

УДК 563.6:576.1

© 1990 г.

ЛЕЛЕШУС В. Л.

ПРОЦВЕТАНИЯ И КРИЗИСЫ В ЭВОЛЮЦИИ КОРАЛЛОВ

Показано чередование в эволюции кораллов эпохи процветания с кризисами, каждый из которых проявлялся глобально и синхронно. Кризисы наиболее существенно меняли таксономический состав кораллов. После кризисов начинались новые этапы их развития. Аналогично развивались амmonoидеи. Кризисы кораллов и амmonoидей точно не совпадали по времени, однако были приурочены к тем же геохронологическим уровням, что и другие крупные биособытия.

Кораллы появились в раннем ордовике и существуют поныне, хотя развивались весьма неравномерно. Эпохи интенсивного таксонообразования, увеличения численности и бурного расцвета при большом обилии и разнообразии чередовались с эпохами вымирания, а в конце эпох вымирания кризисов кораллов было в десятки, сотни, тысячи и даже миллионы раз меньше, нежели в эпохи процветания. Эта закономерность четко наблюдается во всех регионах, где широко стратиграфически распространены ископаемые кораллы. Автор в течение 30 лет наблюдает ее в Средней Азии и хотел бы остановиться на этом регионе подробнее.

В палеозое Средней Азии широко развиты мелководные морские карбонатные и карбонатно-терригенные отложения с остатками обильных и разнообразных бентосных организмов. Из этих отложений на территории Таджикистана и в смежных регионах (Узбекистан, Киргизия, Афганистан) таджикскими геологами и палеонтологами за 40 лет собрано около 100 000 образцов кораллов из 10 000 местонахождений. Особенно большие заслуги принадлежат Д. А. Старшинину, собравшему более 10 000 образцов из 1000 местонахождений. Всего в сборах палеозойских кораллов в данном регионе принимали участие около 200 геологов и палеонтологов. Стратиграфическое распределение кораллов показано в табл. 1. Для сравнения в левой части таблицы приведено количество родов кораллов, известных из палеозойских отложений Урала. При составлении таблицы были использованы данные Н. П. Васильюк, Е. И. Качанова, И. В. Пыжьянова, И. И. Горского, Д. Д. Дегтярева, В. Н. Дубатолова, Н. Я. Спаского, А. Б. Ивановского, М. В. Шурыниной, А. И. Лаврусевича и других исследователей [1—5, 8—10, 17], а также определительские списки кораллов.

Начиная с 1957 г. автор ежегодно определял от 500 до 3000 образцов табулят и гелиолитонидей Таджикистана и частично Узбекистана, Киргизии и Афганистана. Приблизительно такое же количество образцов рогов, собранных на этой территории, определялось А. И. Лаврусевичем, И. В. Пыжьяновым, В. Б. Горяновым, О. Л. Коссовой, М. Р. Геккер и др. Определительские данные дополнены и уточнены полевыми наблюдениями, которые с 1956 г. автором производятся почти ежегодно. Учтены материалы «Банка палеонтолого-стратиграфических данных» ПГО «Таджикгеология». Ценные консультации были получены от Лаврусевича, Пыжьянова, Старшинина и других геологов, собиравших остатки кораллов.

Табл. 1 отражает выборку палеозойских кораллов Средней Азии, хотя в ней есть неточности: элиховский ярус не всегда выделялся, и в этих случаях элиховские кораллы обычно считались эйфельскими. Установлено, что в палеозое Средней Азии кораллы наиболее многочисленны и

Стратиграфическое распределение находок палеозойских кораллов на юге Средней Азии

Индексы	Урал	Юг Средней Азии			Примечания
	количество				
	родов	родов	образцов	местонахож- дений	
T ₁	0	0	0	0	Злиховский ярус
P ₂	1(?)	50	500	60	
P ₁	42	57	700	100	
C ₃	36	46	700	100	
C ₂	40	60	2 000	300	
C ₁	81	100	6 000	1000	
D ₃ ²	8(?)	0	0	0	
D ₃ ¹	18	17	300	25	
D ₂ ²	56	50	1 000	150	
D ₂ ¹	75	80	5 000	1000	
D ₁ ³	40	60	3 000	600	Исфаринские слои Дальянские слои
D ₁ ²	65	90	20 000	800	
D ₁ ¹	50	70	10 000	1000	
S ₂ ²	50	70	20 000	1700	
S ₂ ¹	71	75	10 000	500	Минкучарские слои Арчалыкские слои
S ₁ ²	70	72	10 000	1000	
S ₁ ¹	40	44	4 000	500	
O ₃	33	60	5 000	200	
O ₂	25	5	30	5	
O ₁	0	0	0	0	

разнообразны в позднем ордовике, в раннем и позднем силуре, раннем девоне, в эйфельском веке среднего девона, визейском веке раннего карбона и в московском веке среднего карбона. В этих отложениях кораллы собраны из десятков тысяч местонахождений; во многих слоях мощностью до 5 м и более кораллов так много, что их остатки составляют до 10% и более от общего объема вмещающих пород. В Южном Тянь-Шане и на Памире широко распространены мелководные карбонатные и карбонатно-терригенные отложения фамена (поздний девон) с обильными остатками бентосных организмов (мшанок, криноидей, брахиопод и др.). Кораллы в этих отложениях не обнаружены. Отмечено уменьшение численности кораллов в позднем карбоне—перми. Например, на юге Средней Азии почти во всех карбонатных разрезах верхнего ордовика, силура, нижнего девона и эйфеля многие слои охарактеризованы многочисленными и разнообразными кораллами, а в большинстве разрезов верхнего карбона — перми кораллы вовсе не обнаружены.

Из табл. 1 видно, что в палеозое Средней Азии происходило чередование эпох процветания кораллов (поздний ордовик — франский век и ранний карбон — пермь) с кризисами (фаменский век, ранний триас). Такая же закономерность проявляется и в планетарном масштабе. Древнейшие кораллоподобные организмы известны в кембрии. Это роды *Archaeotrypa*, *Bija*, *Cambrophylum*, *Protoaulopora* и др. [16]. Принадлежность их к кораллам дискуссионна и не доказана; филогенетическая связь с ордовикскими родами не установлена. Достоверные представители древнейших кораллов-табулят обнаружены в раннем ордовике [16], они очень редки. В конце раннего — начале среднего ордовика появились ругозы и гелиолитоидеи, т. е. уже существовали все три подкласса палеозойских кораллов. В среднем ордовике среди кораллов возникли и получили широкое распространение 65 родов, 24 семейства, 12 отрядов. Все отряды, почти все семейства (23 и 24) и большинство родов продолжали существовать в позднем ордовике. В течение ордовика численность и таксономическое разнообразие кораллов быстро возрастали. Если в ран-

нем ордовике по единичным находкам (Сибирь, Казахстан, Северная Америка) установлено пять-шесть родов, то в среднем ордовике по тысячам находок известно уже 70 родов, а в позднем ордовике — 170, и кораллы широко распространены во всех регионах, где только развиты карбонатные и карбонатно-терригенные отложения. Во многих позднеордовикских толщах кораллы резко преобладают над всеми другими группами, а в некоторых прослоях их остатки составляют до 10–20% общего объема вмещающих пород.

В силуре численность и таксономическое разнообразие кораллов с некоторыми колебаниями продолжали расти. В начале лландоверийского века их разнообразие несколько уменьшилось за счет исчезновения некоторых ордовикских родов и семейств, однако процветание кораллов продолжалось. В среднем — позднем лландовери вновь усилилось таксонообразование. Максимального расцвета ордовикско-силурийские кораллы достигли в раннем венлоке и затем в раннем лудлоке. Процветавшие в позднем ордовике — лудлове хализитиды, палеофавозитиды, пропориды и многие другие таксоны в конце лудлова исчезли, всего в конце лудлова исчезло около 100 родов. Характерные для девона роды и семейства начали интенсивно появляться несколько позднее: в пржидоле — жедине, а особенно интенсивно в зигенском веке, затем в эйфеле. Поэтому в конце лудлова наблюдается незначительное уменьшение таксономического состава табулят, ругоз, гелиолитоидей.

В пржидолских — жединских отложениях кораллы очень многочисленны и разнообразны, но таксономический состав их уже существенно иной, нежели в силуре. В раннем девоне возникли 24 семейства и 200 родов табулят и ругоз, а эволюция гелиолитоидей пошла на убыль. Максимального расцвета девонские кораллы достигли в зигенском веке. Этот расцвет с небольшими колебаниями продолжался до эйфеля. Начиная с живетского века численность и таксономическое разнообразие кораллов стали резко уменьшаться: во второй половине девонского периода (живет — фамен) исчезло 230 родов, 30 семейств и подкласс гелиолитоидей. Исчезновение наиболее интенсивно происходило в конце среднего девона и в конце франского века. Новых таксонов во франском веке возникло очень мало; почти все роды, часто встречающиеся во франском ярусе, появились в раннем — среднем девоне. Численность и таксономическое разнообразие кораллов были значительно меньшими, нежели в среднем девоне. Более 70% существовавших во фране родов в конце франы — начале фамена исчезло, в том числе последние представители девонских колониальных ругоз, которые в зигене — фране были весьма многочисленны и разнообразны.

В фаменском веке наступил очень крупный кризис в эволюции кораллов, во время которого их таксономический состав очень сильно изменился. В отложениях фаменского яруса кораллы встречаются в тысячи раз реже, нежели в среднем девоне и раннем карбоне. Резкое уменьшение численности (местами до полного исчезновения) и сокращение таксономического разнообразия кораллов в фаменском веке проявились во всех регионах и носят глобальный характер. Они отмечены всеми советскими и зарубежными палеонтологами, обстоятельно изучавшими девонские кораллы [4–7, 9–11, 15–17, 19 и др.].

В начале карбона численность и разнообразие кораллов стали резко возрастать при существенном обновлении таксономического состава. В раннем карбоне появилось 210 родов и 22 семейства, неизвестных в девоне. Начался новый крупный этап в эволюции кораллов. Особенно глубокие изменения произошли у ругоз; девонские элементы среди каменноугольных ругоз играют ничтожную роль [6]. Всего в нижнем карбоне известно около 250 родов и 35 семейств кораллов.

Первый и самый крупный пик в каменноугольно-пермском этапе был в визейском веке раннего карбона, второй, несколько меньший, — в московском веке среднего карбона. В позднем карбоне и в ранней перми кораллов несколько меньше, чем в раннем — среднем карбоне, но они еще весьма многочисленны и разнообразны, а в поздней перми их раз-

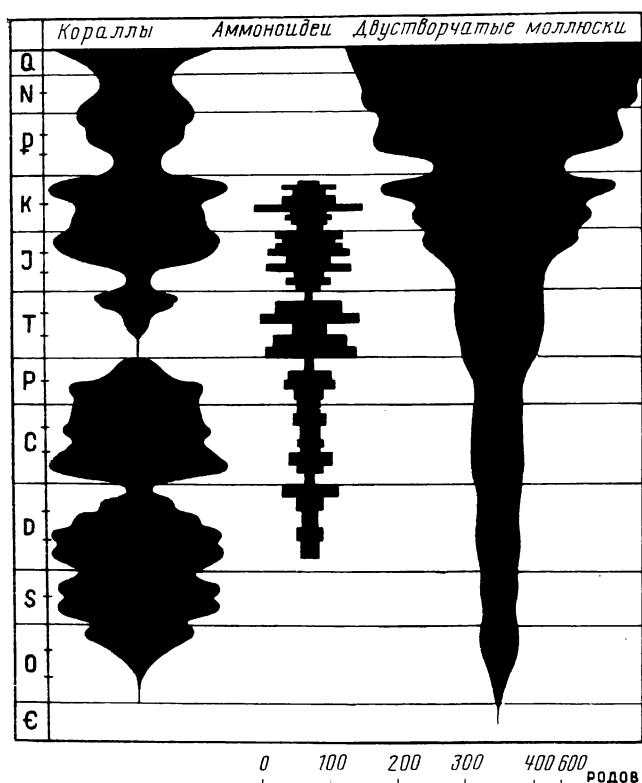


Рис. 1. Диаграмма изменения во времени количества родов кораллов, аммонитов (по В. Е. Руженцеву [14]) и двустворчатых моллюсков (составлена по данным Л. А. Певесской [12])

витие резко пошло на убыль. Из поздней перми известно около 100 родов и 30 семейств кораллов. Практически все они до начала триаса исчезли.

В раннем триасе наступил крупнейший кризис в развитии кораллов, во время которого они были настолько малочисленны, что остатки их нигде в мире не обнаружены. Во время кризиса почти полностью изменился их таксономический состав: рогозы, почти все табуляты исчезли, появился новый и самый крупный подкласс кораллов *Hexacoralla*, который процветает в современных морях. Представители этого класса составляют более 90% родов ископаемых мезозойских и кайнозойских кораллов. В среднем триасе обнаружено 22 рода, 12 семейств и 6 отрядов и подотрядов подкласса *Hexacoralla*; все они продолжали существовать и в позднем триасе, появилось много новых родов, и кораллы стали многочисленны и разнообразны. В позднем триасе известно 80 родов, 14 семейств и 6 отрядов (включая подотряды) шестилучевых кораллов, однако триасовое процветание длилось недолго.

В ранней юре наступил третий кризис, не столь существенный, как два предыдущих (фаменский и раннетриасовый). В конце триаса исчезло около 60 родов, а в ранней юре новых родов появилось только около 10. Численность кораллов в ранней юре также была значительно меньшей, чем в позднем триасе, и во много раз меньшей, чем в средней юре.

В средней юре начался новый расцвет и новый этап в развитии кораллов. Возникло много новых родов и семейств, увеличилось их разнообразие: известно около 200 родов и 30 семейств склерактивных. Еще больше кораллов стало в поздней юре. В верхнеюрских отложениях Средней Азии кораллов настолько много, что они в большом количестве собираются не только в обнажениях, но и в керновом материале и широко используются для корреляции отложений, вскрытых буровыми скважинами.

Начавшийся в средней юре расцвет со значительными колебаниями (рис. 1) продолжался до конца мелового периода. Юрско-меловой расцвет, по-видимому, был самым крупным в историческом развитии кораллов. Наибольшие пики в нем были в конце юры и в середине позднего мела (в сеноне), а наибольший минимум приурочен к границе между ранним и поздним мелом (в альб-сеноманское время). После этого минимума таксономический состав кораллов существенно изменился. В конце мелового периода численность и таксономическое разнообразие кораллов сильно сократились. В палеоцене обнаружено в 3 раза меньше родов, чем в позднем мелу, и в 2 раза меньше, чем в эоцене [11, 13], поэтому палеоценовую эпоху следует рассматривать как время кризисного состояния в развитии кораллов. В эоцене численность и таксономическое разнообразие кораллов увеличились, начался новый, кайнозойский этап их развития. Конец олигоцена — начало миоцена — пик в развитии склерактиний этого этапа [11, 13]. В плиоцене число родов несколько уменьшилось, а в четвертичном периоде снова увеличилось и начался новый этап развития склерактиний [11, 13].

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ

Каждый кризис проявлялся глобально и синхронно в разных регионах и в разных палеогеографических областях. Чем крупнее был кризис, тем сильнее изменялся таксономический состав. Крупнейший кризис в развитии кораллов был в раннем триасе, когда почти полностью сменились не только роды, семейства, отряды, но и подклассы фанерозойских кораллов. Второй по величине кризис был в фаменском веке позднего девона, когда произошли крупнейшие таксономические изменения среди палеозойских кораллов. Менее крупные кризисы были в ранней юре и в палеоцене. После них также начались новые этапы в эволюции кораллов. Наряду с кризисами были и менее значительные колебания численности и таксономического состава кораллов.

Периодическое чередование эпох процветания с кризисами наблюдается и среди других групп организмов. Наиболее хорошо оно изучено среди амmonoидей [14]. Кризисы кораллов и кризисы амmonoидей хотя точно и не совпадали во времени, но происходили глобально и были приурочены к тем же геохронологическим уровням, что и другие крупнейшие биособытия. На протяжении существования амmonoидей каждому их кризису соответствовал определенный кризис кораллов и наоборот (рис. 1). Первый очень крупный кризис в эволюции кораллов был в фамене (во времени максимального расцвета девонских амmonoидей), а первый кризис амmonoидей — в турнейском веке, когда начался новый расцвет кораллов. Оба эти кризиса приурочены к границе между девонem и карбоном. Второй и самый большой кризис кораллов был в раннем триасе (когда процветали амmonoидей), а второй кризис амmonoидей — в конце поздней перми (в татарском веке). Оба эти кризиса приурочены к границе между палеозоем и мезозоем. Третий кризис кораллов был в ранней юре, а третий кризис амmonoидей — в рэтском веке позднего триаса. Оба эти кризиса приурочены к границе между триасом и юрой. Четвертый кризис кораллов был в палеоцене, а четвертый (роковой) кризис амmonoидей — в конце мелового периода. Эти кризисы приурочены к границе между мезозоем и кайнозоем (рис. 1).

Эпохи процветания и кризисы в эволюции кораллов начинались и заканчивались постепенно. Численность и таксономическое разнообразие кораллов перед началом кризисов постепенно уменьшались, а в начале эпох процветания постепенно увеличивались.

Во время кризисов эволюция протекала во много раз быстрее, нежели во время эпох процветания. Мезозойские склерактинии формировались в раннем триасе, когда кораллы были настолько редки, что остатки их до сих пор нигде не обнаружены. В течение раннего триаса родовой и семейственный состав кораллов изменился почти на 100%, т. е. значительно больше, нежели в течение всего позднего палеозоя (девон —

пермь). Материалы по эволюции кораллов великолепно подтверждаю вывод Д. Г. Симпсона [20] о том, что в критических условиях таксоны либо вымирали, либо эволюционировали настолько быстро, что промежуточных форм было крайне мало и их не удастся найти в ископаемом состоянии. Поэтому наряду с видимой эволюцией, которую мы наблюдаем в филогенетических рядах, существовала другая, протекавшая во много раз быстрее, нежели эволюции крупных популяций, при которых внезапно возникали новые семейства, отряды, классы животных и растений.

В конце кризисов — в начале эпох процветания — новые крупные таксоны (ранга семейств и выше) возникали внезапно, а в течение эпох процветания одни роды и семейства возникли внезапно, а другие — постепенно. Например, между силурийскими представителями рода *Favosites* и девонским родом *Thamnopoia* очень много промежуточных форм, хотя эти два рода почти все специалисты относят к разным семействам. Много промежуточных форм имеется между аулопоридами и сирингопоридами. В то же время между раннедевонским родом *Rudakites* и всеми другими родами табулят промежуточные формы обнаружить не удалось, хотя представителей *Rudakites* в изученном регионе собрано более 1000 экз.

Кризисы в эволюции кораллов и аммоноидей были приурочены к наиболее крупным перестройкам органического мира в целом. Так, в конце девона — начале карбона биосфера существенно изменилась. Процветавшие в девонском периоде строматопораты, тентакулиты и многие другие группы исчезли или стали очень редкими. В раннем карбоне очень пышно развилась наземная растительность и впервые в истории Земли завоевали сушу животные. Произошли существенные изменения в таксономическом составе фораминифер, мшанок, брахиопод и других групп морских беспозвоночных. Например, среди фораминифер появился крупнейший их отряд *Fusulinida*, процветавший в карбоне — перми, который по своей численности, суммарному биообъему, размерам особей и таксономическому разнообразию во много раз превзошел всех остальных палеозойских фораминифер, вместе взятых. Существенные перестройки органического мира были приурочены также к границам между палеозоем и мезозоем, триасом и юрой, мелом и палеогеном.

О ПРИЧИНАХ КРИЗИСОВ

Неравномерность (этапность) развития у стенобиотных организмов выражена значительно сильнее, чем у эврибиотных. Сравнение кризисов кораллов и кризисов аммоноидей во времени показывает, что они проявлялись независимо друг от друга, но были вызваны одной общей причиной, которая каждый раз действовала глобально и периодически повторялась через определенные промежутки времени. Разберем некоторые возможные причины кризисов.

Одни только внутренние (обусловленные генетически) особенности эволюции кораллов и аммоноидей не могли быть главной причиной кризисов, потому что кораллы и аммоноидеи развивались существенно различно. Аммоноидеи эволюционировали в несколько раз быстрее, чем кораллы. Да и внутри кораллов разные их семейства и отряды развивались с различной скоростью. Тем не менее кризисы кораллов и аммоноидей строго приурочены к одним и тем же геохронологическим уровням, разделяющим одни и те же этапы развития органического мира.

Хищничество, паразитизм, конкуренция и другие биотические факторы не могли быть главной причиной кризисов ни в одной из этих групп, потому что кораллы и аммоноидеи обитали в разных условиях, в разных биотопах и вели различный образ жизни (первые были бентосными животными, а вторые активно плавали). Периодическое и всегда сопряженное появление в глобальном масштабе таких хищников или паразитов, полностью уничтожавших большинство видов, родов и семейств кораллов и аммоноидей и не приносящих вреда многим другим группам, обитавшим вместе с ними, очень мало вероятно.

Случаи вытеснения одних таксонов другими, более совершенными, не имели главного значения в эволюции кораллов. В эпохи процветания возникало много новых родов и наряду с ними существовали многие ранее возникшие. Вымирание значительной части родов и семейств приурочено к определенным эпохам, когда общая численность и таксономическое разнообразие уменьшались. Наиболее существенные смены происходили во время кризисов, когда численность и наблюдаемое таксономическое разнообразие были минимальными.

Кораллы и аммоноидеи были стенобионтными организмами и очень чутко реагировали на изменения абиотических условий, поэтому главной причиной кризисов в их историческом развитии, скорее всего, были абиотические изменения. Это тем более вероятно, потому что подобные, очень крупные и периодически повторяющиеся кризисы не характерны для эврибионтных организмов, таких, как значительная часть двустворок (рис. 1), гастропод, остракод и др.

Похолодания, изменения солености воды и т. п. не могли быть причинами кризисов кораллов и аммоноидей, потому что кризисы кораллов могли происходить в эпохи процветания аммоноидей и наоборот.

Геотектонические движения, связанные с ними трансгрессии, регрессии и другие палеогеографические изменения не были причинами кризисов, потому что горообразовательные процессы в разных регионах проявлялись различно и асинхронно, а каждый кризис кораллов и каждый кризис аммоноидей проявлялся глобально, синхронно и независимо от того, преобладали ли в это время морские трансгрессии или регрессии. Например, фаменский кризис кораллов и турнейский кризис аммоноидей произошли во время обширных трансгрессий, а позднепермский (татарский) кризис аммоноидей и раннетриасовый кризис кораллов — во время регрессии и т. д.

Космические катастрофы, вызванные столкновениями Земли с другими крупными небесными телами и т. п. (если такие явления на самом деле и были), не были причинами кризисов, потому что они начинались постепенно и в разных группах точно не совпадали во времени. Например, в фаменский кризис кораллов процветали аммоноидеи, а перед этим кризисом в течение 15—20 млн. лет (конец живета — начало фамена) исчезновение родов и семейств кораллов резко преобладало над их возникновением. Обстоятельный критический разбор этой гипотезы приведен Л. П. Татариновым [18].

Одной из наиболее вероятных причин неравномерности эволюции животных и растений является космическая радиация. Кораллы и аммоноидеи были стенобионтными организмами. Они могли реагировать и на изменения космической радиации. Это тем более вероятно потому, что у стенобионтных организмов эволюция шла значительно неравномернее, чем у эврибионтных (рис. 1). Например, среди кораллов в раннем силуре возникло приблизительно 150 родов, в позднем силуре — 80, раннем девоне — 200, среднем девоне — 100, позднем девоне — 20, раннем карбоне — 210, среднем карбоне — 70, среднем триасе — 22, позднем триасе — 60, ранней юре — 10(?), средней юре — 180 и т. д. Все кризисы кораллов и аммоноидей строго приурочены к определенным геохронологическим уровням, к ним же приурочены и другие крупнейшие биособытия. Эти уровни разделяют естественные этапы развития органического мира. Этапность развития животных и растений может быть объяснена вращением Солнечной системы вокруг центра галактики. Земля в течение галактического года попадала в разные пространства галактики с неоднородной космической радиацией, которая различно действовала на развитие животных и растений, причем наиболее эффективно на чувствительные к абиотическим изменениям стенобионтные организмы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Васильюк Н. П., Качанов Е. И., Пыжжянов И. В.* Палеобиогеографический очерк каменноугольных и пермских целентерат // Закономерности распространения палеозойских кораллов СССР. Тр. II Всесоюз. симпоз. по изучению ископ. кораллов СССР. Вып. 3. М.: Наука, 1970. С. 45—60.

2. Горский И. И. Кораллы среднего карбона западного склона Урала. М.: Наука, 1978. 223 с.
3. Дегтярев Д. Д. Распределение кораллов в разрезе каменноугольных отложений Урала // Каменноугольные отложения восточного склона Южного Урала. Тр. Ин-та геол. и геохимии УНЦ АН СССР. Вып. 82. Свердловск, 1973. С. 206–230.
4. Дубатов В. Н. Зоогеография девонских морей Евразии // Тр. Ин-та геол. и геол.-физ. СО АН СССР. 1972. Вып. 157. 128 с.
5. Дубатов В. Н., Спасский Н. Я. Стратиграфический и географический обзор девонских кораллов СССР. М.: Наука, 1964. 140 с.
6. Ивановский А. Б. Ругозы. М.: Наука, 1975. 124 с.
7. Ивановский А. Б. Этапность и стадийность в эволюции ругоз // Палеонтол. журн. 1977. № 1. С. 3–7.
8. Ивановский А. Б., Шурыгина М. В. Ревизия ругоз Урала. Новосибирск: Наука, 1975. 44 с.
9. Ивановский А. Б., Шурыгина М. В. Ревизия девонских ругоз Урала // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 186. М.: Наука, 1980. 64 с.
10. Лаврусевич А. И., Пыжьянов И. В. Родовые ассоциации ругоз Тянь-Шаня, Памира и Афганистана // Палеонтол. журн. 1984. № 1. С. 3–11.
11. Лелешус В. Л., Пермяков В. В. Об одной закономерности эволюции кораллов // Палеонтол. журн. 1981. № 3. С. 3–14.
12. Невеская Л. А. (отв. редактор). Состояние изученности групп органического мира: Двустворчатые моллюски. Ч. I, II. М.: Московская типография № 9 Союзполиграфпрома, 1975. 748 с.
13. Пермяков В. В. Геологические циклы и развитие кораллов в мезозое и кайнозое // Ископаемая фауна и флора Украины. Материалы 3 сессии Украинского палеонтол. о-ва. Киев: Наук. думка, 1983. С. 108–113.
14. Руженцев В. Е. Принципы систематики, системы и филогения палеозойских аммонойд // Тр. Палеонтол. ин-та. М.: Изд-во АН СССР. 1960. Т. 83. 331 с.
15. Соколов Б. С. Биостратиграфический и биогеографический обзор табулятоморфных кораллов палеозоя СССР // Геол. и геофиз. 1962. № 10. С. 53–67.
16. Соколов Б. С. Подкласс Tabulata. Подкласс Heliolitoidea // Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М.: Изд-во АН СССР. 1962. С. 192–285.
17. Спасский Н. Я. Девонские ругозы СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. 344 с.
18. Татаринцев Л. П. Очерки по теории эволюции. М.: Наука, 1987. 252 с.
19. Hill D., Part F. Coelenterata Supplement 1. Rugosa and Tabulata // Treatise on Invertebrate Paleontology. Geol. Soc. Univ. Kansas. Kansas. 1981. V. 1. 2. 762 p.
20. Simpson G. G. The Major Features of Evolution. Columbia Univ. Press. N. Y.; L.: Fifth printing, 1969. 434 p.

Институт геологии АН ТаджССР
Душанбе

Поступила в редакцию
6.V.1988