

Fe
у р
слу
ра.
ноч
M.
же
ри

ни
пр
тел
дус
ем

те.
и
яв
мо
ис
ме
а

лс
А
«к
ж
ко
ра
ш
пс
кп
по
лн
К
с
к
ф
к
р
н
с
к
С
с
т
и

Е. И. КУЗЬМИЧЕВА

(Москва. Университет им. М. В. Ломоносова)

БИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАННЕМЕЛОВЫХ СКЛЕРАКТИНИЙ

Экология современных склерактиний изучена сравнительно хорошо [16—19, 23 и др.]. К сожалению, этого нельзя сказать о мезозойских, в частности раннемеловых склерактиниях. Сведения об условиях их обитания и образе жизни малочисленны и разрознены, причем касаются преимущественно влияния батиметрического, эдафического и других абиотических факторов. Биотические же взаимоотношения склерактиний в основном были вне поля зрения исследователей.

В статье приведены данные наших палеоэкологических наблюдений над остатками склерактиний из нижнемеловых отложений Советских Карпат, Горного Крыма, Закавказья и Средней Азии, позволяющие судить о прижизненных и посмертных связях этих организмов.

В методическом отношении мы руководствовались указаниями Р. Ф. Геккера [2, 3], использовали опыт, накопленный исследователями палеоэкологии других групп организмов — О. С. Вяловым [1], Б. П. Марковским [10]; Д. П. Найдиным [11]; Ю. И. Кацом [4] и другими.

Прижизненные связи склерактиний с другими организмами. Наиболее существенным биотическим фактором является пища. Ее отсутствие, несмотря на прочие благоприятные для жизни условия внешней среды, неизбежно приводит к гибели организмов.

Выяснение пищевых связей на ископаемом материале представляет большую, иногда практически непреодолимую сложность. Имеющиеся представления основываются главным образом на аналогии с современными в той или иной степени родственными организмами.

Современные мадрепоровые кораллы пытаются растительным и животным детритом, простейшими и мелкими ракообразными. В настоящее время нет оснований полагать, что мезозойские склерактинии пользовались иной пищей.

Указанные продукты питания изобилуют в фациях рифов и других крупных органогенных построек, характеризующихся разнообразием систематического состава склерактиний. Но даже в этой оптимальной обстановке не могли не проявиться индивидуализированные условия питания полипов, зависящие от их ориентировки, размеров и взаиморасположения в колониях. Несомненно, расположение полипов на некотором расстоянии способствует захвату пищи, приносимой током воды во взвешенном состоянии. И наоборот, сближенные полипы, находящиеся в большом количестве на одном уровне, оказываются в неблагоприятных условиях. Примером борьбы за пищу могут служить массивные колонии склерактиний *Styliina cretai* Ргев. из альбских отложений Центральных Кызылкумов, характеризующиеся расположением кораллитов (полипов) на различном уровне по отношению к чашечной поверхности (табл. I, фиг. 1). Аналогичное явление мы наблюдаем и у дендроидных тамнастерионидных колоний *Tamnoseris cf. arborescens*

Felix из валанжина Крыма. Этот адаптивный признак сохраняется и у ряда современных склерактиний.

Другим приспособлением для захвата большого количества пищи служило, на наш взгляд, внутричашечное почкование у одиночных кораллов. Например, в берриасском ярусе Горного Крыма наряду с одиночными формами *Montlivaltia kaufmani* Kobу, *M. crimea* Kusm., *M. conica* Kusm. и другими встречаются формы, принадлежащие этим же видам, но отличающиеся от первых возникновением вокруг материнского организма ряда дочерних чашек.

Д. В. Наумов и Ф. А. Пастернак [12] склонны объяснить это влиянием повышенного содержания в воде илистых частиц. Возразить против этого предположения трудно, так как указанные виды действительно обитали на илистом органогенном-обломочном субстрате [6]. Следует заметить, что увеличение притока воды, обусловленное появлением дочерних почек, способствует интенсификации дыхания и питания.

Среди современных склерактиний широко развито явление сожительства с другими организмами, называемое синойкией*, симбиозом** и паразитизмом. Наиболее распространенным типом взаимоотношений является синойкия, а наиболее редким — паразитизм.

Наблюдения этих явлений на ископаемом материале не всегда возможны, они связаны с трудоемкими и кропотливыми лабораторными исследованиями. Нам удалось наблюдать синойкию и симбиоз раннемеловых склерактиний, относящихся к разным родам, друг с другом, а также с гидроидными, червями-трубокожилами и устрицами.

На табл. I, фиг. 2 изображена ранняя стадия роста кустистой колонии склерактиний внутри массивной колонии *Clausastraea saltensis* Al., причем частичное проникновение септокост последней в полость «квартиранта» свидетельствует о прижизненном характере этого сожительства.

Обнаружено нами также обитание колонии склерактиний внутри колонии *Chaetetida*. Очень часто удается обнаружить сожительство раннемеловых склерактиний и червей-трубокожилов. На примере большого количества колоний можно проследить, как почкающиеся полипы постепенно окружали трубки морских червей, прикрепившихся к их краям; через некоторое время трубки были в центре колонии.

В других случаях черви-трубокожилы, прикрепившиеся к чашечной поверхности колонии, заглушали в процессе роста развитие полипов, либо вынуждали их обволакивать трубку, изменяя свою конфигурацию, но сохраняя жизнеспособность.

У одиночных склерактиний *Montlivaltia kaufmani* Kobу, *M. crimea* Kusm., *M. conica* Kusm. также отмечено разнообразное сочетание с червями-трубокожилами. Обычно черви-трубокожилы прикреплялись к чашечной поверхности. Они либо кольцом окружали чашку (табл. II, фиг. 1), либо росли вместе с кораллом и были ориентированы вертикально по его стенке (табл. II, фиг. 2). В этом случае при ускоренном росте кораллита вширь наблюдается обволакивание трубок червей мягкой тканью с последующим искривлением септ (табл. I, фиг. 3).

Ископаемый материал не всегда позволяет судить о выборочности постоянных форм обитания одних организмов по отношению к другим. Отсутствовали данные и о мезозойских склерактиниях. Однако недавно в Горном Крыму нам удалось обнаружить явление синойкии берриасских червей-трубокожилов и одиночных кораллов *Montlivaltia*; встречающиеся в большом количестве совместно с *Montlivalt-*

* Синойкия — совместное существование двух организмов при активной заинтересованности одного из них, но без взаимного вреда.

** Симбиоз — совместное существование двух организмов, приводящее к взаимной выгоде, но без активной заинтересованности одного из них.

tia кораллы *Paramontlivaltia* не несут никаких следов сожительства с червями-трубокожилами. Высшим типом сожительства у современных кораллов является симбиоз с водорослями-зооксантеллами [14].

Важную роль в развитии склерактиний и других бентосных организмов играет борьба за пространство; теснота поселения нередко приводит к гибели одного из конкурентов.

Исследования раннемеловых склерактиний показали, что тесное поселение нередко приводило к существенному изменению формы скелета. Так, в раннеготеривских биогермах окрестностей с. Мазанки (Крым) нами обнаружено две экологические морфы *Styliina fruticulosa* K u s m., возникновение которых, несомненно, было вызвано различными условиями роста этих колоний. Одна из этих морф — стелящаяся — развивалась в обстановке свободного роста в ширь, другая — дендровидная — была стеснена, это и обусловило возникновение выступов на ее поверхности.

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

Очень любопытны случаи слияния двух экземпляров одиночных форм *Montlivaltia crimea* K u s m., развивавшихся в очень близком соседстве друг с другом, в единый коралл (табл. II, фиг. 3).

На отдельных участках боковой поверхности некоторых экземпляров одиночных склерактиний *Montlivaltia* sp. из берриаса Горного Крыма, лишенных эпитехи, наблюдается разнообразное искривление септ и развитие известковых микроноздреватых образований (табл. II, фиг. 4; табл. II, фиг. 4). Мы полагаем, что это явление обусловлено прижизненными травмами (может быть, укусами хищников) и последующим их залечиванием либо деятельностью неизвестных паразитировавших организмов.

Посмертные связи склерактиний с другими организмами. После гибели склерактиний их скелеты играли роль субстрата для различных представителей бентоса. Наиболее часто на колониях раннемеловых склерактиний поселялись известковые водоросли, остатки которых имеют вид бесцветных корочек или слоистых обволакиваний. Особенно много водорослевых обволакиваний на стволах кустистых и дендровидных колоний *Thecosmilia tobleri* K o b y, *Styliina fruticulosa* K u s m., *Thamnoseris* cf. *arborescens* F e l i x, *Microsolena kugleri* W e l l s, порой затрудняющих определение их систематической принадлежности. Часто в качестве обволакивающих организмов выступают известковые губки, строматопороиды, хететиды.

Скелеты склерактиний после гибели полипов служили хорошим субстратом для прикрепления агглютинирующих фораминифер *Litotuba* sp., *Bdelloidina* sp. * (табл. II, фиг. 5), мшанок из родов *Stomatopora* (табл. I, фиг. 5; табл. II, фиг. 6) и *Beremicea* **, червей-трубокожилов — *Serpula*, *Spirorbis*, тецидных брахиопод и устриц.

Все перечисленные эпибионты, кроме агглютинирующих фораминифер и тецидных брахиопод, распространены на склерактиниях, обитавших как в фации биогермов, так и глинистых органогенно-обломочных известняков. Раковины же агглютинирующих фораминифер встречены нами лишь на колониях склерактиний из нижнебарремских биогермов и биостромов Малого Балхана. Остатки тецидных брахиопод обнаружены на скелетах склерактиний из валанжинских и нижне-

* Определение Т. Н. Горбачик.

** Определение В. С. Сокурова.

готеривских биогермов Горного Крыма, а также из органогенных построек Малого Балхана [8]. Прираставшие к колониям или одиночным склерактиниям раковины устриц сохраняются не всегда. Если они были уничтожены, на скелетах склерактиний можно заметить следы прикрепления, представляющие собой небольшие в поперечнике (примерно 7—10 мм) овальные нарости, утолщенные по краям, ноздреватой структуры и обычно с фиолетовым оттенком (табл. I, фиг. 6; табл. II, фиг. 7).

Среди посмертных эпифионтов раннемеловых склерактиний часто встречаются сверлящие организмы. Наиболее широко распространенным раннемеловым сверлильщиком скелетов кораллов являются двусторчатые моллюски-литодомусы (табл. I, фиг. 7, 8). Часто следы их деятельности прослеживаются на колониях склерактиний из базального горизонта альбского яруса Центральных Кызылкумов [13, 7], на нижнеготеривских органогенных постройках Юго-Западного Крыма (с. Трудолюбовка и др.), а также баррем-аптских органогенных постройках Мармарошской зоны Карпат [5, 9].

На втором месте по распространению стоят, по-видимому, следы сверлений усоногих раков *Brachyzapfes elliptica* Codez. Впервые они были описаны в работах [15, 22]. Эти сверления эллипсоидальных очертаний, с одним заостренным и другим расширенным концом. В продольном сечении они сходны с несколько искривленной колбочкой (табл. I, фиг. 9; табл. II, фиг. 8). Размеры описываемых сверлений невелики — в поперечнике 1—1,5 мм, глубина 1,5—1,8 мм.

Следы сверлений *Brachyzapfes* наиболее часто встречаются на колониях и одиночных кораллах из альбских отложений Центральных Кызылкумов и нижнеготеривского биострома в окрестностях с. Трудолюбовки (Крым). Несколько меньше их на колониях из других местонахождений раннемеловых органогенных построек юга СССР.

Довольно широко распространены на скелетах раннемеловых склерактиний своеобразные следы сверлений губки *Clione* (табл. II, фиг. 9).

Зоологи, изучающие современные коралловые рифы, отмечают огромную разрушающую роль известковых водорослей [20, 21, 24].

Определение же этих следов жизнедеятельности на современном и особенно ископаемом материале затруднено значительным сходством их со сверлением грибов, губок и мшанок.

На ряде колоний *Heliocoenia* sp. из валанжинских биогермов Юго-Западного Крыма (с. Высокое) различимы следы сверлений, напоминающие таковые известковых водорослей из рода *Abelia* (табл. II, фиг. 10), а на колониях *Actinastreaa colliculosa* Tautsch. и *Ellipso-coenia plana* (Фром.) — из нижнеготеривского биострома (с. Трудолюбовка) и *Mesomorpha pjanovskae* Kust. из альба Центральных Кызылкумов — из рода *Girvanella*.

Хотя сверления известковых водорослей изучены недостаточно, создается впечатление, что в раннемеловую эпоху разрушающая деятельность этих организмов в фациях органогенных построек не была столь интенсивной, как в современных коралловых рифах.

Кроме описанных, на скелетах некоторых раннемеловых склерактиний обнаружены следы деятельности организмов-сверлильщиков неразъясненного систематического положения (табл. II, фиг. 11).

Наиболее широко распространены сверления, напоминающие прямые или несколько искривленные ножевые порезы, протяженностью от 5 до 30 мм, шириной 0,5—1,2 мм и глубиной 0,8—1,2 мм. Они отмечены нами на одиночных и колониальных склерактиниях из берриаса, валанжина и нижнего готерива Горного Крыма, нижнего баррема Закавказья и Малого Балхана (табл. II, фиг. 11б).

Иной формы нами встречены и изображены сверления на эпитеке берриасских *Montlivaltia kauftmani* Kobu и M. sp. из Горного Крыма.

Они представляют собой цепочки углублений, каждое напоминает сверление усоногих раков *Brachygraptes elliptica* Codez, но отличается более резко выраженным треугольными очертаниями. Общая протяженность этих цепочек колеблется от 8 до 20 мм; размеры же отдельных сверлений: длина 0,8—1 мм и глубина 1,3—1,5 мм.

ЛИТЕРАТУРА

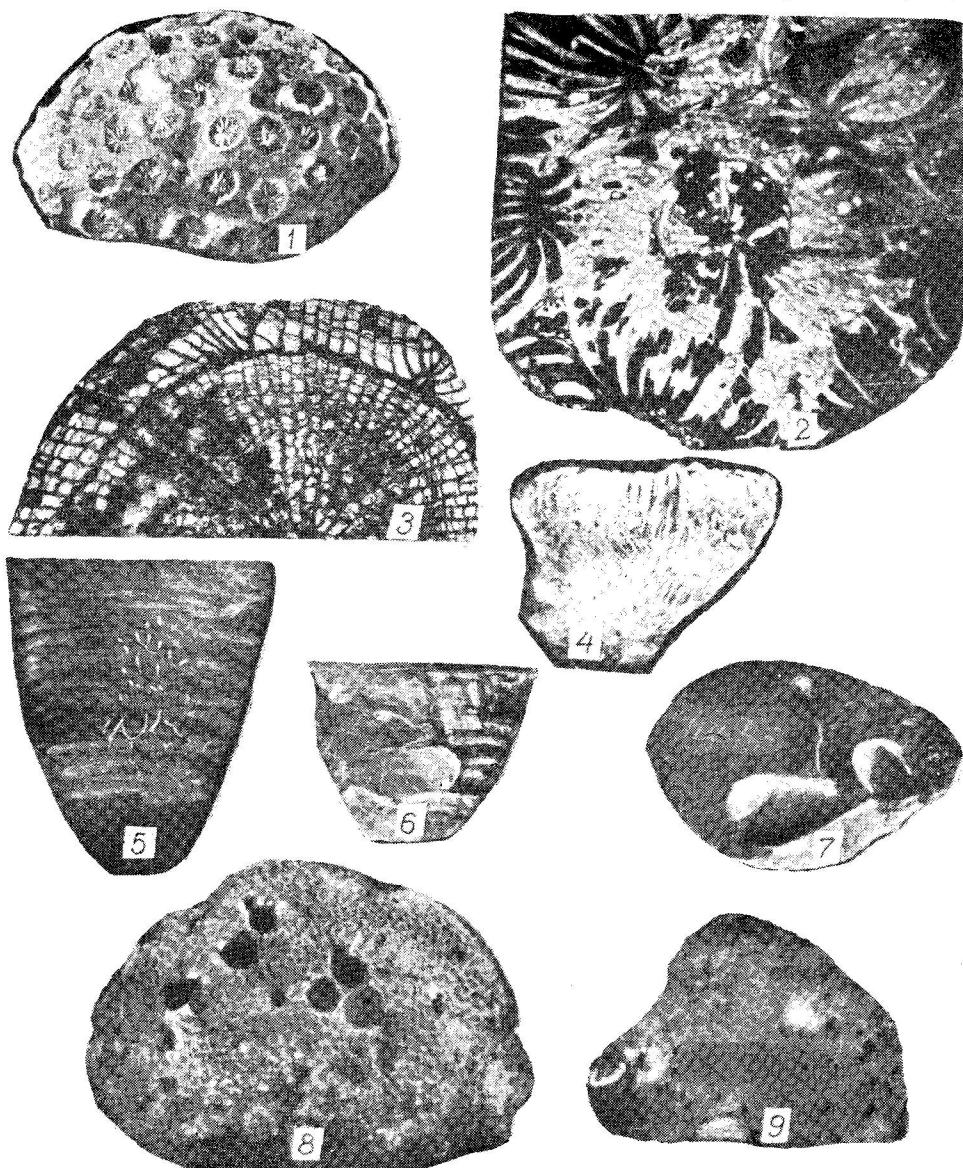
1. Вялов О. С. Следы жизнедеятельности организмов и их палеонтологическое значение. «Наукова думка», Киев, 1966.
2. Геккер Р. Ф. Введение в палеэкологию. Госгеолтехиздат, М., 1957.
3. Геккер Р. Ф. О прижизненных связях организмов геологического прошлого. Сб. «Организм и среда в геологическом прошлом». «Наука», М., 1966.
4. Кап Ю. И. Новые данные о биотических взаимоотношениях позднемеловых брахиопод и использование их для целей палеогеографии. Материалы Харьковского отдела географического о-ва СССР, вып. 4, 1967.
5. Круглов С. С., Кузьмичева Е. И. Новые данные о фауне кораллов Мармарошских Утесов (Закарпатье). Палеонтол. сборник, № 5, вып. 2. Изд-во Львов. ун-та, Львов, 1968.
6. Кузьмичева Е. И. Новые виды ранневаланжинских одиночных склерактий Горного Крыма. Палеонтол. журнал, 1963, № 3.
7. Кузьмичева Е. И., Пьяновская И. А. Новые местонахождения альбских кораллов в Центральных Кызылкумах. ДАН АН СССР, т. 183, 1968, № 1.
8. Кузьмичева Е. И., Прозоровский В. А. Барремские органогенные постройки Западной Туркмении. Бюлл. МОИП, отд. геол., 1968, № 1.
9. Кузьмичева Е. И., Чернов В. Г. Кораллы нижнемеловых отложений Советских Карпат. Тезисы докладов V научной конференции геол. ф-та МГУ, 1970.
10. Марковский Б. П. Биотические взаимоотношения. «Методы биофациального анализа». «Недра», Л., 1966.
11. Найдин Д. П. Морфология и палеобиология верхнемеловых белемнитов. Изд-во МГУ, М., 1969.
12. Наумов Д. В., Пастернак Ф. А. Тип кишечнополостные. В кн.: «Жизнь животных», т. 1. «Просвещение», М., 1968.
13. Пьяновская И. А., Геккер Р. Ф. Скалистые берега и каменное дно мелового и палеогенового морей в Центральных Кызылкумах и их население. Сб. «Организм и среда в геологическом прошлом». «Недра», М., 1966.
14. Boschma H. The nature of association between Anthozoa and Zooxanthellae. Nat. Ac. Sci. Proc., II, pp. 65—67, 1925.
15. Codez J., Saint-Seine R. Revision des Cirripedes Arcothoraciques fossiles. Bull. Soc. Geol. France, Ser. 6, p. 699—719, 1957.
16. Dana J. D. Corals and coral islands. New York, 1872.
17. Edmondson C. H. The ecology of on Hawaiian coral reef. B. P. Bishop Mus., Bull. N 45, 64 р., 1928.
18. Gardiner J. S. The ecology of solitary corals. John Murray Exped., Sci. Rep., 6, p. 243—250, 1939.
19. Gravier C. Sur quelques animaux parasites ou commensaux de madrepores du genre Galaxea Oken. Ac. Sci. Paris, C. R., 152, p. 210—212, 1911.
20. Mägdefrau K. Lebensspuren fossilen «Bohr» organismen. Beitr. zur naturfondl. Forsch. in Südwestdeutschland. B. II, H. I, S. 53—67, 1937.
21. Pia J. Die Kalklösenden Thallophyten. Archiv für Hydrologie. XXI, Stuttgart, 1937.
22. Seilacher A. Swimming habits of belemnites-recorded by boring barnacles. Palaeogeography, Palaeoclim., Palaeoecol. Amsterdam, 4, N 4, p. 279—285, 1968.
23. Vaughan T. W., Wells J. W. Revision of the suborders families and Genera of the Scleractinia. Geol. Soc. America sp. Pap., N 44, 1943.
24. Voigt E. Der Nachweis des Phytals durch Epizoen als Kriterium der Tiefe vorzeitlicher Meere. Geol. Rundschau, Bd. 45, Hf. I, S. 97—119, 1956.

E. I. KUSMICHEVA

BIOTIC INTERRELATIONS OF EARLY CRETACEOUS SCLERACTINIA

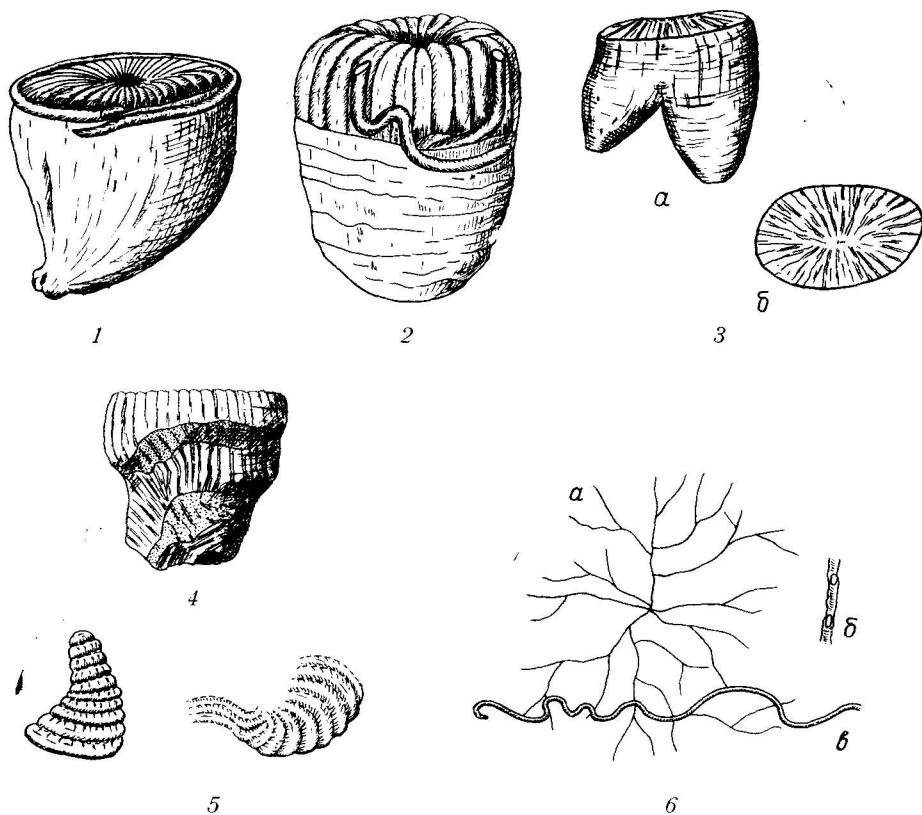
Summary

Paleoecological observations of Scleractinia remains from the Lower Cretaceous deposits in the Soviet Carpathians, the Mountain Crimea, Trans-Caucasus and Middle Asia made it possible to elucidate their interrelations both during their life-cycles and after they died.



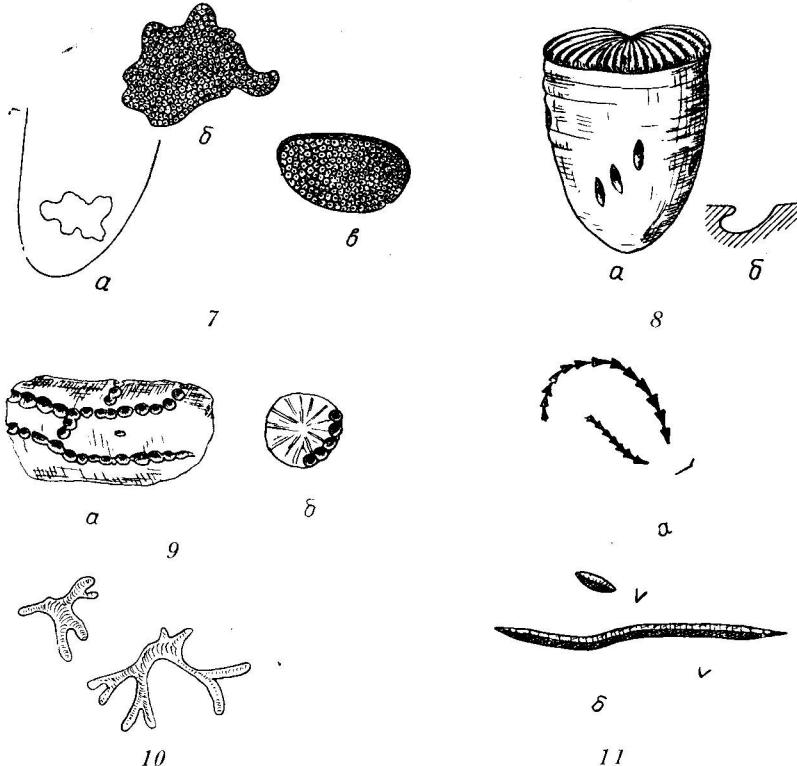
Фиг. 1. *Styliina cretai* Rgev. Неравномерная приподнятость кораллитов в колонии. Центральные Кызылкумы, хребет Кульджуктау вблизи совхоза Дженгельды, базальный горизонт альба, № 103/393, × 2. Фиг. 2. Сожительство кораллов *Clausastraea saltensis* A.H. и рапией стадии развития кустистого. Юго-Западный Крым, р. Бельбек, с. Н. Голубинка, валанжин, № 14/1119, × 1,5. Фиг. 3. Сожительство одиночного коралла *Montlivaltia kaufmani* Kobу и червей-трубокожилов. Юго-Западный Крым, р. Бельбек, с. Солнечноселье, берриас, № 14/2979. Фиг. 4. Искривление сент у *Montlivaltia* sp. в результате травмы или деятельности неизвестных паразитирующих организмов. Юго-Западный Крым, р. Бельбек, с. Н. Голубинка, берриас, № 14/2360. Фиг. 5. Мишанка *Stomatopora* sp. на одиночном коралле *Montlivaltia kaufmani* Kobу. Центральный Крым, р. Бештерек, с. Соловьевка, берриас, № 14/2985. Фиг. 6. Следы прикрепления устрицы на одиночном коралле *Paramontlivaltia valanginensis* Kust. Центральный Крым, р. Сарысу, с. Балки, берриас, № 14/3279. Фиг. 7. Следы сверления двустворки-литодомуса на колонии *Mesomorpha pjanovskae* Kust. Центральные Кызылкумы, восточное окончание хребта Кынгыртау, пос. Шурук, базальный горизонт альба, № 103/394. Фиг. 8. Следы сверления двустворки-литодомуса колонии *Actinastraea* sp. Центральные Кызылкумы, хребет Кульджуктау, вблизи совхоза Дженгельды, базальный горизонт альба, № 14/2660. Фиг. 9. Следы сверления усоногого рака *Brachygarces elliptica* Sodez на колонии *Ellipsocoenia taurica* Kага k. Юго-Западный Крым, Бодрак, с. Трудолюбовка, нижний горизонт, № 14/2068.

ТАБЛИЦА II



Фиг. 1. Трубка червя *Serpula*, окружающая кольцом чашечный край одиночного коралла *Montlivaltia conica* Куст. Берриас Центрального Крыма. Фиг. 2. Трубки червей *Serpula* sp., ориентированные вертикально у края чаши *Montlivaltia crimea* Куст. Берриас Юго-Западного Крыма. Фиг. 3. Слияние двух экземпляров одиночных форм *Montlivaltia crimea* Куст, развивавшихся в очень близком соседстве друг с другом в единий коралл. Берриас Центрального Крыма. Фиг. 4. Искривление септ у одиночного коралла *Montlivaltia* sp., вызванное травмой или прикреплением паразитирующего организма. Берриас Юго-Западного Крыма. Фиг. 5. Агглютинирующие фораминиферы *Bdelloidina* sp., прикреплявшиеся к скелетам кораллов после их смерти. Нижний баррел Малого Балхана, $\times 4,8$. Фиг. 6. Мишанка *Stomatopora* sp. и червь-трубокожил *Serpula* sp. на одиночном коралле *Montlivaltia kaufmani* Кобу. а — колония *Stomatopora* sp.; б — часть ветви колонии *Stomatopora*, $\times 8$; в — *Serpula* sp. Берриас Юго-Западного Крыма, $\times 8$.

Продолжение таблицы II



Фиг. 7. Различной формы следы прикрепления устриц на скелетах склерактиний: *a* — участок одиночного коралла со следом прикрепления; *б*, *в* — следы прикрепления ноздреватой структуры. $\times 2$. Берриас Центрального Крыма. Фиг. 8. Следы сверления: *а* — усоногого рака *Brachygraptes elliptica* Codez на одиночном коралле *Montlivaltia crimea* Kusm., $\times 1,6$; *б* — продольное сечение следа сверления, $\times 1,6$. Берриас Центрального Крыма. Фиг. 9. Следы сверлений губки *Clione*: *а* — на обломке колонии коралла из нижнего гортерива Крыма; *б* — на чашечной поверхности одиночного коралла из берриаса Юго-Западного Крыма, $\times 2$. Фиг. 10. Следы сверлений на колонии *Actinastrea colliculosa* Tautsch., напоминающие следы сверлений водоросли *Abeliella*, $\times 1,2$. Нижний гортерив Юго-Западного Крыма. Фиг. 11. Следы сверлений на скелетах склерактиний невыясненного систематического положения: *а* — на эпитеке *Montlivaltia kaufmani* Kobу, $\times 1,6$. Берриас Юго-Западного Крыма; *б* — сверления, напоминающие ножевые порезы, на одиночных и колониальных кораллах, $\times 2,4$.

МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ
РЕСПУБЛИКАНСКИЙ НАУЧНЫЙ СБОРНИК

Кн. 9

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ
СБОРНИК

№ 9

ВЫПУСК 1

ИЗДАТЕЛЬСТВО ЛЬВОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

1972