ругоз, гексакораллов, хететид и строматопороидей, однако немного внимания уделено и микроструктуре табулят. Струве удалось изучить микроструктуру представителей родов *Favosites*, *Michelinia*, *Alveolites*. Для первых двух родов он указал микроструктуру, представленную тонкими волокнистыми пучками,

расположенными параллельно стенкам, а для третьего рода – трабекулярной структурой (Struve, 1898).

Первая половина 20 века характеризуется широким распространением микроскопического метода изучения скелетных структур кораллов и, в частности, табулят. М. Лекомпт выделил два типа микроструктуры – радиальную и концентрически слоистую (Lecompte, 1936). Д. Г. Сванн в процессе изучения микроструктуры стенок фавозитид пришел к выводу об их пятислойности – внешние два слоя сложены волокнистым кальцитом буровато-желтого цвета, а внутренние три слоя значительно более тонкие – центральный из прозрачного гомогенного криптокристаллического кальцита и два периферических, в которых кальцит имеет волокнистую структуру и окрашен в буровато-желтый цвет (Swann, 1947).

Д. Ле Мэтр описала микроструктуру стенок для родов *Holacanthopora*, *Maurenia*, *Cleistopora*, *Stratophyllum*, *Pleurodictyum* фавозитид (Le Maitre, 1954, 1957, 1959). В работах А. Стасинска было рассмотрено строение альвеолитид и некоторых других табулят (Stasinska 1953, 1954). И. Крайц описал микроструктуру некоторых фавозитид (Kraicz, 1935, 1937). Значительный вклад в накопление данных о микроструктуре различных таксонов табулят внесли Ж. Лафуст и И. Плюсквеллек. Ими была описана структура стенок для родов *Thamnopora*, *Thecia*, *Striatopora*, *Favosites*, *Bayhaium*, *Kerforneidictium*, *Kiaerites*, *Cladochonus*, *Rhizopora*, *Dendropora*, *Roemeria* представителей отряда Micheliniiida (Lafuste, 1958a, 1958b, 1959a, 1959b, 1962, 1963, 1979, 1981; Lafuste, Plusquellec, 1976, 1985, 1987, 1988; Lafuste, Tourneur, 1988, 1990; Plusquellec, Tourneur, 1998 и др.).

Соколов в своей работе «Табуляты палеозоя европейской части СССР» обобщает известные на тот момент данные о микроструктуре табулят и приводит характерные типы микроструктуры для разных родов (Соколов, 1955). М. А. Смирнова, изучая стратиграфическое значение нижнедевонских табулят Центрального Таймыра, отметила микроструктуру стенки некоторых таксонов (Смирнова, 1965). В работах И. И. Чудиновой подробно описывается различные типы микроструктуры стенки для представителей отряда Syringoporida (Чудинова, 1971). Ф. Е. Янет описала наблюдения о стенках некоторых среднедевонских фавозитид и альвеолитид (Янет, 1965, 1971). В. Н. Дубатолов указал на таксономическое значение микроструктуры табулят (Дубатолов, 1971).

М. Като (1968) удалось найти много общих признаков в строении стенок кораллов, указывающих на их родство. Им было выделено два типа микроструктуры стенок табулят: фибронормальная и трабекулярная. Он установил, что первый тип микроструктуры характерен для родов: *Aulopora*, *Beaumontia*, *Cladopora*, *Coenites*, *Emmonsia*, *Favosites*, *Trachypora*,

Michelinopora, *Pachypora*, *Planalveolites*, *Protomichelinia*, *Roemeria*, *Striatopora*, *Tetrapora*, *Vaughania*, а второй тип для родов: *Diploepora*, *Lichenaria*, *Lyopora*, *Nyctopora*, *Palaeacis*, *Sarcinula*, *Tetradium*, *Thecia*, *Propora* (Kato, 1968).

Из современных исследователей микроструктуры табулят стоит отметить имена И. Коронадо, А. Перец-Хуэрта, С. Родригез. За последнее десятилетие ими был сделан ряд работ, посвященных биоминерализации и детальному исследованию микроструктуры скелета многих синрингопорид (Coronado et al., 2014; Coronado, Rodrigues, 2016 и др.). Также Ю. Заика занимался изучением микроструктуры стенки отдельных нижнепалеозойских фавозитид. Он выделил семь типов микроструктуры кораллитовой стенки и установил, что некоторые из них характерны для определенных стратиграфических диапазонов, что может указывать на отражение во вторичной микроструктуре фавозитид некоторых особенностей первоначальной структуры (Zaika, 2010).

Таким образом, описание микроструктуры стенки и других скелетных элементов стало неотъемлемой частью изучения табулят. Часто в современных работах более или менее подробно приводится описание микроструктуры и при описании новых видов. Для некоторых таксонов эта характеристика стала важным таксономическим признаком.

1.3. История изучения морфогенеза табулят

Изучение морфогенеза табулят проделало большой путь сквозь три столетия – от простых описаний ископаемых скелетов до сложных палеобиологических реконструкций с использованием современных технологий.

Накопление данных о морфогенезе табулят началось с момента публикации первых описаний видов этой группы организмов. Первоначальный этап изучения морфогенеза табулят можно назвать описательным. На этом этапе табуляты изучались в первую очередь как объекты систематики и стратиграфии. С конца XVIII до середины XX века публикуется большое количество описательных работ, многие из которых были уже упомянуты в разделе об истории становления современной систематики табулят.

Немалый вклад в накопление знаний о многообразии форм табулятоморфных кораллов и строении их скелета внесли многочисленные региональные исследования первой половины XX века. Многие из них посвящены изучению табулят Западной Европы. Ф. Херич в своих работах описал большое количество кораллов, в том числе и табулят, из силурийских, каменноугольных и пермских отложений Западной Европы (Heritsch, 1916, 1918, 1928, 1934, 1936, 1939a, 1939b и др.). В работах М. Лекомпт описываются многочисленные девонские табуляты Западной Европы

(Lecompte, 1933, 1936, 1939). Некоторые работы Ф. Прантл посвящены изучению девонских табулят Чехии (Prantl, 1942, 1949, 1957).

Исследованием табулят Северной Америки в этот период занимались Р. С. Басслер, Ч. Э. Бичер, К. Л. Фентон и М. А. Фентон, У. Х. Истон, Р. С. Мур, Р. М. Джеффордс и другие. Басслер исследовал палеозойские кораллы штатов Мэрилэнд и Теннесси, в частности, ряд его работ посвящен описаниям силурийских и девонских табулят, в основном фавозитид (Bassler, 1913, 1919, 1932, 1935, 1944, 1950). Интерес представляют работы Бичера, посвященные исследованиям астогенеза и онтогенеза фавозитид на примере нескольких видов. Автор обращает внимание на шестилучевую симметрию кораллитов, ее изменение в процессе индивидуального развития отдельных кораллитов и ее связь с формой полипняка (Beecher, 1891a, 1891b). Фентоны занимались изучением девонских табулят штатов Огайо и Айова. Ими был описан ряд новых видов и несколько новых родов аулопорид, а также проведено сравнение некоторых аулопорид с мшанками (Fenton, Fenton, 1924, 1937a, 1937b, 1938; Fenton, 1927, 1937). Истон привел описания видов сиринопорид и фавозитид из каменноугольных отложений штата Арканзас (Easton, 1942, 1944). Мур и Джеффордс занимались изучением и описанием каменноугольных кораллов окрестностей штата Техас (Moore, Jeffords, 1945).

Наиболее известные исследования табулят Азии принадлежат Т. К. Хуанг, Х. Ябэ и И. Хаясака, Х. Мансю и др. Хуанг и Мансю привели описания некоторых пермских фавозитид Китая (Huang, 1932; Mansuy, 1912). Ябэ и Хаясака описали пермских и девонских фавозитид из Японии, Кореи и Китая (Yabe, Hayasaka, 1915).

Исследованиям силурийских, девонских, каменноугольных, и пермских Австралийских табулят посвящены работы Р. Этеридж, Д. Хилл, О. А. Джонс (Etheridge, 1891, 1899; Hill, 1934, 1936, 1954; Jones, 1927, 1936, 1937, 1942, 1944).

Табулят девона Северной Африки изучала Ле Мэтр (Le Maitre, 1954, 1956).

Особое внимание стоит уделить отечественным исследователям табулят. В 30-е годы XX века в Советском Союзе выходят многочисленные работы Б. Б. Чернышева и Л. Б. Рухина, показавшие важное прикладное значение табулят для стратиграфии. С этих пор интерес к табулятам, как к важной стратиграфической группе резко возрастает на территории нашей страны (Дубатов, Соколов, 1973). В этот период проводятся многочисленные исследования и описания табулят из разных регионов СССР. Табуляты ордовика и силура восточной части Сибири изучали Б. С. Соколов и Ю. И. Тесаков (Соколов, Тесаков, 1963); силура и девона Алтае-Саянского региона В. Н. Дубатов, Н. В. Миронова, П. С. Дзюбо (Дубатов, 1953, 1956, 1952 и др.; Миронова, 1957, 1960, 1965 и др.; Дзюбо, 1960 и др.); силура, девона и карбона Урала – Ф.

Е. Янет, В. Д. Чехович, Е. И. Качанов (Янет, 1965, 1971 и др.; Чехович, 1955 и др.; Качанов, 1965 и др.); карбона Донбасса – Н. П. Василюк (Василюк, 1960 и др.); ордовика, силура, девона Русской платформы – К. А. Ермакова, Э. Р. Клааманн (Ермакова, 1958, 1960, 1962 и др.; Клааманн, 1966 и др.); силура, девона Средней Азии – А. И. Ким, В. Л. Лелешус, В. Д. Чехович (Ким, 1962 и др.; Лелешус, 1966 и др.; Чехович, 1955, 1964 и др.); ордовика, силура, девона Казахстана – В. Ф. Барская, О. Б. Бондаренко, О. П. Ковалевский, О. Б. Шаркова (Барская и др., 1963; Ковалевский, 1965 и др.); ордовика, силура и девона арктических районов – М. С. Жижина, М. А. Смирнова (Жижина, 1954 и др.; Смирнова, 1965 и др.); ордовика Северо-Востока Сибири – Б. В. Преображенский, В. Н. Староверов (Преображенский, 1968 и др.; Староверов, 1966).

Широкое изучение, описание новых таксонов и активное накопление ископаемого материала позволило значительно расширить знания о природе табулят, определить их место в системе животного мира и заложило фундамент для дальнейшего более глубокого изучения табулят с точки зрения биологии.

Дальнейший толчок для более глубокого изучения морфогенеза табулят сделало появление сканирующего электронного микроскопа и изучение микроструктуры скелетных элементов, которое позволило строить предположения о соотношении мягкого тела и скелета табулят.

Во второй половине XX века появляется несколько крупных работ, рассматривающих процессы почкования, образования форм колоний, эволюции табулят. Бондаренко рассматривает возможные линии эволюции табулят, обращая внимание на форму полипняка различных отрядов табулят в разные геологические эпохи, обнаруживая закономерности происхождения массивных форм скелета от более простых стелющихся (Bondarenko, 1967). Позже в «Системе гелиолитоидей» также подробно рассматривается морфология и эволюция гелиолитоидей (Бондаренко, 1992). В работе Т. Т. Шарковой, на примере родов *Alveolites*, *Paleofavosites*, *Favosites* и *Scoliopora* подробно описываются типы вегетативного размножения у табулят, представленные внутричашечным почкованием и продольным делением (Шаркова, 1971). Интересна работа Б. В. Преображенского «Морфология и палеоэкология табулятоморфных кораллов», в которой он подробно описал морфологию скелета, типы микроструктур, проблемы колониальности, стадийность роста, функциональную морфологию соединительных образований, палеоэкологию (Преображенский, 1982).

В 1985 году была обнаружена революционная находка для понимания строения мягкого тела фавозитид и его соотношения со скелетом. П. Коппер описал обнаруженных в силурийских

отложениях восточной Канады представителей рода *Favosites*, сохранивших окаменелые полипы (Copper, 1985).

Д. Нобл и Д. Д. Ли, на основании сравнения онтогенеза (индивидуального развития полипа) и астогенеза на отдельных колониях, высказали идею о различной степени интеграции отдельных полипов в колонию у различных видов табулят, несмотря на наличие соединительных образований, объединяющих индивидуальные полипы в единый организм (Noble, Lee, 1990). Интересна работа К. Баец с соавторами, в которой рассматривается астогенез колонии *Michelinia* (Baets et al., 2010).

К. Т. Скраттон описал онтогенез протокораллита и астогенез колонии некоторых представителей рода *Aulopora* (Scrutton, 1990).

Наиболее значимые современные исследователи, также затрагивающие тему морфогенеза табулят – М. Бадпа, И. Коронадо, Я. Ибараки, С. Нико, А. Перец-Хуэрта, И. Плюсквеллек, С. Родригес, Д. Тазава (Niko et al., 2009; Coronado et al., 2015; Coronado, Rodrigues, 2016; Niko et al., 2018; Niko, Badpa, 2021).

С начала XXI века, в связи с возросшей доступностью современного оборудования, которое позволяет перейти на качественно новый уровень изучения ископаемого материала, появилась возможность более детального изучения морфогенеза кораллов. Использование метода компьютерной томографии позволило изучать внутреннее строение полипняка, не уничтожая при этом образец. Исследование астогенеза колонии стало значительно удобнее, а получаемый результат более ясным.

Несмотря на продолжительную и очень богатую историю изучения табулят, современных детальных исследований морфогенеза с использованием новейших методик не так уж и много и все они фрагментарны, охватывая лишь представителей отдельных видов. Таким образом, изучение морфогенеза табулят представляет одно из наиболее перспективных направлений изучения табулят в текущем веке.

Глава 2. Общая характеристика подкласса Tabulata

2.1. Морфология и терминология скелета

Морфология и терминология скелета современных и ископаемых кораллов детально изучена и опубликована в ряде научных работ (Догель, 1981; Соколов, 1955; Hall, 1956; Соколов, 1962 1962; Hall, 1981; Фомин, 1971; Преображенский, 1982 и др.). Табуляты составляют один из наиболее многочисленных подклассов кораллов, и их основные морфологические элементы совпадают с общепринятыми для всего класса. Однако особенности организации и строения их скелета требуют дополнительных пояснений и, в некоторых случаях, специальных терминов. В этой работе использована терминология, предложенная для табулят Б. С. Соколовым в работе «Табуляты палеозоя европейской части СССР» и «Основы палеонтологии», а также из «Treatise on Invertebrate Paleontology. Part F» с незначительными дополнениями и актуальными данными по отдельным морфологическим элементам на основании современных научных работ.

Для всех представителей подкласса Tabulata характерно наличие известкового колониального скелета, называемого полипняком или полипарием (corallum - в англоязычной литературе) (Hill, 1981). Полипняк состоит из многочисленных кораллитов (твердый скелет, формируемый отдельным мягкотелым полипом колонии), которые могут сообщаться друг с другом посредством специальных соединительных образований. Иногда боковая и нижняя поверхности полипняка имеют общую морщинистую стенку, покрывающую все кораллиты снаружи. Этот покровный слой полипняка называют голотекой или базальной эпитекой (в месте прикрепления полипняка к субстрату) (Соколов, 1962) (рис. 1).

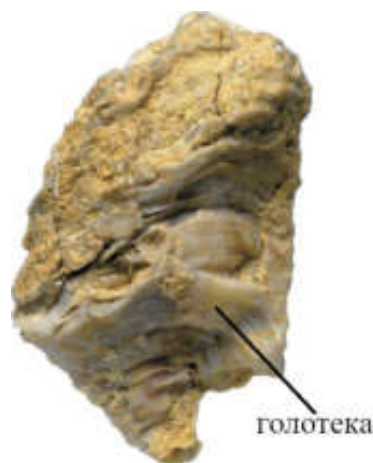


Рис. 1. Голотека у представителя рода *Michelinia*.

В зависимости от характера соотношения кораллитов, их формы и способа почкования, выделяют разные типы полипняков. Основные из них - массивные (кораллиты плотно примыкают друг к другу своими боковыми поверхностями), кустистые (между кораллитами

имеются свободные пространства) и стелющиеся (кораллиты стелются по поверхности субстрата, образуя вытянутые цепочки или сетки) (рис. 2). Каждый из этих типов включает большое количество вариаций формы кораллитов и слагаемой ими колонии (Соколов, 1962).

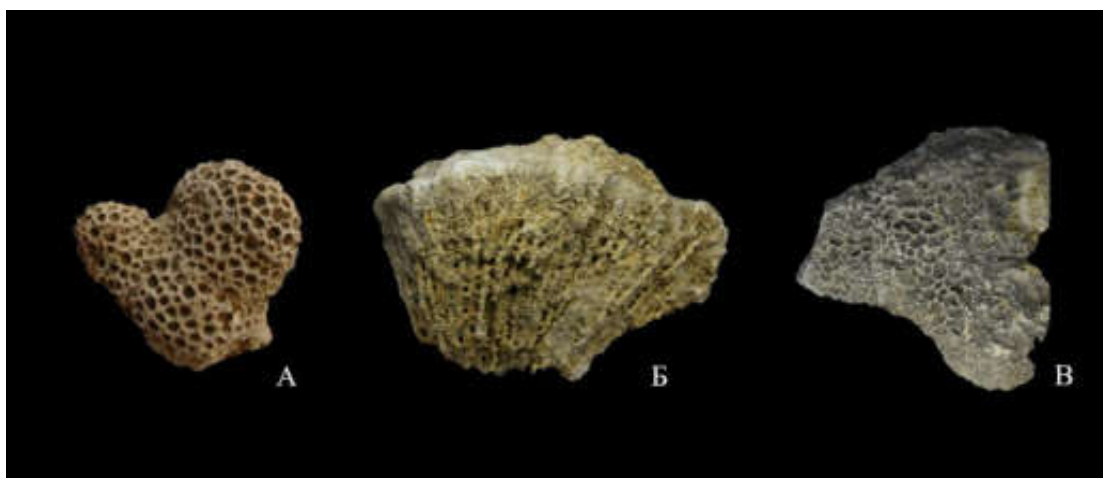


Рис. 2. Основные типы полипняков. А – массивный, Б – кустистый, В – стелющийся.

Выделяются также промежуточные формы, например, массивно-ветвистые, характеризующиеся маленькими размерами. Кораллиты в таких полипняках расходятся веерообразно от основания и их стенки утолщаются к периферии колонии. Такие полипняки принято называть тамнопороидными, т.к. они характерны для представителей рода *Thamnopora*, а также и некоторых других (Соколов, 1962).

Кустистые полипняки, преимущественно, сложены кораллитами с округлыми сечениями, располагающимися свободно и не соприкасающимися друг с другом. Однако у некоторых представителей *Halysitida* форма полипняков может изменяться до угловатой, несмотря на сохранение свободного расположения отдельных кораллитов колонии. Среди кустистых полипняков выделяется несколько промежуточных типов. Сирингопороидный тип характеризуется параллельным расположением кораллитов в колонии, связью кораллитов между собой при помощи специальных соединительных трубочек. Свободно-ветвистый тип колоний формируется в результате свободного бокового почкования в кустистых колониях. Для данного типа характерны кораллиты округлого сечения, свободно расходящиеся друг от друга и не обладающие какими-либо соединительными образованиями. Колонии хализитоидного типа характерны для хализитид. Они характеризуются срастанием кораллитов друг с другом двумя противоположными сторонами, в результате чего формируются изгибающиеся вертикальные ряды зачастую замыкающиеся и образующие внутри пустые пространства, называемые лакунами. В поперечном сечении такие колонии образуют вытянутые цепочки, состоящие из множества кораллитов вытянуто-овальной формы (Соколов, 1962).

Среди стелющихся полипняков наиболее распространен аулопороидный тип. Мелкие кораллиты, стелющиеся по субстрату, обычно вытягиваются в цепочку или образуют сетки разнообразной формы и размера. Также некоторые аулопорида формируют стелющиеся инкрустирующие колонии, кораллиты в которых располагаются очень тесно, образуя своеобразную скелетную пленку, полностью покрывающую субстрат (например, род *Mastopora*) (Соколов, 1955).

Сами по себе кораллиты, слагающие общее тело колонии, имеют разнообразную форму в поперечнике и размеры. Полигональные кораллиты характерны для массивных колоний, такая форма наиболее оптимальна для их плотного расположения. Когда кораллиты в колонии располагаются под углом, налегая друг на друга, они могут приобретать более сдавленные и вытянутые очертания вплоть до полулунных. Для кустистых полипняков более характерны кораллиты округлые до овальных. Однако нередки и угловатые до округло-угловатых. Полипняки стелющегося типа обычно состоят из рожкообразных кораллитов, округлых в очертании. Каждый кораллит в колонии ограничивается стенкой или текой. Тека может иметь различную толщину в зависимости от родовой принадлежности коралла. Снаружи тека покрывается очень тонким слоем внешнего покровного слоя – эпитеки. Обычно она имеет отличную от стенки окраску и резко отграничивается от стенки. Также на ее поверхности присутствуют характерные следы нарастания. В полипняках фавозитоидного типа слой эпитеки отделяет плотно расположенные стенки соседних кораллитов. Это явление можно наблюдать в шлифах, сделанных в поперечном сечении к кораллиту: стенки соседних кораллитов как правило сливаются в одну толстую общую стенку, однако иногда можно наблюдать более темную или более светлую линию, разделяющую эту стенку посередине на две более тонкие (рис. 3).

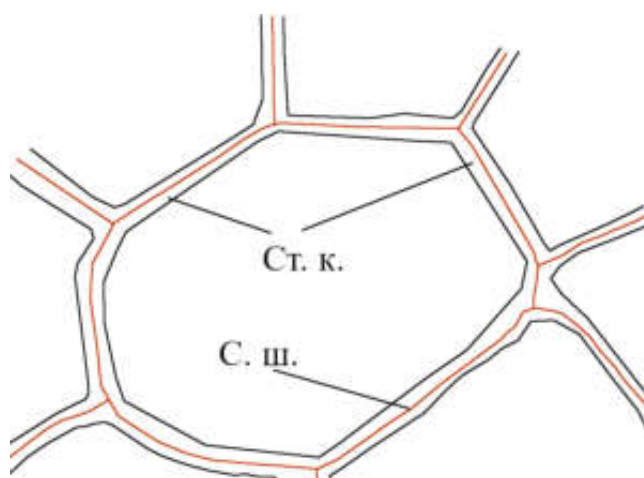


Рис. 3. Расположение срединного шва в стенке соседних кораллитов. Ст. к. – стенка кораллита; С. ш. – срединный шов.

Скелетное вещество, которое слагает элементы кораллитов, называют склеренхимой. Она представляет собой органогенно отложенный карбонат кальция. Разные формы периферического развития склеренхимальных структур внутри кораллитов носят название стереозоны (ободка). Стереоплазмой принято называть вторичные разрастания различных скелетных структур (Соколов, 1962).

Внутренняя полость кораллита содержит все основные скелетные элементы, являющиеся таксономическими признаками табулят. Палеонтологи обычно называют эту полость эндотекой или текариумом. Пространство внутри кораллита, не занятое скелетными элементами, называют *lumen* или просвет (Hill, 1981). Внутренняя полость кораллита по форме может значительно отличаться от его наружного очертания, что связано с ярко выраженным развитием стереозоны у некоторых представителей.

Чашками или чашечками называют ту часть кораллита, где располагалось мягкое тело кораллового полипа при его жизни. В скелете чашечка выражается в виде углубления в верхней части кораллита. Чашки табулят имеют небольшие размеры и разнообразную форму. Их форма частично отражает форму мягкого тела полипа. Строение чашек может указывать на взаимоотношения полипа и скелета, что важно для изучения морфогенеза. Чашки могут иметь связь между собой или быть разобщенными (рис. 4).

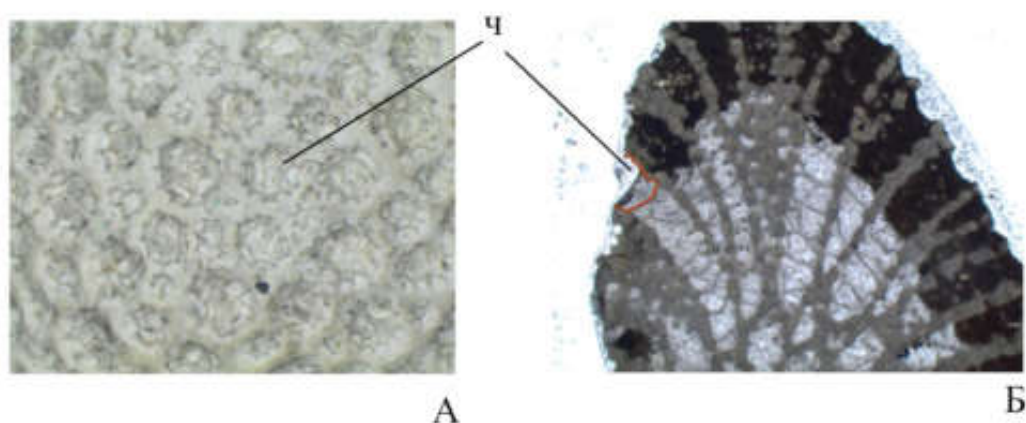


Рис. 4. Чашечки (ч). А – на поверхности цериоидной колонии, Б – в продольном шлифе, ограничены днищами.

Микроструктура стенок отражает форму чашечки: как правило, слоистость в склеренхиме параллельна или располагается под небольшим углом к эпитеке. Чашки могут принимать большое разнообразие форм. Они бывают: призматические, карманообразные, полулунные, цилиндрические, конические, лункообразные и другие, производные от них. Глубина чашки как

правило ограничена днищами, а при их отсутствии в качестве чашечки можно рассматривать всю полость кораллита (вероятно, в такой чашке полип занимал только верхнюю часть кораллита, держась на краях чашки). Также чашки могут быть закрыты крышечкой, называемой псевдооперкулюмом. Такие крышечки имеют на своей поверхности концентрическую морщинистость, подобную наблюдаемой на эпитеке. Обычно они имеют незначительно выпуклую форму в осевой части и несут отверстие. Данная скелетная структура формируется, либо в процессе приспособления полипа к изменившейся неблагоприятной обстановке, либо в процессе полного прекращения его деятельности. Формирование псевдооперкулюма происходит эпитекальным способом (Соколов, 1955).

Чашки многих табулят сообщаются между собой при помощи различных соединительных образований, служащих для связи гастральных полостей зооидов в одну общую систему. Помимо этого, соединительные образования также играли большую роль в вегетативном размножении коралла и в укреплении общей колониальной постройки. Среди основных типов соединительных образований выделяют соединительные поры и соединительные трубки. Соединительные поры – характерные коммуникации фавозитид. Они имеют вид сквозных отверстий, проходящих через теку и эпитеку стенок кораллитов (рис. 5). По форме поры бывают от округлых до вытянутых эллиптических. Иногда происходит сильное увеличение и оттягивание пор в короткие соединительные трубочки - их называют солениями. У некоторых фавозитид по всему периметру поры наблюдается тонкий выступающий бугорок, который называют поровым валиком. Также на некоторых экземплярах можно заметить, как пора прикрывается тонкой пластинкой, похожей на днище. Ее принято называть поровой пластинкой. Она формируется, как и днища, базальной эпитекой зооида в результате роста и редукции нижней части кораллита.

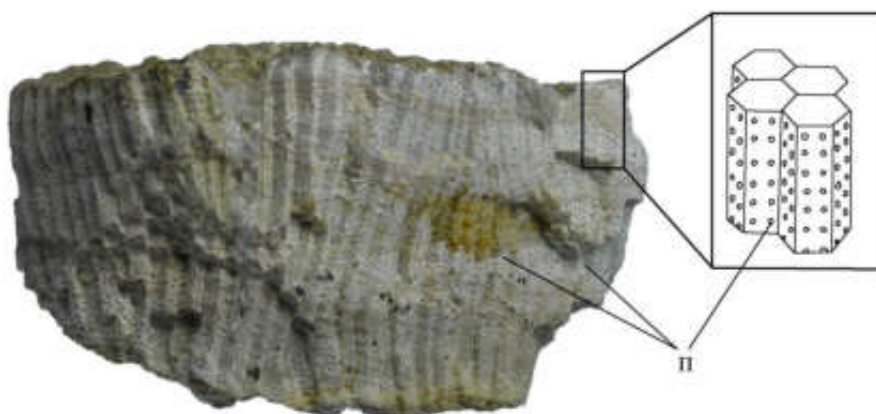


Рис. 5. Соединительные поры (п).

Соединительные трубки характерны для сиригопорид. Они выражаются в виде радиальных трубчатых выростов стенок кораллитов и имеют сечение от округлого до эллиптического. Соединительные трубки гомологичны соединительным порам и образовались в результате оттягивания пор при расхождении кораллитов. Закономерность расположения соединительных трубок также сходна с расположением соединительных пор. (Соколов, 1962) (рис. 6).

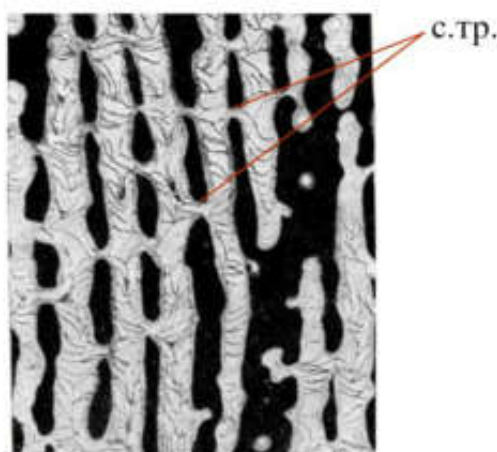


Рис. 6. Соединительные трубочки (с. тр.) (по Соколов, 1962).

Септальные образования, слагающие септальный аппарат, представлены вертикальными скелетными структурами, расположенными в полости кораллита. Септальный аппарат отражает строение мягкого тела полипа. Характерной особенностью септального аппарата табулят является то, что он формируется не в виде сплошных септ, как у большинства известных кораллов, а в виде небольших септальных образований, формирующих «псевдосепты». В отличие от ругоз и шестилучевых кораллов, для табулят не характерен порядок заложения септальных рядов. Большое влияние на проявление септальных образований оказывает сезонность и экологические условия, в некоторых случаях возраст. Тем не менее, немалое число таксонов табулят имеют более или менее постоянное число рядов септальных образований («псевдосепт»). Также у табулят в большинстве случаев отсутствует дифференциация септ на порядки (Соколов, 1962).

Септальные образования табулят имеют радиальное расположение и представлены шипиками, чешуйками, ребрами, струйками и различными их вариациями (рис. 7). Они располагаются вертикально в чашке коралла, зачастую более или менее ровными рядами, иногда хаотично. При более плотном расположении они могут сливаться между собой, образуя подобие

сплошной септы. Септальные образования табулят имеют осевой край (край, обращенный в сторону центральной оси кораллита) и периферический или базальный край, которым септальное образование крепится к стенке. Пространства, образующиеся между септальными образованиями, называют межсептальными. Базальные концы септальных образований могут представлять собой продолжение стенки кораллита или погружаться в склеренхиму стенки, а также могут брать свое начало и в эпитеке. Сплошные септальные структуры у табулят встречаются значительно реже и как правило типичны для наиболее древних представителей (Hill, 1981).

Большинство табулят не имеет никаких скелетных элементов в осевой зоне кораллита. Осевую зону могут пересекать только днища. У некоторых родов табулят происходит закручивание осевого конца септальных шпиков и таким образом создается некое подобие столбика. Днища некоторых представителей табулят также могут приподниматься в центральной части, создавая, таким образом, случайные осевые структуры (Hill, 1981).

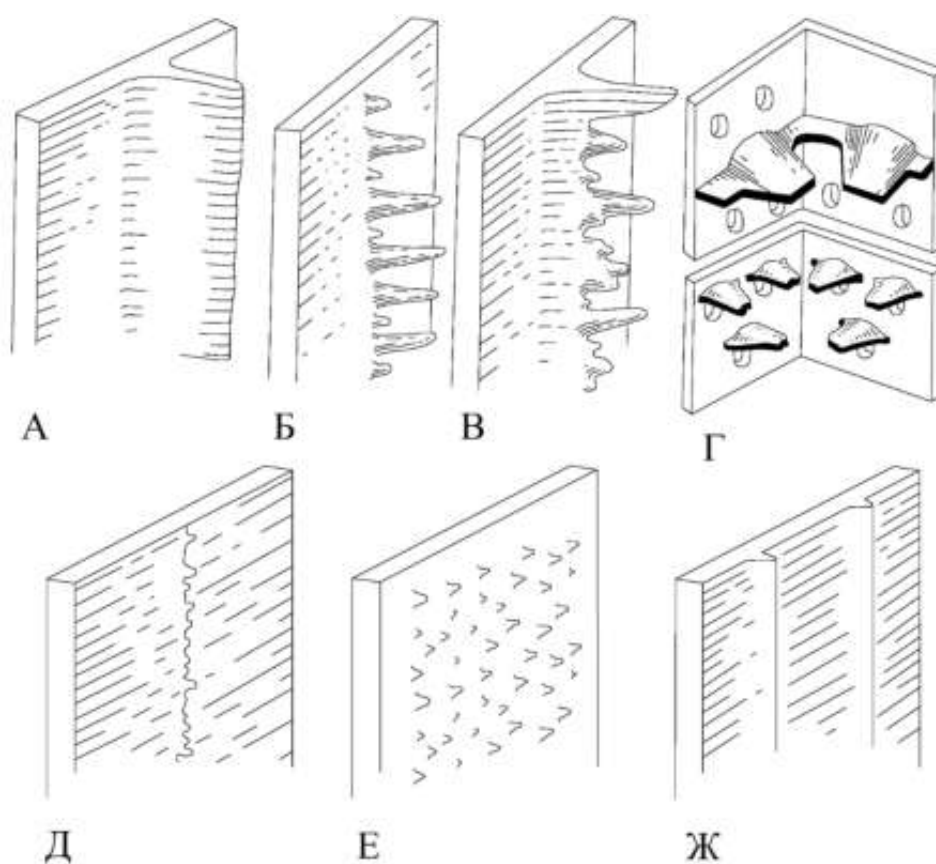


Рис. 7. Различные типы септальных образований (по Преображенский, 1982 с дополнениями и изменениями). А – септальные ребра; Б – ряды септальных шпиков; В – септальные ребра с осевыми

концами, осложненными септальными шипиками; Г – чешуйки или сквамулы; Д – ряды мелких септальных шипиков; Е – септальные шипики, хаотически распределенные по стенке кораллита; Ж – септальные струйки.

Днища (*tabula* в англоязычной литературе) - это горизонтальные и наклонные скелетные элементы, отделяющие полость чашки от остальной части кораллита. Они формируются базальной эктодермой полипа в процессе роста скелета и фиксируют, таким образом, перемещение зооида. Неравномерность в расположении днищ связана с различной скоростью роста стенок кораллита и скоростью формирования днищ зооидом. Наличие хорошо развитых днищ у табулят определило название всего подкласса, однако этот признак, хоть и характерен для большинства таксонов, не является обязательным. Среди табулят нередки формы, у которых днища полностью отсутствуют, например, рода *Pseudofavosites* и *Sutherlandia* (Соколов, 1950). Днища всегда имеют значительно меньшую толщину, чем стенки и никогда не проникают в стеночную склеренхиму. Идеально горизонтальные днища встречаются нечасто, зачастую они имеют наклонное положение и в большей или меньшей степени изгибающуюся форму. Выделяют два основных типа днищ - полные и неполные. Характерной чертой полных днищ является то, что они полностью пересекают просвет кораллита, не прерываясь. Неполные днища обычно прерываются, не имеют устойчивого горизонтального положения и чаще располагаются, прикрепляясь к септальным образованиям. Более часто неполные днища встречаются в форме, похожей на пузырчатую ткань. Нередко при таком расположении неполные днища несут большое количество вертикальных шипиков. По форме выделяются несколько основных типов днищ: горизонтальные, вогнутые, выгнутые, неправильные, неполные пузырчатые (или диссепименты), неполные наклонные, воронкообразные, а также большое количество производных от них (Соколов, 1962; Hill, 1981) (рис. 8).

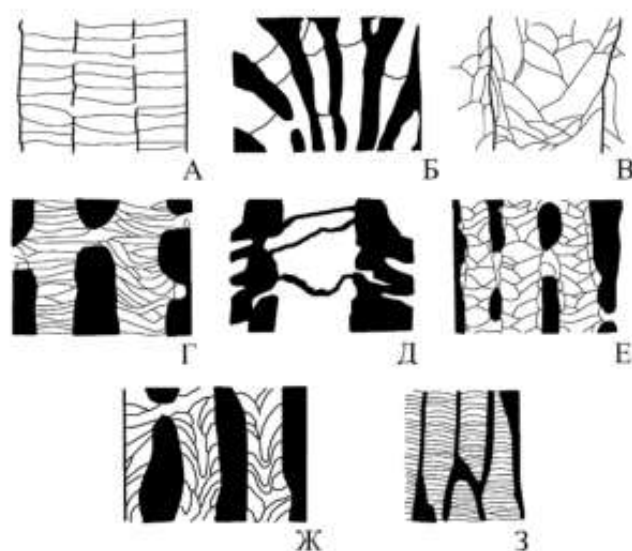


Рис. 8. Различные типы дний (по Соколов, 1962 с изменениями). А – Горизонтальные днии; Б – слабо вогнутые днии; В – неполные пузырчатые днии; Г – неправильные, прерывающиеся днии; Д – сильно изогнутые неправильные днии; Е – неполные днии, наклонные к оси кораллита; Ж – воронкообразные днии; З – полные слабовыпуклые днии.

Отряд *Heliolitida* выделяется среди всех табулят особенностями строения полипняков. Для них характерны массивные известковые полипняки, служившие скелетом для многочисленных небольших полипов, всегда связанных между собой ценосарком. Терминология, используемая для гелиолитид, зачастую повторяет терминологию, применяемую для описания морфологического строения табулят за редкими исключениями. Вследствие отсутствия унификации в терминологии гелиолитоидей, некоторые скелетные элементы различные авторы называют по-разному.

Полипняк гелиолитид, также, как и табулят, имеет эктодермальное происхождение, но обладает характерными особенностями. Вследствие того, что скелет продуцируется не только полипами (как у остальных табулят), но и связующей тканью – ценосарком, он имеет ярко выраженное дифференцированное по строению на две части строение. Первый компонент – сами кораллиты представлены скелетными постройками полипов, второй – связующий компонент в виде промежуточной ткани различного строения, объединяющей все кораллиты в одну массивную постройку и продуцируемый ценосарком (цененхима) (рис. 9).

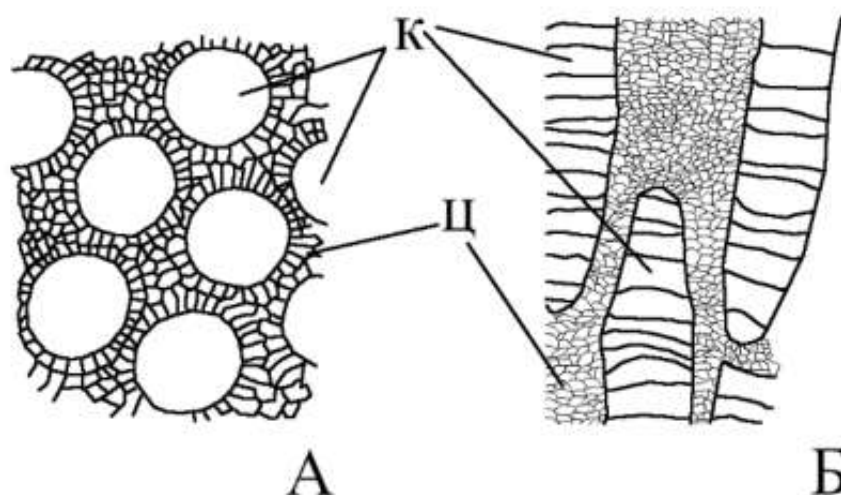


Рис. 9. Внутреннее строение скелета гелиолитид. А – поперечное сечение полипняка; Б – продольное сечение полипняка. к – кораллит, ц – цененхима.

Для всех гелиолитид характерно наличие исключительно массивного скелета с компактным расположением кораллитов. Ветвящиеся и стелющиеся формы среди них отсутствуют. По форме полипняков выделяют: корковидные, инкрустирующие, пластинчатые, желвакообразные, дискоидальные, полусферические и т.п. Строение промежуточного скелета (цененхимы) весьма разнообразно у разных таксонов. Выделяют три основных типа цененхимы по ее строению: трабекулярная, сложенная параллельно и плотно расположенными вертикальными трабекулами, трубчатая, состоящая из множества вертикальных трубочек и пузырчатая, сложенная пузырчатой тканью. Для трабекулярной цененхимы характерно наличие большого количества бугорков на поверхности. Трубчатая цененхима обычно сложена трубочками с полигональными очертаниями (в поперечнике), имеющими множество горизонтальных днищ или диафрагм. В процессе роста организма полипняк такого типа разрастается за счет увеличения количества трубочек в цененхиме. В различных источниках можно встретить разные названия этих скелетных структур: промежуточные трубки, тубулы, сифонопоры, цененхимальные трубки, ретикулярные трубки. Пузырчатая цененхима представлена скелетной тканью, полностью сложенной выпуклыми вверх (сонаправлено росту кораллитов), накладывающимися одна на другую тонкими пластинками, которые также называют везикулами, пузырями или диссепиментами. На выпуклых поверхностях пузырей часто обнаруживаются мелкие шипики (Соколов, 1962).

Цененхима плотно прилегает к кораллитам и окружает их. Иногда цененхима может служить стенкой для кораллита. Сами кораллиты иногда называют аутопорами, чашечными трубками или эндотекальными трубками. Кораллиты обычно имеют форму от округлой до звездчатой. Для гелиолитид характерно цененхимальное вегетативное размножение, однако иногда встречаются и случаи образования почек в чашках. Почка вновь образующегося зооида обычно образуется в ценосарке и в процессе дальнейшего развития начинает формировать скелет кораллита в продолжающей рост цененхиме.

У большинства гелиолитид фиксированное число септальных образований и оно равно 12. Исключение составляет семейство *Cyrtophyllidae*, у которого фиксируется до 36 – 40 септальных пластин. Септальный аппарат обычно представлен рядами шипиков или септальными пластинами. Септальные образования гелиолитид могут образовываться как из стенки кораллита, так и не быть связанными с ней, а погружаться глубже в цененхиму, уже вне пределов чашечки.

Осевые скелетные элементы кораллитов встречаются в виде ложных столбиков или псевдоколумел, образующихся в результате изгибания вверх осевых концов септальных шипиков.

Днища гелиолитид в большинстве случаев полные, хорошо развиты, горизонтальные или немного изгибающиеся. Однако встречаются также сильно изгибающиеся, редкие неполные или сильно видоизмененные вплоть до пузырчатой ткани. Также днища могут нести на своей поверхности вертикальные шипики. У самых древних гелиолитид днища могут отсутствовать.

2.2 Общая характеристика

Самые ранние формы кораллов, сходные с табулятами и зачастую интерпретируемые в качестве предковых для представителей данного подкласса, известны с кембрийского периода. К ним относятся представители родов: *Bija* Vologdin, 1932 из среднего кембрия Алтая и Западного Саяна, *Protoaulopora* Sokolov, 1950 из верхнего кембрия хр. Чингиз, *Cambrotrypa* Fritz et Howell, 1959 из среднего кембрия Канады, *Cambrophyllum* Fritz et Howell, 1955 из верхнего кембрия Канады (Соколов, 1950, 1962; Fritz, Howell, 1955, 1959). Самые ранние достоверные представители табулят известны с раннего ордовика и представлены аулопоридами. Уже к концу среднего ордовика табуляты достигают значительного расцвета и возникают первые сарцинулиды (роды *Sarcinula* Lamarck, 1816 и *Thecia* Milne-Edwards et Haime, 1849) и фавозитиды (род *Palaeofavosites* Twenhofel, 1914). В верхнем ордовике разнообразие табулят увеличивается, сарцинулиды достигают расцвета (наиболее многочисленны представители родов *Sarcinula*

Lamarck, 1816; *Uralopora* Sokolov, 1951; *Calapoezia* Billings, 1865), в отдельных районах Урала, Прибалтики и Северной Америки многочисленны представители родов *Palaeofavosites* Twenhofel, 1914; *Agetolites* Sokolov, 1955 фавозитид и рода *Aulopora* Goldfuss, 1829 аулопорид. На границе ордовика и силура происходит значительное изменение в составе кораллов. Полностью вымирают семейства Billingsariidae Okulitch, 1936, Syringophyllidae Roemer, 1883 и множество родов других семейств сарцинулид (Соколов, 1962).

На силурийский и девонский период приходится второй этап расцвета табулят и их широкое распространение по всему миру. Наиболее широкого распространения в силуре достигают фавозитиды, гелиолитиды, отдельные семейства аулопорид и сарцинулид. В позднем силуре полностью прекращает свое существование семейство Halysitidae Milne-Edwards et Haime, 1849 гелиолитид, большинство представителей семейства Theciidae Milne-Edwards et Haime, 1849 сарцинулид, а также подсемейства Palaeofavositinae Sokolov, 1962 фавозитид. К концу силурийского периода возникает ряд совершенно новых фавозитид, представленных родами *Squameofavosites* Chernyshev, 1941, *Pachyfavosites* Sokolov, 1952 и *Dictyofavosites* Chernyshev, 1951, которые получают широкое распространение в раннем девоне. Также появляются новые семейства фавозитид: Micheliniidae Waagen et Wentzel, 1886 и Cleistoporidae Easton, 1944. К среднему девону полностью вымирают гелиолитиды. В фаменском веке позднего девона разнообразие табулят резко сокращается. Исчезают почти все подсемейства фавозитид и полностью вымирают сарцинулиды. С окончанием девонского периода оканчивается второй этап развития табулят (Соколов, 1962).

В карбоне происходит значительное обновления состава табулят. Большого расцвета достигает семейство Syringoporidae de Fromentel, 1861 и другие аулопориды, а также семейства Cleistoporidae Easton, 1944; Micheliniidae Waagen et Wentzel, 1886; Palaeacidae Roemer, 1883 фавозитид. С началом пермского периода области распространения табулят значительно сокращаются. В нижнепермских отложениях Русской платформы, Урала, Закавказья, Тимана, Восточной Сибири, Японии, Китая, Индонезии, Шпицбергена, южной Европы и Северной Америки широко распространены семейства Tetraporellidae Sokolov, 1950 (отр. Auloporida), Micheliniidae Waagen et Wentzel, 1886 и Favositidae Dana, 1846 (отр. Favositida). Уже к концу ранней перми исчезают массивные михелинииды. В поздней перми распространение табулят сильно локализуется, находки этого возраста известны из южной Европы, Индонезии (о. Тимор), Приуралья и Закавказья. Позднепермские табуляты обычно имеют крайне мелкие полипники и часто обнаруживают симбиотический образ жизни. К концу перми полностью вымирают фавозитиды и аулопориды (Gerth, 1921; Яковлев, 1939; Соколов, 1962).

В соответствии с современными представлениями о систематике данной группы, табуляты рассматривают в ранге самостоятельного подкласса. Подкласс включает четыре отряда: Auloporida, Favositida, Sarcinulida, Heliolitida (Hill, 1981; Steele-Petrovich, 2010). Наиболее важную роль в систематике табуляты играют следующие признаки: общность начальных форм онтогенеза протокораллита, проходящего через аулопороидную стадию у всех представителей табуляты без исключения, что обуславливает монофилетичность данного подкласса; эктодермальное происхождение скелета с характерной пластинчатой и трабекулярной микроструктурой; мелкие размеры кораллитов (в среднем до 5 мм в поперечном сечении) и их слабая дифференциация; общий план строения септального аппарата. Типы вегетативного размножения определяют разнообразие типов колониальных скелетов. Для крупных таксономических подразделений характерен какой-либо преобладающий тип полипняка (Соколов, 1955, 1962; Hill, 1981).

Представители отряда Auloporida впервые появляются в раннем ордовике и их существование прослеживается до полного вымирания табуляты в конце пермского периода. Для данного отряда характерны наиболее примитивные формы полипняков и строение внутриващечных структур, обнаруживающие наибольшее сходство с предковыми формами табуляты и большая устойчивость этих признаков на протяжении всей их истории существования. Отряд характеризуется полипняками стелющегося или кустистого типа со свободно расположенными кораллитами трубчатой, роговидной или цилиндрической формы. Данный отряд включает в себя также в полном объеме представителей отряда Syringoporida, первоначально выделенного Соколовым и рассматриваемого в современной систематике в ранге надсемейства аулопорид. Auloporida включает надсемейства Auloporoidea Milne-Edwards et Haime, 1851 и Syringoporoidea de Fromentel, 1861. Надсемейство Auloporoidea объединяет табуляты с полипняками стелющегося типа, с роговидными или цилиндрическими кораллитами, образующими цепочечные, инкрустирующие или сетчатые колонии. Для некоторых родов характерны приподнятые относительно плоскости колонии чашечки. Септальный аппарат представлен септальными струйками или отдельными шипиками, редко образующими ряды, часто отсутствует вовсе. Соединительные образования могут быть представлены редкими порами в месте соединения кораллитов. Днища имеют различную форму от прямой горизонтальной до воронковидной, могут отсутствовать. В состав надсемейства входят 12 семейств: Auloporidae Milne-Edwards et Haime, 1851; Bajgoliidae Hill, 1981; Kozlowskiocystiidae Stasinska, 1969; Fletcheriellidae Sokolov, 1965; Pyrgiidae de Fromentel, 1861; ?Trachypsammiidae Gerth, 1921; Auloheliidae Sokolov, 1950; Romingeriidae Sokolov, 1950; ?Palaeofavosiporidae Stasinska, 1976; Aulocystidae Sokolov, 1950; ?Sinoporidae Sokolov, 1955; ?Khmeriidae Montanaro-Gallitelli, 1954. Надсемейство Syringoporoidea заметно отличается формой полипняка. Для

данного надсемейства характерны ярко выраженные кустистые колонии, обнаруживающие сходство со стелющимися только на начальных этапах роста. Кораллиты трубчатые, в сечении округлые до овальных. Соединительные образования в колониях сиринопороидей хорошо развиты и представлены многочисленными соединительными трубочками. Септальный аппарат состоит из множества шипиков, расположенных хаотично или вертикальными рядами, может отсутствовать. Днища от горизонтальных до наклонных, воронковидных и неполных. Данное надсемейство включает 8 семейств: Syringoporidae de Fromentel, 1861; Periphaceloporidae Hill, 1981; Tetraporellidae Sokolov, 1950; Multithecoporidae Sokolov, 1950; Roemeriidae Pocta, 1904; Thecostegitidae de Fromentel, 1861; Chonostegitidae Lecompte, 1952; Gorskyitidae Lin, 1963 (Соколов, 1950, 1955, 1962; Hill, 1981).

Отряд Favositida известен в палеонтологической летописи начиная со среднего ордовика. Как и аулопорида, фавозитиды существуют до конца палеозоя. Представители данного отряда обладают компактными массивными цериоидными колониями с тесно расположенными кораллитами. Септальный аппарат фавозитид крайне разнообразен и может быть сложен септальными шипиками, чешуйками, ребрами. Для большинства представителей отряда характерно наличие соединительных образований в виде пор или солений. Днища у представителей фавозитид также крайне разнообразны, от полных горизонтальных до наклонных, изгибающихся, неправильной формы или неполных, могут полностью отсутствовать. Включает подотряды Favositina Wedekind, 1937 и Alveolitina Sokolov, 1950. Подотряд Favositina объединяет табуляты с массивными полипниками цериоидного типа, сложенными полигональными кораллитами. Для них характерны относительно тонкие стенки кораллитов, пронизанные соединительными порами. Септальный аппарат представлен септальными ребрами, шипиками или чешуйками. Обычно днища полные и горизонтальные. Данный отряд объединяет надсемейства: Favositoidea Dana, 1846, Pachyporoidea Gerth, 1921. Надсемейство Favositoidea характеризуется цериоидными массивными полипниками, преимущественно полусферической формы, сложенными призматическими кораллитами. Стенки кораллитов тонкие, несут соединительные поры. Септальные образования короткие, представленные ребрами, которые могут быть осложнены шипиками, а также отдельными шипиками и их рядами, чешуями. Количество рядов септальных образований варьирует. Днища преимущественно полные, горизонтальные, изредка воронковидные. Надсемейство включает 9 семейств: Favositidae Dana, 1846; Pseudofavositidae Sokolov, 1950; Syringolitidae Waagen et Wentzel, 1886; Multisoleniidae Fritz, 1950; Agetolitidae Kim, 1962; Micheliniidae Waagen et Wentzel, 1886; Cleistoporidae Easton, 1944; Vaughaniidae Lecompte, 1952; Palaeacidae Roemer, 1883. Для представителей надсемейства Pachyporoidea характерны массивные цериоидные ветвящиеся полипники, сложенные

кораллитами полигонального или округло-полигонального сечения с выраженной периферической стереозоной. Септальный аппарат представлен септальными шипиками, реже чешуйками. Соединительные образования в виде пор или солений. Днища полные, горизонтальные, реже наклонные или неполные. Данное надсемейство объединяет 2 семейства: *Pachyporidae* Gerth, 1921 и *Parastriatoporidae* Chudinova, 1959. Представители подотряда *Alveolitina* Sokolov, 1950 впервые появляются в раннем силуре. Они отличаются шаровидными или ветвящимися полипниками, сложенными тонкими кораллитами, имеющими в поперечном сечении серповидные, треугольные или округлые очертания. Кораллиты располагаются под наклоном и зачастую чашечки открываются под острым углом относительно поверхности колонии. Септальный аппарат представлен септальными ребрами, шипиками или чешуйками. Соединительные образования в виде пор, расположенных вертикальными рядами. Днища горизонтальные, наклонные или несколько изогнутые. Подотряд *Alveolitina* включает в себя следующие семейства: *Alveolitidae* Duncan, 1872 и *Coenitidae* Sardeson, 1896 (Hill, 1981).

Для представителей отряда *Sarcinulida* Sokolov, 1950 характерны цериоидные или промежуточные массивно-кустистые колонии с тонкими кораллитами. Кораллиты сообщаются посредством соединительных трубочек, солений, реже порами. Септальные образования короткие, толстые в основании, представлены рядами септальных шипиков. Днища горизонтальные, тонкие, изредка встречаются воронкообразные (хар-ны для рода *Uralopora*). Сарцинуллиды впервые появляются в среднем ордовике и вымирают к концу девонского периода. Отряд включает 3 семейства: *Billingsariidae* Okulitch, 1936; *Syringophyllidae* Roemer, 1883; *Theciidae* Milne-Edwards et Haime, 1849 (Hill, 1981).

Представители отряда *Heliolitida* Frech, 1897 впервые возникают в среднем ордовике и существуют до живетского века среднего девона. Морфологически гелиолитиды имеют несколько отличное строение от остальных табулят, почти для всех них характерна строгая упорядоченность септальных структур, а также массивные скелеты, обладающие хорошо развитой промежуточной тканью – цененхимой и полное отсутствие соединительных образований в стенках кораллитов. Для отряда характерны полипники сложные массивные или цепочечные, а также наличие 12 рядов септальных образований в виде септальных пластин или рядов септальных шипиков, за редким исключением. Днища обычно полные, горизонтальные, могут быть выгнутыми или вогнутыми. Отряд включает подотряды: *Heliolitina* Frech, 1897; *Halysitina* Sokolov, 1947. Подотряд *Heliolitina* объединяет гелиолитид с массивными полипниками различных форм, сложенными кораллитами и окружающей их цененхимой. Цененхима может иметь трубчатое, таблитчатое или пузыревидное строение. Септальные образования представлены пластинками или шипиками и образуют 12 рядов. Днища, как правило, полные.

Heliolitina включает 3 надсемейства: *Heliolitoidea* Lindström, 1876; *Proporoidea* Sokolov, 1949; *Coccoseridoidea* Kiaer, 1899. Надсемейство *Heliolitoidea* характеризуется массивными полипниками с цилиндрическими кораллитами, окруженными трубчатой цененхимой с полными или неполными диссепиментами в трубочках. Септальный аппарат обычно составляют 12 септальных пластинок, осложненных шипиками, либо 12 рядов шипиков, может отсутствовать вовсе. Днища полные, обычно горизонтальные, в некоторых случаях выпуклые или конические. В данное надсемейство входят 4 семейства: *Heliolitidae* Lindström, 1876; *Taeniolitidae* Lin et Chow, 1977; *Stelliporellidae* Bondarenko, 1971; *Pseudoplasmporidae* Bondarenko, 1963. Надсемейство *Proporoidea* объединяет гелиолитид с массивными полипниками полусферической или неправильной формы. Септальные образования обычно представлены пластинами, осложненными септальными шипиками. Количество рядов септальных образований – 12, за исключением представителей семейства *Cyrtophyllidae*, для которых характерно значительно большее их число (до 40). Основания септальных пластин обычно погружены в цененхиму. Цененхима имеет трубчатое или пузырчатое строение. Днища обычно горизонтальные, выпуклые или вогнутые, полные. Данное надсемейство объединяет 6 семейств: *Proporidae* Sokolov, 1949; *Sibriolitidae* Lin, 1977; *Plasmporidae* Saderson, 1896; *Plasmporellidae* Kovalevskiy, 1964; *Proheliolitidae* Kiaer, 1899; *Cyrtophyllidae* Sokolov, 1950. Для надсемейства *Coccoseridoidea* характерны инкрустирующие полипники, низкие или субсферические. Днища тонкие и редкие, зачастую отсутствуют. Септальные образования представлены длинными септальными пластинками, располагающимися друг напротив друга в соседних кораллитах. Цененхима трубчатая, стенки трубчечек утолщены настолько, что просвет внутри трубчечек отсутствует. *Coccoseridoidea* объединяет семейства: *Coccoserididae* Kiaer, 1899; *Pycnolithidae* Lindström, 1899; *Palaeoporitidae* Kiaer, 1899. Подотряд *Halysitina* в полном объеме соответствует отряду *Halysitida*, выделенному Б. С. Соколовым и включен в отряд гелиолитоидей на основании наличия цененхимы и сходного строения септального аппарата. Представители подотряда сильно отличаются от всех других табулят характерными цепочечными колониями, сложенными толстостенными кораллитами, расположенными последовательно рядами. В промежутках между кораллитами формируется цененхима, сложенная тонкими горизонтальными диссепиментами. Септальный аппарат образован шипиками, располагающимися 12 продольными рядами. Подотряд включает одно семейство – *Halysitidae* Milne-Edwards et Haime, 1849 (Соколов, 1950, 1962; Hill, 1981; Бондаренко, 1992; Оспанова, 1980).

Глава 3. Материал, местонахождения и методы

3.1. Материал и местонахождения

В рамках данной работы изучено 108 экземпляров колониальных скелетов табулят и их фрагментов, коллекция хранится в лаборатории высших беспозвоночных ПИН РАН под номером 5930. Материал происходит из 5 разных местонахождений. Основу работы составляют средне-верхнекаменноугольные фавозитиды Подмосковья. Ордовикские циртофиллиды Сибирской платформы использованы в работе для сравнения строения септального аппарата и полипника в целом. Позднедевонские аулопориды Центрального девонского поля использованы для сравнения различных типов форм колониального роста. Пермские фавозитиды и аулопориды Индонезии приводятся в работе в качестве сравнительного материала, демонстрирующего сходные с изученными симбиотические взаимоотношения табулят с морскими лилиями.

Вся изученная коллекция представлена тремя отрядами: Auloporida Sokolov, 1947 (в составе 2 семейств: Auloheliidae Sokolov, 1950 и Auloporidae Milne-Edwards et Haime, 1851, 3 родов: *Aulohelia* Gerth, 1921; *Aulopora* Goldfuss, 1829; *Mastopora* Sokolov, 1952 и 4 видов), Favositida Wedekind, 1937 (в составе 3 семейств: Favositidae Dana, 1846, Micheliniidae Waagen et Wentzel, 1886, Pseudofavositidae Sokolov, 1950, 4 родов: *Favosites* Lamarck, 1816; *Michelinia* de Koninck, 1841; *Pseudofavosites* Gerth, 1921; *Sutherlandia* Cocke et Bowsher, 1968 и 5 видов) и Heliolitida Frech, 1879 (в составе 1 семейства - Cyrtophyllidae Sokolov, 1950, 1 рода - *Cyrtophyllum* Lindström, 1882 и 3 видов).

Каменноугольные табуляты происходят из двух разных местонахождений и стратиграфических интервалов. Первое местонахождение находится в Домодедовском районе Московской области, на правом берегу р. Пахры, в 1.5 км ниже по ее течению от деревни Ям (рис. 10). Местонахождение представляет собой рекультивированный карьер с небольшими выходами коренных пород во вскрытых ямах, представленных органогенно-обломочными известняками. Разрез стенки данного карьера был описан в путеводителе для учебных геологических экскурсий В. А. Апродова и А. А. Апродовой, однако на данный момент этого разреза не сохранилось. В карьере вскрывались мячковские светло-серые органогенно-обломочные известняки мощностью до 6 м, выше которых залегал маломощный пласт рыхлого зеленовато-серого мергеля (до 0.3 м), перекрытый слоем желтовато-серого ожелезненного доломита, мощностью 1.7 м (Апродов, Апродова, 1963). Изученный материал происходит из старых сборов А. А. Эрлангера и относится к коробчеевской свите мячковского горизонта. Из данного местонахождения изучено 43 экземпляра фавозитид *Sutherlandia* sp.



Рис. 10. Расположение обнажений в районе рекультивированного карьера к Востоку от с. Ям. Красным цветом отмечено местонахождение.

Второе местонахождение – гжельский стратотип, расположенный в поселке Гжель, приблизительно в километре к юго-востоку от ж/д станции «55 километр» (рис. 11).

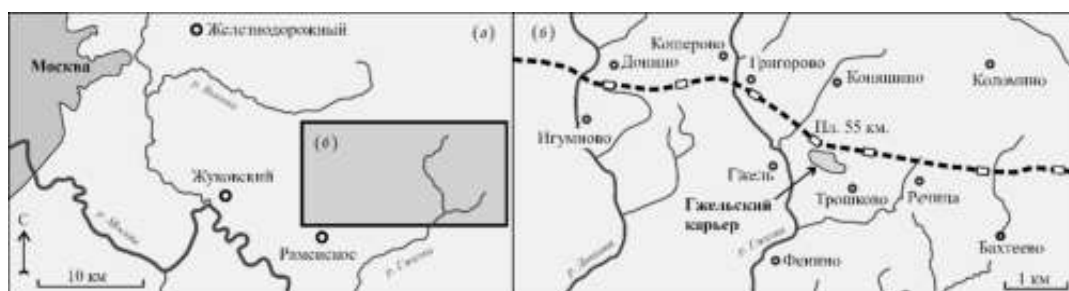


Рис. 11. Расположение местонахождения кораллов в восточной части Московской обл. (а) и расположение Гжельского карьера (б) (Davydov et al., 2024 с изменениями).

Описание разреза представлено в работе А. С. Алексеева с соавторами (Alekseev et al., 2009) (рис. 12):

Слой 1. Известняк белый, тонкозернистый, в кровле фарфоровидный, со стилолитовыми швами, содержит кремневые конкреции (до 15 см в диаметре). Содержит отпечатки брахиопод, ядра раковин гастропод, окремненные одиночные ругозы. Нижняя часть слоя содержит конодонты *Streptognathodus firmus* Kozitskaya; *S. aff S. Vitali* Chernykh и *Hindeodus minutus* (Ellison). Мощность слоя – 2 м. (в старом карьере достигал мощности 3.2 м).

Слой 2. Зеленые и красные глины, иногда с крупными (до 10 см) известняковыми обломками. Мощность слоя – не более 0.15 м.

Слой 3. Доломит светло-коричневый, слабо глинистый. Нижняя часть слоя содержит конодонты *Adetognathus* sp.; *Idiognathodus toretzianus* Kozitskaya. Мощность слоя – 0.6 м.

Слой 4. Известняк доломитизированный, светло-коричневый, содержащий большое количество крупных раковин фузулинид. В кровле слоя множество следов *Zoophycos* и раковин брахиопод. Слой содержит многочисленные конодонты: *Idiognathodus toretzianus* Kozitskaya; *Streptognathodus pawhuskaensis* (Harris et Hollingsworth) и *Idiognathodus simulator* (Ellison). Мощность слоя – 0.5 м.

Слой 5. Желтовато-серый известняк с видимыми зернами глауконита и многочисленными конодонтами: *Streptognathodus pawhuskaensis* (Harris et Hollingsworth); *Idiognathodus tarsus* Ellison; *I. simulator* (Ellison). Мощность слоя – 0.5 м.

Слой 6. Желтовато-серый, биокластовый, слабодоломитизированный известняк. Для данного слоя характерны удлиненные коричневатые кремневые конкреции, диаметром 5–7 см. Иногда в подошве слоя может присутствовать тонкий прослой глины (до 1 см мощностью). Конодонты представлены теми же таксонами, что встречаются в предыдущем слое. Мощность слоя – 0.4 м.

Слой 7. Мергель желтовато-коричневый и глинистый известняк с характерным волнообразным залеганием. Слой содержит многочисленные окремненные раковины брахиопод, мшанки и кораллы. Мощность слоя – 0.4 м.

Слой 8. Глина зеленовато-коричневая, местами уплотненная, с тонкими (5–7 см) линзовидными прослоями желтовато-коричневого детритового известняка (темпеститы). В известняке содержатся многочисленные мшанки, брахиоподы, одиночные ругозы, фрагменты стеблей морских лилий. Для слоя характерна массовость фузулинид *Rauserites rossicus* (Schellwien); *R. paraarcticus* (Rauser) и *R. postarcticus* (Rauser). Среди конодонтов характерны редкие мелководные представители рода *Adetognathus*. Мощность слоя – 0.8 м.

Слой 9. Известняк коричнево-желтый, иногда серый и красноватый, тонкозернистый, содержащий крупные (до 20 см) кремневые конкреции. Слой обнажается в виде отдельных блоков, иногда смещенных. Мощность слоя – 0.3 м.

Изученные образцы приурочены к слоям 7 и 8 данного разреза, относящимся к кошеровской свите добрятинского горизонта. Материал отсюда представлен 38 экземплярами

фавозитид, представленных двумя новыми видами: *Sutherlandia gzheliensis* (сем. Favositidae Dana, 1846) и *Michelinia rara* (сем. Micheliniiidae Waagen et Wentzel, 1886).

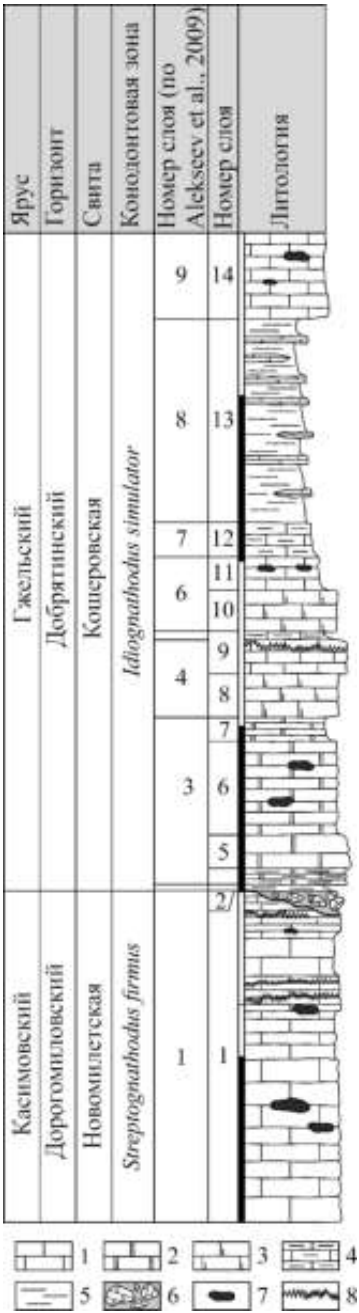


Рис. 12. Разрез отложений верхнего карбона Гжельского карьера. Условные обозначения: 1 – известняки, 2 – доломиты, 3 – доломитизированные известняки, 4 – мергели, 5 – глины, 6 – конгломераты с известняком, доломитовой галькой и кальцитовым цементом, 7 – кремневые конкреции, 8 – стилолитовые швы (Davydov et al., 2024 с изменениями).

Третье местонахождение находится в правом борту р. Столбовая Красноярского края, в 3 км ниже устья реки Кулингна (рис. 13).

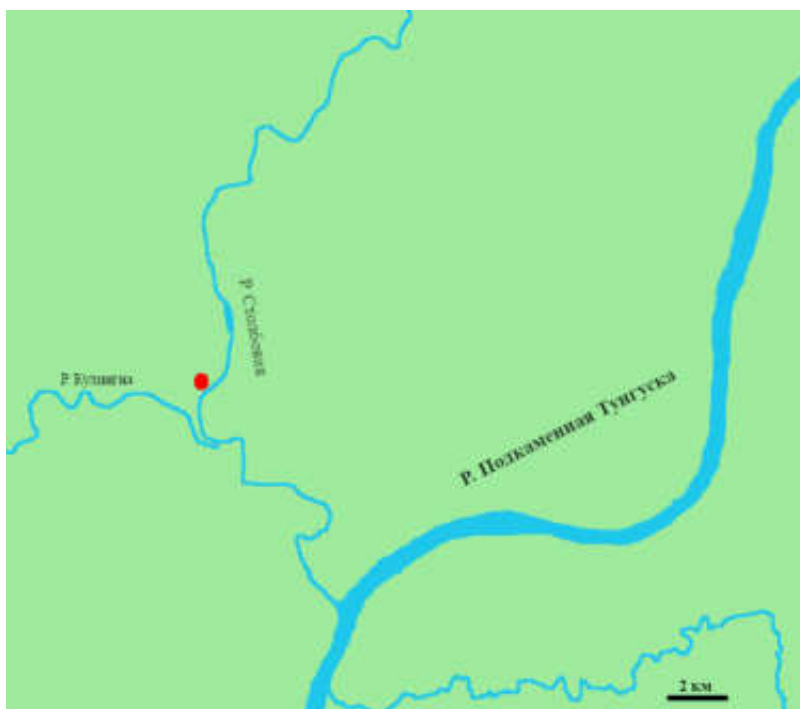


Рис. 13. Расположение местонахождения циртофиллид в Красноярском крае. Красной точкой отмечено местонахождение.

Подробное описание данного разреза приведено в путеводителе А. В. Каныгина (*Kanygin et al.*, 2019) (рис. 14):

Слой 1. Чередование синевато-серых аргиллитов и известняков, содержащих остатки брахиопод *Glyptorthis*. Мощность слоя – 1 м.

Слои 2–3. Чередование аргиллитов и известняков кристаллических и глинистых. Известняки с содержанием многочисленных плоских галек из аргиллита. Многочисленные органические остатки составляют: брахиоподы *Glyptorthis katangaensis* Nikif., *Leptellina* sp., *Rostricellula* sp.; трилобиты *Evenkaspis* sp.; остракоды *Glandites bulbosus* V. Ivan.? *Parajonesites notabilis* V. Ivan., *Parenthatia* sp., *Planusella bicornis* V. Ivan. Общая мощность слоев – 5 м.

Слой 4. Чередование аргиллитов и известняков. Известняки вверх по слою становятся преимущественно глинистыми. Органические остатки многочисленны: *Hesperorthis australis* Nikif.; *Leptellina* sp.; *Opikina parvula* Cooper; *Rostricellula* sp.; *Triplexia baxanica* Nikif.; *T. Dolbonca* Nikif.; рогозы *Kenophyllum subcylindricum* Dyb.; трилобиты *Evenkaspis* sp.; *Carinopyge* cf. *abscisa* Z. Максимальная мощность слоя – 4 м.

Слой 5. Пачка аргиллитов-алевролитов. Известняки редки или отсутствуют. Присутствуют остатки: *Opikina parvula* Cooper; *Kenophyllum subcylindricum* Dyb.; *Evenkaspis* sp. Мощность слоя – 2.8 м.

Слои 6–7. Аргиллиты неоднородные, зеленые, с отдельными прослоями известняков. Слой содержит многочисленные остатки: брахиопод *Glyptorthis katangaensis* Nikif.; *G. pulchra* Wang *Hesperorthis australis* Nikif.; *Opikina parvula* Cooper; *O. globosa* Andr.; *Rostricellula* ex. gr. *Subrostrata* Nikif.; *Strophomena lethea* Nikif. И трилобиты *Evenkaspis* sp. Общая мощность слоев – 4.1 м.

Слои 8–10. Аргиллиты серые и зеленовато-серые с тонкими прослоями известняка. Содержат остатки: брахиопод *Glyptorthis pulchra* Wang; *Hesperorthis australis* Nikif.; *Rostricellula* sp.; *Triplesia baxanica* Nikif.; *Opikina parvula* Cooper; мшанки *Nicholsonella pulchra* Ulr.; ругозы *Streptelasma* sp.; также встречаются трилобиты, остракоды и криноидеи. Общая мощность слоев – 7.4 м.

Слои 11–12. Аргиллиты зеленоватые до темно-серых, с тонкими редкими прослоями известняка, содержащие: брахиоподы *Glyptorthis pulchra* Wang; *Hesperorthis evenkiensis mutabilis* Nikif.; *Opikina gibbosa* Andr.; *O. parvula* Cooper; *Rostricellula* sp.; *Triplesia dolborica* Nikif. Общая мощность слоев – 6.5 м.

Слой 13. Светло-серые известковые песчаники (0.1 м), в основании содержащие стебли криноидей, переходящие в светлые зеленовато-серые мергели с редкими брахиоподами: *Maakina kulinnensis* Andr.; *Rostricellula* ex. Gr. *subrostrata* Nikif.; и трилобиты. Мощность слоя – 1 м.

Слой 14. Мергели неслоистые, зеленовато-серые, содержащие мелкие гальки и редкие органические остатки: *Hesperorthis australis* Nikif.; *Maakina* cf. *kulinnensis* Andr.; *Rostricellula* ex. gr. *subrostrata* Nikif.; *Rostricellula* sp. Мощность слоя – 1.5 м.

Слой 15. Мергели неслоистые, зеленовато- и голубовато-серые. Встречаются ископаемые остатки: брахиопод *Glyptorthis pulchra* Wang; *Maakina kulinnensis* Andr.; *Opikina parvula* Cooper; *Rostricellula* ex. gr. *subrostrata* Nikif.; *Triplesia baxanica* Nikif.; ругоз (подкласс указан неверно, на самом деле табуляты, отряд гелиолитиды) *Cyrtophyllum dengum* Lind. (видовое название также указано с ошибкой, нужно: *Cyrtophyllum densum*), трилобитов *Ceraurinus Icarus* (Bill.); а также мелкие колонии других табулят, остатки двустворок и криноидей. Мощность слоя – 4 м.

Слой 16. Мергели и алевриты голубовато- и зеленовато-серого цвета. Встречаются ископаемые остатки: брахиопод *Boreadorthis asiatica* Nikif.; *Opikina gibbosa* Andr.; *Rostricellula*

ex. gr. *Subostrata* Nikif.; *Strophomena lethea* Nikif.; *Triplesia dolborica* Nikif.; двустворок и криноидей. Мощность слоя – 1.8 м.

Слой 17. Мергели и алевроиты зеленого и желтовато-серого цвета. Отдельные прослои содержат гальку и ископаемые остатки: брахиоподы *Boreadorthis asiatica* Nikif.; *Hesperorthis evenkiensis mutabilis* Nikif.; *Glyptorthis pulchra* Wang; *Strophomena lethea* Nikif.; *Triplesia baxanica* Nikif.; и трилобиты *Bumastus* sp. Мощность слоя – 1.8 м.

Слои 18–19. Алевроиты зеленые, пятнистые с известковыми прослоями. Редкие известковые прослои содержат остатки: брахиопод *Hesperorthis evenkiensis mutabilis* Nikif.; *Opikina gibbosa* Andr.; *Rostricellula* ex. gr. *subostrata* Nikif.; *Strophomena lethea* Nikif.; *Triplesia baxanica* Nikif.; табуляты *Cyrtophyllum densum* Ling. Общая мощность слоев – 4.3 м.

Слой 20. Глинистый прослой. Бентонит. Мощность 0.02 – 0.03 м.

Слой 21. Алевроиты, переходящие в мергели или рыхлые известковые светло-серые песчаники, содержащие аргиллитовую гальку. Мощность слоя – 1.8 м.

Слой 22. Алевроиты зеленые с прослоями светло-серого известняка. В слое распространены многочисленные гальки, местами образующие линзы. В верхней части слоя распространены прослои мергелей. Ископаемые остатки в слое представлены: брахиоподами *Boreadorthis asiatica* Nikif.; *Glyptorthis pulchra* Wang; *Hesperorthis australis* Nikif.; *Maakina* cf. *kulinnensis* Andr.; *Opikina gibbosa* Andr.; *Strophomena lethea* Nikif.; табулятами *Cyrtophyllum densum* Lind.; двустворками и члениками криноидей. Мощность слоя – 3.2 м.

Слой 23. Алевролиты темно-зеленые, нестратифицированные, с редкими ископаемыми остатками плохой сохранности. Мощность слоя 4–5 м.

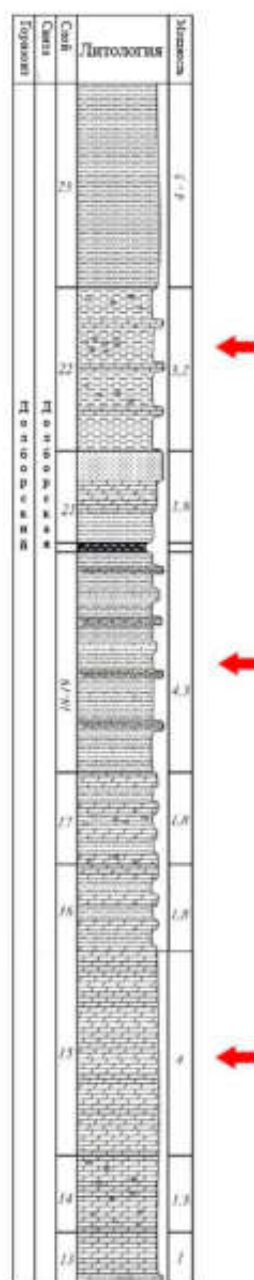


Рис. 14. Интервал разреза, отвечающий долборской свите (по *Kanygin et al.*, 2019 с изменениями). Стрелками указаны слои, содержащие циртофиллиды.

Материал из данного местонахождения представлен 10 гелиолитидами в составе одного рода – *Cyrtophyllum* Lindström, 1882 и трех видов *C. cf. lambeiformis*; *C. orthis* и *Cyrtophyllum* sp. Все находки приурочены к слоям 15, 18-19 и 22 данного разреза.

Девонский материал происходит из карьера в деревне Горностаевка Орловской области, расположенном на правом берегу р. Сосна (рис. 15).

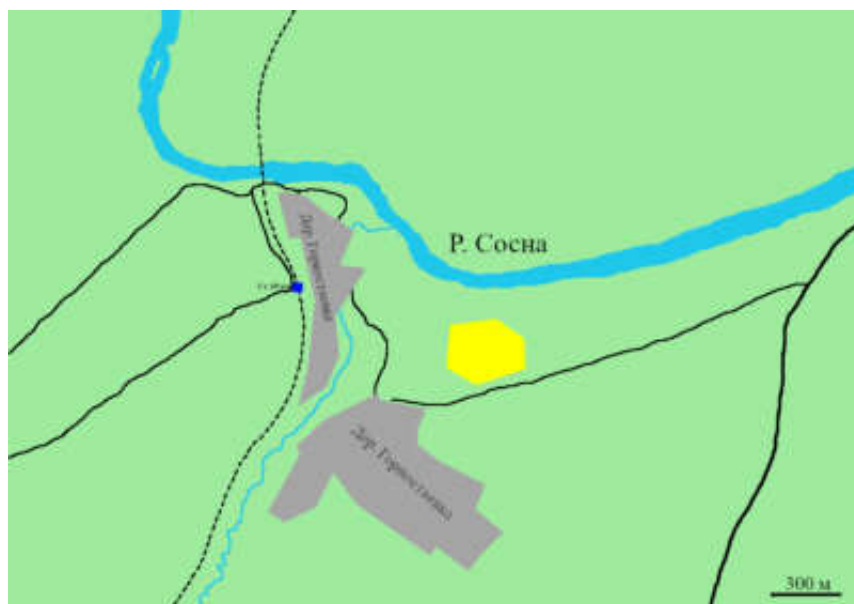


Рис. 15. Расположение карьера в деревне Горностаевка. Желтым цветом выделено местоположение карьера.

Образцы собирались из отвалов в средней части карьера, выше первого его уступа. По характеру пород и встреченной сопутствующей фауне, образцы были отнесены к слоям ливенского горизонта. Аулопориды из данного местонахождения, по всей видимости, приурочены к слою 6 разреза карьера в соответствии с его описанием, любезно предоставленным автору О. А. Лебедевым:

Слой 1. Известняк толсто-плитчатый, плотный, светло-кремовый. В верхней части насыщен ядрами гастропод. Содержит остатки: *Tenticospirifer markovskii*, *Theodossia evlanensis*, а также мелких гастропод и остракоды. Мощность слоя – 1 м.

Слой 2. Глинисто-известняковая пачка. В основании преобладают желтовато-серые глинистые известняки ожелезненные. Средняя-верхняя часть сложена известковистыми глинами оливкового цвета, включающими обломки известняка неправильной формы. Содержит остатки: *Theodossia evlanensis*, *Variatrypa tanaica*, а также мелких гастропод, остракоды, артроиды и птиктодонтиды. Мощность слоя около 0.3 м.

Слой 3. Глины зеленовато-серые, светлые, известковистые. Переполнены мелкими обломками известняков светло-кремовых, глинистых, плотных. Содержит остатки: брахиоподы

Theodossia evlanensis, *T. livnensis*, остракоды, ядра мелких гастропод, артродиры, птиктодонтиды. Мощность слоя – 0.7 м.

Слой 4. Пачка переслаивания желтовато-белых известняков, пелитоморфных, глинистых, с пятнами ожелезнения, с включением галек более плотных органогенных известняков розовато-серых, содержащих раковины гастропод и брахиопод. Мощность известняковых прослоев 5–20 см. Содержит остатки: *Theodossia livnensis*, *T. evlanensis*, *Atrypa*, *Evlanoceras* sp., *Taxyceras* sp., *Bellerophon* sp., *Straparollus* sp., одиночные ругозы, мелкие гастроподы, множество остатков костей рыб. Мощность слоя – 1.5 м.

Слой 5. Глины голубовато-серые, известковистые, содержащие многочисленные конкреции и окатанные обломки известняков размерностью от 0.5 до 5 см. Содержит остатки: *Theodossia livnensis*, *Evlanoceras* sp., *Cyclopites abundans*, *Serpula* sp., одиночные ругозы, остракоды, ядра гастропод, рыбы. Мощность слоя – около 2.5 м.

Слой 6. Известняки глинистые, сероватые, плитчатые, местами сильно ожелезненные. Содержит остатки: *Theodossia livnensis*, многочисленные колонии табулят, образующие прослои до 10 см, одиночные ругозы, колонии строматопорат, ходы илоедов. Мощность слоя – 4–5 м.

Слой 7. Известняки биогенные, светло-желтые с пятнами ожелезнения. Содержат остатки: членики криноидей, ядра гастропод, редкие колонии строматопорат, остракоды, ходы илоедов, редкие колониальные ругозы, редкие кости рыб. Мощность слоя – около 5 м.

Материал отсюда представлен 12 экземплярами аулопорид, отнесенных к четырем видам: *Aulopora soshkinae*, *A. minor*, *A. verticellata*, *Mastopora compacta*.

Коллекция пермских табулят происходит из известного местонахождения Баслео на о. Тимор (Индонезия) (рис. 16). Ископаемый материал в данном местонахождении обычно собирается из отвалов, разнесенных по местным огородам и обочинам дорог, что затрудняет точную привязку к слою разреза и, соответственно, точную датировку. Ископаемый материал в Баслео обычно собирается из отвалов, разнесенных по местным огородам и обочинам дорог, что затрудняет точную привязку к слою разреза и, соответственно, точную датировку. Г. Д. Уэбстером возраст криноидей из Баслео и ближайших местонахождений был определен как артинский – кунгурский на основании присутствия нескольких родов и видов, характерных для артинского яруса Западной Австралии. Кроме того, Уэбстером было отмечено, что криноидеям из местонахождений по всему Западному Тимору был присвоен тот же возраст, что и аммонитам, находки которых происходят из тех же местонахождений и распространены вплоть до верхней перми, однако криноидеи редко встречаются в тех же слоях, что и аммониты (Webster, 1998,

Charlton et al., 2002). Более поздние исследования стратиграфии Тимора не подвергали изменениям это определение (Haig et al., 2014; Know et al., 2014).

Изученные из данного местонахождения табуляты являются эпибионтами криноидей и все экземпляры приурочены к находкам стеблей морских лилий, поэтому считаются одновозрастными с ними.

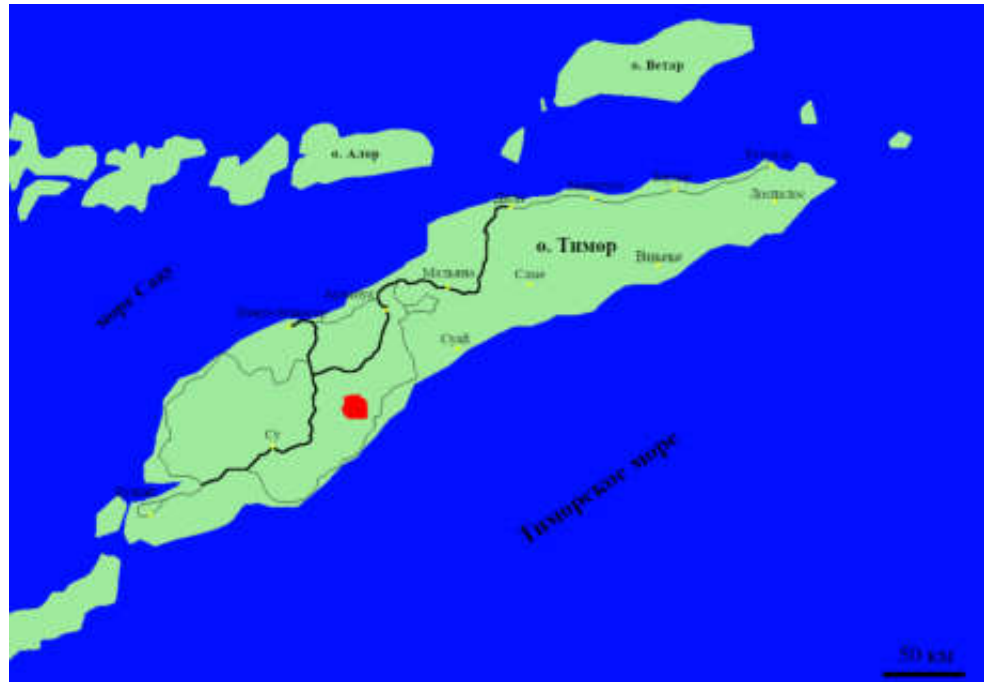


Рис. 16. Расположение местонахождения кораллов на о. Тимор. Красным цветом отмечено местонахождение Баслео.

Из данного местонахождения изучены 4 экземпляра фавозитид (виды: *Favosites permica* (сем. Favositidae Dana, 1846), *Pseudofavosites styliifer* (сем. Pseudofavositidae Sokolov, 1950) и 1 аулопорида (*Aulohelia irregularis* (сем. Auloheliidae Sokolov, 1950)).

3.2. Методы

Методика сбора коллекции ископаемых кораллов, ее обработки и исследования подробно описана в работе Т. А. Добролюбовой с соавторами «Наставление по сбору и изучению палеозойских кораллов» (Добролюбова и др., 1964). Данная работа была использована в качестве методологической основы для изготовления шлифов, пришлифовок и срезов с учетом специфики строения колониальных скелетов табулятоморфных кораллов. Также в работе использовались и более современные методы изучения кораллов с использованием компьютерной томографии и

сканирующей микроскопии, уже показавшие положительные результаты при изучении ископаемых губок (Davydov et al., 2024).

Весь изученный материал представлен целыми и фрагментарными колониальными скелетами табулятоморфных кораллов, как макро-, так и микро- размерностей. Для исследования внутренней и наружной морфологии, использовались разнообразные методики очистки, обработки и изучения материала.

Микроскопические скелеты табулят, размерностью в первые миллиметры, промывались из глинистой вмещающей породы при помощи стандартного набора сит для гранулометрического анализа. Весь использованный в работе материал, выделявшийся посредством промывки, приурочен к фракциям до 1 см. Отбор скелетов из фракции промытого осадка производился с использованием бинокулярного микроскопа Olympus SZX10 и препаровальной иглы. Для дальнейшей очистки чашечек кораллитов от вмещающей глинистой породы, экземпляры вымачивались в разбавленном растворе H_2O_2 (5-10%), погружались в ультразвуковую ванну модели УЗВ–1.3 «Сапфир» на 40 минут и далее чистились механически при помощи маленькой щетки и препаровальной иглы.

Крупные полипняки имеют разнообразную форму и частично или полностью погружены во вмещающую породу. Их чашечки также зачастую заполнены литифицированным осадком, скрывающим основные морфологические элементы, необходимые для изучения и достоверного определения.

Первичная очистка макрообразцов велась под проточной водой при помощи щетки. Очистка от рыхлых вмещающих пород производилась в ультразвуковой ванне УЗВ – 1.3 «Сапфир». Образец помещался в ванну, заполненную водой, и далее в течение 40 минут очищался ультразвуком. В случае сильной загрязненности производилось 3–4 40-минутных цикла очистки. Также, для лучшей очистки от глинистых пород, ультразвуковая ванна наполнялась девятипроцентным раствором перекиси водорода.

Очитка чашечек кораллитов от более плотных карбонатных пород велась при помощи специальных химических пластинок (KOH). Они раскалывались на фрагменты размером около 5 x 10 мм и при помощи металлического пинцета равномерно размещались по всей поверхности полипняка один к одному, перекрывая всю загрязненную поверхность. В результате химической реакции таблетки постепенно плавилась, размягчая карбонатный осадок под собой. Для более интенсивного прохождения реакции, каждые 20 минут пластинки плотнее прижимались к поверхности полипняка, а растворившиеся заменялись на новые. Такая химическая препарация производилась обычно на протяжении одного часа, после чего экземпляр тщательно промывался

проточной водой в течение 3–4 минут и далее очищался при помощи щетки от продуктов химической реакции. В случае недостаточной очистки поверхности, производился повторный цикл. По завершении очистки экземпляр помещался в емкость с водой на 8 и более часов для полной отмывки от гидроксида калия и окончательной нейтрализации реакции.

Фотографирование очищенных колоний велось при помощи фотоаппарата Nikon d800 с объективом NIKON AF-S Micro NIKKOR 60 mm 1:2.8G ED. Отдельные чашечки или элементы морфологии скелета, требующие съемки с различными увеличениями, снимались при помощи бинокулярного микроскопа Olympus SZX10 с камерой Olympus SC30 и сканирующего электронного микроскопа Tescan Vega 3 при увеличениях $\times 1.63$ – $\times 800$. Методика съемки при помощи встроенной в бинокуляр камеры или фотоаппарата в фотолаборатории не имеет существенных различий. Снимаемый экземпляр помещается на предметный столик, располагаясь в поле зрения объектива. Фотоаппарат фокусируется на самую верхнюю точку экземпляра (наиболее близкую к объективу) и производится снимок. После этого резкость фотоаппарата наводится на более низкий уровень экземпляра и этот процесс повторяется до тех пор, пока не будет получена серия четких снимков различных уровней экземпляра, перекрывающая всю снимаемую поверхность. Полученная серия снимков объединяется при помощи компьютерной программы Helicon focus, образуя качественное изображение снимаемого объекта. В некоторых случаях, для повышения контрастности снимков производилось напыление образцов хлористым аммонием.

Измерение колоний велось при помощи мерной линейки с ценой деления 1 мм и электронного штангенциркуля с ценой деления 0.01 мм. Измерение диаметров чашечек, толщины стенок кораллитов, а также остальных вертикальных и горизонтальных скелетных элементов производилось на уже полученных снимках при помощи компьютерной программы ImageJ. Также часть измерений производилась при помощи мерной линейки в окуляре микроскопа с ценой деления.

Для изучения внутреннего строения скелета использовалась преимущественно традиционная методика изготовления шлифов и пришлифовок, а также компьютерная томография. Для определения и изучения внутренней морфологии каждого экземпляра необходимо как минимум 2 шлифа, сделанных из продольного и поперечного срезов колонии (иногда требуется также третий шлиф, сделанный в косом сечении к кораллитам колонии). Для этого на каждом образце при помощи карандаша отмечались наиболее подходящие плоскости для изготовления срезов, по которым далее производился распил образца на циркулярной пиле модели (Struers Discoplan-TS датского производства с диаметром диска 200 мм). Заготовки шлифов изготавливались из отрезанных с поверхностей срезов пластин толщиной до 5 мм.

Каждая пластина пришлифовывалась и полировалась с одной из сторон до получения полностью гладкой и плоской поверхности. Также производилась шлифовка одной из сторон предметного стекла. Полированный срез и стекло нагревались на раскаленной конфорке электрической плитки в течение одной минуты и на их поверхности наносился слой канадского бальзама. Затем на стекло накладывался срез и при помощи препаровальной иглы выдавливались пузырьки воздуха, образовавшиеся в канадском бальзаме между стеклом и срезом. Дальнейшее охлаждение склеенного препарата производилось при комнатной температуре. После застывания клеящего вещества, спил сошлифовывался на шлифовальном станке до толщины 0.2 - 0.03 мм, позволяющей видеть элементы строения скелета под микроскопом в проходящем свете. Все шлифы изготавливались в шлифовальной мастерской Палеонтологического института им. А. А. Борисяка РАН. Строение скелетных элементов в шлифах изучалось при помощи бинокулярного микроскопа модели Olympus SZX10 при увеличении $\times 1.63 - \times 20$.

Также для изучения внутреннего строения активно использовалась компьютерная томография. Для этого изначально из всего материала были отобраны наиболее подходящие экземпляры. Пригодность образца к изучению при помощи этого метода определяется разностью состава и плотности вмещающих пород и скелетного вещества. Так, наиболее контрастная модель получится для экземпляра, внутри которого отсутствуют вмещающие породы и имеются полости между структурными элементами или вмещающие породы имеют отличный от скелета состав и плотность.

Отобранные образцы помещались в камеру томографа (Neoscan N80 пр-ва Бельгии) и производилась автоматическая съемка образца. На основании полученной серии снимков в программе NeoScan производилась реконструкция поперечных срезов, с использованием которых при помощи программы CTvox происходило построение виртуальной 3д модели исследуемого объекта. Внутреннее строение полученной модели можно отображать при помощи различных фильтров изображения, а также производя виртуальные срезы модели в разных плоскостях.

Схематические изображения внутреннего строения отдельных экземпляров изготовлены посредством прорисовки фотографий при помощи графического планшета фирмы Parblo модели A610 в компьютерной программе GIMP.

Для изучения микроструктуры скелетной стенки использовался сканирующий электронный микроскоп Tescan Vega 3. Микроструктура изучалась в тонких петрографических шлифах, толщиной 0.03 мм. Каждый шлиф протравливался при помощи девятипроцентной уксусной кислоты на протяжении 30–45 секунд. После этого шлиф тщательно промывался

проточной водой и высушивался. Протравленный препарат напылялся золотом и далее помещался в сканирующий микроскоп для исследования. Съемка участков скелетной ткани велась при увеличениях до $\times 800$.

Глава 4. Систематические описания

Подкласс Tabulata Milne-Edwards et Haime, 1850

Отряд Auloporida Sokolov, 1947

Надсемейство Auloporoidea Milne-Edwards et Haime, 1851

Семейство Auloporidae Milne-Edwards et Haime, 1851

1851. Auloporidae, Milne-Edwards et Haime, p. 310

1861. Auloporiens, de Fromentel, p. 318

1921. Auloporidae, Gerth, p. 117

1952. Auloporidae, Соколов, с. 144

1955. Auloporidae, Соколов, с. 215

1956. Auloporidae, Hill, p. F 469

1962. Auloporidae, Соколов, с. 243

1981. Auloporidae, Hill, p. F 631

Т и п о в о й р о д – *Aulopora* Goldfuss, 1829

Д и а г н о з. Колонии состоят из мелких кораллитов, плотно прилегающих к поверхности субстрата нижней стороной. Полипник стелющийся или инкрустирующий с кораллитами, вытянутыми в виде разнообразных цепочек, либо переплетающимися и формирующими сетчатую форму колонии. Встречаются формы с тесно расположенными кораллитами, объединенными базальной пленкой. Чашки имеют вид вытянутых и немного приподнятых цилиндрических бокальчиков с гладкими краями и широкими или суженными устьями. Морщинистая эпитека ярко выражена и полностью покрывает стенки кораллитов. Днища как правило отсутствуют. В случае наличия днищ, они редкие, косые, могут иметь вид слабо вогнутых диафрагм. Септальный аппарат развит слабо, представлен шипиками, располагающимися на стенках чашки.

С о с т а в. Кроме типового 6 родов: *Aulocaulis* Fenton et Fenton, 1937; ? *Auloporella* Grubbs, 1939;; *Aulozoa* Grubbs, 1939; *Diorychopora* Davis, 1887; *Mastopora* Sokolov, 1952; ? *Planalveolitella* Stumm, 1967.

С р а в н е н и е. От наиболее похожего семейства Kozlowskiocystiidae Stasinska, 1969 отличается слаборазвитыми днищами и формой кораллитов. От семейства Bajgoliidae Hill, 1981 отличается строением колонии и наличием септальных шипиков у некоторых представителей. От семейства Fletcheriellidae Sokolov, 1965 строением колонии и формой кораллитов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. В кембрий хребта Чингиз (Казахстан); ордовик Иркутского амфитеатра и Прибалтики; силур Прибалтики, Подолии, Сибирской платформы; силур–пермь

Урала, Тимана, Тянь-Шаня; силур–карбон Сибири, Колымского бассейна; силур–девон Кузбасса, Казахстана, Алтая и т.д.; силур–пермь З. Европы, Ю.-В. Азии, Китая, С. Америки, Ю. Европы; Ср.-в. девон Русской платформы.

Род *Aulopora* Goldfuss, 1829

1829. *Aulopora*, Goldfuss, p. 82

1921. *Aulopora*, Gerth, p. 117

1952. *Aulopora*, Соколов, с. 145

1956. *Aulopora*, Hill, p. F 472

1962. *Aulopora*, Соколов, с. 243

1981. *Aulopora*, Hill, p. F 631

Типовой вид – *Aulopora serpens* Goldfuss, 1829

Диагноз. Колонии стелющиеся линейно-вытянутые или цепочечные, иногда обрастающие поверхности других организмов. Кораллиты имеют рожкообразную форму. Чашки конической или боченковидной формы приподнимаются относительно субстрата. Стенки кораллитов толстые. Днища отсутствуют или редкие и косые. Септальные образования представлены шипиками или слабо выраженными септальными валиками, могут отсутствовать.

Состав. Кроме типового несколько десятков видов: *Aulopora arachnoidea* Hall, 1847; *A. conglomerata* Goldfuss, 1826; *A. crebriformis* Fenton, 1927; *A. cylindrica* Tchernyshev, 1941; *A. delicate* Fenton, 1927; *A. elleri* Fenton, 1937; *A. elongate* Fenton, 1927; *A. enodis* Klaamann, 1966; *A. heckeri* Tchernyshev, 1941; *A. irregularis* Fenton, 1927; *A. jugalis* Fenton, 1927; *A. linearis* Fenton, 1927; *A. michiganensis* Fenton, 1937; *A. microbuccinata* Watkins, 1959; *A. minor* Sokolov, 1952; *A. modulate* Fenton, 1927; *A. multiramosa* Fenton, 1927; *A. munda* Fenton, 1927; *A. noraensis* Fenton, 1927; *A. schelonica* Tchernyshev, 1941; *A. soshkinae* Sokolov, 1952; *A. stainbrookii* Fenton, 1927; *A. tenuis* Dana, 1846; *A. timorica* Gerth, 1921; *A. tubaeformis* Goldfuss, 1829; *A. venusta* Tchernyshev, 1941; *A. verticellata* Sokolov, 1952 и др.

Сравнение. От наиболее похожего рода *Aulocaulis* Fenton et Fenton, 1937 отличается формой и толщиной стенок кораллитов и строением септального аппарата; от рода *Aulozoa* Grubbs, 1939 формой колониального роста и формой кораллитов.

Распространение. Ордовик Сибирской платформы и Прибалтики; силур Прибалтики, Подолии, Сибирской платформы; силур–пермь Урала, Тимана, Тянь-Шаня; силур–карбон Сибири, Колымского бассейна; силур–девон Кузбасса, Казахстана, Алтая; силур–пермь Западной Европы, Юго-Восточной Азии, Китая, Северной Америки, Южной Европы.

Aulopora soshkinae* Sokolov, 1952*Табл. I, фиг. 8.**

1952. *Aulopora soshkinae*, Соколов, с. 148, Табл. XXXVIII, фиг. 2–3, Табл. XXXIX, фиг. 1.

Г о л о т и п: Воронежская обл., левый берег р. Дон, с. Данчина. Верхний девон, франский ярус, евлановские слои. Голотип изображен в работе и имеет коллекционный № 1. Происходит из коллекции Р. Ф. Геккера (1932).

Описание. Колонии стелющиеся, состоящие из множества мелких правильных, дихотомически ветвящихся и иногда срастающихся друг с другом кораллитов. Чашки боченовидной формы, вертикально приподнимающиеся, диаметром около 1 мм. Почкование происходит от оснований чашечек, зачастую одновременно отпочковываются сразу два дочерних кораллита. Днища вогнутые. Элементы септального аппарата отсутствуют.

Сравнение. От представителей вида *A. serpens* Goldfuss, 1826 отличается формой колонии, а также более высоко приподнимающимися чашками и размерами кораллитов. От видов *A. radugini* Tchernychev, 1951 и *A. sibirica* Tchernychev, 1951 размерами кораллитов и формой полипняка.

Распространение. Воронежская обл., евлановские слои; Орловская обл., ливенские слои; Западный склон Южного Урала, айлинские слои; Орловская обл., ливенские слои.

Материал. 5 экземпляров из франских отложений Орловской области, местонахождение Горностаевка.

Aulopora minor* Goldfuss, 1826*Табл. I, фиг. 7.**

Aulopora serpens var. *minor*: Goldfuss, 1826, s. 82. Taf. XXIX, Fig. 1c.

Aulopora parva: Lecompte, 1939, p. 180.

Aulopora minor: Соколов, 1952, с. 150, Табл. XXXVIII, фиг. 6.

Г о л о т и п: *Aulopora serpens* var. *minor* Goldfuss, 1826, с. 82, табл. XXIX, фиг. 1c. Девон Германии.

Описание. Колония низкая, стелющаяся, небольших размеров, состоящая из многочисленных мелких кораллитов, располагающихся цепочкообразно или сеточками. Почкование происходит в самой передней части у основания чашечек, образуется один или одновременно два дочерних кораллита. Диаметр кораллитов в передней части около 0.6 мм. Стенки толстые. Днища вогнутые, редкие. Септальные шипики тонкие и очень слабо выражены в чашечках.

Сравнение. От наиболее похожего вида *Aulopora serpens* Goldfuss, 1826 отличается немного большей длиной кораллитов и меньшим их диаметром. От *A. soshkinae* Sokolov, 1952

более низкими чашками и меньшим диаметром кораллитов, а также наличием септальных шипиков.

Распространение. Орловская область, ливенские слои, задонские слои.

Материал. 2 экземпляра из франских отложений Орловской области, местонахождение Горностаевка.

Aulopora verticellata Sokolov, 1952

Табл. I, фиг. 6.

Aulopora verticellata: Соколов, 1952, с. 147, Табл. XXXVIII, фиг. 1.

Г о л о т и п : Воронежская обл., с. Гвоздевка, Верхний девон, франский ярус, воронежские слои. Голотип имеет коллекционный №1813-6 (колл. М. М. Толстихиной).

Описание. Колонии в виде стелющихся неправильных свободных или наслаивающихся друг на друга корок. Кораллиты располагаются тесно, часто образуют неправильные скопления. Кораллиты вытянутой цилиндрической формы, длиной до 3–5 мм и диаметром около 1 мм. Расстояния между кораллитами неодинаковые. Расположение отпочковавшихся дочерних кораллитов незакономерно. Стенки кораллитов толстые, до 0.5 мм. Эпитека несет характерную концентрическую морщинистость. Днища полные, тонкие, вогнутые или изгибающиеся у стенки. Септальный аппарат в виде шипиков.

Сравнение. От наиболее похожего вида вида *A. conglomerata* Goldfuss, 1826 отличается формой колонии и отсутствием бокового почкования кораллитов. От *A. serpens* Goldfuss, 1826 отличается большими размерами кораллитов.

Распространение. Воронежская область, воронежские слои; Орловская область, ливенские слои; Западный склон Южного Урала, орловские слои.

Материал. 3 экземпляра из франских отложений Орловской области, местонахождение Горностаевка.

Род *Mastopora* Sokolov, 1952

1952. *Mastopora*, Соколов, с. 155

1962. *Mastopora*, Соколов, с. 243

1981. *Mastopora*, Hill, p. F 632

Типовой вид – *Mastopora compacta* (Tchernyshev, 1941)

Диагноз. Полипник из сросшихся плотно прилегающих друг к другу кораллитов, образующих сплошную пленку, инкрустирующую обрастаемые поверхности. Кораллиты слегка приподнятые, сосцевидные, имеют суженное устье. Стенки кораллитов толстые, на некоторых

могут присутствовать стенные поры. Септальный аппарат представлен септальными шипиками. Днища полные, местами почти воронковидные.

Состав. Кроме типового около 10 видов: *Mastopora aperta* (Winchell, 1866); *M. foederata* Klaamann, 1966; *M. conferta* (Winchell, 1866); *M. incrustata* Sokolov, 1955; *M. socialis* (Fenton, 1937); *M. spicata* (Goldfuss, 1826) и др.

Сравнение. От всех других родов семейства заметно отличается формой полипняка с теснорасположенными кораллитами и сплошным коркообразным полипняком.

Распространение. Силур Прибалтики; Средний – верхний девон Русской платформы, Урала, Кузбасса; средний – верхний девон Северной Америки.

***Mastopora compacta* (Tchernyshev, 1941)**

Табл. I, фиг. 4–5.

Aulopora compacta: Чернышев, 1941, с. 122, Табл. I, фиг. 7, табл. III.

Г о л о т и п : *Aulopora compacta* Tchernyshev, 1941, с. 122, Табл. I, фиг. 7, главное девонское поле. Верхний девон, франкий ярус, свинордские слои.

Описание. Колонии инкрустирующие, с плотно прилегающими друг к другу кораллитами длиной 2–4 мм. Кораллиты образуют сплошную пленку, полностью покрывающую весь субстрат. Кораллиты цилиндрической формы с суженными устьями. Приподнимаются над поверхностью под углом или почти вертикально. Диаметр чашечек до 2 мм.

Сравнение. От наиболее похожего вида *Mastopora spicata* (Goldfuss, 1826) отличается наличием суженных устьев кораллитов.

Распространение. Главное девонское поле, свинордские слои; Орловская область, ливенские слои.

Материал. 2 экземпляра из франских отложений Орловской области, местонахождение Горностаевка.

Семейство Auloheliidae Sokolov, 1950

1950. Auloheliidae, Соколов, с. 172

1955. Auloheliidae, Соколов, с. 219

1956. Auloporidae, Hill, p. F 469 (pars.)

1962. Auloheliidae, Соколов, с. 244

1981. Auloheliidae, Hill, p. F 637

Типовой род – *Aulohelia* Gerth, 1921

Диагноз. Небольшие плотные и массивные полипняки, обрастающие другие организмы, преимущественно стебли морских лилий. Кораллиты располагаются в общей толстой скелетной ткани. Края чашечек могут приподниматься относительно поверхности колонии. У края чашечек могут присутствовать тонкие септальные струйки, расходящиеся радиально. Днища отсутствуют.

Состав. Только типовой род.

Сравнение. От всех других аулопорид ярко отличаются массивностью полипняка, в котором невозможно различить отдельные кораллиты.

Распространение. Нижняя пермь (артинский – кунгурский ярус) о. Тимор, Индонезия.

Род *Aulohelia* Gerth, 1921

1921. *Aulohelia*, Gerth, p. 119

1950. *Aulohelia*, Соколов, с. 172

1956. *Aulohelia*, Hill, p. F 472

1962. *Aulohelia*, Соколов, с. 244

1981. *Aulohelia*, Hill, p. F 637

Типовой вид – *Aulohelia irregularis* Gerth, 1921

Диагноз. Признаки соответствуют диагнозу семейства.

Состав. Кроме типового один вид: *A. laevis* Gerth, 1921

Распространение. Верхняя пермь о-ва Тимор.

***Aulohelia irregularis* Gerth, 1921**

Табл. VI, фиг. 3.

1921. *Aulohelia irregularis*, Gerth, p. 120, Taf. CL (6), Fig. 15, 16, 17, Taf. CXLIX (5). Fig. 13.

Г о л о т и п : В работе Герта приведены изображения трех экземпляров. Номера и голотип не указаны.

Описание. Колонии, обрастающие стебли морских лилий одним или несколькими кольцами. Кораллиты имеют толстые стенки. Скелет утолщенный настолько, что чашечки кажутся погруженными в однородную скелетную массу. Чашечки расположены неравномерно, имеют диаметры до 2 мм. Края чашечек заметно выступают относительно основной скелетной массы. Септальные струйки в чашечках очень тонкие и многочисленные. Они продолжают на внешних краях чашечек в виде тонких ребер и распространяются на поверхность полипняка. Таким образом поверхность полипняка выглядит мелко изрезанной на хорошо сохранившихся участках. Днища тонкие и многочисленные.

Сравнение. От представителей вида *A. laevis* Gerth, 1921 отличается наличием септальных струек.

Распространение. Нижняя пермь, артинский – кунгурский ярус, Индонезия, о. Тимор, Басleo.

Материал. 1 экземпляр из нижней перми местонахождения Басleo на о. Тимор Индонезии.

Отряд Favositida Wedekind, 1937

Подотряд Favositina Wedekind, 1937

Надсемейство Favositoidea Dana, 1846

Семейство Micheliniiidae Waagen et Wentzel, 1886

Micheliniiinae: Waagen et Wentzel, 1886, p. 843.

Beaumontidae: Chapman, 1893, p. 42.

Pleurodictyidae: Sardeson, 1896, p. 353.

Michelininae: Pošta, 1902, p. 64.

Michelinidae: Gerth, 1921, p. 112.

Micheliniiidae: Соколов, 1950, с. 165; Соколов, 1962, с. 22; Hill, 1981, p. F561.

Диагноз. Полипники массивные от полусферических до конических, цилиндрических и дискоидальных. Зачастую сохраняется базальная эпитека. Кораллиты крупные, полигональные в поперечном сечении. Стенка кораллита разнообразная, от тонкой до толстой, но обычно с ярко выраженным срединным швом. Характерно наличие множества пор на стенках кораллитов, распределенных упорядоченно или хаотически. Днища тонкие, разнообразной формы, часто неполные, поверхность может быть осложнена шипиками. Септальные образования представлены многочисленными рядами мелких шипиков, формирующими септальные ребра.

Состав. Подсемейство Micheliniiinae Waagen et Wentzel, 1886 и подсемейство Granulidictyinae Weyer, 1970.

Сравнение. Кораллы, относящиеся к семейству Favositidae Dana, 1846, внешне схожи с некоторыми представителями описываемого семейства, однако кораллы из семейства Micheliniiidae Waagen et Wentzel, 1886 отличаются кратно большим диаметром кораллитов относительно размеров колонии и неупорядоченностью соединительных пор.

Распространение. Верхний силур – верхняя пермь повсеместно.

Подсемейство Micheliniiinae Waagen et Wentzel, 1886

Micheliniiinae: Waagen et Wentzel, 1886, p. 843; Соколов, 1962, с. 226.; Hill, 1981, p. F561.

Beaumontidae: Chapman, 1893, p. 42.

Pleurodictyidae: Sardeson, 1896, p. 353.

Holacanthoporinae: Le Maitre, 1957, p. 369.

Типовой род – *Michelinia* de Koninck, 1841.

Диагноз. Михелинииды имеющие голотеку.

Состав. Кроме типового еще 13 родов: *Beaumontia* Milne-Edwards et Haime, 1851; *Conopoterium* Winchell, 1865; *Cystodendropora* Lin, 1962; ? *Dendrozoum* Fuchs, 1915; *Holacanthopora* Le Maitre, 1954; *Julfamichelinia* Niko et Badpa, 2021; *Kerforneidictyum* Lafuste et Plusquellec, 1976; *Petridictyum* Schindewolf, 1959; *Pleurodictyum* Goldfuss, 1829; *Praemichelinia* Lafuste et Plusquellec, 1980; *Protomichelinia* Yabe et Hayasaka, 1915; *Tabellaephyllum* Stumm, 1948; *Turnacipora* Lafuste et Plusquellec, 1985.

Сравнение. От представителей подсемейства *Granulidictyinae* Weyer, 1970 отличаются наличием голотеки.

Распространение. Нижний – средний девон Севера Африки, Северной Америки, Евразии; карбон – пермь повсеместно, за исключением Южной Америки.

Род *Michelinia* de Koninck, 1841

Cyathophyllum: Fisher, 1830, p. 155. (pars.)

Calamopora: Phillips, 1836, p. 201. (pars.)

Michelinia: de Koninck, 1841, p. 29; Пошта, 1902, p. 64; Gerth, 1921, p. 112; Соколов, 1962, с. 226; Hill, 1981, p. F561.

Типовой вид – *Calamopora tenuiseptata* Phillips, 1836.

Диагноз. Массивные цериоидные колонии с хорошо развитой голотеккой. Стенки кораллитов имеют срединный шов. Соединительные образования присутствуют в виде пор. Днища обычно неполные.

Описание. Колонии цериоидного типа с отчетливой голотеккой. Кораллиты крупные, от умеренно округлых до полигональных в сечении. Стенки кораллитов тонкие до умеренно толстых со срединным швом. Септальный аппарат в виде многочисленных септальных шипиков. На стенках кораллитов располагаются нечастые крупные соединительные поры. Днища обычно неполные и не образуют какого-либо однообразного наклона. Некоторые днища могут нести шипики на своей поверхности.

Состав. Кроме типового более 50 видов: *Michelinia abichi* Waagen and Wentzel, 1886; *M. adibilus* Strimple et Cocke, 1973; *M. auloporoides* Le Maitre, 1952; *M. branneri* Miller et Gurley, 1893; *M. catenata* Smirnova, 1984; *M. concinnaeformis* Gorsky, 1935; *M. concinnoides* Ivanov in coll.; *M. convexa* d'Orbigny, 1850; *M. costata* Smirnova, 1984; *M. crassa* Sayutina, 1966; *M. escobari* Wilson, 1990; *M. eugeniae* White, 1884; *M. exilimura* Mather 1915; *M. fasciculata* Fomitchев, 1931; *M. favosa*

(Goldfuss, 1826); *M. flugeli* Niko et Badpa, 2020; *M. guerangeri* (Milne-Edwards et Haime, 1851); *M. harkeri* Nelson, 1962; *M. indianensis* Beede, 1906; *M. indica* Waagen and Wentzel, 1886; *M. lacunosa* Smirnova, 1984; *M. latebrosa* Moore et Jeffords, 1945; *M. leptosphragma* Armstrong, 1962; *M. macerimuris* Webb, 1990; *M. mansuyi* Reed, 1925; *M. mdaourensis* Plusquellec, 2010; *M. medifixa* Tchudinova, 1965; *M. meekana* Girty, 1910; *M. megala* Tolmachev, 1924; *M. megastoma* (Phillips, 1836); *M. minima* Stuckenberg, 1895; *M. miranda* Tchudinova, 1965; *M. nana* Tchudinova, 1965; *M. nelsoni* Wilson, 1982; *M. parva* Tchudinova, 1965; *M. pecteniformis* Huang, 1932; *M. placenta* Waagen et Wentzel, 1886; *M. preconcinoides* Vassiljuk, 1960; *M. princetonensis* Ulrich, 1905; *M. rara* Krutykh, Mirantsev, Rozhnov, 2026; *M. rectotabulata* Vassiljuk, 1960; *M. referta* Moore et Jeffords, 1945; *M. rossica* Semenov et Möller, 1864; *M. scopulosa* Moore et Jeffords, 1945; *M. sinuosa* Ogar, 2011; *M. siyangensis* Reed, 1927; *M. spissata* Moore et Jeffords, 1945; *M. stylopora* Eaton, 1876; *M. subcylindrica* Mather, 1915; *M. subramosa* Ulrich, 1905; *M. tenuicula* Moore et Jeffords, 1945; *M. timanica* Sokolov, 1955; *M. vaga* Tchudinova, 1965; *M. vermispinosa* Huang, 1932; *M. vesiculosa* Tchudinova, 1965; *M. vinni* Zapalski, Berkowski et Wrzolek, 2016; *M. williamsi* Greene, 1899 и др.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Protomichelinia* Yabe et Hayasaka, 1915 отличается строением септального аппарата и характером днищ, а также характером микроструктуры стенки, сложенной пластинчатыми ламеллами, расположенными параллельно срединному шву. От рода *Julfamichelinia* Niko et Badpa, 2021 наличием септального аппарата и характером микроструктуры стенки. От всех остальных родов отличается совокупностью таких параметров, как неполные хаотичные днища, редкие крупные поры, септальный аппарат в виде нерегулярных шипиков, наличие срединного шва в стенке кораллита.

Замечания. В работе Б.С. Соколова (1955) приведены изображения двух выделенных им видов – *Michelinia timanica* из нижней перми Тимана, а также – *M. concinnoides* Ivanov in coll. из среднего карбона Подмосковья. Последний вид был установлен на материале из коллекции А.П. Иванова и сохраняет присвоенное им в этикетке название (Иванов, 1926). Видовые описания в работе Соколова даны в форме кратких диагнозов в пояснениях к изображениям фототаблиц без указания номеров голотипов и ссылок на коллекцию.

Распространение. Средний девон – верхняя пермь Русской платформы (Подмосковный бассейн), Донбасса, Западной Европы, Закавказья, Урала, Тимана, Арктики, Средней Азии, Кузбасса, Колымского бассейна, Китая, Северной Америки, Тимора, Австралии.

***Michelinia rara* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2026**

Табл. I. фиг. 1 – 3, табл. II, фиг. 1–7.

2009. *Michelinia* sp, Alekseev et al, p. 136, plate 7, fig. 3.

Голотип ПИН № 5930/20, целая колония неправильной вытянутой формы хорошей сохранности; Московская обл., Раменский район, бывший карьер у ст. 55 км.; Gzhelian Stage, Dobryatinian Regional Substage, Kosherovo Formation, Bed 8 (see Alekseev et al. 2009, 2015).

Название вида – “*rara*” – лат. редкий, по редкости встречаемости данных окаменелостей в гжельских отложениях Подмосковья.

Описание. Колонии небольших размеров (до 10x4 см) массивные, цериоидные. Кораллиты от округлых до полигональных в поперечном сечении и диаметром до 1 см. Рост кораллитов направлен вертикально, субпараллельно от основания колонии. Кораллиты от округлых до шести-семиугольных, размером от 0.5 до 1 см. Молодые отпочковавшиеся кораллиты на периферии колонии имеют форму от округлой до треугольной, в среднем диаметром 2–4 мм. Стенки кораллитов имеют толщину 0.6–1 мм. Соединительные образования представлены порами диаметром до 0.1 мм, расположенными хаотично на стенке кораллита в количестве 8–10 штук на смежной стенке на глубину чашки. Септальный аппарат образуется множеством мелких шипиков, располагающихся в большом количестве хаотично (Табл. I, фиг. 6). Днища полные от горизонтальных до немного выпуклых или вогнутых, наклонных и неправильной изгибающейся формы (Рис. 1, Рис. 2а). Стенка изученных экземпляров демонстрирует отчетливый срединный шов (Рис. 2). По обе стороны от него расположены слои стереоплазмы, сложенные пластинчатыми ламеллами, расположенными субпараллельно срединному шву с небольшим наклоном, что представляет характерную для представителей рода *Michelinia* микроструктуру (Lafuste, Plusquellec, 1985; Plusquellec, Sando, 1987) (Рис. 3).

Сравнение. От наиболее похожей *M. rossica* Semenov et Möller, 1864 из нижнего карбона Тульской области отличается наличием полных днищ. От подмосковных каменноугольных видов тоже четко отличается: от *M. pyriformis* (Fisher, 1830) отличается наличием септальных шипиков на стенках кораллитов, от *M. favosa* (Goldfuss, 1826) отсутствием корневидных отростков. От большинства пенсильванских Североамериканских видов рода *Michelinia* отличается более крупными размерами кораллитов относительно колонии (Moore, Jeffords, 1945).

Распространение. Верхний карбон, гжельский ярус, добрытинский горизонт, кошеровская свита, Московская синеклиза.

Материал. 8 экземпляров из гжельских отложений Подмосковья, местонахождение гжельский стратотип.

Семейство Favositidae Dana, 1846

1846. Favositidae Dana, p. 116

1861. Favositiniens Fromentel, p. 265

1956. Favositidae Hill, p. F460

1955. Favositidae Соколов, с. 152

1962. Favositidae Соколов, с. 219

1981. Favositidae Hill, p. F 539

Диагноз. Полипняк цериоидный, полусферический или узловатый, редко ветвящийся, состоящий из призматических кораллитов. Отверстия чашечек параллельны дистальной поверхности полипняка. Межстенные поры от округлых до овальных, как правило расположенные правильными вертикальными рядами. Септальный аппарат представлен продольными рядами отдельных шипиков или сквамулами. Количество рядов септальных образований варьирует. Днища горизонтальные, полные.

Состав. П/сем. Favositinae Dana, 1846; п/сем. Paleofavositinae Sokolov, 1950; п/сем. Pachyfavositinae Mironova, 1965; п/сем. Emmonsiinae Lecompte, 1952.

Сравнение. От наиболее похожего семейства Micheliniidae Waagen et Wentzel, 1886 отличается более мелкими кораллитами относительно размера колонии и упорядоченностью соединительных пор.

Распространение. Ср. ордовик – н. пермь.

Подсемейство Emmonsiinae Lecompte, 1952

1952. Emmonsiinae, Lecompte, p. 513

1962. Emmonsiinae, Соколов, с. 222

1981. Emmonsiinae, Hill, p. F 550

Типовой род – *Emmonsia* Milne-Edwards et Haime, 1851

Диагноз. Фавозитиды, у которых септальные образования представлены преимущественно чешуйками-сквамулами. Часто сквамулы приурочены к порам и образуют балконы (если располагаются ниже поры) или карнизы (при расположении над порой). Ряды пор обычно равномерно распределены по граням кораллитов.

Состав. Кроме типового 9 родов: *Bractea* Oliver, 1975; *Dendrofavosites* Rukhin, 1937; *Emmonsiella* Kim, 1971; *Hamarilopora* Le Maitre, 1956; *Lecfedites* Oliver, 1975; *Mariusilites* Mironova, 1974; *Squameofavosites* Chernyshev, 1941; *Sutherlandia* Cocke et Bowsher, 1968; *Xenoemmonsia* Leleshus, 1971.

Сравнение. От всех остальных подсемейств фавозитид отличается септальными образованиями в виде сквамул (чешуек).

Распространение. Верхний силур – средний девон Средней Азии, Урала, Казахстана Северной Америки, Европы, Азии; нижний – средний девон Кузбасса, Алтая, Чехии, Северной Африки; нижний карбон Южного Урала, Казахстана.

Род *Sutherlandia* Cocke et Bowsher, 1968

1851. *Emmonsia* Milne-Edwards et Haime, p. 246 (pars.)

1921. *Pseudofavosites* Gerth, p. 101 (pars.)

1968. *Sutherlandia* Cocke, Bowsher, p. 2, figs. 2–3.

1974. *Sutherlandia* Vassiljuk, p. 57, pl. X, figs. 1–6.

1978. *Sutherlandia* Kulicka, Nowinski, p. 108, pl. 20–21.

1981. *Sutherlandia* Hill, p. F557.

Типовой вид – *Sutherlandia irregularis* Cocke et Bowsher, 1968.

Диагноз. Колонии кораллов субсферической, полусферической или неправильной формы. В большинстве случаев сферические колонии приурочены к субстратам цилиндрической формы, в роли которых зачастую выступают стебли морских лилий и иглы брахиопод. Полусферические формы обычно обрастают плоские объекты. Внутри кораллитов часто встречаются сквамумы (тонкие, выпуклой или вогнутой формы) и соединительные поры. Чашки эллиптической формы. Септальные шипики и днища отсутствуют. У некоторых экземпляров могут присутствовать слабо выраженные продольные гребни в кораллитах, имитирующие септы.

Состав. Кроме типового еще 17 видов: *S. alani* Cocke et Bowsher, 1968; *S. certus* (Tchudinova, 1965); *S. extraspinosus* (Sokolov, 1955); *S. finitimus* (Tchudinova, 1965); *S. globosa* (Dubatolov, 1963); *S. guangxiensis* (Lin, 1963); *S. gzheliensis* Krutykh, Mirantsev, Rozhnov, 2025; *S. hasegawai* Niko, Ibaraki et Tazawa, 2009; *S. jamalensis* Niko, Badpa, Ghaderi et Ataei, 2018; *S. jilinensis* (Tchi, 1980); *S. khachikensis* Niko et Badpa, 2021; *S. liuchengensis* (Lin, 1963); *S. minatoi* Niko, 2000; *S. minus* (Yakovlev, 1939); *S. nukulacea* Vassiljuk, 1974; *S. seminolensis* Cocke et Bowsher, 1968; *S. stasinskae* Kulicka et Nowinski, 1978 (табл. 1).

Сравнение. От наиболее близкого рода *Pseudofavosites* Gerth, 1921 (на основании формы колонии и отсутствия днищ) отличается наличием сквамул и, обычно, значительно меньшими размерами колоний. От остальных родов подсемейства отличается отсутствием днищ и наличием сквамул, а также в совокупности малыми размерами колоний.

Распространение. Девон (эмский-эйфельский) России (Кузнецкий басс.); Нижний карбон (турне-визе) Европы (Великобритания, Ирландия, Германия, Польша) и Азии (Китай); верхний карбон (пенсильваний) Северной Америки (Оклахома, Канзас), Азии (Япония), России (Московская синеклиза, Донецкий басс.); нижняя пермь (артинский ярус) Урала; средняя-верхняя пермь Ирана; верхняя пермь и нижний триас Закавказья.

Sutherlandia gzheliensis* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2025*Табл. III, фиг. 1–6; табл. IV, фиг. 1–4.**

Г о л о т и п: ПИН. № 5930/4, колония; бывший карьер между с. Трошково и с. Речицы, Раменский р-н, Московская обл.; верхний карбон, гжельский ярус, добрятинский горизонт, кошеровская свита, слой 8 (по Alekseev et al., 2009).

Н а з в а н и е вида – по типовому местонахождению с. Гжель (Московская обл.).

О п и с а н и е: Скелеты от сферической до слегка уплощенной и веретеновидной формы, размером от 2.4 до 6.99 мм. В полипниках сферической формы рост кораллитов направлен радиально из центра колонии (рис. 3, а, б). Кораллиты имеют пяти-шестиугольную форму, часто округлые, размером от 0.7 до 1.1 мм, чаще 0.8 мм. Наблюдаются молодые отпочковавшиеся кораллиты трех-четырёхугольной формы до округлой (от 0.25 до 0.5 мм, чаще 0.4 мм) в сечении. Стенки кораллитов толщиной от 0.1 до 0.3 мм. Немногочисленные крупные соединительные поры (диаметром от 0.07 до 0.11 мм) располагаются на стенках, в некоторых случаях рядами, от одной до четырех пор на одной стенке между соседними кораллитами (на некоторых стенках могут отсутствовать). Когда пор несколько, они располагаются в один или несколько вертикальных рядов, иногда поры в соседних рядах располагаются в шахматном порядке. Септальный аппарат представлен сквамулами от выпуклой до вогнутой формы, иногда приуроченными к соединительным порам, располагаясь у верхнего или нижнего их края. У всех экземпляров отсутствуют днища.

С р а в н е н и е. От наиболее близких видов *S. irregularis* Cocke et Bowsher, 1968 описанные экземпляры отличаются более редким расположением сквамул в кораллитах; от *S. alani* Cocke et Bowsher, 1968 более мелким размером соединительных пор; от *S. khachikensis* Niko et Badpra, 2021 более мелкими размерами полипников и кораллитов. От остальных видов отличается частотой расположения сквамул, их формой, меньшим количеством пор и их размерами.

З а м е ч а н и я. В процессе исследования была изучена микроструктура стенки отдельных экземпляров. По всей видимости, микроструктура скелета данных экземпляров была сильно подвержена вторичным изменениям в процессе фоссилизации организмов. На вторичность микроструктуры указывает повсеместное наличие «мелкозернистой мозаики». Однако в отдельных областях можно наблюдать, вероятно, первоначальные особенности скелетной микроструктуры, выраженные в виде криптоволоконистых структур.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний карбон, гжельский ярус, добрятинский горизонт, кошеровская свита, Московская синеклиза.

М а т е р и а л. 30 экземпляров из гжельских отложений Подмосковья, местонахождение гжельский стратотип.

Sutherlandia sp.

Табл. V, фиг. 1–8.

Описание. Колонии от сферической до веретеновидной и полусферической формы, диаметром от 2.3 до 5.5 мм. Кораллиты шести- семиугольной формы, округлые, диаметром от 0.6 до 1 мм, чаще 0.8–0.9 мм. Молодые отпочковавшиеся кораллиты, наблюдаемые на поверхности колонии имеют округлую или угловатую четырехугольную форму и диаметры 0.2–0.4 мм. Направление роста кораллитов направлено радиально от места прикрепления колонии к субстрату. Стенки кораллитов имеют толщину 0.1–0.2 мм. Поры располагаются рядами на стенках кораллита (в один ряд), а также в углах между кораллитами, причем угловые и стенные ряды смещены на полшага так, что поры в соседних рядах размещаются в шахматном порядке. Диаметр пор 0.08–1 мм. Септальный аппарат представлен очень тонкими и широкими сквамулами, сильно изгибающимися и выпуклыми вверх, выступающими в полость кораллитов на глубину до половины диаметра чашки.

Сравнение. Изученные экземпляры наиболее сходны с представителями вида *Sutherlandia gzheliensis*, однако заметно отличаются от них размерами сквамул; от *S. irregularis* Cocks et Bowsher, 1968 расположением соединительных пор; от *S. seminolensis* значительно меньшими размерами колоний, а также строением септального аппарата; от остальных видов заметно отличаются формой и размерами сквамул, размерами пор и их расположением.

Замечания. Для изученных экземпляров характерно преобладание полусферических форм колониального скелета с характерным базальным основанием. Вследствие большой ширины сквамул, в шлифах они часто выглядят в виде сплошных горизонтальных линий и могут быть ошибочно интерпретированы как днища. Изученные экземпляры значительно отличаются от известных представителей рода и, вероятно, представляют новый вид.

Распространение. Средний карбон, московский ярус, мячковский горизонт, коробчеевская свита, Московская синеклиза

Материал. 43 экземпляра из отложений московского яруса Подмосковья, местонахождение Старый Ям.

Подсемейство Favositinae Dana, 1846

1846. Favositinae, Dana, p. 116

1851. Favositinae, Milne-Edwards, Haime, p. 230

1956. Favositinae, Hill, p. F 460

1962. Favositinae, Соколов, с. 221

1981. Hill, p. F 540

Типовой род – *Favosites* Lamarck, 1816

Диагноз. Фавозитиды с септальными образованиями, представленными только септальными шипиками. Вертикальные ряды пор обычно располагаются в центральной зоне стенки или равномерно распределены по всей поверхности.

Состав. Кроме типового 14 родов: *Astrocerium* Hall, 1851; *Beiliupora* Yü et Deng, 1974; *Crenulipora* Le Maitre, 1956; *Dictyofavosites* Chernyshev, 1951; *Hattonia* Jones, 1927; *Issolites* Yanet, 1977; *Klaamannipora* Mironova, 1974; *Lamellaeoporella* Smirnova, 1968; *Ozopora* Weissermel, 1941; *Rudakites* Leleshus, 1964; *Salairia* Chernyshev, 1951; *Sapporipora* Ozaki, 1934; *Squameopora* Preobrazhenskiy, 1967; *Striatoporella* Rukhin, 1938.

Сравнение. От наиболее близкого п/сем. *Paleofavositinae* Sokolov, 1950 отличается отсутствием соединительных пор в углах кораллитов; от п/сем *Pseudofavositinae* Sokolov, 1950 наличием днищ.

Распространение. Силур Прибалтики, Подолии, Сибирской платформы; силур – средний девон Урала, Тимана, Средней Азии, Салаира, Верхоянья, Колымского бассейна, Чукотки, Арктики, Западной Европы, Китая, Индии, Кореи, Австралии, Северной Америки, Гренландии; нижний - средний девон Северной Африки, Бирмы, Вьетнама; карбон – пермь Южной Европы, острова Тимор.

Род *Favosites* Lamarck, 1816

1816. *Favosites*, Lamarck, p. 205

1829. *Calamopora*, Goldfuss, s. 77

1921. *Favosites*, Gerth, p. 99

1950. *Favosites*, Соколов, с. 211

1952. *Favosites*, Соколов, с. 20

1956. *Favosites*, Hill, p. F 461

1962. *Favosites*, Соколов, с. 221

1981. *Favosites*, Hill, p. F 541

Типовой вид – *Favosites gothlandicus* Lamarck, 1816

Диагноз. Полипняк массивный. Разнообразной формы, часто полусферический, массивно-ветвистый или неправильной формы. Кораллиты призматические в поперечнике, тонкостенные. Септальные образования представлены продольными рядами шипов, могут отсутствовать. Днища полные, субгоризонтальные. Соединительные поры располагаются на гранях кораллита в один – четыре продольных ряда.

Состав. Кроме типового более 100 видов: *Favosites antipertusus* Lecompte, 1939; *F. arschaensis* Sokolov, 1952; *F. basalticus* (Goldfuss, 1826); *F. bijaensis* Sokolov, 1952; *F. discoideus* (Roemer, 1860); *F. eregius* Dubatolov, 1969; *F. favosus* (Goldfuss, 1826); *F. goldfussi* Orbigny, 1850; *F. jaivaensis* Sokolov, 1952; *F. niagarensis* Hall, 1852; *F. nitidus* (Chapman, 1914); *F. permica* Gerth, 1921; *F. preplacenta* Dubatolov, 1969; *F. relictus* Gerth, 1921; *F. saginatus* Lecompte, 1939; *F. salebrosus* Etheridge, 1899; *F. spinosus* (Lecompte, 1939); *F. stellaris* Chernyshev, 1937; *F. suspectus* Dubatolov, 1969; *F. tuimazaensis* Sokolov, 1952; *F. tumulosus* Yanet, 1965 и др.

Сравнение. От наиболее похожего рода *Dictyofavosites* Chernyshev, 1951 отличается большим количеством рядов пор, строением септального аппарата, расположением днщ.

Распространение. Силур Прибалтики, Подолии, Сибирской платформы; силур – ср. девон Урала, Тимана, Казахстана, Ср. Азии, Салаира, Верхоянья, Колымского бассейна, Чукотки, Арктики; силур – ср. девон З. Европы, Китая, Индии, Кореи, Австралии, С. Америки, Гренландии; н. – ср. девон С. Африки, Бирмы, Вьетнама; ? карбон – пермь Ю. Европы, о-ва Тимор (по основам).

***Favosites permica* Gerth, 1921**

Табл. VI, фиг. 1, 2, 4.

1921. *Favosites permica*, Gerth, p. 101, Taf. CXLIX (5), Fig. 1, 2, 3. Taf. CL (6), Fig. 1.

Голотип: В работе Герта приведены изображения четырех экземпляров. Номера и голотип не указаны.

Описание. Колонии корковидные до неправильных шаровидных. Чашечки неравномерны по размеру, маленькие имеют многоугольную форму, более крупные, до 2 мм в диаметре, округлые. Септальный аппарат в виде тонких септальных ребер, покрытых многочисленными мелкими септальными шипиками. В наиболее крупных чашечках септальные образования обычно образуют 12 рядов. Между рядами также могут встречаться отдельные септальные шипики, в результате чего количество рядов становится непостоянным. Соединительные образования представлены многочисленными порами, расположенными между рядами септальных образований, иногда могут располагаться и внутри ряда шипиков. Днища многочисленны. Часто образуют поселения на стеблях морских лилий.

Сравнение. От других известных видов отличается приуроченностью к стеблям морских лилий, с чем связана характерная сферическая форма полипняка, а также количеством и расположением соединительных пор в совокупности со строением септального аппарата.

Распространение. Нижняя пермь, артинский – кунгурский ярус, Индонезия, о. Тимор, Басleo.

Материал. 3 экземпляра из нижней перми местонахождения Басleo на о. Тимор Индонезии.

Семейство Pseudofavositidae Sokolov, 1950

1921. Favositida, Gerth, p. 99 (pars.)

1950. Pseudofavositidae, Соколов, с. 165

1962. Pseudofavositidae, Соколов, с. 223

1981. Pseudofavositidae, Hill, p. F 557

Типовой род – *Pseudofavosites* Gerth, 1921

Диагноз. Колонии массивные, сферические или полусферические. Нередко паразитические формы жизни. Стенки толстые. Септальные образования представлены рядами шипиков, сливающихся у основания в единые пластинки. Септальных образований обычно 12. Имеются стенные соединительные поры. Днища отсутствуют.

Состав. Кроме типового – 1 род: *Stylonites* Gerth, 1921.

Сравнение. От всех других семейств наиболее ярко отличаются отсутствием днищ в совокупности с септальным аппаратом, представленным шипиками, и преимущественно симбиотическим образом жизни.

Распространение. Нижняя пермь Приуралья, Средней Азии; нижняя пермь о. Тимор.

Род *Pseudofavosites* Gerth, 1921

1921. *Pseudofavosites*, Gerth, p. 101

1950. *Pseudofavosites*, Соколов, с. 165

1956. *Pseudofavosites*, Hill, p. F 464

1962. *Pseudofavosites*, Соколов, с. 223

1981. *Pseudofavosites*, Hill, p. F 557

Типовой вид – *Pseudofavosites styliifer* Gerth, 1921

Диагноз. Полипняк субсферической формы, цериоидный. Обычно обрастает стебли криноидей. Стенки толстые. Септальный аппарат сложен хорошо выраженными шипиками, которые могут достигать центра чашечки. Обычно септальные образования располагаются в 12 вертикальных рядов. Днища отсутствуют. Соединительные образования в виде пор, расположенных между рядами септ и между септальными шипиками.

Состав. Кроме типового еще 6 видов: *P. minus* Yakovlev, 1939; *P. hinaensis* Niko, 1999; *P. asoensis* Niko, 2022; *P. madama* Niko, 2007; *P. exiguous* Flügel, 1972; *P. fusiforme* (Flügel, 1972); *P. ignicula* Niko, 2009.

Сравнение. От *Stylonites* Gerth, 1921 отличается большим количеством рядов септальных образований.

Распространение. Нижняя пермь Приуралья; нижняя пермь Азии (о. Тимор); нижний-средний карбон Японии; нижний девон Китая (провинция Синцзянь); нижняя пермь восточной части Центрального Ирана.

***Pseudofavosites styliifer* Gerth, 1921**

Табл. VI, фиг. 5.

1921. *Pseudofavosites styliifer* Gerth, s. 102, Taf. CXLVIII (4), Fig. 1–6. Taf. CXLIX (5), Fig. 5, Taf. CL (6), Fig. 2, 3.

Голотип: В работе Герта приведены изображения семи экземпляров. Номера и голотип не указаны.

Описание. Колонии шаровидной формы, обычно обрастающие стебли морских лилий. Мелкие кораллиты имеют многоугольную форму, а более крупные, 2–8 мм в диаметре – более округлые, угловатые. Септальный аппарат слабо выражен, однако становится более отчетливым на участках с утолщающейся стенкой кораллита. Представлен септальными ребрами, иногда на некоторых участках колонии может быть выражен в виде септальных шипиков. Соединительные образования представлены многочисленными порами, расположенными продольными рядами на стенках кораллитов. Днища отсутствуют. На стенках кораллитов в углах между соседними чашечками присутствуют шиповидные выросты.

Сравнение. Внешне представители вида *Pseudofavosites minus* Yakovlev, 1939 похожи на описанный вид, однако *P. styliifer* Gerth, 1921 отличается кратно большими размерами полипняков.

Распространение. Нижняя пермь, артинский – кунгурский ярус, Индонезия, о. Тимор.

Материал. 1 экземпляр из нижней перми местонахождения Басleo на о. Тимор Индонезии.

Отряд Heliolitida Frech, 1879

Подотряд Heliolitina Frech, 1897

Надсемейство Proporoidea Sokolov, 1949

Семейство Cyrtophyllidae Sokolov, 1950

1950. Cyrtophyllidae Соколов, с. 231

1955. Cyrtophyllidae Соколов, с. 83

1981. Cyrtophyllidae Hill, p. F620

Типовой род - *Cyrtophyllum* Lindström, 1882.

Диагноз. Массивные полипняки от полусферических до сферических, нередко крупные. Кораллиты цилиндрические, радиально расходящиеся от основания полипняка. Стенки кораллитов замкнутые, окружены цененхимой. Цененхима сложная, имеет трубчатое строение на некотором удалении от кораллитов, а вблизи тубулы теряют стенку и образуют неправильные структуры в виде пузырчатой ткани. В тубулах обнаруживаются псевдосептальные выступы. Септальные образования имеют вид шиповатых пластин и пересекают стенку кораллита, постепенно растворяясь в цененхиме. Их количество достигает 36-48. Днища горизонтальные выпуклые, иногда неполные. Обычно покрыты мелкими шипиками. В трубках цененхимы диафрагмы горизонтальные или пузыревидные.

Состав. Кроме типового еще 2 рода: *Karagemia* Dzyubo, 1960; *Rhaphidophyllum* Lindström, 1882.

Сравнение. Представителей семейства Cyrtophyllidae Sokolov, 1950 резко отличает от всех других семейств отряда наличие значительно большего, чем 12 рядов септальных образований (до 48).

Распространение. Верхний ордовик Сибирской платформы, Таймыра, Урала, Алтая, Гренландии, Северной Америки.

Род *Cyrtophyllum* Lindström, 1882

1882. *Cyrtophyllum*, Lindström, p. 17, Taf. IV, fig. 6

1950. *Cyrtophyllum*, Соколов, с. 231, табл. VIII, фиг. 3–8

1955. *Cyrtophyllum*. Иванов, с. 32, табл. XVI, фиг. 3а, 3б

1956. *Cyrtophyllum* Hill, p. F 460.

1958. *Cyrtophyllum*. Барская, с. 112, табл. I–III

1981. *Cyrtophyllum* Hill, p. F620

Типовой вид – *Cyrtophyllum densum* Lindström, 1882.

Диагноз. Колонии массивные, полусферические. Кораллиты в полипнике расположены плотно друг к другу, толщина цененхимы между кораллитами от 0.17 до 1.8 мм. Цененхима между кораллитами неодинаковой толщины, сложена трубками, диаметром 0.17 – 0.26 мм, переходящими в пузырчатую ткань, имеющую вид выпуклых тонких пластин. Трубчатая цененхима в продольном сечении имеет очертания от сетчатой (прямоугольные ячейки со слегка выгнутыми дугообразно стенками) до округлой. В кораллитах хорошо выражены многочисленные параллельные днища, зачастую выпуклые в направлении роста кораллита, реже прямые и очень редко неполные. Расстояния между днищами варьируют от 0.2 мм до 1.3 мм. В полипнике кораллиты расположены параллельно друг другу, рост происходит веерообразно от базального основания колонии. Чашечки от эллиптической до округлой формы, диаметром от 1.5 до 2.6 мм. Септальные образования ярко выражены, их число в разных чашечках варьирует от 33 до 35. Представлены прямыми ребрами, толщиной от 0.14 до 0.24 мм, несущими на концах ровные ряды острых шипиков (6-10 шипиков на глубину чашки). Септальные образования выступают на 0.15 – 0.22 мм в полость чашечки. В шлифах (поперечное сечение кораллита) заметно, что септальные образования проникают в цененхиму. Все септы одного порядка и наблюдаются непрерывно на всю глубину чашечки. Чашечки имеют глубину до 2 мм.

Состав. Кроме типового 11 видов: *Cyrtophyllum aspinatum* Barskaya, 1958; *C. astrovae* Barskaya, 1958; *C. bellum* Ivanov, 1950; *C. densum* Lindström, 1882; *C. lambeiformis* Sokolov, 1950; *C. laxum* Sokolov, 1950; *C. orthis* Sokolov, 1950; *C. simplicatiformis* Barskaya, 1958; *C. simplicatum* Sokolov, 1950; *C. subsimplicatum* Barskaya, 1958; *C. taimyrica* Barskaya, 1958.

Сравнение. Отличается от рода *Rhaphidophyllum* Lindström, 1882 характером днищ; от *Karagemia* Dzubo, 1960 отсутствием двух порядков септальных образований.

Замечания. Родовое описание требует уточнения, поскольку цененхима имеет пузырчатое строение. Иллюзия трубчатого строения цененхимы в шлифах возникает в результате пересечения истинной структуры цененхимы погруженными в нее септальными пластинками. При изготовлении продольных шлифов, в его плоскость обычно попадают септальные пластины соседних кораллитов, расположенные в области цененхимы, однако все равно можно наблюдать участки цененхимы с ее истинным строением (рис. 17). В косых шлифах плоскость сечения полипника более отчетливо обнаруживает участки цененхимы с пузырчатым строением, свободные от септальных ребер (рис. 18).

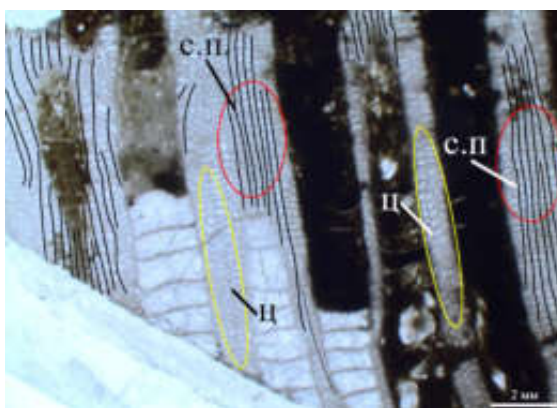


Рис. 17. Продольный шлиф через полипняк *Cyrtophyllum* Lindström, 1882 (экз. ПИН № 5930/86). ц – цененхима; с. п. – септальные пластины.

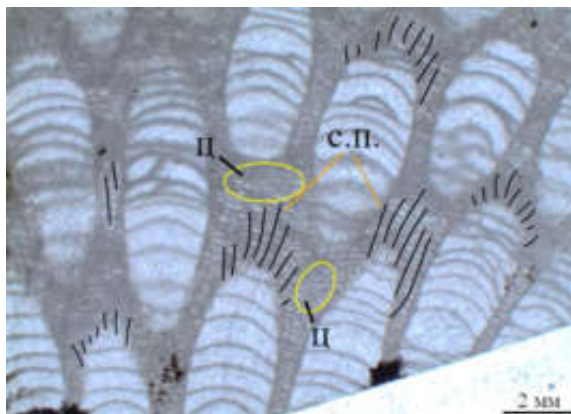


Рис. 18. Шлиф косо́го сечения через полипняк *Cyrtophyllum* Lindström, 1882 (экз. ПИН № 5930/68). ц – цененхима; с. п. – септальные пластины.

Распространение. Верхний ордовик Азии и Северной Америки.

Cyrtophyllum orthis Sokolov, 1950

Табл. VII, фиг. 1.

Cyrtophyllum orthis: Соколов, 1950, с. 234, Табл. VIII, фиг. 7, 8.

Г о л о т и п: Голотип изображен в работе Соколова и имеет коллекционный номер 246/580, верхний ордовик, Подкаменная Тунгуска.

Описание: Колония правильной, выпуклой, вытянутой вертикально формы с плоским основанием. Колонии крупные, диаметром до 90 мм, высотой до 60 мм. Кораллиты радиально расходятся во все стороны от центра. Диаметр кораллитов от 2.4 до 2.7 мм, зачастую 2.5 мм. Расстояние между кораллитами 0.6–2.3 мм, обычно около 1 – 1.3 мм. Стенки кораллитов тонкие, слабоволнистые. Стенки пересекаются серией септальных пластинок, периферические концы которых выходят за пределы кораллита и погружаются в цененхиму. Количество рядов септальных образований обычно не более 36, но иногда и меньше, около 28–30. Днища почти горизонтальные, слабо выпуклые, равномерно распределенные по всей полости кораллита. Расстояние между днищами 0.4–1.2 мм, зачастую 0.5–0.7 мм. Цененхима пузырчатая, расстояние между диссепиментами от 0.15 до 0.35 мм.

Сравнение. От наиболее похожего *Cyrtophyllum lambeiformis* Sokolov, 1950 отличается характером днищ и меньшим минимальным количеством септальных пластинок в кораллите; от *Cyrtophyllum simplicatoformis* Barskaya, 1958 большим количеством септальных пластинок и большими расстояниями между соседними кораллитами.

Распространение. Верхний ордовик Подкаменная Тунгуска; катийский ярус верхнего ордовика р. Столбовая, Красноярский край.

Материал. 5 экземпляров из отложений катийского яруса Красноярского края, местонахождение в правом борту р. Столбовой.

***Cyrtophyllum cf. lambeiformis* Sokolov, 1950**

Табл. VII, фиг. 2.

Cyrtophyllum lambeiformis: Соколов, 1950, с. 232, Табл. VIII, фиг. 5, 6

Голоип: Голотип изображен в работе Соколова и имеет коллекционный номер 248/628, верхний ордовик, Подкаменная Тунгуска.

Описание: Колонии небольших размеров, полусферической формы. Базальное основание колонии немного выпукло в осевой части. Кораллиты имеют очень тонкую стенку и располагаются тесно друг к другу. Диаметр кораллитов до 2.5 мм. Расстояние между кораллитами 0.15–1.3 мм, обычно 0.6–0.7 мм. Септальный аппарат состоит из 30–36 септальных пластин. Септальные пластинки могут нести на своих концах септальные шипики, а другой стороной погружены в цененхиму на глубину 0.5–1 мм вплоть до полного слияния с септальными пластинами соседних кораллитов. Днища выпуклые, пузыреобразные, пересекающиеся, в

некоторых участках кораллита могут принимать полностью пузырчатое строение. Расстояние между днищ варьирует от 0.3 до 1 мм. Цененхима пузырчатая, расстояние между диссепиментами от 0.15 до 0.3 мм.

Сравнение. От наиболее похожего *Cyrtophyllum orthis* Sokolov, 1950 отличается характером днищ и большим минимальным количеством септальных пластинок в кораллите; от всех других представителей рода отличается крупными кораллитами в совокупности с большим количеством септальных пластинок (до 36) и наличием шипиков на днищах.

Замечания. Для вида характерно наличие мелких шипиков на днищах, чего не обнаруживается на изученных экземплярах. В остальном изученные экземпляры полностью соответствуют описываемому виду. Вследствие малых размеров и хрупкости данных скелетных структур, предполагается, что они могли исчезнуть в процессе фоссилизации и перекристаллизации скелета.

Распространение. Верхний ордовик Подкаменная Тунгуска; катийский ярус верхнего ордовика р. Столбовая, Красноярский край.

Материал. 3 экземпляра из отложений катийского яруса Красноярского края. Местонахождение в правом борту р. Столбовой.

***Cyrtophyllum* sp.**

Табл. VII, фиг. 3, 4.

Голотип: Верхний ордовик, катийский ярус, Красноярский край, р. Столбовая, обр. ПИН № 5930/68

Название вида – по типовому местонахождению р. Столбовая Красноярского края.

Описание: Колонии полусферической формы, изученные экземпляры имеют колониальный скелет диаметром до 47х35 мм и высотой до 40 мм. Базальное основание плоское. Кораллиты имеют диаметр от 1.8 до 2.3 мм. Расстояние между кораллитами 0.18–1.13 мм. Септальный аппарат состоит из 26–32 септальных пластин, выступающих в полость чашечки на 0.05–0.1 мм и погружающиеся другим концом в цененхиму на 0.9–0.32 мм. Днища выпуклые, встречаются неполные. Расстояния между днищами 0.1–0.62 мм. Цененхима пузырчатая, расстояния между диссепиментами 0.09–0.18 мм.

Сравнение. Изученные 2 экземпляра более всего сходны с представителями вида *Cyrtophyllum simplicatoformis* Barskaya, 1958, однако отличаются большим количеством

септальных пластин в чашке. От остальных представителей рода отличаются характером днищ, значительно меньшим расстоянием между днищами и числом септальных образований.

Замечания. Изученные экземпляры несомненно относятся к роду *Cyrtophyllum*, однако по ряду важных таксономических признаков (количество септальных пластин, характер днищ, расстояние между ними) данные экземпляры невозможно отнести ни к одному из известных видов. Возможно, изученные экземпляры принадлежат к новому виду.

Распространение. Катийский ярус верхнего ордовика р. Столбовая, Красноярский край.

Материал. 2 экземпляра из отложений катийского яруса Красноярского края, местонахождение в правом борту р. Столбовой.

Глава 5. Симбиоз и формы колониального роста

5.1. Формы колоний табулят

Табуляты считаются типично морскими стеногалинными организмами. Они отсутствуют в палеобассейнах как с повышенной, так и с пониженной соленостью. Наиболее благоприятными для их жизни были обстановки мелководного шельфа с глубинами до 100 м. Все табуляты существовали в форме прикрепленного бентоса и нуждались в подходящем для прикрепления твердом субстрате в виде твердых участков дна или скоплений скелетных остатков отмерших организмов. Часто их поселения приурочены к минеральным скелетам других организмов. Поселения на менее твердых участках дна образовывали низкие коркообразные колонии табулят с плотной базальной эпитекой. Обитание на мелководье, активный привнос терригенного материала и мягкий субстрат оказали большое влияние на изменчивость форм колоний с многочисленными неправильными выростами (Соколов, 1962).

Табуляты распространены в шельфовых зонах и зонах эпиконтинентального морского дна. В ископаемом состоянии особенно часто они приурочены к карбонатным и рифовым фациям. В раннем палеозое известны биогермы, в которых табуляты выступали в качестве одних из строителей каркасной основы рифовых построек. Табуляты также распространены в рифовых постройках силура-девона. Рифы этого времени обычно формировались на твердом субстрате, образованном одиночными ругозами или небольшими кустистыми колониями табулят (*Syringoporida*, *Halysitina*) (Шмелева, 2020; Лукин, 2019). Для более высоких уровней рифовых построек характерно преобладание табулят с массивными цериоидными скелетами и большее их таксономическое разнообразие (Hill, 1981).

В колониальном скелете табулят могут отражаться сезонные изменения. Они выражены в периодическом зональном изменении окраски скелета, толщины скелетных образований, частоты днищ и интенсивности развития септальных образований, что связано с изменением интенсивности роста в разные времена года. Кроме сезонных, у табулят проявляются изменения и географического характера, выраженные у разных видов одинаковыми утолщениями септальных образований и других скелетных элементов (Lecompte, 1939).

Условия обитания табулят находят отражение в форме их колониального скелета. В зависимости от места, которое выбирала личинка коралла для прикрепления, полипник мог приобретать различные формы, обеспечивая тем самым наиболее эффективное питание и приспособление к условиям окружающей среды. Внутривидовой изменчивости формы полипника ранее неоднократно уделялось большое внимание (Соколов 1950, 1955, 1962; Hill, 1965, 1981; Bondarenko, 1967 и др.). На основании этих исследований О. Б. Бондаренко

рассматривала различные возможные глобальные стратегии эволюции табулят, выражающиеся преимущественно в усложнении полипняка и возникновении его новых типов у разных отрядов.

Табуляты с полипняками стелющегося типа были наиболее уязвимы для засыпания донными осадками и, вероятно, имели более специфичные условия обитания, селясь преимущественно на участках твердого дна или обрастая твердые скелеты других беспозвоночных. Примеры поселения табулят на твердых скелетах других организмов неоднократно отмечались в множестве работ (Геккер, 1935; Соколов, 1955, 1962; Bondarenko, 1967; Hill, 1981; Kazantseva et al., 2024; Mirantsev et al., 2025; Krutykh et al., 2025 и многих других) (рис. 19). Поселения на минеральных скелетах других организмов преимущественно посмертные, однако в геологической истории существуют и примеры симбиоза, о чем более подробно изложено в разделах данной главы, посвященных симбиотическим отношениям табулят.

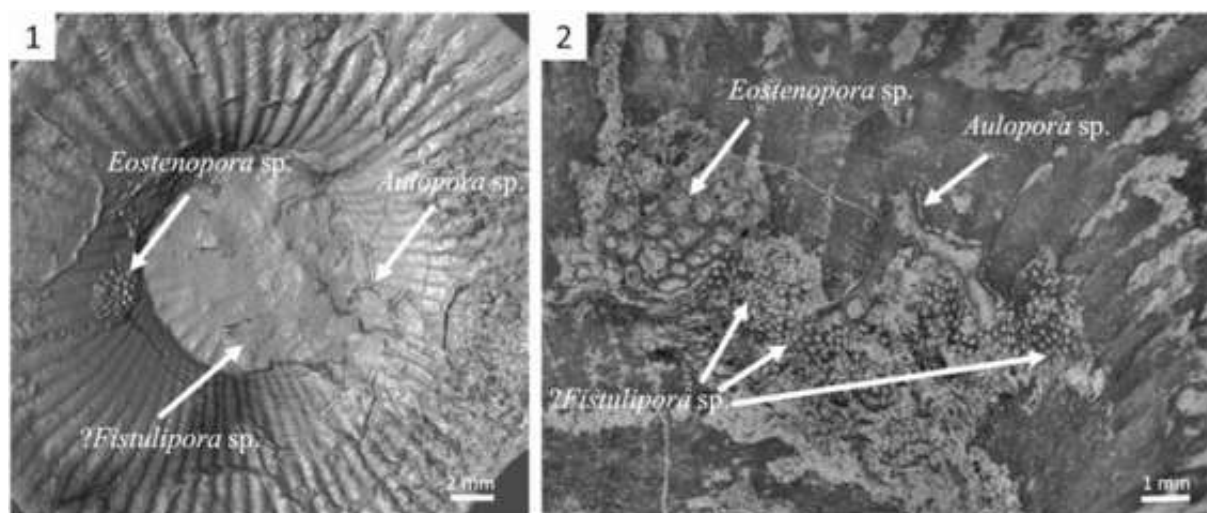


Рис. 19. Посмертное поселение колонии *Aulopora* sp. на твердом субстрате, в качестве которого выступал скелет *Mucophullum toomae* Kazantseva, 2024 (Kazantseva et al., 2024).

Кроме того, количество пищи и кислорода, доступные для стелющихся колоний были минимальными (Bondarenko, 1967). В изученной коллекции присутствуют примеры характерных стелющихся форм табулят, представленные родом *Aulopora*. Данный тип полипняка имеет также и свои преимущества по сравнению с массивными цериоидными колониями. Ареалы питания соседних полипов в таких колониях не перекрывали друг друга, поэтому соединительные образования между кораллитами у них более примитивны или не развиты вовсе, так как каждый полип обладал способностью более эффективной фильтрации по сравнению с полипами массивных колоний.

Стратегия роста стелющихся колоний была площадной, то есть колония старалась покрыть как можно большую площадь для наиболее эффективной фильтрации. Колонии данного типа могли обладать большими размерами. Площадь дна, покрытая колониями некоторых аулопорид достигала нескольких квадратных метров, что автору удалось наблюдать лично в франских отложениях Орловской области. Увеличение количества дочерних кораллитов, почкующихся от одного материнского кораллита также способствовало увеличению интенсивности площадного разрастания полипняка. Для изученных девонских видов *Aulopora soshkinae* Sokolov, 1952 и *A. minor* Goldfuss, 1826 характерно дихотомическое почкование и формирование сетчатых колоний (рис. 20).

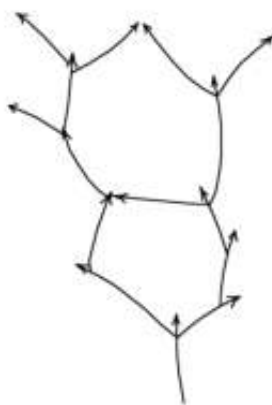


Рис. 20. Формирование сетчатой стелющейся колонии при дихотомическом почковании (стрелками указано направление роста кораллитов).

Представители рода *Mastopora* Sokolov, 1952 обладали более компактными стелющимися колониями. Их кораллиты сильно сближены и колония образует сплошную корку, полностью покрывающую обрастаемый субстрат, а чашечки приподнимаются почти вертикально (рис. 21).

Проблема засыпания стелющихся колоний осадком выражается в приподнятости их чашечек относительно плоскости полипняка. О. Б. Бондаренко считает, что возникновение полипняков кустистой формы связано с адаптациями первоначально стелющихся полипариев к постепенному перекрытию их осадком. Из раннего ордовика наряду со стелющимися табулятами с приподнятыми чашечками, известны развившиеся от них протокустистые формы с вертикально или наклонно стоящими кораллитами, значительно приподнятыми относительно колонии (до 1 см).

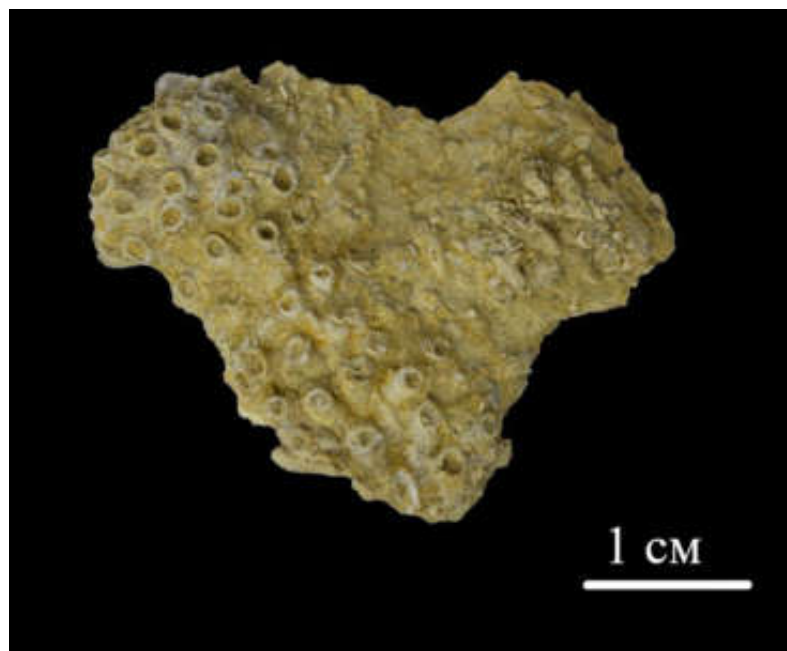


Рис. 21. Компактная стелюющаяся колония *Mastopora compacta* (Tchernychev, 1941) (Экз. ПИН № 5930/65, франский ярус Орловской области)

В раннем ордовике также появляются первые табуляты с массивным полипняком. Вероятно, их появление было связано с развитием протокустистых форм аулопорид в процессе их дальнейшей эволюции. Какие-либо соединительные образования у массивных форм раннего ордовика полностью отсутствуют. Раннеордовикские кораллы, обладающие массивными полипняками без соединительных образований представлены отрядом Sarcinulida, представители которого позднее образуют вторично кустистые формы с немного расходящимися кораллитами в полипняке. Это может быть связано с тем, что в отличие от стелющихся колоний, в массивных полипы расположены более тесно и таким образом происходит перекрытие площадей фильтрации соседними полипами. Стратегия формирования кустистых колоний при отсутствии соединительных образований между полипами, могла решать вопрос дефицита питания отдельных полипов.

Фавозитиды же, обладая массивным скелетом с тесно сближенными кораллитами, зачастую имеют многочисленные соединительные образования в виде пор, через которые происходило соединение гастральных полостей полипов. Здесь можно наблюдать различные тенденции к обеспечению более эффективного питания. В то время, как одни табуляты перешли к формированию вторично кустистых колоний, другие начали развивать коммуникации между полипами для обеспечения циркуляции питательных веществ между полипами. В целом, эволюция табулят шла по пути усложнения колониальности, выраженной в развитии многочисленных форм полипняков и коммуникаций полипов (Соколов, 1955).

Изученные каменноугольные представители рода *Sutherlandia* обнаруживают изменчивость в форме их полипняков в зависимости от субстрата, к которому крепился организм. Среди всех экземпляров *Sutherlandia gzheliensis* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2025 выделено 2 типа полипняка: полусферический и субсферический. Колонии полусферической формы с плоским базальным основанием приурочены к поселениям на плоском ровном твердом субстрате в виде фрагментов минерального скелета мшанок или створок брахиопод (рис. 22). Колонии субсферической формы характерны для обрастаний колонией вертикальных цилиндрических объектов в виде стеблей криноидей. Колонии, приуроченные к иглам брахиопод продуктид также имеют субсферическую форму, но иногда встречаются также колонии вытянутой веретенообразной формы. Для вытянутых колоний характерно разрастание скелета в области полюсов и формирование воротничковых выростов вдоль оси обрастаемого объекта. Процесс обрастания полипняком вертикальных или наклонных твердых субстратов цилиндрической формы имел сходный механизм, однако иглы продуктид имеют значительно меньший диаметр по сравнению со стеблями криноидей, с чем связано быстрое их концентрическое обрастание и дальнейшее распространение колонии вдоль субстрата (рис 23).

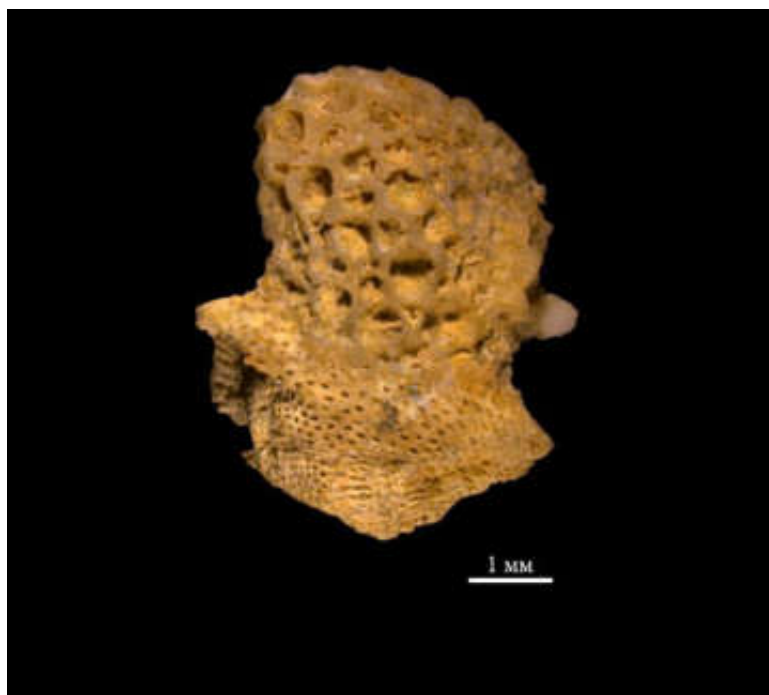


Рис. 22. Полусферическая колония *Sutherlandia gzheliensis*, обросшая фрагмента скелета мшанки (Экз. ПИН № 5930/1).

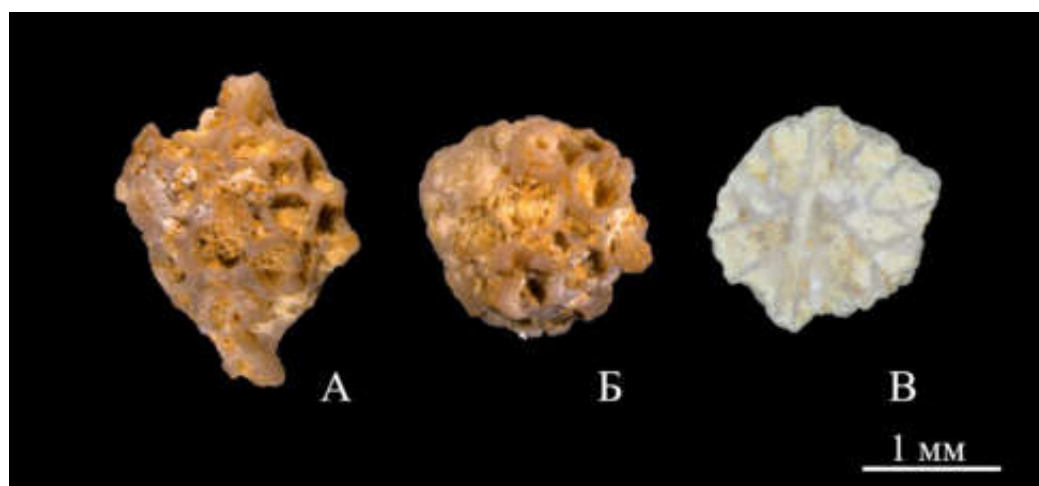


Рис. 23. Полипники *Sutherlandia gzheliensis*. А – полипник веретенообразной формы, крепившийся при жизни предположительно на игле брахиоподы продуктиды с характерным воротничковым разрастанием вдоль оси иглы (экз. ПИН № 5930/5); Б – полипник сферической формы, крепившийся при жизни предположительно на игле брахиоподы продуктиды (экз. ПИН № 5930/13); В – пришлифовка субсферической колонии через место крепления колонии к игле (экз. ПИН № 5930/9).

Среди экземпляров *Sutherlandia* sp., помимо субсферических форм, обраставших стебли криноидей и полусферических, селившихся на твердых фрагментах мшанок, встречаются также и колонии с характерным базальным основанием. По всей видимости они начинали свой рост на небольших песчинках или мелких обломках минеральных скелетов и периодически заносились донным осадком, что провоцировало ускоренный вертикальный рост колонии с формированием базального основания (рис. 24).

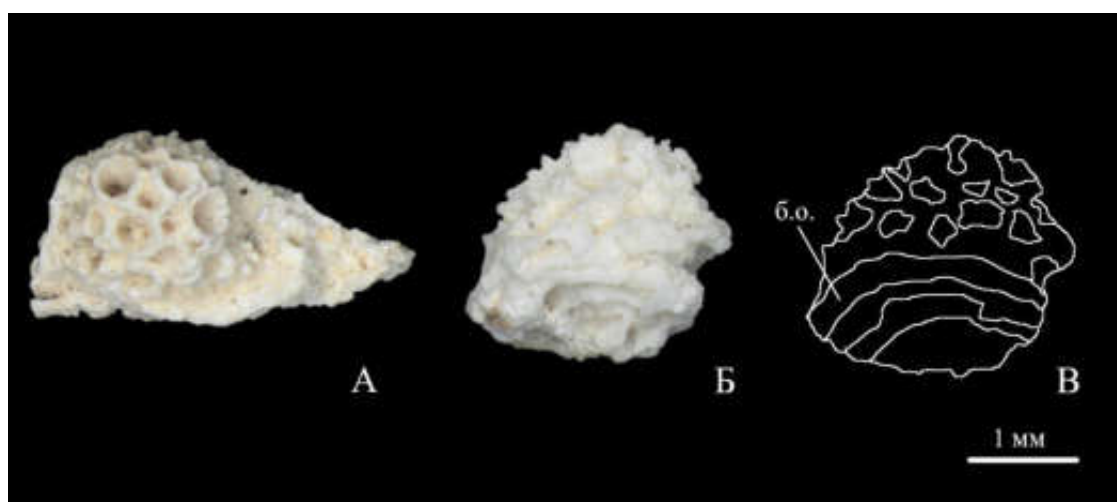


Рис. 24. Полипники *Sutherlandia* sp. А – полипник полусферической формы, прикрепленный к фрагменту скелета мшанки (экз. ПИН № 5930/90); Б – полусферический полипник с базальным основанием (экз. ПИН № 5930/92); В – прорисовка экз. ПИН № 5930/92 б. о. – базальное основание.

5.2. Симбиотические ассоциации табулят

Типичными соседями табулят являются ругозы, строматопороидеи, брахиоподы, бентосные фораминиферы, мшанки и другие бентосные организмы. Часто табуляты встречаются в сожительстве с представителями некоторых из этих групп организмов (Соколов, 1962).

Нередки явления комменсализма у табулят с аннелидами. Наиболее ранний пример такого взаимодействия представлен кораллом рода *Columnopora* Nicholson, 1874, несущим следы в виде биоклаустраций, относимых к ихновидам *Chaetosalpinx fergamensis* Sokolov, 1948 и *Chaetosalpinx rex* Tapanila, 2002, описан из хирнантского яруса верхнего ордовика островов Антикости и Манитулин Канады (Tapanila, 2002, 2004) (рис. 25). Также известны девонские находки сиригопорид с прижизненными следами родов *Torquaysalpinx* (только средний девон – живетский ярус), *Phragmosalpinx* (нижний – средний девон) и *Hicetes* (нижний – средний девон). Точная природа данного симбиоза неясна, однако на основании того, что рост хозяев-кораллов не подавлялся, предполагается, что это комменсализм. Существуют также мнения о том, что аннелиды являлись паразитами (Vinn, Wilson, 2015). Подобные находки известны из эмских-эйфельских отложений Польши (Vinn, 2017).

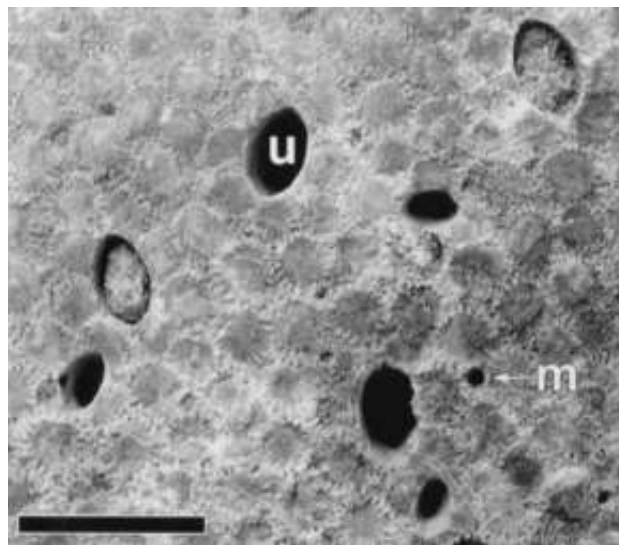


Рис. 25. Коралл-хозяин *Columnopora* с биоклаустрациями *Chaetosalpinx rex* с различными диаметрами поперечных сечений в их средней (m) и верхней (u) части (Tapanila, 2002).

Также известны находки, обнаруживающие следы поселений аннелид *Chaetosalpinx sibiriensis* в скелетах фавозитид *Paleofavosites* cf. *collatatus* в лудловских отложениях Подолии (Vinn, Wilson, 2015) (рис. 26).

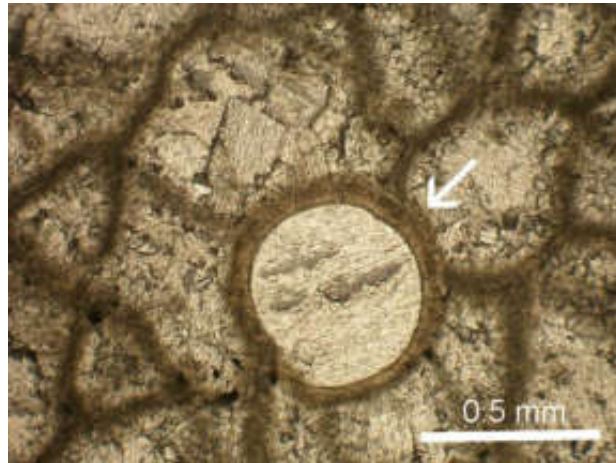


Рис. 26. *Chaetosalpinx sibiriensis* в *Paleofavosites* cf. *collatatus* (Vinn, Wilson, 2015).

В силурийских отложениях лудфордского яруса о. Сааремаа Эстонии встречаются симбиотические ассоциации сиригнопорид и строматопороидей, в которых сиригнопора селилась на строматопороидее, и в процессе роста строматопороидея обрастала сиригнопору. Вероятно, сиригнопора извлекала выгоду из такого сожительства, имея стабильный субстрат (рис. 27). Подобные ассоциации имеют стратиграфическое распространение от лудловского отдела силура до франского яруса верхнего девона (Vinn, 2017).



Рис. 27. Симбиотическая ассоциация сиригнопориды и строматопороидеи (Vinn, Wilson, 2015)

Также известны симбиотические ассоциации, образуемые корнুলитидами (*Coralloconchus*), поселившимися в скелетах организма-хозяина *Heliolites* из лудловских отложений Подолии. На одну гелиолитиду обычно приходится небольшое количество корнুলитид. Скелет гелиолитид, в отличие от других табулят, имеет цененхиму —

промежуточный скелет, заполняющий пространство между кораллитами колонии. Цененхимальная ткань хорошо подходила для поселения других организмов, предотвращая при этом повреждение самих кораллитов. Вероятно, таким образом, корнулитиды обретали защиту от хищников. Их влияние на коралла-хозяина не установлено (Vinn, Mõtus, 2008).

Достаточно распространенными являются симбиотические ассоциации аулопорид и брахиопод. Они известны начиная с силурийского периода и встречаются на протяжении всего палеозоя. Более сорока видов брахиопод вступали в симбиотические взаимоотношения с аулопоридами в девонское время (Mistiaen et al. 2012). Р. Ф. Геккер неоднократно указывал в своих работах на подобные ассоциации, обнаруженные им в отложениях главного девонского поля (рис. 28). Наиболее распространенные в главном девонском поле эпибионты спириферид – виды *Aulopora serpens* и *A. tubaeformis* (Геккер, 1935).

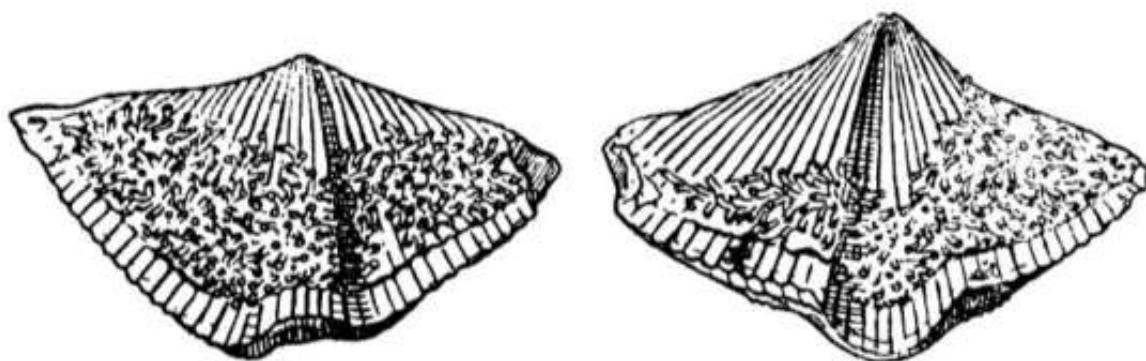


Рис. 28. Обрастания колониями *Aulopora serpens* обеих створок раковины *Spirifer schelonicus* вдоль смычного края, распространившиеся до определенной стадии роста раковины (Геккер, 1935).

Взаимоотношения аулопорид и брахиопод-хозяев по мнению М. К. Запальски были конкурентными, поскольку кораллы использовали водные потоки, создаваемые лофофором хозяина. Таким образом они истощали запасы пищи брахиопод (Zapalski, 2005). Геккер считал, что их взаимоотношения могут быть мутуалистическими: аулопоры селились на участках раковины, которые обычно были обращены вверх, вдоль их смычного края, там, где раковина открывалась, создавая ток воды, необходимый для питания коралла. В то же время коралл при помощи своего стрекательного аппарата защищал брахиоподу от врагов (Геккер, 1935).

Из нижнедевонских отложений штата Теннесси описан симбиоз мшанки *Leiododema* sp. и коралла *Aulopora* sp. Мшанка полностью покрывает сетчатую колонию коралла и лишь чашечки кораллитов и их края остаются свободными от эпибионта (рис. 29). Данный симбиоз считается

мутуалистическим на основании того, что мшанка, обрастая коралл, приобретала более высокое и выгодное для питания положение над субстратом, в то же время зооиды мшанки создавали токи воды вдоль скелета аулопоры и имея небольшие лофофоры, извлекали из тока воды преимущественно фитопланктон и мельчайшие частицы зоопланктона, тогда как основная масса зоопланктона направлялась к чашечкам аулопорид (McKinney et al., 1990).

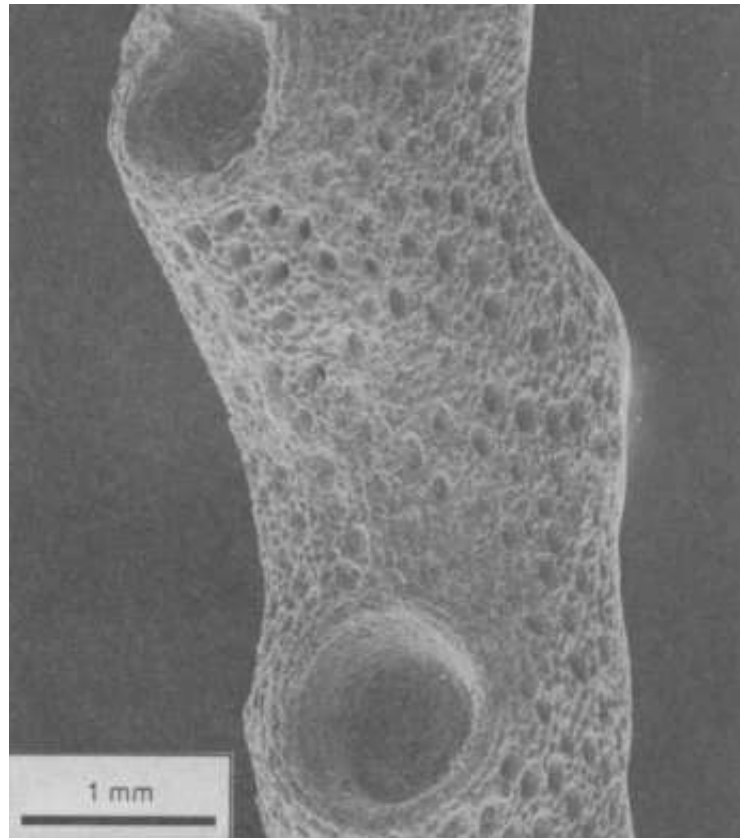


Рис. 29. Обрастание коралла *Aulopora* sp. мшанкой *Leidodema* sp (McKinney et al., 1990).

Редкая симбиотическая ассоциация известна из франского яруса верхнедевонских отложений центрального девонского поля России. Ее составляют ругозы *Disphyllia russiensis*, *Mictophyllum heckeri*, *M. pseudosociale*, выступающие в роли хозяев для поселяющихся на них аулопорид *Aulopora* cf. *verticellata*. Прижизненность данных ассоциаций обосновывается внедрением кораллитов аулопориды в скелет хозяина и частичное их обрастание скелетной тканью хозяина, что было бы невозможным при посмертном поселении (рис. 30). Такие взаимоотношения приносили пользу для аулопорид, позволяя им занимать более высокие и конкурентно выгодные уровни относительно дна, однако и приносили вред ругозам в виде механических повреждений, множественных деформаций и нарушений роста (Zatoń et al., 2015).

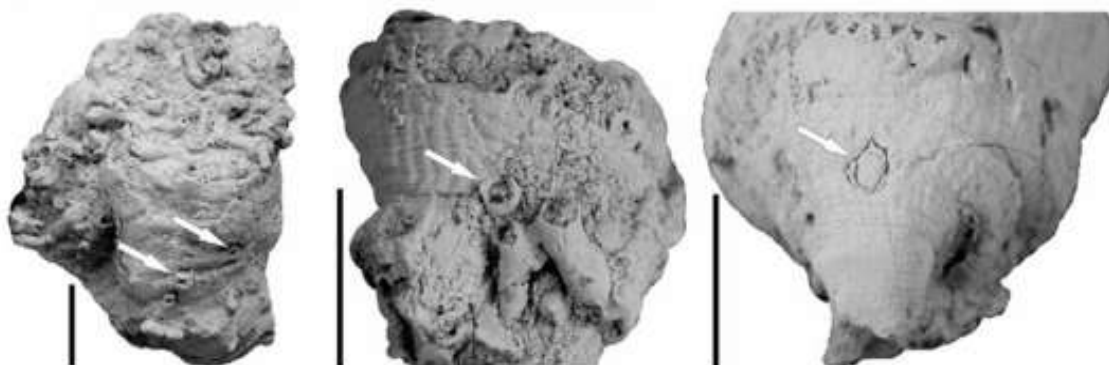


Рис. 30. Прижизненные реакции скелетов ругоз на обрастания их аулопоридами. Стрелками отмечены кораллиты аулопорид (Zatoń et al., 2015 с изменениями).

Наиболее устойчивые и существовавшие на протяжении продолжительного времени симбиотические ассоциации табуляты образовывали с криноидеями, формируя колонии, прикрепленные к их стеблям. Многочисленные палеозойские бентосные организмы нередко использовали стебли живых морских лилий в качестве субстрата для прикрепления и дальнейшей жизни, образуя таким образом симбиотические ассоциации с криноидеями. Кораллы, обрастающие отдельные членики или фрагменты стеблей криноидей нередки, однако гораздо сложнее встретить достоверные примеры симбиотических взаимоотношений. Несмотря на это, на данный момент известно уже немало количество свидетельств такого типа сожительства этих двух классов организмов на протяжении палеозойской эры, позволяющие подробно изучить и охарактеризовать их взаимоотношения. В последние два десятилетия исследованию симбиоза различных групп кораллов и морских лилий в разные периоды геологической истории было посвящено немало количество работ (Ausich, Simms, 1999; Berkowski et al., 2013; Bohaty et al., 2012; Donovan et al. 2005; Gluchowski, 2005; Schoor et al., 2020; Vinn, 2017 и др.). Современные исследования позволили значительно дополнить знания об этом явлении.

Кораллы питаются взвешенными в воде частицами. Таким образом, прикрепление к вертикально стоящему стеблю морской лилии позволяло занять организму более выгодное экологическое положение в слоях воды с более сильными течениями и, соответственно, большей скоростью поступления питательных частиц. Кроме того, возвышенное положение помогает избежать засорения полипа придонными осадками (Bohaty et al., 2012). Также стебель мог выступать в качестве стабильного субстрата в условиях мягкого/рыхлого дна, непригодного для надежного прикрепления бентосного организма.

Стоит отметить, что подобный тип взаимодействия кораллов и морских лилий на данный момент неизвестен из более поздних палеозойских и мезозойских отложений. Современный пример поселения кораллов на стеблях криноидей единичен и известен из залива Суруга на тихоокеанском побережье японского острова Хонсю. Он представлен двумя экземплярами криноидей *Metacrinus rotundus*, с поселениями актиний *Metridioidea* sp. indet. на их стеблях (рис. 31). Место прикрепления коралла к стеблю находится ниже зоны фильтрации хозяина, поэтому, предполагается, что конкуренции за пищу между эпибионтом и криноидеей не происходит. Также какая-либо ответная реакция со стороны организма-хозяина в виде разрастания скелетной ткани стебля отсутствует (Zapalski et al., 2021).



Рис. 31. Поселение актинии *Metridioidea* sp. indet. на стебле *Metacrinus rotundus* (Zapalski et al., 2021, с изменениями).

Основные проблемы исследования тесного сожительства данных групп организмов в палеозое связаны с пониманием их взаимоотношений, связи поселений кораллов с морфологическими особенностями участка криноидного стебля, а также с обоснованием

прижизненности обрастания хозяина эпибионтом. Прижизненность ассоциаций табулят и морских лилий можно определить по нескольким очевидным признакам: 1) Сочлененность исследуемого фрагмента стебля. Составные части скелета криноидей, как правило, распадаются в процессе разложения организма. Сочлененный фрагмент стебля, покрытый обрастателем может указывать на симбиотическую природу обрастания; 2) Положение стебля в пространстве. В некоторых случаях обрастание кораллом происходит радиально, по всей поверхности стебля. Такое обрастание возможно только при условии его нахождения в вертикальном положении, т. е. в прижизненном состоянии; 3) Не перекрытые поверхности фасеток члеников с обоих концов фрагмента стебля, указывают на целостность стебля в момент его обрастания; 4) В некоторых случаях присутствует реакция организма-хозяина на обрастателя в виде разрастания скелетной ткани стебля, что свидетельствует также о том, что обрастаемый организм был жив в процессе поселения и жизнедеятельности эпибионта; 5) Направление роста кораллитов в колонии: они растут с небольшим уклоном вдоль центральной оси стебля, что указывает на вертикальное положение стебля в момент обрастания. Прижизненные ассоциации ругоз с морскими лилиями можно распознать также по реакции хозяина на обрастателя в виде разрастания или сужения обросшего фрагмента стебля (Bohaty et al., 2012).

Поселение эпибионтов тесно связано с функциональной морфологией стеблей криноидей. Разрастание поселившейся колонии вдоль стебля не было бы возможно без обеспечения неподвижности субстрата. При его относительной подвижности, скелету эпибионта невозможно распространиться за пределы одного членика, на который первоначально осела личинка (Donovan, 1999). Подвижность стебля обоснована строением отдельных члеников его составляющих и типом их сочленения. Существует 3 основных типа сочленения стеблей морских лилий: синостозияльное, симплексиальное и синартриальное (рис. 32). Синостозияльное сочленение характеризуется плоской поверхностью фасеток члеников с минимальным рельефом или без него, образующих относительно жесткое и стабильное соединение, наиболее благоприятное для поселения обрастателя. В стеблях с симплексиальным типом сочленения, фасетки отдельных члеников несут на своей поверхности многочисленные ребра, направленные радиально от центрального канала стебля и отчетливо наблюдаемые по периферии фасетки. Такой стебель обладает большей подвижностью, однако во многих случаях он также составляет стабильный субстрат для поселения эпибионта. Членики стеблей с синартриальным типом сочленения отличаются характерной эллиптической формой. На дистальной фасетке такого членика, в центральной части, располагается углубление, а проксимальная фасетка несет отчетливый валик, проходящий через центральную ее часть и делящий ее на две равные половины. Стебли с таким сочленением имеют наибольшую подвижность и наименее пригодны

для поселения на них обрастателей, но несмотря на это, на них также встречаются прижизненные поселения кораллов (Donovan, 1990). Это может быть объяснено нахождением обрастаемого фрагмента на протяжении долгого времени в состоянии покоя.



Рис. 32. Типы сочленения стеблей морских лилий (Donovan, 1990 с изменениями)

Самые ранние случаи симбиотических взаимоотношений табулят и морских лилий известны из силура (Ausich, Simms, 1999). В силуре Северной Америки распространены экземпляры, демонстрирующие прижизненное обрастание стебля *Eucalyptocrinites* фавозитидными кораллами. Из венлокских отложений Индианы известен пример такой ассоциации, образовавшейся в условиях мягкого донного субстрата (Halleck, 1973). Другими авторами из этого же интервала Индианы описываются прижизненные обрастания стебля *Eucalyptocrinites tuberculatus* множеством различных эпибионтов одновременно (брахиоподы, табуляты), среди которых эпибионт *Favosites forbesi* (Peters, Bork, 1998). Из верхнего силура Онтарио описаны два небольших экземпляра *Favosites parasiticus*, также образующие симбиотические ассоциации с *Eucalyptocrinites*. На данных экземплярах отсутствовали какие-либо следы реакции скелетной ткани организма-хозяина на поселение эпибионта (Brett, Eckert, 1982). Ассоциация *Favosites parasiticus* с криноидеями рода *Caryocrinites* описана из силура Нью-Йорка (Hall, 1852).

Большое количество симбиотических ассоциаций кораллов и морских лилий происходит из девона Марокко. Известны многочисленные экземпляры, демонстрирующие данный тип сожительства из слоев раннего девона (пражских) района Хмар Лахдад. Здесь в больших количествах встречаются табуляты *Hamarilopora minima*, обладающие колониальным скелетом сферической и эллипсоидной формы. В роли хозяина выступали по крайней мере три таксона криноидей: *Amurocrinus* sp., *Cyclocharax* sp. и *Schyschcatocrinus brevatus* Le Menn, 1980. Также

на одном из представленных экземпляров в качестве обрастателя обнаружен неопознанный коралл-аулопорида. Зачастую колонии табулят в таких ассоциациях встречаются на прямых фрагментах стеблей, однако в данном местонахождении нередко случаи обрастания заметно выгнутой части стебля. Такая форма свидетельствует о постоянном изгибе стебля морской лилии под воздействием однонаправленных течений. Это подтверждается большей развитостью колониального скелета на выпуклой стороне дугообразного стебля (Berkowski, Zapalski, 2014).

В верхнеэйфельских отложениях Польши зарегистрированы находки плохой сохранности, представленные колониями *Favosites* sp., прикрепленными к *Pentagonostipes petaloides* Moore, Jeffords, 1968 и *Tantalocrinus scutellus* Le Menn, 1985. Колонии располагаются только на одной стороне стебля, никакой ответной реакции в виде разрастания скелетной ткани также не обнаруживается. Таким образом, прижизненность данных обрастаний подтвердить практически невозможно, однако автор указывает на косое расположение кораллитов, направленных сонаправленно с осью прямостоящего стебля криноидеи, что могло быть возможным только в прижизненном положении организмов (Gluchowski, 2005).

Из каменноугольных отложений известно значительно меньшее таксономическое разнообразие кораллов-симбионтов криноидей. Описанный в 1968 году новый вид *Sutherlandia alani* Cocke & Bowsher, 1968 из пеннсильванских отложений Оклахомы и Канзаса, в некоторых случаях занимает прижизненное положение (радиальное обрастание) на стеблях морских лилий (Cocke, Bowsher, 1968). Известна небольшая коллекция (10 экз.) фрагментов криноидей с обрастателями-аулопоридами *Cladochonus* sp. из нижнего карбона Йоркшира (Donovan, Lewis, 1999). Также представители недавно описанного вида *Sutherlandia gzheliensis* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2025 из отложений гжельского яруса Московской синеклизы предпочитали поселения на цилиндрических вытянутых объектах, в том числе и стеблях криноидей, предположительно, прижизненно. (рис. 49) (Krutykh, Mirantsev, Rozhnov, 2025).

Наиболее известное пермское местонахождение, в котором массово присутствуют примеры симбиотических взаимоотношений морских лилий и кораллов находится в Индонезии. Здесь обнаруживается широкое таксономическое разнообразие табулят, вступающих в симбиотические отношения: *Aulohelia irregularis* Gerth, 1921; *Aulohelia laevis* Gerth, 1921; *Favosites permica* Gerth, 1921; *Monilopora crassa* M'Coy, 1847; *Pseudofavosites styliifer* Gerth, 1921 (Gerth, 1921). В качестве их хозяев выступали разнообразные криноидеи, в том числе платикринитиды (Schoor et al., 2020).

В рамках исследования были изучены семь колоний табулят, обросших стеблевые фрагменты морских лилий. Три экземпляра (ПИН № 5930/96, ПИН № 5930/3, ПИН № 5930/11),

демонстрирующие прижизненное обрастание фавозитами стебля морской лилии с симплексиальным типом сочленения обнаружены в каменноугольных отложениях московского яруса среднего карбона и гжельского яруса верхнего карбона Московской синеклизы (рис. 33, 34). Это первые известные симбиотические взаимоотношения такого типа из каменноугольных отложений Московской области.

Среди изученного материала встречена маленькая колония *Sutherlandia* sp., поселившаяся на тонком стебле с симплексиальным типом сочленения (рис. 33). Среди 43 изученных экземпляров только один демонстрирует поселение колонии непосредственно на стебле. На его прижизненность указывает радиальное обрастание колонией всей поверхности фрагмента криноидного стебля.

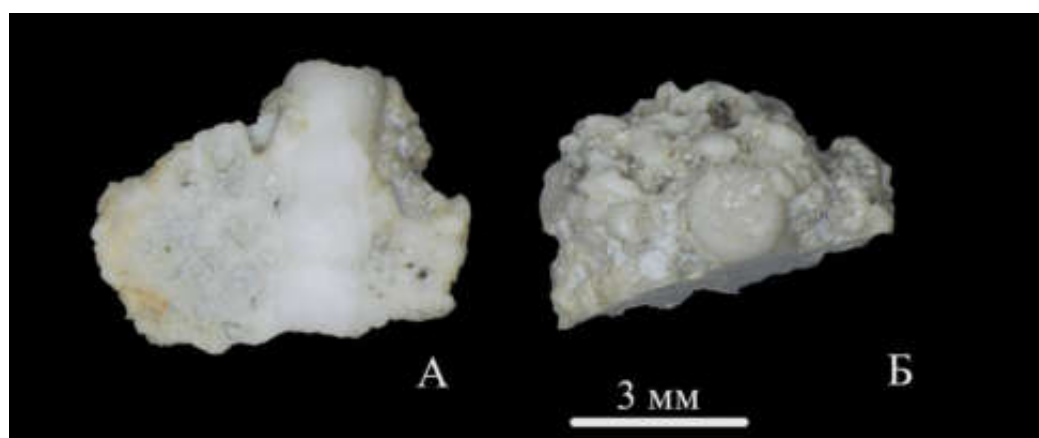


Рис. 33. Фрагмент стебля криноидеи с симплексиальным типом сочленения, обросший радиально колонией *Sutherlandia* sp. (экз. ПИН № 5930/96). А – общий вид колонии сбоку, Б – общий вид с дистальной стороны стебля.

Среди 30 изученных экземпляров представителей вида *Sutherlandia gzheliensis* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2025 лишь 2 приурочены к стеблевым фрагментам криноидей. Стебли так же имеют симплексиальный тип сочленения. Одна из колоний не покрывает полностью поверхность фрагмента стебля со всех сторон, поэтому уверенно утверждать о прижизненности данного поселения невозможно (рис. 34А). Однако, данный экземпляр может демонстрировать и начальные стадии прижизненного обрастания стебля. Вторая изученная колония демонстрирует радиальное обрастание стебля (рис. 34Б).

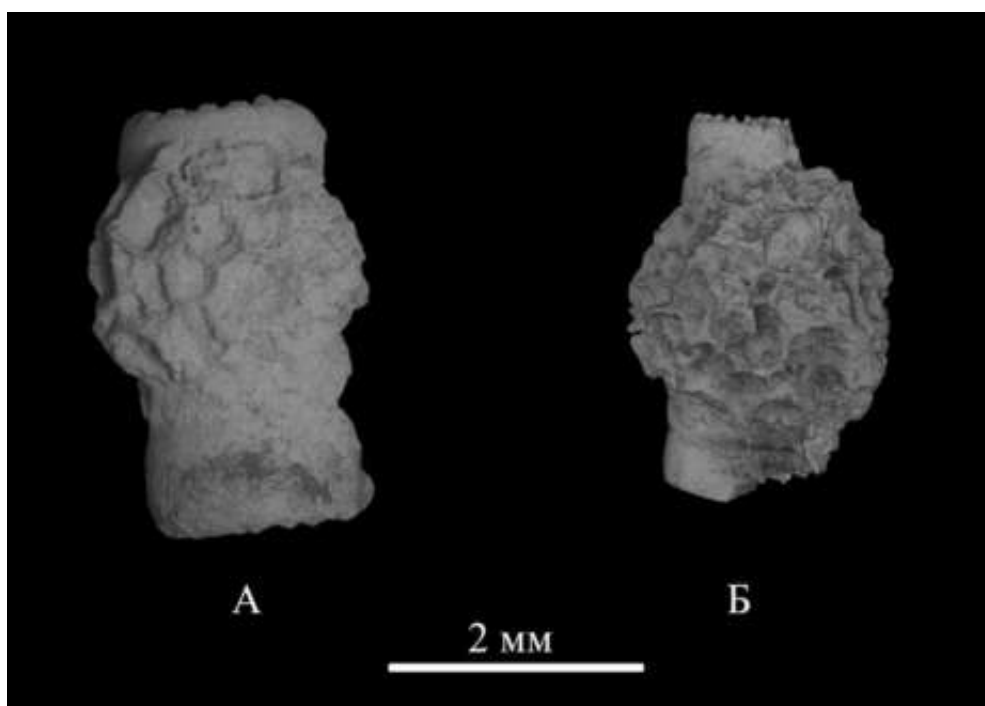


Рис. 34. Фрагменты стеблей криноидей с поселениями на них колоний *Sutherlandia gzheliensis*. А – экз. ПИН № 5930/3; Б – экз. ПИН № 5930/11.

Сходные симбиотические ассоциации изучены из нижнепермских отложений Индонезии. Экземпляр ПИН № 5930/136 представляет собой колонию *Favosites permica* Gerth, 1921, радиально обросшую стебель криноидеи с симплексиальным типом сочленения (рис. 35, 41Б). Колония полностью покрывает ~14 члеников стебля (рис. 35В). На прижизненность данной ассоциации, помимо полного обрастания стебля со всех сторон, также указывают края колонии, выступающие за границы фасеток и сохранившие отпечатки утраченной части стебля. В сечении поперечном оси стебля, с одной из сторон колония имеет большую толщину, чем с противоположной стороны, что указывает на место, откуда начинался рост колонии. На начальных стадиях направление роста кораллитов направлено во все стороны от места прикрепления. По мере роста колония приобретает полусферическую форму и постепенно расширяется до полного обрастания стебля со всех сторон. Таким образом, более молодая часть колонии имеет меньшую толщину, чем зрелая.

В центральной части колонии присутствуют следы нарушения роста, что могло быть связано с ограниченной подвижностью стебля в данном месте.

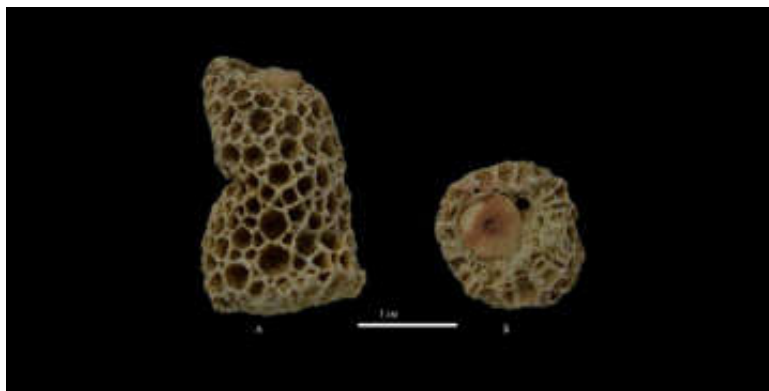


Рис. 35. Фрагмент стебля криноидеи с симплексиальным типом сочленения, обросший радиально колонией *Favosites permica* Gerth, 1921 (экз. ПИН. 5930/136), А – общий вид колонии сбоку, Б – общий вид с дистальной стороны стебля.

Экземпляр ПИН № 5930/137 из нижнепермских отложений Индонезии представлен колонией *Favosites permica* Gerth, 1921, радиально обросшей стебель криноидеи (рис. 36). Колония полностью покрывает фрагмент из пяти члеников (рис. 40Б). В данном случае стебель имеет синартриальный тип сочленения, характеризующийся наибольшей подвижностью среди всех типов сочленения, характерный для платикринитид. С одной из сторон также присутствует заметное расширение скелета, позволяющее определить сторону первоначального прикрепления эпибионта.

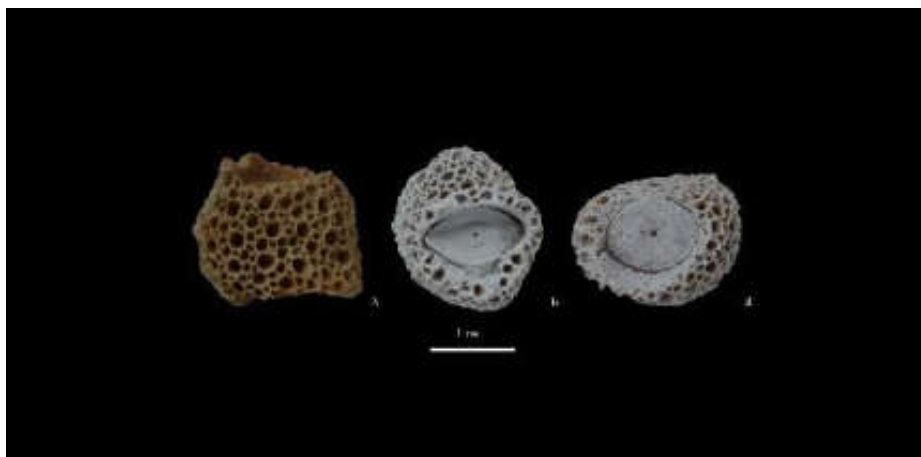


Рис. 36. Фрагмент стебля криноидеи с синартриальным типом сочленения, обросший радиально колонией *Favosites permica* Gerth, 1921 (экз. ПИН № 5930/137). А – общий вид колонии сбоку; Б – общий вид с проксимальной стороны стебля; В – общий вид с дистальной стороны стебля.

Еще один экземпляр ПИН № 5930/138 из того же местонахождения, отнесенный к тому же виду *Favosites permica* Gerth, 1921 обрастает три членика платикринитиды с синартриальным

типом сочленения (рис. 37). Колония с одной из сторон имеет вырост неправильной формы, не характерный для фавозитид – обрастателей. Данная аномалия в форме полипняка может быть связана с продолжением функционирования части колонии после отмирания организма – хозяина и принятия его стеблем горизонтального положения на субстрате. Погруженная в субстрат часть колонии погибла, тогда как фрагмент, оставшийся на поверхности, продолжил свой рост уже в вертикальном относительно нового положения направлении.



Рис. 37. Фрагмент стебля криноидеи с синартриальным типом сочленения, обросший радиально колонией *Favosites permica* Gerth, 1921 (экз. ПИН № 5930/138). А – общий вид колонии сбоку; Б – общий вид с проксимальной стороны стебля; В – общий вид с дистальной стороны стебля.

Экземпляр ПИН № 5930/139 представлен полипняком *Pseudofavosites stylifer* Gerth, 1921, прижизненно обросшим фрагмент стебля с симплексиальным типом сочленения (рис. 38). Колония массивная, веретеновидной формы. Сохранность материала не позволяет определить количество члеников, покрытых колонией (рис. 40А).

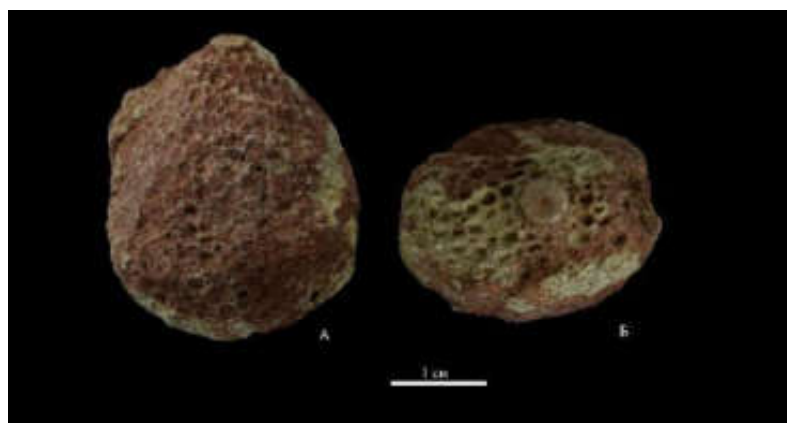


Рис. 38. Фрагмент стебля криноидеи с симплексиальным типом сочленения, обросший радиально колонией *Pseudofavosites stylifer* Gerth, 1921 (экз. ПИН № 5930/139). А – общий вид колонии сбоку; Б – общий вид с дистальной стороны стебля.

Экземпляр ПИН № 5930/133 представляет собой колонию *Aulohelia irregularis* Gerth, 1921, обросшую фрагмент стебля криноидеи с симплексиальным типом сочленения (рис. 39, рис. 40Г). Аулопориды, обладающие как правило стелющимися сетчатыми колониями, значительно реже встречаются в подобных симбиотических ассоциациях. Для данного вида в онтогенезе отдельных кораллитов характерно увеличение толщины стенки до полного слияния отдельных кораллитов в общую скелетную массу и таким образом формируется массивная колония эпибионта. Место прикрепления колонии в данном случае определить значительно труднее, поскольку коралл обладает нерегулярным ростом и характеризуется неправильной формой колонии.



Рис. 39. Фрагмент стебля криноидеи с симплексиальным типом сочленения, обросший радиально колонией *Aulohelia irregularis* Gerth, 1921 (экз. ПИН № 5930/133). А – общий вид колонии сбоку; Б – общий вид с проксимальной стороны стебля.

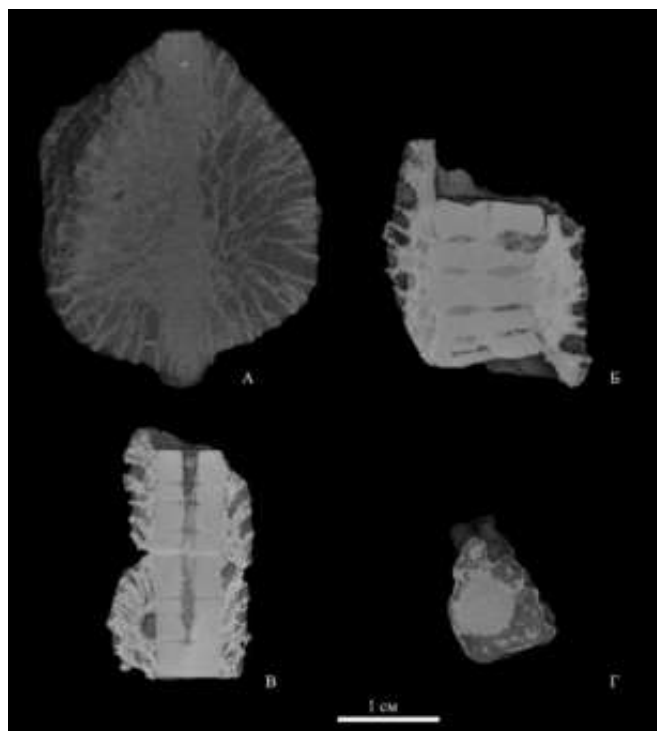


Рис. 40. Серия срезов через стебли морских лилий и эпибионтов в разных проекциях. А – продольный срез, проходящий через ось стебля и эпибионта *Pseudofavosites stylifer* Gerth, 1921 Б – продольный срез

через стебель с синартриальным типом сочленения и эпибионта *Favosites permica* Gerth, 1921; В – продольный срез через стебель с симплексиальным типом сочленения и эпибионта *Favosites permica* Gerth, 1921; Г – поперечный срез через фрагмент стебля с симплексиальным типом сочленения и эпибионта *Aulohelia irregularis* Gerth, 1921.

Анализ симбиотических ассоциаций показывает, что кораллы предпочитали селиться на более жестких участках стеблей, не способных сильно изгибаться. Это позволяло развивающемуся кораллу переходить с одного членика на другой и полностью обрастать неподвижный участок. В случаях поселений на стеблях с наиболее подвижным типом сочленения, колония продолжала рост при его стабильном положении, постепенно обрастая соседние членики и обездвиживая занимаемый фрагмент стебля (рис. 41). Вероятно, поселение приносило минимальный вред морской лилии. В некоторых случаях, поселение в нижней части стебля даже могло приносить пользу усилением устойчивости стебля в течениях благодаря утяжелению дистастелы. Большинство исследователей сходны во мнении, что организмы имеют комменсальные взаимоотношения.

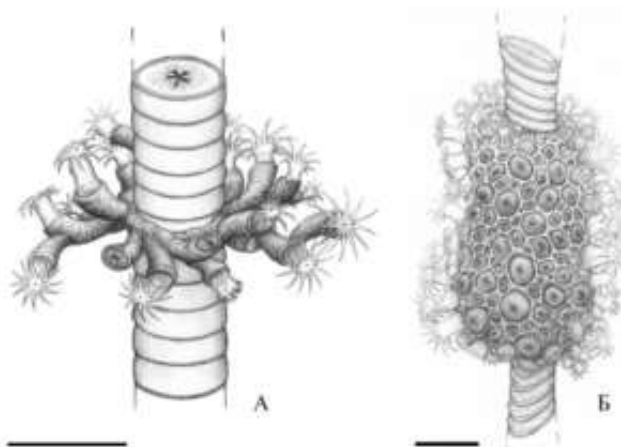


Рис. 41. Реконструкции прижизненных поселений табулят на стеблях криноидей. А – *Cladochonus crassus* (M'Coy, 1844); Б – *Favosites permica* Gerth, 1921. Длина масштабной линейки – 5 мм (Mirantsev et al, 2025)

Табуляты, вступающие в симбиотические взаимоотношения с морскими лилиями ограничены отрядами Favositida и Auloporida. Увеличение количества ассоциаций табулят с криноидеями, по-видимому, связано со всплеском разнообразия кораллов этого подкласса в

конце силура-начале девона и их симбиотические отношения продолжают до полного вымирания табулят в конце палеозоя (Табл. I).

Коралл	Хозяин	Возраст, местонахождение	Литература
<i>Favosites forbesi</i> Milne-Edwards & Haime, 1851	<i>Eucalyptocrinites tuberculatus</i> Miller & Dyer, 1878; Crinoidea gen. et sp. indet.	Waldron shale, венлокский отдел силура; Индиана, США	Peters, Bork, 1998; Gibson, Broadhead, 1989
<i>Favosites parasiticus</i> Hall, 1852	<i>Eucalyptocrinites</i> sp.	Rochester shale, венлокский отдел силура; Онтарио, Канада	Brett, Eckert, 1982
<i>Favosites parasiticus</i> Hall, 1852	<i>Caryocrinites</i> sp.	Niagara group, силур; Нью-Йорк, США	Hall, 1852
<i>Hamarilopora minima</i> Le Maitre, 1956	<i>Amurocrinus</i> sp., <i>Cyclocharax</i> sp., <i>Schyschcatocrinus breviatus</i> Le Menn, 1980	Нижний девон, пражский ярус; Хамар Лаггад, Марокко	Berkowski, Zapalski, 2014
<i>Favosites</i> sp.	<i>Pentagonostipes petaloides</i> Moore, Jeffords, 1968; <i>Tantalocrinus scutellus</i> Le Menn, 1985	Skaly Bed, эйфельский ярус среднего девона; Свентокшиские горы, Польша	Gluchowski, 2005
<i>Sutherlandia parasitica</i> (d'Orbigny, 1852)	Crinoidea gen. et sp. indet.	Карбон; Равенсхольм, Пендл Хилл, Ланкашир, Великобритания	Scrutton, 1998
<i>Sutherlandia stasinskae</i> Kulicka et Nowinski, 1978	Crinoidea gen. et sp. indet.	Верхи визейского яруса нижнего карбона; Залас, Польша	Kulicka, Nowinski, 1978

<i>Sutherlandia alani</i> Cocke & Bowsher, 1968	Crinoidea gen. et sp. indet.	Wewoka formation, московский ярус среднего карбона; Центральная Оклахома, США	Cocke, Bowsher, 1968
<i>Cladochonus crassus</i> M'Coy, 1844, <i>C. beecheri</i> Grabau, 1894	Crinoidea gen. et sp. indet.	Borden Formation, визейский ярус нижнего карбона; Кентукки и Индиана, США	Kammer, 1985
<i>Cladochonus</i> sp.	Crinoidea gen. et sp. indet.	Brigantian age (нижний карбон; P1); Йоркшир, Великобритания	Donovan, Lewis, 1999
<i>Cladochonus</i> sp. <i>Sutherlandia parasitica</i> (d'Orbigny, 1852)	Crinoidea gen. et sp. indet.	Hodder Mudstone Formation, Worston Shale Group, Клитеро, Ланкашир, Великобритания	Folmer, Donovan, 2021
<i>Cladochonus beecheri</i> Grabau, 1899	Crinoidea gen. et sp. indet.	Edwardsville formation, Lower Mississippian Borden group; Индиана, США	Powers, Ausich, 1990
<i>Pseudofavosites hinaensis</i> Niko, 1999	Crinoidea gen. et sp. indet.	Omi Limestone, Mississippian (визейский - серпуховский ярусы нижнего карбона); Префектура	Niko, 1999; Niko, Ibaraki, Tazawa, 2011

		Ниигата, Центральная Япония	
<i>Aulohelia irregularis</i> Gerth, 1921; <i>Aulohelia laevis</i> Gerth, 1921; <i>Cladochonus</i> sp.; <i>Favosites permica</i> Gerth, 1921; <i>Monilopora crassa</i> M'Coy, 1847; <i>Pseudofavosites stylifer</i> Gerth, 1921	Crinoidea, Platycrinitida	Cisuralian series (артинский - кунгурский ярусы приуральского отдела перми); Тимор, Индонезия	Gerth, 1921; Schoor et al., 2020
<i>Sutherlandia khachikensis</i> Niko et Badpa, 2021	Crinoidea gen. et sp. indet.	Capitanian (upper middle Permian) Khachik Formation; Район Джульфа, Северо-Западный Иран	Niko, Badpa, 2021
<i>Pseudofavosites fusiforme</i> (Flügel, 1972)	Crinoidea gen. et sp. indet.	Bagh-e Vang Member (late early Permian) of the Jamal Formation; Район Табас востока Центрального Ирана	Niko et al., 2018
<i>Sutherlandia minus</i> (Yakovlev, 1939)	<i>Platycrinites</i> sp.	Артинский ярус приуральского отдела перми;	Yakovlev, 1939

		Красноуфимск, Россия	
<i>Emmonsia parasitica</i> ; <i>Cladochonus crassus</i> M'Coy, 1844	Platycrinites sp. or Pleurocrinus sp.	Визейский ярус нижнего карбона; Дублин, Ирландия	Hudson et al., 1966
<i>Cladochonus</i> sp.	Crinoidea gen. et sp. indet.	Серпуховский ярус нижнего карбона; Московская область, Россия	Arendt, 2002
<i>Sutherlandia gzheliensis</i> Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2025	Crinoidea gen. et sp. indet.	Гжельский ярус верхнего карбона; Московская область, Россия	Krutykh et al. 2025
<i>Sutherlandia</i> sp.	Crinoidea gen. et sp. indet.	Московский ярус среднего карбона; Московская область, Россия	В диссертации

Табл. I. Распространение известных симбиотических ассоциаций табулят и криноидей (Mirantsev et al., 2025, с изменениями и дополнениями)

Глава. 6. Морфогенетические аспекты

6.1. Соотношение скелета и мягкого тела табулят

Все табулятоморфные кораллы представлены исключительно колониальными формами. Их скелеты имеют очень разнообразное строение, однако среди них можно выделить несколько основных форм: массивные, кустистые, стелющиеся, цепочечные и они имеют наружное эктодермальное происхождение.

До недавнего времени о строении мягкого тела табулят было известно крайне мало. Отсутствие каких-либо свидетельств в палеонтологической летописи о строении мягкого тела этих организмов нередко порождали споры об их образе жизни и таксономическом положении. Однако в 1985 году впервые были описаны уникальные находки, содержащие окаменелые полипы представителей рода *Favosites* из лландоверийского отдела Силура острова Антикости восточной Канады. Колонии фавозитид, описанные из данного местонахождения, имеют массивную полусферическую форму диаметром до 6 см. Кораллиты диаметром от 1.5 до 2.5 мм имеют очень тонкие стенки и днища, несут на стенках ряды соединительных пор. Мягкие полипы сохранились во втянутом состоянии, с вогнутым внутрь оральным диском и направленными внутрь щупальцами. Для всех полипов характерно наличие от 11 до 13 щупалец, преобладающее число – 12. Все щупальца имеют одинаковую длину, сужаются к концам и оканчиваются тупо. Окаменелые полипы во втянутом состоянии занимают около 2/3 внутреннего пространства чашечек (Рис. 42) (Copper, 1985; Chatterton et al., 2008).



Рис. 42. Внешний вид чашечек *Favosites* sp. с сохранившимися кальцифицированными полипами (Chatterton et al., 2008 с изменениями).

Экземпляры, разрушенные в процессе посмертного разложения кораллитов обнаруживают наличие мезоглеальных спикул, среди которых исследователи выделяют три типа. Их размеры не превышают 0.8 мм. Спикулы первого типа, называемые точечными, имеют трехлучевую форму. Их размеры составляют от 0.24 до 0.39 мм. Два более коротких луча формируют фрагмент окружности, а третий, более длинный луч направлен радиально наружу от этой окружности. Все лучи расходятся под углами около 120 градусов относительно друг друга. Спикулы этого типа посмертно расположены в центре чашечки в количестве 12 штук и формируют кольцо. Спикулы второго типа или воротничковые спикулы уплощенные и изогнуты перпендикулярно плоскости уплощения. Их максимальные размеры колеблются в пределах 0.45–0.8 мм. Посмертно в чашечке они формируют от трех до шести колец, расположенных вокруг точечных спикул. Третий тип спикул – капстановые спикулы имеют размеры 0.050–0.075 мм. Они имеют вытянутую неправильную амебообразную форму. В чашечке они покрывают пространство вокруг воротничковых спикул (Рис. 43).



Рис. 43. Чашечка *Favosites* sp. с посмертно расположенными в ней спикулами (Chatterton et al., 2008 с изменениями).

Точечные спикулы располагались в мягком теле полипа, чередуясь с щупальцами. Предполагается, что основной функцией каждой спикулы этого типа было прикрепление мышц-ретракторов двух соседних щупалец. Одновременное сокращение всех мышц-ретракторов не только втягивало щупальца, но и притягивало эти спикулы друг к другу, формируя плотное кольцо в центре чашечки. Воротничковые спикулы в живом полипе располагались в виде нескольких (3-6) вертикальных колец, параллельных внешней стенке полипа. Их кривизна,

вероятно, повторяла цилиндрическую форму стенки живого полипа. Их посмертное концентрическое расположение в виде нескольких колец разного диаметра объясняется сокращенным положением полипа в момент смерти. Многочисленные более мелкие капстановые спикулы были широко распределены во всей мезоглее полипа и, возможно, также могли находиться и в щупальцах (Chatterton et al., 2008) (Рис. 44).

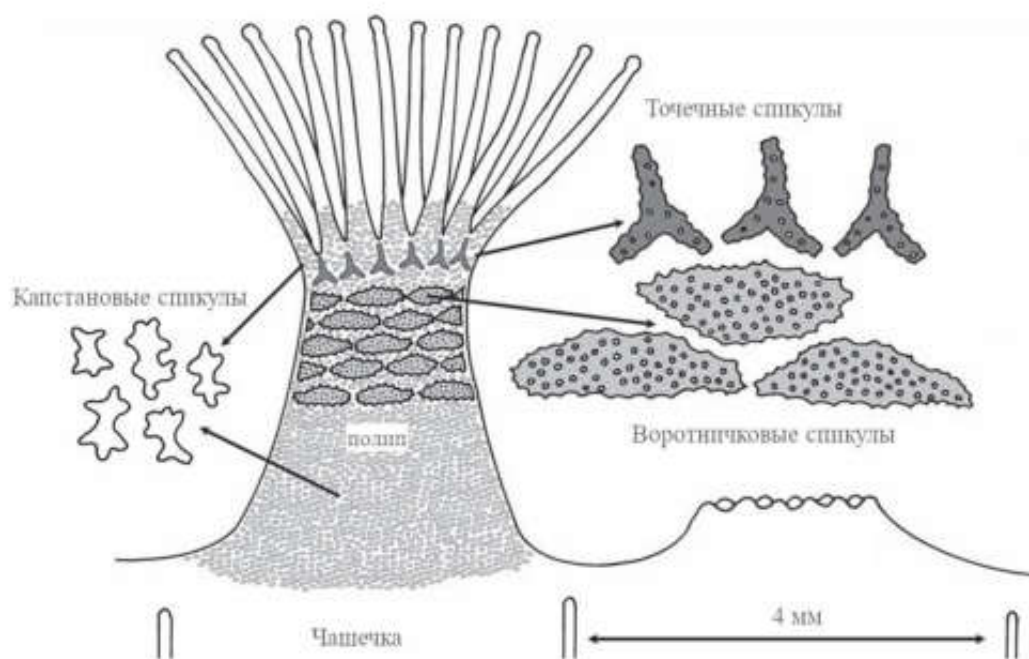


Рис. 44. Реконструкция расположения спикул с мягком теле полипа *Favosites* sp. (Chatterton et al., 2008 с изменениями)

Данное исследование представляет большой интерес с точки зрения реконструкции мягкого тела табулят. Можно предположить, что по крайней мере большинство фавозитид со сходным строением полипняка могли также обладать сходной морфологией мягкого тела. Наличие склеритов в мезоглее полипа показывает сходные черты с восьмилучевыми кораллами, а 12 щупалец – с шестилучевыми.

Септальный аппарат табулят очень разнообразен. Для некоторых таксонов характерно рядное расположение септальных образований и постоянство количества рядов, для других какая-либо закономерность в количестве и расположении рядов отсутствует, у третьих септальные образования хаотично распределены по всей поверхности чашечной стенки или вообще отсутствуют. В рамках диссертационного исследования, на основании литературных данных, был проведен анализ строения септальных аппаратов различных родов табулят из разных отрядов, существовавших на протяжении палеозоя.

Считающиеся наиболее примитивными среди всех табулят аулопорида обладают наименее развитым септальным аппаратом, представленным септальными шипиками, очень слабо выраженными септальными ребрами – септальными струйками и септальными валиками (Табл. II). У 7 из 23 проанализированных родов септальный аппарат полностью отсутствует, еще у 4 родов возможно его отсутствие. Какая-либо закономерность в расположении септальных образований отсутствует, однако для пермского рода *Aulohelia* Gerth, 1921 характерно наличие тонких вертикальных септальных струек.

Род	Возраст	Наличие септального аппарата	Тип септальных образований	Количество рядов с.о.
<i>Aulopora</i> Goldfuss, 1829	O - P	Есть/нет	Шипики или низкие бугорчатые септальные валики	//
<i>Cylyndrostylus</i> Sokolov, 1955	S ₁	Нет	//	//
<i>Fletcheria</i> Milne-Edwards et Haime, 1851	O ₃ - S	Есть	Тонкие, прерывающиеся пластинки	//
<i>Fletcheriella</i> Sokolov, 1955	O ₃ - S	Есть	Шипики	//
<i>Romingeria</i> Nicholson, 1879	S - D ₂	Есть	Шипики	//
<i>Mastopora</i> Sokolov, 1952	S - D	Нет	//	//
<i>Fletcherina</i> Langh, Smith et Thomas, 1955	D	Нет	//	//
<i>Grabaulites</i> Sokolov, 1950	D ₂	Есть	Шипики	//
<i>Trypanopora</i> Sokolov et Obut, 1955	D ₂	Нет	//	//
<i>Remesia</i> Kettner, 1934	D ₂ - D ₃	Есть	Грубые шипики	//
<i>Aulocystis</i> Schluter, 1885	D ₂ - D ₃	Есть	Шипики	//

Aulocystella Kuzina in Sokolov, 1955	C ₁	Есть	Шипики	//
Adetopora Sokolov, 1955	C	Развиты слабо/нет	Шипики	//
Amnipora Sokolov, 1955	C ₂	Нет	//	//
Rossopora Sokolov, 1955	C ₂	Нет	//	//
Sinopora Sokolov, 1955	C ₂ - C ₃	Есть/нет	Мелкие шипики	//
Cladochonus McCoy, 1847	C ₂ - P	Есть/нет	Септальные валики	//
Seleucites Porfiriev, 1937	P ₁	Нет	//	//
Aulohelia Gerth, 1921	P ₁	Есть	Радиальные септальные струйки	Непостоянно

Таблица. II. Септальный аппарат аулопорид.

Сирингопориды, рассматриваемые в настоящее время в отряде аулопорид в ранге надсемейства Syringoporoidea, обнаруживают сходные признаки строения септального аппарата. Их септальный аппарат также развит слабо, сложен шипиками, не имеющими рядного расположения (Табл. III). Из 13 проанализированных родов у пяти септальный аппарат отсутствует полностью, еще у представителей двух родов он развит слабо или отсутствует.

Род	Возраст	Наличие септального аппарата	Тип септальных образований	Регулярность рядов с.о.
Troedssonites Sokolov, 1947	O	Нет/развит слабо	Шипики	//
Syringoporus Sokolov, 1952	S ₁	Нет/развит слабо	Шипики	//
Syringopora Goldfuss, 1826	O ₃ - P ₁	Есть	Шипики	//
Kueichowpora Chi, 1933	C ₁	Есть	Шипики	//
Gorskyites Sokolov, 1955	C ₁	Нет	//	//

Neosyringopora Sokolov, 1955	C ₃ - P	Развит слабо	Шипики	//
Multithecopora Yoh, 1927	C ₁ - C ₃	Развит слабо	Шипики	//
Syringoporella Kettner, 1934	D ₂ - D ₃	Развит слабо	Шипики	//
Tetraporella Sokolov, 1947	O ₂	Нет	//	//
Tetraporinus Sokolov, 1947	S ₂ - C ₁	Нет	//	//
Hayasakia Lang, Smith et Thomas, 1940	C ₃ - P ₁	Нет	//	//
Thecostegites Milne- Edwards et Haime, 1849	S ₂ - D ₃	Есть	Шипики	//
Chonostegites Milne- Edwards et Haime, 1851	D ₁ - D ₂	Нет	//	//

Табл. III. Септальный аппарат сирингопорид.

Для сарцинулид характерен развитый септальный аппарат в виде рядов шипиков или септальных ребер. Количество рядов у представителей данного отряда сильно варьирует: от 6 и менее до 20–24. Септальный аппарат представителей различных родов показывает разнообразную симметрию (Табл. IV).

Род	Возраст	Наличие септального аппарата	Тип септальных образований	Регулярность рядов с.о.
Lessnikovaea Sokolov, 1951	O ₂	Есть	Септальные шипики	8
Calapoezia Billings, 1865	O ₂ - O ₃	Есть	Септальные шипики	20
Foerstephyllum Bassler, 1941	O ₂ - O ₃	Есть	Короткие септальные ребра с шипиками	//

Lyopora Nicholson et Etheridge, 1878	O ₂ - O ₄	Есть	Тонкие септальные шипики	20
Baikitolites Sokolov, 1955	O ₂	Есть	Ряды коротких шипикиков	//
Nyctopora Nicholson, 1879	O ₃	Есть	Ряды коротких шипикиков	до 9
Uralopora Sokolov, 1951	O ₃	Есть	Короткие септальные шипики	//
Billingsaria Okulitch, 1936	O ₃	Есть	Септальные шипики	16
Reuchia Kiaer, 1930	O ₃	Есть	Септальные шипики	//
Trabeculites Flower, 1961	O ₃	Есть	Септальные шипики	//
Sarcinula Lamarck, 1816	O ₃ - S ₁	Есть	Септальные шипики	20 - 24
Qianbeilites Ge et Yu, 1974	S ₁	Есть	Короткие шипики	Многочислен ные ряды
Thecia Milne- Edwards et Haime, 1849	S ₁ - S ₂	Есть	Септальные ребра	12
Fossopora Etheridge, 1903	S ₂	Есть	Септальные ребра	12 двух порядков
Laceipora Eichwald, 1854	S ₂	Есть	Септальные ребра	до 6

Табл. IV. Септальный аппарат сарцинулид.

Септальный аппарат хализитид, рассматриваемых в современной систематике в ранге подотряда Halysitina гелиолитид, обладает стабильностью количества рядов. Септальные образования представлены шипиками, зачастую располагающимися строгими рядами в количестве 12. Лишь для одного из рассмотренных родов *Eocatenipora* Hamada, 1957 характерно полное отсутствие септального аппарата (Табл. V).

Род	Возраст	Наличие септального аппарата	Тип септальных образований	Регулярность рядов с.о.
Tollina Sokolov, 1949	O ₂ - O ₃	Есть/нет	Шипики	12
Quepora Sinclair, 1955	O ₂ - O ₃	Есть/нет	Слабо развитые шипики	//
Eocatenipora Hamada, 1957	O ₃	Нет	//	//
Hexismia Sokolov, 1949	O ₃	Есть	Слабо развитые шипики	//
Labyrinthites Lambe, 1906	O ₃	Есть	Слабо развитые шипики	//
Catenipora Lamarck, 1816	O ₃ - S ₁	Есть	Шипики	12
Halysites Fischer von Walheim, 1828	O ₃ - S ₁	Есть/нет	Шипики	12
Cystihalysites Tchernychev, 1941	S ₁	Есть	Шипики	12
Acanthohalysites Hamada, 1957	S ₁ - S ₂	Есть	Шипики	12
Falsicatenipora Hamada, 1958	S ₁ - S ₂	Есть/нет	//	//

Табл. V. Септальный аппарат хализитид (по Соколов, 1962, Hill, 1981)

Фавозитиды – это наиболее крупный и разнообразный отряд табулят. Септальный аппарат представителей данного отряда представлен всеми возможными типами: септальными шипиками, ребрами, пластинками, чешуйками. У большинства фавозитид септальный аппарат присутствует. У некоторых фавозитид септальный аппарат имеет упорядоченность и располагается рядами. Для таксонов с упорядоченными септальными образованиями характерно количество рядов, кратное 6: 6/12/24 (Табл. VI).

Род	Возраст	Наличие септального аппарата	Тип септальных образований	Количество рядов с.о.
Paleofavosites Twenhofel, 1914	O ₂ - S ₁	Есть/нет	Шипики	//

Thecia Milne-Edwards et Haime, 1849	O ₃ - S ₁	Есть	Сплошные ребра	6 - 12
Agetolites Sokolov, 1955	O ₃ - S ₁	Есть	Тонкие ребра, иногда шиповатые (двух порядков)	24
Mesofavosites Sokolov, 1950	O ₃ - S	Нет	//	//
Angopora Jones, 1936	S ₁	Есть	Шиповатые пластинки	12
Antherolites Sokolov, 1955	S ₁	Есть	Пластинки	6
Moyerolites Sokolov, 1955	S ₁	Нет	//	//
Parastriatopora Sokolov, 1949	S ₁ - D ₂	Есть	Многочисленные септальные шипики иногда срастаются в зазубренные пластины	//
Subalveolites Sokolov, 1955	S ₁	Есть	Короткие шипики	//
Subalveolitella Sokolov, 1955	S ₁	Есть	Шипики	1
Laceripora Eichwald, 1854	S	Есть	Конические ребра	6
Multisolenia Fritz, 1937	S	Есть/нет	Шипики	//
Syringolites Hinde, 1879	S	Есть	Шипики	//
Coenites Eichwald, 1829	S - D	Есть	Септальный шип у нижнего края чашки	1
Cladopora Hall, 1851	S - D	Нет	//	//
Favosites Lamarck, 1816	S - P	Есть/нет	Шипики	//
Thamnopora Steininger, 1831	S - P	Есть/нет	Шипики	//
Striatopora Hall, 1851	S - P	Есть	Септальные гребни	//

Romingerella Amsden, 1949	S2	Есть	Шиповатые ребра	6 - 12
Dictyofavosites Tchernychev, 1951	S2 - D1	Есть/нет	Шипики	//
Squameofavosites Tchernychev, 1941	S2 - D1	Есть	Многочисленные ряды чешуек	//
Pachyfavosites Sokolov, 1952	S2 - D2	Есть/нет	Шипики	//
Oculipora Sokolov, 1952	S2 - D2	Есть/нет	Шипики редкие и грубые с загнутыми концами	//
Emmonsia Milne-Edwards et Haime, 1851	S2 - D2	Есть	Многочисленные ряды чешуек	//
Egosiella Dubatolov in Sokolov, 1955	S2 - D2	Есть	Слабо выраженное септальное ребро	1
Dendropora Michelin, 1846	S2 - D3	Есть	Шипики	//
Alveolites Lamarck, 1801	S2 - D3	Есть	Шипики тонкие, мелкие	//
Trachypora Milne-Edwards et Haime, 1851	S2 - C	Есть	Шипики	//
Riphaeolites Yanet in Sokolov, 1955	D1	Есть	Шипики, тонкие и частые	//
Roemeria Milne-Edwards et Haime, 1851	D1 - D2	Нет	//	//
Roemeripora Kraicz, 1934	D1 - D2	Нет	//	//
Pleurodictium Goldfuss, 1829	D1 - D2	Есть/нет	Шипики	//
Caliapora Schluter, 1889	D1 - D2	Есть	Чешуевидные с.о.	//
Placocoenites Sokolov, 1955	D1 - D2	Есть	Слабо выраженное септальное ребро	1
Alveolitella Sokolov, 1952	D1 - D3	Есть	Шипики тонкие, мелкие	//

Cleistopora Nicholson, 1888	D1 - C1	Есть	Бороздки	//
Neoroemeria Raduguin, 1938	D2	Нет	//	//
Holacanthopora Le Maitre, 1954	D2	Есть	Септальные трабекулы	//
Rachopora Sokolov, 1955	D2	Есть	Шипики	//
Crassialveolites Sokolov, 1955	D2	Есть/нет	Слабо развитые шипики	//
Natalophyllum Raduguin, 1938	D2	Есть	Очень слабо развитые ребра	//
Tyrganolites Tchernychev, 1951	D2	Есть	Один септальный шип	1
Scoliopora Lang, Smith et Thomas, 1940	D2 - D3	Есть	Ребра	//
Michelinia Koninck, 1841	D3 - P	Есть	Септальные бороздки, иногда несут шипики	//
Yavorskia Fomitchev, 1931	C1	Нет	//	//
Paleacis Haime in Milne-Edwards, 1857	C1 - C3	Есть/нет	Слабые продольные струйки	//
Donetzites Dampel, 1940	C2	Есть	Прерывистые ребра	//
Pachypora Lindstrom, 1873	C2 - C3	Нет	//	//
Oculinella Yakovlev, 1939	P1	Нет	//	//
Michelinopora Yabeet Hayasaka, 1915	P	Нет	//	//
Pseudofavosites Gerth, 1921	P	Есть	Хорошо развитые, крупные шипики	//
Trachypsammia Gerth, 1921	P	Есть	Тонкие септальные полоски	//
Gertholites Sokolov, 1955	P3	Есть	Шипики	//

Табл. VI. Септальный аппарат фавозитид.

Протокораллиты представителей всех родов табулят имеют аулопороидную форму. Исходя из этого факта, а также из того, что аулопорида обладают наиболее примитивно развитым септальным аппаратом и колонией в целом, предполагается, что предковая форма табулят имела черты аулопороидного строения со слабо развитым септальным аппаратом (или без него) и стелющейся формой полипняка (Соколов, 1955, 1962).

Кроме того, аулопорида и сирингопорида, несмотря на длительный период существования отряда, по всей видимости сохраняли примитивные предковые черты в строении септального аппарата, в то время как другие отряды табулят, существовавшие на протяжении значительно меньшего промежутка времени (*Heliolitida*, *Sarcinulida*) уже на ранних этапах развития обладали рядностью и симметричностью в расположении септальных образований. Фавозитиды, как и аулопорида, являются табулятами-долгожителями, существовавшими практически на протяжении всего палеозоя вплоть до вымирания всего подкласса. Стоит отметить, что среди фавозитид также сохраняются асептатные формы и формы, не имевшие упорядоченных септальных образований на протяжении всего их существования, однако среди фавозитид встречается довольно много видов, для которых характерно и рядное расположение в количестве, кратном 6. Для понимания причин возникновения упорядоченности септальных образований, необходимо разобраться в функциональном предназначении данных скелетных структур.

Некоторые из изученных таксонов обладали септальным аппаратом. Представители вида *Michelinia rara* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2026 обладают слабовыраженным септальным аппаратом, представленным мелкими острыми шипиками, выступающими в полость кораллита до 0.15 мм (рис. 45). Шипики многочисленны и располагаются по всей поверхности стенки чашки. При более детальном рассмотрении заметна горизонтальная их упорядоченность параллельно линиям роста кораллита.



Рис. 45. Строение септального аппарата *Michelinia rara*

В чашках *Sutherlandia gzheliensis* располагаются септальные образования в виде сквamuл или чешуй. В чашке они выступают в полость кораллита не более, чем на 0.1 мм. В некоторых чашках они могут образовывать 1 – 2 вертикальных ряда, но чаще всего они не упорядочены и на некоторых стенках даже могут полностью отсутствовать (рис. 46). Однако это может быть связано также и с сохранностью материала, в силу высокой хрупкости данного типа септальных образований. Внутри кораллита, ниже основания чашечки данные септальные образования достигают длины до 0.38 мм при диаметре кораллита 0.6 мм (рис. 47).

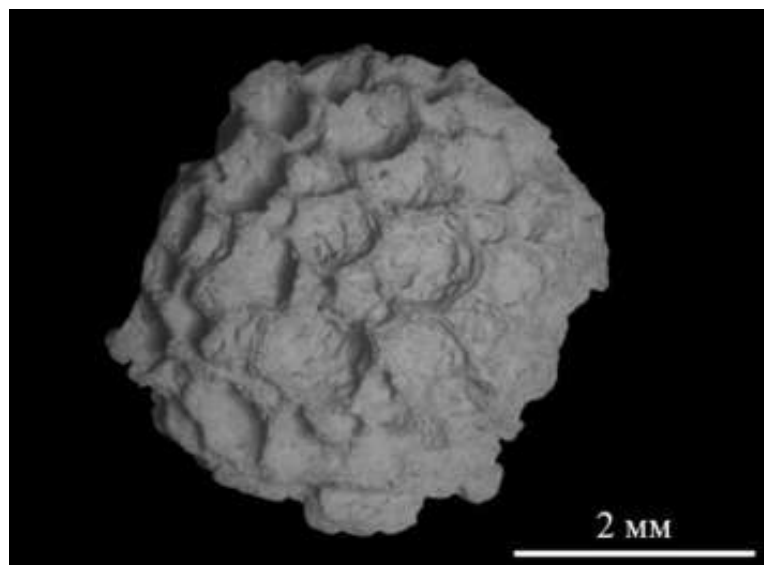


Рис. 46. Колония *Sutherlandia gzheliensis* (Экз. ПИН № 5930/8).

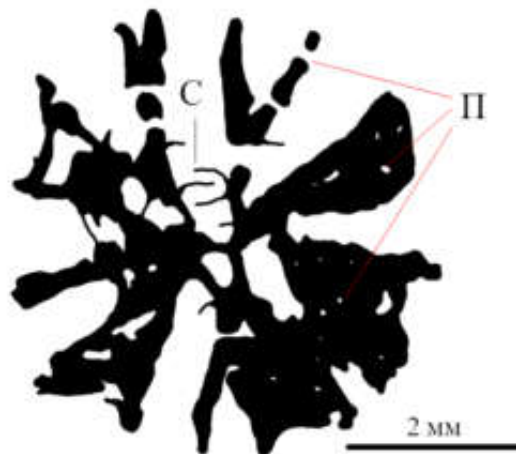


Рис. 47. Прорисовка пришлифовки колонии *Sutherlandia gzheliensis* (Экз. ПИН № 5930/7). С – сквamuлы; П – поры.

Септальный аппарат *Sutherlandia* sp. выражен в виде широких и очень тонких карнизоподобных сквamuл. Они выступают в полость кораллита на глубину до 0.4 мм при диаметре чашки 1 мм (рис. 48). Упорядоченность в их расположении также отсутствует.

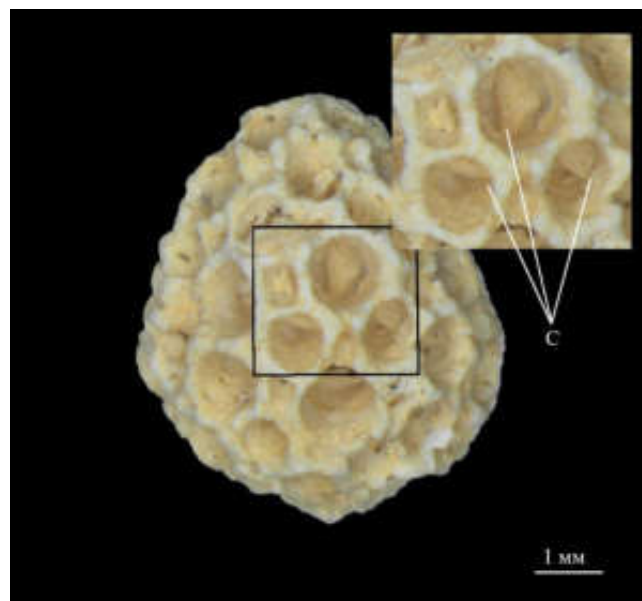


Рис. 48. Колония *Sutherlandia* sp. (экз. ПИН № 5930/93). С – сквamuлы.

Для вида *Favosites permica* Gerth, 1921 характерны септальные образования в виде шипиков, упорядоченные в 12 вертикальных рядов. Длина шипиков составляет 0.08 – 0.1 мм (рис. 49). Постоянство количества рядов сохраняется как у более крупных кораллитов, так и у более молодых маленьких.

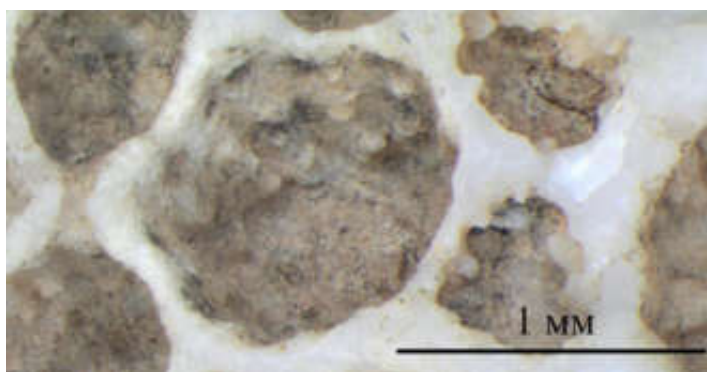


Рис. 49. Чашечка *Favosites permica* Gerth, 1921 (экз. ПИН № 5930/136).

Септальный аппарат представителя вида *Aulohelia irregularis* Gerth, 1921 выражен в виде тонких септальных струек. Септальные образования очень слабо выражены и различимы только на напыленном образце. Их количество варьирует в разных чашечках и составляет коло 17–19 штук (Рис. 50).



Рис. 50. Колония *Aulohelia irregularis* Gerth, 1921 (экз. ПИН № 5930/133).

Также был изучен септальный аппарат гелиолитид из семейства Cyrtophyllidae Sokolov, 1950, относящихся к роду *Cyrtophyllum* Lindström, 1882. Данное семейство выделяется среди всех остальных гелиолитид большим количеством септальных образований. Для разных видов характерно различное их число, которое варьирует в разных чашечках одной колонии и достигает от 20 до 40, тогда как для всех остальных гелиолитид характерно постоянное наличие 12 рядов септальных пластинок (рис. 51). Осевые концы септальных пластинок могут быть осложнены септальными шипиками (рис. 52). Строение септального аппарата циртофиллид и колонии в целом заметно отличается от остальных рассмотренных в работе табулят. Пространство между кораллитами заполнено скелетной тканью – цененхимой. Септальные пластинки в данном случае

одним из концов погружены в цененхиму на 0.2 – 1 мм (рис. 53). Другим концом пластинки выступают в полость чашечки на 0.08 – 0.1 мм при диаметре чашечек в среднем 2 – 2.5 мм.

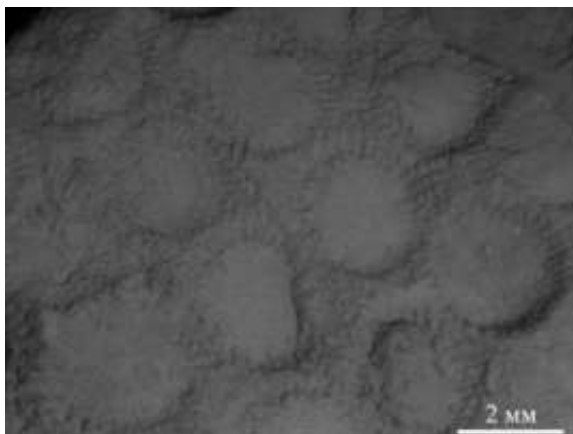


Рис. 51. Колония *Cyrtophyllum* cf. *lambeiformis* Sokolov, 1950 (экз. ПИН № 5930/85).

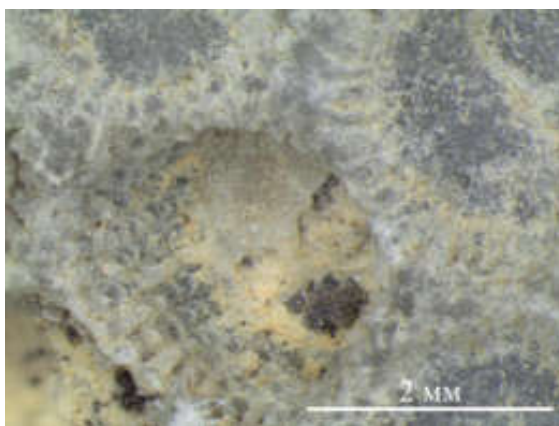


Рис. 52. Чашечка *Cyrtophyllum* cf. *lambeiformis* Sokolov, 1950 (экз. ПИН № 5930/85).

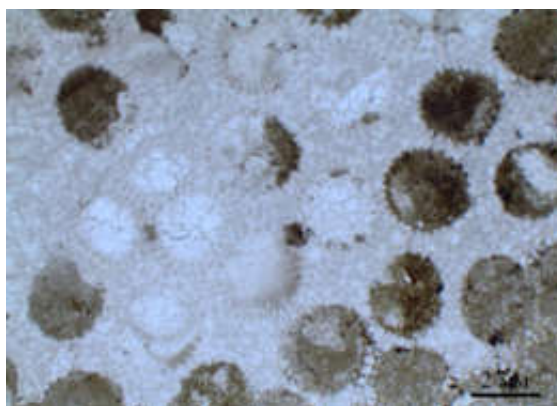


Рис. 53. Шлиф *Cyrtophyllum* *orthis* Sokolov, 1950 (экз. ПИН № 5930/70)

Септальные образования табулят принципиально отличаются от настоящих септ представителей других подклассов кораллов. Они имеют очень малые размеры относительно диаметра чашечки. Отсутствует какая-либо закономерность в их закладке, почти всегда септальные образования одного порядка, за редкими исключениями. Их число может варьировать как у различных таксонов, так и на одном экземпляре. Они не образуют цельных пластин и представлены отдельными септальными элементами или низкими ребрами. Все эти признаки позволяют судить о том, что септальные образования табулят не были приурочены к мезентериальным складкам полипа.

Септальные элементы табулят увеличивают площадь поверхности стенки кораллитов. Увеличение площади, в свою очередь, может быть выгодно для более надежного закрепления полипа в чашечке. Горизонтальная упорядоченность шипиков септального аппарата *Michelinia rara* в таком случае может объясняться именно этим фактором, так как ориентация рядов шипиков в данном случае перпендикулярна направлению смещения полипа при сокращении. Например, у современной склерактинии *Stylophora pistillata* ценостеум покрыт многочисленными мелкими шипиками (рис. 54). Ценосарк, отделенный от минерального скелета демонстрирует многочисленные ответные отверстия в мягких тканях и множество заякоривающих клеток-десмоцитов, служащих для прикрепления мягкого тела к минеральному скелету. Десмоциты у современной склерактинии располагаются как между отверстиями в ценосарке, так и прямо у их оснований (рис. 54А). На мягком теле полипа десмоциты располагаются вертикальными рядами (рис. 55) (Tambutte et al., 2007).

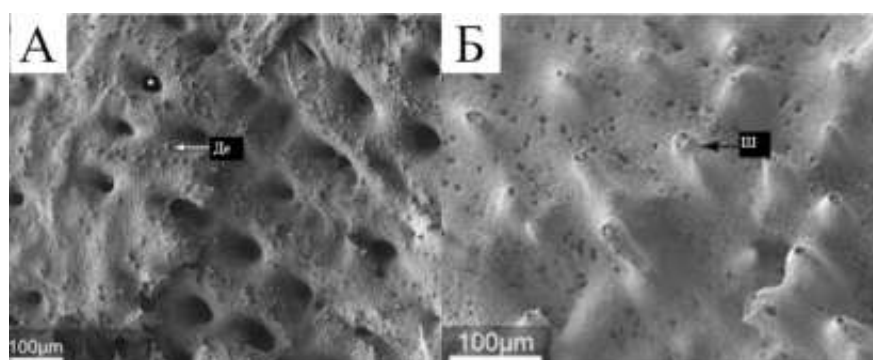


Рис. 54. *Stylophora pistillata*. А – поверхность ценосарка, отделенная от минерального скелета; Б – ценостеум, покрытый многочисленными шипиками. Де – десмоциты; Ш – шипики (Tambutte et al., 2007, с изменениями).

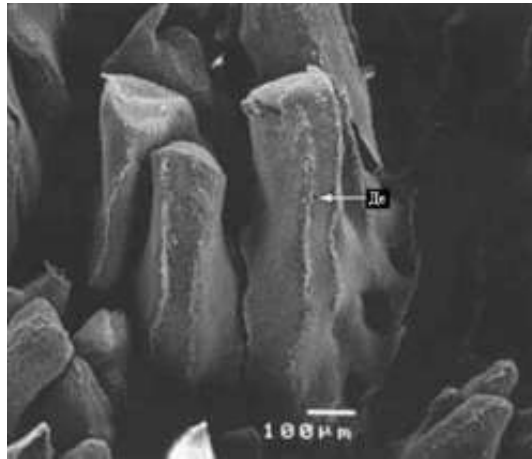


Рис. 55. Мягкое тело полипа *Stylophora pistillata* со стороны базального основания. Де – десмоциты (Tambutte et al., 2007, с изменениями).

Септальные образования в виде сквамул также имеют горизонтальную ориентацию, наиболее выгодную для более прочного закрепления полипа в чашке. Помимо заякоривающей функции, сквамилы выступали и в качестве опоры для базального основания полипа, на что указывает значительно большая их длина в нежилой части кораллита по сравнению с чашечными структурами. Кроме того, скелеты некоторых таксонов демонстрируют полное сращивание сквамил находящихся на противоположных стенках кораллита в основании чашечки и нежилой части кораллита в единое днище (например, род *Squamеofavosites* Chernyshev, 1941).

Расположение септальных образований вертикальными рядами может быть также связано и с особенностями строения мягкого тела полипа. О мягком теле табулят мы можем судить лишь по опубликованным экземплярам силурийских фавозитесов из Канады (Copper, 1985, Chatterton et al., 2008). Их полипы имеют от 11 до 13 щупалец, но наиболее часты полипы с 12 щупальцами. Среди других проанализированных по литературным данным родов, среди фавозитид нередко встречаются таксоны, септальный аппарат которых расположен в 6, 12, 24 ряда. Изученные экземпляры *Favosites permica* Gerth, 1921 обладают таким типом строения септального аппарата. Теоретическое постоянство в соответствии количества рядов септальных образований некоторых таксонов количеству щупалец можно объяснить особенностями строения кальциобластической эктодермы полипа, секретирующей минеральный скелет. Центры минерализации септальных шпиков, в случае если они служат для крепления и никак не связаны с пищеварительной и мускульной системами, могут соответствовать симметрии полипа, однако это не обязательное условие, что наблюдается при более широком взгляде на весь подкласс Tabulata в целом, откуда возникают многочисленные вариации строения септального аппарата.

По той же причине мала вероятность использования полипом септальных образований в качестве опоры для мышц-ретракторов. Против данного предположения говорит наличие у ископаемых полипов точечных спикул, располагавшихся между щупальцами и вероятно служивших для прикрепления мышц. Возможно, не все табуляты обладали подобными скелетными структурами, однако отсутствие строгого соответствия симметрии септального аппарата симметрии полипа опровергает это предположение.

6.2. Астогенез и онтогенез *Michelinia rara* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2026

Вопросу астогенеза и онтогенеза табулят ранее уже уделялось внимание в ряде работ (Соколов, 1950; Hill, 1981; Baets et al., 2010; Stel, 2010 и др.). Однако, несмотря на то, что табуляты характеризуются исключительно колониальным типом роста, фундаментальные свойства колониальности, такие как степень интеграции полипов, функциональная морфология, морфогенез и почкование до сих пор слабо изучены для большинства таксонов табулят.

Во многих работах о колониальных организмах уделялось большое внимание степени интегрированности колоний, под которой понимали степень единства колонии с точки зрения поведения, физиологии и развития отдельных органов или комплексов органов внутри колоний (Noble, Lee, 1990). Исследователи ископаемых кораллов подошли к определению степени интегрированности колоний с двух сторон. С одной стороны, они обратили внимание на соотношение астогенеза колонии и онтогенеза кораллитов и пришли к выводу, что при высокой интеграции полипов в единую колонию астогенетические стадии развития скелетной постройки доминируют над индивидуальным развитием отдельных кораллитов, жестко определяя места их появления и тем самым определяя форму полипника. В колониях с более низкой интеграцией отдельные полипы растут и почкуются в более свободном режиме, который регулируется их онтогенезом и определяет особенности астогенеза и форму колоний (Соколов, 1950; Hill, 1981; Coates, Jackson, 1985, 1987; Oliver, Coates, 1987; Pandolfi, 1988; Noble, Lee, 1990).

С другой стороны, о степени интеграции колоний также свидетельствует физиологическое объединение кораллитов. Например, наличие соединительных пор на стенках кораллитов у фавозитид предполагает соединение гастральных полостей полипов и функционирование их как единого организма. В результате выявилось противоречие между этими двумя подходами при изучении фавозитид: по тесной сближенности чашечек кораллитов и наличию между ними пор фавозитиды обладают высоким уровнем интеграции колонии, а отсутствие стадий в развитии астогенеза показывает значительно меньшую интеграцию колонии (Noble, Lee, 1990).

Для разрешения этого противоречия предлагается для колониальных организмов и кораллов, в частности, различать морфогенетическую интеграцию колонии и физиологическую, несмотря на тесную взаимозависимость во многих случаях этих двух типов интеграции. Морфогенетическая интеграция колонии характеризуется степенью доминирования в ее астогенетическом развитии внутренних генетических факторов, определяющих особенности роста и почкования кораллитов и тем самым форму колонии на разных стадиях ее астогенеза, над внешними, такими как направление течения и притока пищи, освещенность, определяющими оптимальное направление и скорость роста отдельных кораллитов и места их почкования. Под физиологической интеграцией понимается возможность перемещения питательных веществ между полипами в колонии и их скоординированное поведение (Krutykh et al., 2026). Для высокой морфогенетической интеграции колонии характерно наличие нескольких астогенетических стадий в ее развитии, которые могут различаться формой колонии и степенью ее интеграции, а также наличие голотеки. Физиологическая интеграция морфологически характеризуется наличием пор между кораллитами или других структур в скелете, обеспечивающих обмен питательными веществами между полипами.

С точки зрения различий между этими двумя типами интеграции колоний, был изучен онтогенез и астогенез представителей нового вида *Michelinia rara* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2026. Все имеющиеся в коллекции колонии – цериоидные, небольших размеров (до 10x4 см). Наружная поверхность колоний покрыта хорошо развитой морщинистой голотекой. Соединительные образования представлены развитыми крупными порами на стенках кораллитов.

На одном из наиболее хорошо сохранившихся экземпляров удалось проследить развитие протокораллита и закладки первых трех гистерокораллитов. Протокораллит образуется в результате оседания планулы на субстрат и ее дальнейшего метаморфоза. Формирование косых дний в протокораллите начинается практически сразу, при достижении им высоты около 0.4 мм. Одновременно, на высоте (0.5 мм) от основания образуется пора и отпочковывается первый гистерокораллит. Измерение площадей протокораллита и первых четырех гистерокораллитов на разных стадиях астогенеза показывают, что скорость расширения протокораллита (скорость увеличения площади поперечного сечения на единицу роста) на начальной стадии была выше, чем у гистерокораллитов (Табл. VII).

Высота	S (P), мм ²	S (H1), мм ²	S (H2), мм ²	S (H3), мм ²
~0.2 мм	0.545			
0.5 мм	2.241			
0.7 мм	2.472	0.011		

1.5 мм	3.251	0.436		
2.2 мм	3.446	1.829		
3.0 мм	3.268	3.184		
3.7 мм	3.629	4.212		
4.3 мм	6.701	7.006	0.959	
5.3 мм	5.855	6.543	1.350	
6.7 мм				0.082
7.3 мм				0.961

Табл. VII. Площади поперечных сечений кораллитов на различных стадиях астогенеза (Krutykh et al., 2026).

На всех исследованных образцах, все новые кораллиты образуются исключительно по периферии колонии. Новый кораллит, как правило, закладывается между двумя крайними смежными кораллитами, плотно прилегая к ним. Таким образом, колония обладает ускоренным периферическим ростом. Почкование кораллитов михелиний заметно отличается от такового у большинства других фавозитид, когда новые кораллиты формируются в центральной части колонии и изначально уже окружены сформировавшимися скелетами полипов. Механизм заложения новых кораллитов у михелиний совмещает в себе несколько признаков двух различных типов почкования – межстенного, или промежуточного, и бокового. Межстенный тип почкования предполагает формирование новых кораллитов в углах между зрелыми, что отчасти можно наблюдать у михелиний, однако их новые кораллиты образуются периферически, что обнаруживает сходство с боковым почкованием, когда новые кораллиты формируются периферически, но данный тип почкования предполагает свободное, не плотное расположение кораллитов и кустистые формы колонии. Такой тип почкования называют периферическим чашечным (Соколов, 1955).

В процессе астогенеза изученных колоний можно выделить четыре четко разграниченные стадии. На самой ранней первой стадии происходит формирование и ускоренный рост протокораллита. Протокораллит на ранних стадиях образует почку, формируя дочерний кораллит, имеющий с материнским одну общую стенку. Процесс формирования первого дочернего гистерокораллита и дальнейший рост колонии из двух кораллитов составляет вторую стадию астогенеза. На третьей стадии астогенеза практически одновременно происходит закладка еще двух кораллитов с двух противоположных сторон в углах у стенки, являющейся общей для первых двух кораллитов. В результате этой стадии формируется протоколония характерной формы из четырех кораллитов (Рис. 56). Сразу после стадии колонии из четырех кораллитов начинается четвертая стадия астогенеза, приводящая к формированию зрелой

колонии. На этом последнем этапе новые кораллиты закладываются хаотично в свободных углах между краевыми кораллитами по периферии колонии (Рис. 57).

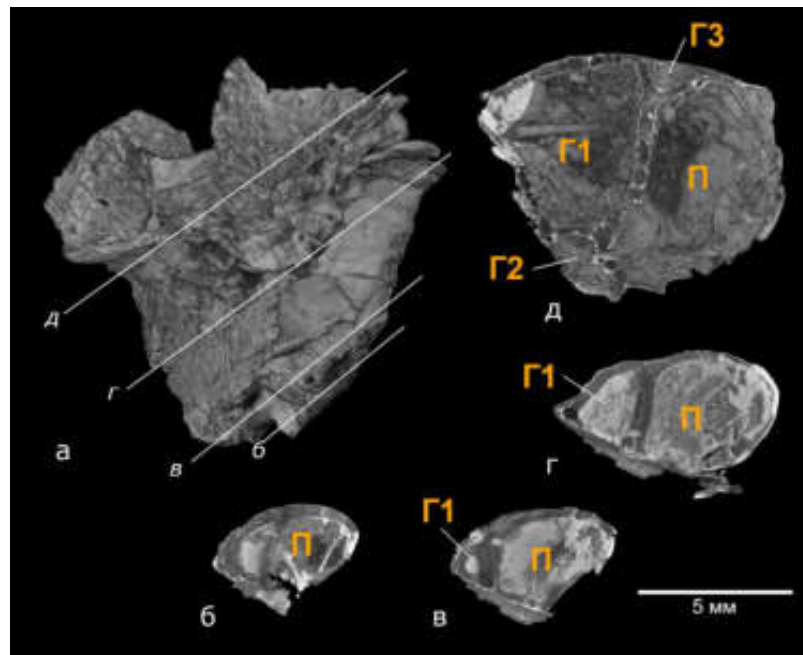


Рис. 56. Серия срезов через 3D модель ювенильной колонии, демонстрирующая первые три стадии астогенеза (экз. ПИН, № 5930/16); *а* – общий вид колонии; *б* – поперечный срез через протокораллит, характеризующий первую стадию астогенеза; *в* – *г* – поперечный срез через протокораллит и первый гистерокораллит, характеризующий вторую стадию астогенеза; *д* – поперечный срез через протокораллит и три гистерокораллита, характеризующий третью стадию астогенеза; П – протокораллит, Г1 – первый гистерокораллит, Г2 – второй гистерокораллит, Г3 – третий гистерокораллит (Krutykh et al., 2026).

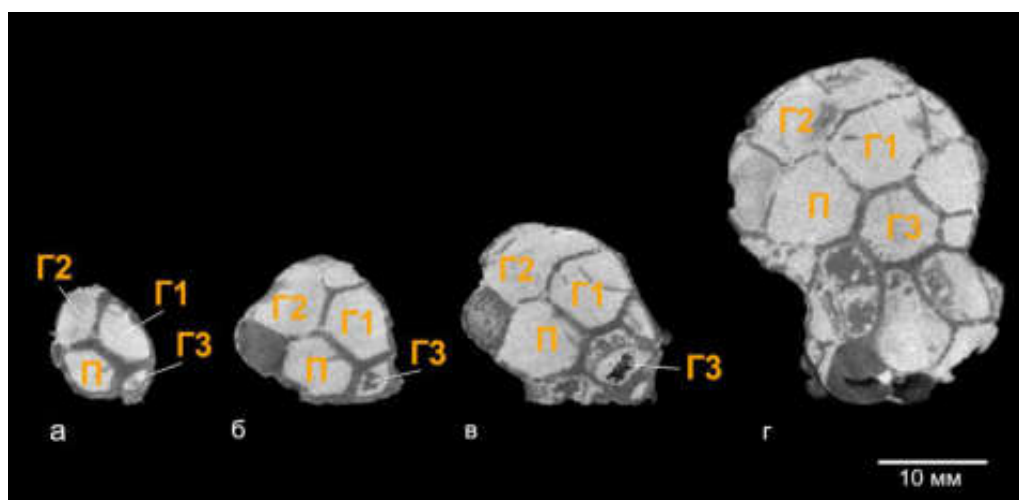


Рис. 57. Серия поперечных срезов через 3D модель взрослой колонии, демонстрирующая периферическое чашечное почкование на 4 стадии астогенеза (экз. ПИН, № 5930/18); П – протокораллит, Г1 – первый гистерокораллит, Г2 – второй гистерокораллит, Г3 – третий гистерокораллит (Krutykh et al., 2026)

Ранее был описан процесс закладки первых четырех кораллитов у вида *Michelinia mdaourensis* Plusquellec, 2010 из эмского яруса нижнего девона Марокко (Baets et al., 2010). Начальные стадии роста этих колоний авторам удалось проследить только с момента наличия в колонии протокораллита совместно с дочерним кораллитом. Таким образом, в первую стадию астогенеза авторы выделяют колонию, состоящую из двух кораллитов, во вторую – колонию из трех кораллитов, в третью – колонию из четырех кораллитов. По своей форме, колонии *Michelinia mdaourensis* Plusquellec, 2010 отличаются от изученных в работе поперечной вытянутостью, веерообразностью, тогда колонии *Michelinia rara* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2026 имеют округлые очертания в поперечном сечении. Несмотря на различия в форме колоний и некоторых несоответствий расположения первых четырех кораллитов у видов *Michelinia mdaourensis* Plusquellec, 2010 и *Michelinia rara* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2026, также отмечается крестообразное заложение первых четырех кораллитов колонии.

Механизм почкования предположительно имел следующий вид: первоначально на полипе образовывалась почка, в которой в процессе роста развивались основные морфологические элементы зрелого коралла. По достижении определенной стадии развития, кальциобластические клетки почки начинали формировать основание нового кораллита, которое в срезах выражается в утолщении смежной с материнским стенки. На этом же уровне в поперечных срезах обнаруживается первая соединительная пора между материнским и дочерним кораллитом, которая формируется вокруг их соединительных тканей. После этого, полип обретал самостоятельность, вследствие чего наблюдается закладка стенок и основания новой скелетной чашки. Далее происходит расширение дочернего кораллита и на расстоянии 0.4–0.5 мм от первой соединительной поры начинается закладка новых, расположенных более часто, иногда по две на одном уровне (Рис. 58).

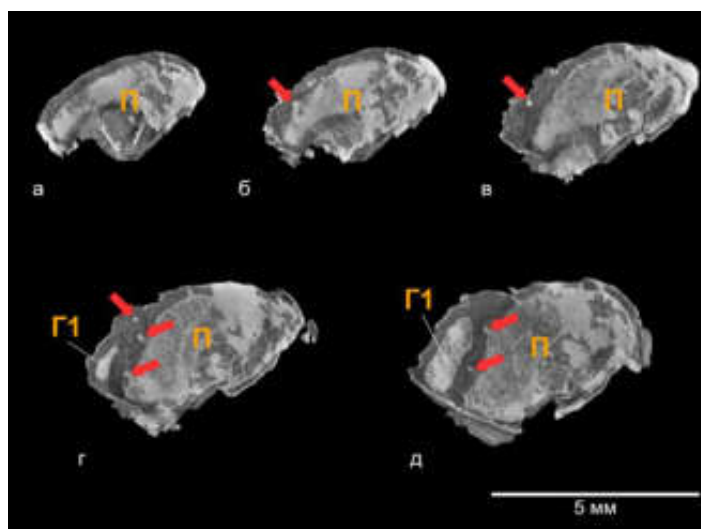


Рис. 58. Серия поперечных срезов через 3D модель ювенильной колонии, демонстрирующая процесс почкования (стрелками отмечены соединительные поры; П – протокораллит, Г1 – первый

гистерокораллит) (экз. ПИН, № 5930/16); *a* – протокораллит, *б* – формирование первой соединительной поры, *в* – утолщение стенки с одной стороны протокораллита, *з–д* – формирование дочернего кораллита (Krutykh et al., 2026).

Начальные стадии роста кораллитов на первых трех стадиях астогенеза как правило характеризуются угловато-округлой формой. На четвертой стадии, при периферическом формировании дочерних кораллитов, они чаще имеют треугольно-округлую форму. Далее, в процессе роста и формирования новых кораллитов происходит уплотнение колониальной постройки, вследствие чего первичные кораллиты приобретают ярко выраженную шести-семиугольную форму (Рис. 59).

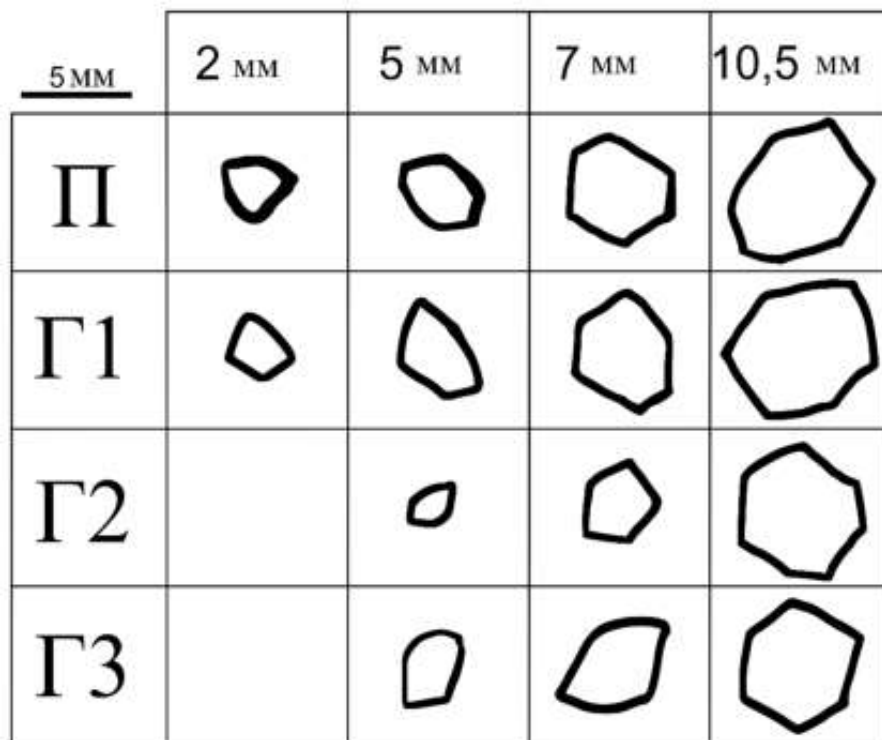


Рис. 59. Схема поперечных срезов протокораллита и трех гистерокораллитов (экз. ПИН, № 5930/18); П – протокораллит, Г1 – первый гистерокораллит, Г2 – второй гистерокораллит, Г3 – третий гистерокораллит. По горизонтали – расстояние от основания колонии в миллиметрах (Krutykh et al., 2026).

Сохранность материала не позволяет отследить более очевидные онтогенетические стадии отдельного кораллита, кроме как изменение формы его стенок, а также изменения его площади. Однако наличие как минимум четырех астогенетических стадий может указывать на большую интеграцию полипов в колонию, нежели у видов фавозитид, рассмотренных Noble и Lee (1990).

6.3. Микроструктура скелетных элементов представителей п/кл Tabulata

Скелет табулят по своему происхождению является наружным. Биохимический процесс его формирования заключается в выделении эктодермой полипа гелеобразного секрета, насыщенного карбонатом кальция, который в результате кристаллизации создает разнообразные скелетные структуры. Постоянное выделение карбоната кальция из организма приводит к его аккумуляции в виде скелетного вещества различной формы, в зависимости от степени активности различных участков эктодермы. Важной отличительной особенностью скелетных образований палеозойских кораллов является их кальцитовый, а не арагонитовый состав. Это различие порождает многочисленные разногласия относительно микроструктуры табулят: аналогична ли она в первоначальном виде таковой у склерактиний, или же некоторые табуляты изначально имели неволокнистую, пластинчатую скелетную микроструктуру (Bryan, Hill, 1941; Sorauf, 1996).

Простейшие составные элементы склеренхимы – фибры. Их толщина, как правило, не превышает двух микрон. Фибры имеют ориентацию, перпендикулярную поверхности эктодермы. Расположение фибр различается в горизонтальных и вертикальных скелетных образованиях. Для горизонтальных образований характерно параллельное расположение фибр. В вертикальных – фибры могут формировать более сложные структуры разнообразной формы, которые называют трабекулами. Изучение микроструктуры скелета коралла подразумевает под собой изучение взаимного расположения кристаллов, формирующих скелетную ткань.

Выделяют различные типы микроструктуры скелетных элементов табулят. Основными являются: ламеллярный, фибральный и паратрабекулярный тип. У большинства отрядов табулят ярко выражена слоистость склеренхимы. В свою очередь каждый из типов можно подразделить на еще несколько подтипов. Микроструктура ламеллярного типа подразделяется на концентрическую с наружной эпитекой, грубоконцентрическую пахипороидную, тонкоконцентрическую стриатопороидную; фибрального типа – на радиально-волокнистую тамнопороидную, скрытую радиально-волокнистую; радиально-волокнистую с вторичными отложениями стереоплазмы; радиально-волокнистую фавозитоидную и пористо-волокнистую (рис. 60) (Дубатовов, 1971).

В работах Лафуста и Плюскуэллека было описано множество табулят с ламеллярной структурой, которая наиболее отчетливо прослеживается у кораллов семейства *Micheliniidae* и также присутствует у представителей многих других семейств, например, *Syringoporidae*. Ламеллярная микроструктура подразделяется на 2 типа: собственно ламеллярная и микроламеллярная.

Ламеллярная микроструктура характеризуется кристаллами кальцита толщиной 4 – 8 мкм и 30 – 50 мкм в длину, расположенными параллельно или субпараллельно границе структур. Сами кристаллические пластинки имеют неровные или зубчатые края и могут быть прямыми, изогнутыми или волнистыми.

Микроламеллярная микроструктура характеризуется кристаллами кальцита, толщина которых колеблется от 2 до 8 мкм, а длина от 10 до 25 мкм. Как и при ламеллярной структуре эти более мелкие пластинки кристаллов имеют зубчатые или волнистые края и могут быть как изогнутыми, так и прямыми. Лафуст в 1985 году выделил щитковые и купулярные микроламеллы. Щитковые имеют толщину 2 – 3 мкм и длину 20 – 25 мкм, концы слабо загнуты. Купулярные микроламеллы толщиной 4 – 7 мкм и длиной около 15 мкм имеют куполоподобную форму.

Значение микроструктуры для систематики табулят до сих пор остается дискуссионным. Связано это как с вероятными изменениями скелетных структур в результате перекристаллизации, так и с отсутствием живых представителей с мягкими тканями, позволивших бы достоверно определить характер формирования и достоверные различия в микроструктуре у разных таксонов. Несмотря на это, характер микроструктуры, например, принято использовать для разграничения родов *Holocanthopora* Le Maitre, 1954; *Michelinia* de Koninck, 1841; *Praemichelinia* Lafuste et Plusquellec, 1980; *Protomichelinia* Yabe et Hayasaka, 1915 михелиниид (Lafuste, Plusquellec, 1985).

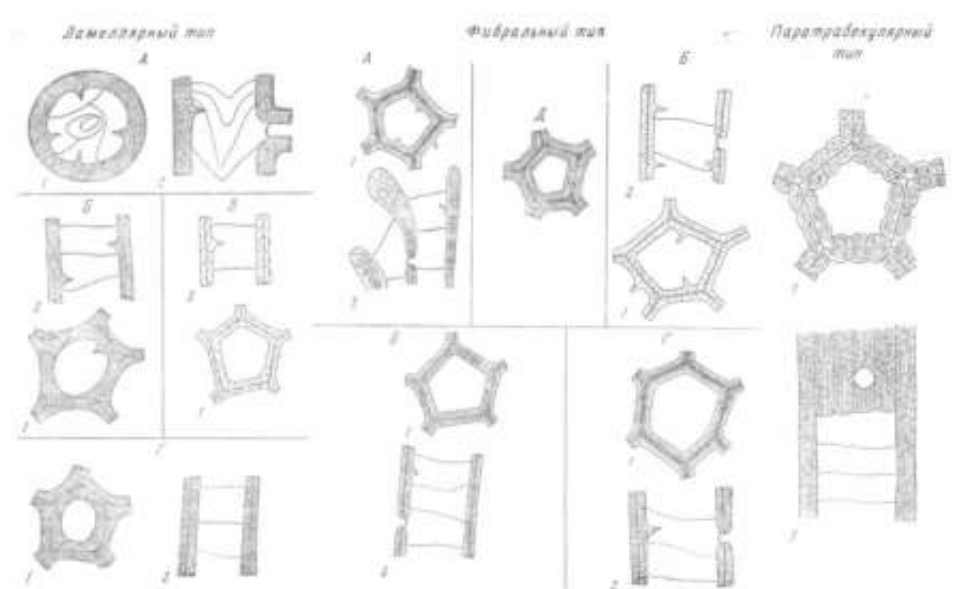


Рис. 60. Микроструктура склеренхимы скелетных элементов табулят. 1. Ламеллярный тип. А – концентрическая с наружной эпитекой в поперечном (1) и продольном (2) сечениях; Б – грубоконцентрическая пахипороидная в поперечном (1) и продольном (2) сечениях; В – тонкоконцентрическая стриатопороидная в поперечном (1) и продольном (2) сечениях; Г – складчато-

концентрическая пликатомуровая в поперечном (1) и продольном (2) сечениях. 2. Фибральный тип. *А* – радиально-волокнуистая тамнопороидная в поперечном (1) и продольном (2) сечениях; *Б* – радиально-волокнуистая фавозитоидная в поперечном (1) и продольном (2) сечениях; *В* – скрытая радиально-волокнуистая в поперечном (1) и продольном (2) сечениях; *Г* – пористо-волокнуистая в поперечном (1) и продольном (2) сечениях; *Д* – радиально-волокнуистая с вторичными отложениями стереоплазмы. 3. Паратрабекулярный тип в поперечном (1) и продольном (2) сечениях (Дубатов, 1971).

В данной работе основной целью изучения микроструктуры ставилось ее описание для новых таксонов, а также некоторых других, представленных в диссертации. Все изученные экземпляры показали в той или иной степени значительные вторичные изменения микроструктуры вследствие перекристаллизации вплоть до того, что на некоторых не удалось обнаружить никаких первичных структур. На оставшихся же экземплярах удалось определить предположительный первичный характер микроструктуры стенки.

Микроструктура стенки была исследована для представителей двух отрядов табулят.

Среди представителей отряда Favositida была изучена микроструктура двух видов. Первый из них - *Sutherlandia gzheliensis* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2025. Все представители данного вида происходят из гжельского яруса верхнего карбона Подмосковья, из одного местонахождения – гжельского стратотипа. Для отдельных экземпляров коллекции было проведено изучение микроструктуры стенки. Стенка имеет различную толщину от 100 до 200 микрон. Все экземпляры были подвержены значительным вторичным изменениям структуры скелета вследствие диагенеза. На вторичность микроструктуры указывает повсеместное наличие «мелкозернистой мозаики» в виде многочисленных зерен кальцита размерностью до 6 микрон, расположенных беспорядочно. В отдельных областях скелета, наименее подвергшихся диагенетическим изменениям, наблюдаются участки подвергшиеся перекристаллизации в значительно меньшей степени и, вероятно, демонстрирующие особенности первоначальной микроструктуры. Она представляет собой пучки трабекул, радиально расходящихся из одной точки и изгибающихся. Сложены они более вытянутыми кристаллами кальцита, длиной до 16 микрон (рис. 61). Наблюдаемая микроструктура значительно отличается от описанной ранее микроструктуры другого вида данного рода – *S. khachikensis* Niko et Badra, 2021 из средней перми Северо-Западного Ирана. Его стенка сложена плотно упакованными тонкими параллельными фибрами, расположенными перпендикулярно ярко выраженному межстенному шву, составляющими характерную радиально-волокнуистую микроструктуру фибрального типа (Niko, Badra, 2021) (рис. 62).

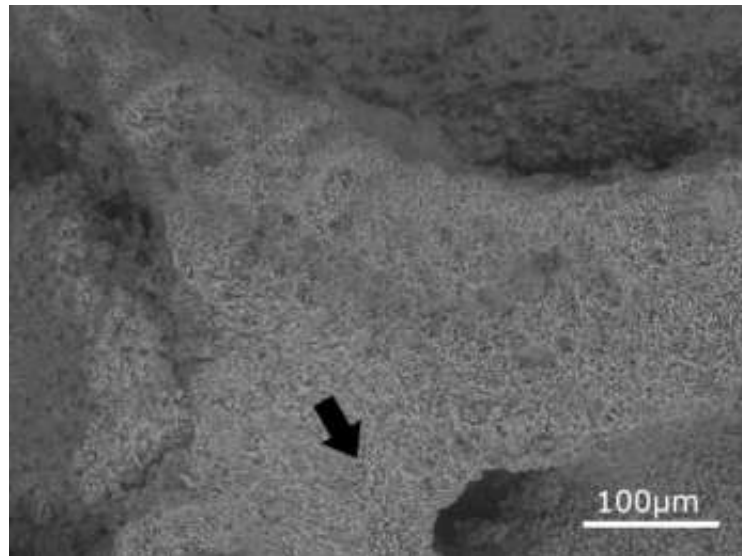


Рис. 61. Экз. 5930/13. Криптоволокнистая микроструктура стенки *Sutherlandia gzheliensis*. Стрелкой отмечен участок стенки, сохранивший следы первоначальной микроструктуры.

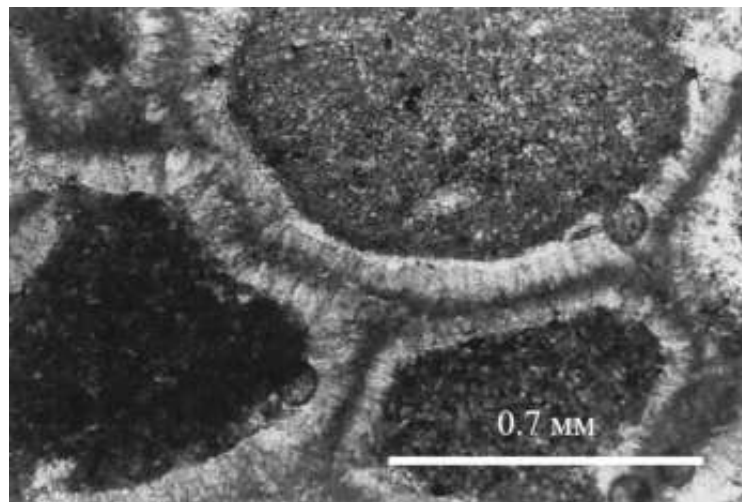


Рис. 62. Микроструктура *Sutherlandia khachikensis* (Niko, Badra, 2021).

Представители вида *Michelinia rara* происходят из верхнекаменноугольных отложений, гжельского яруса Подмосковья. Стенка изученных экземпляров имеет толщину 200 микрон и демонстрирует отчетливый срединный шов (рис. 63). По обе стороны от него расположены слои стереоплазмы, сложенные вытянутыми пластинчато-волокнистыми ламеллами, расположенными субпараллельно срединному шву с небольшим наклоном, что представляет

характерную для представителей рода *Michelinia* микроструктуру (Lafuste, Plusquellec, 1985; Plusquellec, Sando, 1987). Микроламеллы имеют длину до 10–11 мкм (рис. 64).

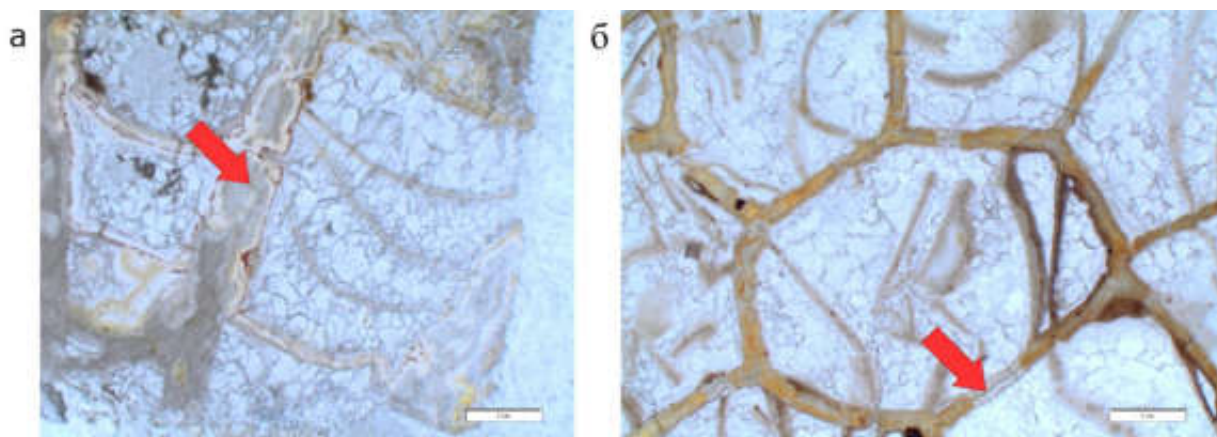


Рис. 63. Шлифы изученных экземпляров *Michelinia rara* Krutykh, Mirantsev, Rozhnov, 2025. *a* – продольный срез через колонию вдоль оси кораллита (экз. ПИН, № 5930/21); *б* – поперечный срез через колонию (стрелкой отмечен срединный шов) (экз. ПИН, № 5930/17).

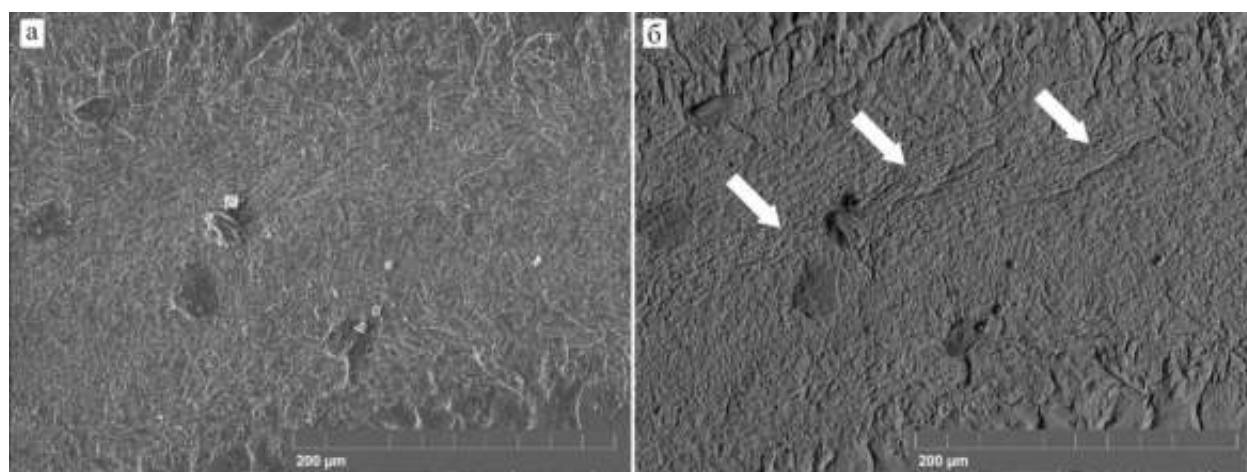


Рис. 64. Микроструктура стенки *Michelinia rara*. *a* – снимок, полученный с использованием SE детектора сканирующего электронного микроскопа; *б* – снимок, полученный с использованием BSE детектора сканирующего электронного микроскопа (стрелками отмечены ламеллы, расположенные субпараллельно срединной линии) (экз. ПИН, № 5930/17).

Представители отряда Auloporida обладают характерной для них концентрической радиально-волокнутой микроламеллярной структурой стенки. Рассмотренные представители вида *Aulopora soshkinae* Sokolov, 1952 происходят из девонских отложений Орловской области. Стенка кораллитов имеет толщину 200–230 мкм. Микроструктура стенки концентрическая, волокнуто-слоистая (рис. 65). При больших увеличениях на некоторых кораллитах обнаруживается двухслойное строение стенки. Внешний слой более мощный, толщиной до 130 мкм, имеет концентрическую волокнуто-слоистую микроламеллярную структуру. Внутренний

слой, толщиной не более 100 мкм, несет значительные вторичные изменения, искажающие первоначальную микроструктуру, однако наблюдения за наименее измененными участками позволяют предполагать, что первоначальная структура представляла собой тонкие параллельные фибры, расположенные перпендикулярно волокнам внешнего слоя. В большинстве случаев внутренний слой не сохранился, это может быть связано с меньшей устойчивостью данного типа микроструктуры к диагенезу и внешним механическим воздействием по сравнению с концентрической волокнисто-слоистой структурой, хорошо сохранившейся на всех изученных экземплярах (рис. 66).

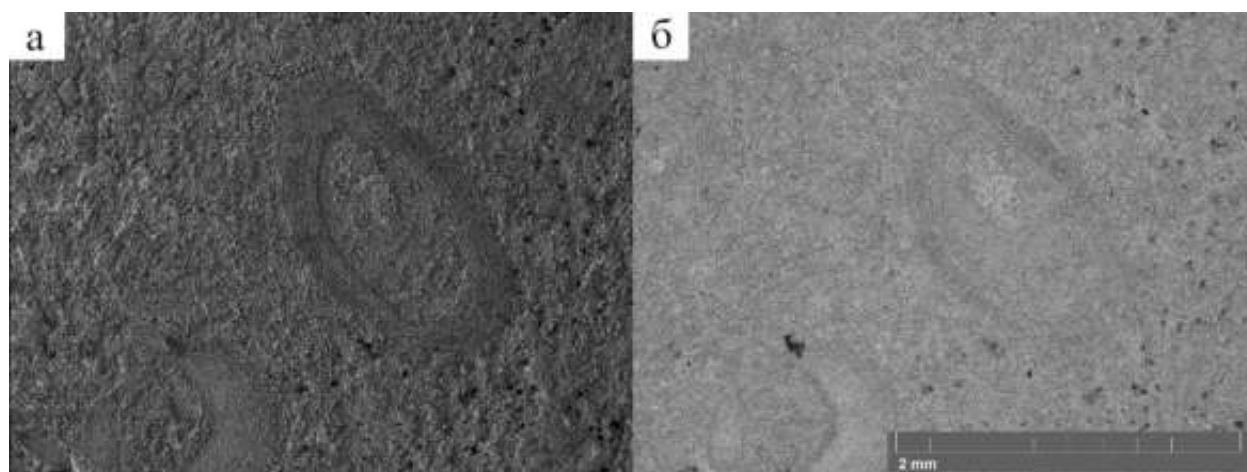


Рис. 65. Стенка кораллита *Aulopora soshkinae* Sokolov, 1952 (экз. ПИН № 5930/82). *а* – снимок, полученный с использованием SE детектора сканирующего электронного микроскопа; *б* – снимок, полученный с использованием BSE детектора сканирующего электронного микроскопа.

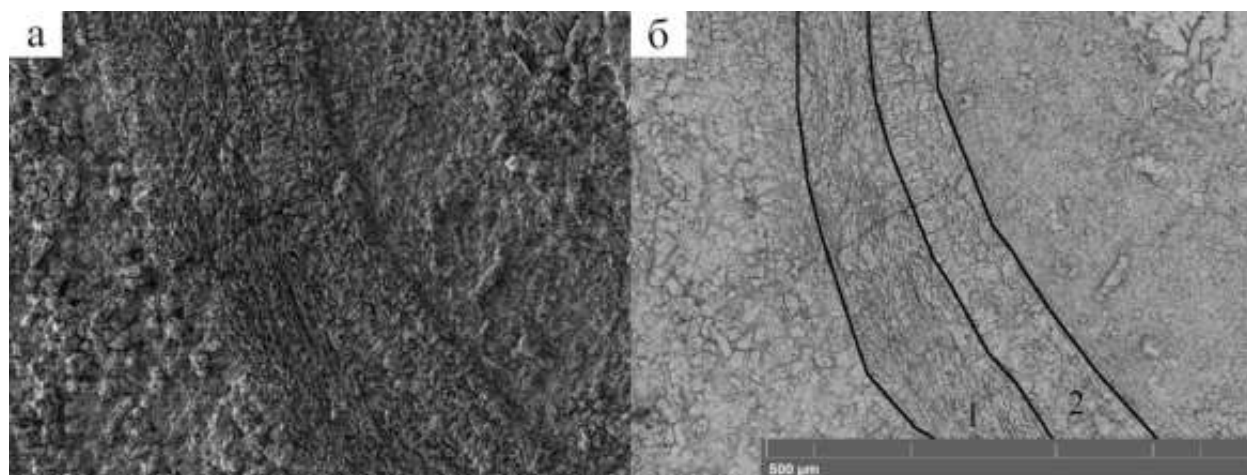


Рис. 66. Участок стенки кораллита *Aulopora soshkinae* Sokolov, 1952 (экз. ПИН № 5930/82). *а* – снимок, полученный с использованием SE детектора сканирующего электронного микроскопа; *б* – снимок, полученный с использованием BSE детектора сканирующего электронного микроскопа. 1 – внешний слой стенки кораллита; 2 – внутренний слой стенки кораллита.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Впервые изучены фавозитиды из среднего-верхнего карбона Подмосковья. Описано два новых вида. Проведена ревизия каменноугольного рода *Sutherlandia* Cocke et Bowsher, 1968. Установлено, что род включает 19 видов с учетом одного нового вида из Подмосковья, описание которого приведено в данной работе. Представители данного рода впервые отмечены в средне-верхнекаменноугольных отложениях Московской синеклизы, что расширяет его палеобиогеографическое распространение. Представители рода *Michelinia* de Koninck, 1841 ранее отмечались в палеонтологической литературе, однако подробно не изучались и не были описаны до настоящего времени. Теперь они впервые детально изучены и описаны как новый вид *Michelinia rara* Krytykh, Mirantsev et Rozhnov, 2026 на основании наличия полных днищ, наличия септального аппарата, представленного многочисленными шипиками, имеющими горизонтальную ориентацию в чашке, отсутствия корневидных выростов и сравнительно большим размером кораллитов относительно колонии, чем у многих других видов, что хорошо отличает данный вид от описанных ранее. Установлено, что новый вид *Michelinia rara* обладает характерной для представителей рода микроструктурой стенки. Стенки представителей вида *Sutherlandia gzheliensis* имеют в значительной степени вторично измененную криптоволокнистую микроструктуру, значительно отличающуюся от описанной ранее для некоторых других представителей рода.
2. Установлены симбиотические взаимоотношения средне-верхнекаменноугольных представителей рода *Sutherlandia* Cocke et Bowsher, 1968 с криноидеями. Ранее подобные симбиотические ассоциации, образуемые табулятами с криноидеями, в пределах Московской синеклизы были известны из нижнего карбона Тульской области, где в роли эпибионта выступал представитель отряда Auloporida (Arendt, 2002). В средне-верхнекаменноугольных отложениях Московской синеклизы данный тип симбиоза отмечен впервые, а в роли эпибионтов здесь выступают представители фавозитид. В рамках исследования проведено сравнение с имеющимся материалом из нижнепермских отложений Индонезии, а также обобщены данные о всех известных на данный момент проявлениях симбиотических взаимоотношений такого типа на протяжении палеозоя. Установлено, что каменноугольные фавозитиды образовывали сходные с описанными ранее симбиотические ассоциации. Характер взаимоотношений в данных ассоциациях – комменсализм. Установлены новые формы полипняков, неизвестные до этого у представителей рода *Sutherlandia* Cocke et Bowsher, 1968. Выделена веретенovidная форма полипняка с характерными воротничками прикрепления, связанная с обрастанием

колонией тонких цилиндрических объектов, представленных, вероятно, иглами брахиопод-продуктид. Также описаны полипняки с характерным базальным основанием, формировавшимся в условиях поселения колонии на мягком субстрате.

3. Выявлены и описаны особенности астогенеза представителей вида *Michelinia rara* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2026. Впервые для представителей данного рода подробно изучен астогенез колонии с момента формирования протокораллита и выделено 4 характерные стадии, основанные на порядке закладки гистерокораллитов. Первая стадия заключается в формировании и росте протокораллита, на второй стадии происходит формирование первого гистерокораллита, на третьей – формирование еще двух гистерокораллитов в двух смежных углах между протокораллитом и первым гистерокораллитом и образование протоколони из четырех кораллитов. На четвертой стадии происходит хаотическая закладка новых кораллитов исключительно по периферии колонии в углах между уже сформировавшимися кораллитами. На основании полученных результатов и сравнения их с ранее проведенным подобным исследованием астогенеза представителей фавозитид других семейств (Noble, Lee, 1990), показавших у них отсутствие стадийности в астогенезе, сделан вывод о большей морфогенетической интеграции колоний изученного в работе вида. Также подробно рассмотрен процесс почкования, выраженный в первоначальном утолщении стенки материнского кораллита, далее формировании основания новой чашечки и закладки первой соединительной поры. В дальнейшем происходит стремительное увеличение диаметра кораллита и образование многочисленных соединительных пор. Онтогенез отдельных кораллитов заключается в изменении их формы по мере роста и уплотнения колонии от округлых до полигональных шести- семиугольных.
4. Проведенный морфофункциональный анализ септальных структур средне-верхнекаменноугольных фавозитид и сравнение со строением септального аппарата представителей раннепермских табулят и позднеордовикских гелиолитид (сем. *Cyrtophyllida*) показал отсутствие непосредственной связи септальных образований с мускульной и пищеварительной системами представителей данного подкласса. Об этом свидетельствуют такие особенности строения септального аппарата, как слабая выраженность септ, их многосоставность, непостоянная рядность в кораллитах одного полипняка или ее отсутствие, вариабельность симметрии в расположении рядов септальных элементов вплоть до ее полного отсутствия. На этом основании выдвинуто предположение, что основным предназначением септального аппарата табулят было усиление надежности закрепления полипа в чашке. У изученных каменноугольных фавозитид выражена горизонтальная ориентация септальных образований,

перпендикулярная направлению смещения полипа при сокращении, что также указывает на важную роль этих скелетных элементов в закреплении полипа в чашечке. Наличие рядов и характерной симметрии в расположении септальных образований представителей некоторых отдельных родов связано с особенностями строения кальциобластической эктодермы полипа, которая может отражать его симметрию.

Список литературы

1. Барская В. Ф., Бондаренко О. Б., Шаркова Т. Т. Табуляты и гелиолитиды верхнего ордовика, лландовери, венлока, лудлова, среднего девона // Стратиграфия и фауна палеозойских отложений хребта Тарбагатай. М.: Госгеолтехиздат. 1963. С. 97–177.
2. Барская В. Ф. Циртофиллиды центрального Таймыра // Бюллетень МОИП. Отдел геологический. 1958. Т. XXXIII. Вып. 5. с. 111–122.
3. Богатырев Н. Кораллы девонских отложений Урала // Труды Общества естествоиспытателей при Казанском университете. 1899. Т. XXXII. Вып. 5. С. 1–58.
4. Болховитинова М.А. О каменноугольных кораллах и мшанках Московской губернии // Записки геологического отделения императорского общества любителей естествознания антропологии и этнографии. М.: Изд-во В. Рихтер. 1915. С. 61–82.
5. Бондаренко О. Б. Система гелиолитоидей. М.: МОИП. 1992. 210 с.
6. Василюк Н. П. Нижнекаменноугольные кораллы Донецкого бассейна // Труды Института геологических наук АН УССР (стратиграфия и палеонтология). 1960. Вып. 13. С. 1–179.
7. Геккер Р. Ф. Жизнь в девонском море. Палеоэкология девона Ленинградской области. Путеводитель по выставке. Москва – Ленинград: Изд-во АН СССР. 1935. 68 с.
8. Дзюбо П. С. *Karagemia* – новый род гелиолитид из ордовика Алтая // Труды Сибирского НИИ геологии, геофизики и минерального сырья Министерства геологии и охраны недр СССР. 1960. Вып. 8. с. 86–88.
9. Добролюбова Т. А., Кабакович Н. В., Чудинова И. И. Наставление по сбору и изучению палеозойских кораллов // Наставления по сбору и изучению ископаемых органических остатков. 1964. Т. IX. М.: «Наука». 65 с.
10. Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М.: «Высшая школа». 1981. 606 с.
11. Дубатов В. Н. Некоторые среднедевонские табулята Минусинской котловины // Ученые записки Ленинградского университета (геология). 1953. № 159. С. 207–212.
12. Дубатов В. Н. Табуляты и гелиолитиды северо-восточного Присалаирья (пересмотр монографической коллекции Г. Г. Петца) // Ежегодник ВПО. 1956. Вып. XV. С. 83–122.
13. Дубатов В. Н. Табуляты и гелиолитиды силурийских и девонских отложений Рудного Алтая. М.: Изд-во АН СССР. 1962. С. 1–80.
14. Дубатов В. Н. Таксономическое значение микроструктуры скелетных образований табулят // Табуляты и гелиолитоидеи палеозоя СССР. Труды II Всесоюзного симпозиума по изучению ископаемых кораллов СССР. 1971. Вып. 1. С. 12–33.

15. *Дубатов В. Н., Соколов Б. С.* Табуляты, гелиолитоидеи, хететиды. История изучения палеозойских кораллов и строматопороидей // Труды института геологии и геофизики. М.: Изд-во «Наука». 1973. Вып. 131. С. 31–38.
16. *Ермакова К. А.* Аулопорида Центрального девонского поля // Труды ВНИГНИ. 1958. Вып. 9. С. 28–40.
17. *Ермакова К. А.* Значение кораллов для стратиграфии девона Русской платформы. Стратиграфические схемы палеозойских отложений. Девонская система. М.: Гостехиздат. 1962. С. 130–133.
18. *Ермакова К. А.* Некоторые виды кишечнотелых девона центральных и восточных областей Русской платформы // Труды ВНИГНИ. 1960. Вып. 16. С. 69–91.
19. *Жижина М. С.* Новые находки коралловой фауны на Новой Земле, Таймыре и других районах Советской Арктики // Труды НИИГА (н. с.). 1954. Вып. 6. С. 91–138.
20. *Иванов А. Н.* Тетрадиум на Урале. Приложение к геологической карте каменноугольных отложений западного склона Урала. Свердловск: Изд-во «Уральское государственное геологическое управление». 1940. 23 с.
21. *Иванов А. Н., Мягкова Е. И.* Определитель фауны ордовика западного склона среднего Урала // Труды горно-геологического института. 1950. Вып. 18. 32 с.
22. *Иванов А. Н., Мягкова Е. И.* Фауна ордовика западного склона Среднего Урала // Труды горно-геологического института. 1955. Вып. 23. с. 9–77.
23. *Иванов А. П.* Средне- и верхнекаменноугольные отложения Московской губернии // Бюллетень МОИП. Отдел геологический. 1926. Т. 36. № 1. С. 133–180.
24. *Качанов Е. И.* Роль кораллов в разработке биостратиграфической схемы нижнекаменноугольных отложений восточного склона Южного Урала // Труды I Всесоюзного симпозиума по изучению ископаемых кораллов СССР. Вып. II. М.: «НАУКА». 1965. С. 91–98.
25. *Ким А. И.* Новые лландоверийские табуляты Зеравшанского хребта // Стратиграфия и палеонтология Узбекистана и сопредельных районов. Вып. I. Ташкент: Изд-во АН Узбекской ССР. 1962. С. 117–121.
26. *Клааманн Э. Р.* Инкоммуникатные табуляты Эстонии. Таллин: Институт геологии АН Эстонской ССР. 1966. С. 3–87.
27. *Ковалевский О. П.* Лудловские табуляты западного Прибалтийского хребта // Труды I Всесоюзного симпозиума по изучению ископаемых кораллов СССР. Вып. I. М.: «НАУКА». 1965. С. 116 – 126.
28. *Лебедев Н. И.* Роль кораллов в девонских отложениях России // Тр. Геолкома. 1902. С. 5–135.

29. Лелешус В. Л. К биостратиграфической характеристике палеозойских табулят и гелиолитид Средней Азии // Палеонтологический журнал. 1966. № 4. С. 31–40.
30. Лукин В. Ю. Палеоэкологические и палеобиогеографические особенности в эволюции табулят в позднем ордовике и раннем силуре на севере Урала // Вестник ИГ Коми НЦ УрО РАН. 2019. № 3. С. 24–30.
31. Миронова Н. В. Два новых рода табулят // Труды СНИИГГИМС. 1960. Вып. 8. С. 95–98.
32. Миронова Н. В. Некоторые новые виды табулят и гелиолитид из верхнего силура Салаира и Горного Алтая // Труды I Всесоюзного симпозиума по изучению ископаемых кораллов СССР. 1965. Вып. I. И.: «НАУКА». С. 79–86.
33. Миронова Н. В. О фавозитидах Центрального Салаира // Вестн. Зап. Сиб. Геол. Упр. 1957. Вып. I. С. 85–89.
34. Морозов П.Е., Ильясов И.В., Кузьмина С.А. Методические рекомендации по сбору и определению ископаемой фауны Московской области // М.: МОСГОРСЮН. 1992. 35 с.
35. Оспанова Н. К. Систематическое положение семейства Cyrtophyllidae // Доклады АН Таджикской ССР. 1980. Вып. 23. № 2. С. 96–97.
36. Павлова М. В. Палеозоология. Ч. 1. М.–Л., 1927. 324 с.
37. Порфирьев В. Б. О некоторых кораллах из группы Tabulata восточного склона Урала // Материалы ЦНИИГРИ, палеонтология и стратиграфия. 1937. Сб. 3. С. 93–115.
38. Преображенский Б. В. Морфология и палеоэкология табулятоморфных кораллов. М.: «НАУКА». 1982. 159 с.
39. Преображенский Б. В. Ордовикский род Kolymopora (Tabulata) // Палеонтологический журнал. 1964. №1. С. 68 – 73.
40. Преображенский Б. В. Табуляты // Полевой атлас ордовикской фауны Северо-Востока СССР. Магадан. 1968. С. 17–28.
41. Семенов П.П., Меллер В.И. О верхних девонских пластах Средней России // Горный журнал. 1864. Кн. 2. С. 187-233.
42. Смирнова М. А. Стратиграфическое значение нижнедевонских табулят Центрального Таймыра и некоторые структурные особенности их стенки // Труды I Всесоюзного симпозиума по изучению ископаемых кораллов СССР. Вып. II. М.: «НАУКА». 1965. С. 65–68.
43. Соколов Б.С. Подкласс Tabulata // Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. Под ред. Б. С. Соколова. М.: Изд-во АН СССР. 1962. С. 192 – 257.
44. Соколов Б. С. Силурийские кораллы запада Сибирской платформы // Вопросы палеонтологии, том I. Под ред. А. П. Быстрова. Изд-во: ЛГУ. 1950. С. 211 – 242.

45. Соколов Б. С. Систематика и история развития палеозойских кораллов Anthozoa Tabulata // Вопросы палеонтологии. Т. I. Изд-во: ЛГУю. 1950. С. 134–210.
46. Соколов Б. С. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Введение // Труды ВНИГРИ. Новая серия. Вып. 85. Ленинград: ГОСТОПТЕХИЗДАТ. 1955. 525 с.
47. Соколов Б. С., Тесаков Ю. И. Табуляты палеозоя Сибири. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1963. 188 с.
48. Староверов В. Н. О некоторых нижнедевонских фавозитидах бассейна р. Колымы // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан. 1966. С. 11–22.
49. Фомин Ю. М. Морфология и систематическое положение позднеордовикских кораллов семейства Cyrtophyllidae // Табуляты и гелиолитоидеи палеозоя СССР. Труды II Всесоюзного симпозиума по изучению ископаемых кораллов СССР. Изд-во: «Наука». 1971. Вып. 1. С. 116 – 126.
50. Чернышев Б. Б. Tabulata Главного девонского поля // Фауна Главного девонского поля. М.-Л. Изд-во АН СССР. 1941. Т. I. С. 113–132.
51. Чернышев Б. Б. О некоторых верхнесилурийских Tabulata с р. Летней // Труды Арктического института. 1938. Т. 101. С. 11–18.
52. Чехович В. Д. К вопросу о стратиграфическом значении силурийских табулят и гелиолитид Средней Азии // Доклады АН СССР. 1955. Сб. 3. С. 555–558.
53. Чехович В. Д. Стратиграфическое значение позднесилурийских и раннедевонских табулят Тянь-Шаня // Труды ВСЕГЕИ. 1964. Вып. 93. С. 135–151.
54. Чудинова И. И. Внутривидовая изменчивость силурийских сирингопор // Труды II Всесоюзного симпозиума по изучению ископаемых кораллов СССР. М.: «НАУКА». 1971. С. 62–91.
55. Чудинова И. И. Состав, система и филогения ископаемых кораллов. Отряд сирингопорида // Труды Палеонтологического института. М.: «Наука». 1986. Т. 216. 208 с.
56. Шаркова Т. Т. Типы вегетативного размножения у табулят // Труды II Всесоюзного симпозиума по изучению ископаемых кораллов СССР. М.: «НАУКА». 1971. Вып. I. С. 56–61.
57. Шмелева Л. А. Верхнеордовикский риф Большая Косью, р. Илыч, Северный Урал (структура, палеобиоценозы, микрофаии, модель формирования) // Литосфера. 2020. Т. 20. №. 4. С. 557–572.
58. Штейнман Г. Введение в палеонтологию. Томск: Типо-литография Сибирского Товарищества Печатного Дела. 1909. 492 с.

59. *Штукенберг А. А.* Кораллы и мшанки верхнего яруса Среднерусского каменноугольного известняка // Труды Геологического комитета. 1888. Т. V. № 4. 54 с.
60. *Штукенберг А. А.* Кораллы и мшанки каменноугольных отложений Урала и Тимана // Труды Геологического комитета. 1895. Т. X. № 3. 244 с.
61. *Штукенберг А. А.* Кораллы и мшанки нижнего отдела Среднерусского каменноугольного известняка // Труды Геологического комитета. Новая серия. 1904. Вып. 14. 68 с.
62. *Штукенберг А. А.* Фауна верхнекаменноугольной толщи Самарской Луки // Труды Геологического комитета. Новая серия. 1905. Вып. 23. 144 с.
63. *Яковлев Н. Н.* Новые роды краллов Tabulata из нижней перми Урала и Донецкого бассейна // Доклады АН СССР. 1939. Т. XXIV. №6. с. 623–625.
64. *Янет Ф. Е.* Микроструктурные особенности силурийских и девонских табулят Урала // Труды II Всесоюзного симпозиума по изучению ископаемых кораллов СССР. Вып. 1. М.: «НАУКА». 1971. С. 46–55.
65. *Янет Ф. Е.* Микроструктурные особенности стенок эйфельских и живетских табулят и хететид Урала // Труды I Всесоюзного симпозиума по изучению ископаемых кораллов СССР. Вып. 2. М.: «НАУКА». 1965. С. 12–24.
66. *Янишевский М. Э.* Фауна каменноугольного известняка, выступающего по р. Шартымке на восточном склоне Урала // Труды Общества естествоиспытателей при Казанском Университете. 1900. Т. XXXIV. Вып. 5. С. 1–399.
67. *Abel O.* Lehrbuch der Paläozoologie. Jena. 1920. 500 p.
68. *Alekseev A.S., Goreva N.V., Isakova T.N., Kossovaya O.L., Lazarev S.S., Davydov A.E.* Gzhel section. Stratotype of the Gzhelian Stage // Type and Reference Carboniferous Sections in the South Part of the Moscow Basin. Field Trip Guidebook of the IUGS Subcommission on Carboniferous Stratigraphy. 2009. P. 115–137.
69. *Alekseev, A.S., Goreva, N.V., Isakova, T.N., and Kossovaya, O.L.* New scheme of the lithostratigraphic unit of boundary deposits of the Kasimovian and Gzhelian stages of the Moscow region // Byul. RMSK po Tsentru i Yugu Russkoi Platformy. Vyp. 6 (Bull. Regional Interdep. Stratigr. Commission for the Central and Southern Russian Platform. Vol. 6), Moscow: Reg. Mezhved. Stratigr. Kom. Tsentr. Yugu Russ. Platformy. 2015. P. 46–60.
70. *Ausich W. I., Simms M. J.* Ecology and Ecological Interactions // Fossil crinoids. Cambridge University press. Cambridge. 1999. P. 55–60.
71. *Baets K., Plusquellec Y., Klug C.* Zlichovian faunas with early ammonoids and the correlation of the eastern Anti-Atlas and the western Dra Valley (Morocco) // Bulletin of Geosciences. 2010. Vol. 85. N. 2. P. 317–352.

72. *Bassler R. S.* Descriptions of Palaeozoic Fossils from the Central Basin of Tennessee // Journal of the Washington Academy of Sciences. 1935. Vol. XXV. P. 403–409.
73. *Bassler R. S.* Faunal lists and descriptions of Palaeozoic Corals // Memoir of the Geological Society of America. 1950. N. 44. 315 p.
74. *Bassler R. S.* *Parafavosites* and Similar Tabulate Corals // Journal of Paleontology. 1944. Vol. XVIII. Vol. I. P. 42–49.
75. *Bassler R. S.* Systematic Paleontology of the Lower Devonian Deposits of Maryland. Maryland Geological Survey. Lower Devonien. 1913. P. 195–542.
76. *Bassler R. S.* The Cambrian and Ordovician Deposits of Maryland. Coelenterata. Maryland Geological Survey. Cambrian and Ordovician. 1919. P. 198–202.
77. *Bassler R. S.* The stratigraphy of the Central Basin of Tennessee // Bull. Tennessee Dept. Educ. (Geol.). 1932. N. 38. P. 3–268.
78. *Beecher C. E.* Symmetrical Cell Development in the Favositidae // Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Science. 1891b. Vol. VIII. P. 215–219.
79. *Beecher C. E.* The Development of a Paleozoic Poriferous Coral // Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Science. 1891a. Vol. VIII. P. 207–214.
80. *Berkowski B., Klug C.* Lucky rugose corals on crinoid stems: unusual examples of subepidermal epizoids from the Devonian of Morocco // Lethaia. 2012. V. 45. P. 24–33.
81. *Berkowski B., Zapalski M. K.* Unusual tabulate-crinoid biocoenosis from the Lower Devonian of Morocco // Lethaia. 2014. V. 47. P. 176–186.
82. *Bohaty J., Ausich W. I., Nardin E., Nyhuis C., Schröder S.* Coral-crinoid biocoenosis and resulting trace fossils from the middle Devonian of the Eifel synclines (Rheinish massif, Germany) // Journal of Paleontology. 2012. V. 86 N. 2. P. 282–301.
83. *Bondarenko O. B.* Lines of Tabulata Evolution // International Geology Review. 1967. Vol. 9. N. 5. P. 704–712.
84. *Brett C. E., Baird G. C., Bartholomew A. J.* Paleoenvironmental gradients along a ramp to basin transition in the middle Devonian Ludlowville formation of central New York State // Field Trip Guidebook, New York State Geol. Ass., 79th Annual Meeting, Cortland, NY. 2007. P. 83–106.
85. *Brett C. E., Eckert J. D.* Palaeoecology of a Well-Preserved Crinoid Colony from the Silurian Rochester Shale in Ontario // Life Sciences Contributions Royal Ontario Museum. 1982. N. 131. P. 1–20.
86. *Bryan W. H., Hill D.* Spherulitic crystallisation as a Mechanism of skeletal growth in the Hexacorals // Proc. Roy. Soc. Queens. 1941. Vol. 52(2). P. 78–91.
87. *Chapman E.J.* On the Corals and Coralliform Types of Paleozoic Strata // Proceedings and Transactions of the Royal Society of Canada for the Year 1892. V. 10. Sec. 4. 1893. P. 39–48.

88. *Charlton T. R., Barber A. J., Harris R. A., Barkham S. T., Bird P. R., Archbold N. W., Morris N. J., Nicoll R. S., Owen H. G., Owens R. M., Sorauf J. E., Taylor P. D., Webster G. D., Whittaker J. E.* The Permian of Timor: stratigraphy, palaeontology and palaeogeography // *Journal of Asian Earth Sciences*. 2002. V. 20. P. 719–774.
89. *Chatterton B. D. E., Copper P., Dixon O. A., Gibb S.* Spicules in Silurian tabulate corals from Canada, and implications for their affinities // *Palaeontology*. 2008. V. 51. N. 1. P. 173–198.
90. *Coates A.G., Jackson J.B.C.* Clonal growth, algal symbiosis, and reef formation by corals // *Paleobiology*. 1987. N. 13. P. 363–378.
91. *Coates A.G., Jackson J.B.C.* Morphological themes in the evolution of clonal and aclonal invertebrates // *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press. 1985. P. 67–106.
92. *Cocke J. M., Bowsher A. L.* New tabulate genus *Sutherlandia* (Coelenterata, Anthozoa) from Pennsylvanian of Oklahoma and Kansas // *The University of Kansas Paleontological contributions*. 1968. Paper 33. P. 1–8.
93. *Copper P.* Fossilized polyps in 430-Myr-old *Favosites* coral // *Nature*. 1985. V. 316. P. 142–144.
94. *Coronado I., Perez-Huerta A., Rodrigues S.* Crystallographic orientations of structural elements in skeletons of Syringoporicae (Tabulate corals, Carboniferous): implications for biomineralization processes in palaeozoic corals // *Palaeontology*. 2015. V. 58. P. 1. P. 111–132.
95. *Coronado I., Rodrigues S.* Biomineral structure and crystallographic arrangement of cerioid and phaceloid growth in corals belonging to the Syringoporicae (Tabulata, Devonian – Carboniferous): a genetic reflection // *Geological Magazine*. 2016. Vol. 153. N. 4. P. 718–742.
96. *Dana J.* Genera of Fossil Corals of the family Cyathophyllidae // *Amer. J. Sci. Arts (II)*. 1846. V. I. P. 178–189.
97. *Davydov, A.E., Yashunsky Yu.V., Mirantsev G.V., and Krutykh, A.A.*, New hypercalcified calcareous sponges from the Gzhelian Stage of the Moscow Region, *Paleontological Journal*. 2023. V. 57. N. 11. P. 100–126.
98. *Dolfuss M. G.* Observations critiques sur la classification des Polypiers palaeozoiques // *Comptes rendus de l'Academie des Sciences*. 1875. V. 80. P. 681–683.
99. *Donovan S. K.* Functional morphology of synostosal articulations in the crinoid column // *Lethaia*. 1990. V. 23. P. 291–296.
100. *Donovan S. K., Lewis D. N.* An epibiont and the functional morphology of the column of a platycrinid crinoid // *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*. 1999. V. 52. Part 3. P. 321–323.

101. *Donovan S. K., Lewis D. N., Kabrana P.* An unusual crinoid-coral association from the Lower Carboniferous of Clitheroe, Lancashire // *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*. 2005. V. 55. Part 4. P. 301–304.
102. *Easton W. H.* Corals from the Chouteau and related formations of the Mississippi valley region // *Illinois Geological Survey, Reports of Investigations*. 1944. N. 97. 93 p.
103. *Easton W. H.* Pitkin Limestone of Northern Arkansas // *Bulletin of the Arkansas Geological Survey*. 1942. N. 8. P. 1 – 115.
104. *Etheridge R.* A Monograph of the Carboniferous and Permo-Carboniferous Invertebrata of New South Wales. I. Coelenterata. // *Mem. Geol. Surv. N. S. W. (Pal.)*. 1891. N. 5. P. 1–64.
105. *Etheridge R.* On the Corals of the Tamworth District Chiefly from the Moore Creek and Woolomol Limestones // *Rec. Geol. Surv. N. S. W.* 1899. Vol. 6. N. 3. P. 151–182.
106. *Fenton C. L., Fenton M. A.* *Aulocaulis*, a New Genus of Auloporoid Corals // *The American Midland Naturalist*. 1937a. Vol. XVIII. N. 1. P. 119–120.
107. *Fenton C. L., Fenton M. A.* *Aulopora*: a Form-Genus of Tabulate Corals and Bryozoans // *The American Midland Naturalist*. 1937b. Vol. XVIII. N. 1. P. 109–115.
108. *Fenton C. L., Fenton M. A.* The «Tabulate» corals of Hall's «Illustration of Devonian Fossils» // *Annals of the Carnegie Museum*. 1938. Vol. XXV. P. 17–58.
109. *Fenton C. L., Fenton M. A.* The Stratigraphy and Fauna of the Hackberry Stage of the Upper Devonian // *Contributions from the Museum of Geology University of Michigan*. 1924. Vol. I. P. 1–260.
110. *Fenton M. A.* New Species of *Aulopora* from the Devonian of Iowa // *The American Midland Naturalist*. 1927. Vol. X. P. 373–384.
111. *Fenton M. A.* Species of *Aulopora* from the Traverse and Hamilton Groups // *The American Midland Naturalist*. 1937. Vol. XVIII. N. 1. P. 115–119.
112. *Fischer de Waldheim G.* *Oryctographie du Gouvernement de Moscou*. Moscou: Auguste Semen, 1830–1837.
113. *Fritz M. A., Howell B. F.* An Upper Cambrian coral from Montana // *Journal of Paleontology*. 1955. V. 29. N. 1. P. 181–183.
114. *Fritz M. A., Howell B. F.* *Cambrotrypa montanensis*, a Middle Cambrian fossil of possible coral affinities // *Proceedings of the Geological Association of Canada*. 1959. V. 11. P. 89–93.
115. *Fromentel L.* Introduction a l'Etude des polypiers fossiles. Paris. 1861. 357 p.
116. *Gerth H.* Beitrage zur Phylogenie der Tubocorallier // *Zeitschrift induct Abstammung und Vererbungslehre*. I. 1908. S. 11–68.
117. *Gerth H.* Die Anthozoen der Dyas von Timor // *Palaontologie von Timor*. Schweizerbart, Stuttgart. 1921. 145 p.

118. *Gerth H.* Fossile Korallen von der Molukkeninsel Buru nebst einigen Bemerkungen über die phylogenetischen Beziehungen der Gattung *Alvepora* // Neues Jahrbuch für Mineralogie. 1910. Bd. II. P. 16–28.
119. *Gluchowski E.* Epibionts on upper Eifelian crinoid columnals from the Holy Cross Mountains, Poland // Acta Palaeontologica Polonica. 2005. V. 50. N. 2. P. 315–328.
120. *Goldfuss A.* Petrefacta Germaniae. I. Düsseldorf. 1826–1829. S. 1–76.
121. *Grebelnyi S. D., Ivanova N. Yu.* Significance of Symmetry Features for the Classification of Anthozoa // Paleontological Journal. 2023. V. 57. N. 11. P. 1226–1245.
122. *Haig D. W., McCartain E., Mory A. J., Borges G., Davydov V. I., Dixon M., Ernst A., Groflin S., Hakansson E., Keep M., Santos Z. D., Shi G. R., Soares J.* Postglacial Early Permian (late Sakmarian – early Artinskian) shallow-marine carbonate deposition along a 2000 km transect from Timor to west Australia // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2014. N. 409. P. 180–204.
123. *Hall J.* Descriptions of the organic remains of the lower middle division of the New York System // Paleontology of New York. 1852. V. 2. Albany. 362 p.
124. *Halleck M. S.* Crinoids, hardgrounds, and community succession: The Silurian Laurel-Waldron contact in southern Indiana // Lethaia. 1973. V. 6. P. 239–252.
125. *Heritsch F.* Die Korallen des Jungpaläozoikums von Spitzbergen // Arkhiv. Zool. K. Svenska vet. Akad. Col. XXXIA. 1939a. N. 16. P. 1–138.
126. *Heritsch F.* Die oberpermische Fauna von Zažar und Vrzdeneč in den Savefalten // Vesn. Geol. Inst. Jugosl. 1934. Vol. III. N. 1. P. 6–61.
127. *Heritsch F.* Faunen aus dem Silur der Ostalpen // Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt. 1929. Vol. XXIII. N. 2. P. 3–179.
128. *Heritsch F.* Fossilien aus dem Untercarbon von Nötsch in Rärnten // Carinthia. 1918. Vol. II. N. 28. P. 39 – 50.
129. *Heritsch F.* Korallen der Moskauer- Gshel- und Schwagerinen-Stufe der Karnischen Alpen // Palaeontographica (A). 1936. Vol. LXXXIII. P. 99–162.
130. *Heritsch F.* *Michelinia abichi* aus dem Oberkarbon des Nassfeldes in den Karnischen Alpen // Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. Abt. I. 1928. N. 137. P. 759–766.
131. *Heritsch F.* Untersuchungen zur Geologie des Paläozoikums von Graz. I. Die Fauna und Stratigraphie der Schichten mit *Heliolites barrandei* // Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse. 1951. Vol. 92. P. 551–614. (1916)

132. *Heritsch F.* Vorkommen von marinen Perm im nördlichen Alga-Dagh (Kilikischer Taurus, Türkei). Korallen, stratigraphische und paläogeographische Bemerkungen // Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. 1939b. Vol. 148. P. 171–194.
133. *Hill D.* Coral faunas from the Silurian of New South Wales and the Devonian of Western Australia // Bull. Bur. Min. Res., Dept. Nat. Devel. Australia (Geol., Geophys.). 1954. N. 23. P. 1–51.
134. *Hill D.* Systematic Descriptions: Tabulata // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part F. Vol. 2. The Geol. Soc. Of America, Inc. and the University of Kansas. 1981. P. F506–F668.
135. *Hill D.* The Lower Carboniferous Corals of Australia // Proceedings of the Royal Society of Queensland. 1934. Vol. XLV. N. 12. P. 63–115.
136. *Hill D.* Upper Devonian Corals from Western Australia // Journal of the Royal Society of Western Australia. 1936. N. 22. P. 25–38.
137. *Hill D., Smyth L. B.* On the identity of *Monilopora* Nicholson and Etheridge, 1879, with *Cladochonus* McCoy, 1847 // Proceedings of the Royal Irish Academy. 1938. V. XLV. Ser. B. N. 6. P. 125–138.
138. *Hill D., Stumm E. C.* Tabulata // Treatise on Invertebrate Paleontology. Ed. by R. C. Moore. Part F. Coelenterata. Geological Society of America and University of Kansas Press. 1956. P. F444–F477.
139. *Huang T. K.* Permian Corals of Southern China // Paleontologia Sinica. Ser. B. 1932. Vol. VIII. Fasc. 2. P. 1–115.
140. *Hudson R. G. S., Clarke M. J., Sevastopulo G. D.* The palaeoecology of a lower visean crinoid fauna from Feltrim, co. Dublin // Scientific Proceedings, Royal Dublin Society, Series A. 1966. V. 2. P. 273–286.
141. *Jones O. A.* A new Genus of Tabulate Corals from New South Wales // Geological Magazine. 1927. N. LXIV. P. 438–440.
142. *Jones O. A.* Tabulata and Heliolitida from the Wellington District // Journal Proceedings – Royal society of New South Wales. 1944. V. LXXVII. N. 2. P. 33 – 39.
143. *Jones O. A.* The Australian Massive Species of the Coral Genus *Favosites* // Records of the Australian Museum. 1937. V. 20. N. 2. P. 79–102.
144. *Jones O. A.* The Controlling Effect of Environment Upon the Corallum in *Favosites*; with a Revision of Some Massive Species on this Basis // Annals and Magazine of Natural History. 1936. N. 17. P. 1–24.
145. *Jones O. A.* The Devonian Tabulata of Douglas and Drummond Creeks, Clermont, Queensland // Proceedings of the Royal Society. Queensland. 1942. Vol. LIII. N. 3. P. 41–60.

146. Kanygin A. V., Dronov A. V., Gonta T. V., Timokhin A. V., Maslova O. A. Ordovician of the Tungus basin (Siberian Platform): Field excursion guidebook. Novosibirsk Publishing House of SB RAS. 2019. 62 p.
147. Kato M. Note on the Fine Skeletal Structures in Scleractinia and in Tabulata // Journal of the Faculty of Science. Hokkaido University. Ser. 4. 1968. Vol. 14. P. 51–56.
148. Kazantseva E.S., Koromyslova A.V., Krutykh A.A. A new species of *Mucophyllum* rugose coral encrusted by bryozoans, tentaculoid tubeworms, and tabulates from the upper Silurian of Saaremaa, Estonia // N. Jb. Geol. Paläont. 2024. Abh. N. 312/3. P. 261–273.
149. Koninck L.G. Description des Animaux fossils qui se trouvent dans le Terrain carbonifere de Belgique. Liege: H. Dessain. 1842–1844. 716 p.
150. Kraicz I. Beitrag zur Eigenart des Baues von *Favosites hemisphaericus* var. *Bohemicus* Pošta // Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie. Abteilung B. 1937. Vol. I. P. 53–61.
151. Kraicz I. Vorläufige Mitteilung über Feinstruktur einiger Favositidae // Lotos. 1935. Vol. LXXXIII. P. 1–4.
152. Krutykh A. A., Mirantsev G. V., Rozhnov S. V. Astogeny, Ontogeny and Microstructure of *Michelinia rara* sp. n. (Tabulata) from the Gzhelian of the Moscow Region // Paleontological Journal. 2026. V. 59. N. 10. P. 1400–1410. (2025).
153. Krutykh A. A., Mirantsev G. V., Rozhnov S. V. *Sutherlandia gzheliensis* sp. nov. – a New Species of Favositid Coral from the Gzhelian Stage of the Moscow Syncline // Paleontological Journal. 2025. V. 58. N. 11. P. 1208–1215. (2024).
154. Kwon C. W., Kim S. W., Park S. I., Park J., Oh J. H., Kim B. C. Koh H. J. Sedimentological characteristics and new detrital zircon SHRIMP U-Pb ages of the Babulu Formation in the Fohore area, Timor-Leste // Australian Journal of Earth Sciences. 2014. N. 61. P. 865–880.
155. Lafuste J. Microstructure de *Cladochonus* McCoy, 1847 (Tabulata, Carbonifere) // Geobios. 1979. N. 12. Fasc. 3. P. 353–363.
156. Lafuste J. Murailles à parois lamellaires chez certains tabulés // Comptes rendus de l'Académie des Sciences. 1959a. Vol. 248. N. 16. P. 2373–2375.
157. Lafuste J. Note on the Microstructure of the Permian Tabulate Coral *Bayhaium* // Journal of Paleontology. 1963. Vol. 37. N. 5. P. 1127–1128.
158. Lafuste J. Note on the structure and Microstructure of *Thecia swinderniana* (Goldf.) // Geological Magazine. 1958a. Vol. XCV. N. 5. P. 409–414.
159. Lafuste J. Note préliminaire sur la microstructure de la muraille chez *Favosites* Lamarck (Coelenterata, Tabulata) // Comptes Rendus Société géologique de France. 1962. N. 4. P. 105.

160. *Lafuste J.* Structure et microstructure de *Dendropora* Michelin 1846 (Tabulata, Devonien) // Bulletin de la Société Géologique de France. 1981. Vol. XXIII. N. 3. P. 271–277.
161. *Lafuste J.* Sur la microstructure des parois calicinales chez *Thamnopora* Steininger // Comptes rendus de l'Académie des Sciences. 1958b. Vol. 246. N. 26. P. 3658–3660.
162. *Lafuste J.* Sur la microstructure du genre *Striatopora* Hall, 1851 // Trav. Lab. géol. fac. sci. univ. 1959b. Vol. IX. P. 85–87.
163. *Lafuste J., Plusquellec Y.* *Kerforneidictyum* n. gen. (Tabulata, Devonien) morphologie et microstructure // Bulletin de la Société Géologique de France. 1976. Vol. XVIII. N. 6. P. 1699–1711.
164. *Lafuste J., Plusquellec Y.* *Rhizopora tubaria* de Koninck, 1872; Tabulata du Carbonifère. Données nouvelles sur la structure et la microstructure // Bulletin de la Société Géologique de France. 1988. Vol. IV. N. 6. P. 1015–1020.
165. *Lafuste J., Plusquellec Y.* Structure et microstructure de *Favosites cylindrica* Michelin, 1847, espèce-type de *Ohipora* n. gen. (Tabulata, Dévonien) // Canadian Journal of Earth Sciences. 1987. N. 24. P. 1465–1477.
166. *Lafuste J., Plusquellec Y.* Structure et microstructure de quelques Micheliniidae et Michelinimorphes (Tabulata paléozoïques) // Bulletin de Muséum national d'Histoire Naturelle. Section C. Serie 4^e. 1985. T. 7. N. 1. P. 13–63.
167. *Lafuste J., Tourneur F.* Précisions sur la structure et la microstructure du genre *Roemeria* Milne-Edwards & Haime 1851 (Tabulata, Dévonien moyen d'Allemagne et de Belgique) // Paläontologische Zeitschrift. 1988. V. 62. P. 11–48.
168. *Lafuste J., Tourneur F.* Structure et microstructure du genre *Kiaerites* Stasinska, 1976 (Tabulata, Siluren de Norvege) // Geobios. 1990. N. 23. Fasc. 6. P. 665–669.
169. *Le Maitre D.* Espèces nouvelles de *Pleurodictyum* et leur microstructure // Comptes rendus de l'Académie des Sciences. 1959. V. 248. P. 2376–2378.
170. *Le Maitre D.* Polypiers Tabules devoniens a structure acanthine // Comptes rendus de l'Académie des Sciences. 1957. V. 244. P. 369–371.
171. *Le Maitre D.* Presence d'une microstructure du type Acanthiné chez des Tabulés dévoniens du Sud-Oranais: *Holacanthopora* nov. gen. // Comptes rendus de l'Académie des Sciences. 1954. V. 238. N. 16. P. 1668–1670.
172. *Le Maitre D.* Tabulés des formations dévoniennes du Nord de l'Afrique // Comptes rendus de l'Académie des Sciences. 1956. V. CCXLIII. N. 18. P. 1339–1342.
173. *Lecompte M.* Le genre *Alveolites* Lam. Dans le devonien moyen et supérieur de l'Ardenne // Mémoires du Musée royal d'histoire naturelle de Belgique. 1933. V. LV. P. 1–49.

174. *Lecompte M.* Les Tabulés de Dévonien moyen et supérieur du bord sud du bassin de Dinant // Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1939. N. 90. P. 3–227.
175. *Lecompte M.* Quelques precisions sur le phénomène récifal dans le Dévonien de l'Ardenne et sur le rythme sédimentaire dans lequel il s'intègre // Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. 1956. T. 32. N. 21. P. 1–39.
176. *Lecompte M.* Revision des Tabules devoniens decrits par Goldfuss // Mémoires du Musée royal d'histoire naturelle de Belgique. 1936. Vol. LXXV. P. 5–111.
177. *Lindström G.* Några anteckningar om Anthozoa tabulata // Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. 1873. V. 30. N. 4. P. 3–20.
178. *Lindström G.* On the affinities of the Anthozoa Tabulata // Annals and Magazine of Natural History. Ser. 4. 1876. V. 18. P. 1–17.
179. *Lindström G.* Silurische Korallen aus Nord-Russland und Sibirien // Bih. Kgl. Svenska vetenskaps. 1882. V. 6. N. 18. S. 3–24.
180. *Linnaeus C.* Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis synonymis, locis. Tomus I. Holmiae. 1758. 824 p.
181. *Mansuy H.* Étude géologique du Yuan-Nan Oriental. II-e Partie. Paléontologie // Mémoires du Service géologique de l'Indochine. 1912. Vol. I. N. 2. P. 1–146.
182. *McCoy F.* A synopsis of the Characters of the Carboniferous Limestone Fossils of Ireland. Dublin: University press, by M. H. Gill. 1844. 207 P.
183. *McKinney F., Broadhead T. W., Gibson M. A.* Coral-Bryozoan Mutualism: Structural Innovation and Greater Resource Exploration // Science. 1990. V. 248. P. 466–468.
184. *Milne-Edwards H., Haime J.* Memoire sur polypiers appartenant aux groups naturels des Zoanthaires perfores et des Zoanthaires tabules // C. R. Acad. Sci. 1849. V. 29. Paris. P. 257–263.
185. *Mirantsev G. V., Anekeeva G. A., Krutykh A. A., Rozhnov S. V.* Symbiotic Relationships of Paleozoic Echinoderms // Paleontological Journal. 2025. V. 58. N. Suppl. 3. P. S206 – S233. (2024).
186. *Mistiaen B., Brice D., Zapalski M. K., Loones C.* Brachiopods and their aulopodid epibionts in the Devonian of Boulonnas (France): comparison with other associations globally, in J. A. Talent (ed.), Earth and Life, International Year of Planet Earth // Springer science+Business Media B. V. 2012. P. 159–188.
187. *Moore R. C., Jeffords R. M.* Description of Lower Pennsylvanian Corals from Texas and Adjacent States. Univercity of Texas. 1945. N. 4401. P. 77–208.

188. *Moseley H. N.* Report on certain Hydroid, Alcyonarian and Madreporarian Corals produced during the Voyage of H.M.S. Challenger // Report of the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger During the Years 1873–1876. 1881. Part II. V. 2. 248 p.
189. *Nicholson H. A.* On the relations between the genera *Syringolites* Hinde and *Romeria* E. H., and on the genus *Caliapora* Schlüter // Geological Magazine. Dec. 3. 1889. V. 6. P. 433–438.
190. *Niko S., Badpa M.* Tabulate corals from the Middle and Upper Permian formations in the Julfa area, Northwest Iran // Bulletin of the National Museum of Nature and Science. Ser. C. 2021. N. 47. P. 41–51.
191. *Niko S., Badpa M.* Tabulate corals from the Middle and Upper Permian formations in the Julfa area, Northwest Iran // Bulletin of the National Museum of Nature and Science. Ser. C. 2021. N. 47. P. 41–51.
192. *Niko S., Badpa M., Ghaderi A., Ataei M. R.* Early Permian Tabulate Corals from the Jamal Formation, East-Central Iran // Bulletin of the National Museum of Nature and Science. Ser. C. 2018. N. 44. P. 19–29.
193. *Niko S., Ibaraki Y., Tazawa J.* *Sutherlandia hasegawai*, a new species of Late Carboniferous tabulate coral from the Omi Limestone, Niigata Prefecture, central Japan // Science Report of Niigata University (Geology). 2009. N. 24. P. 21–25.
194. *Noble J.P.A., Lee D.J.* Ontogenies and astogenies and their significance in some favositid and heliolitid corals // Journal of Paleontology. 1990. V. 64. N. 4. P. 515–523.
195. *Okulitch V. J.* Evolutionary trends of some Ordovician Corals // Transactions of the Royal Society of Canada. Sect. IV. 1939. Vol. XXXIII. P. 67–80.
196. *Okulitch V. J.* Some Devonian Auloporoids from the Ohio Valley // The American Midland Naturalist. 1937. V. 18. N. 3. P. 442–446.
197. *Okulitch V. J.* Tetradiidae – On the genera *Heliolites*, *Tetradium* and *Chaetetes* // American Journal of Science. 1936. Vol. XXXII. N. 191. P. 361–379.
198. *Oliver W.A., Coates A.G.* Phylum Cnidaria // Fossil Invertebrates. Blackwell Scientific Publications, California. 1987. P. 140–193.
199. *Ospanova N. K.* Remarks on the classification system of the Heliolitida // Palaeoworld. 2010. N. 19. P. 268–277.
200. *Pandolfi J.M.* Heterochrony in colonial marine animals // Heterochrony in Evolution. Plenum Press, New York. 1988. P. 135–158.
201. *Peters S. E., Bork K. B.* Secondary tiering on crinoids from the Waldron shale (Silurian:
202. *Plusquellec Y., Sando W. J.* The microstructure of *Michelinia meekana* Girty, 1910 // Journal of paleontology. 1987. V. 61. N. 1. P. 10–13.

203. *Plusquellec Y., Tourneur F.* Presistence of microlamellar Favositids (Cnidaria, Tabulata) in the Devonian // *Compte Rendus de l'Académie des Scienses. Ser. IIA.* 1998. V. 326. Iss. 4. P. 283–289.
204. *Počta F.* Anthozoaires et Alcyonaires // *Système Silurien du centre de la Bohême.* P. 1. 1894. V. 8. P. 1–374.
205. *Prantl F.* Die devonischen Korallen und Bryozonen von Wratikau (Mähren). Nakl. Krakov. česk. Spol. nauk. 1942. P. 21–28.
206. *Prantl F.* Silurské korále ze Slezského glacifluviálu (Vidnava) // *Časopis Národního Musea. Oddíl přírodovědný.* 1957. Vol. CXXVI. N. 1. P. 23–28.
207. *Prantl F.* Výskyt rodu *Syringopora* Goldfuss v českém devonu // *Sborník Národního muzea v Praze.* 1949. N. 6. P. 3–14.
208. *Sardeson F.W.* Ueber die Beziehungen der fossilen Tabulaten zu den Alcyonarien // *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie.* 1896. Bd. 10. P. 249–362.
209. *Schoor D. I. E., Donovan S. K., Webster G. D.* Platycrinid (Monobathrida) crinoid columnals from the Permian of Timor: Form, function, protection and intimate associations // *Proceedings of the Geologists' Association.* 2020. N. 846. P. 1–12.
210. *Scrutton C. T.* Ontogeny and astogeny in *Aulopora* and its significance, illustrated by a new non-encrusting species from the Devonian of southwest England // *Lethaia.* 1990. Vol. 23. Iss. 1. P. 61–75.
211. *Scrutton C. T.* The palaeozoic corals, II: structure, variation and palaeoecology // *Proceedings of the Yorkshire geology society.* 1998. V. 52. P. 1. P. 1–57.
212. *Smis S. V.* Upper Devonian Corals of the Mackenzie River Region, Canada // *Special Papers of the Geological Society of America.* 1945. N. 59. 126 p.
213. *Sorauf J. E.* Biocrystallization models and skeletal structure of Phanerozoic corals // *Paleontological Society Papers.* 1996. N. 1. P. 159–185
214. *Stasinska A.* Koralowce Tabulata z Dewonu Grzegorwic (Bodania wstepne) // *Acta Geologica Polonica.* 1954. Vol. IV. N.2 P. 277–290.
215. *Stasinska A.* Rodzaj Alveolites Lamarck z franu Gór Świątokrzyskich // *Acta Geologica Polonica.* 1953. Vol. III. P. 83–88.
216. *Stel J.H.* Growth and reproduction in the tabulate *Favosites forbesi* from the Silurian of Gotland // *Geologiska Föreningen I Stockholm Förhandlingar.* 1978. N 100. P. 181–188.
217. *Steele-Petrovich H. M.* Biological affinity, phenotypic variation and palaeoecology of *Tetradium* Dana, 1846 // *Lethaia.* 2009a. V. 42. Iss. 4. P. 383–392.
218. *Steele-Petrovich H. M.* The biological reconstruction of *Tetradium* Dana, 1846 // *Lethaia.* 2009b. V. 42. Iss. 3. P. 297–311.

219. *Steele-Petrovich H. M.* Replacement Name for *Tetradium* Dana, 1846 // Journal of Paleontology. 2010. V. 85. N. 4. P. 802–803.
220. *Struve A.* Ein Beitrag zur Kenntnis des festen Gerüsts der Steinkorallen // Verh. Russ. Kays. Min. Ges. 1898. V. XXXV. N. 3. P. 43–116.
221. *Swann D. H.* The *Favosites alpenensis* Lineage in the Middle Devonian Traverse Group of Michigan // CMPU Mich. 1947. Vol. VI. N. 9. P. 235–318.
222. *Swart P. K.* Carbon and oxygen isotope fractionation in scleractinian corals: a review // Earth-science reviews. 1983. V. 19. N. 1. P. 51–80.
223. *Swinnerton H. H.* Outlines of Palaeontology. London. 1923. 420 p.
224. *Tambutte E., Allemand D., Zoccola D., Meibom A., Lotto S., Caminiti N., Tambutee S.* Observations of the tissue-skeleton interface in the scleractinian coral *Stylophora pistillata* // Coral Reefs. 2007. N. 26. P. 517–529.
225. *Tapanila L.* A New Endosymbiont in Late Ordovician Tabulate Corals from Anticosti Island, Eastern Canada // Ichnos. 2002. N. 9. P. 109–116.
226. *Tapanila L.* The earliest *Helicosalpinx* from Canada and the global expansion of commensalism in Late Ordovician sarcinulid corals (Tabulata) // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2004. N. 215. P. 99–110.
227. *Thomka J. R., Bantel T. E.* Paleoecological Significance of a Premortem Crinoid-Coral Interaction from the Silurian of Southeastern Indiana // Indiana geological & water survey, Indiana journal of earth sciences. 2021. V. 3. P. 1–6.
228. *Verill A. E.* On the zoological affinities of the tabulate corals // Proceedings of the American Association for the Advancement of Science. 1876. V. 16. P. 148–151.
229. *Verill A. E.* The affinities of the Palaeozoic tabulate corals with existing species // American Journal of Science and Arts. Ser. 3. 1872. V. 3. P. 187–194.
230. *Vinn O., Alkahtane A. A., Hedeny M., Farraj S.* Encrustation of crinoid holdfasts and pluricolumnals from the Pridoli (upper Silurian) of Saaremaa Island, Estonia // Proceedings of the Geologists Association. 2024. V. 135. I 1. P. 57 – 60.
231. *Vinn O.* Symbiosis between Devonian corals and other invertebrates // Palaios. 2017. V. 32. P. 382–387.
232. *Vinn O., Mõtus M.-A.* The earliest endosymbiotic mineralized tubeworms from the Silurian of Podolia, Ukraine // Journal of Paleontology. 2008. N. 82. P. 409–414.
233. *Vinn. O., Wilson M. A.* Symbiotic interactions in the Silurian of Baltica // Lethaia. 2015. V. 49 N.3. P. 413–420.
234. *Waagen W.H., Wentzel J.* Salt Range fossils, v. 1, Productus Limestone fossils; 6, Coelenterata: Paleontologia Indica. Ser 13. 1886. P. 835–924.

235. *Webster G. D.* Distortion of the stratigraphy and biostratigraphy of Timor, a historical review with an analysis of the crinoid and blastoid faunas // *Proceedings of the Royal Society of Victoria*. 1998. N. 110. P. 45–72.
236. *Wedekind R.* Die Zoantharia Rugosa von Gotland (Besonders Nord-Gotland) // *Sveriges geologiska undersökning*. Ser. C. 1927. N. 19. 162 p.
237. *Wood R.* Reef evolution. Oxford University Press. 1999. 414 p.
238. *Woods H.* Palaeontology invertebrate. Cambridge: University press. 1958. 477 p.
239. *Yabe H., Hayasaka I.* Palaeozoic Corals from Japan, Korea and China // *Geological Society of Tokyo Journal*. 1915. N. 22. P. 55–70.
240. *Zaika Yu.* Structure of the corallite wall of the Upper Ordovician and Silurian Favositidae (Tabulata) and its possible use in stratigraphic correlation // *Palaeoworld*. 2010. Vol. 19. Iss. 3–4. P. 256–267.
241. *Zapalski M. K.* Evidence of photosymbiosis in Palaeozoic tabulate corals // *Proceedings of the Royal society*. Ser. B. 2013. N. 281. P. 1–7.
242. *Zapalski M. K.* Paleoecology of Auloporida: an example from the Holy Cross Mountains, Poland // *Géobios*. 2005. V. 38. P. 677–683.
243. *Zapalski M. K., Berkowski B., Wrzolek T.* Tabulate Corals after the Frasnian / Famennian Crisis: A Unique Fauna from the Holy Cross Mountains, Poland // *PLOS ONE*. 2016. 11(3). P. 1–27.
244. *Zapalski M. K., Kise H., Dohnalik M., Yoshida R., Izumi T., Reimer J. D.* Hexacoral-crinoid associations from the modern mesophotic zone: Ecological analogues for Palaeozoic associations // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2021. N. 572. P. 1–9.
245. *Zatoń M., Borszcz T., Berkowski B., Rakociński M., Zapalski M. K., Zhuravlev A. V.* Paleoecology and sedimentary environment of the Late Devonian coral biostrome from the Central Devonian Field, Russia // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2015. V. 424. P. 61–75.
246. *Zittel K. A.* Handbuch der Palaeontologie. Abtheilung, Protozoa, Coelenterata, Echinodermata und Molluscoidea. Band 1. München. 1876–1880. 765 p.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Объяснения к фототаблицам

Таблица I

1 – *Michelinia rara* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2026, экз. ПИН, № 5930/18, продольный срез через 3D модель колонии; 2 - *Michelinia rara* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2026, экз. ПИН, № 5930/17, поперечный шлиф; 3 - *Michelinia rara* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2026, экз. ПИН, №5930/21, продольный шлиф; 4 - *Mastopora compacta* (Tchernychev, 1941), экз. ПИН №5930/65 общий вид колонии; 5 - *Mastopora compacta* (Tchernychev, 1941), экз. ПИН №5930/67 продольный шлиф; 6 – *Aulopora verticellata* Sokolov, 1952, экз. ПИН № 5930/76, продольный шлиф; 7 - *Aulopora minor* Goldfuss, 1826, экз. ПИН № 5930/72 общий вид колонии; 8 – *Aulopora soshkinae* Sokolov, 1952, экз. ПИН № 5930/81, общий вид колонии. Длина масштабной линейки – 1 см.

Таблица II

Фиг. 1–7. *Michelinia rara* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2026, общий вид: 1– голотип, экз. ПИН, № 5930/20; 2 – паратип, экз. ПИН, № 5930/15, маленькая колония, крепившаяся при жизни на фрагменте скелета мшанки; 3 – паратип, экз. ПИН, № 5930/18, колония наиболее типичной формы, вид сбоку; 4 – паратип, экз. ПИН, № 5930/19, а – небольшая колония на начальном этапе 4 стадии астогенеза; б – увеличенная чашка с септальным аппаратом в виде септальных шипиков; 5– паратип, экз. ПИН, № 5930/18, колония наиболее типичной формы, вид с базальной стороны. Длина масштабной линейки – 1 см.

Таблица III

Фиг. 1–6. *Sutherlandia gzheliensis* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2025, общий вид: 1 – паратип, обр. ПИН № 5930/1, колония полусферической формы, крепившаяся при жизни на фрагменте скелета мшанки; 2 - паратип, обр. ПИН № 5930/2, сферическая колония; 3 – паратип, обр. ПИН № 5930/3, полусферическая колония, прикрепившаяся при жизни к стеблю морской лилии; 4 – голотип, обр. ПИН № 5930/4, сферический полипняк с ярко выраженным септальным аппаратом; 5 – паратип, обр. ПИН № 5930/5, полипняк веретеновидный, на двух вершинах имеются выросты

в виде «воротничков», приуроченные к обрастанию колонией иглы брахиоподы продуктыды; 6 – паратип, обр. ПИН № 5930/6, полипняк веретеновидной формы.

Таблица IV

Фиг. 1–4. *Sutherlandia gzheliensis* Krutykh, Mirantsev et Rozhnov, 2025; 1 – 2 – паратип, обр. ПИН № 5930/10, 1 – общий вид, сферическая колония, обросшая фрагмент скелета мшанки, 2 – виртуальный срез через 3Д модель полипняка; 3 – экз. ПИН № 5930/7, шлиф через центр колонии; 4 – экз. ПИН № 5930/8, шлиф через центр колонии.

Таблица V

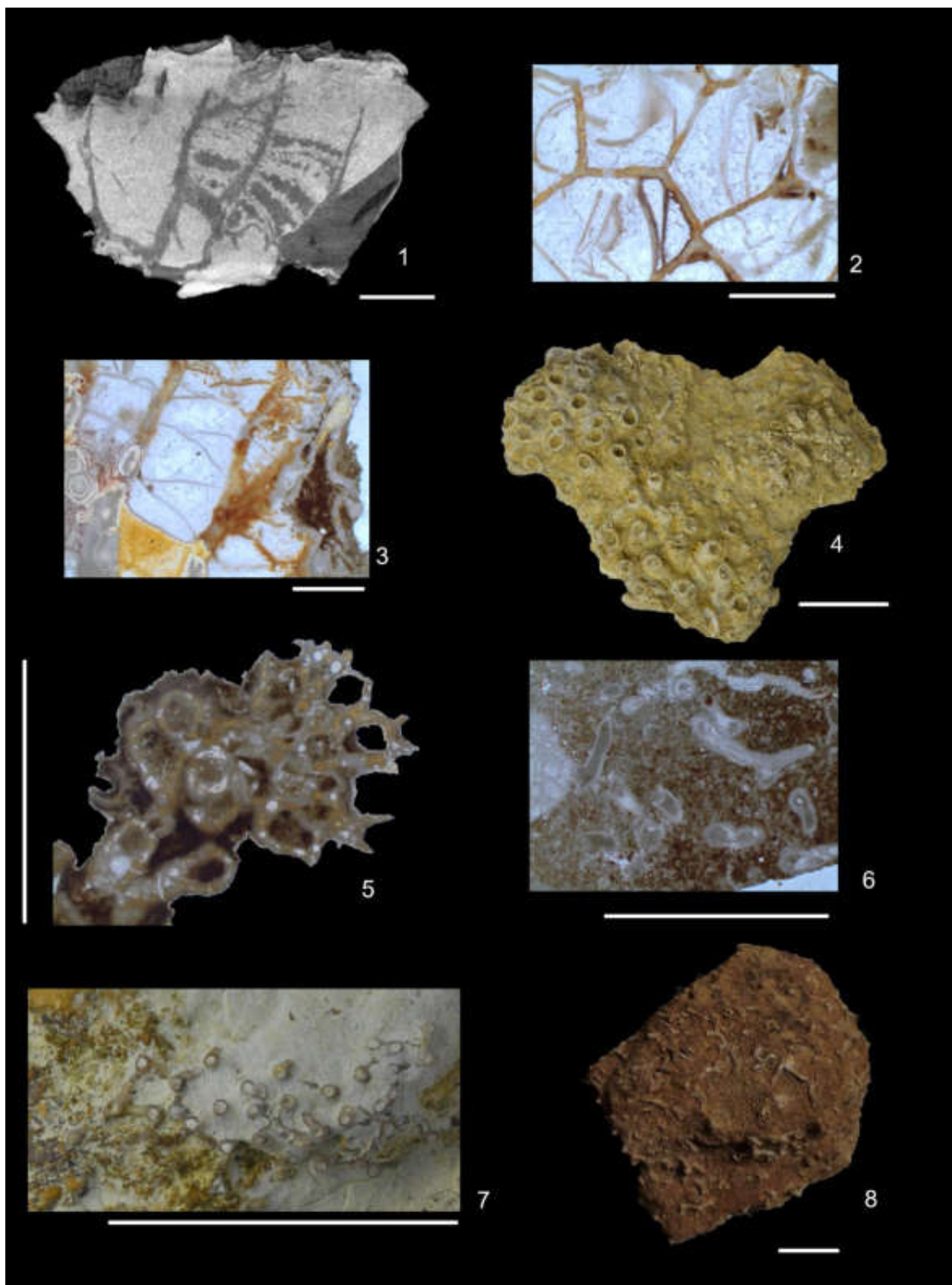
Фиг. 1 – 8. *Sutherlandia* sp.; 1 – экз. ПИН № 5930/90, внешний вид полусферической колонии, поселившейся на фрагменте скелета мшанки; 2 – экз. ПИН № 5930/92, внешний вид субсферической колонии с базальным основанием; 3 – экз. ПИН 5930/91, субсферическая колония с базальным основанием, вид сверху; 4 – экз. ПИН № 5930/93, а – общий вид колонии субсферической формы; б – плоское базальное основание, приуроченное к поселению колонии на фрагменте твердого скелета мшанки; 5 – экз. ПИН № 5930/96, колония сферической формы, прижизненно поселившаяся на стебле криноидеи; 6 – экз. ПИН № 5930/112, продольный шлиф через кораллит, смещенный от центра колонии; 7 – экз. ПИН № 5930/98, шлиф в косом сечении к кораллитам, смещенный от центра колонии; 8 – экз. ПИН № 5930/105, шлиф в сечении, близком к центру полипняка.

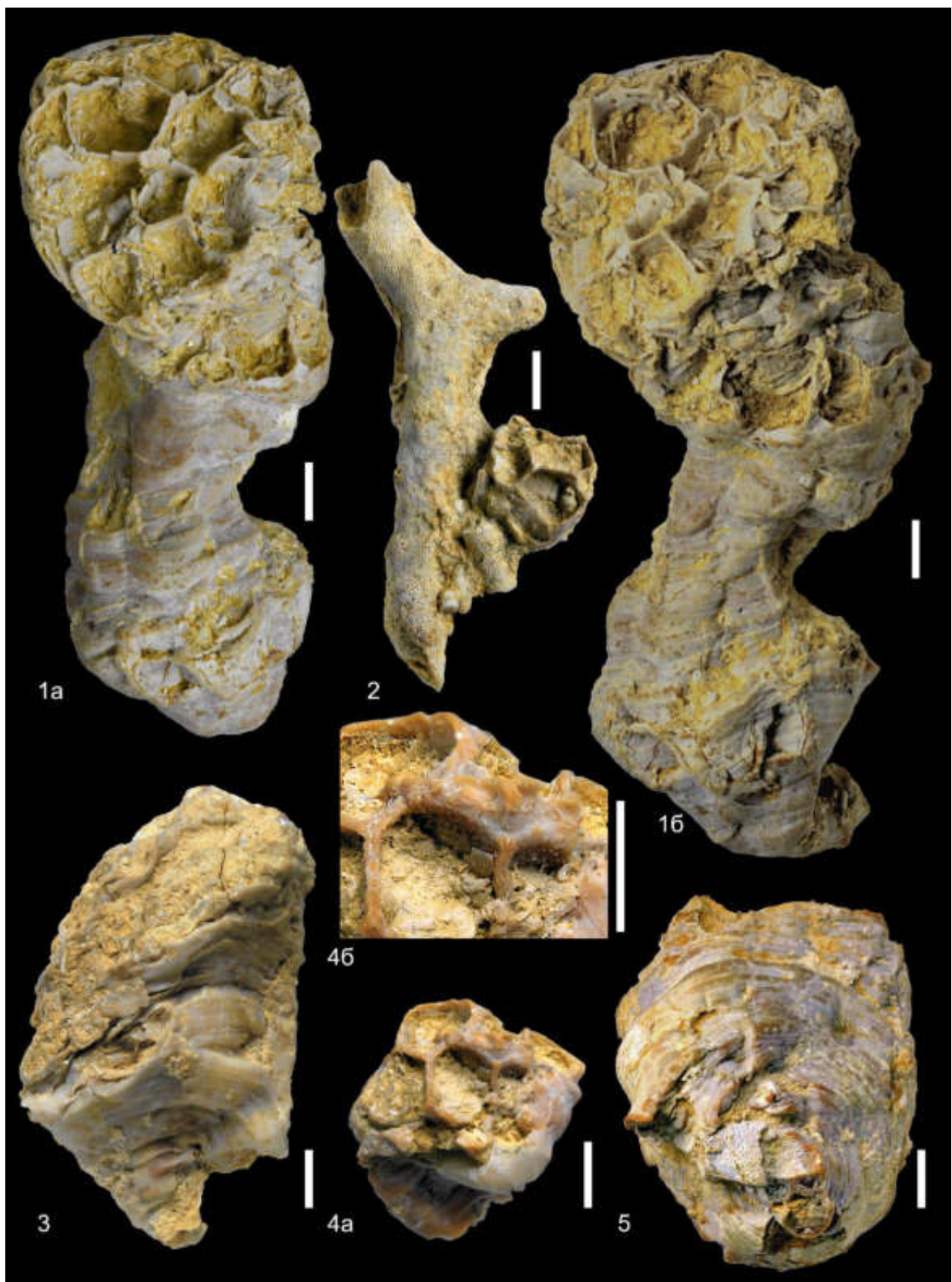
Таблица VI

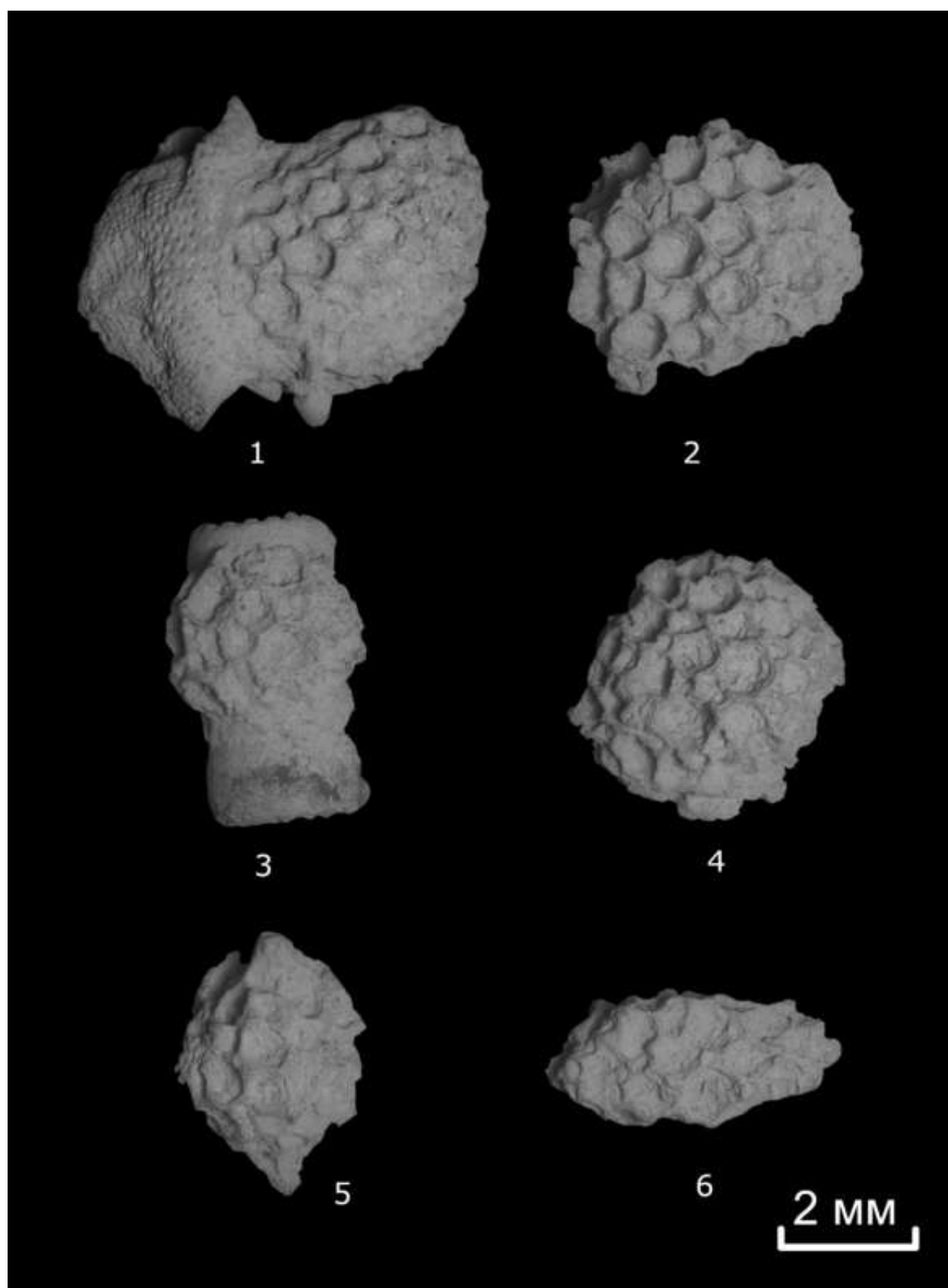
Фиг. 1, 2, 4. *Favosites permica* Gerth, 1921, 1 – экз. ПИН № 5930/136, а - общий вид колонии сбоку, б – общий вид с дистальной стороны стебля; 2 а, б – экз. ПИН № 5930/137, общий вид колонии сбоку; 4 – экз. ПИН № 5930/138, а – общий вид с проксимальной стороны стебля, б – общий вид колонии сбоку; 3 – *Aulohelia irregularis* Gerth, 1921, экз. ПИН № 5930/133, а – общий вид сбоку, б – общий вид с проксимальной стороны стебля; 5 – *Pseudofavosites styliifer* Gerth, 1921, экз. ПИН № 5930/139, а – общий вид с дистальной стороны стебля, б – общий вид колонии сбоку.

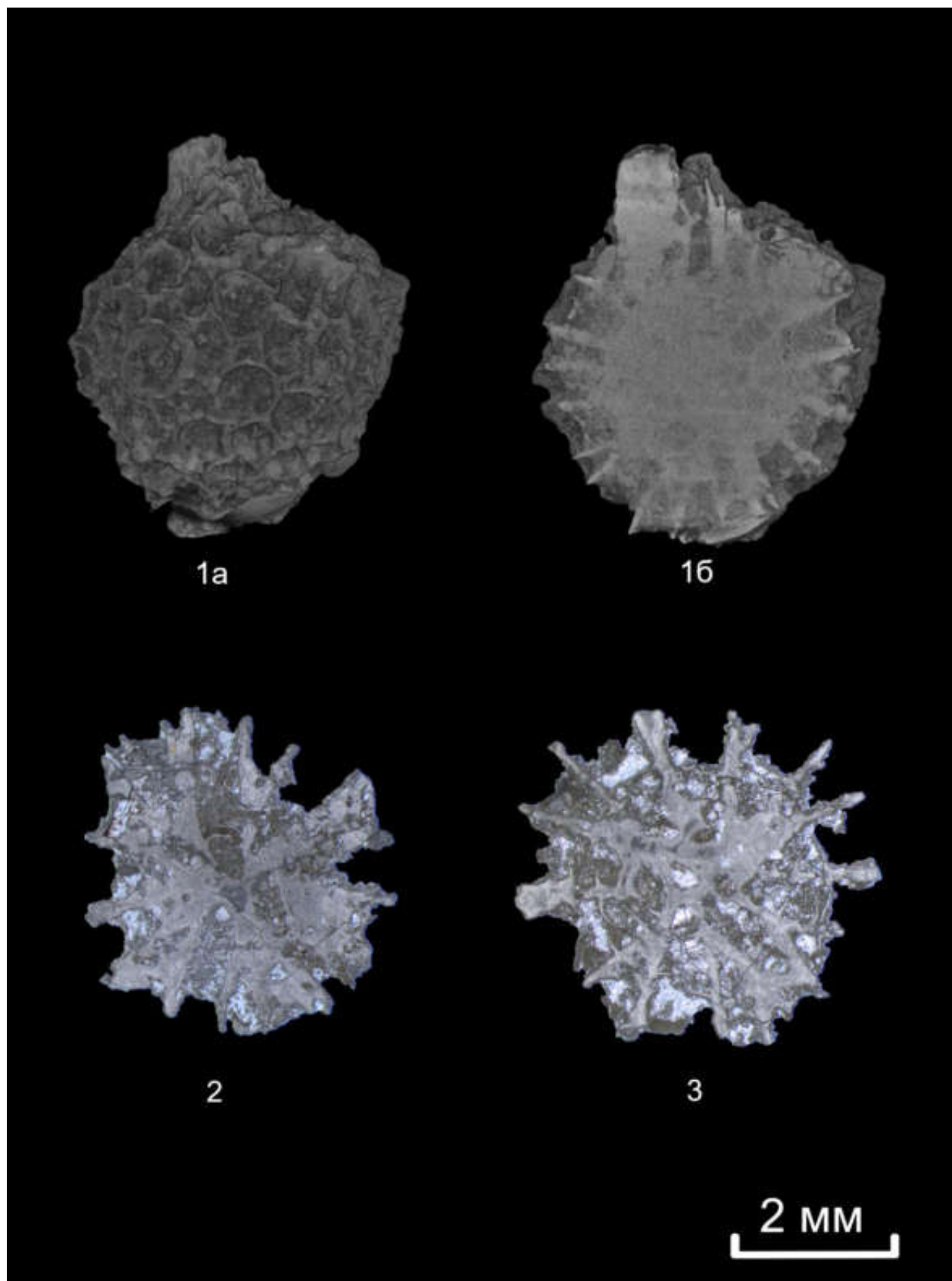
Таблица VII

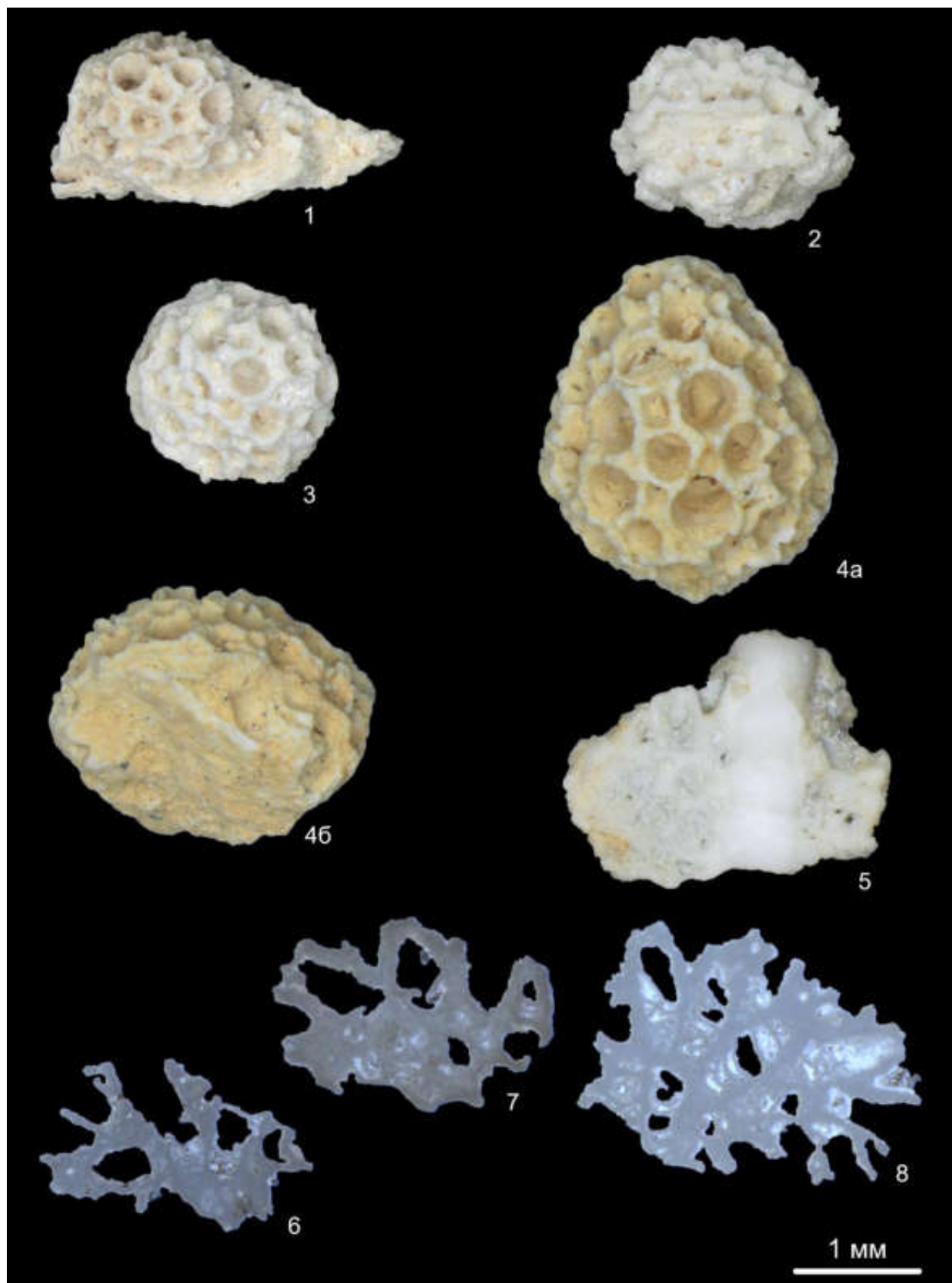
Фиг. 1. *Cyrtophyllum orthis* Sokolov, 1950, экз. ПИН № 5930/70, а – поперечный шлиф, б – продольный шлиф; 2 – *Cyrtophyllum* cf. *lambeiformis* Sokolov, 1950, экз. ПИН № 5930/83, а – поперечный шлиф, б – продольный шлиф; 3 – *Cyrtophyllum* sp., экз. ПИН № 5930/68, а – поперечный шлиф, б – шлиф в косом сечении; 4 – *Cyrtophyllum* sp., экз. ПИН № 5930/69, а – поперечный шлиф, б – продольный шлиф.

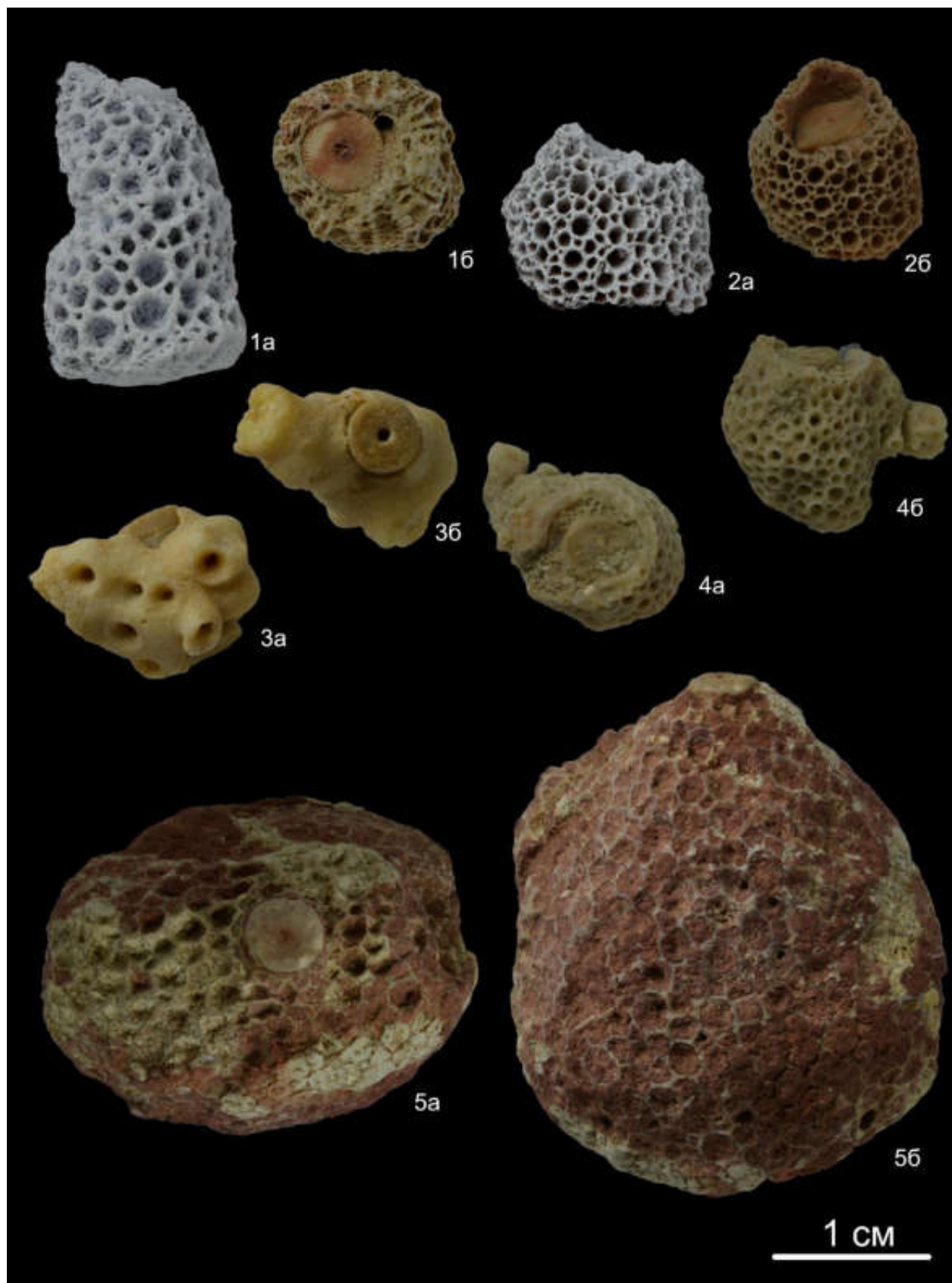


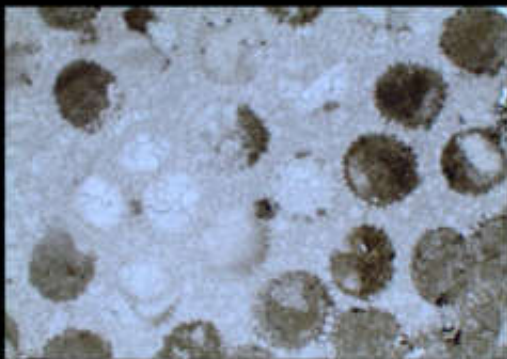




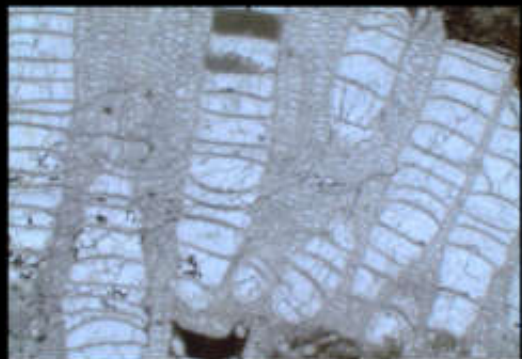








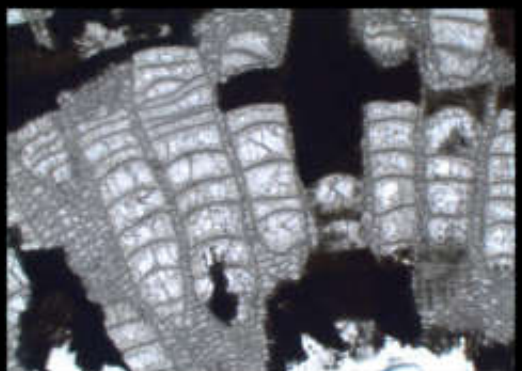
1a



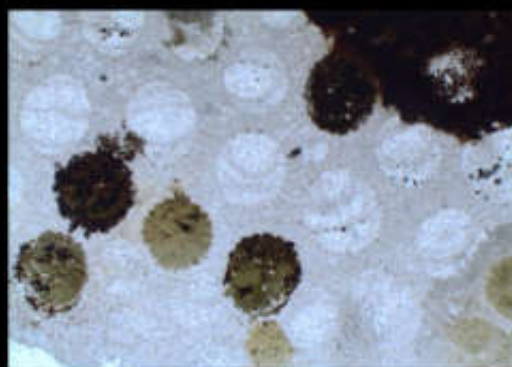
16



2a



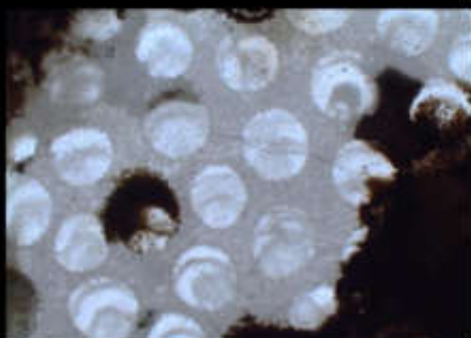
26



3a



36



4a

46
2 mm