

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук

На правах рукописи



КАЗАНЦЕВА Елизавета Сергеевна

РЕГЕНЕРАТИВНОЕ ПОЧКОВАНИЕ ПАЛЕОЗОЙСКИХ РУГОЗ КАК ВОЗМОЖНОЕ
НАЧАЛО СТАНОВЛЕНИЯ КОЛОНИАЛЬНОСТИ

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Специальность

1.6.2 Палеонтология и стратиграфия

Научный руководитель:

Доктор биологических наук, академик РАН

Рожнов С.В.

Москва
2021

Оглавление

Введение.....	- 4 -
Глава 1. История изучения регенерации и колониальности ругоз.....	- 10 -
Глава 2. Общая характеристика подкласса Rugosa.....	- 22 -
2.1. Морфология скелета.....	- 22 -
2.2. Экология и образ жизни.....	- 28 -
2.3. Систематическое положение.....	- 35 -
2.4. Палеобиогеография.....	- 39 -
Глава 3. Особенности терминологии вопросов регенерации и колониальности.....	- 40 -
Глава 4. Материал и местонахождения.....	- 50 -
4.1. Коллекции из ордовикских отложений.....	- 50 -
4.2. Коллекции из силурийских отложений.....	- 54 -
4.3. Коллекции из каменноугольных отложений.....	- 63 -
Глава 5. Методы изучения.....	- 84 -
5.1. Первичная подготовка материала.....	- 85 -
5.2. Классические методы.....	- 86 -
5.3. Фотографирование.....	- 88 -
5.4. Новые подходы к микротомографии.....	- 90 -
Глава 6. Аннотированный список изученных ругоз.....	- 97 -
Глава 7. Регенерация и возникновение колониальности ругоз.....	- 115 -
7.1. Становление колониальности в раннем палеозое.....	- 118 -

7.2. Ложная псевдоколониальность	- 126 -
7.3 Компенсаторная регенерация и эпиморфоз	- 150 -
7.4. Морфаллаксис и псевдоколониальность.....	- 155 -
7.5. Тенденция перехода от регенерации к колониальности.....	- 186 -
Заключение	- 192 -
Словарь терминов	- 195 -
Литература	- 199 -
Приложения	- 214 -
Список иллюстративного материала.....	- 214 -
Фототаблицы и пояснения к ним	- 224 -

Введение

Актуальность темы исследования. Кораллы ругозы – это обширный подкласс палеозойских бентосных кишечнорастворимых, одиночных и колониальных, с известковым скелетом. В палеозое ругозы появляются в дарривильском ярусе ордовика и существуют до перми, являясь одними из наиболее распространенных каркасостроителей рифов. Продолжительная геологическая история ругоз и широкое палеогеографическое распространение позволяют получить наиболее достоверные сведения об особенностях их обитания.

В настоящее время вопросы происхождения колониальности мало разработаны и плохо изучены. Основные принципы строительства колоний разных групп встречаются фрагментарно в отдельных работах. С этой точки зрения кораллы, как одна из модельных групп палеозоя, позволяют пролить свет на важную проблему становления колониальности, широко распространенной в биологическом и историческом масштабе, но слабо изученной.

Степень разработанности этих механизмов регенерации и колониальности внутри группы ругоз невысока. Из-за небольшого количества ныне действующих специалистов ранее продвинутая школа кораллистов России и СССР находится в упадке, и изменения в соответствии с новейшими данными требуются во многих аспектах их изучения: методики, терминологии, морфологии, систематики.

Часть этих вопросов удалось решить в рамках работы. Прежде всего, была проработана методика изучения группы, используемая для последующего описания морфологических и морфогенетических процессов, и предложены новые методы, актуальные для изучения других групп ископаемых животных. Были изучены литературные данные, предлагающие терминологию для описания регенерационных и астогенетических процессов и предложена корректировка существующей терминологии, введены новые термины для различных случаев регенерации у ругоз.

Одним из наиболее морфологически сложных процессов у ругоз является регенерация, и, в частных случаях, последовательный переход от регенерации к астогенезу. Была изучена тенденция перехода от одиночного существования к колониальному с точки зрения механизма строительства скелетов и условий внешней среды. Детальное рассмотрение этого вопроса является актуальным при изучении эволюционной биологии

развития кишечнополостных. Прделанная работа позволяет получение новых данных с учетом осовремененных подходов и новых методов.

Материал. Изучение тенденции перехода от регенерации к астогенезу требовало подбора подходящего для работы материала. Было решено отобрать необходимые экземпляры из различных и отдаленных географически местонахождений, различных возрастных интервалов, для получения автономно-независимых данных.

Коллекции из ордовикских местонахождений были предоставлены Таллинским Политехнологическим институтом и представлены девятью экземплярами из верхнего ордовика (катийский, хирнантский яруса) Эстонии, включая готовые шлифы наиболее древних и примитивных ругоз рода *Lambelasma*. Коллекции из силурийских местонахождений были также предоставлены Таллинским Политехнологическим институтом и представлены обширной частью коллекции одиночных и колониальных ругоз, а также одиночных ругоз с множественными следами регенерации, включающей 135 экземпляров. Каменноугольный материал был отобран автором и частично предоставлен С.В. Рожновым, Г.В. Миранцевым, и представлен характерными для среднего карбона Московской синеклизы видами с частыми следами регенерационных процессов в количестве 144 экземпляров. Имеющийся в коллекции материал (279 экземпляров) был определен и изучен. В работе присутствует описание 1 отряда, 6 подотрядов, представленных 11 семействами, 13 родами, 14 видами ругоз.

Обширная коллекция позволила впервые систематизировать полученные данные и изучить переход от регенерации ругоз по типу морфаллаксиса к истинной колониальности. Такая тенденция ранее специально не изучалась, за исключением некоторых литературных источников, посвященных изучению почек ругоз невегетативного происхождения (Fedorowski, 1978, 1987, Rozhnov, 1974, 2014 и др.). Основной проблемой такого направления работы о ругозах можно назвать недостаток материала и невозможность проследить детально скелетные изменения на небольших объектах путем классической методики изучения группы. С этой целью методика была переработана и выделена в отдельную подглаву работы. Вопрос недостатка материала для выделения общих тенденций решался путем отбора обширных изучаемых в работе коллекций.

Цель и задачи. Цель диссертационной работы заключается в детальном изучении регенерации ругоз, отраженной в морфологии их скелета, и в выявлении особенностей протекания данного процесса, важных для отнесения к одному из трех общих типов регенерации, установленных у современных животных: наличие или отсутствие внешних повреждений, увеличение массы и числа скелетных элементов, их возможная респецификация.

Сравнение полученных результатов с почкованием у настоящих колоний ругоз позволяет произвести оценку возможности эволюционного перехода от регенерации к колониальности на основе детального морфологического анализа строения и морфогенеза скелета ругоз, их палеоэкологии и палеогеографии. Для достижения этих целей были поставлены следующие задачи:

1. Обобщить сведения об онтогенезе и проявлениях регенерации у ругоз
2. Рассмотреть и связать воедино терминологию, используемую при описании регенерационных и астогенетических процессов у ископаемых и современных животных
3. Разработать комплекс современных методов для расшифровки астогенеза и регенерации, в том числе для повышения эффективности рентгеновской микротомографии
4. Выявить и описать особенности регенеративных и астогенетических процессов на примере некоторых ордовикских, силурийских и каменноугольных ругоз
5. Выявить влияние условий внешней среды на развитие регенеративных и астогенетических процессов

Научная новизна. Проработана методика изучения группы и терминология описания регенерационных и астогенетических процессов, что в дальнейшем может быть использовано и для других групп ископаемых животных. Введены новые термины и предложены новые подходы к шлифованию и томографии палеонтологического материала путем использования контраста на основе двуокиси церия (CeO_2).

На основании изучения обширной коллекции ругоз из различных местонахождений и возрастных интервалов впервые получены полные и достоверные данные о последовательном преобразовании скелетов при регенерации и астогенезе ругоз. Выделены три типа корневых выростов ругоз (полые и сплошные трубки, скелетно-эпитекальные) для *Axophyllum cavum* Trd. По характеру развития скелета после повреждения кораллита было выделено три типа регенерации (компенсаторная регенерация, эпиморфоз, морфаллаксис), впервые предложены модели формирования этих процессов для ругоз. Описаны типы регенеративных почек, возникающие в результате морфаллаксиса (дубликатные, регенеративные, сегментные). Обозначены закономерности последовательного восстановления скелета и преобразования их симметрии. Выявлены факторы, запускающие регенерационные процессы и их значимость в становлении астогенеза ругоз: грунт, внешняя среда, взаимоотношения с другими группами животных, индивидуальные особенности некоторых таксонов.

Полученные данные позволили детально сравнить последовательное строительство почек при вегетативном размножении у примитивных колоний ругоз и при регенеративном почковании у одиночных экземпляров и впервые выделить тенденцию возможного перехода от регенерации по типу морфаллаксис к колониальному почкованию у ругоз.

Практическая значимость. Материал работы может быть использован в учебных целях для студентов высших учебных заведений в рамках учебных курсов по направлениям биологии и наук о Земле. Полученные данные по тенденции возникновения псевдоколониальности ругоз могут быть использованы при рассмотрении проблем колониальности других организмов в рамках эволюционной биологии. Новые подходы к методике обработки материала и новая терминология, применяемая при изучении колониальности и регенерации ругоз, могут быть использованы для изучения других групп ископаемых животных.

Основные защищаемые положения.

1. Применение новой методики пропитывания скелетов кораллов двуокисью церия (CeO_2) позволяет значительно повысить их контрастность по отношению к вмещающему и заполняющему полости матриксу при рентгеновском микротомографическом исследовании.
2. Все разнообразие структур, возникающих при восстановлении скелета у ругоз после повреждения или частичной гибели полипа среди изучаемых экземпляров, сводится к трем общим типам регенерации, известным у современных животных: 1) **эпиморфоз** (доставление поврежденной части кораллита и обособление повреждения внешней стенки с восстановлением типичных для вида скелетных элементов); 2) **компенсаторная регенерация** («омоложение», при котором сложные скелетные элементы редуцируются с возвратом на более раннюю стадию с уменьшением диаметра кораллита и при дальнейшем росте восстанавливаются до прежнего состояния); 3) **морфаллаксис** (возникновение и преобразование на материнском кораллите регенерационных почек).
3. Изучаемые шлифы и виртуальные срезы показывают, что при морфаллаксисе размеры и строение сегмента материнского кораллита, на котором развивается регенерирующая часть полипа, определяют особенности морфологии и симметрии растущей регенеративной почки. По взаимному расположению плоскостей симметрии почки и материнского кораллита выявлены три типа регенеративных почек: **дубликатная** (копирует плоскость симметрии материнского кораллита), **реверсивная** (плоскость симметрии почки перпендикулярна плоскости симметрии материнского кораллита) и

сегментная (плоскость симметрии почки параллельна наиболее выраженным септам сохранившегося сегмента материнского кораллита).

4. В результате регенерации по типу морфаллаксиса у одиночного коралла появляются регенеративные почки, которые могут формировать псевдоколонию. В отличие от истинной колонии, возникающей в результате вегетативного размножения при растущих совместно с материнском кораллитом (протокораллитом) новообразованных почках, псевдоколония формируется только из регенерационных почек, развивающихся на месте погибающего материнского полипа.

5. Регенеративные почки, помимо формирования псевдоколоний, могут в некоторых случаях преобразовываться в специальные корневые структуры у *Axophyllum cavum* Trd, хорошо отличающиеся от корневых выростов, возникающих в результате разрастания внешней стенки, наличием у них на ранних стадиях формирования внутренних скелетных элементов.

Публикация и апробация работы. По результатам исследования опубликовано 5 статей (в том числе 3 статьи в журналах, рекомендованных перечнем ВАК) и 7 тезисов докладов. Результаты и основные положения работы докладывались на Тринадцатом Международном Симпозиуме по ископаемым книдариям и пориферам (Италия, Модена, 2019), Всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2017, 2018, 2019), на годовом собрании секции палеонтологии МОИП и Московского отделения ВПО, конференциях «Палеострат» (Москва, 2019), конференции «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия» (Москва, 2017).

Структура и объем работы. Работа изложена на 207 страницах машинописного текста и состоит из введения, семи глав и заключения. Работа содержит 106 текстовых рисунков, 4 текстовых таблицы и 35 фототаблиц в приложении. Библиографический список включает 182 источника, из которых 99 на иностранных языках.

Благодарности. Автор благодарит за неоценимую помощь в написании работы своего научного руководителя академика С.В. Рожнова за конструктивную критику, предоставленную литературу, материал и возможности. Автор также благодарит проф. А.С. Алексеева за неоценимую помощь в освоении темы работы и ценные консультации. Автор благодарит А.В. Пахневича за совместно проведенные сеансы томографии, С.В. Багирова за проведенные сеансы фотографирования в фотолаборатории ПИН РАН и помощь в освоении навыка самостоятельного фотографирования палеонтологического материала, Ю.В. Яшунского за предоставленные материалы по Ямскому карьеру, Г.В. Миранцева за предоставленный материал и ценные замечания, Е.А. Жегалло и Р.А. Ракитова за

проведенные сеансы на сканирующем электронном микроскопе, А.Г. Власова за консультацию и помощь в изготовлении шлифов и пришлифовок, С.В. Гришина за предоставленный материал, Н.Е. Завьялову за консультацию о специальных методиках изучения ископаемого материала. Отдельную благодарность автор выражает Г.В. Захаренко, О.А. Лебедеву, Е.В. Рожнову, Е.А. Казанцевой и Е.С. Королевой за оказанную поддержку и ценные комментарии.

Автор работы благодарит ООО «ЛАСО» и компанию «LUXI», в частности С.Ю. Казанцева и С.Е. Фатеева за предоставленный доступ к ранее неиспользуемому в палеонтологии оборудованию, полную и обширную консультацию по его использованию, предоставленные образцы полировочных паст, шлифовальных порошков, химических красителей и электролюминофоров, а также за неоценимую техническую помощь в разработке новых методик, используемых в работе.

Исследования поддержаны грантом Российского Научного Фонда, проект № 19-14-00346 и грантами РФФИ № 19-34-90003 и № 18-04-01046 А.

Глава 1. История изучения регенерации и колониальности ругоз

Проблема становления колониальности у различных групп животных привлекает внимание исследователей как с точки зрения быстрого заполнения подходящих экологических ниш (в частности, формирование биогермов и рифов), так и с точки зрения изучения морфогенетических процессов при формировании колоний. Среди ископаемых животных кораллы ругозы являются одной из лучших модельных групп для изучения обоих аспектов колониальности.

Многие процессы формирования колоний сходны с регенерацией. Оба этих процесса хорошо отражены в скелете ископаемых животных, в частности, ругоз, и потому широко известны. В настоящее время существует довольно обширная база работ по ругозам и другим кораллам, где рассматриваются эти вопросы. Ниже приведена краткая история изучения регенерации и астогенеза ругоз.

XVIII-XIX вв. Становление первой школы кораллистов.

Одними из первых и важных трудов по ругозам можно назвать классическую работу Г.И. Фишера фон Вальдгейма (Fisher de Waldheim, 1837), в которой он описал некоторые кораллы, объединенные в группы *Polypiers lamelliferes* (Полиповые пластинчатые), включая ругозы *Syathophyllum*, *Astraea* и *Hydnophora*. В род *Syathophyllum* он объединил одиночные кораллы или колонии со свободными кораллитами цилиндрической формы, в *Astraea* – колонии, верхняя поверхность которых покрыта звездчатыми структурами, *Hydnophora* – колонии с верхней поверхностью, усеянной ламеллярными звездами и несколько приподнятым центром. В последнем случае возможно, что верхняя поверхность была ошибочно принята за нижнюю. Таким образом, система разделения одиночных и колониальных представителей была заложена практически сразу, однако неоднократно в истории встречается описание как одиночных, так и колониальных ругоз, под одним родовым названием (напр., род *Microplasma*). Позже, не вдаваясь в детализацию описания, В. Лонсдейл (Lonsdale, 1845) дал некоторую характеристику палеозойских кораллов, как и Э.И. Эйхвальд (Eichwald, 1860) кратко описавший род *Palaeocyclus* Milne-Edwards and Haime, 1849, представленный дискообразными кораллами. Поскольку методика изготовления шлифов еще не

использовалась, подробных и детальных особенностей скелета предоставлено не было. Несколько более подробное деление типов колониальности встречено у Г.А. Траутшольда, давшего описание фауны подмосковных известняков из Мячково (Московский ярус) (Trautschold, 1879) и описавшего среди них разнообразие колониальных ругоз: ветвистые колонии, колониальные ругозы с кораллитами, лишенными внешних стенок. Другой попыткой разделения колоний, но не на типы, а на разные рода, стоит обозначить работу о кораллах и мшанках А. Штукенберга (Stuckenberg, 1888), где под родовым названием *Petalaxis* он описывает все колониальные ругозы, кораллиты которых имеют развитые внешние стенки, а те, чьи кораллиты лишены внешних стенок – к роду *Phillipsastraea*.

Помимо истории изучения регенерационных и астогенетических вопросов у ругоз, необходимо упомянуть в качестве одного из важнейших этапов их изучения работы, внесшие наибольший вклад в понимание группы в целом. Важные данные об эволюции и симметрии ругоз, а также связи группы с другими кораллами, были описаны О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1931, 1942). Дополнительным и важным этапом в истории изучения ругоз стоит обозначить работы основателя эстонской школы кораллистов Д. Кальо (Kaljo 1957, 1958, 1960, 1961, Kaljo, Klaaman, 1973 и др.), внесшие большой вклад в изучение кораллов Эстонии и СССР. Российскую школу кораллистов в свое время основал Б.С. Соколов (1947, 1948, 1949, 1950, 1955, 1965 и др.), преимущественно занимаясь табулятами, но и уделяя некоторое внимание другим группам кораллов и взаимоотношениям между ними.

XIX – XX вв. Первые сведения о колониальности.

Колониальность ругоз и сопутствующее строительству колоний почкование как результат вегетативного размножения в литературе упоминается неоднократно. Одной из наиболее ценных работ на эту тему можно назвать труд Т.В. Вогана и Дж.В. Веллса (Vaughan, Wells, 1943), где указано несколько способов вегетативного почкования. Детальное описание типов почкования ругоз было дано Е.Д. Сошкиной (1947) на примере силурийских и девонских представителей группы. Примерно в те же годы появляется ряд не менее ценных работ, где почка указана как начальная стадия развития коралла при вегетативном размножении (Dana, 1846, 1849), а почкование – как способ вегетативного размножения кораллов (Milne Edwards et Haime, 1848). Несколько позже, в 1956 году, Дж.В. Веллс (Wells, 1956) утверждает, что почкование материнского кораллита путем деления

должно непременно сопровождаться гибелью материнского кораллита. Продолжая развитие мысли о почковании, Г.А. Николсон (Nicholson, 1875) также выделяет ряд его типов – боковое, латеральное, периферическое.

Параллельно с работой Г.А. Николсона (Nicholson, 1875), появляются и данные о регенеративных особенностях ругоз. Омолаживание как способ возврата к более ранним стадиям, сопровождаемое уменьшением диаметра кораллита, описано А.Г. Дубовски (Dybowski, 1873; 1874), и далее продолжает упоминаться в литературе (Milaschewitch, 1875–1876).

Н.Н. Яковлев (1910) выделяет внутривафельное почкование как один из наиболее распространенных типов вегетативного размножения. Г. Маттей (Matthai, 1926) несколько позже указывает сравнительно больше его типов: почкование внешпальцевое (где почки расположены на краевой зоне или ценосарке), внутривафельное (разновидность внутривафельного), вокругротовое, вокругстенное и др.

Важный и часто используемый в современности термин «паррасидальное почкование» был введен в литературу В.Д. Ленгом и С. Смитом (Lang, Smith, 1927) как почкование с вероятным отклонением в сторону, сопровождаемое смертью материнского полипа. Этот термин несколько уточняет раннее упомянутое утверждение Дж.В. Веллса (Wells, 1956) о делении материнского кораллита.

Середина XX в. Отечественная школа кораллистов.

Фундаментальные труды, где, наряду с ругозами, описаны и другие группы ископаемых животных, редко содержат детальные описания родов и видов, и, тем более, колоний или почек, поскольку шлифование ругоз становится основной методикой несколько позже. Начиная с 30-х годов прошлого века в Советской России формируется целая школа кораллистов, в которой наибольших успехов достигают преимущественно посвященные описанию таксонов труды Т.А. Добролюбовой (1935; 1937; 1940; 1948; Добролюбова, Кабакович 1948) и работы, общим вопросам морфологии и систематики ругоз Е.Д. Сошкиной (Сошкина, 1962; Иванова, Сошкина и др., 1955). Отдельно стоит выделить труд Т.А. Добролюбовой (1935) по колониальным ругозам среднего карбона Подмосковского бассейна – определитель колониальных кораллов *Rugosa* среднего карбона Подмосковского бассейна, включающий в себя подробную вводную морфологическую характеристику. Несколько позже выходит еще одна работа, посвященная

стратиграфическому распределению и эволюции ругоз среднего и верхнего карбона Подмосковья (Добролюбова, 1948). В ней, по большей части, рассмотрены геологические аспекты изучения группы и вопросы стратиграфии, однако представлены некоторые выводы об эволюции группы (сохранение морфологических черт, влияние условий обитания на таксономический состав и предпочтительность жизненной модификации).

Многие термины, касающиеся почкования, указаны в Основах палеонтологии (Сошкина, 1962) и Палеонтологическом словаре под редакцией Г.А. Безносовой и Ф.А. Журавлевой (Палеонтологический словарь, 1965). В том же году выделяется новый термин для внутриващечного почкования – верхушечное (Сытова, 1965).

Параллельно с этим, идет и продолжительное изучение регенеративных особенностей кораллов. Здесь важно упомянуть труды М.А. Воронцовой и Л.Д. Лионозер о бесполом размножении и регенерации многих групп животных, Дубатолова В.Н. (1961) о регенерации палеозойских кораллов, работу Букреевой С.Н. (1980) о регенерации девонских табулят и труд по современным актиниям, посвященный их регенерации и соматическому эмбриогенезу Полтеевой Д.Г. (1972).

В работе Н.Н. Яковлева (1965) об интересных случаях почкования одиночных кораллов карбона упоминаются ранее описанные Т.А. Добролюбовой (1937) представители рода *Bothrophyllum* с массовыми регенеративными почками, которые он описывает как ветвистые колонии из одиночных представителей.

Выделение протокораллита как первой особи в колонии

О наличии в колонии «начальной особи», названной позже протокораллитом, указывал Дж. Аллуато (Alloiteau, 1952). Изучая вегетативное почкование кораллов, он (Alloiteau, 1952, 1957) выделяет множество различных его типов: вничашечное, краевое наружное, париетальное, перитекальное, внутриващечное, линейно-сдвоенное, простое, линейное, межващечное и др. Изучая морфологию и классификацию некоторых ругоз, Дж.А. Фагерстром и К.Р. Эйсель (Fagerstrom et Eisele, 1966) упоминают в работе существование колоний, где соединения между отдельными кораллитами отсутствуют, а к субстрату прикрепляются только протокораллиты. Несколько позже, Е. Федоровски (Fedorowski, 1978) добавил, что в таком случае только протокораллит может достичь половозрелой стадии и дал название такому типу колонии – «квази-колония».

Диморфизм колоний ругоз, выраженный в различии строения протокораллита (образованного вследствие полового размножения) и других кораллитов, сформированных в ходе бесполого размножения, был впервые описан М. Минато и К. Роветт (Minato et Rowett, 1967). Если для ветвящихся колоний протокораллит легко может быть определен с точки зрения морфологии сростка, то для массивных колоний или их фрагментов различие протокораллита и других кораллитов в характере строения скелетных элементов может быть ключевым для понимания процесса индивидуального астогенеза.

В труде о морфологии и терминологии кишечнополостных, А.Б. Ивановский (1971) обобщает и систематизирует данные о типах колоний в зависимости от взаимосвязи между кораллитами. В той же работе Н.Я. Спасским и А.Г. Кравцовым (1971) были предложены некоторые важные термины для процессов вегетативного почкования: боковое мутовчатое, сопровождаемое одновременным появлением на периферии материнского кораллита нескольких дочерних почек, пристенное на внутренней стороне стенки материнского кораллита, внутривафельное угловое у цериоидных типов колоний, где дочерние почки закладываются в углах материнского кораллита. Также был впервые введен термин «псевдоколония» для осевого чашечного почкования, но отличие данного типа почкования от вегетативного в тексте не указано.

Общие принципы описания механизма астогенеза были установлены В.А. Оливером (Oliver, 1968), согласно которым форма, рост, структура и морфология кораллитов являются основой такого описания. Изучая связь между этими понятиями, он установил, что рост (увеличение кораллитов в числе) может быть описан как последовательность структур, которые, в свою очередь, определяются пространственным расположением кораллитов в колонии. Форма им определена как общий вид колонии и составных кораллитов и взаимоотношение кораллитов друг с другом. Несколько позже он рассматривал колониальность зоантарий, что также внесло вклад в понимание строения колоний ругоз и других групп кораллов (Oliver, 1973).

Рассматривая эволюцию колониальности на примере одной группы ругоз (*Lithostrotionidae*), Дж. Р. Наддс (Nudds, 1976) говорит о переходе от более простых типов колоний (фацелоидные, дендроидные) до усложненных, цериоидных. Уровень интеграции между кораллитами в таком случае увеличивается от астероидной до тамнастероидной колонии до тех пор, пока не будет сформирован один интегрированный энтерон.

Теории становления колониальности

Одной из первых работ о вегетативном размножении гидр, сопровождаемом образованием временных колоний, важно обозначить труд А. Трамбле (Трамбле, 1937). В своих трудах он обратил внимание не столько на феномен колониальности, сколько на способность вегетативного размножения, встреченную у животного. Такие временные колонии как результат незаконченного вегетативного размножения стали началом интерпретации колониальности как результата срастания отдельных индивидов (Ламарк, 1911). Усложнение уровня организации животных путем интеграции упомянуто у Геккеля следующим образом: клетка – орган – «прозопа» - «кормус» (Haeckel, 1866) или клетка – орган – многоклеточный организм, обладающий органами – колония многоклеточных организмов. Пример усложнения и интеграции для кишечнополостных приводит Г. Спенсер (Спенсер, 1980), считавший Coelenterata агрегатом третьего порядка, образованным путем интеграции агрегатов второго порядка (в данном случае гидр). Более конкретным примером является теория происхождения сцифополипа путем интеграции пяти отдельных особей (Richey, 1955).

Основным вопросом оставался не только механизм и происхождение колониальности, но и причины его возникновения. Ключевым предположением являлось распределение питательных веществ между входящими в состав колонии организмами (Шмидт, 1927; Chapman, Stebbing, 1980). В.Н. Беклемишев указывал постепенное уменьшение индивидуальности особей в колонии результатом исторического развития индивидуальности колонии (Беклемишев, 1964). Усиление индивидуальности колонии он связывал с развитием ценосарка, усложнением онтогенеза, способностью колонии к размножению и регенерации. В пользу этого предположения свидетельствует развивающийся у колоний полиморфизм, разделяющий организмы в колонии как морфологически, так и функционально.

Основная теория формирования колоний, чаще всего встречающаяся в литературе, основана на их возникновении вследствие незавершенного вегетативного размножения, где возникшие путем почкования особи не отделяются от материнского организма (Спенсер, 1870; Беклемишев, 1964; Иванов, 1968; Hertwig, 1906 и др.). Эта теория, распространенная в настоящее время, представляется аналогом возможной эволюции многоклеточных от более простого к сложному. Как утверждает Н.Н. Марфенин (Марфенин, 1993), такая модель предусматривает две фазы: фазу временных колоний, образованную путем затягиваемого вегетативного размножения и фазу постоянных колоний, где дочерние полипы не

отделяются от материнского организма. Эта особенность сохраняется у некоторых современных видов гидроидных полипов (Марфенин, 1984). Тем не менее, в своей работе автор высказывается в пользу альтернативной теории становления колониальности, где колониальность и вегетативное размножение – это два параллельных процесса, возникшие автономно друг от друга.

Современные представления о проблеме у ругоз

Регенерация и связь регенерации с почкованием и последующим становлением колониальности в литературе встречаются неоднократно, но имеется сравнительно небольшой ряд работ, где раскрываются механизмы этих процессов. Сами по себе регенеративные почки были отмечены еще у *Bothrophyllum conicum* (Trd.) Т.А. Добролюбовой (1937, 1940), и, несколько позже, детально описаны С.В. Рожновым (1974). В работе Т.А. Добролюбовой эти почки описаны как результат бесполого размножения, а тип почкования обозначен как верхушечный, внутривафельный. Тем не менее, опираясь на детали изучения данных почек, С.В. Рожнов (1974) относит их развитие к явлению соматического эмбриогенеза. Сам же термин «соматический эмбриогенез» был введен в литературу Б.П. Токиным (Токин, 1959) для явления развития организмов из единичных соматических клеток или их комплексов, которому предшествует коренная перестройка клеточных систем, которая может быть более или менее полной. Такое явление зачастую наблюдается у современных актиний, где при развитии из небольших фрагментов тела мезентерии в исходном фрагменте либо дегенерируют, а затем возникают заново, либо происходит включение остатков мезентериев в состав нового организма (Полтева, 1972). Тем не менее, в дальнейшем было решено использовать термин «морфаллаксис» как более употребительный в современной эволюционной биологии развития животных для такого рода процессов (Рожнов, 2013, Rozhnov, 2014).

Довольно большую работу на тему регенерации и колониальности ругоз проделал Е. Федоровски. В своих работах (Fedorowski, 1970, 1971, 1978, 1987, Fedorowski et Ogar, 2013 и др.) он неоднократно поднимает эти вопросы, а также предлагает несколько терминов для описания изучаемых процессов. Изучая аспекты колониальности группы, Е. Федоровски (1978) указывает на наблюдаемое им явление полиморфизма. Наряду с обычными кораллитами, которые с ростом достигают зрелости и сами образуют дочерние кораллиты, у них прослеживаются более мелкие недоразвившиеся кораллиты. Последние, отделившись

от материнского кораллита, остаются незрелыми до конца своего роста. Такие кораллиты он обозначил как "lost structure" (потерянные структуры). В той же работе он указывает еще один термин «псевдо-почка» для описания небольших кораллитов того же вида, селящихся на ругозах как на субстрате, однако использование слова «почка» не может корректно применяться к данному случаю, поскольку осевший кораллит является следствием полового размножения. Также Е. Федоровски (1978) предлагает название «псевдоколония» (раннее выделенное Н.Я. Спасским и А.Г. Кравцовым (1971)) для случаев, когда одна или несколько личинок оседают рядом и формируют совокупность индивидуальных кораллитов, растущих рядом, но создающих видимость вегетативного почкования. Впоследствии (глава II) этот термин будет преобразован и использован для псевдоколоний как результатов регенеративного почкования, а внешне сходные с протоколониями сростки или осевшие личинки с прикрепительными образованиями на ругозах того же вида будут объединены в раздел псевдоколоний, поскольку данные агрегаты являются результатом полового размножения, а не морфаллаксиса. Несколько позже в совместной работе с В.В. Огаром, Е. Федоровски выделяет термин «протоколониальный коралл» как промежуточную форму роста между одиночным существованием и колониальным (Fedorowski, Ogar, 2013), но термин не нашел широкого дальнейшего применения в литературе.

Полиморфизм ругоз также описан в работе Л.М. Улитиной (1980), где она указывает, что незрелые кораллиты могли формироваться на разных стадиях астогенеза: от неастенической до эфебической. В своей работе 1982 года (Ulitina, 1982) она продолжает изучение астогенеза, разделяя кораллиты в колонии на протокораллиты (первичные, образованные в результате полового размножения), зрелые кораллиты (образованные вследствие вегетативного размножения полноценно развитые кораллиты) и недоразвитые кораллиты, не достигающие взрослых стадий по ряду возможных причин.

Важным этапом в понимании колониальности ругоз является труд Н.Н. Марфенина (1993), несмотря на то что работа посвящена преимущественно изучению современных гидроидных кораллов. У склерактиний, основываясь на кораллах рода *Acropora*, Н.Н. Марфенин описал возможность передачи жидкости от одного кораллита к другому путем ценосарковой интеграции. Основываясь на этих данных, предполагается наличие той же интеграции у ценосарковых колоний ругоз. Это, наряду с данными о современных кораллах, свидетельствует об отсутствии необходимости в объединении гастральных полостей отдельных кораллитов для взаимного обмена питательными веществами, поскольку последний может быть осуществлен через передаточную соединительную ткань

– ценосарк, присутствующий преимущественно на ранних стадиях формирования кораллитов, реже – на всех стадиях.

В своей работе о функциональной морфологии колониальных организмов Е.И. Кузьмичева (1988) рассматривает несколько важных вопросов. В первую очередь, выделяются типы колоний в зависимости от уровня взаимосвязи между соседними кораллитами: фацелоидные (удаленные и изолированные друг от друга кораллиты), плоскоидные (с соединительной тканью между кораллитами), цериоидные (состоящие из кораллитов, сближенных до касания друг с другом непосредственно стенками), приводятся данные о ценосарковой интеграции на примере склерактиний. Также в работе затронут не менее важный вопрос истинности и ложности колоний: под истинными колониями подразумеваются те, где колониальность есть следствие генетически запрограммированного процесса вегетативного почкования. Ложные колонии определены как те, где псевдо-колониальность возникает вследствие случайных, незапрограммированных процессов, что чаще всего приурочено к травматическому повреждению и последующей регенерации скелета. Развитие колоний некоторых каменноугольных ругоз также изучено М.Р. Геккер (1985).

Важной работой, объединяющей в себя обширные знания о кораллах, в том числе выделение основных морфологических типов колоний (с медиальным и периферическим нарастанием) стоит выделить труд К. Скраттона (Scrutton, 1998). Вопросам регенерации ругоз, в частности изучению морфаллаксиса, проявляющегося в виде возникновения почек, посвящены несколько работ С.В. Рожнова (Рожнов, 2013, Rozhnov, 1974, 2014). Им показано, что у ругоз встречаются все три типа регенерации (эпиморфоз, компенсаторная регенерация, морфаллаксис), выделяемые в современной биологии развития (Gilbert, 2010), и что их можно различать по особенностям преобразования скелета. Для эпиморфоза предполагается явление так называемого залечивания скелетных повреждений, например после укуса, где поврежденная часть скелета достраивается, но не преобразуется, что показано на примере рода *Bothrophyllum* из мячковского горизонта Подмосковского бассейна (Рожнов, 1974). В той же работе представлены выводы об отсутствии взаимосвязи между вегетативным размножением и почками на представителях того же рода *Bothrophyllum*. В других работах (Рожнов, 2013, Rozhnov, 2014), помимо характерного для ругоз эпиморфоза, рассматривается также компенсаторная регенерация, обозначенная как тип регенерации, характерный для омоложения у ругоз – изменения диаметра кораллита в меньшую сторону для возврата к предыдущим стадиям роста. Под морфаллаксисом же

описано так называемое почкование ругоз, не связанное с вегетативным размножением у колониальных представителей, при котором происходит полная перестройка скелетных элементов с их последующей респецификацией. Уточнению и систематизации используемой описания для регенеративных и астогенетических процессов терминологии была посвящена статья (Казанцева, 2019), где, помимо прочего, были введены дополнительные термины для описания почек регенеративного происхождения: дубликатные (копирующие материнский кораллит), сегментные (копирующие его сегмент) и реверсивные (плоскость симметрии которых перпендикулярна плоскости симметрии материнского кораллита или его сегмента, на котором возникает почка). Ранее упомянутый термин «соматический эмбриогенез», в настоящее время широко используемый при описании развития растений (Батыгина, 2000), был исключен из обращения ввиду отсутствия возможности изучения процесса на клеточном уровне, что невозможно сделать на палеонтологическом материале. Поэтому в работе используется более широко применяемый для такого типа развития термин «морфаллаксис» как особый тип регенерации (Gilbert, 2010) с уточнениями (глава II). Тем не менее, следует отметить, что современное изучение регенерации на клеточном и молекулярном уровнях показывает большое сходство морфаллаксиса и эпиморфоза (Agata et al., 2007), так как оба они проходят под контролем позиционной информации и для обоих характерны процессы так называемой дисталлизации (реорганизации в результате взаимодействия появляющейся дистально новой ткани) и интеркалляции (перестройки интеркалярной ткани). Но на доступном для работы морфологическом уровне возможно использование лишь классических терминов для разных типов регенерации. Тем не менее, данные о современных кораллах лишь подтверждают принципы и тенденции регенерационных процессов, описанных на ископаемом материале, в частности шестнадцатилетнее изучение влияния потепления на колонии кораллов позволило более детально изучить характерный для кораллов процесс омоложения и провести параллель с ранее изученными fossilized ругозами (Kersting, Linares, 2019).

Несмотря на отсутствие соответствующей публикации, за исключением тезисов, важно отметить один из докладов на 13 международном симпозиуме об ископаемых книдариях и пориферах, где упоминается названный автором «чашка в чашке» (*calice-in-calice*) тип роста у одиночных ругоз (Berkowski et al, 2019), соответствующий псевдоколони. В другой работе об эндосимбиотических взаимоотношениях ругоз с другими группами (Lin, Herbing, 2019), в данном случае с мягкотелыми червеподобными

организмами, были изучены срезы ругозы с присутствующим инородным организмом. Скорее всего, он попал туда через еще живую систему полипа, но при росте ругозы оказался внутри ее скелета. Септальный аппарат в местах соприкосновения с инородным телом деформирован и изменен, количество септ увеличено с целью уплотнения зоны внутреннего повреждения. На более поздних стадиях роста скелет ругозы «обтекает» инородное тело по периферии и затем продолжает нормальный рост. Такие повреждения и последующий ответ на них являются прямым следствием эпиморфоза у ругоз.

Работы автора по теме регенерации и колониальности ругоз

Вопросам регенерации посвящен ряд работ автора (Казанцева, Рожнов, 2018, Kazantseva et Rozhnov, 2018, Казанцева, 2019). Регенеративное почкование *B. conicum* Trd, описано в двух работах (Казанцева, Рожнов, 2018, Kazantseva et Rozhnov, 2018), где множественное внутриващечное почкование является следствием физического повреждения скелета кораллита, а изучаемые агрегаты - псевдоколониями. Наряду с псевдоколониями, было изучено взаимодействие ругоз в сростке, где взаимная конкуренция между кораллитами сопровождается регенерацией по типу эпиморфоза. Представлена терминологическая статья (Казанцева, 2019), где терминология процессов регенерации и астогенеза собрана, систематизирована и уточнена в соответствии с новыми данными и палеонтологическим подходом. Были введены новые термины для некоторых особенностей регенеративного почкования. Описано регенеративное почкование *M. schmidtii* Dybowski (Казанцева, 2021).

Иные данные были представлены в устных докладах, сопровождаемые опубликованными тезисами (Казанцева, 2017; Казанцева, Рожнов, 2017; Казанцева, 2018; Kazantseva, Rozhnov, 2019; Казанцева, 2019; Казанцева, 2020).

Таким образом, проблема становления колониальности у различных групп кораллов привлекает внимание исследователей продолжительное время и рассматривается как с точки зрения быстрого заполнения подходящих экологических ниш, так и с точки зрения изучения морфогенетических процессов при формировании колоний. О связи ранней колониальности и регенерации ругоз упоминается в ряде работ, но тем не менее проблема остается слабо изученной на сегодняшний день. Одной из наиболее важных проблем развития темы является несоответствие палеонтологического и биологического материала, связанное с различными методиками изучения и наблюдаемыми свидетельствами

протекания одних и тех же процессов. Работа автора, посвященная этой теме, позволяет внести существенный вклад не только в изучение морфогенеза ругоз, но и на основании рассмотрения одной из модельных групп палеозоя частично решить важную и актуальную проблему эволюционной биологии развития путем выявления соответствий наблюдаемых тенденций у ископаемого материала и современных животных, сопровождаемого использованием общей терминологии.

Глава 2. Общая характеристика подкласса *Rugosa*

Ругозы – ископаемые кораллы, существовавшие с ордовика по пермь, исключительно морские, одиночные и колониальные. Наружным известковым скелетом обладали индивидуальные полипы, каждый отдельный кораллит в колонии, и вся колония в целом.

Изучение кораллов проводится по их внутреннему строению с использованием различных методик (шлифование, томография, изготовление ацетатных пленок).

Срезы рассматриваются в двух направлениях: продольном и поперечном, при этом шлифы часто изготавливаются сериями, что позволяет изучить онтогенез и детально рассмотреть все особенности внутреннего строения, имеющие наибольшее систематическое значение.

2.1. Морфология скелета

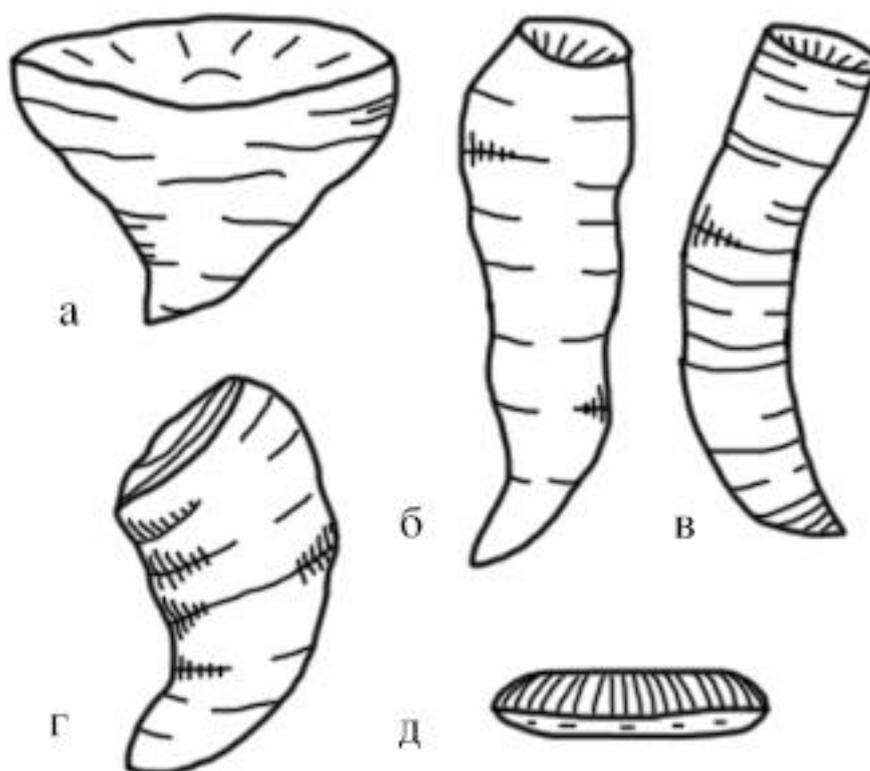


Рисунок 1. Форма скелета у одиночных кораллов ругоз: А – ширококоническая, Б – узкоконическая, В – цилиндроконическая, Г – цилиндрическая, Д – дисковидная (Добролюбова, 1964)

При рассмотрении отдельных кораллитов или одиночных форм можно различить некоторые детали их внешней морфологии. В первую очередь это форма (рисунок 1): рогообразная, с сильным изгибом (завитком) каблочки прирастания, а также коническая, цилиндрическая и призматическая. Форма поперечного сечения у конических кораллитов может быть округлой, треугольной и четырехугольной, у цилиндрических – овальной или округлой. На внешней поверхности можно различить линии нарастания, пережимы и вздутия, зачастую нередко отдельно изучается форма каблочков прирастания, а также крышечки, закрывающие у некоторых форм чашечки кораллитов. Стенка ругоз состоит из внешнего слоя – эпитеки и фиброзной ткани – стереоплазмы, которая зачастую развивается во внутренней полости скелета, образуя септальные утолщения. Иногда периферические части септ образовывали септотеку – стенку, в большей степени сформированную септами (Большакова, 2003).

Колониальные формы – это те, в которых отдельные особи связаны общей скелетной системой, что прослеживается и в их внутреннем строении. Колонии бывают различными (рисунок 2). В настоящее время выделяется (Scrutton, 1998) ряд их типов:

Колонии с периферическим нарастанием. Новые кораллиты образуются по периферии, причем в организованном порядке (либо при росте вместе с ранее образованными кораллитами, либо непосредственно на погибших). При этом форма такой колонии может быть различной: как в виде последовательно организованных рядов, так и концентрическая, ветвящаяся и т.д. В основном встречаются два типа: стелющиеся лежачие и стелющиеся вертикально-стоячие.

Следующий тип – с медиальным разрастанием. В этом случае формирование новых кораллитов может быть от одной общей оси или даже точки, а может происходить и как нарастание одних на других, с последующими разветвлениями. Такие колонии могут быть цепочечными, или массивными.

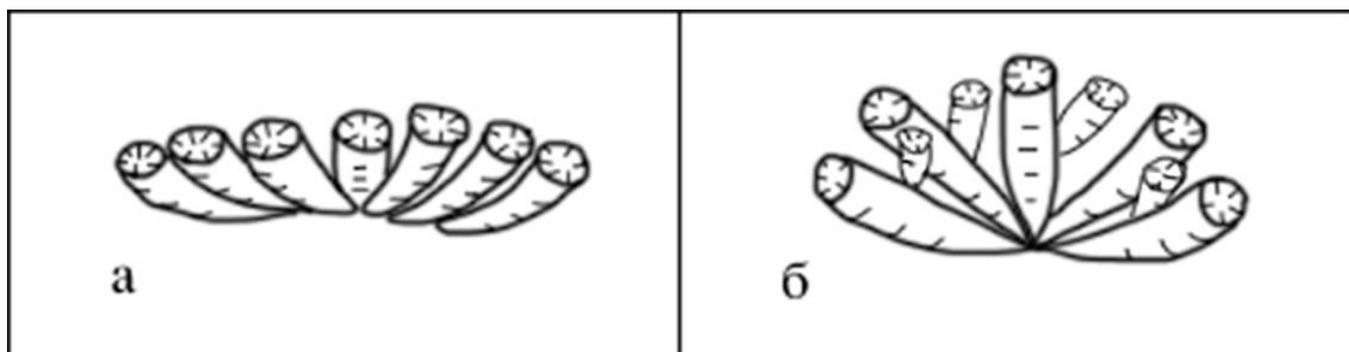


Рисунок 2. Типы колоний: А – с периферическим нарастанием, Б – с медиальным (Scrutton, 1998)

У колониальных форм промежуточный скелет (или скелет, располагающийся между кораллитами) может быть несплошным (образованный пластинками), или сплошным (трубчатый, пузырчатый). Также между кораллитами существуют соединительные образования: поры (наиболее примитивные), трубки и пластины.

Внутреннее строение кораллита (рисунок 3) имеет наиболее важное диагностическое значение. Выделяется несколько видов основных скелетных элементов.

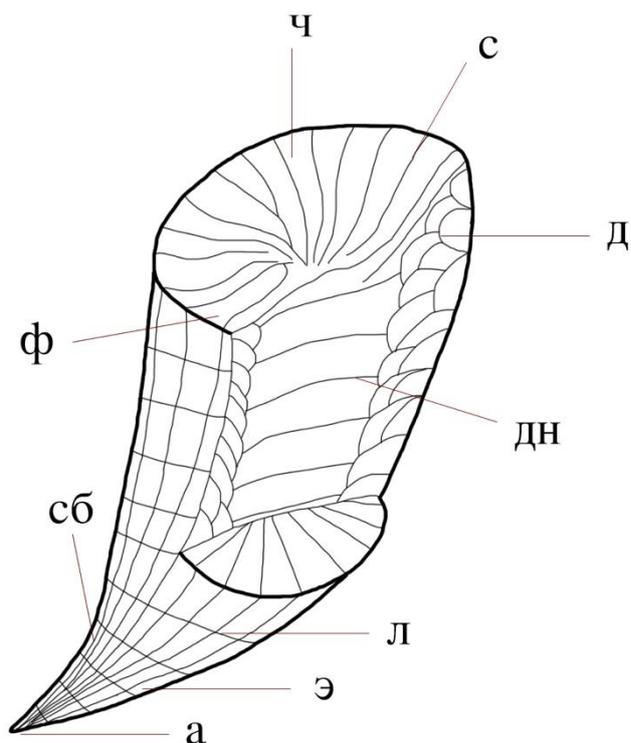


Рисунок 3. Внутреннее строение одиночного коралла ругоза: а – апикальное окончание, д – диссепиментарий, дн – днища, л – линии роста, сб – септальные борозды, с – септа, ф – фосула, ч – чашечка, э – эпитека

Септы. Радиальные пластины, которые разделяют полость наподобие перегородок. Могут быть простыми или усложненными утолщениями или выростами (рисунок 4). Иногда они полностью отсутствуют, чаще бывают пластинчатые или шиповидные. Зачастую выделяются септы первого и второго порядков, редко встречаются септы третьего порядка. Септы первого порядка закладываются на ранних стадиях онтогенеза, второго – на более поздних.

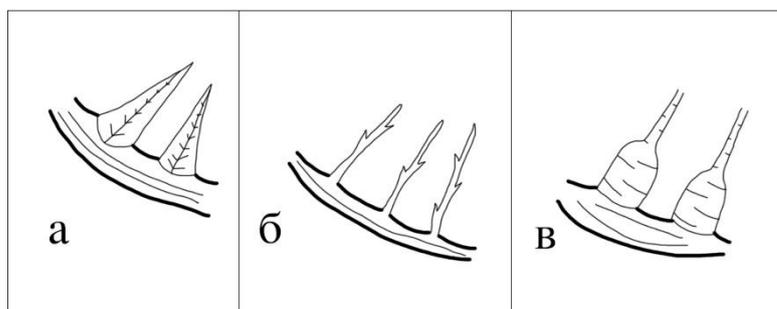


Рисунок 4. Септы: а – клиновидные, б – несущие карины, в – утолщенные на периферии (Спасский, 1977)

Различают несколько основных типов септ в зависимости от их формы (рисунок 5). Наиболее простым типом септ являются пластинчатые (рисунок 5, а) – прямые септы примерно одинаковой ширины на всем своем протяжении. Также встречаются септы с разнообразными утолщениями, например клиновидные и булавовидные (рисунок 5, б, в).

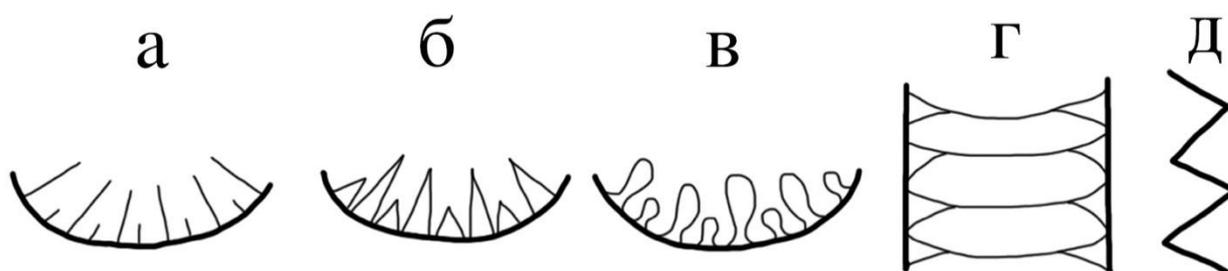


Рисунок 5. Основные типы септ: а – пластинчатые, б – клиновидные, в – булавовидные, г – амплексоидные, д – зигзаговидные, каринированные (Большакова, 2003)

Микроструктура септ (рисунок б) – отдельный аспект их изучения, слабо разработанный и редко используемый в настоящее время. Септы рогоз строятся из тесно прилегающих трабекул или трабекул и склеренхимы. По характеру заполнения трабекул фибрами выделяют монокантинные, голакантинные, рабдакантинные, диморфакантинные (Ивановский, 1969) септы.

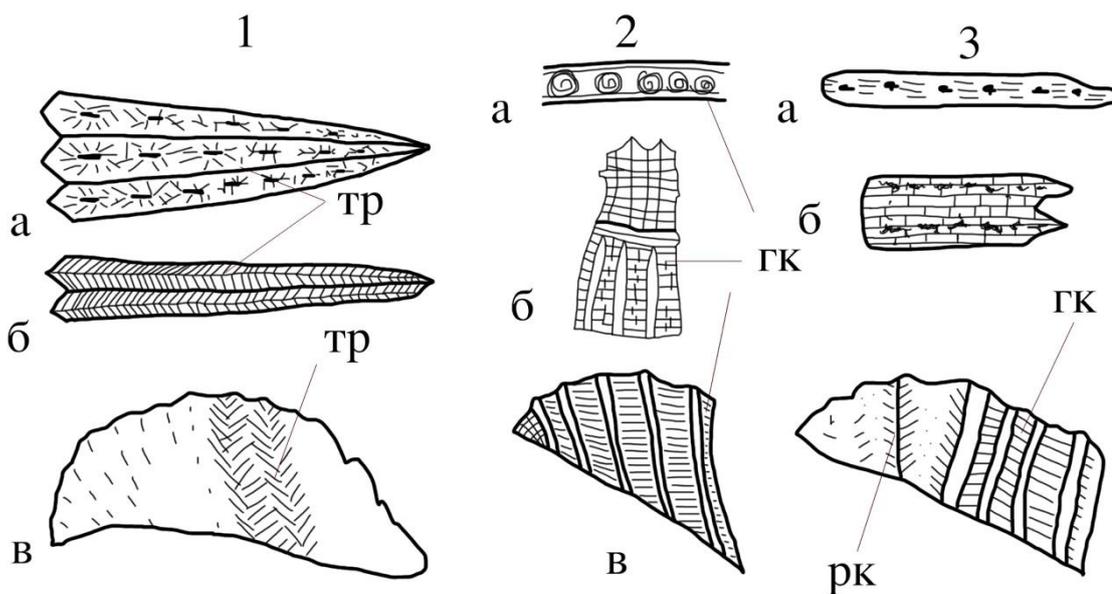


Рисунок 6. Микроструктура септ. Трабекулы: 1 а-в – моноакантинные, 2 а-в – голоакантинные, 3 а, б – рабдакантинные, 4 – диморфакантинные; гк – голоакант, рк – рабдоакант, тр – трабекулы (Друщиц, 1974)

Фоссула (рисунок 3). Полость или свободное пространство, формирующееся в точках заложения септ, наиболее выражена у главной септы. Зачастую присутствует несколько фоссул.

Днища (рисунок 7). Или табулы, поперечные перегородки. Бывают различные по своей форме: горизонтальные, выпуклые, иногда воронкообразные. Днища использовались в качестве поддержки нижней части мягкого тела полипа.

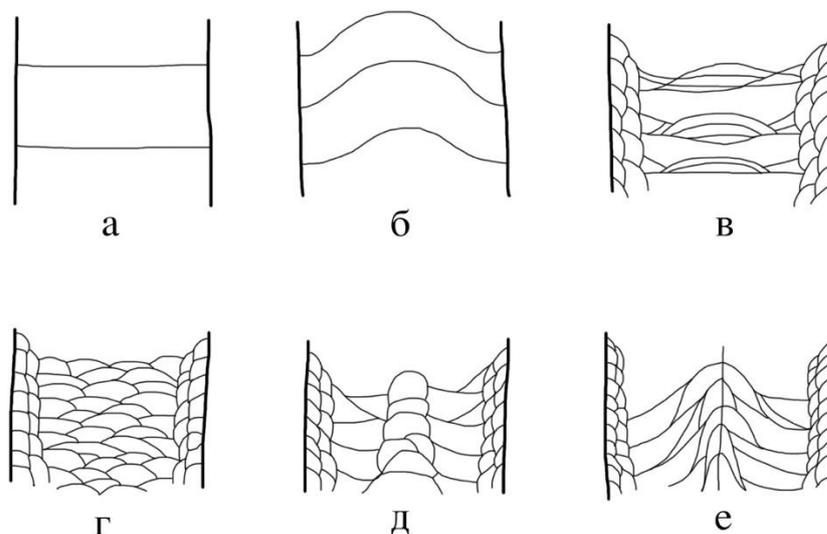


Рисунок 7. Основные типы днищ: а – полные, горизонтальные, б – выпуклые, в – расщепленные, собранные в пучки, г – пузырьреобразные, д, е – разделение днищ на периферические и осевые (Спасский, 1977)

Таким образом, днище – это преобразованное отложение эктодермального покрова нижней части полипа. Могут быть простыми, нерасщепленными, но встречаются и расщепленные в краевой или средней части (Порфирьев, 1962). Изогнутые и выпуклые пластинки днищ, табеллы, в периферической части коралла формируют диссепименты.

Диссепиментарий (диссепиментариум) (рисунок 3). Или пузырьчатая ткань – периферическая ткань, образованная диссепиментами (тонкими изогнутыми перегородками, внешне схожими с пузырями различной формы).

Диссепименты могут быть представлены правильной или неправильной формы пузырями, различающимися по размеру, количеству и форме: от подковообразных (рисунок 8, а) до лонсдалеонидных, выделенных по роду *Lonsdaleia* McCoy, 1849 (рисунок 8, д).

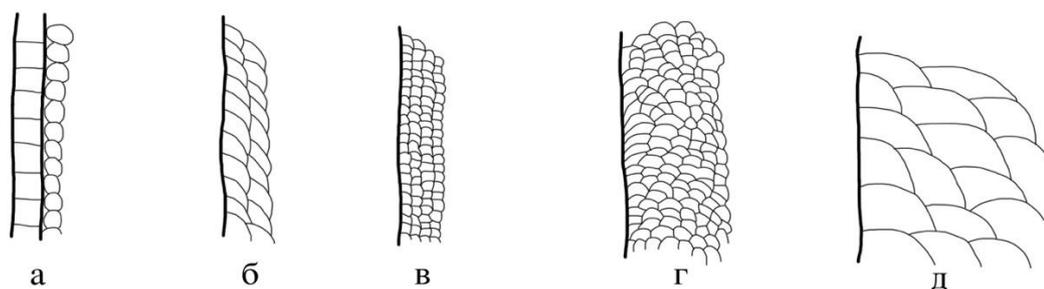


Рисунок 8. Типы пузырей: а – подковообразные, б – крупные, в – мелкие, г – отворотные, д – лонсдалеонидные (Спасский, 1977)

Столбик (рисунок 9). Осевая центральная структура кораллита.

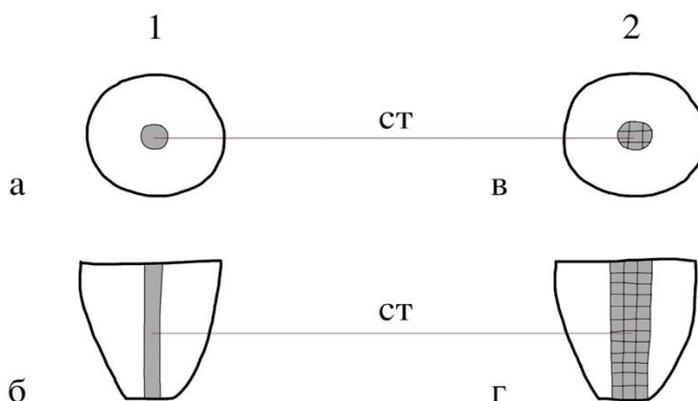


Рисунок 9. Столбик (ст): 1 – простой: а – на поперечном срезе, б – на продольном; 2 – простой: а – на поперечном срезе, б – на продольном

Столбик бывает простым, не несущим дополнительных скелетных элементов и образованным из центрального окончания одной из септ, и сложным, усложнения которого происходят за счет слияния с другими септами, утолщения стереоплазмой, наличия дополнительных пластин в центральной зоне.

По наличию или отсутствию скелетных элементов выделяются различные типы кораллитов (рисунок 10):

Однозонный тип (рисунок 10, 1) – содержат только один горизонтальный элемент (днища);

Двухзонный тип (рисунок 10, 2) – содержат днища и диссепименты, либо днища и столбик;

Трехзонный тип (рисунок 10, 3) – содержат днища, диссепименты и столбик.

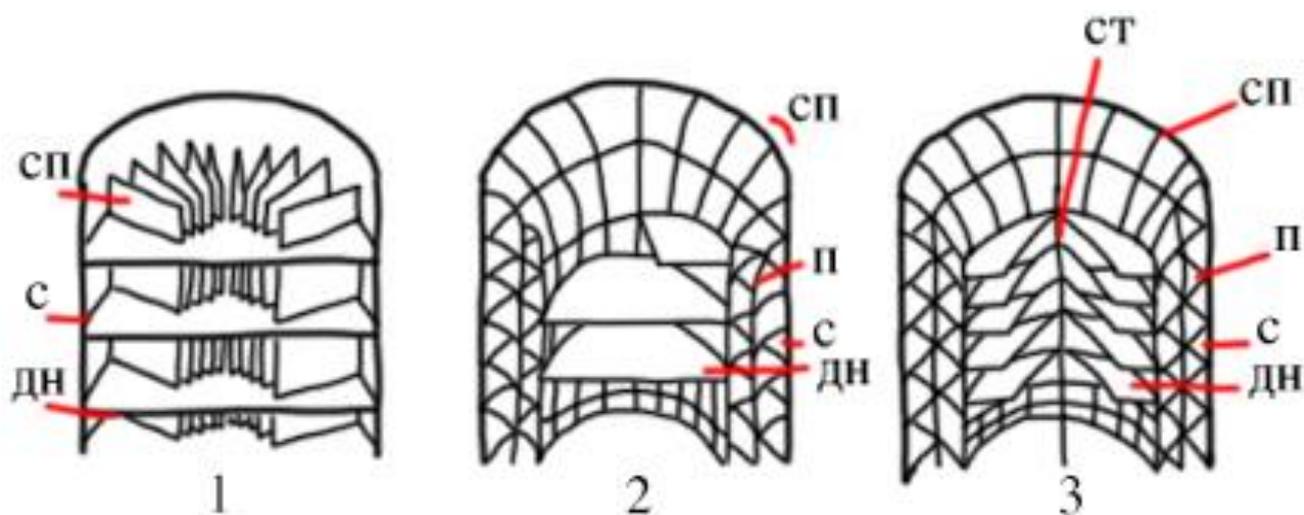


Рисунок 10. Основные типы строения кораллитов по наличию скелетных элементов: 1 – однозонные, 2 – двухзонные, 3 – трехзонные. Буквами обозначены: п – пузырчатая ткань, дн – днища, с – стенка, сп – септы, ст – столбик (по Михайлова, Бондаренко, 2006)

2.2. Экология и образ жизни

Как и многие другие кораллы, ругозы являлись основными каркасостроителями палеозойских рифов. В то же время они зачастую формировали и большие скопления, наиболее характерные для одиночных форм, такие как коралловые банки (Соколов, 1986).

Четырехлучевые кораллы или ругозы являлись бентосными организмами, прикреплявшимися к субстрату или свободнолежащими. При этом, нередко находки следов почкования на уже почти погибших кораллах, преимущественно приуроченные к чашечке.

Как правило, они обитали в шельфовых зонах, хотя изредка формировали скопления и на вулканических основаниях. Предпочитали параллельные берегу зоны с относительно интенсивным течением. Течение для них было необходимо, так как по типу питания они являлись микрохищниками, по существу – фильтраторами. Захват пищи происходил с помощью подвижных щупалец (рисунок 11), расположенных радиально вокруг рта (орального диска).

Для палеозойских ругоз были характерны так называемые псевдоколонии – последовательное многократное почкование приводит к образованию сложных агрегатов, состоящих из плотно или неплотно соприкасающихся кораллитов совершенно аналогичного строения, при этом все особи одинаковы и морфологически, и функционально.

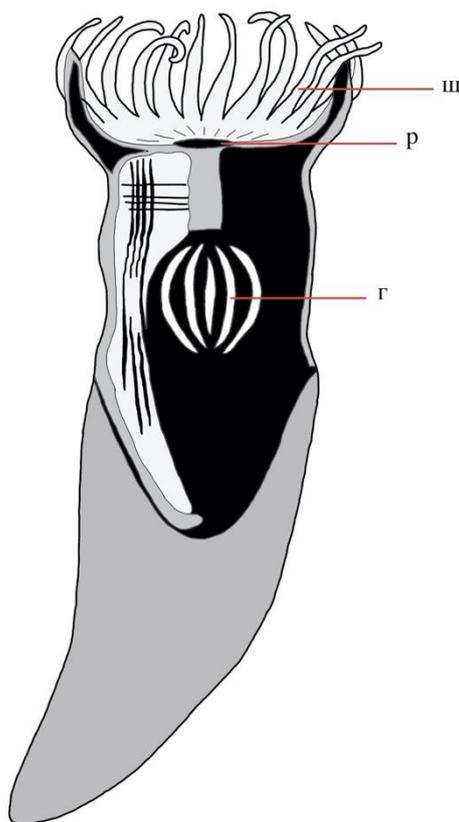


Рисунок 11. Анатомия ругоз. Буквами обозначены: г – гастральная полость, р – ротовой диск, щ – щупальца (Gudo, 2002)

Другой, наиболее распространенный способ существования – коралловые банки. В этом случае кораллиты не связаны между собой общими скелетными элементами.

Колониальные формы преобладали на рифах, где кораллы являлись одними из основных каркасостроителей.

Колония кораллов – это единое сложное генетическое образование, дифференцированное на разные участки, которые не только отличаются друг от друга морфологически, но и выполняют различные физиологические функции. Для удобства кораллами зачастую называют скелеты погибших полипов, а полипняком – скелет колонии.

В колонии ругоз (рисунок 12) взаимосвязь между кораллитами происходила за счет соединительной ткани или ценосарка, позволяющей взаимообмен между индивидами. В редких случаях у ветвящихся колоний связь между кораллитами прерывается и о колониальном происхождении свидетельствует наличие соединительной ткани на ранних стадиях формирования полипов.

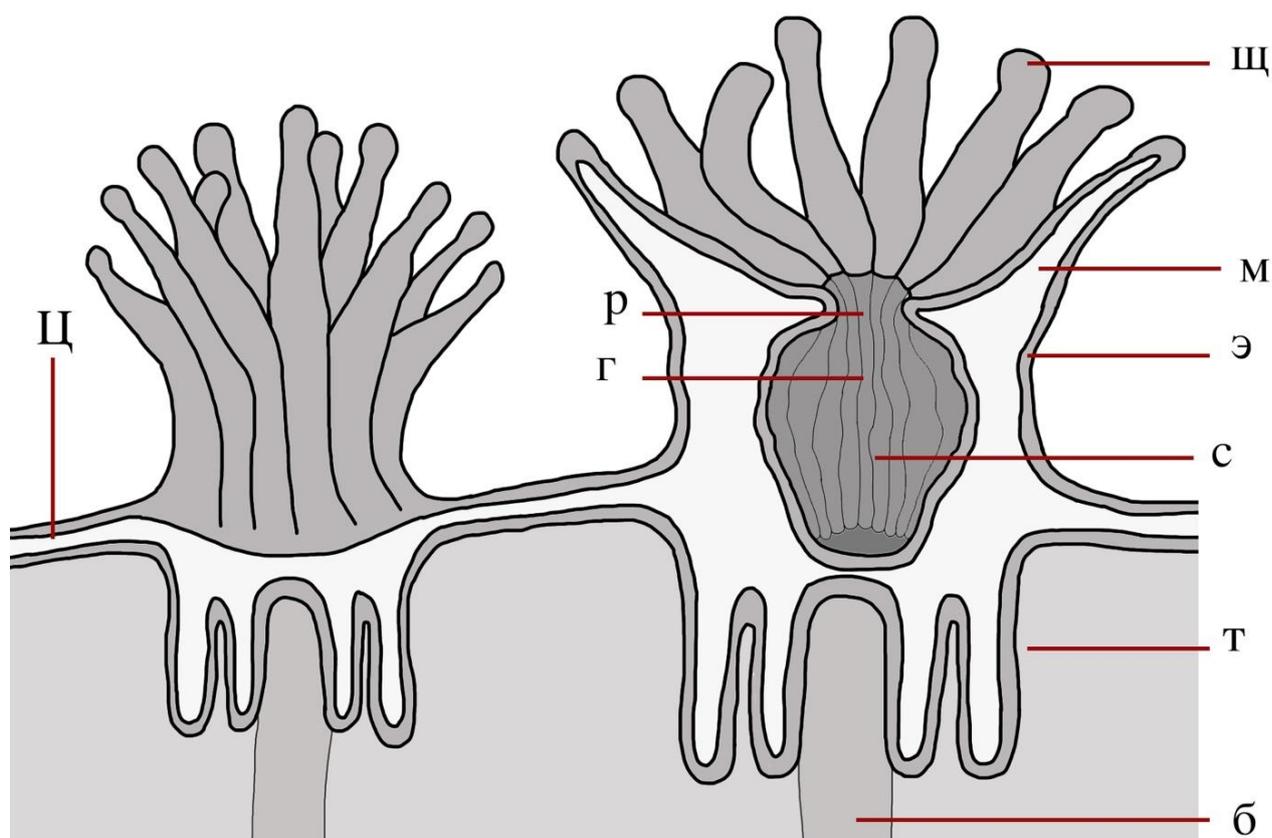


Рисунок 12. Схематичное строение фрагмента колонии на основании данных о строении колоний современных кораллов. Буквами обозначены: б – базальные пластины, г – гастральная

полость, м – мезоглея, р – ротовой диск, с – септы, т – тека, ц – ценосарк, щ – щупальца, э – эпитека

Жизненные формы	Субстрат, характерные признаки	Представители группы
Свободнолежащие	Во время роста прикреплялись к твердому субстрату, свободнолежащие во взрослом состоянии	Широко распространены среди одиночных и колониальных кораллов
Свободно-прикрепленные	Личинки прикреплялись к небольшим зернам, с использованием небольших рубцов прикрепления, все кроме начальных стадий — свободнолежащие	Большинство кораллов
Ризоидо-прикрепленные	Кораллит вторично поддерживается ризоидами (корневидными отростками)	<i>Dokophyllum</i> , <i>Rhisophyllum</i> , <i>Goniophyllum</i> , иногда некоторые другие
Подвижные	Подвижный, передвигается по субстрату с помощью щупалец (возможно, при помощи растяжения самого полипа и колебания ресничек)	<i>Paleocyclus</i> и некоторые другие небольшие дискообразные ругозы

Таблица 1. Жизненные формы кораллов ругоза по типу прикрепления к субстрату (по Scrutton, 1998)

Если колониальные представители крепились к субстрату, что позволяло расширить возможности роста, то одиночные ругозы были свободнолежащими, либо прикреплялись к субстрату различными способами (таблица 1).

Прикрепление происходило с помощью ризоидных (корневых) образований, каблучка или рубца прирастания (рисунок 13, а).

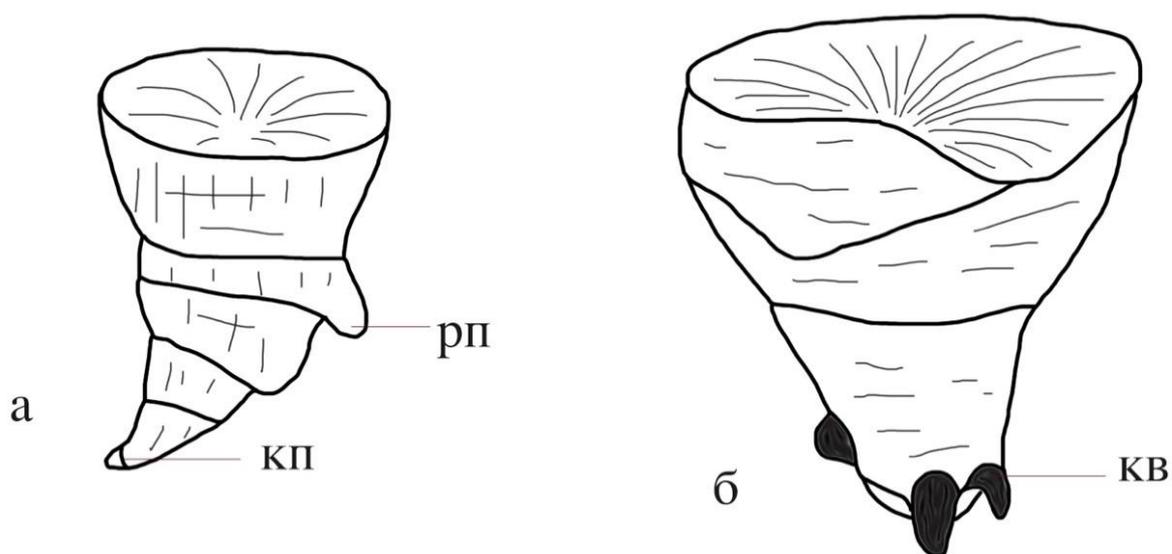


Рисунок 13. Морфологические структуры, необходимые для прикрепления к субстрату: а – наиболее распространенный способ, где кп – каблук прирастания, рп – рубец прикрепления; б – реже встречаемый, где кв – корневые выросты

Строение корневых выростов (рисунок 13, б), довольно редких у кораллов, бывает различным. Зачастую они представлены сплошными трубками, нередко заполненными пластинами (рисунок 14, а), полыми трубками (рисунок 14, б), и, вполне вероятно, септами (рисунок 14, в).

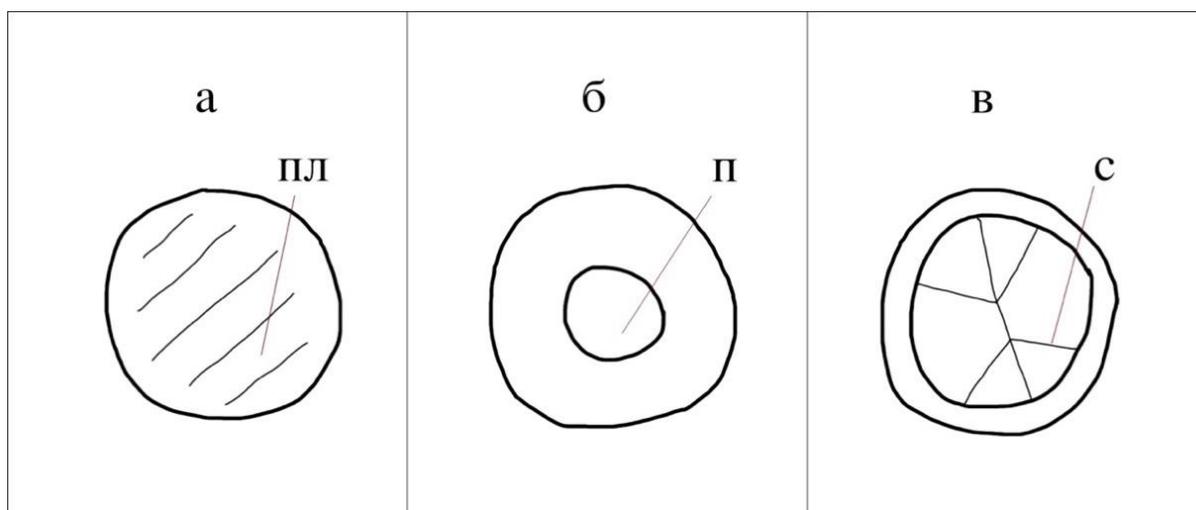


Рисунок 14. Схематическое строение корневых выростов (поперечный срез): а – заполненные пластинами (пл), б – полые внутри (на рис.: пол — полость), в – с септами (с)

Размножение у ругоз было половым и бесполом. При половом размножении из оплодотворенного яйца должна была развиваться личинка (планула). Ее тело покрыто ресничками, что помогает свободно плавать. Планула прикреплялась к субстрату и давала начало новому кораллиту.

Бесполое размножение осуществлялось путем образования почек или делением. Почки возникали в осевой или периферической частях полипа. Иногда несколько почек возникало одновременно, становясь причиной гибели материнского организма (парасидальное почкование). В этом случае новые кораллиты не использовали скелетную ткань материнского. В ином случае почки продолжали развитие материнского кораллита (непарасидальное почкование), обуславливая его отклонение сторону. При этом почкование могло быть межстенным (боковое на массивных колониях) или внутривафельным (на чашке отдельных кораллитов).

Сравнительно редко у ругоз наблюдалось деление материнского организма на две или более части (Сошкина, 1962).

В онтогенезе ругоз, на сегодняшний день, выделяется пять основных стадий (фаз):

1. Эмбриональная – личиночная стадия;
2. Непионическая (брефическая) – это стадия развития от непосредственно прикрепления планулы до заложения шести протосепт;
3. Неаническая – стадия приобретения основных черт взрослого организма (Коссовая, 1983). Она, в свою очередь, делится на три подстадии (Lewis, 1929): раннеананическую (происходит увеличение общего числа септ при сохранении зафрентоидной группировки – перистости в расположении септ), среднеананическую (основная подстадия формирования септ) и позднеананическую (расположение септ радиальное, присутствуют один или два ряда диссепиментов);
4. Эфебическая – стадия взрослого организма, на которой различается наибольшее количество скелетных элементов (Коссовая, 1983);
5. Геронтическая – стадия стареющего коралла (Геологический словарь, 1978).

Онтогенез одиночного представителя или отдельного кораллита в колонии происходил по одному и тому же принципу заложения септ (рисунок 15).

Ранние этапы роста древних ругоз характеризуются аулопороидной (ламеллярной короткосептной) фазой. Также встречаются стрептелезматоидная фаза (немногочисленные

широкие септы), амплексоидная (короткие тонкие септы), зафрентоидная (септы перистые) и другие фазы в онтогенезе скелета ругоз (Ивановский, 1975).

В начале закладывается осевая септа, проходящая через весь диаметр кораллита (рисунок 15, 1), сначала с одного (рисунок 15, 2), а затем и с другого края (рисунок 15, 3) которой появляются симметричные пары меньших септ. Из двух ранее появившихся обособливаются боковые (рисунок 15, 4), а из других – противоположно-боковые септы (рисунок 15, 5). К этому времени сама осевая септа делится на главную (между боковыми) и противоположную.

У подавляющего большинства ругоз метасепты (появившиеся после шести протосепт) развиваются в четырех из шести образованных протосептами областях (правило Кунта): из появившихся позже протосепт более длинные называются септами первого порядка (рисунок 15, 6), а более короткие – септами второго порядка (Ивановский, 1975).

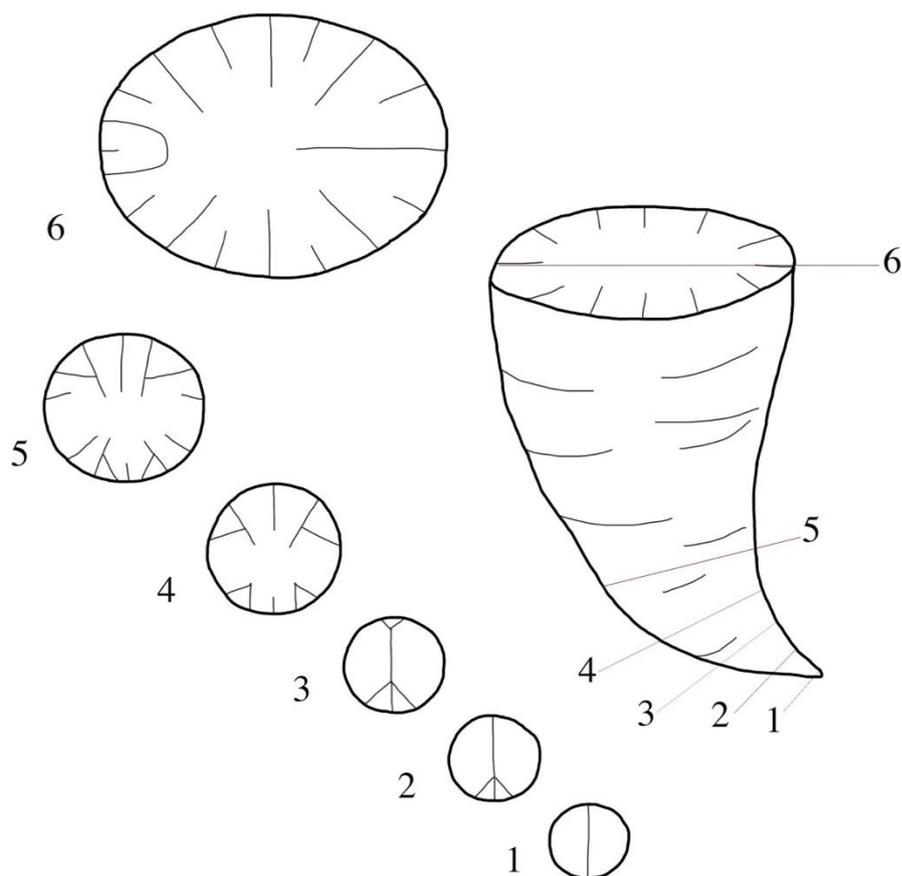


Рисунок 15. Поперечные срезы скелета одиночной ругозы: 1–6 – стадии формирования септ (Oliver, 1980)

2.3. Систематическое положение

Как и для большинства других групп беспозвоночных, единой классификации кораллов не существует. Систематическое положение группы ругоз, по различным данным, меняется.

В «Основах Палеонтологии» (Сошкина, 1962) термин ругозы не используется, однако группа представлена в ранге подкласса *Tetracoralla* (рисунок 16). Склерактинии отнесены к гексакораллам как самостоятельный отряд.

Тип <i>Cnidenterata</i>	Класс Hydrozoa	Подкласс Tabulata <i>аулопороидная стадия в онтогенезе, эктодермальное происхождение скелета</i> табуляты	
	Класс Protomedusae	Подкласс Helioleitoidea <i>промежуточный скелет (ценоксима, ретикулум), хорошее развитие ценосарка</i> гелиолитиды	Отряд Cystiphyllina (O ₂ - P)
		Подкласс Tetracoralla <i>рекапитуляция признаков в онтогенезе</i> четырёхлучевые	Отряд Streptelasmata (O ₂ - P) Отряд Evenkiellida (S ₁ - P) Отряд Columnariida (O ₂ - P) Отряд Heterocorallia (C ₁)
	Класс Diphyozoa	Подкласс Hexacoralla <i>полипы с щупальцами, число которых кратно 6</i> шестилучевые	
	Класс Scyphozoa	Подкласс Octocoralla <i>полипы с 8 щупальцами, венчиком окружающими ротовое отверстие</i> восьмилучевые	
	Класс Anthozoa		

Рисунок 16. Систематическое положение (выделено серым) подкласса *Tetracoralla* (прежнее название подкласса *Rugosa*), предложенное в труде «Основы Палеонтологии» (Сошкина, 1962)

Выделение ругоз и склерактиний как самостоятельных групп кораллов с ярко выраженным морфологическим сходством упоминалось неоднократно. В.В. Краснов (1965) рассматривал их как два самостоятельных отряда (рисунок 17).

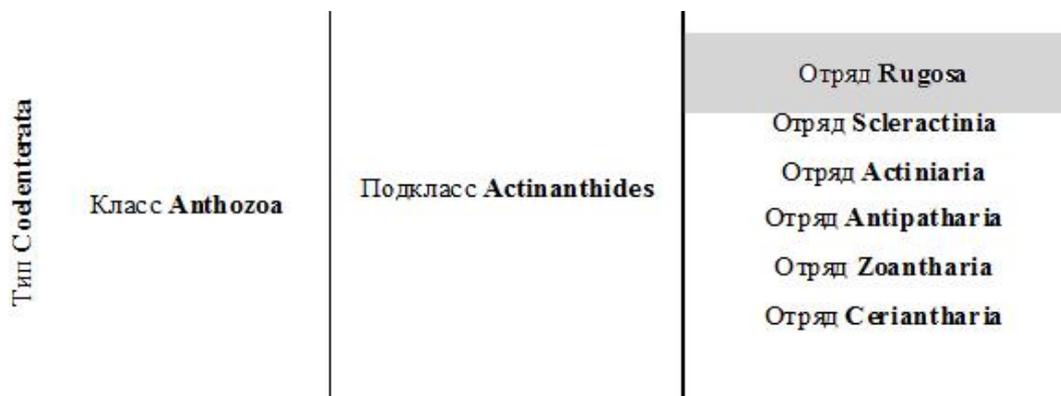


Рисунок 17. Систематическое положение (выделено серым) отряда *Rugosa* (по Краснову, 1965).

Здесь ругозы входят в состав одного подкласса *Actinanthides* Alloiteau, 1952 (рисунок 17) – поскольку в качестве отрядов рассматриваются и бесскелетные группы.

В работе К. Скраттона (Scrutton, 1997) они предстают в ранге отряда подкласса *Zoantharia* (рисунок 18), наряду с отрядом *Scleractinia*.

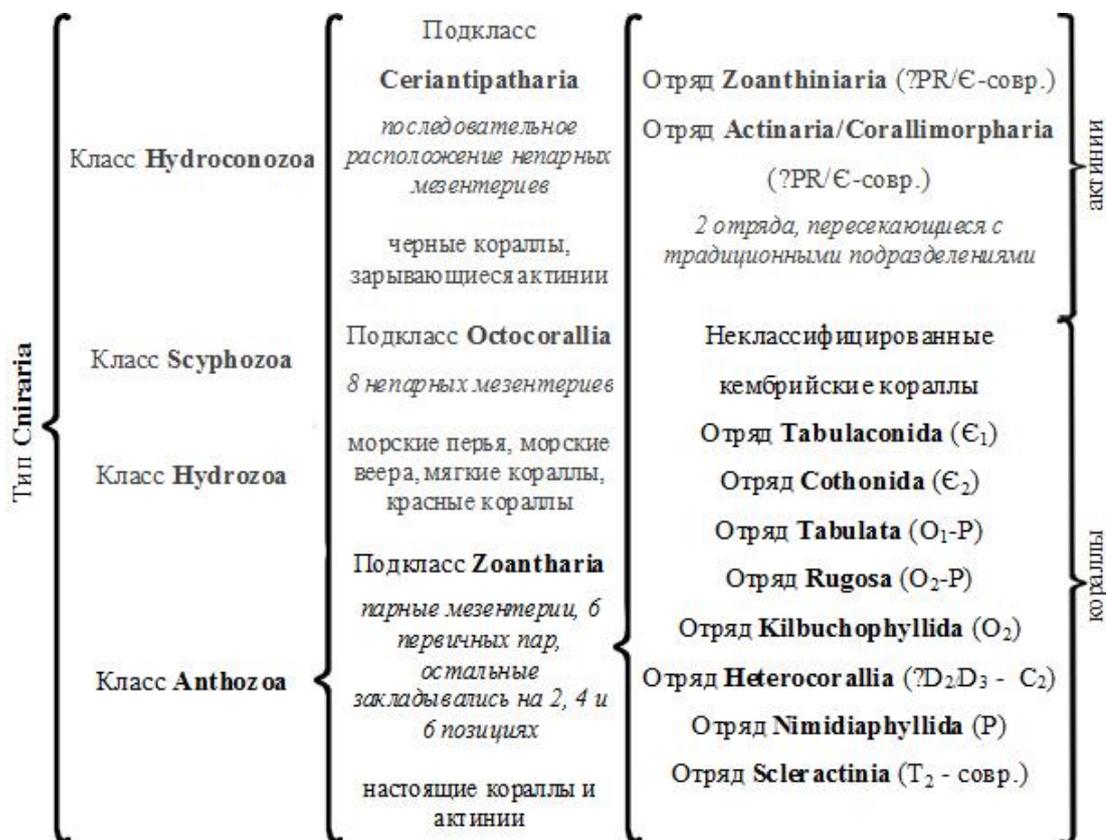


Рисунок 18. Систематическое положение отряда Rugosa (Scrutton, 1997).

В данной работе за основу взята классификация из «Treatise on Invertebrate Paleontology», Part F (Hill, 1981):

Тип Coelenterata Frey et Leuckart, 1847

Многоклеточные животные с двухлучевой и латерально-билатеральной симметрией, наружная стенка состоит из двух слоев (эндо- и эктодерма), связанных мезоглеей, содержащей элементы преимущественно эктодермального происхождения. В пределах стенки располагается единственная полость, в которой находится отверстие для приема пищи и экскреции, обычно разделенное радиальными складками и перегородками. Пищеварение частично внутриклеточное, нервная система представлена совокупностью клеток, дыхательная, выделительная и кровеносная системы отсутствуют (Hill, 1981).

Подтип Cnidaria Hatscher, 1888

В основном определяются позицией нематоцист и хорошо развитой деятельностью мускулов. Размножение половое, личинка с ресничками (планула), у основных типов полипы цилиндрические и свободные, медузы кубообразные, некоторые группы с кальцитовым, арагонитовым, роговым и хитинофосфатным эндо- и экзоскелетом (там же).

Класс Anthozoa Ehrenberg, 1834

Исключительно полипообразные организмы, одиночные и колониальные (там же).

Подкласс Rugosa Milne-Edwards et Haime, 1850

Одиночные и колониальные формы с известковым скелетом, где радиальные пластины каждого индивидуального скелета коралла в целом более выражены, чем поперечные пластины. Средний ордовик – пермь (там же).

Отряд *Cystiphyllida* Nicholson, 1889

Одиночные кораллы с (без) оперкулумом или складками эпитеки, реже сложно сложенные кораллы, растущие пучками или массивными колониями, с многочисленными, более или менее хорошо сложенными септами, реже едва заметными шипами на главной и вторичных септах. Трабекулы обычно не формируют главную септу или септальные сегменты, а формируют отдельные монаканты, реже рабдаканты. Не у всех представителей наблюдается смена длины септ, прерываемая в противоположных концах, где три длинные септы могут быть не разделены промежуточными короткими септами. Диссепиментарий и табулярий разделены условно, диссепименты и табулы вместе обычно формируют обратноконические или чашкообразные днища (там же). Средний ордовик – поздний девон.

Отряд *Stauriida* Verrill, 1865

Одиночные и колониальные, присутствует маргинариум (периферическая внутренняя часть кораллита) и стереозона, или диссептариум. Септы пластинчатые, состоят из смежных перекладин. Каждая пластина может быть продольно смежной с остальными на всем своем протяжении, или может быть амплексоидная в табулярии, либо лонсдалеоидная (когда пузыри располагаются между септами и прерывают их периферические части) (Сошкина, 1962) в диссепиментариуме. Днища горизонтальные или выгнутые вверх или прогибающиеся вниз, полные или прерывистые. Средний ордовик – поздняя пермь (там же).

Отряд *Heterocorallia* Schindewolf, 1941

Удлиненные кораллы с крайне тонкой (либо отсутствующей) эпитекой на ранних стадиях, с четырьмя септами, соединенными по оси и с малой септой, формирующейся в осевом присоединении к ним, так, что четыре первые образованные секторы остаются неразделенными. Днища (поперечные перегородки) образуют купола, падающие с крутым углом наклона к периферической зоне, формируют узкую слоистую стенку (там же). Средний девон – средний карбон.

2.4. Палеобиогеография

Ругозы не только являлись одними из ключевых обитателей рифов, но и могут быть использованы как индикаторы определенных морских условий. Большое количество находок ругоз позволяет определить примерные зоны их распространения на картах палеогеографических реконструкций, и, соответственно, обозначить неглубокие теплые моря (рисунок 20).

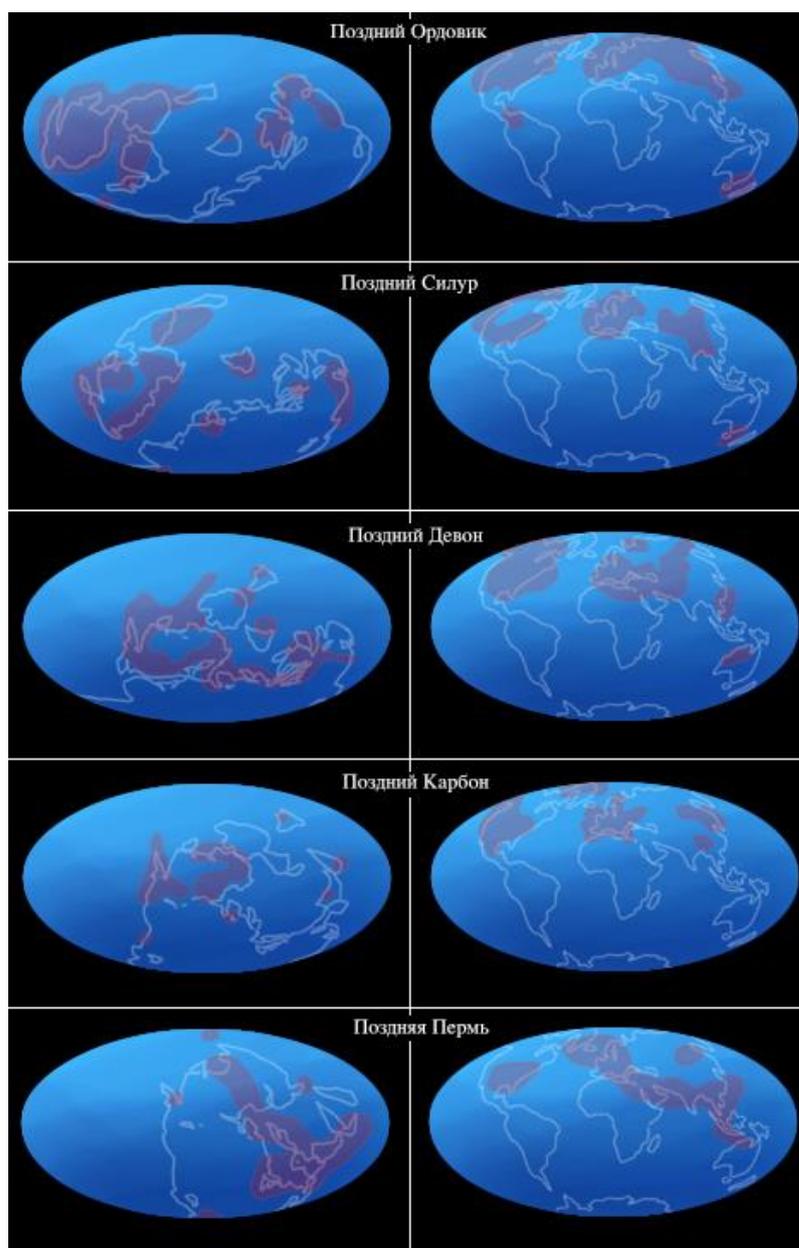


Рисунок 20. Находки ругоз (красным) на протяжении их геологической истории. Слева зоны распространения находок на картах реконструкции географического расположения материков, справа – на современных картах (по <https://paleobiodb.org/c> дополнениями)

Глава 3. Особенности терминологии вопросов регенерации и колониальности

Большую трудность в изучении любых групп ископаемых кораллов представляет проблема терминологии, заключающаяся в отсутствии единого терминологического источника. Для описания следов протекания биологических процессов на ископаемом материале палеонтологи зачастую используют терминологию биологическую без дополнительных уточнений, что в дальнейшем затрудняет корреляцию этих процессов.

В целях удобства оперирования терминами и для упрощения работы ученых в дальнейшем, автором была проработана проблема терминологии для регенеративных и астогенетических аспектов изучения группы.

Регенерация ругоз

Можно отметить существование трех способов регенерации у ругоз: эпиморфоз, морфаллаксис и компенсаторную регенерацию. В регенеративной биологии для определения того или иного способа регенерации требуется изучить клеточную перестройку дифференцируемых тканей и накопление бласты или скопления клеток, из которого образуются последующие ткани (Gilbert, 2010). Палеонтологический материал не позволяет судить о регенерации на клеточном уровне. Однако три этих типа регенерации можно выявить и на скелете ископаемых ругоз, поскольку их признаки отражены в особенностях перестройки скелета и восстановлении внешней стенки и отдельных скелетных элементов.

Эпиморфоз – последовательная дифференцировка скелетных элементов взрослого организма, создание массы недифференцированных скелетных образований и их дальнейшая респецификация. Новые скелетные элементы не формируют новообразований, а лишь достраивают утраченное. По типу эпиморфоза у ругоз происходило восстановление поврежденной части скелета, например следов укуса (Рожнов, 2013; Rozhnov, 2014).

Компенсаторная регенерация – увеличение числа скелетных элементов, при котором не происходит их дифференциация. Примером такого типа регенерации может служить омоложение у ругоз – уменьшение диаметра кораллита, при котором рост продолжался, как бы начиная с более юной стадии. В таком случае происходило деление скелетных элементов и рост кораллита без их дифференцировки (Rozhnov, 2014).

Морфаллаксис – перестройка скелета при незначительном росте кораллитов. Скелетные элементы увеличиваются в количестве и дифференцируются, и каждый отдельный фрагмент новообразованных элементов может служить основой для строительства скелета организма меньшего размера. Такой тип наблюдался у одиночных ругоз при регенеративном почковании (Рожнов, 2013). При этом фундаментальной основой морфаллаксиса могут служить частные случаи омоложения и последствия отрицательного влияния факторов внешней среды. Из-за неблагоприятных факторов среды материнский организм не был способен к сохранению своей целостности, но поддерживал ее в отдельных сегментах своего скелета, образуя несколько почек. Развитие некоторых почек останавливалось довольно быстро, и они не достигали больших размеров, в то время как другие продолжали развиваться, а иногда, при недостатке пространства или плохих условиях для роста, в чашках первичных почек (образованных вследствие регенерации материнского кораллита), возникали вторичные почки (результат регенерации первичной почки) (Казанцева, 2019).

С регенеративными процессами связано большое количество терминов, требующих уточнения.

Кораллит – скелет одного полипа, в том числе в колонии или сростке ругоз (Палеонтологический словарь, 1965, с. 156–157). Используется в значении одного индивида при описании биологических процессов на основе изучения перестройки скелета (Fedorowski, 1978; Rozhnov, 2014).

Почка – дочерний кораллит, образованный от материнского. Может быть образована от одного из кораллитов в колонии, а также при регенерации одиночного материнского кораллита.

Регенеративная почка – почка, образованная в результате морфаллаксиса одиночного кораллита. Является уменьшенной копией материнского кораллита или сегмента, на котором она образована (Казанцева, 2019).

Регенеративные почки могут быть разделены на несколько основных видов (рисунок 21) в соответствии с положением плоскостей их симметрии (проходящих через главную и противоположную септы) относительно таковой у материнского кораллита. Отличается от вегетативной почки, характерной для колониальных ругоз, способом возникновения и дальнейшим развитием: *дубликатная* (рисунок 21, а) – почка, плоскость симметрии которой параллельна плоскости материнского кораллита; *реверсивная* (рисунок 21, б) – почка, плоскость симметрии которой перпендикулярна таковой у материнского кораллита;

сегментная (рисунок 21, в) – почка, плоскость симметрии которой параллельна наиболее выраженным септам материнского кораллита в сегменте, где она была сформирована. В некоторых случаях встречаются реверсивные сегментные почки, у которых плоскость симметрии перпендикулярна септам, на которых они образованы (там же).

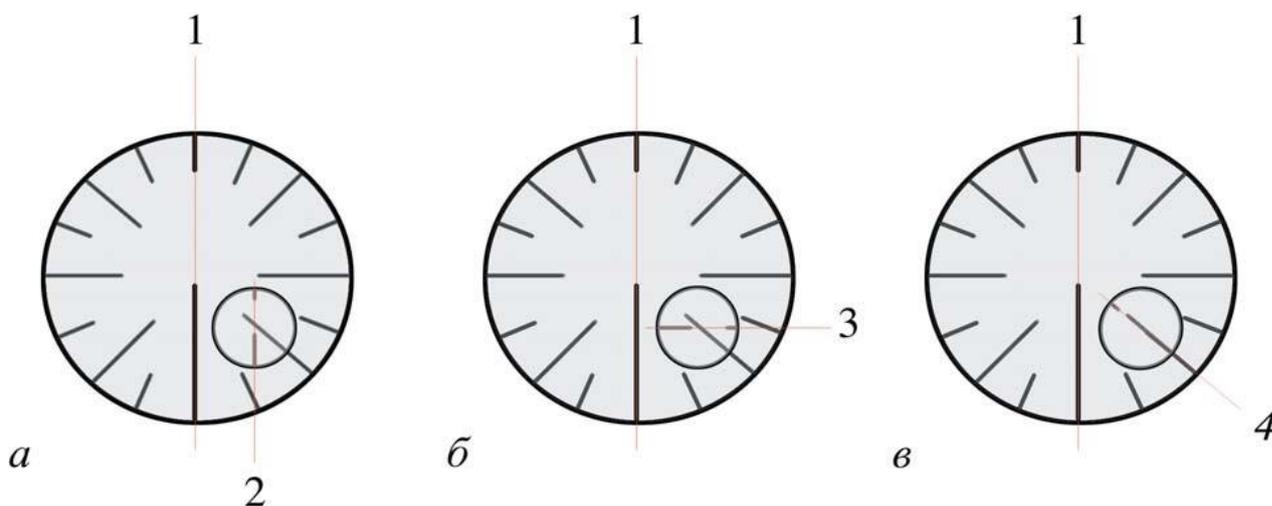


Рисунок 21. Поперечные срезы разных типов регенеративных почек: а – дубликатная; б – реверсивная; в – сегментная. Цифрами обозначены плоскости симметрии: 1 – материнского кораллита; 2 – дубликатной регенеративной почки; 3 – реверсивной регенеративной почки; 4 – сегментной регенеративной почки (Казанцева, 2019)

Дополнительно стоит упомянуть часто встречающиеся личинки, прикрепившиеся к кораллиту как к субстрату. Зачастую небольшие кораллиты, растущие на более крупных представителях того же вида, ошибочно принимаются за почки. Прикрепление личинки может быть боковым (к боковой стенке крупного кораллита) или внутриващечным, например это описанная Е. Федоровски (Fedorowski, 1978) «псевдопочка», которая кажется из-за своего положения возникшей в результате внутриващечного почкования, но она несет прикрепительное образование, следовательно, не образована от кораллита, к которому прикреплена, и не является почкой.

При тесном контакте двух особей ругоз одного вида, растущих рядом, возникает сложный агрегат, который зачастую ошибочно интерпретируется как колония. Такие сростки из двух и более особей можно разделить на два типа (рисунок 22).

Сростки конкурирующие (рисунок 22, а) – сростки, у которых кораллиты имеют расширенную эпитеку в месте соединения, и доминирующий в сростке кораллит содержит правильно развивающийся скелетный аппарат, в то время как у менее развитого кораллита

происходит деформация скелетных элементов у зоны разрастания эпитеки. Такие сростки часто возникают в условиях мягкого грунта, где кораллы поселялись на небольших более прочных зернах и вследствие недостатка пространства для расселения конкурировали между собой (Казанцева, 2019).

Сростки взаимовыгодные, зачастую рассматриваемые как колониальные и псевдоколониальные ругозы (рисунок 22, б), – намеренное разрастание эпитеки нескольких кораллитов с целью прикрепления друг к другу и, следовательно, к увеличению объема агрегата. Такие сростки, возможно, возникали в результате конкуренции с другими группами или для повышения устойчивости нескольких растущих вместе индивидов. Несколько одиночных кораллитов, объединяясь в один агрегат, могли формировать крупные скопления, заполняя пространство между индивидами отростками эпитеки, что внешне напоминает строение истинной колонии. Однако отсутствие соединительной ткани и общей системы обмена между кораллитами в сростке не позволяет считать их колониальными представителями группы (там же).

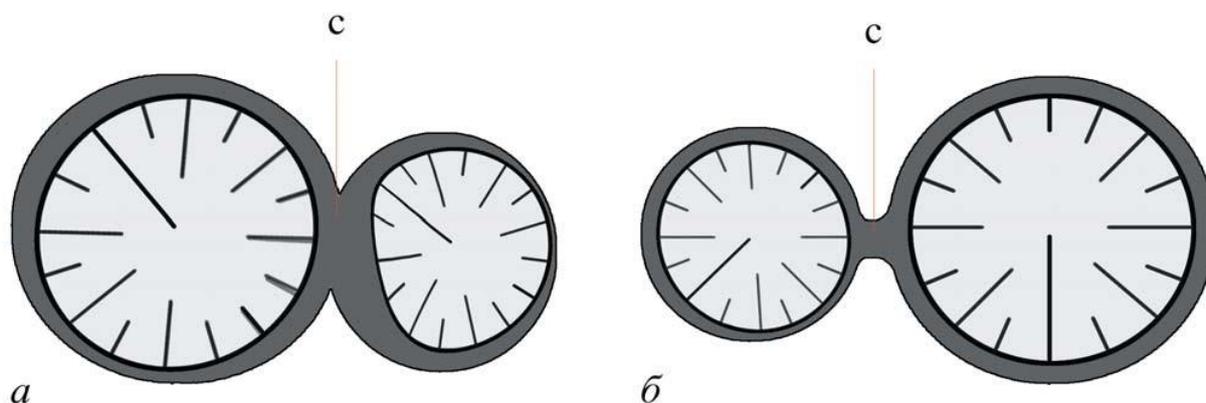


Рисунок 22. Поперечные срезы разных типов сростков ругоз: а – конкурирующие; б – взаимовыгодные; с – место срастания эпитеки обоих кораллитов (Казанцева, 2019)

Колониальность у ругоз

Одиночные кораллы могут быть отнесены к унитарным организмам, в то время как их колониальность зачастую рассматривается как модульность (Марфенин, 1999, 2008, 2016; Нотов, 1999). Настоящая колония, которую порой довольно сложно отличить на ископаемом материале от сростка и множественно-почкующегося индивида, должна рассматриваться как результат генетически запрограммированного процесса бесполого

размножения, идущего по определенной схеме (истинная колония). Ложные колонии, в свою очередь, развиваются неупорядоченно, их образование чаще происходило в результате повреждений и последующей регенерации скелета (Кузьмичева, 1988). Для выделения основных различий истинных и ложных колоний различных типов необходимо проводить сравнение форм полипняка или скелета колонии (Палеонтологический словарь, 1965) и скелетов одиночных ругоз и их почек. Поскольку речь идет об отражении на скелетах биологических процессов, здесь и далее будет использована и уточнена биологическая в своей основе терминология.

Колониальная почка – кораллит, образованный в результате почкования кораллитов в колонии. Отличается от регенеративной почки базисом происхождения и ранними стадиями формирования (Казанцева, 2019).

Псевдоколониальный коралл – кластер индивидуальных кораллитов одного вида, растущих рядом, что создает видимость возникновения колониальности в результате вегетативного почкования, но на самом деле они растут автономно (Fedorowski, 1971, 1978). Термин предлагается использовать для описания одиночных кораллов, формирующих видимость колониальности путем образования множественных почек при регенерации по типу морфаллаксиса.

Протоколониальный коралл – промежуточная форма роста между одиночным существованием и колониальным. Состоит из протокораллитов и простых кораллитов, неспособных к половому размножению (Fedorowski, Ogar, 2013). Такой организм ближе к колонии, поскольку имеет несколько протокораллитов, тогда как у псевдоколониальных представителей с массовым почкованием протокораллит всего один, а у сростков – каждый кораллит является автономным.

Колониальные формы представлены ранее упомянутыми типами (Scrutton, 1998): *колонии с периферическим нарастанием* (рисунок 23, а), где новые кораллиты образуются по периферии в организованном порядке (либо при росте вместе с ранее образованными кораллитами, либо непосредственно на погибших). При этом форма такой колонии может быть различной: как в виде последовательно организованных рядов, так и концентрическая, ветвящаяся и т.д. В основном встречаются два типа: стелящиеся по субстрату и растущие в придонном слое воды с опорой на грунт; *колонии с медиальным разрастанием* (рисунок 23, б), где формирование новых кораллитов возможно от одной общей оси или даже точки, а может происходить нарастание одних

на других, с последующими разветвлениями. Такие колонии могут быть цепочечными или массивными.



Рисунок 23. Типы колоний: а – с периферическим нарастанием; б – с медиальным нарастанием; по (Scrutton, 1998)

Помимо этого, колонии также могут быть разделены на типы в зависимости от уровня взаимосвязи соседних кораллитов. *Фацелоидные* колонии представлены удаленными и изолированными друг от друга кораллитами, *плокоидные* обладают перитекой (соединительной тканью между кораллитами), а *цериоидные* состоят из кораллитов, сближенных до касания друг с другом непосредственно стенками (Кузьмичева, 1988). Наличие единой системы септ у соседних кораллитов – признак *тамнастероидной* колонии, ее отсутствие – *астероидной*. Связь диссепиментариумов соседних кораллитов характерна для *афроидных* колоний (Ивановский, 1971; Oliver, 1973; Nudds, 1976; Fedorowski, 1978).

Для колониальных ругоз характерен диморфизм и полиморфизм (Minato, Rowett, 1967; Fedorowski, 1978; Улитина, 1980; Кузьмичева, 1988), что выражается в различии некоторых кораллитов по форме и функциям (Палеонтологический словарь, 1965). В любой колонии имеется один или несколько материнских кораллитов, способных к почкованию и половому размножению – протокораллитов. На ископаемом материале протокораллиты далеко не всегда легко различимы, но чаще всего имеют отличную от остальных кораллитов в колонии ориентацию, достигают взрослых стадий с появлением большого количества скелетных элементов. Наряду с ними при почковании материнского кораллита образуются небольшие кораллиты, не достигающие зрелости, или «утерянные структуры» (Fedorowski, 1978), которые формируются на различных стадиях роста колонии (Улитина, 1980; Кузьмичева, 1988). Почкование различают по отношению почки к оси материнского кораллита на *чашечное осевое* и *боковое*, *межстенное*, *базальное* и *цененхимальное* (Палеонтологический словарь, 1965). По

взаимоотношениям протокораллитов и других кораллитов, продуцированных в ходе бесполого размножения, может быть выделено несколько типов колоний (Казанцева, 2019).

Зарождающаяся колония – протокораллит единственный достиг половозрелой стадии из-за ранней гибели колонии (Fedorowski, 1970, 1978).

Квази-колония – колония без соединений между отдельными кораллитами, у которых только протокораллиты были прикреплены к субстрату. Только один протокораллит достигает половозрелой стадии (Fagerstrom, Eisele, 1966; Fedorowski, 1978).

Составная колония – колония с несколькими протокораллитами. Мягкая ткань кораллитов не была объединена (Oliver, 1968; Fedorowski, 1978).

В качестве вывода о рассмотрении процессов регенерации, сходной с колониальностью, у ругоз, стоит отметить, что у колониальных ругоз почкование являлось результатом вегетативного размножения путем образования почек или делением. Почки возникали в осевой или периферической частях полипа. Иногда несколько почек возникали одновременно, становясь причиной гибели материнского организма (*парасидальное* почкование). В этом случае новые кораллиты не использовали скелетную ткань материнского. В ином случае почки продолжали развитие вместо материнского кораллита (*непарасидальное* почкование), обуславливая его отклонение в сторону. При этом почкование могло быть *межстенным* (боковое на массивных колониях) или *внутричашечным* (на чашке отдельных кораллитов). Сравнительно редко у ругоз наблюдалось деление материнского организма на две или более части (Сошкина, 1962).

У подавляющего большинства одиночных палеозойских ругоз было возможно формирование так называемых псевдоколоний, выраженное в последовательном многократном почковании одиночного организма, которое приводило к образованию сложных агрегатов, состоящих из плотно или неплотно соприкасающихся кораллитов совершенно аналогичного строения, при этом все особи примерно одинаковы и морфологически, и функционально. Таким образом, псевдоколония – это кластер индивидуальных кораллитов одного вида, растущих рядом, создающих видимость возникновения через вегетативное почкование (Fedorowski, 1971, 1978), однако возникающих вследствие регенерации материнского кораллита. Новообразованные почки были связаны на ранних стадиях с материнским организмом, но росли автономно

после его гибели. Такой тип почкования связан с регенерацией материнского кораллита по типу морфаллаксиса, при котором происходит перестройка скелета при незначительном росте. Скелетные элементы увеличиваются в количестве и дифференцируются, и каждый отдельный фрагмент новообразованных элементов может служить базой для строительства организма меньшего размера (Рожнов, 2013). Ключевым отличием от колонии является взаимосвязь почки и материнского кораллита на ранних стадиях: плоскость симметрии почки параллельна (перпендикулярна в редких случаях) септам материнского кораллита, на которых она была образована. Также на ранних стадиях отсутствует прикрепительное образование, которое характерно для личинки, использующей взрослый кораллит как субстрат.

Для регенеративного почкования характерно появление нескольких почек в чашке материнского кораллита. Каждая почка возникала на наиболее выраженных септах материнского кораллита в зоне ее формирования. Это в дальнейшем приводит к тому, что плоскости симметрии почек не параллельны между собой, но соответствуют положению этих септ. Материнский кораллит некоторое время продолжает существование, являясь «кормовой базой» для почек.

По сути, это явление также сходно с эпиморфозом и компенсаторной регенерацией (залечиванием и омоложением у ругоз), то есть с продолжением роста материнского кораллита в виде его уменьшенных в диаметре копий. Постепенно каждая почка обрастает своей внешней стенкой и обособляется, материнский кораллит погибает, и дальнейшее существование агрегата более сходно с колонией ругоз, растущих на общем субстрате. Некоторые почки, достигая больших размеров, способны давать вторичные почки по тому же принципу (Казанцева, 2019).

Статистически почкование у одиночных ругоз является редкостью, а частая встречаемость кораллов с почками в выборке – прямое свидетельство нехарактерных условий обитания (Rozhnov, 2014). Нередко массовое появление псевдоколониальных ругоз в разрезе свидетельствует о грядущей смене таксономического состава этой группы в бассейне, практически всегда сопровождающейся переходом к колониальной форме жизни (Казанцева, 2019).

Наиболее распространенное взаимодействие между различными кораллитами и соответствующая этому терминология суммированы в таблице (табл. 2). Таким образом, именно характер взаимоотношений материнского и новообразованного кораллитов позволяет классифицировать процессы, приводящие к данному взаимоотношению.

Эти процессы неоднократно описывались в биологии и частично изучены на палеонтологическом материале. Ключевой проблемой таких работ является использование существенно разной терминологии для одних и тех же процессов и отсутствие спецификации биологических терминов для проявления этих явлений, наблюдаемых в палеонтологии. Основной проблемой для корреляции биологических и палеонтологических терминов является разный уровень проявления и изученности процессов: от меж- и внутриклеточного, применяемого в молекулярной биологии, до скелетного, используемого в палеонтологии. Выявленная связь имеющейся терминологии, используемой для изучения современных животных, с наблюдаемыми процессами у ископаемых кораллов, позволяет внести существенный вклад в эволюционную биологию развития.

2. 1.98 Основная терминология, характеризующая взаимодействие двух и более кораллитов

Материнский полип				
Продолжает развитие			Погибает	
Является субстратом	Регенерирует	Размножается вегетативно	Регенерирует	Является субстратом
Почка находится сбоку и имеет прикрепительное образование, так как наличие мягкого тела материнского кораллита не позволяет развиваться в чашечке. Имеется утолщение эпитеки материнского кораллита в месте соединения с рубцом прикрепления почки	Материнский кораллит продолжает развитие некоторое время, становясь «кормовой базой» для новообразованных почек. Плоскости симметрии почек соответствуют выраженным септам материнского кораллита. Почки находятся в чашечке материнского кораллита	Материнский кораллит продолжает развитие без деформации своего скелета. Почки развиваются одинаково, «кормовой базой» служит ценосарк и/или протокораллит	Положение плоскости симметрии почки и материнского кораллита, проходящие через главную и противоположную септы, параллельны. Новообразованная почка дублирует скелет материнского кораллита, у почки отсутствуют ранние стадии формирования септ	Почка может быть боковой или внутричашечной. Эпитека и скелетные элементы материнского кораллита не меняются в месте прикрепления почки
Прижизненный субстрат	Псевдоколониальный коралл	Колониальный коралл	Омоложение коралла	Постмортальный субстрат

Глава 4. Материал и местонахождения

Материал, используемый в работе, представлен двумя обширными коллекциями: часть коллекции ругоз ордовика и силура Эстонии, предоставленная Таллинским политехническим институтом для изучения и включающая одиночные и колониальные ругозы наряду с псевдоколониальными представителями, и коллекция одиночных ругоз среднего и верхнего карбона ПИН РАН №5598.

4.1. Коллекции из ордовикских отложений

Ордовик – одна из трех палеозойских систем, для которых характерно наличие стратотипов границ для каждого яруса (наряду с силуром и девоном). Согласно рисунку 24, в настоящее время разногласия между общей и международной ордовикскими шкалами отсутствуют.

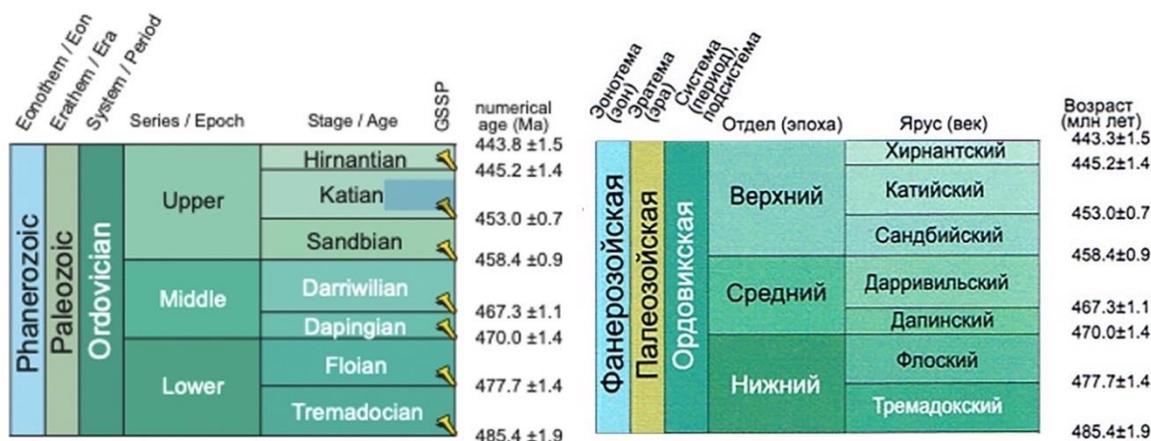


Рисунок 24. Актуализированная схема корреляции Общей и Международной стратиграфических шкал ордовикской системы по данным 2019–2020 гг. (Стратиграфический кодекс, 2019; <https://stratigraphy.org/>)

Несмотря на то, что граптолитовые зоны чаще всего являются дробными подразделениями для расчленения и корреляции ордовикских отложений, в Эстонии широкое распространение имеют также зоны, выделяемые по конодонтам (рисунок 25). Согласно литературным данным, выделяется восемь (в некоторых случаях девять) конодонтовых (Männik, 2007, 2012) и девять граптолитовых зон (Nolvak, 2006) в верхнем ордовике.

SERIES	STAGE	REGIONAL STAGE	CONODONT ZONE	GRAPTOLITES ZONE	
UPPER ORDOVICIAN	Hirnantian	Porkuni	Noixodontus fauna	Normalograptus persculptus N. extraordinarius	
		Katian	Pirgu	Amorphognathus ordovicicus	Dicellograptus anceps D. complanatus
	Vormsi		Pleurograptus linearis		
	Nabala			A. superbus	Dicranograptus clingani
	Rakvere				
	Oandu		A. ventilatus		
	Sandbian		Keila	Uppermost Baltoniodus range	Diplograptus foliaceus
			Haljala	Upperm. B. alobatus range B. alobatus	
		Kukruse	A. tvaerensis	Nemagraptus gracilis	
	MO	Darr	Uhaku	Pygodus anserinus	Gymnograptus linnarssoni (Hustedograptus teretiusculus)

Рисунок 25. Зональное расчленение региональных подразделений ордовика Эстонии и Балтики (по Nolvak, 2006; Männik, 2007, 2012; Vinn, 2014)

Сандбийский ярус включает целиком региоярусы Кукрузе и Хальяла, а также нижнюю часть региояруса Кейла. В Кукрузе проходит граница двух конодонтовых зон: *Pygonus anserinus* и *Amorphognathus tvaerensis*, региоярус целиком соответствует граптолитовой зоне *Nemagraptus gracilis*. Хальяла захватывает оставшуюся часть конодонтовой зоны *A. tvaerensis* и включает в себя зону наибольшего распространения *A. alobatus* и нижнюю часть зоны распространения рода *Baltoniodus* и часть граптолитовой зоны *Diplograptus foliaceus*. Кейла характерен широким распространением *Baltoniodus*, выходящим за пределы региояруса и границей двух граптолитовых зон: *D. foliaceus* и *Dicranograptus clingani*.

Катийский ярус представлен продолжением региояруса Кейла и пятью другими: Оанду, Раквере, Набала, Vormси, Пиргу. Оанду включает в себя две зональные границы по конодонтам: границу зоны широкого распространения *Baltoniodus* и зоны *A. ventilates* и последней с зоной *A. superbus*. Совместное существование конодонтов *A. superbus* и граптолитов *D. clingani* примерно обозначает региоярус Раквере. Граптолитовая зона *D. clingani* распространена до нижней границы региояруса Набала и сменяется зоной *Pleurograptus linearis*, продолжающейся уже в Vormси, нижнюю границу которого

определяет появление конодонтов *A. ordovicicus*, распространение которых выходит за пределы катийского яруса. Последний региоярус катийского яруса Пиргу соответствует двум граптолитовым зонам: *Dicellograptus complanatus* и *D. anceps*.

Хирнантский ярус представлен единственным региоярусом Поркуни, включающим в себя две граптолитовые зоны *Normalograptus extraordinaris* и *N. persculptus*, продолжением конодонтовой зоны *A. ordovicicus* и зоны *Noixodontus*.

Ввиду редкой встречаемости ордовикская часть является самой скудной частью имеющегося материала. Материал представлен 9 экземплярами из верхнего ордовика (катийский, хирнантский яруса).

Местонахождения ордовикского материала

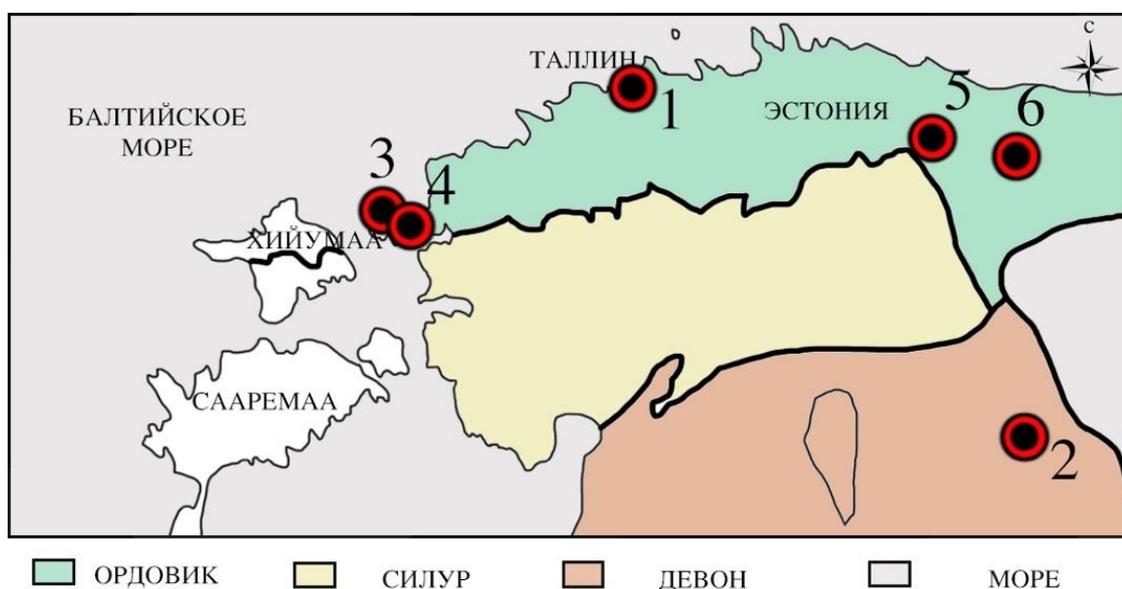


Рисунок 26. Карта расположения ордовикских местонахождений, где: 1 – местонахождение Харьюмаа, 2 – Лехтметсасепа, 3 – местонахождение Саксби, 4 – Паопе, 5 – местонахождение Поркуни, 6 – местонахождение Келласааре

Региоярус Оанду

Представлен двумя местонахождениями: Харьюмаа (рисунок 26, 1): деревня Коппельмаа (59.266564 / 24.542519); Лехтметсасепа (рисунок 26, 2): ныне заброшенный карьер в районе Сепа Талу (58.064182 / 26.551886).

На севере Эстонии региоярус Оанду включает породы двух различных литофаций, образующих формации Вазалемма и Хирмузе. Вазалемминская свита, распространенная на северо-западе Эстонии, состоит из слоистых мелко- и крупнозернистых биокластических известняков с фрагментами карбонатных построек. Вазалемма, как название

хроностратиграфического подразделения, было применено также к породам других литофаций – глинистым известнякам и мергелям, которые обнажены на берегу реки Оанду на северо-востоке Эстонии (Rõõmusoks, 1953, Aaloe et al., 1958). Хирмузская свита во многих местах центральной Эстонии представлена маломощной (менее одного метра) пачкой формации Рагавере, представленной скудными по количеству фауны известняками (Geology and Mineral Resources of Estonia, 1997).

Материал в коллекции представлен четырьмя экземплярами из этой свиты.

Региоярус Вормси

Представлен двумя местонахождениями: Саксби (рисунок 26, 3): западное побережье Вормси (59.027778 / 23.117222); Паопе (рисунок 26, 4): в 100 м от моря возле указателя на деревню Паопе (58.953889 / 22.436111).

Региоярус Вормси состоит из фациальной последовательности биокластических известняков (мощностью до 21 м) на севере Эстонии, глинистых известняков с глауконитом (до 17,1 м) в центральной Эстонии и черных сланцев (до 4,5 м) в южной Эстонии. Мощность региояруса уменьшается с 10–20 м на севере Эстонии до 0,3 м на юге Эстонии. Формация богата находками кораллов, мшанок, брахиопод, моллюсков и трилобитов (около 200 видов) (Rõõmusoks, 1967) в северной Эстонии. К югу эта фауна сменяется специфической и менее разнообразной ассоциацией (Geology and Mineral Resources of Estonia, 1997).

Материал в коллекции представлен двумя экземплярами из этой свиты.

Региоярус Пиргу

Представлен местонахождением Келласааре (рисунок 6, 6): деревня Келласааре (59.065681 / 27.037336).

Региоярус Пиргу представляет собой литологически изменчивую и мощную (до 66 м) стратиграфическую толщу. В северной Эстонии в пределах Пиргу выделяются две последовательные толщи известняков серого цвета - нижняя, Моэ и верхняя, свита Адила (Rõõmusoks, 1960). Свита Моэ мощностью до 40 м состоит из микритовых, биокластических и слоистых известняков с прослоями глинистых пород. В нижней части свиты много известковых водорослей. Адилаская свита представлена преимущественно биокластическими известняками мощностью 10–15 м. Для верхней части формации

характерны многочисленные поверхности разрывов и циклическое чередование чистых и глинистых известняков (Geology and Mineral Resources of Estonia, 1997).

Материал в коллекции представлен одним экземпляром из этой свиты.

Региоярус Поркуни

Представлен одноименным местонахождением Поркуни (рисунок 26, 5): «Музей известняка Поркуни», (59.18752 / 26.195857).

Региоярус Поркуни представляет верхнюю часть ордовика (Raymond, 1916, Bekker, 1922) в Эстонии. Он представлен переменными отложениями мелководных фаций (Männil, 1966; Oraspõld, 1975, 1982; Rõõmusoks, 1983) с мощностью около 10 м на севере и до 18 м на юге Эстонии. В северной Эстонии ярус предположительно представлен только своей более старой частью, потому что впоследствии территория превратилась в сушу в результате гляциоэвстатического понижения уровня моря (Oraspõld, 1975).

На севере Эстонии региоярус Поркуни представлен формацией Ярина, состоящей из ряда доломитов, строматопороидно-таблитчатых рифов и оолитовых или песчаных известняков в кровле. Во многих разрезах нижняя граница пачки литологически резкая, за исключением участков, где самая верхняя часть свиты доломитизирована (Geology and Mineral Resources of Estonia, 1997).

Материал в коллекции представлен двумя экземплярами из этой свиты.

4.2. Коллекции из силурийских отложений

Для силура характерно наличие стратотипов для границ каждого яруса в международной стратиграфической шкале. Как показано на рисунке 27, в настоящее время общая и международная стратиграфические шкалы полностью соответствуют друг другу.

Eonothem / Eon Erathem / Era System / Period		Series / Epoch	Stage / Age	GSSP	numerical age (Ma)	Эронотема (эон) Эратема (эра) Система (период) Подсистема	Отдел (эпоха)	Ярус (век)	Возраст (млн лет)											
Phanerozoic	Paleozoic	Silurian	Pridoli		419.2 ± 3.2	Фанерозойская	Палеозойская	Силурийская	Верхняя	Пржидольский	Ярус (век)	419.2 ± 3.2								
			Ludlow	Ludfordian	423.0 ± 2.3								Лудловский	Лудфордский	423.0 ± 2.3					
				Gorstian	425.6 ± 0.9								Лудловский	Горстийский	425.6 ± 0.9					
				Homerian	427.4 ± 0.5								Лудловский	Горстийский	427.4 ± 0.5					
				Sheinwoodian	430.5 ± 0.7								Лудловский	Горстийский	430.5 ± 0.7					
				Sheinwoodian	433.4 ± 0.8								Лудловский	Шейнвудский	433.4 ± 0.8					
			Llandovery	Telychian	438.5 ± 1.1								Лландовер- рийский	Нижняя	Теличский	Теличский	438.5 ± 1.1			
				Aeronian	440.8 ± 1.2													Аэронский	Аэронский	440.8 ± 1.2
				Rhuddanian	443.8 ± 1.5													Рудданский	Рудданский	443.8 ± 1.5
				Rhuddanian	443.8 ± 1.5													Рудданский	Рудданский	443.8 ± 1.5

Рисунок 27. Актуализированная схема корреляции Общей и Международной стратиграфических шкал силурийской системы по данным 2019–2020 гг. (Стратиграфический кодекс, 2019; <https://stratigraphy.org/>)

Лландовери силура Эстонии (рисунок 28) подразделен на 18 граптолитовых зон и 12 конодонтовых (по Luksevics et al., 2012; Männik, 2014.)

Рудданский ярус включает в себя региоярус Юуру и часть региояруса Райккула. Юуру представлен тремя граптолитовыми зонами: зоной *Akidograptus ascensus*, *Parakidograptus acuminatus* и *Cystograptus vesiculosus*. По конодонтам региоярус соответствует части зоны *Distomodus kentuckyensis*. Нижняя часть региояруса Райккула представлена граптолитовой зоной *Coronograptus cyphus* и переходом между конодонтовой зоной *Distomodus kentuckyensis* и *Aspelundia expansa*.

Аэронский ярус включает в себя оставшуюся часть региояруса Райккула и представлен четырьмя граптолитовыми зонами: зоной совместного распространения *Demirastrites pectinatus* и *D. triangulates*, зоной совместного распространения *Pribylograptus leptoteca* и *Monograptus argenteous* и зонами *Lituigraptus convolutus* и *Stimulograptus sedgwickii*. По конодонтам региоярус включает в себя оставшуюся часть зоны *Aspelundia expansa*, зону *Pranognathus tenuis* и нижнюю часть зоны *Distomodus staurognathoides*.

Теличский ярус представлен региоярусом адавере и частью региояруса Джаани, переходящего в венлок. Адавере характеризуется восемью граптолитовыми зонами: *Spirograptus guerichi*, *Spir. turriculatus*, *Streptograptus crispus*, *Monoclimacis gnestoniensis*, *Monocl. crenulate*, *Oktavites spiralis*, *Cyrtograptus lapworthi* и *Cyrt. insectus*. По конодонтам региоярус включает семь неполных зон: часть зоны *D. staurognathoides*, зону *Pterospathodus eopennatus 1*, *Pt. eopennatus 2*, *Pt. a. angulatus*, *Pt. a. lennarti*, *Pt. a. lithuanicus* и часть зоны *Pt. amorphognathoides amorphognathoides*. Часть региояруса Джаани по граптолитам представлена зоной *Cyrtograptus centn.* и частью зоны *Cyrt. murchisoni*, по конодонтам –

оставшейся частью зоны *Pt. amorphognathoides amorphognathoides* и зонами по распространению *Ps. Bicornis*.

В венлоке Эстонии по конодонтам выделяется тринадцать зон, по граптолитам - восемь.

Шейнвудский ярус представлен региоярусом Джаани и частью региояруса Джаагараху. Джоани включает две конодонтовые зоны и часть зоны подвида *Ozarkodina sagitta rhenana*. Граптолитовые зоны следующие: *Cyrtograptus murchisoni*, *Monograptus riccartonensis* и часть зоны совместного распространения таксонов: *C. rigidus* – *M. belophorus* – *M. antennularis*.

SYST.	SER.	STAGE	Grapt. zone	Con. zone	REGIONAL STAGE		
D	D ₁				Tilze		
SILURIAN	PRIDOLI		<i>Mon. transgrediens-Mon. pemei</i>	<i>Oulodus elegans detortus</i>	Ohesaare		
			<i>Mon. bouceki</i>	<i>Oz. r. remscheidensis</i>			
			<i>Neoc. lochkovens-Neoc. l. branikensis</i>	<i>Oz. r. canadensis</i>	Kaugatuma		
			<i>Neoc. parulimus-Neoc. ullimus</i>	<i>Oz. r. eosteinhornensis</i>	Kuressaare		
			<i>Mon. formosus</i>	<i>Oz. r. baccata/Oz. sn. parasnajttri</i>			
			LUDLOW	Ludfordian	<i>Mon. formosus</i>	<i>Ozarkodina crispera</i>	Paadla
					<i>Neoc. kozlowskii-P. podoliensis</i>	<i>Ozarkodina snajttri</i>	
					<i>Bohemograptus</i>	<i>Polygnathoides siluricus</i>	
					<i>Saet. leintwardinensis-Saet. linearis</i>	<i>Anc. ploeckensis</i>	
					<i>Lobograptus scanicus</i>	<i>Kockelella variabilis variabilis</i>	
	Gorstian	<i>Neodiv. nilssoni</i>		<i>Kockelella crassa</i>	Rootsiküla		
		<i>Col. ludensis</i>		<i>Ctenogn. murchisoni</i>			
		<i>Col? praedeubeli-Col? deubeli</i>		<i>K. ortus absidata</i>			
		<i>Pristiogr. parvus-Gothog. nassa</i>		<i>Ozarkodina bohemica longa</i>			
		<i>Cyrtograptus lundgreni</i>		<i>Oz. sagitta sagitta</i>			
	WENLOCK	Homerian	<i>Cyrt. rigidus-Mon. belophorus-Mon. antennularis</i>	<i>Kockelella ortus ortus</i>	Jaagarahu		
			<i>Mon. riccartonensis-Mon. firmus</i>	post-K. wall. interreg.			
			<i>Cyrt. murchisoni</i>	upperm.-K. wall. range			
			<i>Cyrt. penninugus</i>	<i>Kockelella patula</i>			
			<i>Cyrt. insectus</i>	Middle <i>Kockelella walliseri</i>			
		Sheinwoodian	<i>Cyrtograptus lapworthi</i>	Lower <i>Kockelella walliseri</i>	Jaani		
			<i>Oktavites spiralis</i>	<i>Oz. sagitta rhenana</i>			
			<i>Monocl. crenulata</i>	L-U <i>K. ranuliformis</i>			
			<i>St. crispus</i>	L-U <i>Pt. a. bicornis</i>			
			<i>Spir. turriculatus</i>	Upper <i>Pt. a. bicornis</i>			
	LLANDOVERY	Telychian	<i>Spir. guerichi</i>	Lower <i>Pt. a. bicornis</i>	Adavere		
			<i>Stim. sedgwickii</i>	<i>Pterospathodus amorphognathoides amorphognathoides</i>			
			<i>Lit. convolutus</i>	<i>Pt. a. lithuanicus</i>			
<i>Pri. leptotheca-Mon. argenteus</i>			<i>Pt. a. lennarti</i>				
<i>Demirast. pectinatus-Demirast. triangulatus</i>			<i>Pt. a. angulatus</i>				
Aeronian		<i>Coron. cyphus</i>	<i>Pt. eopennatus ssp.n.2</i>	Raikküla			
		<i>C. vesiculosus</i>	<i>Pterospathodus eopennatus ssp.n.1</i>				
		<i>Parak. acuminatus</i>	<i>Distomodus staurogathoides</i>				
		<i>Akid. ascensus</i>	<i>Pranognathus tenuis</i>				
			<i>Aspelundia? expansa</i>				
Rhuddanian		<i>Distomodus kentuckyensis</i>	Juuru				
O	O ₃			Porkuni			

Рисунок 28. Зональное расчленение региональных подразделений силура Эстонии (Männik, 2014)

Джаагараху – крупный региоярус на рубеже шейнвудского и гомерского ярусов. Представлен наибольшим разнообразием конодонтовых зон: верхняя часть зоны *Ozarkodina sagitta rhenana*, тремя зонами рода *Kockelella* и тремя зонами рода *Kockeletta*, зоной *O. sagitta sagitta* и частью зоны *O. bohemica longa*. По граптолитам выделена зона совместного распространения *C. rigidus* – *M. belophorus* – *M. antennularis*, зона *Cyrtograptus lundgreni* и небольшая часть зоны совместного распространения *Pristiograptus parvus* – *Gothograptus nassa*.

Оставшаяся часть гомерского яруса предстала региоярусом Роотсикула (т.н. «Шведский»), продолжением зоны конодонтов *O. bohemica longa* и двумя следующими зонами: *Kockelella ortus absidata* и *Ctenognathodus murchisoni*. По граптолитам он представлен продолжением зоны распространения *Pristiograptus parvus* – *Gothograptus nassa*, зоной *C. praedeubeli* – *C. deubeli* и зоной *C. ludensis*.

Лудлов полностью соответствует региоярусу Паадла и части Курессааре. Паадла включает в себя горстийский и лудфордский яруса и определяется пятью граптолитовыми зонами: зоной совместного распространения *Saet. leintwardinensis* и *Saet. linearis*, зоной распространения рода *Bohemograptus*, зоной совместного распространения *Neoc. kozłowskii* и *P. podoliensis*, а также фрагментом зоны *Mon. formosus*. По конодонтам Паадла включает в себя зоны *Kockelella crassa* и *K. variabilis variabilis*, зоны *Anc. ploeckensis*, *Polygnathoides siluricus*, *Ozarkodina snajdri* и *Oz. crispa*. Региоярус Курессааре, включающий в себя границу лудлова и пржидоля, представлен продолжением граптолитовой зоны *Mon. Formosus*, зоной совместного распространения *Neoc. parultimis* и *Neoc. ultimus* и частью зоны совместного распространения *Neoc. lochkovenssis* – *Neoc. l. branikensis*. По конодонтам Курессааре представлен зоной совместного распространения *Oz. r. baccata* и *Oz. sn. parasnajdri* и частью зоны *Oz. r. eosteinhomensis*.

Пржидоль представлен частью ранее упомянутого региояруса Курессааре и региоярусами Каугатума и Охесааре. Каугатума включает часть зоны совместного распространения граптолитов *Neoc. lochkovenssis* – *Neoc. l. branikensis* и часть граптолитовой зоны *Mon. bouceki*, по конодонтам – часть зоны *Oz. r. eosteinhomensis*, зону *Oz. r. canadensis* и небольшую часть зоны *Oz. r. remscheidensis*. Оставшаяся часть пржидоля представлена продолжительным региоярусом Охесааре, где выделяется две граптолитовые зоны: часть зоны *Mon. bouceki* и зона совместного распространения *Mon. transgrediens* и *Mon. perneri*, по конодонтам – две следующие зоны: большая часть зоны *Oz. r. remscheidensis* и зона *Oulodus elegans detortus*.

Местонахождения силурийского материала

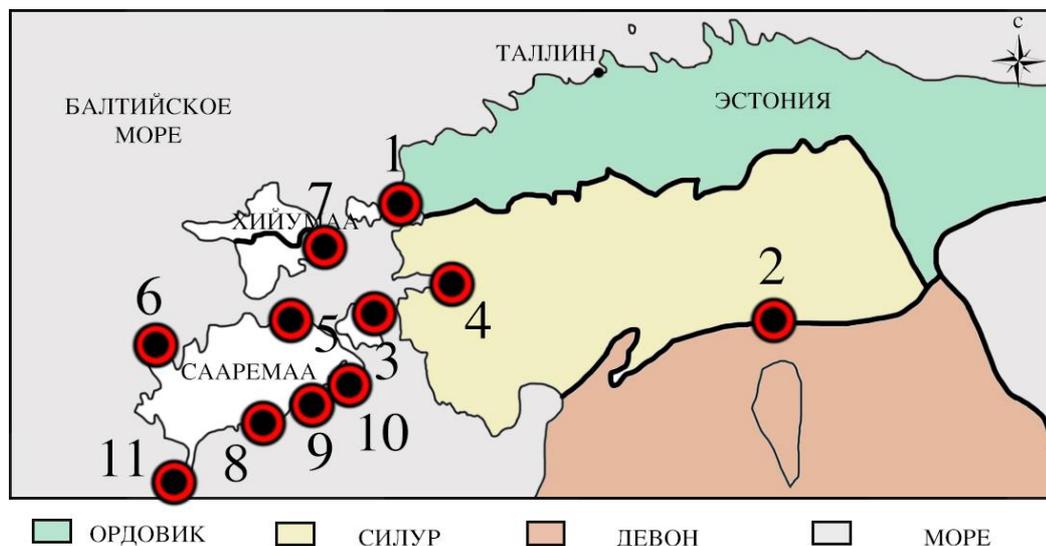


Рисунок 29. Карта расположения силурийских местонахождений, где: 1 – Хиллисте, Вахтрепа, Сарве, 2 – Камари, 3 – Кыйнасту, 4 – Паопе, 5 – Кесселайд, Парамайя, 6 – Ундва, 7 – Сепайс, Вайке-Маани, 8 – Муратси, Кингиссепя, Карса, 9 – Курессааре, Вайке-Роотси, 10 – Илпла, 11 – Охессааре

Региоярус Юуру

Представлен тремя местонахождениями: Хиллисте (рисунок 29, 1): 1 км к востоку от церкви Пухалепа (58.873889 / 22.971944); Вахтрепа (рисунок 29, 1): верховье села Вахтрепа (58.892006 / 23.012286); Сарве (рисунок 29, 1): возле автобусной остановки Сарве (58.841533 / 23.059004).

Региоярус Юуру распространен на островах Хийумаа и Сааремаа, а также в западной, центральной и южной частях материковой Эстонии. Полная мощность ступени колеблется от 20,1 м в скважине Асукуюла до 63,7 м в скважине Вильянди.

В ярусе преобладают биомикритовые известняки (пакстоуны, вакстоуны), ритмично переслаивающиеся тонкими прослоями мергелей и аргиллитов (аргиллитов, глин) и содержащие прослой спаритовых известняков (зернистые или рудстоуны). Процентное соотношение мергелей в разрезе увеличивается к югу, а количество спаритовых прослоев - к северо-западу и вверх в толщи (Geology and Mineral Resources of Estonia, 1997).

Материал в коллекции представлен тремя экземплярами: одним экземпляром *S. patellatum* (местонахождение Сарве), двумя экземплярами *P. soshkinae* (местонахождение Хиллисте и Вахтрепа)

Региоярус Адавере

Представлен тремя местонахождениями: Камари (рисунок 29, 2): на реке Пылтсамаа (58.613346 / 25.979798); Кыйнасту (рисунок 29, 3): деревня Кыйнасту (58.638003 / 23.014242); Кесселайд (рисунок 29, 5): возле автобусной остановки Сарве (58.635181 / 23.41497).

Ярус Адавере представлен тонкослоистыми и узловатыми биомикритовыми известняками (от вакстоунов до пакстоунов) и мергелями и аргиллитами в верхней части. Нижняя часть рассматривается как формация Румба, верхняя - как формация Велиз. К западу Эстонии глинистость увеличивается. Нижняя граница региояруса совпадает с сильно пиритизированной эрозионной поверхностью в основании узловатых биомикритовых известняков формации Румба, трансгрессивно перекрывающих различные слои яруса Райккюла. Региоярус Адавере характеризуется довольно богатой ракушечной фауной. Мощность варьируется от 10,7 м на западе до 56,3 м в Няссумаа (Geology and Mineral Resources of Estonia, 1997).

Материал в коллекции представлен семью экземплярами *K. truncatum* (местонахождение Камари) и двумя экземплярами *S. patellatum* (местонахождения Кыйнасту и Кесселайд).

Региоярус Яани

Представлен двумя местонахождениями: Парамайя (рисунок 29, 5): 1 км к западу от церкви Святого Иоанна (58.61539 / 22.8977); Ундва (рисунок 29, 6): северная часть Тагамыйза (58.51679 / 21.91914).

Региоярус сложен преимущественно различными мергелями и аргиллитами. Известняки (скелетные вак-, пак-, грейн- и бейджстоуны) имеют второстепенное значение и встречаются только в верхней половине яруса в северо-западной части острова Сааремаа (пачка Нинасе). Толщина яруса увеличивается к западу и варьируется от 24,2 м в скважине Лихула до 70 м в скважине Каугатума (Geology and Mineral Resources of Estonia, 1997).

Материал в коллекции представлен экземпляром *K. truncatum* (местонахождение Парамайя) и двумя экземплярами *E. articulatum* (местонахождение Ундва).

Региоярус Джаагароху

Представлен тремя местонахождениями: Сепайс (рисунок 29, 7): побережье Балтийского моря (58.460343 / 22.042563); Хиллисте (рисунок 29, 1): 1 км к востоку от церкви Пухалепа (58.873889 / 22.971944); Вайке-Манни (рисунок 29, 7): старая дорога Джаагараху-Тагамыйза (58.464923 / 22.013318).

Послойный разрез региояруса Jaagarahu (по Nestor et al., 2001):

65,7–73,7 (8,0) м. Светло-серый, массивный, пятнистый, известковый доломикрит с обильным количеством табулят.

В средней части (68,2–69,4 м) порода пористая, с реликтовым биомикритическим строением.

Базальная часть (69,4–73,7 м) содержит многочисленные скелеты табулят и строматопороидей.

73,1–80,4 (7,3) м. Доломитовый известняк средней или большой толщины, состоящий из нескольких осадочных циклитов. Нижняя часть представлена мелкозернистыми, часто биотурбированными, глинистыми вкраплениями с небольшим количеством пирита. Верхняя часть – с известняками от изменчивого до хорошо отсортированного, пиритизированного, мелкозернистого. Скелетный материал состоит в основном из фрагментов кораллов, строматопороидей и двустворчатых моллюсков (*Megalomus? sp.*).

80,4–99,0 (18,6) м. Биомикритические известняки с волнистыми прослойками (толщиной 1–5 см) и более мощными слоями (до 50 см) известнякового или глинистого мергеля. В породе содержатся пиритизированные скелетные частицы пельматозоидов, брахиопод, трилобитов; норы и спорадически пиритизированные литокласты.

99,0–120,3 (21,3) м. Циклическое чередование верхних слоев известняков и мергелевых пластов. Характерны норы, пиритизированные по периферии.

120,3–127,4 (7,1) м. Биомикритовые известняки с тонкими прослоями мергеля. Этот интервал является самым известковым в формации; среднее соотношение известняк/мрамор составляет 4/1.

Материал в коллекции представлен 49 экземплярами из этой толщи: 17 экземплярами *E. articulatum* (местонахождение Сепайс), 12 экземплярами *A. ananas* (местонахождение Сепайс), 3 экземплярами *M. schmidti* из местонахождения Вайке-Маани, 17 экземплярами из местонахождения Сепайс, 3 экземплярами *P. soshkinae* из местонахождения Хиллисте.

Региоярус Курессааре

Представлен пятью местонахождениями: Муратси (рисунок 29, 8): около усадьбы Муратси (58.24745 / 22.566153); Кингиссепа (рисунок 29, 8): около аэропорта Кингиссепа (58.2534 / 22.4886); Илла (рисунок 29, 10): в 1,5 км в сторону Рео от дороги Курессааре-Пихтла (58.301155 / 22.643372); Карса (рисунок 29, 8): канавы на северо-западе перекрестка Карса (58.23617 / 22.72377); Курессааре (рисунок 29, 9): около замка Курессааре (58.246925 / 22.479291).

Курессаарский ярус состоит из разнообразных мергелей в нижней части и глинистых биомикритовых известняков в верхней, оба содержат прослой скелетных масс, литокластов и ракушнякав, зернистые и твердые. Основание яруса совпадает с резким увеличением глинистой составляющей породы. Курессаарский региоярус содержит богатый комплекс раковин остракод и брахиопод.

Полная мощность формации варьируется от 5,4 м в скважине Рухну до 27,4 м в скважине Охесааре (Geology and Mineral Resources of Estonia, 1997).

Материал в коллекции представлен 38 экземплярами из этой толщи: 7 экземплярами *E. articulatum* (местонахождение Кингиссепа), 10 экземплярами *A. ananas* (местонахождение Курессааре), 10 экземплярами *M. schmidtii* (местонахождение Муратси), 9 экземплярами *T. loveni* (местонахождение Карса), 2 экземплярами *M. toomae* (местонахождение Илла).

Региоярус Каугатума

Представлен двумя местонахождениями: Карса (рисунок 29, 8): канавы на северо-западе перекрестка Карса (58.23617 / 22.72377); Вайке-Роотси (рисунок 29, 9): карьер у села Вайке-Роотси (58.227422 / 22.704969).

Каугатумский региоярус представлен прослоями мергелей и известняков от биокластов до ракушечников, имеющих определенную цикличность. В нижней части цикла преобладают мергели, в верхней – прослой известняков учащаются, и цикл заканчивается мощным (2–4 м) отложением криноидных известняков. Южнее роль известняковых пластов снижается. Нижняя граница формации совпадает с заметным увеличением глинистой составляющей.

Полная мощность ступени варьируется от 41,6 м в скважине Рухну до 85,7 м в скважине Сырве-514 (Geology and Mineral Resources of Estonia, 1997).

Материал в коллекции представлен 24 экземплярами из этой толщи: 7 экземпляров *A. ananas* (местонахождение Вайке-Роотси), 10 экземплярами *K. truncatum* (местонахождение

Вайке-Роотси), 5 экземплярами *P. soshkinae* из местонахождения Вайке-Роотси и 2 из местонахождения Карса.

Региоярус Охессааре

Представлен одноименным местонахождением Охессааре (рисунок 29, 11): остановка Охессааре на прибрежной дороге (57.999942 / 22.029668).

В Эстонии региоярус Охессааре представлен одноименной формацией, которая в основном состоит из глинисто-доломитовых мергелей или известковистых аргиллитов с тонкими прослоями частично или полностью доломитизированных биолитокластических известняков. В основании яруса находится довольно мощная (4–5 м) залежь различных тонкослоистых биокластических и микритовых известняков с тонкими прослоями мергелей. В верхней части толщи глинисто-доломитовые мергели красного цвета с примесью алеврита и песка. Нижняя граница формации совпадает со стыком пластов мергелей и пластинчатых биокластических известняков в основании региояруса Охессааре.

В Эстонии верхняя граница ступени эрозионная, и тоща нигде не достигает своей полной мощности. Самый мощный разрез (33,7 м) отмечен в скважине Каави-568 (Geology and Mineral Resources of Estonia, 1997).

Материал в коллекции представлен девятью экземплярами из этой свиты: 2 экземпляра *E. articulatum* и 7 экземпляров *T. loveni*.

4.3. Коллекции из каменноугольных отложений

Стратиграфическое расчленение карбона (рисунок 30) подразумевает наличие трех шкал биозональных стандартов: по аммоноидеям, фораминиферам и конодонтам. При этом, для среднего и верхнего карбона характерно следующее разделение зон по ярусам:

Башкирский ярус. Нижняя граница яруса по всем трем группам соответствует друг другу и международной шкале ярусов. Выделяется 6 аммонитовых зон, 7 фораминиферовых и 5 конодонтовых.

Сюранский подъярус. Представлен двумя аммонитовыми зонами: заключительная зона — совместного распространения — родов *Homoceras* и *Hudsonoceras*, зона с родами *Reticuloceras* и *Bashkortoceras*; двумя фораминиферовыми зонами: завершающая — зона *Plectostaffella bogdanovkensis*, зона распространения *Semistaffella variabilis* и *Semistaffella miniscularia*; и двумя конодонтовыми зонами: зона *Declinognathodus noduliferus*, зона

Idiognathoides sinuatus, верхняя граница которой выходит за пределы подъяруса.

Акавасский подъярус. Представлен одной аммонитовой зоной совместного распространения родов *Bilinguites* и *Cancelloceras*; одной фораминиферовой зоной *Pseudostaffella antiqua*; конодонтовыми зонами: продолжением зоны *Idiognathoides sinuatus* и зоной *Neognathodus askynensis*.

границей архангельского и верхней границей аквасского подъярусов. Выделяется одна фораминиферовая зона *Staffaellaeformes staffaellaeformis* и зона совместного распространения видов *Pseudostaffella praegorskyi*; и одна конодонтовая зона *Idiognathodus sinuosus* соответственно.

Архангельский подъярус. Выделяется две фораминиферовых зоны совместного распространения родов: *Brenneroceras* и *Gastrioceras*, *Diaboloceras* и *Axinolobus*; три фораминиферовых зоны: зона совместного распространения *Profusulinella primitiva* и *Pseudostaffella gorskyi*, зона распространения *Profusulinella rhombiformis*, зона совместного распространения видов *Verella spicata* и *Aljutovella tikhonovichi*; и только одна конодонтовая зона *Declinognathodus marginodosus*.

Московский ярус. В отличие от верхней границы, нижняя граница Общей Российской шкалы и Международной шкалы совпадает. Тем не менее, граница московского и башкирского ярусов по аммонитам проведена условно.

Верейский подъярус представлен одной аммонитовой зоной, нижняя граница которой проведена условно: *Diaboloceras* – *Winslowoceras*; одной фораминиферовой зоной *Aljutovella aljutovica*; двумя конодонтовыми зонами: *Declinognathodus donetzianus* – *Idiognathodus postsulcatus* и *Streptognathodus transitivus*.

Каширский подъярус представлен одной аммонитовой зоной, нижняя граница которой проведена условно: *Paralegoceras* – *Eowellerites*; двумя фораминиферовыми зонами *Priscoidella priscoidea* и зоной *Fusulinella subpulchra*, верхняя граница которой находится несколько выше границы каширского и подольского подъярусов; двумя целыми конодонтовыми зонами: зона *Neognathodus borhrops*, граница которой находится несколько выше границы каширского и верейского подъярусов, в результате чего каширский подъярус захватывает незначительную часть зоны *Streptognathodus transitivus*, зона *Neognathodus medadultimus*, и небольшой частью зоны *Streptognathodus concinnus* – *Idiognathodus robustus*.

Подольский подъярус представлен частью одной большой аммонитовой зоны, нижняя граница которой проведена условно: *Pseudopara* – *legoceras* – *Wellerites*; одной фораминиферовой зоной *Fusulinella calaniae* – *Fusulinella vozhtgalensis* – *Beedeina kamensis*; небольшой оставшейся частью зоны совместного распространения видов *Streptognathodus concinnus* – *Idiognathodus robustus*, зоной *Idiognathodus podolskensis* – *Neognathodus medexultimus*, и частью зоны *Neognathodus inaequalis*.

Мячковский подъярус представлен оставшейся частью одной большой аммонитовой зоны, занимающей собой подольский и мячковский подъярус: *Pseudopara* – *legoceras* – *Wellerites*; двумя фораминиферовыми зонами *Fusulinella bocki* и *Fusulina*

cylindrica – *Protriticites ovatus*; частью зоны *Neognathodus inaequalis* и целой зоной *Neognathodus roundyi*.

Касимовский ярус. Нижняя граница яруса Международной шкалы и Общей Российской шкалы сильно различается. Для международной шкалы продолжительность яруса короче примерно в полтора раза, и не фиксируется стандартными аммонитовыми зонами (в отличие от стандартов по конодонтам и фораминиферам). Граница яруса в общей шкале фиксируется по всем трем группам.

Одна аммонитовая зона совместного распространения родов *Dunbarites* и *Parashumardites*, три зоны по фораминиферам: зона совместного распространения видов *Protriticites pseudomontiparus* и *Obsoletes obsoletus*, зона *Montiparus montiparus*, зона *Rauserites quasiarcticus*, и шесть зон по конодонтам: зона *Streptognathodus subexcelsus*, зона «*Swadelina*» *makhlinae*, зона *Idiognathodus sagillatis*, зона *Streptognathodus cancellosus*, зона *Idiognathodus toretzianus* и зона *Streptognathodus firmus*.

Гжельский ярус. Аммонитовая зона совместного распространения родов *Shumardites* и *Vidrioceras*; четыре зоны по фораминиферам: зона совместного распространения видов *Rauserites rossicus* – *Rauserites stuckenbergi*, зона *Jigulites jigulensis*, зона *Daixina sokensis*, зона совместного распространения видов *Daixina bosbutauensis* – *Globifusulina robusta*; и пять по конодонтам: зона *Streptognathodus simulator*, зона *Streptognathodus vitali*, зона *Streptognathodus virgilicus*, зона *Streptognathodus bellus* и зона *Streptognathodus wabaunensis*.

На основании обращения секции карбона Региональной Межведомственной Стратиграфической Комиссии (Жамойда, 2012) по центру и югу Русской платформы с предложениями «О внесении изменений в Региональную стратиграфическую схему средне- и верхнекаменноугольных отложений центра Восточно-Европейской платформы» комиссия Межведомственного Стратиграфического Комитета постановила утвердить решение секции карбона и внести изменения в Региональную стратиграфическую схему от 7 апреля 2011 года (рисунок 40).

Московский ярус среднего карбона

Отдельно требуется выделить роль ругоз в изучении стратиграфии среднего и верхнего карбона. В настоящее время существует несколько установленных зональных стандартов, выделенных по кораллам (Коссовая, 1997, 2001, Kossovaya, 2002).

Для Центральной, юго-восточной и южной части Восточно – Европейской платформы (рисунок 31), изучаемой в рамках проводимого исследования, установлено следующее положение зон в интервале московского – гжельского ярусов.

Международная стратиграфическая шкала, 2004				Общая стратиграфическая шкала		Зональные стандарты Постановления МСК..., 2003														
Система	Подсистема	Отдел	Ярус	Система	Отдел	Ярус	Подъярус	Аммоноидеи	Фораминиферы	Конodontы	Горизонты	Центральная, юго-восточная и южная части Восточно-Европейской платформы								
												Фузулиниды	Конodontы	Ругозы	Брахноп.	Миоспоры				
КАМЕННОУГОЛЬНАЯ	Пенсильванская	Верхний	Гжельский	Каменистоугольная	Верхний	Касимовский	Гжельский	Shumardites-Vidrioceras	<i>Daixina bosbytaiensis-Globifusulina robusta</i>	<i>Streptognathodus wabaunsensis</i>	Мелеховский	<i>Globifusulina robusta-D. bosbytaiensis</i>	<i>Streptognathodus wabaunsensis</i>	Не установлены	Не установлены					
									<i>Daixina sokensis</i>	<i>Streptognathodus bellus</i>	Ногинский	<i>Daixina sokensis</i>	<i>Str. bellus</i>	<i>Timania dobrotyubovae</i>	Не установлены					
									<i>Jigulites jigulensis</i>	<i>Streptognathodus virgificus</i>	Павлово-посадский	<i>Jigulites jigulensis</i>	<i>Str. virgificus</i>	<i>Gshelia rouillerti</i>	Не установлены					
		<i>Rauserites rossicus-Rauserites stuckenbergi</i>	<i>Streptognathodus vitali</i> <i>Streptognathodus simulator</i> <i>Streptognathodus firmus</i>						Добрятинский	<i>Rauserites stuckenbergi</i> <i>Rauserites rossicus-R. paraarcticus</i>	<i>Str. vitali</i> <i>Str. simulator</i> <i>Str. firmus</i>	<i>Gshelia rouillerti</i>	Не установлены							
		<i>Rauserites quasiarcticus</i>	<i>Idiognathodus toretzianus</i>						Дорогомиловский	<i>Triticites irregularis-T. acutus</i> <i>R. quasiar. Sch. mosquensis</i>	<i>Str. toretzianus</i>	<i>Siedleckia hyornyana</i>	Не установлены							
		<i>Montiparus montiparus</i>	<i>S. cancellus</i> <i>Idiognathodus sagittatus</i>						Хамовинский	<i>Montiparus montiparus</i>	<i>Str. cancellus</i>	<i>Bothrophyllum pseudoconicum</i>	Не установлены							
	Средний	Московский	Польский	Касимовский	Каменистоугольная	Средний	Московский	Польский	Pseudoparalegoceras - Wellertites	<i>Fusulina cylindrica-Protriticites ovatus</i>	<i>Neognathodus roundyi</i>	Мячковский	<i>P. ovatus</i> <i>Fusulina cylindrica</i> <i>Fusulinella bocki</i>	<i>Neognathodus roundyi</i>	<i>B. moribundum</i> <i>Petalaxis vesiculosus</i>	<i>Thymospora thieseni-Triquitrites sculpitilis</i>				
										<i>Fusulinella colaniae - F. vozgalensis-Beechina kamensis</i>	<i>Neognathodus inaequalis</i> <i>I. podolskensis-N. medexultimus</i>	Подоляский	<i>Fusulinella chernovi</i> <i>Fusulinella colaniae - Beechina ultimensis - Furzeella brachnikowae</i>	<i>Neognathodus inaequalis</i>	<i>Ivanovia (I.) podolskensis</i> Интервал-зона	<i>Torispora securi</i>				
										<i>Fusulinella subpuichra</i>	<i>S. concinnus - I. robustus</i> <i>Neognathodus medadulimus</i> <i>Neognathodus bothrops</i>	Каширский	<i>M. praecolaniae-Fsubpuichra</i> <i>H. moelleri-B. pseudoelegans</i> <i>Priscoidella priscoidea</i>	<i>S. concinnus - I. robustus</i> <i>N. medadulimus</i>	<i>P. donbassicus - S. mutafii</i>	Не установлены				
	Верейский	Московский	Верейский	Московский					Каменистоугольная	Верхний	Касимовский	Польский	Diaboloceras - Winslowoceras	<i>Priscoidella priscoidea</i>	<i>Str. transilivus</i> <i>D. donetzianus - Idiognathoides postsulcatus</i>	Верейский	<i>Ovatella arta</i> <i>Ajutowella ajutowica</i>	<i>Str. transilivus</i> <i>Id. ouachitensis</i> <i>Declinognathodus donetzianus</i>	<i>A. trinae-Fomicheviella uralica</i>	<i>Scabrosporites scabratus</i>
														<i>Priscoidella priscoidea</i>	<i>Str. transilivus</i> <i>D. donetzianus - Idiognathoides postsulcatus</i>	Верейский	<i>Ovatella arta</i> <i>Ajutowella ajutowica</i>	<i>Str. transilivus</i> <i>Id. ouachitensis</i> <i>Declinognathodus donetzianus</i>	<i>A. trinae-Fomicheviella uralica</i>	<i>Scabrosporites scabratus</i>
														<i>Priscoidella priscoidea</i>	<i>Str. transilivus</i> <i>D. donetzianus - Idiognathoides postsulcatus</i>	Верейский	<i>Ovatella arta</i> <i>Ajutowella ajutowica</i>	<i>Str. transilivus</i> <i>Id. ouachitensis</i> <i>Declinognathodus donetzianus</i>	<i>A. trinae-Fomicheviella uralica</i>	<i>Scabrosporites scabratus</i>

Рисунок 31. Зональные стандарты для московского, касимовского и гжельского ярусов среднего карбона (Корень, 2006)

Московский ярус.

Отсутствует зона, установленная для нижней границы Верейского горизонта. Верхняя граница горизонта проходит через зону совместного распространения небольших одиночных ругоз *Alexeeviella irinae* и *Fomicheviella uralica*. Оставшаяся часть той же зоны занимает болюшую часть Каширского горизонта, следующая зона – зона совместного распространения массивных колониальных *Petalaxis donbassicus* и небольших одиночных *Siedleckia mutafii*. Для Подоляского горизонта характерна интервал- зона, устанавливающая его нижнюю границу, зона афродного колониального коралла *Ivanovia podolskensis* и небольшая часть зоны колониального *Petalaxis vesiculosus*. Оставшаяся и сравнительно

большая часть зоны *Petalaxis vesiculosus*, совместно с зоной одиночного *Bothrophyllum moribundum*, являют собой Мячковский горизонт.

Касимовский ярус.

Кревякинский горизонт представлен частью продолжительной зоны довольно широко распространенного одиночного коралла *Bothrophyllum pseudoconicum*, оставшаяся часть которой продолжается до конца Хамовнического горизонта. Дорогомиловскому горизонту полностью соответствует зона одиночных ругоз *Siedleckia byornyana*.

Гжельский ярус.

Добрятинский горизонт представлен частью весьма продолжительной зоны довольно крупных одиночных ругоз *Gshelia rouilleri*, продолжающейся вплоть до конца Павловопосадского горизонта. Для Ногинского горизонта установлена зона небольших одиночных *Timania dobrolyubovae*, когда как для мелеховского горизонта зоны не установлены.

Материал, представленный в работе, собран с нескольких местонахождений (рисунок 32).

Местонахождения каменноугольного материала

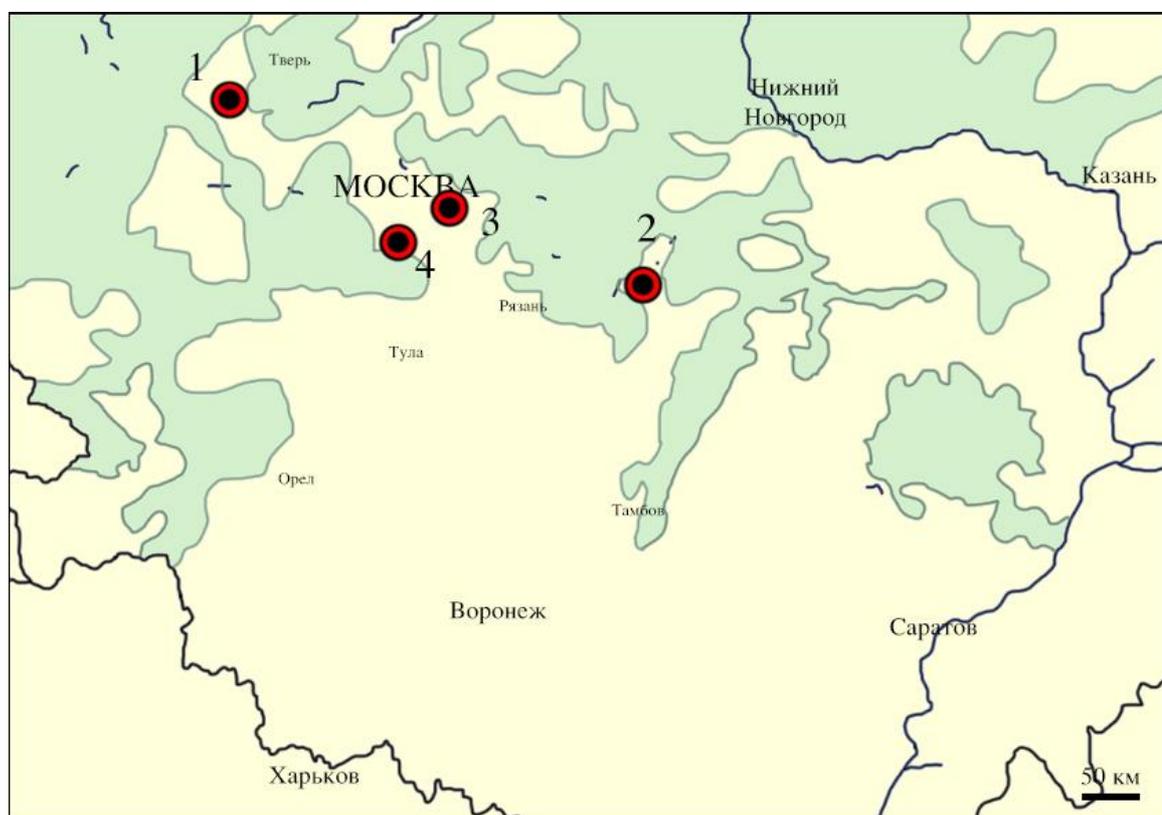


Рисунок 32. Карта расположения каменноугольных местонахождений, где: 1 – Воробьевский карьер, 2 – Касимовский карьер, 3 – Гжельский карьер, 4 – Старый Ям

Воробьевский карьер

Тверская обл., г. Старица (56.491485 / 34.938367)

В работе представлено описание послойного разреза южной части Воробьевского карьера (рисунок 32, 1): московский ярус, подольский горизонт, улитинская свита, составленное автором совместно с Г.В. Миранцевым в полевых условиях в экспедиции 2015 года (Миранцев, Казанцева, 2017).

Разрез в настоящее время изучен довольно слабо. Литература о найденных палеонтологических находках (Яковлев, Иванов, 1956; Mirantsev, Rozhnov, 2014; Миранцев, 2017) прямо указывает на необходимость его дальнейшей разработки.

Послойное описание разреза (рисунок 33) (обозначение слоев снизу-вверх):

I уступ (нижний)

Сл. 1. Известняки белые, органогенные, рыхлые, с большим количеством остатков морских беспозвоночных (кораллов, брахиопод, трилобитов, члеников криноидей). Мощность – 2,5 м.

Сл. 2. Осыпь до 1,5 м.

Сл. 3. Глина серая, представленная тонкой пачкой. Мощность 0,3 м.

Сл. 4. Частично перекрытые осыпью выходы белого известняка с прослоями фиолетовых глин с остатками брахиопод, гастропод, ядрами наутилоидей, кораллами. Мощность – 0,5 м.

Сл. 5. Пачка переслаивания глин фиолетовых, зеленых и светло-серых, и желтовато-серых органогенно-обломочных известняков с большим количеством криноидей, зубов акул и палеонисков, трилобитов, кораллов, гастропод и морских ежей. Видимая мощность 0,5 м.

Сл. 6. Известняки рыхлые, тонкозернистые, микритовые, шламовые, сильно рыхлые, серые. Мощность 2,5–3 м.

Сл. 7. Известняки массивные, плотные, серо-белые, с тонким (менее 0,4 м) глинистым прослоем в нижней части слоя. Мощность 1,5 м.

Сл. 8. Известняки плитчатые, рыхлые, трещиноватые, серые. Мощность 0,4 м.

Изучаемый материал отобран из 1 и 5 слоя нижнего уступа и представлен 54 экземплярами *B. conicum* и 8 экземплярами *B. stuckenbergi*.

II уступ

Сл. 9. Известняки серо-белые, плотные, однородные. Мощность 2–2,5 м.

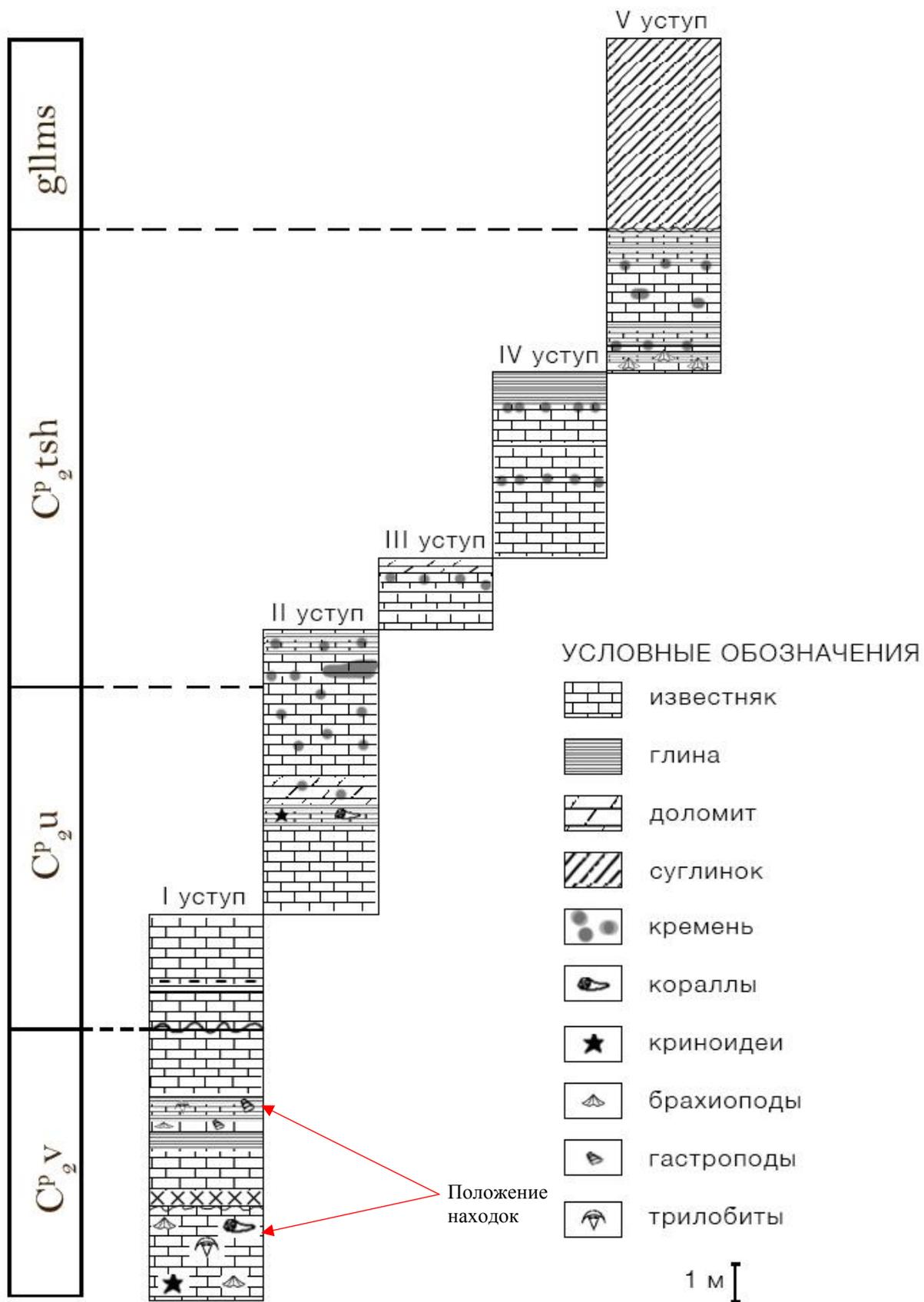


Рисунок 33. Послойный разрез Воробьевского карьера

Сл. 10. Пачка переслаивания серых, фиолетово-сиреневых и желтовато-коричневых глин с члениками криноидей и кораллами. Мощность 0,4м.

Сл. 11. Известняки белые, плотные, доломитизированные, однородные (1,5 м). Выше залегает известняк белый, рыхлый, кавернозный, мощность 2 м. Мощность всего слоя 3,5 м. Нижний, более плотный, прослой именуется Старицким камнем и используется для облицовки.

Сл. 12. Известняк с большим количеством кремней, по простиранию слоя замещается кремневой плитой (мощность от 0,1 до 0,5 м).

Сл. 13. Известняки и глины светло-серого цвета, слоистые, с редкими кавернами и кремнями в известняках. Представляют собой тонкую пачку переслаивания (до 0,3 м) с мощностью прослоев около 0,05 м.

Сл. 14. Встречаются фрагменты сл. 14 след. Уступа. Мощность 0,4 м.

III уступ

Сл. 14. Представлен однородной плитой белого плотного известняка с натекми и корками халцедона, а также кварцевыми щетками. Мощность 0,5 м.

Сл. 15. Известняк органогенный, сильно ожелезненный, рыхлый, бурого цвета. Мощность 0,5 м.

Сл. 16. Известняк рыхлый, рыжевато-серый, с частыми желваками кремня. Мощность 0,5м.

Сл. 17. Доломиты известковые, серые, плотные, массивные. Мощность 0,4м.

IV уступ

Сл. 18. Известняк грязно-белый, местами рыжеватый, плотный, массивный, с примесью доломита. Мощность 2 м.

Сл. 19. Известняк желтоватый, сильно рыхлый, с прослоями кремня внизу слоя. Мощность 1 м.

Сл. 20. Известняк белый, сильно окремненный (до 0,5м), плотный, в верхней части слоя кремневый прослой до 5 см, после которого наблюдается размытый глинистый слой (до 0,5 м). В некоторых местах наблюдается серый органогенно-обломочный известняк, аналогичный сл. 21 верхнего уступа.

V уступ (верхний)

Сл. 21. Известняк желтовато-серый, органогенно-обломочный, с большим количеством брахиопод (*Choristites* sp.). Мощность 0,3 м.

Сл. 22. Пачка переслаивания глин и известняков, фиолетово-сиреневая, с *Choristites* sp. и большим количеством ихнофоссилий *Zoophycos*. Мощность 0,3 м.

Сл. 23. Известняк желтовато-серый, местами белый, плотный, с массивными кремнями. Мощность 0,3 м.

Сл. 24. Известняк желтовато-серый, плотный, с прослоями серых карстовых глин (один широкий прослой к низу слоя и два узких выше). Мощность 0,5 м.

Сл. 25. Известняк белый, местами серый, рыхлый, трещиноватый, с прожилками кремня, в верхней части слоя наблюдаются небольшие желваки (до 10 см). Мощность 1,5 м.

Сл. 26. Пачка переслаивания рыхлых известняков и более плотных глин, грязно-серая, местами рыжеватая. Мощность 1 м.

Выше толща перекрыта четвертичными суглинками коричневого цвета, рыхлыми, заветренными, мощностью до 5 м.

Касимовский карьер

Правый берег р. Оки недалеко от д. Ташенка, Касимовский район, Рязанская обл.
(54.850613 / 41.372785)

Касимовский карьер (рисунок 32, 2) расположен на правом берегу р. Оки в 5 км ниже г. Касимова, у д. Ташенка. Карьер протягивается вдоль Оки более чем на 2 км при ширине 0,5–0,7 км. Представлено описание разреза (рисунок 34) (по Кабанову, 2000):

Сл. 1. Известняк сильно доломитизированный, переходящий в доломит. Порода желтовато-белая, с прослоями лилового очень крепкого глинистого доломита, видимо, развитого по глинистым прослоям. Белые прослои, представленные как правило монолитными плитами, имеют мощность 0,6–1,2 м. Верхний прослой наиболее мощный. Прослои глинистого доломита имеют мощность 0,05–0,15 м.

Встречено большое количество одиночных ругоз, разобщенных створок *Choristites* sp., фрагментов стеблей морских лилий.

Сл. 2. Доломит глинистый, лиловый, твердый. Мощность 0,15 м.

Сл. 3. Доломит белый и желтовато-белый, массивный, аналогичный верхней части сл. 1. Разделен посередине тонким пластом листоватой зеленой глины. Мощность 1,3 м.

Сл. 4. Доломит крепкий, лиловый. От сл. 2 отличается более светлой окраской и большей монолитностью. Мощность 0,2–0,25 м.

Сл. 5. Доломит белый. Массивный, со следами беспорядочной биокластовой структуры. Мощность 1,35 м.

Сл. 6. Доломит глинистый, с многочисленными следами ихнофоссилий *Zoophycos*, с лилово-салатовой пятнисто-полосчатой окраской, с крупными доломитовыми кавернами, с разнообразными комплексом брахиопод: найдены *Choristites* sp., *Brachythyrina* sp., различные продуктиды. Мощность 0,5 м.

Сл. 7. Доломит желтый, состоящий из трех плит (пластов). В нижнем, самом мощном пласте, встречаются места, где доломитизация минимальная, и пласт сложен слабоглинистым известняком следующего строения: в подошве — доломитизированный афанитовый подслон (около 5 см). Выше залегает крупнозернистый биокластовый грейнстоун (15 см) с хориститами, композитами и др. типичными брахиоподами, с крупными гастроподами. Мощность 1,6 м.

Сл. 8. Известняк глинистый, светло-лиловый с зеленоватыми пятнами, разлинованный. Первичная слоистость нарушена, местами нераспознаваема, из-за развития ихнофоссилий *Zoophycos*. Мощность слоя 8–0,6 м.

Сл. 9. Известняк доломитизированный. В пятнах известняка сохранились седиментационные текстуры и структуры. По всему слою встречаются обломки раковин *Choristites* sp. и одиночные ругозы. Мощность 1,0 м. Ругозы сильно перемешаны и не ориентированы, зачастую сцеплены друг с другом (в процессе захоронения).

Сл. 10. Известняк серый, кремненый, с желваково-полосчатой макротекстурой того же характера, что и в сл. 9. Структура известняка преимущественно неясно-зернистая, с линзами крупно-грубозернистого калькарениита. В линзах – скопления одиночных ругоз и створок *Choristites* sp. Мощность слоя 10–1,6 м.

Сл. 11. В нижней части слоя – доломит желтовато-белый, однородный, крепкий, с редкими пустотами и нетями биокластов, с тонкими субвертикальными норками. Мощность этой части слоя 0,5 м. Выше появляются полосы кремнистого известняка, в отличие от полос сл. 10, менее контрастирующие с желтым доломитом, с постепенными, размазанными границами. Верхняя часть слоя изъедена крупными кавернами, на некоторых уровнях соединяющимися в ваговые горизонты. Мощность 1,35 м.

Сл. 12. В нижней части слоя – 0,1 м массивного доломита. Выше – кремнистый крупнозернистый грейнстоун с косою слоистостью, на слоистость наложены более темные афанитовые пятна, очевидно, калькретового происхождения. Доломитизация распределена размытыми пятнами. В нижней части – ваговый горизонт. Мощность 0,4 м.

По сл. 11 и 12 проходит дно второго уступа. Сильная доломитизация и осыпь у стенки второго уступа затрудняет изучение контакта сл. 12 и 13.

Сл. 13. Доломит розовый, с желтыми пятнами, с многочисленными пустотами по биокластам, с темными гальками в нижней части слоя, выше – со следами *Zoophycos*. Мощность 0,3 м.

Сл. 14. Известняк белый, неоднородный, биокластовый. Отделен от сл. 13 тонким пропластком известковой глины с линзами известняка. По всей мощности встречаются различные брахиоподы, хатетиды. Одиночные кораллы. Мощность 2,0 м.

Сл. 15. Переслаивание глины известковой, листоватой и разлинзованных прослоев глинистого известняка. Мощность 0,5 м.

Сл. 16. Известняк белый, доломитизированный, крупнозернистый, с градационными линзами рудстоуна-грейнстоуна. Нижняя часть слоя в целом более крупнозернистая. В верхней, более мелкозернистой части, много фузулинид. Мощность 0,65 м.

Сл. 17. Известняк серовато-белый, афанитовый, алотный, с раковистым изломом, слабо разлинзованный. В верхней части содержит тонкие мелкозернистые градационные прослойки. Мощность 0,2–0,35 м.

Сл. 18. Известняк серовато-белый, слабо доломитизированный, с ритмичной текстурой, образованной выдержанными градационными прослойками. Мощность 0,7 м.

Сл. 19. Мадстоун светлый, массивный, плитчатый, слабо окремненный, с мелкими линзами, обогащенными тонкозернистым материалом. Мощность около 4,5 м.

Сл. 20. Известняк серый, окремненный, в нижней части мелкозернистый пологослоистый, в верхней части крупно-мелкозернистый, косослоистый. Мощность 0,3 м.

Сл. 21. Глинисто-кремнисто-карбонатная неяснозернистая красно-серая порода средней твердости, с почернелым песком, гравием и мелкими галечниками, неясно-сланцеватая. Видимая мощность 1,7 м.

Сл. 22. Глина красноохристая, в кровле коричневая, распланцованная вплоть до образования листоватой текстуры. Мощность 0,3 м.

Сл. 23. Известняк белый, массивный, неравномерно доломитизированный. В подошве — конгломерат из разноразмерных почернелых известняковых литокластов. Мощность конгломерата измеряется от 0,15 до 0,4 м, в зависимости от рельефа кровли подстилающей породы. Выше гальки становятся мелкими и встречаются редко. Мощность всего слоя 1,3 м.

Сл. 24. Глина листовая, бурая и зеленая, с уплощенными полурастворенными зернами и отпечатками. Мощность 0–0,07 м.

Сл. 25. Доломит массивный и полосчатый, глинистый, желтый и розово-желтый, в нижней части — плитчатый, в верхней – более массивный. Мощность до 1,4 м.

Сл. 26. Переслаивание глинистого известняка и известковой глины. Известняк зеленовато-белый, биокластовый, преимущественно мелкозернистый. Глина лилового и зеленого цвета. Мощность 0,7 м.

Сл. 27. Грейстоун окатанный, с грубой косою слоистостью. Мощность 0,35 м.

Сл. 28. Известняк глинистый, переходящий в известковую глину. Светло-зеленый, неравномерно расланцованный, с линзовидной отдельностью. Мощность 0,15 м.

Сл. 29. Пакстоун-вакстоун белый, однородный, с тонкими линзочками мелких биокластов. Большое количество фузулинид в верхней части слоя. Мощность 0,7 м.

Сл. 30. Переслаивание глинистого разлинованного известняка и лиловой глины, с обильными следами *Zoophycos*. Седиментационная текстура породы образована раковинными прослоями и биокластами. Мощность 1,75 м.

Сл. 31. Известняк глинистый, плитчатый, с мелкозернистыми градационными прослойками мощностью 0,05–0,1 м. Мощность всего слоя 0,4 м.

Сл. 32. Известняк белый, крупноплитчатый. Встречается многочисленными ритмитами. Мощность 1,15 м.

Сл. 33. Грейнстоун серый, косослоистый, стилолитизированный, окремненный, содержит мелкие гальки. Мощность 0,6–0,7 м.

Сл. 34. Известняк белый и светло-серый, пелитоморфно-зернистый, с гальками более темного известняка. Наибольшей концентрации галька достигает в нижней части слоя. Мощность 0,9 м.

Сл. 35. Грейнстоун серый, косослоистый, преимущественно крупнозернистый, с вытянутыми калькретовыми пятнами. Мощность 0,7 м.

Сл. 36. Глина серая и кирпично-красная, с обломками известняка. На расстоянии порядка 1 км мощность слоя меняется от 0,05 до 0,35 м.

Сл. 37. Известняк белый и зеленовато-белый, оглинивается в верхней части. Мощность 0,65 м.

Сл. 38. Переслаивание глинистого известняка и известковой глины. Текстура линзоидная, встречаются отдельные прослои известняка, более выдержанные. Верхние 1,0 м слоя отмечены появлением плитчатости и некоторыми преобладанием известняка. В этой части слоя присутствуют скопления ядер гастропод. Мощность 2,25 м.

Слой 39. Известняк светло-серый, слабоглинистый, преимущественно мелкозернистый, с прожилками растворения в верхней части. Нижняя половина слоя

малозернистая, в основном пелитоморфная. На эрозионной кровле пелитоморфной породы — мелкозернистый калькаренит с пологой слоистостью. В слое встречены разобщенные створки *Choristites* sp. и *Btachythyrina* sp. хорошей сохранности. Мощность 0,4 м.

Слой 40. Переслаивание красной известковой глины и глинистого известняка. Плитки известняка слабо разлинованы, выдержаны по мощности. Видимая мощность 0,7 м. Венчает каменноугольный разрез Касимовского карьера.

Карьер вскрывает верхнюю часть коробчеевской свиты, домодедовскую, песковскую свиты московского яруса и суворовскую и воскресенскую свиты нижней части касимовского яруса.

В верхней части коробчеевской свиты встречены фузулиниды *Ozawainella mosquensis* Rauser, *Fusulina rauserae*, *Fusulinella bocki* Moeller и конодонты *Neognathodus inaequalis* Kozitskaya et Kosenko, *Idiognathodus* ex gr. *delicatus* Gunnell и ругозы *Bothrophyllum conicum conicum*.

В нижней части домодедовской свиты найдены первые *Neognathodus roundyi* (Gunnell). На этом уровне встречаются многочисленные одиночные ругозы *Bothrophyllum*. Из них наиболее характерен *B. robusta*. Комплекс фузулинид включает *Fusulina* ex gr. *cylindrica* Fischer, *Fusulinella bocki* Moeller, *Bradyina* cf. *pseudonautiliformis*, *Ozawainella angulata* и др.

В основании суворовской свиты присутствует карбонатная брекчия, несколько выше появляется *Streptognathodus subexcelsus* Alekseev et Goreva, вместе с ним фузулиниды *Ozawainella nikitowkensis*, *Fusulinella* ex gr. *myachkovensis*. Выше залегают красные и зеленые глины с *Swadelina makhlinae* Alekseev et Goreva (2 м выше основания). В самом верху встречены первые фузулиниды *Protriticites* sp. (Leontiev et al., 2015).

По материалам, собранным П.Б. Кабановым в 1997, А.С. Алексеев определил конодонты:

Сл. 16. *Idiognathodus delicatus* Gunnell, *Neognathodus roundyi* (Gunnell);

Сл. 19. *Idiognathodus delicatus* Gunnell, *Neognathodus roundyi* (Gunnell), *N. inaequalis* Kozitskaya et Kosenko;

Сл. 20. *Idiognathodus delicatus* Gunnell, *Neognathodus inaequalis* Kozitskaya et Kosenko;

Сл. 22. *Idiognathodus delicatus* Gunnell, *Adetognathus lautus* (Gunnell);

Сл. 27в. *Idiognathodus delicatus* Gunnell.

Изучаемый материал отобран из 10 слоя нижнего уступа и представлен 54 экземплярами *B. conicum*.

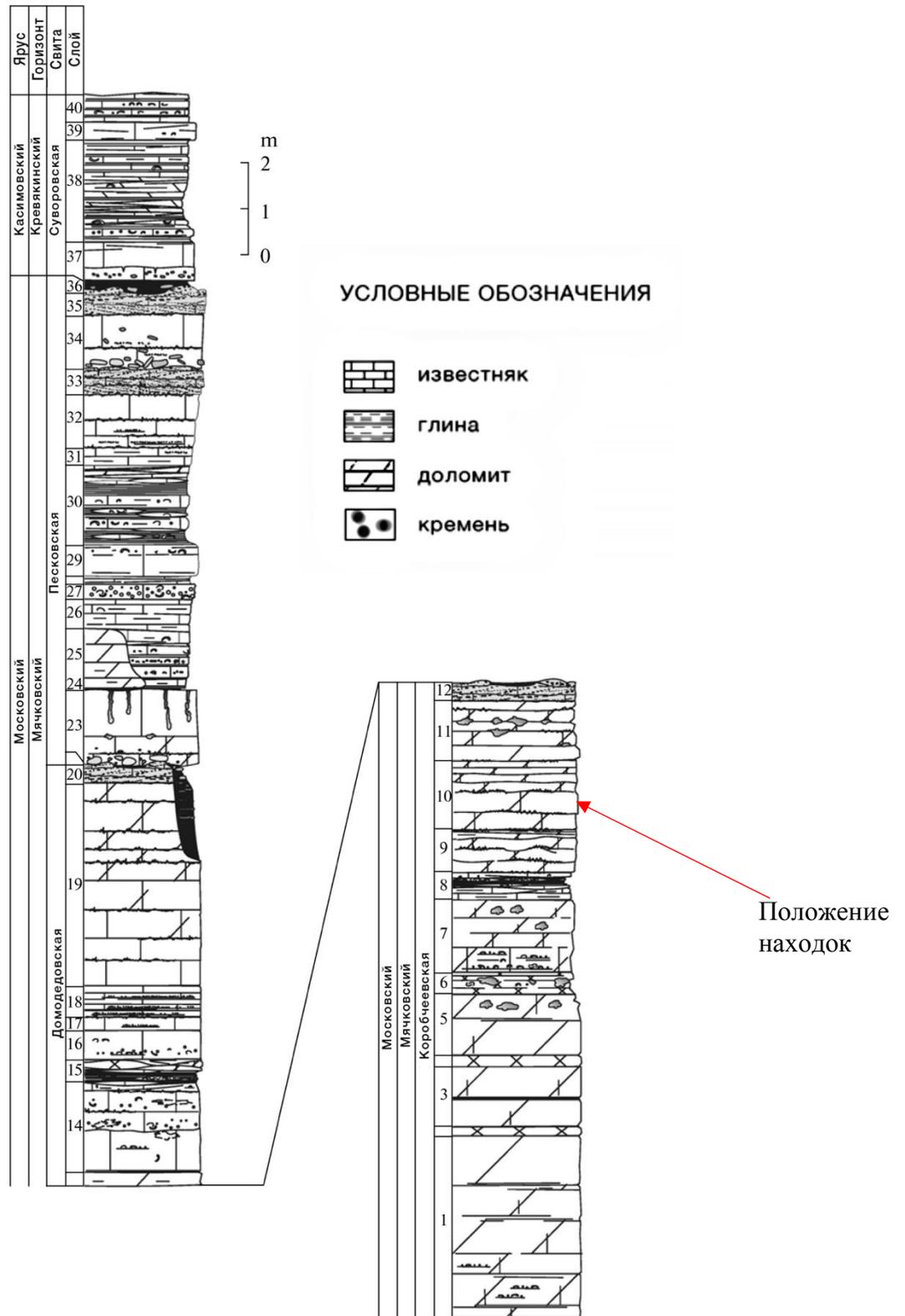


Рисунок 34. Послойный разрез Касимовского карьера (по Кабанов, 2000)

Гжельский карьер

Московская обл., около ст. 55 км (55.627901 / 38.441661)

Гжельский карьер (рисунок 32, 3) расположен недалеко от станции 55 км, примерно между станциями Гжель и 55 км. Представлено описание разреза (рисунок 35) (Алексеев и др., 2009, 2015):

Сл. 1. Белый тонкозернистый известняк, в кровле фарфоровидный, стилолитовый. Сильно трещиноватый, со стяжками кремня до 15 см в диаметре. Содержит редкие отпечатки брахиопод, ядра раковин гастропод, окремненные одиночные ругозы. В нижней части слоя найдены конодонты *Streptognathodus firmus* Kozitskaya. Видимая мощность слоя 2 м (в бывшем карьере – 3,2 м). Отложения относятся к Новосемилетской свите (верхний карбон, московский ярус).

Все вышележащие слои приурочены к Кошеровской свите гжельского яруса.

Сл. 2. Тонкий слой глин, красных и зеленых, порой с крупными (до 10 см) гальками известняка. Мощность слоя не превышает 0,15 м.

Сл. 3. Доломит светло-коричневого цвета, слабо глинистый. В нижней части слоя встречены конодонты *Adetognathus* sp., *Idiognathodus toretzianus* Kozitskaya. Мощность слоя 0,6 м.

Сл. 4. Известняк светло-коричневый, доломитизированный, с большим количеством крупных раковин фузулинид. В кровле слоя найдено большое количество следов ихнофоссилий *Zoophycos* и раковин брахиопод. Среди конодонтов встречены *Idiognathodus toretzianus* Kozitskaya, *Streptognathodus pawhuskaensis* Harris et Hollingsworth. Среди фузулинид преобладают *Quasifusulina longissimi* Moller, *Q. ultima* Kanmera, *Q. eleganta* Shlykova и др. Мощность 0,5 м.

Сл. 5. Известняк желтовато-серый, беловатый, с видимыми зернами глауконита. Содержит многочисленные конодонты *Streptognathodus pawhuskaensis* Harris et Hollingsworth, *Idiognathodus tarsus* Ellison. Фораминиферы немногочисленны. Мощность 0,1 м.

Сл. 6. Известняк желтовато-серый, биокластовый, слабо доломитизированный. Наблюдаются удлиненные коричневатые конкреции кремня. В подошве слоя может присутствовать тонкая (до 1 см) прослойка глины зеленого цвета. Комплекс конодонтов не отличается от предыдущего слоя. Мощность 0,4 м.

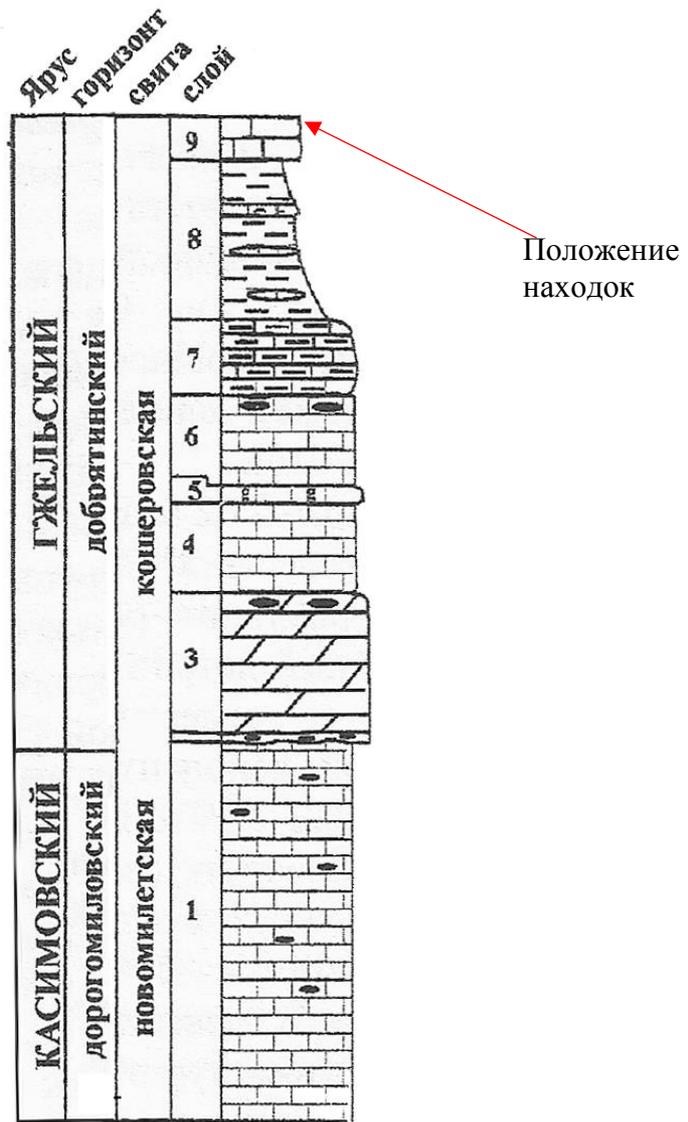


Рисунок 35. Послойный разрез Гжельского карьера (Алексеев и др., 2015).

Сл. 7. Мергель желтовато-коричневый, глинистый известняк с характерной линзовидной и волнистой слоистостью. Породы содержат многочисленные окремненные раковины брахиопод, скелеты ветвистых и сетчатых мшанок, одиночных кораллов ругоз. Мощность 0,4 м.

Сл. 8. Глина зеленовато-коричневая, участками уплотненная, карбонатная, с тонкими (5–7 см) линзовидными прослоями желтовато-коричневого грубодетритового известняка (темпеститы). Глины и известняки содержат много скелетов одиночных ругоз, мшанок, раковины брахиопод, криноидный дебрис и целые чашечки. Содержит большое скопление крупных раковин фузулинид *Rauserites rossicus* Schellwien. Появляются редкие мелководные конодонты *Adetognatus*. Мощность 0,8 м.

Сл. 9. Известняк коричнево-желтый, иногда серый и красноватый. Тонкозернистый, содержит крупные (до 20 см) конкреции кремня. Слой сохранен в виде отдельных блоков, нередко смещенных друг относительно друга. Содержит только конодонты рода *Adetognatus*. Мощность 0,3 м.

Изучаемый материал был отобран из слоя 9 и представлен 4 экземплярами *G. rouilleri*.

Ямской карьер

Правый берег р. Пахры в 1,5 км ниже д. Ям, Домодедовский район, Московская область
(55.491906 / 37.751504)

Существовал с 1920-х годов до середины 1970-х годов. Детальное изучение вскрытого в нем разреза никогда не проводилось. Более или менее полное описание дали В.А. Апродов и А.А. Апродова (1963). От дна карьера, располагавшегося в 3 м выше уровня р. Пахры, вскрывались белые органогенно-обломочные известняки с прослоями гороховидных разностей общей мощностью 5,0 м. Выше залегает маломощный пласт мергеля (0,3 м), перекрытый желтоватым доломитом (1,7 м).

В известняках встречены частые остатки кораллов, и особенно они интересны находками морских лилий (Миранцев, Арндт, 2013).

В настоящее время через рекультивированный карьер проходит шоссейная дорога, соединяющая каширское шоссе у д. Ям с Горками Ленинскими (рисунок 32, 4). А.А. Эрлангер собирал фоссилии в неглубоких трещинах к востоку от шоссе, вскрывавших белые рыхлые грубозернистые известняки, скорее приуроченных к нижней части известняков.

Некоторые обнажения доступны до сих пор в непосредственной близости от карьера во вскрытых ямах, и остальная часть исследуемых экземпляров происходит именно оттуда.

Ископаемые ругозы зачастую находятся отдельно от слоя, будучи вымытыми (вероятность переотложения маловероятна). Хорошая сохранность свидетельствует о благоприятных условиях осадконакопления, а обособленное нахождение — о сильной вымываемости вмещающего слоя, что говорит о его рыхлости. Вполне вероятно, что кораллы преимущественно встречаются в заполненных детритом полостях.

Изучаемый материал относится к нижней подсвите коробчеевской свиты мячковского горизонта московского яруса среднего карбона и представлен 32 экземплярами *B. conicum* и 16 экземплярами *A. cavum*.

Глава 5. Методы изучения

Первые классические работы по палеонтологии, включающие описания кораллов наряду с многими другими группами беспозвоночных, в частности объемные труды Германа Адольфовича Траутшольда и Фишера фон Вальдгейма, основаны на описании внешнего строения их скелетов. Более поздние работы, сконцентрированные непосредственно на изучении группы, задают определенные критерии составления палеонтологических описаний: родовое и видовое определение, а также зачастую и описание для многих семейств, основывается на внутреннем строении их скелетов, что непосредственно связано с сильной изменчивостью формы кубка или колонии, нарушениями однообразности роста эпитеки, зависящих от факторов внешней среды.

Современное изучение ругоз основано на нескольких основных принципах. Единого регламента и плана описания ругоз в литературе не существует, однако есть характерные принципы составления палеонтологических описаний. В первую очередь, предполагается детальное изучение внешней части сохранившегося скелета: размер и форма кубка или колонии, характер и скульптура внешней стенки, глубина и диаметр чашечки, наличие или отсутствие, форма и характер рубцов прикрепления, корневых выростов, каблучка прирастания, а в некоторых случаях крышечки. Внутренняя часть сохранившегося скелета является наиболее важной с точки зрения таксономической диагностики, но в то же время ее изучение сильно затрудняет исследование.

Для детального изучения внутренней структуры и строения скелета предполагается изготовление продольных и поперечных тонких срезов, изучаемых в проходящем свете для получения необходимой детализации. Об основных правилах распиловки упоминается и в некоторых работах Добролюбовой (1936, 1937), а также в Основах Палеонтологии (Сошкина, 1962). В некоторых случаях изготовление так называемых шлифов сильно затруднено, и предполагается изготовление менее детализированных пришлифовок, просматриваемых при косом освещении.

Методика изготовления шлифов и пришлифовок и соответствующих им ацетатных пленок и зарисовок на сегодняшний день является единственно применимой ко всем группам ископаемых кораллов.

В ходе работы над изучением группы автор столкнулся с тем, что широко используемая еще с 30-х годов прошлого века методика шлифования материала во многом

требует усовершенствования ввиду появления новых материалов и аппаратов. Описанию всех проводимых экспериментов и используемых методик посвящена данная глава.

5.1. Первичная подготовка материала

Первичная подготовка экземпляра для детального изучения формы образца и его внешней стенки, проведения замеров и выделения возможно присутствующих наростов, а также для изготовления фотографий внешнего вида, зачастую требовала механической или химической препарации, которая проводилась лишь в тех случаях, если исходная сохранность материала это позволяла. Часть материала ввиду плохой сохранности и рыхлости обработке не подвергалась вовсе. Способ удаления горной породы выбирался в том или ином случае в зависимости от химического состава вмещающего материала, степени поврежденности кораллитов, рыхлости и т.д.

Наиболее рыхлый материал (рисунок 39) удалялся с помощью ультразвуковой ванны ПСБ-1335-05 мощностью 200 Вт. Сильно окремненные экземпляры с крепкой стенкой позволяли удаление карбонатного материала вмещающей горной породы раствором 6% уксусной кислоты, согласно следующей химической реакции:



Рисунок 39. Экземпляр № 5598/185, из Воробьевского карьера, Тверская обл., в котором при снятии горной породы в ультразвуковой ванне наряду с *Bothrophyllum conicum* были обнаружены остатки морского ежа

Удаление плотной и твердой породы осуществлялось механическим путем. Крупные частицы породы снимались с помощью бормашины Foredom 2006 LK с мотором SR и насадками: крупная щетка, мелкая щетка, металлическая щетка, тонкая игла; детальная чистка эпитеки проводилась более точно при помощи тонких иголок и резаков по дереву. Для сильно окремненных экземпляров использовалась полировочная чистка с помощью бормашины с насадкой в виде мягкой щетки, растворенных шлифовальных порошков и брусковых полировочных паст Luxi оранжевого, синего и черного цветов.

Экземпляры, подготовленные для дальнейшего изучения, были замерены штангенциркулем по нескольким параметрам (длина, диаметр и глубина чашки) и подготовлены к фотографированию с помощью груши для удаления мелких частиц.

5.2. Классические методы

Основной методикой изучения ископаемых кораллов на сегодняшний день является шлифование. На рисунке 40 показана схема распиловки с минимальным количеством шлифов для одного экземпляра размера порядка 5 см. Шлифы делались сериями из нескольких поперечных и как минимум одного продольного, что позволяло отследить крупные фактические изменения строения скелета в онтогенезе. Продольные шлифы проводились строго перпендикулярно осевой части скелета коралла по линии наименьшей кривизны (Сошкина, 1952), где нет фоссулы.

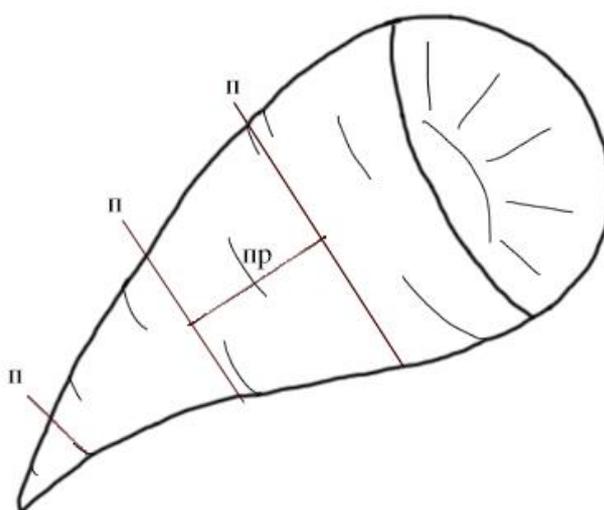


Рисунок 40. Схема распиловки скелета одиночного коралла, где: п – продольный разрез, пр – поперечный

Шлифование образцов производилось собственноручно автором в несколько этапов. В начале делались распилы с помощью закрепленного диска на пиле. Далее поверхность, которая непосредственно прикреплялась к стеклу, полировалась на полировочных дисках на аппарате шлифования с помощью двух порошков разной гранулярной размерности. Окончательная полировка поверхности происходила на стекле с применением наиболее тонкого порошка. Поверхность некоторых экземпляров была пришлифована и полировалась с помощью триммера Foredom 400. На специально установленную балку с резьбой устанавливалась круглая полимерная подложка (в некоторых случаях — насадка алмазной пилы). На полимерную подложку при помощи двустороннего скотча прикреплялся лист абразива, начиная от наиболее крупнозернистого наждачного круга, заканчивая тонким полировочным кругом. Тонкая полировка позволила создать эффект “мокрого стекла”, выделяя основные диагностические признаки, сделав поверхность глянцевой.

Готовый и выровненный распил сушился на грелке Struers, разогревался вместе со стеклом на плите и крепился с помощью растопленного канадского бальзама при помощи двух одновременно используемых пинцетов. После окончательного затвердевания бальзама неприкрепленная к стеклу часть спила стачивалась на диске до удовлетворительной толщины и окончательно полировалась на стекле для получения эффекта «мокрого стекла», увеличивающего контрастность при фотографировании. Такие шлифы в результате позволяют хранение в непокрытом виде и не требуют использования покровных стекол для сохранности.

Каблучки прирастания и кончики кораллов, а также некоторые почки и просто небольшие особи изучались с помощью пришлифовок. Экземпляр или его предварительно отделенный фрагмент тщательно очищался от вмещающей породы, промывался водой и протирался спиртом. После всех предпринимаемых мер по подготовке образца к обработке экземпляр устанавливался в специальной подложке из пластика со снимаемой нижней частью (крышкой) и далее равномерно и постепенно погружался в эпоксидную смолу до тех пор, пока смола полностью не закрывала его самую высокую точку. Все экземпляры заливались сериями по 4, и устанавливались в аппарат Struers CitoVac для искусственного создания вакуума и необходимого давления в 2 Атм, что позволяет эпоксидной смоле равномерно распределиться по внутренним полостям скелета коралла, а также избежать появления пузырьков воздуха.

Подготовленные экземпляры отчищались от лишней эпоксидной смолы и в дальнейшем постепенно шлифовались. Каждый новый этап был сфотографирован, что позволило иметь серию снимков поперечных срезов с шагом 0,2 мм.

Для увеличения контрастности шлифовок была проведена серия экспериментов с использованием ювелирных красителей (рисунок 41) для полудрагоценных камней и эпоксидных смол, что в дальнейшем было использовано для применения нового подхода к микротомографии (см. далее).

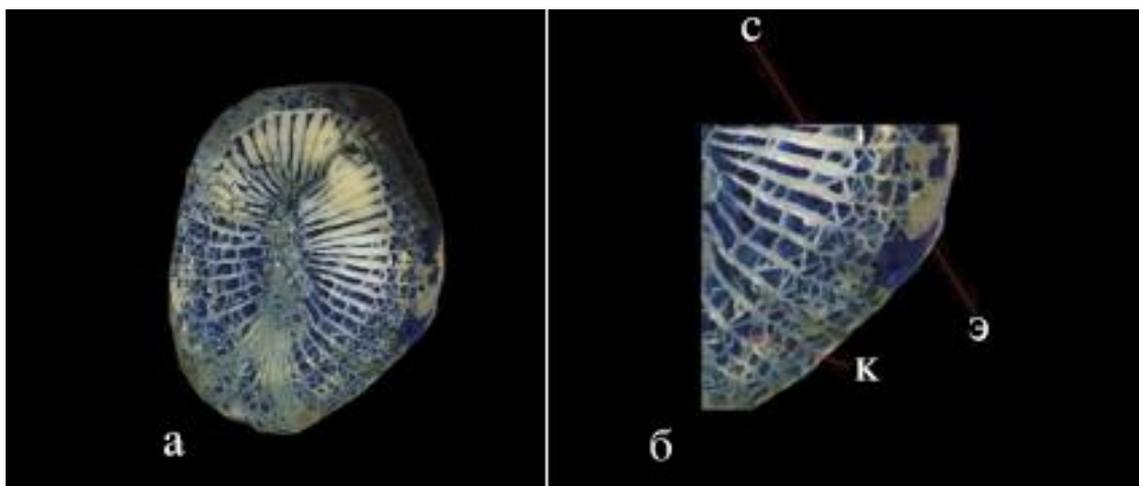


Рисунок 41. Покрашенный с помощью синего ювелирного красителя экземпляр *Bothrophyllum conicum* (экз. № 5598/225, из Касимовского карьера, Рязанская обл.), где: а – целый срез в натуральную величину, б – фрагмент среза $\times 1,1,7$, на котором отмечены буквами: к – краситель (полости между скелетными элементами, окрашены), с – скелетные элементы (не окрашены), э – крупные полости, пропитанные эпоксидной смолой

5.3. Фотографирование

Имеющиеся в коллекции экземпляры фотографировались в несколько этапов: до обработки и после. Целые экземпляры были сфотографированы с нескольких позиций (общий вид, вид со стороны чашечки, рубцы прикрепления и др.). Для удаления пыли перед фотографированием экземпляры протирались спиртом, лишние частички удалялись струей воздуха с помощью груши.

Использовались два различных фотоаппарата: Nikon D800 с объективом 60 мм и Canon EOS 60 D с объективом 18–200 мм, в редких случаях проводилось напыление, производимое хлоридом аммония, получаемым в вытяжном шкафу благодаря взаимодействию соляной кислоты и водного раствора аммиака: $\text{NH}_3 + \text{HCl} = \text{NH}_4\text{Cl}$.

Далее экземпляры закреплялись на предметных стеклах различного размера с

помощью пластилина (для крупных) и его обезжиренного аналога (для небольших) экземпляров. Предметные стекла устанавливались на специальной платформе, для масштаба на штативе закреплялась линейка. Выполнялась серия от 30 до 100 фотографий с изменением резкости на одном объекте. Полученные серии фотографий были скомпонованы в программе Helicon Focus 6.2.2 и преобразованы в рабочий формат изображений. Дальнейшая обработка готовых фотографий с целью улучшения полученного изображения была произведена в программе Adobe Photoshop.

Шлифы и пришлифовки зачастую фотографировались тем же путем, однако в редких случаях была опробована методика использования сканирующей электронной микроскопии на электронном микроскопе TESCAN в лаборатории электронной микроскопии ПИН РАН (рисунок 42).

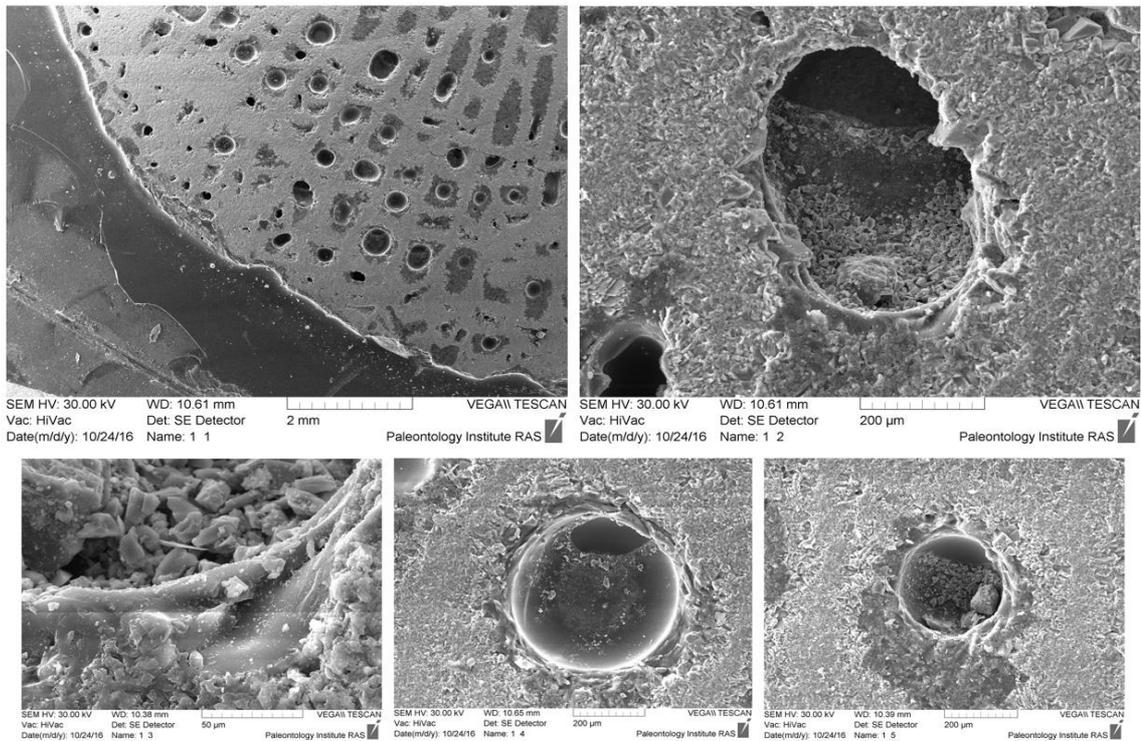


Рисунок 42. Фотографии участков готового шлифа поперечного сечения *Bothrophyllum conicum* (экз. № 5598/105, из Воробьевского карьера, Тверская обл.), сделанная на сканирующем электронном микроскопе TESCAN в лаборатории электронной микроскопии ПИН РАН

Фотографирование готовых шлифов ругоз для получения новых данных о микроструктуре септального аппарата оказалось неоправданным, поскольку для получения информативных результатов требовалось предварительное химическое травление шлифов, приводящее к их разрушению. В то же время, большое количество фотографий целых экземпляров (рисунок 43), преимущественно ювенильных особей, было получено именно этим путем.

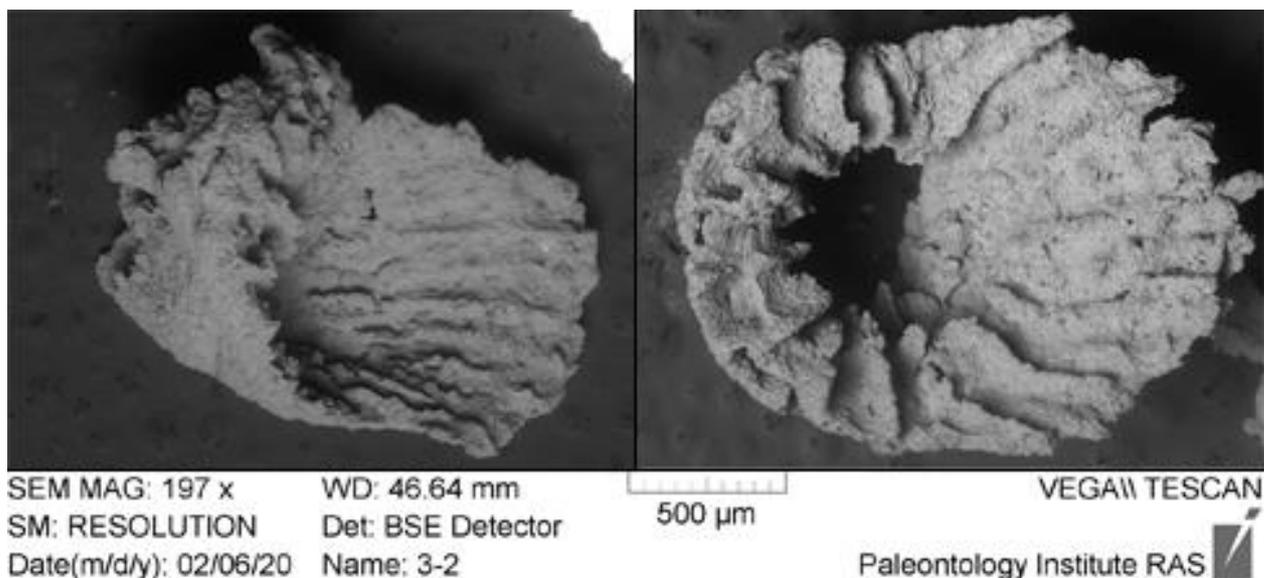


Рисунок 43. Фотографии ювенильных особей (экз. GIT № 7/63 и 7/64, Эстония), сделанные на сканирующем электронном микроскопе TESCAN в лаборатории электронной микроскопии ПИН РАН

5.4. Новые подходы к микротомографии

На сегодняшний день проблемой изучения кораллов является необходимость изготовления последовательных срезов. Шлифование часто затруднено небольшими размерами отдельных экземпляров или их фрагментов, важных для изучения. Другим отрицательным аспектом методики является полное или частичное разрушение образца, что не позволяет его дальнейшее переизучение. При необходимости получения последовательных детальных ультратонких срезов предполагается изготовление пришлифовок, не отличающихся большой информативностью, или ацетатных пленок.

Поскольку основной тематикой работы является изучение регенеративных процессов, было необходимо получение последовательности роста некоторых почек на экземплярах, что, в свою очередь, напрямую связано с детальностью и количеством срезов. Наиболее тонкие фактические срезы в настоящее время можно получить путем применения микротомы: инструмента для приготовления ультратонких срезов. Методика являлась бы достойной альтернативой пришлифовкам, но не была применена по ряду причин: хрупкость и рыхлость материала, приводящие к большой вероятности разрушения образцов; высокая твердость экземпляров (максимальная твердость, позволяющая ножу беспрепятственно изготавливать срезы, не должна превышать твердость эпоксидной смолы, порядка 3 по шкале Мооса. Для чистого известняка без примесей твердость также составила бы 3, однако

химический состав изучаемых экземпляров показывает наличие кремния, увеличивающего твердость до интервала от 3,5 до 7). Таким образом, нож микротомы не может использоваться для изготовления срезов изучаемых ругоз.

Следующей альтернативной методикой, позволяющей получение виртуальных ультратонких срезов, сохраняя исходный образец, послужила рентгеновская микротомография (Slabby, 2014; Rasicot, 2016, и др.), проводимая в лаборатории ПИН РАН на рентгеновском микротомографе SkyScan 1172. Образцы закреплялись на столике при помощи специальной подушки, реже – пластилина. После закрепления экземпляр помещался в сканирующую часть томографа и выравнивался по центру области сканирования. Полученные в ходе работы результаты анализировались с помощью нескольких программ. Data Viewer 1.4.4 позволила получение продольных и поперечных срезов, в то время как трехмерные реконструкции были получены с помощью C: Amira 3D Models.

Методика применения рентгеновской томографии для изучения внутренней структуры скелета кораллов была опробована на нескольких экземплярах из каждого местонахождения. В литературе неоднократно встречаются случаи сканирования кораллов, однако большая часть не дает положительного результата (Baars, Poog, 2012; Zapalski, Dohnalik, 2003). В редких случаях естественная сохранность ругоз позволяет получение качественных срезов (Pakhnevich, 2017). Для установления необходимых типов сохранности для сканирования были просмотрены экземпляры, собранные с различных местонахождений.

Одним из важнейших факторов, влияющих на результат томографии ругоз, является степень окремненности кораллита и материала, заполняющего полости между скелетными элементами. Наименее окремненные и более хрупкие ругозы обычно представлены известковыми скелетами с заполненными известковым материалом пустотами между скелетными элементами, как ругозы из Касимовского карьера, и не дают при сканировании положительный результат. Более окремненный скелет ругоз, представленный богатым кремнеземом известняком с известковым материалом между скелетными элементами, в частности в Воробьевском карьере, также не дает положительного результата томографии. В редких случаях окремнение затронуло не только скелет, но и заполняющую пустоты вмещающую породу (Гжельский карьер), что также не позволяет получение высококачественных срезов, за исключением нескольких ранних стадий (рисунок 44, фиг. а). Для сравнения также был просмотрен пиритизированный экземпляр *Palaeosmilia* sp.

(рисунок 44, фиг. б) из нижнего карбона окрестностей г. Боровичи (левый берег р. Мста, Новгородская обл.), который дал положительный результат при сканировании.

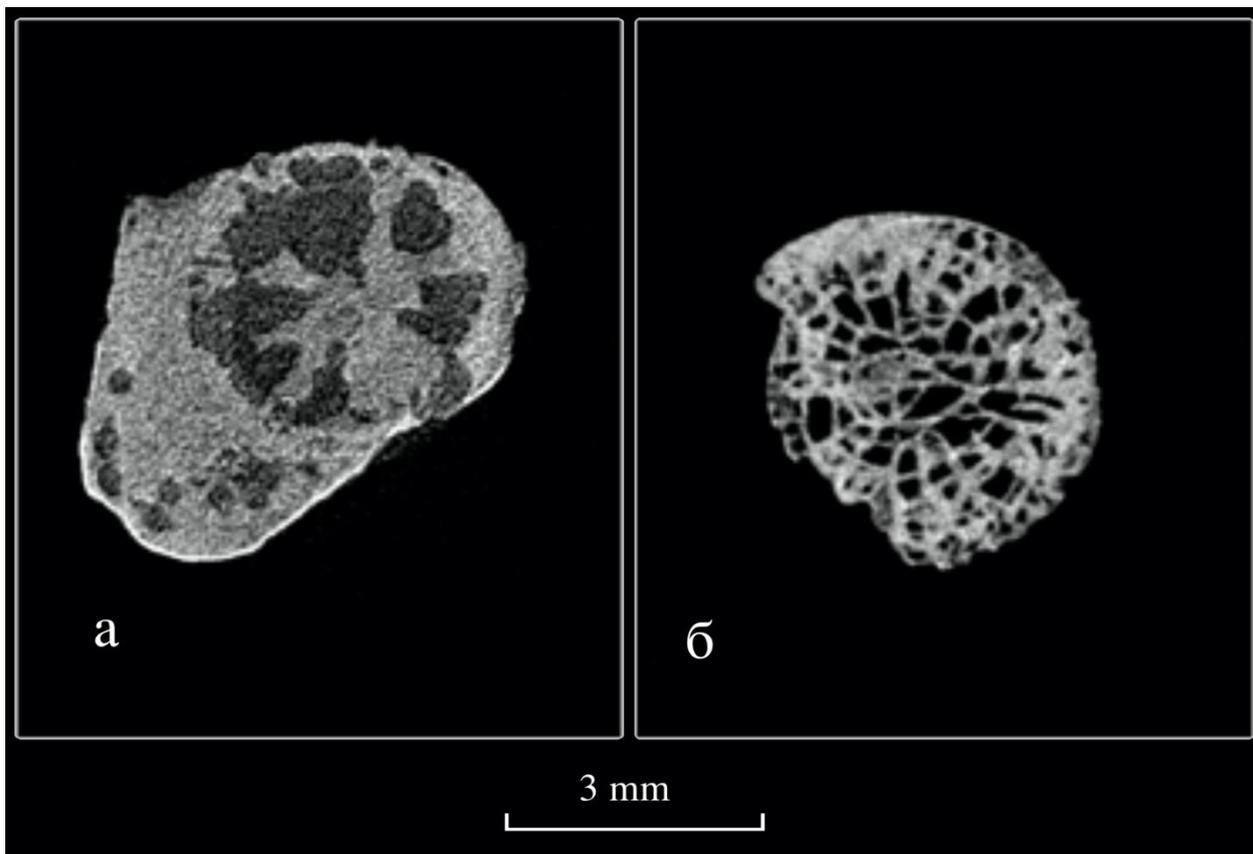


Рисунок 44. Виртуальные поперечные срезы: а – срез *Gshelia rouilleri* Stuckenberg, 1888 (экз. № 5598/212, верхний карбон Гжельского карьера), б – срез *Palaeosmilium* sp. (экз. № 5598/803, нижний карбон окрестностей г. Боровичи).

Наилучший результат дали экземпляры, собранные в Ямском карьере — практически или вовсе не окремненные, с внутренними пустотами, не заполненными породой. Каждый изучавшийся в томографе экземпляр дал положительный результат. Таким образом, был выявлен наилучший тип сохранности кораллов для изучения на томографе – либо не замещенный иными материалами, известковый с пустотами, либо – пиритизированный. Окремнение, зачастую затрагивающее не только скелет кораллита, но и материал, заполняющий пустоты между скелетными элементами, а также вмещающую горную породу, не позволяет получить высококонтрастные срезы.

В целом методика дала положительные результаты, но большое ограничение по сохранности материала не позволяло получить те же результаты для существенного объема образцов. Было решено повышать исходную контрастность материала, основываясь на проделанной ранее работе по покраске материала ювелирными красителями.

Метод и приборы

Имеющийся в ПИН РАН микротомограф SkyScan 1172 основан на стандартном принципе рентгеновского томографического сканирования, где микрофокусная рентгеновская трубка освещает объект, закрепленный на вращающемся столике, а настроенная рентгеновская камера фиксирует увеличенные теневые проекции объекта под разными углами. Используя полученные проекции, осуществляется реконструкция виртуальных сечений объекта под разными углами, включая получение продольных и поперечных виртуальных срезов. Согласно заявленным характеристикам, микротомограф имеет 16 мегапиксельную рентгеновскую камеру. Мощность источника рентгеновского 20–100 кВ, 0–250 мкА, 10 Вт, фокальное пятно менее 5 мкм (около 4 Ватт). Предпочтительный размер сканируемых образцов не должен превышать 38 мм.

Настоящая методика основана на разности ослабления рентгеновского излучения различными элементами. Для усиления дифференцировки между скелетными элементами при сканировании была опробована методика контрастного усиления. Данная методика является неотъемлемой частью медицинских исследований внутренних органов и патологий, чаще всего с применением йодсодержащих контрастных препаратов.

Получение подходящего контраста для работы с микротомографом на каменном материале предполагало подбор тех элементов, которые будут отвечать следующим свойствам: высокая контрастность при рентгеновском излучении; невысокая интерактивность при контакте со средой (окисление, восстановление) или стабильность в среде; микро- и наноразмерность; низкая растворимость в пропитывающем растворе для получения осаждаемой на поверхности скелетных элементов взвеси.

В литературе встречено довольно большое количество работ об использовании контрастирования на мягких тканях в зоологии и ботанике (Leroux et al., 2009; Staedler et al., 2013; Gignac, Kley, 2014; Pauwels et al., 2013; и др.). Что касается твердых материалов, несколько чаще контрастирование используется на литологических образцах, включая использование иодида натрия (NaI) для выявления потоков жидкостей (Keklikoglou et al., 2019), добавление сплава Вуда (сплав олова, свинца, висмута и кадмия) для определения проницаемости песчаников (Wellington, Vinegar, 1987), использование хлорида цезия (Cs_2Cl_2) для визуализации связанной пористости кристаллических пород (Kuva et al., 2018) и простое замачивание образцов в воде (H_2O) для выделения области с различной

проницаемостью, позволяющей обнаружить фрагменты ископаемых (Zinsmeister, De Nooyer 1996).

Основным предположением для работы с контрастом на палеонтологическом материале было использование вещества из группы тяжелых металлов с высоким коэффициентом поглощаемости рентгеновского излучения. Для первой серии был использован цинк (коэффициент поглощения рентгеновского излучения чистым элементом 1.64) в стабильной форме оксида ZnO.

Результаты сканирования не дали положительного эффекта. Будучи довольно крупным элементом во взвеси, цинк не проник во внутреннюю полость скелета и преимущественно осел на поверхности внешней стенки, давая сильный пересвет на финальных изображениях.

Следующим элементом, легкодоступным в микро- и наноразмерности и часто используемым в ювелирном производстве как люминофор, был выбран элемент из группы лантаноидов церий (коэффициент поглощения рентгеновского излучения чистым элементом 5.79) в стабильной форме диоксида CeO₂.

Экспериментальное исследование и полученная технология

Свойства церия, предполагающие его успешное применение для контрастирования объектов перед микротомографией: высокая контрастность при рентгеновском излучении (высокий коэффициент поглощения рентгеновских лучей); стабильность в состоянии диоксида; доступная микро- и наноразмерность для проникновения во внутренние полости объекта и оседания на стенках пустот и пор; нерастворимость в пропитывающем растворе.

В качестве пропитывающего вещества был использован стабилизатор для древесины Анакрол-90. Из преимуществ этой пропитки стоит обозначить текучесть, позволяющую хорошее размешивание до состояния механической смеси с нерастворимым компонентом; высокую температуру застывания (90 градусов), без достижения которой пропитка может храниться продолжительное время; стабильность после достижения состояния полной полимеризации. Порошок двуокиси церия, по аналогии с упомянутой ранее покраской экземпляров ювелирными красителями с целью увеличения визуальной контрастности между скелетными элементами, был перемешан с пропиткой. В полученную смесь погружались образцы и выдерживались в вакууме до состояния анаэробной среды (выхода всех пузырьков воздуха). Для дальнейшего равномерного распределения пропитки во внутренних полостях, кораллы помещались на сутки в камеру под давлением в 2 атм. Для

фиксации полученного результата и затвердевания пропитки в полостях экземпляры были завернуты в фольгу и последовательно нагревались при температуре 90–110° в течение 4–6 часов в производственной печи до появления характерного едкого запаха.

Результаты

Пропитанные экземпляры практически неотличимы визуально от непропитанных, за исключением небольших участков затвердевшей смеси на поверхности образцов, что не затрудняет их дальнейшее изучение, и, при необходимости, легко счищается металлическим инструментом. Готовые экземпляры были подвержены предварительному очищению от внешних загрязнений пропитки и отправлены на сканирование в рентгеновском микротомографе.

В результате сканирования пропитанных двуокисью церия экземпляров выяснилось, что внутри каждого экземпляра, за исключением полностью окремненных, пропитка с электролюминофором заполнила все поры внутри вмещающей породы и осела на скелетных элементах (рисунок 45, фиг. б), частично подкрашивая вмещающую породу. При сканировании были получены высококонтрастные виртуальные срезы, позволившие выявить детальное расположение всех скелетных элементов и проследить их последовательные изменения. Поскольку данный контраст подбирался с учетом принципов рентгеновской томографии, а не частного состава экземпляров, высока вероятность применения пропитки по тому же принципу на любом другом палеонтологическом и литологическом материале.

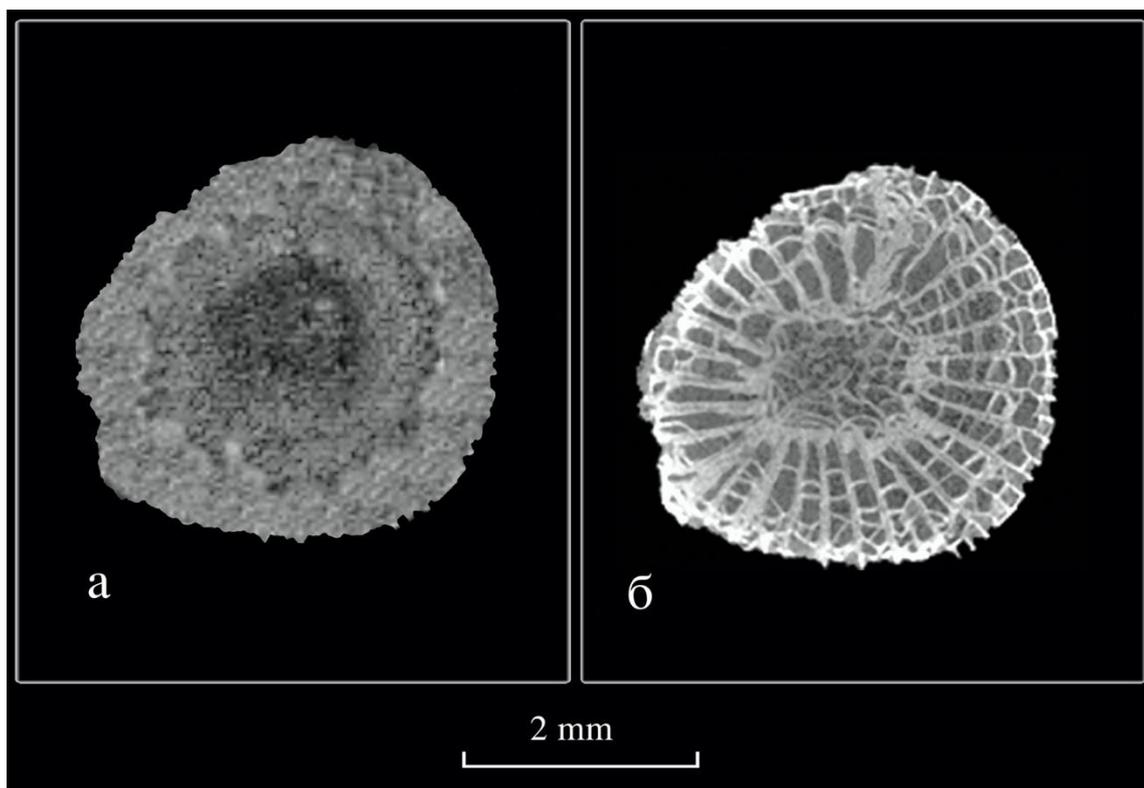


Рисунок 45. Виртуальные поперечные срезы *Bothrophyllum conicum* (Fischer, 1837) (экз. № 5598/228, средний карбон Касимовского карьера): а – неконтрастированный срез, б – контрастированный двуокисью церия

Таким образом, предоставлен новый подход к микротомографическому исследованию путем микротомографе путем предварительного внедрения электронного контраста (электролюминофора), подчеркивающего важные диагностические признаки при сканировании рентгеновскими лучами. Этот подход позволяет не только получить высококачественные виртуальные срезы для изучаемого в работе материала, но и в дальнейшем может быть использован для изучения других групп ископаемых животных. Это может быть достигнуто благодаря подходу автора к разработке нового метода контрастирования, основанного на свойствах рентгеновского микротомографа и не зависящего от характеристик изучаемого материала. Исключением, не позволяющим применение данной методики, является ископаемый материал с низкой степенью пористости (напр. высокая степень окремненности скелета), не позволяющий пропитке с контрастом глубоко проникать и оседать по внутренней части изучаемых экземпляров.

Глава 6. Аннотированный список изученных ругоз

Тип Cnidaria Hatschek, 1888

Класс Anthozoa Ehrenberg, 1834

Подкласс Rugosa Milne Edwards et Haime, 1850

Отряд Stauriida Verrill, 1865

Подотряд Arachnophyllina Zhavoronkova, 1972

Семейство Entelophyllidae Hill, 1940

Род Entelophyllum Wedekind, 1927

Типовой вид *E. articulatum* описан из позднего венлока – раннего лудлова Готланда (Lang et. al, 1940). Род представлен фацелоидными и дендроидными ругозами с длинными, радиально расположенными септами. Изначально включал восемь видов (Wedekind, 1927). Описан Стрельниковым (1964) как *Carinophyllum*. Ныне включает виды исключительно с парасидальным почкованием, за исключением *E. articulatum anglicum* (Jell, Sutherland, 1990).

Entelophyllum articulatum (Wahlenberg, 1821)

Табл. IV, фиг. 2; табл. VI, фиг. 2.

Неотип выбран Смитом и Трэмбертом (Smith, Tremberth, 1929) из неизвестного местонахождения и горизонта (Готланд). Фацелоидные колонии, состоящие из субцилиндрических кораллитов с длинными септами и небольшими диссепиментами (Jell, Sutherland, 1990).

Имеется 28 экземпляров из силура Эстонии: пржидольский ярус, региоярус Охессааре, местонахождение Охессааре (2 экз.); шейнвудский ярус, региоярус Яани, местонахождение Ундва (2 экз.); венлокский ярус, региоярус Джаагараху, местонахождение Сепайс (17 экз.); лудфордский ярус, региоярус Курессааре, местонахождение Кингиссепа (7 экз.).

Подотряд Calostylina Prantl, 1957

Семейство Lambelasmatidae Weyer, 1973

Тип рода выделен Д. Вейером в 1973 году. В 1963 был выделен неотип (Stumm, 1963). Это было поставлено под сомнение Вейером (Weyer, 1973). В третизах (Hill, 1981) в составе семейства *Lambelasmatidae* указаны два типовых рода (Flügel, 1995). Небольшие одиночные кубкообразные ругозы с тонкой стенкой и выраженными септальными бороздами на поверхности. Из скелетных элементов присутствуют только септы, часто встречается большое количество стереоплазмы, формирующее септальные утолщения и радиальные кольца на периферии у основания септ.

Род *Lambelasma* Weyer, 1973

Одиночные кубкообразные ругозы примитивного строения. Эпитека плотная, изнутри может быть утолщена стереоплазмой. На поверхности эпитеки сильно выраженные септальные борозды. Внутренняя часть скелета представлена слабо развитыми септами, зачастую утолщенными стереоплазмой на всем протяжении.

Lambelasma sp. из дарривильского яруса среднего ордовика Ирана в настоящее время считается первым представителем ругоз в их геологической истории (Vaars et al., 2013). Род распространен в среднем и верхнем ордовике Ирана, материковой Эстонии и Ленинградской области России (местонахождение Скарятин гора на границе России и Эстонии).

Lambelasma atavum (Kaljo, 1958)

Табл. I, фиг. 2

Примитивные однозонные ругозы с тонкой стенкой, отсутствующим столбиком и днищами, без диссепиментов. Из характерных для ругоз особенностей строения скелета обнаруживается примитивный септальный аппарат, сложенный укороченными септами первого и второго порядков, в редком случае достигающих в длину хотя бы трети центральной зоны коралла. Некоторые септы сильно утолщены стереоплазмой. Около чашечки септальный аппарат практически редуцируется, в результате чего септы сильно

укорочены, иногда отсутствуют. Вид представлен исключительно одиночными экземплярами.

Имеется 1 экземпляр из ордовика Эстонии: катийский ярус, региоярус Оанду, местонахождение Харьюмаа.

Lambelasma sp.

Экземпляр № GIT 406-1272-1 из верхнего ордовика (катийский ярус) Эстонии, разрез Куллаару, представлен сростком двух одиночных ругоз рода *Lambelasma*, окруженным по периферии на ранних стадиях роста скелета мшанками (предположительно, *Stigmatella massalis* Bassler, 1911). Ввиду последнего факта, а также небольшого размера экземпляра (2,5 см), изготовление шлифов не представляется возможным на данном этапе исследований, что не позволяет определить экземпляр до вида. Образец представлен двумя представителями ругоз рода *Lambelasma*, сростшимися по поверхности внешней стенки, вероятно с частичным ее слиянием и объединением. Чашечки глубокие, форма экземпляров кубкообразная, свидетельствует об отсутствии деформаций в местах прикрепления друг к другу, и, соответственно, взаимной конкуренции. Эпитека тонкая, простая, пронизанная септальными бороздами и вдоль линии роста кораллитов, на ней отмечаются борозды (руги), в некоторых случаях сопровождаемые слабыми изменениями в диаметре кораллита в сторону его уменьшения. Вероятнее всего, такие уменьшения являются результатом компенсаторной регенерации или омоложения, следовательно неблагоприятные условия внешней среды не позволяли кораллитам развиваться нормально, что и могло привести к утолщению эпитеки и их слиянию друг с другом. Это говорит о том, что регенеративные процессы ругоз характерны и для древнейших их представителей.

Совместный рост представителей рода *Lambelasma* и мшанок, в частности *Stigmatella massalis* Bassler, 1911, *Orbignyella germana* Bassler, 1911 и др. уже рассматривался в литературе (Vinn et al., 2016; 2017; 2018). Для ордовика такие ассоциации были не редкостью, в том числе и для других родов ругоз. Единственным выводом о непосредственной роли ругоз в таких сростках обозначена их позиция в качестве субстрата. Вопрос об участии ругоз в изучаемом образце сложно проследить без повреждения экземпляра, однако при просмотре сделанных в раннее упомянутой работе шлифов и детальном рассмотрении имеющегося в работе сростка становится очевидным факт, что ругозы не отвечали на вмешательство мшанок и росли автономно. Об этом свидетельствует отсутствие эпитекальных утолщений в местах контакта кораллита с мшанками, а также

отсутствие нарушений в строении септального аппарата на периферии. Известны случаи нескольких типов взаимодействия ругоз с другими ругозами или иными группами животных. При доброжелательном контакте стенка ругоз становится тоньше, позволяя взаимообмен, то есть отношения скорее симбиотические. При неблагоприятном контакте, в частности у сростка *B. conicum*, описание которого присутствует в работе, стенка ругоз становится толще, в том числе за счет деформации периферийных септ в зоне повреждения, что свидетельствует о конкурентном взаимоотношении между двумя организмами. Полное отсутствие ответа ругоз на внешний раздражитель может свидетельствовать о двух вероятных версиях: в первом случае живые ругозы не продолжают существование, а наличие мшанок никак не влияет на их рост и не требует защитной реакции (т.н. прижизненный субстрат), во втором – погибший скелет ругозы был использован как субстрат (т.н. постмортальный субстрат). В данном случае ругозы однозначно выступали в качестве субстрата для продолжительного роста мшанок, однако свидетельствовать о том, был ли этот субстрат прижизненным или постмортальным, на данный момент невозможно.

Подотряд Caniniina Wang, 1950

Семейство Bothrophyllidae Fomichev, 1953

Кораллы одиночные, конические, на эпитеке отмечаются поперечные морщинки. Септы примыкают к внешней стенке, главная септа длиннее остальных. В зоне дниц септы утолщены стереоплазмой во всех квадрантах или только в главных; в пределах диссепиментариума септы тонкие, искривленные. На молодых стадиях фосула слабо выражена, главная септа срастается с противоположной. Диссепиментариум на периферии состоит из очень мелких диссепиментов. Днища сильно расщеплены и обычно приподняты к оси. Столбик пластинчатый, развивается из главной септы, с ростом усложняется или исчезает.

Род *Bothrophyllum* Trautschold 1879

Типовой вид определен Траутшольдом (Trautschold, 1879). Одиночные формы. Главная септа присутствует во всех стадиях неотенического роста личинки. Внутренние зоны нескольких основных септ подходят к оси кораллита до наступления ранней взрослой

стадии, в поздней стадии осевая область может быть свободна от септ. Основная фосула нечеткая. Осевая структура нечеткая, состоит из внутренних краев основных септ и осевых табул, может постепенно уменьшаться в процессе роста. Днища могут отсутствовать в некоторых частях коралла, в то время как в остальных — хорошо развиты. Фосула хорошо выражена, однако на расположение септ никак не влияет.

Род был ревизован и включает большое количество синонимов. Приведено в работе Е. Федоровски (Fedorowski, 2016).

Bothrophyllum conicum Fischer von Waldheim, 1837

Табл. XII, фиг. 1-2; табл. XIII, фиг. 1, 3-4; табл. XIV, фиг. 1-5; табл. XV, фиг. 1-4; табл. XVI, фиг. 1-4; табл. XVII, фиг. 1-4; табл. XVIII, фиг. 1-5; табл. XIX, фиг. 1-5; табл. XX, фиг. 1-3; табл. XXI, 1-4; табл. XXIV, фиг. 1; табл. XXV, фиг. 1; табл. XXVI, фиг. 1-2; табл. XXVII, фиг. 1-2; табл. XXVIII, фиг. 1-2; табл. XXIX, фиг. 1-2; табл. XXX, фиг. 1-2; табл. XXXI, фиг. 2; табл. XXXII, фиг. 2; табл. XXXIII, фиг. 1; табл. XXXVI, фиг. 1-3.

Голотип см. в работе А.Б. Ивановского (1987).

Кораллы разнообразных форм и размеров, в среднем — размерами порядка 5–7 см. Экземпляры, отобранные из Касимовского карьера, в длину достигают до 20–25 см, однако зачастую встречаются лишь обломками крупных размеров, до 10 см в поперечном сечении. Экземпляры из Ямского карьера, напротив, представлены лишь карликовыми формами, во взрослых стадиях не превышающими в размере 2–3 см. Эпитека довольно тонкая, зачастую гладкая, несущая большое количество структурных элементов. Морщинки неглубокие, слабо различимы и продольные бороздки на эпитеке.

Септы первого порядка преимущественно длинные, достигают либо практически достигают центра коралла. Главная септа зачастую отличается от септ второго порядка, либо меньшей длиной и шириной, либо, наоборот, крупнее. Противоположная септа длиннее септ первого порядка, на некоторых шлифах пересекает центральную зону коралла и соединяется с главной септой. Септы второго порядка закладываются на неанической стадии, формируя короткие зубчики по периферии. Диссепиментарий появляется, в первую очередь, в двух противоположных квадрантах. После чего образует широкое кольцо, зачастую неравномерно. Для рода *B. conicum* характерно большое количество выделяемых подвидов, описанных О.Л. Коссовой (2001).

Средний и верхний карбон Московской синеклизы и Донецкого бассейна.

Имеется 128 экземпляров из среднего карбона: московский ярус, подольский горизонт, улитинская свита, Воробьевский карьер (54 экз.); московский ярус, нижняя

подсвета коробчеевской свиты мячковского горизонта, Ямской карьер (32 экз.); 42 экземпляра из верхнего карбона: нижняя часть касимовского яруса (воскресенская свита), Касимовский карьер. Среди изученного материала экземпляры из Ямского карьера сильно отличаются внутренним строением. Было выявлено нехарактерное количество ювенильных и карликовых форм с регенеративным почкованием, детально описанных далее.

Bothrophyllum stuckenbergi (Kabakovich, 1937)

Табл. XXII, фиг. 3; табл. XXIII, фиг. 2; табл. XXVII, фиг. 5; табл. XXVIII, фиг. 3.

Голотип указан в работе Кабакович (1937).

Крупные, чаще ширококонические, слабо согнутые кораллы. Чашки у всех кораллов глубокие. Эпитека толстая с большим количеством концентрических морщин и неглубокими редкими пережимами. Септы начинаются у внешней стенки и простираются к центру, около которого часто прерываются сильно выпуклыми, расщепленными днищами. На молодых стадиях, к центру от внутренней стенки, они сильно утолщены стереоплазмой, так что в главных квадрантах почти сливаются, оставляя только узкие щели между собою. На взрослых стадиях стереоплазма в значительном количестве отлагается только в главных квадрантах около главной септы. В противоположных квадрантах септы почти или совсем свободны от неё. В диссепиментариуме стереоплазма не отлагается. Главная септа приблизительно в три раза короче других септ первого порядка. Фоссула везде выражена довольно хорошо. На молодой стадии она узкая, почти заполненная стереоплазмой; на взрослой — широкая, открытая.

Противоположная септа значительно длиннее других септ первого порядка, пересекает центр коралла, но до главной септы не доходит. Короткие септы второго порядка сближены с соседними септами противоположных квадрантов и примыкают к ним центральными концами. На взрослой стадии они так же, как на молодой, хорошо выражены.

Имеется 8 экземпляров из московского яруса среднего карбона: подольский горизонт, улитинская свита, Воробьевский карьер.

Род *Gshelia* Stuckenberg, 1888

Кораллы различных размеров, от небольших до довольно крупных (порядка 20 см).

По форме — прямые, слабоизогнутые кубки. Эпитека гладкая, местами несет концентрические морщины, пережимы. Септы двух порядков. Септы первого порядка длинные, зачастую достигают столбика. Септы второго порядка несколько короче, могут быть слабо развиты. Диссепиментарий присутствует на взрослой стадии, зачастую состоит из одного — двух рядов диссепиментов различной величины. Днища редкие (порядка 3–4 на 1 см), зачастую сильно расщеплены. Центральная зона коралла занята массивным столбиком овальной формы. Столбик образуется из утолщенного конца главной септы, с которым остается связана на всём протяжении жизни коралла.

Пермь Китая, пермь и карбон России, Норвегии, США.

Gshelia rouilleri Stuckenberg, 1888

Табл. XXXIV, фиг. 1; табл. XXXV, фиг. 1–3.

Лектотип выделен А.Б. Ивановским (1984).

Кораллы довольно больших размеров (до 15–20 см в длину), изогнутые. Зачастую каблучок прирастания загибается сильнее остальной части коралла в сторону его роста (обратную от точки произрастания). Ширина поперечного сечения практически неизменна на всём протяжении роста коралла, наибольшей изменчивости достигает на самых ранних и ювенильных стадиях. Для эпитеки характерно большое количество пережимов, довольно ярко выраженных. Также на ней отмечаются слабые концентрические морщинки, вздутия. Зачастую кораллы данного вида сильно сдавлены в центральной части, образуя, таким образом, в поперечном сечении не округлую форму, а практически овальную.

Септы первого порядка довольно длинные, однако центральную полость коралла оставляют свободной, не доходя до неё. Септы второго порядка короткие, не выходят за пределы диссепиментариума, и, в среднем, составляют порядка трети длины септ первого порядка. Диссепименты на протяжении роста коралла слабо изменчивы. На взрослых стадиях формируют широкое кольцо из небольших диссепиментов неправильной формы. Кольцо диссепиментариума зачастую сужается у главной септы. На молодых стадиях ширина кольца диссепиментов значительно уже, и увеличивается с ростом коралла.

Днища довольно широкие и выпуклые, в центральной части преимущественно плоские. Днища изгибаются и расщепляются довольно слабо, чуть сильнее происходит расщепление в области удлинения септ. Внешняя стенка весьма заметная на ранних стадиях, однако сильно сужается на более взрослых стадиях. Столбик встречается редко,

преимущественно на ранних стадиях, непосредственно связанный с центральным окончанием длинной, противоположной септы (Добролюбова, 1940).

Имеется 4 экземпляра из кошеровской свиты гжельского яруса верхнего карбона Гжельского карьера.

Подотряд Columnariina Rominger, 1876

Семейство Acervulariidae Fromentel, 1861

Фацелоидные или цериоидные кораллиты с тонкой стенкой, отделяющей диссепиментарий и центральную зону кораллитов. Септы тонкие, многочисленные. Внутренняя стенка представлена утолщением стереоплазмы у основания септального аппарата. Противоположная септа длинная, продолжается вплоть до столбика. Днища расщепленные или нерасщепленные, слабоогнутые.

Род *Acervularia* Schweigger, 1819

Тип рода указан в работе Линнея (Linnaeus, 1758) и упомянут в работе Швейггера (Schweigger, 1819).

Фацелоидные или цериоидные кораллиты, где центральная зона отделена от диссепиментария внутренней стенкой. Противоположная септа достигает столбика, днища небольшие, диссепименты двух видов: на периферии округлые, у центральной зоны уплощенные и ориентированы горизонтально. Первоначальный диагноз (Lang and Smith, 1927, Smith and Lang, 1931) основан на характере и позиции внутренней стенки.

Силур Канады, Швеции, Украины, Великобритании, Эстонии. Девон США (Аляска).

Acervularia ananas (Linnaeus, 1758)

Табл. IV, фиг. 1; табл. V, фиг. 1; табл. VI, фиг. 1; табл. XI, фиг. 1.

Типовой экземпляр по Linnaeus, 1749, с. 92. Указан на с. 421 (Milne-Edwards, Haime, 1852).

Многократно ветвящиеся колонии, состоящие из цилиндрических кораллитов. Эпитека тонкая, наблюдаются четко выраженные септальные борозды. На ранних стадиях

кораллиты соединяются эпитеками и эпитекальными перешейками, септы в местах соединений деформированы и ориентированы по направлению к соединению. На более поздних стадиях скелеты кораллитов обособлены и не соприкасаются. Помимо внешней стенки, наблюдается внутренняя, представленная утолщением стереоплазмы, проходящий по окружности через септальный аппарат. В чашечках кораллитов это утолщение выпуклое, четко наблюдается почти на всех кораллитах в колонии. Септальный аппарат представлен изгибающимися удлинненными септами, зачастую достигающими и занимающими центральную зону кораллита. Главная септа короткая, неразличима. Противоположная септа длинная, продолжается до середины центральной зоны. Днища простые, слабоогнутые, нерасщепленные. Диссепименты редко различимы, представлены мелкими округлыми пузырями на периферии, развиты частично и на некоторых стадиях.

В коллекции имеется 29 экземпляров из силура Эстонии: пржидольский ярус, региоярус Каугатума, местонахождение Вайке-Роотси (7 экз.); венлокский ярус, региоярус Джаагараху, местонахождение Сепайс (12 экз.), лудфордский ярус, региоярус Курессааре, местонахождение Курессааре (10 экз.).

Подотряд *Cystiphyllina* Nicholson, 1889

Семейство *Cystiphyllidae* Milne-Edwards and Haime, 1850

Одиночные или колониальные ругозы. Септы многочисленные, каждая представлена вертикальной серией дискретных трабекул, обычно голакантных. Склеренхима пластинчатая, покрывает горизонтальные скелетные элементы. Днища вогнутые, обратноконические, зона диссепиментария широкая, диссепименты небольшие.

Род *Microplasma* Dybowski, 1873

Типовой вид определен Wedekind (1927).

Узкие цилиндрические кораллы, формирующие фацелоидные колонии или одиночные. Продольный срез заполнен двумя, тремя или четырьмя рядами диссепиментов или днищами (Merriam, 1973). В работе МакЛина (McLean, 1976) предлагается объединить большое количество девонских представителей родов *Pseudomicroplasma* Soshkina, 1949 и *Cystiphyllum* с родом *Microplasma*.

Силур – девон Урала, Таймыра, США, Балтики.

Microplasma schmidti Dybowski, 1874

Табл. VII, фиг. 2–4; табл. VIII, фиг. 3–4.

Одиночные и одиночно-ветвящиеся, многочисленно-почкующиеся кораллы с короткими иглообразными шипиками, беспорядочно отходящими от стенки и поверхности диссепиментов.

Цилиндрические кораллиты с неглубокой чашкой. Тонкая ребристая эпитека. Септальный аппарат представлен короткими, тонкими, иглообразными шипиками, реже отходящими от внешней стенки, чаще – от поверхности диссепиментов. Днища представлены сильно вогнутыми пластинами, примерно одинаковыми по длине, крупные и пологие. Диссепименты вздутые, крупные. Характерно большое количество эпитекальных выростов, регенеративных почек, эпитекальных перешейков и разнообразных ветвлений, описанных в главе 6.

Венлок Готланда и Балтики, нижний девон Якутии.

В коллекции имеется 30 экземпляров из силура Эстонии: лудфордский ярус, региоярус Курессааре, местонахождение Муратси (10 экз.); венлокский ярус, региоярус Джаагараху: местонахождение Вайке-Манни (3 экз.), местонахождение Сепайс (17 экз.).

Семейство *Palaeocyclidae* Dybowski, 1873

Типовой род определен по Milne-Edwards et Haime, 1849 (фиг 105).

Небольшие дискообразные кораллы. Борта чашки сплющены. Многочисленные септы, расположены радиально. Табулярий и диссепиментарий отсутствуют.

Род *Primitophyllum* Kaljo, 1956

Маленькие или среднего размера одиночные кораллы, слабо изогнутые. Чашка глубокая, достигает основания коралла, эпитека покрыта сильно выраженными бороздами. Септы развиты слабо, немногочисленны, короткие и шиповидные, прерывистые. Днища отсутствуют.

Ивановский (Ivanovsky, 1969) и Вейер (Weyer, 1973) считали, что *Primitophyllum* близок к предковой форме ругоз несмотря на то, что он потенциально моложе, некоторых представителей группы.

Ордовик Эстонии.

Primitophyllum primum Kaljo, 1956

Табл. II, фиг. 2.

Голотип упомянут в работе Д. Кальо (Kaljo, 1956), фиг. 3

Небольшого размера одиночные кораллы, слабо изогнутые, примитивные. Чашка глубокая, достигает основания коралла, эпитека покрыта сильно выраженными бороздами. Септы развиты слабо. Расположение септ несогласовано. Днища и диссепименты отсутствуют.

Материал представлен 2 экземплярами из ордовика Эстонии. Катийский ярус, региоярус Оанду, местонахождение Лехтметсасепа.

Семейство Tryplasmatinae Etheridge, 1907

Тип рода указан у Лонсдейла (Lonsdale, 1845).

Одиночные и колониальные ругозы с акантийными септами из трабекулярных шипов, сложенными в вертикальные колонны. Днища полные или расщепленные, диссепименты отсутствуют.

Род *Tryplasma* Lonsdale, 1845

Тип рода (Lonsdale, 1845) по последующему определению (Etheridge, 1907).

Одиночные и колониальные ругозы с акантийными септами из вертикальных колон акантийных шипиков. Кораллиты удлиненные, субцилиндрические. Септальная стереозона узкая или средней ширины, диссепименты отсутствуют. Днища обычно цельные, прямые и широкие.

Силур – нижний девон Европы, Австралии и Северной Америки.

Tryplasma loveni (M.-Edwards and Haime, 1851)

Табл. XVII, фиг. 1.

Топотип описан у Хилл (Hill, 1936).

Небольшие одиночные ругозы цилиндрической формы с узкими чашками. Эпитека тонкая, хорошо различимы септальные борозды и многочисленные поперечные утолщения с последующими сужениями – следы омоложения. Септальный аппарат представлен септами двух порядков, сложенными рабдакантами. Септы первого порядка практически неразличимы, вероятно находятся в склеренхиме не на всех стадиях роста и составляют вместе с ней стереозону. Септы второго порядка длиннее, достигают центральной зоны, но не занимают ее. Днища полные, вогнутые, многочисленные. Диссепименты отсутствуют.

Силур Эстонии, Готланда, Монголии.

Имеется 16 экз. из силура Эстонии. Лудфордский ярус, региоярус Курессааре, местонахождение Карса (9 экз.); пржидольский ярус, региоярус Охессааре, местонахождение Охессааре (7 экз.).

Подотряд *Lonsdaleiina Spasskiy, 1974*

Семейство *Axophyllidae Milne Edwards et Haime, 1860*

Кораллы одиночные или колониальные, колонии массивные. Присутствует осевая септа, радиальные септы и поперечные табулы (перегородки). Диссепиментарий лонсдалеидный, главная септа хорошо развита и выделяется среди диссепиментов.

Нижний карбон – верхний карбон России, Европы, США, Японии.

Род *Axophyllum Milne Edwards et Haime, 1851*

Лектотип выделен Семеновым-Тянь-Шанским (1974).

Одиночные кораллы с толстой эпитекой. Внутренняя стенка хорошо выражена, колумелла большая, цилиндрическая. Чашечки небольшие, центральная часть занята плотным столбиком, зачастую возвышающимся относительно дня чашки. Септы первого и второго порядка длинные. Септы обоих порядков, утолщенные по краям, могут прерываться на взрослой стадии транссептальными перегородками. Осевая структура состоит из утолщенных, нерегулярных и соединяющихся радиальных чешуек, пересеченных срединной пластиной. Днища вогнутые или практически горизонтальные. Микроструктура стенки чешуйчатая. Сравнение с родом *Koninskophyllum* указано в работе Н. Вогана (Voghan, 1905).

Средний карбон Бельгии; средний и верхний карбон центральной России, Франции, Великобритании, Ирландии, Марокко, Испании, Турции, США и Китая.

Axophyllum cavum Trautschold, 1879

Табл. XXII, фиг. 1; табл. XXIII, фиг. 1; табл. XXXI, 1; табл. XXXII, фиг. 1.

Кораллы небольших размеров, ширококонической формы. Чашки широкие, плоские, борты чашки плоские или слабо выпуклые. Средняя часть чашки глубокая, и в ее середине наблюдается выступающая овальная часть столбика. На отвернутых бортах чашки хорошо различимы борозды, образованные выступающими септами первого и второго порядка. Септы второго порядка часто не доходят до углубления в чашке, в отличие от выступающих конусов септ первого порядка.

Эпитека с ясными грубыми продольными бороздами и корневидными отростками, отходящими перпендикулярно к поверхности субстрата, в виде полых трубок. На юной стадии утолщенные стереоплазмой септы полностью занимают полость коралла. Главная септа длиннее остальных, утолщена сильнее на окончании в срединной зоне коралла. Пересекая центр коралла, главная септа формирует довольно толстый пластинчатый столбик. На более зрелых стадиях септы достигают наибольшей толщины у внутренней стенки. Утолщение стереоплазмы придает им несколько клиновидную форму, острия этих клиньев направлены к центру и доходят почти до столбика. Стереоплазма на ранних стадиях сплошная, в процессе роста становится пористой и разбивается на радиальные пузыри, вытянутые вдоль септ. Септы от внутренней стенки иногда продолжают в область диссепиментариума, однако обычно не развиваются там вовсе.

Септы второго порядка слабо выражены, намечаются тонкими, извилистыми линиями, порой образуя небольшой ряд зубчиков у внутренней стенки. Диссепиментарий образует широкое кольцо, увеличивающееся в процессе роста коралла, состоит из неправильных диссепиментов разных форм и размеров. Днища простые, слаборасщепленные по углам.

Внешняя стенка довольно толстая, извилистая, с зубцами, берущими начало у основания септ. Сложная центральная зона замещена довольно толстым грифельным столбиком, несколько возвышающимся над основанием коралла.

Имеется 16 экземпляров. Средний карбон, московский ярус, нижняя подсвита коробчеевской свиты мячковского горизонта, Ямской карьер.

Подотряд *Streptelasmatina* Wedekind, 1927

Семейство *Kodonophyllidae* Wedekind, 1927

Одиночные и колониальные ругозы с длинными септами, широкой стереозоной, без диссепиментов, плоскими днищами (зачастую вогнутыми), которые могут соединяться с септальными окончаниями в столбике.

Род *Kodonophyllum* Wedekind, 1927

Одиночные и колониальные ругозы с трохоидными и цератоидными кораллитами. Септы утолщаются по направлению к широкой стереозоне. Противоположная септа удлиняется вплоть до столбика, столбик утолщен стереоплазмой. Днища вогнутые, диссепименты отсутствуют.

Силур Китая, Чехии, Эстонии, Монголии, Норвегии, России, Швеции, Украины, Британии, США (Индиана, Кентукки).

Kodonophyllum truncatum (Linnaeus, 1758)

Табл. II, фиг. 1; табл. VIII, фиг. 1.

Голотип *Kodonophyllum truncatum*, экз. А 5133 a-b, силур, венлок, Англия. Хранится в Университете Кембриджа.

Одиночные ругозы с широкими, глубокими чашками, кубкообразные, небольших размеров. Эпитека тонкая, пронизана септальными бороздами и редкими ругами. На поверхности наблюдаются эпитекальные выросты рубцов прикрепления. Септальный аппарат представлен тонкими, пластинчатыми септами, которые становятся тоньше по направлению к центральной зоне кораллита. Септы состоят из веерообразно расходящихся трабекул. Расположение септ радиальное. Периферическая зона кораллита занята склеренхимой, которая расширяется по мере роста и сливается с радиальным окончанием септ. Днища выпуклые, пузыристые. Диссепименты отсутствуют.

Силур Британии, Эстонии.

Имеется 28 экземпляров из ордовика и силура Эстонии. Ордовик: катийский ярус, региоярус Вормси: местонахождение Саксби (1 экз.); местонахождение Паопе (1 экз.); региоярус Пиргу, местонахождение Келласааре (1 экз.); хирнантский ярус, региоярус

Поркуни, местонахождение Поркуни (2 экз.). Силур: лландоверийский ярус, региоярус Адавере, местонахождение Камари (7 экз.) шейнвудский ярус, региоярус Яани, местонахождение Парамайя (1 экз.); пржидольский ярус, региоярус Каугатума, местонахождение Вайке-Роотси (10 экз.).

Род *Schlotheimophyllum* Smith, 1945

Средние и небольшие одиночные кораллы, дискообразные, без диссепиментов и со сложной стереозоной, заполненной септальными окончаниями. Края чашечки могут сильно загибаться. Днища мелкие, неправильные, сильно опущены.

Девон США (Индиана), силур Канады, США (Кентукки, Огайо), Балтики.

Schlotheimophyllum patellatum (Schlotheim, 1820)

Табл. IV, фиг. 2.

Дискообразные одиночные ругозы, крупные, с широкой, сильно отвернутой чашкой с осевым углублением. Эпитека тонкая, на боковой поверхности коралла могут наблюдаться следы заворотов чашки и поперечные утолщения с последующими сужениями. В чашке редко наблюдается осевая структура наподобие столбика в месте соприкосновения септальных окончаний. Септы в большом количестве занимают все пространство скелета кораллита в поперечном сечении, закручиваясь в центральной зоне с образованием спирального «вортекса». Септы состоят из трабекул и пучков фибр. Днища неправильные, небольших размеров, опущенные, сливаются с септами в вортексе. Диссепиментов нет. Нижняя часть кораллита обычно небольшая, представлена выростом с прикрепительными наростами, округлая. На экземпляре GIT 397–684 обнаружены многочисленные следы ихнофоссилий *Trypanites*, на экземпляре GIT 397–399 встречены мшанки, ихнофоссилии: *Trypanites solitarius*, *Dendrinidae*.

Имеется три экземпляра из силура Эстонии. Лландоверийский ярус, региоярус Адавере: местонахождение Кесселайд (1 экз.), местонахождение Кыйнасту (1 экз.); рудданский ярус, региоярус Юуру, местонахождение Сарве (1 экз.).

Семейство Mucophyllidae Soshkina, 1947

Простые ругозы с примерно одинаковыми главной и противоположной септами, септы сильно расширены и сливаются друг с другом, диссепименты отсутствуют, днища полные и расщепленные.

Род *Mucophyllum* Etheridge, 1894

Крупный дискообразный, преимущественно одиночный, коралл. Чашечка широкая, плоско-погруженная в центральной части. Септы тонкие, многочисленные, формируют большую стереозону, некоторые длинные септы достигают столбика. Днища простые и широкие, иногда узкие, непрерывистые, чаще всего прямые. Диссепименты отсутствуют.

Силур – венлок Австралии и Балтики.

Mucophyllum toomae sp. nov.

Табл. IX, фиг. 2.

Голотип — экз. GIT 402–1044 из верхнего силура Эстонии.

Этимология названия. В честь Урсулы Тоом (Ursula Toom), специалиста по ордовикским и силурийским ихнофоссилиям Таллинского Политехнического института.

Диагноз. Дискообразный одиночный коралл с широкой, плоской чашкой, плоско-погруженной в центральной части. Эпитека тонкая, септальные борозды ярко выражены. Центральная зона не заполнена скелетными элементами.

Описание. Небольшой коралл, достигающий не более 5 см в диаметре и 2 см в высоту. Внешняя стенка тонкая, пронизана септальными бороздами. Края чашки практически прямые, наблюдается более ста септ, тонких, многочисленных, окончания которых наблюдаются на периферии центральной зоны.

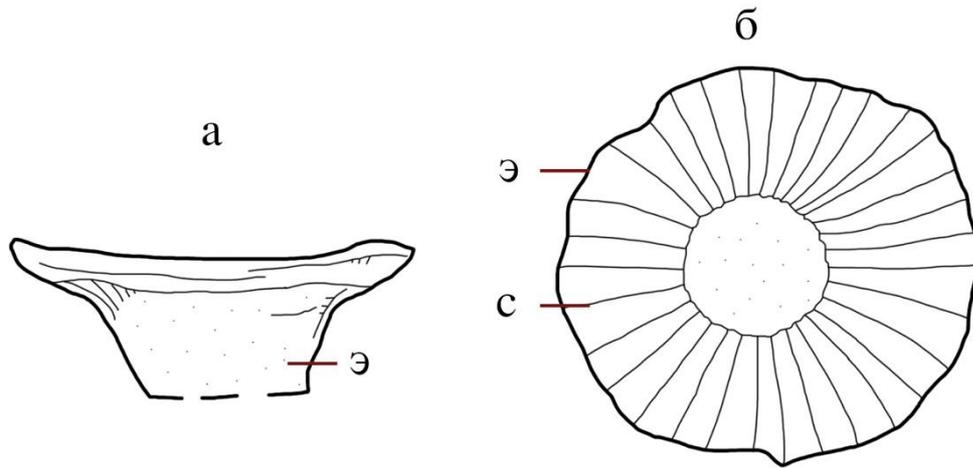


Рисунок 46. Схематичное изображение *Mucophyllum toomae* sp. nov. а – общий вид, б – чашечка. Буквами обозначены: с – септы, э – эпитека

Днища неизвестны. Диссепименты, по-видимому, отсутствуют.

Сравнение. Сходен с *M. crateroides* Etheridge, 1894, но у последнего наблюдается большее количество более тонких септ, занимающих большую часть центральной зоны коралла.

Материал. 2 экземпляра. Силур, лудфордский ярус, региоярус Курессааре, местонахождение Ипла Замечания. На каждом из экземпляров наблюдается наличие новообразований, предположительно, почек, описанных в главе 6 более детально. На голотипе (экз. GIT 402–1044) образование расположено на нижней стороне заворота чашечки, на другом экземпляре GIT 402–1202 – сверху на завороте чашки.

Имеющийся в коллекции материал не позволяет изготовление шлифов по ряду причин: наличие важных для изучения организмов-обрастателей, отсутствие нижней части основания коралла и др. Для удобства описания материала была изготовлена пришлифовка, но вид требует дальнейшего изучения на основе нового материала.

Семейство Paliphyllidae Soshkina, 1955

Одиночные ругозы с морщинистой эпитекой, ярко выраженной фоссулой и (не всегда) столбиком, образованным центральным окончанием септ.

Род *Paliphyllum* Soshkina, 1955

Одиночные кораллы. Септальный аппарат представлен утолщенными клиновидными септами двух порядков. Днища выпуклые, плоские в срединной зоне,

расщепленные. Несколько рядов диссепиментов.

Верхний ордовик Северной Европы и Канады, силур Эстонии, США (Индиана, Огайо).

Paliphyllum soshkinae Zheltonogova, 1958

Табл. III, фиг. 1; табл. VI, фиг. 3; табл. VIII, фиг. 2; I табл. X, фиг. 1; табл. X, фиг. 1-2; табл. XI, фиг. 2-3.

Крупные одиночные ругозы с глубокими чашками и сильно морщинистой эпитекой. Септы двух порядков: септы первого порядка длинные, клиновидные, расположены радиально. На периферии септы разветвляются, сливаясь с диссепиментами. Септы второго порядка длинные, составляют порядка $1/3 - 2/3$ длины септ первого порядка. Септы в периферийной зоне зачастую сливаются друг с другом путем соединения осевых окончаний септ второго порядка с первыми. Днища слабовыпуклые, тонкие, нерасщепленные. Диссепименты сильно развиты и представлены небольшими пузырями примерно одного размера, расположенными в периферийной зоне кораллита в несколько рядов, количество которых может достигать десяти. В работе Д. Кальо (Kaljo, 1958) предлагается разделение вида на два подвида.

Силур Эстонии.

Имеется 12 экземпляров из силура Эстонии. Рудданский ярус, региоярус Юуру, местонахождение Хиллисте (1 экз.), местонахождение Вахтрепа (1 экз.); венлокский ярус региоярус Джаагараху, местонахождение Хиллисте (3 экз.); пржидольский ярус, региоярус Каугатума, местонахождение Карса (2 экз.); местонахождение Вайке-Роотси (5 экз.).

Глава 7. Регенерация и возникновение колониальности ругоз

Вопрос становления колониальности животных в палеонтологии является малоизученной, но важной для понимания эволюции животных, темой. Истинная колониальность появляется еще в докембрии и развивается параллельно у разных групп животных, о чем развивающиеся параллельно различные механизмы строительства колоний, их встречаемость наряду с одиночным существованием на разных уровнях организации животных. Тем не менее, несмотря на разницу протекания этих процессов и различные предпосылки к возникновению колониальности у животных и растений, тенденцию возникновения колониальности можно назвать общей для таксонов крупного ранга среди многих беспозвоночных, полухордовых, водорослей. Изучение этого механизма на примере одной из ключевых групп палеозоя ругоз позволяет внести существенный вклад в эволюционную биологию кишечноротовых и геологическую историю палеозойского бентосного сообщества.

Регенерация и связь регенерации с почкованием и последующим становлением колониальности в литературе встречаются неоднократно, но имеется сравнительно небольшой ряд работ, где раскрываются механизмы этих процессов. Почки у одиночного *Bothrophyllum conicum* (Trd.) описаны Т.А. Добролюбовой (1937, 1940), и детально описаны как регенеративные С.В. Рожновым (1974). В работе Т.А. Добролюбовой (там же) эти почки описаны как результат бесполого размножения, а тип почкования обозначен как верхушечный, внутричашечный. Тем не менее, опираясь на детали изучения данных почек, С.В. Рожнов (1974) относит их развитие к явлению соматического эмбриогенеза. В дальнейшем было решено использовать термин «морфаллаксис» как более употребительный в современной эволюционной биологии развития животных для такого рода процессов (Рожнов, 2013, Rozhnov, 2014).

Большая работа о регенерации и колониальности ругоз была проделана Е. Федоровски. В своих работах (Fedorowski, 1970, 1971, 1978, 1987, Fedorowski et Ogar, 2013 и др.) предлагает несколько терминов для описания изучаемых процессов: псевдо-почка, псевдоколония, квази-колония и др. Изучая аспекты колониальности группы, Е. Федоровски (1978) указывает на наблюдаемое им явление полиморфизма. Термин псевдоколония несколько ранее был выделен Н.Я. Спасским и А.Г. Кравцовым (1971) для

случаев, когда одна или несколько личинок оседают рядом и формируют совокупность индивидуальных кораллитов, растущих рядом, но создающих видимость вегетативного почкования. Автором этот термин использован для псевдоколоний, образованных путем регенерации одиночных кораллитов.

В работе 1982 года Улитина (Ulitina, 1982) разделяет кораллиты в колонии на протокораллиты (первичные, образованные в результате полового размножения), зрелые кораллиты (образованные вследствие вегетативного размножения полноценно развитые кораллиты) и недоразвитые кораллиты, не достигающие взрослых стадий по ряду возможных причин.

Важным этапом в понимании колониальности ругоз является труд Н.Н. Марфенина (1993), несмотря на то что работа посвящена преимущественно изучению современных гидроидных кораллов. У склерактиний, основываясь на кораллах рода *Acropora*, Н.Н. Марфенин описал возможность передачи жидкости от одного кораллита к другому путем ценосарковой интеграции. Основываясь на этих данных, предполагается наличие той же интеграции у ценосарковых колоний ругоз. Это, наряду с данными о современных кораллах, свидетельствует об отсутствии необходимости в объединении гастральных полостей отдельных кораллитов для взаимного обмена питательными веществами, поскольку последний может быть осуществлен через передаточную соединительную ткань – ценосарк, присутствующий преимущественно на ранних стадиях формирования кораллитов, реже – на всех стадиях. Также Н.Н. Марфенин (там же) говорит о том, что колониальность и вегетативное размножение – это два параллельно существующих процесса, и происхождение колониальности может быть иным.

Типы колоний в зависимости от уровня взаимосвязи между соседними кораллитами выделены Кузьмичевой (1988): фацелоидные (удаленные и изолированные друг от друга кораллиты), плокоидные (с соединительной тканью между кораллитами), цериоидные (состоящие из кораллитов, сближенных до касания друг с другом непосредственно стенками), приводятся данные о ценосарковой интеграции на примере склерактиний. Также в работе затронут не менее важный вопрос истинности и ложности колоний: под истинными колониями подразумеваются те, где колониальность есть следствие генетически запрограммированного процесса, в данном случае – вегетативного почкования. Ложные колонии определены как те, где псевдо-колониальность возникает вследствие случайных, незапрограммированных процессов, что чаще всего приурочено к травматическому повреждению и последующей регенерации скелета.

Вопросам регенерации ругоз, в частности изучению морфаллаксиса, проявляющегося в виде возникновения почек, посвящены несколько работ С.В. Рожнова (Рожнов, 2013, Rozhnov, 1974, 2014). Им показано, что у ругоз встречаются все три типа регенерации (эпиморфоз, компенсаторная регенерация, морфаллаксис), выделяемые в современной биологии развития (Gilbert, 2010), и что их можно различать по особенностям преобразования скелета. Для эпиморфоза предполагается явление так называемого залечивания скелетных повреждений, например после укуса, где поврежденная часть скелета достраивается, но не преобразуется, что показано на примере рода *Bothrophyllum* из мячковского горизонта Подмосковного бассейна (Рожнов, 1974). В той же работе представлены выводы об отсутствии взаимосвязи между вегетативным размножением и почками на представителях того же рода *Bothrophyllum*. В других работах (Рожнов, 2013, Rozhnov, 2014), помимо характерного для ругоз эпиморфоза, рассматривается также компенсаторная регенерация, обозначенная как тип регенерации, характерный для омоложения у ругоз – изменения диаметра кораллита в меньшую сторону для возврата к предыдущим стадиям роста. Под морфаллаксисом же описано так называемое почкование ругоз, не связанное с вегетативным размножением у колониальных представителей, при котором происходит полная перестройка скелетных элементов с их последующей респецификацией. Уточнению и систематизации используемой описания для регенеративных и астогенетических процессов терминологии была посвящена статья автора (Казанцева, 2019), где, помимо прочего, были введены дополнительные термины для описания почек регенеративного происхождения: дубликатные (копирующие материнский кораллит), сегментные (копирующие его сегмент) и реверсивные (плоскость симметрии которых перпендикулярна плоскости симметрии материнского кораллита или его сегмента, на котором возникает почка). Ранее упомянутый термин «соматический эмбриогенез», в настоящее время широко используемый при описании развития растений (Батыгина, 2000), был исключен из обращения ввиду отсутствия возможности изучения процесса на клеточном уровне, что невозможно сделать на палеонтологическом материале. Поэтому в работе используется более широко применяемый для такого типа развития термин «морфаллаксис» как особый тип регенерации.

Таким образом, проблема становления колониальности у различных групп кораллов привлекает внимание исследователей продолжительное время и рассматривается с нескольких точек зрения. Работа автора, посвященная этой теме, позволяет внести существенный вклад не только в изучение морфогенеза ругоз, но и на основании рассмотрения одной из модельных групп палеозоя частично решить важную и актуальную

проблему эволюционной биологии развития путем выявления соответствий наблюдаемых тенденций у ископаемого материала и современных животных, сопровождаемого использованием общей терминологии.

7.1. Становление колониальности в раннем палеозое

Предпосылки к возникновению колониальности у одноклеточных организмов предположительно относятся к позднему рифею. В то же время, для рифея характерны строматолитовые постройки, классификация которых как организм или колониальную конструкцию затруднена (Соколов, 2011). Колониальность многоклеточных организмов характерна для эдиакарской фауны, но зачастую ставится под сомнение. Эдиакарские организмы с крупным перообразным телом (рангеоморфы, фрондоморфы, перовидные петалонамы) изначально были описаны как пеннатулярии (Anthozoa: Pennatulacea), ныне определяемые как неразветвленные колонии кишечнополостных (Ивановский, Соколов, 1985). В настоящее время, такая интерпретация имеет силу для ряда ученых (Иванцов, 2016). Тем не менее, для группы фрондоморф не существует однозначной интерпретации (Laflamme et al., 2018), как в таксономическом плане, так и о принадлежности к колониям. За условные колонии зачастую признаются делящиеся и почкующиеся экземпляры, описанные М.А. Федонкиным (Ивановский, Соколов, 1985), в то время как медузы или полипы описывались как прикрепительные диски различных фрондоморф. Те же сростки, однако, могут интерпретироваться как тесное поселение личинок. Также и наличие столонов, связывавших отдельные особи, приведенные в первых работах, не находят подтверждения, но обнаруживается у других петалонам (Mitchell et al., 2015). Последние, сложные, часто фрактально организованные конструкции петалонам (Narbonne et al., 2012; LaFlamme et al., 2013) имеют однозначно колониальный тип строения.

Вопрос о колониальности возникает также и у раннекембрийских поселений предполагаемых гидроидных квидарий рода *Cambrorhytium* Conway Morris et Robinson, 1988, упомянутых в Синской монографии (Иванцов и др., 2005). В монографии предположено, что темный материал, соединяющий основания зооидов *Cambrorhytium*, это водорослевый талом, на который они нарастали, но существует вероятность, что это собственный столон.

Скелетная революция кембрия (появление экзоскелета) привело к получению довольно обширных знаний о биоте того времени. Кембрий в геологической летописи ознаменован появлением многих групп животных: членистоногих, моллюсков, губок,

археоциат и др. групп, включая позвоночных. Колониальность в этот период была развита у нескольких групп.

Археоциаты, вероятно, появились еще в протерозое, но достоверные находки датируются ранним кембрием. Наиболее предпочтительным типом существования для археоциат является одиночное, но нередки находки цепочечных и ветвящихся колоний (рисунок 47). Почкование в таком случае было либо межстенным (цепочечные колонии), либо боковым (ветвящиеся колонии).

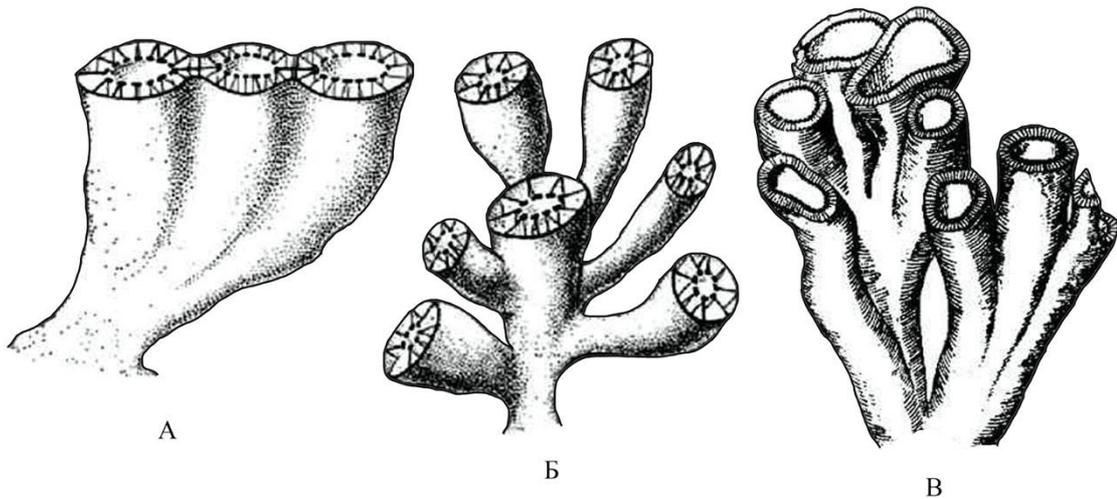


Рисунок 47. Колониальные археоциаты. Буквами обозначены: А – цепочечная колония, Б, В – ветвящаяся (Журавлева, 1960)

Колониальность как основной тип существования, вероятно, в числе первых появляется у **граптолитов**, возникших в среднем кембрии и распространенных преимущественно в ордовике и силуре. Колония, или рабдосома, имела разнообразную форму: древовидную, кустистую, сетевидную, инкрустирующую, решетчатую или состоящую из одной или нескольких ветвей. Колония начиналась сикүлозооидом, строившим первичную ячейку, или сикүлу. Все остальные зоиды, моно- или полиморфные, находились в ячейках, или теках. Зоиды были связаны друг с другом столонами. Колонии, возникающие в результате бесполого размножения, могли быть довольно сложно устроенными и в основном подразделяются на колонии, сформированные многочисленными ветвями, или одинарными (рисунок 48).

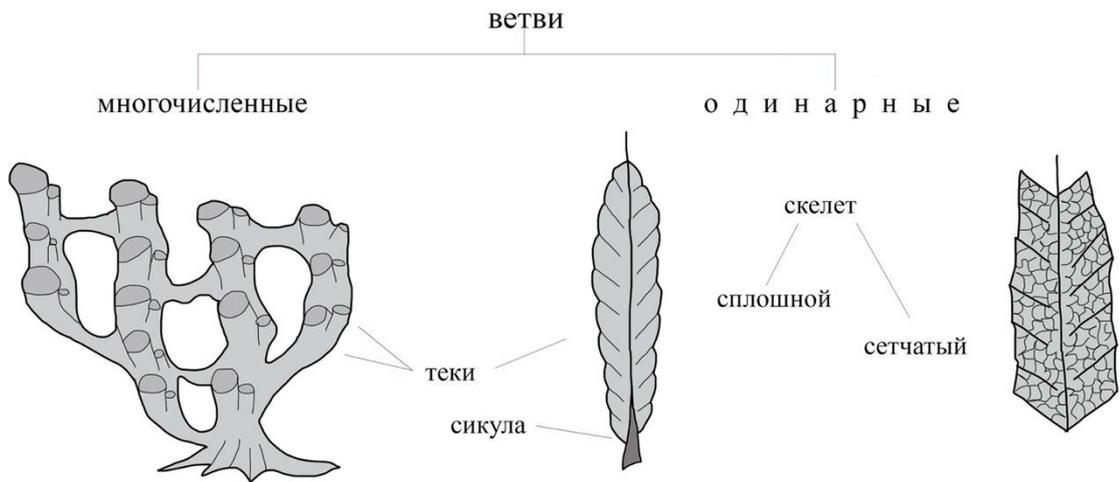


Рисунок 48. Типы колоний граптолитов по характеру строения ветвей (Михайлова, Бондаренко, 1997)

Основными колониальными организмами ордовика однозначно являются **мшанки**. Из всех представителей группы только один род является одиночным. Предполагается, что мшанки могли существовать уже в кембрии, но тогда они еще не имели минерального скелета (Taylor, Waeschenbach, 2015). Самые древние достоверные находки мшанок происходят из тремадокского яруса нижнего ордовика Южного Китая (Ma et al., 2015).

У колониальных представителей формы колоний сильно различаются, в зависимости от модели почкования, разнообразия присутствующих зооидов, а также типа и количества скелетного материала (рисунок 49).

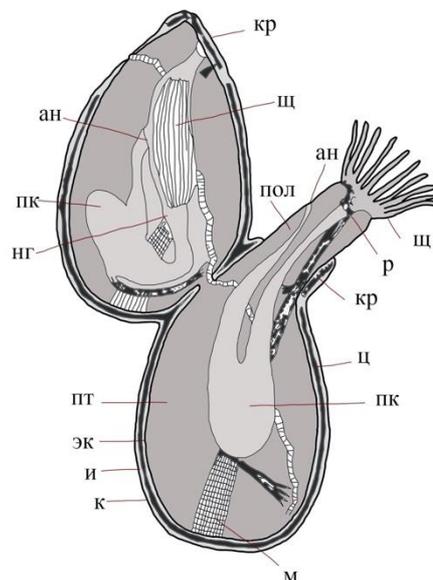


Рисунок 49. Схема ранних стадий почкования круглоротых мшанок. Буквами обозначены: ан - анальное отверстие, и - известковый слой, к - кутикула, кр - крышка, м - мускулы-ретракторы, нг - нервный узел, пк - пищеварительный канал, пт - полость тела, р - рот, ц - цистид, щ - щупальца, эк - эктодерма (по: Астрова, Шишова, 1963; Коромыслова и др., 2021)

Каждая колония растет путем бесполого почкования от единственного зооида, известного как анцеструла, который имеет округлую форму, отличную от формы обычного зооида. Основу колоний составляют автозооиды – самостоятельно питающиеся и размножающиеся особи. В колонии также присутствуют один или несколько типов гетерозооидов, отличающиеся от автозооидов как строением, так и выполняемой функцией. На протяжении фанерозоя в колониях мшанок были развиты гетерозооиды многихразличных типов (Коромыслова и др., 2021).

Присутствие трех жизненных модификаций (одиночная, колониальная, псевдоколониальная) характерно не только для ругоз, но и для **крыложаберных** (класс Pterobranchia Lankester, 1877). Одиночное существование характерно для *Atubaria* (побережье Японии), где отдельные особи поселяются на колониях. Наличие рук и стебелька позволяет им вести подвижный образ жизни, передвигаясь на небольшие расстояния. Колониальные крыложаберные относятся к отряду Rhabdopleurida и представлены отдельными зооидами, соединенными столонами.

Рабдоплевриды известны с ордовика и образуют маленькие разветвленные колонии (рисунок 50), скелет которых, или ценоций, состоит из стелющихся трубочек и поднимающихся от них вертикальных трубочек, или тек; в теках на стебельках расположены небольшие зооиды (Друщиц, 1974).

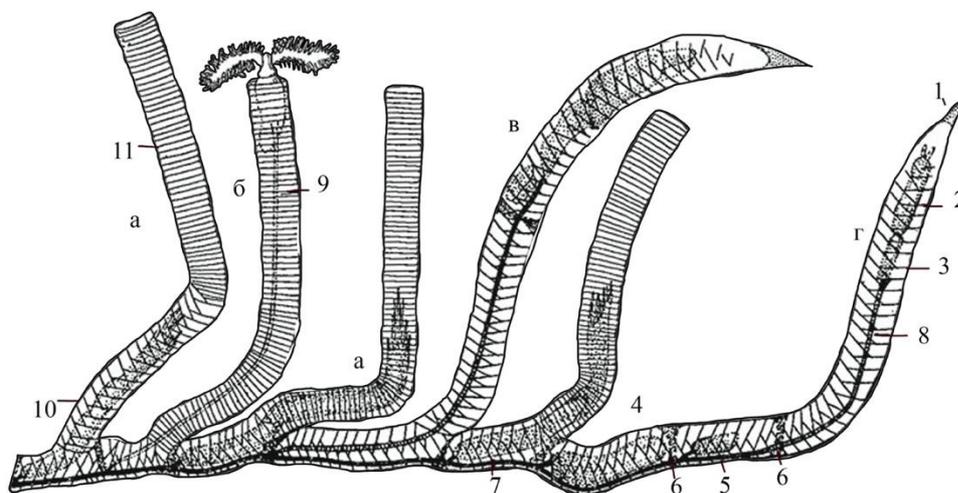


Рисунок 50. Схема строения колонии *Rhabdopleura*: а - автотеки с сократившимися зооидами, б - с выступающим зооидом, в – боковая, иг - концевая ветви колонии; 1 - замкнутый конец растущей ветви, 2 - концевая почка, 3 - юная почка, 4 - зимовочная почка, 5 - столотеки, 6 - перегородки между столотеками, 7 - столон, покрытый черной кутикулой, 8 - то же, молодая часть без кутикулы, 9 - стебелек, 10 - часть автотеки, стелющаяся по субстрату, 11 - свободно поднимающаяся часть автотеки (Друщиц, 1974)

При помощи стебельков зооиды соединены со столоном, проходящим внутри основной горизонтальной трубки. Столон покрыт хитиной кутикулой цвета. На концах столонов находятся незрелые концевые зооиды. Новые почки, из которых потом развиваются зооиды, возникают на столоне на некотором расстоянии от концевых зооидов.

Возникшие зооиды выделяют поперечные перегородки, и вся горизонтальная трубка оказывается разделенной на отдельные столотеки. Затем зооид резорбирует (растворяет) стенку трубки (так называемое перфорирующее почкование), и над этим отверстием строит вертикальную трубку (теку). Трубка строится при помощи органического белкового вещества, выделяемого железами головного щита. Зооид, полувращаясь в трубке, откладывает полукольцо, полукольца соединяются друг с другом зигзагообразным швом и образуют цилиндрическую трубку. Иногда одна из новых почек превращается в концевой зооид и ее столон начинает расти в длину. Так возникает ветвление столона и, соответственно, колонии. Среди зооидов имеются самцы, самки и бесполое особи, но чаще самцы и самки строят отдельные колонии. Зооиды и их стебельки снабжены системой мускулов, которые обеспечивают втягивание зооида внутрь теки, втягивание рук лофофора, полувращательное движение зооида внутри теки. Выпячивание рук происходит за счет нагнетания в них целомической жидкости из области воротника, сообщаемого порами с внешней средой (там же).

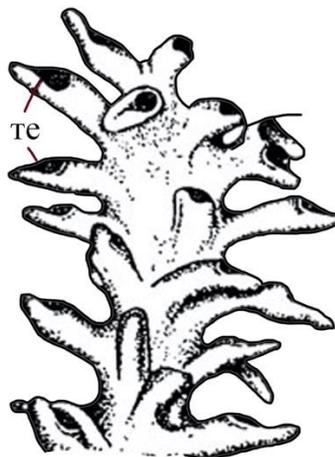


Рисунок 51. Общий вид псевдоколонии отряда Cephalodiscida, где: те – теки (Друщиц, 1974)

Псевдоколониальные крыложаберные также возникают в ордовике и отнесены к роду Cephalodiscus и известны только в морях южного полушария. Представители рода живут независимо друг от друга, но расположены рядом, формируя иллюзию колониальности (рисунок 51).

В данном случае зооиды живут небольшими сообществами, но настоящих колоний не образуют. В отличие от рабдоплеврид цефалодисциды имеют несколько пар рук (до 8), парные гонады и пару жаберных пор. Форма скелета отличается большим разнообразием. Ценоций может состоять из толстых ветвей, в которых имеются специальные помещения для зооидов. Эти помещения изолированы или сообщаются друг с другом каналами. В отдельных помещениях могут сидеть или отдельные особи, или группы их. Зооиды присасываются и удерживаются при помощи стебельков. Они способны вылезать из домика, передвигаться по поверхности скелета при помощи головного щита, выделяя при этом дополнительный кортикальный слой, состоящий из белкового вещества. В составе сообщества живут самцы и самки. Размножение происходит половым и бесполом путем. В первом случае из оплодотворенного яйца развивается червеобразная личинка, во втором - новые почки возникают на конце стебелька зооидов, позже обособляются (Друщиц, 1974).

К низкоорганизованным древнейшим колониальным многоклеточным организмам можно также отнести **губки**. Развитие колониальности у губок шло от примитивных, мало интегрированных колоний с хорошо обособленными зооидами (*Sycon ciliatus*, *Leucosolenia fragilis*), к колониям, где отдельные особи совершенно не обособлены (Беклемишев, 1937). Таким образом, у последних при вхождении в колонию от каждого зооида сохраняется только устье с прилегающей к нему частью отводящей системы. Слабая интегрированность колоний губок состоит также в том, что растущие рядом колонии, соприкасаясь, могут сливаться в одну колонию. Возможен и обратный процесс, когда колония вследствие разрушительной силы волн или других механических воздействий распадается на несколько жизнеспособных колоний. В отличие от более высокоорганизованных колониальных многоклеточных слабо выраженная индивидуальность зооидов в колониях губок не ведет к усилению индивидуальности колонии в целом. В связи с отсутствием специализации особей зооиды как бы растворяются в колониальном целом, прежде чем могли бы приобрести под его влиянием какую-либо специализацию. Этим же объяснимо и отсутствие определенной формы колоний губок, характерной для каждого вида (Кузьмичева, 1988).

Возникающие предположительно в конце кембрия – начале ордовика колонии **табулят** были устроены сложнее. Постройка колонии начиналась с того момента, как личинка садилась на дно, превращалась в полипа, а последний создавал первую скелетную ячейку - протокораллит, имеющий коническую форму и по форме напоминающий аулопор (Друщиц, 1974; Примык, 2020). Аулопороидная стадия является общей для всех представителей группы. Образование колоний происходило в результате межстенного или промежуточного почкования, в результате которого новые кораллиты возникали в углах между зрелыми кораллитами или между их стенками. Кустистые формы полипняков образовывались в результате бокового почкования или из соединительных отростков и пластин (столонное почкование). У тетрадиид осевые концы четырех септ сливались друг с другом, и материнский организм оказывался разделенным на четыре новые дочерние почки. Однако не всегда развивались все четыре почки (Осолодкова, 2020).

Предположительно возникшие от аулопороидных табулят в конце среднего ордовика **гелиолитоидеи** были представлены массивными, реже ветвистыми полипняками. Об этой связи можно судить благодаря обнаружению у некоторых колоний протокораллита, внешне похожего на аулопор. Характерный для гелиолитоидей путь развития колониальности заключается в возникновении промежуточной ткани (ценосарка), вначале выделявшей бакулярную цененхиму у отряда протареиды (Oliver, 1979). Скелет ценосарковой колонии состоял из двух частей: основной, созданной полипами, и промежуточной, созданной ценосарком. В позднем ордовике от протареид возникли гелиолитиды, цененхима которых строилась из трубочек, просуществовавшие до среднего девона (Осолодкова, 2020).

Несколько более сложный способ формирования колоний встречается у **ругоз**. Первые ругозы были исключительно одиночными, но уже в позднем ордовике встречаются колониальные представители группы. Колонии возникают в результате вегетативного размножения. У ругоз известно боковое и межстенное почкование (рисунок 52) (Berkowski, 2001). Боковое почкование связано с возникновением новых почек сбоку полипа и приводит к образованию ветвистых колоний. Массивные колонии возникают при межстенном почковании, при котором дочерние полипы образуются между соседними и при своем появлении раздвигают стенки соседних кораллитов (Oliver, 1996). Подробнее колониальность ругоз будет рассмотрена далее.

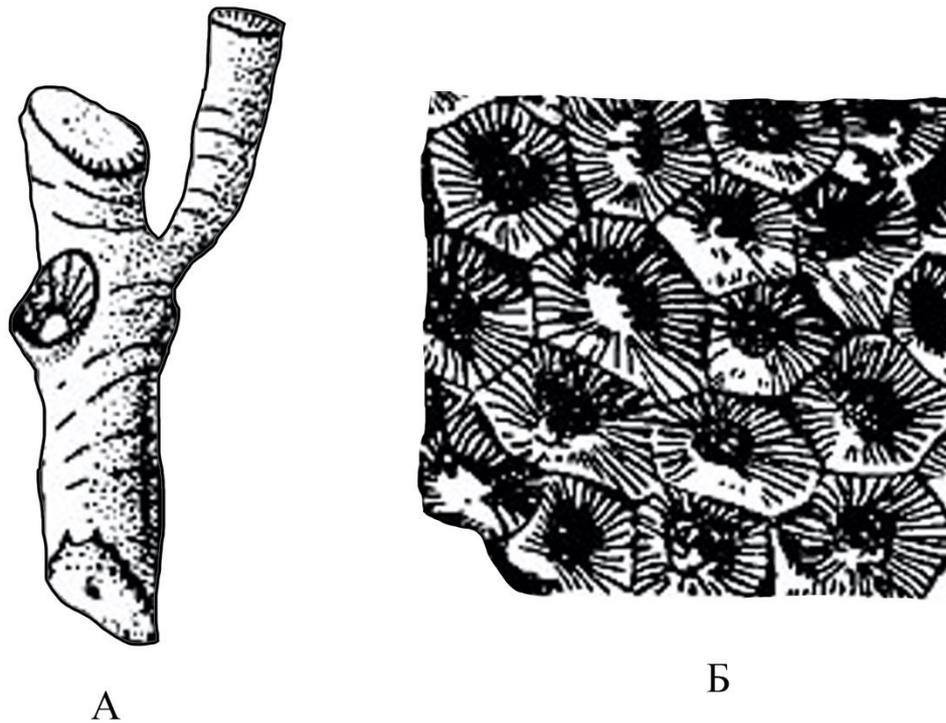


Рисунок 52. Типы почкования ругоз: А – боковое, Б – межстенное (Друщиц, 1974)

Проблема появления колониальности, механизма ее возникновения и развития у кишечнорастворимых является важным аспектом для изучения их эволюционной истории. Как для ископаемых, так и для современных кораллов, выделяется две основные жизненные модификации – одиночная и колониальная. Геологическая история ругоз не дает сведений о более предпочтительном типе существования и представляет собой постоянное чередование одиночных и колониальных кораллов. Следовательно, возникновение колониальности – это не единожды произошедший переход от одного существования к другому, а продолжительная тенденция, характерная для эволюции группы.

Наличие двух жизненных модификаций является прямым свидетельством того, что определенные факторы внешней среды влияли на предпочтительность той или иной формы существования. Колониальные ругозы – это признак большого количества свободного пространства для расселения, одиночные – наоборот, реже они указывают на мягкость грунтов или сильную конкуренцию с другими группами, в условиях чего ругозы неспособны доминировать и занимать большие пространства.

Самым важным различием между одиночными и колониальными ругозами является неспособность первых к вегетативному размножению. Тем не менее, в литературе довольно

часто встречаются описания смешанных видов (состоящих из одиночных и колониальных представителей) или одиночных ругоз с «вегетативными почками» (Добролюбова, 1937; 1940). Связано это с периодическими находками одиночных кораллитов с внутриващечным почкованием. Детально изучая строение таких почек, автор выявил особенности их развития. Материал, используемый в работе, позволил выявить и изучить три известных типа регенерации ругоз (эпиморфоз, компенсаторную регенерацию, морфаллаксис), описать механизм строительства вегетативных почек примитивных колоний и сравнить их с ранее обозначенными почками одиночных кораллитов. Было выявлено, что эти почки образованы в результате регенерации одиночных кораллитов путем морфаллаксиса. Поскольку последний зачастую возникает после повреждений кораллитов, было установлено: повреждения кораллитов без видимых следов на их скелетах должны быть вызваны сменой условий во внешней среде. Параллельное изучение имеющихся свидетельств об экосистемах, основанное на онтогенезе ругоз, позволило определить влияние экосистемы на смену жизненной модификации и описать тенденцию перехода от одиночного существования к колониальному у кораллов ругоз в результате их регенерации по типу морфаллаксиса.

Явление колониальности характерно для многих групп животных, начиная с докембрийских прокариот и до простейших хордовых. Если для одних организмов колониальная форма существования является постоянной, то для других временной (некоторые жгутиковые, гидроиды, плоские и кольчатые черви). Наличие различных механизмов строения колоний свидетельствует о независимости возникновения колониальности у разных групп друг от друга, когда повсеместность встречаемости этих процессов указывает на наличие общей тенденции у животных невысокого уровня организации к целостности путем объединения простых модулей примитивного строения в единый организм.

7.2. Ложная псевдоколониальность

Зачастую визуально сходные с колониями ругозы могут быть образованы не только путем регенерации, но и благодаря взаимному росту нескольких автономно развивающихся полипов. Такие сложные агрегаты, сформированные благодаря взаимодействию одиночных, образованных половым путем, ругоз, были собраны воедино под общим термином «ложная псевдоколониальность» и изучены на исследуемом материале для выявления общих тенденций, позволяющих в дальнейшем их отделение от истинных

колоний и псевдоколоний. Изученные в работе ложные псевдоколонии можно разделить на два основных типа: это оседание личинок ругоз на крупные кораллиты как на субстрат, который может быть прижизненным или постмортальным; и сростки, где два и более кораллита расположены рядом и взаимодействуют друг с другом путем разрастания эпитеки.

Взаимоотношения личинка – субстрат

Оседание личинок ругоз на представителях того же вида встречается редко и зачастую неверно интерпретируется. В литературе такое оседание упомянуто Е. Федоровски (Fedorowski, 1978) под названием «псевдо-почка». Это название намеренно не используется в работе, поскольку псевдо-почка предполагает происхождение путем почкования, отличного от колониального, и более подходит для регенеративных почек, нежели для образованных половым путем автономных полипов.

Такие оседания личинок характеризуются наличием прикрепительного образования, что указывает на возникновение в результате полового размножения, последующего перемещения планулы и оседания на коралл как на субстрат. Осевшие личинки встречаются преимущественно на чашках других кораллитов, реже на боковой поверхности эпитеки, в крайне редких случаях – на нижней стороне перевернутого погибшего кораллита. Случаи, в которых оседающие личинки используют в качестве субстрата кораллит, не обязательно означают его гибель, иногда развивающаяся почка может жить на еще живом коралле, при сильном разрастании обуславливая его отклонение в сторону, что зачастую сопровождается расширением эпитеки в зоне прикрепления, и продолжать расти, полностью соединяясь стенкой с кораллитом крупнее.

Оседание личинки внутри чашки кораллита возможно только после гибели полипа (живой части кораллита), поскольку при его жизни плавающая личинка не смогла бы прикрепиться к мягкому телу, где ротовой диск окружен серией щупалец. В случае попадания инородного тела в мягкую часть полипа, коралл продолжает свой рост и тело оказывается внутри скелета, окруженное преобразованными скелетными элементами (Lin, Herbig, 2019). О том, что субстратом ругозы нередко становились после гибели, также свидетельствуют почки на их нижней стороне, рост которых обращен в противоположную сторону, что возможно только после переворачивания скелета.

Оседание личинок было встречено и у изучаемых экземпляров в коллекции. В коллекции из силурийских отложений следы оседания личинок ругоз были встречены у

Kodonophyllum truncatum, *Mucophyllum toomae* sp. nov и *Schlotheimophyllum patellatum*. В коллекции из каменноугольных отложений такие ложные псевдоколонии были встречены только у *Bothrophyllum conicum*.

Kodonophyllum truncatum. Оседание личинок ругоз было встречено на двух экземплярах: GIT 397–739 из местонахождения Сепайс и GIT 406–1288 из местонахождения Саксби.

У *Kodonophyllum truncatum* экз. GIT 397–739 наблюдается небольшой кораллит на боковой поверхности эпитеки (рисунок 53).

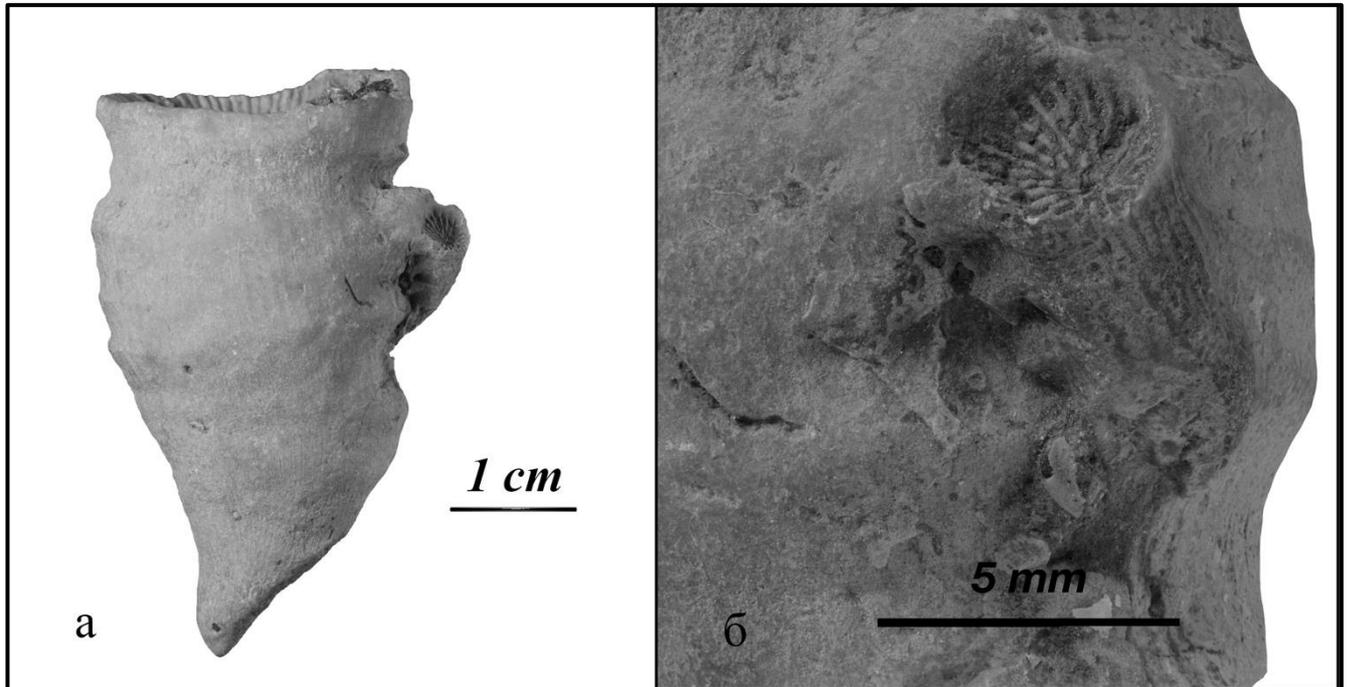


Рисунок 53. *Kodonophyllum truncatum* экз. GIT 397–739 из местонахождения Сепайс, Эстония, силур, с прикрепившейся к нему личинкой: а – вид сбоку, б – фрагмент внешней стенки крупного коралла с прикрепившимся кораллитом меньшего размера

На боковой поверхности крупного представителя вида наблюдается развитие небольшого полипа, прикрепление которого к кораллиту крупнее осуществляется у его основания (в месте оседания личинки), и, по мере дальнейшего роста, вдоль стенки. Такой сросток был образован прикреплением личинки к эпитеке крупного кораллита и продолжению развития в полноценный полип по направлению его роста, сопровождаемому расширением эпитеки и слиянием с ним на протяжении всех стадий. Наблюдаемое явление результатом экзосимбиоза: небольшой кораллит использует крупный в качестве субстрата, полностью изолируясь от внешней среды с одной стороны. Совместная направленность

роста обоих полипов свидетельствует об их совместном существовании некоторое время.

Сразу три неполовозрелых кораллита наблюдаются у основания *Kodonophyllum truncatum* экз. GIT 406–1288 (рисунок 54), где на деформированном перегибе, вызванном нарушением роста половозрелой особи, началось формирование трех небольших кораллитов. Все три кораллита не взаимосвязаны, соединения между ними отсутствуют, и, вероятнее всего, они являются продуктами оседания планулы на субстрат.

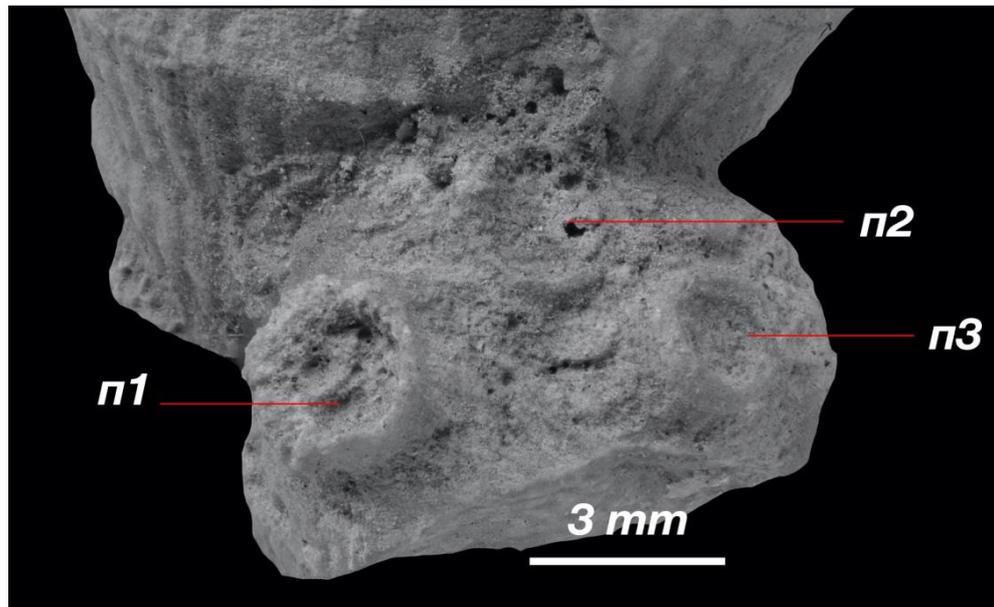


Рисунок 54. Фрагмент основания ругоз *Kodonophyllum truncatum* экз. № GIT 406–1288 из местонахождения Саксби, Эстония, силур, где наблюдается три кораллита, образованных прикреплением (обозн. как п1, п2, п3) личинок ругоз к нему как к субстрату

На рисунке 63 хорошо различим разрыв в стадиях их формирования: наиболее развитым является кораллит, обозначенный как п1, следом за ним прикрепляется вторая личинка п2, новообразованный полип погибает довольно рано, о чем свидетельствует широкая чашка с малоразвитыми бортами. Последней прикрепляется третья личинка п3, также не формирующая полип во взрослой стадии.

Сходным примером того же процесса может послужить небольшой кораллит ругозы неизвестного систематического положения на нижней стороне борта чашки *Mucophyllum toomae* sp. nov экз. GIT 402–1044 (рисунок 55).

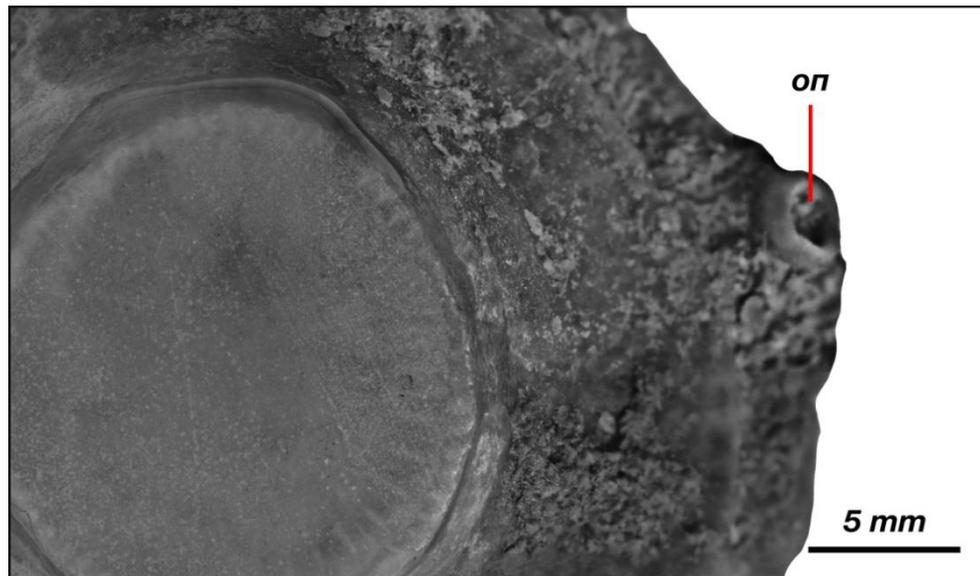


Рисунок 55. *Micophyllum toomae* sp. nov экз. GIT 402–1044 из местонахождения Ипла, Эстония, силур с нижней стороны, где: оп – осевшая планула, сформировавшая кораллит небольшого размера

Хорошо различима толстая стенка, столбик и некоторые септы в чашке кораллита, рост которого ориентирован от нижнего края борта чашки крупного кораллита вертикально с отклонением в сторону. Широкая эпитека, ориентированность роста в другую сторону и поднятие чашки относительно поверхности другого коралла указывают на половое происхождение наблюдаемого кораллита. Для того, чтобы планула могла использовать кораллит как субстрат и прикрепиться к нижней части чашки, при росте живого кораллита расположенную снизу, необходима его гибель и последующее переворачивание. Течение смыло погибший коралл, в результате чего он был перевернут и позднее стал постмортальным субстратом.

Наличие ориентированной вбок осевшей личинки на чашке крупного кораллита обнаружено у *Schlotheimophyllum patellatum* экз. GIT 397–648. Небольшой кораллит (рисунок 56) имеет расширенное прикрепительное образование в нижней части и сбоку, прикрепляясь к более крупному разрастанием эпитеки почти на всем протяжении роста с одной стороны. Вероятно, погибший *S. patellatum* был расположен по диагонали, что обуславливает рост прикрепившейся личинки с отклонением в сторону. Больших размеров новообразованный кораллит не достигает, но успевает сформировать септальный аппарат из довольно многочисленных септ до своей гибели.

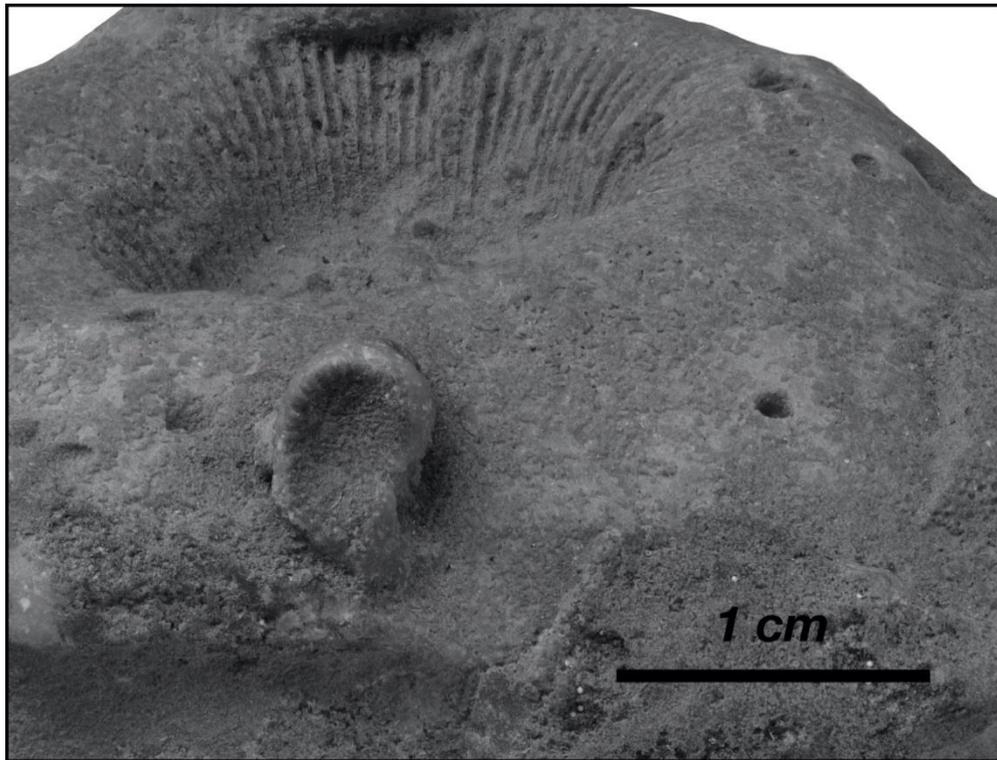


Рисунок 56. *Schlotheimophyllum patellatum* GIT 397–648 из местонахождения Джаани, Эстония, силур, с боковой стороны чашечки, где наблюдается развитие небольшого кораллита

В карбоне также наблюдается возникновение ложных псевдоколоний путем прикрепления личинки к кораллу как к субстрату. Боковое прикрепление личинки к *B. conicum* экз. 5598/43, изображенное на рисунке 57, также может быть прижизненным. Направление роста новообразованного полипа ориентировано практически перпендикулярно кораллиту, на котором он развивается, что свидетельствует о горизонтальном положении кораллита, выступающего в роли субстрата.

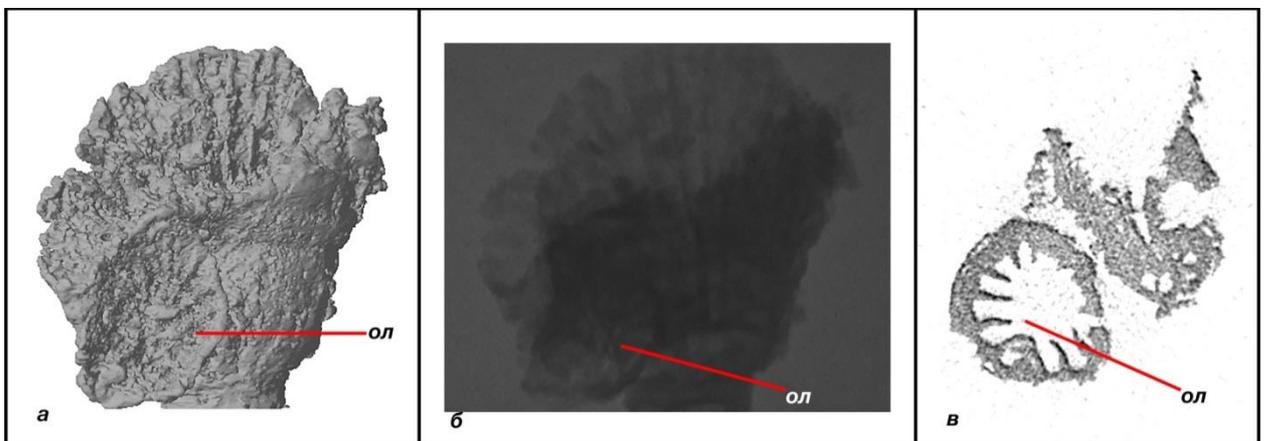


Рисунок 57. *Bothrophyllum conicum* экз. 5598/43 из каменноугольных отложений Ямского карьера, с прикрепленной к боковой поверхности эпитеки осевшей личинкой, где: а – 3D модель, б – результат микротомографического сканирования, в – виртуальный срез. Буквами обозначены: ол – осевшая личинка

Обычно в работах редко используются сами результаты томографического сканирования, а наиболее предпочтительными в использовании являются получаемые по ним виртуальные срезы, но здесь наиболее информативным изображением можно считать микрорентген экз. 5598/43 (рисунок бб, б) в совокупности с его 3D моделью, поскольку септальный аппарат прикрепившейся личинки так наиболее различим. На рисунке бб, в хорошо видно, что после прикрепления рост небольшого кораллита не связан с кораллитом крупнее, он отклоняется в сторону и эпитекальные стенки обоих кораллитов перестают соприкасаться. Тем не менее, однозначно можно судить о совместном росте двух полипов, поскольку чашка более крупного подвержена деформации, связанной с развитием полипа на боковой стенке, утяжеляющего сегмент, где он был образован, и отворачивающего борт чашки более крупного экземпляра в сторону.

Далеко не всегда возможно с уверенностью утверждать о том, продолжал ли развитие полип, выступающий в роли субстрата. Точный прогноз может дать совокупность сведений, предложенных в следующей таблице (табл. 3).

Имеющиеся сведения, отраженные на скелетах	Тип субстрата, в роли которого выступает кораллит
Наличие прикрепительного образования после оседания личинки	Прижизненный / Постмортальный
Совместная ориентированность роста двух полипов	Прижизненный / Постмортальный
Разрастание двух эпитек	Прижизненный
Деформация кораллита, выступающего в роли субстрата	Прижизненный
Отсутствие деформации кораллита, выступающего в роли субстрата, при большом разрастании новообразованного полипа	Постмортальный

Прямо противоположная ориентированность роста двух полипов	Постмортальный
Разрастание полипа в чашке другого кораллита	Постмортальный

Таблица 3. Таблица определения типа субстрата для оседания личинки, в роли которого выступает другой коралл

Оседание личинок ругоз на представителей той же группы как на субстрат в литературе упомянуто как псевдо-почка по Е. Федоровски (Fedorowski, 1978). При таком взаимоотношении между кораллитами наблюдается наличие прикрепительного образования у почки (каблочки прирастания, рубец прикрепления), разная ориентированность роста двух полипов, и др. Крупный полип, к которому прикрепляется полип поменьше, может быть еще живым (прижизненный субстрат) и погибшим (постмортальный субстрат).

Сростки ругоз

Формирование сростков ругоз встречается не очень часто. Под сростком здесь и далее подразумевается сложный агрегат, сформированный двумя или более кораллитами, образованными вследствие полового размножения и вступающими во взаимодействие по мере роста. Визуально такие сростки зачастую схожи с колониями или псевдоколониями, но являются результатом взаимодействия двух и более кораллитов, образованных вследствие оседания личинок в непосредственной близости друг от друга, следовательно, относятся к ложным псевдоколониям.

По характеру взаимодействия ругоз в сростке различаются два типа: сростки конкурирующие, где наблюдается подавление одного кораллита другим, или доминирующим в сростке, что часто сопровождается эпиморфозом в зоне повреждения кораллитов, образованной их соприкосновением; и сростки взаимовыгодные, образованные в результате намеренного и благоприятного срастания ругоз путем образования эпитекальных выростов и перешейков для взаимного наращивания объемной массы. Возможность передачи питательного материала через эпитеку для ругоз стратегически возможна, но в данном случае маловероятна.

Формирование сростков было встречено и у изучаемых экземпляров в коллекции. В коллекции из ордовикских отложений формирование сростков было встречено у самых

древних представителей рогоз рода *Lambelasma*, в коллекции из силурийских отложений – у *Tryplasma loveni*, *Microplasma schmidti* и *Paliphyllum soshkinae*. В коллекции из каменноугольных отложений такие сростки были встречены только у *Bothrophyllum conicum*.

Сростки двух индивидуальных кораллитов встречены у рода *Lambelasma* на двух экземплярах. На экз. GIT 406-1272-1 (рисунок 58) наблюдаются два кораллита примерно на одной стадии роста с отклонениями в разные стороны, где в срединной части между ними расширена эпитека. К сожалению, из-за небольших размеров и большого количества обрастающих мшанок, важных для изучения, изготовить шлифы и детально изучить место взаимодействия между кораллитами не удалось.



Рисунок 58. *Lambelasma* sp., экз. GIT 406-1272-1 из раннего силура о-ва Сааремаа, представленный сростком двух индивидуальных кораллитов и мшанок, обрастающих основание и частично поверхность эпитеки кораллитов

Наличие мшанок в сростке кораллитов не является редким явлением для рода *Lambelasma*. У *Lambelasma* sp. экз. GIT 406–1209 (рисунок 59) наблюдается три кораллита этого рода, между которыми пролегает разросшаяся мшанка. Наиболее крупный экземпляр в сростке не подает признаков ответа на раздражитель – его септальный аппарат и стенка не

подлежат деформации, а мшанка расположена на периферии его эпитеки. Тем не менее, два других кораллита в сростке в местах слияния друг с другом и мшанкой деформированы: у одного из них практически полностью отсутствует эпитека в месте срастания с мшанкой, и сильно утолщается в зоне слияния с другим кораллитом, который отражает изгиб при соприкосновении с мшанкой по ее форме, сопровождаемый утоньшением эпитеки. При этом, несмотря на деформацию формы и эпитеки обоих кораллитов, строение их септальных аппаратов не нарушено. Вероятно, нарушения эпитеки обоих кораллитов было вызвано ее разрушением из-за разрастания мшанки.

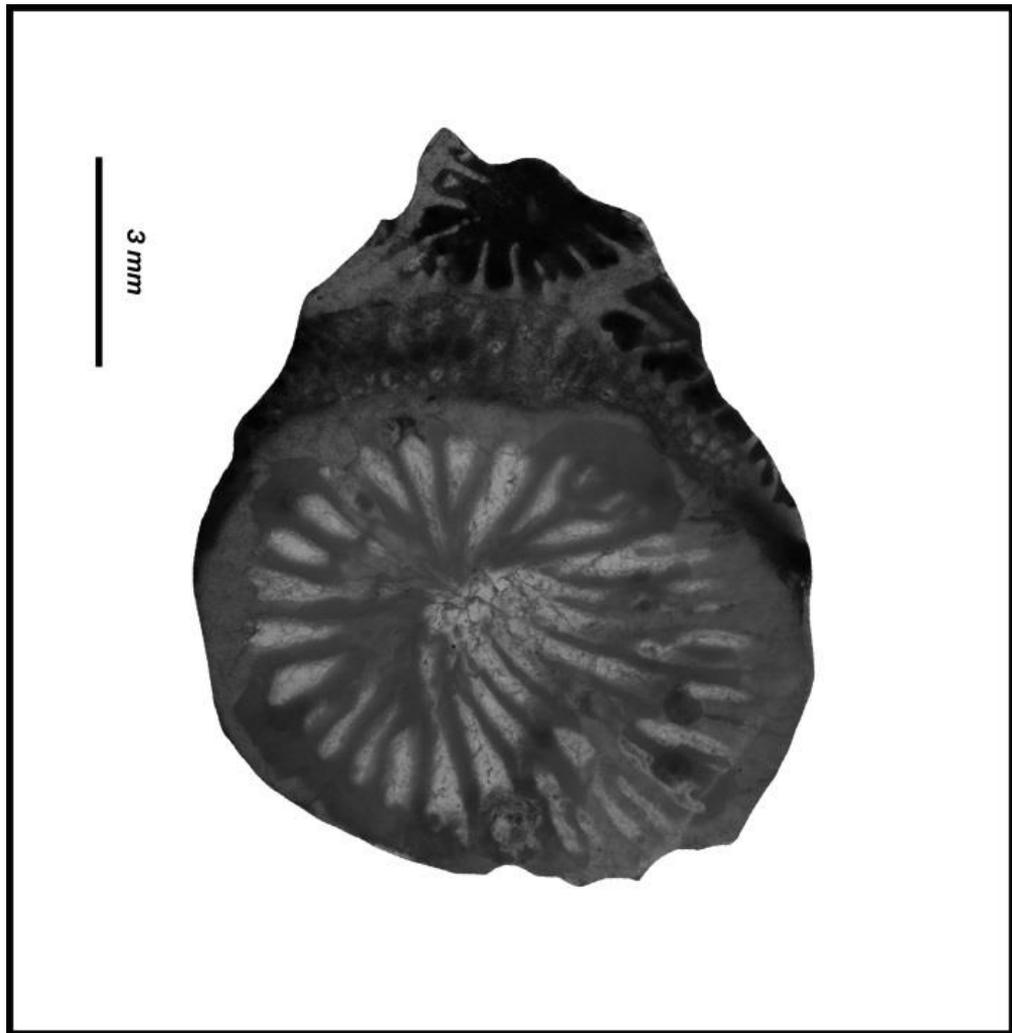


Рисунок 59. Фрагмент сростка *Lambelasma sp.* экз. GIT 406–1209 из раннего силура о-ва Сааремаа

Конкурирующие и взаимовыгодные сростки в силуре встречаются сравнительно чаще. Когда они возникают в результате оседания нескольких личинок слишком близко друг к другу, при достаточном количестве свободного пространства растущие полипы

нередко начинают разрастаться, направление роста каждого из которых направлено в противоположную сторону от места слияния, как отмечено у *Tryplasma loveni* экз. GIT 402–1207 (рисунок 60). Три автономно развивающихся полипа на разных стадиях роста корректируют ориентированность роста в разные стороны. Таким образом, наблюдается сросток, где взаимодействие между кораллитами на ранних стадиях нежелательно, и, с целью его избегания, на последующих после прикрепления стадиях роста они расходятся.

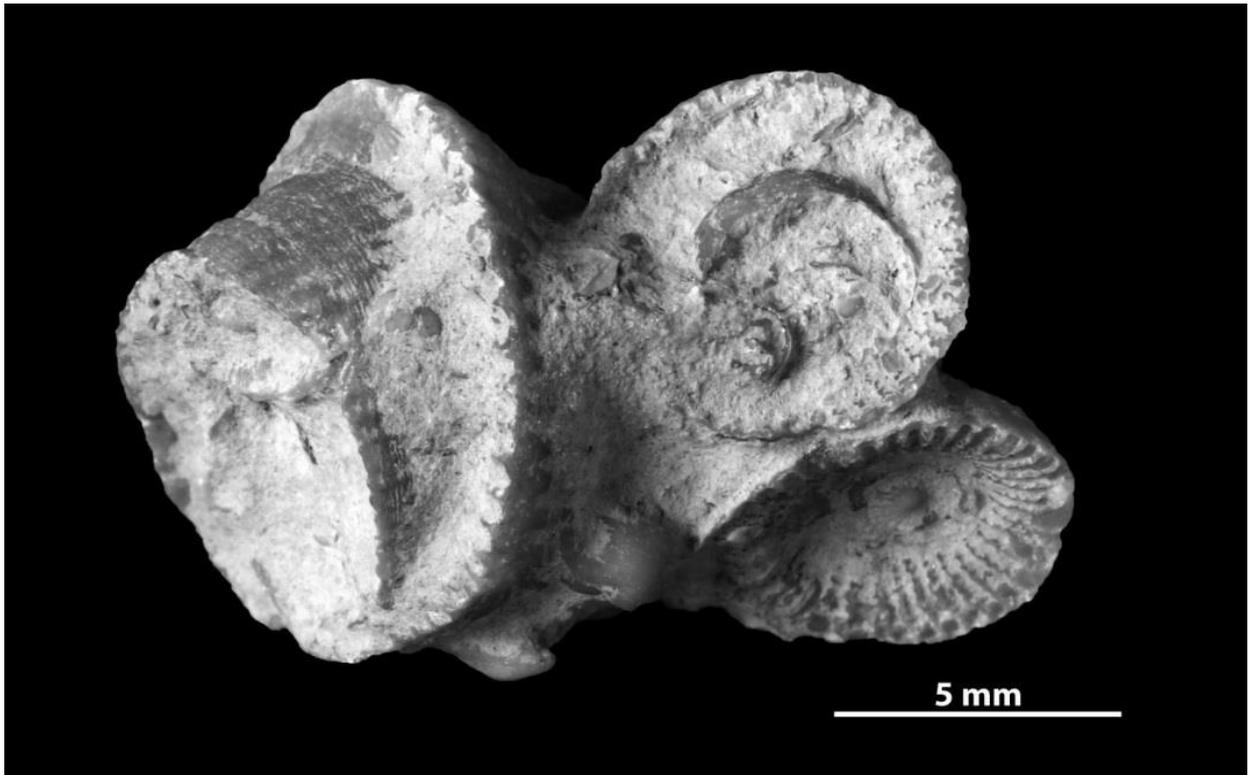


Рисунок 60. *Tryplasma loveni*, экз. GIT 402–1207 из силура (венлок) о-ва Сааремаа, представленный сростком трех индивидуальных кораллитов, на двух из которых ярко выражены следы омоложения

На двух кораллитах отмечаются весьма характерные для вида следы компенсаторной регенерации (омоложения). Уменьшение кораллитов в диаметре и дальнейшее развитие, сопровождаемое направленностью роста в разные стороны, полностью исключает возможность дальнейшего взаимодействия.

Детально описанный в работе вид *Microplasma schmidtii* часто встречается в виде псевдоколоний. В некоторых случаях среди представителей этого вида встречаются сростки двух и более индивидуальных одиночных или псевдоколонийальных одиночных кораллитов. На рисунке 62 представлен экземпляр *Microplasma schmidtii* GIT 397–2002, где наблюдается эпитекальное срастание двух кораллитов, растущих рядом. Независимое друг от друга

происхождение обоих полипов подтверждается тем, что на ранних стадиях развития они не взаимодействуют. Несколько позже, на некоторых стадиях, их эпитека сливается полностью, и наблюдается три полноценных эпитекальных перешейка.

Такой тип сростка определен как взаимовыгодный, позволяющий увеличение объема для усиления конкурентоспособности ругоз при взаимодействии с другими группами животных. Судить о взаимодействии полипов и передаче материала через эпитекальные перешейки невозможно на данном этапе исследований, но их наличие подтверждает способность одиночных ругоз к симбиозу друг с другом.



Рисунок 62. *Microplasma schmidti* экз. GIT 397–2002 из разреза Сепайс (силур, Эстония), представлен сростком двух индивидуальных кораллитов с объединенной эпитекой и эпитекальными перешейками на разных стадиях роста

Сростки взаимовыгодные также встречены и у *Paliphyllum soshkinae* экз. GIT 402–1234 (рисунок 63), где несколько индивидуальных кораллитов срастаются между собой путем расширения эпитеки и образования общей ткани. О том, что сросток представлен

несколькими кораллитами, свидетельствует сохранившееся основание, где видно несколько каблучков прирастания и автономный рост на ранних стадиях развития кораллитов. Начиная с более взрослых стадий, каждый из кораллитов начинает формировать эпитекальные отростки для соединения с соседними.



Рисунок 63. *Paliphyllum soshkinae* экз. GIT 402–1234 из раннего силура Эстонии, представлен сростком двух индивидуальных кораллитов с объединенной эпитекой и эпитекальными перешейками на разных стадиях роста

О том, что при росте сростка кораллиты начинают еще больше входить во взаимодействие между собой, свидетельствуют поперечные срезы, сделанные в местах соединения кораллитов.

На одном из таких срезов *Paliphyllum soshkinae* экз. GIT 402–1234 (рисунок 64) наблюдаются два взрослых кораллита, один из которых развивается в практически автономном режиме (расположен слева), и обособляется от второго тонкой эпитекой. В то же время второй кораллит не имеет эпитеки в месте соединения с первым, поскольку она продолжается по периферии сростка и сливается на границе с эпитекой первого кораллита, не продолжаясь в зону слияния. Септальный аппарат в месте слияния двух кораллитов

деформирован только у одного из них, септы длиннее и продолжаются вплоть до стенки другого кораллита, практически совпадая с ними, но немного отклоняясь на несколько градусов.

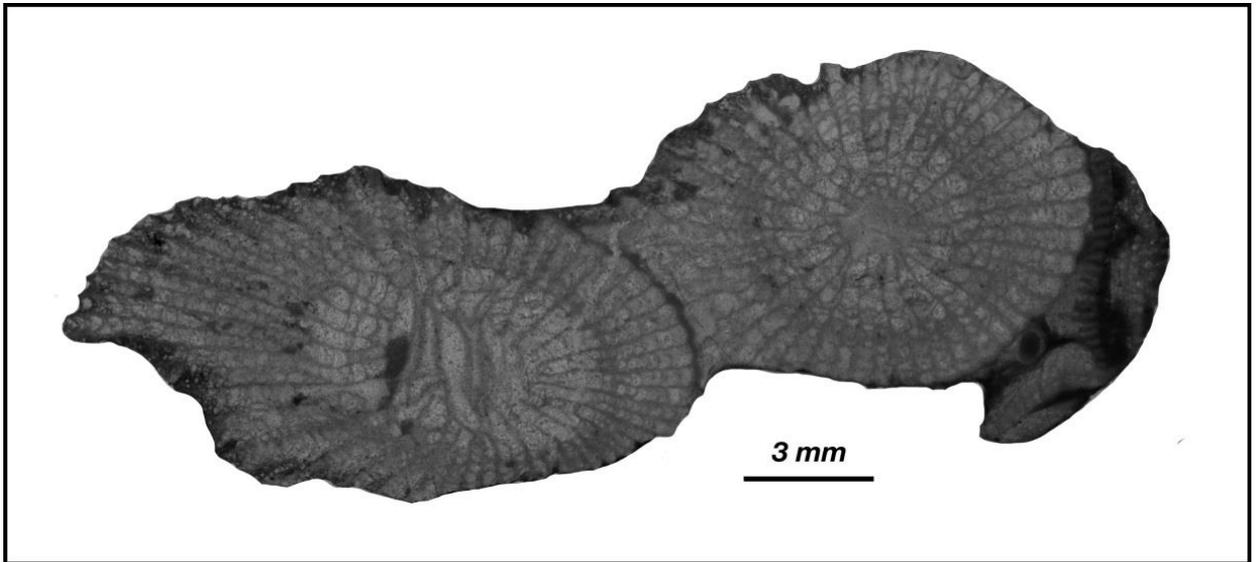


Рисунок 64. Поперечный срез *Paliphyllum soshkinae* экз. GIT 402–1234 из раннего силура Эстонии, представленный сростком двух индивидуальных кораллитов

На экземпляре GIT 397–2020 того же вида, аналогично представленном сростком двух кораллитов, заметно, что на разных стадиях кораллиты могут быть отдалены друг от друга и избегать взаимодействия (рисунок 65). Между двумя кораллитами наблюдается свободное пространство, уже после гибели заполненное инородным материалом. Из остатков соединительной системы, представленной разрастающейся эпитекой, от более крупного кораллита обособляется небольшой соединительный перешеек, предположительно, заполненный хаотично расположенными скелетными элементами.

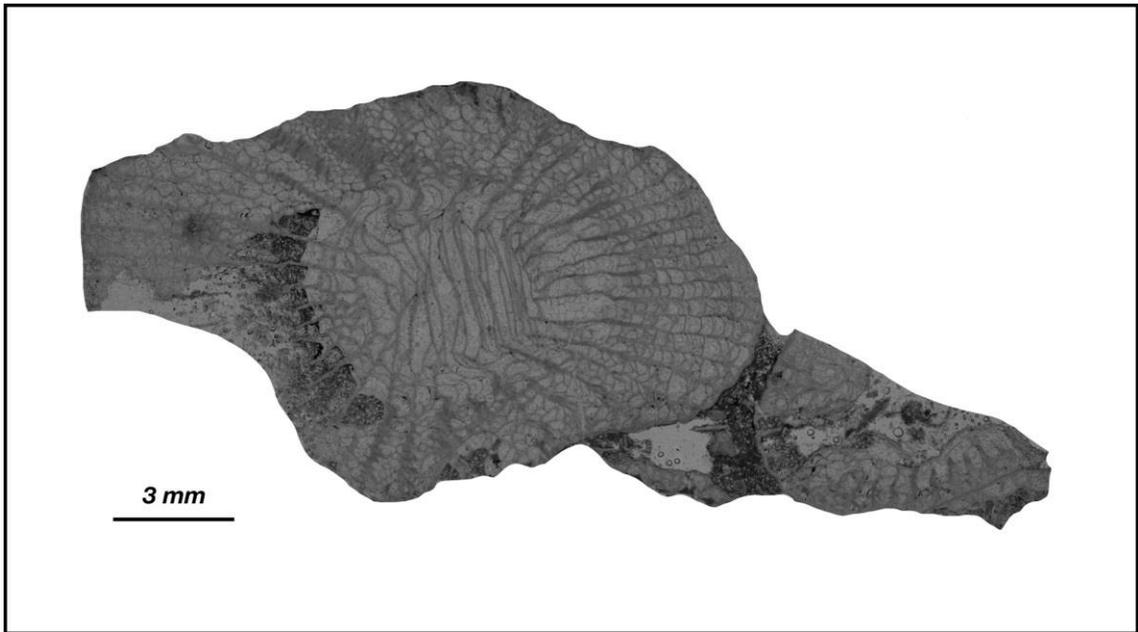


Рисунок 65. Поперечный срез *Paliphyllum soshkinae* экз. GIT 397–2020 из раннего силура Эстонии, представленный сростком двух индивидуальных кораллитов

К конкурирующим сросткам можно отнести единственный экземпляр их каменноугольного материала, представленный сростком двух индивидуальных кораллитов *Bothrophyllum conicum* (экз. № 5598/12) (рисунок 66) изученный на основе виртуальных срезов. На первом томографическом срезе (рисунок 66, а), проходящем на расстоянии 2 мм от начала кораллита, отмечается, что образованный ранее кораллит большего размера обладает утолщенной стенкой на периферической оси, не задействованной в сростке. В месте слияния двух кораллитов его эпитека становится тоньше.

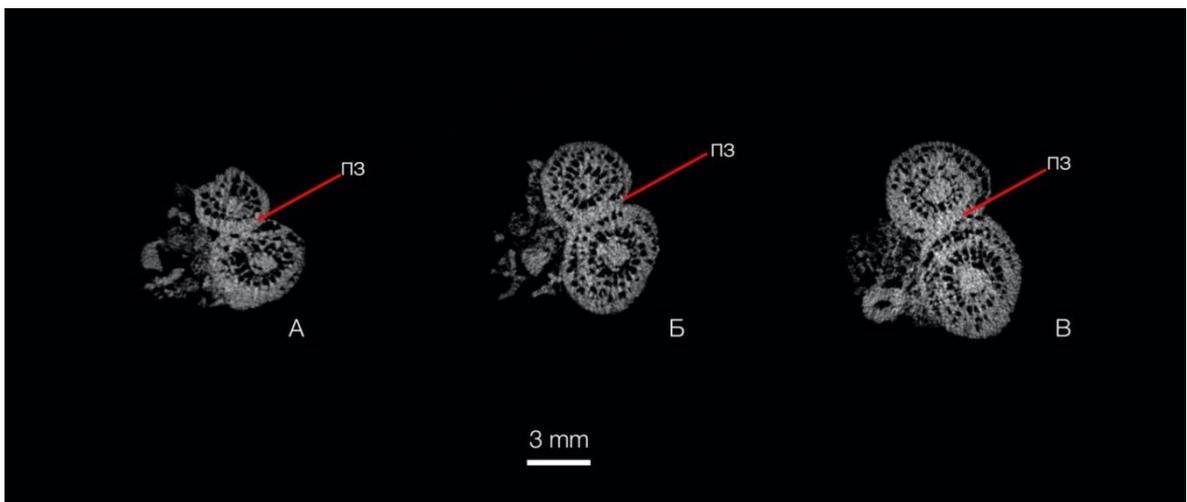


Рисунок 66. Поперечные срезы, полученные в результате рентгеновского томографического сканирования сростка двух кораллитов экз. № 5598/12 *Bothrophyllum conicum* из каменноугольных отложений Ямского карьера (а – в), где пз – поврежденная зона кораллитов

Вероятно, это может быть связано с повреждением из-за внедрения утолщенной эпитеки соседнего кораллита меньшего размера в его внутреннюю полость. Скелетные элементы крупного кораллита в зоне повреждения нарушены сильнее, чем скелетные элементы небольшого коралла. Поэтому последний в сростке является доминирующим. Соседний кораллит большего размера реагирует на это доминирование нарушением развития скелетных элементов у места слияния, связанным, видимо, с повреждением и разрастанием внешней стенки.

На втором срезе (в 1,5 мм от предыдущего, рисунок 6б, б) наблюдается состояние, близкое к равновесному влиянию, в системе взаимодействия двух сросшихся кораллитов. Место слияния характеризуется весьма толстой, практически слитой эпитекальной поверхностью обоих кораллитов, в формировании которой принимают участие диссепиментарий и септы обеих форм. Внутренняя стенка меньшего кораллита остается практически неизменной, в месте слияния она расположена рядом с внешней стенкой, которая усиленно разрастается. Внутренняя стенка небольшого кораллита в месте слияния двух форм стала частью разросшейся обобщенной эпитеки, но, тем не менее, видоизменение иных скелетных элементов не происходит.

Абсолютного доминирования в сростке (рисунок 6б, в) кораллит большего размера начал достигать уже через несколько стадий роста. Отсутствия нарушения септального строения около места слияния подтверждает доминирующую позицию кораллита. Второй кораллит продолжает свое развитие, претерпевая нарушения скелета.

Определение характера взаимоотношений между кораллитами в сростке как взаимовыгодное или конкурирующее возможно благодаря сопоставлению совокупности сведений, предложенных в следующей таблице (табл. 4).

Имеющиеся сведения, отраженные на скелетах	Сростки взаимовыгодные	Сростки конкурирующие
Наличие прикрепительного образования после оседания личинки	есть	есть
Наличие деформации	нет	есть

скелетных элементов		
Наличие эпитекальных перешейков	есть	нет
Разнонаправленность ориентировки роста	есть/нет	есть
Разрастание эпитеки в месте взаимодействия без формирования перешейка	нет	есть

Таблица 4. Таблица определения типа сростка двух или более ругоз

В данной работе под термином «ложные псевдоколонии» изучены часто встречаемые у ругоз сростки индивидуальных кораллитов, образованных половым путем. Частично такие сростки были описаны в работе Е. Федоровски (Fedorowski, 1978) как псевдоколонии, но для удобства были выделены в отдельную группу автором. Из характерных особенностей ложных псевдоколоний важно обозначить:

- отсутствие взаимодействия между кораллитами на ранних стадиях роста;
- наличие прикрепительных образований у каждого из кораллитов;
- высокую встречаемость взаимного подавления одного кораллита другим.

Все ложные псевдоколонии можно разделить на две ключевые группы в зависимости от происхождения:

- образованные путем оседания и дальнейшего роста личинки на другом кораллите как на субстрате;
- образованные путем разрастания эпитеки двух индивидуально растущих рядом кораллитов.

Частные случаи явления регенерации при формировании корневых выростов

Детальное изучение нескольких экземпляров *Axophyllum cavum* в срезах, изготовленных при помощи рентгеновского томографического сканирования, позволяет детально изучить основные принципы роста корневых образований. Корневые выросты у *A. cavum* упоминаются еще Т.А. Добролюбовой (1937, с. 64) и характеризуются как

эпитекальные выросты, представленные в виде сплошных или полых трубок, а также пластин. У изученных экземпляров корневые выросты по своей морфологии являются весьма разнообразными. Было выделено три основных типа.

Сплошные стерженьки представлены у экз. № 5598/402. Вероятно, изначально они были полыми трубками, представлявшими собой стенку эпитекального происхождения, сильно утолщенную, с замещенной внутренней частью.

Полые трубочки, обнаруженные у экз. № 5598/402 и 5598/403, представляют собой округлую в поперечном срезе структуру, растущую в направлении субстрата и достигающую круглую форму. Стенка по своей характеристике может быть простой, лишенной всяческой скульптуры на поверхности, так и усложненной эпитекальными морщинами и бороздами. Внутренняя полость корневой структуры занимает около половины общего диаметра.

На одном из изучаемых экземпляров (№ 5598/401) наблюдается формирование сложного, не упомянутого в литературе, корневого выроста (рисунок 67). Первоначально рассматриваемый как сrostок двух кораллитов, экземпляр 5598/401 по результатам сканирования был идентифицирован как одиночный коралл с мощным, сильно развитым корневым выростом, ранний рост которого весьма сходен с аналогичным у зачатков регенеративных почек, в то время как функциональная особенность его возникновения свидетельствует о необходимости перехода (возможно, в процессе формирования) от почкообразования к формированию прикрепительного отростка, сильно упрощенного морфологически относительно почки.

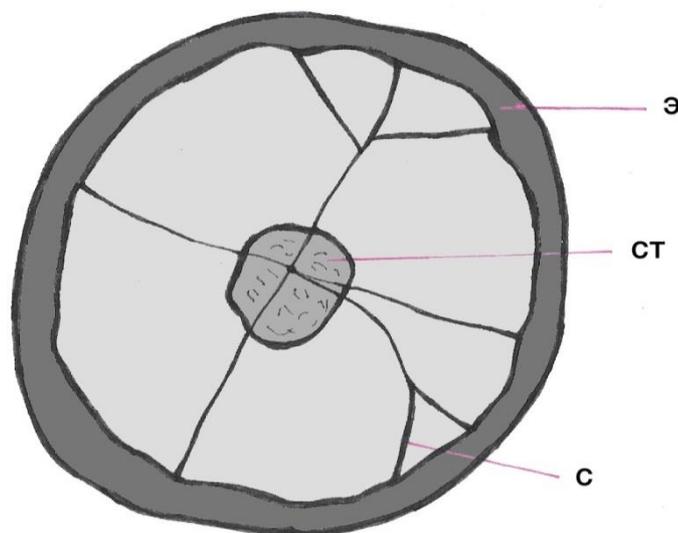


Рисунок 67. Схематичное изображение поперечного среза корневого выроста *Axophyllum cavum* экз. ПИН РАН 5598/401 из каменноугольных отложений Ямского карьера. Буквами обозначены: с – септы, ст – столбик, э – эпитека.

Подробно рассматривая его томографические срезы, удалось обнаружить септы (рисунок 75), порядок появления которых соответствует образованию септ коралла в онтогенезе. Основание корневого выроста, прикрепляющегося ко дну, обычно

значительно шире в диаметре, нежели его более высокие сечения. В литературе место прикрепления корневого выроста изучено довольно слабо (Штукенберг, 1988; Добролюбова, 1937). Эпитекальный характер внешней поверхности стенки корневидного образования указывает на ее доминирующую роль в формировании отростка.

Экз. № 5598/401 обнаруживает крайне необычную форму строения корневого выроста. На рисунке 68 показана серия поперечных томографических срезов. Первый срез (рисунок 68, а) проходит перпендикулярно корневому выросту. На нем наблюдается утолщенная эпитека со стороны противоположной септы, из которой впоследствии образуется ответвление (рисунок 68, б, в), что может свидетельствовать о вероятном ветвлении выроста. На рисунке 68, в, г обозначено место слияния материнского кораллита и новообразованного прикрепительного выроста. Заметно, что в месте прикрепления скелетные элементы выроста и кораллита сливаются между собой, что объясняет дальнейшее развитие септального аппарата у отростка (его происхождение не только эпитекальное, но и скелетное).

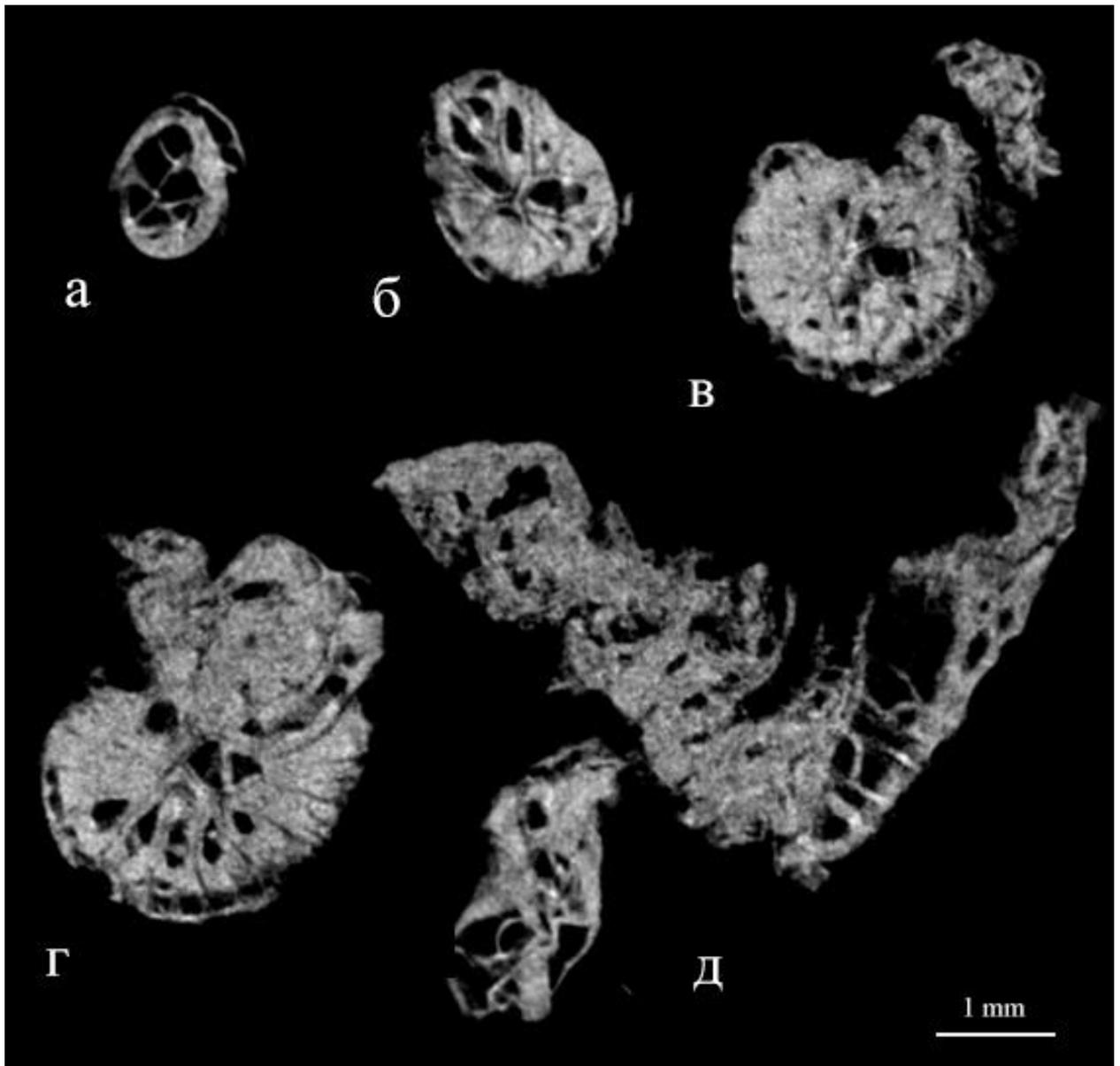


Рисунок 68. Виртуальные срезы *Axophyllum cavum* экз. ПИН РАН 5598/401 из каменноугольных отложений Ямского карьера, где а, б – поперечные срезы корневого выроста, в, г – поперечные срезы в месте слияния кораллита с корневым выростом, д – продольный срез всего кораллита.

Формирование такого корневого выроста объясняется как преобразование почки. Одиночный коралл начинает размножаться вегетативным путем, образуя дополнительные скелетные элементы, что хорошо видно на рисунке 68, г, д. Сформированная почка по тем или иным причинам не может развиваться далее, и постепенно начинает упрощаться, в результате чего новые скелетные элементы не образуются, а раннее сформированные — сливаются. Утяжеленный скелетными образованиями отросток мягкого тела под действием силы тяжести начинает расти в противоположную сторону, постепенно сужаясь (рисунок 68, а, б) до тех пор, пока не достигает субстрата. В месте прикрепления вырост начинает

расширяться, укрепляя свое основание, и начинает распределять скелетные элементы, укрепляя стенку и формируя септы.

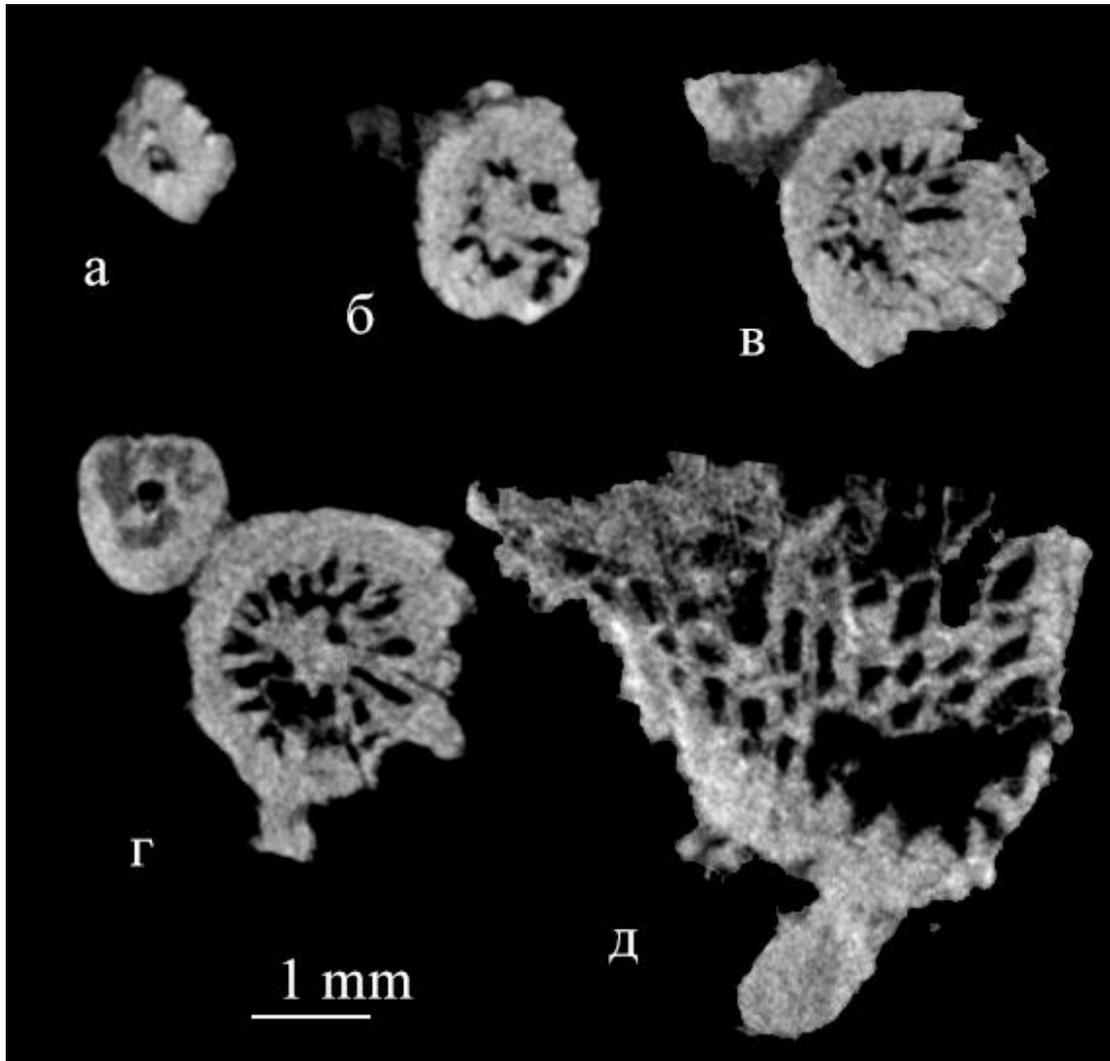


Рисунок 69. Виртуальные срезы *Achorophyllum savum* экз. ПИН РАН 5598/403 из каменноугольных отложений Ямского карьера, где: а – поперечный срез корневого выроста, б-г – поперечный срез кораллита, д – продольный срез кораллита с корневым выростом

Экз. № 5598/403 представляет собой одиночный *A. savum* с корневым выростом классического типа. На протяжении практически всей длины, корневой вырост представляет собой полую трубку, окруженную эпитекой. Некоторая часть томографических срезов, полученная у наиболее приближенной к субстрату части корневого выроста (рисунок 69), обладает характерной особенностью: внутри полой трубки отмечается несколько широких вертикальных перегородок, практически полностью заполняющих внутреннюю полость. Это указывает на формирование здесь септального

аппарата, сильно утолщенного стереоплазмой. Выше в корневом выросте эти септы полностью исчезают, и внутри трубки появляется округлая полость.

При этом, в месте слияния (рисунок 69, б), корневой вырост представлен исключительно эпитекой, сливающейся с эпитекой кораллита. Предположительно, эпитекальная поверхность выроста не нарушает эпитеку кораллита, а лишь вспучивается на ее поверхности (рисунок 70).

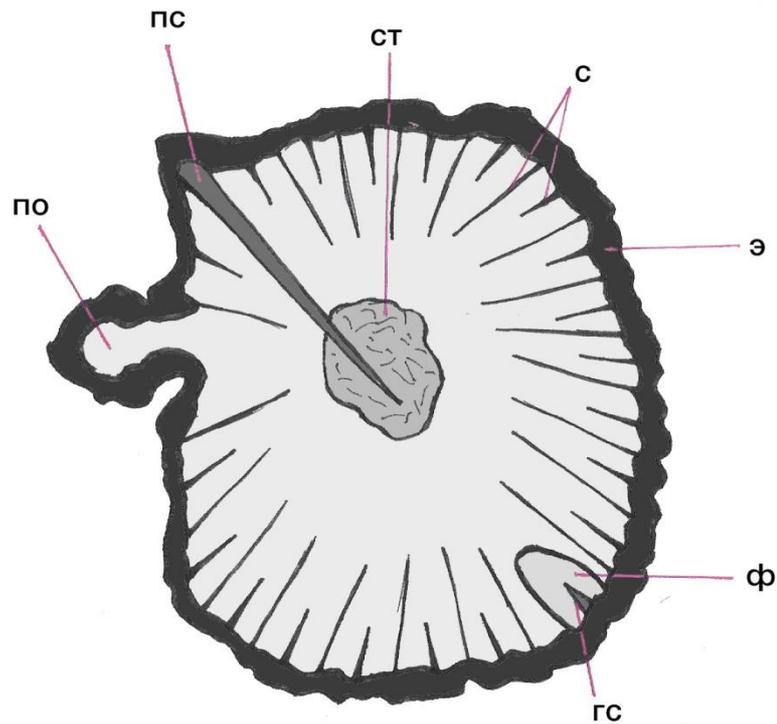


Рисунок 70. Схематичное изображение поперечного среза места прикрепления корневого выроста *Axorphyllum cavum* экз. ПИН РАН 5598/402 из каменноугольных отложений Ямского карьера. Буквами обозначены: гс – главная септа, по – прикрепление отростка, пс – противоположная септа, с – септы, ст – столбик, ф – фоссула, э – эпитека

В месте прикрепления выроста к кораллиту, эпитекальная поверхность корневого выроста практически полностью дублирует вероятное положение эпитекальной поверхности коралла. Область возникновения выроста на эпитеке, несколько вспучиваясь, образует стенку, на срезе сходную с сектором (примерно 1/4) правильной окружности. Почти в середине корневого выроста наблюдается упирающееся в него начало противоположной септы. Оба окончания эпитеки корневого выроста переходят непосредственно в две короткие септы второго порядка, что свидетельствует не об

эпитекальном происхождении корневого выроста, а о септальном. Вероятнее всего, в этой области образовался пузырь мягкой ткани, который, вздуваясь, выдавливал эпитеку до тех пор, пока на внешней стороне коралла не образовался небольшой, отделенный эпитекой, шарик с общей эпитекальной стенкой у шарика и кораллита. Постепенно из новообразования мягкая ткань продолжала опускаться до тех пор, пока не достигла дна, где начала строить укрепление, тем самым формируя септы. Обызвествление новообразования происходило постепенно, по направлению роста корневого выроста, то есть сверху-вниз.

Экземпляр *A. cavum* № 5598/402 не имеет длинных корневых выростов, но, тем не менее, на всем своем протяжении несет небольшие корневидные отростки. Не достигая больших размеров, отростки в данном случае специфических скелетных элементов не образуют, а представлены сплошными или полыми трубками.

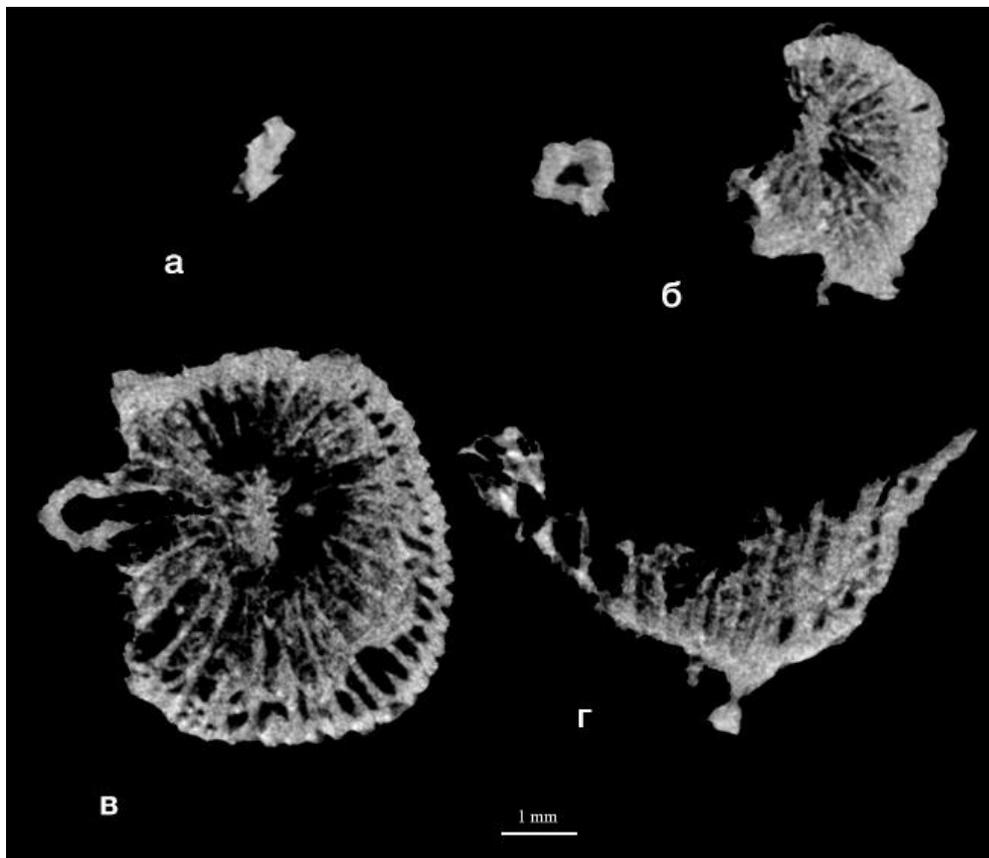


Рисунок 71. Виртуальные срезы *Axorhyllum cavum* экз. ПИН РАН 5598/402 из каменноугольных отложений Ямского карьера, где: а – поперечный срез корневого выроста, б – поперечный срез корневого выроста и кораллита, в – поперечный срез кораллита, д – продольный срез кораллита

Вполне вероятно, что коралл начинал формировать корневой вырост, но те или иные условия не позволили продолжить его рост. Этот небольшой коралл с весьма толстой эпитекой (рисунок 71) на протяжении своего роста неоднократно повреждался.

На месте повреждений в дальнейшем формировалась еще более толстая стенка. Вышеупомянутое повреждение заметно на рисунке 71, б, и уже на рисунке 71, с это повреждение замещено уплотненной эпитекой. Корневидный отросток на рисунке 71, а представлен фрагментом сплошной эпитеки, но на рисунке 71, б заметно наличие полости, а сам вырост сходен с широкой трубкой по морфологии.

Предполагаемые фазы формирования корневых выростов у *A. cavum* изображены на рисунке 72, а, б, в, г.

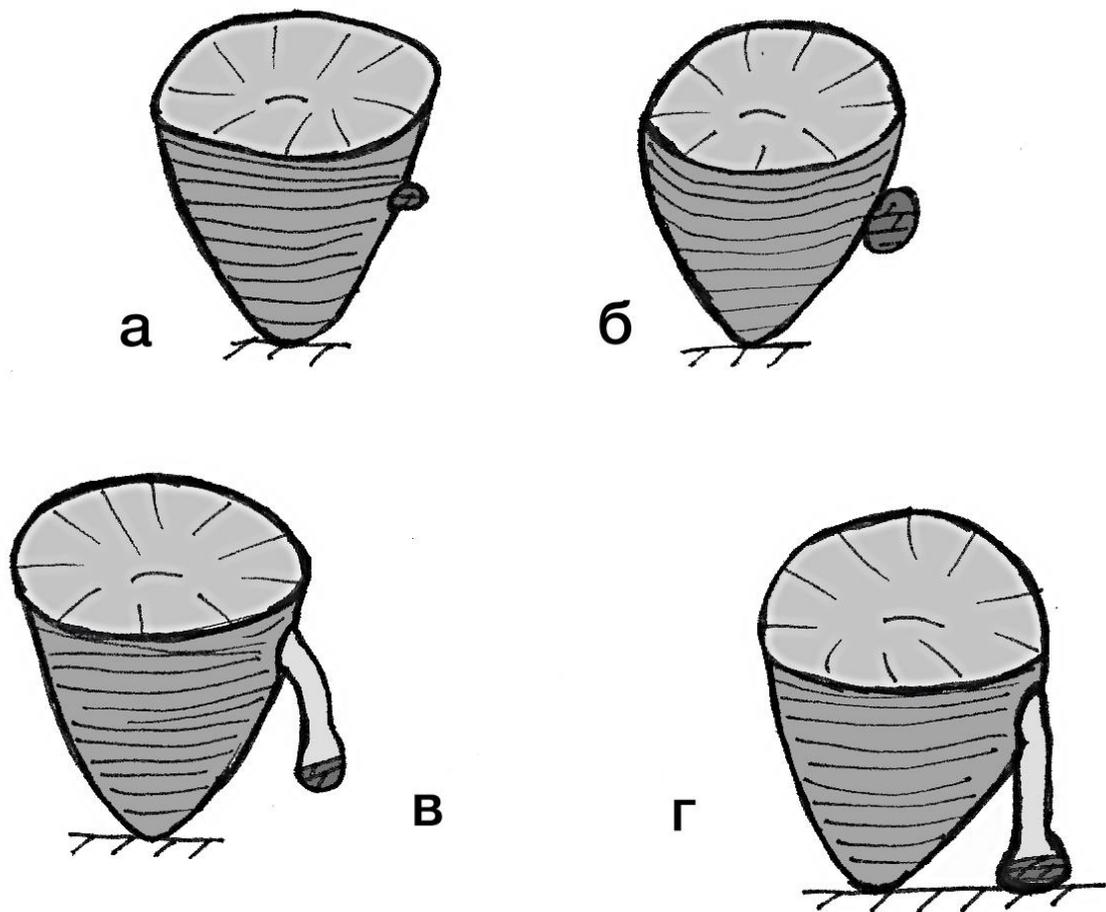


Рисунок 72. Основные этапы формирования корневых выростов у *Axophyllum cavum*

Если одной из наиболее важных особенностей роста ругоз, позволяющих изучение их онтогенеза, является его направленность от основания каблочки прирастания к чашечке (оральному окончанию при жизни), где последующие стадии надстраиваются на предыдущих, сохраняя предшествующее положение скелетных элементов, то формирование корневых выростов происходило в противоположном направлении – от приоральной части к основанию кораллита и аналогично формированию почки. Коралл

начинал формировать отросток, дублируя частично свои септы (рисунок 72, а). Маленькая копия материнского кораллита начинала надстраивать свой собственный септальный аппарат, формируя осевую септу, которая затем делилась на главную и противоположную. Далее процесс септообразования останавливается на нескольких начальных септах (рисунок 72, б). Повреждения скелета, приводящие к запуску процесса регенерации, должны рассматриваться как сопутствующие повреждению мягкого тела, при которых бесскелетная часть кораллита продолжает существование и выделяет секрет для восстановления скелета.

Новообразование кораллита постепенно окружалось эпитекой, и практически полностью отделялось от кораллита в сторону (рисунок 72, в). Растущая вокруг мягкой ткани эпитека начинала полую трубку с утолщённой частью на конце и опускалась в сторону субстрата, и, достигая дна, останавливала свое развитие (рисунок 72, г). Такой тип роста объясняет наличие септ внутри корневых выростов.

Изученный материал позволяет судить о том, что формирование регенеративных почек не всегда приводит к образованию псевдоколоний. Возникновение регенеративных почек может в некоторых случаях преобразовываться в специальные корневые структуры. Такие структуры отличаются от корневых выростов, возникших в результате разрастания внешней стенки, наличием внутренних скелетных элементов на ранних стадиях формирования.

7.3 Компенсаторная регенерация и эпиморфоз

На имеющихся экземплярах были встречены все три типа доступной ругозам регенерации: эпиморфоз, компенсаторная регенерация и морфаллаксис. В регенеративной биологии для определения того или иного способа регенерации изучается клеточная перестройка дифференцируемых тканей и накопление бластемы или скопления клеток, из которого образуются последующие ткани (Gilbert, 2010). Палеонтологический материал не позволяет судить о регенерации на клеточном уровне. Тем не менее, все три типа регенерации можно выявить и на скелете ископаемых ругоз, но признаки регенерации отражены в особенностях перестройки скелета и восстановления внешней стенки и скелетных элементов.

Эпиморфоз у ругоз выражен в последовательной дифференцировке скелетных

элементов взрослого организма, создании массы недифференцированных скелетных образований и их дальнейшей респецификации. Новые скелетные элементы не формируют новообразований, а лишь достраивают утраченное. По этому принципу у ругоз происходит восстановление поврежденной части скелета, например следов укуса.

Компенсаторная регенерация проявляется в увеличении числа скелетных элементов, при котором не происходит их дифференциация. Омоложение ругоз может служить примером компенсаторной регенерации, когда после уменьшения размеров кораллита происходит деление скелетных элементов и рост кораллита без их дифференцировки.

Для удобства понимания механизма протекания этих процессов и их отражения на скелетах ругоз была составлена схематичная модель (рисунок 73).

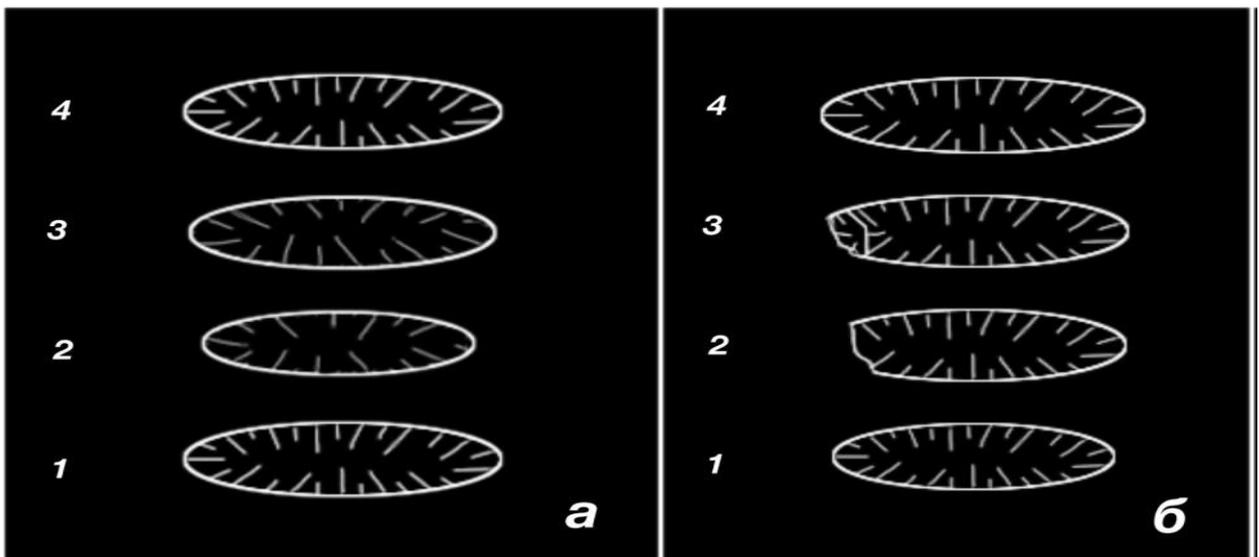


Рисунок 73. Схематичная модель протекания регенеративных процессов ругоз, где: а – компенсаторная регенерация, б – эпиморфоз. Цифрами (1–4) отмечен порядок стадий согласно онтогенезу

На рисунок 81, а показано, что стареющий коралл с целью возврата к ранним стадиям омолаживается путем компенсаторной регенерации. На первой стадии (рисунок 73, а, 1) его септальный аппарат представлен многочисленными септами, когда при уменьшении диаметра (рисунок 73, а, 2) септ становится меньше. После омоложения коралл вновь продолжает расти с увеличением числа септ и диаметра (рисунок 73, а, 3), достигая тех же стадий стареющего коралла лишь спустя несколько этапов роста (рисунок 73, а, 4).

Эпиморфоз (рисунок 73, б) выражен в повреждении части кораллита (рисунок 73, б,

1), которое обособляется внешней стенкой (рисунок 73, б, 2). С целью достраивания поврежденной части в обособленном сегменте возникает вторая стенка, и между ними формируется септальный аппарат, соответствующий стадии (рисунок 73, б, 3). Когда поврежденная часть полностью восстановлена, стенка между ней и остальным кораллитом исчезает (рисунок 73, б, 4).

Рост с постоянными сужениями диаметра кораллита, вызванными омоложением, у ругоз является результатом компенсаторной регенерации. Частая компенсаторная регенерация характерна для *Tryplasma loveni*. На рисунке 74 показан фрагмент экз. GIT 397-1995 из раннего силура Эстонии, где наблюдаются следы многократного омоложения: борт первичной чашки, суженный борт вторичной, сдвинутый к одной из его сторон, еще более уменьшенный борт третичной чашки, стенка которой сливается со вторичной, и недоразвитый полип в последней чашке, ориентированный вбок, с аналогичным предыдущему частичным слиянием стенки с предыдущей чашкой. Такое многократное омоложение может быть связано с рядом факторов: недостаток питательного ресурса, достижение стареющей стадии, необходимость в изменении направления роста. Ориентированность роста омоложенного кораллита расположена по касательной относительно центральной оси чашки, в которой он расположен, вероятно, чтобы борт предыдущей чашки не влиял на развитие полипа.

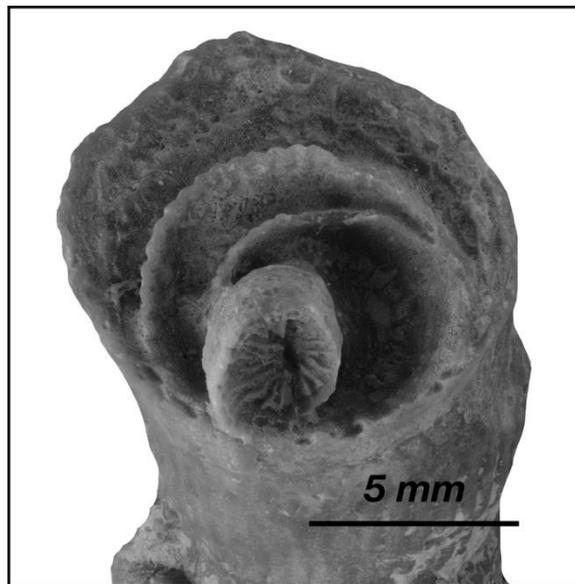


Рисунок 74. Экземпляр *Tryplasma loveni* GIT 397–1995 из раннего силура Эстонии с многократными следами омоложения

Прямое свидетельство троекратного последовательного омоложения также указывает

на ограниченность возможностей процесса: без респецификации клеток способность ругоз к уменьшению диаметра и возврату к более ранним стадиям ограничена. Непосредственно омоложение вплоть до ювенильных стадий исключено, и достижение сходного результата вероятно только при многократном повторении процесса.

Примером эпиморфоза может послужить экз. *Axophyllum cavum* 5598/406 из среднего карбона Ямского карьера. Полученная при тех или иных условиях травма в нижней правой части кораллита, выражена (рисунок 75, а) отсутствием эпитеки и нарушением строения септ. Постепенно кораллит начинал образовывать внутреннюю стенку на месте повреждения (рисунок 75, б). Вдоль новообразованной стенки, тем не менее, продолжал развиваться септальный аппарат в сторону, разрушенную при повреждении.

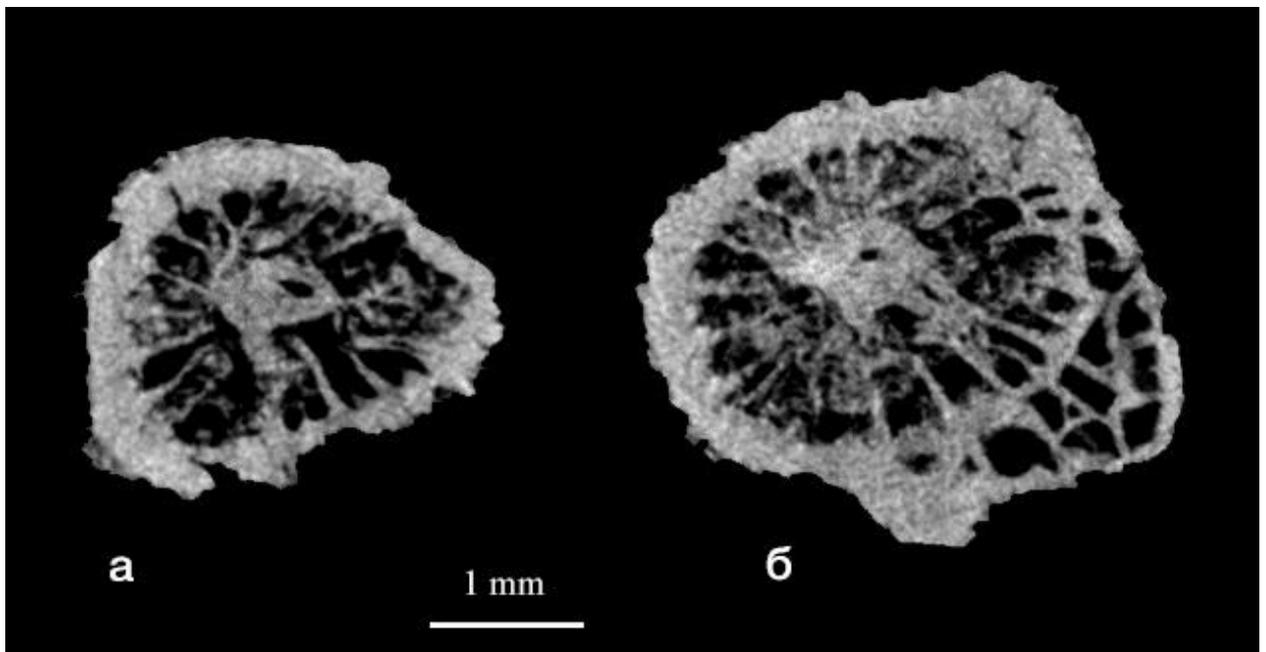


Рисунок 75. Виртуальные срезы *Axophyllum cavum* экз. ПИН РАН 5598/406 из каменноугольных отложений Ямского карьера, где: а-б – поперечный срез кораллита

В конечном счете кораллит приобрел две стенки в месте залечивания (рисунок 75, б), в то время как в неповрежденной части кораллита эпитека сильно утолщалась. Одна из стадий формирования двух стенок хорошо видна на рисунке 76, где обозначены описываемые скелетные элементы.

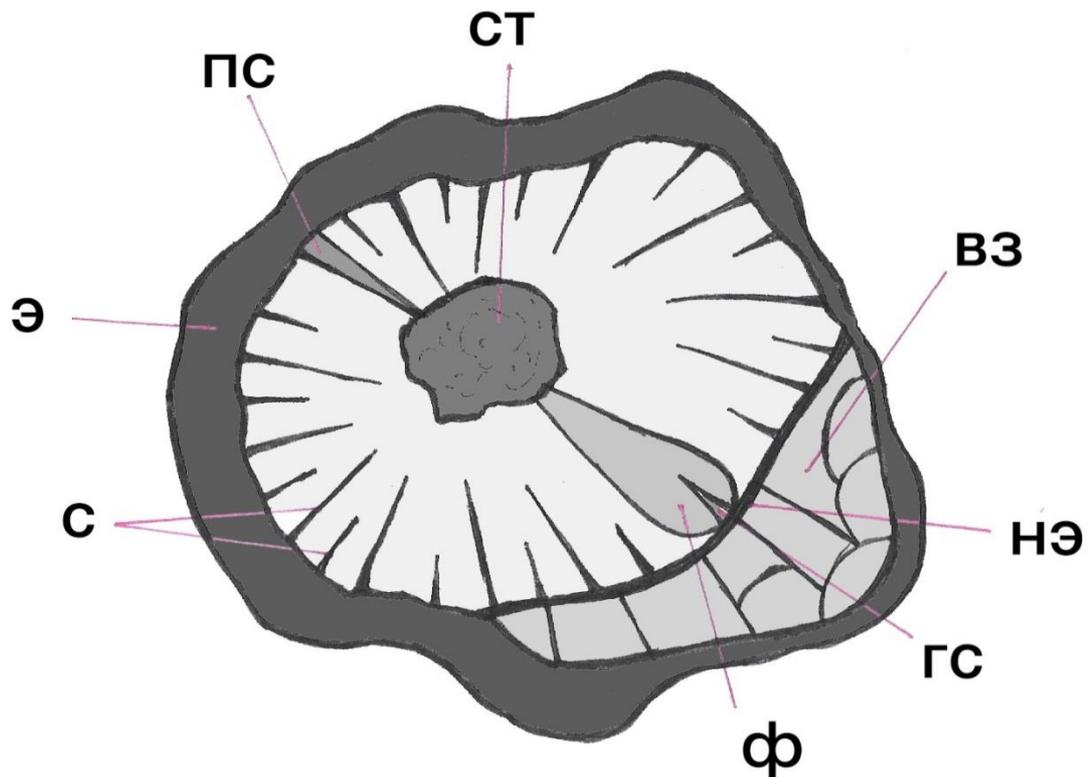


Рисунок 76. Схематичное изображение поперечного среза *Axophyllum cavum* экз. ПИН РАН 5598/406. Буквами обозначены: вЗ – восстанавливаемая зона, гС – главные септа, нЭ – новообразованная эпитека, пС – противоположная септа, с – септы, ст – столбик, ф – фосула, э – эпитека.

Образовав вторую стенку, коралл продолжал свой рост не только в неповрежденной своей части, но и в регенерировавшей. В дальнейшем предполагается исчезновение стенки между кораллитом и залеченной частью после полного восстановления септального аппарата. К сожалению, рост был прекращен в связи с гибелью кораллита.

Изучение имеющейся коллекции показало, что все разнообразие структур, возникающих при восстановлении скелета после повреждения или частичной гибели полипа, сводится к трем общим типам регенерации, известных у современных животных. Достраивание поврежденной части кораллита и обособление повреждения внешней стенки с восстановлением типичных для вида скелетных элементов является результатом эпиморфоза. «Омоложение», при котором сложные скелетные элементы редуцируются с возвратом на более раннюю стадию с уменьшением диаметра кораллита и при дальнейшем росте восстанавливаются до прежнего состояния – это результат компенсаторной регенерации. Третьим типом регенерации, выраженным у ругоз как возникновение и преобразование на материнском кораллите регенерационных почек, является

морфаллаксис, описанный далее.

7.4. Морфаллаксис и псевдоколониальность

Морфаллаксис у ругоз проявлен в перестройке скелета при незначительном росте. Скелетные элементы увеличиваются в количестве и дифференцируются, и каждый отдельный фрагмент новообразованных элементов может служить базой для строительства организма меньшего размера. Такой тип регенерации наблюдается у одиночных ругоз при регенеративном почковании (по Рожнов, 2013 с дополнениями). При этом фундаментальным базисом морфаллаксиса могут служить частные случаи омоложения и последствия отрицательного влияния возникших факторов внешней среды. Из-за неблагоприятных факторов материнский организм не может сохранить целостность, и старается сохранить ее в отдельных сегментах своего скелета, образуя несколько почек. Развитие некоторых почек останавливается довольно быстро и почки не достигают больших размеров, в то время как другие продолжают развиваться, а в некоторых случаях, при недостатке пространства или плохих условий для роста, в чашках первичных почек (образованных вследствие регенерации материнского кораллита) возникают вторичные почки (образованных вследствие регенерации первичной почки). Данный процесс отличается от более типичного омоложения наличием ранних стадий формирования септального аппарата почки, когда при омоложении коралл уменьшается в диаметре, а скелетные элементы не дифференцируются.

На рисунке 77, показан морфаллаксис при отсутствии видимых повреждений кораллита. Визуальное отсутствие повреждений кораллита зачастую свидетельствует о том, что процесс регенерации был запущен в результате внешних изменений в среде обитания.

Морфаллаксис у ругоз проявляется в формировании различных по типу регенеративных почек. Берущая начало у материнского кораллита (рисунок 77, 1) почка, образованная в одном из его сегментов (рисунок 77, 2), копирует часть этого сегмента, и плоскость ее симметрии будет параллельна одной из септ в этом сегменте. Следующая почка (рисунок 77, 3) показана реверсивной, плоскость симметрии которой перпендикулярна плоскости симметрии материнского кораллита. Последняя почка на изображении (рисунок 77, 4) представлена дубликатной, и ее плоскость симметрии параллельна плоскости симметрии, построенной по направлению оси главная -

противоположная септ материнского кораллита.

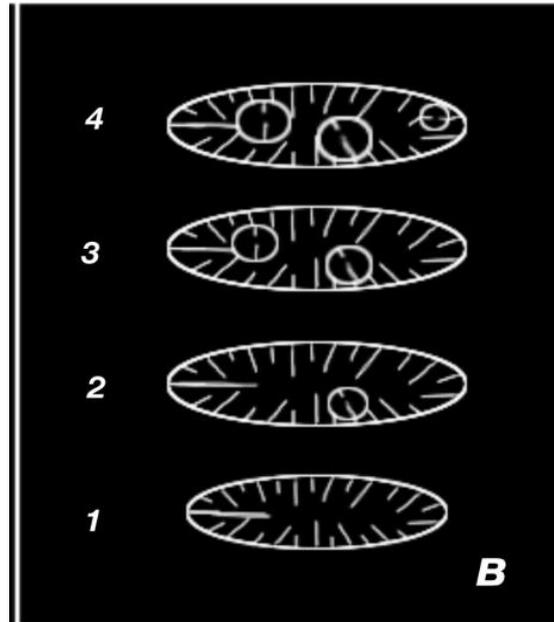


Рисунок 77. Схематичная модель протекания регенеративных процессов ругоз при морфаллаксисе. Цифрами (1–4) отмечен порядок стадий согласно онтогенезу

Морфоллаксис является самым технологически сложным процессом регенерации у ругоз. Процесс протекает следующим образом: поврежденный вследствие видимых (укус, столкновение, падение) или невидимых (связанных со средой) причин, сегмент кораллита начинает формировать отдельную стенку и хаотичную массу скелетных элементов. Сформированные скелетные элементы обособляются и, в дальнейшем, происходит их респецификация, после которой обособленные стенками на один или несколько сегментов, скелетные элементы формируют почки, надстраиваемые в чашке материнского кораллита, отличные от вегетативных тем, что сформированы из септ материнского кораллита, дублируя либо его плоскость симметрии, либо беря за нее самые выраженные септы в сегменте, где она надстроена. Если вегетативный кораллит является копией материнского, продолжая его септальный аппарат на ранних стадиях, то регенеративный формирует его автономно на каждом отдельном сегменте. Чаще всего, плоскость симметрии регенеративной почки и материнского кораллита параллельна если почка надстроена в сегменте, включающем в себя противоположную септу. В противном случае плоскость симметрии почки будет соответствовать некоторым сегментным септам, и не будет соотноситься с плоскостью симметрии материнского кораллита.

Сформированные в результате множественного регенеративного почкования агрегаты визуально схожи с истинными колониями, но существенно различны в скелетном

развитии на ранних стадиях. Для множественно-почкующихся одиночных ругоз, формирующих сложные агрегаты в результате регенерации путем морфаллаксиса, предлагается использование термина «псевдоколония», отражающего их положение в системе одиночных и колониальных организмов. Псевдоколония по Е. Федоровски (Fedorowski, 1971, 1978) – это кластер индивидуальных кораллитов одного вида, растущих рядом, что создает видимость возникновения колониальности в результате вегетативного почкования, но на самом деле они растут автономно. Термин предлагается использовать для описания одиночных кораллов, формирующих видимость колониальности путем образования множественных почек при регенерации по типу морфаллаксиса. Следовательно, псевдоколониальность – это результат регенеративного почкования ругоз путем морфаллаксиса, где материнский кораллит представлен одиночным кораллом, не способным к колониальному почкованию.

Такие псевдоколонии могут возникать у различных одиночных ругоз различных возрастных интервалов. Зачастую на частоту встречаемости псевдоколоний ругоз влияет не только палеообстановка, но и характеристика вида. Для некоторых ругоз (*Microplasma schmidti*, *Bothrophyllum conicum*, *Gshelia rouilleri*) такой тип существования может быть довольно распространенным.

Ордовикский материал, изучаемый в работе, составляет сравнительно небольшую часть изучаемого материала. Следы псевдоколониальности у имеющихся в коллекции представителей рода *Lambelasma* обнаружены не были.

В более масштабной части изучаемого материала, представленной силурийскими ругозами Эстонии, формирование псевдоколоний было встречено у двух видов: *Paliphyllum soshkinae* и *Microplasma schmidti*.

Каменноугольный материал включает в себя сравнительно большое количество псевдоколоний, встреченных у *Bothrophyllum conicum*. Свидетельства псевдоколониальности также описаны для *Gshelia rouilleri*.

Чаще всего почки, образованные регенеративным путем, расположены хаотично в чашке материнского кораллита. В некоторых случаях, формирование почек может происходить на эпитеке или внутри нее.

Одним из необычных примеров такой псевдоколонии можно назвать экз. № GIT 397–1987 *Paliphyllum soshkinae* (рисунок 78).

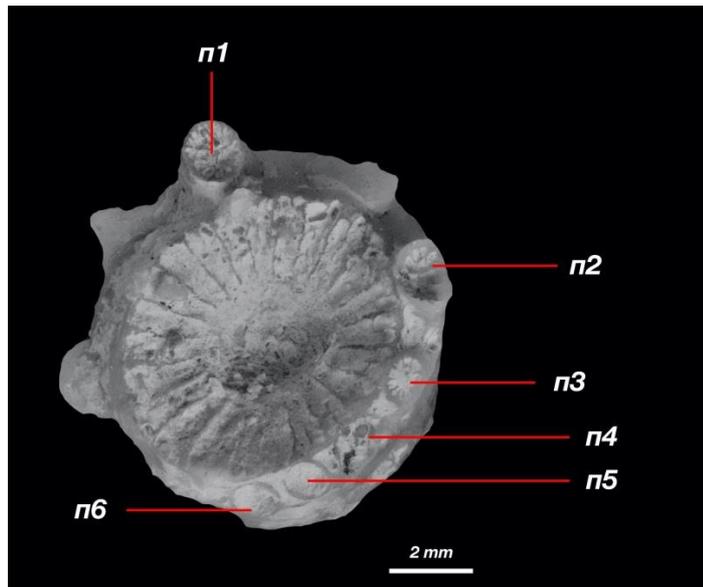


Рисунок 78. Экземпляр *Paliphyllum soshkinae* № GIT 397–1987 из раннего силура Эстонии (Сааремаа) с множественными почками в периферийной зоне. Буквами обозначены: п1-6 – почки согласно примерному порядку их возникновения, рассчитанному по степени развития

Наблюдается возникновение почек на периферии кораллита в зоне разрастания стереоплазмы. Это может быть связано с тем, что формирование почек началось при еще живом полипе, занимающем чашку материнского кораллита. Через некоторое время материнский полип погибает и его развитие останавливается, и дочерние регенеративные почки продолжают развитие, беря необходимый для строительства материал непосредственно из стереоплазмы материнского. Такой тип регенеративного почкования встречается крайне редко из-за неудачного расположения почек: только две них, обозначенные на рисунке 78 как п1 и п2, достигают определяемой стадии, остальные (п3 – п5) погибают практически в зачатке. Это может быть связано со сравнительно малым размером почек, не способных к питанию из-за разложения живой части материнского полипа, мешающего фильтрованию. При этом, первая, вторая и третья почки предположительно являются дубликатными, копирующими плоскость симметрии материнского кораллита. Вероятно, это связано с недостатком скелетного материала материнского кораллита для переориентировки почек в периферийной зоне, где они были образованы.

Возникновение регенеративной почки также наблюдается у другого экземпляра *Paliphyllum soshkinae*, но не в чашке, а на боковой стенке (рисунок 79, 80). На экз. GIT 397–1965 наблюдается развитие небольшого кораллита того же вида на одном из эпитекальных перегибов кораллита крупнее (рисунок 79).



Рисунок 79. Общий вид *Paliphyllum soshkinae* экз. GIT 397–1965 из раннего силура о-ва Сааремаа (Эстония)

Первоначально рассматриваемый как сросток двух индивидуальных кораллитов, экземпляр после изучения в шлифах был определен как результат возникновения псевдоколониальной почки на стенке материнского кораллита. О его взаимосвязи с последним свидетельствует полностью дублированный септальный аппарат материнского кораллита даже на более поздних стадиях (рисунок 80). Стенка дубликатной почки полностью сформирована в месте соединения с материнским кораллитом, начиная с самых ранних стадий своего формирования. Последний в месте соединения не имеет видоизмененных скелетных элементов, но ряд его диссепиментов, как и эпитека, отсутствуют.

Такое явление часто наблюдается у ругоз при однократных и непродолжительных переменах во внешней среде. Крупный кораллит начинает формировать сбоку дополнительную стенку, обособляя часть септального аппарата, который в результате морфаллаксиса формирует зачаток почки (в данном случае дубликатной). Почка и материнский кораллит продолжают развитие одновременно, в некоторых случаях положение почки оказывается более выгодным, и оставшаяся часть материнского кораллита останавливает свое развитие. В случае с экз. GIT 397–1965, большей способностью к

выживанию обладает материнский кораллит, почка погибает, а более крупный кораллит продолжает свое развитие дальше.

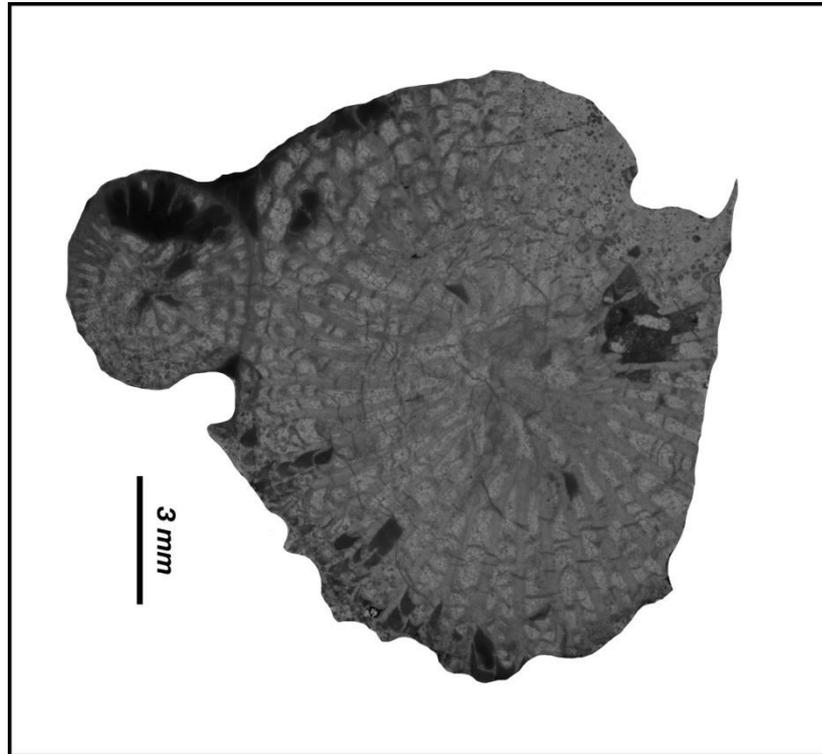


Рисунок 80. Поперечный срез *Paliphyllum soshkinae* экз. GIT 397–1965 из раннего силура о-ва Сааремаа (Эстония)

Вероятно, ранняя гибель почки связана с большими размерами материнского кораллита, из-за он не достигает больших размеров, будучи ограничен во взаимодействии с внешней средой с одной стороны. Кораллиты, характерные для истинных колоний, достигают приблизительно одного размера, что позволяет каждому отдельному полипу питаться, не вступая в конкуренцию с другими. В случае недостатка питательного материала для одной из частей колонии возможна его передача через соединительную ткань, что исключено у одиночных ругоз, формирующих почки.

Такой тип псевдоколониальности ругоз схож с наиболее примитивными колониями ордовика – раннего силура. В верхнем ордовике (хирнантский ярус) в Балтике известны рода *Palaeophyllum* и *Syathophylloides*, достигающие своего расцвета параллельно с силурийскими одиночными формами.

Род *Palaeophyllum* Billings, 1858. Представлен фацелоидными колониями с высокими и трубчатыми стенками между кораллитами. Более характерен для нижнего силура, редко встречается в верхнем ордовике. Колонии представлены ветвящимся

почкованием примитивных кораллитов без диссепиментов (рисунок 81).

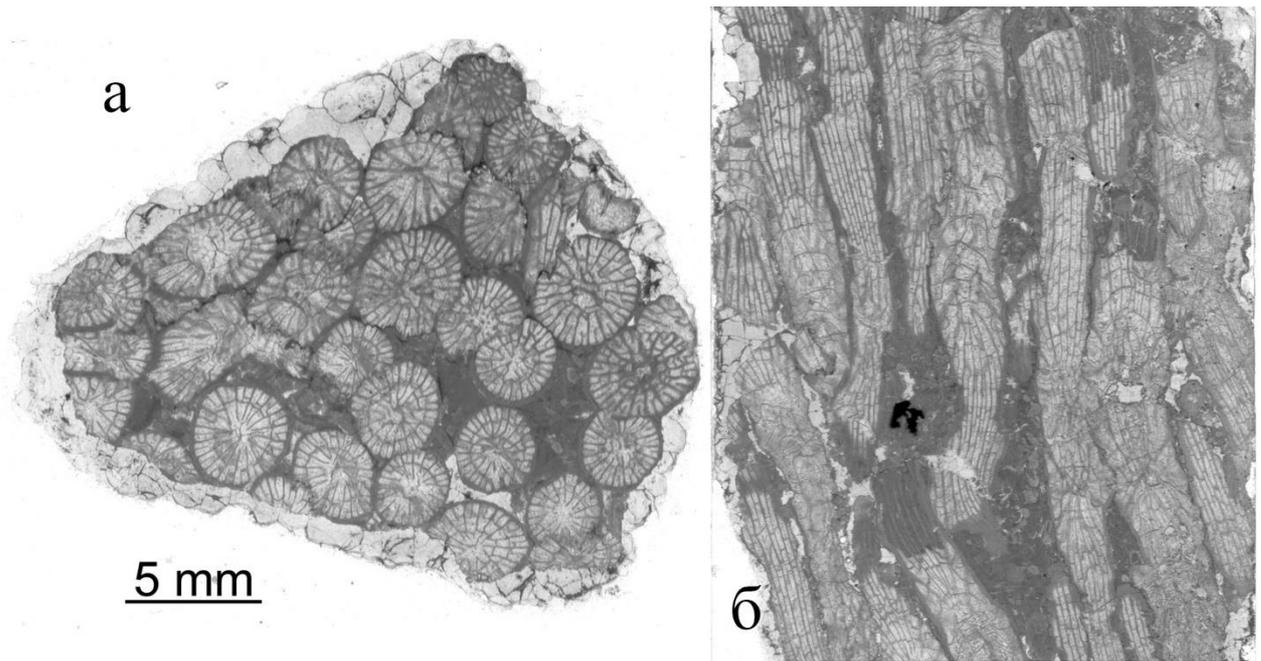


Рисунок 81. *Palaeophyllum fasciculus* (карьер Харгла, регионарус Юуру, нижний силур Эстонии): а – поперечный срез, б – продольный

Род *Cyathophylloides* Dybowski, 1873. Представлен массивными цериоидными колониями, сложенными примитивными кораллитами без диссепиментов (рисунок 82).

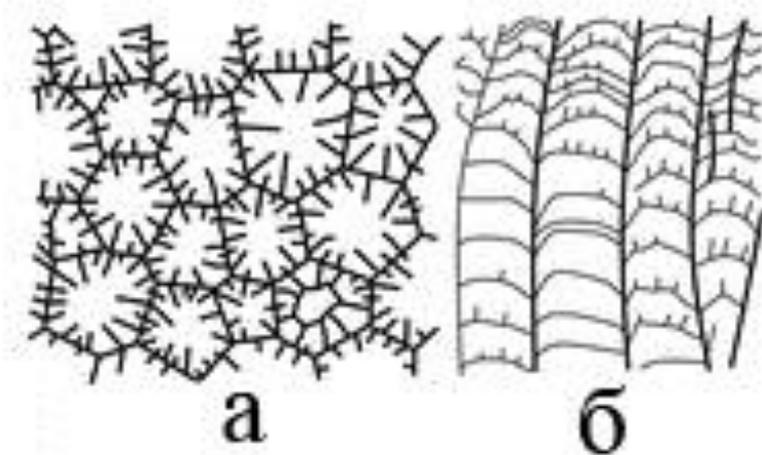


Рис 82. Схематичное изображение *Cyathophylloides ulrichi*: а – поперечное сечение, б – продольное (Sreepat, 2016)

Такие примитивные колонии, образованные боковым почкованием, по характеру и дальнейшему развитию почек могут быть сопоставимы с псевдоколонией *P. soshkinae*. Однако во избежание взаимного подавления кораллитов в колонии друг другом, все новообразованные кораллиты достигают примерно одинаковых размеров. По сути, это

является единственным различием в типе строения изученных примеров псевдоколониальности и колониальности. Регенеративные почки одиночных кораллитов развиваются автономно, и размеры, которых они достигают, зависят от условий их развития. Так, большая разница в размере нескольких почек или почек и продолжающего развитие материнского кораллита, может быть губительна для почек.

В силуре Эстонии множественное почкование одиночного кораллита также нередко встречается у *Microplasma schmidtii* и выражено в частом формировании регенеративных почек в чашечке. Из основных характеристик, позволяющих определение регенеративности происхождения почек, стоит обозначить их хаотичное расположение относительно друг друга, взаимную конкуренцию и предшествующую строительству почек частичную гибель материнского кораллита, где поврежденная часть обособляется стенкой. Септальный аппарат у *M. schmidtii* примитивный и выражен в небольших шипиках на поверхности диссепиментов, поэтому изучение плоскостей симметрии ограничено, и дальнейшие сведения будут основаны исключительно на строении зоны диссепиментария.

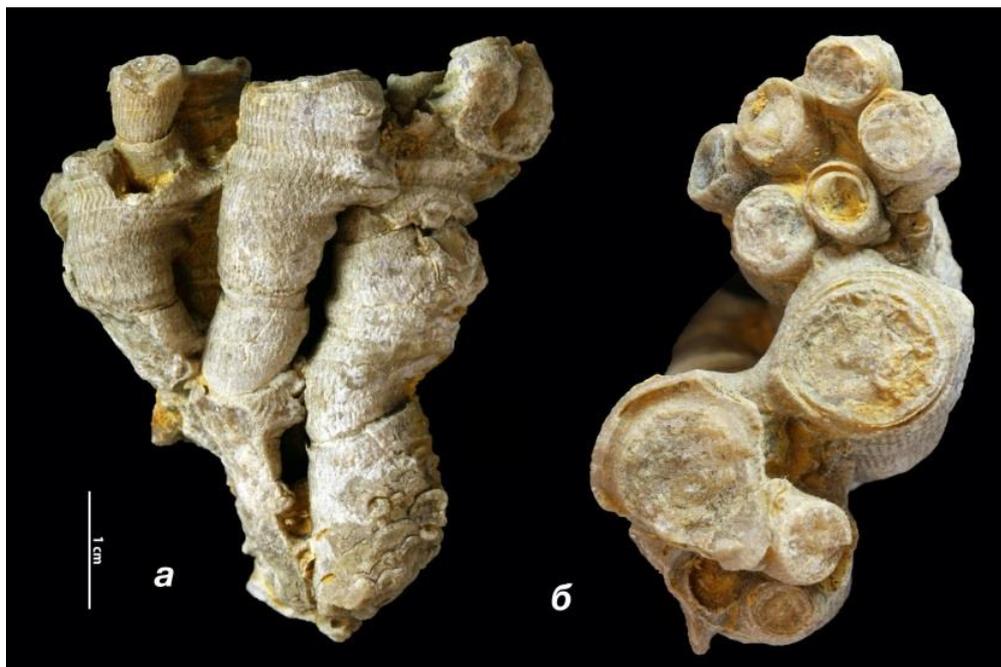


Рисунок 83. Общий вид *Microplasma schmidtii* экз. GIT 397–1903 из разреза Сепайс, силур Эстонии, где: а – вид сбоку, б – вид сверху

Формирование многократного почкования у *Microplasma schmidtii* зачастую сопровождается срастанием эпитеки отдельных кораллитов (рисунок 83), где часто выраженные эпитекальные перешеечки создают видимость соединительной структуры, но на

срезах являются сплошными отростками. Это хорошо выражено у экз. GIT 397–1903. Наблюдается ярко выраженное разрастание эпитеки, сопровождаемое возникновением эпитекальных перешейков, характерное для ложной псевдоколониальности. О том, что наблюдаемый сросток представлен автономными кораллитами, свидетельствует отсутствие взаимосвязи между кораллитами на ранних стадиях развития, отсутствие соединительных каналов в эпитекальных перешейках, частая встречаемость взаимного подавления одного полипа другим, что выражается в деформации скелетных элементов и внешней стенки кораллитов в сростках.

Регенеративное почкование у *M. schmidtii* путем морфаллаксиса начинается с обособления стенки вдоль ряда наиболее полных диссепиментов (рисунок 84), напр. у экз. GIT 397–1903. Разделенные пополам, они начинают ориентироваться вдоль поверхности эпитеки до формирования упорядоченной структуры.

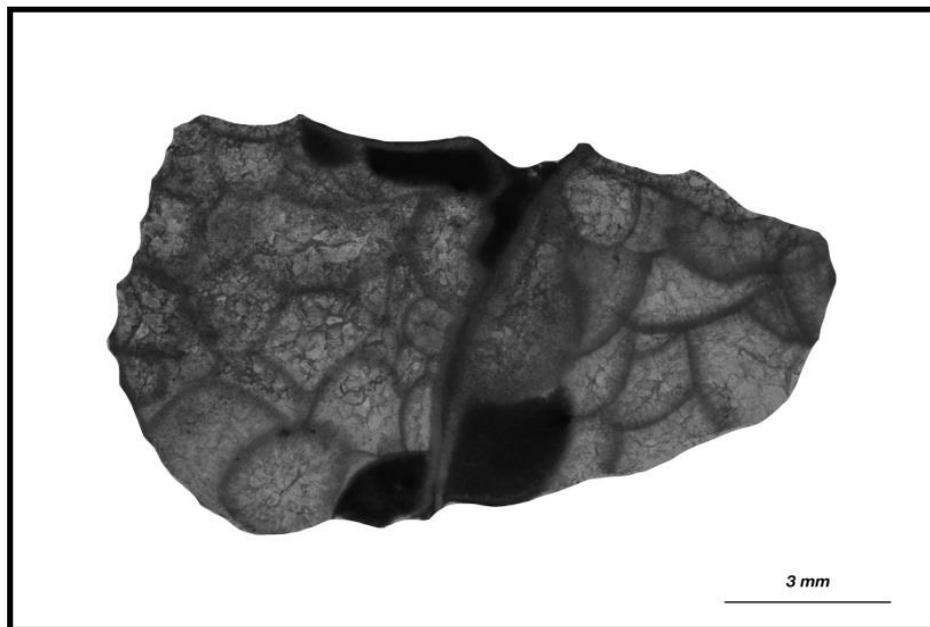


Рисунок 84. Поперечный срез *Microplasma schmidtii* экз. GIT 397–1903 из разреза Сепайс, силур Эстонии

На более поздних стадиях развивается ориентированность диссепиментов становится более выраженной из направления вдоль периферии по окружности, наблюдаются короткие шипы септ, а стенка между кораллитами становится более явной. В случаях, когда кораллит формирует всего одну почку (рисунок 85), она начинает обособляться и развивается автономно от материнского кораллита. То же касается и множественного регенеративного почкования *M. schmidtii*, но чаще всего новообразованные почки в чашечке расположены и

формируются на отдалении друг от друга и редко достигают конкурентоспособных размеров.

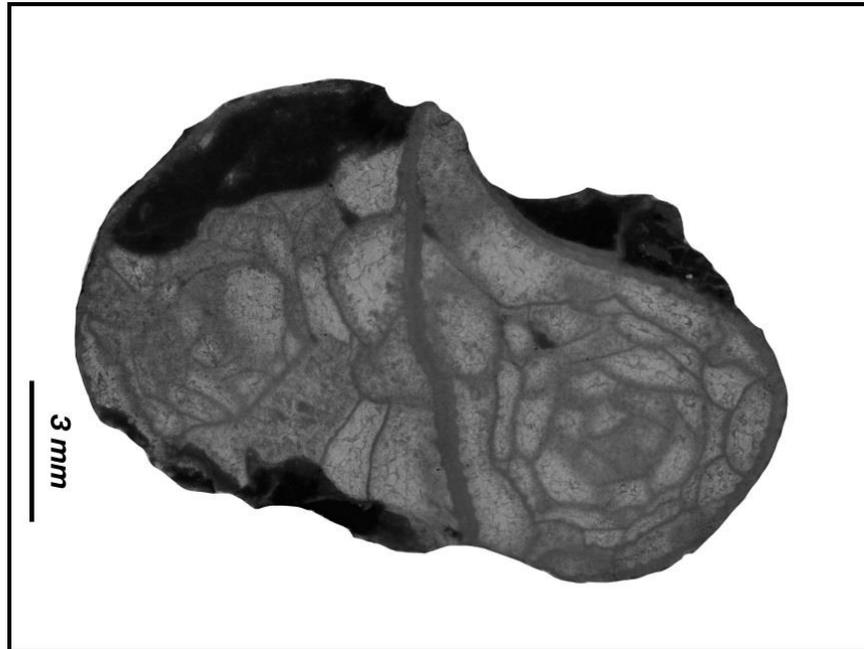


Рисунок 85. Поперечный срез *Microplasma schmidti* экз. GIT 397–2151 из разреза Сепайс, силур Эстонии

Чаще всего в разрезе ругозы вида *Microplasma schmidti* встречаются в одиночном состоянии, но редко формируют псевдоколонии с множественными регенеративными почками в чашке, из-за чего без шлифования бывают часто определены как *Acervularia ananas* или *Entelophyllum articulatum* (несмотря на примитивный септальный аппарат у *M. schmidti*). Такие почки в чашке материнского кораллита (рисунок 86) иногда растут в условиях конкуренции и сильно деформированы из-за взаимного сжатия с двух сторон. В случае множественного внутривашечного почкования больших размеров достигает только половина из новообразованных почек, чаще всего – одна или две.

Направленность диссепиментария от наиболее полных и развитых пузырей в периферийной зоне к менее развитым в центральной (показана на рисунке 86, б красными стрелками) свидетельствует об отсутствии взаимной ориентированности почек относительно друг друга. Такое возникает в результате автономного роста каждой почки, где при достижении взрослых стадий и крупных размеров новообразованные полипы вступают во взаимную конкуренцию, меняя направленность роста друг друга (Kazantseva, 2021).

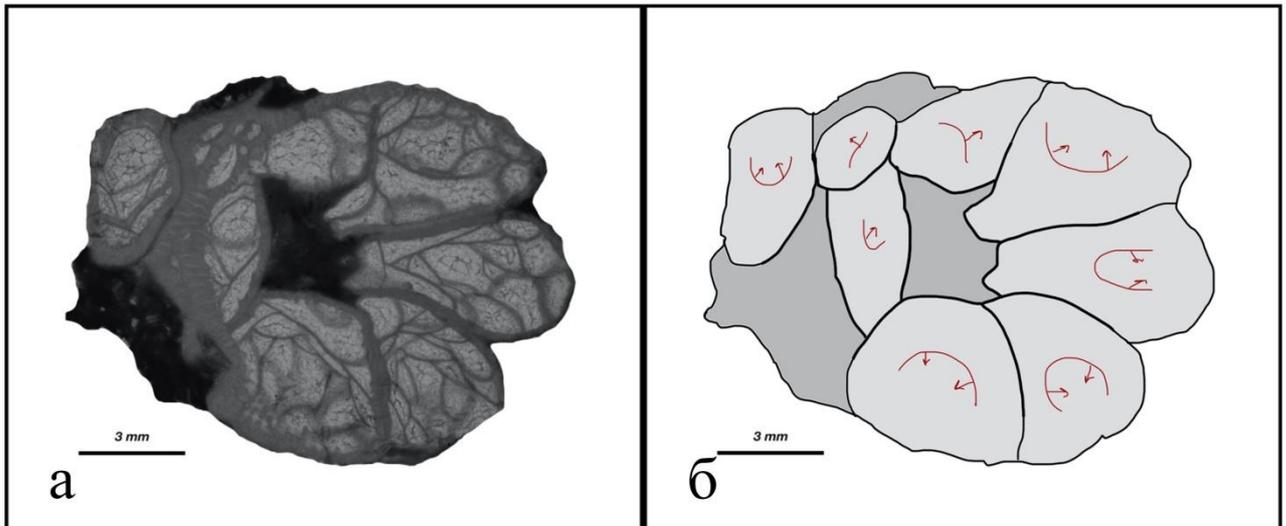


Рисунок 86. *Microplasma schmidti* экз. GIT 397–1978 из разреза Сепайс, силур Эстонии: а – поперечный срез, б – схема взаимного расположения почек. Красным цветом обозначена ориентированность диссепиментария (от периферии к центру)

В качестве одного из наиболее ярких примеров истинной колонии силура, наиболее морфологически сходной с рассматриваемыми ранее псевдоколониями, были изучены колонии *Acervularia ananas* и *Entelophyllum articulatum*.

Acervularia ananas (Linnaeus, 1758). Представлен довольно примитивными колониями, где кораллиты часто далеко расположены друг от друга. Образован внутриващечным почкованием протокораллита с последующим многократным почкованием других кораллитов в колонии.

Экземпляр того же вида GIT 402–1938 представлен фрагментом более развитой колонии, где наблюдаются следы многократного вегетативного почкования (рисунок 87).

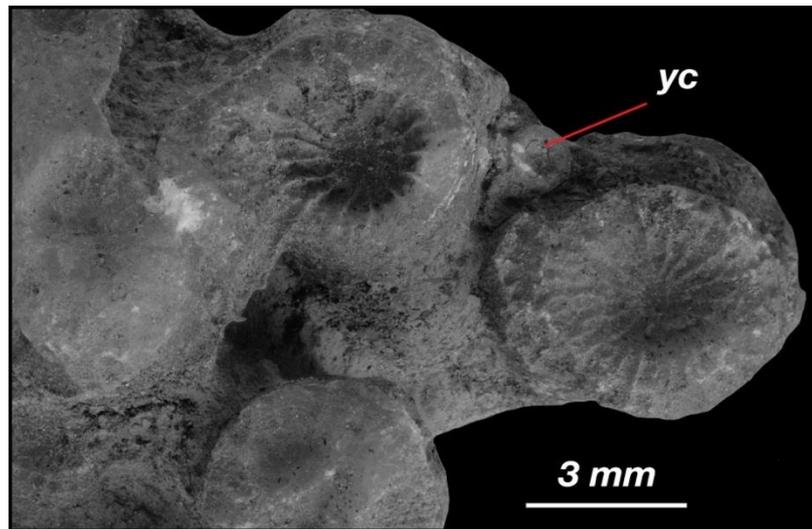


Рисунок 87. Фрагмент колонии *Acervularia ananas* экз. GIT 402–1938 из разреза Сепайс, силур Эстонии. Буквами обозначены: ус – утраченная структура

Здесь же наблюдается расхождение плоскостей симметрии вегетативных почек, связанное с различным направлением ориентировки роста каждой из них.

Среди крупных и довольно развитых взрослых кораллитов заметна упомянутая Е. Федоровски «утраченная структура» (Fedorowski, 1978): кораллит, погибший до достижения им взрослой стадии.

Продолжение роста небольшого кораллита могло быть затруднено неудачным положением в чашке материнского, где он находится на периферии, между двумя сильно развитыми кораллитами, достигшими взрослой стадии согласно размерам и количеству наблюдаемых септ. Но главной причиной, послужившей его гибели, вероятнее всего, становится общая гибель колонии из-за появления неприемлемых для жизни условий внешней среды.

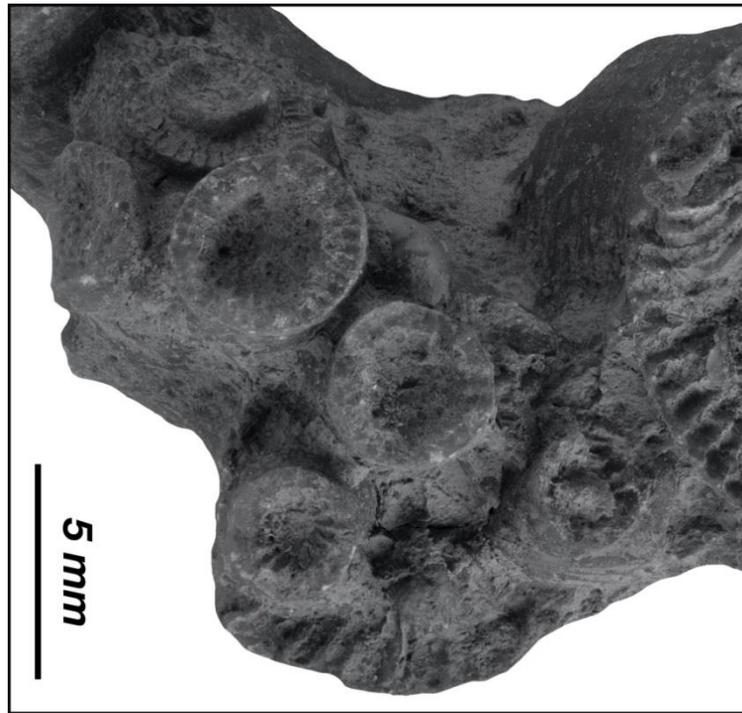


Рисунок 88. Фрагмент колонии *Acervularia ananas* экз. GIT 402–1225 из разреза Сепайс, силур Эстонии, где видна ориентировка почек в материнских кораллитах

Этот же принцип прослеживается и у экз. GIT 402–1225 (рисунок 88), где наблюдается несколько протокораллитов с тремя почками. Почки небольшие, но развитые: септальный аппарат самой маленькой из почек указывает на продолжительный рост, но взрослой стадии она не достигла. Судя по количеству септ, только у одного из показанных на рисунке 98 протокораллитов имеются почки, достигшие взрослых стадий. Почки второго кораллита проходят зачаточное развитие, но погибают на интенсивной стадии роста.

Все почки ориентированы в противоположные стороны, освобождая центральную зону материнского кораллита. При таком взаимном росте каждой из вегетативных почек полностью исключено взаимное доминирование или подавление не только на стадии их формирования, но и в дальнейшем, когда достигшие взрослых стадий почки также продолжают процесс почкообразования.

Тенденция к отдалению кораллитов друг от друга хорошо прослеживается и на поперечных срезах колонии *A. ananas* экз. GIT 402–1225 (рисунок 89).

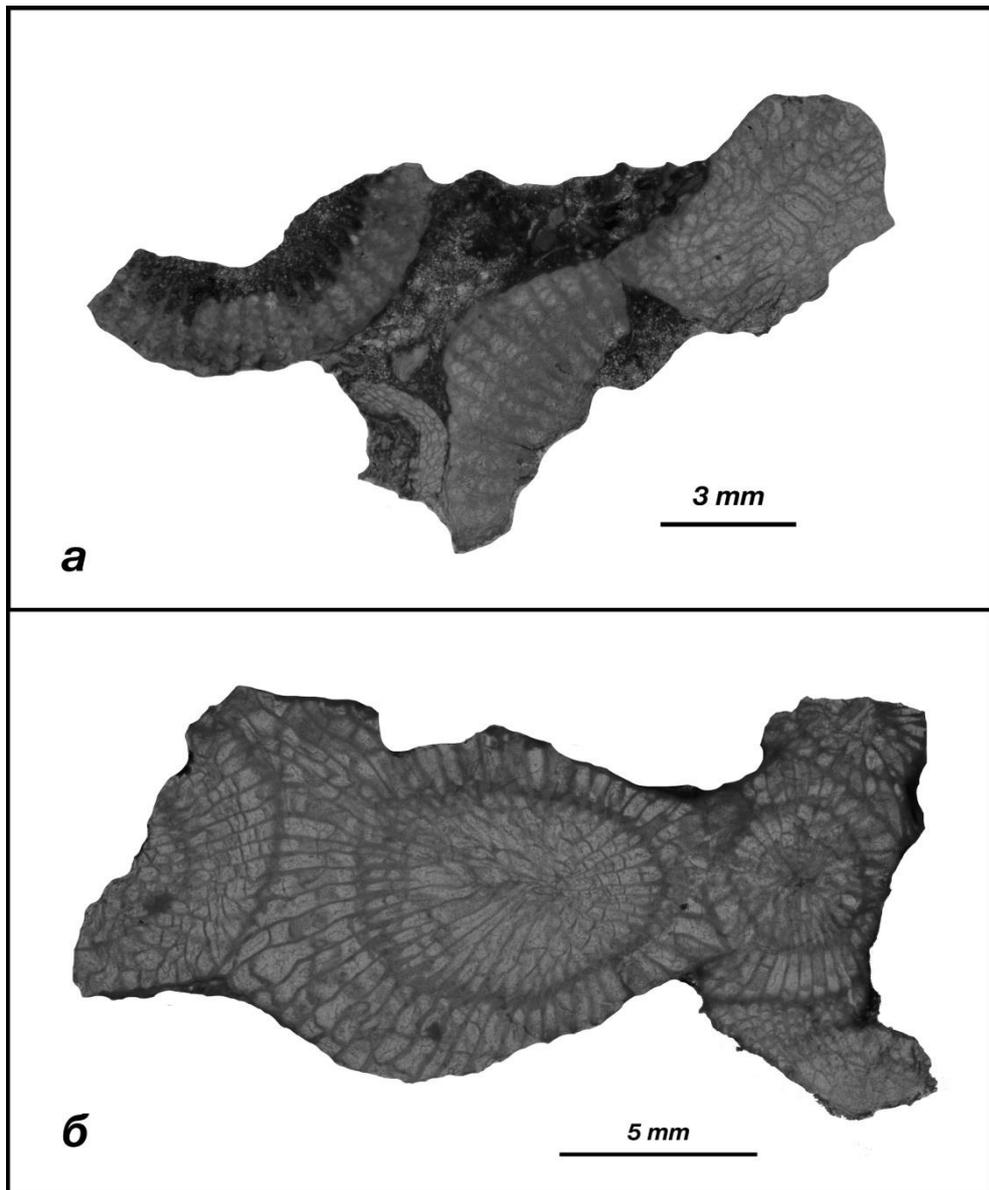


Рисунок 89. Поперечные срезы колонии *Acervularia ananas*, где: а – экз. GIT 402–1225, б – экз. GIT 402–712. Разрез Сепайс, силур Эстонии

Здесь же наблюдается слияние септального аппарата материнского кораллита и почки до обособления последнего индивидуальной стенкой. В период формирования эпитеки септальный аппарат почки может быть несколько нарушен (рисунок 89, б) из-за взаимодействия с кораллитами крупнее и недостаточного расхождения в сторону периферии. Полное расхождение кораллитов показано на рисунке 89, а, где ни один из кораллитов не взаимодействует друг с другом, а чашка протокораллита остановила свой рост, и, после гибели, стала резервуаром для заполнения осадка, который находится между скелетами почек. Смена плоскостей симметрии, вызванная разнонаправленным ростом, здесь очевидна, поскольку при изготовлении шлифа в одной плоскости один из кораллитов

расположен практически продольно, в то время как другие – частично поперечно.

Этот же принцип хорошо различим на экз. GIT 397–1969, фрагменте крупной колонии *A. ananas*. На поперечном срезе (рисунок 90) видно, что центральная зона протокораллита свободна, а сильно разросшиеся почки образуют сложную кольцевую структуру из взрослых кораллитов. Такое разрастание привело к слиянию внешних стенок почек из-за ограниченности пространства для расселения.

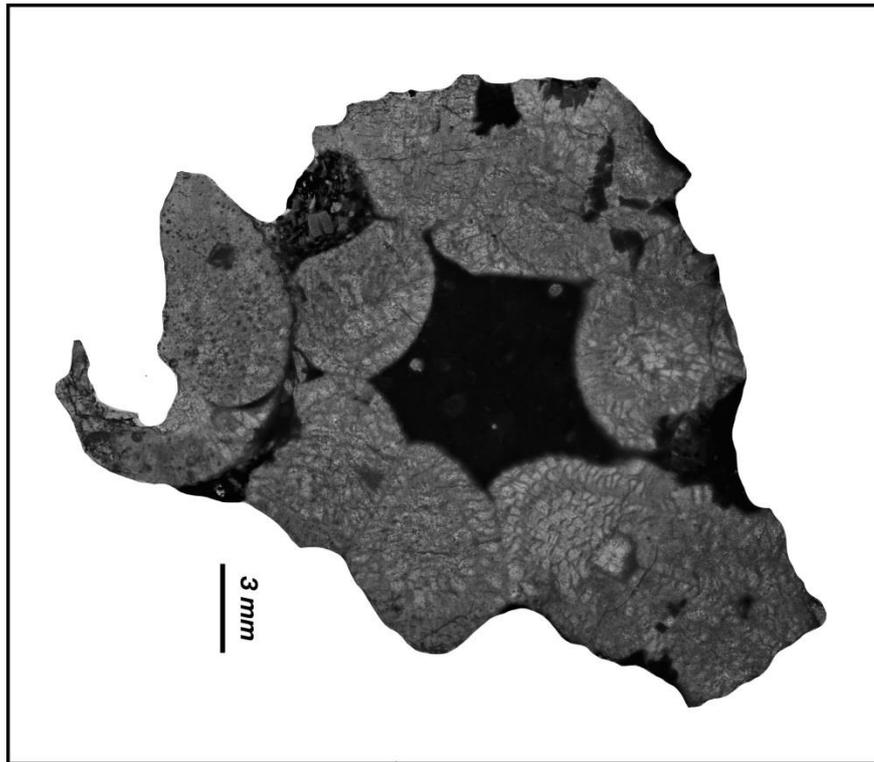


Рисунок 90. Поперечный срез колонии *Acervularia ananas* экз. GIT 397–1969 из разреза Сепайс, силур Эстонии

Тот же фрагмент колонии показан схематично на рисунке 91. Всего в чашке протокораллита насчитывается девять последовательно образованных почек. При этом первообразованные почки зачастую частично перекрыты вторичнообразованными: первая почка перекрыта поверх растущей девятой, вторая – четвертой, третья – пятой, а шестая, перекрывающая четвертую почку, сама перекрыта восьмой.

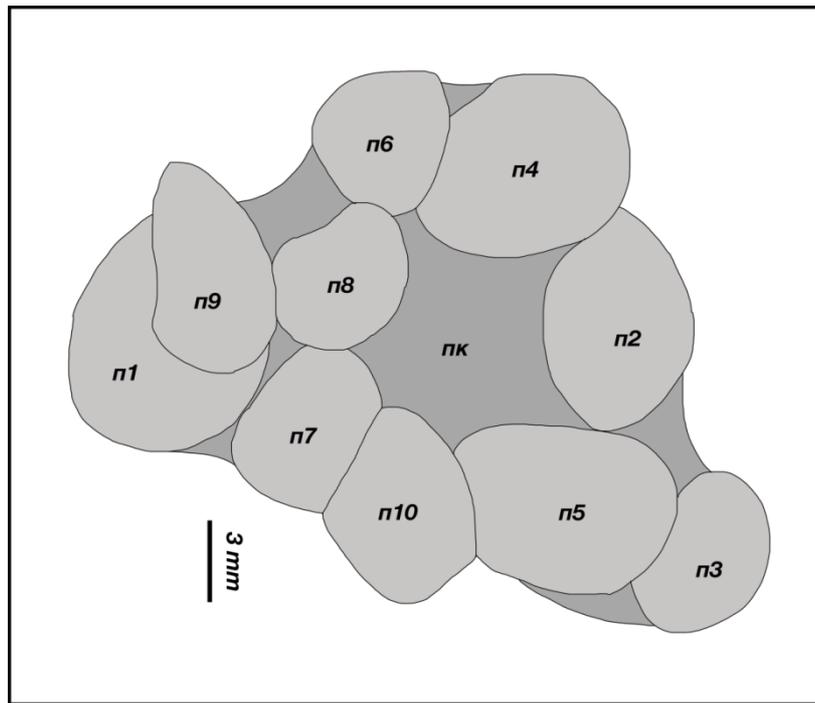


Рисунок 91. Схематичное положение почек на поперечном срезе колонии *Acervularia ananas*, экз. GIT 397–1969 из разреза Сепайс, силур Эстонии

Такое перекрытие возникло вследствие конкуренции между кораллитами, связанной с тем, что многократное внутривашечное почкование не позволяет разводить рост кораллитов так, как это происходит при медиальном почковании.

Та же тенденция наблюдается и в срезах экземпляра *A. ananas* GIT 397–1970. Заложённая изначально плоскость симметрии почек параллельно материнской, но из-за разного направления роста в секторах кораллиты стремятся к периферийному положению, и плоскости симметрии отклоняются от первоначальной (рисунок 92).

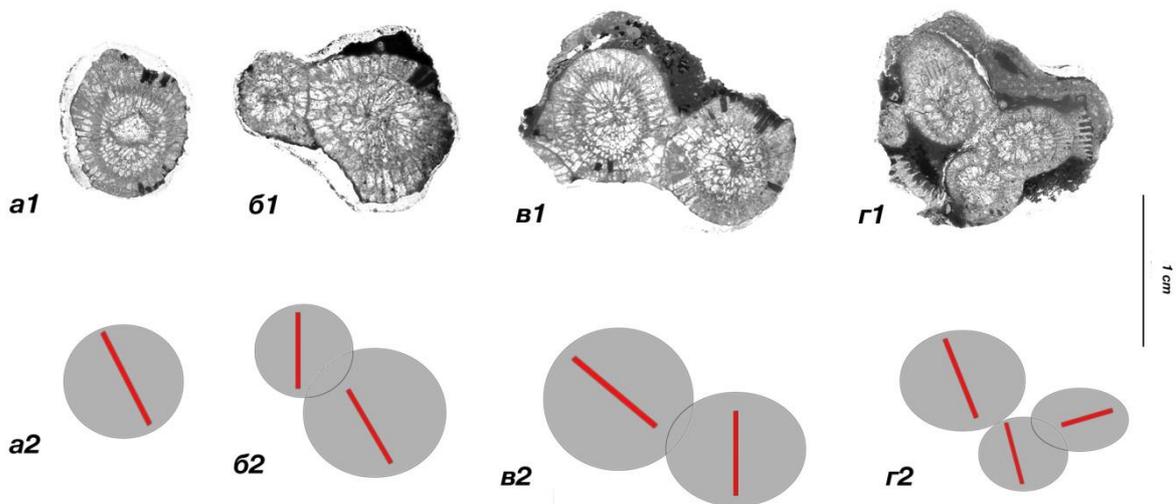


Рисунок 92. Поперечные срезы фрагмента колонии *Acervularia ananas* экз. GIT 397–1970 из разреза Сепайс, силур Эстонии, где: 1 – фотографии шлифов, 2 – схематичное положение плоскостей симметрии. Буквами (а-г) обозначены стадии в порядке их формирования

На первой стадии (рисунок 92, а) наблюдается поперечный срез протокораллита, дающего впоследствии две почки (рисунок 92, б). Плоскость симметрии крупной почки практически сохраняет изначальную ориентировку, в то время как почка меньшего размера сильно отклоняется. При дальнейшем развитии обе почки достигают примерно одинакового размера и разной ориентированности (рисунок 92, в). В конечном счете только одна из них достигает взрослой стадии и образует три вторичные вегетативные почки, которые, достигая взрослых стадиях, также теряют параллельность плоскостей симметрии (рисунок 92, г).

Entelophyllum articulatum (Wahlenberg, 1821). Для него характерно наличие одного (первичного) протокораллита и нескольких вторичных, способных к половому размножению. Другие кораллиты колонии вегетативные и образуются в чашках (внутричашечное почкование).

Для понимания принципа такого почкования был рассмотрен *E. articulatum* экз. GIT 379–642, имеющий основание из одного протокораллита, в чашке которого развиваются пять других кораллитов с почками на ранних стадиях формирования. Скорее всего, один из пяти кораллитов был способен к половому размножению (рисунок 93, б), поскольку морфологически он отличается от остальных отсутствием вторичных почек в чашечке, несмотря на очевидно крупный размер и полностью развитый скелет, количество септ которого соответствует взрослому кораллиту. Иные кораллиты имеют один или несколько зачатков вегетативных почек на ранних стадиях развития из-за ранней гибели. Такие почки были упомянуты Е. Федоровски (Fedorowski, 1978) как утерянные структуры, не достигшие взрослых стадий из-за ранней гибели колонии.

Детальное изучение недоразвитых почек этого экземпляра показало, что каждая из почек детально воспроизводит скелет материнского кораллита на ранних стадиях. Септальный аппарат каждой почки соответствует септальному аппарату материнского, на периферии почек эпитека в зоне слияния с материнским кораллитом либо отсутствует, либо развита слабо, а ее роль с определенной стадии развития играет внутренняя стенка материнского кораллита, являясь своего рода рубежом между септами кораллитов (рисунок 93, а, в, г) и своими.

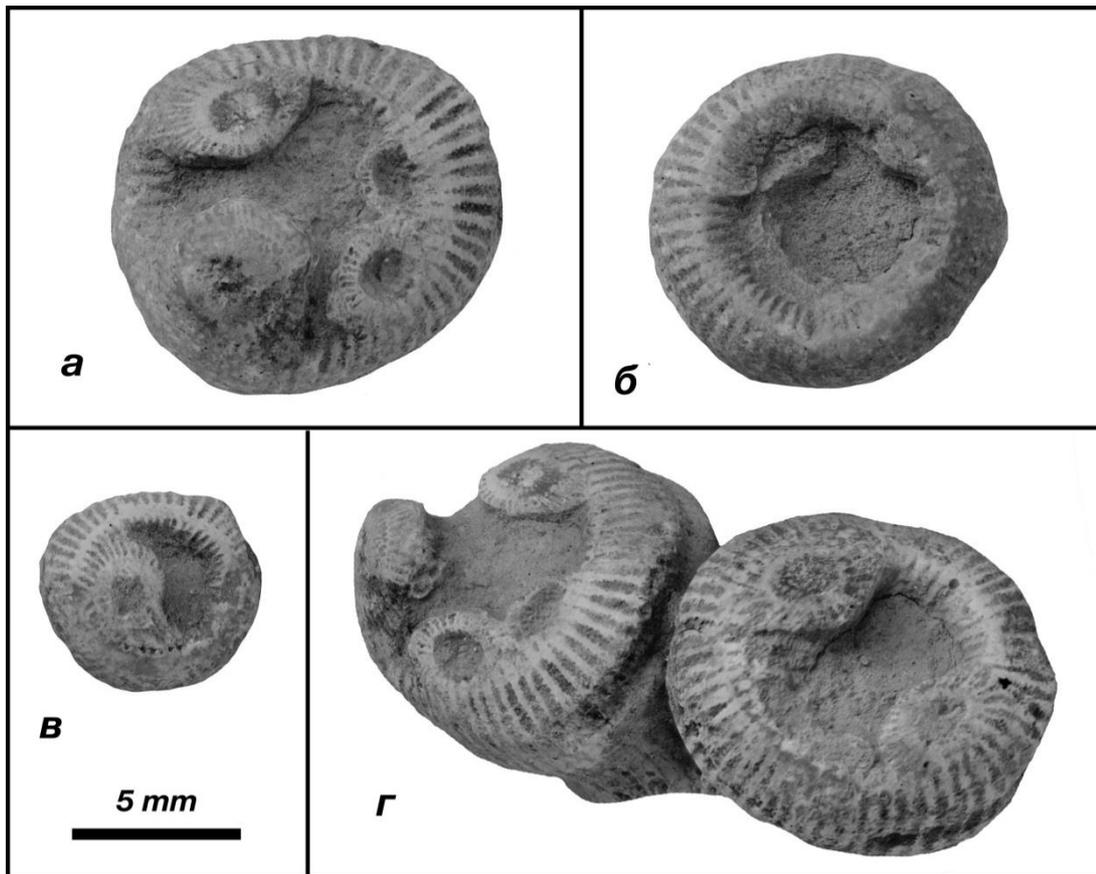


Рисунок 93. Вторичные почки *Entelophyllum articulatum* экз. GIT 379–642 из разреза Сепайс, силур Эстонии, где: а, в-г – вегетативные кораллиты, б – протокораллит

Эпитека каждой почки преимущественно развивается близ центральной зоны материнского кораллита, а на периферийной ее части только спустя несколько ключевых стадий раннего роста. Копируя септальный аппарат материнского кораллита, почки перенимают плоскость симметрии, в результате чего плоскости симметрии почек параллельны плоскостям симметрии материнских кораллитов, на которых они образованы.

Одним из частных случаев образования дочерних вегетативных почек в чашке материнского кораллита является почти одновременное формирование кораллитов в трех или четырех сегментах чашки, что наблюдается на одном из кораллитов колонии *E. articulatum* экз. GIT 397–1993 (рисунок 94). В небольшой чашке вегетативного кораллита наблюдается деление на три примерно равных сегмента, в каждом из которых развивается почка. Данные почки имеют собственную эпитеку лишь в центральной части чашки материнского кораллита. На своей периферии эпитека каждой неотделима от выдающейся внутренней стенки материнского кораллита, являясь своеобразным ребром перехода септальных аппаратов почек в материнские септы.

Плоскости симметрии всех трех имеющихся почек в таком случае параллельны плоскости симметрии материнского кораллита, а также видна направленность ориентировки дальнейшего роста кораллитов. Наличие стенок кораллитов именно в центральной зоне материнского свидетельствует о необходимости направления роста каждого в сторону периферии чашки материнского кораллита во избежание взаимной деструкции. Кораллиты связаны друг с другом лишь на самых ранних через материнский, дальнейший рост каждого из них предполагается автономным.

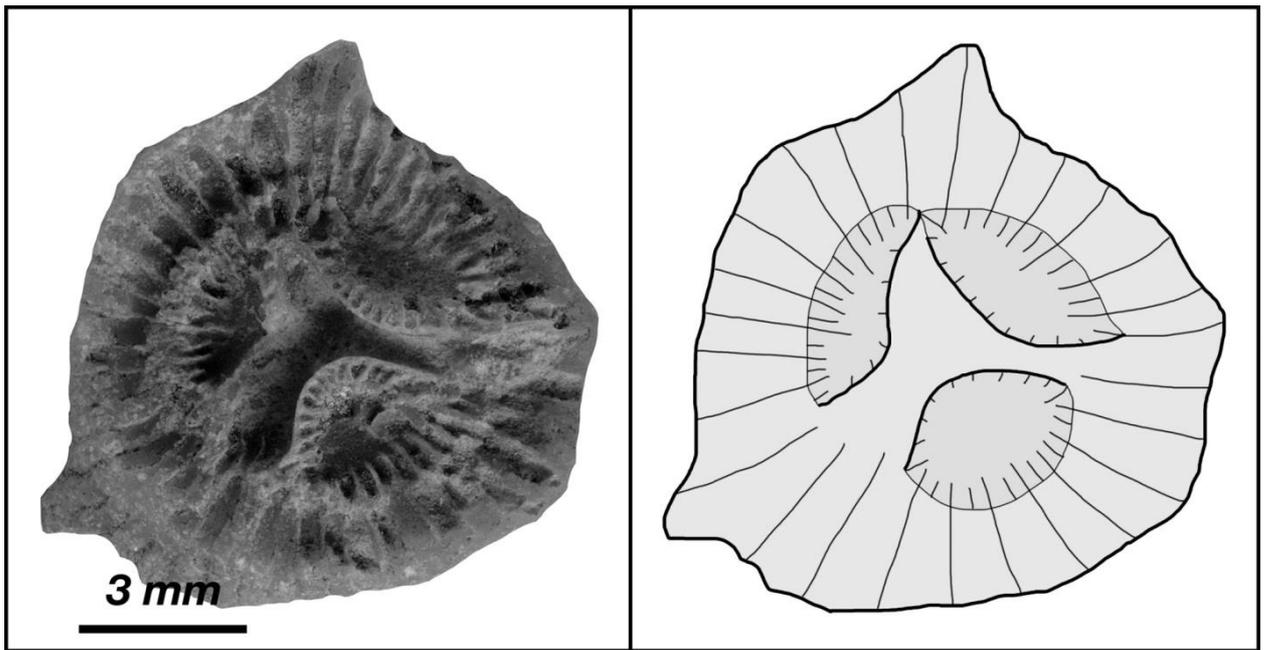


Рисунок 94. Фрагмент колонии *Acervularia ananas* экз. GIT 397–1993 из разреза Сепайс, силур Эстонии, и схематичное изображение расположения ориентированности септ материнского кораллита и почек

Характер, размеры и количество септ почек позволяют судить о почти одновременном их возникновении, что исключает возможность чрезмерного разрастания одной и последующего отклонения сростка в сторону. Септальный аппарат каждой из почек насчитывает более двадцати – двадцати пяти септ на ранних стадиях развития, когда у взрослого материнского кораллита их более пятидесяти, при этом почти все септы материнского кораллита задействованы в формировании септ почек. Это является, в свою очередь, свидетельством высокой роли протокораллита в строительстве вегетативных почек. Более развитые, ценосарковые, колонии характеризуются вегетативным почкованием с низкой долей участия протокораллита и высокой ролью соединительной ткани – ценосарка – обеспечивающей взаимообмен между кораллитами. Колонии низкого

уровня организации не имеют соединительной ткани, и почкование полностью осуществляется путем деления материнского кораллита.

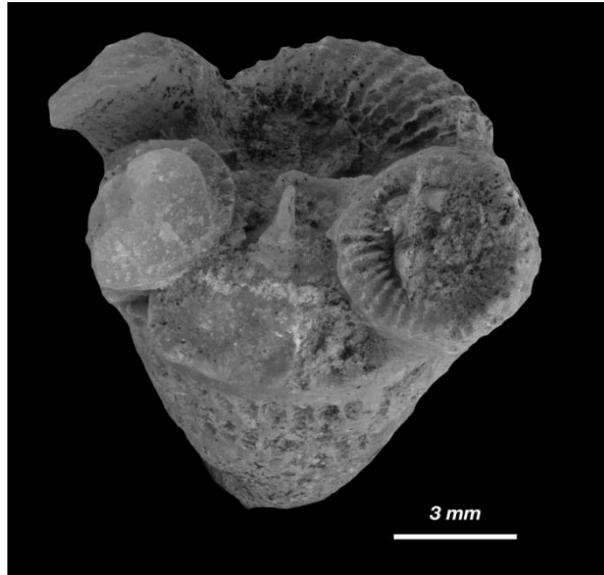


Рисунок 95. Фрагмент колонии *E. articulatum* экз. GIT 397–1237 из разреза Сепайс, силур Эстонии, где видна ориентировка почек в материнском кораллите

Такая ориентировка почек заметна и у *E. articulatum* экз. GIT 397–1237, где один из наиболее развитых кораллитов, образованный первым, не просто ориентирован к периферии, но и развивается в боковую сторону (рисунок 95). При этом, в чашке материнского кораллита насчитывается всего три почки, а один из ее периферийных сегментов остается свободным, что свидетельствует о неблагоприятности возникновения в нем почки на момент формирования зачатков. Размеры и степень развития уже образованных почек свидетельствуют о том, что как минимум одна из них погибает раньше гибели всей колонии, поскольку для *E. articulatum* характерно почти одновременное развитие почек в чашке материнского кораллита.

Схема строительства типов колонии, свойственных *E. articulatum* и *A. ananas* циклична и представлена в виде нескольких основных этапов (рисунок 96).

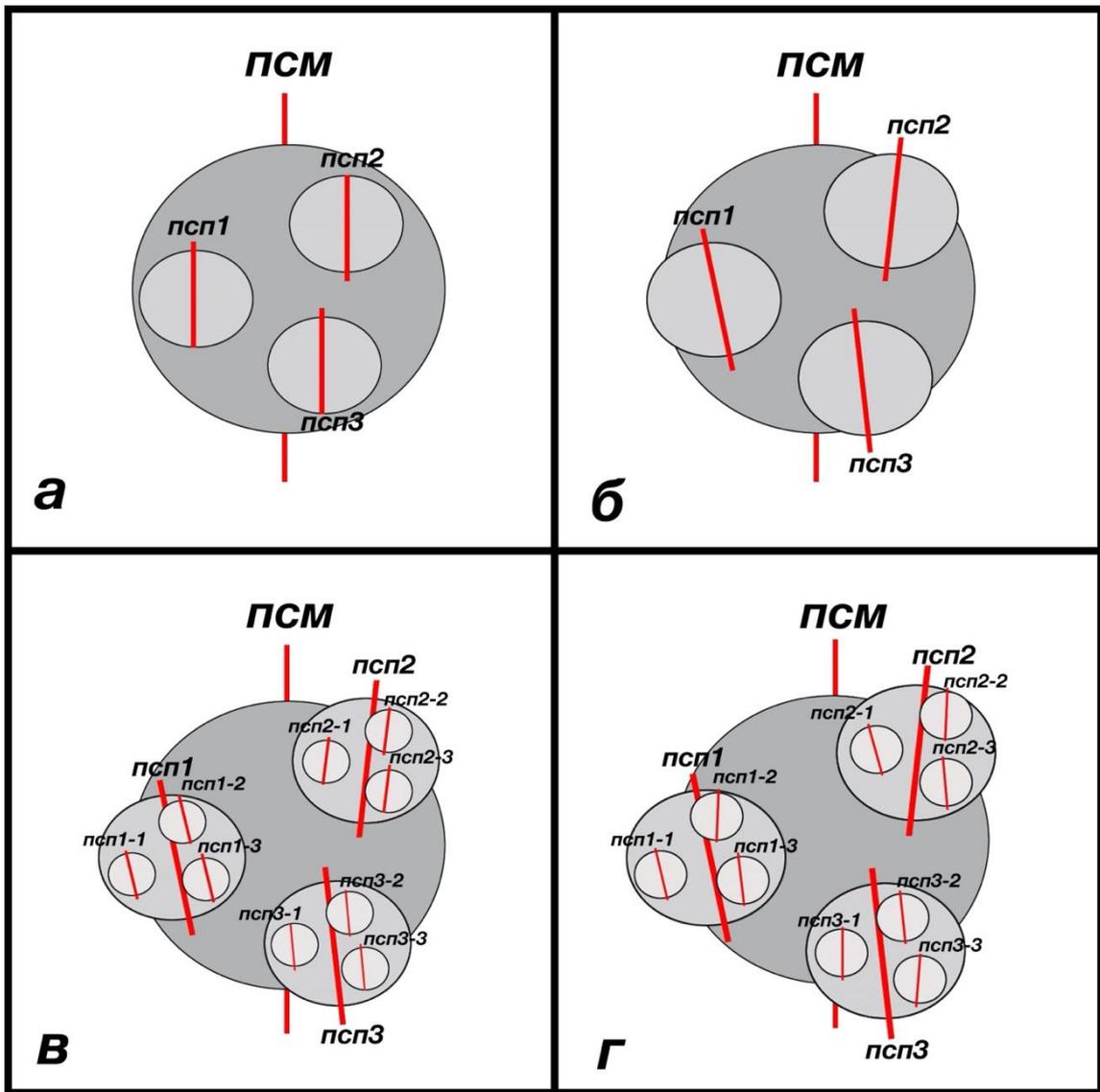


Рисунок 96. Последовательные этапы строительства колонии по аналогии с *Acervularia ananas* и *E. articulatum*, где: а, б – протокораллит и первые три почки, б, г – протокораллит с тремя первыми почками, в каждой из которых образованы еще три. Красными линиями показаны плоскости симметрии, обозначенные: пс: м –материнского кораллита, 1–2 –первых трех почек, 1–1–1–3, 2–1 – 2–3, 3–1 – 3–3 –почек, образованных одной из первичных

Первый этап – это формирование в протокораллите нескольких почек в разных сегментах (рисунок 96, а). Плоскости симметрии протокораллита и его почек изначально параллельны, но при разрастании, из-за ориентирования роста, смещенного к периферии протокораллита, они смещаются (рисунок 96, б). Следующим этапом становится возникновение в этих почках дочерних. Таким образом, каждая почка может стать материнским кораллитом, и ее новая плоскость симметрии будет параллельна каждой из ее почек (рисунок 96, в). Следующим этапом вновь идет смещение плоскостей симметрии последних новообразованных почек (рисунок 96, г) в каждом из материнских кораллитов,

которые, в свою очередь, могут снова почковаться, передавая свою симметрию дочерним почкам на ранних стадиях. Такое поэтапное почкование может происходить довольно долго до гибели всей колонии и делиться на множество одинаковых циклов.

В качестве главного вывода о строении силурийских колоний ругоз из Эстонии, важно отметить их примитивное строение и схему образования кораллитов в колонии. Соединительная ткань или эпитекальные перешееки между кораллитами отсутствуют, рост кораллитов автономен. В наблюдаемых колониях, очевидно, наблюдается первый кораллит в колонии – протокораллит, дающий начало нескольким вегетативным почкам, одна или несколько из которых способны к половому размножению. Вегетативные почки также многократно почкуются, формируя от одного до пяти-шести зачатков кораллитов в разных секторах, чашечки которых направлены в сторону периферии и намеренно отдалены от срединной зоны материнского кораллита во избежание взаимодействия с другими почками. Материнские кораллиты некоторое время продолжают развитие как соединительная структура, формирующая скелетные элементы почек, но через некоторое полип останавливает развитие и, по сути, остается субстратом для дальнейшего развития колонии.

Несмотря на то, что такой принцип колонии позволяет избегать взаимной конкуренции между почками и их влияния друг на друга, именно это и является основным фактором ее примитивности и все же приводит к неоднократным случаям такой конкуренции, описанной ранее. Более развитые колонии строятся на другом принципе: наличие соединительной ткани между ними (или просто соединение кораллитов септами или стенками) позволяет им развиваться равномерно, передавая питательные вещества через соединительное образование между кораллитами.

Каменноугольный материал включает в себя сравнительно большое количество псевдоколоний, встреченных у *Bothrophyllum conicum*.

Регенеративное почкование у *B. conicum* встречено на нескольких экземплярах. В одном из таких случаев у экз. 5598/6 (рисунок 105) наблюдается наличие нескольких почек в чашке материнского кораллита, образованных при морфаллаксии материнского организма.

Развитие каждой почки начинается со слабо дифференцированного скелета, в котором септы и диссепименты расположены беспорядочно. Наличие или отсутствие следов роста материнского кораллита может быть свидетельством его гибели к моменту зарождения почки. Более или менее дифференцированная стенка почки появлялась достаточно поздно, захватывая частично материнские септы, которые впоследствии надстраиваются как свои собственные (Kazantseva, Rozhnov, 2018).

Небольшие размеры изучаемого материала позволили использование новой методики, где срезы изготовлены путем сканирования в рентгеновском микротомографе. Благодаря детальности последовательных срезов, стало возможным выявление типа почки (дубликатная – копирующая плоскость симметрии материнского кораллита, реверсивная – плоскость симметрии материнского кораллита перпендикулярна плоскости симметрии почки, сегментная дубликатная – плоскость симметрии которой копирует направление септ материнского кораллита в сегменте, в котором она была образована), отследить некоторые стадии существования материнского кораллита между его гибелью и возникновением почек.

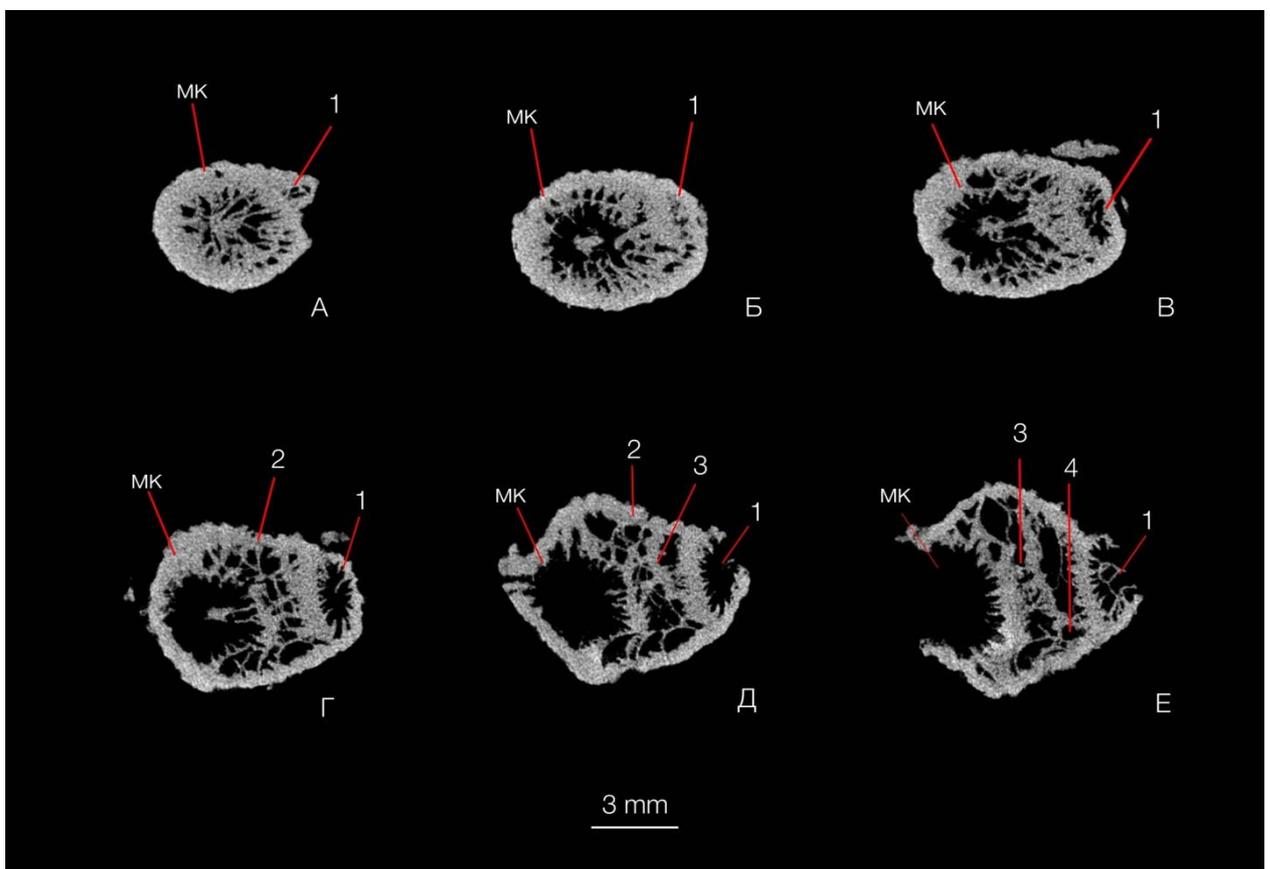


Рисунок 97. Поперечные срезы, полученные в результате рентгеновского томографического сканирования экз. № 5598/6 *Bothrophyllum conicum* из каменноугольных отложений Ямского карьера (а – е), где: МК – материнский кораллит, сз – сложная зона с хаотично расположенными скелетными элементами, зп – зачаток почки, 1, 2, 3, 4, - номера почек в порядке их появления (Kazantseva, Rozhnov, 2018)

Экземпляр № 5598/6 *B. conicum*, представленный на рисунках 97 и 98, имеет четыре почки, образование которых начинается с повреждения одного из сегментов материнского кораллита. Поврежденная часть обособляется от материнского кораллита внутренней

стенкой последнего, и начинает развиваться как зачаток первой почки.

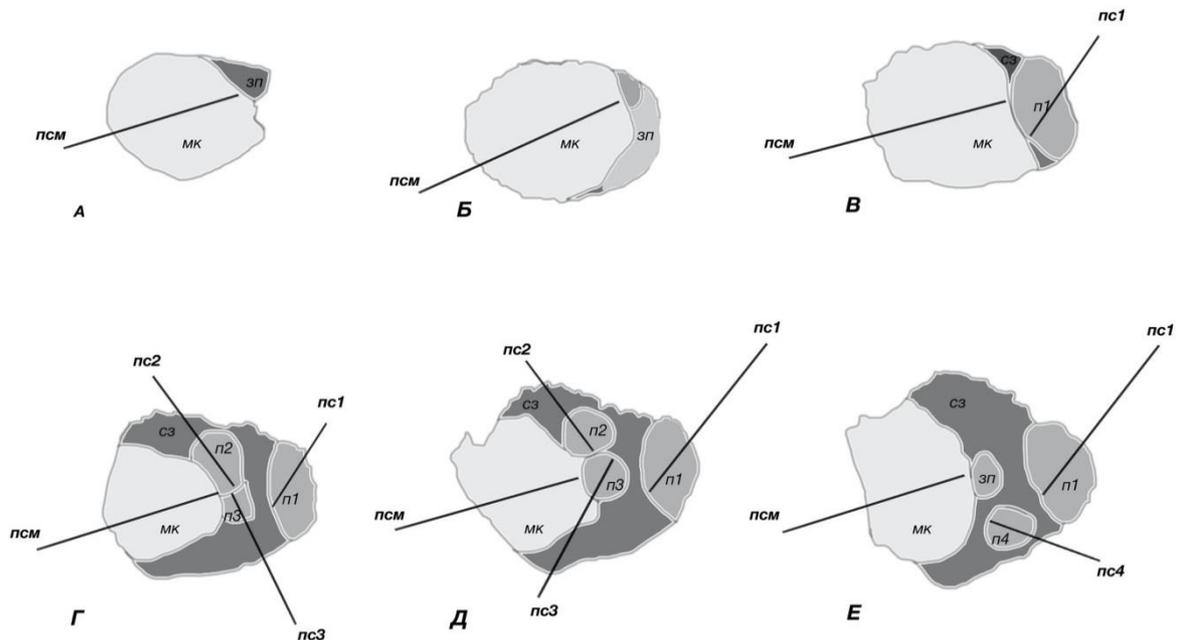


Рисунок 98. Схематичное изображение почкообразования у экз. № 5598/6 *Bothrophyllum conicum* из каменноугольных отложений Ямского карьера (а – е), где: МК – материнский кораллит, зп – зачаток почки, сз – сложная зона с хаотично расположенными скелетными элементами, п1, п2, п3, п4 – почки в порядке их появления. Обозначены следующие плоскости: плоскость двусторонней симметрии материнского кораллита (псм), почек в порядке их появления (пс1, пс2, пс3, пс4) (Kazantseva, Rozhnov, 2018)

По характеру соотношения плоскостей симметрии почек и материнского кораллита, вторая почка является реверсивной, в то время как остальные – сегментными.

Сформированная структура сходна с омоложением, характерным для ругоз, поскольку диаметр новообразованного материнского кораллита уменьшается, однако обособленная новой стенкой зона продолжает свое развитие с последующей дифференциацией скелетных элементов, что указывает на морфаллаксис. Сложная зона, образованная в результате отделения от материнского кораллита, представлена хаотично расположенными септами, одна из которых становится предшественником для обособляющихся в почке главной и противоположной септ, и соответствует плоскости ее двусторонней симметрии. Новообразованная почка продолжает свое развитие обособленно от материнского кораллита, и плоскости симметрии обоих кораллитов не совпадают. Отделенный стенкой материнский кораллит развитие не продолжает, вследствие чего срезы, проходящие через чашку, становятся беднее скелетными элементами, но, тем не

менее, продолжает развитие, видимо, в качестве соединительной ткани и строительного ресурса для возникновения новых почек. Скелетные элементы в сложной зоне, оставшейся от материнского кораллита, развиваются в хаотичном расположении и являются основой для образования последующих почек.

На одной из стадий роста кораллитов возникают две новые почки, расположенные рядом, плоскости симметрии которых совпадают. Каждая почка обладает собственной стенкой, септами и столбиком. Плоскости симметрии обеих почек на данном этапе соответствуют направлению некоторых новообразованных септ в сложной зоне и практически перпендикулярны плоскости симметрии материнского кораллита.

По мере роста, последние образованные почки начинают постепенно удаляться друг от друга, в то время как первая почка заканчивает процесс роста, поскольку новые скелетные элементы не появляются. Сложная зона скелетных элементов между кораллитами начинает упорядочиваться в своей нижней части, образуя зачаток четвертой почки, а две соседние почки начинают снова сближаться, постепенно прекращая свое развитие до тех пор, пока скелетные элементы обеих почек не сливаются, образуя очередной зачаток почки, занимающий срединное положение среди всех имеющихся почек. Параллельно с этим, из упорядоченных скелетных элементов формируется четвертая почка вдоль внешней стенки кораллита. В данном случае, ни одна из почек не может считаться половозрелой, поскольку гибель новообразованных кораллитов наступает значительно раньше стадии взрослого организма, что подтверждается малым количеством образованных в почках септ, непродолжительностью роста и небольшими размерами. Материнский же кораллит так же погибает спустя некоторое время после начала образования почек (Казанцева, Рожнов, 2018).

В общей сумме на протяжении роста *V. conicum* экз. № 5598/6 было образовано семь почек, многие из которых не успели развиться и остались в зачаточном состоянии, скелетные элементы которых после вновь подвергались респецификации (рисунок 99).

Это говорит о том, что регенеративное почкование – процесс в большой мере хаотический и обусловлен необходимостью образования новых кораллитов с большой скоростью и в большом количестве для увеличения шанса на выживание.

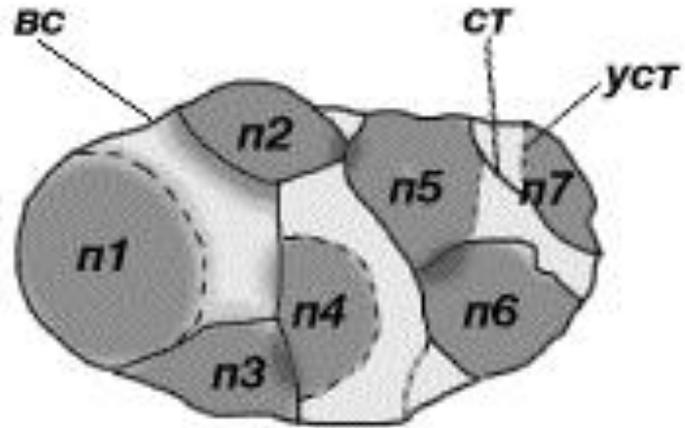


Рисунок 99. Псевдоколониальный экз. № 5598/6 *Bothrophyllum conicum* из каменноугольных отложений Ямского карьера, где: п1, п2, п3, п4, п5, п6, п7 – почки, вс – внешняя стенка, ст – стенка между кораллитами, уст – условная стенка (слабо выражена), образованная почкой (Казанцева, Рожнов, 2018)

Не менее интересный экз. № 5598/13 *B. conicum*, показанный на рисунке 100, на протяжении нескольких стадий образует сложные выросты эпитеки и формирует почки, продолжая развитие материнского кораллита, отделенного эпитекой от сложной зоны скелетных элементов.

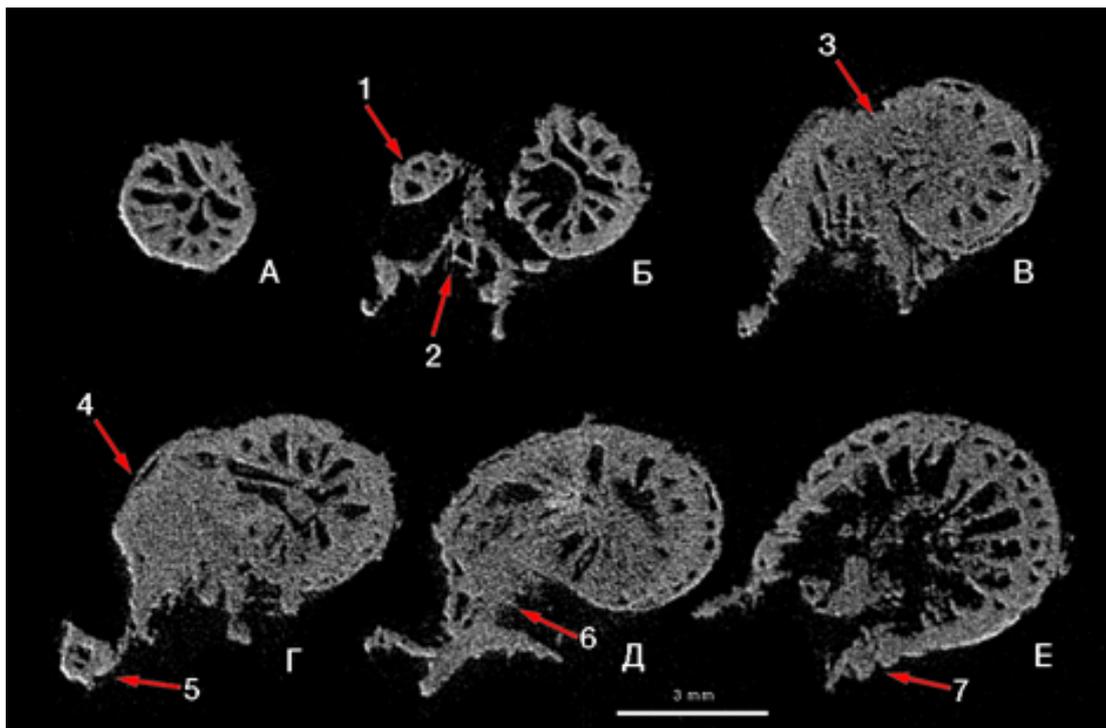


Рисунок 100. Поперечные срезы, полученные в результате рентгеновского томографического сканирования экз. № 5598/16/13 *Bothrophyllum conicum* из каменноугольных отложений Ямского карьера (а – е), где: 1 – основание первой почки, 2 – хаотично расположенные скелетные элементы и эпитекальные выросты, 3 – эпитека почки, 4 – сложная ткань, образованная эпитекой, септами и диссепиментами, 5 – почка, 6 – разрастающаяся почка, 7 – эпитека почки и материнского кораллита (Kazantseva, Rozhnov, 2018)

Сначала материнский кораллит, отделяясь стенкой, формирует множественные эпитекальные выросты и зачаток первой дубликатной почки, дублирующей отделённый стенкой материнский кораллит. Далее, образованная почка сливается с новообразованными скелетными элементами и эпитекальной тканью, и ее скелет сходит в состав новой сложнообразованной зоны, сливаясь с ним, пока снова не обособляется другая почка, уже сегментная, в краевой части разросшегося кораллита. В конце концов, новая почка начинает смещение к отделенному стенкой материнскому кораллиту, который к тому моменту уже погибает, судя по всему, вместе с отдалённой стенкой скелетной зоной, в результате чего погибает и последняя образованная почка, так и не сформировавшая полностью характерный для ругоз скелет.

Иногда почки в чашечке материнского кораллита достигают размера, вполне сопоставимого с размером материнского кораллита. На последних стадиях роста материнского кораллита с множественным почкованием количество септ кораллита соответствует взрослым стадиям экземпляров того же вида, описанным в литературе (Добролюбова, 1937; Добролюбова, Кабакович, 1948). Таким образом, материнский кораллит, несмотря на небольшие размеры, является взрослым, карликовым представителем рода. Новообразованные почки, в частности на экз. 5598/6, в процессе роста также достигают стадий с большим количеством септ, что свидетельствует о достижении взрослых стадий. Можно предположить, что они достигли половой зрелости и способны к размножению на основании сложного строения скелета, характерного для взрослых стадий. Исходя из предположения, что регенеративная почка копирует материнский кораллит или его часть, а сам материнский кораллит не способен размножаться вегетативно, но имеет способность к половому размножению (свойственную всем одиночным ругозам), логично предположить, что и половозрелые его почки также могут размножаться половым путем, но не способны размножаться вегетативно (Kazantseva, Rozhnov, 2018).

Истинные колонии среднего карбона Московской синеклизы представлены массивными колониями, образованные межстенным почкованием. Из наиболее типичных колоний московского яруса стоит обозначить ругозы следующих родов.

Род *Petalaxis* Milne-Edwards et Haime, 1852. Представлен массивными

цериоидными колониями, состоящими из плотно прилегающих полигональных кораллитов с хорошо развитыми наружными стенками (рисунок 101). При таком типе почкования каждый кораллит окружен сильно развитой стенкой и фактически соединен с другими кораллитами только в мечтах почкования. Ориентировка кораллитов может быть различной: на ранних стадиях она преимущественно совпадает с соседними, но при дальнейшем росте кораллиты могут быть ориентированы по-разному. При сравнении колоний с результатом множественного почкования представителей рода *Bothrophyllum*, можно найти большое сходство на ранних стадиях: у каждого кораллита присутствует внешняя стенка, кораллиты связаны только на ранних стадиях. Тем не менее, ключевые принципы строительства почек различны: у *Petalaxis* почкование боковое, когда у *Bothrophyllum* почки образованы в чашке материнского кораллита и более связаны с ним, нежели с соседними кораллитами.

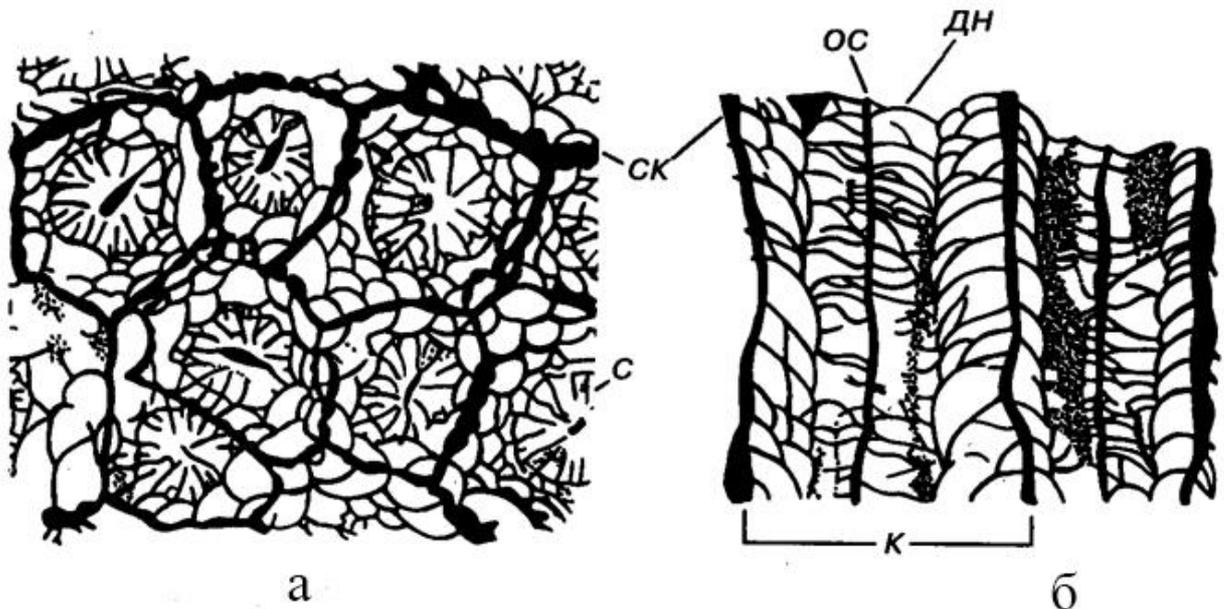


Рисунок 101. Схематичное изображение *Petalaxis stylaxis* (типовой вид): а – поперечное сечение, б – продольное (Добролюбова, 1935; Hill, 1981; Михайлова, Бондаренко, 1997). Буквами обозначены: дн – днища, ос – осевой столбик. с – септы, ск – стенки кораллитов

Другим характерным родом для среднего карбона стоит обозначить *Lonsdaleia* McCoy, 1849. Представлен массивными или ветвистыми колониями, где стенки между соседними кораллитами выражены неотчетливо (рисунок 102). Здесь мы наблюдаем боковое почкование с последующим ответвлением (отдалением) кораллитов друг от друга. Между кораллитами в колонии может наблюдаться незаполненное скелетными элементами пространство, обособленное стенками кораллитов, взаимодействие между которыми также

предполагается как присутствующее лишь на ранних стадиях. По степени взаимодействия кораллитов друг с другом и непосредственно с материнским полипом, псевдоколонии рода *Bothrophyllum* более сходны с колониями рода *Lonsdaleia*, нежели *Petalaxis*. Как и у псевдоколоний, у истинных колоний *Lonsdaleia* почки часто возникают не по периферии, а между расходящимися в разные стороны взрослыми кораллитами (в соединительной ткани между ними).

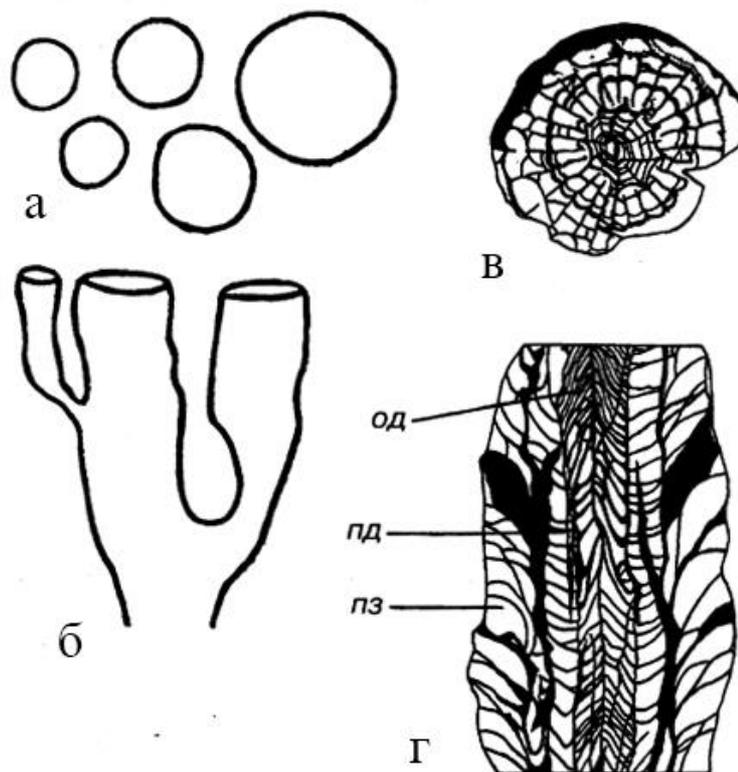


Рисунок 102. Схематичное изображение *Lonsdaleia duplicata* (типовой вид): а – схема расположения кораллитов сверху, б – сбоку, в – поперечное сечение, г – продольное (Hill, 1981; Михайлова, Бондаренко, 1997). Буквами обозначены: пд – днища, од – осевые днища; пз – пузырьчатая ткань

Морфологически более сходен с псевдоколонирами род *Ivanovia Dobrolyubova, 1935*. Представлен афроидными или тамнастероидными колонирами с широким диссепиментарием (рисунок 103). Диссепименты зачастую развиваются между кораллитами наподобие соединительной ткани. Как было отмечено на псевдоколонирах рода *Bothrophyllum*, материнский кораллит какое-то время наблюдается между кораллитами, что говорит о продолжении его роста в качестве кормовой базы для образования новых кораллитов, где из материнской ткани образуются новые почки. Это может свидетельствовать о том, что и для рода *Ivanovia* существует вероятность развития новых кораллитов не только путем бокового

почкования, но и из общей ткани между стенками соседних кораллитов, заполненной скелетными элементами (диссепиментами).

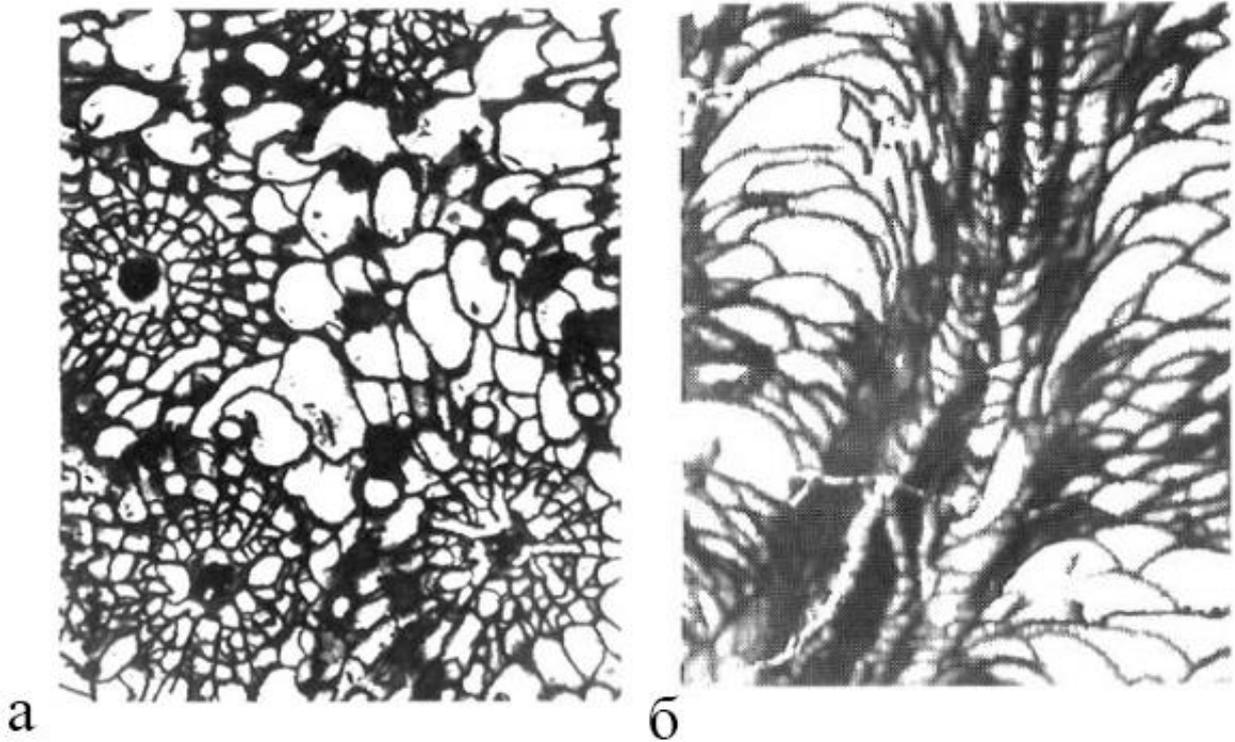


Рисунок 103. *Ivanovia podolskiensis* из дер. Сонино, Московская обл., мячковский горизонт среднего карбона: а – поперечное сечение, б – продольное (Kossovaya, 1998)

Из гжельского яруса верхнего карбона Подмосковья регенеративное почкование свойственно *Gshelia rouilleri* (Stuckenber, 1888). На изученных экземплярах оно не было встречено, но упомянуто в работе С.В. Рожнова (2013). В чашке материнского кораллита наблюдается развитие четырех почек (рисунок 104). Формирование почек происходило последовательно, о чем свидетельствуют различные размеры новообразованных особей. Первая почка (рисунок 104, б, п1) достигает сравнительно крупных размеров и формирует третью почку (рисунок 104, б, п3) в чашечке. Вероятно, формирование вторичной почки связано с неспособностью первичной почки к продолжению развития в имеющихся условиях. Помимо первой и третьей почки, в чашке материнского кораллита наблюдается еще две (рисунок 104, б), обозначенные как п2 и п4, из которых только одна (п2) достигает сравнительно большого размера и большого количества септ. Четвертая почка погибает почти в зачатке.

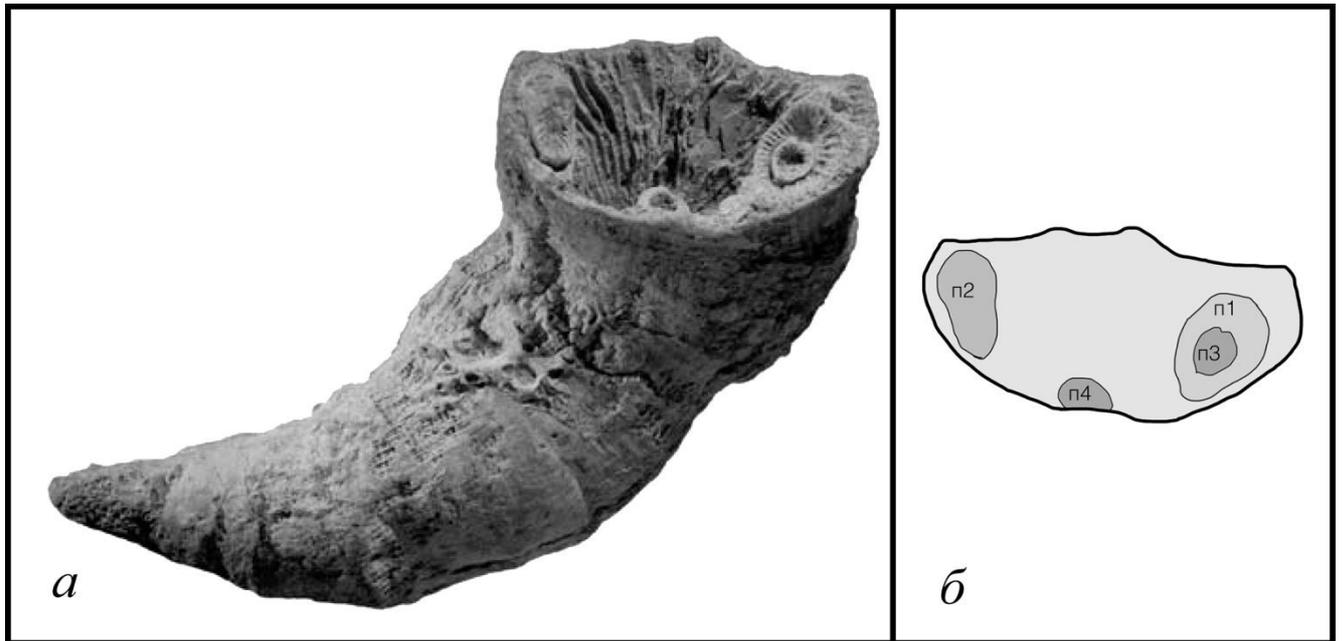


Рисунок 104. Экз. ПИН РАН № 3375/7 *Gshelia rouillieri* Stuck. из верхнего карбона, гжельский ярус, ст. Гжель: а – общий вид, б – схематичное положение регенеративных почек в чашечке, где: п1-4 почки в порядке их формирования (Рожнов, 2013)

Почки в данном случае возникают предположительно сегментные, используя наиболее выраженные септы материнского кораллита для формирования главной и противоположной септ почек.

Многие истинные колонии зачастую представлены крупными, массивными полипниками, образованные боковым и внутривашечным почкованием. Кораллиты в таких колониях преимущественно сообщаются между собой на ранних стадиях в местах почкования, реже – на протяжении всего роста колонии. Такая тенденция к достижению большого объема путем почкования позволяет доминирование ругоз на ограниченном пространстве их расселения, что недоступно одиночным представителям группы.

При морфаллаксии размеры и строение сегмента материнского кораллита, на котором развивается регенерирующая часть полипа, определяют особенности морфологии и симметрии растущей регенеративной почки. По взаимному расположению плоскостей симметрии почки и материнского кораллита выявлены три типа возникающих регенеративных почек: дубликатная, копирующая плоскость симметрии материнского кораллита; реверсивная, где плоскость симметрии почки перпендикулярна плоскости симметрии материнского кораллита и сегментная, у которой плоскость симметрии почки параллельна наиболее выраженным септам сохранившегося сегмента материнского кораллита.

7.5. Тенденция перехода от регенерации к колониальности

Изученный материал показывает, что формирование регенеративных почек может происходить тремя путями (рисунок 105). Зачаток первой почки возникает на главной септе материнского кораллита (рисунок 105, б). Появляющаяся главная септа у новообразованной почки соответствует положению главной септы материнского кораллита, и плоскости симметрии обоих кораллитов совпадают (рисунок 105, в-г), с возможным отклонением оси симметрии почки в процессе роста (рисунок 105, е-д).

В случае, если зачаток почки появляется в другом сегменте кораллита (рисунок 105, в), ее основанием становится одна из наиболее выраженных септ, и плоскость симметрии новообразованной почки будет соответствовать направлению этой септы, (рисунок 105, г-е), с возможным отклонением по мере роста почки.

Третий путь формирования почки был также детально описан в работе С.В. Рожнова (2013) и показан на рисунке 105 на третьей почке. В данном случае, несмотря на наличие нескольких септ материнского кораллита в основании развивающейся почки, сложнообразованная зона слабо дифференцированных скелетных элементов зачатка могла развиваться продолжительное время, в результате чего новообразованные главная и противоположные септы возникают прямо перпендикулярно надстроенным материнским септам.

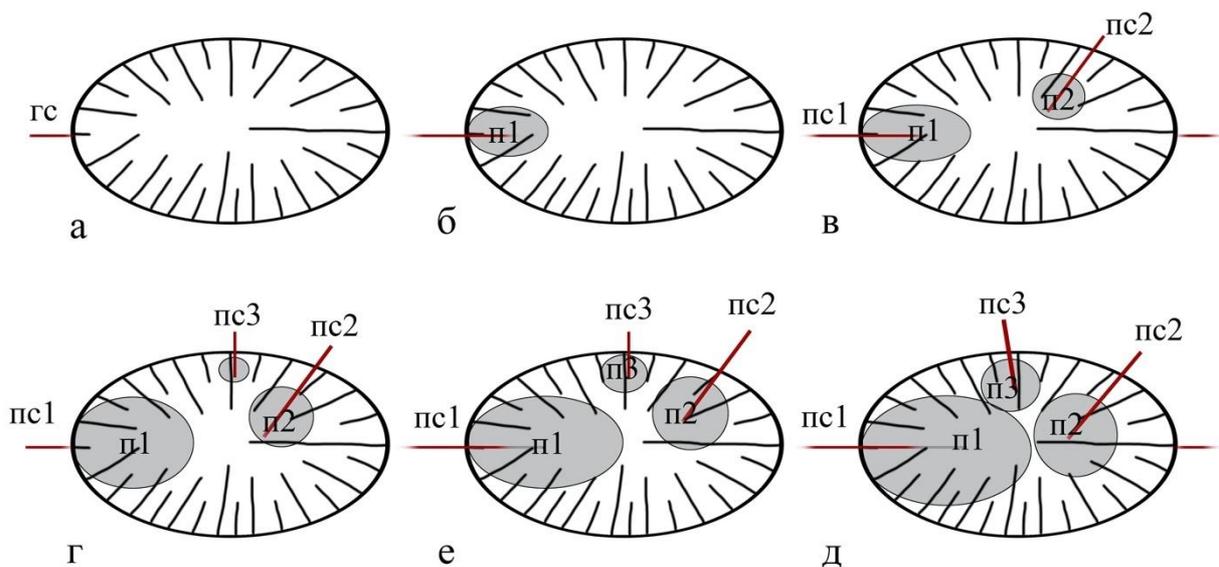


Рисунок 105. Последовательное формирование разных типов почек (а – д), где: п1, п2, п3 – почки в порядке их появления; пс1, пс2, пс3 – плоскости симметрии почек; гс – главная септа материнского кораллита

Детальное изучение особенностей регенерации ругоз позволяет сделать вывод о том, что почкование путем морфаллаксиса имеет много общего с бесполом размножением, приводящему к формированию колоний. При морфаллаксисе материнский кораллит, не продолжая свое развитие как самостоятельный кораллит, становится базисом для формирования скелетных элементов новообразованных почек, что прослеживается при сравнении плоскости симметрии новообразований и септ материнского кораллита. Другими словами, материнские септы, формирующие рельеф основания формирующейся почки, определяют и организуют аранжировку септ в дальнейшем развитии почки. Множественное почкование, нередко встречающееся у изученных экземпляров, приводит к образованию псевдоколоний. Образованные псевдоколонии развиваются аналогично колониальным видам, формируя общую соединительную ткань со скелетными элементами на ранних стадиях образования регенеративных почек. В качестве соединительной ткани выступает остаточная часть материнского кораллита, не преобразованная в почку. Подсчет септ в почках некоторых экземпляров псевдоколоний показал, что некоторые из почек по характеру развития скелетных элементов достигают действительно взрослых стадий и поэтому могли быть половозрелыми даже с учетом небольших размеров.

Множественное почкование материнского кораллита является прямым свидетельством возможности процесса возникновения колониальности на основе регенерационных процессов.

Термин протоколониальный коралл (Fedorowski, Ogar, 2013) для переходных форм между одиночным и колониальным существованием в работе был намеренно не использован. По сути, этих переходных форм мы не наблюдаем, поскольку псевдоколонии одиночных ругоз с множественным регенеративным почкованием все равно имеют одиночный базис существования, а наиболее примитивные колонии с одним протокораллитом – колониальный. Таким образом, не существует настоящих переходных форм, где жизненная модификация может быть поставлена под сомнение.

Сравнение в данном случае произведено на основе перехода не одной формы существования к другой, а одного процесса к другому процессу. Регенеративное почкование как следствие морфаллаксиса здесь выступает как первичная, примитивная форма, или более хаотичная версия колониальности. Поскольку последнее одиночным ругозам недоступно, наиболее схожего результата они достигают при регенеративном

почковании в главном или центральном сегменте кораллита, где, беря за основу противоположную септу, почки надстраивают параллельную материнской плоскость симметрии. Тем не менее, в отличие от колониальных представителей, материнский кораллит здесь выступает как соединительная ткань и основа для формирования скелетных элементов лишь на самой ранней стадии почки, в то время как у истинных колоний в этой роли может выступать ценосарк, эпитекальный перешеек, а роль протокораллиты в почкообразовании очевидна и для более поздних стадий роста почек.

По сути, в работе оба эти процесса: регенеративное и вегетативное почкование, были разделены по базису происхождения (регенерация и колониальность) и принципу протекания (участие материнского кораллита или протокораллита, «кормовая база» зачатков, сопоставление плоскостей симметрии, взаимосвязь почек с кораллитом и друг с другом). Это разделение позволило четко сформулировать тезис о наличии двух протекающих автономно друг от друга процесса, где более примитивные с точки зрения строения одиночные ругозы стремятся к колониальности, генерируя почки путем морфаллаксиса. Притом, такое почкование порой достигает практически полного сходства с бесполом размножением, и может различаться лишь на нескольких ранних стадиях.

Такое разделение необходимо для проведения параллелей между двумя процессами. Но, несмотря на различный базис, цель их протекания сводится к следующему:

- а) идет увеличение объема сростка;
- б) постоянное омоложение сростка путем образования юных кораллитов на взрослых (если речь идет о ветвящихся колониях).

Несмотря на разницу в происхождении регенеративных и вегетативных почек и механизме их формирования, они способствуют одной цели и функционально одинаковы.

При детальном рассмотрении механизмов протекания обоих процессов, выяснилось, что все вегетативные кораллиты наиболее схожи с дубликатными регенеративными почками. Последние могут образоваться лишь в том случае, когда почка находится в центральном сегменте кораллита или на противоположной септе, где есть необходимая ориентировка септального аппарата чтобы почка стала копией материнского кораллита, в то время как у колониальных почек это заложено генетически. Это говорит о том, что дубликатная почка является наиболее предпочтительной для роста: будущий кораллит уже будет ориентирован, как и материнский. Но формирование таких почек сильно ограничено у одиночных ругоз: сегментные почки ориентированы иначе, и, вероятно, во избежание соприкосновения почек наблюдаются также реверсивные – плоскость симметрии которых перпендикулярна материнскому кораллиту.

Колониальные почки, по характеру взаимного расположения, являются сегментными и расположены в противоположных секторах. Тем не менее, при сравнении с регенеративными, характер взаимного расположения плоскостей симметрии почек и материнских кораллитов, соответствует дубликатным. Таким образом, генетически заложенный процесс формирования кораллитов в колонии имеет в основе тот же принцип строения почек, что и регенеративный, но происходит по определенному принципу: во избежание соприкосновения почек они формируются в противоположных сегментах чашек материнского кораллита, полностью копируя его морфологически. Это позволяет сохранить успешное положение материнского кораллита в его почках и избежать проблем с дальнейшим ростом кораллитов, а также обеспечить им базу из скелетных элементов и соединительных тканей на ранних этапах и устойчивый субстрат в дальнейшем. По сути колониальность является более высокоранговым процессом, нежели морфаллаксис, где генетически исключено хаотичное расположение почек в материнской чашке и нарушение плоскости ее симметрии относительно протокораллита.

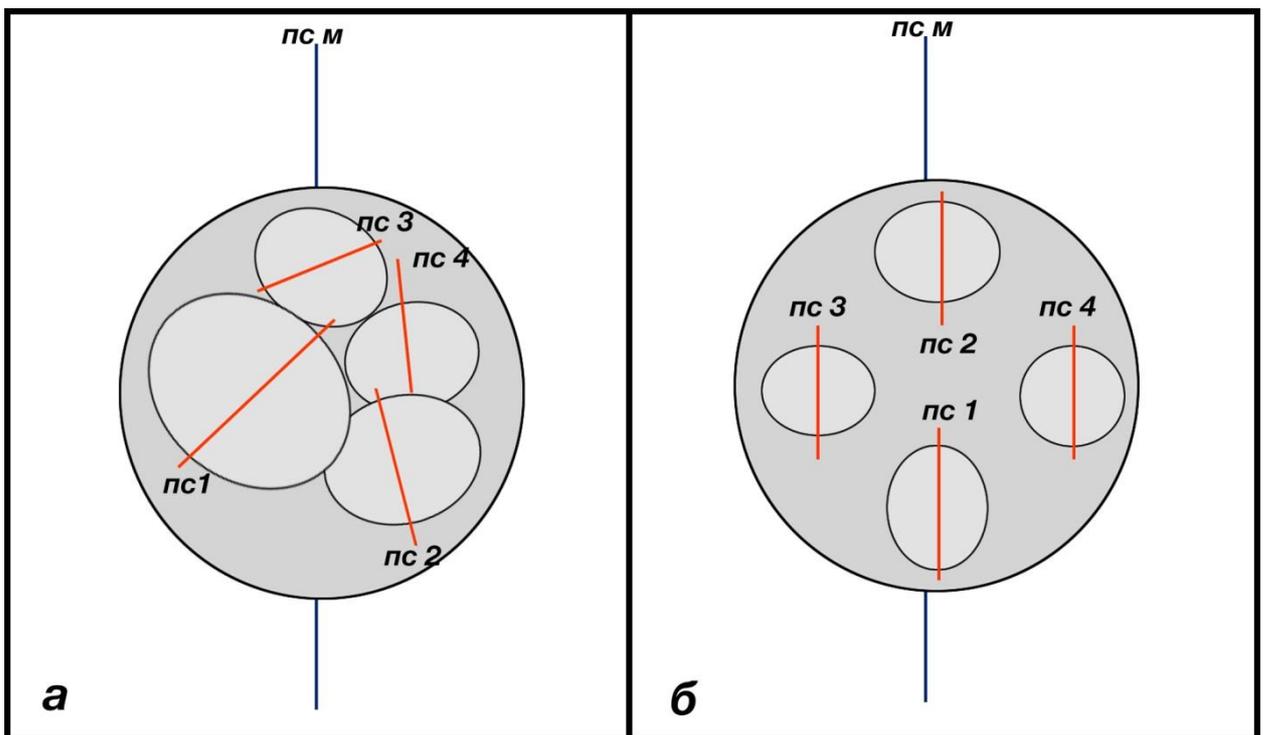


Рисунок 106. Схематичное изображение положение почек и плоскостей симметрии при: а – регенеративном почковании, б – вегетативном. Буквами обозначены: пс м – плоскость симметрии материнского кораллита (отмечена синим), пс 1–4 – плоскости симметрии почек (отмечены красным)

Это доподлинно подтверждается при сравнении двух типов формирования почек (рисунок 106). При регенеративном почковании (рисунок 106, а) новообразованные почки из-за хаотичного положения в чашке материнского кораллита вынуждены конкурировать за пространство для роста, в результате чего некоторые из них погибают еще в зачатке, подавленные более развитыми кораллитами. При колониальном почковании (рисунок 106, б) взаимной конкуренции удастся избежать из-за системного расположения почек.

Таким образом, колониальность – это процесс, берущий за основу морфаллаксис с генетически запрограммированным почкообразованием, что делает его более структурно-целостным, нежели хаотичное протекание регенеративного почкования.

Вторым важным вопросом является причина запуска процесса регенеративного почкования. Часть материала, представленная ювенильными и карликовыми формами, подразумевает неспособность кораллитов достигать больших размеров и существовать продолжительное время, что может быть связано с неблагоприятными условиями обитания, способствующих возникновению карликовости, мутаций, аберраций и частой встречаемости регенеративных образований. Одной из моделей неблагоприятных условий обитаний становится трудности с расселением на мягком грунте. Частным случаем (Ямской карьер) неблагоприятного грунта является крупнозернистый известково-песчанистый субстрат, на котором селились изучаемые экземпляры. Сцементированность грунта была слабой, в результате чего молодые кораллы сносились в понижение рельефа и быстро засыпались грунтом при периодически возникавших здесь сильных штормах. Захоронения этих кораллов были хорошо изолированы от вмещающих пород. Необходимость поселения на небольших гранулах более твердого субстрата становится причиной массового полового размножения (и, следовательно, встречаемости частого оседания личинок ругоз на представителях своего же вида), регенеративного почкования одиночных ругоз (связанного с гибелью материнского кораллита), формирования сростков из-за недостатка пространства для расселения.

Второй наиболее распространенной причиной формирования псевдоколоний может служить резкая смена условий обитания, для которой характерно массовое стремление к размножению не только у ругоз, но и других групп животных. На это указывает большое количество ювенильных особей (продуктов полового размножения), встречаемые совместно с псевдоколониями одиночных ругоз или увеличением числа утерянных (недоразвитых) структур у колониальных как результата массового вегетативного почкования с целью спасения колонии и увеличения шансов на выживаемость группы.

Третьей, вероятно ключевой причиной возникновения псевдоколониальности, становится склонность определенных видов к формированию регенеративных почек. Полноценно назвать их переходными формами (параколониями) нельзя, поскольку чаще всего они встречаются в одиночном виде без какого-либо почкования. Но если для одних видов наличие почек в литературе и среди изучаемого в работе материала не было упомянуто, то для рода *Microplasma*, многих представителей родов *Bothrophyllum*, *Gshelia* и *Paliphyllum* регенерационное почкование широко распространено вне зависимости от разрезов. К таким же индивидуальным особенностям вида можно отнести частое явление компенсаторной регенерации (омоложение) для *T. loveni*. Вероятно, присутствие этих видов в разрезах обусловлено их высокой способностью к выживанию, где адаптация к изменениям условий внешней среды может иметь регенеративное основание.

Заключение

Выводы

1. Использование нового подхода к микротомографическому исследованию палеонтологических объектов в сканирующем рентгеновском томографе для повышения контрастности изображений в случае сходства свойств скелета и вмещающего материала путем использования двуокиси церия (CeO_2) позволяет получить ранее неизвестные данные о последовательном преобразовании скелетов для некоторых ругоз, и, вероятно, других групп ископаемых животных.

2. У ругоз существует три типа регенерации, которые определяются следующим образом: эпиморфоз – достраивание поврежденной части кораллита и обособление повреждения внешней стенки с последующим восстановлением типичных для вида скелетных элементов, что характерно для явления залечивания поврежденной области; компенсаторная регенерация, представляющая собой «омоложение», при котором сложные скелетные элементы редуцируются с возвратом на более раннюю стадию и уменьшением диаметра кораллита; морфаллаксис – преобразование на материнском кораллите одной или нескольких регенеративных почек, замещающих материнский полип.

3. Морфаллаксис ругоз, разрастание эпитеки и другие типы регенерации могут быть разделены на две основные категории. Первая категория – увеличение способности к выживанию материнского кораллита, который не способен продолжать развитие в исходном виде и продолжает его путем уменьшения в диаметре, восстановления повреждений (компенсаторная регенерация и эпиморфоз), путем образования почек (морфаллаксис). Вторая категория – увеличение конкурентной способности ругоз по отношению к другим группам, где наблюдается захват пространства для расселения путем увеличения объема. Это также может быть связано с морфаллаксисом, наряду с формированием сростков путем разрастания эпитеки.

4. Образованные путем морфаллаксиса почки разделены на дубликатную или копирующую плоскость симметрии материнского кораллита, реверсивную, у которой плоскость симметрии почки перпендикулярна плоскости симметрии материнского кораллита, сегментную, где плоскость симметрии почки параллельна наиболее выраженным септам сохранившегося сегмента материнского кораллита.

5. Регенеративное почкование ругоз приводит к возникновению псевдоколоний, где псевдоколония – результат регенеративного почкования одиночного коралла, визуально

похожий на истинную колонию, но образованный путем морфаллаксиса одиночного кораллита, неспособного к колониальному почкованию. Механизм строительства псевдоколонии начинается с регенерации полипа, у которого скелетные элементы перестраиваются при образовании почек, а материнский полип некоторое время продолжает развитие в качестве соединительной ткани и вскоре погибает. Такие псевдоколонии могут являться промежуточной стадией перехода от одиночного типа существования к истинной колониальности.

Из ключевых отличий псевдоколоний от истинных колоний важно обозначить:

1) Истинные колонии являются результатом колониального почкования. По характеру расположения почки в случае внутричашечного почкования соответствуют сегментным у псевдоколоний, по характеру ориентированности – дубликатным. Псевдоколонии образованы в результате морфаллаксиса материнского кораллита и строение, положение почек может быть любым.

2) Почки, образованные в результате колониального почкования, не конкурируют между собой, в то время как регенеративные почки зачастую подавляют друг друга при параллельном росте.

3) Истинные колонии стремятся к массивности при интенсивном росте, псевдоколонии зачастую – к сохранению хотя бы одного из кораллитов.

Таким образом, в результате регенерации по типу морфаллаксиса одиночного коралла появляются регенеративные почки, которые могут формировать псевдоколонию. В отличие от истинной колонии, возникающей в результате колониального почкования при растущих совместно материнском кораллите (протокораллите) и новообразованных почках, псевдоколонию формирует только из регенерационных почек, развивающихся на месте погибающего материнского полипа.

6. Помимо псевдоколониальности, у ругоз встречается ложная колониальность, возникающая в результате разрастания эпитеки автономных кораллитов, образованных половым путем. К ложным псевдоколониам относятся сростки кораллитов, соединенные разросшейся эпитекой, и разделенные на две ключевые группы: сростки взаимовыгодные, где каждый из кораллитов находится в выгодном положении; и сростки конкурирующие, где один кораллит подавляет другой, нарушая целостность его скелета. Также к ложным псевдоколониам относятся осевшие личинки ругоз, использующие взрослые кораллиты в качестве субстрата.

7. К другим образованиям, связанным с разрастанием эпитеки, относятся корневые выросты некоторых ругоз, которые также могут являться результатом преобразования

регенеративной почки с последующим разрастанием внешней стенки и сохранением ранних стадий почкообразования, напр. у *Axophyllum cavum* Trd.

Дальнейшие перспективы

1. Полученные данные по тенденции возникновения псевдоколониальности ругоз могут быть использованы при рассмотрении проблем колониальности других организмов в рамках эволюционной биологии. Изучение ранних стадий формирования почек у спорных видов и родов, включающих одиночных и колониальных представителей, позволит более детальное определение жизненной модификации.

2. Прделанная терминологическая работа позволит корреляцию исследований, проводимых учеными-палеонтологами и биологами на разных уровнях: клеточном, организменном, скелетном.

3. Новые подходы к методике обработки материала и новая терминология, применяемая при изучении колониальности и регенерации ругоз, могут быть использованы для изучения других групп ископаемых животных. На основании пропитки материала при сканировании возможно получение детальных срезов для практически любого материала, что открывает новые перспективы в изучении таксономии, морфогенеза и эволюции животных.

Словарь терминов

Астероидные колонии: отсутствие единой системы септ у соседних кораллитов.

Афроидные колонии: присутствие связи диссепиментариумов соседних кораллитов (Ивановский, 1971; Oliver, 1973; Nudds, 1976; Fedorowski, 1978).

Брефическая стадия: непионическая стадия развития.

Внутричашечное почкование: почкование на чашке отдельных кораллитов.

Геронтическая стадия: стадия стареющего коралла (Геологический словарь, 1978).

Диссепиментарий: (диссепиментариум, пузырчатая ткань) периферическая ткань, образованная диссепиментами.

Диссепименты: тонкие изогнутые перегородки, внешне схожи с пузырями различной формы.

Днища: (табулы) поперечные перегородки.

Дубликатная почка: копирует плоскость симметрии материнского кораллита.

Зарождающаяся колония: протокораллит единственный достиг половозрелой стадии из-за ранней гибели колонии (Fedorowski, 1970, 1978).

Квази-колония: колония без соединений между отдельными кораллитами, у которых только протокораллиты были прикреплены к субстрату. Только один протокораллит достигает половозрелой стадии (Fagerstrom, Eisele, 1966; Fedorowski, 1978).

Колониальная почка: кораллит, образованный в результате почкования кораллитов в колонии. Отличается от регенеративной почки базисом происхождения и ранними стадиями формирования.

Колониальный коралл: множество кораллитов, связанных общей скелетной системой, что прослеживается и в их внутреннем строении.

Компенсаторная регенерация: увеличение числа скелетных элементов, при котором не происходит их дифференциация. Примером такого типа регенерации может служить омоложение у ругоз – уменьшение диаметра кораллита, при котором рост продолжался, как бы начиная с более юной стадии. В таком случае происходило деление скелетных элементов и рост кораллита без их дифференцировки (Rozhnov, 2014).

Кораллит: скелет одного полипа, в том числе в колонии или с ростке ругоз (Палеонтологический словарь, 1965, с. 156–157). Используется в значении одного индивида при описании биологических процессов на основе изучения перестройки скелета (Fedorowski, 1978; Rozhnov, 2014).

Ложная псевдоколония: сложный агрегат, сформированный благодаря взаимодействию одиночных, образованных половым путем, ругоз, растущих рядом и создающих видимость колониальности или псевдоколониальности.

Медиальное разрастание: кораллиты образуются от одной общей оси или даже точки, с последующими разветвлениями.

Межстенное почкование: боковое почкование на массивных колониях.

Морфаллаксис: перестройка скелета при незначительном росте кораллитов. Скелетные элементы увеличиваются в количестве и дифференцируются, и каждый отдельный фрагмент новообразованных элементов может служить основой для строительства скелета организма меньшего размера. Такой тип наблюдался у одиночных ругоз при регенеративном почковании (Рожнов, 2013).

Неаническая стадия: приобретение основных черт взрослого организма (Коссовая, 1983).

Непарисидальное почкование: развитие почек вместо материнского кораллита, обуславливающее его отклонение в сторону.

Непионическая стадия: развитие от непосредственно прикрепления планулы до заложения шести протосепт.

Парисидальное почкование: одновременное возникновение нескольких почек, приводящее к гибели материнского организма.

Перитека: соединительная ткань между кораллитами.

Периферическое нарастание: новые кораллиты образуются по периферии, в организованном порядке.

Планула: плавающая личинка коралла (Krempf, 1919).

Плокоидные колонии: колонии с перитекой.

Позднеаническая подстадия: радиальное расположение септ, присутствуют один или два ряда диссепиментов (Lewis, 1929).

Полип: мягкое тело отдельной особи коралла.

Полипняк: известковый скелет коралловых полипов (Ивановский, 1971).

Полипьер: скелет отдельной особи коралла (см. кораллит) (Ивановский, 1971).

Полипьерит: коралл или коралловый полип, состоящий из полипа и полипьера (Ивановский, 1971).

Почка: дочерний кораллит, образованный от материнского. Может быть сформирована как при вегетативном размножении материнского кораллита в колонии, так при регенерации одиночного материнского кораллита.

Почкование: образование почек.

Промежуточный скелет: скелет, располагающийся между кораллитами.

Протоколониальный коралл: промежуточная форма роста между одиночным существованием и колониальным. Состоит из протокораллитов и простых кораллитов, неспособных к половому размножению (Fedorowski, Ogar, 2013). Такой организм ближе к колонии, поскольку имеет несколько протокораллитов, тогда как у псевдоколониальных представителей с массовым почкованием протокораллит всего один, а у сростков – каждый кораллит является автономным.

Псевдо-почка: результат оседания личинок ругоз на представителях того же вида (Fedorowski, 1978).

Псевдоколониальный коралл: кластер индивидуальных кораллитов одного вида, растущих рядом, что создает видимость возникновения колониальности в результате вегетативного почкования, но на самом деле они растут автономно (Fedorowski, 1971, 1978). Термин предлагается использовать для описания одиночных кораллов, формирующих видимость колониальности путем образования множественных почек при регенерации по типу морфаллаксиса.

Раннеэпителиальная подстадия: происходит увеличение общего числа септ при сохранении зафрентоидной группировки — перистости в расположении септ (Lewis, 1929).

Реверсивная почка: плоскость симметрии почки перпендикулярна плоскости симметрии материнского кораллита.

Регенеративная почка: почка, образованная в результате морфаллаксиса одиночного кораллита. Является уменьшенной копией материнского кораллита или сегмента, на котором она образована.

Сегментная почка: плоскость симметрии почки параллельна наиболее выраженным септам сохранившегося сегмента материнского кораллита.

Септы: радиальные пластины, которые разделяют полость наподобие перегородок.

Составная колония: колония с несколькими протокораллитами. Мягкая ткань кораллитов не была объединена (Oliver, 1968; Fedorowski, 1978).

Среднеэпителиальная подстадия: основная подстадия формирования септ (Lewis, 1929).

Сростки взаимовыгодные: намеренное разрастание эпителии нескольких кораллитов с целью прикрепления друг к другу и, следовательно, к увеличению объема агрегата.

Сростки конкурирующие: сростки, у которых кораллиты имеют расширенную эпитеку в месте соединения, и доминирующий в сростке кораллит содержит правильно развивающийся скелетный аппарат, в то время как у менее развитого кораллита происходит деформация скелетных элементов у зоны разрастания эпитеки.

Стереоплазма: фиброзная ткань, которая зачастую развивается во внутренней полости скелета, утолщая септы.

Столбик: осевая центральная структура кораллита.

Тамнастероидные колонии: присутствие единой системы септ у соседних кораллитов.

Фацелоидные колонии: удаленные и изолированные друг от друга кораллиты.

Фоссула: полость или свободное пространство, формирующееся в точках заложения септ.

Цериоидные колонии: кораллиты сближены до касания друг с другом непосредственно стенками (Кузьмичева, 1988).

Эмбриональная стадия: личиночная стадия развития.

Эпиморфоз: последовательная дифференцировка скелетных элементов взрослого организма, создание массы недифференцированных скелетных образований и их дальнейшая респецификация. Новые скелетные элементы не формируют новообразований, а лишь достраивают утраченное. По типу эпиморфоза у ругоз происходило восстановление поврежденной части скелета, например следов укуса (Рожнов, 2013; Rozhnov, 2014).

Эпитека: морщинистая известковая оболочка.

Эфебическая стадия: стадия взрослого организма, на которой различается наибольшее количество скелетных элементов (Коссовая, 1983).

Литература

Алексеев А.С., Горева Н.В., Исакова Т.Н. и др. Новая схема литостратиграфического расчленения пограничных отложений касимовского и гжельского ярусов Подмосковья // Бюлл. РМСК по центру и югу Русской платформы. – 2015. – Вып. 6. – С. 46-60.

Алексеев А.С., Горева Н.В., Реймерс А.Н. Новая местная схема стратиграфического расчленения касимовского яруса верхнего карбона Московского региона // Бюлл. Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. – 2009. – Вып. 4. – С. 50-59.

Апродов В.А., Апродова А.А. Движения земной коры и геологическое прошлое Подмосковья // М: изд-во Моск. ун-та. – 1963. – 274 с.

Астрова Г.Г., Шишова Н.А. Наставление по сбору и изучению ископаемых мшанок // М: изд-во АН СССР. – 1963. – 44 с.

Батыгина, Т.Б. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции // (Системы репродукции). СПб: Мир и семья. – 2000. – Т. 3. – 639 с.

Беклемишев, В.Н. Turbellaria. Руководство по зоологии // М: Наука. – 1937. – Т. I. – С. 486-456.

Большакова Л., Бондаренко О., Шаркова Т. и др. Кораллы и строматопороидеи. Ордовик-девон // М: Наука. – 2003. – С. 286.

Букреева, С. Н. О регенерации у девонских табулят. // Бюлл. МОИП. Отдел геологический. – 1980. – Т. 55, № 4. – С. 136.

Воронцова М. А., Лиозер Л. Д. Бесполое размножение и регенерация // М: Советская наука. – 1957. – 416 с.

Геккер М.Р. О развитии колоний некоторых каменноугольных ругоз // Палеонт. журн. – 1985. – № 4. – С. 12-20.

Геологический словарь / Ред. Криштофович А.Н. // М: изд-во Недр. – 1978. – Том 1. – Изд. 2. – 486 с.

Добролюбова Т.А., Кабакович Н.В. Некоторые представители Rugosa среднего и верхнего карбона подмосковного бассейна // Тр. ПИН РАН. – 1948. – Т. XIV. – Вып. 2. – С. 1-38.

Добролюбова Т.А., Кабакович Н.В., Чудинова И.И. Наставление по сбору и изучению палеозойских кораллов // М: Наука. – 1964. – 64 с.

Добролюбова, Т.А. Изменчивость кораллов *Rugosa* филогенетического ряда *Dibunophyllum okensis* Stuck // Изв. АН СССР (сер. биол.). – 1948. – 2. – С. 149-168.

Добролюбова, Т.А. Колониальные кораллы *Rugosa* среднего карбона Подмосковского бассейна // Тр. БИМС. – 1935. – 81, – С. 1-50.

Добролюбова, Т.А. Кораллы *Rugosa* верхнего карбона Подмосковского бассейна // Тр. ПИН РАН. М.-Л.: Изд-во АН СССР. – 1940. – Т. 9. Вып. 3. – С. 1-88.

Добролюбова, Т.А. Одиночные кораллы мячковского и подольского горизонтов среднего карбона Подмосковского бассейна / Тр. ПИН РАН // М.-Л.: Изд-во АН СССР. – 1937. – Т. 6. – Вып. 3. – С. 5-92.

Добролюбова, Т.А. Определитель колониальных кораллов *Rugosa* среднего карбона Подмосковского бассейна // М.-Л.: ОНТИ. – 1935. – С. 1-14.

Друщиц, В.В. Палеонтология беспозвоночных // М: изд-во Моск. ун-та. – 1974. – 528с.

Дубатов, В.Н. О регенерации у палеозойских кораллов // Палеонтол. журн. – 1961. – № 1. – С. 75-81.

Журавлева, И.Т. Археоциаты Сибирской платформы // М: Изд-во АН СССР. – 1960. – 378 с.

Зональная стратиграфия фанерозоя России / Ред. Т.Н. Корень // СПб: ФГБУ: «ВСЕГЕИ». – 2006 г. – 256 с.

Иванова Е.А., Сошкина Е.Д., Астрова Г.Г. и др. Фауна ордовика и готландия нижнего течения р. Подкаменной Тунгуски, ее экология и стратиграфическое значение // Тр. ПИН РАН. – 1955. – Т. 56. – С. 93-196.

Ивановский А.Б., Соколов Б.С. Венская система / Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование // М: Наука. – 1985. – Т. 1. – 319 с.

Ивановский, А.Б. Кораллы семейств *Tryplasmataidae* и *Syathophylloidaea*. (Ругозы) // М: Наука. – 1969. – 113 с.

Ивановский, А.Б. Ревизия ругоз Урала / Ред. А.Б. Ивановский, М.В. Шурыгина // Новосибирск: Наука. – 1975. – С. 44.

Ивановский, А.Б. Ругозы / Морфология и терминология кишечнорастных // Ред. Б.С. Соколов, А.Б. Ивановский, Е.В. Краснов // М.: Наука. – 1971. – С. 32-46.

Ивановский, А.Б. Ругозы, описанные Штукенбергом, 1888–1905 // М: Наука. – 1987. – 44 с.

Иванцов А.Ю., Журавлев А.Ю., Красилов В.А. и др. Уникальные синские местонахождения раннекембрийских организмов / Сибирская платформа // Тр. ПИН РАН. М: Наука. – 2005. – Т. 284. – 143 с.

Иванцов, А.Ю. Реконструкция *Charniodiscus yorgensis* (макробиота венда Белого моря) // Палеонт. журнал. – 2016. – № 1. – С. 3-13.

Кабакович, Н.В. Одиночные кораллы каширского и верейского горизонтов среднего карбона Подмосковского бассейна // Тр. Пал. ин-та АН СССР. – 1937. – Т. 4. – Вып. 3. – С. 93-116.

Кабанов, П. Б. Событийная стратиграфия пограничного интервала среднего и верхнего карбона Подмосковья / Автореф. канд. г.-м. Наук // М.: МГУ. – 2000. – 24 с.

Казанцева Е.С., Рожнов С.В. Массовое появление регенерационных почек у одиночного коралла *Bothrophyllum conicum* trd (*Rugosa*) в подмосковном карбоне / Сборник «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии и гетерохронии, гетеротопии и аллометрия» // М: ПИН РАН. – 2018. – С. 103-121.

Казанцева Е.С., Рожнов С.В. Регенеративные почки у кораллов рода *Bothrophyllum* как начало возникновения колониальности / Сборник тезисов // Тез. докл. «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: онтогенез и формирование биологического разнообразия» // М: ПИН РАН. – 2017. – С. 24-25.

Казанцева, Е.С. Методика изучения некоторых ископаемых кораллов *Rugosa* / Сборник тезисов // Тез. докл. 14-й всерос. научной школы молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы». М: ПИН РАН. – 2017. – С. 14.

Казанцева, Е.С. Микротомография кораллов ругоз: новые подходы и результаты / Сборник тезисов // Тез. докл. 15-й всерос. научной школы молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы». М: ПИН РАН. – 2018. – С. 17.

Казанцева, Е.С. Морфология примитивных ругоз рода *Lambelasma* Weyer, 1973 из

верхнего ордовика Эстонии / Сборник тезисов // Тез. докл. 16-й всерос. научной школы молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы». М: ПИН РАН. – 2019. – С. 13.

Казанцева, Е.С. Псевдоколониальность палеозойских ругоз (Coelenterata) как результат регенерационного почкования / Сборник тезисов // Тез. докл. «Палеострат-2010». М.: ПИН РАН. – 2020. – С. 25.

Казанцева, Е.С. Псевдоколониции силурийских ругоз *Microplasma schmidti* Dybowski из Эстонии: морфология и происхождение // Палеонт. журн. – 2021. – № 5. – С. 3-9.

Казанцева, Е.С. Регенерация и колониальность палеозойских кораллов ругоз: реконструкция и терминология // Бюллетень МОИП. Серия Геологическая. – 2019. – Т. 94. – Вып. 3. – С. 37-45.

Кальо, Д. Некоторые новые и малоизвестные ругозы Прибалтики / Труды Института Геологии Академии наук Эстонской ССР // – 1958. – 3. – С. 24-101.

Корень, Т.Н. Зональная стратиграфия фанерозоя России // СПб: ФГБУ: «ВСЕГЕИ». – 2006. – С. 256.

Коссовая, О.Л. Значение онтогенеза и микроструктуры для систематики Ботрофиллид (*Rugosa*) / Фанерозойские рифы и кораллы СССР // Тр. V Всесоюзн. симп. По кораллам и рифам, Душанбе // М: Наука. – 1983. – С. 77-83.

Коссовая, О.Л. Кораллы *Rugosa* / Средний карбон Московской синеклизы // М. – 2011. – Том 2. – С. 152-171.

Коссовая, О.Л. Ругозы типовых разрезов гжельского-артинского ярусов Северного Тимана и западного склона Урала / Атлас эталонных комплексов палеозойской бентосной фауны северо-востока Европейской России // СПб. – 1997. – С. 53-97.

Коссовая, О.Л. Средний карбон Московской синеклизы (южная часть) // М: Научный мир. – 2001. – Т. 2. – 328 с.

Краснов, Е.В. Об экологических особенностях титонских склерактиний Крыма и их генетических связях / Склерактинии мезозоя СССР // М: Наука. – 1965. – С. 25-34.

Марфенин, Н. Н. Децентрализованный организм на примере колониальных гидроидов. // Биосфера. – 2016. – Т. 8, № 3. – С. 315–337.

Марфенин, Н. Н. Функциональная морфология колониальных гидроидов // СПб.:

ЗИН РАН. – 1993. – 152 с.

Марфенин, Н.Н. Сущность модульной организации (материалы первой российской конференции). // Журн. общ. биол. – 1999. – Т. 60, № 1. – С. 5.

Марфенин, Н.Н. Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии. // Вестн. Тверского гос. ун-та. Сер.: биол. и экол. – 2008. – №. 25 (85). – С. 47-61.

Миранцев Г.В., Арендт Ю.А. Новый род анобазикринид (Crinoidea, Cladida) из верхнего карбона Московской синеклизы // Палеонтол. журн. – 2013. – № 5. – С. 15-22.

Миранцев Г.В., Казанцева Е.С., Широков Р.П. Иголкожие васькинской свиты (средний карбон) Воробьевского карьера (Ржевско-Старицкое Поволжье) / Сборник тезисов // Тез. докл. «Палеострат-2017». М.: ПИН РАН. – 2017. – С. 46-47.

Миранцев, Г.В. Первая находка Asteriacites в карбоне Московской синеклизы / Сборник тезисов // Тез. докл. «Палеострат-2017». М.: ПИН РАН. – 2017. – С. 45-46.

Михайлова И.А., Бондаренко О.Б. Палеонтология / 2-е изд., перераб. и доп. // Учебник. М.: МГУ. – 2006. – 592 с.

Михайлова И.А., Бондаренко О.Б. Палеонтология // М: МГУ. – 1997. – Т.2. – 496 с.

Нотов, А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биол. – 1999. – Т. 60, № 1. – С. 60-79.

Палеонтологический словарь / Ред. Г.А. Безносова, Ф.А. Журавлева // М.: Наука. – 1965. – 616 с.

Полтева, Д. Г. Регенерация и соматический эмбриогенез у актиний // Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт. – 1972. – Т. 78, № 4. – С. 171-232.

Порфирьев, Г.С. Терминология и морфология ругоз (на примере позднекаменноугольных и пермских кораллов) // Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. – 1962. – Вып. 96. – С. 9-36.

Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. / Ред. А.И. Жамойда // СПб.: ВСЕГЕИ. – 2012. – Вып. 41. – 48 с.

Рожнов, С.В. Двусторонняя симметрия в онтогенезе и при регенерации у ругоз (Cnidaria; палеозой) / Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия // Сер. «Гео-биологические системы в прошлом» / Ред. С.В. Рожнов // М.: ПИН РАН. – 2013. – С. 125-144.

Рожнов, С.В. Соматический эмбриогенез у *Bothrophyllum conicum* (Rugosa) // Палеонтол. журн. – 1974. – № 3. – С. 16-22.

Соколов, Б.С. Географическое распространение, стратиграфическое значение и систематическое положение рода *Multisolenia* Fritz, 1937 // Докл. АН СССР. – 1947. – Т. 58, № 2. – С. 287-289.

Соколов, Б.С. Кишечнополостные / Стратиграфия СССР: Кембрийская система // М.: Недра. – 1965. – Т. 3. – С. 452-453.

Соколов, Б.С. О систематическом положении гр. *Chaetetida* // Докл. АН СССР. – 1948. – Т. 63, № 6. – С. 733-736.

Соколов, Б.С. Основные результаты стратиграфического изучения табулят палеозоя СССР // Тез. доклада. Л.: Изд-во ЛГУ. – 1949. – 3 с.

Соколов, Б.С. Палеонтология докембрия и акрохроны биосферной эволюции (к теории расширяющейся биосферы) / Биосфера // – 2011. – Т. 3, № 2. – С. 155-163.

Соколов, Б.С. Силурийские кораллы запада Сибирской платформы // Вопр. палеонтологии. – 1950. – Т. 1. – С. 211-242.

Соколов, Б.С. Табуляты палеозоя Европейской части СССР: (Введение. Общие вопросы систематизации истории развития табулят; Ч. 1-4. Табуляты ордовика, силура и девона и их значение для стратиграфии среднего палеозоя) / Автореф. дис. на соиск. учен. степени доктора геол.-минерал. Наук // Л.: Гостоптехиздат. – 1955. – 36 с.

Сошкина, Е.Д. Подкласс *Tetracoralla*. Четырехлучевые кораллы (*Rugosa*). Общая часть / Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви // Ред. Б.С. Соколов. М.: Изд-во АН СССР. – 1962. – С. 286-305.

Сошкина, Е.Д. Типы почкования у силурийских и девонских кораллов ругоза // Докл. АН СССР. – 1947. – Т. 55, № 6. – С. 537-539.

Спасский, Н.Я. Девонские ругозы СССР (систематика, стратиграфическое и географическое значение). Л.: изд-во Ленингр. ун-та. – 1977. – С. 1-344.

Спасский, Н.Я. Закономерности появления морфологически сходных структур в эволюции четырёхлучевых кораллов / Ред. Н.Я.Спасский, А.Г.Кравцов // Зап. ЛГУ. – 1971. – Т. LIX. – Вып. 2. – С. 5-22.

Стратиграфический кодекс России / Ред. А.И. Жамойда // СПб.: ВСЕГЕИ. – 2019. –

96 с.

Сытова, В.А. Тип Coelenterata. Класс Anthozoa / Палеонтологический словарь // М: Наука. – 1965. – С. 417-426.

Токин, Б.П. Регенерация и соматический эмбриогенез // Изд-во Ленинградского университета. – 1959. – 268 с.

Улитина, Л.М. Некоторые закономерности колониального развития ругоз // Палеонтол. журн. – 1980. – № 2. – С. 32-43.

Фанерозойские рифы и кораллы СССР / Ред. Б.С. Соколов // Тр. 5 Всесоюзн. симп. по кораллам и рифам. Душанбе, 1983 // М.: Наука. – 1986. – 231 с.

Яковлев Н.Н., Иванов. А.П. Морские лилии и бластоидеи каменноугольных и пермских отложений СССР / Ред. Н.Н. Яковлев, А.П. Иванов // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. – 1956. – Т. 11. – 143 с.

Яковлев, Н.Н. Интересные случаи почкования одиночных каменноугольных кораллов Rugosa из Донбасса // Палеонтол. журн. – 1965. – № 1. – С. 147–148.

Яковлев, Н.Н. О происхождении характерных особенностей Rugosa // Тр. Геол. ком. – 1910. – Вып. 66. – 32 с.

Aaloe, A., Mark, E., Männil. Обзор стратиграфии палеозойских и четвертичных отложений Эстонской ССР // Таллинн: Вести НСВ Академии. – 1958. – С. 1-46.

Agata K., Saito Y., Nakajima E. Unifying principles of regeneration I: Epimorphosis versus Morphallaxis // Develop. Growth Differ. – 2007. – № 49. – P. 73-78.

Alloiteau, J. Contribution a la systematique des madreporaires fossils // Paris: Ed. du Centr. Nat. Rech. Sci. – 1957. – I. – P. 1-462.

Alloiteau, J. Madreporaires Post-paleozoiques // Paris: Dans Traite de paleontologie, ed. J. Pive teau.1. – 1952. – P. 539-684.

Bekker, H. Ülevaade Eesti ordoviitsiumi ja siluuri kohta käivatest uurimistest // «Loodus» nr. 3, lk. 161-165; nr. 4. – 1922. – P. 217-224.

Berkowski B., Jakubowicz M., Belka Z., Krol J.J., Zapalski M.K. Early to Middle Devonian coral-dominated cryptic ecosystems from carbonate mounds of Hamar Laghdad (Anti-Atlas, Morocco) // Proceedings of the 13th International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera, September 3–6, 2019. Modena, Italy. – 2019. – P. 4.

Clabby C. Paleontology's X-ray excavations: digital scans and computer-aided visualizations are liberating ancient life from stone. *American Scientist*, V. 102, №. 5, 2014. 386 p.

Dana, J.D. Zoophytes / The United States exploring expedition during the years 1838- 1842 under the Command of Charles Wilkes // – 1846-1849. – VII. – P. 1-740.

Dybowski, W. Monographie der Zoantharia sclerodermata rugosa aus der Silurformation Estlands, Nord-Livlands und der Insel Gotland, nebst einer Synopsis aller palaeozoischen Gattungen dieser Abtheilung und einer Synonymik der dazu gehörigen, bereits bekannten Arten // *Archiv für die Naturkunde Liv-, Ehst- und Kurlands* 5, 3. – 1873-1874. – P. 257-414.

Eichwald, K.E. *Lethaea Rossica ou paleontologie de la Russie, decrite et figure* //Stuttgart. – 1860. – I, 2. – 1657 p.

Fagerstrom J.A., Eisele C.R. Morphology and classification of the rugose coral *Pseudozaphrentoides verticillatus* (Barbour) from the Pennsylvanian of Nebraska // *J. Paleontol.* – 1966. – Vol. 40. – P. 595-602.

Fedorowski, J. Aulophyllidae (Tetracoralla) from the Upper Viséan of Sudetes and Holy Cross Mountains // *Palaeontol. Polonica.* – 1971. – Vol. 24. – 137 p.

Fedorowski, J. Some aspects of coloniality in rugose corals // *Palaeontology.* – 1978. – 21. – P. 177-224.

Fedorowski, J. Some Upper Viséan columnate tetracorals from the Holy Cross Mountains (Poland) // *Acta Palaeontol. Polonica.* – 1970. – Vol. 15. – P. 549-613.

Fedorowski J., Ogar V. Early Bashkirian Rugosa (Anthozoa) from the Donets Basin, Ukraine. Part 4. *Cordibia*, a new protocolonial genus // *Acta Geol. Polonica.* – 2013. – Vol. 63, N 3. – P. 297-314.

Flügel, H.W. Permian corals from Chitral (NW – Pakistan) // *Riv. Ital. Paleont. Strat.* – 1995. – 101. – P. 153-164.

Geology and Mineral Resources of Estonia // Ed. A. Raukas, A. Teedumäe // Tallinn: Estonian Academy Publishers. – 1997. – 436 p.

Gignac P.M., Kley N.J. Iodine-enhanced micro-CT imaging: Methodological refinements for the study of the soft-tissue anatomy of post-embryonic vertebrates // *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution.* – 2014. – № 322 (3). – P. 166-176.

Gilbert, S. *Developmental Biology* // Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Ass. Inc.

Publ. – 2010. – 711 p.

Gudo, M. Structural-functional aspects in the evolution Operculate corals (Rugosa) // *Paleontology*. – 2002. – V. 45, Iss. 4. – P. 681-687.

Hill, D. Rugosa and Tabulata. *Treatise on Invertebrate Paleontology / Part F (Suppl. 1) / Ed. C. Teichert // Geol. soc. amer. univ. Kansas press, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas. – 1981. – 762 p.*

Kaljo, D. On some problems of the development of Ordovician tetracorals / ENSV TA Geoloogia Instituudi uurimused // Eesti NSV Teaduste Akadeemia Geoloogia Instituudi Uurimused. – 1960. – V. – P. 245-258.

Kaljo, D. Some additional data on the study of Ordovician streptelasmids in Estonia / ENSV TA Geoloogia Instituudi uurimused VI, 51-67 // ENSV Teaduste Akadeemia Geoloogia Instituudi Uurimused. – 1961. – VI. – P. 51-67.

Kaljo, D. The Baltic Ordovician and Llandoveryan Codonophyllacea // *Loodusuurijate Seltsi Aastaraamat*. – 1957. – P. 153-168.

Kaljo D., Klaaman E. Ordovician and Silurian corals / Ed. A. Hallam // *Atlas of Palaeobiogeography*. – 1973. – P. 37-45.

Kazantseva E.S., Rozhnov S.V. Cystiphyllid rugose coral *Microplasma schmidti* Dybowski, 1874 from the Silurian of Saaremaa (Estonia) // *Proceedings of the 13th International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera, September 3–6, 2019. Modena, Italy. – 2019. – P. 4.*

Kazantseva E.S., Rozhnov S.V. From regeneration to coloniality: multiple buds in the solitary coral *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879 (Rugosa) in the Carboniferous of the Moscow Basin // *Paleontol. J.* 2018. – Vol. 52, N 14. – P. 1710-1722.

Keklikoglou K., Faulwetter S., Chatzinikolaou E. et al. Micro-computed tomography for natural history specimens: a handbook of best practice protocols // *European Journal of Taxonomy*. – 2019. – № 522. – P. 1-55.

Kersting D.K., Linares C. Living evidence of a fossil survival strategy raises hope for warming-affected corals // *Sci. Adv.* – 2019. – P. 1-5.

Kossovaya, O.L. Biostratigraphy of the Bashkirian and Moscovian stages of the European part of Russia based on Rugose corals / *Stratigraphy and paleontology of the Carboniferous of Eurasia // Ekaterinburg: Russian Academy of Science, Institute of Geology and Geochemistry of the Uralian Branch of the Academy of Science. – 2002. – P. 167-177.*

Kuva J., Sammaljärvi J., Parkkonen J. et al. Imaging connected porosity of crystalline rock by contrast agent-aided X-ray microtomography and scanning electron microscopy // *Journal of Microscopy*. – 2018. – № 270 (1). – P. 98-109.

LaFlamme C., Hollis S.P., Jamieson J.W. et al. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*. – 2018. – 19. – P. 1812-2798.

Laflamme M., Darroch S.A.F., Tweedt S.M. et al. The end of the Ediacaea biota: extinction, biotic replacement, or Cheshire cat? // *Gondwana Research*. – 2013. – 23. – P. 558-573.

Lang, W. D., Smith, S. A Critical Revision of the Rugose Corals described by W. Lonsdale in Murchison's 'Silurian System' // *Quart. Journ. Geol. Soc.* – 1927. – Lxxxiii. – P. 448-491.

Leontiev D.I., Kossovaya O.L., Isakova T.N. Kasimov Quarry – the key section of the Moscovian-Kasimovian transition in the east of the Moscow Basin / *Abstracts Volume // XVIII International Congress on the Carboniferous and Permian. August 11–15, 2015, Kazan, Russia. // Kazan University Press.* – 2015. – P. 112.

Leroux O., Leroux F., Bellefroid E. et al. A new preparation method to study fresh plant structures with X-ray computed tomography // *Journal of Microscopy*. – 2009. – № 233 (1). – P. 1-4.

Lewis, H. P. On the Avonian Coral *Caninophyllum* gen. nov., and *C. archiaci* (Edwards and Haime) // *Ann. Mag. Nat. Hist.* – 1929. – 10. – III. – P. 456-468.

Lin W., Herbig H.-G. Endosymbionts in late Mississippian (Carboniferous) rugose corals from South China // *Proceedings of the 13th International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera, September 3–6, 2019, Modena, Italy.* – 2019. – P. 41.

Lonsdale, W. In Murchison, R. I., de Verneuil, E., von Keyserling, A. *The Geology of Russia in Europe and the Ural Mountains // Description of some characteristic Palaeozoic Corals of Russia.* – 1845. – P. 591-634.

Lukševičs E., Stinkulis Ģ. Mūrnieks A. et al. Geological evolution of the Baltic Artesian Basin / *Highlights of Groundwater Research in the Baltic Artesian Basin // Riga, University of Latvia.* – 2012. – P. 7-52.

Ma J.-Y., Taylor P.D., et al. The oldest known bryozoan: *Prophyllodictya* (Cryptostomata) from the lower Tremadocian (Lower Ordovician) of Liujiachang, south-western Hubei, central China // *Palaeontology*. – 2015. – 58. – P. 925-934.

Männik, P. An updated Telychian (Late Llandovery, Silurian) conodont zonation based on

Baltic faunas // *Lethaia*. – 2007. – 40, 1. – P. 45-60.

Männik P., Põldvere A., Nestor V. et al. The Llandovery–Wenlock boundary interval in the west-central continental Estonia: an example from the Suigu (S-3) core section // *Estonian Journal of Earth Sciences*. – 2014. – 63 (1), 1. – P. 1-17.

Männik P., Viira V. Ordovician conodont diversity in the northern Baltic // *Estonian Journal of Earth Sciences*. – 2012. – 61, 1. – P. 1-14.

Männil, R. История развития Балтийского бассейна в ордовике // *Valgus*, Tallinn. – 1966. – 200 с.

Matthai, G. Colony-Formation in *Astraeid* Corals // *Phil. Trans. Roy. Soc, London*. – 1926. – Ser. B, 214. – P. 313-367.

McLean R.F., Stoddart D.R., Hopley D. et al. Sea-level change in the Holocene on the northern Great Barrier Reef // *Philosophical Transactions of the Royal Society, London*. – 1978. – A, 291. – P. 167-186.

Merriam, C.W. Middle Devonian Rugose Corals of the Central Great Basin // *Geological survey professional paper 799*. US Gov. Print. Office, Washington. – 1973. – 53 p.

Milaschewitsch, C. Die Korallen der Nattheimer Schichten // *Zweite Abt. Palaeontographica*. – 1875. – xxi. – P. 181-243.

Milne-Edwards H., Haime J. A monograph of the British fossil corals, Part 1 // *Palaeontogr. soc. monogr.* London. – 1852. – P. 147-210.

Milne-Edwards H., Haime J. A monograph of the British fossil corals, Part 1 // *Palaeontogr. soc. monogr.* London. – 1850. – P. 1-71.

Minato M., Rowett C.L. Modes of reproduction in rugose corals // *Lethaia*. – 1967. Vol. 1, N 2. – P. 175-183.

Mitchell, O. *Experimental Research Design* // *Wiley Online Library*. – 2015. – 6 p.

Narbonne G.M., Xiao S., Shields G. Ediacaran Period // *Geologic Timescale*, New York. – 2012. – P. 413-445.

Nestor H., Einasto R., Nestor V. et al. Description of the type section, cyclity, and correlation of the Riksu formation (Wenlock, Estonia) // *Proc. Estonian Acad. Sci. Geol.* – 2001. – 50, 5. – P. 149-173.

Nicholson, H. A. On the Mode of Growth and Increase amongst the Corals of the

Palaeozoic Period // *Trans. Roy. Soc. Edin.* – 1875. – xxvii. – P. 237-250.

Nõlvak J., Hints O., Männik P. Ordovician timescale in Estonia: recent developments / *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences // Geology.* – 2006. – 55(2). – P. 95-108.

Nudds, J.R. Coloniality in the Lithostrotionidae (Rugosa) / *Biology and systematics of colonial organisms* / Eds. G. Larwood, B.R. Rosen. // *Proc. Internat. Symp. Durham London.* – 1976. – P. 173-192.

Okulitch, V.J. Some Black River corals // *Proceedings and Transactions of the Royal Society of Canada.* – 1938. – Ser. 3, 32, Sect. 4. – P. 87-111.

Oliver, W.A., Jr. Devonian coral endemism in eastern North America and its bearing on palaeogeography / *Organisms and Continents through Time // Spec. Pap. Palaeont. 12, Syst. Assoc. Publ.* – 1973. – 9. – P. 318-319.

Oliver, W.A., JR. Some aspects of colony development in corals // *Journal of Paleontology.* – 1968. – 42. – P. 16-34.

Oliver, W.A., Jr. Coloniality in zoantharian corals // Eds. R.S. Boardman, A.H. Cheetham, W.A. Oliver, Jr // *Animal colonies // Stroudsburg.* – 1973. – P. 3-27.

Oliver, W.A., Jr. Some aspects of colony development in corals / Ed. D.B. Macurda, Jr. // *Paleontol. Soc. Mem. 2. Paleobiological Aspects of Growth and Development: A Symposium // J. Paleontol.* – 1968. – Vol. 42. – P. 16-34.

Oliver, W.A. The relationship of the Scleractinian corals to the rugose corals // *Paleobiology.* – 1980. – Vol. 6, N. 2. – P. 146-160.

Oraspõld, A. Литология поркуниского горизонта в Эстонии [On the lithology of Porkuni Stage in Estonia] // *Tõid geoloogia alalt.* – 1975. – VII. – P. 33-75.

Oraspõld, A. On the lithology of the Porkuni Stage in Central Latvia // *Acta et Commentationes Universitatis Tartuensis.* – 1982. – 527. – P. 75-99.

Pauwels E., Van Loo D., Cornillie P. et al. An exploratory study of contrast agents for soft tissue visualization by means of high resolution X-ray computed tomography imaging // *Journal of Microscopy.* – 2013. – № 250 (1). – P. 21-31.

Racicot, R. Fossil secrets revealed: X ray CT scanning and applications in Paleontology / *The Paleontological Society Papers // Virtual Paleontology.* – 2016. – Vol. 22. – P. 21-38.

Raymond, P.E. New and old Silurian trilobites from the southeastern Wisconsin, with notes

on the genera of the Ittaenidae // *Museum of Comparative Zoology Bulletin*. – 1916. – 60. – P.1-41.

Rõõmusoks, A.K. Новые данные о трилобитах рода *Chasmops* из ордовика Эстонской ССР / *Loodusuurijate Seltsi Juubelikoguteos* // Tallin. – 1953. – P. 396-413.

Rõõmusoks, A.K. Стратиграфия вируской и харьюской серий (ордовик) Северной Эстонии / *Stratigraphy of the Viruan and Harjuan series (Ordovician) in Northern Estonia* // Valgus, Tallinn. – 1967. – P. 1-345.

Rõõmusoks, A.K. Eesti aluspõhja geoloogia // Valgus, Tallinn. – 1983. – P. 1-224.

Rõõmusoks, A.K. Ordovician System. / *Geologiya SSSR, Tom XXVIII, Éstonskaya SSR* / Ed. K.K. Orviku / *Geologicheskoe opisaniye i poleznye iskopaemye [Geology of USSR, Vol. XXVIII, Estonian SSR. Geological description and mineral resources]* – 1960. – P. 55–113.

Rozhnov, S.V. Bilateral symmetry in ontogeny and regeneration of solitary *Rugosa* (Cnidaria; Paleozoic) // *Paleont. J.* – 2014. – Vol. 48, N 11. – P. 1183-1193.

Rozhnov S.V., Mirantsev G.V. Structural aberrations in the cup in cladid crinoids from the Carboniferous of the Moscow region // *Paleont. J.* – 2014. – V 48. – Iss. 12. – P. 1243-1257.

Schindewolf, O.H. Zur Kenntniss der Polycoelien und Plerophyllen. Eine Studie über den Bau der “Tetrakorallen” und ihre Beziehungen zu den “Madreporarien” // *Abh. Reichs. Boden.* – 1942. – 204. – P. 5-324.

Schindewolf, O. H. On the Genotype and Septal Development of the Coral Genus *Petraia* Münster // *Quart. Journ. Geol. Soc.* – 1931. – lxxxvii. – P. 630-649.

Scrutton, C.T. The Palaeozoic corals, II: structure, variation and palaeoecology // *Proc. Yorkshire Geol. Soc.* – 1998. – Vol. 52. – P. 1-57.

Scrutton, C.T. The Palaeozoic corals: I. Origins and relationships. // *Proc. Yorkshire Geol. Soc.* – 1997. – Vol. 51, N 3. – P. 177-208.

Smith S., Lang W. D. Silurian Corals – The Genera *Xiphelasma*, gen. nov., and *Acervularia*, Schweigger, with Special Reference to *Tubiporites tubulatus*, Schlotheim, and *Diplophyllum caespitosum* // *Hall. Ann. Mag. Nat. Hist.* – 1931. – 10. – viii. – P. 83-94.

Sreepat, J. *Fundamentals on Invertebrate Paleontology* // Springer Geology. – 2016. – P. 319-355.

Staedler Y.M., Masson D., Schönenberger J. Plant tissues in 3D via X-ray tomography: simple contrasting methods allow high resolution imaging // PLOS ONE. – 2013. – V. 8. – Iss. 9. – P. 1-10.

Stuckenbergh, A. Corals and bryozoans from the upper stage of the central Russian Carboniferous limestone // Тр. Геол. Ком. – 1888. – 5. – С. 1-44.

Taylor P.D., Waeschenbach A. Phylogeny and diversification of Bryozoans // Palaeontology. – 2015. – 58(4). – P. 585-599.

Trautschold, H. Die Kalkbrüche von Myatschkowa / Eine Monographie des Oberen Bergkalks // Société Impériale des Naturalistes de Moscou, Mémoire. – 1879. – 14. – P. 1-82.

Ulitina, L.M. Astogeny in some colonial Rugosa // Acta Palaeont. Polonica. – 1982. – 27, 1-4. – P. 137-146.

Vaughan T.W., Wells J.W. Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia // Special Papers of the Geological Society of America. – 1943. – 44. P. 1-363.

Vaughan, A. The palaeontological sequence in the Carboniferous Limestone of the Bristol area // Q. J. geol. Soc. London. – 1905. – 61. – P. 181-307.

Vinn O, Mõtus M-A. Endobiotic Rugosan Symbionts in Stromatoporoids from the Sheinwoodian (Silurian) of Baltica // PLoS ONE. – 2014. – 9(2). – e90197.

Vinn O., Ernst A., Toom U. Earliest symbiotic rugosans in cystoporate bryozoan *Ceramopora intercellata* Bassler, 1911 from Late Ordovician of Estonia (Baltica) // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2016. – 461. – P. 140-144.

Vinn O., Ernst A., Toom U. Rare rugosan-bryozoan intergrowth from the Upper Ordovician of Estonia // Carnets de Géologie. – 2017. – 17, 7. – P. 145-151.

Vinn O., Toom U., Ernst, A. Intergrowth of *Orbignyella germana* Bassler, 1911 (Bryozoa) and *Lambelasma carinatum* Weyer, 1993 (Rugosa) in the pelmatozoan- bryozoan-receptaculitid reefs from the Late Ordovician of Estonia // Palaeontologia Electronica. – 2018. – 21.1.4A. – P. 1-7.

Wedekind, R. Die Zoantharia Rugosa von Gotland (bes. Nordgotland) nebst Bemerkun gen zur Biostratigraphie des Gotlandium // Sver. Geol. Unders., (Ca). – 1927. – 19. – P. 1-94.

Waldheim, F. Oryctogtaphie du Gouvernement de Moscou // Moscou. – 1837. – P. 202.

Wellington S.L., Vinegar H.J. X-ray computerized tomography // Journal of Petroleum

Technology. – 1987. – № 39. – P. 885-898.

Wells, J.W. Scleractinia / Treatise on Invertebrate Paleontology, part F. Coelenterata / Ed. R.C. Moore // Geol. soc. amer. univ. Kansas press, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas. – 1956. – P. 328-444.

Weyer, D. Über den Ursprung der Calostylidae Zittel 1879 (Anthozoa Rugosa, Ordoviz-Silur) // Freiburger Forschungsheft. – 1973. – C282. – P. 23-87.

Zinsmeister W.J., De Nooyer C. Computed tomography; non-destructive techniques for visualizing internal morphology of invertebrates // Geological Society of America, Abstracts with Programs. – 1996. – № 28 (7). – 294 p.

<http://vsegei.com/ru/>

<https://paleobiodb.org/>

<https://stratigraphy.org/>

Приложения

Список иллюстративного материала

Рисунки

- Рисунок 1. Форма скелета у одиночных кораллов ругоз: А – ширококоническая, Б – узкоконическая, В – цилиндрикоконическая, Г – цилиндрическая, Д – дисковидная (Добролюбова, 1964)..... - 22 -
- Рисунок 2. Типы колоний: А – с периферическим нарастанием, Б – с медиальным (Scrutton, 1998) - 24 -
- Рисунок 3. Внутреннее строение одиночного коралла ругоза: а – апикальное окончание, д – диссепиментарий, дн – днища, л – линии роста, сб – септальные борозды, с – септа, ф – фосула, ч – чашечка, э – эпитека - 24 -
- Рисунок 4. Септы: а – клиновидные, б – несущие карины, в – утолщенные на периферии (Спасский, 1977)..... - 25 -
- Рисунок 5. Основные типы септ: а – пластинчатые, б – клиновидные, в – булавовидные, г – амлексоидные, д – зигзаговидные, каринированные (Большакова, 2003)..... - 25 -
- Рисунок 6. Микроструктура септ. Трабекулы: 1 а-в – монокантинные, 2 а-в – голакантинные, 3 а, б – рабдакантинные, 4 – диморфакантинные; гк – голокант, рк – рабдокант, тр – трабекулы (Друщиц, 1974)..... - 26 -
- Рисунок 7. Основные типы днищ: а – полные, горизонтальные, б – выпуклые, в – расщепленные, собранные в пучки, г – пузыреобразные, д, е – разделение днищ на периферические и осевые (Спасский, 1977)..... - 27 -
- Рисунок 8. Типы пузырей: а – подковообразные, б – крупные, в – мелкие, г – отворотные, д – лонсдалеоидные (Спасский, 1977) - 27 -
- Рисунок 9. Столбик (ст): 1 – простой: а – на поперечном срезе, б – на продольном; 2 – простой: а – на поперечном срезе, б – на продольном - 28 -
- Рисунок 10. Основные типы строения кораллитов по наличию скелетных элементов: 1 – однозонные, 2 – двухзонные, 3 – трехзонные. Буквами обозначены: п – пузырчатая ткань, дн – днища, с – стенка, сп – септы, ст – столбик (по Михайлова, Бондаренко, 2006) - 28 -

- Рисунок 11. Анатомия ругоз. Буквами обозначены: г – гастральная полость, р – ротовой диск, щ – щупальца (Gudo, 2002) - 29 -
- Рисунок 12. Схематичное строение фрагмента колонии на основании данных о строении колоний современных кораллов. Буквами обозначены: б – базальные пластины, г – гастральная полость, м – мезоглея, р – ротовой диск, с – септы, т – тека, ц – ценосарк, щ – щупальца, э - эпитека..... - 30 -
- Рисунок 13. Морфологические структуры, необходимые для прикрепления к субстрату: а – наиболее распространенный способ, где кп – каблук прирастания, рп – рубец прикрепления; б – реже встречаемый, где кв – корневые выросты..... - 32 -
- Рисунок 14. Схематическое строение корневых выростов (поперечный срез): а – заполненные пластинами (пл), б – полые внутри (на рис.: пол — полость), в – с септами (с).- 32 -
- Рисунок 15. Поперечные срезы скелета одиночной ругозы: 1–6 – стадии формирования септ (Oliver, 1980) - 34 -
- Рисунок 16. Систематическое положение (выделено серым) подкласса *Tetracoralla* (прежнее название подкласса *Rugosa*), предложенное в труде “Основы Палеонтологии” (Сошкина, 1962) - 35 -
- Рисунок 17. Систематическое положение (выделено серым) отряда *Rugosa* (по Краснову, 1965). - 36 -
- Рисунок 18. Систематическое положение отряда *Rugosa* (Scrutton, 1997). - 37 -
- Рисунок 20. Находки ругоз (красным) на протяжении их геологической истории. Слева зоны распространения находок на картах реконструкции географического расположения материков, справа – на современных картах (по <https://paleobiodb.org/c> дополнениями). - 39 -
- Рисунок 21. Поперечные срезы разных типов регенеративных почек: а – дубликатная; б – реверсивная; в – сегментная. Цифрами обозначены плоскости симметрии: 1 – материнского кораллита; 2 – дубликатной регенеративной почки; 3 – реверсивной регенеративной почки; 4 – сегментной регенеративной почки (Казанцева, 2019) - 42 -
- Рисунок 22. Поперечные срезы разных типов сростков ругоз: а – конкурирующие; б – взаимовыгодные; с – место срастания эпитеки обоих кораллитов (Казанцева, 2019)..... - 43 -
- Рисунок 23. Типы колоний: а – с периферическим нарастанием; б – с медиальным нарастанием; по (Scrutton, 1998)..... - 45 -

Рисунок 24. Актуализированная схема корреляции Общей и Международной стратиграфических шкал ордовикской системы по данным 2019–2020 гг. (Стратиграфический кодекс, 2019; https://stratigraphy.org/).....	- 50 -
Рисунок 25. Зональное расчленение региональных подразделений ордовика Эстонии и Балтики (по Nolvak, 2006; Männik, 2007, 2012; Vinn, 2014)	- 51 -
Рисунок 26. Карта расположения ордовикских местонахождений, где: 1 – местонахождение Харьюмаа, 2 – Лехтметсасепа, 3 – местонахождение Саксби, 4 – Паопе, 5 – местонахождение Поркуни, 6 – местонахождение Келласааре	- 52 -
Рисунок 27. Актуализированная схема корреляции Общей и Международной стратиграфических шкал силурийской системы по данным 2019–2020 гг. (Стратиграфический кодекс, 2019; https://stratigraphy.org/).....	- 55 -
Рисунок 28. Зональное расчленение региональных подразделений силура Эстонии (Männik, 2014)	- 57 -
Рисунок 29. Карта расположения силурийских местонахождений, где: 1 – Хиллисте, Вахтрепа, Сарве, 2 – Камари, 3 – Кыйнасту, 4 – Паопе, 5 – Кесселайд, Парамайя, 6 – Ундва, 7 – Сепайс, Вайке-Маани, 8 – Муратси, Кингиссепа, Карса, 9 – Курессааре, Вайке-Роотси, 10 – Илпла, 11 – Охессааре	- 59 -
Рисунок 30. Актуализированная схема корреляции Общей и Международной стратиграфических шкал каменноугольной системы (по данным http://vsegei.com/ru/ и Зональной стратиграфии фанерозоя России (2006))	- 65 -
Рисунок 31. Зональные стандарты для московского, касимовского и гжельского ярусов среднего карбона (Корень, 2006).....	- 68 -
Рисунок 32. Карта расположения каменноугольных местонахождений, где: 1 – Воробьевский карьер, 2 – Касимовский карьер, 3 – Гжельский карьер, 4 – Старый Ям... -	70 -
Рисунок 33. Послойный разрез Воробьевского карьера	- 72 -
Рисунок 34. Послойный разрез Касимовского карьера (по Кабанов, 2000).....	- 79 -
Рисунок 35. Послойный разрез Гжельского карьера (Алексеев и др., 2015).	- 81 -
Рисунок 39. Экземпляр № 5598/185, из Воробьевского карьера, Тверская обл., в котором при снятии горной породы в ультразвуковой ванне наряду с <i>Bothrophyllum conicum</i> были обнаружены остатки морского ежа	- 85 -

- Рисунок 40. Схема распиловки скелета одиночного коралла, где: п – продольный разрез, пр – поперечный..... - 86 -
- Рисунок 41. Покрашенный с помощью синего ювелирного красителя экземпляр *Bothrophyllum conicum* (экз. № 5598/225, из Касимовского карьера, Рязанская обл.), где: а – целый срез в натуральную величину, б – фрагмент среза $\times 1,1,7$, на котором отмечены буквами: к – краситель (полости между скелетными элементами, окрашены), с – скелетные элементы (не окрашены), э – крупные полости, пропитанные эпоксидной смолой..... - 88 -
- Рисунок 42. Фотографии участков готового шлифа поперечного сечения *Bothrophyllum conicum* (экз. № 5598/105, из Воробьевского карьера, Тверская обл.), сделанная на сканирующем электронном микроскопе TESCAN в лаборатории электронной микроскопии ПИН РАН..... - 89 -
- Рисунок 43. Фотографии ювенильных особей (экз. GIT № 7/63 и 7/64, Эстония), сделанные на сканирующем электронном микроскопе TESCAN в лаборатории электронной микроскопии ПИН РАН..... - 90 -
- Рисунок 44. Виртуальные поперечные срезы: а – срез *Gshelia rouillieri* Stuckenberg, 1888 (экз. № 5598/212, верхний карбон Гжельского карьера), б – срез *Palaeosmilina* sp. (экз. № 5598/803, нижний карбон окрестностей г. Боровичи)...... - 92 -
- Рисунок 45. Виртуальные поперечные срезы *Bothrophyllum conicum* (Fischer, 1837) (экз. № 5598/228, средний карбон Касимовского карьера): а – неконтрастированный срез, б – контрастированный двуокисью церия..... - 96 -
- Рисунок 46. Схематичное изображение *Micophyllum tootae* sp. nov. а – общий вид, б – чашечка. Буквами обозначены: с – септы, э – эпитека..... - 113 -
- Рисунок 47. Колониальные археоциаты. Буквами обозначены: А – цепочечная колония, Б, В – ветвящаяся (Журавлева, 1960)..... - 119 -
- Рисунок 48. Типы колоний граптолитов по характеру строения ветвей (Михайлова, Бондаренко, 1997)..... - 120 -
- Рисунок 49. Схема ранних стадий почкования круглоротых мшанок. Буквами обозначены: ан - анальное отверстие, и - известковый слой, к - кутикула, кр - крышка, м - мускулы-ретракторы, нг - нервный узел, пк - пищеварительный канал, пт - полость тела, р - рот, ц - цистид, щ - щупальца, эк – эктодерма (по: Астрова, Шишова, 1963; Коромыслова и др., 2021)..... - 121 -

- Рисунок 50. Схема строения колонии *Rhabdopleura*: а - автотеки с сократившимися зооидами, б - с выступающим зооидом, в – боковая, иг - концевая ветви колонии; 1 - замкнутый конец растущей ветви, 2 - концевая почка, 3 - юная почка, 4 - зимовочная почка, 5 - столотеки, 6 - перегородки между столотеками, 7 - стolon, покрытый черной кутикулой, 8 - то же, молодая часть без кутикулы, 9 - стебелек, 10 - часть автотеки, стелющаяся по субстрату, 11 - свободно поднимающаяся часть автотеки (Друщиц, 1974)..... - 122 -
- Рисунок 51. Общий вид псевдоколонии отряда *Cephalodiscida*, где: те – теки (Друщиц, 1974) - 123 -
- Рисунок 52. Типы почкования ругоз: А – боковое, Б – межстенное (Друщиц, 1974)..... - 125 -
- Рисунок 53. *Kodonophyllum truncatum* экз. GIT 397–739 из местонахождения Сепайс, Эстония, силур, с прикрепившейся к нему личинкой: а – вид сбоку, б – фрагмент внешней стенки крупного коралла с прикрепившимся кораллитом меньшего размера - 128 -
- Рисунок 54. Фрагмент основания ругоз *Kodonophyllum truncatum* экз. № GIT 406–1288 из местонахождения Саксби, Эстония, силур, где наблюдается три кораллита, образованных прикреплением (обозн. как п1, п2, п3) личинок ругоз к нему как к субстрату - 129 -
- Рисунок 55. *Microphyllum tootae sp. nov* экз. GIT 402–1044 из местонахождения Ипла, Эстония, силур с нижней стороны, где: оп – осевшая планула, сформировавшая кораллит небольшого размера..... - 130 -
- Рисунок 56. *Schlotheimophyllum patellatum* GIT 397–648 из местонахождения Джаани, Эстония, силур, с боковой стороны чашечки, где наблюдается развитие небольшого кораллита - 131 -
- Рисунок 57. *Bothrophyllum conicum* экз. 5598/43 из каменноугольных отложений Ямского карьера, с прикрепленной к боковой поверхности эпитеки осевшей личинкой, где: а – 3D модель, б – результат микротомографического сканирования, в – виртуальный срез. Буквами обозначены: ол – осевшая личинка..... - 132 -
- Рисунок 58. *Lambelasma sp.*, экз. GIT 406-1272-1 из раннего силура о-ва Сааремаа, представленный сростком двух индивидуальных кораллитов и мшанок, обрастающих основание и частично поверхность эпитеки кораллитов..... - 134 -
- Рисунок 59. Фрагмент сростка *Lambelasma sp.* экз. GIT 406–1209 из раннего силура о-ва Сааремаа..... - 135 -

- Рисунок 60. *Tryplasma loveni*, экз. GIT 402–1207 из силура (венлок) о-ва Сааремаа, представленный сростком трех индивидуальных кораллитов, на двух из которых ярко выражены следы омоложения..... - 136 -
- Рисунок 62. *Microplasma schmidti* экз. GIT 397–2002 из разреза Сепайс (силур, Эстония), представлен сростком двух индивидуальных кораллитов с объединенной эпитекой и эпитекальными перешейками на разных стадиях роста - 137 -
- Рисунок 63. *Paliphyllum soshkinae* экз. GIT 402–1234 из раннего силура Эстонии, представлен сростком двух индивидуальных кораллитов с объединенной эпитекой и эпитекальными перешейками на разных стадиях роста - 138 -
- Рисунок 64. Поперечный срез *Paliphyllum soshkinae* экз. GIT 402–1234 из раннего силура Эстонии, представленный сростком двух индивидуальных кораллитов - 139 -
- Рисунок 65. Поперечный срез *Paliphyllum soshkinae* экз. GIT 397–2020 из раннего силура Эстонии, представленный сростком двух индивидуальных кораллитов - 140 -
- Рисунок 66. Поперечные срезы, полученные в результате рентгеновского томографического сканирования сростка двух кораллитов экз. № 5598/12 *Bothrophyllum conicum* из каменноугольных отложений Ямского карьера (а – в), где пз – поврежденная зона кораллитов - 140 -
- Рисунок 67. Схематичное изображение поперечного среза корневого выроста *Axophyllum cavum* экз. ПИН РАН 5598/401 из каменноугольных отложений Ямского карьера. Буквами обозначены: с – септы, ст – столбик, э – эпитека. - 144 -
- Рисунок 68. Виртуальные срезы *Axophyllum cavum* экз. ПИН РАН 5598/401 из каменноугольных отложений Ямского карьера, где а, б – поперечные срезы корневого выроста, в, г – поперечные срезы в месте слияния кораллита с корневым выростом, д – продольный срез всего кораллита. - 145 -
- Рисунок 69. Виртуальные срезы *Axophyllum cavum* экз. ПИН РАН 5598/403 из каменноугольных отложений Ямского карьера, где: а – поперечный срез корневого выроста, б-г – поперечный срез кораллита, д – продольный срез кораллита с корневым выростом- 146 -
-
- Рисунок 70. Схематичное изображение поперечного среза места прикрепления корневого выроста *Axophyllum cavum* экз. ПИН РАН 5598/402 из каменноугольных отложений

- Ямского карьера. Буквами обозначены: гс – главная септа, по – прикрепление отростка, пс – противоположная септа, с – септы, ст – столбик, ф – фосула, э – эпитека - 147 -
- Рисунок 71. Виртуальные срезы *Axophyllum cavum* экз. ПИН РАН 5598/402 из каменноугольных отложений Ямского карьера, где: а – поперечный срез корневого выроста, б – поперечный срез корневого выроста и кораллита, в – поперечный срез кораллита, д – продольный срез кораллита - 148 -
- Рисунок 72. Основные этапы формирования корневых выростов у *Axophyllum cavum*.. - 149 -
- Рисунок 73. Схематичная модель протекания регенеративных процессов ругоз, где: а – компенсаторная регенерация, б – эпиморфоз. Цифрами (1–4) отмечен порядок стадий согласно онтогенезу - 151 -
- Рисунок 74. Экземпляр *Tryplasma loveni* GIT 397–1995 из раннего силура Эстонии с многократными следами омоложения - 152 -
- Рисунок 75. Виртуальные срезы *Axophyllum cavum* экз. ПИН РАН 5598/406 из каменноугольных отложений Ямского карьера, где: а-б – поперечный срез кораллита. - 153 -
- Рисунок 76. Схематичное изображение поперечного среза *Axophyllum cavum* экз. ПИН РАН 5598/406. Буквами обозначены: вз – восстанавливаемая зона, гс – главная септа, нэ – новообразованная эпитека, пс – противоположная септа, с – септы, ст – столбик, ф – фосула, э – эпитека. - 154 -
- Рисунок 77. Схематичная модель протекания регенеративных процессов ругоз при морфаллаксии. Цифрами (1–4) отмечен порядок стадий согласно онтогенезу - 156 -
- Рисунок 78. Экземпляр *Paliphyllum soshkinae* № GIT 397–1987 из раннего силура Эстонии (Сааремаа) с множественными почками в периферийной зоне. Буквами обозначены: п1-6 – почки согласно примерному порядку их возникновения, рассчитанному по степени развития..... - 158 -
- Рисунок 79. Общий вид *Paliphyllum soshkinae* экз. GIT 397–1965 из раннего силура о-ва Сааремаа (Эстония)..... - 159 -
- Рисунок 80. Поперечный срез *Paliphyllum soshkinae* экз. GIT 397–1965 из раннего силура о-ва Сааремаа (Эстония) - 160 -
- Рисунок 81. *Palaeophyllum fasciculus* (карьер Харгла, регион Юуру, нижний силур Эстонии): а – поперечный срез, б – продольный - 161 -

Рис 82. Схематичное изображение <i>Cyathophylloides ulrichi</i> : а – поперечное сечение, б – продольное (Sreerapat, 2016)	- 161 -
Рисунок 83. Общий вид <i>Microplasma schmidtii</i> экз. GIT 397–1903 из разреза Сепайс, силур Эстонии, где: а – вид сбоку, б – вид сверху	- 162 -
Рисунок 84. Поперечный срез <i>Microplasma schmidtii</i> экз. GIT 397–1903 из разреза Сепайс, силур Эстонии	- 163 -
Рисунок 85. Поперечный срез <i>Microplasma schmidtii</i> экз. GIT 397–2151 из разреза Сепайс, силур Эстонии	- 164 -
Рисунок 86. <i>Microplasma schmidtii</i> экз. GIT 397–1978 из разреза Сепайс, силур Эстонии: а – поперечный срез, б – схема взаимного расположения почек. Красным цветом обозначена ориентированность диссепиментария (от периферии к центру).....	- 165 -
Рисунок 87. Фрагмент колонии <i>Acervularia ananas</i> экз. GIT 402–1938 из разреза Сепайс, силур Эстонии. Буквами обозначены: ус – утраченная структура	- 166 -
Рисунок 88. Фрагмент колонии <i>Acervularia ananas</i> экз. GIT 402–1225 из разреза Сепайс, силур Эстонии, где видна ориентировка почек в материнских кораллитах	- 167 -
Рисунок 89. Поперечные срезы колонии <i>Acervularia ananas</i> , где: а – экз. GIT 402–1225, б – экз. GIT 402–712. Разрез Сепайс, силур Эстонии	- 168 -
Рисунок 90. Поперечный срез колонии <i>Acervularia ananas</i> экз. GIT 397–1969 из разреза Сепайс, силур Эстонии.....	- 169 -
Рисунок 91. Схематичное положение почек на поперечном срезе колонии <i>Acervularia ananas</i> , экз. GIT 397–1969 из разреза Сепайс, силур Эстонии	- 170 -
Рисунок 92. Поперечные срезы фрагмента колонии <i>Acervularia ananas</i> экз. GIT 397–1970 из разреза Сепайс, силур Эстонии, где: 1 – фотографии шлифов, 2 – схематичное положение плоскостей симметрии. Буквами (а-г) обозначены стадии в порядке их формирования -	171 -
Рисунок 93. Вторичные почки <i>Entelophyllum articulatum</i> экз. GIT 379–642 из разреза Сепайс, силур Эстонии, где: а, в-г – вегетативные кораллиты, б – протокораллит	- 172 -
Рисунок 94. Фрагмент колонии <i>Acervularia ananas</i> экз. GIT 397–1993 из разреза Сепайс, силур Эстонии, и схематичное изображение расположения ориентированности септ материнского кораллита и почек.....	- 173 -

Рисунок 95. Фрагмент колонии *E. articulatum* экз. GIT 397–1237 из разреза Сепайс, силур Эстонии, где видна ориентировка почек в материнском кораллите..... - 174 -

Рисунок 96. Последовательные этапы строительства колонии по аналогии с *Acervularia ananas* и *E. articulatum*, где: а, б – протокораллит и первые три почки, б, г – протокораллит с тремя первыми почками, в каждой из которых образованы еще три. Красными линиями показаны плоскости симметрии, обозначенные: пс: м –материнского кораллита, 1–2 – первых трех почек, 1–1–1–3, 2-1 – 2-3, 3-1 – 3-3 –почек, образованных одной из первичных.- 175 -

Рисунок 97. Поперечные срезы, полученные в результате рентгеновского томографического сканирования экз. № 5598/6 *Bothrophyllum conicum* из каменноугольных отложений Ямского карьера (а – е), где: мк – материнский кораллит, сз – сложная зона с хаотично расположенными скелетными элементами, зп – зачаток почки, 1, 2, 3, 4, - номера почек в порядке их появления (Kazantseva, Rozhnov, 2018)..... - 177 -

Рисунок 98. Схематичное изображение почкообразования у экз. № 5598/6 *Bothrophyllum conicum* из каменноугольных отложений Ямского карьера (а – е), где: мк – материнский кораллит, зп – зачаток почки, сз – сложная зона с хаотично расположенными скелетными элементами, п1, п2, п3, п4 – почки в порядке их появления. Обозначены следующие плоскости: плоскость двусторонней симметрии материнского кораллита (псм), почек в порядке их появления (пс1, пс2, пс3, пс4) (Kazantseva, Rozhnov, 2018) - 178 -

Рисунок 99. Псевдоколониальный экз. № 5598/6 *Bothrophyllum conicum* из каменноугольных отложений Ямского карьера, где: п1, п2, п3, п4, п5, п6, п7 – почки, вс – внешняя стенка, ст – стенка между кораллитами, уст – условная стенка (слабо выражена), образованная почкой (Казанцева, Рожнов, 2018)..... - 180 -

Рисунок 100. Поперечные срезы, полученные в результате рентгеновского томографического сканирования экз. № 5598/16/13 *Bothrophyllum conicum* из каменноугольных отложений Ямского карьера (а – е), где: 1 – основание первой почки, 2 – хаотично расположенные скелетные элементы и эпитекальные выросты, 3 – эпитека почки, 4 – сложная ткань, образованная эпитекой, септами и диссепиментами, 5 – почка, 6 – разрастающаяся почка, 7 – эпитека почки и материнского кораллита (Kazantseva, Rozhnov, 2018) - 181 -

Рисунок 101. Схематичное изображение *Petalaxis stylaxis* (типовой вид): а – поперечное сечение, б – продольное (Добролюбова, 1935; Hill, 1981; Михайлова, Бондаренко, 1997).

Буквами обозначены: дн – днища, ос – осевой столбик. с – септы, ск – стенки кораллитов....-
182 -

Рисунок 102. Схематичное изображение *Lonsdaleia duplicata* (типовой вид): а – схема расположения кораллитов сверху, б – сбоку, в – поперечное сечение, г – продольное (Hill, 1981; Михайлова, Бондаренко, 1997). Буквами обозначены: пд – днища, од – осевые днища; пз – пузырчатая ткань - 183 -

Рисунок 103. *Ivanovia podolskiensis* из дер. Сонино, Московская обл., мячковский горизонт среднего карбона: а – поперечное сечение, б – продольное (Kossovaya, 1998)..... - 184 -

Рисунок 104. Экз. ПИН РАН № 3375/7 *Gshelia rouillieri* Stuck. из верхнего карбона, гжельский ярус, ст. Гжель: а – общий вид, б – схематичное положение регенеративных почек в чашечке, где: п1-4 почки в порядке их формирования (Рожнов, 2013)..... - 185 -

Рисунок 105. Последовательное формирование разных типов почек (а – д), где: п1, п2, п3 – почки в порядке их появления; пс1, пс2, пс3 – плоскости симметрии почек; гс – главная септа материнского кораллита..... - 187 -

Рисунок 106. Схематичное изображение положение почек и плоскостей симметрии при: а – регенеративном почковании, б – вегетативном. Буквами обозначены: пс м – плоскость симметрии материнского кораллита (отмечена синим), пс 1–4 – плоскости симметрии почек (отмечены красным)..... - 189 -

Таблицы

Таблица 1. Жизненные формы кораллов ругоза по типу прикрепления к субстрату (по Scrutton, 1998)..... - 31 -

Таблица 2. Основная терминология, характеризующая взаимодействие двух и более кораллитов - 49 -

Таблица 3. Таблица определения типа субстрата для оседания личинки, в роли которого выступает другой коралл - 133 -

Таблица 4. Таблица определения типа сrostка двух или более ругоз - 142 -

Фототаблицы и пояснения к ним

Таблица I

Фиг. 1. *Lambelasma* sp.: экз. Таллинского политехнологического института № GIT 406-1209, а – общий вид x2,6, б – поперечный срез x5; Эстония, Деревня Коппельмаа, Харьюмаа; верхний ордовик, катийский ярус, региоярус Оанду.

Фиг. 2. *Lambelasma atavum* (Kaljo, 1958): экз. Таллинского политехнологического института № GIT 81-34: а – поперечный срез x10,4, б – поперечный срез x7, в – продольный срез x60, г – поперечный срез x10,6, д – продольный срез x110; Россия, граница с Эстонией, Ленинградская область, р. Плюсса; верхний ордовик, катийский ярус, региоярус Раквере.

Фиг. 3. *Lambelasma* sp.: экз. Таллинского политехнологического института № GIT 406-1272: сросток двух индивидуальных кораллитов с мшанками x3,6; Эстония, Куллааре; верхний ордовик, катийский ярус, региоярус Оанду.

Таблица II

Фиг. 1. *Kodonophyllum truncatum* (Linnaeus, 1758): экз. Таллинского политехнологического института № GIT 406-1288, а – общий вид x3, б – фрагмент x9,4; Эстония, западное побережье Вормси, местонахождение Саксби; верхний ордовик, катийский ярус, региоярус Вормси.

Фиг. 2. *Primitophyllum primum* (Kaljo, 1956): экз. Таллинского политехнологического института № GIT 406-823: а – пришлифовка x2,1, б – общий вид x2,1; Эстония, ныне заброшенный карьер в районе Сепя Талу, Лехтметсасепа; верхний ордовик, катийский ярус, региоярус Оанду.

Таблица III

Фиг. 1. *Paliphyllum soshkinae* Zheltonogova, 1958: экз. Таллинского политехнологического института № GIT 397-1963, а – общий вид x1,2, б – поперечный срез x4,7; в – увеличенный фрагмент септального аппарата x20,7, Эстония, недалеко от церкви Пухалепа, разрез Хиллисте; силур, лландовери, рудданский ярус, региоярус Юуру.

Фиг. 2. *Schlotheimophyllum patellatum* (Schlotheim, 1820): экз. Таллинского политехнологического института № GIT 397-399: а – общий вид со стороны чашки x1, б – пришлифовка со стороны основания x1,9, в – поперечный срез x5,2, г – общий вид сбоку x1,7, Эстония, автобусная остановка Сарве, разрез Кесселайд; силур, лландовери, телический ярус,

региоярус Адавере.

Таблица IV

Фиг. 1. *Acervularia ananas* (Linnaeus, 1758): экз. Таллинского политехнологического института № GIT 397-712, а – общий вид x1,8, б – поперечный срез x3,6; в – увеличенный фрагмент септального аппарата x20.

Фиг. 2. *Entelophyllum articulatum* (Wahlenberg, 1821): экз. Таллинского политехнологического института № GIT 397-708: а – продольный срез x15, б – поперечный срез x6, в – общий вид x3,4; Эстония, Побережье Балтийского моря, местонахождение Сепайс; силур, венлок, гомерский и шейнвудский яруса, региоярус Джаагараху.

Таблица V

Фиг. 1. *Acervularia ananas* (Linnaeus, 1758): экз. Таллинского политехнологического института № GIT 397-1970: а – общий вид сбоку x2,6, б – общий вид со стороны чашек x3, в – поперечный срез x5, г – поперечный срез x8, д – поперечный срез x5, е – поперечный срез x5, ж – поперечный срез x5, з – продольный срез x10; Эстония, Побережье Балтийского моря, местонахождение Сепайс; силур, венлок, гомерский и шейнвудский яруса, региоярус Джаагараху.

Таблица VI

Фиг. 1. *Acervularia ananas* (Linnaeus, 1758): – экз. Таллинского политехнологического института № GIT 397-1969, а – общий вид x2,4, б – поперечный срез x2,6.

Фиг. 2. *Entelophyllum articulatum* (Wahlenberg, 1821): экз. Таллинского политехнологического института № GIT 397-1971: а – поперечный срез x7,4, б – общий вид x3,1; Эстония, Побережье Балтийского моря, местонахождение Сепайс; силур, венлок, гомерский и шейнвудский яруса, региоярус Джаагараху.

Фиг. 3. *Paliphyllum soshkinae* Zheltonogova, 1958: экз. Таллинского политехнологического института № GIT 397-2020: а – общий вид x3,6, б – поперечный срез x4; Эстония, Побережье Балтийского моря, местонахождение Сепайс; силур, венлок, гомерский и шейнвудский яруса, региоярус Джаагараху.

Таблица VII

Фиг. 1. *Tryplasma loveni* (M.-Edwards and Haime, 1851): экз. Таллинского политехнологического института № GIT 397-1995, а – общий вид х2,7, б – поперечный срез х1,1; Эстония, Побережье Балтийского моря, местонахождение Сепайс; силур, венлок, гомерский и шейнвудский яруса, региоярус Джаагараху.

Фиг. 2-4. *Microplasma schmidti* Dybowski, 1874: 2 – экз. Таллинского политехнологического института № GIT 397-1903: а – поперечный срез х5,6; 3 – экз. Таллинского политехнологического института № GIT 397-1978: а – поперечный срез х5; 4 – экз. Таллинского политехнологического института № GIT 397-2019: а – поперечный срез х5, б – общий вид 1,6; Эстония, Побережье Балтийского моря, местонахождение Сепайс; силур, венлок, гомерский и шейнвудский яруса, региоярус Джаагараху.

Таблица VIII

Фиг. 1. *Kodonophyllum truncatum* (Linnaeus, 1758): экз. Таллинского политехнологического института № GIT 397-739, а – общий вид х2,1, б – общий вид со стороны чашки х2,4, в – продольный срез х6; Эстония, Побережье Балтийского моря, местонахождение Сепайс; силур, венлок, гомерский и шейнвудский яруса, региоярус Джаагараху.

Фиг. 2. *Paliphyllum soshkinae* Zheltonogova, 1958: экз. Таллинского политехнологического института № GIT 397-735: а – поперечный срез х8,1, б – поперечный срез х4; Эстония, Побережье Балтийского моря, местонахождение Сепайс; силур, венлок, гомерский и шейнвудский яруса, региоярус Джаагараху.

Фиг. 3-4. *Microplasma schmidti* Dybowski, 1874: 3 – экз. Таллинского политехнологического института № GIT 397-1999: х8,2; 4 – экз. Таллинского политехнологического института № GIT 397-2019: а – поперечный срез х5, б – поперечный срез 1,6; Эстония, Побережье Балтийского моря, местонахождение Сепайс; силур, венлок, гомерский и шейнвудский яруса, региоярус Джаагараху.

Таблица IX

Фиг. 1. *Paliphyllum soshkinae* Zheltonogova, 1958: экз. Таллинского политехнологического института № GIT 406-1210, а – общий вид х3,2, б – поперечный срез х6,3, в – поперечный срез х5; Эстония, дорога Курессааре-Пихтла, местонахождение Илпла, региоярус Курессааре.

Фиг. 2. *Microphyllum tootae* sp. nov.: экз. Таллинского политехнологического института

№ GIT 402-1044: а – вид сбоку х2, б – вид со стороны чашки х2,7, в – вид снизу (пришлифовка) х2,2; Эстония, дорога Курессааре-Пихтла, местонахождение Илпла, региоярус Курессааре.

Таблица X

Фиг. 1-2. *Paliphyllum soshkinae* Zheltonogova, 1958: 1 – экз. Таллинского политехнологического института № GIT 402-1234, а – общий вид х3,4, б – поперечный срез х11,3, в – поперечный срез х7,2, г – поперечный срез х4; 2 – экз. Таллинского политехнологического института № GIT 402-1241: а – вид со стороны чашки х2,7, б – общий вид сбоку х3,2, в – поперечный срез х5,1; Эстония, карьер у села Вайке-Роотси; силур, пржидоль, региоярус Каугатума.

Таблица XI

Фиг. 1. *Acervularia ananas* (Linnaeus, 1758): экз. Таллинского политехнологического института № GIT 402-1225, а – общий вид х2,6, б – поперечный срез х5; Эстония, карьер у села Вайке-Роотси; силур, пржидоль, региоярус Каугатума.

Фиг. 2-3. *Paliphyllum soshkinae* Zheltonogova, 1958: 2 – экз. Таллинского политехнологического института № GIT 402-1251: а – продольный срез х3,1, б – общий вид х0,8; 3 – экз. Таллинского политехнологического института № GIT 402-1263: а – поперечный срез х9,5, б – поперечный срез х10, в – поперечный срез х6, г – поперечный срез х6; Эстония, Куллааре; верхний ордовик, катийский ярус, региоярус Оанду.

Таблица XII

Фиг. 1–2. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/106, общий вид, Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 2 – экз. ПИН, № 5598/107, 2а – поперечное сечение, 2б – поперечное сечение, 2в – поперечное сечение; х1; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7.

Фиг. 3. *Bothrophyllum stuckenbergi* Kabakovich, 1937: 3 – экз. ПИН, № 5598/1101, общий вид, Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7, 3а – поперечное сечение, 3б – поперечное сечение, 3в – продольное сечение; х1.

Таблица XIII.

Фиг. 1. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/116, общий вид, x1,5; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7.

Фиг. 2. *Bothrophyllum stuckenbergi* Kabakovich, 1937: 2 – экз. ПИН, № 5598/1102, 2а – поперечное сечение, 2б – продольное сечение; x1,5; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7.

Фиг. 3–4. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 3 – экз. ПИН, № 5598/210, 3а – поперечное сечение, 3б – продольное сечение; Рязанская обл., Касимовский карьер; московский ярус, Коробчеевская свита, сл. 1; 4 – экз. ПИН, № 5598/218; 4а – поперечное сечение, 4б – поперечное сечение, 4б – продольное сечение; x1,5; Рязанская обл., Касимовский карьер; московский ярус, Коробчеевская свита, сл. 1.

Таблица XIV.

Фиг. 1-5. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 1.18, общий вид, Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 2 – экз. ПИН, № 5598/142, 2а – поперечное сечение, 2б – поперечное сечение, 2в – продольное сечение; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 3 – экз. ПИН, № 5598/111, 3 – поперечное сечение; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 4 – экз. ПИН, № 5598/222, 4а – поперечное сечение, 4б – продольное сечение; x2,3; Рязанская обл., Касимовский карьер; московский ярус, Коробчеевская свита, сл. 1; 5 – экз. ПИН, № 5598/108, поперечное сечение; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7.

Таблица XV.

Фиг. 1-4. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/125, 1а - продольное сечение, 1б - поперечное сечение, Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 2 – экз. ПИН, № 5598/147, продольное сечение; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 3 – экз. ПИН, № 5598/148, 3а – поперечное сечение, 3б – продольное сечение; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 4 - экз. ПИН, № 5598/128, общий вид; x4,2; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7.

Таблица XVI.

Фиг. 1-4. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/160, продольное сечение, Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 2 – экз. ПИН, № 5598/161, 2а – продольное сечение, 2б – продольное сечение; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 3 – экз. ПИН, № 5598/163, 3а – продольное сечение, 3б – продольное сечение; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 4 - экз. ПИН, № 5598/165, общий вид; х1,9; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7.

Таблица XVII.

Фиг. 1-4. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/130, продольное сечение, Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 2 – экз. ПИН, № 5598/140, продольное сечение; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 3 – экз. ПИН, № 5598/135, продольное сечение; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 4 - экз. ПИН, № 5598/151, продольное сечение; х3,5; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7.

Фиг. 5. *Bothrophyllum stuckenbergi* Kabakovich, 1937; 5 - экз. ПИН, № 5598/108, общий вид; х3,5; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7.

Таблица XVIII.

Фиг. 1-2. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/168, 1а - продольное сечение, 1б - поперечное сечение, 1в - продольное сечение; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 2 – экз. ПИН, № 5598/170, 2а- поперечное сечение, 2б - продольное сечение; х2,6; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7;

Фиг. 3. *Bothrophyllum stuckenbergi* Kabakovich, 1937. 3 – экз. ПИН, № 5598/1103, общий вид; х2,6; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7.

Таблица XIX.

Фиг. 1-5. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 2.30, поперечное сечение, Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 2 – экз. ПИН, № 5598/232, поперечное сечение; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский

ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 3 – экз. ПИН, № 5598/235, поперечное сечение; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 4 - экз. ПИН, № 5598/238, 4а - поперечное сечение, 4б – поперечное сечение; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7, 5 – общий вид, экз. ПИН, № 5598/239, х1,4; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7.

Таблица XX.

Фиг. 1-3. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/240, поперечное сечение, Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 2 – экз. ПИН, № 5598/241, 2а - продольное сечение, 2б - продольное сечение; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 3 – экз. ПИН, № 5598/242, поперечное сечение; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 4 - экз. ПИН, № 5598/245, общий вид, х2,7; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7.

Таблица XXI.

Фиг. 1-4. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/244, 1а – поперечное сечение, 1б – поперечное сечение, Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 2 – экз. ПИН, № 5598/246, 2а – поперечное сечение, 2б – продольное сечение; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 3 – экз. ПИН, № 5598/171, продольное сечение; Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7; 4 – общий вид, х2,3; экз. ПИН, № 5598/247, Тверская обл., Воробьевский карьер; московский ярус, Улитинская свита, сл. 6-7.

Таблица XXII

Фиг 1. *Achrophyllum cavum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/404, 1а – общий вид, 1б - поперечное сечение, 1в - поперечное сечение, 1г - поперечное сечение, 1д - поперечное сечение, 1е - поперечное сечение, 1ж - поперечное сечение, 1з - поперечное сечение, 1и - продольное сечение, х2; Московская обл., Ямской карьер; московский ярус, Коробчеевская свита.

Таблица XXIII.

Фиг 1. *Axophyllum cavum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/402, 1а – общий вид, 1б - поперечное сечение, 1в - поперечное сечение, 1г - поперечное сечение, 1д - поперечное сечение, 1е - поперечное сечение, 1ж - поперечное сечение, 1з - поперечное сечение, 1и - продольное сечение, х1,5; Московская обл., Ямской карьер; московский ярус, Коробчеевская свита.

Таблица XXIV.

Фиг 1. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/407, 1а – общий вид, 1б - поперечное сечение, 1в - поперечное сечение, 1г - поперечное сечение, 1д - поперечное сечение, 1е - поперечное сечение, 1ж - поперечное сечение, 1з - поперечное сечение, 1и - продольное сечение, х1,4; Московская обл., Ямской карьер; московский ярус, Коробчеевская свита.

Таблица XXV.

Фиг 1. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/408, 1а – общий вид, 1б - поперечное сечение, 1в - поперечное сечение, 1г - поперечное сечение, 1д - поперечное сечение, 1е - поперечное сечение, 1ж - поперечное сечение, 1з - поперечное сечение, 1и - продольное сечение, х7; Московская обл., Ямской карьер; московский ярус, Коробчеевская свита.

Таблица XXVI.

Фиг 1-2. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/429, общий вид; 2 – экз. ПИН, № 5598/410 2б - поперечное сечение, 2в - поперечное сечение, 2г - поперечное сечение, 2д - поперечное сечение, 2е - поперечное сечение, 2ж - поперечное сечение, 2з - поперечное сечение, 2и - продольное сечение, х4; Московская обл., Ямской карьер; московский ярус, Коробчеевская свита.

Таблица XXVII.

Фиг 1-2. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/411 1а - поперечное сечение, 1б - поперечное сечение, 1в - поперечное сечение, 1г - поперечное сечение,

1д - поперечное сечение, 1е - поперечное сечение, 1ж - поперечное сечение, 1з - продольное сечение; 2 – 2 – экз. ПИН, № 5598/430, общий вид сростка, х7,2; Московская обл., Ямской карьер; московский ярус, Коробчеевская свита;

Таблица XXVIII.

Фиг 1-2. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/412 1а - поперечное сечение, 1б - поперечное сечение, 1в - поперечное сечение, 1г - поперечное сечение, 1д - поперечное сечение, 1е - поперечное сечение, 1ж - поперечное сечение, 1з - продольное сечение; 2 – экз. ПИН, № 5598/431, общий вид, х10; Московская обл., Ямской карьер; московский ярус, Коробчеевская свита;

Таблица XXIX.

Фиг 1-2. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/413, общий вид, Московская обл., 2 – экз. ПИН, № 5598/432, 2а - поперечное сечение, 2б - поперечное сечение, 2в - поперечное сечение, 2г - поперечное сечение, 2д - поперечное сечение, 2е - поперечное сечение, 2ж - поперечное сечение, 2з - продольное сечение, х7; Московская обл., Ямской карьер; московский ярус, Коробчеевская свита.

Таблица XXX.

Фиг 1-2. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/414, общий вид, х5; 2 – экз. ПИН, № 5598/433, 2а - поперечное сечение, 2б - поперечное сечение, 2в - поперечное сечение, 2г - поперечное сечение, 2д - поперечное сечение, 2е - поперечное сечение, 2ж - поперечное сечение, 2з - продольное сечение, х5; Московская обл., Ямской карьер; московский ярус, Коробчеевская свита.

Таблица XXXI.

Фиг 1. *Axophyllum cavum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/415, общий вид, х5,3; Московская обл., Ямской карьер; московский ярус, Коробчеевская свита;

Фиг 2. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 2 – экз. ПИН, № 5598/436, 2а - поперечное сечение, 2б - поперечное сечение, 2в - поперечное сечение, 2г - поперечное сечение, 2д - поперечное сечение, 2е - поперечное сечение, 2ж - поперечное сечение, 2з - продольное

сечение, х5,3; Московская обл., Ямской карьер; московский ярус, Коробчеевская свита.

Таблица XXXII.

Фиг 1. *Axophyllum cavum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/465, общий вид, х7,2; Московская обл., Ямской карьер; московский ярус, Коробчеевская свита;

Фиг 2. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 2 – экз. ПИН, № 5598/434, 2а - поперечное сечение, 2б - поперечное сечение, 2в - поперечное сечение, 2г - поперечное сечение, 2д - поперечное сечение, 2е - поперечное сечение, 2ж - поперечное сечение, 2з - продольное сечение, х7,2; Московская обл., Ямской карьер; московский ярус, Коробчеевская свита.

Таблица XXXIII.

Фиг 1. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: экз. ПИН, № 5598/417, 1а - поперечное сечение, 1б - поперечное сечение, 1в - поперечное сечение, 1г - поперечное сечение, 1д - поперечное сечение, 1е - поперечное сечение, 1ж - поперечное сечение, х7,7; Московская обл., Ямской карьер; московский ярус, Коробчеевская свита.

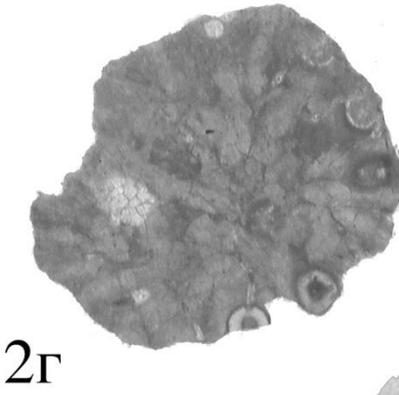
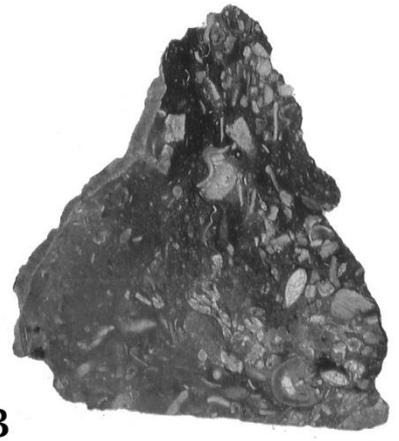
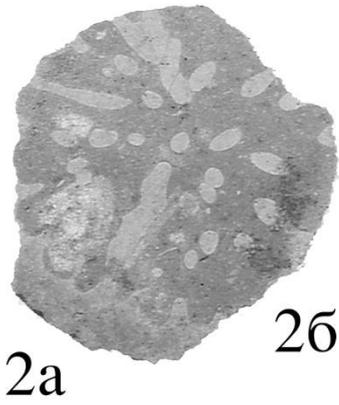
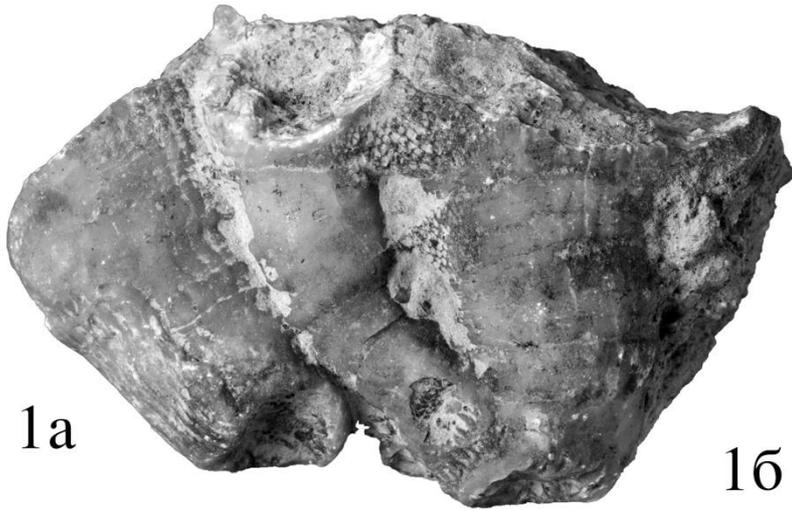
Таблица XXXIV.

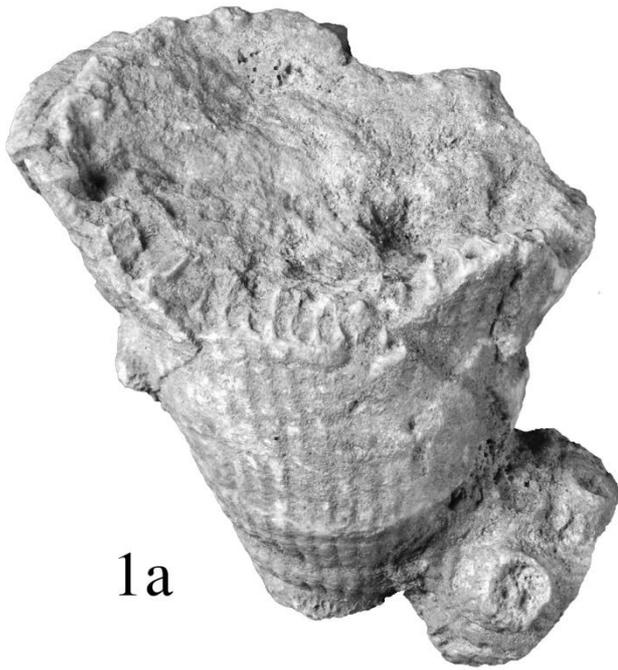
Фиг 1. *Gshelia rouillieri* Stuckenberg, 1888. 1 – экз. ПИН, № 5598/31 1а - поперечное сечение, 1б - поперечное сечение, 1в - поперечное сечение, 1г - поперечное сечение, 1д - поперечное сечение, 1е - поперечное сечение, 1ж - поперечное сечение, 1з - поперечное сечение, 1и - поперечное сечение, 1к - поперечное сечение, 1л - поперечное сечение, 1м - поперечное сечение, 1н - поперечное сечение, 1о - поперечное сечение, 1п - поперечное сечение, х0,7; Московская обл., Гжельский карьер; гжельский ярус, Коробчеевская свита, с -3.

Таблица XXXV.

Фиг 1-3. *Gshelia rouillieri* Stuckenberg, 1888. 1 – экз. ПИН, № 5598/32 поперечное сечение, х2,5; Московская обл., Гжельский карьер; гжельский ярус, Коробчеевская свита, сл. 3; 2 – экз. ПИН, № 5598/33 общий вид, х2,5; Московская обл., Гжельский карьер; гжельский ярус, Коробчеевская свита, сл. 3; 3 – экз. ПИН, № 5598/34 продольное сечение, х2,5; Московская

обл., Гжельский карьер; гжельский ярус, Коробчевская свита, сл. 3.





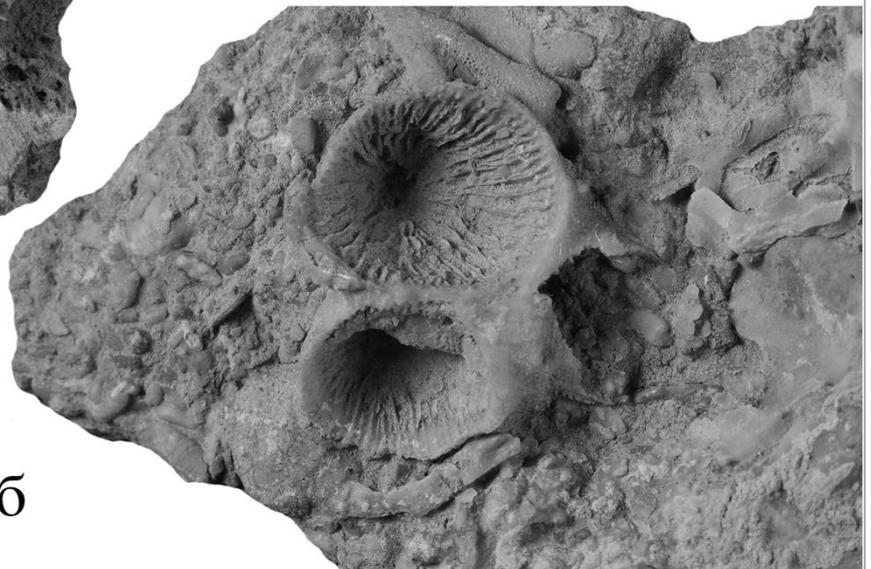
1a



1a



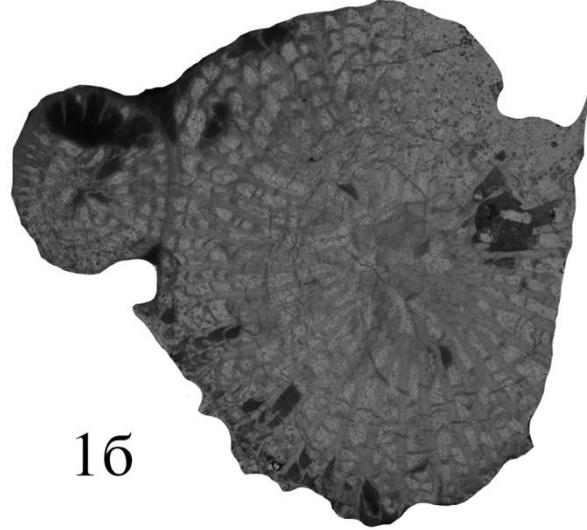
2a



26

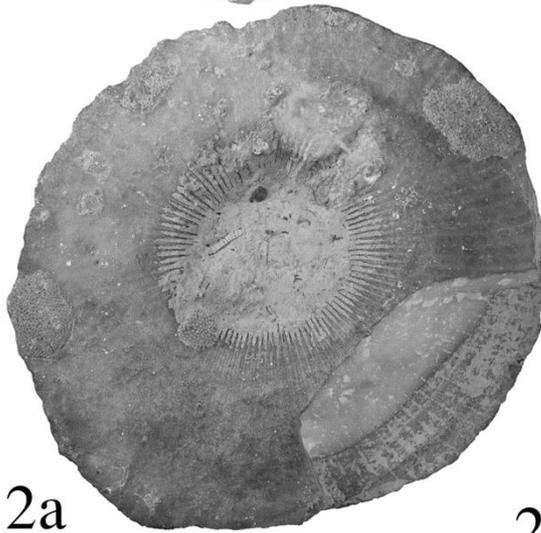
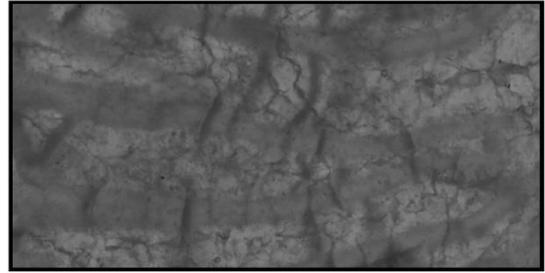


1a



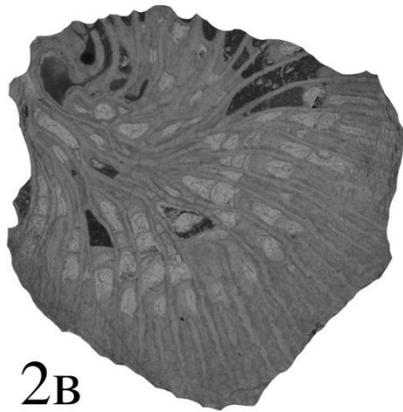
1б

1B



2a

2б



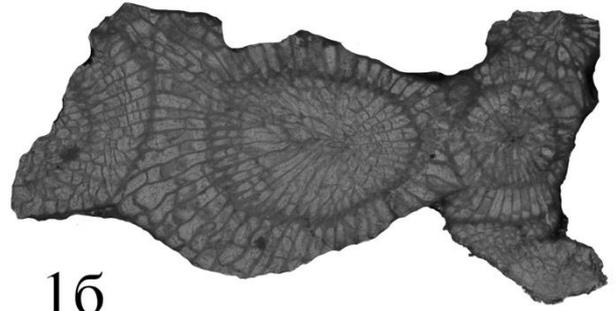
2B



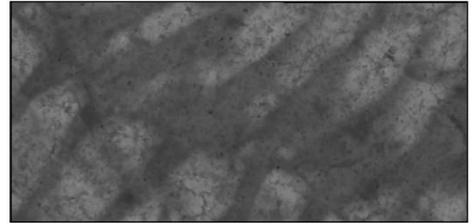
2Г



1a



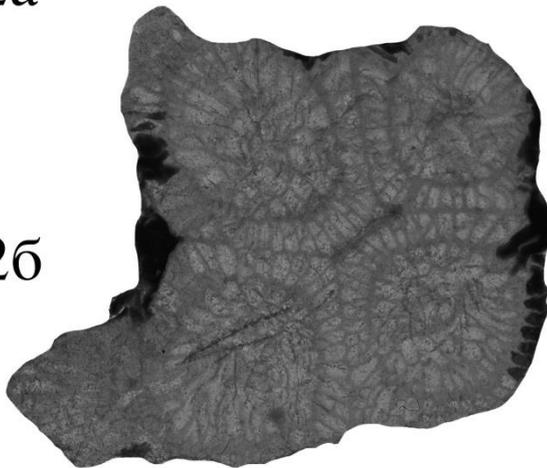
1б



1в



2a



2б



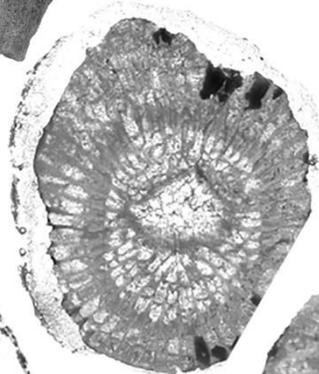
2в



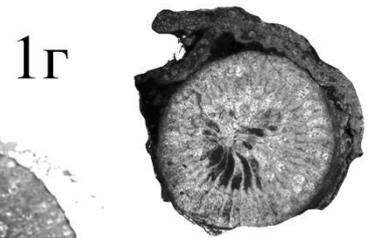
1а



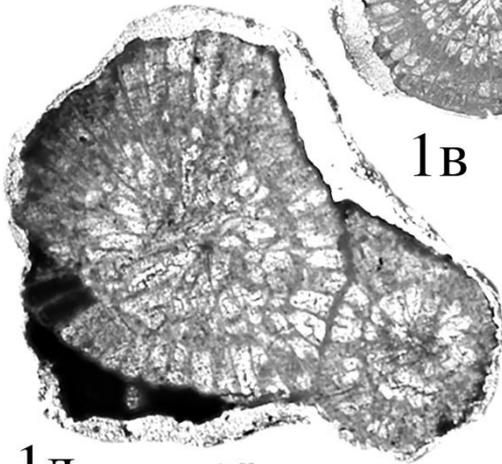
1б



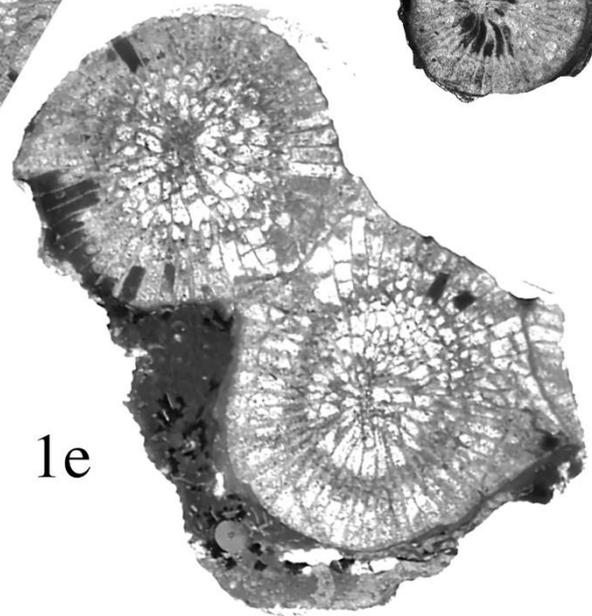
1в



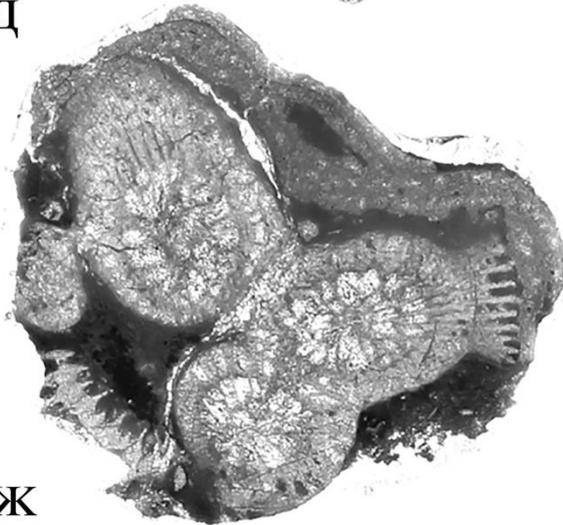
1г



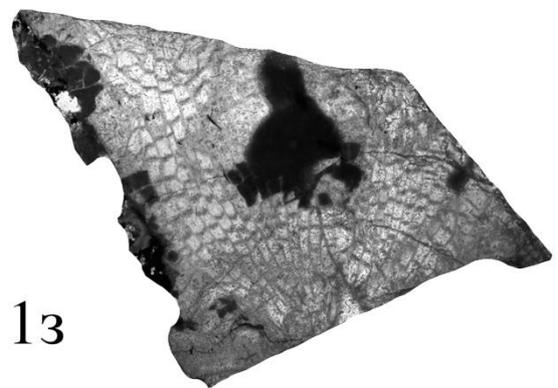
1д



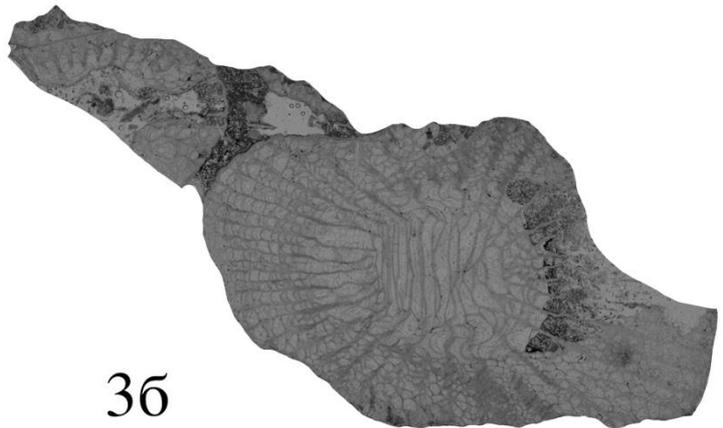
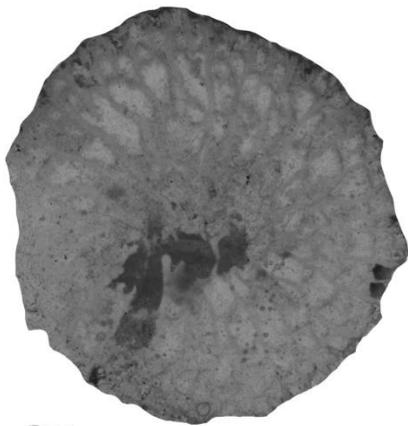
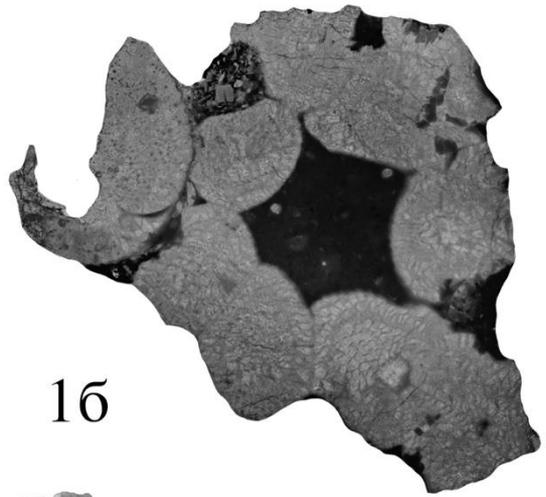
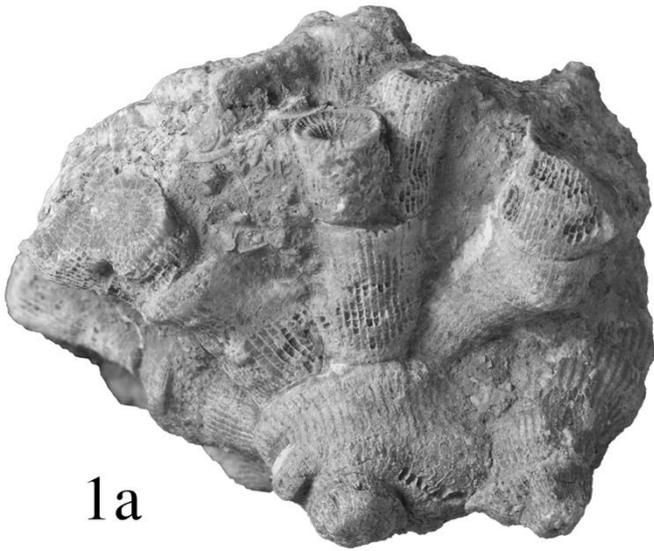
1е

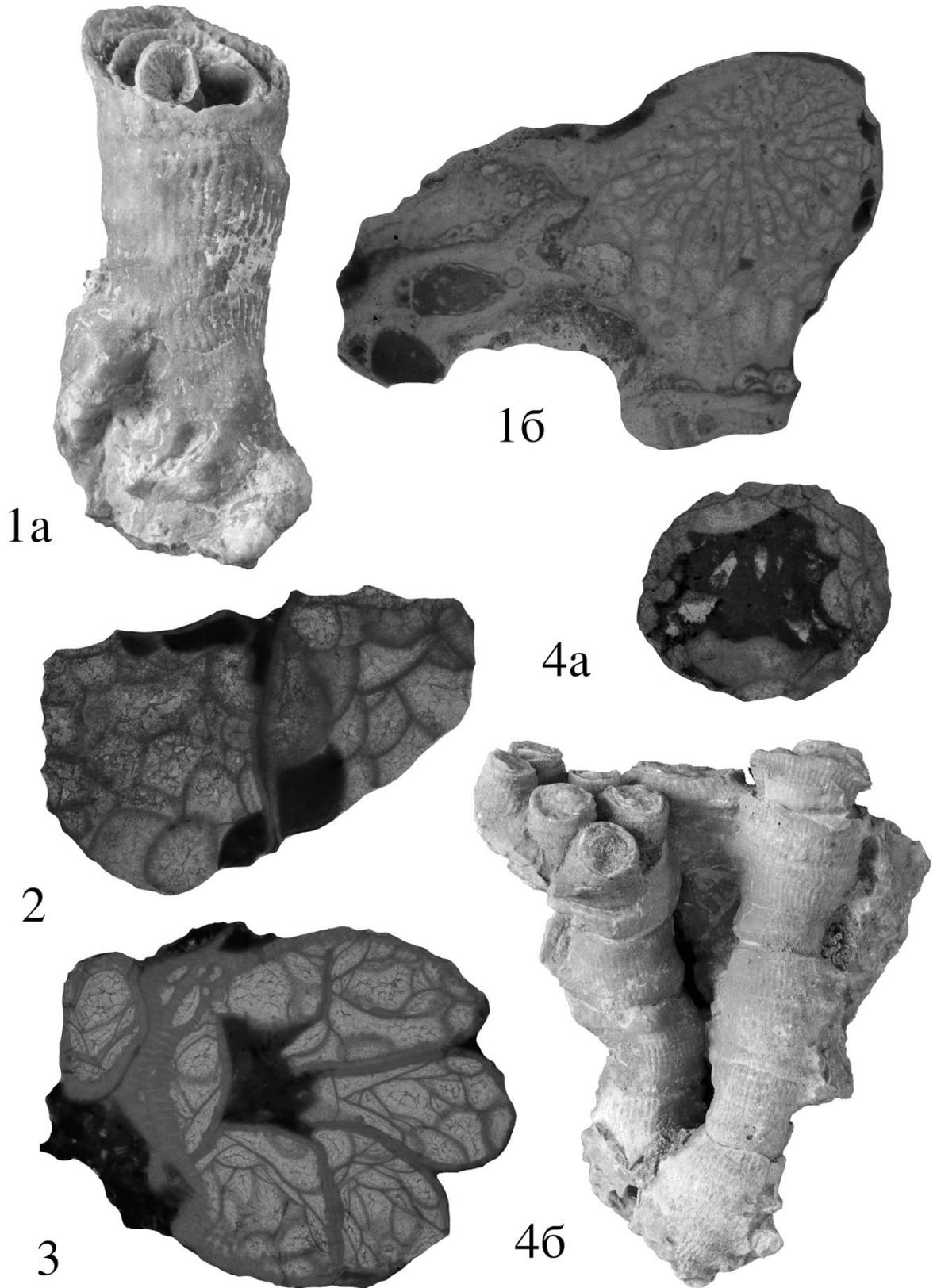


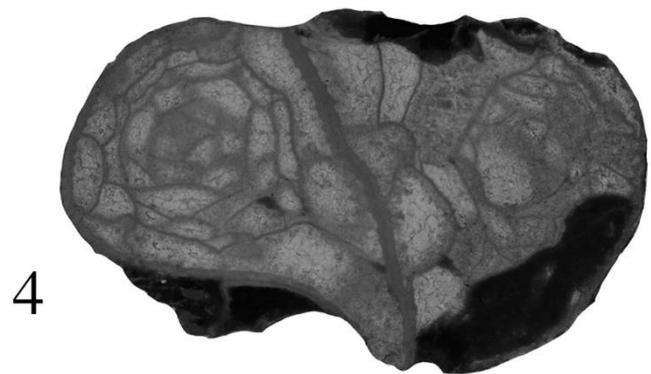
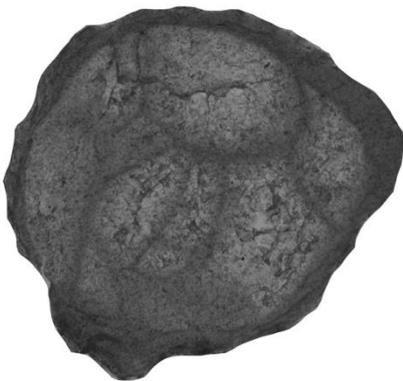
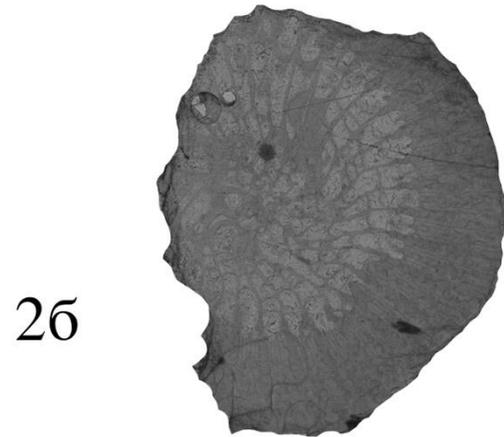
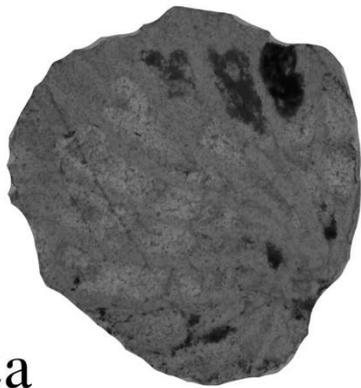
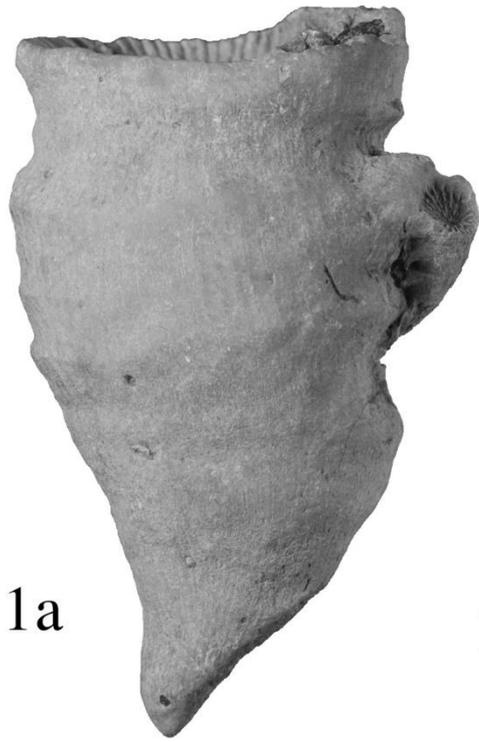
1ж

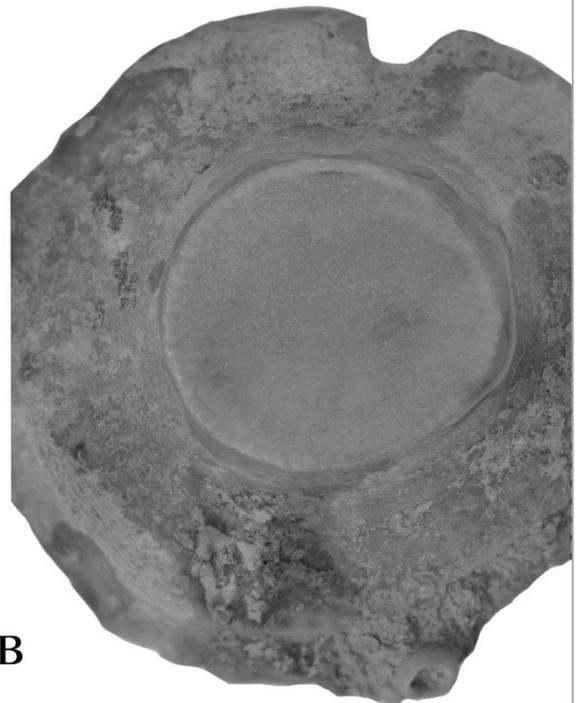
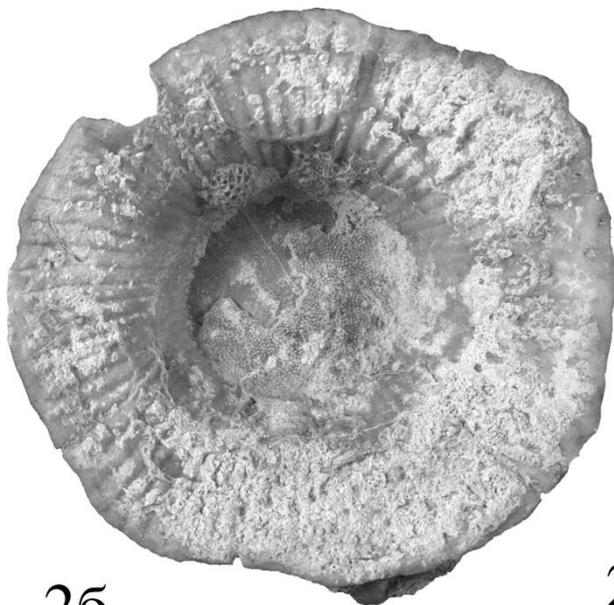
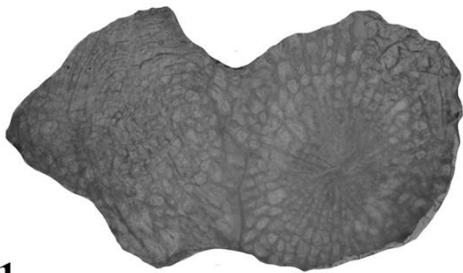
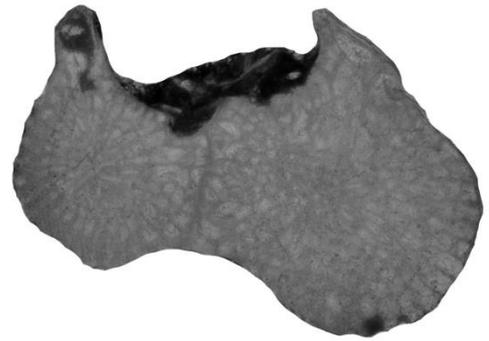
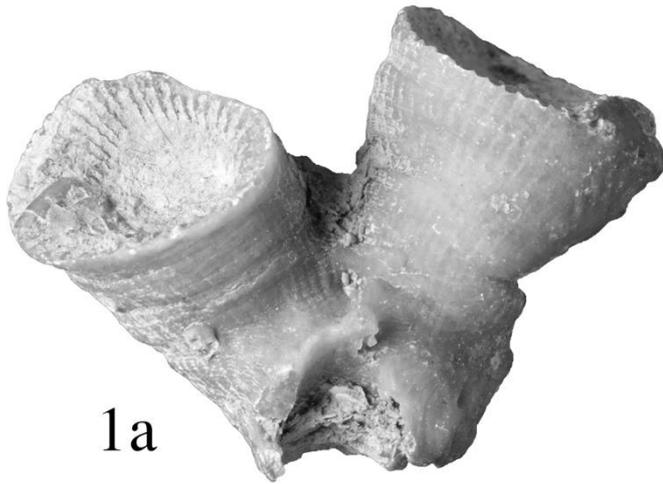


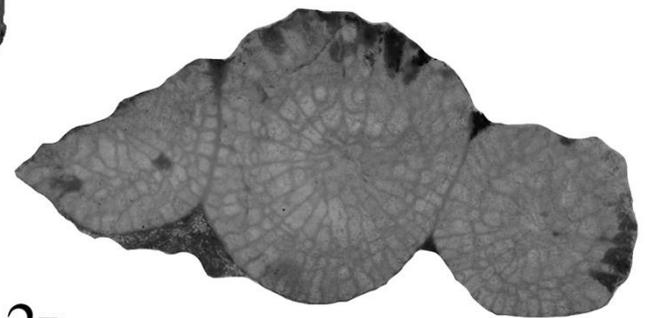
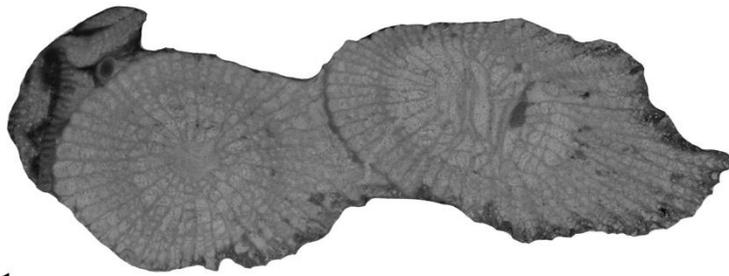
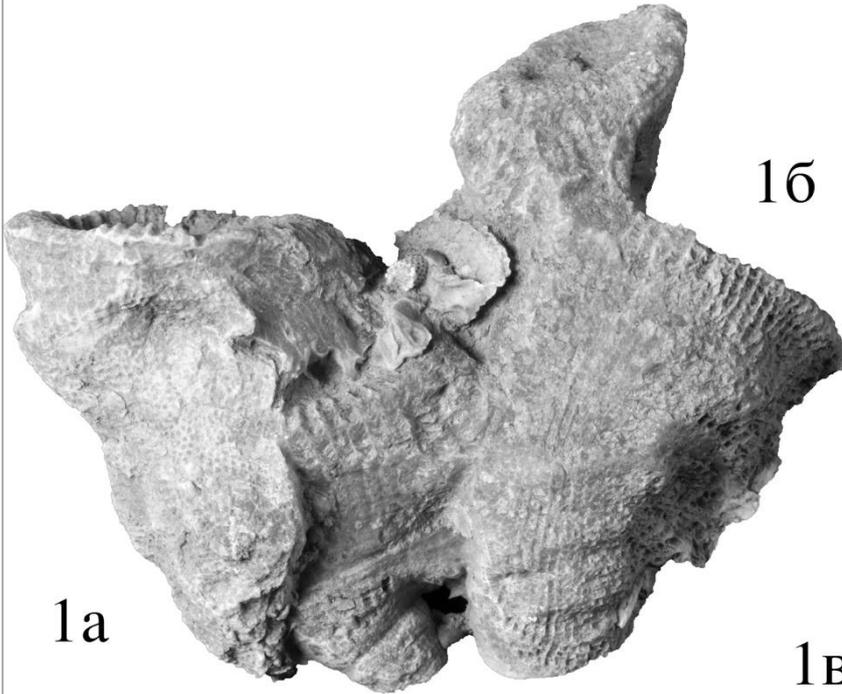
1з



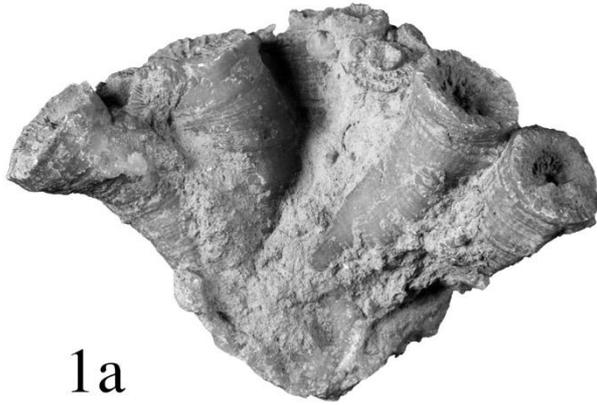








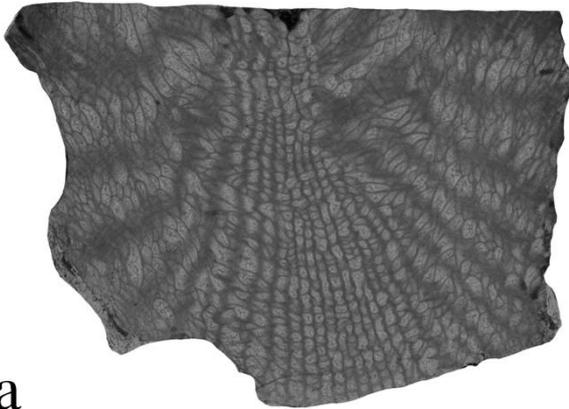
26



1a



1б



2a



2б



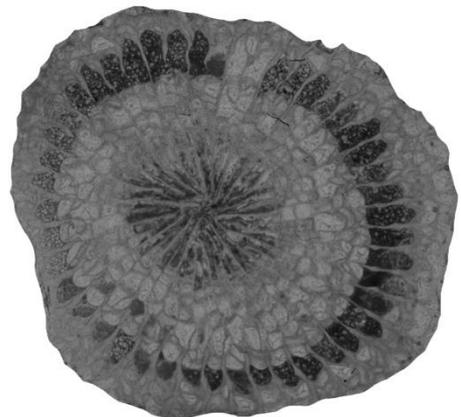
3a



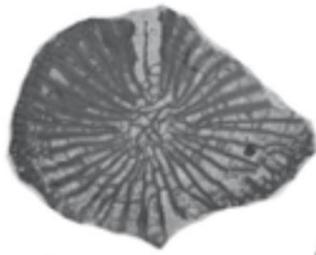
3б



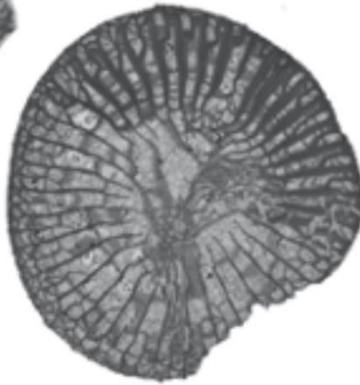
3в



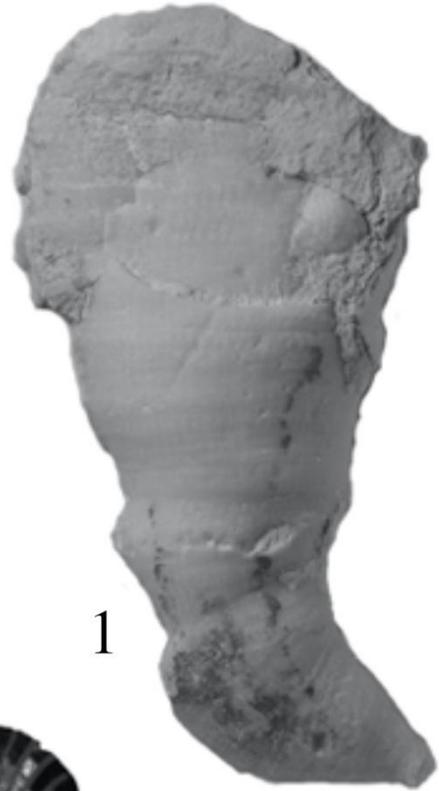
3г



2a



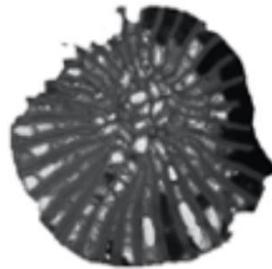
2б



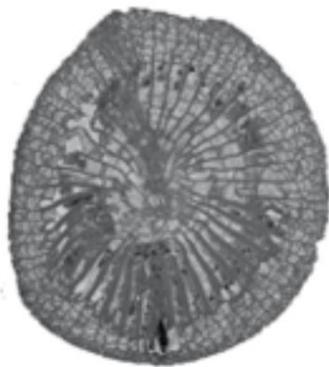
1



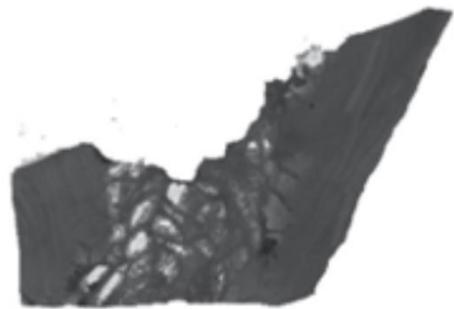
2в



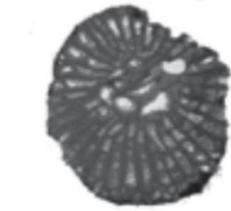
3a



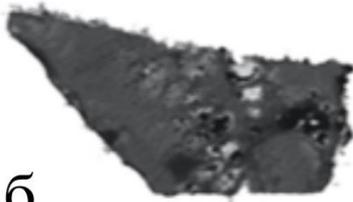
3б



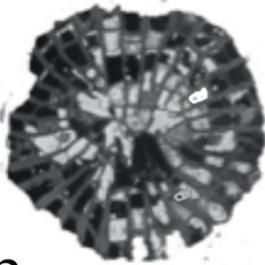
3в



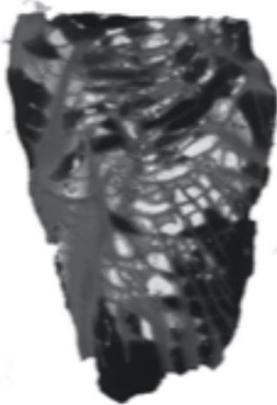
2a



2б



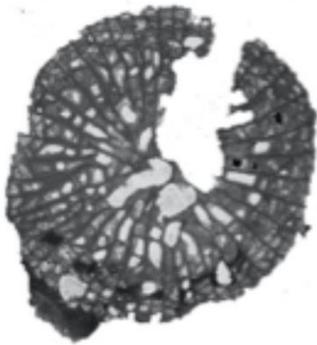
3a



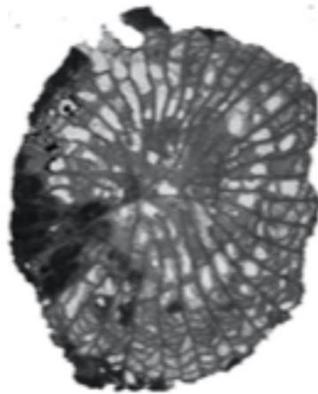
3б



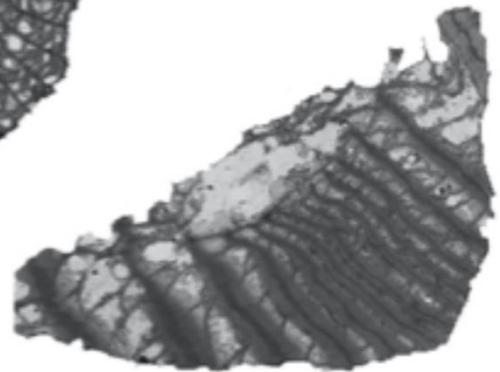
1



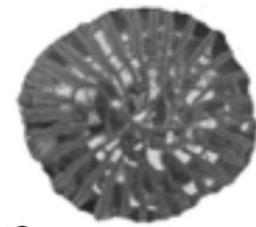
4a



4б



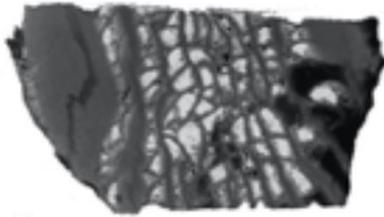
4в



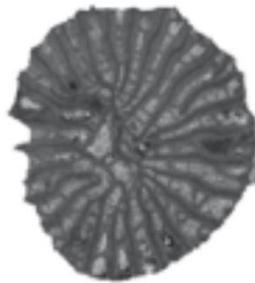
2а



2б



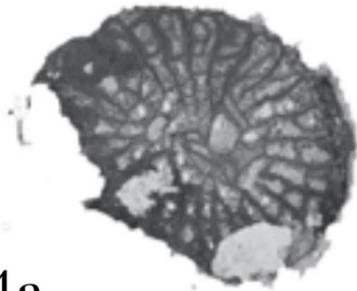
2в



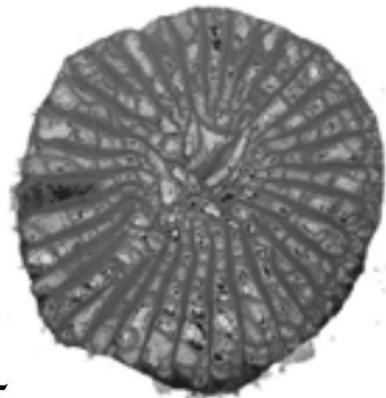
3



1



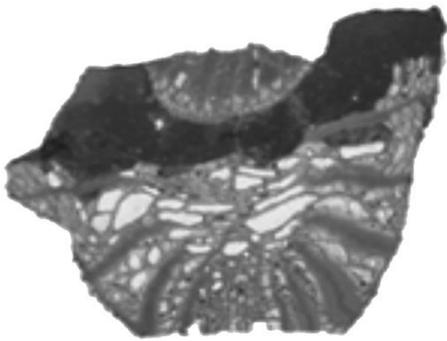
4а



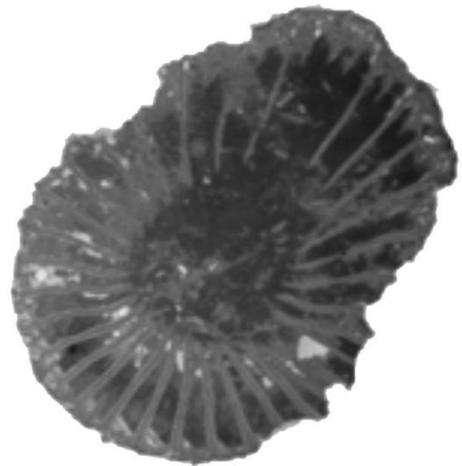
5



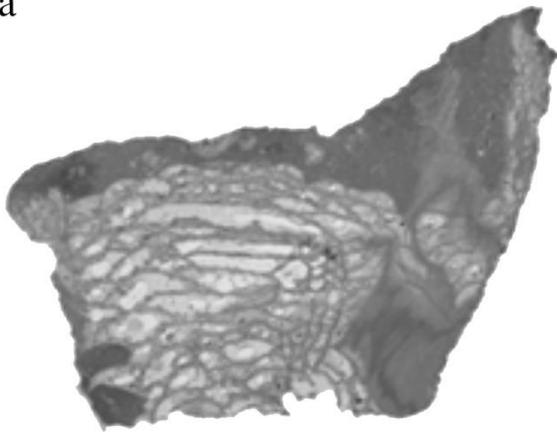
4б



1a



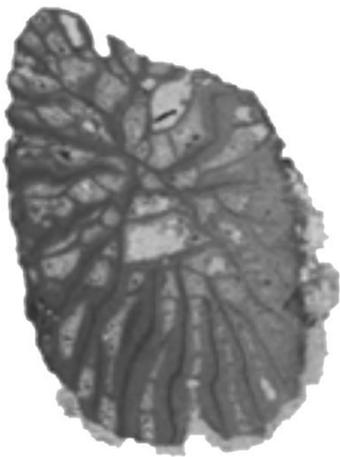
16



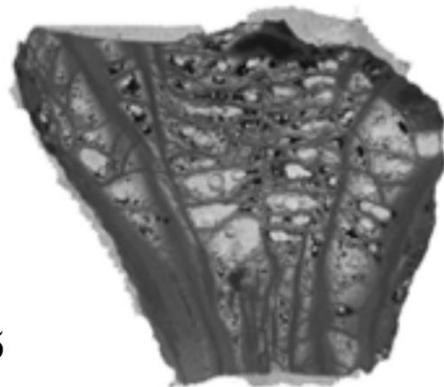
2a



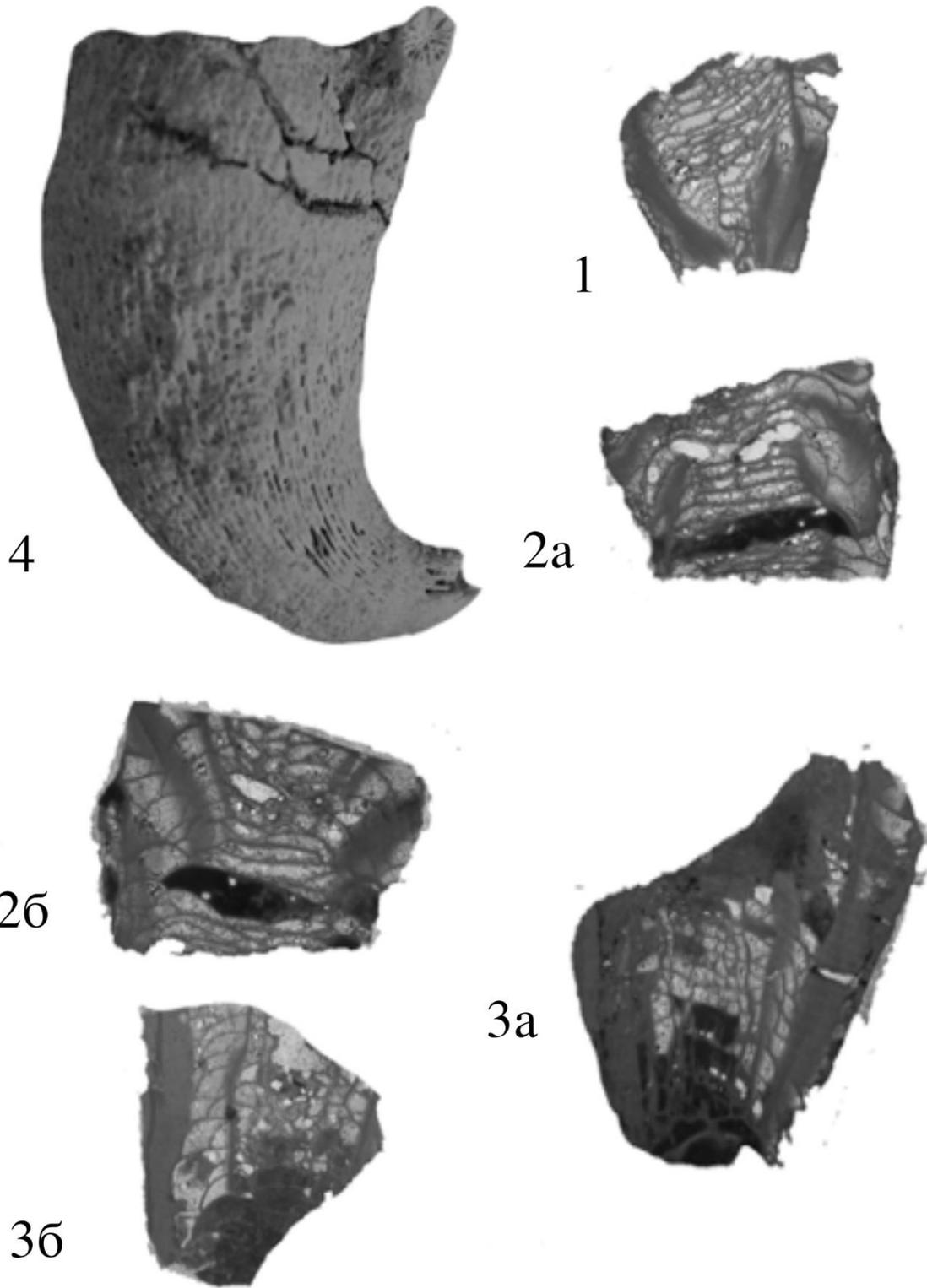
4

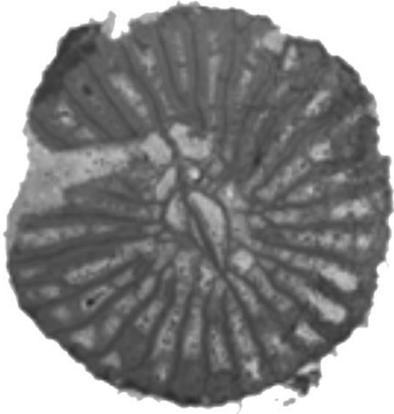


3a

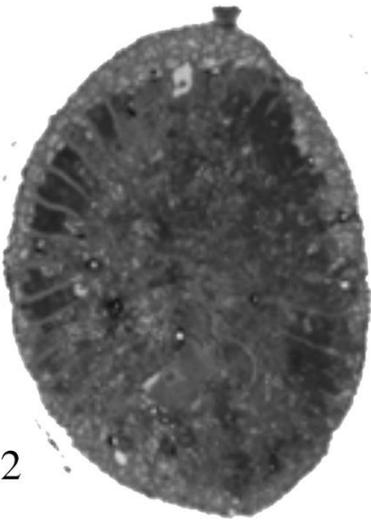


36

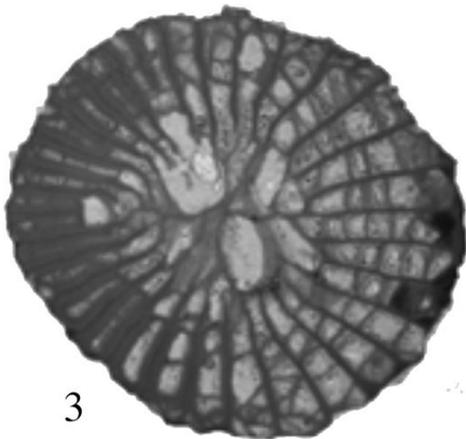




1



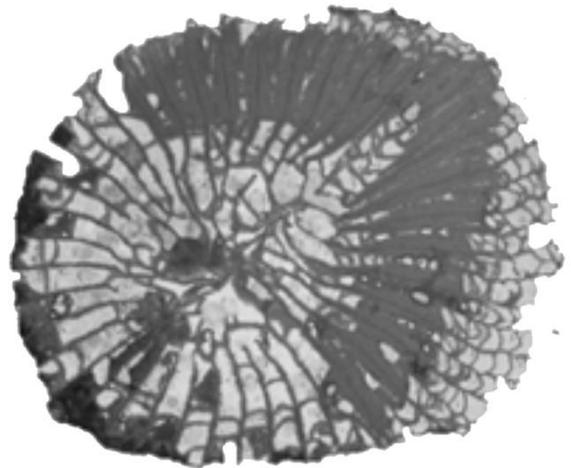
2



3



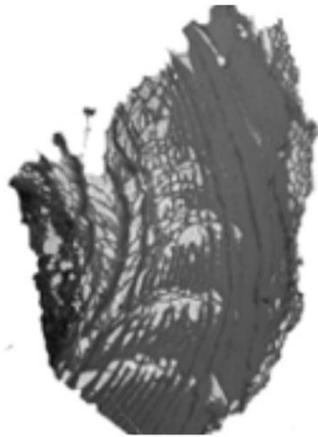
5



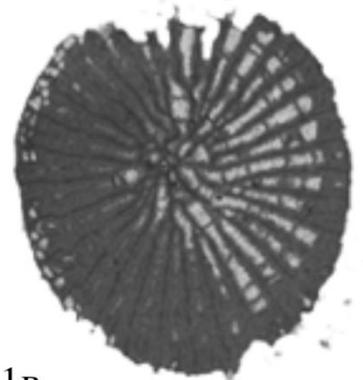
4



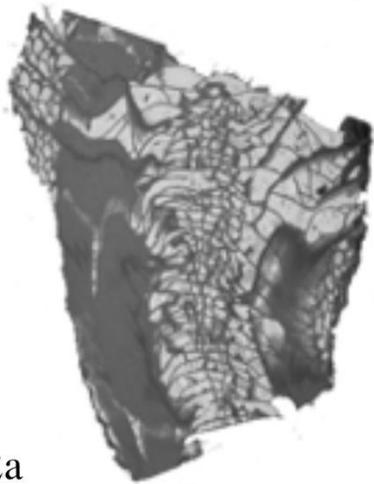
1a



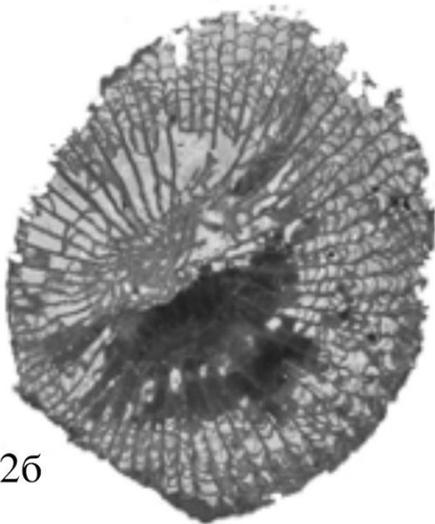
1б



1в



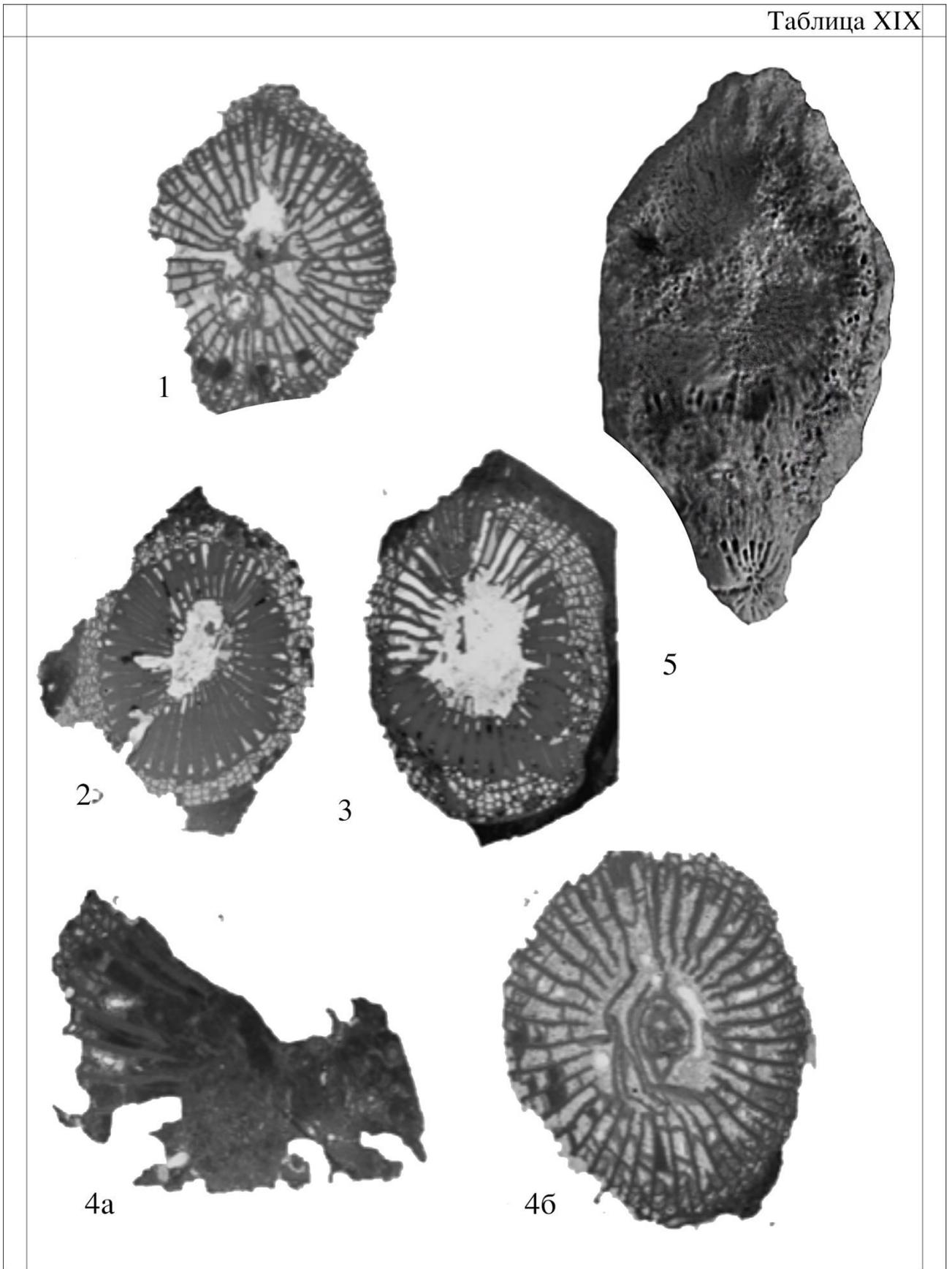
2a

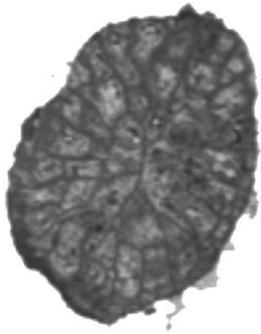


2б



3

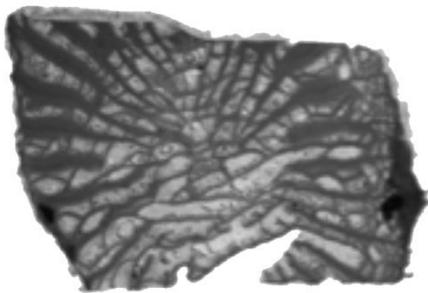




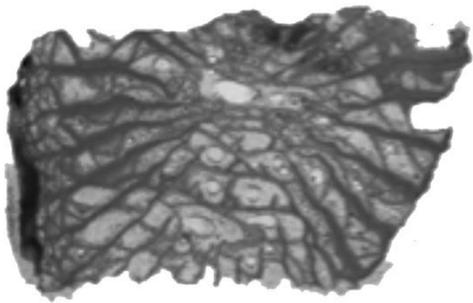
1



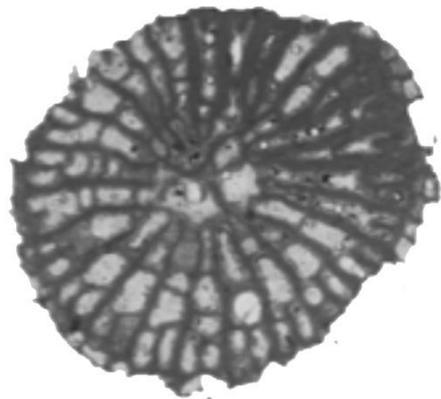
4



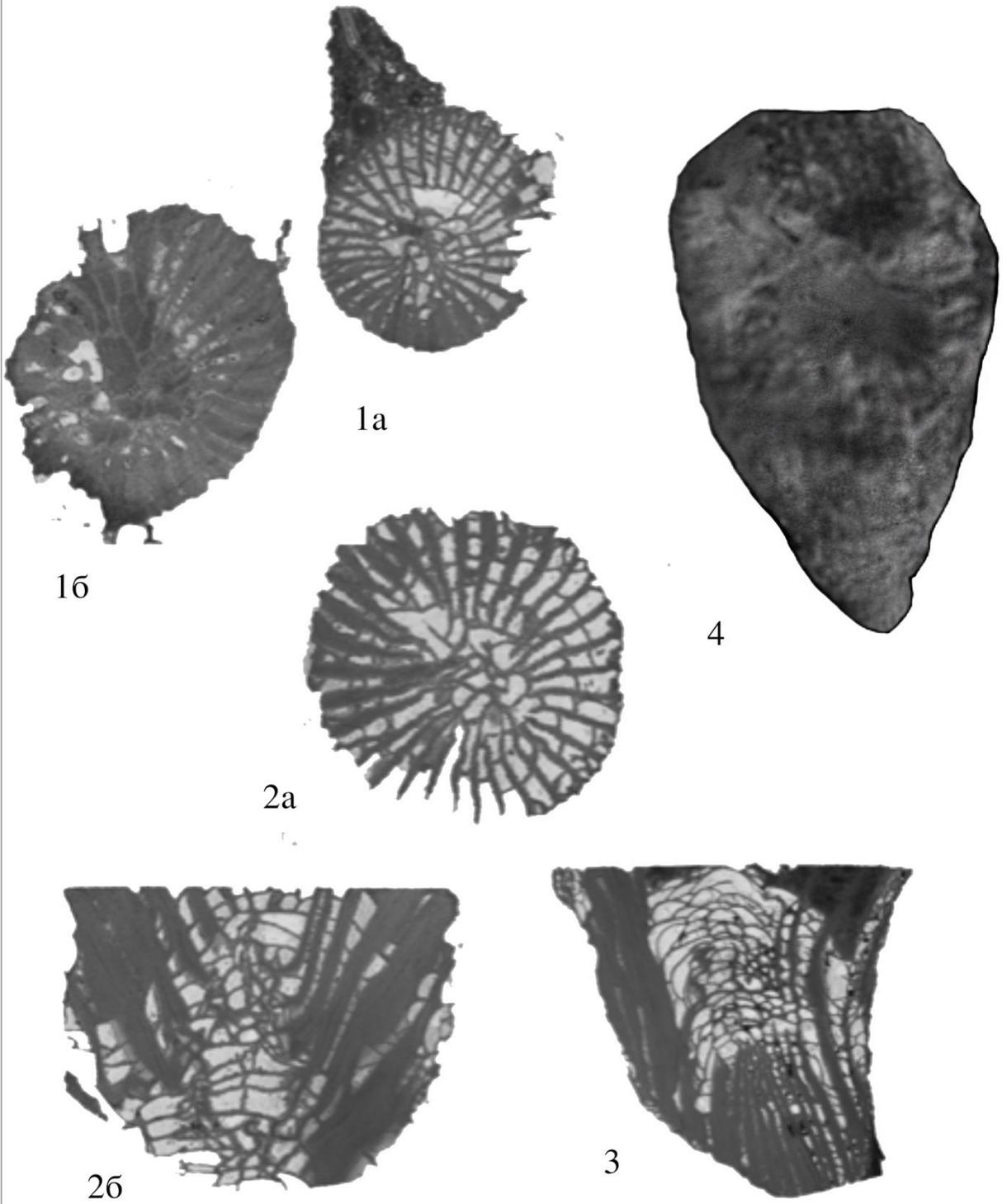
2a

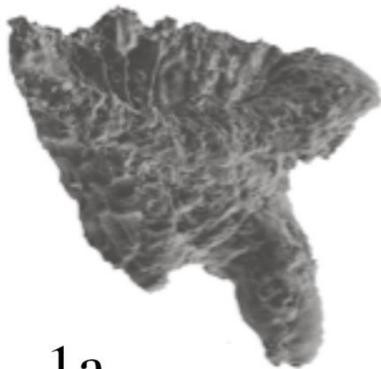


26



3





1а



1б



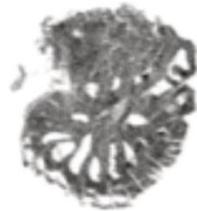
1в



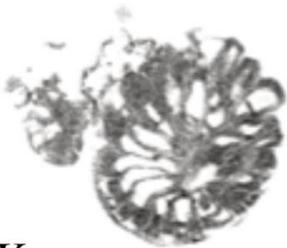
1г



1д



1е



1ж

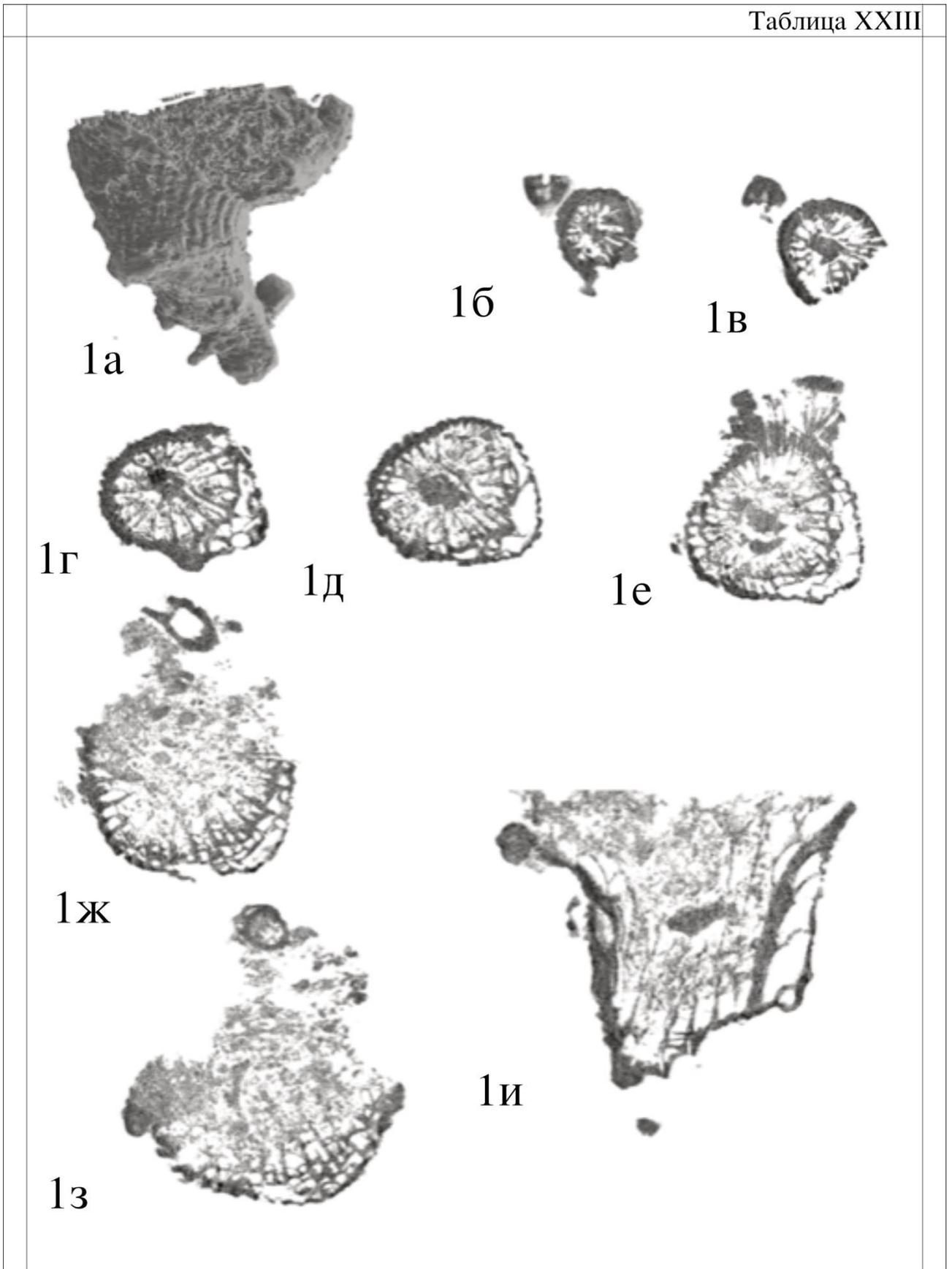


1и



1з







1а



1б



1в



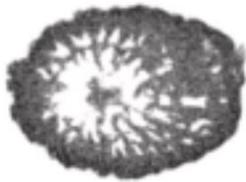
1г



1д



1е



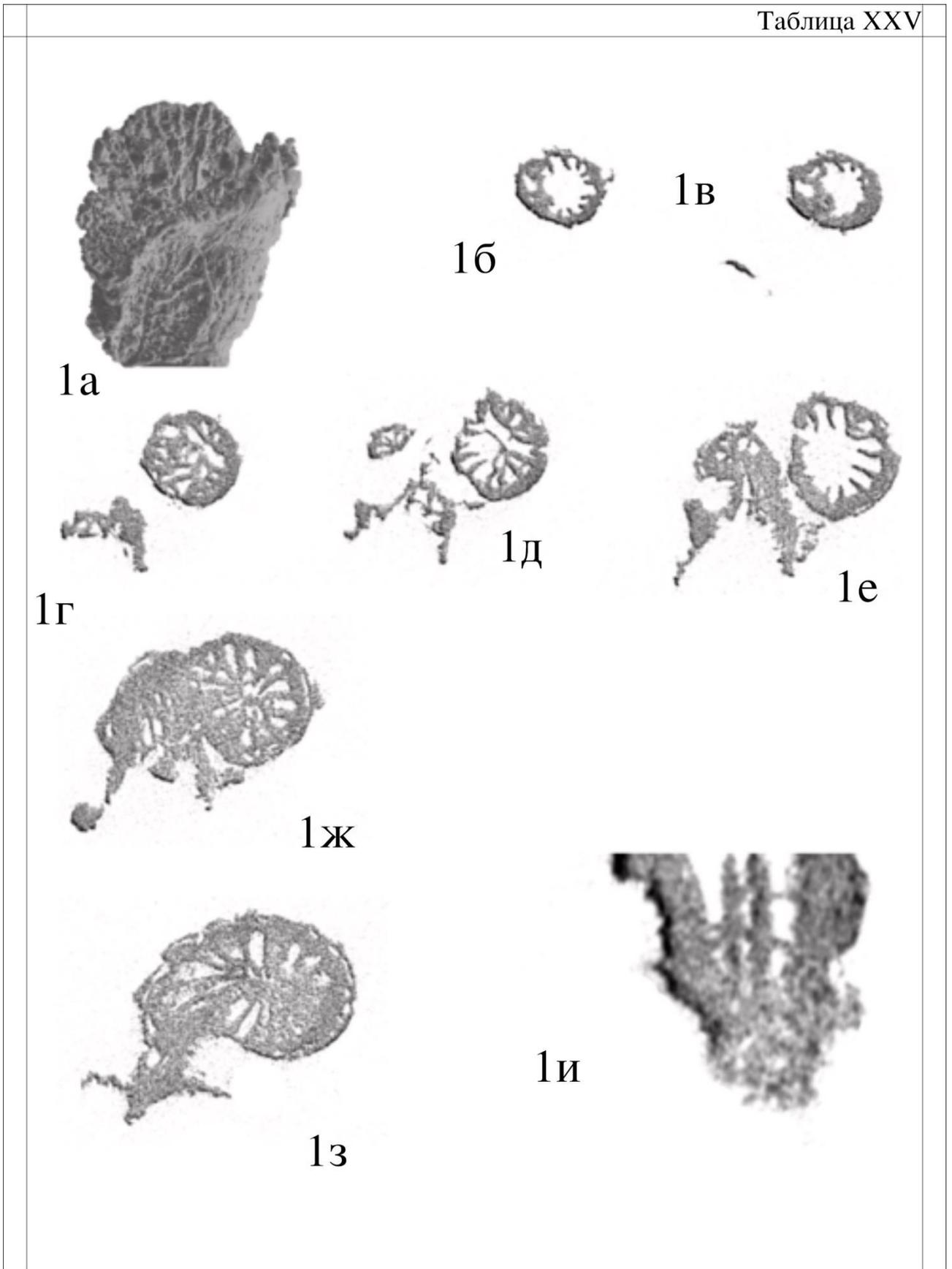
1ж

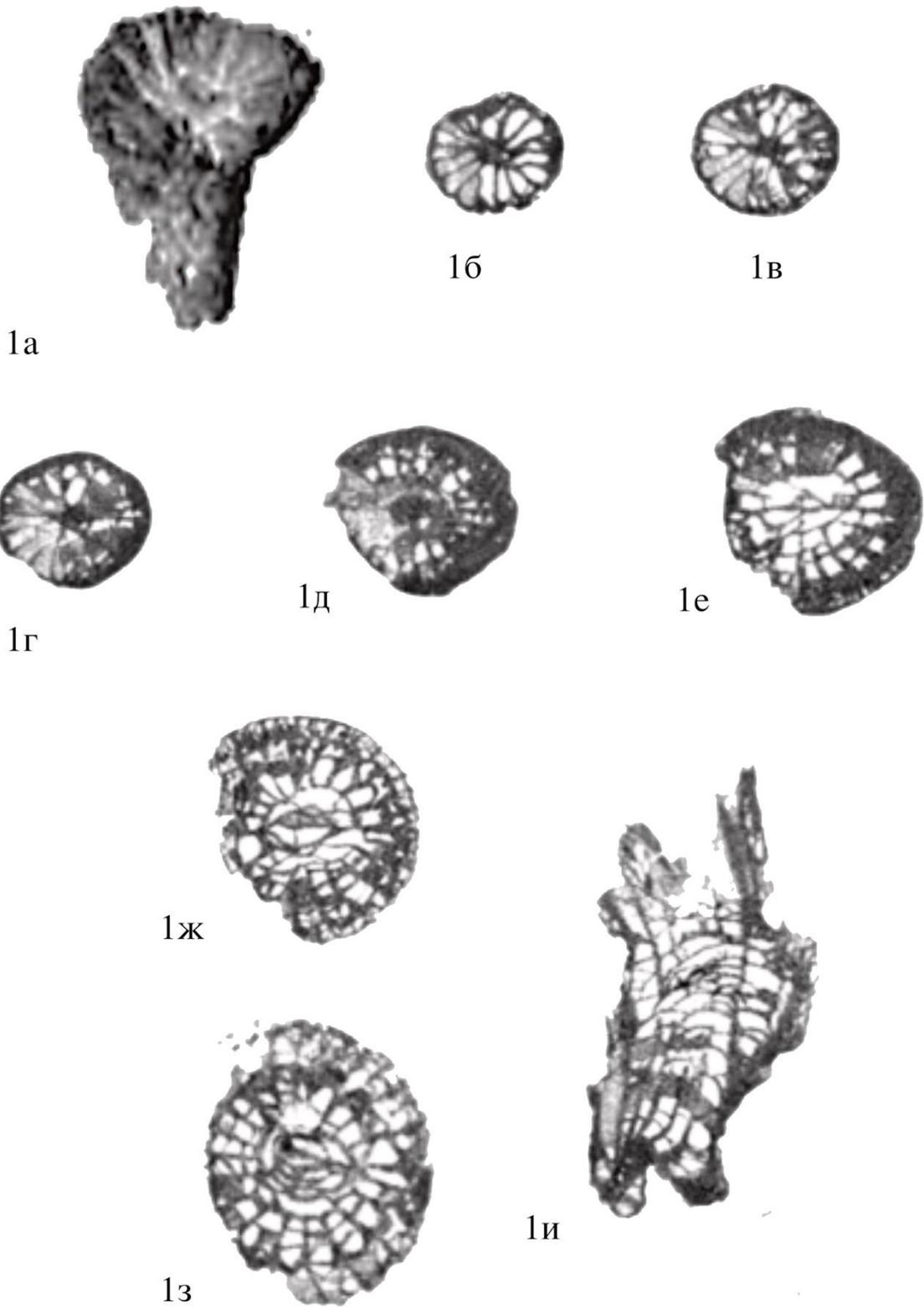


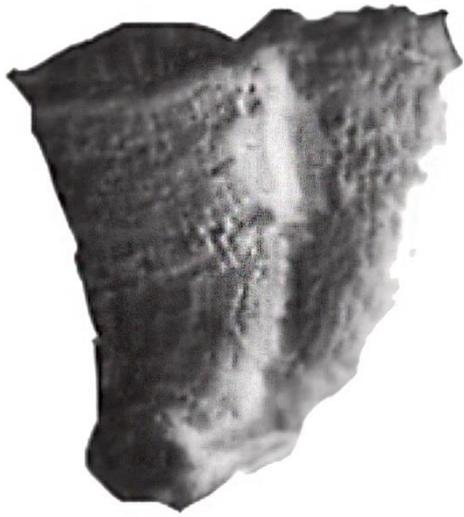
1з



1и



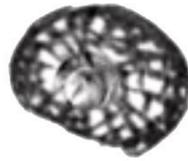




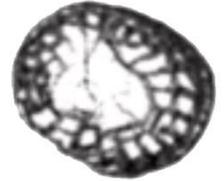
2



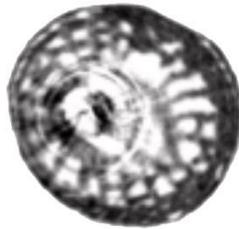
1а



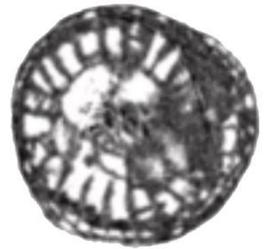
1б



1в



1д



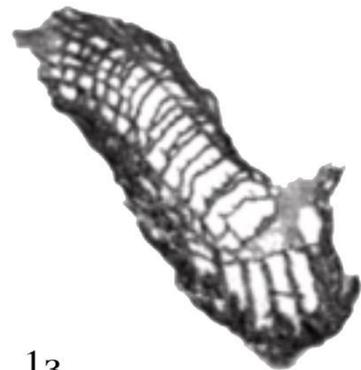
1е



1г



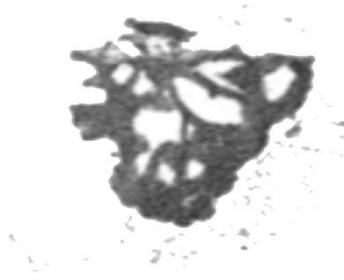
1ж



1з



2



1а



1б



1в



1г



1д



1е



1з



1ж



1



2а



2б



2в



2г



2д



2е



2ж



2з



1



2а



2б



2в



2г



2д



2е



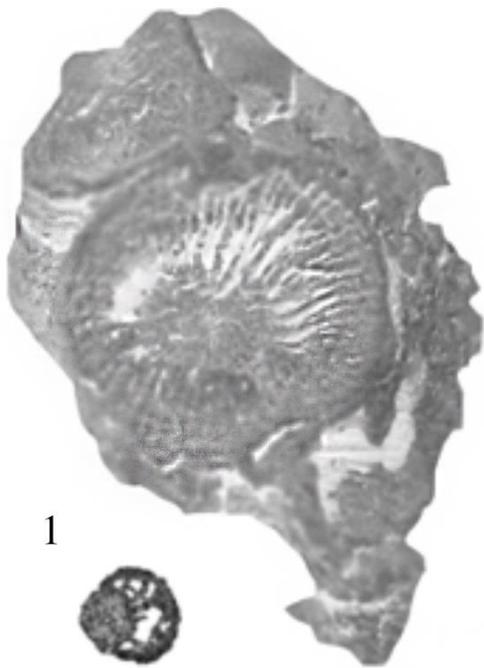
2ж



2з

3 mm





1



2а



2б



2в



2д



2е



2г



2ж



2з



1



2а



2б



2в



2г



2д



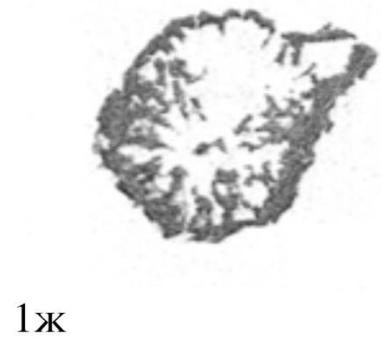
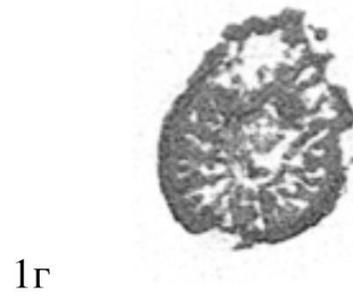
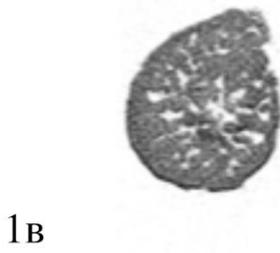
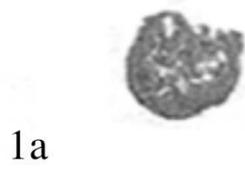
2е



2ж



2з



3 mm



