

Н.В. СЕННИКОВ



ГРАПТОЛИТЫ ПАЛЕОЗОЯ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

систематика
филогения
биохронология
биологическая природа
палеозоогеография



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ОБЪЕДИНЕННЫЙ ИНСТИТУТ ГЕОЛОГИИ, ГЕОФИЗИКИ И МИНЕРАЛОГИИ
Труды, вып. 826

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
SIBERIAN BRANCH
UNITED INSTITUTE OF GEOLOGY, GEOPHYSICS AND MINERALOGY
Transaction, issue 826

N. V. SENNIKOV

**PALEOZOIC GRAPTOLITES
FROM THE CENTRAL SIBERIA
SYSTEMATICS, PHYLOGENY, BIOCHRONOLOGY,
BIOLOGICAL NATURE, PALEOZOOGEOGRAPHY**

Responsible editor
Doctor E. A. Yolkin

**PUBLISHED BY SIBERIAN BRANCH
SPC UIGGM SB RAS
NOVOSIBIRSK 1996**

Н. В. СЕННИКОВ

**ГРАПТОЛИТЫ ПАЛЕОЗОЯ
СРЕДНЕЙ СИБИРИ**

**СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ, БИОХРОНОЛОГИЯ,
БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА, ПАЛЕОЗООГЕОГРАФИЯ**

Научный редактор
д. г.-м. н. Е. А. Елкин

ИЗДАТЕЛЬСТВО СО РАН
НИЦ ОИГГМ
НОВОСИБИРСК 1996

УДК 563.719:551.73(571.1)
С313

Сенников Н. В. Граптолиты палеозоя Средней Сибири (систематика, филогения, биохронология, биологическая природа, палеозоогеография) / РАН, Сиб. отд-ние, Объед. ин-т геологии, геофизики и минералогии. Науч. ред. д. г.-м. н. Е. А. Елкин. Новосибирск: Изд-во СО РАН, НИЦ ОИГГМ, 1996. 227 с.

ISBN 5-7692-0003-0

В работе аргументируется выделение серии из восьми Региональных зональных граптолитовых шкал по кембрию, ордовику и силуру Горного Алтая, Салаира, Сибирской платформы и Тувы, являющихся высокоинформативной основой для повышения точности корреляции местных стратиграфических подразделений внутри регионов и достоверного сопоставления с высокой разрешающей способностью горизонтов Региональных стратиграфических шкал с ярусными подразделениями Международной стратиграфической шкалы. Показано, что взаимоотношения комплексных зон в зональных граптолитовых шкалах являются отражением синхронных морфологических изменений в независимых филогенетических линиях. Рассмотрены способы размножения граптолитов, их симбиотические связи, характер взаимоотношений граптолитовых сообществ со средой обитания.

Обоснованные принципы и критерии для палеозоогеографического районирования по граптолитам выявили пространственные закономерности распространения их ассоциаций в Средней Сибири. Выделены различные ранги зоохорий по этой группе фауны.

Книга предназначена для геологов, палеонтологов и стратиграфов.

Рецензент
к. г.-м. н. А. Г. Ядренкина (СНИИГГиМС)

ISBN 5-7692-0003-0

© ОИГГМ СО РАН, 1996
© Н. В. Сенников, 1996

ABSTRACT

There have been studied 370 graptolite species and subspecies related to 124 genus. They characterize of Middle and Upper Cambrian, Ordovician, Lower Silurian and Lower Devonian deposits, which are outcropped on a territory of Central Siberia. Regional graptolite zonal scales have been proposed for the first time: (1) Middle and Upper Cambrian, Ordovician and Lower Silurian of Siberian platform, (2) Ordovician of Salair, (3) Lower Silurian Salair and Tuva. Significant refinements of the Gorny Altai Ordovician and Lower Silurian zonal scales are made.

Regional graptolite zone stratotypes and reference sections for sets of zones are defined. The local zones established in particular sections, are incorporated in their general regional succession on the basis phylogenetic lineages that include species group taxa. The analysis of morphological changes in phylogenesis of Ordovician and Silurian graptolites is given. It was established, that such changes in many graptolite phylogenetic lineages of graptolites occur simultaneously. Phylomorphogeneses testify of an evolutionary nature of earlier established on the empirical basis assemblage zones. On some stratigraphical intervals (Arenigian, Lower and Middle Llandoveryan and others), the regional zonal scales are represented by phylozone sets.

Analysis of data about ways of graptolite reproduction is given as well as a new information about this topic is submitted. There have been considered the proposed sexual distinctions of individual thecozooids. There were studied also sexual and asexual (vegetative) ways of a new zooid'formation in graptolite colony as well as types swimming organs and mechanisms of colony balance. For bentic graptolites, typification of the colonial forms (raincoat-like, lash-like, bush-like and others), formed at various genus taxa depending on levels (bottom, middle, high and others) of their environments is offered.

Conducted research has shown that taxonomical diversity of graptolite associations and number of their colonies can be correlated with appropriate bottom topography as well as with geochemical parameters on some elements. There have been established the lateral alignments of graptolite associations with associations of other planctonic organisms (acritarchs and chitinozoans). Graptolites, as zooplankton, were intermediate (primary consumer) in a food chain of marine paleocenoses between such primary producers as acritarchs and chitinozoans and other consumers.

The system of levels of graptolite vital forms is suggested. In it first, initial level is zooid (siculozooid according to a graptolite terminology). To the second level is referred pseudocolony. It consists of not connected among themselves zooids, which are incorporated only by a common cover. The third integration level presents a colony or rhabdosome on a graptolite terminology. It consists of spliced zooids with common covering (or network named as reticulum, lacinia, clathria). Such zooid group of colony can have also only a common filiform framework or skeleton. The fourth level — integrated group colonies or „quasisynrhabdosome“. Separate colonies within it were initiated from connected siculozooids, produced by a single zooid. The fifth level of integration is cormidia. It presents the rhabdosome groups

of one synrhabdosome generation produced by a set of zooids. The last, sixth level of integration presents a cormus (synrhabdosome), that is supercolonial formation. The component part of cormus (synrhabdosome) during its lifetime had different functions (reproduction, maintenance of a floating, a feeding).

Graptolite paleozoogeography of the Central Siberia was carried out on the basis of a lateral differentiation of the graptolite communities. It was proposed a ranging of zoochores: site, district, region, province, domain. Advantages of a sequential generalization from the low to high ranks of zoochores are shown. Some regions and subprovinces are combined as the South-Siberian (for the Ordovician) and Siberian (for the Early Silurian) graptolite provinces.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Актуальность проблемы. Стратиграфическая основа любых геологических работ, и особенно геолого-съёмочных, требует на современном этапе изучения значительного детального расчленения и обоснования принципов дальнейшего ее совершенствования. Современную качественную основу в любых палеонтолого-стратиграфических построениях составляют зональные шкалы. Выделение зональных подразделений по различным группам фауны позволяет проводить точнейшие корреляции различных разрезов в значительно разобщенных регионах, определять их положение относительно Международной стратиграфической шкалы, а также и совершенствовать зональную основу этой шкалы.

Под термином „Средняя Сибирь“ в предлагаемой работе понимается территория, охватывающая Сибирскую платформу и складчатые сооружения юга Сибири — Алтае-Саянскую область. Таймыр не входит в понятие Средней Сибири и для него и соседствующих с ним островов Арктического архипелага применимо понятие Север Сибири. Автор понимает некоторую неопределенность в ограничениях территории Средней Сибири. Так, геологический термин Западно-Сибирская плита относится к самостоятельному понятию Западная Сибирь, в то же время понятие Средней Сибири включает в себя районы Восточной Сибири (широко употребляемый термин), Южной Сибири (крайне редко используемое понятие) и Центральной Сибири (практически не встречающееся обозначение).

Объектом работы являются граптолиты и содержащие их палеозойские толщи Средней Сибири. Несмотря на то, что граптолиты — одна из важнейших групп как для разработки конкретных зональных шкал нижнего палеозоя, так и для теоретического осмысления фундаментальных вопросов стратиграфии — изучались сравнительно долго, ряд палеонтологических и стратиграфических вопросов пока не решен на необходимом высоком современном уровне. Средняя Сибирь, имеющая как платформенную (центральная часть), так и складчатую (южная часть) геологические структуры, содержит в своих разрезах богатые комплексы нижнепалеозойской фауны, в том числе граптолитов, и несет ценную информацию для понимания эволюции древних биот и палеообстановок осадконакопления в течение раннего палеозоя и соотнесения (взаимосвязки) таких сведений с новейшими данными в соседних областях знаний.

Автор работы поставил перед собой цель на основе комплексного изучения граптолитов (определение закономерностей их географического распространения, эволюционной направленности их филогенетических линий, характера симбиотических связей и реакций на изменяющиеся геохимические особенности среды их обитания) разработать региональные граптолитовые зональные шкалы кембрия, ордовика и силура основных регионов Средней Сибири: Сибирской платформы, Салаира, Горного Алтая, Тувы, а также сводных зональных граптолитовых шкал для всей Средней Сибири.

Основой для работы послужили более чем двадцатилетние авторские исследования по стратиграфии и граптолитам кембрия, ордовика и силура

Сибири. Наиболее обширные коллекции граптолитов и систематические геологические материалы были получены при совместных тематических работах с З. Е. Петруниной, Е. А. Елкиным, а также непосредственно при проведении Государственной геологической съемки масштаба 1:50 000 и 1:200 000 (ответственные исполнители А. В. Кривчиков, Л. Л. Зейферт, А. Н. Мамлин, Л. А. Гладких, В. Н. Токарев, С. П. Шокальский). Источником фактического материала явились опорные ордовикские и силурийские разрезы практически во всех структурно-фациальных зонах Горного Алтая, Салаира, Кузнецкого Алатау, Горной Шории. Материал по Сибирской платформе и Туве получен от руководителей групп по изучению палеозойских отложений этих регионов (Ю. И. Тесаков, А. В. Каныгин, Н. П. Кульков, А. Г. Ядренкина, Л. В. Огиенко). Наиболее благоприятными для изучения граптолитов и разработки зональной стратиграфии явились разрезы в Чарышско-Инской, Уйменско-Лебедской структурно-фациальных зонах Горного Алтая и в северо-западной части Бердско-Ельцовской зоны Салаира.

В качестве сравнительных данных использовались коллекции и стратиграфические материалы, полученные автором или его коллегами (Д. Л. Кальо, Т. Н. Корень, Р. Ф. Соболевская, А. И. Ким, М. В. Ерина, Ю. Е. Дмитровская, М. К. Аполлонов, С. В. Рожнов, Г. Р. Шишкина, Г. П. Абаймова, Т. В. Лопушинская, С. И. Доронина, А. В. Тимохин, В. Г. Хромых, Ю. Л. Пельман, С. У. Вагапов, Н. А. Берзин, Н. В. Оленичева, L. Teller, P. Storch, M. Kunst, J. Kraft, P. Kraft, Ge Mei-yu, Wang Xiao-feng, Chen Xu, R. V. Rickards, P. Durman, J. Talent) при полевых исследованиях и геологических экскурсиях в Эстонии, Казахстане, Узбекистане, Кыргызстане, Таджикистане, в Ленинградской, Московской и Ярославской областях Русской платформы, на Колыме и Дальнем Востоке, в Свентокшистских горах и Судетах (Польша), в Баррандиене (Чехия), в Озерном районе (Англия), в Моффате (Шотландия), в районах Юхан, Нанкин и Янгшан (Китай), в Северном Квинслэнде (Австралия).

При монографическом изучении граптолитов автор для сравнения сибирских таксонов с одноименными таксонами из других регионов изучил типовой материал, хранящийся в различных музеях: в Институте палеобиологии им. Козловского Польской АН в Варшаве, в Иегелонском университете в Кракове (Польша), в Национальном музее им. Барранда в Праге (Чехия), в Музее природы в Рикицанах (Чехия), в Нанкинском Институте геологии и палеонтологии (Китай), в Седжвикском музее в Кембридже (Англия), в Австралийском национальном музее в Сиднее, в музее Университета Макквори в Сиднее (Австралия), в Центральном геологическом музее им. Ф. Н. Чернышева в Санкт-Петербурге, в Институте геологических наук Казахской АН в Алма-Ате, в Институте геологии АН Эстонии в Таллине, в Центральном Сибирском геологическом музее в Новосибирске, в ПГО „Ташкентгеология“.

Работа выполнена в Отделе палеонтологии и стратиграфии Института геологии Сибирского отделения РАН (г. Новосибирск). Учителем и вдохновителем автора являлся профессор А. М. Обут, который заложил разрабатываемое направление и во многом predetermined грани рассматриваемого научного направления. Автор сердечно признателен ему за многолетнюю и разностороннюю совместную работу. Наиболее тесные и плодотворные контакты автор на протяжении многих лет поддерживает с Е. А. Елкиным и З. Е. Петруниной и благодарен им за содействие в осуществлении работы.

В процессе полевых работ от плодотворного сотрудничества с З. Е. Петруниной, Е. А. Елкиным, В. А. Желтоноговой, А. В. Кривчиковым, Г. Н. Воротилиной, В. И. Ивлиевой, В. Д. Ермиковым, А. А. Пузыревым, В. Г. Русских, Л. Л. Зейфертом, Л. А. Гладких, А. Н. Мамлиным, С. С. Подрядчиковым,

С. П. Шокальским, С. А. Кузнецовым, В. А. Бутенко, Т. В. Хлебниковой, В. Н. Токаревым, А. Ю. Языковым, А. А. Алексеенко, Е. Е. Перфильевым, В. Р. Савицким, Е. И. Богашенко во многом зависел успех выполнения огромного объема геологических работ. Большую помощь при обработке материала оказали советы и замечания коллег по работе — А. В. Каныгина, Ю. И. Тесакова, З. Е. Петруниной, В. А. Захарова, О. А. Бетехтиной, В. А. Лучининой. Всем перечисленным исследователям автор искренне благодарен.

Подготовка настоящей работы к печати выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 94-05-16779), фонда Сороса (International Science Foundation, грант № NPW000) и совместно РФФИ и ISF (грант № NPW300).

Глава 1. СИСТЕМАТИКА И ТАКСОНОМИЯ ГРАПТОЛИТОВ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Под систематикой автор понимает изучение, обозначение (присвоение наименования), классификацию (таксономию) граптолитов и определение их разнообразия и взаимоотношений таксонов друг с другом (соподчиненность таксонов различного ранга). Как следует из такого определения, таксономия является одним из разделов систематики и обособляется только в виде теории и практики классификационных процедур над организмами.

1.1. КРИТЕРИИ ВЫДЕЛЕНИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ЕДИНИЦ

Признаки, учитываемые при изучении граптолитов

Более чем за 150-летнюю историю исследований граптолитов различные ученые при их изучении использовали широкий круг параметров, вплоть до описания формы и размеров предполагаемых выводковых каналов для половых продуктов [Обут, 1949, 1964; Обут, Соболевская, 1968] или формы и размеров яиц и эмбрионов [Kozlowski, 1949a, 1971]. Ниже рассмотрены признаки, составляющие основу систематики граптолитов и понимания их биологической природы. При этом к анализу привлечены признаки, как правило, широко используемые граптолитологами, являющиеся общепризнанными и потенциально возможными для распознавания как в изолированном растворенном, так и в каменном материалах, а также, с одной стороны, взаимоувязанные между собой, и с другой — взаимодополняющие друг друга. Полные наборы признаков для граптолитов следует разбить на три группировки: для граптолоидей (кроме ретиолитид), для ретиолитид и дендроидей.

Граптолоидеи (кроме ретиолитид). Весь набор основных признаков, которые можно фиксировать при изучении граптолоидей (кроме ретиолитид), выглядит следующим образом: 1) наличие или отсутствие virguly; 2) форма колонии; 3) характер ветвления (построения) колоний и образования рядов тек; 4) длина колонии (или число витков спирали); 5) ширина колонии на различных участках рабдосомы (или диаметр максимального оборота спирали); 6) число тек в единице измерения на различных участках рабдосомы; 7) 2TDR — параметр для уровня какой-либо теки ($th\ n$), определяемый расстоянием от устья или от козырька над устьем предыдущей теки ($th\ n-1$) до устья (или козырька) последующей теки ($th\ n+1$) [Howe, 1983]; 8) тип (или форма) тек и его изменения на протяжении колонии; 9) размеры тек (длина, ширина устья); 10) форма и глубина экскаваций; 11) форма устьев тек и их изменения на протяжении рабдосомы; 12) устьевые образования и их изменения на протяжении рабдосомы; 13) характер налегания тек друг на друга на протяжении рабдосомы; 14) угол наклона тек к оси рабдосомы и его изменения на протяжении колонии (некоторые исследователи [Fortey, 1983] считают, что этот признак в сочетании с плотностью тек и шириной ветвей влияет на степень перекрытия тек и их длину; контроль за изменением угла наклона тек приписывается „гармонам роста“, поставляемым сикүлозооидом); 15) наличие срединной септы, ее форма и расположение в рабдосоме; 16) размеры сикүлы, ее частей (про- и метасикүлы) и положение сикүлы в рабдосоме; 17) место появления первой теки (порус); 18) характер устья сикүлы и образования на

нем; 19) наличие, форма, характер образования сикулярных и проксимальных структур (якорей, анкор, шипов, мембран и т. д.).

Ретиолитиды. Для них с их специфическим развитием тканевой структуры колоний [Lepz, Melchir, 1987; Bates, 1990; Lepz, 1993b] применимо большинство (кроме „7—10“, „13“, „14“, „17“) из перечисленных выше параметров, использующихся при изучении всех остальных граптолиитоидей. В то же время для ретиолитид следует дополнительно указать такие параметры: 20) характер редукции твердых тканей у различных частей сикулы, первых тек, всей рабдосомы; 21) наличие, форма и размеры лацинии; 22) наличие, форма и размеры клатриума; 23) наличие, форма и размеры ретикула; 24) число ячеек ретикула в единице измерения на различных участках рабдосомы; 25) наличие, форма, размеры стом и их число в единице измерения на различных участках рабдосомы; 26) ширина латеральной стенки; 27) расстояние от одной супраапертуральной балочки до супраапертуральной балочки следующей за ней теки; 28) наличие и форма медиальной балочки.

Дендроидеи. Дендроидные граптолиты, резко отличающиеся от граптолиитоидей по строению рабдосомы и тек, имеют определенные, присущие только им признаки. Конечно, некоторые „стандартные“ признаки (например, форма колонии и ее размеры) являются общими не только для всех дендроидей и граптолиитоидей, но и для многих других колониальных групп организмов. Набор признаков для дендроидей следующий: 1) форма и 2) длина колонии; 3) ширина колонии на различных участках рабдосомы; 4) наличие текоризы и ее размеры; 5) наличие сикулы и ее размеры; 6) число ветвей первого порядка, отходящих от сикулы, — 2-фуркатные (-радиатные), 3-фуркатные, 4-фуркатные рабдосомы; 7) характер ветвления (построения) колоний; 8) наличие анастомоза и его характер; 9) наличие дихотомии и ее характер; 10) наличие диссепиментов, характер их расположения и размеры; 11) размеры тек; 12) число тек в единице измерения на различных участках рабдосомы; 13) наличие различных типов тек (битеки, автотеки и столотеки); 14) характер налегания тек друг на друга на протяжении ветвей; 15) угол наклона тек к оси ветвей.

Критерии определения ранга признаков у граптолитов

Попытка строго разграничить у граптолитовых колоний признаки на видовые и более высокого ранга — родовые, семейственные — заранее обречена на провал, в связи с тем, что не какие-то определенные признаки (например, родовые) ограничивают естественную родовую таксономическую единицу, а сам род дает какие-либо характеристики отдельным колониям (индивидам) [Майр, 1971]. Таким образом, каких-либо конкретных признаков, однозначно относящихся к какому-то одному рангу таксонов (к видовому, родовому и т. д.), не должно быть. Для граптолитов такая постановка вопроса тем более правомочна, так как они составляют обширную группировку семейств, отрядов, родов. В то же время анализ опубликованных по граптолитовым сообществам материалов показывает, что прослеживается общая направленность изменения набора признаков при переходе от низших таксономических категорий к высшим: для подвидовых и видовых категорий главенствуют мерические признаки (можно измерить); для видовых и надвидовых (группа видов или подрод) категорий доминируют меристические признаки (можно сосчитать); для родовых и семейственных категорий определяющими являются признаки наличия или отсутствия каких-либо структур; для отрядных категорий важны признаки наличия или отсутствия двусторонней симметрии, а также тип строения

ультраструктуры ткани колонии. Однако какой-либо признак в одном семействе дает информацию о таксонах родового ранга, а в другом — этот же признак может быть специфическим для видовых категорий. Дополнительно заметим, что для эволюции планктонных граптолитов было указано три направления: 1) по форме и типу развития первых тек, 2) по форме тек и их пропорциям, 3) по числу, типу и положению ветвей [Bates, 1989]. Такое деление на ряд направлений эволюционных преобразований также показывает, что один и тот же признак в различных крупных таксономических группах может быть характерным для таксонов различного ранга. Отметим также и то, что при выявлении независимых признаков в граптолитовых колониях для их дальнейшего применения в таксономии использовался метод построения полей корреляции признаков. Это учтено при перечислении различных признаков, несущих информацию о каком-либо таксономическом ранге граптолитов.

Видовые признаки

Пытаясь сформулировать для граптолитов определения видовых, подвидовых и других таксономических категорий, автор отдает себе отчет в том, что он не предлагает нечто новое, а только подбирает наиболее приемлемую для граптолитологов формулировку, так или иначе уже нашедшую свое место в основополагающих работах многих специалистов. Видовая категория у граптолитов определяется как объективно существующая категория органического мира, состоящая из серии однородных (по форме и строению рабдосомы) популяций, скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство. Автор осознает, что учитывая ниже высказываемое предположение о партеногенетическом способе размножения у граптолитов, такое определение не вполне корректно. Вероятно, определение вида для граптолитов более однозначно через понимание внутреннего единства — связи в пространстве и во времени отдельных зооидов (колоний), их генераций, популяций. Развивая первую формулировку понятия вида у граптолитов, заметим, что скрещивания между популяциями различных видов или невозможны (географическая, временная, экологическая и другие изоляции), или, при допущении исключительных случаев, такое скрещивание не дает плодовитого потомства. Подавляющее большинство видов в составе граптолитовых родов являются симпатрическими. В то же время симпатричность может быть и кажущимся явлением их географического сонахождения. При географической симпатричности возможны варианты хронологической разобщенности (даже в пределах одного какого-либо зонального уровня) или экологического разделения (например, в столбе воды по глубинам для планктонных видов или на инкрустирующие, стелющиеся по дну формы и кустообразно-воздымающиеся формы у бентосных видов). Так как граптолиты — вымершая группа, то при отсутствии полных аналогов среди современных морских организмов возникают значительные трудности при определении по различным признакам ранга таксонов (видовой или подвидовой, видовой или родовой). Большую помощь в этом оказывают находки синрабдосом, в которых наблюдается значительное (до нескольких десятков) число рабдосом, безусловно относящихся к одному виду. Анализ изменчивости признаков у отдельных рабдосом из одной синрабдосомы позволяет контролировать достоверность оценки веса признака какого-либо вида.

Какие же типы видообразования были у граптолитов? Во-первых, филетическое видообразование за счет постепенного преобразования видов при воздействии мутаций и отбора. Вероятно, у дендроидных форм большинство видов возникло именно таким путем. Во-вторых, мгновенное видообразование

за счет полиплодии при партеногенезе, если считать доказанным существование партеногенетического способа размножения у граптолитов. В-третьих, постепенное видообразование при преобразованиях в популяциях (в том числе в популяциях подвидов), приводящих к возникновению репродуктивной изоляции. Только при последнем типе видообразования действовал весь спектр факторов эволюции: 1) наследственная изменчивость, 2) борьба за существование (взаимоотношения с окружающей средой), 3) отбор (выживание более приспособленных), 4) изоляция [Северцев, 1981]. Примером подобного (третьего) типа видообразования у граптолитов могут служить виды родов *Coronograptus* Obut et Sobolevskaya, *Atavograptus* Rickards, в которых наблюдаются направленные изменения признаков в отдельных подвидах внутри каждого вида, вплоть до обособления крайнего (последнего) из подвидов (точнее одной из его популяций) как самостоятельного вида. Рассматриваемый тип видообразования мог осуществляться как аллопатрическим, так и симпатрическим путем. Среди видовых признаков для граптолитов определяющими являются форма рабдосомы (или степень изогнутости ветвей), размеры сикулы, число тек в единице измерения.

Подвидовые признаки

Под подвидом у граптолитов рассматривается несколько однородных (по форме и строению рабдосомы) популяций какого-либо вида, наиболее широко встречающихся в одной ограниченной палеоакватории ареала вида, а также в определенном стратиграфическом интервале, изолируясь таким образом от других популяций данного вида. Это отражается и в морфологическом различии (по одному или двум—трем параметрам любого признака), передающемся по наследству от всех других популяций этого вида [Сенников, 1987б, 1990а]. При таком подразделении вида на подвиды сам политипический вид не становится искусственным объединением (сбором) подвидов, а продолжает оставаться серией локальных популяций, способных обмениваться и обменивающимися генами между собой, а также исключаяющих такой обмен (скрещивание) с популяциями других видов. Скрещивание у популяций подвидов одного вида, вследствие их географической или временной изолированности, затруднено, но потенциально возможно. При осуществлении скрещивания у популяций различных подвидов одного вида появляется нормальное плодовитое потомство. У девонских граптолитов такие популяции внутри подвидов одного вида могли, вероятно, контактировать без скрещивания в достаточно широких зонах перекрытия палеоакваторий обитания, хотя не исключено, что они были разделены в „столбе воды“ по глубинам обитания (экологическая изоляция). Большинство популяций девонских подвидов граптолитов относится к симпатрическим популяциям с клинальной изменчивостью признаков.

Следует отметить, что нельзя не учитывать того обстоятельства, при котором некоторые морфологические различия, возводимые в ранг подвидовых признаков, могут быть следствием полиморфизма — наличие в популяции одного вида генетически и фенотипически отличных друг от друга форм. Такое явление объясняется пестрыми условиями среды обитания и специальным приспособлением группировок форм к разным условиям существования в таких средах [Реймерс, 1991]. Необходимо оговориться, что для большинства таксонов граптолитов характерно проявление так называемого „полиморфизма тек“ внутри одной колонии. Как будет отмечено ниже, в одной колонии могут быть теки различных типов (битеки, автотеки, столотеки), а также сами морфологические формы тек при построении колонии от проксимали к дистали

постоянно меняют очертания и приобретают (или теряют) какие-либо элементы (шипы, козырьки, оттянутые устья и т. д.). В данном случае автор обращает внимание на „истинный“ полиморфизм форм внутри одного вида, который в терминологии граптолитологов в отличие от „полиморфизма тек“ можно именовать „полиморфизмом рабдосом“. Для ордовикских граптолитов уже фиксировался такой полиморфизм у двух видовых таксонов: *Nicholsonograptus fasciculatus* (Nicholson), *Holmograptus lentus* (Törnquist). Он выражался в степени изогнутости тек и форме устьевых выростов тек на одних и тех же участках рабдосом [Skevington, 1967]. Возможно, что среднесибирский ашгильский материал по Горному Алтаю [Сенников, 1976а] позволяет наблюдать полиморфизм у форм подвида *Climacograptus hastatus hastatus* T. S. Hall. В последнем случае две четко обособленные группы форм отличаются друг от друга шириной рабдосомы последовательно на каждом проксимальных, медиальных и дистальных ее частях. В северо-американском материале в сообществах *Cl. hastatus hastatus* T. S. Hall выделялось пять сходных групп форм [Berry, 1966], которые также, возможно, отражают проявление полиморфизма. У ордовикских и силурийских граптолитов подвиды какого-либо одного вида чаще всего разобщены географически или стратиграфически, а зоны перекрытий обитания в палеоакваториях, как правило, занимают не более 10 % от общих площадей, занимаемых подвидами. Хороший пример географического разобщения дают два лландоверийских подвида — сибирский *Coronograptus angustus angustus* (Obut) и английский *Cor. angustus praematurus* (Toghill). У других видов этого же рода подвиды одного вида могут встречаться в одном и том же геологическом регионе. Например, в Великобритании установлены все три подвида *Cor. cyphus* (Lapworth), хотя по районам и тем более по конкретным местонахождениям (может быть и различный стратиграфический уровень внутри одного какого-либо зонального подразделения) такие подвиды могут быть все же разобщены. На Сибирской платформе обнаружены четыре из пяти подвидов *Cor. gregarius* (Lapworth), однако они могут являться временными подвидами. Так, *Cor. gregarius minusculus* Obut et Sobolevskaya занимает узкий стратиграфический интервал ниже слоев с *Cor. gregarius arcuatus* Obut et Sobolevskaya. Последний таксон сменяется первыми представителями *Cor. gregarius gregarius* (Lapworth). При этом сначала (снизу вверх стратиграфически) в сообществе присутствуют только отдельные экземпляры одного из этих подвидов, далее их количество нарастает до десятков, потом резко снижается до единичных и только затем появляются единичные представители следующего подвида. Такие подвиды могут составлять хроноклину.

Другим примером распространения подвидов служат аренигские подвиды *Expansograptus suecicus suecicus* (Tullberg), *Ex. suecicus robustus* (Monsen), широко географически встречающиеся (Швеция, Норвегия, Австралия, Латвия, Таймыр, Салаир, Горный Алтай, Казахстан, Средняя Азия), но совместно известные только в Норвегии, Казахстане и на Салаире. При этом в Казахстане и на Салаире они разобщены стратиграфически (временные подвиды), находясь на различных зональных уровнях. Еще одним примером характера взаимоотношений подвидов служит географическое распределение глобально распространенных подвидов *Phyllograptus densus densus* Törnquist и *Phyl. densus opulentus* Monsen (Великобритания, Швеция, Норвегия, Австралия, Казахстан, Латвия, Монголия, Китай, Горный Алтай, Салаир). Совместно же эти два подвида встречаются только в Норвегии, на Горном Алтае и Салаире, причем в этих регионах в конкретных местонахождениях эти подвиды также разобщены. Таким образом, популяции подвидов ордовикских и силурийских видов граптолитов в большинстве случаев являются аллопатрическими популяциями.

В действительности же у отдельных представителей какого-либо вида граптолитов наблюдается широкая клинальная изменчивость признаков. Каждый отдельный параметр у популяций двух подвидов одного вида не может служить однозначным критерием для разделения на подвиды. Для четкости такого расчленения необходимо использовать сочетание нескольких признаков. В практике подвидовые популяции граптолитов хорошо расчленяются и отделяются от любой иной при использовании графического анализа по двум независимым параметрам. Если удастся провести горизонтальную или вертикальную линию, которая отделит 75 % экземпляров одной выборки от всех экземпляров другой, то такие популяции можно считать самостоятельными подвидами. В случае значимого изменения в сравниваемых представительных по численности популяциях (более десятка колоний) только одного признака (с перекрытием значений параметра) положительный результат приносит использование статистических приемов анализа выборок, устанавливающих коэффициенты их различия. Подвидовые признаки для граптолитов определяются, как правило, размерами тек, их наклоном к оси рабдосомы, положением вершины сикулы относительно устьев тек.

Родовые признаки

Родовые категории у граптолитов, по мнению автора, являются не искусственными категориями, а реальными образованиями генетически и филогенетически связанных между собой видов. Конечно, для граптолитов нельзя использовать применимый для современных организмов способ проверки, при котором два вида, дающие при гибридизации жизнеспособную взрослую особь [Dubois, 1988], объединяются в один род. Для родовых категорий граптолитов можно использовать критерий моно-парафилетического единства [La Gresa, 1987]. Под моно-, поли- и парафилией [Майр, 1971; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Реймерс, 1991] автор понимает: монофилия — происхождение таксона по одной или нескольким линиям от одного предкового таксона одинакового (с потомком) или более низкого систематического ранга (не от одной пары родителей, а от однородной группы особей); полифилия — если таксон произошел от разных таксонов такого же систематического ранга, т. е. развитие от предковых групп при конвергенции; парафилия — параллелизм в развитии групп, при котором в составе какого-либо таксона (например, родового) могут быть таксоны одного более низкого ранга (например, виды), произошедшие на основе параллельного развития от двух таксонов (например, видовых) в составе различных (двух) таксонов такого же (родового) ранга. Хотя полной полифилии здесь может и не быть, так как эти материнские таксоны могли произойти и от единого предка.

Главенствующими признаками для родовых категорий являются: морфология тек (тип тек и его трансформация на протяжении рабдосомы), а также форма ветвей и тип ветвления. Например, для родов в семействах *Didymograptidae*, *Azygograptidae* и в некоторых других определяющими могут быть типы тек и форма ветвей; для родов в семействах *Leptograptidae*, *Dicranograptidae*, *Cyrtograptidae* — тип тек и характер ветвления; для родов в семействах *Diplograptidae*, *Monograptidae*, *Dimorphograptidae* — тип тек и его изменения на протяжении рабдосомы; для родов в семействах *Phyllograptidae*, *Pseudotriconograptidae* — тип тек и способы срастания рядов тек. Особо следует отметить, что для родов в семействах дендронемат, наряду с морфологией тек, определяющими считаются наличие (*Dictyonema* Hall) или отсутствие (*Callograptus* Hall, *Desmograptus* Hopkinson, *Dendrograptus* Hall) диссепиментов;

наличие (*Desmograptus* Hopkinson, *Callograptus* Hall) или отсутствие (*Dictyonema* Hall, *Dendrograptus* Hall) анастомоза; наличие главной ветви (*Aspidograptus* Bulman) или ее отсутствие (*Dictyonema* Hall).

Семейственные признаки

Признаки, позволяющие обособлять одно семейство от другого, основываются на строении и развитии проксимальной части колонии, а также на одноили двурядности колоний, сростании или разобщенности ветвей, наличии сплошной или сетчатой покровной ткани. Среди других признаков для семейственных категорий важно прогрессивное изменение какого-либо признака (например, уменьшение дихотомии, увеличение количества боковых ветвей).

Для семейств дендроидей определяющими признаками являются: тип строения ветвей (триады тек (*Dendrograptidae*) или пучки тек (*Acantograptidae*)), формирование сети (*Dendrograptidae*) или хаотическое пространственное расположение отдельных ветвей (*Rhipidodendridae*).

Надсемейственные признаки

Ультраструктурные особенности строения тканей в колониях граптолитов подчеркивают разграничение граптолитов таксонов по крупным категориям в ранге отрядов [Urbanek, Mierzejewski, 1984, 1986; Mierzejewski, 1986].

Среди других признаков надсемейственного ранга следует указать присутствие симметрии (например, изограптовой) или ее отсутствие, присутствие или отсутствие виргулы, наличие или отсутствие битек, присутствие или отсутствие пневматофорной сикулы, сохраняющейся на взрослой стадии развития колонии, присутствие текоризы („текоризной сикулы“ ?).

1.2. ТАКСОНОМИЯ СРЕДНЕСИБИРСКИХ ГРАПТОЛИТОВ

Обзор различных типов классификаций граптолитов

До середины шестидесятых годов нашего века в изучении граптолитов господствовали классификации, разработанные на основе английских классических работ [Elles, Wood, 1901—1918]. Они были отражены в „Основах палеонтологии“, „Treatise...“ и некоторых других изданиях [Mu, 1950, 1973, 1980; Bulman, 1955, 1963, 1970; Обут, 1957, 1964]. Этот тип таксономических классификаций можно назвать традиционным, отражающим основные уровни эволюционного развития граптолитов и характерным для фенетического направления, при котором классификация основывается на признаках, оцениваемых с позиций информационной значимости. В 60—80-е годы наиболее важными исследованиями по систематике граптолитов стали разработки классического морфологического изучения. Они развивали филогенетическое направление систематики, выявляющее филолинии и хронологическую последовательность отделения новых таксонов [Jaeger, 1959, 1978; Urbanek, 1963, 1966, 1970; Cooper, 1973, 1985; Riva, 1974, 1987; Цегельнюк, 1976; Rickards et al., 1977; Finney, 1978; Cooper, Fortey, 1982, 1983; Cooper, Lindholm, 1985; Cooper, Ni Yu-nan, 1986; Rigby, 1986].

В последние годы появились работы по коренному пересмотру существовавшей ранее систематики таксонов надродового, родового и подродового рангов, основанному на астогении ранних стадий построения рабдосомы — на моделях их проксимального развития [Kearsley, 1985; Fortey, Cooper, 1986; Melchin, Mitchell, 1991; Mitchell, 1992], в том числе с использованием кластер-

ного анализа [Mitchell, 1987; Feng Hong-zhou et al., 1991]. Такую классификацию с использованием кластерного анализа можно рассматривать как эволюционное направление систематики, при котором учитывается генетическое расстояние между группами и скорость расхождения вновь образованных таксонов [Красилов, 1977]. В одной из последних монографий по силурийским граптолитам Уэльса [Loydell, 1992] было проведено критическое сравнение двух классификаций, основанных на анализе астогении и опубликованных практически одновременно [Fortey, Cooper, 1986; Mitchell, 1987]. Были показаны их принципиальные различия в определении ранга некоторых семейственных таксонов. Тот же автор [Loydell, 1992] не согласился с включением семейства Monograptidae в надсемейство Diplograptacea, как это было предложено ранее [Mitchell, 1987], и классифицировал этот ранг как надсемейственный — Superfamily Monograptacea. В составе этого надсемейства Д. Лойделл [Loydell, 1992, 1993] ревизовал и признал в качестве самостоятельных единиц ряд родовых таксонов, в частности рода *Stimulograptus* Přibyl et Štorch, *Oktavites* Levina, *Paradiversograptus* Sennikov и др.

Для классификации таксонов самого крупного ранга (на уровне отряда и крупнее) очень интересны результаты о привлечении данных по ультраструктуре ткани скелета граптолитовых колоний [Urbanek, Mierzejewski, 1984, 1986].

В настоящее время нет общепринятой систематики граптолитов, так как большинство граптолитологов либо не дает полной всеобъемлющей и строгой их классификации, либо не признает предлагаемые другими специалистами классификации. Некоторые коренные „нововведения“ в таксономию граптолитов были приняты многими исследователями, а другие — так и остались „предложениями к размышлению“. Автор в излагаемом ниже таксономическом составе среднесибирских граптолитов постарался адаптировать новые классификации граптолитов применительно к сибирскому материалу. Так как последний представлен в подавляющем большинстве отпечатками в каменном материале, то невозможно было исследовать некоторые морфологические структуры граптолитовых колоний (особенно модели проксимального развития) и оценить их значение для систематики. Все это не позволило автору избежать некоторого „наложения“ и „взаимопроникновения“ различных типов классификации. Осознавая, что любые классификации граптолитов в значительной мере искусственны, все же отметим следующее. Закладываемые в современную классификацию граптолитов признаки объединяются функциональным назначением и часто являются причинными, что позволяет полагать переход от искусственной систематики к естественной. Полный такой переход, конечно, произойдет не скоро, однако любые направления в совершенствовании классификаций граптолитов безусловно сейчас невозможно развивать без „биологизации“ морфологических исследований. Одним из шагов к этому переходу может служить сравнительное морфофункциональное изучение близкородственных к граптолитам птеробранхий, живущих в современных морских бассейнах и имеющих „ископаемые“ (начиная со среднего кембрия) таксоны.

Таксономический состав среднесибирских граптолитов

Ниже приводятся полные списки таксонов граптолитов Средней Сибири (124 рода, 320 видов, 50 подвидов)*; 43 из них были определены и описаны без

* Для сокращения повторений географических названий принята следующая аббревиатура: СП — Сибирская платформа; Сл — Салаир, ГА — Горный Алтай, ГШ — Горная Шория, КА — Кузнецкий Алатау, Т — Тува, ЗС — Западный Саян. Звездочкой отмечены таксоны (153 вида и подвида), монографически описанные автором, в том числе и в соавторстве с А. М. Обутом; плюсом маркированы таксоны (174 видов и подвидов), определенные также автором в различных коллекциях.

участия автора. Эти таксоны критически проанализированы автором в музейных коллекциях и в личной коллекции А. М. Обу́та. Часть видовых таксонов, для которых не приведены районы распространения в Средней Сибири, на всей изученной территории определялись до подвидового уровня. В связи с этим их географические ареалы можно проанализировать по „распространению“ составляющих их подвидовых категорий. Видовые таксоны, для которых даны районы „распространения“, в различных коллекциях установлены или до подвидовых, или только до видовых категорий.

Дендроидеи

ПОДТИП GRAPTOLITHINA BRONN, 1846

Класс STEREOSTOLONATA OBUT, 1964

ОТРЯД DITHECOIDEA OBUT, 1964

СЕМЕЙСТВО DITHECODENDRIDAE OBUT, 1964

Род *Dithecodendrum* Obut, 1964

Dith. sibiricum Obut, 1964 — СП; *Dith. grossithecatum* Obut, 1974 — СП;
Dith. tenuiramosum Obut, 1964 — СП.

Род *Siberiodendrum* Obut, 1964

Siberiod. robustum Obut, 1964 — СП.

Род *Karasidendrum* Sennikov, 1990

Kar. aspidograptoides Sennikov, 1990 + — ГА.

СЕМЕЙСТВО SIBERIOGRAPTIDAE OBUT, 1964

Род *Siberiograptus* Obut, 1964

Siberiog. kotuensis Obut, 1964 — СП.

Род *Aellograptus* Obut, 1964

Aell. savitzkyi Obut, 1964 — СП; *Aellograptus* sp. + — СП.

Род *Cactograptus* Ruedemann, 1908

Cactograptus sp. + — СП.

СЕМЕЙСТВО BULMANIDENDRIDAE OBUT, 1974

Род *Bulmanidendrum* Obut, 1974

Bulm. magnificum Obut, 1975 — СП.

ОТРЯД ARCHAEOENDENDRIDA OBUT, 1974

СЕМЕЙСТВО ARCHAEOENDENDRIDAE OBUT, 1974

Род *Archaeodendrum* Obut, 1974

Archaeod. bulmani Obut, 1974 + — СП; *Archaeod. obuti* Sennikov, 1990 + — СП.

Род *Archaeolafoea* Chapman, 1919

Archaeol. olenekensis Obut, 1974 — СП; *Archaeolafoea* sp. + — СП.

ОТРЯД?

СЕМЕЙСТВО?

Род *Archaeocriptelaria* Chapman, 1919

Archaeocriptelaria sp. + — СП.

ОТРЯД САМАРОИДЕА KOZLOWSKI, 1938

СЕМЕЙСТВО CYSTICAMARIDAE BULMAN, 1955

Род *Cysticamara* Kozlowski, 1949

Cysticamara sp. + — СП.

Род *Syringotaenia* Obut, 1953
Syr. bystrowi Obut, 1953 * — СП.

ОТРЯД TUBOIDEA KOZLOWSKI, 1938
СЕМЕЙСТВО IDIOTUBIDAE KOZLOWSKI, 1949
Род *Idiotubus* Kozlowski, 1949

Idiotubus sp. + — СП.

СЕМЕЙСТВО MASTIGOGRAPTIDAE OBUT ET SOBOLEVSKAYA, 1967
Род *Mastigograptus* Ruedemann, 1908

Mast. orientalis Obut, 1964 — СП; *Mast. datzenkoi* Obut et Sobolevskaya, 1967 * — СП; *Mast. cf. macrotheca* Ruedemann, 1947 + — КА; *Mast. aff. macrotheca* Ruedemann, 1947 — СП.

СЕМЕЙСТВО CHAUNOGRAPTIDAE BULMAN, 1955

Род *Rhadinograptus* Obut, 1960

Rhad. jurgensonae Obut, 1960 + — СП; *Rhad. aff. jurgensonae* Obut, 1960 + — Сл; *Rhadinograptus* sp. — Т.

Род *Haplograptus* Ruedemann, 1933

Haplograptus sp. + — СП.

ОТРЯД DENDROIDEA NICHOLSON, 1872

СЕМЕЙСТВО DENDROIDAE ROEMER IN FRECH, 1897

Род *Dendrograptus* Hall, 1858

Dend. hallianus (Prout, 1851) + — СП, Сл, КА; *Dend. aff. tenuissimus* (Decker, 1942) + — Сл; *Dend. aff. communis* Kozlowski, 1948 + — СП.

Род *Dictyonema* Hall, 1851

Dict. kulumbense Obut et Sobolevskaya, 1967 * — СП; *Dict. inexpectatum* Obut, 1961 + — СП; *Dict. quebecense* Ruedemann, 1947 — СП; *Dict. turumakitense* Obut et Sobolevskaya, 1967 — СП; *Dict. omnutchense* Obut et Sobolevskaya, 1967 * — СП; *Dict. delicatulum* Lapworth, 1881 * — ГА; *Dict. altayense* Sennikov, 1976 * — ГА; *Dict. graptolithorum* Počta, 1894 * — ГА.

Род *Desmograptus* Hopkinson, 1875

Desmograptus sp. + — ГА.

Род *Callograptus* Hall, 1865

Call. staufferi Ruedemann, 1933 * — СП, КА, Сл; *Call. staufferi blummeri* Decker et Gold, 1958 — СП; *Call. crassus* Decker, 1936 + — КА; *Call. kravtsovi* (Obut et Sobolevskaya, 1967) * — СП, КА; *Call. rosovae* Obut et Sobolevskaya, 1967 — СП; *Callograptus* sp. * — ГА.

Род *Aspidograptus* Bulman, 1934

Aspid. asiaticus Obut, 1964 — СП; *Aspid. sibiricus* Obut, 1964 — СП.

Род *Airograptus* Ruedemann, 1916

Air. furciferus (Ruedemann, 1904) * — СП.

СЕМЕЙСТВО POLYONOGRAPTIDAE OBUT ET SENNIKOV, 1981

Род *Polygonograptus* Bouček, 1957

Pol. aff. marinae Obut, 1981 + — ГА; *Pol. physophorus* Sennikov, 1981 * — ГА; *Pol. bouceki* Obut et Sennikov, 1981 * — ГА.

СЕМЕЙСТВО ПТИЛОГРАПТИДАЕ HOPKINSON, IN HOPKINSON
ET LAPWORTH, 1875

Род *Ptilograptus* Hall, 1865

Ptil. sibiricus Obut et Sobolevskaya, 1967 — СП; *Ptil. pennatus* Obut et Rytzk, 1958 — Сл, Т; *Ptil. glomeratus* Počta, 1894 + — Сл.

СЕМЕЙСТВО АСАНТОГРАПТИДАЕ BULMAN, 1938
ПОДСЕМЕЙСТВО АСАНТОГРАПТИНАЕ BULMAN, 1938

Род *Acanthograptus* Spencer, 1878

Acanthograptus sp. — Т.

Род *Thallograptus* Ruedemann, 1925

Thallograptus sp. + — ГА, Т.

Род *Xylonograptus* Sennikov, 1976

Xyl. regularis Sennikov, 1976 * — ГА.

ПОДСЕМЕЙСТВО ПАЛАЕОДИКТЮТИНАЕ SENNIKOV, 1976

Род *Palaeodictyota* Whitfield, 1902

Palaeodictyota sp. + — Т, ЗС.

Род *Koremagraptus* Bulman, 1927

Kor. onniensis Bulman, 1927 * — ГА, Т, ЗС; *Kor. bulmani* Sennikov, 1976 * — ГА; *Kor. kozlowskii* Bulman, 1944 + — Сл; *Koremagraptus* sp. + — ГА, Т, ЗС.

Род *Archaeodictyota* Obut et Sobolevskaya, 1967

Archaeodic. dragunovi Obut et Sobolevskaya, 1967 * — СП, КА, ГА.

ОТРЯД ИНОКАУЛИДА ВОУЎЕК, 1957

СЕМЕЙСТВО ИНОКАУЛИДАЕ RUEDEMANN, 1947

Род *Inocaulis* Hall, 1851

Inocaulis sp. * — ГА.

Род *Medusaegraptus* Ruedemann, 1925

Medusaegraptus sp. + — СП.

Граптолоиден

ПОДТИП ГРАПТОЛИТИНА BRONN, 1846

Класс ГРАПТОЛОИДЕА LAPWORTH, 1875

ОТРЯД ДИХОГРАПТИДЕА LAPWORTH, 1873

НАДСЕМЕЙСТВО ДИХОГРАПТАСЕА LAPWORTH, 1873,
EMEND. FORTEY, COOPER, 1986

СЕМЕЙСТВО АНИСОГРАПТИДАЕ BULMAN, 1950

ПОДСЕМЕЙСТВО АНИСОГРАПТИНАЕ ERDTMANN, 1982

Род *Anisograptus* Ruedemann, 1937

Anis. aff. richardsoni Bulman, 1941 * — КА; *Anisograptus* sp. + — ГА.

Род *Adelograptus* Bulman, 1941

Adelograptus sp. + — ГА.

Род *Psigraptus* Jackson, 1967

Psigraptus sp. + — ГА.

Род *Triograptus* Monsen, 1925

Triog. osloensis Monsen, 1925 * — ГА.

Род *Aletograptus* Obut et Sobolevskaya, 1962

Alet. hyperboreus Obut et Sobolevskaya, 1962 * — ГА, ГШ.

Род *Kiaerograptus* Spjeldnaes, 1963

Kiaer. kiaeri (Monsen, 1925) * — ГА.

ПОДСЕМЕЙСТВО RHABDINOPORINAE ERDTMANN, 1982

Род *Rhabdinopora* Eichwald, 1855

Rhabdinopora aff. *anglica* (Bulman, 1927) * — СП.

Род *Bryograptus* Lapworth, 1880

Bryog. aff. *ramosus* Brogger, 1882 * — ГА; *Bryog.* aff. *kjerulfi* Lapworth, 1880 * — ГА.

ПОДСЕМЕЙСТВО CLONOGRAPTINAE ERDTMANN, 1982

Род *Clonograptus* Nicholson, 1873

Clon. aff. *tenellus* (Linnarsson, 1872) * — ГА; *Clon.* ex gr. *flexilis* (Hall, 1857) * — ГА.

СЕМЕЙСТВО DICHOGRAPTIDAE LAPWORTH, 1873, EMEND. FORTEY,
COOPER, 1986

ПОДСЕМЕЙСТВО DICHOGRAPTINAE LAPWORTH, 1873, EMEND. BULMAN, 1955,
EMEND. FORTEY, COOPER, 1986

Род *Dichograptus* Salter, 1863

Dich. aff. *separatus* Elles, 1898 * — ГА.

ПОДСЕМЕЙСТВО GONIOGRAPTINAE BULMAN, 1955

Род *Loganograptus* Hall, 1868

Log. *logani* (Hall, 1858) * — ГА.

ПОДСЕМЕЙСТВО PTEROGRAPTINAE MU, 1950

Род *Pterograptus* Holm, 1881

Pterograptus sp. + — ГА.

Род *Pendeograptus* Bouček et Přibyl, 1951

Pend. aff. *pendens* (Elles, 1898) * — ГА; *Pendeograptus* sp. + — Сл.

ПОДСЕМЕЙСТВО TEMNOGRAPTINAE BULMAN, 1955

Род *Temnograptus* Nicholson, 1876

Temnograptus sp. * — ГА.

ПОДСЕМЕЙСТВО TETRAGRAPTINAE MU, 1950, EMEND. FORTEY, COOPER, 1986

Род *Tetragraptus* Salter, 1863

Tet. *bigbyi* (Hall, 1865) * — Сл, ГА; *Tet.* *bigbyi bigbyi* (Hall, 1865) * — Сл, ГА.

Род *Paratetragraptus* Obut, 1957

Paratet. *approximatus* (Nicholson, 1873) * — ГА; *Paratet.* *acclinans* (Keble, 1920) * — ГА.

Род *Eotetragraptus* Bouček et Přibyl, 1951

Eotet. *quadribrachiatus* (Hall, 1858) * — ГА; *Eotet.* *harti* (T. S. Hall, 1914) * — Сл, ГА; *Eotet.* aff. *headi* (Hall, 1858) * — ГА.

Род *Pseudophyllograptus* Cooper et Fortey, 1982

Pseudophyl. *angustifolius* Hall, 1865 * — ГА; *Pseudophyl.* *angustifolius elongatus* Bulman, 1931 * — ГА.

СЕМЕЙСТВО DIDYMOGRAPTIDAE MU, 1950

ПОДСЕМЕЙСТВО DIDYMOGRAPTINAE BULMAN, 1955

Род *Didymograptus* McCoy, 1851

Did. *protobifidus* Elles, 1933 * — Сл, ГА; *Did.* *indentus* (Hall, 1858) + — Сл; *Did.* *geminus* (Hisinger, 1882) + — Сл.

Род *Acrograptus* Tzaj, 1969

Acr. balticus (Tullberg, 1880) * — ГА; *Acr. pusillus* (Tullberg, 1880) * — ГА; *Acr. cognatus* (Harris et Thomas, 1935) * — ГА; *Acr. affinis* (Nicholson, 1869) + — Сл; *Acr. nicholsoni* (Lapworth, 1875) + — Сл; *Acr. serratulus* (Hall, 1847) + — ГА; *Acr. sagitticaulis* (Gurley, 1896) + — ГА.

Род *Corymbograptus* Obut et Sobolevskaya, 1964

Corym. holubi Kraft, 1973 * — Сл, ГА; *Corym. deflexus* (Elles et Wood, 1901) * — ГА; *Corym. v-fractus* (Salter, 1863); *Corym. v-fractus v-fractus* (Salter, 1863) + — Сл; *Corym. ex gr. v-fragosus* Obut et Sobolevskaya + — ГА.

Род *Expansograptus* Bouček et Příbyl, 1951

Ex. extensus (Hall, 1858) * — Сл, ГА; *Ex. balhaschensis* (Keller, 1956) + — Сл; *Ex. suecicus* (Tullberg, 1880) * — Сл, ГА; *Ex. suecicus suecicus* (Tullberg, 1880) * — Сл, ГА; *Ex. suecicus robustus* (Monsen, 1937) + — Сл; *Ex. broggeri* (Monsen, 1937) * — Сл, ГА; *Ex. taimyrensis* Obut et Sobolevskaya, 1964 * — Сл, ГА; *Ex. hirundo* (Salter, 1863) * — Сл, ГА; *Ex. constrictus* (Hall, 1865); *Ex. constrictus constrictus* (Hall, 1865) * — Сл, ГА; *Ex. kirgisticus* Obut et Subtzov, 1965 + — Сл, ГА; *Ex. jakovlevi* (Keller, 1954) + — Сл, ГА; *Ex. sparsus* (Hopkinson, 1875) + — Сл.

СЕМЕЙСТВО AZYGOGRAPTIDAE MU, 1950

Род *Azylograptus* Nicholson et Lapworth, in Nicholson, 1875

Az. suecicus Moberg, 1892 * — ГА; *Azylograptus* sp. + — Сл.

ОТРЯД LEPTOGRAPTIDAE OBUT, 1957

**СЕМЕЙСТВО NEMAGRAPTIDAE LAPWORTH (EX HOPKINSON, MS), 1873
(EMEND. FINNEY, 1985)**

Род *Nemagraptus* Emmons, 1855

Nem. ex gr. gracilis (Hall, 1848) + — ГА.

Род *Pleurograptus* Nicholson, 1867

Pl. linearis (Carruthers, 1858) + — ГА.

Род *Leptograptus* Lapworth, 1873

Lep. grandis Elles et Wood (ex Lapworth, Ms), 1903 + — ГА; *Lep. aff. capillaris* (Carruthers, 1868) + — Сл; *Leptograptus* sp. + — ГА.

Род *Geitonograptus* Obut et Subtzov, 1964

Geit. gavia Sennikov, 1990 + — ГА.

СЕМЕЙСТВО DICELLOGRAPTIDAE? SENNIKOV FAM. N.

Род *Dicellograptus* Hopkinson, 1871

Dicel. intortus Lapworth, 1880 + — ГА; *Dicel. ornatus* Elles et Wood, 1904; *Dicel. ornatus ornatus* Elles et Wood, 1904 + — ГА; *Dicel. ornatus minor* Toghil, 1970 * — ГА; *Dicel. aff. moffatensis* (Carruthers, 1858) + — ГА; *Dicel. divaricatus* (Hall, 1859); *Dicel. aff. divaricatus rigidus* Lapworth, 1880 + — ГА; *Dicel. cf. anceps* Nicholson, 1867 + — ГА; *Dicellograptus* sp. + — СП.

**НАДСЕМЕЙСТВО GLOSSOGRAPTACEA LAPWORTH, 1873, EMEND. JAANUSSON,
1960, EMEND. FORTEY, COOPER, 1986**

СЕМЕЙСТВО CRYPTOGRAPTIDAE HADDING, 1915, EMEND. BULMAN, 1970

Род *Crypograptus* Lapworth, 1880

Cryp. tricornis (Carruthers, 1859) + — ГА; *Cryp. tricornis tricornis* (Carruthers, 1859) + — ГА; *Cryp. tricornis insectiformis* Ruedemann, 1908 + — ГА; *Cryp. tricornis schaeferi* (Lapworth, 1880) + — ГА; *Cryp. hopkinsoni* (Nicholson, 1869) + — ГА.

СЕМЕЙСТВО GLOSSOGRAPTIDAE LAPWORTH, 1873
ПОДСЕМЕЙСТВО GLOSSOGRAPTINAE LAPWORTH, 1873

Род *Glossograptus* Emmons, 1855

Glos. fimbriatus (Hopkinson, 1872) + — СП, ГА; *Glos. acanthus* Elles et Wood, 1908 + — ГА; *Glos. hincksi* (Hopkinson, 1872) + — ГА; *Glos. aff. holmi* Bulman, 1931 + — ГА.

ПОДСЕМЕЙСТВО PSEUDISOGRAPTINAE COOPER ET NI YU-NAN, 1986

Род *Pseudisograptus* Beavis, 1972

Pseudis. manubriatus (T. S. Hall, 1914) * — Сл, ГА.

СЕМЕЙСТВО ISOGRAPTIDAE HARRIS, 1933, EMEND. FORTEY, COOPER, 1986
ПОДСЕМЕЙСТВО ISOGRAPTINAE HARRIS, 1933, EMEND. FORTEY, COOPER, 1986

Род *Isograptus* Moberg, 1892

Is. forcipiformis (Ruedemann, 1904) * — Сл, ГА; *Is. forcipiformis forcipiformis* (Ruedemann, 1904) * — ГА; *Is. forcipiformis tenuis* sub. sp. n. + — Сл; *Is. gibberulus* (Nicholson, 1875) * — Сл, ГА; *Is. schrenki* Obut et Sobolevskaya, 1964 * — ГА; *Is. hemicyclus* (Harris, 1933) * — Сл, ГА; *Is. paraboloides* Tzaj, 1968 * — Сл, ГА; *Is. victoriae* Harris, 1933; *Is. victoriae maximo-divergens* Harris, 1933 + — Сл.

СЕМЕЙСТВО PSEUDOTRIGONOGRAPTIDAE OBUT ET SENNIKOV, 1984
(= СЕМЕЙСТВО PSEUDOTRIGONOGRAPTIDAE FORTEY, COOPER, 1986)

Род *Pseudotrigonograptus* Mu et Lee, 1958

Pseudot. ensiformis (Hall, 1865) * — Сл, ГА; *Pseudot. martellii* (Ross et Berry, 1963) + — ГА.

ОТРЯД RETIOLITIDA MIKHAJLOVA, 1970 (SENSUS OBUT ET ZASLAVSKAYA, 1974, 1979, 1983)

СЕМЕЙСТВО ARCHIORETIOLITIDAE BULMAN, 1955

Род *Reteograptus* Hall, 1859

Reteog. geinitzianus (Hall, 1859); *Reteog. geinitzianus tenuis* Sennikov, 1984 * — ГА.

СЕМЕЙСТВО PSEUDORETIOLITIDAE OBUT ET ZASLAVSKAYA, 1974

Род *Pseudoretiolites* Bouček et Münch, 1934

Pseudoret. perlatus (Nicholson, 1868) + — СП.

Род *Tscharyshograptus* Sennikov, 1984

Tschar. altaicus Sennikov, 1984 * — ГА; *Tschar. dentatus* Sennikov, 1984 * — ГА.

СЕМЕЙСТВО RETIOLITIDAE LAPWORTH, 1873

ПОДСЕМЕЙСТВО RETIOLITINAE LAPWORTH, 1873

Род *Stomatograptus* Tullberg, 1883

Stom. grandis (Suess, 1851); *Stom. grandis grandis* (Suess, 1851) * — ГА.

Род *Retiolites* Barrande, 1850

Retiol. angustissimus Obut et Sobolevskaya, 1967 * — ГА; *Retiol. angustidens* Elles et Wood, 1908 + — ГА, Т.

ПОДСЕМЕЙСТВО PSEUDOPLEGMATOGRAPTINAE OBUT ET ZASLAVSKAYA, 1982

Род *Pseudoplegmatograptus* Přibyl, 1948

Pseudopl. obesus (Lapworth, 1877); *Pseudopl. obesus obesus* (Lapworth, 1877) * — ГА.

СЕМЕЙСТВО PLECTOGRAPTIDAE BOUČEK ET MÜNCH, 1952

Род *Eorograptus* Sennikov, 1984 (?=*Rotaretiolites* Bates et Kirk, 1992)

Eor. singularis (Sennikov, 1976) * — ГА.

ОТРЯД VIRGELLINA FORTEY ET COOPER, 1986

НАДСЕМЕЙСТВО PHYLLOGRAPTACEA?, EMEND. FORTEY, COOPER, 1986

СЕМЕЙСТВО PHYLLOGRAPTIDAE LAPWORTH, 1869, EMEND. COOPER,

FORTEY, 1982, EMEND. FORTEY, COOPER, 1986

Род *Phyllograptus* Hall, 1858

Phyl. densus Törnquist, 1879 * — Сл, ГА; *Phyl. densus densus* Törnquist, 1879 * — Сл, ГА; *Phyl. densus opulentus* Monsen, 1937 * — Сл, ГА; *Phyl. anna* Hall, 1865 * — Сл, ГА; *Phyl. anna anna* Hall, 1865 * — Сл, ГА; *Phyl. anna longus* Ruedemann, 1947 + — Сл; *Phyl. ilicifolius* Hall, 1858 * — ГА; *Phyl. ilicifolius glaber* Monsen, 1937 * — ГА; *Phyl. rotundatus* Monsen, 1937 * — ГА.

НАДСЕМЕЙСТВО DIPLOGRAPTACEA LAPWORTH, 1873 (EMEND. MITCHELL, 1987)

СЕМЕЙСТВО DICRANOGRAPTIDAE LAPWORTH, 1873, EMEND. FORTEY ET COOPER, 1986

Род *Dicranograptus* Hall, 1865

Dicr. clingani Carruthers, 1868 + — ГА.

СЕМЕЙСТВО DIPLOGRAPTIDAE LAPWORTH, 1873 (EMEND. MITCHELL, 1987)

ПОДСЕМЕЙСТВО DIPLOGRAPTINAE LAPWORTH, 1873 (EMEND. MITCHELL, 1987)

Род *Diplograptus* McCoy, 1850

Dipl. multidentis Elles et Wood, 1907 + — ГА; *Dipl. talnahensis* Obut et Sobolevskaya, 1968 + — СП, ГА; *Dipl. merzlykovi* Obut et Sobolevskaya, 1967 + — ГА; *Dipl. compactus* Elles et Wood + — ГА, Сл; *Diplograptus* sp. + — СП.

Род *Dittograptus* Obut et Sobolevskaya, 1968

Dit. fortuitus Obut et Sobolevskaya, 1968 — СП.

Род *Metabolograptus* Obut et Sennikov, 1985

Metabol. modestus (Lapworth, 1876) + — ГА; *Metabol. sibiricus* (Obut, 1955) * — СП, ГА; *Metabol. moyeroensis* (Obut, 1955) * — СП, ГА; *Metabolograptus* sp. + — СП, ГА.

Род *Pseudamplexograptus* Mitchell, 1987

Pseudam. coelatus (Lapworth, 1875) + — ГА.

ПОДСЕМЕЙСТВО CLIMACOGRAPTINAE FRECH, 1897 (EMEND. MITCHELL, 1987)

Род *Climacograptus* Hall, 1865

Cl. longispinus T. S. Hall, 1902 + — ГА; *Cl. longispinus supernus* Elles et Wood, 1906 * — ГА; *Cl. hastatus* T. S. Hall, 1902; *Cl. hastatus hastatus* T. S. Hall, 1902 * — ГА; *Cl. angustatus* Ekstrom, 1937 + — Сл; *Cl. brevis* Elles et Wood, 1906 + — ГА; *Cl. bicornis* (Hall, 1847) + — ГА; *Cl. longifilis* Manck, 1923 + — ГА; *Cl. latus* Elles et Wood, 1906 + — ГА; *Cl. caudatus* Lapworth, 1876 + — ГА; *Cl. antiquus* Lapworth, 1873; *Cl. antiquus lineatus* Elles et Wood, 1906 + — ГА; *Cl. minimus* (Carruthers, 1868) + — ГА; *Cl. aff. wilsoni* (Lapworth, 1876) + — ГА; *Cl. cf. tubiliferus* Lapworth, 1876 + — ГА; ?*Cl. extraordinarius* (Sobolevskaya, 1974) * — ГА; ?*Cl. mirnyensis* (Obut et Sobolevskaya, 1967) + — Сл; *Climacograptus* sp. + — СП.

Род *Hedrograptus* Obut, 1949

Hed. janischewskyi Obut, 1949 * — СП, ГА; *Hed. janischewskyi janischewskyi* Obut, 1949 * — СП, ГА; *Hed. janischewskyi serus* Obut et Sobolevskaya, 1968 * —

СП, ГА; *Hed. krivunensis* (Obut, 1965) * — СП, ГА; *Hed. rectangularis* (McCoy, 1850) * — СП, ГА.

Р о д **Normalograptus** Legrand, 1987

Nor. normalis (Lapworth, 1877) * — ГА; *Nor. scalaris* (Hisinger, 1837) + — СП, ГА; *Nor. angustus* (Perner, 1895) * — СП, ГА; *Nor. medius* (Törnquist, 1897) + — ГА.

Р о д **Paraclimacograptus** Přibyl, 1947

Paracl. innotatus (Nicholson, 1869) * — СП, ГА; *Paracl. innotatus innotatus* (Nicholson, 1869) * — СП, ГА.

Р о д **Comograptus** Obut et Sobolevskaya, 1968

Comog. comatus Obut et Sobolevskaya, 1968 + — СП; *Comog. gorbiachinensis* Obut et Sennikov, 1980 * — СП.

Р о д **Pseudoclimacograptus** Přibyl, 1947

Pseudocl. scharenbergi (Lapworth, 1876) + — СП, ГА; *Pseudocl. aff. demittolabiosus* Geh, 1963 + — ГА.

Р о д **Metaclimacograptus** Bulman et Rickards, 1968

Metacl. hughesi (Nicholson, 1869) * — СП, ГА; *Metacl. orientalis* (Obut et Sobolevskaya, 1966) * — СП, ГА; *Metaclimacograptus* sp. * — СП.

Р о д **Lithuanograptus** Paskevičius, 1976

Lith. serus Paskevičius, 1976 + — ГА; *Lith. minimus* Paskevičius, 1976 + — ГА.

СЕМЕЙСТВО GLYPTOGRAPTIDAE LAPWORTH, 1873 (EMEND. FORTEY ET COOPER, 1986)

ПОДСЕМЕЙСТВО GLYPTOGRAPTINAE FORTEY ET COOPER, 1986

Р о д **Glyptograptus** Lapworth, 1873 (emend. Mitchell, 1987)

Gl. siccatus Elles et Wood, 1907 * — СП, ГА; *Gl. eosiccatus* Tzaj, 1976 + — ГА; *Gl. euglyphus* (Lapworth, 1880) * — Сл, ГА; *Gl. tamariscus* (Nicholson, 1868) * — СП, ГА; *Gl. tamariscus tamariscus* (Nicholson, 1868) * — СП, ГА; *Gl. tamariscus nikolayevi* Obut, 1965 * — СП; *Gl. tamariscus distans* Packham, 1962 + — Сл; *Gl. persculptus* (Salter, 1865) * — ГА; *Gl. posterus* Koren et Tzaj, 1980 + — ГА; *Gl. lorrainensis* (Ruedemann, 1925) + — ГА; *Gl. cf. ojsuensis* Koren et Mikhajlova, 1980 + — ГА.

Р о д **Cystograptus** Hundt, 1942

Cyst. vesiculosus (Nicholson, 1868) + — СП; *Cyst. praepenna* Obut et Sobolevskaya, 1967 + — СП; *Cyst. ex gr. penna* (Hopkinson, 1869) + — СП; *Cyst. tumidicaulus* (Hsu, 1934) * — ГА; *Cystograptus* sp. + — СП, ГА.

ПОДСЕМЕЙСТВО EOGLYPTOGRAPTINAE MITCHELL, 1987

Р о д **Eoglyptograptus** Mitchell, 1987

Eogl. dentatus (Brongniart, 1828) * — ГА.

Р о д **Oelandograptus** Mitchell, 1987

Oel. austrodentatus (Harris et Keble, 1932) + — ГА.

СЕМЕЙСТВО ORTHOGRAPTIDAE MITCHELL, 1987

ПОДСЕМЕЙСТВО ORTHOGRAPTINAE MITCHELL, 1987

Р о д **Hustedograptus** Mitchell, 1987

Hust. teretiusculus (Hisinger, 1840) + — Сл, ГА.

Р о д **Orthograptus** Lapworth, 1873

Orth. calcaratus (Lapworth, 1876) + — ГА; *Orth. calcaratus calcaratus* (Lapworth, 1876) + — ГА; *Orth. calcaratus acutus* (Elles et Wood, 1907) + — Сл;

Orth. calcaratus priscus (Elles et Wood, 1907) + — Сл; *Orth. barcovaensis* (Obut et Sobolevskaya, 1964) + — ГА; *Orth. insectiformis* (Nicholson, 1869) + — СП, ГА; *Orth. insuetus* (Obut et Sobolevskaya, 1964) + — ГА; *Orth. mutabilis* (Elles et Wood, 1907) * — СП, ГА; *Orth. quadrimucronatus* (Hall, 1865) + — Сл, ГА; *Orth. propinquus* (Hadding, 1915) * — СП; *Orth. amplexicaulis* (Hall, 1847) + — ГА; *Orth. ex gr. truncatus* (Lapworth, 1877) + — СП, Сл, ГА; *Orth.? sinitzini* (Chaletzkaia, 1960) + — ГА; *Orthograptus* sp. * — СП, ГА.

ПОДСЕМЕЙСТВО PEIROGRAPTINAE JAANUSSON, 1960

Род *Gymnograptus* Bulman (ex Tullberg, Ms), 1953

Gym. linnarssoni (Moberg, 1896); *Gym. linnarssoni ejuncidus* Berry, 1964 + — Сл.

Род *Paraorthograptus* Mu, 1974

Paraorth. aff. *pacificus* (Ruedemann, 1947) + — СП, ГА.

Род *Oepikograptus* Obut et Sennikov, 1984

Oep. bekkeri (Opik, 1927) * — СП, ГА.

Род *Amplexograptus* Elles et Wood, 1907

Ampl. fallax Bulman, 1962 * — СП; *Ampl. arctus* Elles et Wood, 1907 + — ГА; *Ampl. perexcavatus* (Lapworth, 1876) + — ГА; *Ampl. ex gr. confertus* (Lapworth, 1875) + — ГА.

СЕМЕЙСТВО PETALOGRAPTIDAE BULMAN, 1955

Род *Petalolithus* Suess, 1851, emend. Loydell, 1992

Pet. ovatoelongatus (Kurck, 1882) * — СП, ГА; *Pet. praecursor* Bouček et Příbyl, 1942 * — ГА; *Pet.* aff. *ovatus* (Barrande, 1850) + — ГА; *Pet. folium* (Hisinger, 1837) + — ГА.

Род *Cephalograptus* Hopkinson, 1869

Ceph. cometa (Geinitz, 1852) * — СП, ГА; *Ceph. cometa extrema* Bouček et Příbyl, 1942 * — ГА.

СЕМЕЙСТВО DIMORPHOGRAPTIDAE ELLES ET WOOD, 1908

Род *Dimorphograptus* Lapworth, 1876

Dimor. extenuatus Elles et Wood, 1908 * — ГА; *Dimor. swanstoni* (Lapworth, 1876) + — ГА; *Dimor.* cf. *physophora* (Nicholson, 1868) + — ГА.

Род *Rhaphidograptus* Bulman, 1936

Rhaph. toernquisti (Elles et Wood, 1906) — СП; *Rhaph. maslovi* Obut et Sobolevskaya, 1968 * — СП, ГА.

Род *Agetograptus* Obut et Sobolevskaya, 1968

Ag. zintchenkoae Obut et Sobolevskaya, 1968 * — СП, ГА; *Ag. secundus* Obut et Sobolevskaya, 1968 + — СП; *Ag. primus* Obut et Sobolevskaya, 1968 + — СП; *Ag. spiniferus* Obut et Sobolevskaya, 1968 + — СП; *Ag. tenuilongissimus* Obut et Sobolevskaya, 1968 * — СП; *Ag. tenuissimus* Sennikov, 1976 * — ГА.

Род *Akidograptus* Davies, 1929

Ak. ascensus Davies, 1929 + — СП.

Род *Parakidograptus* Li et Ge, 1981

Parakid. acuminatus (Nicholson, 1867) * — СП, ГА.

НАДСЕМЕЙСТВО MONOGRAPTACEA LAPWORTH, 1873, EMEND LOYDELL, 1992

СЕМЕЙСТВО MONOGRAPTIDAE LAPWORTH, 1873

Род *Atavograptus* Rickards, 1974

Atavograptus sp. 3 + — СП; *Atavograptus* sp. 4 + — ГА; *Atavograptus* sp. + — ГА.

Род Lagarograptus Obut et Sobolevskaya, 1968

Lag. inexpeditus Obut et Sobolevskaya, 1968 * — СП, ГА; *Lag. tenuis* (Portlock, 1843) * — СП, ГА.

Род Coronograptus Obut et Sobolevskaya, 1968

Cor. angustus (Obut, 1955) + — ГА; *Cor. angustus angustus* (Obut, 1955) * — СП, ГА; *Cor. cyphus* (Lapworth, 1876) + — ГА; *Cor. cyphus cyphus* (Lapworth, 1876) * — ГА; *Cor. gregarius* (Lapworth, 1876) + — ГА; *Cor. gregarius gregarius* (Lapworth, 1876) + — СП, ГА; *Cor. gregarius minusculus* Obut et Sobolevskaya, 1968 + — СП, ГА; *Cor. gregarius arcuatus* Obut et Sobolevskaya, 1968 + — СП, ГА; *Cor. maxiculus* Štorch, 1988 + — ГА.

Род Pernerograptus Přibyl, 1942

Per. revolutus (Kurck, 1882) * — СП, ГА; *Per. praecursor* (Elles et Wood, 1911) * — СП, ГА; *Per. tenuipraecursor* Obut et Sobolevskaya, 1968 * — СП; *Per. cf. limatulus* (Törnquist, 1892) + — ГА.

Род Monograptus Geinitz, 1852

Mon. priodon (Bronn, 1835) * — ГА, Т; *Mon. ayagusensis* Obut et Sobolevskaya, 1966 * — ГА; *Mon. distans* (Portlock, 1843) + — СП, ГА; *Mon. kovalevskiyi* Obut et Sobolevskaya, 1966 * — ГА; *Mon. lobiferus* (McCoy, 1850) — СП; *Mon. marri* Perner, 1897 + — ГА.

Род Stimulograptus Přibyl et Štorch, 1983, emend. Loydell, 1991

Stim. halli (Barrande, 1850) * — ГА; *Stim. sedgwicki* (Portlock, 1843) * — ГА; *Stim. aff. sedgwicki* (Portlock, 1843) * — СП; *Stim. tuvaensis* (Obut, 1973) + — ГА, Т.

Род Pristiograptus Jaekel, 1889

Prist. concinnus (Lapworth, 1876) — СП; *Prist. variabilis* (Perner, 1897) + — ГА.

Род Pribylograptus Obut et Sobolevskaya, 1966

Prib. incommodus (Törnquist, 1899) * — СП, ГА; *Prib. sandersoni* (Lapworth, 1976) — СП.

Род Monoclimacis Frech, 1897

Monocl. griestonensis (Nicol, 1850); *Monocl. griestonensis griestonensis* (Nicol, 1850) * — ГА; *Monocl. griestonensis kettneri* (Bouček, 1931) * — ГА; *Monocl. linnarssoni* (Tullberg, 1883); *Monocl. linnarssoni linnarssoni* (Tullberg, 1883) * — ГА; *Monocl. asiatica* (Obut, 1947) + — ГА.

Род Streptograptus Yin, 1937, emend. Loydell, 1990, 1991

Strep. exiguus (Lapworth, 1876) emend. Loydell, 1989 + — СП, ГА, Т; *Strep. exiguus exiguus* (Lapworth, 1868) + — СП; *Strep. nodifer* (Törnquist, 1881) * — СП, ГА.

Род Globosograptus Bouček et Přibyl, 1948

Glob. tenuissimus Obut et Sobolevskaya, 1968 — СП; *Glob. crispus* (Lapworth, 1876) + — ГА; *Globosograptus* sp. — Т.

Род Campograptus Obut, 1949

Cam. clingani (Carruthers, 1867) + — ГА; *Cam. curtus* Obut et Sobolevskaya, 1968 + — СП, ГА; *Cam. elegans* Koren, 1968 + — СП, ГА; *Cam. communis* (Lapworth, 1876) + — ГА; *Cam. communis communis* (Lapworth, 1876) * — СП, ГА; *Cam. millipeda* (McCoy, 1850) + — ГА.

Род Oktavites Levina, 1928, emend. Loydell, 1992

Okt. spiralis (Geinitz, 1842) * — ГА; *Okt. planus* (Barrande, 1850) * — ГА; *Okt. aff. involutus* (Lapworth, 1876) — СП; *Okt. falx* (Suess, 1851) * — ГА.

Род Cochlograptus Obut, 1987

Coch. veles (Richter, 1871) + — ГА.

Род *Spirograptus* Gurich, 1908

Sp. turriculatus (Barrande, 1850) * — ГА; *Sp. guerichi* Loydell, Štorch et Melchin, 1993 * — ГА.

Род *Demirastrites* Eisel, 1912

Dem. pectinatus (Richter, 1853) + — ГА; *Dem. pectinatus pectinatus* (Richter, 1853) * — СП, ГА; *Dem. triangulatus* (Harkness, 1851); *Dem. triangulatus triangulatus* (Harkness, 1851) * — СП, ГА; *Dem. convolutus* (Hisinger, 1837) + — ГА; *Dem. convolutus convolutus* (Hisinger, 1837) * — ГА; *Dem. delicatulus* (Elles et Wood, 1913) * — СП, ГА; *Dem. pribyli* Bouček, 1953 + — ГА; *Dem. urceolus* (Richter, 1853) * — СП.

Род *Stavrites* Obut et Sobolevskaya, 1968

Stav. laticellatus Obut et Sobolevskaya, 1968 + — СП; *Stav. rossicus* Obut et Sobolevskaya, 1968 + — СП.

Род *Rastrites* Barrande, 1850

Rast. approximatus Perner, 1897 + — ГА; *Rast. longispinus* Perner, 1897 * — ГА; *Rast. geinitzi* Törnquist, 1907 * — ГА; *Rast. linnaei* Barrande, 1850 * — ГА; *Rast. norilskensis* Obut et Sobolevskaya, 1968 + — СП; *Rast. hybridus* Lapworth, 1876 + — ГА; *Rast. peregrinus* Barrande, 1850 + — ГА; *Rast. richteri* Perner, 1897 + — ГА.

СЕМЕЙСТВО DIVERSOGRAPTIDAE MANCK, 1923

Род *Diversograptus* Manck, 1923

Diversograptus sp. + — ГА, Т.

Род *Paradiversograptus* Sennikov, 1976, emend. Loydell, 1992

Paradiv. capillaris (Carruthers, 1868) * — СП, ГА; *Paradiv. runcinatus* (Lapworth, 1876) * — ГА.

СЕМЕЙСТВО CYRTOGRAPTIDAE AVERIANOV, 1929, EMEND. BOUČEK, 1933

Род *Cyrtograptus* Carruthers, 1867

Cyrt. aff. centrifugus Bouček, 1931 + — ГА; *Cyrt. aff. insectus* Bouček, 1931 + — ГА.

1.3. СИСТЕМАТИКА И ПРОИСХОЖДЕНИЕ КЕМБРИЙСКИХ ГРАПТОЛИТОВ

Природа граптолитов, их происхождение, родственные связи весьма интересны, но далеко не однозначны и не легко решаемы. Эта удивительная вымершая группа морских организмов постоянно привлекает к себе внимание различных специалистов [Bates, 1988, 1989]. Наименее изучен „кембрийский“ отрезок эволюции граптолитов, что связано с ограниченностью их находок, малым количеством материала и его недостаточной сохранностью. Сибирские коллекции кембрийских граптолитов позволяют выявить некоторые новые аспекты начальных этапов развития рассматриваемой группы фауны.

Рабдосомы сибирских кембрийских граптолитов имеют черные твердые внутренние столоны и теки, отличающиеся своеобразным почкованием, характерным для класса *Stereostolonata* Obut. Все или почти все экземпляры, имеющие хорошую сохранность, позволяют наблюдать фузеллярное построение тек. При этом можно гарантировать, что рассматриваемая структура не является следствием каких-либо процессов при диагенезе и не отвечает какой-либо системе микротрещин, так как следы фузеллярного строения отдельных тек всегда располагаются перпендикулярно теки или ветви, сохраняя такое поло-

жение независимо от изгибов отдельных частей рабдосом. Эти данные позволяют отстаивать „граптолитовую“ или „птеробранхиевую“ природу органических остатков, изучаемых и описываемых как кембрийские граптолиты Сибири. В среднем кембрии встречены представители семейств *Archaeodendridae* Obut, *Dithecodendridae* Obut, *Bulmanidendridae* Obut, *Siberiograptidae* Obut, относящиеся к отрядам *Dithecoidea* Obut и *Archaeodendrida* Obut. Большинство из видов родов *Archaeodendrum* Obut, *Archaeolafoea* Chapman, *Bulmanidendrum* Obut, *Dithecodendrum* Obut, *Karasidendrum* Sennikov имеют тонкие рабдосомы с двумя типами трубчатых, двурядно расположенных тек. У форм *Siberiodendrum* Obut развиваются крупные рабдосомы с цилиндрическими, короткими и широкими автотеками. На главной ветви у форм *Siberiodendrum robustum* Obut наблюдается округло-пузырчатая ткань, а концы выступающих автотек более плотные, возможно, из сливной ткани. Эти явления требуют привлечения новых данных для доказательства „граптолитовой“ природы форм рода *Siberiodendrum* Obut.

Верхнекембрийские формы относятся к семействам *Ptilograptidae* Obut, *Siberiograptidae* Obut, *Dendrograptidae* Roemer, *Acanthograptidae* Bulman, *Idiotubidae* Kozlowski(?), *Mastigograptidae* Obut et Sobolevskaya, входящим в отряды *Dithecoidea* Obut, *Dendroidea* Nicholson, *Tubeoidea* Kozlowski. Возможно, что род *Fasciculitubus* Obut et Sobolevskaya, колонии которого состоят из сильно разросшегося основания с возвышающимися над ним цилиндрическими трубками, следует относить не к семейству *Idiotubidae*, как это было сделано при выделении этого рода, а к отряду *Rhabdopleurida* Fowler, класса *Pterobranchia* Lankester. Общий облик колоний рода *Fasciculitubus* Obut et Sobolevskaya наиболее сходен с формами *Rhabdotubus* Bengtson et Urbanek, являющимися среднекембрийскими представителями рабдоплеурид, описанных на шведском материале [Bengtson, Urbanek, 1986]. А. Урбанек, ознакомившись с сибирским материалом, согласился с таким заключением. Однако, по мнению С. Бенгтсона, эти сибирские формы имеют ярко выраженную дихотомию столоновых трубок (может быть тек?) и их отнесение к рабдоплеуридам и конкретно к роду *Rhabdotubus* Bengtson et Urbanek требует дополнительных обоснований. Представители семейства *Siberiograptidae* Obut имеют длинные, иногда разветвленные рабдосомы, при этом у рода *Siberiograptus* Obut автотеки, устья которых сильно расширены, располагаются двурядно, а у рода *Aellograptus* Obut автотеки имеют слабо расширенные устья и размещены пучкообразно. Рабдосомы у рода *Ptilograptus* Hall состоят из нескольких неправильно дихотомирующих основных ветвей, на которых двурядно и перисто расположены далее не ветвящиеся боковые ветви. Формы рода *Mastigograptus* Ruedemann представлены древовидно-разветвленными рабдосомами с коническими теками. Для форм рода *Aspidograptus* Bulman примечательны изогнутые главные ветви, с отходящими от них боковыми ветвями, далее дихотомически разветвляющимися. Представители родов *Callograptus* Hall, *Dendrograptus* Hall имеют массивное основание, с отходящими от него дихотомически разветвляющимися ветвями, формирующими коническую или кустообразную форму рабдосомы. Для рода *Archaeodictyota* Obut et Sobolevskaya характерны кустообразные колонии при правильно дихотомирующих и анастомозирующих ветвях.

Построение колоний у представителей среднекембрийских и некоторых верхнекембрийских граптолитов достаточно существенно отличается от традиционного типичного граптолитового построения [Обут, 1964; Bulman, 1970; Obut, 1974]. Так, представители отряда *Archaeodendrida* Obut (род *Archaeodendrum* Obut в семействе *Archaeodendridae* Obut) имеют тонкий стебель (из ?столона), от которого отходят три совершенно одинаковые теки, возможно, что

все они являются столотеками, или верхняя из них — столотека, а две нижние — автотеки [Obut, 1974]. У представителей отряда Dithecoidea Obut (семейства Dithecodendridae Obut, Siberiograptidae Obut, Bulmanidendridae Obut) встречается только два типа тек — столотеки и автотеки, а не триады тек (столотека, битека, автотека), характерные для „настоящих“ дендроидных граптолитов [Обут, 1964; Obut, 1974].

Большинством исследователей сейчас признается уже давно высказанное предположение [Schepantoeff, 1905] о филогенетической близости граптолитов и птеробранхий, основанное на значительной гомологии морфологических структур этих двух групп [Kozlowski, 1947, 1949a, 1956, 1961, 1963, 1966, 1971; Bohlin, 1950; Bulman, 1955, 1970; Обут, 1964; Urbanek, 1976, 1979, 1983; Andres, 1977; Rickards, 1979; Crowther, 1978, 1980, 1981; Crowther, Bergström, 1980; Crowther et al., 1987; Urbanek, Mierzejewski, 1982, 1984; Rickards et al., 1984; Armstrong et al., 1984; Bengtson, Urbanek, 1986; Dilly, 1986, 1988; Briggs et al., 1995; Melchin, DeMont, 1995]. В последние годы в литературе развернулась дискуссия о возможности отождествления современных птеробранхий как „живых“ граптолитов [Dilly, 1993, 1994; Rigby, 1993a, 1994a,b; Rigby, Dilly, 1993]. Однако это предположение было подвергнуто достаточно обоснованной критике [Urbanek, 1994a,b]. Независимо от точек зрения на эту проблему можно вполне уверенно предполагать происхождение древнейших граптолитов непосредственно от древнейших птеробранхий или от „птеробранхиоподобных“ предшественников. Высказывалось и другое предположение, что граптолиты и птеробранхии могли происходить от одного пока не известного предка [Andres, 1977; Rickards, 1979; Rickards et al., 1984].

Птеробранхии входят в состав типа Hemichordata, подтипа Stomochordata и составляют самостоятельный класс Pterobranchia Lankester — крыложаберные [Bulman, 1955, 1970; Обут, 1964; Mierzejewski, 1986]. В составе класса рассматривается два отряда Rhabdopleurida Fowler и Cephalodiscida Fowler: в первом выделяются три семейства — Rhabdopleuridae Harmer, Rhabdopleuroididae Mierzejewski, Rhabdopleuritidae Mierzejewski, а во втором два — Cephalodiscidae Harmer, Eocephalodiscidae Kozlowski.

Птеробранхии — колониальные животные, покрытые хитиноподобным веществом, именуемым ценоцием. По образу жизни они относятся к сессильному бентосу. Только один род (*Atubaria* Soto) составляет исключение — его представители: 1) одиночные, 2) вагильный бентос и 3) лишены покровного ценоция. Тело птеробранхий состоит из головного щита, воротничка и туловища и близко по строению к Enteropneusta — кишечнодышащим. Оно крепится на мускулистом стебельке, прикрепляющемся к предметам (*Atubaria* Soto), ко дну ячейки ценоция (*Cephalodiscus* McIntosh) или к общему тяжу, именуемому столоном (*Rhabdopleura* Allman). Ценоций птеробранхии надстраивают при помощи головного щита, выглядывая наружу из ячейки. При создании основных столоновых трубок у рода *Rhabdopleura* Allman зоиды строят ее из отдельных полос — фузеллюсов с характерным зигзагообразным швом. Последний образуется потому, что лежащая на субстрате трубка не позволяет делать полный круговорот. Зоидные трубки, поднимающиеся над субстратом, строятся при полном обороте и не содержат такого шва. Столоновые трубки могут ветвиться и от них, недалеко от их растущих концов, образуются молодые зоиды, каждый из которых создает себе перегородку в общей столоновой трубке, отделяясь от других зоидов в собственной камере — столотеке. Затем зоид путем перфорации отпочковывается от столоновой трубки и строит собственную зоидную трубку — теку. При остановке в развитии он (зоид) превращается в концевой зоид, дающий в дальнейшем разветвление своего

столона, приводящее к делению столонных трубок. Некоторые почки на столоне не развиваются в зооиды и превращаются в спящие (зимовочные) зооиды, которые могут переносить неблагоприятные условия среды обитания.

Общей закономерностью как для современных, так и в особенности для ископаемых птеробранхий является исключительная спорадичность их находок. В то же время по ныне живущим птеробранхиям удается проследить некоторые закономерности. В современных бассейнах наблюдается глобальная географическая разобщенность птеробранхий: представители отряда *Rhabdopleurida* Fowler обитают в северном полушарии, а отряда *Cephalodiscida* Fowler живут у берегов Антарктиды. Анализ географического и батиметрического распределения современных видов рода *Rhabdopleura* Allman выявил их стенобатное отношение к условиям среды [Stebbing, 1970a]. Так, один из видов (*Rhabdopleura normani* Allman) живет на глубинах около 200 м и является эвритермным и широко географически встречающимся таксоном в Северо-Атлантическом бассейне от 35 до 80° с. ш. (от Средиземного моря и Азорских островов до Балтийского моря, а также в Лабрадорском море у берегов Гренландии и в Северном Ледовитом океане у берегов Шпицбергена). Второй вид (*Rhabdopleura compacta* Hincks), наряду со своей стенобатностью, стенотермен, обитая на глубинах менее 200 м только у берегов Англии. Другие виды (*Rhabdopleura grimaldii* Jullien, *Rh. manubialis* Jullien) живут совместно на глубине 300 м только в одном районе у Азорских островов. Виды другого представителя современных птеробранхий — рода *Cephalodiscus* McIntosh — достаточно четко подчеркивают приуроченность к определенной географической широте [Van Der Horst, 1939a], проявляя стенотермность, также, вероятно, и стенобатность. Таким образом, возможно, что и некоторые древние птеробранхии, особенно виды ныне живущего рода *Rhabdopleura* Allman, могли быть эндемичными, стенобатными (и ?стенотермными) формами.

Современные птеробранхии ограничены тремя родами: 1) род *Rhabdopleura* Allman, обнаруженный в майском ярусе среднего кембрия Сибирской платформы [Сенников, Дурман, 1991; Durman, Sennikov, 1993], известный в ордовике (арениг, лланвири) Польши [Kozlowski, 1970a; Mierzejewski, 1986], нижнем силуре (лландовери) Уэльса [Rickards et al., 1984], в верхнем силуре Польши [Mierzejewski, 1978], в нижнем карбоне Бельгии [Mortelmans, 1955], в юре Польши [Kulicki, 1969, 1971], в верхнем мелу и палеоцене Польши [Kozlowski, 1949b], в эоцене Англии [Thomas, Davis, 1949a,b] и в настоящее время [Schepotieff, 1907; Van Der Horst, 1928, 1939b; Stebbing, 1970a,b; Dilly, 1971, 1973, 1975a,b, 1976, 1986; Stebbing, Dilly, 1972]; 2) род *Cephalodiscus* McIntosh, встречающийся в лютетском ярусе среднего палеогена [Abrard et al., 1950] и живущий в настоящее время [Schepotieff, 1907; Van Der Horst, 1928, 1939a; Bulman, 1955, 1970; Обут, 1964; Markham, 1971; Andres, 1980; Urbaneck, Zielinski, 1981; Lester, 1985; Dilly, 1988]; 3) род *Atubaria* Sato, не имеющий ископаемых видов [Sato, 1936; Bulman, 1955, 1970; Обут, 1964].

Общими чертами для птеробранхий и граптолитов служат: а) неизвестное у других животных перфорирующее почкование (у граптолитов первого текозооида от сикүлозооида, а также возможно в некоторых случаях отдельных текозооидов от общей ветви), б) способ образования раздваивающихся ветвей, при котором у птеробранхий при остановке роста зооида он превращается в концевой зооид и дает развитие новому столону (и новой ветви). У граптолитов (у дендроидей) деление на две ветви является следствием возникновения в одной триаде взамен битеки второй столотеки, дающей начало новой ветви. Подчеркивая гомологию между этими двумя группами организмов, В. Н. Беклемишев [1964] указывал, что различия между птеробранхиями и дендроид-

ными граптолитами гораздо меньше отличий между отдельными отрядами и семействами граптолитов. Этот же автор отмечал: „Если бы трубки *Rhabdopleura* были впервые найдены в палеозое, их без всякого сомнения отнесли бы к числу граптолитов“ [Т. 1, с. 715]. Все же следует отметить, что у *Rhabdopleura* наблюдается монопоидальный рост колонии, при котором от основной ветви отходят боковые, оканчивающиеся бластозооидом (терминальным зооидом). При этом чем старше зооид, тем длиннее ветвь, на которой он расположен, и тем больше на ней боковых ветвей. В противоположность этому у дендроидей отмечается симпоидальный рост колоний, характеризующийся отсутствием основной ветви (все же некоторые родовые таксоны дендроидей *Aellograptus* Obut, *Siberiodendrum* Obut, *Ptilograptus* Hall, *Aspidograptus* Bulman могут иметь главную ветвь и этим напоминать монопоидальный рост у *Rhabdopleura*). Все ветви у дендроидей достаточно равномерны и самый старый зооид находится у основания самой старой из ветвей, давших при дивергенции развитие другим ветвям. Общее отличие всех граптолитов и птеробранхий заключается в том, что у граптолитов нет одиночных форм (за исключением только что образовавшегося половым путем сикүлозооида, еще не успевшего начать строить колонию), а их рабдосомы — „настоящие“ колонии, где все зооиды находятся в тканевом соединении. Предполагаемое исключение в виде „псевдоколоний“, вероятно, было только у некоторых редких представителей дендроидей (например, у форм рода *Syringotaenia* Obut зооиды могли не иметь между собой мягкого тканевого соединения). Как будет рассмотрено в гл. 4 „Биологическая природа...“, колонии граптолитов могут объединяться в структуры более крупного ранга (синрабдосомы и „квазисинрабдосомы“). У птеробранхий известны три различных типа в организации жизненных форм: а) классические одиночные формы (все представители рода *Atubaria* Soto); б) псевдоколонии или „примитивные“ колонии, где по густой сети из плотных нитей ползают особи-сожители, не находящиеся в тканевом соединении (представители вида *Cephalodiscus inaequalis* Andersson); в) „настоящие“ колонии (представители вида *Cephalodiscus sibogae* Harmer и всех видов рода *Rhabdopleura* Lankester).

Представители рода *Aellograptus* Obut по общему облику строения колонии несколько напоминают современную птеробранхию *Cephalodiscus lovenseni* Harmer [Van Der Horst, 1939a], имеющую толстую основную (столоновую) трубку, снабженную почками и зооидными трубками, выходящими за ее пределы. Несмотря на то, что это, вероятнее всего, только конвергенция формы колонии, интересен факт такого параллельного развития у двух независимых групп организмов — у граптолитов и птеробранхий. Это может косвенно свидетельствовать о достаточно близком родстве названных групп. Представители отряда Tuboidea Kozłowski, особенно отмечавшегося ранее рода *Fasciculitubus* [Обут, Соболевская, 1967б], по конфигурации и строению сильно напоминают древнейших представителей рабдоплеурид из отложений среднего кембрия Швеции (*Rhabdotubus johanssoni*) [Bengtson, Urbanek, 1986], похожи они и на рабдоплеуриды из среднекембрийских разрезов Норвегии (*Rhabdotubus mesocambriacus*) [Орик, 1933], а также в несколько меньшей степени сходны с птеробранхиями из Польши: из нижнего ордовика (тремадока) (*Eocephalodiscus polonicus*), из верхов нижнего—низов среднего ордовика (*Rhabdopleuroides expectatus*), из ордовика (*Pterobranchites antiquus*, *Rhabdopleurites primaevus*), из нижнего ордовика (аренига) (*Rhabdopleura urbaneki*, *Rhabdopleuroides expectatus*) [Kozłowski, 1949a, 1961, 1967, 1970a], из ордовика-силура (*Kystodendron complicatus*, *Kyst. tener*) [Mierzejewski, 1986] и верхнего силура (лудлова) (?*Rhabdopleura*) [Mierzejewski, 1978]. Отдельные части трубок (?вет-

вей) *Fasciculitubus* сходны с ордовикскими представителями птеробранхий из аренигского яруса нижнего ордовика Швеции (*Graptovermid* = ?*Rhabdopleurites*) [Skevington, 1965; Mierzejewski, 1986] и из ордовикских валунов Прибалтики (*Rhabdopleurites*) [Andres, 1961, 1977]. Предложенное перемещение положения ископаемых таксонов из класса Graptolithina в класс Pretobranchia и обратно отражает существенное морфологическое подобие представителей этих групп. Так, ревизия впервые описанного как ископаемая птеробранхия видового таксона *Pterobranchites antiquus* [Kozlowski, 1967] с применением электронного сканирующего микроскопа показала, что кортикальная ткань у него аналогична перидерме граптолитов, и он, занимая промежуточное положение между птеробранхиями и граптолитами, все же должен быть отнесен к неизвестной группе граптолитов [Mierzejewski, 1984a].

Исследование с помощью стереоскана фузеллярной ткани ордовикских граптобластов позволило обнаружить фибриллы, характерные для современных птеробранхий рода *Cephalodiscus* [Mierzejewski, 1984b]. Интересно, что граптобласты — яйцеобразные хитиноидные тела с плоским дном и выпуклой верхней стороной, на которой наблюдается фузеллярная структура, относились к „проблематичным“ морфологическим элементам тубоидных граптолитов Crustoidea Kozlowski [Kozlowski, 1962; UrbaneK, Rickards, 1974]. Предполагается, что в них размещался зооид, который никогда не развивался как автозооид, а представлял собой закрытую конечную часть столотеки, с заключенным в оболочку „зимующим“ („спящим“) зооидом [UrbaneK, 1983; UrbaneK et al., 1986]. Такой своеобразный морфологический элемент в граптолитовых колониях правомочно сравнивается со „спящими“ зооидами птеробранхий. В ряде работ можно найти характеристику таксонов, впервые описанных как граптолиты, а затем после ревизии относимых к птеробранхиям [Andres, 1961, 1977; Skevington, 1965; Mierzejewski, 1986]. Более того, было высказано [Bengtson, UrbaneK, 1986] предположение о существовании „переходных граптолитово-птеробранхиевых таксонов“. В частности, род *Rhabdotubus* при этом должен занимать промежуточное положение между рабдоплеуридными птеробранхиями и тубоидными граптолитами и иметь мозаичный характер признаков из обеих групп организмов. Представляется, что близкий к нему род *Fasciculitubus*, а также, возможно, и сам род *Rhabdotubus*, все же следует относить к птеробранхиям. Другой „промежуточный“ таксон *Mastigograptus datzenkoi* Obut et Sobolevskaya, имеющий „птеробранхиевое“ перфорирующее почкование на теках ветвей, по мнению автора, пока можно рассматривать в составе дендроидей.

В результате комплексного анализа общей морфологии и ультраструктуры тканей намечены некоторые направления в решении вопросов систематики граптолитов и близких к ним групп птеробранхий, гидроидных и сцифоидов [Mierzejewski, 1986]. На основании этого некоторые из дитекоидей рекомендовано относить к сцифоидным полипам, другие из них, в том числе семейство Chaunograptidae Bulman, помещены в колониальные гидроидеи. Конечно, эти данные следует переосмыслить и критически проанализировать с привлечением новых дополнительных материалов, в том числе сведения по хорошо сохранившимся каменным образцам, где могут располагаться крупные, сложно построенные формы. В то же самое время среднекембрийские Archaeodendrida Obut и Dithescoidea Obut имеют настолько своеобразное, достаточно сложное строение колоний, что не позволяет относить их к гидроидным. Вероятно, трудно предполагать их непосредственное происхождение от указанных рабдоплеурид. Возможно, что это обстоятельство и ряд морфологических и микроструктурных особенностей как раз и побуждают некоторых исследователей относить часть дитекоидей к гидроидным. Следует отметить, что у ордовикско-

силурийских гидроидных, близких к ныне живущим *Athecata* и *Thecapora*, наблюдается как диморфизм (гонотеки и гидротеки), так и триморфизм тек (гидротека, женская и мужская гонотеки) [Eisenack, 1934, 1937, 1968; Kozłowski, 1959; Mierzejewski, 1986]. Однако сплошной однородный хитиновый покров гидроидных достаточно резко отличается от фузеллярной структуры хитиноподобной покровной ткани как у граптолитов, так и у птеробранхий. В целом для воссоздания полной картины зарождения обособленной, самостоятельной группы граптолитов не достает „звена“ каких-то предковых, переходных форм, с одной стороны, уже отличающихся от птеробранхий (например, образованием примитивных, но закономерных ветвей?), а с другой — не достигших столь высокой степени сложности в построении колоний и дифференциации тек, какие характерны для археодендрид и дитекоидей. Пока можно только предложить какие-то варианты объяснения причин отсутствия в более древних, чем вмещающие остатки *Archaeodendrida* и *Dithecoidea* среднекембрийские толщи, породах примитивно устроенных граптолитов. Во-первых, вероятно, что они просто не давали массовых скоплений и до сих пор не найдены. Во-вторых, имея в виду, что у одного из современных птеробранхий — у рода *Atubaria* Sato — особи лишены ценочия (экзоскелета из хитиноподобного вещества), характерного для других птеробранхий, возможно, что и предковая группа граптолитов не имела твердого черного склеротизированного покрова тек и столонов. На это косвенно указывают предположения о несклеротизированном характере системы столонов у представителей родов *Epigraptus* Eisenack [Kozłowski, 1971] и *Rhabdotubus* Bengston et Urbanek [1986]. Здесь следует напомнить об одном предположении [Kirk, 1979, 1980; Bates, 1988], что в девоне последние из монографтид не „вымерли“, „исчезнув“ из геологической летописи, а эволюционировали в направлении потери колониальности и полной редукции твердого склеротизированного покрова тек и могли в дальнейшем продолжительно существовать в морских биоценозах в виде мелких мягкотелых одиночных сиколозооидов без склеротизированной перидермы, в том числе и до настоящего времени. В-третьих, также по аналогии с современными птеробранжиями (род *Atubaria* Sato) не исключено, что такие предковые граптолиты были не колониальными, а одиночными организмами и вследствие малых размеров сейчас практически не поддаются диагностике.

Следует рассмотреть одно интересное обстоятельство. Если попытаться использовать птеробранжии для целей стратиграфии, то по ним можно выделить, например, родовую зону *Rhabdopleura*, охватывающую палеозой, мезозой и кайнозой. По отдельным видам рода *Rhabdopleura* вероятно можно обособить отдельные зоны, соответствующие по продолжительности периодам. По другим ископаемым родам и видам птеробранжий такие зоны могли бы охватывать одну или несколько систем, в лучшем случае отдел системы, т. е. наблюдается значительный консерватизм в развитии этой группы. Как уже отмечалось, количество современных родов птеробранжий равно трем, а общее количество ископаемых родов (без учета двух современных родов, имеющих ископаемые виды) равно, по данным различных исследователей, семи—восми. Распределение числа родов по эрам неравномерное: для палеозоя — 5—6, для мезозоя — 2, для кайнозоя — 3. Обратим внимание на то, что две родственные группы организмов — птеробранжии и граптолиты — имеют принципиально отличающиеся скорости эволюционного развития, и, как следствие, не соизмеримо разное значение для стратиграфии, т. е. граптолиты являются ортостратиграфической группой фауны для ордовика, силура и нижнего девона с продолжительностью зон (по различным данным) от 3—4 млн лет до 0,5 и даже 0,2 млн лет, а птеробранжии могут соперничать по дробности только с такими

подразделениями, как палео-, мезо- и кайнофит. В чем же существо такого диаметрально противоположного различия между этими двумя близкородственными группами? Только в одном, граптолиты, зародившись в кембрии как бентосная группа организмов, в самом начале ордовика перешли к планктонному образу жизни. Все зональные подразделения граптолитов — это так называемые п-зоны (планктонные зоны). Незначительная часть представителей граптолитовых сообществ продолжила свой бентосный образ жизни. Именно эти консервативные представители дожили до карбона и перми, в то время как планктонные формы, с их быстрыми темпами эволюции, вымерли в нижнем девоне. Интересно, что до карбона и перми дожили те бентосные рода, которые появились в кембрии. Другие рода бентосных граптолитов, возникшие в ордовике и силуре, как правило, существовали не более чем период или эпоху. Количество родов бентосных граптолитов также было немногочисленным и на различных временных отрезках составляло от трех до пяти—семи родов. Эти цифры вполне соотносятся с количеством родов птеробранхий за равные отрезки времени.

Большинством исследователей признается, что все кембрийские граптолиты были прикрепленными бентосными организмами, а истинно планктонный образ жизни у граптолитов возник на рубеже кембро-ордовикской границы [Erdtmann, 1982a,b, 1988a]. Указанный автор связывает возникновение планктонного образа жизни с появлением группы *Rhabdinopora flabelliforme* (Eichwald), а у китайских специалистов [Lin Yao-kun, 1980, 1983; Lin Yao-kun, Liang Zong-wei, 1988] имеются данные (по мнению автора настоящей работы весьма спорные) о планктонных граптолитах на более низком стратиграфическом уровне. Присоединяясь к точке зрения о бентосном образе жизни кембрийских граптолитов, все же отметим, что у них первоначальная особь, образующая новую колонию, какое-то время в своем развитии могла проходить через планктонную стадию. На это указывают находки близких по родовому, а в некоторых случаях и по видовому составу кембрийских сообществ граптолитов в удаленных друг от друга геологических регионах на Сибирской платформе, в Испании, Норвегии, Китае, Австралии, Тасмании, Северной Америке. Причем это касается не только родов с большим числом видов и с широкой вариацией различных параметров (не исключено, что такие рода могут быть субъективно объединяемыми группами, состоящими из филогенетически не связанных между собой видов), но и узкоспециализированных родов с двумя-тремя видами и с четкими ограничениями морфологических признаков. Например, сибирские рода *Siberiograptus* Obut, *Aellograptus* Obut встречены: первый в Китае [Lin Yao-kun, 1985, 1987], второй в Тасмании [Rickards et al., 1990]. Если в первом случае установлены новые виды *Siberiograptus simplex* Lin Yao-kun, *Siberiogr. polycladus* Lin Yao-kun, то в Тасмании определен сибирский вид *Aellograptus savitzkyi* Obut.

Глава 2. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ В ГРАПТОЛИТОВЫХ СООБЩЕСТВАХ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Рассматривая филогению как учение о происхождении и путях эволюции отдельных групп животных, можно на граптолитах фиксировать определенные филогенетические ряды (или цепочки), так или иначе относящиеся к филогении граптолитов. При этом помещение отдельных таксонов граптолитов в один эволюционный ряд (филетический), помогает расчленить их (доказать или отвергнуть расчленение) на две или несколько независимых групп. Наиболее трудно в таком делении выявить филогенетическую дифференциацию.

2.1. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ

Явление филогенетической дифференциации (ветвления) на граптолитовых таксонах можно проиллюстрировать несколькими примерами. При этом может фиксироваться деление не только на два, но и на три дочерних таксона. Например, внутри родовой группы *Phyllograptus* Hall вид *Phyl. densus* Törnquist был видом-родоначальником для двух видов: *Phyl. rotundatus* Monsen и *Phyl. anna* Hall.

Вид *Campograptus communis* (Lapworth), вероятно, был видом-основателем для всех остальных видов рода *Campograptus* Obut, а также исходной формой для вида-основателя рода *Oktavites* Levina (*Okt. planus* (Barrande)). Кроме того, не исключено, что какие-то формы *Campograptus* sp., близкие к виду *Cam. communis* (Lapworth), дали начало виду-основателю рода *Spirograptus* Gurich (*Sp. minor* (Bouček)).

В составе семейственной группы Monograptidae Lapworth вид *Atavograptus strachani* (Hutt et Rickards) одновременно может быть исходной формой для вида-основателя рода *Lagarograptus* Obut et Sobolevskaya (*Lag. acinaces* (Törnquist)), а также и для вида-основателя рода *Monoclimacis* Frech (*Monoclimacis* sp.). Вид *Atavograptus atavus* (Jones) является исходной формой для вида-основателя рода *Coronograptus* Obut et Sobolevskaya (*Cor. angustus* (Obut)) и для вида-основателя рода *Pribylograptus* Obut et Sobolevskaya (*Prib. incommodus* (Törnquist)). Вид *Atavograptus* sp. 4 имеет переходные черты к таксону *Pribylograptus sandersoni* (Lapworth). Так как сами эти виды находятся в филогенетических цепочках внутри „своих“ родов и дают развитие следующим за ним видовым таксонам, то наблюдается дифференциация на два, три или более дочерних таксона. На среднесибирском материале можно убедиться в том, что в большинстве случаев материнский вид, давая дочерний, продолжал существовать вместе с ним достаточно долгое время (изредка и переживал последнего). Во многих случаях материнский вид вымирал вслед за появлением дочернего. Не редки случаи, при которых вид-основатель давал два или три дочерних вида, относящихся даже к различным родам. Такие „плодовитые“ виды-основатели, как правило, существовали непродолжительно.

2.2. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЛИНИИ

Для филогенетического анализа из всей гаммы граптолитовых родов, распространенных на рассматриваемом стратиграфическом интервале в Средней Сибири, самыми удобными объектами служат рода, отвечающие следующим признакам. Первое — те рода, часть видов которых является видами-

индексами комплексных зон, второе — рода со средним числом видов (три—пять), третье — рода, в составе видов которых выделяются подвиды, четвертое — рода, по возможности, филогенетически близкие к другим родам, рассматриваемым на соседних стратиграфических уровнях, пятое — рода с узким стратиграфическим интервалом распространения (в пределах одного—двух ярусов). Такой выбор объектов позволяет проводить исследования по происхождению и путям эволюции отдельных группировок видов в родах, и, одновременно с этим, прослеживать направленности филогенетических изменений при последовательной смене стратиграфических уровней.

Кембрийские граптолитовые тренды

Кембрийские и тремадокские граптолитовые таксоны пока не позволяют выделить обоснованные филогенетические ряды ни на родовом, ни на видовом уровнях. Это может объясняться некоторыми трудностями в таксономии кембро-тремадокских граптолитов, а также тем, что на этом стратиграфическом интервале происходит у большинства граптолитовых таксонов постоянное неустойчивое „опробование“ различных „новых“ морфологических элементов и их каких-либо сочетаний. Все же можно проследить некоторые тренды в тенденциях развития морфологических элементов в сообществах кембрийских граптолитов. Наблюдается две устойчивые тенденции: первая — упорядочение расположения тек на ветвях; вторая — редукция толстого центрального ствола (центральной ветви): за счет уменьшения количества ветви и разобщения тек (или диад, или триад тек) или за счет образования нескольких тонких отдельных ветвей. Тренды в развитии среднесибирских кембрийских граптолитов могут быть проиллюстрированы примерами следующих родовых таксонов: 1) *Aellograptus* Obut > *Mastigograptus* Ruedemann, 2) *Siberiodendrum* Obut > *Dithecodendrum* Obut > *Bulmanidendrum* Obut, 3) *Archaeolafoea* Chapman > *Archaeodendrum* Obut. Вследствие отмеченных выше специфических обстоятельств трудно утверждать, что рассмотренные последовательности родов являются филогенетическими цепочками в развитии кембрийских сообществ граптолитов. Однако фиксируемые тренды в развитии этих сообществ, отражая общие тенденции в развитии сообществ, не могут не иметь филогенетической основы. Вероятно, уже в ближайшее время будет возможно выделение на видовом уровне филогенетических цепочек в составе кембрийских таксонов. По крайней мере, уже сейчас в составе рода *Dithecodendrum* Obut есть три вида, по которым намечается филогенетическая цепочка: *Dith. sibiricum* Obut > *Dith. tenuiramosum* Obut > *Dith. grossithecium* Obut. В этой цепочке наблюдается увеличение размеров тек и усиление закономерности их расположения.

Ордовикские граптолитовые филолинии

Для аренига на среднесибирском материале (Горный Алтай, Салаир) стоит рассмотреть взаимоотношения видов в составе рода *Phyllograptus* Hall. Вовлекая в анализ данные о характере изменения числа тек в единице измерения, о размерах рабдосомы, ее конфигурации, можно построить некоторые филогенетические (филетические) цепочки (ряды) (рис. 1): первая — *Phyl. densus* Törnquist > *Phyl. rotundatus* Mosen > *Phyl. ilicifolius* Hall; вторая — *Phyl. densus* Törnquist > *Phyl. anna* Hall. В первой цепочке видов фиксируется изменение угла наклона тек к оси рабдосомы (от горизонтального только устьевых краев тек к горизонтальному почти всех частей тек и далее к наклонному) и изменение размеров рабдосомы (резкое уменьшение длины и ширины, а затем их увеличение). Во второй цепочке видов наблюдается уменьшение длины и ширины рабдосомы, а также изменение угла наклона устьевых частей тек к оси

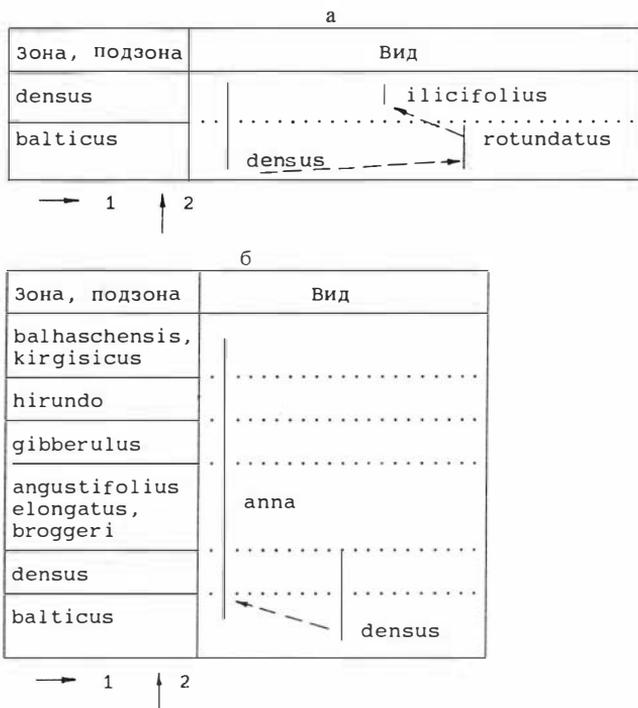


Рис. 1. Морфогенез видов рода *Phyllograptus* Hall:

а) 1 — слева направо увеличивается угол наклона проксимальных частей тек к оси рабдосомы и число тек в единице измерения, 2 — снизу вверх по зонам увеличиваются максимальные длина и ширина рабдосомы; б) 1 — слева направо уменьшается угол наклона начальных частей тек к оси рабдосомы и увеличивается угол наклона дистальных частей тек, 2 — снизу вверх по зонам уменьшаются максимальные длина и ширина рабдосомы, увеличивается диапазон колебания тек в единице измерения.

рабдосомы (от горизонтального к наклонному). Выделяемая биозона *Phyl. densus* отвечает объему одноименной (*densus*) комплексной зоны. Биозоны *Phyl. rotundatus*, *Phyl. ilicifolius* укладываются (каждая в отдельности) в объем комплексной зоны *densus*, при этом первая отвечает нижней половине этой комплексной зоны, а вторая — верхней. Напомним, что комплексная зона *densus* делится на две комплексные подзоны (*balticus* и *densus*), поэтому биозона *Phyl. rotundatus* соответствует комплексной подзоне *balticus*, а биозона *Phyl. ilicifolius* — комплексной подзоне *densus*. Можно предложить и две филозоны (*rotundatus* и *ilicifolius*), коррелирующиеся с отмеченными комплексными подзонами. Биозона *Phyl. anna* занимает продолжительный интервал, охватывая по объему комплексные зоны *densus*, *angustifolius elongatus*, *gibberulus* аренига и комплексную зону *balhaschensis, kirgisicus* нижнего ланвирна. В среднесибирском материале каждый из видов *Phyl. densus* Törnquist и *Phyl. anna* Hall представлен двумя подвидами (*Phyl. densus densus* Törnquist, *Phyl. densus opulentus* Monsen, *Phyl. anna anna* Hall, *Phyl. anna longus* Ruedemann). Рассмотренные выше морфологические изменения при переходе от одного подвида к другому аналогичны изменениям при переходе от вида к виду. Резкие изменения в морфоструктурных перестройках и смена их направленностей у филографтовых видов и подвида обычно приурочены к границам комплексных зон.

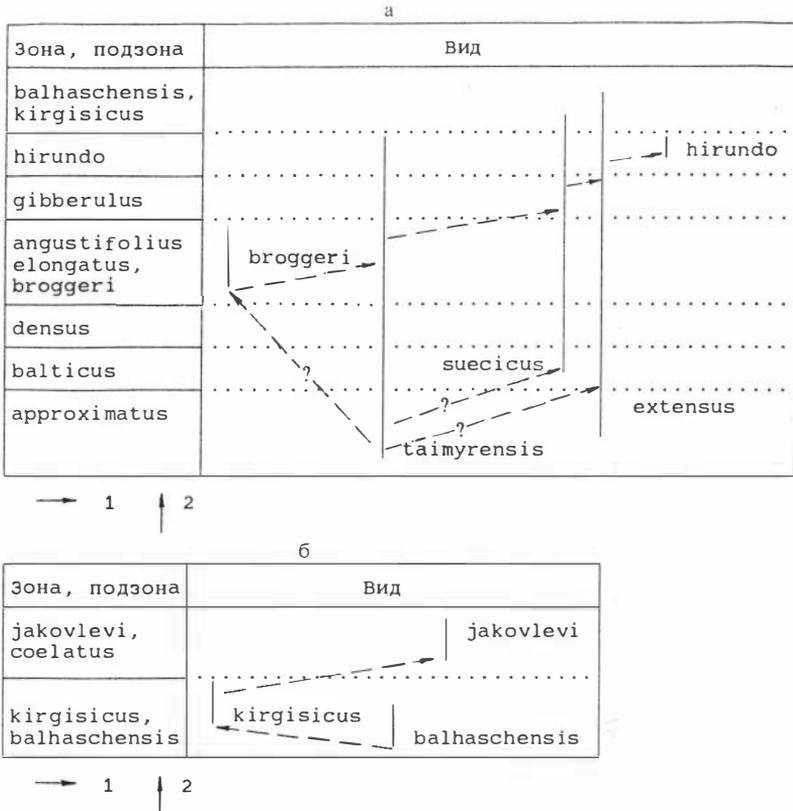


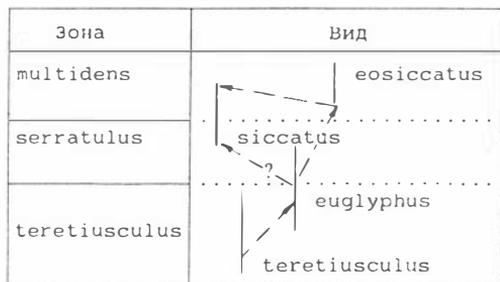
Рис. 2. Морфогенез видов рода *Expansograptus* Bouček et Přibyl:

а) 1 — слева направо уменьшается максимальная ширина рабдосомы, увеличивается число тек в единице измерения (кроме *extensus*), 2 — снизу вверх по зонам увеличивается длина сикулы; б) 1 — слева направо уменьшается число тек в единице измерения, 2 — снизу вверх по зонам увеличивается длина сикулы (для *jakovlevi*?) и максимальная ширина рабдосомы.

В составе рода *Expansograptus* Bouček et Přibyl по алтайскому и салаирскому материалам намечаются такие филогенетические цепочки (рис. 2): первая — *Ex. broggeri* (Monsen) > *Ex. taimyrensis* Obut et Sobolevskaya > *Ex. suecicus* (Tullberg) > *Ex. extensus* (Hall) > *Ex. hirundo* (Salter). В этой аренигской цепочке видов наблюдается прогрессивное изменение ширины рабдосомы на фоне смены направленности (при переходе от вида к виду) в эволюции размеров сикулы (при общем уменьшении ее длины). Биозона *Ex. broggeri* соответствует комплексной зоне *angustifolius elongatus*, а биозона *Ex. hirundo* отвечает одноименной комплексной зоне. Вторая цепочка состоит из лланвирнских экспанзограптов: *Ex. balhaschensis* (Keller) > *Ex. kirgisticus* Obut et Zubtsov > *Ex. jakovlevi* (Keller); третья — из аренигско-лланвирнских их представителей: *Ex. extensus* (Hall) > *Ex. sparsus* (Hopkinson) > *Ex. jakovlevi* (Keller). Для второй и третьей цепочек характерно общее увеличение ширины рабдосомы, увеличение длины сикулы, уменьшение числа тек в единице измерения. Биозоны *Ex. balhaschensis* и *Ex. kirgisticus* (каждая по отдельности) отвечают по объему нижнелланвирнской одноименной комплексной зоне. Также и биозона *Ex. jakovlevi* коррелируется с верхнелланвирнской комплексной зоной (*jakovlevi, coelatus* на

Горном Алтае и jakovlevi, geminus на Салаире). Резкие рубежи морфоструктурных перестроек и смена их направленностей у видов рода *Expansograptus* Bouček et Příbyl приурочены именно к границам аренигских и лланвирнских комплексных зон.

Среднесибирский аренигско-лланвирнский материал по граптолитам позволяет также наметить отдельные части в ряду филогенетических цепочек в составе видов родов *Acrograptus* Tzaj (*Acr. balticus* (Tullberg) > *Acr. nicholsoni* (Lapworth) > *Acr. pusillus* (Tullberg) > *Acr. affinis* (Nicholson) > *Acr. cognatus* (Harris et Thomas) — по уменьшающимся размерам сикулы и ширины рабдосомы), *Didymograptus* McCoy (*Did. protobifidus* Elles > *Did. geminus* (Hisinger) — по увеличению ширины ветвей рабдосомы и числа тек в единице измерения), *Isograptus* Moberg (первая цепочка: *Is. gemicyclus* (Harris) > *Is. paraboloides* Tzaj > *Is. victoriae* Harris; вторая цепочка: *Is. schrenki* Obut et Sobolevskaya > *Is. gibberulus* (Nicholson) > *Is. victoriae* Harris — по форме проксимального конца, по ширине ветвей, по размерам сикулы и числу тек в единице измерения). Для лландейльско-карадокских сибирских граптолитов филогенетические цепочки можно построить по видам рода *Glyptograptus* Lapworth. Эта следующая цепочка: *Gl. (Hust.) teretiusculus* (Hisinger) > *Gl. euglyphus* (Lapworth) > *Gl. eosiccatus* Tzaj > *Gl. siccatus* Elles et Wood, основанная на закономерном уменьшении ширины рабдосомы и изменении числа тек в единице измерения (рис. 3). Стоит заметить, что недавно [Mitchell, 1987] вид *Gl. teretiusculus* (Hisinger) был включен в состав рода *Hustedograptus* Mitchell, однако это не меняет существа морфологических изменений, а только расширяет их диапазон до филогенетической цепочки видов в составе двух родов. Биозона *Hust. teretiusculus* соответствует одноименной комплексной зоне *teretiusculus* нижнего лландейло. Биозона *Gl. euglyphus* коррелируется с лландейльскими комплексными зонами *teretiusculus* и *serratulus* (верхний лландейло). Биозона *Gl. siccatus* отвечает двум комплексным зонам — верхнелландейльской *serratulus* и нижнекарадокской *multidens*. Биозона *Gl. eosiccatus* может по объему коррелироваться с нижнекарадокской комплексной зоной *multidens*. Вероятно, для рассматриваемого интервала по сибирским граптолитовым сообществам можно будет также построить филогенетические цепочки видов в родах *Orthograptus* Lapworth (*Orth. propinquus* (Hadding), *Orth. barcovaensis* (Obut et Sobolevskaya), *Orth. insuetus* (Obut et Sobolevskaya), *Orth. quadrimucronatus* (Hall)), *Amplexograptus* Elles et Wood (*Ampl. coelatus* (Lapworth), *Ampl. arctus* Elles et Wood, *Ampl. fallax* Bulman), *Acrograptus* Tzaj (*Acr. sagitticaulis* (Gurley), *Acr. serratulus* (Hall)). В ашгильском сибирском материале намечаются цепочки видов в составе рода *Climacograptus* Hall. Первая цепочка: *Cl. brevis* Elles et Wood > *Cl. minimus* (Carruthers) > *Cl. latus* Elles et Wood > *Cl. longispinus* T. S. Hall. Вторая цепочка:



Cl. caudatus Lapworth > *Cl. tubuliformis* Lapworth > *Cl. hastatus* T. S. Hall. Эти цепочки объединяют виды по степени развития шипов или других структур на проксимальных

Рис. 3. Морфогенез видов родов *Glyptograptus* Lapworth и *Hustedograptus* Mitchell:

1 — слева направо уменьшается число тек в единице измерения; 2 — снизу вверх по зонам уменьшается максимальная ширина рабдосомы.

концах и в них, от вида к виду прослеживается прогрессивное развитие таких структур, а также общее увеличение размеров рабдосомы.

Силурийские граптолитовые филолинии

Наиболее обширный и убедительный материал для филогенетических построений содержится в лландоверийских граптолитовых сообществах. В начале силурийского периода произошло зарождение крупного нового надсемейства граптолитов *Monograptacea* Lapworth, быстрая эволюция которого позволила ему уже к началу венлока почти полностью заменить всех других представителей планктонных граптолитов. В раннем силуре появляются быстро эволюционирующие формы, например, „не вышедшие“ за пределы лландовери рода: *Coronograptus* Obut et Sobolevskaya, *Atavograptus* Rickards, *Lagarograptus* Obut et Sobolevskaya, именно они дали начало для развития всех других родов монографтид.

Наиболее привлекательным для рассматриваемого анализа среди отмеченных трех родов граптолитов является *Coronograptus* Obut et Sobolevskaya. Виды этого рода уже давно служат видами-индексами комплексных зон как для региональных шкал, так и для Международной стратиграфической шкалы — зона *cyphus* верхней части нижнего лландовери, зона *gregarius* нижней половины среднего лландовери. В Китае на уровне низов среднего лландовери выделяется комплексная зона с видом-индексом *leei* [Fu Li-pu, 1986]. Этот род, как отмечалось выше, является близко родственным таксоном для других лландоверийских родов — *Atavograptus* Rickards, *Lagarograptus* Obut et Sobolevskaya. В его составе имеется ограниченное число видов (четыре), состоящих (за исключением одного) из трех-четырёх подвидов. Сибирский материал по роду *Coronograptus* Obut et Sobolevskaya представлен обширными коллекциями (сотни экземпляров рабдосом хорошей сохранности) из разрезов на Сибирской платформе и Горном Алтае.

В составе рода *Coronograptus* Obut et Sobolevskaya после его ревизии [Обут, Сенников, 1985; Сенников, 1987б] был выделен новый подвид *Cor. gregarius maxiculus* Storch из зоны *convolutus* среднего лландовери Чехии [Štorch, 1988]. Несколько ранее этот таксон (без названия) фиксировался на таком же стратиграфическом уровне в Дании [Bjergeskov, 1975] и в Англии [Hutt, 1975]. Если учитывать такие признаки, как длина сикулы и положение ее вершины (именно по ним происходит разделение рассматриваемого рода на виды), то новый чешский таксон следует считать самостоятельным видом. Совместная с чешскими специалистами ревизия алтайского материала позволила идентифицировать этот вид в сибирских разрезах на уровне зоны *convolutus*. Общему рассмотрению был подвергнут следующий среднесибирский материал — *Cor. gregarius gregarius* (Lapworth) (Сибирская платформа, Горный Алтай), *Cor. gregarius minusculus* Obut et Sobolevskaya (Сибирская платформа, Горный Алтай), *Cor. gregarius arcuatus* Obut et Sobolevskaya (Сибирская платформа, Горный Алтай), *Cor. cyphus cyphus* (Lapworth) (Горный Алтай), *Cor. angustus angustus* (Obut) (Сибирская платформа, Горный Алтай), *Cor. maxiculus* Štorch (Горный Алтай). Наметились отдельные филогенетические линии, основанные на эволюционных изменениях в строении сикулы и всей колонии. На видовом уровне выделяется четкая единая цепочка: *Cor. angustus* (Obut) > *Cor. cyphus* (Lapworth) > *Cor. gregarius* (Lapworth) > *Cor. maxiculus* Štorch, где (рис. 4) при переходе от вида к виду резко возрастает длина сикулы, меняется положение ее вершины по отношению к устью первых тек, а также изменяется максимальная ширина рабдосомы. Первые три вида подразделяются на подвиды, по которым предлагается рассматривать три цепочки. Для анализа здесь привле-

Зона	Вид
convolutus	maxiculus
gregarius	gregarius
cyphus	cyphus
vesiculosus	angustus

→ 1 ↑ 2

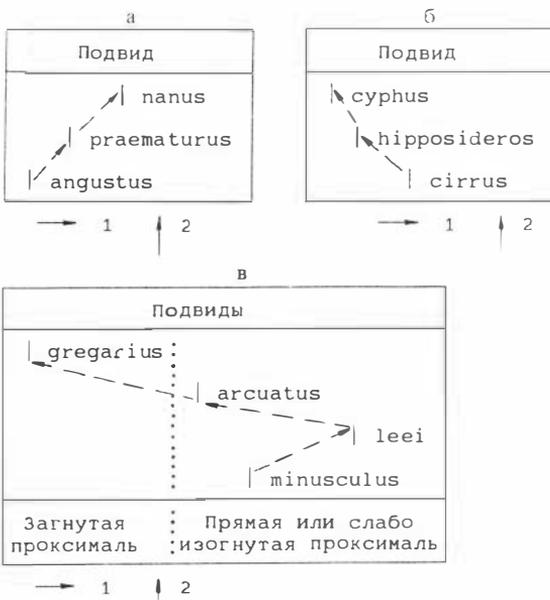
Рис. 4. Морфогенез видов рода *Coronograptus* Obut et Sobolevskaya:

1 — слева направо увеличивается максимальная ширина рабдосомы и число тек в ней; 2 — снизу вверх по зонам поднимается вершина сикулы вверх по рабдосоме, увеличивается длина сикулы.

Голиков, 1974; Rickards, 1974, 1976b; Hutt, 1975; Bjerreskov, 1975; Rickards et al., 1977; Lenz, 1982; Wang Xiaofeng, 1984; Norford, Orchard, 1985; Обут, Сенников, 1985; Wang Xiaofeng, Xue Zijian, 1986; Fu Lipu, Song Lisheng, 1986; Fu Li-pu, 1986; Сенников, 1987b; Ni Yu-nan, 1987; Štorch, 1988]. Подвидовые цепи выглядят следующим образом: первая цепочка *Cor. angustus angustus* (Obut) > *Cor. angustus praematurus* (Toghill) > *Cor. angustus nanus* Song et Fu; вторая — *Cor. cyphus cirrus* Hutt > *Cor. cyphus hipposideros* (Toghill) > *Cor. cyphus cyphus* (Lapworth); третья — *Cor. gregarius minusculus* Obut et Sobolevskaya > *Cor. gregarius leei* (Hsü) > *Cor. gregarius arcuatus* Obut et Sobolevskaya > *Cor. gregarius gregarius* (Lapworth). Внутри подвидовых цепочек (рис. 5) корониграптов закономерно изменяются длина сикулы, общая ширина рабдосомы, различия между шириной проксимали и дистали, число тек в единице измерения. Общая тенденция изменений признаков на видовом уровне отражается и на смене признаков на подвидовом уровне. Надо отметить, что рассмотренные подвиды корониграптов могут быть в будущем возведены в ранг видов. Например, некоторые из них уже при первом описании выделялись как виды — *Monograptus hipposideros* Toghill, *Mon. leei* Hsü, *Coronograptus cirrus* Hutt. Кроме того, подвиды только одного вида — *Cor. angustus* (Obut) — различаются на сибирский (*Cor. angustus angustus*) и британский (*Cor. angustus praematurus*)

Рис. 5. Морфогенез подвидов некоторых видов рода *Coronograptus* Obut et Sobolevskaya:

а) 1 — слева направо уменьшается длина сикулы, увеличивается число тек в единице измерения и разница между шириной рабдосомы в проксимали и дистали, 2 — снизу вверх поднимается вершина сикулы вверх по рабдосоме, увеличивается максимальная ширина рабдосомы; б) 1 — слева направо уменьшается длина сикулы, число тек в единице измерения и разница между шириной рабдосомы в проксимали и дистали, 2 — снизу вверх поднимается вершина сикулы вверх по рабдосоме, увеличивается максимальная ширина рабдосомы; в) 1 — слева направо уменьшается длина сикулы, ширина рабдосомы и разница между шириной рабдосомы в проксимали и дистали, увеличивается число тек в единице измерения (кроме *gregarius*), 2 — снизу вверх поднимается вершина сикулы вверх по рабдосоме.



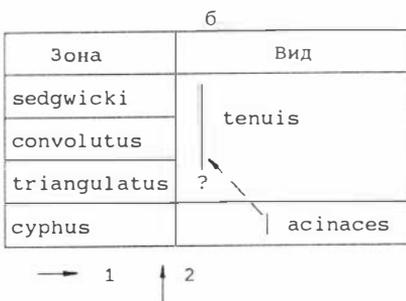
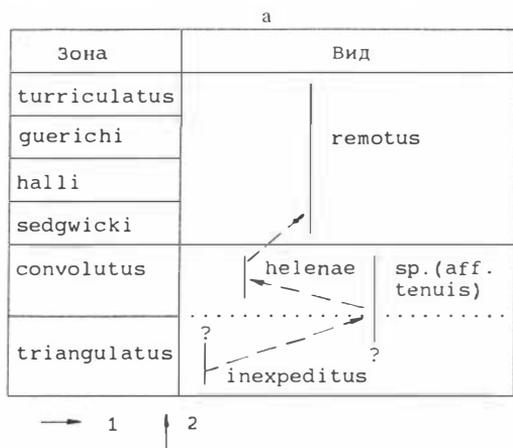
подвиды. В других видах коронографтов подвиды одного вида могут встречаться в одном регионе (в Великобритании все подвиды *Cor. cyphus*, а на Сибирской платформе все подвиды *Cor. gregarius*) или могут быть космополитными (*Cor. cyphus cyphus*, *Cor. gregarius gregarius*), или широко встречающимися формами (*Cor. gregarius arcuatus*). Часть из таких подвидов может являться временными подвидами [Майр, 1971, 1974]. На Сибирской платформе первым в разрезе появляется *Cor. gregarius minusculus*, после его исчезновения отмечается *Cor. gregarius arcuatus*, который замещается *Cor. gregarius gregarius*. Аналогичная картина одновременности появления подвидов *Cor. gregarius* (Larworth) внутри одного зонального интервала фиксируется и на Горном Алтае. Биозоны видов коронографтов четко коррелируются с комплексными зонами: биозона *Cor. angustus* соответствует комплексной зоне *vesiculosus*; биозоны *Cor. cyphus* и *Cor. gregarius* равны одноименным комплексным зонам; биозона *Cor. maxiculus* отвечает комплексной зоне *convolutus*. К границам комплексных зон приурочены смены направленностей эволюционных изменений. Например, при переходе от зоны *vesiculosus* к зоне *cyphus* наблюдается возрастание общей ширины рабдосомы, а при переходе от зоны *cyphus* к *gregarius* — уменьшение такой ширины. Основываясь на рассматриваемых филогенетических линиях коронографтов, для лландовери Средней Сибири можно выделить последовательный ряд филозон: 1) *Cor. angustus* (*Cor. angustus angustus*) (средняя часть нижнего лландовери), 2) *Cor. cyphus* (*Cor. cyphus cyphus*) (верхняя часть нижнего лландовери), 3) *Cor. gregarius* (*Cor. gregarius minusculus*, *Cor. gregarius arcuatus*, *Cor. gregarius gregarius*) (нижняя часть среднего лландовери), 4) *Cor. maxiculus* (верхняя часть среднего лландовери).

Для рода *Atavograptus* Rickards, с учетом его ревизии [Обут, Сенников, 1985; Сенников, 1987б] и анализа стратиграфического и географического распространения его видов [Обут, Соболевская, 1966; Hutt, Rickards, 1970; Rickards, 1974, 1976b; Hutt, 1975; Baillie et al., 1978; Fu Lipu, Song Lisheng, 1986; Li Ji-jin, 1990], можно отметить определенные филогенетические цепочки видов: первая из них: *At. ceryx* (Rickards et Hutt) > *At. gracilis* Hutt > *At. praestrachani* Rickards, Hutt et Berry > *At. atavus* (Jones); вторая — *Atavograptus* sp. 4 (алтайский) > *Atavograptus* sp. 3 (сибирско-платформенный) > *At. strachani* (Hutt et Rickards); третья — *At. curtus* Fu > *At. praestrachani* Rickards, Hutt et Berry > *At. kueichihensis* (Hsu); четвертая — *At. primitivus* (Li Ji-jin) > *At. praestrachani* Rickards, Hutt et Berry > *At. kueichihensis* (Hsu). Здесь стоит отметить, что „алтайские“, „сибирско-платформенные“, „тасманийские“ таксоны атавографтов, определенные в открытой номенклатуре, а также, возможно, и китайские виды атавографтов, вероятнее всего, должны иметь ранг подвидов и, соответственно, входить в состав ранее выделенных на английском материале видов. В этих цепочках стратиграфически снизу вверх и последовательно от одного вида к другому наблюдается уменьшение числа тек в единице измерения, возрастание размеров рабдосомы, увеличение длины тек и их налегания друг на друга, удлинение сикулы. Наиболее резкие изменения в этих параметрах происходят вблизи границ комплексных зон. При этом по атавографтам могут быть выделены следующие биозоны: 1) биозона *At. ceryx*, равная комплексной зоне *persculptus* (и самым низам зоны *acuminatus*), равная биозоне *Atavograptus* sp. 5 (тасманийский); 2) биозона *Atavograptus* sp. 4, отвечающая комплексной зоне *acuminatus* (= ?биозоне *At. curtus*; = ?биозоне *At. primarius*); 3) биозона *At. gracilis* охватывает комплексную зону *atavus*; 4) биозона *Atavograptus* sp. 3, коррелируемая с комплексной зоной *sibiricus*, *moeyoensis* (= *vesiculosus*, равная комплексной зоне *atavus*); 5) биозона *At. strachani*, соответствующая комплексной зоне *cyphus* (= биозона? *At. kueichihensis*). Сам

типовой вид рода *At. atavus* (Jones), занимающий стратиграфический материал от комплексной зоны *atavus* (середина нижнего лландовери) до комплексной зоны *magnus* (средняя часть среднего лландовери), требует тщательной ревизии. Возможно, что ранее отнесенные к нему формы являются другими, недавно выделенными видами атавограптов.

Выше уже отмечалась значительная филогенетическая близость родов *Coronograptus* Obut et Sobolevskaya и *Atavograptus* Rickards — самых древнейших представителей монографтид, что позволяет полагать значительное сходство в темпах эволюции. В связи с этим представляется обоснованным предположение о необходимости совместной ревизии атавограптов и корониграптов, при которой либо часть подвидов корониграптов может „перейти“ в ранг видов, либо часть видов атавограптов может „снизить“ свой таксономический ранг до подвидового уровня. Независимо от таких изменений сходство темпов эволюции [Очев, 1989] обеспечивает хорошие коррелятивные возможности, основывающиеся на изохронности уровней структурных перестроек в двух рассматриваемых родовых группах граптолитов.

В составе рода *Lagarograptus* Obut et Sobolevskaya сейчас выделяется ряд видов [Обут, Соболевская, 1968; Hutt, 1975; Обут, Сенников, 1980а, 1985; Storch, 1988], по которым можно выделить филогенетические цепочки, основанные на изменениях размеров сикулы, ширины рабдосомы, числа тек в единице измерения. При этом в отличие от аналогичных изменений у корониграптов, которые от более древних к более молодым прогрессивно увеличивают эти параметры, у лагарограптов фиксируется регрессивное уменьшение всех этих параметров (рис. 6). Первая цепочка: *Lag. acinaces* (Törnquist) > *Lag. tenuis* (Portlock); вторая: *Lag. inexpectatus* Obut et Sobolevskaya > *Lagarograptus* sp. (aff. *tenuis*) > *Lag. helenae* Storch > *Lag. remotus* (Elles et Wood). Из таксонов второй цепочки первый вид известен на Сибирской платформе и Горном Алтае, второй (возможно два близкие вида) — встречается на Сибирской платформе и Горном Алтае, а третий вид, возможно будет идентифицирован с некоторыми алтайскими образцами. По лагарограптам можно выделить следующие биозоны: 1) биозона *Lag. acinaces*, соответствующая комплек-



следующие биозоны: 1) биозона *Lag. acinaces*, соответствующая комплек-

Рис. 6. Морфогенез видов рода *Lagarograptus* Obut et Sobolevskaya:

а) 1 — слева направо увеличивается максимальная ширина рабдосомы, уменьшается число тек в единице измерения, 2 — снизу вверх по зонам спускается вершина сикулы вниз по рабдосоме, уменьшается длина сикулы; б) 1 — слева направо увеличивается длина сикулы и максимальная ширина рабдосомы, 2 — снизу вверх по зонам уменьшается число тек в единице измерения, поднимается вершина сикулы вверх по рабдосоме.

сной зоне *cyphus* верхов нижнего лландовери; 2) биозона *Lag. inexpeditus*, отвечающая комплексной зоне *triangulatus* нижней половины среднего лландовери; 3) биозона *Lag. helenae*, коррелирующаяся с комплексной зоной *convolutus* верхней половины среднего лландовери; 4) биозона *Lag. remotus*, соотносимая с комплексными зонами *sedgwicki*, *guerichi* и *turriculatus*. Все же надо отметить, что у лагарограптов, хотя изменения направленностей морфоструктурных перестроек и приурочены к границам комплексных зон, они не выражаются так резко, как у атавограптов и, тем более, как у коронограптов.

Кроме родов *Coronograptus* Obut et *Sobolevskaya*, *Atavograptus* Rickards, *Lagarograptus* Obut et *Sobolevskaya* для лландоверийского интервала можно указать отдельные филогенетические цепочки видов (точнее, отдельные отрезки таких цепочек), часть из которых уже является видами-индексами региональных комплексных зон, а другая — заслуживает внимания для индексации, по крайней мере, местных комплексных зон в конкретных разрезах. Например, цепочка видов в составе рода *Demirastrites* Eisel (рис. 7): *Dem. triangulatus* (Harkness) > *Dem. pribyli* Bouček > *Dem. convolutus* (Hisinger) > ?*Dem. urceolus* (Richter) основана на прогрессивном увеличении числа изолированных растритовых тек, изменении максимальной ширины рабдосомы и числа полных оборотов спирали. Если первый признак не меняет своей направленности при переходе от вида к виду, то два других при таком переходе изменяют свою направленность на противоположную. Морфоструктурные перестройки в такой цепочке достаточно резкие и приурочены к границам комплексных зон. Биозоны *Dem. triangulatus* и *Dem. convolutus* отвечают объемам комплексных одноименных зон, а биозона *Dem. urceolus* относительно точно соотносится с суммарным объемом комплексных зон *sedgwicki*, *guerichi* и *turriculatus*.

Среди видов рода *Monograptus* Geinitz (в том числе тех видов, которые сейчас рассматриваются в составе недавно выделенного рода *Stimulograptus* Přibyl et Štorch) можно проследить филогенетическую направленность по такой цепочке установленных в сибирском материале таксонов: *Monograptus distans* (Portlock) > *Stimulograptus sedgwicki* (Portlock) > *Stim. halli* (Barrande). Морфоструктурные перестройки, выражающиеся в изменении числа тек в единице измерения и размеров рабдосомы, происходят у представителей этой цепочки вблизи границ комплексных зон. Аналогичные цепочки для лландоверийского интервала (в том числе, при анализе сибирского материала) можно построить на видах родов *Rastrites* Barrande (*Rast. longispinus* (Perner), *Rast. norilskensis* Obut et *Sobolevskaya*, *Rast. geinitzi* Törnquist, *Rast. linnaei* Barrande, *Rast. approximatus* Perner, *Rast. richteri* Perner, *Rast. peregrinus* Barrande) (средний—верхний лландовери), *Campograptus* Obut (*Cam.*

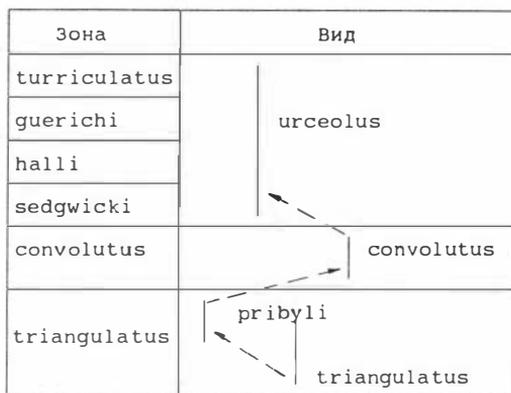


Рис. 7. Морфогенез видов рода *Demirastrites* Eisel:

1 — слева направо увеличивается максимальная ширина рабдосомы, увеличивается число тек в единице измерения; 2 — снизу вверх по зонам увеличивается число тек растритового типа в рабдосоме, увеличивается число оборотов спирали (кроме *urceolus*).

communis (Lapworth), *Cam. clingani* (Carruthers), *Cam. elegans* Koren, *Cam. curtus* Obut et Sobolevskaya) (средний—верхний лландовери), *Petalolithus* Suess (средний—верхний лландовери), *Oktavites* Levina и *Spirograptus* Gurich (оба таксона — верхний лландовери).

2.3. ХАРАКТЕР МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЯХ

Анализ филогенетических отношений граптолитовых таксонов и связь филогенетических изменений с границами граптолитовых зон являются основой для понимания сущности комплексных граптолитовых зон и природы их границ. Как было установлено на среднесибирском граптолитовом материале и отмечено выше, резкие морфологические изменения у видов различных родов по времени близки к границам комплексных зон. Смена направлений морфоструктурных перестроек на границах временных рубежей, а также отличия таких перестроек в различных цепях у разных родов заставляют полагать, что рассмотренные цепочки видов (и подвидов) представляют для анализируемых родов филогенетические линии, проявляющиеся на одних и тех же стратиграфических рубежах в разобщенных и весьма удаленных друг от друга палеобассейнах. Однако в каких-либо конкретных разрезах некоторые подвиды могут составить хроноклину, например, подвиды *Coronograptus gregarius* (Lapworth) в разрезах северо-запада Сибирской платформы [Обут, Соболевская, 1968; Красилов, 1977; Сенников, 1987б]. Наблюдаются независимые морфоструктурные перестройки у обширной гаммы родов на протяжении ордовикско-силурийского интервала, сближенные с границами зональных уровней. Сами перестройки связаны с эволюцией филумов, положенных в основу предлагаемых филозон, большинство которых совпадает в полном объеме с комплексными зонами. В связи с этим может быть определена биологическая сущность комплексных зон, проявляющаяся в совпадении продолжительности интервала какой-либо комплексной зоны со временем развития нескольких звеньев в нескольких различных филолиниях видов (или подвидов) в разных независимых родах. Важно подчеркнуть, что таким образом выявляются взаимоотношения комплексных зон в граптолитовых шкалах, служащие отражением синхронных морфологических изменений в различных независимых филолиниях этой группы. Фиксируется закономерная смена направлений морфоструктурных перестроек на границах временных рубежей, а также отличия таких перестроек в различных цепях у разных родов. Соответствие эволюционных изменений в филолиниях серии самостоятельных родов доказывает их большую значимость для корреляции и расчленения соответствующих стратиграфических интервалов. Рассмотренные выше филогенетические цепочки у граптолитовых таксонов, охватывающие значительный отрезок геологического времени — от среднего кембрия до раннего силура — являются первой, и автор смеет надеяться, успешной попыткой выделения последовательной серии граптолитовых филозон. По сути, это принципиально новый подход к зональной стратиграфии терригенных образований по пелагическим группам. Он позволяет коррелировать зональные шкалы по ортостратиграфическим группам, используя не только традиционные геологические методы, но и анализируя темпы и скорости эволюционных преобразований у различных групп органического мира.

3.1. ПРОБЛЕМЫ В ЗОНАЛЬНОЙ СТРАТИГРАФИИ НИЖНЕГО ПАЛЕОЗОЯ

Некоторые исследователи считают возможным противопоставление „общей“ биостратиграфии и зональной стратиграфии. Такое разделение безусловно является искусственным, так как зональная стратиграфия составляет наиболее совершенную и проработанную форму биостратиграфических приемов исследований осадочных образований. В то же время в зональной стратиграфии используются своеобразные, только для нее характерные приемы и правила. Ряд стратиграфических задач может быть успешно решен только с применением зональной стратиграфии. Например, установление скрытых перерывов или доказательство полноты геологической летописи в маломощных конденсированных разрезах; доказательство строгого эквивалента полного объема вновь выделяемого стратона и уже имеющегося ярусного подразделения; определение объема ярусов, выбор (точная маркировка) границ как общей [Cowie, 1986], так и региональной стратиграфических шкал; доказательство планетарного проявления таких быстропотекавших геологических событий, как импакт, извержение (бентониты), землетрясение (сейсмиты), цунами (гомогениты), изменение океанских течений (турбидиты), гигантские штормы (темпеститы) [Kauffman, 1988; Holland, 1989; Narkiewicz, 1989] и многие др. Зона является наиболее „элементарной“ дробной биостратиграфической единицей, на которой следует основывать на современном уровне исследований все стратиграфические построения. Изучение объектов, где пока не применялись методы зональной стратиграфии, может проводиться в направлении изыскания таких возможностей или ликвидации препятствий к этому. Например, установление зон по ранее „незональным“ группам фауны, дополнительные целенаправленные поиски в разрезах „зональных“ групп фауны, в том числе с применением совершенных методов препарирования в активных средах и так далее.

Понятию зона, предложенному д'Орбиньи и введенному в стратиграфическую номенклатуру А. Оппелем, уже более 130 лет. Через 20 лет после его „появления“ этот термин был впервые применен для расчленения нижнепалеозойских толщ по граптолитам [Lapworth, 1879—1880]. При этом была подчеркнута эквивалентность граптолитовых зон по степени дробности подразделений (способности расчленять отложения) и по коррелятивным возможностям (широте географического распространения) с юрскими аммонитовыми зонами Европы. Так, граптолиты, подобно мезозойским аммонитам, стали первой палеозойской группой, используемой в зональных построениях. На VIII сессии Международного геологического конгресса в Париже в 1900 г. термин „зона“ был принят для обозначения наиболее дробных стратиграфических подразделений. Однако „зона и ярус“ на этой сессии рассматривались как региональные подразделения. Несмотря на это, в большинстве стратиграфических работ по ордовика и силуру в Международной стратиграфической шкале (МСШ) наряду с ярусной графой стала помещаться и зональная графа с граптолитовой последовательностью, основанная на изучении английских материалов [Elles, Wood, 1901—1918]. Эта шкала, построенная на последовательности граптолитов, с некоторыми изменениями и уточнениями, до сих пор является зональной основой ордовика и силура МСШ [Rickards, 1976a; Холланд, 1984; Rushton, 1990].

В практике русскоязычных специалистов для обозначения группировки отдельных хроностратиграфических подразделений используются три понятия стратиграфических шкал (Stratigraphic Scale): Общая (General) стратиграфическая шкала (ОСШ), Международная (International) стратиграфическая шкала (МСШ—ISS), Стандартная (Standard) стратиграфическая шкала (ССШ — SSS). При их достаточной близости и кажущемся единстве все три шкалы достаточно принципиально отличаются друг от друга [Стратиграфический кодекс СССР, 1977; Международный... справочник, 1978; Холланд, 1984; Cowie, 1986; Cowie et al., 1986, 1989; Елкин, 1990].

ОСШ — употребляется в нашей стране и является официальной, рекомендованной Межведомственным стратиграфическим комитетом. Согласно Стратиграфическому кодексу СССР [1977, с. 19, 20], ОСШ отражает „...общие закономерности последовательного развития литосферы и биосферы...“ и, соответственно, методически строится на основе выявления таких закономерностей, а таксономический ранг подразделений ОСШ „...определяется значением соответствующего ему этапа геологической истории...“. В новом издании Стратиграфического кодекса [1992, с. 27] сущность определений ОСШ осталась близкой к прежней. Зональные и ярусные подразделения ОСШ обязательно должны иметь стратотипы, а отделы и системы могут и не иметь собственных стратотипов, а „...их стратиграфические объемы определяются совокупностью объемов более низких по рангу подразделений“.

МСШ — используется в большинстве стран и создавалась на базе опорных геологических разрезов в типовых местах развития систем. Хроностратиграфические подразделения МСШ — „...совокупность слоев горных пород, объединяемых вместе на том основании, что они образовались в течение одного интервала геологического времени“ [Международный... справочник, 1978, с. 88]. МСШ как инструмент определения геологического возраста и корреляционных процедур является сводной линейкой по типовым разрезам (в некоторых случаях по стратотипам) местных стратиграфических подразделений. Сложившаяся методика определения названия и ранга подразделения шкалы заключается в международных соглашениях с учетом приоритета и удобства.

ССШ — как обособленное понятие стало использоваться прежде всего для тех систем, где были рассмотрены и официально утверждены (с выбором соответствующих стратотипов границ подразделений) Комиссией по стратиграфии Международного союза геологических наук положение нижней и верхней границ системы, название ярусов и положение их границ. В палеозое такими системами являются силур и девон [Holland, 1980, 1985; Холланд, 1984; Cocks, 1985, 1988; Cowie, 1986]. ССШ служит для корреляции региональных шкал и имеет по сравнению с ОСШ и МСШ значительно большие корреляционные возможности, так как стратотипы границ в ней выбираются методом международного соглашения среди многочисленных разрезов — кандидатов по всему миру. В качестве эталона как раз и берется разрез, обладающий наибольшим корреляционным потенциалом.

В настоящей работе используется термин МСШ, так как рассматриваются сразу несколько систем — от кембрия до девона, хотя, автор отдает себе отчет в том, что для силура и девона следовало бы применять понятие уже разработанной ССШ. Во избежание путаницы при переходе „через границу ордовик/силур“ от МСШ к ССШ автор во всем тексте использует термин МСШ.

Сейчас в мире уже известно более 100 терминологических понятий, относящихся к зональным подразделениям и обозначающихся соответствующими приставками или прилагательными — биозона, хронозона, экозона,

комплексная зона, конкурентно-ранговая зона, п-зона (планктонная), б-зона (бентосная) и др. Граптолитологи используют немногим более 10 различных определений зональных подразделений с „граптолитовой основой“.

Последние несколько десятилетий среди биостратиграфов идет оживленная дискуссия по широкому кругу проблем зональной стратиграфии: о правомочности выделения в Международной стратиграфической шкале дробных зональных подразделений (на XXIV сессии Международного геологического конгресса в 1972 г. в Монреале было предложено ввести хронозоны в МСШ), о взаимоотношениях провинциальных, региональных, местных стратиграфических зональных шкал с МСШ и сопоставлении зональных шкал по пелагическим и бентосным организмам и другим вопросам. Ю. Б. Гладенков [1990, с. 13] образно отразил существо проблемы с зональными подразделениями: „...несмотря на то, что эти и дискуссионные вопросы зонального расчленения еще не решены окончательно, зоны продолжают победное шествие в практической геологии“, „...все системы и ярусы уже давно подразделены на зоны“. Сведения как по существу самих вопросов, так и по имеющейся обширной литературе можно найти в ряде обобщающих публикаций [Степанов, 1958; Меннер, 1962, 1979; Жамойда и др., 1969; Стратиграфическая классификация..., 1965; Соколов, 1971, 1979, 1981; Леонов, 1973, 1974; Красилов, 1974, 1977; Тесленко, 1976; Стратиграфический кодекс СССР, 1977, 1979; Международный... справочник, 1978; Степанов, Месежников, 1979; Johnson, 1979; Холланд, 1979; Стратиграфическая классификация..., 1980; Черных, 1980; Gladenkov, 1981; Современное значение..., 1982; Черных, 1984, 1989а,б; Holland, 1985; Меннер, Гладенков, 1986; Палеонтология..., 1986; Прозоровский, 1987, 1990; Temple, 1988; Жамойда, 1988; Гладенков, 1990, 1991, 1995; Месежников, 1992; и др.].

Здесь затрагиваются вопросы зональной стратиграфии, относящиеся исключительно к ордовикско-силурийскому интервалу и касающиеся преимущественно граптолитовой последовательности. Рассматриваемые в работе вопросы по совершенствованию МСШ также будут разбираться с учетом возможности использования геологической информации по граптолитосодержащим осадочным толщам. Разбор отдельных понятий зон и рекомендации для строго регламентированного их применения в дальнейших построениях также основываются на анализе применявшихся граптолитологами зональных подразделений. Наиболее дробными подразделениями как в МСШ, так и в большинстве региональных шкал для ордовика, силура и низов девона являются граптолитовые зоны. Правда, в последние годы для нижнего девона создана более дробная конодонтовая зональная шкала, занявшая достойное место среди зональных подразделений в МСШ [House, 1988], и для тремадокского интервала нижнего ордовика разработаны конодонтовые зональные подразделения, по своей „дробности“ равные или превышающие детальность тремадокской граптолитовой последовательности [Cooper, Stewart, 1979; Erdtmann, 1988а; Kaljo, Viira, 1989; Kaljo et al., 1988, 1990; Fortey et al., 1995]. На других стратиграфических уровнях степень дробности конодонтовых шкал пока уступает дробности граптолитовых одновозрастных шкал. Например, по данным одних исследователей, интервал лланвирн—ашгилл делится на восемь граптолитовых зон при шести конодонтовых зональных подразделениях, хотя следует отметить, что при учете инфразональных подразделений этот интервал можно расчленить на десять и более конодонтовых подзон [Bergstrom, 1986; Mitchell, Bergström, 1991; Fortey et al., 1995]. Другие специалисты [Barnes, 1992] в интервале поздний карадок—ашгилл при шести граптолитовых зональных подразделениях выделяют только две конодонтовые зоны.

Граптолиты, большинство представителей которых являются планктонными формами, обладали рядом специфических особенностей („быстрая“ эволюция, „обширный“ космополитизм, „мгновенное“ расселение), „пространственно-временное“ проявление их уже давно, со второй половины прошлого века, используется для дробной (зональной) стратиграфии. Свойственная им высокая скорость эволюционных изменений, возможно, достигала в отдельные отрезки геологического времени последовательного (предок-потомок) „трех-четырёхкратного“ видообразования за 1—2 млн лет. Быстрая смена одних таксонов на другие, возможно, объясняется предполагаемым ниже партеногенетическим способом размножения у некоторых граптолитов. Партеногенетические организмы имеют короткий период существования, так как неспособны подстраиваться (в отличие от организмов с половым размножением) под изменения окружающей среды [Maupard, 1989]. В то же время такая необычайная эволюционная потенция к совершенствованию и видообразованию могла объясняться рядом дополнительных обстоятельств. Первое, это была достаточно высокоорганизованная (гемихордовые) в общем эволюционном плане группа животных, являющаяся непосредственным предшественником животных типа хордовых: низших хордовых (оболочников), бесчерепных и высших хордовых (позвоночных). Второе, в противовес первому обстоятельству, это была группа с колониальной организацией жизненных форм, в большинстве случаев характерной для животных, располагавшихся значительно ниже на гипотетическом „эволюционном древе“. Хотя стоит отметить, что колонии известны и для низших хордовых животных, проявляясь у всех представителей оболочников: у пиросом, боченочников, сальп, синасцидий. Третье, граптолиты (подавляющая их часть) были истинно планктонными организмами, что также не характерно для „высокоорганизованных“ животных. Исключение в таком правиле составляют низшие хордовые — оболочники, значительная часть из которых (пиросомы, сальпы, боченочники) также являются планктонными организмами.

Продолжительность существования видов сокращается при повышении биологической организации [Реймерс, 1991], а как отмечалось выше, граптолиты достигли в процессе организации жизненных форм в развитии колоний одной из самых высоких ступеней для всего органического мира. Ч. Дарвин объяснял более быструю эволюцию высших организмов более сложными их связями со средой обитания, по сравнению с такими связями у низших организмов [Красилов, 1977]. Параллельно с этим, на темпы эволюции существенно влияет строение экосистем — в сложных экосистемах скорость эволюционных изменений ниже, чем в простых [Реймерс, 1991]. Раннепалеозойские пелагические экосистемы, включающие в себя планктонные граптолиты, были устроены относительно просто: планктон был представлен, помимо граптолитов, радиоляриями, хитинозоями и акритархами, а нектон — конодонтофоридами, наутилоидеями, тентакулитами, полихетами. Если учесть, что отмеченные группы фауны и флоры приурочены, как правило, к ограниченному кругу осадков из их широкого диапазона — либо к кремнистым, либо к каким-то терригенным, либо к карбонатным — то конкретные локальные пелагические экосистемы могли быть устроены еще более примитивно. Дополнительно заметим, что мелкие виды с малым временем генерации имеют большую (по сравнению с другими видами) эволюционную пластичность и тем самым выше скорость видообразования [Бигон и др., 1989]. У граптолитов при их относительно мелких размерах (как колоний, так и, особенно, отдельных зооидов) время генерации, возможно, изменялось от одного раза в год (при вынужденных задержках в несколько лет) до нескольких раз в сезон. Виды с малым временем генерации за определенный промежуток дают большую воз-

возможность для генетических изменений, чем виды с длительным временем генерации, что позволяет увеличиваться скорости филетического видообразования [Рауп, Стенли, 1974; Marzluff, 1991]. Вероятно, что мелкие размеры граптолитов и их относительно краткое время генерации могли также в какой-то мере содействовать возрастанию скорости видообразования в этой группе фауны и достижению очень высоких темпов. Второй особенностью граптолитов являлось практически мгновенное (менее одной зоны, в пределах от 5—10 тыс. до 50—100 тыс. лет) расселение подавляющего числа видовых таксонов граптолитов после их возникновения, при этом в большинстве случаев расселение почти по всем мировым морским палеоакваториям, где были приемлемые для жизни граптолитов условия. Такую высокую скорость миграций обеспечивал планктонный образ жизни при, вероятно, универсальной способности за счет вертикальных миграций „активно“ подстраиваться под любые существующие водные течения. Третья специфика граптолитовых палеобиоценозов состоит в том, что остатки колоний граптолитов достаточно широко встречаются в терригенных фациальных комплексах (при относительной бедности других групп фауны в таких обстановках) ордовика, силура и нижнего девона. Такие фациальные комплексы характеризуют широко распространенные на всех материках обстановки морского осадконакопления. Часть из них как раз и отвечает стратотипам отдельных ярусов ордовика, силура и нижнего девона. Именно в таких стратотипических разрезах и были сделаны одни из первых находок своеобразных палеонтологических остатков, названных граптолитами. На основе анализа стратиграфического распространения рассматриваемой группы фауны были построены первые зональные шкалы по граптолитам, явившиеся к тому же, первыми зональными шкалами для всего палеозоя. Эти зоны для ордовика и большей части силура были выделены в Англии [Lapworth, 1879—1880; Elles, Wood, 1901—1918], в Северной Америке [Ruedemann, 1904], а для верхов силура и низов девона — в Чехии [Perner, 1894—1899; Bouček, 1931]. Именно эти „английские“ и „чешские“ граптолитовые зоны впервые составили и составляют сейчас зональную основу в МСШ. Работа над совершенствованием зональной (граптолитовой) части МСШ на протяжении почти 100 лет велась практически непрерывно по пути совершенствования и унификации региональных зональных граптолитовых шкал. В этих исследованиях в последние десятилетия наметились три обособленных направления:

1) создание в МСШ двух независимых для ордовика стандартов зональной граптолитовой последовательности, отвечающих двум крупнейшим палеозоогеографическим провинциям — Тихоокеанской и Атлантической [Berry, 1968; Skevington, 1968, 1973, 1976a; Цай, 1979; 1982];

2) выявление сходных элементов в различных региональных граптолитовых шкалах и постоянное совершенствование в МСШ унифицированной единой граптолитовой зональной последовательности [Rickards, 1976a; Корень, Кальо, 1976];

3) вынос зональной граптолитовой шкалы за пределы МСШ и создание стандартной зональной укрупненной граптолитовой шкалы как промежуточного элемента для точнейшей корреляции между МСШ и региональными стратиграфическими (в том числе и зональными граптолитовыми) шкалами [Корень, 1984; Постановления..., 1989].

Все отмеченные пути предусматривают постоянную работу над совершенствованием региональных зональных граптолитовых шкал при современной ревизии местных граптолитовых зон. Для ряда крупных регионов, объединяемых общностью геологического развития, возможно выделение собственной

(суперрегиональной) граптолитовой шкалы (например, для Сибири, для азиатской части бывшего СССР), отражающей специфические различия между набором региональных граптолитовых шкал и зональной граптолитовой шкалой МСШ [Обут, Сенников, 1976, 1981а].

Следующая особенность граптолитовых палеосообществ заключается в том, что длительное (более 100 лет) изучение и анализ стратиграфического распространения граптолитов по конкретным разрезам позволяет надеяться на достаточно апробированную достоверность обобщений и правомочность выводов по выделяемым сводным последовательностям граптолитовых зон.

История становления зональной стратиграфии по граптолитам и пути ее развития освещены в ряде работ [Lapworth, 1879—1880; Elles, 1898, 1904, 1922, 1925, 1933, 1937; Elles, Wood, 1901—1918; Ruedemann, 1904, 1908, 1947; Bulman, 1933, 1955, 1970; Обут, 1958, 1960, 1964; Berry, 1960a,b; Rickards, 1976a; Корень, 1979, 1980, 1986; Корень, Кальо, 1976; Обут, Сенников, 1976; Пашкевичюс, 1979, 1982, 1989; Temple, 1988; Rushton, 1990; и многие др.]. Подробно остановимся на последнем 20-летнем этапе, так как он связан с современной проработкой концепции граптолитовых зон и шкал и выделением обоснованных граптолитовых зональных последовательностей во всех регионах мира. Это происходило наряду с международными согласованными решениями по определению ранговости ряда общих стратиграфических подразделений, принципов проведения границ между системами, ярусами и выработке требований к стратотипам подразделений МСШ и к стратотипам их границ. Рассмотрим этап, связанный с ревизией и переосмыслением интернациональным коллективом ученых всей структуры и сущности МСШ, касаясь в основном возрастного интервала ордовик—ранний девон.

Значительные успехи в разработке зональной граптолитовой последовательности верхов силура—низов девона связаны с работой Международной группы по границе силура и девона. После широкого и продолжительного международного обсуждения впервые для Международной стратиграфической шкалы фанерозоя граница между двумя системами была принята на биологическом принципе определения границ [Соколов, 1971; Cowie, 1986]. Вслед за этим знаменательным для совершенствования МСШ событием, и как следствие его логического продолжения, сформировался ряд международных комиссий по дискуссионным вопросам стратиграфии нижнего и среднего палеозоя (рабочие группы по границам ордовик—силур, кембрий—ордовик, комиссия по девону и его ярусному расчленению и др.). Еще до начала работы комиссий были известны и общеприняты принципы выбора названия и определения объемов стратона: 1) приоритет, 2) пригодность, 3) удобство в практической работе [Степанов, Месежников, 1979]. Всестороннее и глубокое изучение затрагиваемых проблем в этих комиссиях и рабочих группах показало (и это сейчас, вследствие интернационального состава участников групп, поддерживается большинством исследователей во всех странах), что при проведении работ, связанных с совершенствованием МСШ, следует пользоваться рядом дополнительных правил.

Первое — во избежание потенциальной возможности встречи за пределами стратотипов ярусов „новых“ „неизвестных“ хроностратиграфических зональных уровней, особенно на границах, в подавляющем большинстве случаев несмыкающихся стратотипов двух соседних ярусов определяется (с выбором соответствующего стратотипа) положение только нижней границы подразделения. Все встреченные ниже ее хроностратиграфические зональные подразделения (в том числе и „новые“) относятся к нижележащему стратону.

Второе — границы систем, отделов и ярусов должны определяться по последовательной смене зональных подразделений в едином монофациальном разрезе и по какой-либо одной выбранной группе фауны, сопровождающейся сменой комплексов и в других группах фауны.

Третье — так как существовавшее ранее определение объема ярусных подразделений по их стратотипам привело, с одной стороны, к перекрытию части соседних ярусов, а с другой — к выявлению хроностратиграфических пробелов между другими ярусами, то рекомендовано объем стратонов МСШ определять за счет установления нижней и верхней границы таких стратонов (согласно первому правилу, верхняя граница подразделения сама по себе не выбирается, а автоматически становится таковой при выборе нижней границы вышележащего подразделения, с которой она и совмещается).

Четвертое — необходимо выделение стратотипов границ подразделений МСШ. На современном уровне исследований оказалось, что стратотипические разрезы ряда ярусов (например, ордовикских и силурийских) не удовлетворяют требованиям, предъявляемым к стратотипам стратиграфических подразделений (в частности, полностью отсутствуют границы или слабо обосновано их положение по отношению к ниже— и вышележащим стратонам). Для каких же целей необходим стратотип яруса? Кроме охраны названия и „усредненного“ „обобщенного“ облика внутреннего содержания подразделения, эталон прежде всего необходим для корреляционных операций, выражающихся в постепенном прослеживании такого стратиграфического подразделения сначала в близлежащих разрезах, затем во все более и более удаленных. При таких корреляциях на первое место выступают, вследствие своего уникального ярко выраженного двучленного (строго ограниченного) строения, нижняя (включая и подстилающие слои нижележащего стратона) и верхняя (включая и перекрывающие слои вышележащего стратона) границы подразделения. Такое положение и заставило международную геологическую общественность обратиться к практике выделения стратотипов границ, так как они наиболее важны для хроностратиграфических построений и могут в определенной мере характеризовать само подразделение [Соколов, 1971; Международный... справочник, 1978; Холланд, 1979]. При этом необходимо выделение „новых“ „дополнительных“ стратотипов только для нижних границ ярусных подразделений, которые автоматически становятся верхними границами для подстилающих ярусных подразделений. Стратотипы границ не зависят от „старых“ „собственных“ стратотипов ярусов и их стандартный уровень определяется договорным путем, совмещаясь с нижней границей зоны по какой-либо группе фауны.

Пятое — установление границ и выбор их стратотипов для хроностратиграфических подразделений МСШ возможно только в непрерывных морских монофациальных разрезах.

Шестое — последовательность решения стратиграфических задач применительно к МСШ может осуществляться различными путями. Например, сначала приняли положение границы силур—девон в основании граптолитовой зоны *uniformis* (с выбором соответствующего стратотипа в Чехии — разрез *Klonk*), а затем определили названия пограничных ярусов — *пржидол* и *лохков* (также с соответствующими стратотипами в Чехии — разрезы *Pozagu* и *Lockov*). В противовес этому уже давно и достаточно однозначно признавались пограничные ордовикско-силурийские ярусы *ашгилл* и *лландовер* (последний ярус сейчас английскими геологами возведен в ранг отдела с соответствующим делением на ряд более мелких ярусов) и только недавно уточнили стратиграфическое положение (с выбором стратотипа в Шотландии — разрез *Dob's Linn*) границы ордовик—силур в основании граптолитовой зоны *acuminatus*

[Toghill, 1968c; Williams, 1980, 1982a,b, 1983, 1986, 1987, 1988; Cocks, 1985, 1988; Barnes, Williams, 1988; Whelan, 1988]. Надо отметить, что уже сейчас в отношении принятого уровня границы ордовик—силур и информативности ее стратотипа высказывается ряд критических замечаний [Wang Xiaofeng et al., 1983, 1984, 1986; Lesperance et al., 1987; Berry, 1987; Wang Xiaofeng, Chai Zhifang, 1989]. В настоящий момент нет окончательно и однозначно принятых ярусов в верхнем кембрии, не вполне ясен объем и статус (отдел или ярус?) тремадока [Whittington et al., 1984; Fortey et al., 1995]. Возможность выделения между тремадоком и аренигом нового яруса „Хуннеберг“ — „Hunnebergian Stage“ [Erdtmann et al., 1987; Cooper, Lindholm, 1990; Lindholm, 1991a,b; Maletz et al., 1991; Lofgren, 1993; Moya et al., 1994] некоторыми исследователями не поддерживается [Williams et al., 1994]. В то же время международная комиссия активно продвигается вперед в проблеме определения положения и выбора соответствующего стратотипа границы кембрий—ордовик. В предполагаемых стратотипах-кандидатах (разрезы Broom Point и Green Point в Канаде, разрез Xiaoyangqiao вблизи Dayangcha в Китае, разрез Батырбай в Казахстане) обсуждается выбор положения рассматриваемой границы на уровне, близком к нижней границе одной из граптолитовых зон — flabelliforme [Erdtmann, 1982a,b, 1983, 1985, 1986a,b,c, 1988a,b; Erdtmann, Miller, 1981; Miller, 1988; Barnes, 1988; Chen Jun-yuan et al., 1988; Apollonov et al., 1988; Kaljo, Viira, 1989; Kaljo et al., 1988, 1990; Norford, 1988, 1991; Landing, 1990].

3.2. ГРАПТОЛИТОВЫЕ ЗОНЫ

Типы и сущность граптолитовых зон

В 70-е годы многие биостратиграфы при выделении граптолитовых зон стали специально пояснять терминологический смысл, заложенный в различные типы предлагаемых ими зональных подразделений. В понятие зон Международной стратиграфической шкалы [Berry, 1960a,b, 1966, 1967; Skelvington, 1968, 1969; Bulman, 1970; Корень, Кальо, 1976], стандартных зон [Корень, 1984, 1986], провинциальных зон [Цай, 1979, 1982, 1988], региональных и местных зон [Bjergeskov, 1975; Rickards, 1976a; Cooper, 1979; Обут, Сенников, 1981a, 1984a; Сенников, Русских, 1982; Chen Xu, 1984b; Obut, Sennikov, 1986; Finney, Bergström, 1986; Teller, 1987; Rushton, 1990] большинством исследователей вкладывается смысл комплексных зон (concurrent-range zone, orpel-zone, совместно-предельная зона). Комплексная зона — отложения, сформировавшиеся за время существования содержащегося в них зонального комплекса граптолитов, отличающегося от комплексов граптолитов в ниже— и вышележащих комплексах пород. В ряде работ выделялись таксон-ранговые „биозоны“ (= биохроны) зональных видов — отложения, образовавшиеся за время полного стратиграфического распространения зонального вида [Обут, 1964; Kogen, 1975; Pribyl, 1981, 1983]. Специально или не вполне осознанно выделялись в конкретных разрезах и граптолитовые тейльзоны видов-индексов [Обут, Соболевская, 1968; Сенников, 1976a,b; Сенников, Русских, 1982; Обут, Сенников, 1984a; Obut, Sennikov, 1986], отвечающие реальному интервалу распространения в конкретных разрезах данных таксонов-индексов. Некоторые граптолитологи в своих работах как части или частичные разновидности комплексных зон, таксон-ранговых зон, тейльзон рассматривали конкурентно-ранговую или смешанно-ранговую зону в качестве составной части двух пограничных зон, где наблюдается перекрытие ниже— и вышележащих зональных комплексов или видов-индексов. Другие исследователи выделяли интерзону или биоинтервал — промежуток между двумя соседними

зонами, где нижележащий комплекс или вид-индекс уже исчезли, а вышележащий комплекс еще не появился [Пашкевичус, 1979, 1982]. Достаточно легко по доминантному числу экземпляров колоний какого-либо вида диагностировались акмезоны или эпибользоны по граптолитам [Rickards, 1976a; Обут, Сенников, 1980a, 1984a; Obut, Sennikov, 1986]. Редки, но весьма интересны построения граптолитовых филозон — зональных подразделений, основанных на отрезках эволюционных линий феноклин — или на трендах в развитии [Elles, 1922, 1933; Bulman, 1933; Urbanek, 1966, 1970, 1995; Hutt, 1974; Rickards et al., 1977; Обут, Сенников, 1984a; Obut, Sennikov, 1986; Сенников, 1987b; Li Ji-jin, 1987; Erdtmann, 1986b, 1988a,b].

В отличие от зональных подразделений по граптолитам, стоящих по рангу ниже ярусных подразделений, на основе граптолитовых сообществ выделялись и значительно более крупные единицы — биомеры (иногда именуемые фаунами или слоями) — отложения, сформировавшиеся за время существования содержащегося в них сводного комплекса граптолитов, состоящего из значительного числа родовых и видовых таксонов, относящихся к какому-то одному более крупному по рангу (семейству или отряду) таксону. При этом такой сводный комплекс должен отличаться от сводных комплексов ниже — и вышележащих отложений [Bulman, 1958, 1970; Обут, 1964; Mu En-zhi, 1980; Цай, 1988]. Так, в ордовике и силуре Великобритании [Bulman, 1958] выделялись анизограптовая, дихограптовая, диплограптовая и монограптовая фауны, с подразделением двух последних на, соответственно, четыре и пять субфаун. На территории России и сопредельных регионов Прибалтики и Средней Азии [Обут, 1964] в ордовике и силуре рассматривались диктионемовые, нижнедидимограптовые, верхнедидимограптовые, лептограптовые, дицеллограптовые, акидограптовые, растритовые, ретиолитовые, флеминговые, конограптовые слои. Биомеры могут отражать крупные этапы последовательности филогенетически не связанных друг с другом крупных граптолитовых палеобиоценозов внутри определенного региона или группы регионов и по продолжительности равняться одному — трем векам.

Предпринимались попытки использования в стратиграфических построениях более дробных чем зоны — инфразональных граптолитовых подразделений. Уже давно часть граптолитовых зон в ордовике и силуре делилась на две или три подзоны с собственными видами-индексами, например, подзоны *gibberulus* и *hirundo* верхнеаренигской зоны *gibberulus*. В то же время часть исследователей считали, что таким подразделениям следует придавать статус зон. Своеобразные данные получены при кластерном анализе 132 космополитно распространенных видов граптолитов в 14 ордовикских (тремадок — нижний лландейло) сводных разрезах на различных континентах с выделяемыми в них зональными последовательностями [Cooper, Lindholm, 1990]. Рассматриваемые разрезы были скоррелированы с помощью установленных в них комплексных граптолитовых зон (от 11 до 15 зональных подразделений в различных последовательностях). При фиксировании первого появления 103 таксонов в указанном интервале было выделено 45 инфразональных подразделений, названных биогоризонтами (не совсем удачное название для русскоязычных специалистов, использующих термин „горизонт“ для обозначения региональных стратиграфических подразделений). Число выделившихся инфразональных подразделений меньше числа анализируемых видов, так как на некоторых уровнях одновременно появилось несколько видов. При анализе только 45 видов, выбранных из вышеотмеченных 103 видов, но при фиксировании как появления, так и исчезновения таксона, тот же самый стратиграфический отрезок был разбит на 73 инфразональных подразделения, т. е. несовпадение уровней появ-

ления и исчезновения таксонов дает основу для выделения каких-либо инфразональных подразделений, например, перекрытие интервалов распространения двух видов дает возможность выделить до трех подразделений, а сочетание различных уровней появления и исчезновения трех видов может дать уже до пяти подразделений. Один из цитируемых выше авторов [Cooper, 1992] продолжил такое дробнейшее инфразональное расчленение анализируемых граптолитосодержащих разрезов уже по отдельным таксонам граптолитов. Совершенно справедливо, что авторы такого анализа не именовали полученные подразделения граптолитовыми подзонами. Такие „микроподразделения“ имеют большой корреляционный потенциал и служат основой для выделения подзон и зон по граптолитам.

Собственно инфразональные подразделения в ранге подзон в современном их понимании сейчас выделяются в нижнем силуре Великобритании и Чехии [Loydell, 1991a, 1992; устное сообщение P. Štorch], например, в Великобритании различные части зоны *turriculatus* обособляются как шесть подзон: *guncinatus*, *gemmatus*, *genaudi*, *utilis*, *johnsonae*, *proteus*. В Баррандиене в среднелландоверийской зоне *triangulatus* выделяются подзоны *rectinatus* и *similis*. Такие инфразональные подразделения в ранге подзон отражают специфику развития сообществ граптолитов в едином палеобассейне, выражающуюся в закономерном обособлении различных частей зонального комплекса. Обычно подзоны не прослеживаются за пределы одного палеобассейна. В других палеобассейнах, или даже в различных участках сложно построенного палеобассейна, одноименные разновозрастные зоны состоят из различного набора подзон или вообще не делятся на подзоны. Однако известны случаи, когда устойчивое фиксирование в различных палеобассейнах в составе разновозрастных зон определенных одноименных подзон приводило к признанию за таким инфразональным подразделением статуса зонального стратона. Например, подзону *balticus* в составе нижнеаренигской зоны *densus*, вероятно, вскоре повсеместно признают как зональное подразделение.

Как местные, так и региональные шкалы по комплексным граптолитовым зонам составлены, как правило, на интуитивной основе и оцениваются только при практическом использовании. Последовательность зон, как правило, на первый взгляд, не отвечает филогенетической направленности ни видов-индексов, ни других „определяющих“ состав комплекса видов. Возникает вопрос: комплексные граптолитовые зоны — это исключительно умозрительные построения граптолитологов или все же такие зоны могут являться некоторым объективным отражением эволюционных процессов, происходивших в граптолитовых сообществах? Проведенный недавно автором анализ сущности комплексных граптолитовых зон показал, что такие зоны имеют определенную филогенетическую основу [Сенников, 19876]. Анализ изменений в филогенетических цепочках видов *Coronograptus* Obut et Sobolevskaya, *Atavograptus* Rickards позволил выделить специальные филозоны и обосновать соответствие границ ранне-среднелландоверийских комплексных зон определенным рубежам развития различных филумов граптолитов. Сходное явление близкого соответствия границ комплексных граптолитовых зон уровням морфологических перестроек в единых филогенетических линиях наблюдалось у форм родов *Stimulograptus* Přibyl et Štorch, *Diplograptus* Lapworth, *Orthograptus* Lapworth, *Prochnygraptus* Přibyl et Štorch [Přibyl, Štorch, 1983, 1985; Štorch, 1983, 1985]. Отметим, что при первоначальном выделении филогенетических рядов в граптолитовых последовательностях рубежи морфологических изменений в таких рядах увязывались как раз с границами комплексных граптолитовых зон [Bulman, 1933; Elles, 1933]. Наиболее ярко филогенетическая основа комплек-

сных граптолитовых зон отражена в обобщающей монографии по силурийским и девонским граптолитам [Rickards et al., 1977]. В ней и в других работах [Urbánek, 1995] рассмотрены филогенетические цепочки большинства из известных на различных возрастных рубежах видов и показаны закономерные независимые тренды в развитии различных граптолитовых филумов.

Соответствие различных эволюционных изменений в филогенетических линиях нескольких самостоятельных родов отражает независимость морфоструктурных перестроек у представителей разобщенных таксонов в какой-либо продолжительный интервал времени (часть века). Рубежи смены таких перестроек совпадают (или близки) с границами комплексных граптолитовых зон. Именно такие плоскости интуитивно и выбираются в качестве границы комплексных зон. С одной стороны, морфоструктурные перестройки связаны с эволюцией филумов и закладываются в основу построения соответствующих филозон, с другой — часть таких филозон совпадает в полном объеме с комплексными зонами. В связи с этим биологическая сущность комплексных граптолитовых зон заложена в филогенетической основе эволюции граптолитовых сообществ и проявляется в совпадении продолжительности интервала какой-либо комплексной зоны со временем развития одного или нескольких звеньев различных независимых филогенетических линий граптолитов. Например, в Средней Сибири выделяются лlandoверийские комплексные зоны: 1) *sibiricus*, *extenuatus*; 2) *cyphus*; 3) *triangulatus*, *gregarius*; 4) *convolutus*, *cometa*. Параллельно с отмеченными комплексными зонами выделяются совпадающие с ними по своей продолжительности филозоны: 1) *Coronograptus angustus* (Obut), 2) *Cor. cyphus* (Lapworth), 3) *Cor. gregarius* (Lapworth), 4) *Cor. maxiculus* Storch. Смена направлений морфоструктурных перестроек в роде *Coronograptus* Obut et Sobolevskaya, а также смены таких перестроек и у представителей родов *Atavograptus* Rickards и *Lagarograptus* Obut et Sobolevskaya отличаются друг от друга. Однако сами эти смены в различных родах приурочены к границам комплексных зон. В связи с этим рассмотренные цепочки видов и подвидов трех перечисленных родов, встречающиеся на одних и тех же стратиграфических рубежах в весьма удаленных друг от друга бассейнах — Англия, Канада, Чехия, Сибирская платформа, Алтай, Китай — позволяют считать, что такие цепочки представляют для этих родов филогенетические линии [Сенников, 1987б]. В то же время не исключено, что на Сибирской платформе в конкретных разрезах подвиды *Coronograptus gregarius* (Lapworth) могут составлять хроноклину [Обут, Соболевская, 1968; Красилов, 1977; Сенников, 1987б]. К границам филозон и, соответственно, в рассмотренном примере, комплексных зон приурочена смена направленности эволюционных изменений. Так, постоянное увеличение у коронографтов максимальной ширины рабдосомы на протяжении всей зоны на ее верхней границе сменяется на закономерное уменьшение такой ширины. Другой пример, в арените Горного Алтая выделены комплексные граптолитовые зоны и подзоны: 1) *approximatus*, 2) *balticus*, 3) *densus*, 4) *angustifolius elongatus*, 5) *gibberulus*, 6) *hirundo*. Параллельно с комплексными зонами определены и филозоны по представителям родов *Phyllograptus* Hall (зоны: 1) *Phyl. densus*, 2) *Phyl. ilicifolius*, 3) *Phyl. angustifolius*), *Expansograptus* Bouček et Přibyl (зоны: 1) *Ex. extensus*, 2) *Ex. hirundo*) [Обут, Сенников, 1984а], а также, возможно, и по видам рода *Acrograptus* Tzaj (зоны: 1) *Acr. balticus*, 2) *Acr. cognatus*). Здесь, в отличие от лlandoверийских материалов, не наблюдается полного соответствия объемов комплексных граптолитовых зон объемам (продолжительности) филозон. Однако суммарное наложение филозон этих трех родов отражает смену направленностей эволюционных изменений как раз вблизи границ комплексных зон. Еще

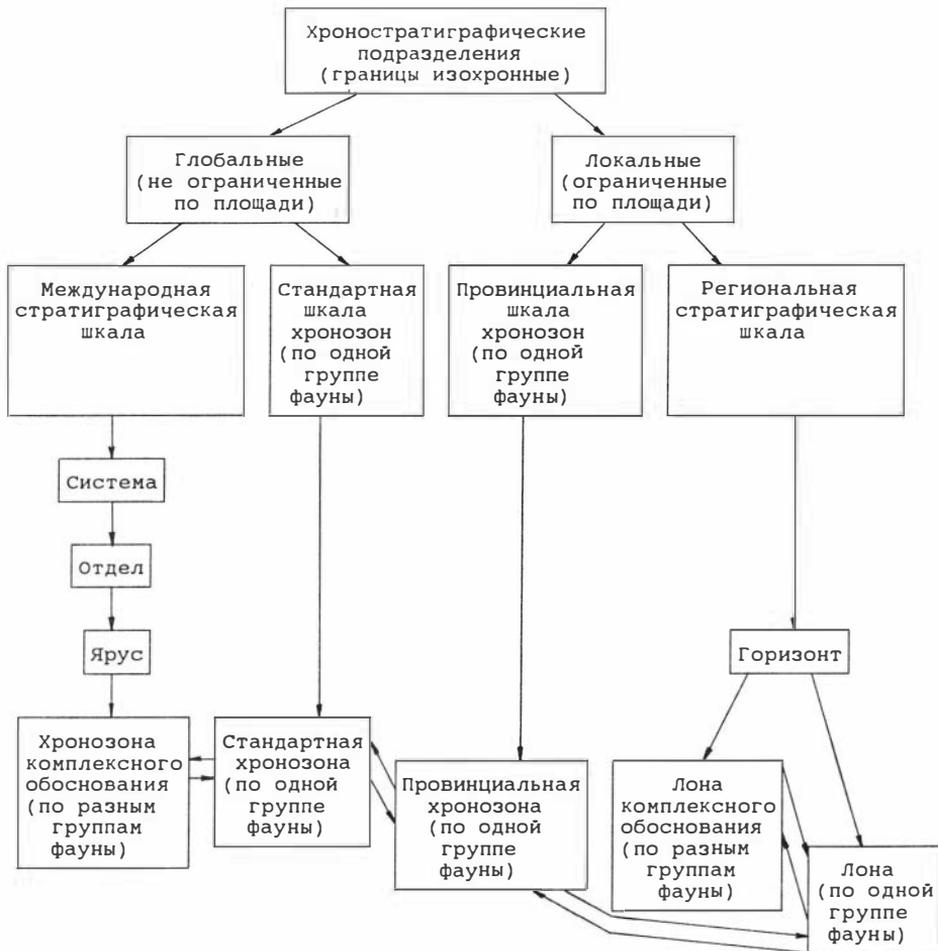


Рис. 8. Иерархия хроностратиграфических подразделений.

одним наглядным примером филозон для аренига и лланвирна служат филозоны по роду *Hustedograptus* Mitchell (*altigrans*, *sinuosa*, *holodentata*), выделенные по материалам из Северной Америки и коррелирующиеся с комплексными зонами *maximus*, *austrodentatus* и низами комплексной зоны *dentatus* [Mitchell, 1992].

Таким образом, в основе последовательности комплексных граптолитовых зон заложен параллелизм изменений в независимых филогенетических линиях, который отвечает закону параллелизма хроноклин [Красилов, 1977], особенно ярко проявляющемуся у родственных таксонов. Достаточно строгое соответствие комплексных зон определенным филозоном может поднять ряд альтернативных вопросов о целесообразности выделения комплексных зон и выбора видов-индексов для их обозначения. Представляется, что в этих вопросах нет никаких противоречий. Во-первых, трудно обосновать выделение последовательных отдельных наборов филозон для всего интервала шкалы комплексных граптолитовых зон (ордовик, силур, нижний девон). Во-вторых, комплексные

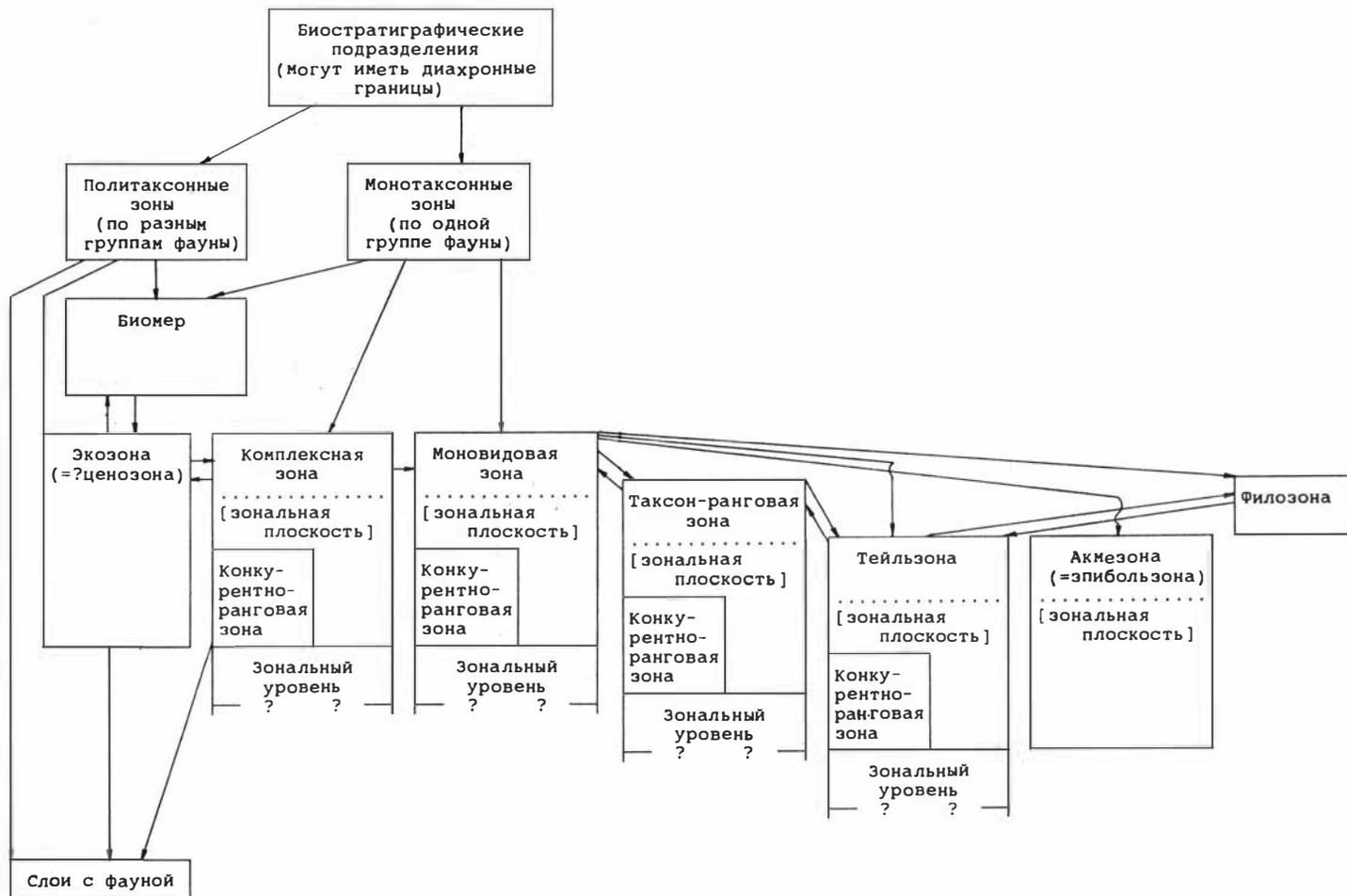


Рис. 9. Иерархия биостратиграфических подразделений и типы зональных подразделений.

зоны вследствие содержания большого числа таксонов несут несравненно большую корреляционную ценность, чем филозоны. В-третьих, в конкретных разрезах комплексные зоны значительно „легче просматриваются“ и выделяются. В-четвертых, логический переход от комплексных зон по одной из групп фауны к зонам комплексного обоснования по различным группам фауны, несомненно, более прост и доказателен, чем переход от филозон по одной из групп фауны к зонам комплексного обоснования. Однако доказательство соответствия каких-либо комплексных зон определенным филозоном ни в коем случае не влечет за собой необходимость отказа от выделения комплексных зон, а также и обязательную смену вида-индекса комплексной зоны на соответствующий вид-индекс филозоны.

Различные типы зон связаны между собой и занимают определенное положение в иерархии взаимоотношений хроностратиграфических (рис. 8) и биостратиграфических (рис. 9) подразделений.

Принципы и методы выделения граптолитовых зон

Вследствие того, что при всем разнообразии зон основу составляют комплексные зоны, подробно остановимся на общих принципах и методах их выделения применительно к граптолитовым последовательностям. Для комплексных граптолитовых зон (не следует смешивать с понятием зон комплексного — по различным группам фауны с привлечением дополнительного ряда данных — обоснования) можно предложить следующие процедуры их выделения.

I. Для обособления зонального комплекса в конкретном разрезе надо выбрать среди всех взаимосвязей таксонов такие группировки, которые в серии разрезов (включая и изучаемый разрез) характеризуются наибольшей устойчивостью равновесия состава сообщества, т. е. обладают специфическими особенностями и отражают своеобразный этап в развитии граптолитового сообщества („принцип неповторимости“ зон).

II. Зональному комплексу должен предшествовать более древний комплекс и следовать за ним более молодой комплекс („принцип смыкаемости“ зон), т. е. в разрезе должны быть три последовательных зональных комплекса, что позволяет „отбить“ нижнюю и верхнюю границы среднего комплекса. Если в разрезе встречен один или два зональных комплекса, то следует применять стратиграфическое понятие свободного пользования — „зональный интервал (уровень“). Термин „зональный уровень“, хотя и не в таком строгом, как здесь предлагается, смысле, уже достаточно часто употребляется при зональных построениях по граптолитам. Позволительно и в дальнейшем его использование, однако, по мнению автора, более логично было бы применение термина „зональный интервал“. По трем зональным комплексам в одном разрезе можно выделить: зональный интервал № 1, зону № 2, зональный интервал № 3.

III. Для местной комплексной зоны, вследствие ее конкретности выделения в одном единственном разрезе, ставить вопрос о стратотипе неправомерно. Однако для каждой структурно-формационной зоны (обособленной зоохории), с учетом специфики развития в ней граптолитовых сообществ, можно выбирать эталонные последовательности комплексных граптолитовых зон [Сенников, Русских, 1982; Обут, Сенников, 1984а].

IV. Для зоны определяется положение только нижней границы, а верхняя граница автоматически становится фиксированной при определении нижней границы вышележащей зоны („принцип маркировки“ границ зон).

V. В качестве границы необходимо выбирать хорошо выраженные в разрезе рубежи, проявляющиеся в фиксируемых изменениях морфологии большинства

членов биотической компоненты (у граптолитов, например, в характере общей и внутренней морфологии колоний), в биостратиграфических контрастах (значительные индексы-обновления — сумма появившихся и исчезнувших таксонов), однозначно понимаемые и достаточно четко прослеживаемые (глобально, в провинции, регионе, районе) в ареалах распространения соседних зон („принцип удобства“ границ зон).

VI. Критерии для установления и проведения границ между комплексными зонами можно подразделить на три разряда:

А — основные (обязательные) — появление с определенного рубежа новых таксонов (в том числе вида-индекса и других характерных зональных видов);

Б — вспомогательные (желательные) — резкое исчезновение вблизи рассматриваемого рубежа большинства таксонов предыдущей зоны. Исчезновение отнесено к вспомогательному критерию потому, что, как отметил еще Ч. Дарвин, вымирание специализированных форм происходит медленнее, чем возникновение и расселение вида. Таким образом, вымирание может быть идиохронным в различных бассейнах или в разобщенных участках одного бассейна;

В — дополнительные (косвенные) — совместное сосуществование таксонов, характерных для предыдущей и последующей зон, характер численности таксонов, изменений индивидуальных размеров колоний и др.

VII. Внутри зонального комплекса в конкретном разрезе для выделения зоны или зонального уровня должно быть не менее двух стратиграфических уровней, охарактеризованных этим комплексом. Если зональный комплекс в конкретном разрезе встречен только на одном стратиграфическом уровне, то нет зафиксированной (измеренной) продолжительности зоны. В таком случае можно выделять другое стратиграфическое понятие свободного пользования — зональную плоскость (зональный репер). Для достоверной оценки продолжительности зоны надо иметь три и более стратиграфических уровня с зональным комплексом, чтобы сравнить друг с другом нижнюю, среднюю и верхнюю части зоны по присутствующим в них конкретным таксонам зонального комплекса.

VIII. В составе зонального комплекса в каждом конкретном разрезе должно быть не менее двух видов, чтобы это был комплекс. При двух видах необходимо, чтобы один из них появлялся в начале зоны. Если встречается только один таксон, то это не комплексная зона, а моновидовая (монотаксонная). В последнем случае лучше, чтобы этот таксон не выходил за пределы зоны, появляясь с нижней ее границы. Обособление в разрезах моновидовых граптолитовых зон объясняется чаще всего существенным направленным влиянием каких-либо абиотических факторов, а не сменой временных рубежей. Чтобы подтвердить возрастную причину проявления моновидовой зоны, необходимо иметь последовательность из трех зональных комплексов: зональный уровень № 1 (или зона при наличии нижней границы), моновидовая зона № 2, зональный уровень № 3 (или зона при наличии верхней границы). При этом зональные уровни № 1 и 3 должны отличаться друг от друга настолько, что при „изъятии“ моновидовой зоны № 2 между ними (№ 1 и 3) можно было отбить четкую границу.

IX. При наличии значимого по мощности — не менее 5 % от суммарной мощности соседних зон [Сенников, Русских, 1982] — интервала, где отсутствуют как сами виды-индексы, так и практически все таксоны обоих зональных комплексов двух соседних зон, данную часть разреза можно в процессе предварительной проработки материала именовать интерзоной („немой“ интерва-

лом). В то же время термин „интерзона“ желательно не применять в стратиграфических построениях. Это объясняется тем, что повторное, более тщательное изучение разрезов с дополнительными целенаправленными поисками граптолитов, в том числе с применением химических методов препарирования всех разновидностей пород (от кремнистых и терригенных до карбонатных), как правило, дает положительные результаты и эти „немые“ интервалы получают палеонтологическую („граптолитовую“) характеристику. Исключением из такого правила могут быть только континентальные осадочные толщи и подводные лавовые потоки, но применение к ним биостратиграфического термина „граптолитовая“ интерзона является нонсенсом.

X. Последовательность двух зональных комплексов при смыкании зон чаще всего не может быть разделена строго по одной поверхности раздела. В идеальных случаях это могло бы произойти, если допустить, что момент вымирания зонального комплекса нижней из двух соседних зон совпадет с моментом появления зонального комплекса более молодой зоны. В случае применения видов-индексов таксонов одной филетической линии для обозначения комплексных зон такое явление маловероятно (материнские таксоны продолжают существовать вместе с дочерними). Однако в конкретных, реальных разрезах это явление допустимо. В тех же разрезах, где имеется значимый по мощности (не менее 5 % от суммарной мощности двух соседних зон) интервал пререкрытия зональных комплексов (зональных видов), можно выделять конкурентно-ранговую зону. Однако надо признать, что „отбивая“ по первому появлению нового зонального комплекса (или нового вида-индекса) нижнюю границу какой-либо комплексной зоны, биостратиграфы чаще всего автоматически относят эту „переходную“ „смешанную“ часть разреза к верхней из двух соседних зон. Таким образом, конкурентно-ранговая зона является не частью двух соседних зон, а, точнее, отвечает самой нижней (с элементами предшествующего зонального комплекса) части какой-либо комплексной зоны.

XI. При выделении каждой комплексной зоны (это касается также и провинциальных зон, региональных зон, таксон-ранговых зон, тейльзон, экзон) необходимо учитывать, что ее применение ограничено по территории ареалом распространения зонального комплекса под соответствующим экологическим контролем фациальных, климатических и географических палеообстановок и биотических компонентов сопутствующих групп фауны.

XII. В качестве зональных таксонов-индексов необходимо выбирать таксоны, отвечающие наибольшему числу из приведенных ниже требований: а) таксоны узкого (приблизительно равного интервалу зоны) стратиграфического распространения или таксоны, появляющиеся с основания зоны; б) достаточно легко диагностируемые (желательно, непосредственно в полевых условиях) таксоны; в) часто встречающиеся в комплексах и в достаточном количестве экземпляров; г) таксоны, изученные как в камennom, так и в изолированном материале с использованием инфракрасного и сканирующего микроскопов; д) таксоны, относительно широко известные по открытым публикациям, опробованные и однозначно понимаемые и принимаемые многими специалистами; е) эврифациальные таксоны, встречающиеся в наибольшем спектре фациальных обстановок; ж) таксоны, широко географически встречающиеся — насколько это возможно с учетом ограничительных факторов влияния палеозоо-географического районирования; з) таксоны, связанные с зональными таксонами-индексами ниже — и вышележащих зон в единые филогенетические линии или трендами в развитии, однако это не означает (хотя и не исключает), что комплексные зоны должны быть по объему равными объему филозон, построенных по таким филетическим линиям видов-индексов; и) при выборе

одного вида-индекса для комплексной зоны очень трудно (практически невозможно) соблюсти все перечисленные (а—з) требования, и выполнить даже часть из них, поэтому реализация таких требований представляется в выборе, по крайней мере, двух видов-индексов для каждой комплексной зоны.

При разборе всех указанных выше процедур были затронуты условия выделения как основных зональных категорий (комплексные и моновидовые зоны), так и дополнительных зональных категорий (конкурентно-ранговые зоны, интерзоны, зональные интервалы и уровни). Для выделения таких основных зональных категорий по граптолитам, как стандартные зоны, провинциальные зоны, лоны, следует использовать рекомендации всех процедур (I—XII) выделения комплексных зон. В процессе выделения других зональных подразделений необходимо брать за основу главный принцип, положенный в понятие такой зоны. Например, для акмезоны — максимум расцвета или пик представительности таксона; для таксон-ранговых зон и тейльзон — строгая фиксация полного стратиграфического распространения таксона, соответственно в обобщенных или конкретных разрезах; для филозон — наличие хронофеноклин и так далее. В соответствии с этим надо выбирать и соответствующие виды-индексы, согласно пунктам XIIa—XIIи.

Отмеченные выше эталонные последовательности граптолитовых зон являются необходимым элементом зональной стратиграфии по следующим обстоятельствам: 1) для проверки достоверности построения шкалы региональных зональных подразделений, основанной на стратотипах лон, которые могут располагаться в различных разрезах; 2) для выявления крупных филогенетических цепочек таксонов, прослеживающихся через несколько зональных интервалов, для их возможного использования при построениях филозон; 3) для определения и оценки критериев при проведении границ между зональными подразделениями; 4) для выяснения взаимоотношений между уровнями появления таксон-индексов комплексных зон, таксон-индексов филозон, таксон-индексов акмезон и т. д.; 5) при проверке данных по абсолютной геохронологии по продолжительности отдельных зон; 6) для оценки точности установления границ между зонами; 7) для ранжирования границ между зонами на границы „подъярусные“, „ярусные“, „отдела“, „системы“.

Эталонные разрезы граптолитовых зон не подменяют собой стратотипы региональных граптолитовых зон. В некоторых случаях стратотипы лон и эталонные разрезы граптолитовых зон могут совпадать в одном разрезе, а в других — стратотипы лон и эталонные разрезы могут располагаться даже в разных структурно-формационных зонах какого-либо региона. Стратотипы лон, как и любые другие стратотипы стратиграфических подразделений, несут информацию о самой лоне и ее границах. Эталонные разрезы граптолитовых зон являются инструментом корреляции как внутрирегиональной, так и межрегиональной. Число зон в эталонных разрезах должно быть не менее четырех (две крайние могут иметь сущность зональных уровней), чтобы проследить смену комплексов, по крайней мере, через две зоны. Эталонные разрезы граптолитовых зон должны выбираться в монотонных конденсированных разрезах с большим числом уровней с находками граптолитов. Их проработку (прокалачивание) следует осуществлять слой за слоем в интервалах мощностью 5—10 см. При таких сборах удастся внутри одной граптолитовой зоны получить информацию о составе комплексов с 20—30 уровней. Последнее дает основание для точнейшего анализа изменения состава комплексов как внутри самой зоны, так и особенно на ее границах (табл. 1). Анализируя изменения индексов обновления на границах зон и внутри них, можно оценить и ранжировать границы для их соотнесения с границами разного ранга в МСШ (подъяруса,

Таблица 1.

Сравнительный анализ точности проведения границ между лландоверийскими граптолитовыми зонами Горного Алтая

Зона, подзона	Продолжительность зон, млн лет	Мощность, м	Точность проведения границ между зонами				Продолжительность, тыс. лет		
			Интервал между зональными комплексами, м	В процентном отношении от мощностей зон		Доверительный интервал			
				От одной из пограничных	от min			от max	
convolutus		> 5							
gregarius	2,2	18	0,55	6,0	3,0	6,0-3,0	?		
cyphus	1,1	14	0,95	6,8	5,3	6,8-5,3	74-174		
extenuatus	0,6	6	0,35	5,8	2,5	5,8-2,5	27-34		
acuminatus	0,4	4	?	?	?	?	?		
persculptus	0,2	3	0,15	5,0	3,3	5,0-3,3	10-13		

яруса, отдела). Зная мощности зон, а также интервалов между смежными уровнями с граптолитами в соседних зонах, можно подсчитать степень точности проведения границ между зонами. Если используется минимальная из мощностей соседних зон, то получится наибольший (в %) показатель степени точности проведения границы, если же максимальная, то точность будет больше, что выразится в меньшем процентном отношении интервалов границ к общей мощности зон. Доверительные интервалы между максимальными и минимальными показателями степени точности границ между зонами можно сравнивать, анализируя продолжительность доверительного интервала (см. табл. 1).

Следующей ступенью стратиграфических построений является синтез местных комплексных граптолитовых зон с целью создания региональных граптолитовых лон. Как отмечалось, уже при первоначальной процедуре обособления зонального комплекса в конкретном разрезе учитывается дальнейшая возможность его распознавания в других разрезах. Обобщение данных по всем известным в регионе последовательностям местных комплексных граптолитовых зон позволяет выбрать самую информативную, легко однозначно распознаваемую последовательность лон, способную нести коррелятивный потенциал как для внутрирегиональных корреляций, так и для выхода на МСШ. Выбранная таким путем последовательность лон считается для своего региона хроностратиграфическим эталоном региональной стратиграфической шкалы. Лоны подчиняются по рангу горизонтам. Границы лон по граптолитам и горизонтов по другим группам фауны, как показывает практика, могут и не совпадать.

Можно ли корректно проверить изохронность комплексных лон по какой-либо одной группе фауны? Вряд ли. Привлечение любых небиотических параметров не правомочно, так как начало и окончание большинства (даже быстро протекавших) процессов чаще всего идиохиронны. Вероятно, исключением могут являться следы импактов и бентониты. Данные по абсолютному возрасту пород и инверсиям магнитного поля Земли в палеозойском возрастном интервале пока не обладают требуемой точностью [Trench et al., 1992; Compston, Williams, 1992; Cooper, 1992; Barnes, 1992]. Если проверка будет выполняться по другой группе фауны, то трудно будет определить (без заведомого утверждения об

архистратиграфичности одной из групп) какая из двух групп („анализируемая“ или „эталонная“) при несовпадении („скольжении“) границ двух зональных последовательностей определяет изохронные, а какая — идиохронные уровни. Без учета некоторых допустимых погрешностей (которыми можно пренебречь) единственным критерием достоверности изохронности границ комплексных лон может служить постоянная корректировка и проверка данных по совместному распространению, с взаимными перекрытиями, множества таксонов зонального комплекса.

Для каждой комплексной лоны по какой-либо группе фауны требуется выделять стратотип („принцип эталона“ зон), в котором должна наблюдаться последовательная смена, по крайней мере, трех лон (требование „принципа смыкаемости“ зон). Стратотипы для комплексных лон желательно выбирать в разрезах, где встречены другие группы фауны, особенно те, по которым можно проводить параллельные зональные построения. Предпочтителен выбор таких стратотипов в стратотипах горизонтов. Как показывает практика биостратиграфических исследований ордовика, силура и нижнего девона на территории бывшего СССР, наиболее употребимыми в региональных построениях лон являются граптолиты, трилобиты, конодонты. Совместный анализ и синтез независимо развивающихся последовательностей лон по этим трем группам организмов позволят выделить лоны комплексного обоснования. Каждая такая лона должна иметь стратотип с последовательной сменой трех лон комплексного обоснования. В случае выделения в регионе этих лон, лоны по одной из групп фауны должны будут быть выведены из региональной стратиграфической шкалы, основными единицами в которой останутся горизонты и лоны комплексного обоснования. Лоны по каждой из групп фауны при этом попадают в графу „Характерные комплексы фауны“. Из отмеченного выше напрашивается следующий предлагаемый к использованию и реально осуществимый способ построения индуктивным путем региональной стратиграфической шкалы с выбором соответствующих стратотипов ее подразделений: 1) на основе анализа всех имеющихся в регионе разрезов с выделенными местными зонами по различным группам фауны, лучшие из них выбираются для стратотипов региональных лон по каждой из групп фауны; 2) синтез региональных лон по всем группам фауны позволяет выделить лоны комплексного обоснования и выбрать для них соответствующие стратотипы; 3) отделяющиеся друг от друга (при сохранении значительной внутренней близости среди набора) серии лон комплексного обоснования выделяются в качестве горизонтов с выбором соответствующих стратотипов.

Сейчас на территории бывшего СССР в областях распространения нижнепалеозойских толщ действует несколько иная практика биостратиграфических работ, при которой наиболее употребляемая последовательность операций при построениях региональных шкал выглядит следующим образом: 1) в значительной мере интуитивно объединяемые сходством состава всех групп фауны крупные (возможно одновозрастные) части реальных геологических тел (местных стратиграфических подразделений — свит) рассматриваются в качестве горизонтов, а за их стратотипы принимаются наиболее информативные разрезы (чаще всего стратотип одной из свит или его часть); 2) выделяются местные зоны по всем пригодным для этого группам фауны; 3) договорным путем выбирается наиболее дробная зональная последовательность одной из групп фауны и ей присваивается ранг региональной зональной последовательности (в некоторых случаях выбирают стратотипы для таких лон); 4) в редких случаях проводится анализ распространения в лонах всех остальных групп фауны, совершенно необходимый для комплексного обоснования лон; 5) проведение

коррелятивным путем увязки в единую региональную стратиграфическую шкалу горизонтов и лон, часто имеющих стратотипы в различных структурно-формационных зонах региона и нередко разобщенных по площадям распространения. К сожалению, случается, что группа фауны, по которой построена последовательность лон, полностью отсутствует в стратотипе горизонта, соответствующего этому возрастному уровню.

3.3. РЕГИОНАЛЬНЫЕ И МЕСТНЫЕ ГРАПТОЛИТОВЫЕ ШКАЛЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ И ИХ СОПОСТАВЛЕНИЕ С РЕГИОНАЛЬНЫМИ ГОРИЗОНТАМИ

В этой главе рассмотрены региональные зональные подразделения (лоны) в отдельных регионах (например, Горный Алтай, Салаир) и показаны основы для выделения таких лон из местных зон в конкретных разрезах. Автор воздержался от повторения фактического материала по послойным разрезам с конкретными точками, содержащими граптолиты. Эти сведения отражены в опубликованных работах, на которые в соответствующих местах даются исчерпывающие ссылки. Здесь главное внимание уделяется зональным подразделениям, их стратотипам и эталонным разрезам, а также сопоставлению горизонтов с граптолитовыми лонами и, через них, корреляции с МСШ. Следует учесть, что степени достоверности корреляций граптолитовых лон и горизонтов могут быть весьма различными. Наиболее достоверны такие данные, когда граптолиты встречаются в стратотипах горизонтов. Для следующего уровня достоверности характерны сведения, по которым граптолиты известны в стратотипах свит (или их частей), где на соседних разрезах выбраны стратотипы горизонтов. Менее достоверны данные по присутствию граптолитов в нестратотипических разрезах свит (или их частей). Стратотипы таких горизонтов выбраны на других разрезах, которые не содержат граптолиты. Низкий уровень достоверности имеют случаи находок граптолитов в разрезах таких свит, которые по каким-то другим группам фауны скоррелированы со стратотипами горизонтов.

Кембрий

В целом для всей Сибири в отношении стратиграфического значения рассматриваемых кембрийских граптолитов можно указать на достаточно четкую приуроченность для среднекембрийского интервала разреза комплексов с *Archaeodendridae* Obut, *Bulmanidendridae* Obut, *Dithecodendridae* Obut. Ни один из названных представителей не встречен в более молодых отложениях. Специфический облик позднекембрийского интервала в Сибири подчеркивает комплекс с *Siberiograptidae* Obut, отдельные формы которых известны в единичных находках и в среднем кембрии. Однако ни один из родов этого семейства не проходит в более молодые ордовикские отложения. Встречающиеся совместно с *Siberiograptidae* Obut в верхнем кембрии представители *Acanthograptidae* Bulman, *Dendrograptidae* Roemer, *Ptilograptidae* Obut, *Mastigograptidae* Obut et *Sobolevskaya* являются исключительно позднекембрийскими видами, но относятся к родам, известным, кроме кембрия, также в ордовике и в силуре. Перечисленные особенности стратиграфического распространения кембрийских комплексов сибирских граптолитов позволяют поддержать ранее высказанное предположение о возможности выделения для среднего кембрия в Сибири комплексной граптолитовой зоны с индексом *Archaeodendridae*, *Dithecodendridae*, а для верхнего кембрия — комплексной граптолитовой зоны с индексом *Siberiograptidae* [Обут, Сенников, 1981а]. Сравнительный морфологический

анализ сибирских кембрийских граптолитов и разновозрастных граптолитов из Северной Америки, Австралии, Тасмании, Испании и Китая приводит автора к мнению о назревающей необходимости ревизии и пересмотра видового состава таких близких друг другу родов: 1) как *Bulmanidendrum* Obut — *Tarnagraptus* Sdzuy; 2) как *Archaeolafoea* Chapman — *Sotograptus* Sdzuy; 3) как *Mastigograptus* Ruedemann — *Archaeolafoea* Chapman; 4) как *Dendrograptus* Hall — *Sphenoecium* Chapman et Thomas [Quilty, 1971; Обут, Сенников, 1988; Rickards, Baillie, Jago, 1990].

Сибирская платформа. В связи с тем, что находки граптолитов в кембрийских разрезах довольно редки, то по ним можно выделять только зональные уровни (табл. 2). Для среднекембрийского интервала можно предложить уровень *Dithecodendridae*, который встречается в удачинской свите суорбалахского горизонта амгинского яруса у пос. Удачный (*Medusaegraptus?* sp.), а также и в отложениях, коррелируемых с майским ярусом: в удачинской (нижняя часть) свите оленекского горизонта у пос. Удачный, в сулудинской свите оленекского горизонта на р. Юрунг-Таас-Сулунда, в удачинской (верхняя часть) свите джахтарского горизонта у пос. Удачный, в зеленоцветной свите силигирского горизонта на р. Оленек, в силигирской свите одноименного горизонта на р. Оленек, в туес-салинской свите силигирского горизонта на р. Оленек, в амбардахской свите силигирского горизонта на реках Паастаах, Балаганаах. В составе комплексов зонального уровня *Dithecodendridae* определены: *Dithecodendrum grossithecatum* Obut, *Dith. tenuiramosum* Obut, *Dith. sibiricum* Obut, *Archaeodendrum bulmani* Obut, *Archaeod. obuti* Sennikov, *Archaeolafoea olenekensis* Obut, *Archaeolafoea* sp., *Archaeocryptolaria* sp., *Bulmanidendrum magnificum* Obut, *Siberiodendrum robustum* Obut, *Mastigograptus?* sp., *Sotograptus?* sp.

Для верхнекембрийского интервала предлагается зональный уровень *Siberiograptidae*, известный в аттырдыхской свите тавгийского горизонта аюсокканского яруса на р. Маймеча, в эйринской свите тавгийского горизонта аюсокканского яруса на р. Котуй, в чопкинской свите кутугунского горизонта сакского яруса на р. Чопко, в тукуландинской свите энцийского горизонта сакского яруса в Норильском районе, в мархинской свите кетыйского горизонта аксайского яруса на р. Салке. Таксономический состав рассматриваемого зонального уровня следующий: *Siberiograptus kotuensis* Obut, *Aellograptus savitskyi* Obut, *Aellograptus* sp., *Mastigograptus orientalis* Obut, *Mast. aff. macrotheca* Ruedemann, *Mastigograptus* sp., *Haplograptus* sp., *Cactograptus* sp., *Aspidograptus sibiricus* Obut, *Aspid. asiaticus* Obut, *Archaeodictyota dragunovi* Obut et Sobolevskaya, *Dictiononema* sp., *Callograptus* sp.

Кузнецкий Алатау. Для этого региона невозможно выделение каких-либо зональных подразделений. Комплекс с *Archaeodictyota dragunovi* Obut et Sobolevskaya, *Mastigograptus* cf. *macrotheca* Ruedemann, *Callograptus crassus* Decker, *Call. staufferi* Ruedemann найден в средней части китатской свиты золотокитат-

Таблица 2. Граптолитовая зональная шкала кембрия Сибирской платформы

МСШ		Сибирская платформа
Отдел	Ярус	Зональный уровень
Верхний	Батырбайский	<i>Siberiograptidae</i>
	Аксайский	
	Сакский	
	Аюсокканский	
Средний	Майский	<i>Dithecodendridae</i>
	Амгинский	

ского горизонта аксайского яруса на реках Золотой Китат и Полуденный Кожух [Обут, Сенников, 1981a, 1988, 1990; Обут и др., 1984; Sennikov, 1994].

Горный Алтай. В рассматриваемом регионе для среднего кембрия можно предложить зональную плоскость Dithesodendridae, выделенную в тандошинской свите еландинского горизонта майского яруса на р. Тагазе и имеющую в составе комплекса *Karasidendrum aspidograptoides* Sennikov, Archaeodendridae [Обут, Сенников, 1981a, 1988, 1990].

Ордовик

Сводная зональная шкала ордовика Средней Сибири приведена в табл. 3, где дано ее сопоставление с зональными подразделениями МСШ. Далее дается

Таблица 3. Схема сопоставления ордовикской зональной шкалы МСШ и зональной граптолитовой шкалы Средней Сибири

МСШ			Средняя Сибирь		
Отдел	Ярус	Зона	Зона		
Верхний	Ашгилл	persculptus	persculptus		
		anceps	supernus	ornatus	
		complanatus		supernus	
		linearis	quadrimucronatus	linearis	
clingani	clingani				
Средний	Карадок	wilsoni	multidens, wilsoni		
		peltifer	peltifer, antiquus lineatus		
		gracilis	gracilis, serratulus		
	Лландейло	teretiusculus	teretiusculus		
		Лланвирн	murchisoni	geminus, jakovlevi, coelatus	
	artus		balhaschensis, kirgisisicus		
Нижний	Арениг	hirundo	hirundo, sparsus		
		gibberulus	gibberulus		
			nitidus	angustifolius elongatus, broggeri	
		deflexus	densus	densus	
				balticus	
	approximatus	approximatus			
	Тремадок	sedgwickii pusilla	osloensis, hyperboreus		
		без названия	anglica [flabelliforme anglica]		
tenellus					
flabelliforme					

характеристика зональных схем ордовика по отдельным регионам, послуживших основой для создания отмеченной средне-сибирской ордовикской зональной шкалы по граптолитам.

Сибирская платформа. В тремадоке этого региона (табл. 4) выделяется зональный уровень *anglica*, известный в разрезе олдондинской свиты на р. Оленек и состоящий из *Rhabdinopora* aff. *anglica* (Bulman), *Airograptus furciferus* (Ruedemann), *Callograptus stauferi* Ruedemann, *Dictyonema* sp. В других разрезах на тремадокомском уровне выделить зональные подразделения не удастся. Дополнительно к отмеченным таксонам в разрезах на реках Кулюмбэ, Хантайка, Лена, Аппая и у пос. Айхал в разрезах точильной, уйгурской, балыктахской, ильтыкской свит известны:

Dendrograptus aff. *hallianus* (Prout), *Dend.* aff. *communis* Kozlowski, *Callograptus kravtsovi* (Obut et Sobolevskaya), *Call. rosovae* Obut et Sobolevskaya, *Dictyonema kulumbeense* Obut et Sobolevskaya, *Dict. quebecense* Ruedemann, *Dict. turumakitense* Obut et Sobolevskaya. По зональному уровню *anglica* можно коррелировать мансийский и лопарский горизонты с нижней частью тремадокомского века МСШ. На всех других стратиграфических уровнях в ордовике Сибирской платформы (см. табл. 4) граптолитовые зональные подразделения не выделяются и их комплексы могут рассматриваться как слои с граптолитами. Наиболее важным является лланвирнско-лландейльский моновидовой комплекс из разрезов кривоуцкой свиты на р. Лена и сырганской свиты на руч. Дьюкунах (правый приток р. Марха) — *Orthograptus propinquus* (Hadding), подчеркивающий корреляцию волгинского горизонта с лланвирнско-лландейльским интервалом МСШ. Не менее важен и лландейльско-раннекарадоковский комплекс из разрезов неручандской, мангазейской свит на реках Подкаменная Тунгуска, Бахта: *Oepikograptus bekkeri* (Opik), *Glyptograptus siccatus* Elles et Wood, *Gl. euglyphus* (Lapworth), *Amplexograptus fallax* Bulman, *Orthograptus* ex gr. *truncatus* (Lapworth). На основании отмеченных таксонов баксанский горизонт следует сопоставлять с карадокомским веком МСШ. Представляют значительный интерес находки граптолитов *Glossograptus* sp., *Paraorthograptus* aff. *pacificus* (Ruedemann) в разрезе чангадинской свиты на

Таблица 4. Граптолитовая зональная шкала ордовика Сибирской платформы

МСШ		Сибирская платформа
Отдел	Ярус	Зональный уровень (слой)
Верхний	Ашгилл	(Слой с <i>Dicellograptus</i> , <i>Glyptograptus</i> , <i>Orthograptus</i>) ----- ? <i>pacificus</i> -----
		(Слой с <i>Glossograptus</i>) -----
		(Слой с <i>Glyptograptus siccatus</i> , <i>Oepikograptus bekkeri</i> , <i>Amplexograptus fallax</i> , <i>Glyptograptus euglyphus</i>) -----
Средний	Карадок	Граптолиты отсутствуют ----- (Слой с <i>Mastigograptus datzenkoi</i>) -----
	Лландейло	(Слой с <i>Orthograptus propinquus</i>) -----
	Лланвирн	Граптолиты отсутствуют -----
Нижний	Арениг	Граптолиты отсутствуют ----- (Слой с <i>Dictyonema omnutachense</i>) -----
	Тремадок	(Слой с <i>Callograptus kravtsovi</i>) ----- <i>anglica</i> [<i>flabelliforme anglica</i>]

Чириндинской площади. Первый из перечисленных родовых таксонов распространен от лланвирна до середины карадока, возможно присутствие его представителей и в верхнем ордовике (ашгилле). Второй видовой таксон характерен только для второй половины ашгилла, и по нему можно выделить зональную плоскость? *rasificus*. Анализируемые таксоны встречены в отложениях, коррелируемых по остракодам, конодонтам и брахиоподам к долборскому горизонту, сопоставляемому с ранней половиной ашгилла. Не исключено, что долборский горизонт должен охватывать более продолжительный стратиграфический интервал. По облику форм граптолитов *Dicellograptus* sp., *Orthograptus* sp., *Glyptograptus* sp., обнаруженных в оюсутской свите у пос. Мирный, относимой к бурскому горизонту, можно подтвердить сопоставление бурского горизонта с ашгильским ярусом МСШ. Однако следует заметить, что указанные родовые таксоны граптолитов могут встречаться и в карадокских отложениях и даже в низах лландовери [Сенников, 1992а].

Кузнецкий Алатау. В рассматриваемом регионе на тремадокском уровне известны слои с граптолитами, по которым нельзя определить каких-либо зональных подразделений. Они встречаются в верхней части китатской свиты на реках Северный Кожух, Глухой Кожух, Тайдон. В составе комплексов определены следующие таксоны: *Dendrograptus* aff. *hallianus* (Prout), *Callograptus kravtsovi* (Obut et Sobolevskaya), *Anisograptus* aff. *richardsoni* Bulman.

Горная Шория. Для этого региона можно только рассматривать зональную плоскость *hurborgensis* на позднетремадокском уровне. Эта плоскость выделяется в разрезе по р. Нижняя Таянза (верхняя часть алгаинской свиты), где известен сам вид-индекс.

Салаир. Тремадокские комплексы граптолитов Салаира не позволяют выделить каких-либо зональных подразделений (табл. 5). Они встречаются в разрезе толсточихинской свиты на уровне добринского горизонта раннего тремадока на р. Аныштаиха и представлены *Dendrograptus hallianus* (Prout), *Callograptus staufferi* Ruedemann, *Dictyonema* sp. В арениге Салаира (см. табл. 5, б) выделены региональные зональные подразделения: зональный уровень *densus*, лона *broggeri*, лона *gibberulus* (с двумя подзонами: *gibberulus* и *sparsus*). Состав комплексов граптолитов следующий. Зональный уровень *densus*: *Phyllograptus densus densus* Törnquist, *Phyl. densus opulentus* Monsen, *Phyl. anna anna* Hall, *Expansograptus constrictus constrictus* (Hall), *Tetragraptus bigsbyi bigsbyi* (Hall), *Eotetragraptus harti* (T. S. Hall), *Didymograptus protobifidus* Elles, *Corymbograptus v-fractus* (Salter) и др.; лона *broggeri*: *Expansograptus broggeri* (Monsen), *Ex. suecicus robustus* (Monsen) и др.; лона *gibberulus* (подзона *gibberulus*): *Isograptus gibberulus* (Nicholson), *Is. paraboloides* Tzaj, *Is. hemicyclus* (Harris), *Is. victoriae maximo-divergens* Harris, *Is. forcipiformis tenuis* sub. sp. n., *Pseudisograptus manubriatus* (T. S. Hall), *Corymbograptus holubi* Kraft, лона *gibberulus* (подзона *sparsus*): *Expansograptus sparsus* (Hopkinson) и др. В целом для всего аренига Салаира характерен ряд таксонов граптолитов, встречающихся в нескольких лонах — *Expansograptus extensus* (Hall), *Ex. suecicus suecicus* (Tullberg), *Ex. taimyrensis* Obut et Sobolevskaya, *Phyllograptus anna longus* Ruedemann, *Pseudotrigranograptus ensiformis* (Hall) и др. Стратотип зонального уровня *densus* находится в разрезе на левобережье руч. Иловатый. Этот зональный уровень объединяет местные одноименные зональные уровни, выделяющиеся в разрезах по р. Изырак (изыракская свита), на горе Орлиная (в иловатской свите, в канаве Цейклина, в водоотводной канаве, в канаве на левобережье руч. Иловатый), на р. Мурашовка (иловатская свита). Стратотип лона *broggeri* находится в разрезе по р. Мурашовка. Рассматриваемая лона соответствует местной одноименной зоне в разрезе по р. Мурашовка (иловат-

ская свита). Стратотип лоны *gibberulus* расположен в водоотводной канаве на горе Орлиная. Нижняя подзона лоны *gibberulus* охватывает местные одноименные подзоны в разрезах по р. Зайчиха (Изыракская свита), на горе Орлиная (Иловатская свита): у коровьего пруда, в водоотводной канаве; в канаве в левобережье руч. Иловатый, на р. Осиновка (Иловатская свита). Верхняя подзона *sparsus* лоны *gibberulus* имеет стратотип только в одном известном пока разрезе на р. Зайчиха (Изыракская свита). В лланвирне Салаира выделены две региональные граптолитовые зоны: лона *balhaschensis* — *kirgisiscus* (стратотип у коровьего пруда на горе Орлиная) с видами *Expansograptus balhaschensis* (Keller), *Ex. kirgisiscus* Obut et Zubizov, *Didymograptus indentus* (Hall) и др., а также лона *geminus*, *jakovlevi* (стратотип у коровьего пруда на горе Орлиная) с граптолитами *Didymograptus geminus* (Hisinger), *Expansograptus jakovlevi* (Keller) и др. Для обеих лланвирнских лон характерен *Orthograptus calcaratus priscus* (Elles et Wood). Лона *balhaschensis* — *kirgisiscus* объединяет одноименные местные зоны, известные в разрезах на р. Изырак (зайчихинская свита), на горе Орлиная, у коровьего пруда, в карастунской свите, а лона *geminus*, *jakovlevi* отвечает местной зоне *jakovlevi* в разрезе на р. Изырак (зайчихинская свита) и местной зоне *geminus* в разрезе у коровьего пруда на горе Орлиная (карастунская свита). В лландейло на Салаире выделен региональный граптолитовый зональный уровень *teretiusculus*, отвечающий нижней его половине. Его стратотипом является разрез у коровьего пруда на горе Орлиная. В составе комплекса этого зонального уровня известны следующие виды: *Hustedograptus teretiusculus* (Hisinger), *Glyptograptus euglyphus* (Lapworth), *Orthograptus calcaratus acutus* (Elles et Wood), *Climacograptus angustatus* Ekström, *Gymnograptus(?) linnarssoni ejuncidus* Berry и др. Зональный уровень *teretiusculus* объединяет местные одноименные зональные уровни в разрезах карастунской свиты на горе Орлиная (у садовых кооперативов, в канаве Цейклина, у коровьего пруда). Карадокские граптолитовые комплексы Салаира (без выделения каких-либо зон) представлены следующими таксонами: *Orthograptus ex gr. truncatus* (Lapworth), *Orth. ex gr. quadrimucronatus* (Hall) и др. Они известны в разрезе на горе Орлиная, в канаве Цейклина, в карастунской свите. Самые поздние ордовикские граптолиты на Салаире найдены в карадокско-

Таблица 5. Граптолитовая зональная шкала ордовика Салаира

МСШ		Салаир
Отдел	Ярус	Зона (зональный уровень)
Верхний	Ашгилл	(Слои с <i>Climacograptus? mirnyensis</i>)
Средний	Карадок	(Слои с <i>Orthograptus ex gr. quadrimucronatus</i>)
	Лландейло	Граптолиты отсутствуют (<i>teretiusculus</i>)
	Лланвирн	<i>jakovlevi</i> , <i>geminus</i> <i>balhaschensis</i> , <i>kirgisiscus</i>
Нижний	Арениг	<i>sparsus</i>
		<i>gibberulus</i>
		<i>broggeri</i>
		(<i>densus</i>)
	Тремадок	Граптолиты отсутствуют (Слои с <i>Dictyonema</i> , <i>Dendrograptus</i> , <i>Callograptus</i>)

Самые поздние ордовикские граптолиты на Салаире найдены в карадокско-

Таблица 6.

Изменения родовых и видовых индексов обновления
аренигских комплексов граптолитов Салаира

Зона, подзона	Число родов			Индекс
	в комплексе	появившихся	исчезнувших	
sparsus	1	0	6	6
gibberulus	7	3	0	3
broggeri	4	0	2	2
densus	8			
Зона, подзона	Число видов			Индекс
sparsus	3	2	13	15
gibberulus	14	11	6	17
broggeri	9	2	8	10
densus	15			

ашгилльской веберовской свите у г. Гурьевска, где они представлены *Ptilograptus glomeratus* Pošta, *Rhadinograptus* aff. *jurgensonae* Obut, *Climacograptus mirnyensis* (Obut et Sobolevskaya), *Koremagraptus kozlowskii* Bulman. Все они обнаружены в сводном стратотипе веберовской свиты на горе Орлиная, на ул. Войкова. На Салаире эталонным разрезом граптолитовых зон на аренигском интервале является разрез водоотводной канавы на горе Орлиная, а на позднеаренигско-раннелландейльском интервале — разрез у коровьего пруда на горе Орлиная.

Отмеченные комплексы граптолитов Салаира позволяют проводить строгую корреляцию лебедского горизонта (в объеме зонального уровня *densus*, лоны *broggeri*, лоны *gibberulus*) с аренигским веком МСШ; костинского горизонта (в объеме лоны *balhaschensis* — *kirgicus*) с ранней половиной лланвирнского века; ранней половины бугрышихинского горизонта (в объеме лоны *geminus*, *jakovlevi* и зонального уровня *teretiusculus*) с поздней половиной лланвирнского — ранней половиной лландейльского веков.

Тува. Каких-либо зональных подразделений в этом регионе для ордовикского интервала пока выделить нельзя. Граптолиты составляют два моновидовых комплекса с *Dictyonema* sp. и *Ptilograptus pennatus* Obut et Rytzk, встречающихся, соответственно, в нижней подсвите дагыршемийской свиты на горе Чолдан-Даг, коррелируемой с ранним ашгиллом, и в верхней части каргинской свиты на р. Каргы, сопоставляемой с ранним ашгиллом.

Горный Алтай. Для рассматриваемого региона возможно выделение полного набора граптолитовых зон по всему интервалу ордовика (табл. 7—10). В нижнем тремадоке зональных подразделений нет, а моновидовой комплекс (*Archaeodictyota* aff. *dragunovi* Obut et Sobolevskaya) известен в низах ишпинской свиты на уровне раннетремадоцкого добринского горизонта. Для верхнего тремадока выделяется зональный уровень *osloensis*, *hyperboreus*, встреченный в камлакской свите на руч. Такошкин и в ишпинской свите на р. Ишпа. Состав комплекса этого уровня следующий: *Triograptus osloensis* Mosen, *Adelograptus* sp., *?Psigraptus* sp., *Bryograptus* aff. *ramosus* Brögger, *Bryog.* aff. *kjerulfi* Lapworth, *Kiaerograptus kiaeri* (Mosen), *Aletograptus hyperboreus* Obut et Sobolevskaya,

Clonograptus aff. *tenellus* (Linnarsson). По отмеченному комплексу таянзинский горизонт региональной стратиграфической шкалы можно уверенно сопоставлять с поздним тремадоком МСШ.

В арениге выделяют региональные зоны и зональный уровень: зональный уровень *approximatus*, лона *densus* (с двумя подзонами: *balticus* и *densus*), лона *angustifolius elongatus*, *broggeri*, лона *gibberulus* (с двумя подзонами: *gibberulus* и *hirundo*). Стратотипы всех лон (в том числе и зонального уровня *approximatus*), находятся в эталонном разрезе аренигских граптолитовых зон на р. Лебедь в Уйменско-Лебедской структурно-формационной зоне. Общий состав зональных комплексов по лонам следующий. Зональный уровень *approximatus*: *Paratetragraptus approximatus* (Nicholson), *Paratet. acclinans* (Keble), *Eotetragraptus quadribrachiatus*

(Hall), *Eotet. aff. headi* (Hall), *Clonograptus ex gr. flexilis* (Hall), *Azygograptus suecicus* Moberg и др. Лона *densus*, подзона *balticus*: *Acrograptus balticus* (Tullberg), *Acr. pusillus* (Tullberg), *Phyllograptus densus densus* Törnquist, *Phyl. ilicifolius glaber* Mosen, *Tetragraptus bigsbyi bigsbyi* (Hall), *Dichograptus aff. separatus* Elles, *Corymbograptus deflexus* (Elles et Wood), *Corym. ex gr. v-fragosus* Obut et Sobolevskaya и др. Лона *densus*, подзона *densus*: *Phyllograptus densus densus* Törnquist, *Phyl. rotundatus* Mosen и др. Лона *angustifolius elongatus*, *broggeri*: *Pseudophyllograptus angustifolius elongatus* Bulman, *Acrograptus cognatus* (Harris et Thomas), *Expansograptus broggeri* (Mosen) и др. В разрезе на р. Чарыш выделяется местная зона *broggeri*, а в других разрезах местная зона *angustifolius elongatus*. Лона *gibberulus*, подзона *gibberulus*: *Isograptus gibberulus* (Nicholson), *Is. hemicyclus* (Harris), *Is. paraboloides* Tzaj и др. Лона *gibberulus*, подзона *hirundo*: *Isograptus gibberulus* (Nicholson), *Is. schrenki* Obut et Sobolevskaya, *Corymbograptus holubi* Kraft, *Expansograptus hirundo* (Salter) и др. Аренигские лоны известны в разрезах воскресенской свиты на р. Чарыш, тулойской свиты на реках Лебедь, Тагаза, Тандошка, Тулой. По перечисленным комплексам лебедской горизонт региональной стратиграфической шкалы

Таблица 7. Граптолитовая зональная шкала ордовика Горного Алтая

МСШ		Горный Алтай		
Отдел	Ярус	Зона (зональный уровень)		
Верхний	Ашгилл	supernus	ornatus	
			supernus	
Средний	Карадок	quadrimucronatus	linearis	
			clingani	
	Лландейло		multidens, wilsoni	
			peltifer, antiquus lineatus	
	Лланвирн		gracilis, serratulus	
			teretiusculus	
Нижний	Арениг		jakovlevi, coelatus	
			kirgisticus	
			hirundo	
	Тремадок		gibberulus	
			angustifolius elongatus	
			densus	
		densus		
		balticus		
		(approximatus)		
		(osloensis, hyperboreus)		
		(Слои с <i>Archaeodictyota</i>)		

Таблица 8.

Изменения родовых и видовых индексов обновления
аренигских комплексов граптолитов Горного Алтая

Зона, подзона	Число родов			Индекс
	в комплексе	появившихся	исчезнувших	
hirundo	4	0	2	2
gibberulus	6	2	2	4
angustifolius elongatus	6	3	2	5
densus	5	1	3	4
balticus	7	6	3	9
approximatus	4			
Зона, подзона	Число видов			Индекс
hirundo	12	3	6	9
gibberulus	15	5	6	11
angustifolius elongatus	16	10	3	13
densus	9	1	13	14
balticus	21	11	5	16
approximatus	13			

четко коррелируется в полном объеме с аренигским веком МСШ. Стратотип лебедского горизонта на р. Лебедь является и эталонным разрезом аренигских граптолитовых зон Горного Алтая.

В лланвирине установлены два зональных подразделения: лона *kirgisicus* и лона *coelatus*, *jakovlevi*. В составе первой лоны, известной в ее стратотипе в разрезе воскресенской свиты у бывшего пос. Батун, определены *Expansograptus kirgisicus* Obut et Subtzov, *Glossograptus acanthus* Elles et Wood, *Eoglyptograptus deniatus* (Brongniart) и др. Лона *coelatus*, *jakovlevi* выделяется по разрезам бугрышихинской свиты на реках Белая, Чарыш, Чагырка. Ее стратотип находится в разрезе у с. Усть-Чагырка. Состав комплекса лоны следующий: *Amplexograptus coelatus* (Lapworth), *Expansograptus jakovlevi* (Keller), *Glossograptus fimbriatus* (Hopkinson) и др. По комплексу граптолитов костинский горизонт коррелируется с ранним лланвирином МСШ. Для лландейло Горного Алтая предложены две лоны: лона *teretiusculus* и лона *serratulus*, *gracilis*. Первая лона известна в разрезах карасинской свиты на реках Лебедь, Бия, Тулой, бугрышихинской свиты на реках Чагырка, Чарыш. Ее стратотип расположен в разрезе у с. Усть-Чагырка. Состав комплекса следующий: *Hustedograptus teretiusculus* (Hisinger), *Glyptograptus euglyphus* (Lapworth) и др. Вторая лона выделяется в разрезах бугрышихинской свиты на реках Иня, Чарыш, Чагырка. Ее стратотип находится в разрезе у с. Усть-Чагырка. Состав комплекса лоны *serratulus*, *gracilis* следующий: *Acrograptus serratulus* (Hall), *Acr. sagitticaulis* (Gurley), *Climacograptus brevis* Elles et Wood, *Nemagraptus ex gr. gracilis* (Hall) и др.

Таблица 9.

Изменения родовых индексов обновления ашгильских и лландоверийских комплексов граптолитов Горного Алтая

Зона, подзона	Число родов			Индекс
	в комплексе	появившихся	исчезнувших	
grandis	11	2	2	4
griestonensis	8	3	4	7
turriculatus	6	0	4	4
guerichi	11	2	0	2
halli	4	0	0	0
sedgwicki	7	4	7	11
convolutus	14	4	1	5
triangulatus	17	11	1	12
cyphus	5	1	4	5
extenuatus	9	4	1	5
acuminatus	5	2	1	3
persculptus	4	2	3	5
ornatus	5	1	0	1
supernus	4			

В караоке выделяется набор региональных зон: лона *multidens* (с двумя подзонами: *antiquus lineatus* и *wilsoni*), лона *quadrimucronatus* (ее нижняя подзона *clingani*). Стратотипы отмеченных зональных подразделений расположены у с. Усть-Чагырка. Сами лоны и их подзоны известны в разрезах бугрышихинской и ханхаринской свит на реках Белая, Чарыш, Иня, а также в разрезе аятканской толщи на р. Ебогон. Состав комплекса подзоны *antiquus lineatus* следующий: *Climacograptus antiquus lineatus* Elles et Wood, *Diplograptus multidens* Elles et Wood, *Geitonograptus gavia* Sennikov, *Glyptograptus eosiccatus* Tzaj и др. Для подзоны *wilsoni* характерны: *Diplograptus multidens* Elles et Wood, *Climacograptus* aff. *wilsoni* (Lapworth), *Reteograptus geinitzianus tenuis* Sennikov, *Dicellograptus* aff. *divaricatus rigidus* Lapworth и др. В составе подзоны *clingani* определены: *Orthograptus quadrimucronatus* (Hall), *Orth. insuetus* (Obut et Sobolevskaya), *Orth. barcovaensis* (Obut et Sobolevskaya), *Dicranograptus clingani* Carruthers и др. Эталонный разрез верхнелланвирнско-карадокских граптолитовых зон Горного Алтая, включая и стратотипы соответствующих зональных подразделений, находится у с. Усть-Чагырка на руч. Воскресенка. По комплексам граптолитов бугрышихинский горизонт коррелируется с поздним лланвирном, лландейло и ранним караоком МСШ. Ашгилл расчленен на следующие региональные зональные подразделения: лона *quadrimucronatus* (ее верхняя подзона *linearis*), лона *supernus* (с двумя подзонами: *supernus* и *ornatus*). Эталонный разрез ашгильских граптолитовых зон Алтая, вместе со стратотипами указанных зональных подразделений, расположен у с. Усть-Чагырка на руч. Тачалов. В составе подзоны *linearis* известны: *Pleurograptus linearis*

Таблица 10. Изменения видовых индексов обновления ашгильских и лландоверийских комплексов граптолитов Горного Алтая

Зона, подзона	Число видов			Индекс
	в комплексе	появившихся	исчезнувших	
grandis	15			
griestonensis	11	8	4	12
turriculatus	9	6	4	10
guerichi	22	1	14	15
halli	7	16	1	17
sedgwicki	9	2	4	6
convolutus	24	2	17	19
triangulatus	31	11	18	29
cyphus	17	22	8	30
extenuatus	20	5	8	13
acuminatus	14	12	6	18
persculptus	9	3	3	6
ornatus	13	7	11	18
supernus	5	9	1	10

(Carruthers), *Orthograptus quadrimucronatus* (Hall), *Climacograptus bicornis* (Hall) и др. Для подзоны *supernus* характерны: *Climacograptus longispinus supernus* Elles et Wood, *Cl. hastatus hastatus* T. S. Hall, *?Cl. extraordinarius* (Sobolevskaya) и др. В подзоне *ornatus* определены: *Climacograptus longispinus supernus* Elles et Wood, *Cl. latus* Elles et Wood, *Dicellograptus ornatus ornatus* Elles et Wood, *Dicel. ornatus minor* Toghil, *Orthograptus amplexicaulis* (Hall), *Xylonograptus regularis* Sennikov, *Glyptograptus lorrainensis* (Ruedemann), *Gl. cf. ojsuensis* Koren et Mikhajlova, *Gl. posterus* Koren et Tzaj и др. Подзона *linearis* встречается в разрезах на р. Ханхара, руч. Тачалов и Воскресенка. Подзона *supernus* известна на реках Буровлянка, Суетка, Чарыш, Мута, на руч. Тачалов. Подзона *ornatus* известна на руч. Тачалов, на р. Буровлянка. Выяснить реальные точные взаимоотношения савельевского, тогинского, диеткенского горизонтов со шкалой граптолитовых лон Горного Алтая и через нее провести корреляцию с МСШ весьма трудно, так как ни в стратотипах самих горизонтов, ни в разрезах свит (или частей свит), по которым выделены такие стратотипы, граптолитов практически не обнаружено. Достаточно длинная цепь последовательных корреляций от разреза к разрезу, при смене органических групп, часто не дает однозначного решения индексации горизонтов в подразделениях МСШ. Орловский горизонт по комплексам граптолитов коррелируется со второй половиной ашгилла МСШ.

Силур

Как и во всех других регионах, лландоверийские комплексы граптолитов Средней Сибири сложены космополитными формами и по ним устанавливаются

зоны с видами-индексами, одноименными с зонами Международной стратиграфической шкалы. Для Салаира и Тувы выделение зон пока преждевременно, однако имеющиеся там комплексы указывают на уровни двух-трех граптолитовых зон, относящихся строго определенно к какому-либо подъярусу. Среди граптолитовых зон Сибирской платформы и Горного Алтая следует указать: для нижнего лландовери — зона *persculptus*, зона *acuminatus*, *ascensus*, зона *extenuatus*, *sibiricus*, *angustus*, зона *cyphus*; для среднего лландовери — зона *triangulatus*, *gregarius*, зона *convolutus*, *cometa*, *maxiculus*; для верхнего лландовери — зона *sedgwicki*, зона *halli*, зона *querichi*, *linnaei* (зона *tuvaensis*), зона *turriculatus*, *crispus*, зона *spiralis* (с двумя подзонами: *griestonensis* и *grandis*). Так же как и аренигские, комплексы граптолитов лландовери встречаются в большинстве известных разрезов Средней Сибири и составляют там, как правило, от 50 до 100 % состава палеобиоценозов. В Туруханском районе на Южно-Пясинской площади по керновому материалу выделяется даже „граптолитовая“ свита [Мельников, 1979; Лопушинская и др., 1991]. Одноименное ее название с содержащимися в ней многочисленными остатками граптолитов дополнительно подчеркивает исключительно главенствующее распространение этой группы фауны в лландоверийских толщах некоторых районов Средней Сибири.

Возрастное положение отдельных горизонтов (например, чинетинского для Горного Алтая, мойероканского для Сибирской платформы) в значительной степени базируется на анализе возрастного положения граптолитовых комплексов, а „вещественное наполнение“ горизонтов в виде отдельных свит или их частей проводится, благодаря частой встречаемости находок граптолитов этого уровня. В одних случаях по массовым находкам остатков граптолитов (даже по многочисленности их неопределимых обломков), а в других — с помощью определения взаимоотношений разновозрастных зональных граптолитовых комплексов.

Прежде чем приступить к характеристике зональных подразделений силура, следует заметить, что в современной литературе по стратиграфии нижнего силура используется терминология ярусного деления на лландовери (нижний, средний и верхний) и венлок (нижний и верхний), наряду с относительно новыми наименованиями ярусов — раддан, аэрон, телич, шейнвуд, гомер. Для раддана достаточно однозначно признано его полное соответствие нижнему лландовери, для шейнвуда — нижнему венлоку, для гомера — верхнему венлоку. Более сложно обстоит дело с аэроном и теличем, суммарно равным объему среднего и верхнего лландовери. Автор понимает, что аэрон как ярус Международной стратиграфической шкалы не соответствует по объему среднему лландовери. В аэрон включается граптолитовая зона *sedgwicki*, которая всегда относилась к низам верхнего лландовери. Используя принятое ранее деление лландовери по граптолитам („нижний“, „средний“ и „верхний“), постараемся ввести „радданские“, „аэронские“ и „теличские“ понятия для граптолитовых комплексов. Предложенное английскими специалистами положение граптолитовой зоны *sedgwicki* в „аэронском“ стратиграфическом интервале требует уточнения относительно комплексов других групп фауны. Любые возможные изменения, позволяющие строже соотнести взаимоотношения границ среднего/верхнего лландовери и аэрона/телича, не связаны с какой-либо корректировкой последовательности граптолитовых зон. Представляется, что в настоящий момент преждевременно оценивать на какой из границ (нижней или верхней) граптолитовой зоны *sedgwicki* в граптолитовых сообществах произошли наиболее крупные и резкие изменения. Данную граптолитовую зону можно в равной степени считать как „типично верхнелландоверийской“, так и

Таблица 11. Схема сопоставления нижнесилурийской шкалы МСШ, стандартной зональной граптолитовой шкалы и зональной граптолитовой шкалы Средней Сибири

МСШ		Стандартная граптолитовая зона [Постановления МСК, 1989]	Средняя Сибирь		
Надъярус	Ярус		Зона		
Л л а н д о в е р и и	Телич	crenulata - griestonensis	spiralis	grandis	
				griestonensis	
		crispus - turriculatus	exiguus	turriculatus, crispus	
				guerichi, linnaei	
	tuvaensis				
	Аэрон	sedgwicki - convolutus	halli		
			sedgwicki		
	Раддан	leptotheca - triangulatus	convolutus, cometa, maxiculus		
			gregarius, triangulatus		
		cyphus	cyphus, sandersoni		
acinaces - atavus		extensus, sibiricus, angustus			
	acuminatus	acuminatus			
		persculptus			

„стандартно аэронской“. Здесь она рассматривается в составе верхнелландоверийских сообществ граптолитов, как это и было сделано в публикациях предыдущих лет. Сводная зональная шкала силура Средней Сибири приведена в табл. 11, где дано ее сопоставление со стандартными граптолитовыми зонами и с ярусными подразделениями Международной стратиграфической шкалы. Эта же шкала скоррелирована с зональными граптолитовыми подразделениями Западного Уэльса и ярусными подразделениями МСШ (табл. 12). Далее анализируются зональные схемы силура по отдельным регионам, послужившие основой для создания рассматриваемой среднесибирской силурийской зональной шкалы по граптолитам.

Сибирская платформа. В силуре платформы в лландоверийском веке (в раддане, аэроне и теличе) выделяется последовательный набор региональных зональных подразделений: зональный уровень *acuminatus*; зональный уровень *sibiricus, angustus*; зональный уровень *sandersoni*, лона *triangulatus, gregarius*; лона *cometa, distans*; зональный уровень *exiguus, podifer* (табл. 13). Стратотипы лон предлагается выделять в Норильском районе, в скв. СП-21. Разрез отложений по керну из этой скважины предлагается считать эталонным для среднелландоверийских граптолитовых зон Сибирской платформы. Зональный уровень *acuminatus*, известный в разрезах рельефной, байтахской и других свит мойероканского горизонта на р. Нижняя Томба и в районе пос. Айхал, представлен следующими таксонами: *Parakidograptus acuminatus* (Nicholson), *Aki-*

Таблица 12. Схема сопоставления нижнесилурийской зональной шкалы Западного Уэльса и зональной граптолитовой шкалы Средней Сибири

МСШ		Западный Уэльс [Loydell, 1992]	Средняя Сибирь		
Надъярус	Ярус	Зона	Зона		
Л л а н д о в е р е и	Телич	insectus	insectus		
		grandis	spiralis	grandis	
		spiralis		griestonensis	
		crenulata			
		griestonensis			
		crispus	exiguus	crispus, turriculatus	
		turriculatus		guerichi, linnaei	
		guerichi		tuvaensis	
	Аэрон	halli	halli		
		sedgwicki	sedgwicki		
		convolutus	convolutus, cometa, maxiculus		
		argenteus	gregarius, triangulatus		
		magnus			
	triangulatus				
	Раддан	cyphus	cyphus, sandersoni		
		acinaces	extensus, sibiricus, angustus		
		atavus			
		acuminatus	acuminatus		
			persculptus		

dograptus ascensus Davies, *Cystograptus praepenna* Obut et Sobolevskaya, *Normalograptus scalaris* (Hisinger), *Glyptograptus tamariscus* (Nicholson). Зональный уровень *sibiricus*, *angustus* распространен в разрезах мойероканской, чамбинской, рельефной свит мойероканского горизонта на реках Мойеро, Подкаменная Тунгуска, Горбиачин и у пос. Айхал. Для него характерны *Metabolograptus moyeroensis* (Obut), *Metabol. sibiricus* (Obut), *Coronograptus angustus angustus* (Obut), *Atavograptus* sp. 3, *Paraclimacograptus innotatus innotatus* (Nicholson), *Normalograptus* ex gr. *scalaris* (Hisinger), *Cystograptus* sp., *Glyptograptus* ex gr. *tamariscus* (Nicholson), *Normalograptus* ex gr. *angustus* (Perner), *Metaclimacograptus hughesi* (Nicholson), *Metaclimacograptus* sp. Зональный уровень *sandersoni*, встречающийся в разрезах кайбатской и других свит мойероканского горизонта на р. Бахта и в районе г. Норильска, состоит: из *Pribylograptus sandersoni* (Lapworth), *Pribylograptus* sp., *Diplograptus talnahensis* Obut et So-

Таблица 13. Граптолитовая зональная шкала
нижнего силура Сибирской платформы

МСШ		Сибирская платформа
Надъярус	Ярус	Зона (зональный уровень)
Л л а н д о в е р и	Телич	Граптолиты отсутствуют ----- (<i>exiguus</i> , <i>nodifer</i>)
	Аэрон	<i>cometa</i> , <i>distans</i>
		<i>triangulatus</i> , <i>gregarius</i>
	Раддан	(<i>sandersoni</i>) ----- (<i>sibiricus</i> , <i>angustus</i>) ----- (<i>acuminatus</i>)

Курейка, Кулумбэ, Левая Тонда, Рыбная и в районе г. Норильска. Состав комплексов этой лоны следующий: *Glyptograptus tamariscus tamariscus* (Nicholson), *Glyp. tamariscus nikolayevi* Obut, *Diplograptus talnahensis* Obut et Sobolevskaya, *Diplograptus* sp., *Dittograptus fortuiitus* Obut et Sobolevskaya, *Orthograptus insectiformis* (Nicholson), *Hedrograptus janischewskyi janischewskyi* Obut, *Hed. janischewskyi serus* Obut et Sobolevskaya, *Hed. krivunensis* (Obut), *Comograptus comatus* Obut et Sobolevskaya, *Metaclimacograptus orientalis* (Obut et Sobolevskaya), *Metaclimacograptus* sp., *Petalolithus ovatoelongatus* (Kurck), *Pseudoretiolites perlatus* (Nicholson), *Rhaphidograptus toernquisti* (Elles et Wood), *Rhaph. maslovi* Obut et Sobolevskaya, *Agetograptus zintchenkoae* Obut et Sobolevskaya, *Ag. secundus* Obut et Sobolevskaya, *Ag. primus* Obut et Sobolevskaya, *Ag. spiniferus* Obut et Sobolevskaya, *Ag. tenuilongissimus* Obut et Sobolevskaya, *Lagarograptus inexpeditus* Obut et Sobolevskaya, *Coronograptus gregarius gregarius* (Lapworth), *Cor. gregarius minusculus* Obut et Sobolevskaya, *Cor. gregarius arcuatus* Obut et Sobolevskaya, *Pernerograptus praecursor* (Elles et Wood), *Per. tenuipraecursor* Obut et Sobolevskaya, *Pribylograptus incommodus* (Törnquist), *Globosograptus tenuissimus* Obut et Sobolevskaya, *Campograptus curtus* Obut et Sobolevskaya, *Cam. elegans* Koren, *Cam. communis communis* (Lapworth), *Demirastrites pectinatus pectinatus* (Richter), *Dem. triangulatus triangulatus* (Harkness), *Dem. delicatulus* (Elles et Wood), *Stavrites laticellatus* Obut et Sobolevskaya, *Stav. rossici* Obut et Sobolevskaya, *Rastrites longispinus* Perner, *Rast. norilskensis* Obut et Sobolevskaya, *Paradiversograptus capillaris* (Carruthers) и др. Лона *cometa*, *distans* выделяется по местным зонам на р. Курейка (*cometa*) и в районе г. Норильска (*distans*) в разрезах чамбинской свиты мойероканского горизонта и имеет в своем составе: *Cephalograptus cometa* (Geinitz), *Monograptus distans* (Portlock), *Rhaphidograptus* sp., *Metaclimacograptus* sp., *Diversograptus* sp. и др.

Зональный уровень *exiguus*, *nodifer*, обнаруженный в разрезах таликитской, омнутахской, угиюкской свит хаастырского горизонта на р. Курейка и в районе г. Норильска, содержит следующие таксоны: *Streptograptus exiguus exiguus* (Lapworth), *Strep. nodifer* (Törnquist), *Monograptus lobiferus* (McCoу) и др.

По граптолитовым комплексам мойероканский горизонт коррелируется с ранним и средним лландовери (раддан и аэрон) МСШ, а хаастырский горизонт с ранней половиной позднего лландовери (ранняя половина телича) МСШ.

bolevskaya, *Hedrograptus* sp., *Glyptograptus tamariscus tamariscus* (Nicholson), *Glyptograptus* sp., *Metabolograptus* sp., *Rhaphidograptus maslovi* Obut et Sobolevskaya, *Cystograptus* ex gr. *penna* (Hopkinson), *Dimorphograptus* (?) sp., *Pernerograptus* sp., *Atavograptus* sp.

Лона *triangulatus*, *gregarius* выделяется по одноименным местным зонам в разрезах чамбинской, мейкской, куондинской свит мойероканского горизонта на реках Аякли, Вилжуйчан, Яролин, Оленек, Горбиачин,

Точное соответствие границы мойероканского и хаастырского горизонтов границе среднего и позднего лландовери МСШ по граптолитам определить пока нельзя.

Салаир. Выделить какие-либо зональные подразделения по комплексу силурийских граптолитов Салаира невозможно (табл. 14). Известные в составе комплекса таксоны *Glyptograptus* ex gr. *persculptus* (Salter), *Gl. tamariscus distans* Packham, *Metaclimacograptus* ex gr. *hughesi* (Nicholson) встречены в разрезах оселкинской свиты на реках Большой Бачат и Юрман.

Тува. В лландовери региона в разрезе элегестской свиты у г. Чадан можно выделить: зональный уровень *exiguus*, *tuvaensis* (*Stimulograptus tuvaensis* (Obut), *Streptograptus exiguus* (Lapworth)), зональный уровень *spiralis* (*Retiolites angustidens* Elles et Wood) (табл. 15). Венлокские граптолиты в Средней Сибири пока известны только в южной части Центрально-Тувинской зоны на левом борту долины в среднем течении р. Элегест (левый приток Енисея), где в акчалымских слоях верхней подсвиты элегестской свиты в стратотипе акчалымского горизонта найдены *Thallograptus* sp., *Koremagraptus* aff. *onniensis* Bulman, *Rhadinograptus* sp., *Palaeodictyota* sp., *Acanthograptus* sp. Все перечисленные формы граптолитов могут встречаться и на более низких стратиграфических уровнях в лландовери и ашгилле. В частности, на Горном Алтае вид *Koremagraptus onniensis* Bulman обнаружен в верхах среднего лландовери, а род *Thallograptus* Ruedemann в лландоверийском интервале. На Сибирской платформе род *Rhadinograptus* Obut встречается в среднем лландовери, а на Салаире он известен в ашгилле. „Венлокское“ положение отмеченного комплекса граптолитов базируется на обобщенных стратиграфических данных по табулятам, ругозам, брахиоподам, строматопоратам, мшанкам, криноидеям, конодонто-

Таблица 14. Граптолитовые комплексы нижнего силура Салаира

МСШ		Салаир
Надъярус	Ярус	Слои
Лландовери	Телич	Слои с <i>Glyptograptus tamariscus distans</i>
	Аэрон	-----
	Раддан	Слои с <i>Glyptograptus</i> ex gr. <i>persculptus</i> , <i>Metaclimacograptus</i> ex gr. <i>hughesi</i>

Таблица 15. Граптолитовая зональная шкала нижнего силура Тувы

МСШ		Тува
Надъярус	Ярус	Зональный уровень (слои)
Венлок	Шейнвуд	(Слои с <i>Koremagraptus onniensis</i>)
Лландовери	Телич	"spiralis" [angustidens] ----- <i>exiguus</i> , <i>tuvaensis</i> -----
	Аэрон	Граптолиты отсутствуют
	Раддан	

форидам, позволяющим сопоставлять акчалымский горизонт с венлокским уровнем [Владимирская, Чехович, 1969; Решения..., 1983].

Западный Саян. Каких-либо зональных подразделений в этом регионе для силурийского интервала пока выделить нельзя. Граптолиты составляют комплекс с *Koremagraptus onniensis* Bulman, *Palaeodictyota* sp, встречающийся в разрезе на р. Токмагаш.

Горный Алтай. Для силура региона, точнее для лландоверийского яруса, вы-

Таблица 16. Граптолитовая зональная шкала нижнего силура Горного Алтая

МСШ		Горный Алтай		
Надъярус	Ярус	Зона (зональный уровень)		
Л л а н д о в е р и	Телич	(insectus)		
		spiralis	grandis	
			griestonensis	
		exiguus	turriculatus, crispus	
			guerichi, linnaei	
	tuvaensis			
	Аэрон	halli		
		sedgwicki		
		convolutus, cometa, maxiculus		
		triangulatus, gregarius		
Раддан	cyphus			
	extensus, sibiricus, angustus			
	acuminatus			
	persculptus			

делен последовательный набор региональных граптолитовых зональных подразделений: лона *persculptus*, лона *acuminatus*, лона *extenuatus*, *sibiricus*, *angustus*, лона *cyphus*, лона *triangulatus*, *gregarius*, лона *convolutus*, *cometa*, *maxiculus*, лона *sedgwicki*, лона *halli*, лона *guerichi*, *linnaei* (с подзоной *tuvaensis* в нижней части), зона *turriculatus*, *crispus*, лона *spiralis* (с подзонами: *griestonensis* и *grandis*), зональный уровень *insectus* (см. табл. 9, 10, 16). Лона *guerichi*, *linnaei* и лона *turriculatus*, *crispus* могут группироваться в единую лону (?надзону) *exiguus*. Эталонный разрез ниже-среднелландоверийских лон Горного Алтая находится у с. Усть-Чагырка на руч. Воскресенка, а эталонный разрез верхнелландоверийских лон расположен на горе Черная у пос. Чинета. Стратотипы лон предлагаются в следующих разрезах: *persculptus* — руч. Воскресенка; *acuminatus* — руч. Буровлянка; *extenuatus*, *sibiricus*, *angustus* — руч. Воскресенка; *cyphus* — руч. Воскресенка; *triangulatus*, *gregarius* — Вторые Утесы на р. Иня; *convolutus*, *cometa*, *maxiculus* — Вторые Утесы на р. Иня; *sedgwicki* — Вторые Утесы на р. Иня; *halli* — левый борт р. Иня ниже пос. Чинета; *guerichi*, *linnaei* — гора Черная; *turriculatus*, *crispus* — гора Черная; *exiguus* — р. Верхняя Карасу; лона *spiralis* — гора Черная.

Лона *persculptus* известна по одноименным местным зонам в разрезах свиты Вторых Утесов чинетинского горизонта на реках Иня, Чагырка. В составе ее комплекса присутствуют: *Glyptograptus persculptus* (Salter), *Normalograptus medius* (Törnquist), *Nor. angustus* (Perner), *Climacograptus longifilis* Manck, *Atavograptus* sp. 4 и др. Лона *acuminatus* встречается в разрезах с одноименными местными зонами в свите Вторых Утесов чинетинского горизонта на реках Иня, Чагырка и содержит: *Parakidograptus acuminatus* (Nicholson), *Metaclimacograptus orientalis* (Obut et Sobolevskaya), *Normalograptus normalis* (Lapworth), *Nor. angustus* (Perner) и др. Лона *extenuatus*, *sibiricus*, *angustus* выделяется по местным зонам: *extenuatus*, *sibiricus* в разрезе свиты Вторых Утесов чинетинско-

го горизонта у с. Усть-Чагырка; *sibiricus*, *angustus* в разрезе свиты Вторых Утесов чинетинского горизонта на руч. Буровлянка. В составе комплекса лоны находятся: *Dimorphograptus extenuatus* Elles et Wood, *Dimor. swanstoni* (Lapworth), *Dimor. cf. physophora* (Nicholson), *Metabolograptus sibiricus* (Obut), *Metabol. moyeroensis* (Obut), *Coronograptus angustus angustus* (Obut), *Cystograptus tumidicaulus* (Hsü) и др. Лона *cyphus* составлена по одноименным местным зонам в разрезах свиты Вторых Утесов чинетинского горизонта на реках Чинетка, Иня, Чагырка и имеет в своем составе: *Coronograptus cyphus cyphus* (Lapworth), *Orthograptus mutabilis* (Elles et Wood), *Pribylograptus incommodus* (Törnquist) и др.

Лона *triangulatus*, *gregarius* основана на одноименных местных зонах в разрезах свиты Вторых Утесов чинетинского горизонта на реках Иня, Чагырка, Генералка и ее комплекс содержит *Demirastrites triangulatus triangulatus* (Harkness), *Dem. pectinatus pectinatus* (Richter), *Rastrites longispinus* Perner, *Rast. hybridus* Lapworth, *Coronograptus gregarius gregarius* (Lapworth), *Campograptus communis* (Lapworth), *Cam. curtus* Obut et Sobolevskaya, *Lithuanograptus serus* Paskevičius, *Lith. minimus* Paskevičius, *Lagarograptus inexpeditus* Obut et Sobolevskaya, *Hedrograptus janischewskyi janischewskyi* Obut и др. Лона *convolutus*, *cometa*, *maxiculus* фиксируется по одноименным местным зонам в разрезах свиты Вторых Утесов чинетинского горизонта на реках Иня, Чагырка, Генералка, а ее комплекс состоит из *Demirastrites convolutus convolutus* (Hisinger), *Cephalograptus cometa extrema* Bouček et Přibyl, *Campograptus elegans* Koren, *Coronograptus maxiculus* Storch, *Hedrograptus janischewskyi serus* Obut et Sobolevskaya и др. Лона *sedgwicki* основана на одноименных местных зонах в разрезах сыроватинской свиты чинетинского горизонта на реках Соловьяха, Иня, Чагырка, Верхняя Карасу. В ее составе присутствуют: *Stimulograptus sedgwicki* (Portlock), *Stim. tuvaensis* (Obut) и др. Лона *halli* представлена одноименной местной зоной в разрезах сыроватинской свиты чинетинского горизонта в левом борту р. Иня ниже пос. Чинета, на горе Черная, у с. Соловьяха и содержит: *Stimulograptus halli* (Barrande), *Monograptus* sp., *Paradiversograptus capillaris* (Carruthers), *Glyptograptus tamariscus* (Nicholson) и др. Лона *guerichi*, *linnaei* выделяется в разрезах сыроватинской свиты чинетинского горизонта по одноименным местным зонам на реках Соловьяха, Иня, Чагырка, а также по местной зоне *exiguus* (нижняя часть) на р. Верхняя Карасу. Она имеет следующий состав: *Spirograptus guerichi* Loydell, Storch et Melchin, *Rastrites linnaei* Barrande, *Agetograptus tenuissimus* Sennikov, *Stimulograptus halli* (Barrande), *Petalolithus praecursor* Bouček et Přibyl, *Pseudoplegmatozograptus obesus obesus* (Lapworth), *Eozograptus singularis* Sennikov, *Streptograptus nodifer* (Törnquist) и др. Лона *turriculatus*, *crispus* выделяется по местным зонам в разрезах сыроватинской свиты чинетинского горизонта: зона *crispus* — р. Чарыш, зона *turriculatus* — р. Иня, зона *exiguus* (верхняя часть) — р. Верхняя Карасу. В ее составе известны: *Spirograptus turriculatus* (Barrande), *Globosograptus crispus* (Lapworth), *Streptograptus exiguus* (Lapworth) и др. Лона *spiralis* основывается на местных одноименных зонах в разрезах полатинской и чесноковской свит полатинского горизонта на реках Иня, Верхняя Карасу, Ануй. В составе подзоны *griestonensis* известны: *Oktavites spiralis* (Geinitz), *Monoclimacis griestonensis griestonensis* Nicol, *Monocl. linnarssoni linnarssoni* (Tullberg), *Polygonograptus physophorus* Sennikov и др. Для состава подзоны *grandis* характерны: *Oktavites spiralis* (Geinitz), *Ok. falx* (Suess), *Stomatograptus grandis grandis* (Suess), *Retiolites angustidens* Elles et Wood, *Retiol. angustissimus* Obut et Sobolevskaya, *Monoclimacis griestonensis kettneri* (Bouček), *Monocl. asiatica* (Obut) и др. Зональный уровень *insectus* выделяется в разрезах на горе Шпиль

и в логу Сыроватый по комплексу в составе *Cyrtograptus* aff. *insectus* Bouček, *Cyrt.* aff. *centrifugus* Bouček. По граптолитовым комплексам чинетинский горизонт коррелируется с ранним, средним и большей частью позднего лландовери (раддан, аэрон, большая часть телича) МСШ, полатинский горизонт — с самым концом позднего лландовери (конец телича) МСШ, а нижняя часть (? треть) чесноковского горизонта охватывает переходные слои конца лландовери (конец телича) — начала венлока (начало шейнвуда), а также нижнюю половину венлока (шейнвуд).

Девон

Девонские граптолиты в Средней Сибири встречены пока только в северной части Ануйско-Чуйской структурно-формационной зоны Алтая, где в районе с. Камышенка на юго-западном склоне горы Колпак, в стратотипе камышенской свиты, в нижней пачке якушинских слоев обнаружены *Polygonograptus bouceki* Obut et Sennikov, а в правобережье р. Куваш (правый приток р. Песчаная) в камышенской свите в стратотипе кувашских слоев найдены *Dictyonema* sp. Род *Dictyonema* Hall распространен в многочисленных регионах мира с верхнего кембрия по нижнюю пермь включительно, а представители рода *Polygonograptus* Bouček известны в ограниченном числе регионов в верхнем кембрии (Тасмания), ордовике (ашгилл — Эстония, Казахстан) и в силуре (лландовери — Англия, Горный Алтай; венлок — Чехия). Выделить какие-либо зональные подразделения по комплексу девонских граптолитов Горного Алтая невозможно. Стратиграфическое положение отмеченных алтайских таксонов определяется на уровне пражского яруса, в соответствии с комплексами трилобитов, брахиопод, ругоз, криноидей, остракод из якушинских слоев, относящихся к крековскому горизонту белтирского надгоризонта [Елкин, 1963, 1968, 1983; Обут, Сенников, 1981а,б].

Глава 4. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА ГРАПТОЛИТОВЫХ СООБЩЕСТВ

4.1. ТИПЫ, СТРОЕНИЕ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ЗООИДОВ, КОЛОНИЙ И СИНРАБДОСОМ

В данной работе используется ряд терминов, которые, по мнению автора, следует заранее строго определить. Это объясняется тем, что часть из них может обозначать две, а то и три стороны одного явления. Такие термины подробно анализируются в обширной литературе, касающейся общих вопросов палеонтологии и биологии [Майр, 1974; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Скворцов, 1988; Реймерс, 1991]. Генотип рассматривается как наследственная основа организма, в отличие от генома — как структуры (совокупности генов) с закодированной наследственной информацией. Фенотип — совокупность всех признаков и свойств индивида (для граптолитов — колонии), образовавшихся на основе генотипа при индивидуальном развитии колонии и с учетом воздействия всех внешних факторов. Генофонд — совокупность генов группы особей (колоний), популяций, группы популяций со строго определенной частотой встречаемости. Популяция — совокупность особей одного вида с общим генофондом, в течение нескольких поколений. Поколение — формы одного вида, сменяющие друг друга в процессе его жизненного цикла. „Длина поколения“ — промежуток между рождением „родителей“ и их „детей“ (или между достижением половой зрелости „родителей“ и половой зрелости их „детей“). Генерация — разовое потомство одной группы особей (одной колонии) или популяции. Под генетическим кодом понимается единая система записи наследственной информации, а под генетической программой — последовательность биологических событий, заложенная в таком генетическом коде.

Эволюция, как направленное и необратимое историческое развитие какой-либо группы организмов, приводит к появлению у таких организмов новых структур, позволяющих выполнять некоторые дополнительные функции. При этом может наблюдаться: а) эволюционное развитие („биологический прогресс“) с увеличением числа составляющих какую-либо таксономическую группу родов, видов, подвидов, увеличением площади ареала, возрастанием численности особей или б) эволюционный упадок („биологический регресс“) со снижением числа входящих таксонов, сокращением ареалов, снижением числа особей. Для граптолитов эволюционные изменения, контролируемые генетической программой, наиболее ярко отражаются в способах построения колоний. Среди полного набора эволюционных трендов в развитии граптолитов [Jaeger, 1978] отмечались: 1) уменьшение и 2) увеличение количества ветвей, 3) образование спиральных рабдосом, 4) изменение максимального количества форм, 5) поворот направления роста ветвей рабдосомы от сикулы, 6) прогрессивное замедление образования двойной почки, 7) редукция перидермы, 8) морфология и дифференциация тек, 9) прогрессивные изменения сикулы. По мнению автора, в развитии колоний граптолитов проявляются следующие общие процессы: 1) интеграция (возрастание системности) — процесс упорядочения (например, возрастание закономерности дихотомии и анастомоза у дендроидей) и объединения отдельных структурных элементов (в частности, ветвей в колонии) в целостный организм (например, срастание четырех ветвей у филограптов, срастание двух ветвей у глоссограптов и криптограптов); 2) дифференциация — процесс расчленения целого на отдельные части (например,

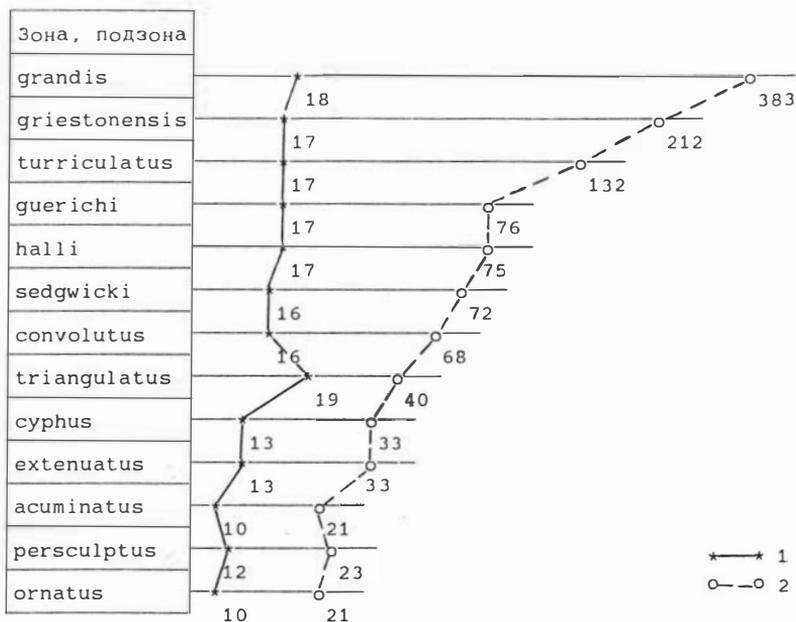


Рис. 10. Распределение взвешенных средних арифметических для максимальных длин (в мм) колоний граптолитов ашгила и лландовери Горного Алтая: 1 — алтайские материалы, 2 — литературные данные.

возникновение от двуветвистых дидимограптов одноветвистых азигограптов, с развитием по левой или правой ветви дидимораптид); 3) общее увеличение размеров колонии (правило Депере — закон филогенетического роста), в целом для всех граптолитов любых филогенетических линий [Сенников, 1976а] (рис. 10); 4) возрастание сложности построения колонии (например, в периодически возникающих многоветвистых таксономических группировках от дихограптид к немаграптидам и далее к синодиверсограптидам и циртограптидам); 5) уменьшение разнообразия морфологических структур отдельных тек внутри колонии. Несколько забегаая вперед, отметим, что граптолиты (точнее — граптолоидеи) в своем развитии достаточно строго подтверждают правило прогрессирующей специализации — вступив на путь специализации к планктонному образу жизни в самом начале ордовика, они, на основе постоянного усложнения строения рабдосом и их „объединения“ в специфические структуры, достигли одной из высших форм „колониальности“ (см. ниже „Синрабдосомы“) и вымерли в раннем девоне. Граптолоидеи обладали несравненно более слабой фенотипической изменчивостью по сравнению с дендроидеями. Последние, появившись в позднем кембрии, не встали на путь специализации (среди дендроидей имеются как бентосные, так и планктонные формы). У дендроидей достаточно широкая фенотипическая изменчивость, что позволяло приспособляться им к широкой гамме различных абиотических условий и просуществовать до начала перми. Именно фенотипическая изменчивость предполагается как главенствующий фактор для обеспечения стабильности существования видов [Северцев, 1988]. Широкая изменчивость позволяет иметь высокую экологическую устойчивость, обеспечивающую стабильное су-

существование видов продолжительное время, а виды с малой изменчивостью, в ответ на смену условий, эволюционируют с образованием новых видов и вымиранием материнских. Виды с малой изменчивостью существуют непродолжительные отрезки времени.

Дискуссионными вопросами по генетической программе построения граптолитовых колоний и анализами путей реализации „потенциальных возможностей“ генотипов в фенотипах занимались следующие исследователи [Bulman, 1933; Urbaneck, 1960, 1963, 1966, 1970, 1973; Kirk, 1969, 1979, 1980; Jaanusson, 1973; Müller, 1979; Fortey, 1983; Urbaneck, Uchmanski, 1990]. В данной работе рассматриваются только те проблемы, которые в той или иной степени касаются сибирского материала или оказывают влияние на пути и методы его изучения.

Способы размножения и построения колоний

Образование новых колоний. Наиболее широко признаваемое положение о способах размножения граптолитов состоит в том, что первая ячейка — сикүлозооид — образуется половым путем, а остальные зооиды (теки) рабдосомы являются результатом бесполого размножения простым чашечным почкованием — вегетативным путем [Обут, 1964; Сенников, 1976а]. При этом первый из текозооидов (зооиды, образовавшиеся вегетативным путем) почкуется от сикүлы путем перфорирующего почкования, а последующие текозооиды образуются за счет апертурного почкования (изредка возможно перфорирующее почкование и на текозооидах [Обут, Соболевская, 1967б]) (табл. 17). Заметим, что перфорирующее почкование известно пока у двух классов колониальных животных — у птеробранхий (*Rhabdopleura* Lankester) и у граптолоидей (Graptolidea Lapworth) [Беклемишев, 1964]. Граптолиты образовывали

Таблица 17. Типы образования новых зооидов граптолитов

Половой			Бесполой (вегетативное почкование)			
Полигамный		Агамный				
Двулопый (с оплодотворением)		Однолопый (партогенез) (без оплодотворения)	Построение колонии от сикүлы после полового размножения			Построение (регенерирование) новых колоний от обломков рабдосом
Раздельнолопый	Самоплодотворение		Перфорирующее почкование	Чашечное устьевое почкование от сикүлы	Чашечное устьевое почкование от теки	
		Гермафродитный				
Образование сикүлозооидов, каждый из которых дает развитие новой полностью обособленной колонии или отдельной колонии внутри единой синрабдосомы. При соединении яиц "одной кладки" формируется несколько сикүлозооидов, "строющих" отдельные рабдосомы в составе единой "квазисинрабдосомы"		Образование первого текозооида от сикүлы	Образование "второго", первого текозооида при построении "ложных" биполярных рабдосом за счет остановки роста тек в дистали	Образование новых текозооидов друг от друга	Образование от одного текозооида двух текозооидов при образовании новой боковой ветви или нового ряда тек	Образование на обломках рабдосом новых колоний путем надстраивания новыми текозооидами каждого обломанного конца

и псевдоколонии с разобщенными зооидами в единой оболочке (род *Syringotaenia* Obut и др.). Появляющиеся „вегетативные“ теки в процессе надстраивания колонии (практически каждая) имеют собственные очертания и размеры, отличающиеся от форм и размеров уже образованных тек. Конечно, рядом расположенные теки весьма близки друг к другу по форме и размерам. Чем дальше удалены друг от друга „несоседние“ теки в колонии, тем больше они различаются по форме и размерам. Уже в этой короткой информации заложена некоторая неопределенность.

Во-первых, у большинства дендроидных граптолитов (класс *Stereostolonata* Obut), относящихся к бентосным организмам, пневматофорная [Erdtmann, 1982a, 1988a] (употреблялся и термин „нематофорическая“ [Kozlowski, 1971]) сикула, о которой упоминалось выше, отсутствует. Возможно, что у части из таких бентосных дендроидных форм первый зооид находился в особой капсуле внутри нижней части широко разросшегося и прикрепляющегося основания — текоризы. Он мог не иметь собственной специальной оболочки и таким образом термин „сикула“ (или „сикулозооид“) не применим для таких бентосных форм. Однако для некоторых представителей рода *Mastigograptus* Ruedemann указывалась сикула, состоящая из просикулы и метасикулы, заключенная в текоризу [Обут, Соболевская, 1967б]. В качестве аналогии с сикулозооидом у планктонных граптолитов можно было бы для бентосных форм применять термин „текоризный зооид“. Однако этот недостаточно корректный термин нуждается

в уточнении, так как во многих работах уже употреблялся термин „текоризная сикула“ (или „дискофорическая сикула“ [Kozlowski, 1971]). В то же время в литературе [Fortey, Cooper, 1986] применяется понятие „сохраняющаяся на взрослой стадии развития колонии пневматофорная сикула“, которое относится к сикулам для планктонных форм граптолитов. Из этого следует, что у бентосных форм на ювенильной стадии развития колонии могла быть пневматофорная (по мнению автора, лучше употребить термин „квазипневматофорная“) сикула, которая затем при переходе колонии к бентосному образу жизни трансформировалась в текоризу.

Во-вторых, только у дендроидных граптолитов имеется полный, необходимый для сочетания полового и бесполого путей размножения, набор типов зооидов (тек) — почкующиеся столотеки, женские (крупные) автотеки и мужские (мелкие) битеки (рис. 11). Стоит отметить, что у части дендроидных граптолитов (отряд *Dithecoidea* Obut) имеется не триада тек (столотека, автотека, битека), а диада тек (столотека и автотека) [Обут, 1960, 1964] (рис. 12). Построение диад аналогично построению триад, подчиняю-

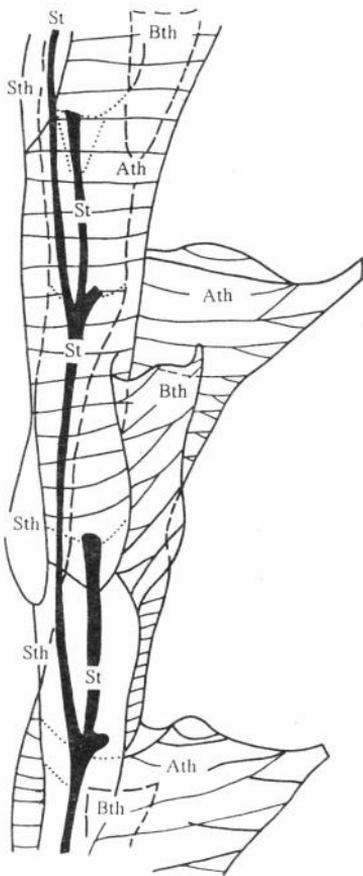


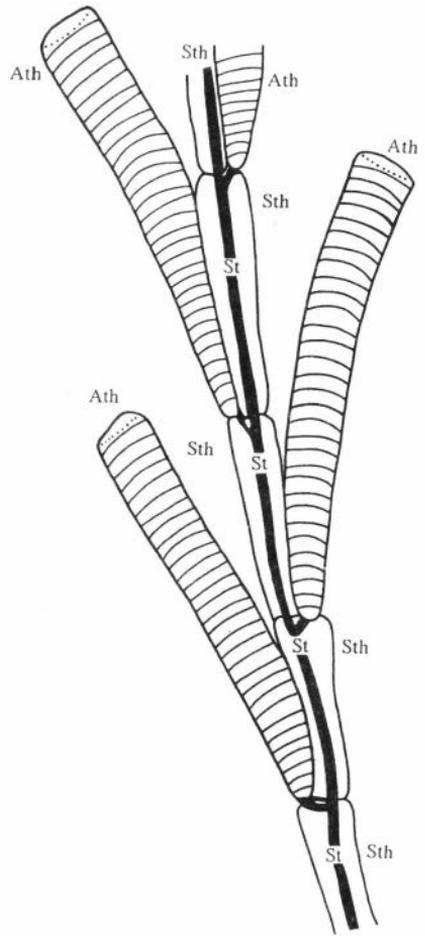
Рис. 11. Схема почкования триады тек *Dendrograptus regularis* Kozlowski [Kozlowski, 1949a]: Ath — автотеки, Bth — битеки, Sth — столотеки, St — столоны.

Рис. 12. Схема почкования диады тек *Dithcodendrum* Obut [Обут, 1964]:

Ath — автотеки, Sth — столотеки, St — столоны.

щихся правилу Вимана („Wiman rule“) [Bulman, 1955, 1970, с. V26]. При диадном строении каждая столотека дает автотеку, направленную в другую сторону, и последующую столотеку. При триадном — столотека дает направленную в сторону автотеку и расположенную под ней битеку, а также последующую столотеку. Таким образом направленность эволюционных изменений в строении граптолитовых колоний могла идти от дендроидных граптолитов к истинным граптолоидеям по двум направлениям: первое — от триады тек (столотека, автотека и битека) через потерю столотек и затем редукцию битек; второе — от триады тек через утрату диморфизма автотек и битек до диад (столотека и автотека) и затем редукцию столотек. Надо подчеркнуть, что пока достоверно не известны представители граптолитов, у которых было бы бесспорно доказано строение группы тек, состоящее из столотек и битек, хотя А. М. Обут [1964] при общей характеристике представителей отряда *Tubeoidea* Kozłowski отмечал такую возможность. Наряду с развитием „нормальных“ триад и диад (столотека и автотека), А. М. Обут предполагал спорадическое возникновение в одной колонии специфических диад (две битеки, две столотеки или столотека с битекой). У женских автотек в одном из отрядов дендроидей (*Tubeoidea* Kozłowski) на фоне стандартной триады тек (столотека, автотека и битека) наблюдается диморфизм „второго порядка“. У них наряду с крупными „нормальными“ автотеками имеются маленькие автотеки (1/3 от диаметра нормальной автотеки), названные „микротеками“ [Kozłowski, 1949a].

Только на рубеже кембрия и ордовика среди представителей дендроидных граптолитов появились первые планктонные формы, имеющие четко выраженную конусообразную сикуну с немой. Высказывалось предположение, что „истинная“ пневматофорная сикунула могла возникать независимо в нескольких филогенетических линиях на разных временных уровнях — линия *Dictyonema* Hall в тремадоке раннего ордовика, линия *Dendrograptus* Hall (*Calyxdendrum graptoloides* Kozłowski) в среднем ордовике [Kozłowski, 1960]. Вся колония у планктонных дендроидей и у граптолоидей строится путем образования поруса на сикунуле и появления первой столотеки (или теки у граптолоидей). В дальнейшем, при апертуральном почковании от первой столотеки (первой теки у граптолоидей), после образования первой автотеки и первой битеки, возникает следующая за ней вторая столотека (вторая тека у граптолоидей) и так далее. Заметим, что у некоторых дендроидных граптолитов (например, у средне-



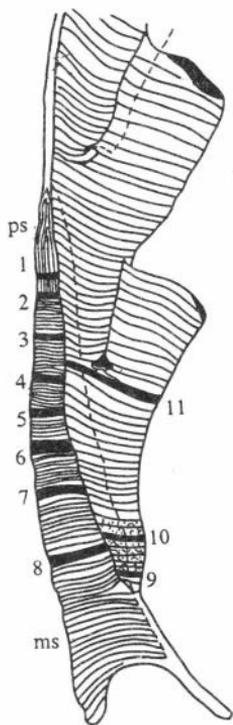


Рис. 13. Строение проксимальной части рабдосом монограптит [Urbaneк, 1970]:

ps — просикула, ms — метасикула; 1—11 — остановки роста (диапаузы).

сибирских представителей рода *Mastigograptus* Ruedemann) было зафиксировано перфорирующее почкование не только от сикулы, но и на ветвях колонии от отдельных тек. Последнее обстоятельство позволило отметить, что по этой характеристике *Mastigograptus datzenkoi* Obut et Sobolevskaia более близок к птеробранхиям, чем к дендроидным граптолитам [Обут, Соболевская, 1967б].

Сикула имеет начальную просикулярную часть с продольными тяжами и дистальную метасикулярную часть с поперечными сегментами (рис. 13). Такое сложное комбинированное ее строение резко отличается от строения мономорфных тек у граптолоидей, а также автотек и битек у планктонных дендроидей, характеризующихся однообразным нарастанием поперечных фузеллюсов (сегментов). Столотеки состоят из плотной однородной сливной ткани и также по строению не похожи на сикулу. Эти обстоятельства позволяют отметить принципиально отличный образ формирования сикулярного зооида, с одной стороны, и всех остальных зооидов колонии — с другой. Напрашивается вывод о половом (не вегетативном) способе образования сикулярного зооида. Здесь следует указать, что автор пока

не уточняет степень применимости понятия полового размножения к планктонным дендроидеям и граптолоидеям. При образовании новых ветвей в колонии, а также и при различных способах построения проксимальной части тек, именуемых дикаликальными [Bulman, 1970], образует не одну следующую за каждой из них теку, а две. Одна из них „дает“ начало новой ветви или новому ряду тек, а другая „продолжает“ предыдущую ветвь или ряд. В процессе эволюционных изменений при переходе от дендроидных граптолитов к „истинным“ граптолоидеям произошла внезапная редукция столотек, а затем и полная потеря битек. У „переходных“ граптолитов в составе семейства Anisograptidae Bulman, в частности у представителей рода *Kiaerograptus* Spjeldnaes, на сикуле имеется первая битека-х. Непосредственно от сикулы отходят две ветви, состоящие из автотек (крупных тек), на которых отсутствуют парные им битечи. Только с 3 или 5-й автотеки каждого ряда появляются парные им битечи, т. е. начальная часть колонии (наиболее близкая к сикуле как к „носителю“ генотипа) отражает проявившуюся на более поздних эволюционных ступенях тенденцию в редукции битек.

До последнего времени считается, что у всех граптолоидей все теки мономорфны и при этом, по мнению большинства специалистов, они являются автотеками. Почему же все-таки автотеками, а не битечами? Потому, что как отмечалось, у представителей рода *Kiaerograptus* Spjeldnaes нерегулярно появляющиеся битечи по карманообразной форме и маленьким размерам близки к битечкам классически триадных дендроидных граптолитов. В то же время автотеки у представителей рода *Kiaerograptus* Spjeldnaes, как и все другие мономорфные теки у представителей всех других граптолоидей, по своей кубкообразной форме и размерам сходны именно с автотеками дендроидей. Однако нельзя исключить, что изредка встречающиеся в колониях закономерные

аберрантные (как правило мелкие) формы отдельных тек у граптолоидей, интерпретируемые некоторыми авторами как проявление диморфизма у мономорфных граптолоидных тек, на самом деле являются битеками. В зависимости от каких-либо условий такие битеки могли спорадически образовываться в колониях, состоящих обычно из одних мономорфных автотек. Если это так, то даже у граптолоидей могло происходить половое размножение при участии женских автотек и мужских битек (маленьких „аберрантных“ тек).

Все же, в большинстве сообществ граптолоидей колонии состоят из сикулы и вегетативно построенных мономорфных тек. Нельзя сбрасывать со счета то обстоятельство, что у некоторых современных организмов, при четком делении по половому признаку на мужские и женские особи, не наблюдается каких-либо существенных морфологических отличий между особями различного пола. Можно допустить, как и полагают некоторые исследователи, что такие мономорфные теки (точнее текозооиды) были гермафродитными зооидами. Часть из них в какой-то отрезок времени могла вырабатывать яйца, а другие текозооиды в это время продуцировали сперматозоиды, затем такая картина могла измениться на обратную. Либо один и тот же зооид вырабатывал и яйца, и сперматозоиды [Обут, 1964], т. е. „облигатный“ гермафродитизм. Первый из отмеченных форм гермафродитизма, действующего „факультативно“ попеременно в одном организме то как женский, то как мужской, называется „последовательным“ гермафродитизмом [Барнс и др., 1992]. Этот гермафродитизм подразделяется на три типа: „протерандрия“ (или „протандрия“) — при наступлении половой зрелости организм вырабатывает только мужские сперматозоиды, затем до конца репродуктивного цикла жизни одни женские яйцеклетки; „протерогиния“ (или „протогиния“) — сначала половозрелый организм выделяет только женские яйцеклетки, затем до конца репродуктивного цикла жизни одни мужские сперматозоиды; „чередование“ — непрерывающееся на протяжении всего репродуктивного цикла жизни чередование в процессе вырабатывания половых продуктов одним организмом то женских яйцеклеток, то мужских сперматозоидов. Одним из специфических случаев „протандрии“ является способность самок выделять за счет специальных участков яичника сначала сперматозоиды, а затем и яйца, оплодотворяемые выделенными сперматозоидами [Реймерс, 1991]. Такое явление наблюдается у современных нематод. Возможно, что и у граптолитов могло происходить размножение при мономорфных женских теках во всей рабдосоме за счет самооплодотворения по типу такой разновидности протандрии. Существует мнение [Urbanek, 1973] о возможной дифференциации текозооидов внутри одной колонии в зависимости от их размеров и форм на женские, мужские и гермафродитные. При этом А. Урбанек предполагал два возможных способа такой дифференциации. Первый — вновь появляющийся за счет почкования зооид — „нейтральный“, вследствие своей ювенильности гермафродит, затем, после последовательного почкования нескольких зооидов, он, достигая определенной стадии зрелости, продуцирует только мужские сперматозоиды и, наконец, после очередного последовательного почкования новых зооидов продуцирует уже исключительно женские яйцеклетки. Такой тип относится к „протерандрии“. Второй способ — первые 5—10 тек колонии, наиболее близкие к сикуле, постоянно являются исключительно женскими зооидами, а остальные — постоянно гермафродитными, вырабатывающими как яйцеклетки, так и сперматозоиды. При обоих способах дифференциации тек внутри колонии граптолиты, скорее всего, были полициклическими [Бигон и др., 1989] организмами, способными к неоднократному воспроизводству потомства. В то же время стоит оговориться (как будет рассмотрено ниже в настоящей главе), что при возникновении сложно

толиты были или классически полициклическими, или классически моноциклическими, либо „нетрадиционно“ („сдвоенно“) моноциклическими (с тройным циклом, сначала одноактно женским, затем одноактно мужским и окончательно нейтральным) организмами (табл. 18).

Весьма оригинальным является сравнение колоний граптолоидей (при допущении гермафродитной природы их зооидов) с клональными организмами [Urbanek, 1990], по способу размножения близкими к наземным растениям, сочетающим самооплодотворение и наружное оплодотворение. Равновесие в таких способах размножения привело, по мнению А. Урбанека, к эволюционным последствиям, с которыми связаны высокая скорость эволюции граптолоидей, а также быстрые изменения в больших популяциях.

Из современных организмов, наиболее близких к граптолитам, по крайней мере в систематическом отношении, следует назвать птеробранхии — крыложаберные. Впервые о родстве граптолитов и птеробранхий высказался А. А. Щепотьев [Schepotieff, 1907], а затем подтвердил Р. Козловский [Kozlowski, 1947, 1949a, 1966]. Последние обособляются в самостоятельный класс Pterobranchia Lankester, объединяющийся с классами Graptoloidea Lapworth, Stereostolonata Obut, Enteropneusta Gegenbaur в тип Hemichordata Bateson [Bulman, 1955, 1970; Обут, 1964]. Если обратиться к сравнению способов размножения у граптолитов и птеробранхий, то следует отметить, что у некоторых птеробранхий (*Cephalodiscus nigrescens* Ridewood) в одной и той же колонии, наряду с мужскими и женскими особями, могут существовать и гермафродиты. Кроме полового пути размножения в классе Pterobranchia Lankester, у представителей видов рода *Cephalodiscus* McIntosh отдельные особи, за счет простого почкования могут образовывать псевдоколонии (рис. 14). У *Ceph. sibogae* Harmer в сформировавшихся таким путем псевдоколониях индивиды находятся в тканевом соединении и „образуются“ настоящие колонии. У *Ceph. inaequalis* Andersson по густой сети плотных нитей ползают особи-сожители, не составляющие „настоящей“ колонии. Так как большинство представителей видов рода *Cephalodiscus* McIntosh не соединены специальными тканями, то это можно именовать примитивной ступенью развития колониальности [Беклемишев, 1964]. Такие „примитивные“ колонии могут формироваться за счет общей оболочки ценоция (современные бермудские представители *Cephalodiscus* sp.), в которой живут отдельные не связанные между собой особи [Lester, 1985].

Представители всех видов рода *Rhabdopleura* Allman составляют „настоящие“ колонии (рис. 15). Другой близкой к граптолитам группой морских организмов являются кишечнотышасшие (Enteropneusta Gegenbaur), размножающиеся половым путем, с делением особей на мужские и женские, при наличии гермафродитов. Не сбрасывая со счета гермафродитную или смешанную природу зооидов граптолоидей, попробуем рассмотреть возможность других способов размножения у граптолоидей. В природе достаточно широко развит своеобразный однополый способ полового размножения — женский диплоидный (с двойным набором хромосом) партеногенез, называемый „телитокия“ [Майр, 1974; Реймерс, 1991] (табл. 19). При этом из яиц, не оплодотворенных мужскими гаметам (половыми клетками — сперматозоидами), развивается потомство гаплоидных (с одинарным набором хромосом) самок. При развитии из неоплодотворенных яйцеклеток гаплоидных самцов такой процесс именуется „аррентокией“. Могут развиваться из неоплодотворенных яиц одновременно и самцы, и самки (дейтеротокия). Телитокия может действовать факультативно (яйца могут развиваться как с оплодотворением, так и без него), облигатно (постоянно) или циклически (чередование обычного полового и партеноге-

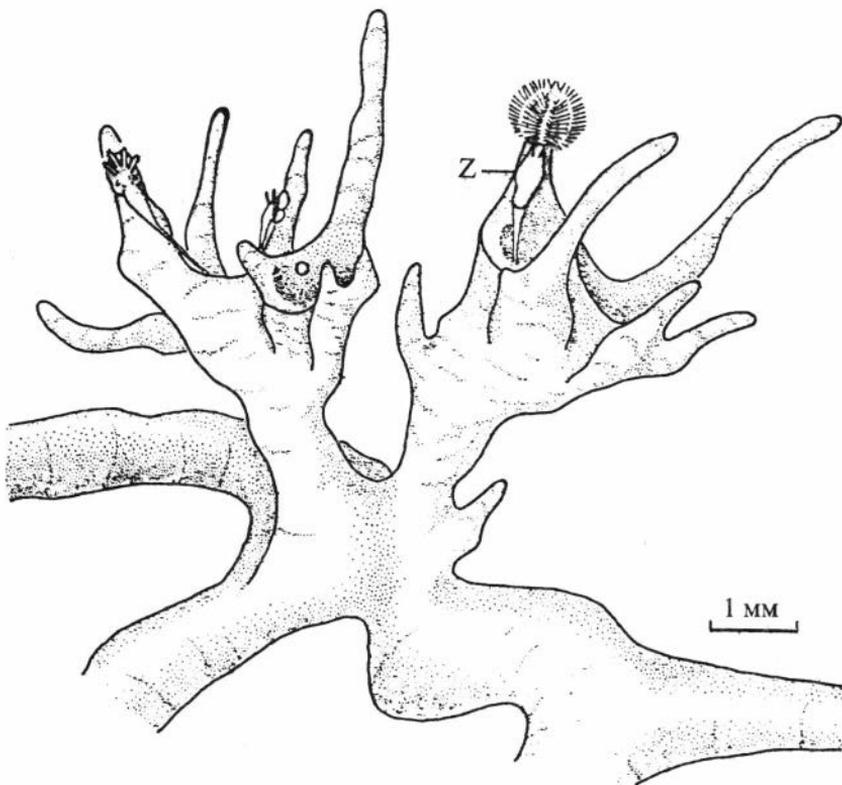


Рис. 14. Псевдоколонии у современных птеробранхий. Прimitивная колония *Cephalodiscus* sp. [Lester, 1985]. Z — зооид.

нетического размножения). В связи с этим самцы или крайне редки, или полностью не известны. При телитоккии (при амейотическом типе) отсутствует мейоз — процесс деления созревающих половых клеток с переходом диплоидной клетки в гаплоидную. Развивается потомство „диплоидных“ дочерей и, так как дробления хромосомного набора нет и отсутствует его последующее увеличение при хромосомных рекомбинациях, дочерние организмы при телитоккии имеют генетический состав материнского организма. При мейотическом типе телитоккии появляются „гаплоидные“ самки с дальнейшим восстановлением диплоидного набора. Возникающие при амейотическом типе хромосомные нарушения приводят к полиплодии — ненормальному увеличению числа хромосом, например, $3n$, $4n$ при исходном числе $2n$ [Майр, 1974; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Реймерс, 1991]. В свою очередь, полиплодия является способом мгновенного видообразования, когда одна единственная особь может дать начало популяции нового вида [Майр, 1974]. Как правило, популяции партеногенетических организмов не могут длительно развиваться, что объясняется их консервативностью реакции на быстро изменяющиеся условия [Mau-pard, 1989]. Понятие вида, как группы скрещивающихся популяций, репродуктивно изолированной от других таких групп популяций, не может распространяться на агамные (размножающиеся без оплодотворения, например де-

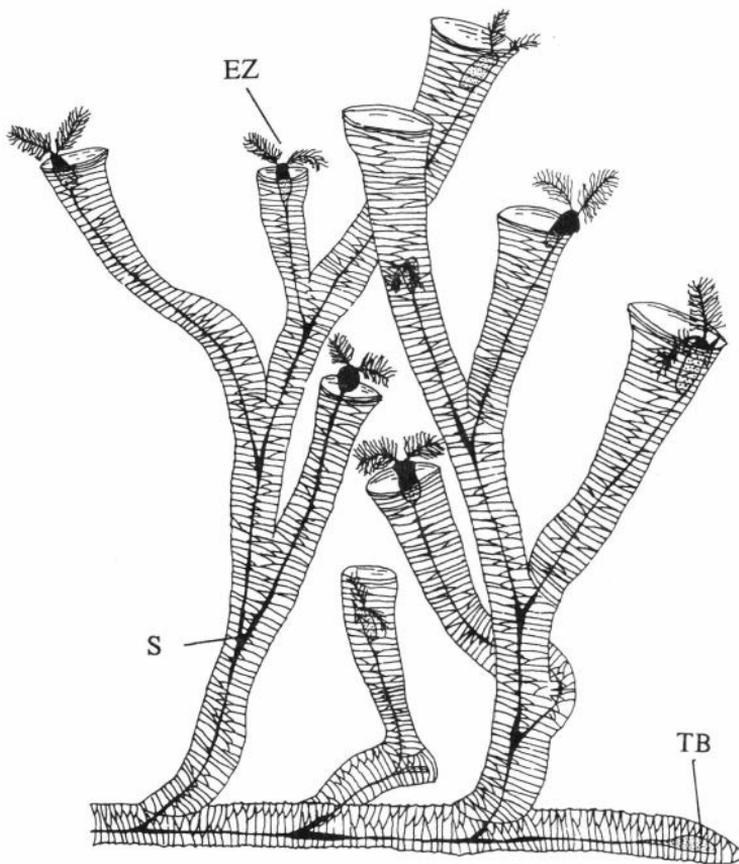


Рис. 15. Настоящие колонии у птеробранхий. Колония *Rhabdopleura obtusa* Durman et Sennikov [Durman, Sennikov, 1993]: EZ — выглядывающий зоид; S — столон; TB — конечная почка.

лением, почкованием), самооплодотворяющиеся и партеногенетические формы организмов [Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Hele, 1987]. В то же время у партеногенетических форм в результате репродуктивной конкуренции различных клонов при единообразных условиях естественного отбора формируются таксоны, близкие по своему рангу к таксонам форм с половым размножением. При использовании морфологических признаков у агамных форм хорошо выделяются подвиды и в меньшей степени виды. Таксоны более высокого ранга у агамных форм не соответствуют одноранговым таксонам форм с половым размножением.

Среди современных организмов к партеногенетическим формам (телитокия) с циклическим партеногенезом относят класс червей Rotatoria — коловратки [Вилли, Детье, 1974; Реймерс, 1991], а также ветвистоусые рачки, в том числе широко известные дафнии [Одум, 1975; Реймерс, 1991] (см. табл. 19). У ветвистоусых рачков личиночная стадия отсутствует, из выводковой камеры появляются сформированные самки. Самцы у этих рачков рождаются при

Таблица 19.

Некоторые примеры современных гермафродитных и партеногенетических организмов

Тип гермафродитизма		Организмы
Синхронный		Гастротрихи - брюхореснитчатые черви (также развивается и партеногенез) Некоторые плоские черви Некоторые кольчатые черви (дождевые черви с перекрестным оплодотворением) Некоторые брюхоногие моллюски (прудовики с перекрестным оплодотворением)
"Клональный"		Наземные растения (самооплодотворение и наружное оплодотворение)
Последовательный	Чередование	Переднежаберные моллюски
	Протандрия	Некоторые брюхоногие моллюски Нематоды (самооплодотворение)
	Протогиния	Некоторые брюхоногие моллюски
Тип партеногенеза		Организмы
Облигатный		Некоторые коловратки
Факультативный	Одновременно однополого и двуполого	Пчелы
Циклический	Чередование однополого и двуполого	Гастротрихи (брюхореснитчатые черви), некоторые коловратки, тли, дафнии
Аррентокия (только самцы)		Пчелы, клещи, индейки
Телитокия (только самки)		Весеннее поколение тлей, рыбы, ящерицы, гекконы, земноводные, весеннее поколение коловраток, дафнии
Дейтеротокия (одновременно самки и самцы)		Бабочки (тутовый и непарный шелкопряды), прямокрылые (кобылки), осеннее поколение коловраток, осеннее поколение дафний, осеннее поколение тлей

неблагоприятных условиях, а из оплодотворенных ими яиц развиваются „зимние“ яйца с прочной оболочкой, предохраняющей зародыши от воздействия „губительных“ факторов. Коловратки — мелкие пресноводные и морские животные, это планктонные яйцекладущие или живородящие организмы, часто имеющие панцирь. Некоторые коловратки образуют колонии диаметром до 4 мм. Самцы представлены карликовыми, сильно редуцированными формами. У некоторых партеногенетических видов коловраток самцы полностью отсутствуют. Для коловраток характерно наличие у каждой особи одного какого-либо вида строго определенного числа клеток, т. е. после окончания эмбрионального развития деление клеток прекращается, рост останавливается и возобновление роста индивида в дальнейшем невозможно. Тело коловраток длиной до 0,5 мм состоит из ноги, туловища и головы, снабженной коловращательным аппаратом с двумя венчиками ресничек. По образу жизни и способам построения отдельных зооидов граптолоидеи близки к коловраткам. Обе группы животных — планктонные колониальные организмы; у них самцы либо не известны, либо

крайне редко встречаются карликовые формы (у коловраток — редуцированные самцы, у граптолоидей — „аберрантные битеки“); в обеих группах присутствует внешний скелет (панцирь у коловраток и текальная ткань у граптолоидей) и ограничен рост размеров особей (индивидов-зооидов). Автор понимает, что образ жизни и морфологическое сходство не дают убедительного основания допустить одинаковый партеногенетический способ размножения у большинства современных коловраток и какой-либо части палеозойских граптолоидей. В то же время весь комплекс отмеченных свойств граптолитов с учетом их „мгновенного“ видообразования, малой продолжительности существования отдельных таксонов, устойчивости признаков (слабой изменчивости) позволяет учитывать возможность проявления партеногенетического способа размножения в граптолитовых сообществах.

Автор не исключает возможности существования двух способов размножения для возникновения первичного сикүлозооида у планктонных дендроидей и граптолоидей: 1 — обычный половой, со слиянием яйцеклеток и сперматозоидов: а) с участием женских автотек и мужских битек, б) „факультативно“ гермафродитный, в) „облигатно“ гермафродитный; 2 — партеногенетический (телитокия). На то обстоятельство, что у граптолитов при возможности партеногенетического развития должна была осуществляться именно телитокия, а не аррентокия указывает отмечаемый выше факт полного сходства формы и размеров тек граптолитов именно с автотеками дендроидей, а не с их битеками. Стоит отметить, что гермафродитизм, действующий постоянно (облигатно), в литературе именуется „синхронным“, а проявляющийся периодически (факультативно) называется „последовательным“ [Барнс и др., 1992] (см. табл. 19). Примером синхронного гермафродитизма могут служить современные гастротрихи — брюхореснитчатые черви, ведущие планктонный образ жизни, у которых особи „синхронно“ гермафродитны, однако с таким явлением встречается также и партеногенез (см. табл. 19). Явление последовательного гермафродитизма характерно для переднежаберных и некоторых брюхоногих моллюсков.

При построении колоний граптолитов действует исключительно агамный способ размножения (почкованием). Надо отметить, что партеногенез является специальным эволюционным процессом, возникшим у форм с обычным половым размножением, и нет сейчас, не было и в геологическом прошлом групп партеногенетических животных, никогда не имевших процесса обычного полового размножения [Тимофеев-Ресовский и др., 1977]. Обращаясь к примеру граптолитовых сообществ, отметим, что у появившихся первыми (кембрий — начало ордовика) дендроидных граптолитов было нормальное обычное половое размножение (наличие полного набора автотеки, битеки, столотеки). У граптолоидей нормальное обычное половое размножение характерно для всех их древнейших представителей — семейства *Anisograptidae* Bulman (наличие битек и автотек). Для остальных граптолоидей, вероятно, процессы обычного нормального полового размножения чередовались с партеногенетическим размножением. Не исключено, что у некоторых представителей граптолоидей существовали и абсолютно партеногенетические таксоны.

Стоит заметить, что бесполой (вегетативный) способ образования колоний действует не только как вторая заключительная часть единого цикла: 1) половое или партеногенетическое образование из яйцеклеток первого „родоначальника“ колонии сикүлярного зооида; 2) вегетативное почкование новых тек при построении колоний: а) перфорирующее почкование при отпочковании первой теки от сикүлы, б) чашечное устьевое при последовательном отпочковывании остальных тек (см. табл. 17). В литературе известно много случаев

описания результатов действия бесполого (вегетативного) размножения как самостоятельного способа образования новых жизнеспособных колоний. В этом у граптолитов прослеживается сходство с одним из способов образования у птеробранхий новых колоний (в том числе как „примитивных“, так и „настоящих“) за счет простого почкования. После травмы и механического расчленения рабдосомы граптолитов, к примеру, на три части, каждая из них начинает „залечиваться“ своим путем, что приводит к развитию нескольких самостоятельных колоний [Urbanek, 1963; Urbanek, Uchmanski, 1990]. Оторванные от носителя генома — сикулозооида — медиальная и дистальная части рабдосомы, изолированные друг от друга, начинают регенерироваться и надстраиваться новыми теками в обе стороны. При этом от самых ближайших (из оставшихся) к сикуле тек в разобренных медиальных и дистальных частях регенерация в направлении разрушенной сикулы происходит не простым путем копирования формы и размеров „утеренных“ тек. Сложившийся к моменту травмы способ построения тек и информация об их размерах и очертаниях „заставляет“ рабдосому (точнее, оставшихся в рабдосоме текозооидов) строить две значительно симметричные ветви, расходящиеся в разные стороны [Rickards et al., 1977]. Проксимальная часть рабдосомы также начинает строительство „новой“ колонии по „другой“, чем было в процессе построения „старой“ колонии, программе. На ней, вслед за мелкими проксимальными теками, после травмированного участка появляются теки дистального облика [Urbanek, Uchmanski, 1990]. Таким образом, граптолиты не могли восстанавливать утраченные части рабдосом за счет простого регенерирования уже построенных частей колоний. Даже если колония травмировалась, то она продолжала расти и развиваться по какой-то определенной генетической программе, точнее по ее определенным последовательным необратимым этапам. При этом такая генетическая программа не просто передавалась (постепенно трансформируясь) в процессе почкования от одной теки к другой. Информация об общем прохождении определенных необратимых этапов развития колонии содержалась в каждом зооиде, независимо от места его положения в колонии, и она (информация) постоянно обновлялась в процессе образования новых тек при строительстве колонии. Зооиды „забывали“ как они построили следующие за ними зооиды, но в каждый определенный момент времени „знали“ какой формы и каких размеров необходимо построить самую крайнюю („последнюю“) дистальную теку колонии.

Известны и противоположные, по конечному результату построения колонии, случаи. Вследствие нарушения возможности (например, механического разрушения) построения колонии в дистальном направлении от крайних дистальных тек, такая колония могла продолжить свое строительство в прямо противоположном проксимальном направлении. Непосредственно от сикулы (только уже не за счет перфорирующего почкования как образовалась „первая“ ветвь, а путем чашечного устьевого почкования) развивалась симметричная ветвь, строение которой достаточно точно повторяло строение первых и последующих тек „первоначальной“ колонии („первой“ ветви). Так как образование новой ветви начиналось непосредственно от сикулы, то ее строительство велось с почти точным повторением формы и размеров проксимальных тек „первоначальной“ ветви, т. е. генетическая программа построения колонии, содержащаяся в сикулозооиде, даже после прохождения этапов построения проксимальных, медиальных и дистальных частей рабдосом не претерпела каких-либо значительных изменений. Все же отметим, что начальная тека „второй“ ветви, отпочковавшаяся устьевым чашечным путем, отличается от первой теки „первоначальной“ ветви, образовавшейся за счет перфорирующего почкования.

Первая тека „второй“ ветви более походит на вторую теку „первоначальной“ ветви. Последняя, как раз „начинает“ процесс устьевого чашечного почкования в „первоначальной“ ветви. При значительном сходстве первой теки „второй“ ветви и второй теки „первоначальной“ ветви они все же немного отличаются друг от друга, это может быть объяснено тем, что при одном и том же процессе устьевого чашечного почкования, в первом случае тека „формируется“ на сикуле, возникшей половым путем, а во втором — тека „образовывается“ на теке, появившейся за счет вегетативного размножения. Полное же сходство тек наблюдается у третьей теки „первоначальной“ ветви и второй теки „второй“ ветви. Обе эти теки возникли сходным путем за счет устьевого чашечного почкования от вегетативно возникших тек.

Сикулозооид, хранящий генотип, на протяжении всей жизни рабдосомы нес полную информацию о типе и способе построения „новой“ колонии, начиная с самых крайних ее проксимальных частей. Однако эта информация передается только один раз первому отпочковывающемуся зооиду и далее, „развиваясь“ и „трансформируясь“, последующим зооидам. То есть реализация генотипа, как наследственной основы организма, в каждом новом зооиде происходит при создании фенотипа несколько иным образом, с использованием какой-то своеобразной комбинации „частей“ генотипа. Безусловно, на все это накладывается и влияние внешних факторов. В случае травмы оставшиеся с сикулозооидом первые два—три зооида уже содержат другую „трансформированную“ информацию о способах построения дистальных тек — они потенциально могут воспользоваться только определенной комбинацией частей генотипа. Такие зооиды не могут „перестроиться“ и „воспринять“ полную начальную информацию, заложенную в сикулозооиде, который способен „передать“ полную начальную информацию второй раз только первой теке „новой“ ветви; только на „новой“ ветви могут полностью „повториться“ в каждом отдельном зооиде возможности реализации каких-то своеобразных сочетаний „частей“ генотипа в построении фенотипа.

Находки регенерированных „ложных“ биполярных рабдосом с симметрично расходящимися от сикулы двумя ветвями, при нормальном одноветвистом способе построения колонии у таких таксонов, широко известны среди представителей рода *Diversograptus* Manck [Rickards, 1973], а также у родов *Monoclimacis* Frech, *Monograptus* Geinitz, *Demirastrites* Eisel, *Lobograptus* Urbanek, *Linograptus* Frech [Urbanek, 1963; Bjerreskov, 1975; Rickards et al., 1977]. Такое явление создания регенерированных „ложных“ биполярных колоний отмечается только в редких случаях и у ограниченного числа родов в лландоверийском и лудловском веках. В лудловских сообществах граптолитов параллельно с этим явлением наблюдается закономерное построение нормальных биполярных колоний на основе генетической программы, которое было широко распространено и проявилось у всех представителей семейства *Linograptidae* Obut, начавшись у видов рода *Neodiversograptus* Urbanek в виде зачатка второй ветви с двумя тремя теками [Urbanek, 1963; Обут, Сенников, 1977]. У видов рода *Linograptus* Frech непосредственно от сикулы начинали образовываться уже сразу несколько (до пяти) ветвей [Urbanek, 1963; Teller, 1964]. При этом одна из ветвей образуется от сикулы за счет перфорирующего почкования, а остальные за счет устьевого чашечного почкования.

Возрастные стадии колониальных граптолитов основываются на том допущении, что рабдосома развивалась от образовавшегося половым (или партеногенетическим) путем сикулозооида, достигала взрослого состояния (половой зрелости; 5—7 тек или пар тек) в первый сезон, а при крайне неблагоприятных условиях на 3—5-й сезон [Сенников, 1976а, 1986б]. Последние

величины (несколько сезонов) не согласуются с предполагаемыми цифрами [Rigby, Dilly, 1993] скорости строительства сикүлозоидом сикүлярной ячейки (около 22 дней) и текозоидом текальной ячейки (каждая тека в среднем 6,6 дня, отклонения от 1,2 до 12 дней). В то же время общая продолжительность жизни одной колонии, несомненно, могла достигать нескольких лет. Для крупных гигантских форм эта цифра могла превосходить 13 лет [Rigby, Dilly, 1993]. При нормальных условиях колония продолжала непрерывно расти до гибели рабдосомы. При этом увеличивалось только число индивидов в колонии, а размеры отдельных индивидов оставались практически фиксированными. Это не означает, что не происходило никаких изменений очертаний отдельных тек в течение роста рабдосомы (здесь рассматриваются изменения не на стадиях образования новых дистальных тек [Bulman, 1951, 1970], а те изменения, которые могли происходить с теками уже после того как от них отпочковались следующие за ними теки). В некоторых случаях на вентральных частях тек появляются дополнительные фузеллюсы (например, у видов *Pristiograptus ludensis* (Murchison), *Monograptus deubeli* Jaeger), которые возникали, вероятно, уже после того как от рассматриваемой теки отпочковалась следующая за ней тека [Urbanek, 1959; Jaeger, 1959; Цегельнюк, 1976, 1988]. Иногда (например, у вида *Gotograptus nassa* (Holm)) наблюдается появление сплошных сливных козырьков (сквамул) на геронтических стадиях колоний, при котором рост этих козырьков начинается с дистальных тек и постепенно спускается вниз [Обут, Заславская, 1979]. Могут также увеличиваться в размерах и менять свою конфигурацию первые теки в колониях *Oepikograptus bekkeri* (Opik) [Обут, Сенников, 1987]. Приведенные примеры показывают, что в процессе развития колонии могла изменяться конфигурация уже построенных тек и усложняться их строение, которые, в свою очередь, конечно, несколько увеличивали размеры отдельных тек. В любом случае размеры отдельных тек при развитии рабдосомы увеличивались в очень ограниченных пределах — не более чем на 5–10 %, к тому же, главным образом, в усложнении апертурных образований, т. е. фенотип отдельных тек строго контролировался генотипом по линии ограничения их размеров. Теки после образования практически не увеличиваются в размерах на протяжении всего периода жизни колонии. Однако стоит отметить, что у некоторых представителей граптолитов в составе рода *Corymbograptus* Obut et Sobolevskaya (например, у чешских представителей нижнелланвирнского вида *Corymbograptus retroflexus* (Perner)) на геронтических стадиях „зарастает“ проксимальная часть рабдосомы за счет значительного (более чем в два раза) увеличения размеров отдельных тек [Воицек, 1973]. Однако такое „зарастание“ происходит только после того, как колония достигает весьма значительных размеров, что может быть связано с явлениями индивидуальной aberrантности у гигантских форм. Это же наблюдается в шведском материале у представителей вида *Didymograptus pakrianus* Jaanusson, который как и чешский таксон характерен только для нижнего лланвирна [Jaanusson, 1960].

Теки формировались помещающимися в них зооидами. При этом каждую теку „строил“ („создавал“) только один зооид [Crowther, 1981; Sudbury, 1991; Rigby, Sudbury, 1995], который и „жил“ в ней отдельно от остальных зооидов колонии, располагавшихся в других теках [Rickards, Stait, 1984]. Какие же размеры имели эти зооиды? Конечно, размеры зооидов у граптолитов должны были быть ограничены размерами тек, однако по аналогии с современными морскими организмами допустимы три трактовки соотношения размеров зооидов и размеров окружающих их текальных образований. Первая — размеры зооидов превышают размеры тек и у зооидов на протяжении всей их жизни отдельные части их тела постоянно „выглядывали“ за пределы тек. Среди современных

морских организмов такие взаимоотношения с экзоскелетом имеют представители зарывающихся моллюсков. Вторая возможная трактовка — размеры зооидов и тек приблизительно совпадали и отдельные части тела (например, ручной аппарат со щупальцами) могли либо помещаться внутри экзоскелета, либо при необходимости (например, для питания или для более интенсивного снабжения организма растворенным в воде кислородом) незначительно „высовываться наружу“. Такой тип взаимоотношений зооидов и экзоскелета существует у многих современных моллюсков (гастроподы, цефалоподы). Третья трактовка — размеры зооидов были значительно меньше, чем размеры тек и зооид мог при помощи гибкого стебелька свободно втягиваться внутрь теки или полностью покидать ее, оставаясь в соединении с ней только посредством тонкого стебелька. Это можно проиллюстрировать примером современных птеробранхий [Dilly, 1986, 1988]. У *Cephalodiscus gracilis* Harmer в ценонии (внешнем экзоскелете) обитает несколько зооидов, которые могут внутри него свободно передвигаться, а „высовываются наружу“ только для питания и надстраивания трубки. Для представителей *Rhabdopleura* Allman характерно наличие тонкой мускульной ножки, на которой зооид свободно перемещается внутри трубки, может „высовываться наружу“ для построения и „ремонта“ трубки. Такая ножка при „покидании“ трубки растягивается в 5 раз длиннее остальной части тела самого зооида.

В последние годы появились сведения о размерах зооидов, основанные: на прямых наблюдениях над уникальными находками сохранившихся мягких тканей зооидов, замещенных пиритом и лимонитом [Rickards, Stait, 1984; Bjerreskov, 1991]; на данных, полученных при использовании рентгеновского [Bjerreskov, 1978] и электронного сканирующего [Crowther et al., 1987] микроскопов; на материалах по морфофункциональному анализу [Sudbury, 1991; Rigby, Sudbury, 1995]. Пиритизированные и лимонитизированные отпечатки показали, что размеры зооидов меньше размеров тек. Рентгеновские фотографии позволяют судить о том, что зооиды „выглядывали наружу“ из тек только примерно на 1/5 расстояния от общей длины теки. Морфофункциональный анализ по соотношению размеров зооида с размерами „создаваемых“ его головным щитом отдельных фузеллюсов при строительстве тек указал на то, что длина зооида равна 4,5 высоты фузеллюса, а ширина зооида — 1,5 высоты фузеллюса [Sudbury, 1991]. Эти размеры позволяют утверждать о малых размерах зооидов по сравнению с размерами тек, в которых они размещались. Суммируя все данные о размерах граптолитовых зооидов, автор склоняется к мнению о значительно меньших размерах зооидов по сравнению с размерами тек, допуская, что за счет специального гибкого соединительного образования граптолитовые зооиды могли практически полностью „выглядывать наружу“ из „своей“ теки.

С позиций оценки размеров колоний можно отметить, что, вероятно, каких-либо ограничений в генетической программе для остановки или ограничения роста (длины) колоний у большинства граптолитов не существовало. Есть отдельные сведения о находках колоний граптолитов длиной более 50 см при стандартной средней длине такого таксона до 10 см. Было подсчитано, что число индивидов (зооидов-тек) у планктонных дендроидей у одной колонии могло достигать 20—30 тыс., а у граптолоидей — 300—800 [Bulman, 1955, 1965, 1970]. Представляется, что такие цифры могли быть значительно большими. Например, у чешских представителей лланвиринского вида *Corymbograptus retroflexus* (Perner), хранящихся в Музее природы в Рокицанах (Rokycany) в Чехии, встречаются экземпляры обломанных ветвей длиной до 42 см. Если учитывать симметричное пендентное положение дидимографтовых ветвей, то

получится, что в двух ветвях длиной около 80 см должно содержаться более 800 тек, так как на 10 мм длины ветвей у рассматриваемого вида приходится 10—11 тек [Kraft, 1974]. В Седжвикском музее в Кембридже (Англия) хранятся верхневенлокские *Monograptus cf. flemingi* (Salter) с длиной обломков 76 и 64 см. Каждая такая рабдосома состояла из более 800 тек [Bulman, 1965]. Размеры отдельных тек и их строение либо полностью соответствуют таким параметрам у нормальных средних форм, либо при общем сходстве строения наблюдается некоторое, до 1,5-кратного, увеличение ширины ветвей [Bulman, 1965]. У форм видов *Averianovograptus magnificus* (Averianov), *Averian. graphicus* Golikov [Обут, 1964; Голиков, 1974] число особей в колониях могло достигать 1000—1500 индивидуумов.

Дополнительно отметим, что для некоторых видов, имеющих незначительное максимальное число тек в одной колонии (20—30 пар тек у двурядных форм), при образовании специальных объединений — синрабдосом, общее число тек в такой суперколонии, составленной из нескольких десятков рабдосом, могло достигать 500—600 пар тек (более 1000 индивидуумов). У дендроидных граптолитов число тек в одной большой колонии могло быть гораздо больше. Например, у представителей рода *Dictyonema* Hall число зооидов в одной колонии могло равняться 20 000—30 000 экземпляров [Ruedemann, 1947; Bulman, 1970; Kozlowski, 1971].

Гибель планктонной колонии могла наступать в результате: а) механического разрушения самой рабдосомы на отдельные мелкие части, б) отрыва от плавательного пузыря у планктонных форм или от водорослей или других планктонных граптолитов у псевдопланктонных форм, в) механического повреждения плавательного пузыря или заменяющих его органов, приводящих к потере поддерживающего плавучесть газа, г) возрастания веса колонии за счет увеличения ее размеров, что приводило к превышению такого веса над критическим весом нейтральной плавучести, обеспечиваемой плавательными органами.

При отмеченном выше отсутствии ограничений в генетической программе для ограничения роста (длины) колоний у граптолитов все же происходили „временные“ остановки роста колонии, т. е. стадии покоя или диапаузы [Одум, 1975; Бигон и др., 1989; Реймерс, 1991]. Такие остановки могли происходить в результате наступления неблагоприятных условий. При этом они фиксируются на самых разных стадиях развития колонии — от начальной (отдельная строящаяся сикула или сикула с зачатком первой теки) до средней стадии (зрелая колония) и до геронтической стадии (крупные и гигантские формы) [Hundt, 1953; Обут, 1964; Bulman, 1970; Urbanek, 1970, 1973; Сенников, 1976а] (см. рис. 13). Такая абсолютно незакономерная по месту расположения в рабдосоме остановка роста на различных стадиях формирования колонии у форм одного вида свидетельствует о том, что, скорее всего, эти остановки не зависели от генетической программы построения колоний. Они были ответными реакциями „последнего, строящегося“ (дистального на тот момент времени) текозооида колонии граптолитов на изменяющиеся абиотические (температура, химический состав, насыщенность растворенными газами и т. д.) и биотические (количество и качество пищи и др.) условия.

Принципиально иное явление наблюдается у некоторых сетчатых граптолитов — ретиолитид. У представителей родов *Gotograptus* Frech, *Holoretiolites* Eisenack, *Agastograptus* Obut et Sobolevskaya в дистальных частях рабдосом фиксируется структура типа тубуса (резкое сужение конечных частей дистальных тек), интерпретируемая как остановка роста колонии [Eisenack, 1951; Обут, Соболевская, 1965; Обут, Заславская, 1979, 1983; Obut, Zaslavskaya,

1986]. Трудно предположить, что такая остановка наступала только вследствие неблагоприятных условий для дальнейшего роста колонии. У некоторых видов (например, *Gotograptus nassa* (Holm), *Got. eisenacki* Obut et Sobolevskaya, *Agastograptus munchi* (Eisenack)) все колонии имеют стадию остановки роста и она образуется на строго определенной (5—7-й) паре тек. В таком случае рассматриваемая остановка роста должна быть заложена в генетическую программу построения колонии.

В том же роде *Gotograptus* Frech известен вид *Gotog. bicladis* Lenz, у которого в дистальной части колонии также останавливается рост двурядной рабдосомы, однако вместо тубуса образуются две расходящиеся однорядные части [Lenz, 1993a].

Другим примером принципиально иного направления в построении колоний, заложенного в генетической программе, может служить качественно резкое изменение способа образования новых тек или рядов тек. Например, рассмотрим семейство Dimorphograptidae Elles et Wood, включающее рода *Dimorphograptus* Lapworth, *Akidograptus* Davies, *Parakidograptus* Li et Ge и др., именуемые „промежуточными“ родами [Bulman, 1960]. Это семейство является связующим звеном между более древними двурядными граптолитами (семейства Diplograptidae Lapworth, Glyptograptidae Lapworth) и более молодыми однорядными (семейство Monograptidae Lapworth). У представителей семейства Dimorphograptidae Elles et Wood уже в начальной части рабдосомы непосредственно у сикулы проявляется новый признак — однорядность, которая затем исчезает, и рабдосомы в медиальных и дистальных частях „по-старому“ двурядные [Elles, Wood, 1908; Bulman, 1955, 1960, 1970; Сенников, 1976a]. К этому же способу эволюционных преобразований можно отнести примеры формирования на первых теках шипов у представителей родов *Amplexograptus* Elles et Wood, *Glyptograptus* Lapworth; проявление „нового“ типа строения проксимальных тек у представителей таксонов *Pernerograptus* Přibyl, *Metabolograptus* Obut et Sennikov, *Demirastrites* Eisel; срастание отдельных ветвей и образование в проксимали „двурядной“ части у представителей рода *Dicranograptus* Lapworth [Bulman, 1955, 1970; Обут, Сенников, 1985].

Альтернативным решением, по отношению к только что рассмотренному способу эволюционных преобразований, являются случаи, когда у своеобразных „промежуточных“ таксонов „новый“ признак проявляется не в проксимальных частях вблизи сикулы, а в самых удаленных от сикулы дистальных частях. Так, у некоторых представителей из группы видов *Glyptograptus persculptus* (Salter) в крайней дистальной части образуется однорядная часть, состоящая из 1—6 тек [Wang Xiao-feng et al., 1983; Mu En-zhi, Ni Yu-nan, 1983; Корень, Соболевская, 1983; Lin Yao-kun, Chen Xu, 1984; Ni Yu-nan, 1984; Ge Mei-yu, 1984; Mu En-zhi, Lin Yao-kun, 1984; Li Ji-jin, 1984; Štorch, 1986a; Fu Lipu, Song Lisheng, 1986]. Близким к только что отмеченному процессу является способ построения колонии у представителей рода *Peiograptus* Strachan, у которых вторая тека первого ряда дает однорядную рабдосому, а во втором ряду имеется только одна тека, хотя проксималь развивается по пути построения двурядных форм.

Другим примером проявления нового признака в дистальных частях рабдосом может служить отмечаемый выше случай образования сплошных сливных козырьков (сквамул) над устьями тек у представителей вида *Gotograptus nassa* (Holm). При этом такие сквамулы начинают формироваться у дистальных тек (на пятой паре тек) и затем при развитии рабдосомы они строятся одновременно с образованием последующих дистальных тек, а также постепенно „спускаются“ вниз и на средние и проксимальные теки [Обут, Заславская, 1979]. В

данном случае происходит некоторое „запаздывание“ проявления признака, „исчезающее“ у всей рабдосомы при достижении ею определенной стадии развития. На то обстоятельство, что образование сквамул — новый признак, указывает факт полного отсутствия сквамул у вида *Gotograptus eisenacki* Obut et Sobolevskaya. Этот вид является предшественником вида *Gotog. nassa* (Holm) и, характеризуясь меньшими размерами рабдосомы, встречается на более низком стратиграфическом уровне. Дополнительно отметим упоминавшееся выше образование двух расходящихся однорядных частей (*Gotograptus bicladis* Lenz) в дистальных частях у типичных двурядных сетчатых ретиолитид [Lenz, 1993a].

Такие, казалось бы, несколько исключаящие друг друга проявления эволюционных изменений вслед за А. Урбанеком [Urbanek, 1960] можно объяснить тем, что эти изменения отражают степень выраженности генетических факторов и вызываются мутацией генов, контролирующей возникновение признаков. При появлении „новых“ признаков в проксимальных частях рабдосом вырабатываемые в сикүлозооиде вещества выступают как стимуляторы проявления такого признака на фоне возрастающей активности генов. Когда „новые“ признаки проявляются в дистальных частях рабдосом, то сдерживающее влияние вырабатываемых в сикүлозооиде веществ, ведущих себя как ингибитор к такому признаку, могло ослабевать только в крайних дистальных частях. В случае примера с *Gotograptus nassa* (Holm), после того как вещества-ингибиторы, вырабатываемые сикүлозооидом, переставали воздействовать на дистальные теки (первое появление нового признака — сквамүлообразования), сикүлозооид постепенно снижал и прекращал выработку таких сдерживающих веществ. При этом, вероятно, существенное влияние оказывало и возрастание активности генов.

Более сложная генетическая программа осуществляется при построении колоний у представителей семейства *Cyrtograptidae* Averianov (род *Cyrtograptus* Carruthers). У них на главной ветви первого порядка возникают регулярные ветви второго порядка, а у некоторых представителей и на ветвях второго порядка появляются ветви третьего порядка. Первые теки ветви первого порядка не дают ветвей второго порядка, т. е. сказывается влияние унаследованности от предковых форм (род *Oktavites* Levina), не имеющих никаких дополнительных ветвей на главной ветви. „Новый“ признак проявляется с какой-то определенной (для каждого вида строго одной и той же) теки, удаленной от сикүлы, и выражается в возникновении ветви второго порядка, т. е. генетическая программа „настроена“ на дихотомическое почкование какой-то „N-й“, начиная от сикүлы, теки. „Новый“ признак образования ветвей второго порядка, проявившись у такой теки, как бы „забывается“ другими теками, следующими за такой текой в ветви второго порядка. Не передается такая информация и первой и последующим текам ветви второго порядка (на них не образуется ветвей третьего порядка). При дальнейшем развитии, через определенное (для каждого вида строго одно и то же) число тек, на главной ветви первого порядка возникает вторая ветвь второго порядка, а через точно такой же интервал (как между первой и второй ветвями второго порядка) и третья и каждая последующая ветви тоже второго порядка. При появлении ветвей третьего порядка на ветвях второго порядка они также начинают расти через определенное число тек на ветви второго порядка. Таким образом, признак образования дополнительных ветвей проявляется через строго фиксированные интервалы развития рабдосомы на определенных теках, „забываясь“ на „промежуточных“ теках. Возможно, что сикүлозооид, вырабатывая по очереди стимуляторы и ингибиторы, по какой-то определенной программе мог

осуществлять общий контроль за построением рабдосомы на протяжении всей жизни циррограпид. У рода *Averianovograptus* Obut, в отличие от рода *Cyrtograptus* Carruthers, только вторая (или третья) ветвь второго порядка дает ветви третьего порядка. Значит, эволюционная программа претерпела изменения в сторону ограничения, выборочного образования ветвей третьего порядка только на одной ветви второго порядка. Таких ветвей третьего порядка образуется на этой одной ветви второго порядка очень много (частое ветвление). Такой факт позволяет полагать, что специфическая часть эволюционной программы, „настроенная“ на образование ветвей третьего порядка, передана от сикүлозооида (через ряд „промежуточных“) тек первой теке второй (или третьей) ветви второго порядка, которая (и только она „знает“ и „помнит“ или только через нее от сикүлозооида проходит „информация“ об ветвях третьего порядка) в дальнейшем и контролирует возникновение ветвей третьего порядка.

Планктонные формы

Морфологические структуры и их функции. К планктонным представителям граптолитов относятся все граптолитоидаи и только небольшая часть дендроидей, отличающихся от всех остальных дендроидей наличием сикүлы. Сикүла — ячейка, в которой помещался первый зооид колонии, образовавшийся при половом размножении. Именно поэтому, как личиночная стадия у многих морских организмов, сикүлярный зооид вел планктонный образ жизни, который потом сохранился и у колонии, возникающей в результате почкования других зооидов, сначала от сикүлярного зооида, а затем последовательно друг от друга. Подавляющее большинство таких организмов были голопланктонными формами и имели специальные образования для создания и поддержания плавучести. Предлагалось делить планктонные граптолиты: а) на эпипланктон, неактивный, произвольно двигающийся за счет течений; б) на псевдопланктон, прикрепленный к другим планктонным организмам; в) на автопланктон, активно перемещающийся [Erdtmann, 1973]. В литературе известна попытка классификации типов плавательных аппаратов граптолитов по их морфологии [Müller, Schauer, 1969]. Сведения об образованиях, обеспечивающих возможность граптолитов находиться в водной среде в подвешенном состоянии (с достаточно большой регулируемой амплитудой вертикальных перемещений), содержатся во многих работах [Stormer, 1933, 1935; Bulman, 1955, 1970; Bulman, Stormer, 1971; Обут, 1964; Müller, Schauer, 1969; Müller, 1975, 1977b, 1979; Kozłowski, 1971].

Автор полагает, что плавательные аппараты у планктонных граптолитов могли развиваться на различных основах, которые можно объединить в ряд групп (табл. 20): А) крупные плавательные пузыри округло-эллиптической формы (пневматофоры), расположенные либо на конце немь в дистальной части рабдосомы (представители родов *Monograptus* Geinitz, *Diplograptus* McCoy и др.), либо над апикальной частью сикүлы (представители родов *Rhabdinopora* Eichwald, *Tetragraptus* Salter, *Isograptus* Moberg, *Cohlograptus* Obut и др.); Б) центральное тело — поплавок зонтикообразной формы на ветвях первого и второго порядка в начале рабдосомы, в котором мог скапливаться газ (представители родов *Dichograptus* Salter, *Loganograptus* Hall, *Goniograptus* McCoy, *Tetragraptus* Salter и др.); В) мелкие газовые вместилща внутри сетчатых колоний (представители родов *Polygonograptus* Bouček, *Retiolites* Barrande, *Stomatograptus* Tullberg, *Reteograptus* Hall и др.); Г) газовые полости (цисты), начинающиеся внутри дистальных частей рабдосом и заканчивающиеся за ее пределами (представители рода *Cystograptus* Hundt); Д) газовые мешки на концах тек по всей длине рабдосомы (представители родов *Dittograptus* Obut et

Таблица 20. Типы плавательных органов у колоний планктонных граптолитов

Тип	Таксоны	
	на конце немы в дистали	над апикальной частью сикулы
Плавательный пузырь	<i>Diplograptus</i> McCoy, <i>Monograptus</i> Geinitz и др.	<i>Rhabdinopora</i> Eichwald, <i>Tetragraptus</i> Salter, <i>Cohlograptus</i> Obut, <i>Isograptus</i> Moberg и др.
	<i>Dichograptus</i> Salter, <i>Loganograptus</i> Hall, <i>Goniograptus</i> McCoy, <i>Tetragraptus</i> Salter и др.	
Зонтикообразный поплавок	<i>Dichograptus</i> Salter, <i>Loganograptus</i> Hall, <i>Goniograptus</i> McCoy, <i>Tetragraptus</i> Salter и др.	
Газовые вместилища	<i>Polygonograptus</i> Bouček, <i>Retiolites</i> Barrande, <i>Stomatograptus</i> Tullberg, <i>Reteograptus</i> Hall и др.	
Газовые полости	<i>Cystograptus</i> Hundt	
Газовые мешки	<i>Dittograptus</i> Obut et Sobolevskaya и др.	
Пучки волокон с пузырьками газа	На конце немы в дистали	Над апикальной частью сикулы
	<i>Orthograptus</i> Lapworth, <i>Glyptograptus</i> Lapworth и др.	<i>Rhabdinopora</i> Eichwald и др.

Sobolevskaya и др.); Е) пучки нитеобразных волокон (удерживают мелкие газовые вместилища), располагающиеся за пределами дистальной части рабдосомы (представители родов *Orthograptus* Lapworth, *Glyptograptus* Lapworth, *Rhabdinopora* Eichwald и др.).

В противоположность скруктурам, обеспечивающим плавучесть рабдосом, в колониях планктонных граптолитов присутствуют также и структуры, которые можно интерпретировать как механизмы балансировки для стабилизации пространственного положения колоний в воде. Представляется, что эти два „противоположных“ типа образований действовали как единый „балансирующий механизм“. Образования второго типа служили для нескольких целей: 1) как дополнительный балласт в нижней проксимальной части рабдосомы для предотвращения „раскачивания“ колонии, 2) как „килевое“ образование в нижней проксимальной и средней частях рабдосомы для предотвращения „закручивания“ колонии и стабилизации положения рядов тек по отношению к течениям, привносящим питательные вещества, 3) как „бамперное образование“ в нижней проксимальной части рабдосомы для предотвращения поломки нижних тонких проксимальных частей колоний при задевании ими за дно бассейна (так называемые „борозды волочения“ [Jaworowski, 1966, 1971]). Вероятно, большинство из таких образований могли нести все три перечисленные функции.

К механизмам балансировки пространственного положения в воде колоний относятся следующие образования (табл. 21): А) Якоря на проксимальных частях рабдосом в виде: а) двух или трех крепких разросшихся шипов — как простое утолщение (*Climacograptus bicornis* (Hall), *Cl. longispinus* T. S. Hall, *Orthograptus calcaratus* (Lapworth), *Cryptograptus antennarius* (Hall)), либо как разветвление (*Climacograptus pseudovenustus* Legrand); б) двух серповидных уплощенных лопастей (*Climacograptus peltifer* Lapworth); в) одного объемного

Таблица 21. Типы механизмов балансировки у колоний планктонных граптолитов

Тип		Таксоны
Якоря у сикулы	Два или три разросшихся шипа	<i>Climacograptus bicornis</i> (Hall), <i>Cl. longispinus</i> T.S.Hall, <i>Orthograptus calcaratus</i> (Lapworth), <i>Cryptograptus antennarius</i> (Hall), <i>Climacograptus pseudovenustus</i> Legrand
	Две серповидные лопасти	<i>Climacograptus peltifer</i> Lapworth
	Одно округлое образование	<i>Climacograptus wilsoni</i> Lapworth, <i>Cl. antiquus bursifer</i> Elles et Wood
Анкеры и короны		<i>Orthograptus</i> Lapworth, <i>Petalolithus</i> Suess, <i>Akidograptus</i> Davies, <i>Paraclimacograptus</i> Přibyl
Сливные ткани (пленки?)		<i>Reteograptus</i> Hall, <i>Orthograptus</i> Lapworth
Апертурные или вентральные (или их сочетание) шипы по всей длине рабдосом		<i>Amplexograptus</i> Elles et Wood, <i>Glossograptus</i> Emmons, <i>Oepikograptus</i> Obut et Sennikov, <i>Orthograptus</i> Lapworth, <i>Hallograptus</i> Lapworth, <i>Paraclimacograptus</i> Přibyl, <i>Saetograptus</i> Přibyl, <i>Spinograptus</i> Bouček et Münch и др.

образования округлой формы (*Climacograptus wilsoni* Lapworth, *Cl. antiquus bursifer* Elles et Wood). Б) Анкеры и короны на проксимальных частях рабдосом (представители родов *Akidograptus* Davies, *Petalolithus* Suess, *Orthograptus* Lapworth, *Paraclimacograptus* Přibyl). В) Плотные сливные ткани (в виде ?пленок) на проксимальных частях рабдосом (*Reteograptus* Hall), в том числе покрывающие развившиеся анкеры и короны (*Orthograptus* Lapworth). Г) Апертурные или вентральные (или их сочетание) шипы тек по всей длине рабдосомы, развитые, как правило, в проксимальной и медиальной частях колонии (представители родов *Amplexograptus* Elles et Wood, *Glossograptus* Emmons, *Oepikograptus* Obut et Sennikov, *Orthograptus* Lapworth, *Hallograptus* Lapworth, *Paraclimacograptus* Přibyl, *Saetograptus* Přibyl, *Spinograptus* Bouček et Münch и многих др.).

Безусловно, что текальные шипы, кроме функции „балансирующего механизма“, несли также и другие функции (например, опорного элемента для „выглядывающих“ из тек зооидов).

Все сказанное о механизмах, обеспечивающих и контролирующих плавучесть колоний граптолитов, относится к наиболее широко принятой гипотезе об экзоскелетной природе текальной ткани. Однако есть и другая гипотеза — об эндоскелетной природе текальной ткани [Kirk, 1969, 1979, 1990, 1991; Bates, Kirk, 1985, 1986, 1991, 1992; Bates, 1987, 1989]. Авторы, поддерживающие вторую гипотезу, основываются на том, что при разной плотности скелетной и мягкой тканей граптолитов нейтральная плавучесть могла возникать только за счет большого объема мягкой ткани (с жировыми веществами низкой плотности). Так как предполагаемый большой объем мягкой ткани не совместим с рабдоплеуральной моделью экзоскелета граптолитов [Bates, 1987], то это объясняется эндоскелетной моделью — существованием мягкого тела вокруг внутреннего скелета.

Существует классификация, увязывающая форму колоний граптолитов, способность к горизонтальным, вертикальным и вращательным движениям рабдосом и способы их питания [Underwood, 1993], согласно которой граптолоидеи делятся на пять групп: первая — конический колониальный морфотип, производящий спиральные или линейные движения (рода *Spirograptus* Gurich, *Rhabdinopora* Eichwald). Интересно отметить, что учитывая данные об уникальном случае образования диссепиментов у *Spirograptus turiculatus* (Barrande) [Zalasiewicz, 1993], именно эти два рода объединяются в одну группу. С одной стороны, рабдинопоровый конус с основой из вертикальных ветвей и горизонтальными диссепиментами и, с другой — спирографтовый конус с основой горизонтально-завитой ветви и вертикальными диссепиментами. Вторая [Underwood, 1993] группа — плоскостной морфотип, осуществляющий медленные движения с различными спиральными компонентами (плоские многоветвистые дихографты и слабоконические циртографты). Третья группа — моно- и двуветвистый морфотип со спиральным движением, возникающим либо за счет проксимальной асимметрии (*Pseudisograptus manubriatus* (T. S. Hall)), либо за счет спирального строения рабдосомы (*Dicellograptus complexus* Davies), либо за счет неравномерного изгиба рабдосомы (проксимально изогнутые монографтиды). Четвертая группа — морфотип с линейным движением, обусловленным либо большим углом (*Expansograptus* Bouček et Přibyl), либо незначительным углом (*Didymograptus* McCoy) расхождения ветвей. Пятая группа — морфотип, представленный прямыми рабдосомами с линейными движениями либо при спускающихся продуктах питания, либо при питании во время прямолинейного или слабоспирального подъема колонии (*Petalograptus* Suess, прямые монографтиды).

Синрабдосомы. Впервые объединение отдельных рабдосом в единое специфическое образование было зафиксировано в прошлом веке [Hall, 1865; Ruedemann, 1895; Wiman, 1895]. Термин „синрабдосома“ (греческий „syn“ — вместе) был впервые применен для обозначения оригинальной планктонной группировки колоний одного вида в надколониальное образование [Ruedemann, 1908, 1947]. Это не простой симбиоз каких-либо видов или популяция одного вида, а закономерное объединение нескольких генераций рабдосом одного вида на основе слияния (или объединения под одной оболочкой) отдельных рабдосомных плавательных пузырей (пневматофоров) в единый плавательный орган (рис. 16), хотя существует и другое мнение [Melchin, DeMont, 1995]. Под генерацией, как уже отмечалось, понимается разовое потомство одной группы особей. Синрабдосомы известны только у граптолитов с планктонным образом жизни и среди них только у представителей граптолоидей. В свою очередь, среди граптолоидей синрабдосомы имеются только у семейств Cryptograptidae Hadding, Diplograptidae Lapworth, Glyptograptidae Lapworth и Monograptidae

Lapworth. Для дендроидей, часть которых относится к планктону, а большинство к бентосу, пока неизвестно образований типа синрабдосом.

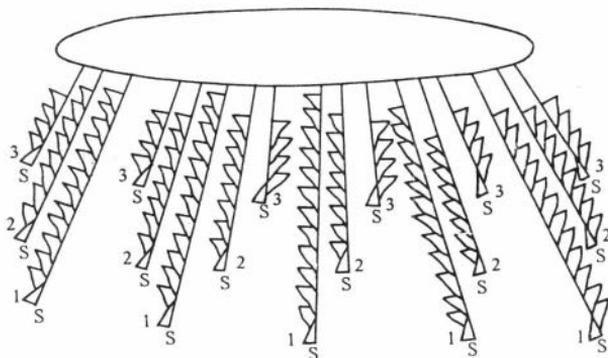


Рис. 16. Строение кормуса (синрабдосомы):

1—3 — кормидии (1 — рабдосомы первой генерации, 2 — рабдосомы второй генерации, 3 — рабдосомы третьей генерации); S — сикула.

У граптолоидей в семействе Dichograptidae Lapworth есть рода *Lagorgraptus* Hall, *Dichograptus* Salter [Bulman, 1955, 1970; Обут, 1964], а также в семействе Tetragraptidae Mu имеется род *Tetragraptus* Salter [Hundt, 1953], у представителей которых на центральных частях колоний с сикулой и ветвями первого и второго порядков формируется центральное тело-поплавок, от которого спускаются вниз ветви третьего порядка. Такое строение центрального тела, поддерживающего плавучесть, и прикрепляющихся к нему (точнее к ветвям более низкого порядка) отдельных ветвей полностью сходно со строением синрабдосомы. В последней на плавательном органе (пузыре) „подвешиваются“ на немах за дистальные части отдельные рабдосомы. Число рабдосом в синрабдосоме (табл. 22) колеблется в среднем от 10 до 20, однако встречаются синрабдосомы с более чем 50-ю рабдосомами. При этом у диплограптид (двурядных форм) среднее число рабдосом в одной синрабдосоме составляет 15—20 (редко до 57) штук, а у монографтид (однорядные формы с более „легкими“ колониями) — 20—25 (редко более 50) штук. Количество тек в синрабдосоме суммарно по всем входящим в нее рабдосомам может достигать 1000 экземпляров и более.

Уже при первых описаниях синрабдосом было замечено [Ruedemann, 1904, 1908, 1947], что рабдосомы в каждой синрабдосоме компонуется по своей длине (пропорционально числу тек или пар тек) на несколько градаций — мелкие, средние, крупные. Такие закономерные группировки были названы генерациями (см. рис. 16). Набор генераций рабдосом в синрабдосомах обычно равняется двум-трем (рис. 17), а у максимально крупных „старых“ синрабдосом может достигать пяти или шести. Каждую генерацию составляет не менее чем три рабдосомы, а их максимальное число в одной генерации может быть равным 20—25. Если учитывать закономерный характер последовательного

Таблица 22. Количество рабдосом в синрабдосомах у различных таксонов граптолитов

Виды, подвиды	Кол-во
<i>Orthograptus calcaratus incinus</i> (Lapworth)	27-57
<i>Lasiograptus eucharis</i> (Hall)	5-56
<i>Pristiograptus nudus</i> (Lapworth)	>50
<i>Climacograptus modestus</i> Ruedemann	18-31
<i>Eoglyptograptus dentatus</i> (Brongniart)	21-27
<i>Orthograptus quadrimucronatus approximatus</i> (Ruedemann)	9-26
<i>Orth. quadrimucronatus inequispinosus</i> (Ruedemann)	20
<i>Orth. quadrimucronatus micracanthus</i> (Ruedemann)	>15
<i>Diplograptus priscus</i> Hall	6-26
<i>Dipl. ruedemanni</i> Gurley	5-26
<i>Monograptus priodon</i> (Bronn)	<25?
<i>Glyptograptus tamariscus</i> (Nicholson)	16-24
<i>Normalograptus normalis</i> (Lapworth)	18-21
<i>Streptograptus filiformis</i> Bouček	20
<i>Amplexograptus maxwelli</i> Decker	20
<i>Cryptograptus tricornis schaeferi</i> (Lapworth)	18
<i>Normalograptus medius</i> (Törnquist)	17
<i>Saetograptus fritchi</i> cf. <i>linearis</i> (Bouček)	17
<i>Diplograptus pristiniiformis</i> Hall	10-14
<i>Lasiograptus pusillus</i> Ruedemann	12
<i>Monograptus fanicus</i> Koren	9
<i>Hallograptus mucronatus</i> (Hall)	5-7
<i>Glyptograptus euglyphus</i> (Lapworth)	5-7
<i>Gl. euglyphus pigmaeus</i> Ruedemann	7
<i>Climacograptus putillus</i> (Hall)	6

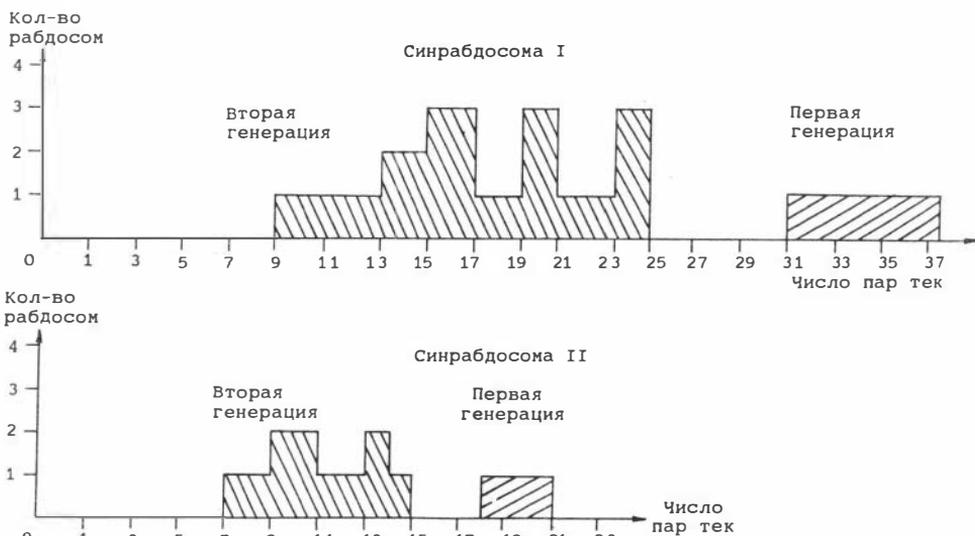


Рис. 17. Распределение числа рабдосом в лландоверийских синрабдосомах Сибирской платформы в зависимости от их размеров (*Glyptograptus tamariscus* (Nicholson)).

цикла генераций в одной синрабдосоме, то трудно объяснить, почему после достижения половой зрелости и осуществления цикла „воспроизводства“ новой генерации процесс размножения для такой генерации в синрабдосоме останавливается. Следующую „новую“ генерацию дает („воспроизводит“) только самая молодая из генераций после достижения ею половой зрелости. Можно только предположить, что граптолиты (по крайней мере, те у которых возникали синрабдосомы) были моноциклическими организмами, воспроизводящими все свое потомство за один акт размножения [Бигон и др., 1989]. Не исключено, что, как отмечалось ранее, при развитии рабдосомы в синрабдосоме отдельные зоиды проходят разные стадии — от ювенильной к нейтральной через женскую к мужской. При этом зоид, становясь половозрелым, продуцирует женские яйцеклетки только один единственный раз, затем становится „мужской особью“ и способен продуцировать исключительно мужские сперматозоиды (возможно, что также только один раз). Такое предположение может объяснить закономерное чередование генераций рабдосом в синрабдосомах.

При такой трактовке регулярности в образовании генераций должны наблюдаться и закономерности в размерах отдельных рабдосом в различных генерациях. Напомним, что термин „длина поколения“ означает разницу во времени между началом половой зрелости одного из поколений и достижением половой зрелости последующего (соседнего) поколения. В морфологических терминах граптолитовых рабдосом „длина поколения“ равна количеству тек между двумя соседними генерациями внутри одной синрабдосомы, отражающему состоянию достижения уровня репродуктивности новой генерацией. „Длина поколения“ у различных видов колеблется от пяти до 18 тек (или пар тек). В каждом виде такой параметр более устойчив и изменяется от одной до десяти тек (табл. 23), а в конкретных синрабдосомах он, чаще всего, еще более стабильный, колеблющийся от одной до пяти тек (например, от 8 до 13, от 10 до 12). Для некоторых таксонов граптолитов, образующих синрабдосомы, этот

Таблица 23. „Длина поколения“ у некоторых таксонов граптолитов (разница в количестве тек (или пар тек) в различных генерациях синрабдосом)

Виды, подвиды	Разница
<i>Orthograptus quadrimucronatus approximatus</i> (Ruedemann)	7-18
<i>Orth. quadrimucronatus inequispinosus</i> (Ruedemann)	6-8
<i>Orth. calcaratus incinus</i> (Lapworth)	14-15
<i>Diplograptus priscus</i> Hall	6-5, 16?
<i>Dipl. ruedemanni</i> Gurley	9-10
<i>Hallograptus mucronatus</i> (Hall)	6-15
<i>Glyptograptus tamariscus</i> (Nicholson)	8-15
<i>Gl. euglyphus pigmaeus</i> Ruedemann	10-12
<i>Climacograptus modestus</i> Ruedemann	8-12
<i>Saetograptus fritchi</i> cf. <i>linearis</i> (Bouček)	9-11
<i>Eoglyptograptus dentatus</i> (Brongniart)	9-11
<i>Monograptus fanicus</i> Koren	8?
<i>Amplexograptus maxwelli</i> Decker	6-8
<i>Normalograptus normalis</i> (Lapworth)	6-8
<i>Cryptograptus tricornis schaferi</i> (Lapworth)	6-7
<i>Lasiograptus pusillus</i> Ruedemann	6-7
<i>Las. eucharis</i> (Hall)	5-6?

параметр нельзя измерить, так как для таких таксонов пока известны рабдосомы только одной генерации. В некоторых случаях проксимальные концы рабдосом в различных генерациях внутри синрабдосом обломаны и невозможно определить „длину поколения“.

Положение каждой рабдосомы в синрабдосоме (сикула направлена устьем вниз, а у остальных тек устья повернуты вверх) отвечает ее жизненному положению при обособленном развитии в виде отдельной рабдосомы с прикрепленным к дистали посредством немы самостоятельным пневматофором. Следует отметить, что абсолютно все из известных видов, для которых установлены синрабдосомы, могут и образуют самостоятельные отдельные колонии с индивидуальными пневматофорами. Таким образом, возникновение синрабдосом нельзя считать признаком, проявляющимся у какой-то определенной таксономической группировки взамен образования обособленных рабдосомных пневматофоров.

Существует достаточно много публикаций, в которых приводятся сведения об образовании синрабдосом у отдельных видов граптолитов [Hall, 1865; Wiman, 1895; Ruedemann, 1895; 1908, 1947; Ekstrom, 1937; Bulman, 1931, 1948; Kozlowski, 1949a; Hundt, 1953; Jackson et al., 1976; Müller, 1977a, 1979; Обут, Сенников, 1980a; Chen Xu, 1984a; Lenz, Melchin, 1986; Rigby, 1993; Melchin, DeMont, 1995]. К настоящему моменту синрабдосомы известны для следующих видов и подвидов: *Climacograptus putillus* (Hall), *Cl. modestus* Ruedemann, *Normalograptus normalis* (Lapworth), *Nor. medius* (Törnquist), *Amplexograptus maxwelli* Decker, *Diplograptus priscus* Hall, *Dipl. ruedemanni* Gurley, *Dipl. pristiniiformis* Hall, *Orthograptus calcaratus incinus* (Lapworth), *Orth. quadrimucronatus approximatus* (Ruedemann), *Orth. quadrimucronatus inequispinosus* (Ruedemann), *Orth. quadrimucronatus mucracanthus* (Ruedemann), *Eoglyptograptus dentatus* (Brongniart), *Glyptograptus tamariscus* (Nicholson), *Gl. euglyphus* (Lapworth), *Gl. euglyphus pigmaeus* Ruedemann, *Hallograptus mucronatus* (Hall), *Lasiograptus eucharis* (Hall), *Las. pusillus* Ruedemann, *Cryptograptus tricornis schaferi* (Lapworth), *Monograptus fanicus* Koren, *Mon. priodon* (Bronn), *Pristiograptus nudus* (Lapworth), *Streptograptus filiformis* Bouček, *Saetograptus fritchi* cf. *linearis* (Bouček). Перечисленные таксоны граптолитов, для которых извест-

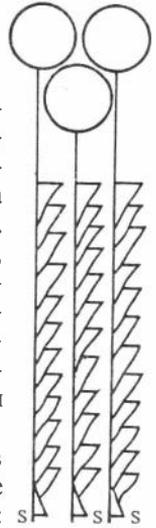
ны случаи образования синрабдосом, все укладываются в рамки четырех семейств — Cryptograptidae Hadding, Diplograptidae Lapworth, Glyptograptidae Lapworth, Monograptidae Lapworth. Кроме первого семейства (в нем известен пока только один таксон граптолитов, образующий синрабдосомы), все остальные содержат ряд видов и подвидов в составе нескольких родов и включаются в отряд Virgellina Fortey et Cooper. При этом заметим, что именно представители четвертого семейства (Monograptidae) были последними Graptoloidea, терминально вымершими в раннем девоне. Представляется, что образование синрабдосом было, в какой-то степени, одной из форм усложнения относительно просто построенных колоний у диплограптид, глиптограптид и монограптид, на фоне общей эволюционной направленности в упрощении строения рабдосом у всех граптолитов. Вероятно, образование синрабдосом является закономерным элементом общего эволюционного развития Graptoloidea. При биологическом регрессе, на фоне упрощения строения колоний, происходит и уменьшение числа входящих в них отдельных зооидов. Однако это компенсируется (проявление биологического прогресса) возрастанием сложности строения надколониального образования — синрабдосомы, за счет которого увеличивается и число входящих в такое объединение отдельных зооидов — тек.

Стоит отметить, что существует [Kozlowski, 1949a; Kirk, 1969, 1978, 1979] не нашедшее широкого признания предположение о бентосной природе синрабдосом как прикрепительном ко дну бассейна органе, на котором развивались отдельные ветви (рабдосомы). Это базировалось на сравнении общего строения синрабдосом со структурой колоний некоторых современных сессильно-бентосных птеробранхий (*Cephalodiscus indicus* Schepotieff, *Ceph. gracilis* Harmer).

Возрастной интервал, в котором проявлялся процесс образования синрабдосом, охватывает большую часть (от аренига до раннего девона включительно) стратиграфического интервала распространения граптолитовых сообществ. Находки синрабдосом, при некоторой их концентрации в Северной Америке, встречаются в различных регионах — США, Канада, Норвегия, Дания, Китай, Великобритания, Германия, Сибирская платформа, Горный Алтай. Интересно, что в Северной Америке [Ruedemann, 1895, 1908, 1947] известны местонахождения с синрабдосомами, где на одной плитке может находиться до 50 синрабдосом, относящихся только к какому-либо одному виду. Отдельных „разрозненных“ колоний граптолитов ни этого вида, ни других таксонов в таких образцах нет.

Известен и принципиально иной тип построения синрабдосом, при котором такая суперколония строится на основе соединения с единой тонкой тканью нитевидными образованиями, развивающимися вместо виргелл на устьях сикул [Muller, 1977a, 1979; Vjerreskov, 1976] (рис. 18). Такие синрабдосомы можно было бы именовать „антисинрабдосомами“ или „квазисинрабдосомами“. Они известны в ландоверии Германии, Дании и Казахстана для трех видов граптолитов: *Normalograptus medius* (Törnquist), *Rhaphidograptus toernquisti* (Elles et Wood), *Glyptograptus* ex gr. *tamariscus* (Nicholson). Положение отдельных рабдосом в таких „квазисинрабдосомах“ (устье сикулы повернуто в сторону общей соединительной ткани, а устья тек направлены в обратную сторону) является „перевернутым на 180°“ по отношению к нормальному положению рабдосом в синрабдосомах. Вероятнее всего, пространственное положение отдельных рабдосом в „квазирабдосомах“ соответствовало их стандартному положению при обособленном развитии с индивидуальными пневматофорами — сикулы направлены вниз, а дистальные части — вверх. В таких „квазисинрабдосомах“ не наблюдается каких-либо устойчивых группировок отдельных рабдосом по их размерам, которые можно было бы отнести к генерациям. Чаше

Рис. 18. Строение квазисинрабдосомы. S — сикула.



всего колонии в них имеют приблизительно равное число тек (одинаковую длину рабдосом). Так же как и синрабдосомы, „квазисинрабдосомы“ являются объединением колоний одного вида. Представляется, что отдельные рабдосомы в „квазисинрабдосомах“ имели на дистальных концах индивидуальные пневматофоры [Müller, 1979]. Отсутствие генераций в „квазисинрабдосомах“ заставляет полагать, что такое образование — это одновременное проявление репродуктивного акта. Соединение сикулярными зооидами (первые зооиды, образовавшиеся половым путем) или специальными нитевидными выростами на этих сикулярных зооидах может свидетельствовать о том, что это была группировка яйцеклеток единственной колонии или даже одной особи — своеобразная „кладка яиц“.

Все отмеченные сведения позволяют сделать вывод о том, что в граптолитовых сообществах существовало направленное усложнение организации жизненных форм. Фиксируется следующая цепочка: индивидуальный зооид (правильнее говорить об индивидуальном сикулозооиде) > псевдоколония (не соединенные зооиды в единой твердой оболочке) > колония зооидов > объединение колоний из одной одноактной „кладки яиц“ единственной особи > кормус колоний разных генераций многоактных „кладок яиц“ (или „элементарная“ популяция) (табл. 24). В терминологии элементов граптолитовых сообществ — это тека (сикула) > рабдосома > „квазисинрабдосома“ > синрабдосома. Синрабдосома, сформированная совокупностью зооидов одного вида, состоящей из ряда генераций и имеющей общий генофонд (происхождение от одной единственной родительской пары), сама в классическом понимании является популяцией. Так как синрабдосомы одного вида сами могут группироваться в популяции с общим генофондом, то для синрабдосом правильнее употреблять не термин „популяция“ (даже с прилагательным „элементарная“), а особый термин „кормус“.

Кормус (греч. *κορμος* — ствол) употребляется в ботанике для обозначения тела высших сосудистых растений, чаще всего применительно к стеблю с листьями (без корней). В зоологии (в том числе и в палеонтологии) термин „кормус“ используется при описании гидроидных колониальных животных для обозначения комплекса, состоящего из гастрозооида (питающая особь), и окружающих его дактилозооидов (защитные функции). Для граптолитов этот термин (как эквивалент понятия колония) применял А. Урбанек [Urbanek,

Таблица 24. Уровни интеграции жизненных форм граптолитов

Уровни						
Индивидуальный зооид (сикулозооид)	Псевдоколония (разобщенные зооиды в единой твердой оболочке)	Колония (соединенные между собой мягкой тканью зооиды, покрытые сросшимися твердыми оболочками) (рабдосома)	Одноактная "кладка яиц" одной особи ("квазисинрабдосома")	Кормидий		Кормус (синрабдосома)
				Отдельные рабдосомы в синрабдосоме	Одноактная "кладка яиц" многих особей (группировка рабдосом в одной из генераций в синрабдосоме)	
				Отдельные рабдосомы в "квазисинрабдосоме"		

1973]. Дополнительно этот автор отметил, что термин „индивидуум“ является уровнем интеграции организмов и не должен применяться для отдельных особей в колониях. В. Н. Беклемишев [1964] использовал термин „кормус“ для обозначения более высокого, чем колония, уровня интеграции (объединения) организмов, при котором группирующиеся в его составе колонии, каждая в отдельности (такие колонии именуется термином „кормидий“), несут какие-либо присущие только ей специфические функции (питания, защиты, размножения). По В. Н. Беклемишеву [1964], возрастание степени колониальности идет тремя путями: 1) ослабление индивидуальности особей, 2) усиление индивидуальности колонии (кормуса), 3) возникновение кормидия.

У граптолитов ослабление индивидуальности зооидов идет следующим образом: на первой стадии происходит слияние отдельных зооидов между собой при сохранении автономии только отдельных частей тела или органов. Таким примером может служить родовой таксон бентосных форм *Syringotaenia* Obut, колонии которого представляли из себя коркообразную пленку с открывающимися в ней устьями автотек [Обут, 1953; Обут, Сенников, 1984б]. При объединении камер автотек отдельные зооиды, возможно, слились между собой, а обособленными остались только самые верхние части автотек, выходящие за пределы пленочной структуры рабдосомы. Вторая стадия ослабления индивидуальности отражается в большей долговечности колонии по сравнению с продолжительностью жизни отдельных зооидов. Для граптолитов это связано не с прямой заменой при последовательном отмирании зооидов на новые (такой процесс фиксируется у современных представителей *Rhabdopleura* Allman), а с регенерацией колонией значительных ее частей, „погибших“ (разобщенных) в результате травм (см. предыдущую главу). При таком процессе появлялись регенерированные или „ложные“ биполярные рабдосомы, или рабдосомы с резкими изменениями размеров и очертаний тек. На третьей стадии ослабления индивидуальности наблюдается полиморфизм тек (различные типы зооидов внутри одной колонии) как результат влияния на морфологию зооидов факторов единства колонии. Полиморфизм тек у граптолитов — явление, очень распространенное во многих независимых филогенетических линиях — у всех видов родов *Demirastrites* Eisel, *Pernerograptus* Přibyl, а также у части видов в родах *Diplograptus* McCoy, *Amplexograptus* Elles et Wood, *Oepikograptus* Obut et Sennikov, *Monograptus* Frech, *Pristiograptus* Jaekel, *Cyrtograptus* Carruthers и др.

Усиление индивидуальности колоний у граптолитов на первой стадии выражается в появлении специфических функций каких-либо зооидов, например, строгое деление на автотеки, битеки и столотеки у представителей *Dendroidea* Nicholson. Вторая стадия отражает создание единого органа для обмена веществ (и информацией) между отдельными зооидами. У граптолитов такими органами являются: столон (у *Dendroidea* Nicholson), виргула (у *Diplograptidae* Lapworth, *Monograptidae* Lapworth), а также нема (для „подачи“ газа в плавательный пузырь) для всех планктонных форм. Третья стадия характеризуется прогрессирующей упорядоченностью общего плана колонии. При этом изменяются законы роста и ветвления колоний, возникает строго определенная конфигурация и размеры колоний для каждого вида, появляются колонии с регулярным порядком ветвления (например, *Cyrtograptus* Carruthers, *Averianovograptus* Obut) и симметрия колоний (например, радиальная симметрия у представителей родов *Radiograptus* Bulman, *Anisograptus* Ruedemann; четырехсторонняя — *Aletograptus* Obut et Sobolevskaya, *Phyllograptus* Hall; трехсторонняя — *Triograptus* Monsen; двухсторонняя симметрия у представителей многих родов, в том числе у *Tetragraptus* Salter, *Didymograptus* McCoy, *Expansograptus* Bouček et Přibyl, *Corymbograptus* Obut et Sobolevskaya, Ac-

rograptus Tzaj, *Isograptus* Moberg, *Dicellograptus* Hopkinson, *Diplograptus* McCoy, *Climacograptus* Hall, *Glyptograptus* Lapworth, *Petalograptus* Suess). Четвертая стадия усиления индивидуальности колоний проявляется в усложнении онтогенеза колонии, т. е. в возникновении различий между отдельными поколениями зооидов одной колонии (например, появление битек у представителей рода *Kiaerograptus* Spjeldnaes (см. выше)). При этом также наблюдаются изменения законов образования и роста колонии (например, отличия первых тек на фуникуле от всех остальных тек на ветвях второго порядка у видов рода *Tetragraptus* Salter; или сросшиеся в двурядную часть проксимальные теки у видов рода *Dicranograptus* Hall). Пятая стадия усиления индивидуальности выражается в способности к регенерации [Urbanek, 1990], вплоть до восстановления крупных („ложнобиполярных“) колоний из различных обломков ветвей (см. выше). Такие регенерированные колонии, способные к тому же к участию в процессе нормального размножения (образования яйцеклеток и сперматозоидов), А. Урбанек [Urbanek, 1990] включил в большой жизненный цикл граптолитовых колоний.

Возникновение кормидия, как процесс усложнения колонии, В. Н. Беклемишев [1964] относил к усилению индивидуальности колоний. Под кормидиями он понимал „закономерно повторяющиеся внутри кормуса группировки особей, объединенных для совместного выполнения какой-либо функции“ [Т. 1, с. 428]. Кормидии делятся на специализированные — выполняющие какую-либо функцию и на разносторонние — общее собрание различных типов зооидов, которое может выполнять все жизненные функции колонии. Для граптолитов примером разносторонних кормидиев являются отдельные колонии в синрабдосомах. Под специализированным (в отношении функции размножения) кормидием для граптолитов можно понимать и группировку самой молодой генерации рабдосом, способную выполнить очередной акт размножения для „воспроизводства“ новой, последующей генерации. Все другие группировки рабдосом по более старым генерациям, однажды уже проделав такой акт, повторить его не могут. Последнее, возможно в двух случаях: первое — при общем моноциклическом свойстве всех особей в группировке самой молодой генерации. Зооиды в такой группировке могут делиться на мужские и женские или быть частично, или полностью гермафродитными. Второе — за счет „нетрадиционно“ „сдвоенного“ моноциклического воспроизводства исключительно „женскими особями“ в самой молодой генерации рабдосом яйцеклеток и дальнейшего необратимого перехода этих особей в „состояние мужской особи“. Мужские же особи, бывшие ранее женскими, которые должны оплодотворять вышедшими сперматозоидами яйцеклетки, находятся в рабдосомах всех других более старых генераций. В итоге в синрабдосоме каждая новая генерация является одноактной „кладкой яиц“ многих особей.

Возвращаясь к уровням интеграции (процесс упорядочения и объединения структур в целостный организм) жизненных форм граптолитов, можно указать следующую последовательность (см. табл. 24). Индивидуальный зооид (сикулозооид) > псевдоколония > колония (рабдосома) > группа колоний из одноактной „кладки яиц“ единственной особи („квазисинрабдосома“) > кормидий (отдельные рабдосомы (или группировка рабдосом в одной из генераций, как одноактная „кладка яиц“ многих особей) в синрабдосоме или отдельные рабдосомы в „квазисинрабдосомах“) > кормус (синрабдосома). Граптолиты, как древняя вымершая группа, „перебрали“ все известные у других групп животных способы организации жизненных форм. В. Н. Беклемишев [1964] подчеркивал, что „...кормусы Metazoa не переступают верхней границы ко-

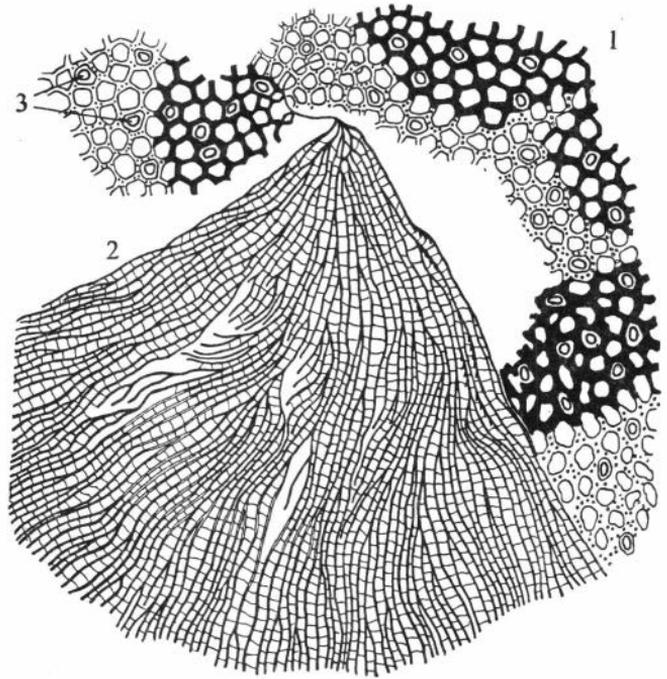
лонияльной организации, не перестают быть колониями, не становятся особями высшего порядка“ [Т. 1, с. 429]. Среди организмов, приближающихся к такой границе, он отмечал сифонофор и ленточных червей. По мнению автора настоящей работы, граптолиты, вероятно, по степени организации колоний превосходили отмеченные группы и вплотную приблизились к рассматриваемой границе.

Симбиозы между отдельными видами граптолитов могли проявляться: во-первых, для питания в мутуалистическом или комменсалистическом симбиозах, во-вторых, для поддержания „плавучести“ одним из эпипланктонных видов граптолитов при его использовании другого голопланктонного вида в качестве „плавательного аппарата“. В таком случае симбиоз носит комменсалистический характер или, при оказываемом вредном воздействии на голопланктонный вид, может быть отнесен к паразитизму. Ранее достаточно часто высказывались мнения о прикреплении эпипланктонных граптолитов к водорослям и другим плавающим предметам [Larworth, 1897; Обут, 1964; Bulman, 1964]. Представляется, что приращение эпипланктонных форм граптолитов к голопланктонным их формам, несомненно, более выгодно для эпипланктонных форм, чем их приращение к плавающим водорослям или нектонным организмам. Это связано с тем, что планктонные граптолиты в качестве „хозяев“ предоставляли эпипланктонным „квартирантам“ гарантированную возможность нахождения на благоприятных для жизни граптолитов площадях и глубинах палеобассейнов. Перемещения по площади палеобассейнов других плавающих „объектов“ только в исключительных случаях могли совпасть с необходимыми для жизнедеятельности граптолитов условиями.

Симбиоз между различными таксонами граптолитов фиксируется относительно редко, возможно, это объясняется тем, что до сих пор не было сделано специального анализа совместной встречаемости различных таксонов и их синэкологии. В ордовике Русской платформы были описаны формы *Dictyonema coalitum* (Obut), приращивавшейся при помощи немь к формам *Polygonograptus sokolovi* (Obut) [Обут, 1953, 1964]. Петлеобразный конец немь псевдопланктонной диктионемь приращивал сеть голопланктонного полигонограпта. А. М. Обут [1953] высказал предположение о голопланктонном образе жизни полигонограпта, основываясь на предположении о накоплении газа внутри ветвей или тек. Позднее было показано, что плавучесть полигонограптам обеспечивали специальные газовые вместилища — пузыри округлой и эллиптической формы, покрытые прозрачной пленкой [Сенников, 1976а; Обут, Сенников, 1981б]. Эти вместилища позволяли полигонограптам иметь большую плавучесть, а псевдопланктонным формам использовать полигонограптов в качестве „квартиры“. Такой тип сожительства, вероятно, имел характер не просто синийки в виде квартиранства, а тип комменсализма при обеспечении формой-хозяином *Pol. sokolovi* (Obut) для формы *Dict. coalitum* (Obut) регуляции ее отношений со средой, т. е. поддержание планктонного образа жизни (рис. 19).

Другим примером симбиотических взаимоотношений двух видов является совместное нахождение *Oktavites spiralis* (Geinitz) и *Monoclimacis linnarssoni* (Tullberg) (рис. 20). Первыми такое сонахождение подметили А. М. Обут и Р. Ф. Соболевская [1965]. *Monocl. linnarssoni* известен в узком стратиграфическом интервале (верхний лландовери, зона *spiralis* и ее аналоги) многих регионов: Швеция, Германия, Чехия, Марокко, США, Колыма, Таймыр, Горный Алтай, Узбекистан, Урал [Tullberg, 1883; Přibyl, 1940; Waterlot, 1945; Ruedemann, 1947; Münch, 1952; Мирошников, 1956; Корень, 1972; Обут, Соболевская, 1965, 1967а; Голиков, 1973]. Везде этот вид установлен вместе с

Рис. 19. Симбиоз ордовикских планктонных дендроидей [Обут, 1953]: 1 — голопланктонная колония *Polygonograptus sokolovi* (Обут) (хозяин), 2 — псевдопланктонная колония *Dictyonema coallitum* Обут (комменсал), 3 — газовое вместилище.



видом *Okt. spiralis*, а в большинстве комплексов эти два таксона составляют весь видовой комплекс. Эти виды не просто встречаются вместе, а располагаются на поверхностях напластования в непосредственной близости друг от друга. Рабдосом других видов, если таковые имеются в составе рассматриваемого комплекса, на таких „симбиотических“ поверхностях (плитках) обычно не бывает. Так как вид *Okt. spiralis* в этих „совместных“ местонахождениях отмечается на отдельных плитках и без вида *Monocl. linnarssoni*, можно предположить, что именно он был „хозяином“ в симбиозе, характер которого, вероятно, также не был простой синойкией (квартиранством). По крайней мере, для *Monocl. linnarssoni* прослеживается комменсалистический характер его взаимоотношений с формой-хозяином (*Okt. spiralis*).

В Национальном музее в Праге, в одной из хранящихся там коллекций граптолитов [Bouček, Münch, 1944], можно наблюдать такую картину: сетчатый граптолит *Pseudoplegmograptus giganteus* (Bouček et Münch) пронизан (без видимых дефектов и разрывов ретикула) колонией *Monograptus* sp. При этом длинная ось рабдосомы последнего расположена почти параллельно ориентировке рабдосомы сетчатого граптолита и их проксимали направлены в одну сторону. Часть рабдосомы *Monograptus* sp. находится снаружи сетчатой колонии, а другая — под некоторыми балочками ретикула внутри сетчатой колонии. Вероятнее всего, при таком „проникновении“ „дополнительного“ тела вовнутрь сетчатой колонии часть зооидов сетчатого граптолита должна была погибнуть. Как следует из названия вида, сетчатый граптолит был

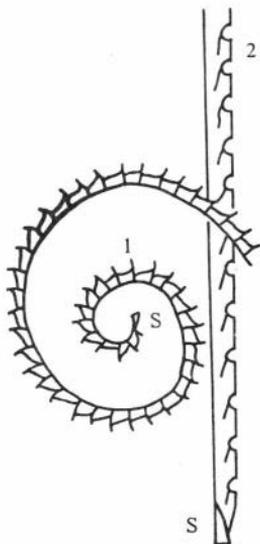


Рис. 20. Симбиоз силурийских планктонных граптолоидей: 1 — *Oktavites spiralis* (Geinitz) (хозяин), 2 — *Monoclimacis linnarssoni* (Tullberg) (комменсал); S — сикула.

больших размеров, а кроме того сетчатые граптолиты обладали хорошей плавучестью. Эти обстоятельства, возможно, и послужили причиной симбиотической связи *Monograptus* sp. и *Pseudoplegmatorgraptus giganteus*. Такое сожительство было выгодно одному (*Monograptus* sp.) и вредно другому (гибель части зооидов у *Pseudoplegmatorgraptus giganteus*), поэтому такой симбиоз имел характер паразитизма.

Менее доказательны предположения о симбиотическом характере взаимоотношений между отдельными видами, часто встречающимися вместе и в большинстве таких случаев составляющими весь комплекс видов граптолитов. Среди этих видов можно указать несколько устойчивых пар ордовикских и силурийских таксонов, известных во многих регионах, в том числе и в Средней Сибири: 1) *Hustedograptus teretiusculus* (Hisinger) — *Glyptograptus euglyphus* Lapworth — Салаир, Горный Алтай, Казахстан, Англия, США, Китай, Австралия; 2) *Streptograptus exiguus* (Lapworth) — *Monograptus distans* (Portlock) — Сибирская платформа, Горный Алтай, Узбекистан, Англия, Германия. В обоих случаях виды, перечисленные первыми, вероятнее всего, несли функции „хозяев“, так как во всех отмеченных регионах, наряду с совместными находками парных видов, они встречаются и обособленно, составляя моновидовый комплекс. Вторые виды практически никогда не составляют моновидовых комплексов, что позволяет предполагать их „гостевую“ природу при симбиотических связях. В целом такое сожительство носило характер простой синоэкии.

Конкуренция между отдельными видами граптолитов рассматривается в настоящей работе на двух проявлениях в составах граптолитовых сообществ: на видах-оппортунистах и викарирующих видах (викариатах).

Под видами-оппортунистами автор понимает виды, которые существуют в сообществах, как правило, в подавляющем количестве (более 90 % численности экземпляров), либо вообще только как один таксон в сообществе. К ним можно отнести таксоны: *Hustedograptus teretiusculus* (Hisinger), *Streptograptus exiguus* (Lapworth), *Strep. nodifer* (Törnquist), *Monograptus distans* (Portlock), *Didymograptus bifidus* (Hall), *Did. murchisoni* (Beck), *Isograptus gibberulus* (Nicholson), *Orthograptus propinquus* (Hadding), *Dictyonema kulumbeense* Obut et Sobolevskaya.

Если анализировать общую конфигурацию и размеры колоний этих видов-оппортунистов, то можно отметить, что в составе своих родов они представлены крупными (по сравнению с другими видами в этих родах) по размерам рабдосомами, имеющими „грубые“, „упрощенные“ очертания, без каких-либо специализированных апертурных „украшений“ на теках и сикуле. Существование и достаточно широкое распространение видов-оппортунистов, вероятно, нельзя объяснить только наличием каких-либо специфических абиотических факторов, позволяющих развиваться в сообществе только одному виду и препятствующих появлению других таксонов граптолитов. Возможно, что сами виды-оппортунисты являлись одним из биотических факторов, сдерживающих и подавляющих развитие других видов граптолитов.

Понятие викарирующих видов для граптолитовых сообществ применяется не как широко известный географический викариат, а как экологический [Реймерс, 1991], т. е. существование только одного из двух (или трех) видов в каком-либо сообществе на одновозрастном для обоих видов уровне и в близких физико-географических условиях (одинаковая литология вмещающих толщ, сходные формы подводного рельефа и т. д.). Такие виды входят в состав одного рода, имеют сходные конфигурации рабдосом и близкие их размеры. Однако нельзя полностью отрицать угнетающее воздействие одного („главенствующе-

го“) вида на другой, при котором второй вид может „появиться“ в сообществе только при таком стечении обстоятельств, когда первый вид по каким-либо причинам отсутствует в составе комплекса. При таком положении викарирующие виды должны были бы при общем сходстве обеих экологических ниш (для планктонных форм граптолитов отличие таких ниш друг от друга главным образом в глубине бассейна, ограничивающей потенциальную возможность вертикальных суточных, сезонных, годовых миграций) все же отличаться (вероятно, не очень значительно) по своему отношению к какому-либо параметру (освещенность, глубина, химический состав воды и прочее). Также возможно, что „второй“ вид просто занимал экологическую нишу отсутствующего „первого“ вида, который не мог при наличии каких-либо преград „заселить“ данную палеоакваторию.

Среди викарирующих видов в сибирском материале можно указать: 1) *Retiolites angustidens* Elles et Wood — *Retiol. angustissimus* Obut et Sobolevskaya. В этой паре викариатов „главенствующее“ положение занимает первый вид (*Retiol. angustidens*), широко встречающийся в мире, в том числе в Сибири и соседних областях (Казахстан, Тува, южная часть Горного Алтая). В районах, куда по каким-либо причинам не смог „проникнуть“ первый вид, его „заменял“ второй (*Retiol. angustissimus*) — Таймыр, Колыма, Северный Алтай, Средняя Азия. Анализ же состава толщ с находками второго вида показал, что в целом такие породы более глубоководные, более тонкозернистые, более черноцветные и менее известковистые. Исключением для этих двух видов-антагонистов является Кавказ, где они найдены в одних и тех же разрезах [Обут, Морозова, 1988].

2) *Monoclimacis griestonensis* (Nicol) — *Monocl. linnarssoni* (Tullberg). В такой паре видов трудно назвать „главенствующий“, но, учитывая данные о роли „гостя“ для второго вида (*Monocl. linnarssoni*) при его симбиозе с другим видом (*Oktavites spiralis*), а также данные о более частой встречаемости первого вида, можно предположить „главенствующее“ положение *Monocl. griestonensis*. Рассматриваемые два вида часто обнаруживаются в одном и том же регионе (например, Горный Алтай, Кавказ, Чехия), однако в конкретных разрезах они совместно не встречаются.

3) *Stimulograptus sedgwicki* (Portlock) — *Stim. tuvaensis* Obut. Второй вид (*Stim. tuvaensis*) встречен пока только в Туве, на юге Горного Алтая и в Северной Ирландии [Кульков, Обут, 1973; Сенников, 1987; Loydell, 1990]. В Средней Сибири он заменяет первый вид, который из-за затрудненного сообщения с полузакрытым тувинским палеобассейном не смог проникнуть в эту акваторию из других палеобассейнов, в том числе из рядом расположенных (Средняя Азия, Таймыр, Колыма, Северо-Западный Алтай).

4) *Streptograptus exiguus* (Lapworth) — *Strep. nodifer* (Törnquist). Для такой пары вероятным объяснением их викариантности, учитывая их специфику видов-оппортунистов, можно было бы предположить их (диаметрально противоположную) взаимозаменяемость при смене какого-то, вероятнее всего, одного параметра среды. Однако в Норильском районе Сибирской платформы, где наиболее ярко наблюдается такое явление, эти виды-викариаты встречаются в керне рядом расположенных скважин, на одном и том же стратиграфическом интервале [Обут, Соболевская, 1968]. Оба вида, каждый в „своей скважине“, сменяют вверх по разрезу другой вид-оппортунист — *Monograptus distans* (Portlock).

Бентосные формы

Жизненные формы. Среди бентосных граптолитов присутствуют только представители дендроидных граптолитов, а все граптолитоидаи были планктонными или эпипланктонными организмами.

По конфигурации рабдосом и их взаиморасположению ко дну бассейнов можно подразделить бентосные граптолиты на ряд жизненных форм. Следует отметить, что делались попытки [Rickards et al., 1990] классифицировать бентосные кембрийские граптолиты по типу колоний: 1) конические (*Callograptus praesalteri* Rickards, Baillie et Jago, *Desmograptus quiltyi* Rickards, Baillie et Jago, *Dictyonema* cf. *ramosissimum* Ruedemann), 2) щитообразные (*Palaeodictyota* sp.), 3) кустообразные (*Thallograptus* sp., *Dendrograptus* aff. *hallianus* (Prout), *Mastigograptus serialis* (Chapman et Thomas), *Archaeolafoea longicornis* Chapman), 4) веерообразные (*Aspidograptus smithtonensis* Rickards, Baillie et Jago, *Polygonograptus mellaensis* Rickards, Baillie et Jago), 5) перообразные (*Aellograptus savitskyi* Obut, *Archaeolafoea monegettae* (Chapman)).

Деление на формы в колониях бентосных форм было обусловлено, с одной стороны, степенью развития прикрепительных органов, а с другой — способом (уровнем) питания граптолитовых колоний (табл. 25). Формы поверхностного уровня жизнеобитания покрывали или инкрустировали дно, возможно, заполняя понижения в рельефе, и образовывали коркообразные рабдосомы („плащеобразный“ тип). К ним относится, например, *Cysticamara* Kozlowski, *Syringotaenia* Obut, у их представителей все зооиды в колонии соприкасались нижними частями с грунтом и общее питание колонии происходило в пленке

Таблица 25.

Типы форм колоний бентосных граптолитов
в зависимости от уровней жизнеобитания

Уровень жизнеобитания	Тип формы колоний	Таксоны
Поверхностный 0 см	"Плащеобразный"	<i>Cysticamara</i> Kozlowski, <i>Syringotaenia</i> Obut
Придонный 1 см	"Мохоподобный"	<i>Idiotubus</i> Kozlowski, <i>Bithecocamara</i> Kozlowski
	"Плтевидный"	<i>Ptilograptus</i> Hall
Низкий 2-3 см	"Грибовидный"	<i>Dictyonema</i> Hall, <i>Desmograptus</i> Hopkinson
Средний 5-10 см	"Веерообразный"	<i>Aspidograptus</i> Bulman
	"Кустообразный"	<i>Koremagraptus</i> Bulman, <i>Callograptus</i> Hall, <i>Dendrograptus</i> Hall
	"Древовидный"	<i>Xylonograptus</i> Sennikov, <i>Airograptus</i> Ruedemann
Высокий 10-20 см	"Колосообразный"	<i>Inocaulis</i> Hall, <i>Estonokaulis</i> Obut, <i>Boucekicaulis</i> Obut, <i>Crinocaulis</i> Obut
	"Перообразный"	<i>Aellograptus</i> Obut

воды, непосредственно соприкасающейся с дном бассейна. К формам придонного уровня относятся рода *Idiotubus* Kozlowski, *Bithecocamara* Kozlowski, представители которых имели коркообразно-шипасто-трубчатые рабдосомы („мохоподобный“ тип), а также и род *Ptilograptus* Hall, его представители инкрустировали дно бассейнов в виде стелющихся стеблей с поднятыми концами („плетевидный“ тип). В целом такие формы не имели какого-либо обособленного укрепленного органа для прирастания к субстрату, а их питание осуществлялось в слое воды не более 1 см от дна бассейна.

Формы низкого уровня жизнеобитания поднимались над дном бассейна и резко расходились в стороны или даже стелились внешними краями по дну („грибовидный“ тип). Среди таких форм, имеющих воронкообразную форму рабдосом, следует указать рода *Dictyonema* Hall, *Desmograptus* Hopkinson. Питание их колоний происходило в слое воды не более 2—3 см от дна бассейна. Все формы имели специальный обособленный орган для прикрепления к дну бассейна. Однако его размеры, как правило, составляли не более 1/10—1/20 от общей высоты колонии. Сочетание такого небольшого прикрепительного органа, с одной стороны, и плотной сети больших размеров, образованной срастанием ветвей за счет анастомоза и диссепиментов — с другой, не позволяли успешно сопротивляться действию придонных течений и волнений. В связи с этим такие формы „стелились“ над дном бассейна.

Формы среднего уровня жизнеобитания свободно воздымались над дном бассейна при слабом расхождении ветвей в стороны или кустообразно, образуя конические, чашеобразные, древовидные рабдосомы. К формам среднего уровня относятся: *Aspidograptus* Bulman („веерообразный“ тип), *Koremagraptus* Bulman, *Callograptus* Hall, *Dendrograptus* Hall („кустообразный“ тип), *Xulonograptus* Sennikov, *Airograptus* Ruedemann („древовидный“ тип). Рабдосомы у всех таких форм развивались от прочного обособленного основания, занимающего до 1/3 общей высоты колонии. Свободные, не соединяющиеся ветви рабдосомы могли благополучно противостоять течениям и волнениям и поднимались вертикально вверх от дна бассейна. Питание колоний форм среднего уровня жизнеобитания происходило в слое воды толщиной 5—10 см от дна бассейна.

Формы высокого уровня жизнеобитания значительно приподнимались над дном бассейна, образуя свободно разветвленные колонии и питаясь в слое воды толщиной 10—20 см от дна бассейна. Такая способность успешного сопротивления неблагоприятным воздействиям течений объясняется тем, что их отдельные, не срастающиеся и не соединяющиеся ветви колоний могли обладать определенной гибкостью и прочностью. Последнее обусловлено тем, что ветви у таких форм состоят из пучка многочисленных тек (до нескольких десятков в одном сечении). К формам высокого уровня жизнеобитания относятся представители родов *Inocaulis* Hall, *Estonokaulis* Obut, *Boucekicaulis* Obut, *Crinocaulis* Obut („колосообразный“ тип), а также представители рода *Aellograptus* Obut („перообразный“ тип).

Симбиозы между отдельными видами у бентосных граптолитов, как это ни странно, фиксируются значительно реже, чем для планктонных граптолитов. Это трудно объяснить тем, что, прикрепляясь ко дну бассейна, бентосные формы были более независимы от внешних условий среды и не нуждались в каких-либо коммуникациях с другими видами бентосных граптолитов.

На сибирском материале удалось зафиксировать некоторые устойчивые сочетания двух видов бентосных граптолитов. При этом такие симбиотические виды относятся к разным уровням расположения рабдосом над дном бассейна

(соответственно и к разным уровням питания). Возможно, что среди „зарослей“ одного из видов, представленного формами высокого (или среднего) уровня, могли благоприятно развиваться рабдосомы другого вида, относящегося к формам среднего (или низкого) уровня. Такие сожителства имели характер простой синойкии. В качестве примера можно привести такую пару видов, как *Dendrograptus hallianus* (Prout) — *Callograptus staufferi* Ruedemann, совместно встречающихся в нескольких местонахождениях на Сибирской платформе и Салаире. Других видов в составе комплекса или нет, или они представлены угнетенными рабдосомами, идентифицируемыми только до родовых или семейственных категорий. Колонии *Call. staufferi* Ruedemann относились к формам среднего уровня жизнеобитания, а колонии *Dend. hallianus* (Prout) к формам низкого уровня. Другим примером могут быть совместные находения *Ptilograptus glomeratus* Posta — *Koremagraptus kozlowskii* Bulman в нескольких разрезах на Салаире. Эти два вида-сожителя, как правило, составляют весь комплекс бентосных форм граптолитов, а в одном местонахождении они найдены в захоронении с планктонным видом граптолитов. Вид *Kor. kozlowskii* Bulman был представлен формами среднего уровня жизнеобитания, а *Ptil. glomeratus* Posta формами придонного уровня.

Дополнительным примером сонахождения бентосных дендроидных граптолитов, часть из которых могла находиться в симбиотических отношениях, является находка в лландоверийском разрезе на Горном Алтае рабдосом видов *Dictyonema delicatulum* Lapworth, *Dict. altayense* Sennikov, *Koremagraptus onniensis* Bulman, *Kor. bulmani* Sennikov. Представители первых двух видов относились к формам низкого уровня, а двух других — к формам среднего уровня жизнеобитания.

4.2. СТРУКТУРА ГРАПТОЛИТОВЫХ АССОЦИАЦИЙ

Структура ассоциаций по возрастным стадиям

Структура ассоциаций отражает характер частот распределения размеров колоний граптолитов для определенного района (региона) в какой-либо интервал времени. Как уже отмечалось, колонии граптолитов могли надстраиваться на протяжении всей их жизни. Построение колоний происходило приблизительно линейно и любое увеличение длины колонии могло быть вызвано только возрастанием числа особей в колонии, а не увеличением размеров уже существующих тек. Таким образом, структура ассоциаций по возрастным стадиям отражает не просто линейные размеры колонии, а характеризует численность индивидов в ней. Такой анализ выявляет наличие или отсутствие отдельных сикул и юных форм, т. е. предоставляет сведения о возможности или препятствиях для полового (или партеногенетического) размножения с образованием новых сикулозоидов.

Структуры ассоциаций по возрастным стадиям могут быть изображены графически и в виде формул. При графическом варианте они могут строиться двумя путями: первым при измерении всех представителей граптолитов с заранее выбранным шагом, например, для лландоверийских представителей — в 1 мм [Сенников, 1976а] (рис. 21), по второму фиксируется количество, С — сикул, Ю — юных (мелких) форм колоний, Н — нормальных (средних), К — крупных, Г — гигантских их форм [Обут, Сенников, 1980а, 1985] (см. рис. 22—24). Проверкой обоих путей построения графиков структуры ассоциаций на одном исходном материале установлена их адекватность и достаточная информативность для решения поставленных задач. Кроме того, можно для

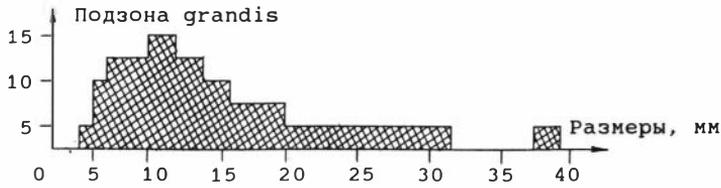
компактности унифицировать и количество экземпляров, разбив его на следующие градации: Е — единичные, Р — редкие (до десятка), Ч — частые (первые десятки), М — многочисленные (до сотни), О — обильные (сотни). Графическая структура граптолитовых ассоциаций по возрастным стадиям очень наглядна, но можно использовать и буквенную (формульную) запись. Например, С-Е, Ю-Р, Н-Ч, К-М, Г-О, обозначает, что в ассоциации сикулы — единичны, юные формы — редки, нормальные — часты, крупные — многочисленны, гигантские — обильны. Преимущество формульной записи состоит в том, что если принять следующий порядок градаций: Р больше или равно 2Е, Ч больше или равно 2Р, М больше или равно 2Ч, О больше или равно 2М, то можно количественно сравнивать структуры различных ассоциаций. При этом можно производить над их формульными записями простые арифметические действия (в частности, сложение и вычитание), например, при вычленении палеозоогеографического района из палеозоографического региона, или при объединении районов в регионы, регионов в палеозоогеографические провинции.

На рис. 21—24 и на табл. 26—28 показаны различные структуры граптолитовых ассоциаций для отдельных местонахождений, разрезов, районов, регионов в какие-либо фиксированные интервалы времени, построенные графическим путем и выраженные в табличной форме в буквенной записи. При всем их кажущемся значительном разнообразии все они разделяются на две большие группировки. К первой из них относятся граптолитовые ассоциации, в которых присутствует большое количество отдельных сикул, юных и нормальных (средних) форм. Во второй группе объединяются ассоциации, для которых характерно отсутствие отдельных сикул и юных форм, при преобладании значительного числа крупных форм над нормальными. Такое деление на две большие группировки может быть объяснено тем, что в районах (регионах), где встречается первая группа ассоциаций, существовали благоприятные условия для быстрого и массового размножения граптолитов половым путем с возникновением новых многочисленных сикул и юных форм. В палеобассейнах, характеризующихся второй группой ассоциаций, складывались неблагоприятные условия для образования сикул половым путем. В то же время в таких бассейнах условия способствовали быстрому росту колоний в результате интенсивного почкования новых тек. В этом случае большинство живших там форм граптолитов должны были быть иммигрантами из других районов, где широко проявлялось размножение половым путем с образованием сикул и юных форм.

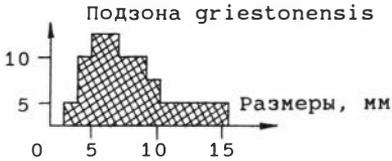
Структура ассоциаций по таксономическому разнообразию

Классификация сообществ граптолитов по структуре таксономического разнообразия подразумевает под собой деление сообществ по общему числу родов и видов (общие родовая и видовая поли- или монотаксонность), по числу видов в составе родов (поли- или монотаксонные рода), или по числу подвидов в составе видов (поли- или монотаксонные виды). Для ордовикского интервала общее родовое разнообразие распределилось следующим образом: Горный Алтай и Салаир являлись регионами с типичной родовой политаксонностью — более 30 родов. Сибирская платформа относилась к регионам с родовой монотаксонностью — менее 10 родов. В нижнем силуре картина изменилась. Сибирская платформа стала регионом с родовой политаксонностью — около 30 родов, однако Горный Алтай также остался регионом с родовой политаксонностью — более 35 родов. В отношении Салаира нужно отметить, что так как силурийские граптолиты найдены там только в одном разрезе и в узком стратиграфическом интервале, то этот регион можно отнести к регионам с родовой монотаксонно-

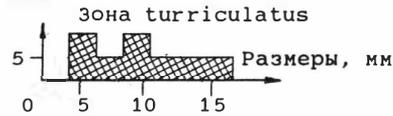
Число
экз.



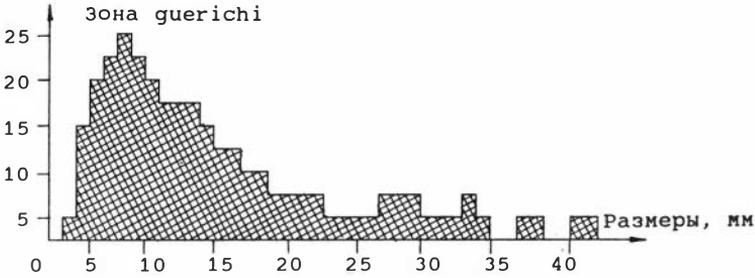
Число
экз.



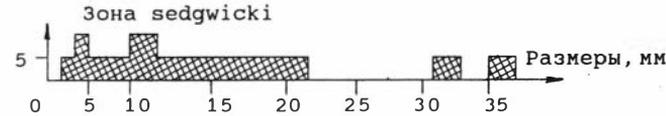
Число
экз.



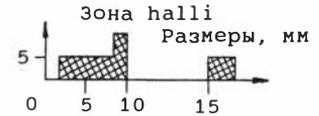
Число
экз.



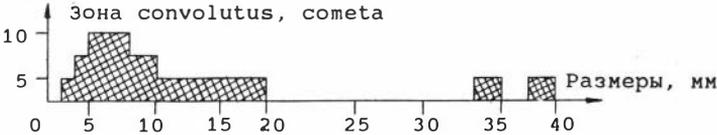
Число
экз.



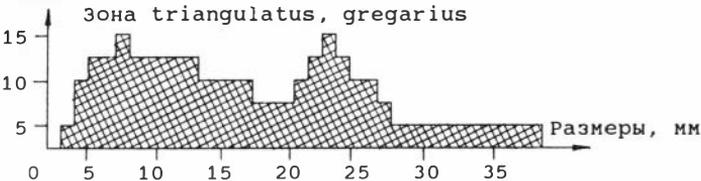
Число
экз.



Число
экз.



Число
экз.



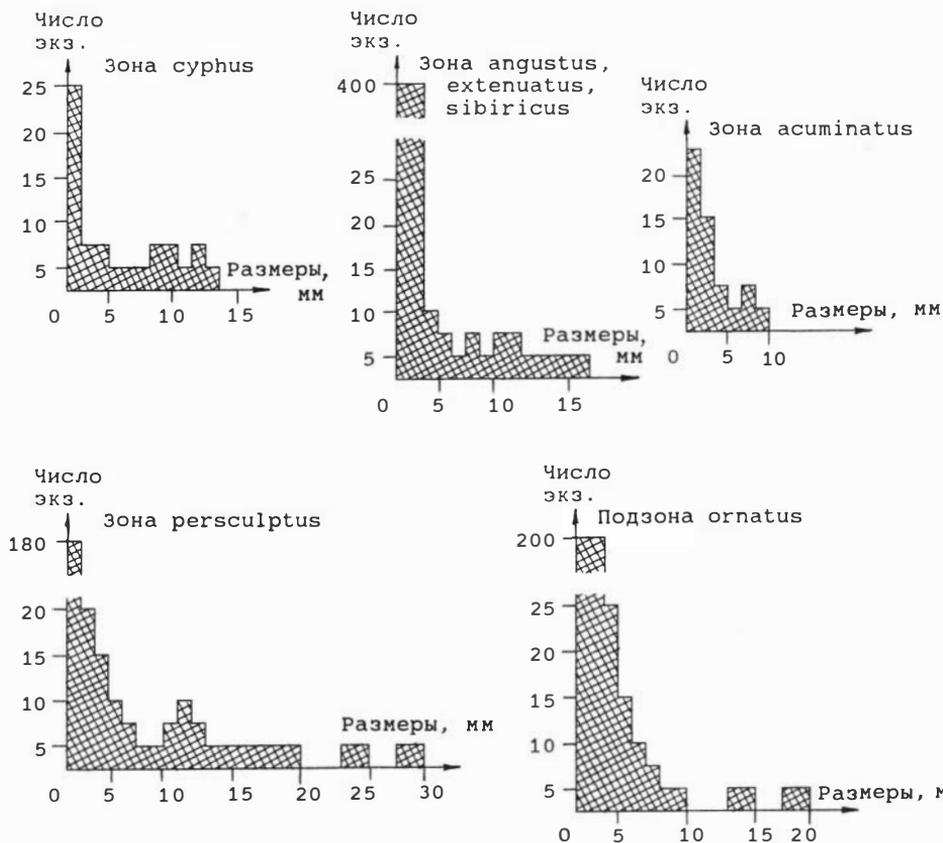


Рис. 21. Распределение числа колоний ашгильских и лландоверийских граптолитов Горного Алтая в зависимости от их размеров (пояснения см. в тексте).

стью для нижнего силура (несколько родов) только условно. Туву, также условно, для нижнесилурийского среза, можно отнести к регионам с родовой монотаксонностью (несколько родов).

Общая видовая политаксонность для ордовика свойственна Горному Алтаю (более 80 видов), Салаиру (более 50 видов), а Сибирская платформа относится к регионам с общей видовой монотаксонностью (около 15 видов).

Для нижнего силура общая видовая политаксонность характерна для Сибирской платформы (более 50 видов), Горного Алтая (более 80 видов). Салаир и Тува для нижнесилурийского стратиграфического интервала, с определенной долей сомнения, обусловленной спорадичностью находок, характеризуются как регионы с общей видовой монотаксонностью (по несколько видов в каждом).

Анализ числа видов в составе отдельных родов и числа подвидов в составе каждого вида корректнее проводить для узких стратиграфических интервалов — в пределах яруса или подъяруса. Такой анализ, проведенный по всем сибирским ордовикско-силурийским граптолитовым комплексам, показал, что происходят постоянные и часто закономерные изменения положения центров видового и подвидового разнообразия на территории Средней Сибири (см. ниже

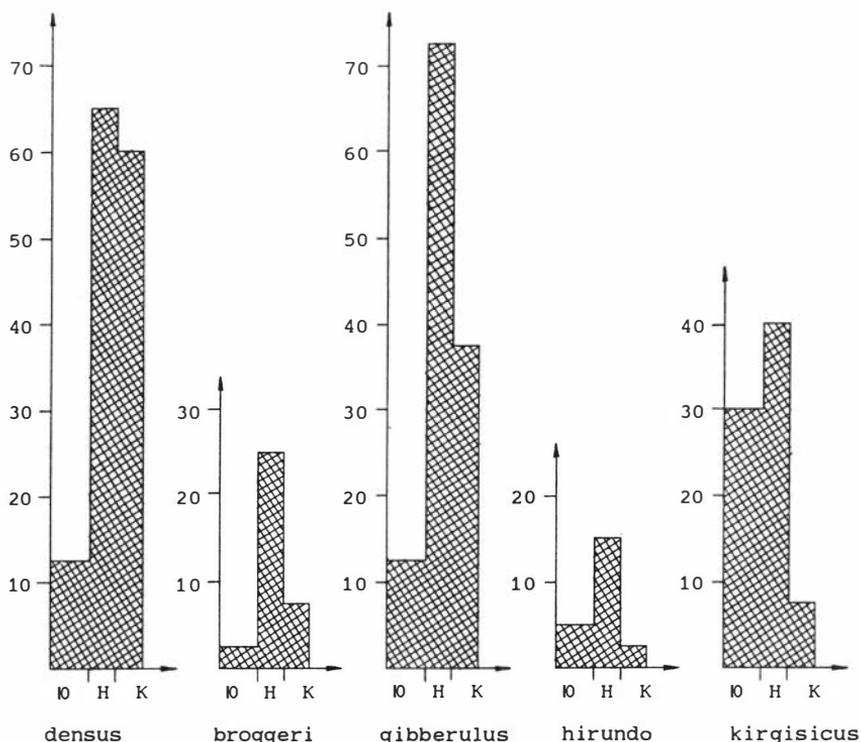


Рис. 22. Распределение числа колоний аренигских и лланвирнских граптолитов Чарышско-Инской зоны Горного Алтая в зависимости от их размеров (пояснения см. в тексте).

„Среднесибирские граптолитовые зоохории“ в гл. 5 „Зоогеографическое районирование...“). В качестве примера центра видового и подвидового разнообразия можно указать северо-западную часть Сибирской платформы, где в лландовери известны пять видов рода *Agetograptus* Obut et Sobolevskaya (*Ag. secundus* Obut et Sobolevskaya, *Ag. primus* Obut et Sobolevskaya, *Ag. zintchenkoae* Obut et Sobolevskaya, *Ag. spiniferus* Obut et Sobolevskaya, *Ag. tenuilongissimus* Obut et Sobolevskaya), четыре вида рода *Demirastrites* Eisel (*Dem. triangulatus* (Harkness), *Dem. pectinatus* (Richter), *Dem. delicatulus* (Elles et Wood), *Dem. urceolus* (Richter)), три вида рода *Campograptus* Obut (*Cam. communis* (Lapworth), *Cam. curtus* Obut et Sobolevskaya, *Cam. elegans* Koren), два вида рода *Hedrograptus* Obut (*Hed. janischewskyi* Obut, *Hed. krivunensis* (Obut)), а также три подвида вида *Coronograptus gregarius* (Lapworth) (*Cor. gregarius gregarius* (Lapworth), *Cor. gregarius minusculus* Obut et Sobolevskaya, *Cor. gregarius arcuatus* Obut et Sobolevskaya), два подвида вида *Hedrograptus janischewskyi* Obut (*Hed. janischewskyi janischewskyi* Obut, *Hed. janischewskyi serus* Obut et Sobolevskaya), два подвида вида *Glyptograptus tamariscus* (Nicholson) (*Gl. tamariscus tamariscus* (Nicholson), *Gl. tamariscus nikolayevi* Obut).

Горный Алтай в лландоверийском веке, так же как и Сибирская платформа, был центром видового разнообразия: шесть видов рода *Rastrites* Barrande (*Rast. longispinus* Perner, *Rast. geinitzi* Törnquist, *Rast. linnaei* Barrande, *Rast. approximatus* Perner, *Rast. richteri* Perner, *Rast. peregrinus* Barrande), четыре

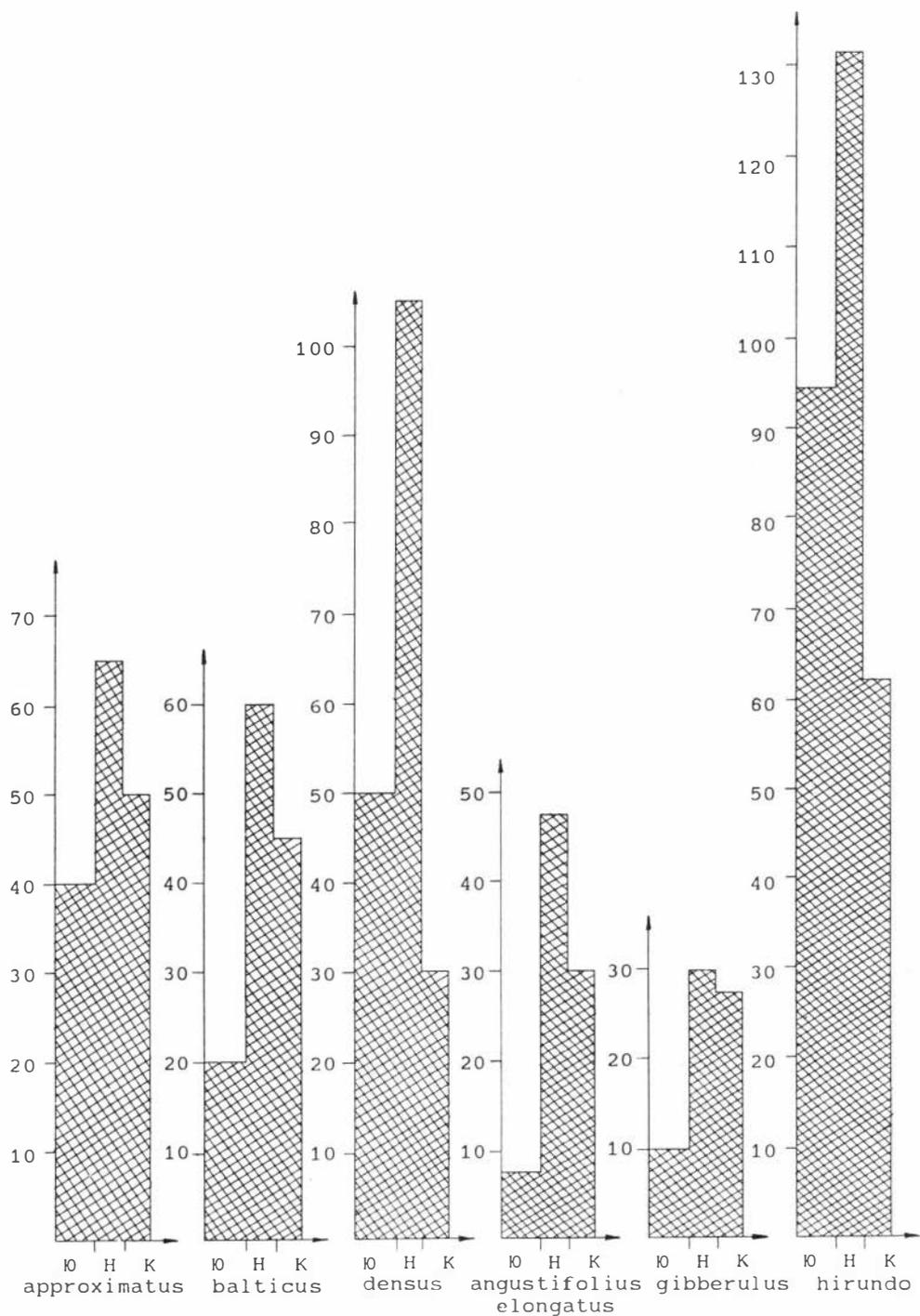


Рис. 23. Распределение числа колоний аренигских граптолитов Уйменско-Ледбедской зоны Горного Алтая в зависимости от их размеров (пояснения см. в тексте).

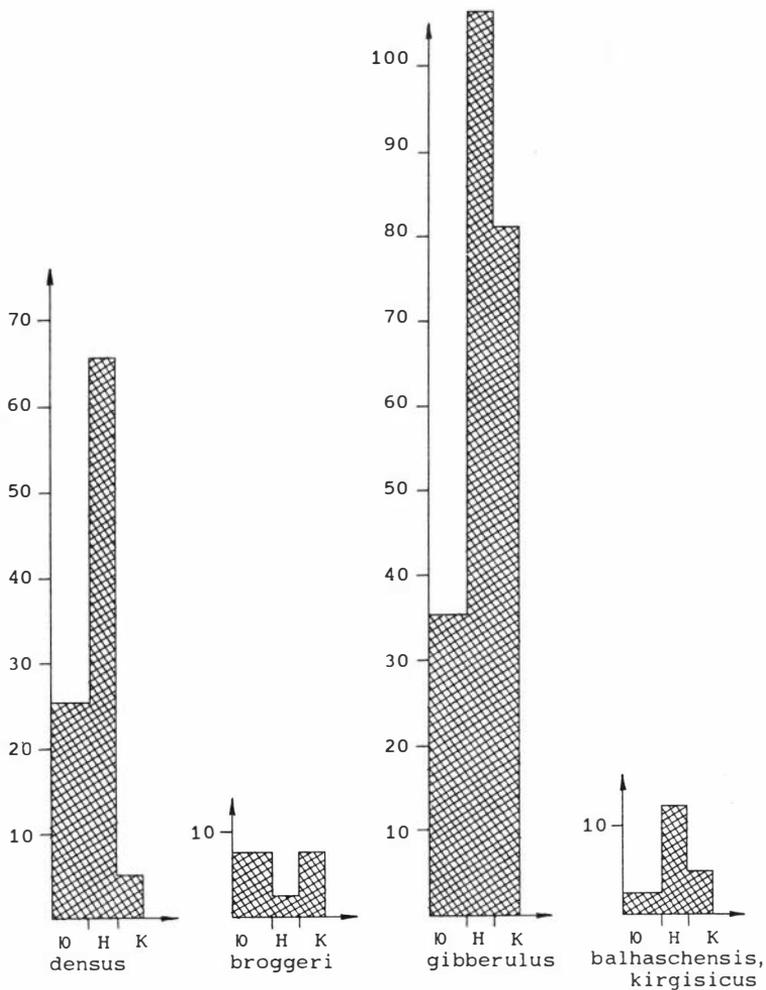


Рис. 24. Распределение числа колоний аренигских и лланвирнских граптолитов Бердско-Ельцовской зоны Салаира в зависимости от их размеров (пояснения см. в тексте).

вида рода *Normalograptus* Legrand (*Nor. normalis* (Lapworth), *Nor. angustus* (Perner), *Nor. scalaris* (Hisinger), *Nor. medius* (Törnquist)), пять видов рода *Demirastrites* Eisel (*Dem. triangulatus* (Harkness), *Dem. pectinatus* (Richter), *Dem. convolutus* (Hisinger), *Dem. delicatulus* (Elles et Wood), *Dem. pribyli* Bouček), три вида рода *Hedrograptus* Obut (*Hed. janischewskyi* Obut, *Hed. krivunensis* (Obut), *Hed. rectangularis* (McCoy)), три вида рода *Coronograptus* Obut et Sobolevskaya (*Cor. angustus* (Obut), *Cor. cyphus* (Lapworth), *Cor. gregarius* (Lapworth)), три вида рода *Oktavites* Levina (*Okt. spiralis* (Geinitz), *Okt. falx* (Suess), *Okt. planus* (Barrande)).

Для Горного Алтая характерно наличие центра видового и подвидового разнообразия и на других возрастных рубежах: аренигско-лланвирнском и карадокско-ашгильском. Для первого интервала можно указать: девять видов

рода *Expansograptus* Bouček et Přibyl (*Ex. suecicus* (Tullberg), *Ex. extensus* (Hall), *Ex. taimyrensis* Obut et Sobolevskaya, *Ex. broggeri* (Monsen), *Ex. constrictus* (Hall), *Ex. hirundo* (Salter), *Ex. jakovlevi* (Keller), *Ex. balhaschensis* (Keller), *Ex. kirgiscus* Obut et Zubitzov), пять видов рода *Isograptus* Moberg (*Is. gibberulus* (Nicholson), *Is. schrenki* Obut et Sobolevskaya, *Is. forcipiformis* (Ruedemann), *Is. hemicyclus* (Harris), *Is. paraboloides* Tzaj), четыре вида рода *Phyllograptus* Hall (*Phyl. anna* Hall, *Phyl. densus* Törnquist, *Phyl. ilicifolius* Hall, *Phyl. rotundatus* Monsen), три вида рода *Eotetragraptus* Bouček et Přibyl (*Eotet. quadribrachiatus* (Hall), *Eotet. harti* (T. S. Hall), *Eotet. aff. headi* (Hall)), три вида рода *Acrograptus* Tzaj (*Acr. balticus* (Tullberg), *Acr. pussilus* (Tullberg), *Acr. cognatus* (Harris et Thomas)). Карадокско-ашгилльский интервал характеризуется 12 видами рода *Climacograptus* Hall (*Cl. longispinus* T. S. Hall, *Cl. hastatus* T. S. Hall, *Cl. brevis* Elles et Wood, *Cl. bicornis* (Hall), *Cl. longifilis* Manck, *Cl. latus* Elles et Wood, *Cl. caudatus* Lapworth, *Cl. antiquus* Lapworth, *Cl. minimus* (Carruthers), *Cl. aff. wilsoni* (Lapworth), *Cl. cf. tubiliferus* Lapworth, *?Cl. extraordinarius* (Sobolevskaya)), пятью видами рода *Dicellograptus* Hopkinson (*Dicel. intortus* Lapworth, *Dicel. ornatus* Elles et Wood, *Dicel. aff. mof-fatensis* (Carruthers), *Dicel. divaricatus* (Hall), *Dicel. cf. anceps* Nicholson), тремя видами рода *Glyptograptus* Lapworth (*Gl. posterus* Koren et Tzaj, *Gl. lorrainensis* (Ruedemann), *Gl. cf. ojsuensis* Koren et Mikhajlova), а также тремя подвидами вида *Cryptograptus tricornis* (Carruthers) (*Cryp. tricornis tricornis* (Carruthers), *Cryp. tricornis insectiformis* Ruedemann, *Cryp. tricornis schaeferi* (Lapworth)).

Таблица 26. Количественный состав и структура ариенигских сообществ граптолитов Горного Алтая и Салаира

Зона, подзона	Число таксонов	Структура сообществ
Уйменско-Лебедская зона Горного Алтая		
<i>hirundo</i>	11	К-М, Н-О, Ю-М
<i>gibberulus</i>	15	К-Ч, Н-Ч, Ю-Р
<i>angustifolius</i>		
<i>elongatus</i>	15	К-Ч, Н-Ч, Ю-Р
<i>densus</i>	6	К-Ч, Н-О, Ю-М
<i>balticus</i>	21	К-Ч, Н-М, Ю-М
<i>approximatus</i>	13	К-М, Н-М, Ю-М
Чарышско-Инская зона Горного Алтая		
<i>hirundo</i>	6	К-Е, Н-Ч, Ю-Р
<i>gibberulus</i>	8	К-Ч, Н-Ч, Ю-Р
<i>broggeri</i>	2	К-Р, Н-Р, Ю-Е
<i>densus</i>	5	К-Ч, Н-Ч, Ю-Р
<i>balticus</i>	9	К-Ч, Н-Ч, Ю-Е
<i>approximatus</i>	2	Н-Е
Бердско-Ельцовская зона Салаира		
<i>gibberulus</i>	14	К-М, Н-О, Ю-Ч
<i>broggeri</i>	9	К-Е, Н-Р, Ю-Р
<i>densus</i>	15	К-Р, Н-М, Ю-Ч
<i>approximatus</i>	?	?

Таблица 27. Количественный состав и структура лландоверийских сообществ граптолитов Горного Алтая и Сибирской платформы

Зона, подзона	Число таксонов	Структура сообществ
Чарышско-Инская зона Горного Алтая		
<i>grandis</i>	15	К-Е, Н-М, Ю-Р
<i>griestonensis</i>	11	Н-Ч
<i>turriculatus</i>	9	К-Р, Н-Р, Ю-Е
<i>guerichi</i>	22	К-Е, Н-М, Ю-Ч
<i>halli</i>	7	К-Е, Н-Р, Ю-Е
<i>sedgwicki</i>	9	К-Р, Н-Ч
<i>convolutus</i>	24	Г-Е, К-Ч, Н-Ч, Ю-Р
<i>triangulatus</i>	31	Г-Р, К-Ч, Н-О, Ю-Р
<i>cyphus</i>	17	Н-Ч, Ю-Ч, С-Ч
<i>extenuatus</i>	20	Н-М, Ю-Р, С-О
<i>acuminatus</i>	14	Н-Ч, Ю-М, С-О
<i>persculptus</i>	9	Н-Ч, Ю-М, С-О
Сибирская платформа		
верхи <i>exiguus</i>	2	К-Е, Н-М, Ю-Р
низы <i>exiguus</i>	3	К-Е, Н-М, Ю-Р
<i>cometa</i>	6	К-Е, Н-Ч, Ю-Р
<i>triangulatus</i>	36	Г-Р, К-Ч, Н-О, Ю-О, С-О
<i>sandersoni</i>	8	К-Р, Н-М, Ю-Р
<i>sibiricus</i>	12	К-М, Н-О, Ю-М
<i>acuminatus</i>	7	Н-Ч, Ю-М

Таблица 28. Количественный состав и структура ордовикских сообществ граптолитов Уйменско-Лебедской зоны Горного Алтая

Свита	Число таксонов	Структура сообществ
Гурьяновская	2	Н-Р, Ю-Е
Карасинская	8	К-Ч, Н-М, Ю-Ч
Тулойская	45	К-О, Н-О, Ю-О
Ишпинская	3	К-Е, Н-Р, Ю-Е

Несколько меньшим, чем у граптолитовых ассоциаций Горного Алтая, видовым разнообразием в аренигско-лланвирнском интервале обладали ассоциации граптолитов Салаира: десять видов рода *Expansograptus* Bouček et Příbyl (*Ex. suecicus* (Tullberg), *Ex. extensus* (Hall), *Ex. taimyrensis* Obut et Sobolevskaya, *Ex. broggeri* (Monsen), *Ex. constrictus* (Hall), *Ex. hirundo* (Salter), *Ex. jakovlevi* (Keller), *Ex.*

balhaschensis (Keller), *Ex. kirgiscus* Obut et Zubtzov, *Ex. sparsus* (Hopkinson)), пять видов рода *Isograptus* Moberg (*Is. gibberulus* (Nicholson), *Is. victoriae* Harris, *Is. forcipiformis* (Ruedemann), *Is. hemicyclus* (Harris), *Is. paraboloides* Tzaj). Однако в отличие от Горного Алтая, Салаир был и центром подвидового разнообразия на аренигско-лланвирнском уровне: два подвида вида *Phyllograptus anna* Hall (*Phyl. anna anna* Hall, *Phyl. anna longus* Ruedemann), два подвида вида *Phyl. densus* Törnquist (*Phyl. densus densus* Törnquist, *Phyl. densus opulentus* Monsen), два подвида вида *Expansograptus suecicus* (Tullberg) (*Ex. suecicus suecicus* (Tullberg), *Ex. suecicus robustus* (Monsen)), два подвида вида *Orthograptus calcaratus* (Lapworth) (*Orth. calcaratus acutus* (Elles et Wood), *Orth. calcaratus priscus* (Elles et Wood)).

Связь структур граптолитовых ассоциаций с абиотическими факторами среды

Характер связей с фаціальными особенностями граптолитсодержащих пород. Наличие закономерных связей граптолитовых сообществ с фаціальными особенностями пород было установлено на самых ранних стадиях изучения граптолитов. Уже в прошлом веке возник термин „граптолитовые сланцы“, подчеркивающий приуроченность граптолитов к тонким терригенным осадкам. Было обращено внимание на то, что граптолиты встречаются только в терригенных осадках и практически не обнаруживаются в карбонатных [Lapworth, 1897]. Позднее оказалось, что и в карбонатных породах можно встретить остатки граптолитов, правда, в значительно меньших количествах, чем в терригенных толщах. Р. Дж. Росс [Ross, 1961] предполагал, что отсутствие граптолитов в карбонатных породах, возможно, объясняется наличием в таких породах значительного числа бактерий, способных полностью разрушать рабдосомы граптолитов. Однако препарирование карбонатных пород с применением современных методов растворения в активных средах дало примечательные результаты. Оказалось, что в карбонатных породах могут встречаться граптолиты в достаточно больших количествах [Kozłowski, 1949a, 1962, 1963; Urbanek, 1958, 1963, 1966, 1970; Цегельнюк, 1976]. Анализ распространения граптолитов в терригенных и карбонатных фациях показал, что в обстановках накопления карбонатов формируются более бедные по разнообразию таксономического состава комплексы граптолитов и с несколько иным набором таксонов [Erdtmann, 1976b].

Все же в некоторых регионах, например в Сибири, граптолиты или практически отсутствуют в карбонатных породах, или крайне редки, что подтверждается „проверкой“ методами химического препарирования. Вероятно, причины такой несовместимости карбонатных пород и граптолитовых сообществ заключались в комплексном воздействии химических и биологических факторов среды (см. следующие части этой главы). На Сибирской

платформе ордовикские граптолиты встречаются относительно редко, что, возможно, ограничивается присутствием значительного количества карбонатных пород. При этом для тремадокского и аренигского уровней, где граптолиты встречаются в известняках и мергелях, они представлены единичными экземплярами дендроидных, преимущественно бентосных форм, значительная часть из которых является или эндемичными для Сибири, или ограниченно распространенными в небольшом числе регионов формами. На уровне лландейло и карадока граптолиты на Сибирской платформе найдены в аргиллитах и алевролитах. Хотя они также характеризуются редкими экземплярами, среднеордовикские их комплексы состоят из планктонных широко распространенных форм граптолоидей. Аналогичная картина наблюдается и для силура Тувы, где единичные дендроидные бентосные формы найдены в верхнелландоверийско-венлокских известняках; в то время как, глобально распространенные планктонные сообщества граптолоидей известны из лландоверийских алевролитовых толщ.

Среди терригенных пород характер связей граптолитовых сообществ может быть проанализирован по отношению к грубой градации состава обломков (поли-, олиго- и мономиктовый), к преобладающему составу первичного цемента (карбонатный, глинистый, кремнистый), а также к размерности обломков (псефиты, псаммиты, алевроиты, пелиты).

На алтайском материале по отношению к составу обломков устанавливается определенная закономерность прямой зависимости общей численности экземпляров рабдосом в граптолитовых сообществах от степени полимиктовости обломочных пород. Наблюдаемая с низов ордовика к середине силура тенденция возрастания роли химических процессов выветривания в областях сноса материала отражалась на общем снижении полимиктовости осадков в рассматриваемый период [Сенников и др., 1988]. Так как на фоне постоянного снижения полимиктовости происходили некоторые скачки возрастания и падения этого параметра пород, то фиксируются также и резкие изменения структуры граптолитовых сообществ. При повышении полимиктовости возрастала общая численность экземпляров рабдосом, развивались самые различные возрастные стадии колоний, таксономический состав был разнообразным. В соответствии со снижением полимиктовости (вплоть до мономиктовых кварцевых песчаников) сокращалась численность экземпляров рабдосом, преимущественное развитие получали какие-либо одни возрастные стадии колоний, таксономический состав обеднялся.

Размерность обломков не являлась определяющей для структуры граптолитовых сообществ. Обстановка накопления псефитов (гравелитов и конгломератов) в Алтайском палеобассейне относилась к достаточно редко встречающимся прибрежным фациям и была неблагоприятна для жизни граптолитов. Для псаммитов, алевроитов и пелитов можно указать, что на юге Средней Сибири граптолитовые сообщества встречаются во всей гамме таких обломочных терригенных пород — от крупно-среднезернистых песчаников до глинистых сланцев. Максимальное число находок граптолитов (более 70 %) приурочено к мелко-среднезернистым песчаникам и алевролитам. Каких-либо закономерностей в характере изменения общего количества экземпляров рабдосом, числа таксонов и возрастных стадий колоний в зависимости от размеров обломков граптолитосодержащих терригенных пород на алтайском материале не отмечается.

В отношении состава первичного цемента обломочных пород можно отметить, что наименьшее число находок граптолитов фиксируется в породах с карбонатным цементом. В таких породах содержится малое число колоний средних размеров, представленных таксономически однородными (три—пять

видов) комплексами. В породах с глинистым цементом сконцентрировано до 80 % всех находок граптолитов на юге Средней Сибири. Колонии представлены самыми различными возрастными стадиями, а таксономический состав наиболее разнообразен (до нескольких десятков видов на одном возрастном срезе). Терригенные породы с кремнистым цементом содержат среднее количество таксонов (пять—семь, редко до десяти видов), а в составе сообществ по возрастным стадиям колоний могут преобладать (до 90 %) или юные (или отдельные сикулы), или средние, или крупные (гигантские) формы.

Влияние общего геохимического состава обломков и цемента граптолитсодержащих пород на структуру граптолитовых сообществ рассмотрено в следующей части этой главы.

Взаимоотношения с геохимическими параметрами граптолитсодержащих пород. Вопросами геохимии граптолитсодержащих пород стали заниматься сравнительно недавно [Horstig, 1952; Маркова и др., 1969; Акульшина и др., 1973; Berry, Wilde, 1978; Богородская, Маркова, 1981; Wilde, Berry, 1986; Orth et al., 1986; Storch, 1986a; Fu Lipu, Song Lisheng, 1986; Сенников, 1988, 1990b, 1991; Storch, Pasava, 1989; Wang Xiaofeng, Chai Zhifang, 1989; Wilde et al., 1989; Fang Yiting et al., 1990, 1992]. В большинстве перечисленных работ основное внимание уделено вопросам изучения собственно геохимического состава граптолитовых толщ, батиметрии районов формирования последних в палеобассейнах, отличий геохимического состава граптолитсодержащих пород от состава других толщ. Анализ закономерностей изменений структур и состава граптолитовых сообществ в связи с эволюцией геохимического состава граптолитсодержащих толщ рассматривается еще далеко не достаточно.

Здесь следует отметить, что автор пока не склонен прямолинейно увязывать весь характер вариаций геохимических ассоциаций в осадках (к тому же при наличии постседиментационных преобразований) с перестройками внутри планктонных сообществ морских организмов. Весьма вероятно, что некоторые химические особенности состава морской воды, заметно влияющие на состав и структуру граптолитовых сообществ, вступив в сложные геохимические связи с элементами осадков, могут проявляться недостаточно ярко и не вполне четко выявляться при изучении химического состава граптолитсодержащих толщ. В то же время, несомненно, что между геохимическими ассоциациями пород осадочных толщ и характером взаимоотношений внутри планктонных граптолитовых сообществ должны были существовать определенные, возможно, и косвенные связи. Характер таких связей мог проявляться как для ограниченной палеоакватории (например, для палеозоогеографического района), так и для более обширных водных пространств (например, для региона или провинции), а также и в различные по продолжительности отрезки геологического времени.

К сожалению, автору не удалось провести весь необходимый комплекс биогеохимических исследований: а) геохимический состав организмов, точнее остатков их экзоскелета — рабдосом; б) геохимические параметры среды осадконакопления за время существования граптолитовых сообществ; в) анализ геохимических изменений в постседиментационное время [Барсков, 1988]. Приходится признавать, что имеющийся материал только по параметрам граптолитсодержащих пород может нести информацию предварительного характера и в дальнейшем должен быть переоценен. В настоящее время автор располагает данными по термическому, литологическому, химическому, полуколичественному спектральному анализам и по содержанию органического углерода по материалам из ордовика Горного Алтая, из силура Сибирской платформы и Горного Алтая. Образцы анализировались в химико-аналитических лабораториях ГГП „Запсибгеология“, СНИИГГиМС и Института

геологии СО РАН. Большинство выборок образцов для последующих анализов были отобраны непосредственно (в некоторых случаях одновременно с полевым сбором фаунистических остатков, в других — в камеральный период при препарировании фауны) из слоев с граптолитами. Часть выборок взята из других прослоев анализируемых геологических тел — свит или толщ. Последнее обстоятельство также способно несколько завуалировать общую картину связей биотических и абиотических компонентов палеосреды. При анализе проб выявлено различное содержание 31 элемента, некоторые из них (например, Li, Sb, Mo, La) были зафиксированы только в отдельных пробах и поэтому к последующему рассмотрению не привлекались. Содержание других элементов (например, малые концентрации Y, Sn, Be) на отдельных возрастных рубежах сохранялось достаточно выдержанным, поэтому было бы не корректно коррелировать такие незначительные изменения с характером перестроек биотических параметров граптолитовых сообществ. Кремний, содержание которого часто очень значительное, хотя и вовлекался в рассмотрение, все же не может являться достоверным показателем химических параметров палеосреды, так как его не принято включать в основной солевой состав морской воды из-за его биогенной природы [Тихий океан, 1982].

При анализе „граптолитовых“ биотических компонентов ордовикских палеоэкосистем в Уйменско-Лебедской структурно-формационной зоне Горного Алтая по значительному числу таксонов (45) и по обилию экземпляров колоний особо выделяется тулойская свита (см. табл. 28), в породах которой содержатся (по отношению к породам всех других свит рассматриваемой структурно-формационной зоны) пониженные количества K_2O , MnO , TiO_2 , CaO , Fe_2O_3 и повышенное SiO_2 (табл. 29).

Комплексы граптолитов ишпинской свиты состоят из малого числа таксонов (3) при малочисленности экземпляров рабдосом (см. табл. 28). В породах этой свиты наблюдается (по отношению к породам всех других свит Уйменско-Лебедской зоны) повышенное содержание Na_2O , CaO , Fe_2O_3 и пониженное количество Al_2O_3 , MgO (см. табл. 29).

Карасинская свита характеризуется незначительным количеством таксонов граптолитов (8) и немногочисленностью экземпляров колоний (см. табл. 28). В составе ее пород наблюдается (по отношению к породам всех других свит Уйменско-Лебедской зоны) повышенное содержание K_2O , MnO , TiO_2 , Al_2O_3 , MgO и пониженное количество SiO_2 (см. табл. 29).

Суммируя данные по свитам Уйменско-Лебедской зоны, нужно подчеркнуть, что для пород тулойской свиты, имеющей большой таксономически богатый комплекс граптолитов и обилие различных по размерам экземпляров

Таблица 29. Химический состав терригенных пород ордовикских толщ Уйменско-Лебедской зоны Горного Алтая, %

Свита	Состав проб	Na_2O	K_2O	SiO_2	MnO	TiO_2	Al_2O_3	MgO	CaO	Fe_2O_3	Плп	Сумма
Карасинская	Алев-ролиты	1,03	3,13	56,0	0,11	1,04	18,31	3,2	1,66	8,33	7,51	100,32
Тулойская	Алев-ролиты	1,02	2,23	59,3	0,05	0,92	18,10	2,8	1,16	7,47	7,05	100,10
Ишпинская	Песчаники	1,81	2,33	58,0	0,08	0,97	17,40	2,8	1,90	8,70	6,18	100,17

Таблица 30.

Химический состав алевролитов аренигских зон
Уйменско-Лебедской зоны Горного Алтая, %

Зона, подзона	Na ₂ O	K ₂ O	SiO ₂	MnO	TiO ₂	Al ₂ O ₃	MgO	CaO	Fe ₂ O ₃	Пп.	Сумма
hirundo	1,15	2,58	58,0	0,06	1,01	17,8	3,4	0,7	8,3	6,92	99,92
gibberulus	0,67	2,33	65,0	0,03	0,9	16,0	2,2	0,6	6,3	6,56	100,59
angustifolius elongatus	1,18	2,5	58,0	0,04	0,99	20,0	3,0	0,7	7,35	6,16	99,92
densus	0,38	2,75	58,5	0,02	1,04	18,2	3,0	1,0	8,0	7,6	100,49
balticus	1,1	2,0	61,0	0,02	0,83	17,1	3,0	0,9	7,0	7,6	100,6
approximatus	1,2	1,78	58,7	0,06	0,83	18,6	2,5	1,9	7,33	7,23	99,86

колоний, характерно повышенное содержание SiO₂ и пониженное количество K₂O, MnO, TiO₂. В то же время в породах карасинской и ишпинской свит, заключающих малочисленные по количеству таксонов граптолитов и числу экземпляров их рабдосом комплексы, отмечается пониженное содержание SiO₂ и повышенное K₂O, MnO, TiO₂.

При рассмотрении материалов из Уйменско-Лебедской зоны на уровне зональных подразделений аренига наблюдается более сложная картина (см. табл. 26, 30). В породах подзоны balticus зоны densus, включающих таксономически богатый (21) комплекс граптолитов, при сравнительно высокой численности экземпляров зафиксировано (по сравнению с породами других аренигских зон Уйменско-Лебедской зоны) пониженное содержание MnO, TiO₂. В составе пород подзоны densus зоны densus (6 таксонов) и подзоны hirundo зоны gibberulus (11 таксонов) при малочисленности таксонов, на фоне значительного числа экземпляров содержится (по сравнению с породами других аренигских зон Уйменско-Лебедской зоны) повышенное количество TiO₂, K₂O, MgO, Fe₂O₃, а в подзоне densus, кроме того, и минимальное содержание Na₂O. Для пород подзоны gibberulus зоны gibberulus, имеющих достаточно высокое число таксонов (15) и число экземпляров колоний, характерно (по сравнению с породами других аренигских зон Уйменско-Лебедской зоны) повышенное количество SiO₂ и пониженное Fe₂O₃.

Среди биологических компонентов палеоэкосистем по материалам из Чарышско-Инской структурно-формационной зоны Горного Алтая обращает на себя внимание значительное число таксонов в свите Вторых Утесов (70) при обилии нормальных и юных форм, а также наличии гигантских колоний (табл. 31). В породах свиты Вторых Утесов зафиксировано повышенное (по отношению к породам всех других свит Чарышско-Инской зоны) содержание SiO₂, TiO₂, Al₂O₃ (табл. 32); Cu, а также Mg (кроме пород буровлянской толщи) и Na (за исключением пород чесноковской свиты) (табл. 33, 34). При этом количество CaCO₃ в алевролитах свиты Вторых Утесов является пониженным (кроме алевролитов бугрышихинской свиты) (табл. 35).

В сыроватинской свите также имеется значительное (30) число таксонов при обилии нормальных колоний (см. табл. 31). В породах этой свиты наблюдается повышенное (по отношению к породам всех других свит Чарышско-Инской зоны) количество Na₂O (см. табл. 32); K, Ti (см. табл. 33, 34), а также повышенное содержание в алевролитах CaCO₃ (см. табл. 35). По отношению к породам свиты Вторых Утесов в породах сыроватинской свиты большее содер-

жание Ca (в 1,5 раза), K, Si, Mn, Sr; меньшее содержание Na, Mg, Fe, Al, Ti, Ni, Zr, Ba, Cu (см. табл. 34). Дополнительно надо указать, что именно для обстановок осадконакопления свиты Вторых Утесов и сыроватинской свиты отмечены [Акульшина и др., 1973] опреснение водной среды и присутствие очень близкого берега.

В ханхаринской свите присутствует среднее число (27) таксонов при обилии нормальных и юных форм (см. табл. 31). В породах этой свиты наблюдается повышенное (по отношению к породам всех других свит Чарышско-Инской зоны) количество SiO_2 (см. табл. 32), а также отдельно для известняков повышенное содержание Mn, Sr (см. табл. 33, 34) при пониженном количестве MgO , Fe_2O_3 , Al_2O_3 , TiO_2 , K_2O (см. табл. 32).

Бугрышихинская свита характеризуется средним числом таксонов (25) на фоне обилия нормальных форм (см. табл. 31). Для пород данной свиты отмечается повышенное (по отношению к породам всех других свит Чарышско-Инской зоны) количество Fe_2O_3 , а также повышенное (за исключением пород свиты Вторых Утесов) содержание Al_2O_3 , Na_2O ; параллельно с этим пониженное количество CaCO_3 , MnO (см. табл. 32, 35). Для полатинской свиты, содержащей минимальное число таксонов (5) и единичные экземпляры колоний (см. табл. 31), в известняках фиксируется пониженное (по отношению к известнякам всех других свит Чарышско-Инской зоны) количество CaO, CaCO_3 , а в алевролитах (по отношению к алевролитам всех других свит Чарышско-Инской зоны) — повышенное содержание Fe (см. табл. 33—35).

Таблица 31. Количественный состав и структура ордовикско-силурийских сообществ граптолитов Чарышско-Инской зоны Горного Алтая

Свита (толща)	Число таксонов	Структура сообществ
Чесноковская	16	К-Е, Н-М, Ю-Е
Полатинская	5	Н-Е, Ю-Е
Сыроватинская	30	К-Р, Н-О, Ю-Р
Вторых Утесов	70	Г-Р, К-Ч, Н-О, Ю-О
Орловская (буровлянская)	8	К-Е, Н-М, Ю-Р
Ханхаринская	27	К-М, Н-О, Ю-О
Бугрышихинская	25	К-Ч, Н-М, Ю-Е
Воскресенская	24	К-М, Н-О, Ю-Ч

Таблица 32. Химический состав алевролитов ордовикско-силурийских толщ Чарышско-Инской зоны Горного Алтая, %

Свита	Na_2O	K_2O	SiO_2	MnO	TiO_2	Al_2O_3	MgO	CaO	Fe_2O_3	Плп.	Сумма
Чесноковская	1,04	2,79	58,5	0,19	0,87	16,1	5,1	1,65	7,8	6,33	100,37
Сыроватинская	2,08	1,76	55,0	0,15	0,85	15,42	3,66	6,1	7,15	8,22	100,39
Вторых Утесов	1,38	2,38	59,27	0,11	0,98	17,18	4,13	1,84	7,83	5,27	100,37
Ханхаринская	1,45	1,02	60,0	0,11	0,57	9,73	2,28	10,4	4,57	10,0	100,13
Бугрышихинская	1,78	2,17	57,5	0,08	0,91	16,41	3,58	3,86	7,84	6,14	100,27

Таблица 33.

Среднее содержание элементов в ордовикских толщах
Чарышко-Инской зоны Горного Алтая, г/т

Элемент	Буровлянская толща		Ханхаринская свита		Бугрышихинская свита	Воскресенская свита
	Алевролиты	Известняки	Алевролиты	Известняки	Алевролиты	Алевролиты
K	<3000	-	10073	-	9080	<3000
Na	43333	1124	42366	7512	44017	30000
Ca	13889	>100000	26641	>100000	203357	80000
Mg	67777	13225	31951	13795	33133	8000
Fe	60000	10086	57073	17397	62333	42000
Al	57778	3944	43171	12171	49667	5000
Si	100000	13099	84634	39342	90333	94000
Mn	656	691	715	1577	750	1010
Ti	6111	465	4537	1206	5580	4320
Ni	76,7	6,5	46,1	8,5	59,0	67,0
Zr	256,0	54,8	245,0	90,1	200,0	310,0
Ba	578,0	91,5	380,0	120,0	590,0	560,0
Sr	256,0	496,0	184,0	603,0	50,0	120,0
Cu	40,0	10,7	41,0	16,5	30,0	40,0

В составе комплексов граптолитов буровлянской толщи орловской свиты малое число таксонов (8) граптолитов и незначительное количество их экземпляров (см. табл. 31). Для пород буровлянской толщи отмечается повышенное (по отношению к породам всех других свит Чарышко-Инской зоны) количество Ti, Ni, Al, Si, CaO на фоне пониженного содержания K, Mn и некоторых других элементов и оксидов (см. табл. 33, 34).

Суммируя данные по всем свитам Чарышко-Инской зоны Горного Алтая, можно отметить следующее. В породах свит, имеющих большое таксономическое разнообразие граптолитов

Таблица 34. Среднее содержание элементов
в силурийских толщах Чарышко-Инской зоны
Горного Алтая, г/т

Элемент	Свита			
	Чесноковская	Полатинская	Сыроватинская	Вторых Утесов
	Алевролиты	Алевролиты	Алевролиты	Алевролиты
K	21285	-	21700	17617
Na	58571	25730	35818	46000
Ca	45714	>100000	55591	39100
Mg	35714	20800	35045	45000
Fe	61429	27867	52273	57667
Al	45714	22300	32136	33000
Si	95714	57800	85000	80333
Mn	-	-	1245	1110
Ti	-	-	4682	5533
Ni	-	-	46,2	50,7
Zr	-	-	221,4	249
Ba	-	-	336,4	357
Sr	-	-	377	217
Cu	-	-	39,3	41,3

Вторых Утесов, сыроватинская, ханхаринская, бугрышихинская), фиксируется повышенное содержание Na₂O, Mn, а в породах свит с небольшим таксономическим разнообразием (полатинская свита) — пониженное содержание Na.

Рассмотрение ордовикских (арениг) и силурийских (лландовери) материалов по Чарышко-Инской структурно-формационной зоне на зональном уровне (см. табл. 26, 27) позволяет отметить следующую закономерность. В породах подзоны balticus зоны densus аренига с относительно богатым комплексом (9 таксонов) граптолитов (см. табл. 26) наблюдается несколько повышенное (по отношению к

Таблица 35.

Состав ордовикско-силурийских толщ
Чарышско-Инской зоны Горного Алтая, %

Свита (толща)	Состав проб	Анализы	
		термический	термический и литологический
		CaO	CaCO ₃
Чесноковская	Алевролиты	-	28,8
Полатинская	Известняки	41,6	74,6
Сыроватинская	Алевролиты	-	56,0
	Известняки	43,1	77,0
Вторых Утесов	Алевролиты	-	21,0
(Буровлянская) Орловская	Алевролиты	52,8	24,0
	Известняки	-	95,6
Ханхаринская	Алевролиты	-	24,2
	Известняки	48,1	86,4
Бугрышихинская	Алевролиты	-	18,2
	Известняки	50,8	90,9
Воскресенская	Алевролиты	-	23,7
	Известняки	46,5	76,0

породам других аренигских зон Чарышско-Инской зоны) содержание Pb, V и пониженное Ni, Cu, Zn, Cr (табл. 36). В породах среднеландоверийской зоны *triangulatus*, содержащих максимальное число таксонов (31), представленных обильным числом нормальных и крупных форм с присутствием гигантских (см. табл. 27), фиксируется несколько повышенное (по отношению к породам других лландоверийских зон Чарышско-Инской зоны) содержание SiO₂, Fe₂O₃ (табл. 37). В породах нижнеландоверийской зоны *surplus*, заключающих средние по численности таксонов сообщества граптолитов с частыми сиккулами, юными, нормальными формами (см. табл. 27) содержится максимальное (по отношению к породам других лландоверийских свит Чарышско-Инской зоны) содержание MnO, TiO₂, Al₂O₃, Fe₂O₃ и пониженное количество CaO (см. табл. 37). Породы верхнеландоверийской зоны *sedgwicki* с малым числом таксонов и средним количеством их экземпляров (см. табл. 27) характеризуются максимальным (по отношению к породам других лландоверийских зон Чарышско-Инской зоны) содержанием Na₂O, CaO и минимальным содержанием Fe₂O₃, Al₂O₃, SiO₂ (см. табл. 37).

Объединяя данные по всему Горному Алтаю (Уйменско-Лебедская и Чарышско-Инская структурно-формационные зоны), можно наблюдать на протяжении от тремадока к верхнему лландовери тенденцию повышения со-

Таблица 36. Среднее содержание элементов в аренигских алевролитах воскресенской свиты в Чарышско-Инской зоне Горного Алтая, %

Элемент	Подзона	
	<i>densus</i>	<i>balticus</i>
Mn	0,1	0,1
Ti	0,5	0,5
Ni	0,005	0,003
Ba	-	0,02
Cu	0,005	0,002
Pb	0,0007	0,001
Zn	0,01	0,007
Co	0,003	0,001
V	0,007	0,01
Cr	0,005	0,002
B	0,002	0,002

Таблица 37.

Химический состав алевролитов лландовери
Чарышско-Инской зоны Горного Алтая, %

Зона, подзона	Na ₂ O	K ₂ O	SiO ₂	MnO	TiO ₂	Al ₂ O ₃	MgO	CaO	Fe ₂ O ₃	Ппп.	Сумма
<i>grandis</i>	1,04	2,79	58,5	0,20	0,87	16,10	5,10	1,65	7,80	6,33	99,88
<i>griestonensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>turriculatus</i>	1,71	2,33	56,0	0,06	0,97	16,60	4,40	3,20	8,10	6,60	99,97
<i>guerichi</i>	2,13	1,85	56,5	0,20	0,94	16,05	3,87	4,35	7,50	7,03	100,42
<i>halli</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>sedgwicki</i>	2,33	1,00	51,0	0,12	0,54	13,00	2,50	12,5	5,50	12,2	100,69
<i>convolutus</i>	1,64	2,41	58,2	0,08	0,97	17,1	4,76	2,82	8,11	4,04	100,13
<i>triangulatus</i>	1,24	2,30	60,7	0,12	0,93	15,93	4,77	1,57	8,12	4,83	100,51
<i>cyphus</i>	1,81	2,33	55,5	0,24	1,15	19,95	5,00	0,75	8,76	4,90	100,39
<i>extenuatus</i>	1,05	2,15	62,0	0,03	0,89	16,75	2,50	1,17	6,70	6,99	100,23
<i>acuminatus</i>	1,54	2,66	57,0	0,15	1,08	18,82	3,95	2,83	7,77	4,60	100,40
<i>persculptus</i>	1,15	2,50	60,0	0,06	1,00	15,83	3,75	1,15	7,90	7,38	99,72

держания в породах K₂O и других оксидов и элементов. При этом достаточно определенно прослеживается обратная связь между числом таксонов в комплексах свит (или зон) и содержанием в породах MnO и TiO₂. При обилии таксонов граптолитов (тулойская, ханхаринская, бугрышихинская и другие свиты, а также соответствующие зоны — подзона *balticus* зоны *densus*, зона *triangulatus*) отмечается пониженное содержание MnO, TiO₂. В то же время в породах свит с малым числом таксонов граптолитов (карасинская, чесноковская и другие свиты, а также соответствующие зоны — подзона *densus* зоны *densus*, подзона *hirundo* зоны *gibberuluis*, зона *cyphus*) содержится повышенное количество MnO, TiO₂.

Материалы по лландовери Норильского района Сибирской платформы (см. табл. 27) показывают следующую закономерность. Породы зоны *triangulatus*, заключающие наибольшее число таксонов (36), представленных обильными количествами сикул юных и нормальных форм, с присутствием крупных и гигантских форм (см. табл. 27), характеризуются максимальным (по отношению к породам других зон Норильского района) содержанием Na₂O при минимальном содержании MnO, TiO₂, MgO (табл. 38). Что особенно характерно, так это резко большее (в 3—100 раз) содержание органического углерода (табл. 39). Породы верхней части зонального уровня *exiguus*, *nodifer* (коррелируется с уровнем зон *turriculatus* — *guerichi*), заключающие минимальное (по отношению к породам других лландоверийских зон Норильского района) число таксонов (2) граптолитов при их незначительной численности (см. табл. 27), характеризуются максимальным количеством K₂O и минимальным содержанием Na₂O, Fe₂O₃ (см. табл. 38) и минимальным количеством органического углерода (см. табл. 39). Породы нижней части зонального уровня *exiguus*, *nodifer* (коррелируется с уровнем зоны *sedgwicki*), также имеющие малое

Таблица 38. Химический состав алевролитов лландовери Норильского района
Сибирской платформы, %

Зона, уровень	Na ₂ O	K ₂ O	SiO ₂	MnO	TiO ₂	Al ₂ O ₃	MgO	CaO	Fe ₂ O ₃	Ппп.	Сумма
верхи <i>exiguus</i>	0,19	3,83	39,2	0,064	0,63	11,70	2,82	18,8	4,48	15,5	97,21
низы <i>exiguus</i>	0,31	2,91	36,0	0,078	0,68	11,50	3,25	20,5	5,15	19,5	99,88
<i>cometa</i>	0,28	2,27	31,0	0,077	0,50	9,50	3,15	24,5	4,65	23,4	99,33
<i>triangulatus</i>	0,55	2,34	36,9	0,052	0,39	10,21	2,78	16,4	5,52	21,4	96,54
<i>sandersoni</i>	0,45	3,40	52,0	0,078	0,45	12,90	3,55	6,20	6,85	13,7	99,58

Таблица 39. Среднее содержание органического углерода в лландоверийских алевролитах Сибирской платформы и Горного Алтая, %

Сибирская платформа
(Норильский район)

Зона, уровень	C _{орг.}
верхи <i>exiguus</i>	0,044
низы <i>exiguus</i>	0,075
<i>cometa</i>	0,055
<i>triangulatus</i>	3,840
<i>sandersoni</i>	1,850

Горный Алтай
(Чарышко-Инская зона)

Свита	Нерастворимый остаток	C _{орг}
Сыроватинская	74,23	0,14
Вторых Утесов	74,38	0,15

число (3) таксонов при их средней численности (см. табл. 27), содержат максимальное (по отношению к породам других зон Норильского района) количество MnO, TiO₂, MgO (см. табл. 38). Породы зонального уровня *sandersoni* (коррелируется с уровнем зоны *surphus*) с небольшим числом таксонов при средней численности их экземпляров (см. табл. 27) содержат максимальное (по отношению к породам других лландоверийских зон Норильского района) количество Fe₂O₃, Al₂O₃ и минимальное CaO (см. табл. 38).

Обобщая данные по Норильскому району, следует отметить, что фиксируется прямая связь с содержанием Na₂O и обратная связь с содержанием MnO, TiO₂ при изменениях количества таксонов и числа экземпляров в граптолитовых сообществах. При значительных числах таксонов и обилии экземпляров (зона *triangulatus*) в породах отмечается максимальное содержание Na₂O и минимальное — MnO, TiO₂. Для пород зонального уровня *exiguus*, *podifer* (коррелируется с уровнем зон *sedgwicki*, *turriculatus* — *guerichi*) с малым числом экземпляров немногочисленных таксонов содержание Na₂O — минимальное, а MnO, TiO₂ — максимальное.

Опубликованные данные по содержанию химических элементов в лландоверийских породах разреза р. Мойеро [Певзнер, Ковалевская, 1985] (табл. 40) несколько дополняют приведенные сведения по Норильскому району и вполне с ними согласуются.

Суммируя все данные по зависимостям структур и численного состава граптолитовых сообществ от геохимических параметров вмещающих их пород по Сибирской платформе и Горному Алтаю, можно сделать вывод о контролирующем значении оксидов следующих элементов — K, Ca, Mg, Sr, Mn, Fe, Ti, Al, Si. Отметим, что первые четыре элемента относятся к группе главных ионов в составе одиннадцати основных ионов современной морской воды [Тихий океан, 1982]. И главный „контроль“

Таблица 40. Среднее содержание элементов в лландоверийских толщах Мойеронского района Сибирской платформы, г/т [Певзнер, Ковалевская, 1985]

Элемент	мойероканская свита	
	Нижняя подсвита	
	Нижняя часть	Верхняя часть
	зональный уровень <i>sibiricus</i>	?
Mn	600,0	321,4
Ti	714,7	332,1
Ni	14,8	7,9
Zr	51,9	40,0
Ba	287,1	149,3
Sr	544,1	1378,6
Cu	17,4	8,7

за биологическими параметрами граптолитовых сообществ происходил под влиянием, в первую очередь, MnO . Другие оксиды, например Na_2O , оказывали выборочное воздействие, контролируя численность экземпляров, не затрагивая количество таксонов, или, наоборот, влияли на число таксонов, не оказывая заметного воздействия на количество экземпляров. Закон минимума Либиха в первоначальном понимании отражает зависимость роста и размножения организмов от тех химических веществ, содержание которых является минимальным (по отношению к другим веществам) [Дажо, 1975; Одум, 1975]. Неудивительно, что содержание MnO в породах коррелятивно связано с распределением численности экземпляров и количеством таксонов в сообществах. Из всех анализируемых элементов именно содержание MnO минимальное по отношению к содержанию всех остальных оксидов. Здесь стоит отметить, что у автора имеются данные о содержании в граптолитсодержащих породах некоторых элементов (например, Ni, Zr, Ba, Sr, Cu, а также Sn, Be, Ga, Y, Yb, As, P) в количествах, значительно меньших, чем содержание в таких породах Mn. Однако таких сведений пока недостаточно для корректного анализа по крупным геологическим районам, регионам и для продолжительного интервала геологического времени.

Во время периода размножения с образованием яиц, эмбрионов, личинок многие из факторов (в том числе большинство из химических показателей) среды проявляют лимитирующий характер [Одум, 1975]. Для взрослых организмов такие факторы не оказывают какого-либо ограничивающего эффекта. Именно поэтому невозможно выявить характер влияния какого-либо одного или нескольких химических элементов на количество скул и юных форм граптолитов.

Главным лимитирующим химическим фактором для численности планктонных организмов и продуктивности морских сообществ является содержание фосфатов [Дажо, 1975], в частности, как раз в соответствии с „правилом Либиха“ концентрация фосфатов в морской среде крайне мала [Одум, 1975]. К сожалению, у автора нет полного набора данных о распределении фосфорных соединений в граптолитсодержащих породах для всей гаммы сообществ. Имеющиеся сведения о распространении фосфора в пограничных ордовикско-силурийских разрезах (табл. 41) пока позволяют только предварительно судить о том, что при возрастании количества фосфорных соединений резко увеличивается таксономическое разнообразие сообществ, значительно возрастает плотность популяции и, кроме того, происходит усложнение морфологии колоний. Не исключено, что и размеры колоний также имеют прямую зависимость с количеством фосфатов.

Влияние морфологических форм рельефа дна палеобассейнов на распределение и структуру граптолитовых ассоциаций. При рассмотрении распределения граптолитовых сообществ по площадям бассейнов чаще всего анализировалось их общее положение относительно палеоберега и относительные глубины формирования граптолитсодержащих толщ. А. М. Обут [1957, 1964] и ранее некоторые другие исследователи [Orlik, 1929; Grabau, 1929] предполагали, что наиболее благоприятными акваториями для развития и размножения граптолитовых сообществ служили мелководные части морей вблизи дельт крупных рек, стекавших с выровненной суши. Были получены доказательства и по геохимическим компонентам граптолитсодержащих пород, указывающие на условия формирования таких толщ вблизи берега и опреснения морской среды [Акульшина и др., 1973]. В то же время часть исследователей придерживались другой точки зрения — о глубоководности условий формирования граптолитсодержащих пород в складчатых областях в открытоморских условиях, на океаническом ложе с глубинами 1800—2000 м [Каныгин, 1973]. Для

Таблица 41. Среднее содержание элементов в пограничных ордовикско-силурийских зонах в Чарышско-Инской зоне Горного Алтая, %

Элемент	Часть зоны ornatus			Часть зоны persculptus			Часть зоны acuminatus		
	нижняя	средняя	верхняя	нижняя	средняя	верхняя	нижняя	средняя	верхняя
K	0,5	0,3	1,0	0,5	0,5	0,45	0,5	0,6	0,65
Na	2,317	7,62	4,05	6,75	6,5	6,25	6,0	6,5	6,0
Ca	>10	>10	>10	0,425	0,35	0,45	0,5	0,5	0,3
Mg	2,25	2,428	4,7	6,0	6,0	5,0	6,0	5,0	5,5
Fe	4,175	2,8428	5,1	6,75	6,75	7,5	7,5	7,0	7,0
Al	4,325	1,4342	4,22	7,0	7,5	8,25	9,0	9,0	8,5
Si	>10	>10	>10	>10	>10	>10	>10	>10	>10
Mn	0,192	0,073	0,107	0,055	0,065	0,065	0,06	0,06	0,05
Ti	0,1	0,17	0,64	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
Ni	0,0015	0,002	0,0033	0,009	0,009	0,0085	0,0085	0,0075	0,0075
Zr	0,0048	0,0071	0,0158	0,0275	0,02	0,025	0,02	0,025	0,02
Ba	0,04	0,0228	0,038	0,0425	0,045	0,05	0,05	0,05	0,05
Sr	0,04	0,036	0,03	0,0175	0,0175	0,015	0,02	0,015	0,015
Cu	0,0022	0,00175	0,00218	0,0035	0,00425	0,005	0,005	0,006	0,006
Cr	0,005	0,006	0,005	0,01	0,005	0,005	0,01	0,01	0,007
V	0,007	0,011	0,005	0,01	0,01	0,015	0,01	0,01	0,008
Co	0,0006	0,00135	0,00178	0,0015	0,00125	0,00085	0,0015	0,00085	0,00085
Sc	0,001	0,00133	0,001	0,002	0,00125	0,0015	0,0015	0,0015	0,001
Pb	0,0001	0,0008	0,00205	0,0015	0,00125	0,001	0,0015	0,001	0,002
Zn	0,007	0,0075	0,01	0,0117	0,0125	0,0175	0,015	0,015	0,015
Sn	?	0,0004	0,0003	0,0004	0,0003	0,00037	0,0003	0,0004	0,0004
Be	0,0002	0,0002	0,00024	0,0003	0,0003	0,0003	0,0003	0,0003	0,0003
Ga	0,0005	0,00045	0,00066	0,0007	0,00077	0,0007	0,0007	0,001	0,001
Y	0,0023	0,002	0,00217	0,0025	0,0025	0,00225	0,002	0,0025	0,0025
Yb	0,0002	0,0002	0,00023	0,0002	0,00022	0,00022	0,0002	0,00025	0,00015
As	0,104	0,0085	0,0076	0,007	0,00666	0,0295	0,0077	0,007	0,008
P	0,0367	0,055	0,05666	0,0725	0,056	0,095	0,065	0,075	0,065

платформенных отложений были проведены реконструкции, показавшие положение граптолитовых сообществ в наиболее удаленных от берега и, вероятно, наиболее погруженных (депрессийных — по терминологии прибалтийских ученых или перикратонных — по наименованию сибирских исследователей) участков шельфа [Мягкова и др., 1977; Нестор, Эйнасто, 1977; Предтеченский, Тесаков, 1979]. В литературе имеются предположения о влиянии глубин палеобассейна на характер распределения граптолитовых сообществ [Berry, Boucot, 1972; Berry, 1974, 1977; Kaljo, 1978; Kirk, 1970; Erdtmann, 1976b, 1982b, 1986c; Erdtmann, Comeau, 1980; Erdtmann, Miller, 1981; Finney, 1984; Lenz, Chen Xu, 1985; Chen Xu, 1990a; Cooper et al., 1991].

Материалы по среднесибирским комплексам граптолитов пока не позволяют однозначно решить вопрос о наличии или отсутствии какой-либо их таксономической дифференциации по глубинам раннепалеозойских палеобассейнов. Отметим только одно обстоятельство. Допустим, что существует предлагаемое закономерное дифференцированное распределение таксонов граптолитов по глубинам на прибрежные (над шельфом), эпипелагические (верхние 200 м над континентальным склоном и ложем океана) и глубоководные (глубины от 200 до 800 или даже до ?2000 м) [Cooper et al., 1991]. В свою очередь, эти три группировки подразделяются на специфические комплексы для Атлантической, Пацифической провинций и смешанные по палеозоогеографическому признаку. Следует принять во внимание то обстоятельство, что на фоне общего таксономического однообразия эволюция глубоководных сообществ идет гораздо более медленными темпами, чем мелководных, характеризующихся богатым таксономическим разнообразием [Тимофеев-Ресовский и др., 1977;

Бигон и др., 1989]. Исходя из этого, мы вправе ожидать, что „глубоководные“ граптолитовые сообщества будут представлены редкими таксонами, имеющими значительно более широкие интервалы стратиграфического распространения, чем многочисленные и разнообразные „эпипелагические“ и тем более „прибрежные“ таксоны граптолитов. Однако во всех трех отмеченных группировках граптолитовых таксонов по глубинам обитания имеются виды с кратким (одна граптолитовая зона) и виды с длительным временем существования (век и более). Количество же таксонов, как раз наоборот, достигает максимума именно в „глубоководных“ сообществах. По мнению автора, было бы более аргументированным выделять только две группировки таксонов: 1) открытоморские (с вертикальными миграциями в толще воды от поверхностного слоя до глубин в несколько сотен, тысяч метров); 2) прибрежные (с вертикальной миграцией в толще воды от поверхностного слоя до глубин не более чем 100 (реже 200 м) практически с приближением близко ко дну бассейна). Отметим, что максимальные глубины среднесибирских ордовикско-силурийских палеобассейнов, по мнению автора, не превышали первых сотен метров.

Некоторые исследователи [Зима, 1966, 1976а, 1981; и др.] обратили внимание на положение „прижизненных сообществ“ на сравнительном удалении от берега и на перепаде от шельфовых глубин к глубинам континентального склона, а также на положении „посмертных“ сообществ вблизи берега. Имеются сведения о концентрации граптолитовых сообществ вблизи поверхностей раздела водных масс с различными физико-химическими показателями при влиянии апвеллинга, возможно, вблизи вулканических островов [Пяновский, 1986, 1988].

Для нижнего палеозоя горного обрамления юга Сибири были проведены работы по выявлению направления погруженности поверхности дна при удалении от линии палеоберега и о наличии рифовых тел, являющихся общепризнанными положительными морфоскульптурными формами [Елкин и др., 1974; Ивановский, Кульков, 1974]. Были выявлены и некоторые отрицательные формы подводного рельефа для лландоверийского века [Сенников, 1976а]. В последние годы появляется много дополнительных данных о морфоструктурах дна ордовикско-силурийских палеобассейнов Горного Алтая и Салаира [Сенников, 1987а; Сенников и др., 1990].

Следует отметить, что в настоящей работе используется терминология форм подводного рельефа и их классификация, содержащаяся в работах по современной океанологии и морской геологии [Панов, 1963; Леонтьев, 1963, 1968, 1982; Шепард, 1969, 1976; Шепард, Дилл, 1972; Гилчер, 1969; Тихий океан..., 1970; Геологический словарь, 1973; Океанографическая энциклопедия, 1974; Фролов, 1975].

В ордовикско-силурийском палеобассейне юга Сибири выделяются несколько типов или порядков форм подводного рельефа в зависимости от их размеров (табл. 42). Следует отметить, что наблюдается некоторая закономерность в пространственном распределении положительных и отрицательных форм подводного рельефа, выражающаяся в следующем. Положительные формы рельефа (плато, рифоидные возвышенности, горы, ракушняковые холмы-банки) усложняют структуру отрицательных форм рельефа только одного самого крупного первого порядка (впадины). Отрицательные формы рельефа (котловины, заливы лагун, ложбины, овраги, ямы) располагаются не только на положительных морфоструктурах подводного рельефа первого порядка (поднятиях), но могут усложнять и положительные морфоструктуры более мелкого порядка (ложбины и овраги на холмах, заливы лагун на рифах, ямы на рифах и на ракушняковых банках), за исключением впадин, все остальные отрица-

Таблица 42.

Классификация форм подводного рельефа
ордовикско-силурийского палеобассейна Горного Алтая

Морфологический уровень	Формы и размеры рельефа	
	Положительные	Отрицательные
Первого порядка	Поднятие (30-50 x 100 км)	Впадина (50-80 x 100-300 км)
Второго порядка	Плато (5-10 км в диаметре)	Котловина (несколько километров в диаметре)
Третьего порядка	Рифидная возвышенность (высота 5-40 м, 0,1-1 км в диаметре)	Котлован лагуны (?) ┌ Залив лагуны (длина более 1 км, глубина 5-50 м) ┐
	Гора (несколько сот метров в диаметре)	Ложбина (?)
		Овраг (100-300 м x 1-3 км)
Ракушняковый холм-банка (гряда-коса?) (первые сотни метров в диаметре)	Яма? (ров?) (первые сотни метров в диаметре)	

тельные формы подводного рельефа являются вторичными образованиями по отношению к положительным формам рельефа.

К подводным формам рельефа первого порядка (или морфоструктурам) относятся Чарышко-Инская, Ануйско-Чуйская и Уйменско-Лебедская впадины на Горном Алтае, отвечающие одноименным структурно-формационным зонам. Первые две впадины относились к единому морскому бассейну [Сенников, 1976а, 1987а; Сенников и др., 1990], были линейно вытянуты и имели размеры порядка 100—300 км в длину и 50—80 км в ширину. Чарышко-Инская впадина была очень благоприятна для развития граптолитовых сообществ. Существовавшие в ней сообщества располагались в многочисленных локализациях различных участков впадины, были богаты по таксономическому разнообразию, многочисленны по количеству экземпляров, а также, очень часто, представлены доминирующими крупными колониями. В Ануйско-Чуйской впадине условия для жизни граптолитовых сообществ были гораздо менее подходящими — мало местонахождений, незначительное число таксонов, представленных ограниченным числом экземпляров. Еще более неблагоприятные для жизнеобитания граптолитовых сообществ условия были на разделявшем отмеченные впадины линейно вытянутом подводном Талицком поднятии длиной около 100 км и шириной 30—50 км [Сенников и др., 1990]. На этом поднятии практически не встречено планктонных форм граптолитов, а только — единичные находки угнетенных сессильных бентосных форм. Возможно, что на таких подводных поднятиях существовали и серии островов, с одной стороны, поставлявшие значительное число терригенной взвеси в воду и препятствующие массовому развитию как фитопланктонных организмов (исходный продуцент питательных веществ для граптолитов), так и зоопланктонных граптолитов. С другой стороны, для самих фито- и зоопланктонных сообществ не было условий для их стабильного развития в межостровных

акваториях, кроме „вредной“ терригенной взвеси, еще и потому, что они не могли успешно сопротивляться „невыгодным“ для них движениям водных масс. Испытывая губительное влияние как постоянных течений воды, так и периодических за счет перемещений надводных воздушных масс, они могли погибать при их выбросе на берега островов.

В Уйменско-Лебедской впадине (около 100 км в длину и 50—70 км в ширину) весьма благоприятно в раннем и в начале среднего ордовика развивались сообщества граптолитов (много локализаций, разные участки впадины, много таксонов, много экземпляров, доминируют крупные таксоны). Во второй половине ордовика условия для жизни граптолитовых сообществ в этой впадине резко ухудшились (единичные местонахождения с малым числом таксонов, представленных средним числом экземпляров), а в силурийский период стали вообще не приемлемыми для существования граптолитов.

Подводные формы рельефа второго порядка делятся на положительные морфоструктуры — плато, с относительно плоской поверхностью, и на отрицательные морфоструктуры — котловины. В районах Усть-Чагырского и Маралихинского плато на северо-западе Алтая и в районе Лебедского плато на северо-востоке Алтая, имевших, соответственно, около 10, 5 км и более 5 км в диаметре, существовали весьма благоприятные условия для жизнеобитания граптолитовых сообществ. Именно там располагались самые многочисленные локализации богатейших в таксономическом отношении комплексов граптолитов с обильнейшим количеством экземпляров их колоний.

На Салаире в северо-западной части Бердско-Ельцовской структурно-формационной зоны к морфоструктурам второго порядка следует отнести Орлиногорскую котловину (несколько километров в диаметре), по условиям существования граптолитовых сообществ приближающуюся к таковым в районе Усть-Чагырского плато (много таксонов, много локализаций, обильное число экземпляров), но все же по всем показателям уступающую условиям над подводными плато. Чинетинская котловина (3 км в диаметре) на северо-западе Горного Алтая эквивалентна по параметрам среды жизнеобитания граптолитовых сообществ условиям в районе Орлиногорской котловины, отличаясь только большей стабильностью таких условий и иной их продолжительностью (со среднего ордовика до начала венлока, по сравнению с аренигско-ашгильским интервалом для Орлиногорской котловины).

Среди форм рельефа третьего порядка можно указать подводные горы, имевшие до нескольких сотен метров в диаметре. Над такими горами (Пичужихинская на северо-западе Алтая, Верхнекарасукская и Яломанская на юге Алтая) существовали хорошие условия для жизнеобитания граптолитовых сообществ (значительное число локализаций, много таксонов, богатая численность экземпляров). Итак, анализ данных по алтайским и салаирским сообществам граптолитов показывает, что лучшие условия для развития граптолитовых сообществ были над впадинами (по сравнению с весьма „плохими“ условиями над поднятиями). В свою очередь, над впадинами самые хорошие условия были сконцентрированы над плато, над горами и над котловинами, причем над плато условия были значительно лучше, чем над котловинами, а над теми, в свою очередь, несколько хуже, чем над горами.

Положительные формы подводного рельефа — плато и горы — были покрыты черно- и темноцветными осадками и их достаточно плоские вершины были, вероятно, сравнительно близки к поверхности воды (от базиса действия обычного волнения или штормовых волн до глубины проникновения света). Это подтверждается своеобразными следами подводного размыва и переотложения

осадков на вершинах плато и гор. Отметим, что размыв осадков на некоторых горах мог осуществляться не за счет действия волн, а за счет турбулентных завихрений, возникающих при движениях срывающихся со склонов гор подводных оползней. При повышенном, по отношению к фоновому, нагреве темного дна бассейна могла аномально повышаться и температура столба воды над такими „темноцветными“ положительными формами рельефа, являющаяся одним из главенствующих факторов контроля за численностью и распределением современного планктона. Вероятнее всего, она же была таким контролирующим фактором и для палеозоопланктона, в частности, для граптолитовых сообществ. Наверное, это одна из первичных причин концентрации граптолитовых сообществ над плато и горами. Вторичной причиной является благоприятное массовое развитие в таких участках с повышенной температурой воды фитопланктонных организмов как потенциальных продуцентов питательных веществ для зоопланктона.

Обобщая данные о взаимоотношениях граптолитовых сообществ с морфо-структурными элементами морского дна, можно отметить, что богатые в таксономическом отношении и многочисленные по количеству экземпляров граптолитовые сообщества развивались в „столбах“ водной массы над поднятиями и уступами по краям котловин, тяготея к районам резких изгибов дна, где могли подниматься за счет апвеллинга придонные глубинные массы воды с привнесом минеральных веществ для питания фитопланктона.

Связь структур граптолитовых сообществ с биотическими факторами среды

Над рифоидами структуры граптолитовых сообществ становятся упрощенными (редкие экземпляры, единичные таксоны, мелкие угнетенные формы рабдосом), в связи с тем, что рифостроящие организмы — кораллы и водоросли, являясь очень продуктивной биологической системой, выделяли в воду массу продуктов распада, которые могли быть неблагоприятными или даже губительными для граптолитовых сообществ. Обратим внимание на то, что это касается только карбонатных толщ, образовавшихся в значительной степени (если не все 100 %) за счет деятельности организмов. Над районами накопления карбонатных толщ „нерифогенного“ генезиса (например, слоистых известняков) граптолитовые сообщества могли достаточно успешно развиваться, не испытывая каких-либо существенно неблагоприятных воздействий повышенной концентрации кальция.

По данным из силурийских разрезов Сибирской платформы хитинозой [Заславская, 1983] и акритархи [Предтеченский, Тесаков, 1979; Обут и др., 1986] не обитали в биостромном фациальном комплексе, достаточно широко встречающемся в соседних кораллово-известняковом и водорослево-известняковом комплексах (рис. 25). Так как к основным биостромостроителям относятся пластинчатые строматопораты и табуляты, то можно предположить, что вырабатываемые ими вещества были вредны или даже губительны для планктонных акритарх и хитинозой. Эти две группы планктонных организмов предпочитали образовывать два разобщенных „жизненных облака“ в географическом плане по отношению к береговой части палеобассейна. В свою очередь, отсутствие потенциальной „питательной среды“ не позволяло развиваться планктонным граптолитовым сообществам в районах широкого распространения отмеченного биостромного фациального комплекса.

На Горном Алтае известен случай присутствия планктонных граптолитов в прослое терригенно-карбонатных пород при полном их отсутствии в подстилающих и перекрывающих карбонатных пачках, сложенных биогермными пост-

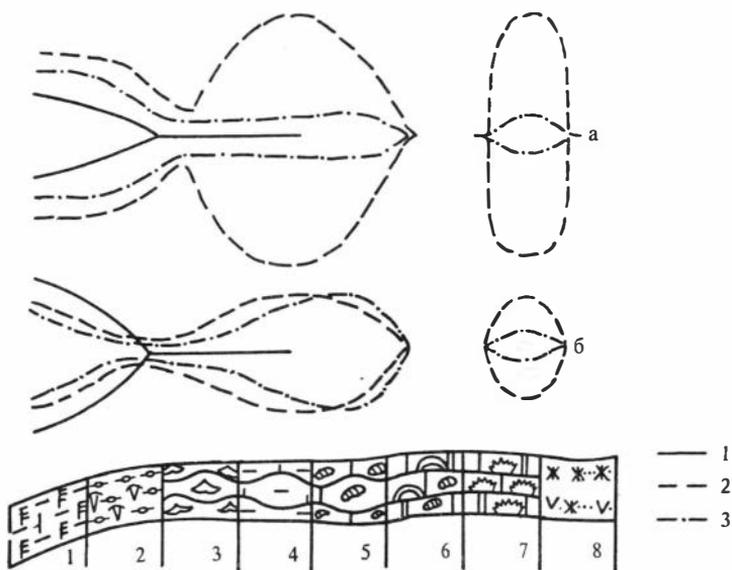


Рис. 25. Связь структуры силурийского планктона Сибирской платформы с фациальными комплексами.

Комплексы: 1 — граптолитово-аргиллитовый, 2 — трилобитово-известняковый, 3 — брахиоподово-известняковый, 4 — ракушняково-мергельный, 5 — кораллово-известковый, 6 — биостромный, 7 — водорослево-известняково-доломитовый, 8 — пестроцветный гипсоносный терригенный. а — распределение количества видов, б — структура биомассы: 1 — зоопланктонные граптолиты, 2 — фитопланктонные акритархи, 3 — ?планктонные хитинозои.

ройками с обильными строматопоратами, табулятами и ругозами. Стоит отметить, что в рифогенных постройках на Алтае наблюдаются известковые водоросли, являющиеся биогермостроителями: сине-зеленые (*Renalcis* sp., *Rothpletzella* sp.), красные (*Solenopora* sp.), проблематика (*Calcisphaera* sp.). При замещении по площади таких рифогенно-биогермных пород со строматопорато-коралловыми и водорослевыми сообществами на слоистые известняки с редкими криноидеями в этих слоистых породах встречаются находки граптолитов. В целом специальная проверка с применением методов химического препарирования образцов показала, что на Горном Алтае хитинозои не встречаются в известняках со значительным количеством этих отмеченных групп рифостроителей [Заславская и др., 1978]. Аналогичная картина отсутствия планктонных группировок граптолитов, хитинозой и акритарх над „концентрацией“ рифостроящих организмов, вероятно, фиксируется и для палеозойских разрезов Средней Азии [Заславская и др., 1984; Шешегова, 1985].

Среди бентосных сообществ граптолитов также следует отметить их полное отсутствие в рифогенных постройках. Известно предположение Б.-Д. Эрдмана [Erdtmann, 1976a], что бентосные граптолиты могли благоприятно развиваться только на стадии предваряющей появления и развитие биогермов. С изолированно развивающимися колониями потенциальных „рифостроителей“ — кораллов и губок — бентосные граптолиты могли сосуществовать в той же мере, как и с другими группами бентосных организмов [Erdtmann, Prezbindowski, 1974].

Среди всех групп бентосных организмов, возможно, „наименее вредное“ или даже „благоприятное“ воздействие на бентосные группировки граптолитов

оказывали трилобиты и в меньшей степени криноидеи. Такой вывод основывается на фактах попарного (граптолиты и трилобиты, граптолиты и криноидеи) сонахождения (в том числе в прижизненных положениях) этих трех групп во многих местонахождениях в Средней Сибири. Трилобиты, ползая по дну, возможно, взмучивали ил, из взвеси которого бентосные формы граптолитов могли „извлекать“ питательные вещества. В противоположность этому криноидеи, вероятно, образуя „заросли“, создавали защитный экран от пагубных резких волнений для поселения хрупких бентосных граптолитов на более низком гипсометрическом уровне у самого дна бассейна.

Сонахождение граптолитов и трилобитов характерно не только для Средней Сибири. В ордовике и силуре Средней Азии [Лелешус, 1989] при анализе ориктокомплексов выделяются обособленный „граптолитовый“ и совместный „граптолитово-трилобитовый“ комплексы, а в сообществе с другими группами организмов граптолиты, как правило, не встречаются.

Бентосные сообщества граптолитов, чаще всего, образованы немногочисленными экземплярами, относящимися к одному или двум родовым таксонам. В составе родов обычно устанавливается по одному виду. При влиянии биогенных факторов структура бентосных сообществ резко меняется. При поселении в соседстве с трилобитами увеличивались размеры рабдосом, численность экземпляров колоний возрастала до десятков и сотен, а родовой состав содержал три—пять таксонов, представленных одним, редко двумя видами. Криноидеи так воздействовали на структуру бентосных сообществ граптолитов, что при сохранении общих средних размеров рабдосом численность экземпляров колоний достигала десятков, а родовой состав не превышал двух—трех таксонов. Однако в составе каждого рода присутствовало не менее двух, иногда трех видов.

Влияние других групп организмов на структуру граптолитовых сообществ, вероятнее всего, носило не столь значительный характер и в связи с этим трудно выявить какие-либо определенные закономерности. В то же время среди других групп фауны, которые могут встречаться в граптолитосодержащих породах в значительных количествах, следует отметить брахиоподы [Sheehan, 1977; Turek, 1990], а также пелециподы [Veggy, Voucot, 1967]. В Средней Сибири находки граптолитов совместно с брахиоподами крайне редки и представлены в основном планктонными формами [Сенников, 1976а; Петрунина и др., 1984]. Интересно, что, по мнению некоторых специалистов, брахиоподы, встречающиеся совместно с граптолитами, могли быть эпипланктонными формами [Navlíček, 1967; Rudwick, 1970; Sheehan, 1977; Грацианова, 1987; Turek, 1990] и могли прикрепляться к различным плавающим водорослям и, возможно, к планктонным граптолитам.

Соотнесение структуры граптолитовых сообществ со структурами акритархово-хитинозойных сообществ, являющихся потенциальной „средой питания“ для граптолитов, рассмотрено в следующей главе.

4.3. ПОЛОЖЕНИЕ И СВЯЗИ ГРАПТОЛИТОВЫХ АССОЦИАЦИЙ В СТРУКТУРЕ МОРСКИХ ПАЛЕОБИОЦЕНОЗОВ

Трофические связи граптолитов с другими группами фауны

Анализ трофических связей древних морских организмов проводится главным образом по бентосным организмам. При анализе площадного расположения граптолитовых ассоциаций по акваториям палеобассейнов предполагалась приуроченность массовых скоплений граптолитов к благоприятным обстановкам

питания [Обут, 1964; Зима, 1976а, 1981; Пяновский, 1988]. Только недавно попытались выявить на конкретном материале трофические связи внутри планктонных групп организмов [Обут и др., 1982, 1986; Сенников, Заславская, Шешегова, 1986].

Не вызывает сомнения то, что как для современных, так и для древних палеозойских палеобассейнов планктонные группы (фитопланктон и зоопланктон) и продукты их распада были и остаются основным источником питания для нектонных и бентосных организмов. Зоопланктон более чем в 20 раз превосходит по биомассе фитопланктон — 21,2 млрд т против 0,9 млрд т [Леонтьев, 1982]. Под биомассой понимается общее количество живой массы организмов, живущих в определенный момент (или отрезок) времени на ограниченной (или всей) площади бассейна [Богоров, 1974; Леонтьев, 1982]. Скорость репродукции зоопланктона на два порядка ниже скорости размножения фитопланктона, что отражается в подавляющей роли фитопланктона в качестве первичного продуцента, как главного поставщика основной массы белковой продукции. Например, некоторыми авторами [Тихий океан, 1982] приводятся цифры биомассы фитопланктона 0,8 млрд т при ежегодной продукции в 200 млрд т. Конечно, самыми первыми в ряду первичных консументов (непосредственно перед фитопланктоном) следует отметить бактерии, перерабатывающие за счет фото- и хемосинтеза неорганические соединения в органические.

Объем органической продукции является производным от биомассы [Бигон и др., 1989]. Продукция фитопланктона достигает 200—240 млрд т, а зоопланктона — только 15 млрд т [Леонтьев, 1982; Тихий океан, 1982]. Зоопланктон связывает в единую пищевую цепь основных первичных продуцентов (фитопланктон) и консументов (нектон и бентос). Достаточное количество „фитопланктонной“ пищи для зоопланктона не только предопределяет потенциальную возможность увеличения его численности, но и позволяет значительно быстрее увеличивать размеры тела зоопланктонных организмов, что, в свою очередь, приводит к скорейшему более раннему достижению половой зрелости организмов и бурному воспроизводству [Дажо, 1975; Бигон и др., 1989].

В современном океане суммарная биомасса фито- и зоопланктона только в 1,25 раза превышает суммарную биомассу нектона и бентоса. Однако продуктивность фито- и зоопланктонных организмов в 75 раз превосходит общую продуктивность нектонных и бентосных организмов [Леонтьев, 1982]. Сходная картина по сравнению биомассы планктонных граптолитов с биомассами нектонных и бентосных организмов наблюдается и по материалам из раннепалеозойского бассейна Великобритании [Watkins, Berry, 1977]. Граптолиты практически во всех лудловских сообществах в районах Уэльса (в том числе и в районе Лудлова) доминируют по своей численности над суммарной численностью брахиопод, бивальвий, трилобитов и цефалопод. Только цефалоподы в отдельных районах имеют сходную с граптолитами численность. На отдельных возрастных рубежах, например, в зоне *leintwardinensis*, количество рабдосом на единицу площади 0,1 м² достигает 255 экземпляров. Так как органическое вещество, „вырабатываемое“ в морях и океанах, по своему объему на порядок превосходит „превнесенное“ с континентов органическое вещество [Богоров, 1959, 1974], то именно распределение по площадям акваторий фито- и зоопланктона в конечном счете контролирует целиком все распределение остальных нектонных и бентосных морских организмов [Леонтьев, 1982]. Это объясняется главенствующим положением планктонных групп в начале всех морских пищевых цепей [Богоров, 1959, 1974].

Вполне допустимо, что в раннепалеозойских морях планктонные организмы также находились в исходных частях пищевых цепей внутри морской биоты организмов. Логично предположить в качестве основных раннепалеозойских продуцентов фитопланктонные автотрофные акритархи. Продукты метаболизма акритарх могли являться пищей для зоопланктонных граптолитов и для хитинозой. Граптолиты и хитинозои были промежуточным звеном в пищевой цепи от первичных продуцентов акритарх к консументам — бентосным и нектонным организмам. В литературе имеется много сведений о совместных находках акритарх, хитинозой, граптолитов [Кульков, Обут, 1973; Мянниль, 1976; Заславская и др., 1978, 1984; Martin, Rickards, 1979; Jaanusson, 1979; Da Costa Cruz, 1982; Обут, Сенников, 1984а; Обут, Сенников, Заславская, 1984; Заславская, 1980, 1983; Обут и др., 1982, 1986; Martin, 1983; Шешегова, 1985; Сенников, Заславская, Шешегова, 1986]. Их совместное нахождение заставляет предполагать, наряду с общностью площадей их посмертных захоронений, также и единство жизненных ареалов этих трех планктонных групп.

Наиболее благоприятные условия для массового развития современного фитопланктона, относящегося к автотрофным организмам, основываются на благоприятном сочетании достаточного количества света и значительного поступления питательных минеральных веществ, особенно фосфорных, азотных и кремнистых соединений [Океанографическая энциклопедия, 1974; Дажо, 1975; Одум, 1975; Wilde, Bergg, 1986; Бигон и др., 1989]. Распределение таких соединений зависит от температуры воды, скорости и направления течений. В конечном счете именно содержание фосфорных соединений, главным образом, и контролирует численность планктонных организмов и продуктивность морских сообществ. Такие условия отмечаются вблизи континентов на участках с небольшой глубиной воды (до 100 м), не препятствующей проникновению достаточного количества света при наличии привноса со дна к поверхности, за счет интенсивного перемешивания минеральных солей. Такой привнос может происходить и при апвеллинге (процессе подъема глубинных вод), крайне широко распространенном в современных океанах у западных берегов континентов. В зонах апвеллинга концентрируются значительные массы планктона, а также последующих „участников“ пищевой цепочки — рыб [Одум, 1975; Леонтьев, 1982]. Непосредственно у берегов условия для массового развития фитопланктона из-за помутнения воды за счет привноса терригенного материала с континентов и постоянного взмучивания донных осадков достаточно резко ухудшаются. В то же время Ю. Одум [1975] считает, что за счет аутвеллинга (перемешивание воды в районе эстуариев) туда попадает значительное количество биогенных элементов, которые могут служить благоприятной основой для массового развития морских, в том числе и планктонных сообществ. В центральных частях морей и океанов благоприятные условия для массового развития фитопланктона возникают также вблизи поверхности воды („световой фактор“), а поступление минеральных веществ происходит за счет восходящих водных потоков при процессе апвеллинга [Ross, 1961; Океанографическая энциклопедия, 1974; Одум, 1975; Леонтьев, 1982; Бигон и др., 1989].

Если анализировать „прибрежные“ зоны распространения фито- и зоопланктона, то в целом для современных морских водоемов характерна такая картина площадного распределения зоопланктона, при которой он располагается на большем удалении от берега чем фитопланктон, несколько перекрывая ареал распространения фитопланктона. Зоопланктон как бы „пасется“ на краю фитопланктонной „лужайки“ [Богоров, 1959, 1974; Океанографическая энциклопедия, 1974; Одум, 1975; Зима, 1976а; Леонтьев, 1982]. В центральных

частях таких „лузаяк“ часто наблюдается массовое „цветение“ фитопланктона, при котором популяция достигает 100 тыс. клеток в 1 л воды [Океанографическая энциклопедия, 1974]. „Цветение“ имеет строго выраженный сезонный характер и наблюдается весной и осенью. Это связано с избыточным накоплением биогенных веществ в течение зимы, когда за счет низкой температуры и плохой освещенности резко замедляется фотосинтез, или после значительного изъятия биогенных веществ из воды во время весеннего „цветения“ наступает новое накопление таких веществ, приводящее ко второй, менее выраженной осенней вспышке образования фитопланктона [Одум, 1975]. В случаях „цветения“ значительная концентрация биогенных фосфорных и азотных соединений может достигать критических уровней для жизни зоопланктона. „Цветение“ чаще всего сопровождается выделением сильных токсинов, губительных как для зоопланктона, так и для nekтона. При быстрой гибели фитопланктона после его „цветения“ возможно образование застойных вод, также весьма неблагоприятных для жизнедеятельности зоопланктона. С одной стороны, „цветущая фитопланктонная лужайка“ может поставлять в значительных количествах благоприятную питательную среду для зоопланктона, а с другой — некоторые продукты метаболизма фитопланктона могут „отталкивать“ зоопланктон [Одум, 1975].

На силурийском материале с Сибирской платформы удалось провести наблюдения над характером распределения фитопланктонных акритарх, хитиной и зоопланктонных граптолитов по палеоакватории [Обут и др., 1986] (рис. 26). Изучение и сравнение фито- и зоопланктонных сообществ проводилось при учете их как биоценозов видов, живших в близких по экологической обстановке условиях. Учитывалось и то обстоятельство, что их захоронение (точнее, исходный материал для рассматриваемого анализа) должно было осуществляться в условиях минимального переноса от проекций на дно бассейна ареалов обитания. Для граптолитов такое допущение основывалось на ряде фактов: 1) многие сибирские сообщества имеют структуру перемещенных сообществ; 2) наличие большого количества целых крупных и при этом весьма хрупких форм; 3) находки в захоронениях симбиозов отдельных видов; 4) находки хрупких сложно построенных синрабдосом. Как на Сибирской платформе, так и на Горном Алтае граптолиты захоронились в тех же фациальных обстановках, в которых (или над которыми) они обитали [Сенников, 1976а; Обут, Сенников, 1980а]. Общий анализ палеозойских данных показывает, что в большинстве случаев, даже при влиянии горизонтального перемещения, конфигурация проекции прижизненного положения планктонных групп на дно

бассейна (место захоронения) сохраняет свои очертания при незначительном увеличении своей общей площади [Зима, 1976а, 1981; Обут и др., 1986].

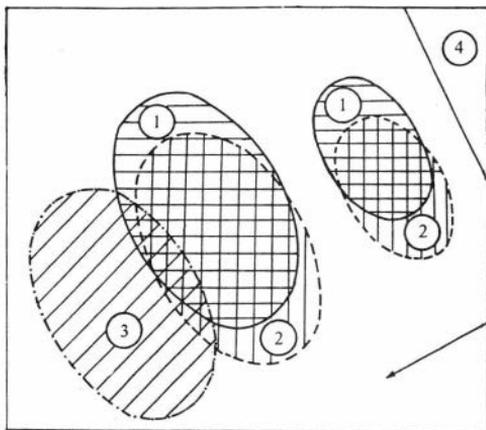


Рис. 26. Модель площадного распространения планктонных организмов в ландоверийском палеобассейне на Сибирской платформе:

1 — фитопланктонные акритархи; 2 — ?планктонные хитинозои; 3 — зоопланктонные граптолиты; 4 — суша. Стрелка — направление углубления палеобассейна и удаление от области сноса.

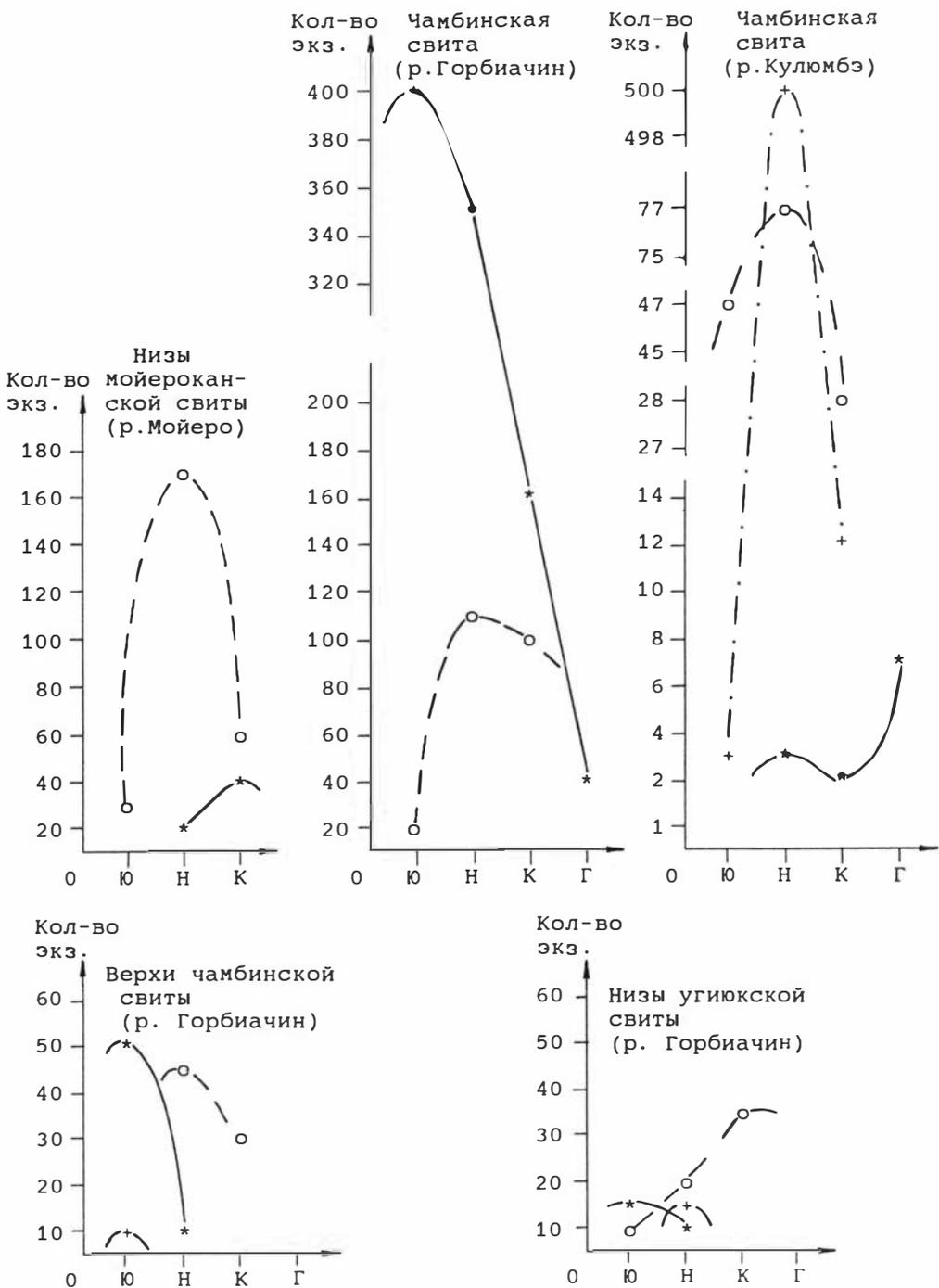
Анализ современных морских организмов показал, что структурные взаимоотношения по биомассе при переходе от биоценозов к тафоценозам четко выдерживаются и сохраняются гораздо лучше, чем по другим показателям [Staff et al., 1985]. Следует оговориться, что при анализе палеозойских планктонных сообществ в расчет не принималась возможная дифференциация по глубинам отдельных таксонов акритах, хитиной и граптолитов, так как ее трудно учесть и при исследованиях по современному планктону, у которого большинство видов эврибатны и распространены в пределах широкого диапазона глубин в зависимости от времени (года, сезона), места обитания (типа бассейна) и их остогенетических особенностей [Океанографическая энциклопедия, 1974; Богоров, 1974; Bienfang, 1982]. Все же отметим, что в литературе уже имеется много сведений о предполагаемом закономерном таксономическом распределении акритарх, хитиной и граптолитов по глубинам палеобассейнов [Urban, Kline, 1970; Berry, Boucot, 1972; Berry, 1974, 1977; Kaljo, 1978; Grahn, 1978; Jacobson, 1979; Kirk, 1990; Erdtmann, 1976b, 1982b, 1986a; Erdtmann, Comeau, 1980; Erdtmann, Miller, 1981; Finney, 1984; Lenz, Chen Xu, 1985; Chen Xu, 1990a; Cooper et al., 1990]. Представляется, что такие данные требуют ревизии в отношении методических приемов и дополнительной проверки на материалах по самым различным бассейнам.

Современный зоопланктон имеет суточные вертикальные миграции до 1000 м [Океанографическая энциклопедия, 1974]. Максимальная его концентрация сосредоточена в верхних 30—50 м, где располагаются наиболее благоприятные условия для питания и размножения. За счет таких активных вертикальных миграций зоопланктон — животные, не способные передвигаться против горизонтальных течений, — может, „подстраиваясь“ при перемещении на различные глубины в течение дня или сезона под разнонаправленные горизонтальные водные течения, длительное время удерживаться на одной благоприятной для его жизни площади бассейна. Ранее высказывалось предположение о способности граптолитов к вертикальным перемещениям в водной массе [Kirk, 1979].

Фитопланктон — дрейфующие растительные организмы — в процессе репродуктивных циклов может совершать самостоятельные перемещения как вертикальные в толще воды (от 10 до 100 м), так и горизонтальные [Океанографическая энциклопедия, 1974; Bienfang, 1982]. Все перечисленное позволяет считать, что в относительно длительные отрезки геологического времени сообщества фито- и зоопланктона могли занимать определенное конкретное положение ареала своего обитания на площадях палеобассейнов. Отметим, что даже вычислены абсолютные цифры (около 58,7 км) возможных вертикальных (постоянно вверх и вниз) перемещений граптолитовых колоний при необходимой им для жизненных процессов (питание, снабжение кислородом и т. д.) фильтрации воды [Rigby, Dilly, 1993].

Наиболее благоприятная питательная среда для фито- и зоопланктона в современных океанах — это слой в интервале 20—60 м, где наблюдается максимум взвешенного органического вещества [Тихий океан, 1982]. Особо надо подчеркнуть, что площадное распределение взвешенного органического вещества в поверхностных слоях в точности повторяется картиной площадного распределения такого органического вещества в донных осадках.

Анализ общей лландоверийской структуры планктонных сообществ Сибирской платформы (рис. 27, табл. 43) показал, что для обособленных отдельных участков палеобассейна на различных возрастных уровнях характерно своеобразное сочетание количества экземпляров и количества видов акритах, хитиной и граптолитов [Обут и др., 1986]. Построенные частотно-размерные



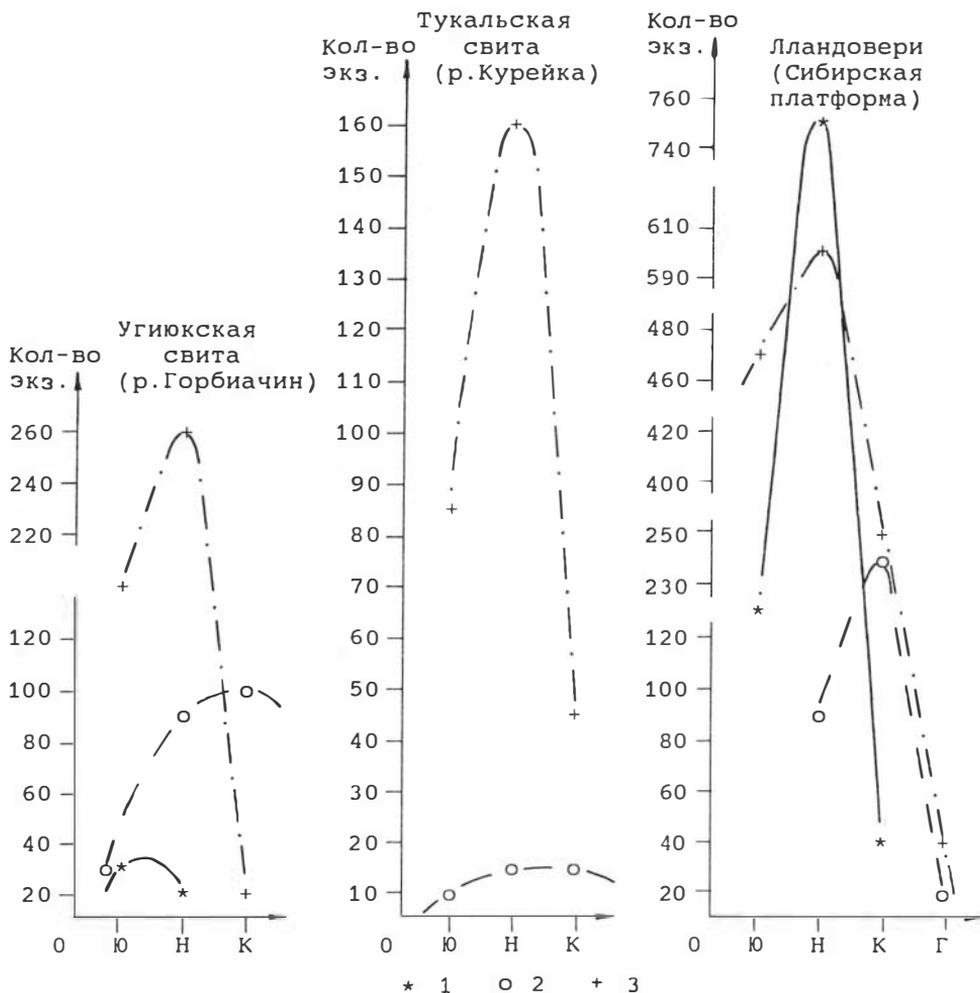


Рис. 27. Распределение количества экземпляров силурийских планктонных организмов Сибирской платформы по их относительным размерам:

1 — граптолиты, 2 — хитинозои, 3 — акритархи. Ю — юные, Н — средние, К — крупные, Г — гигантские формы.

гистограммы распределения планктонных групп в лландовери Сибирской платформы отражают теснейшие закономерности синхронности частотных изменений во всех трех группах. Особенно хорошо это наблюдается при переходе от одной фацальной обстановки к другой, т. е. на границах свит (см. рис. 27).

Построенные картины распределения численности силурийских планктонных групп Сибирской платформы по отношению к фацальному профилю (см. рис. 25) и к предполагаемому берегу палеобассейна (см. рис. 26) показали, что, как и в современных морских бассейнах, концентрации раннепалеозойского зоопланктона — граптолитов — располагаются более удаленным от берега поясом по сравнению с фитопланктоном, несколько накладываясь на фитопланктонный пояс [Обут и др., 1986; Сенников, Заславская, Шешегова, 1986].

Таблица 43. Структура планктонных сообществ в стратиграфических подразделениях силура Сибирской платформы

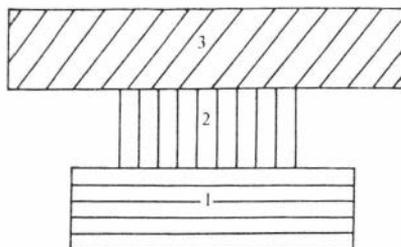
Стратоны, районы	Акри- тархи	Хити- нозои	Грап- толиты	Итого экз.	Акри- тархи	Хити- нозои	Грап- толиты	Итого видов
	Экземпляры, кол-во/%				Виды, кол-во/%			
Низы мойеро- канской свиты, р. Мойеро	-	45/15	260/85	305	-	2/15	12/85	14
Чамбинская свита, р. Гор- биачин	-	220/20	960/80	1180	-	20/37	34/63	54
Чамбинская свита, р. Ку- люмбэ	512/76	12/2	153/22	677	21/48	8/18	15/34	44
Верхи чамбин- ской свиты, р. Горбиачин	10/8	64/50	53/42	127	2/9	12/58	7/33	21
Низы угиюк- ской свиты, р. Горбиачин	10/11	61/68	19/21	90	2/9	12/58	7/33	21
Угиюкская свита, р. Горбиачин	389/62	209/33	28/5	626	47/60	21/26	11/14	79
Тукальская свита, р. Курейка	293/90	30/10	-	323	48/85	7/15	-	55
Итого в лландовери	1214/36	641/20	1473/44	3328	50/38	33/26	45/36	127

Следует особо отметить характер распределения хитинозойных сообществ. Хитинозои — это вымершая группа, которую одни исследователи относят к фитопланктону, а другие — к зоопланктону [Jenkins, 1970; Обут, 1973; Заславская, 1983; Cashman, 1990]. По характеру распределения количества видов силурийские хитинозои Сибирской платформы оказались близки к зоопланктонным граптолитам, а по закономерности распределения биомассы — к фитопланктонным акритархам.

К данным по силурийскому материалу с Сибирской платформы можно добавить имеющиеся у автора сведения о характере распределения акритарх, хитинозой и граптолитов в ордовике и силуре на Горном Алтае, в силуре и нижнем девоне Средней Азии [Сенников, 1976а; Заславская, Обут, Сенников, 1978, 1984; Обут, Сенников, 1984а; Заславская, 1984; Шешегова, 1985]. Несмотря на то, что в этих регионах совместных находок этих трех планктонных групп в одних и тех же разрезах относительно немного, общая картина распределения близка к той, которая наблюдается в силуре Сибирской платформы. Например, ареал распространения аренигских граптолитов в Чарышско-Инской структурно-формационной зоне Горного Алтая тяготеет к району пос. Маралиха, а сообщество одновозрастных хитинозой — к району с. Усть-Чагырка, располагающему ближе к палеоберегу. Другой пример, массовые скопления позднелландоверийских граптолитов в северной части Ануйско-Чуй-

Рис. 28. Пирамида биомассы ландоверийского планктона Сибирской платформы:

1 — фитопланктонные акритархи; 2 — ?планктонные хитинозои; 3 — зоопланктонные граптолиты.



ской структурно-формационной зоны Алтая расположены в районе с. Соловиха, а сообщества одновозрастных хитинозой — значительно ближе к палеоберегу в районе с. Солонешное.

Широко известные идеализированные пирамиды пищевой продуктивности биомассы в морских водоемах имеют широкое фитопланктонное основание, зоопланктонную середину и узкую nektono-бентосную верхнюю часть. В реальности такая пирамида биомассы имеет более сложный (скорее перевернутый) вид и биомасса nektona и бентоса примерно равна биомассе зоопланктона, биомасса которого, в свою очередь, резко превышает по объему биомассу фитопланктона [Рауп, Стенли, 1974; Леонтьев, 1982]. Такая картина складывается вследствие уже отмечавшейся высокой продуктивности фитопланктона. К примеру, у сходных по образу жизни палеозойским акритархам современных динофлагеллят происходит до нескольких делений в день [Океанографическая энциклопедия, 1974]. Допуская, что у акритарх в раннем палеозое могла быть такая же высокая скорость размножения, необходимо отметить резкое ее превышение над скоростью размножения зоопланктонных граптолитов. Последняя может быть определена исходя из предположения о наступлении половой зрелости у колониальных граптолитов только на 5—10 сезон их развития [Сенников, 1976a]. Построение пирамиды пищевой продуктивности биомассы ландоверийского планктона Сибирской платформы (рис. 28) показало правильность отмечаемых выше посылок о месте акритарх, хитинозой и граптолитов в пищевой цепи морских организмов [Сенников, Заславская, Шешегова, 1986]. Полученная пирамида имеет перевернутый вид и сходна с современной реальной морской пирамидой пищевой продуктивности биомассы. Взаимоотношения в построенной ландоверийской пирамиде между биомассами акритарх и хитинозой полностью согласуются со сведениями по силуру Прибалтики, где опытным путем установлено содержание в 1 кг мергеля 440 000—20 000 экземпляров акритарх против 100 000—5 000 экземпляров хитинозой [Jaanusson, 1979].

Симбиотические связи граптолитов с другими группами организмов

Граптолиты, хитинозои и акритархи находились в теснейших биологических связях между собой. С одной стороны, у них были единые или близкие экологические ниши, ограниченные как по площади, так и по вертикали в водном столбе, с другой — они были включены в единую трофическую цепь морских организмов. Эти обстоятельства привели к тому, что между отдельными представителями этих трех групп стали возникать симбионтные отношения [Сенников, Заславская, Шешегова, 1986]. Возникло три типа попарного симбиоза: 1) граптолитово-акритарховый, 2) граптолитово-хитинозойный, 3) хитинозойно-акритарховый (рис. 29). Достаточно крупные зоопланктонные граптолиты в обоих типах симбиоза выступают „хозяевами“, акритархи, как самые мелкие формы, — „гостями“. Хитинозои, занимая промежуточное по размерам (напомним, для них выявлен промежуточный характер распределения как биомассы, так и видов между фито- и зоопланктоном) положение

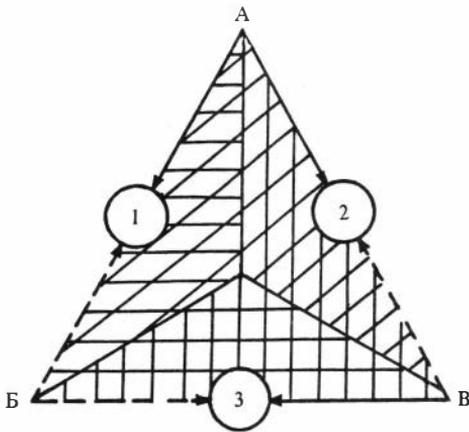


Рис. 29. Симбиотическая диаграмма раннепалеозойских планктонных сообществ:

А — зоопланктонные граптолиты, Б — фитопланктонные акритархи, В — ?планктонные хитинозои. 1—3 — симбиозы: 1 — граптолитово-акритарховый, 2 — граптолитово-хитинозойный, 3 — хитинозойно-акритарховый. Сплошные стрелки — „хозяева“, прерывистые — „гости“.

между граптолитами и хитинозоями в симбиозах с граптолитами, являются „гостями“, а в симбиозах с акритархами — „хозяевами“.

Все округлые образования на немакаулюсах — свободных частях виргулы,

выходящих за пределы рабдосомы, интерпретируются сейчас как флотационные органы планктонных граптолитов [Finney, Jacobson, 1985]. Не исключено, что часть из таких сферических форм может оказаться акритархами. В современных морских сообществах мутуализм характерен во взаимоотношениях между авто- и гетеротрофами. Вероятно, между граптолитами и поселявшимися на них эпифитонными акритархами и эпибионтными хитинозоями складывались мутуалистические взаимоотношения.

В литературе [Jaeger, 1986] описан случай симбиоза в нижнем лудлове Северной Испании планктонного граптолита *Monograptus sp. gr. sigmoidalis* Vouček с тентакулитами. При этом наблюдается обрастание раковины тентакулита теками граптолитов. Характер такой связи трудно объяснить.

Принципиально иной образ жизни сессильного бентоса наблюдается у подавляющего большинства дендроидных граптолитов. В связи с этим они могли вступать в симбиотические связи с бентосными организмами. Напомним, что птеробранхии как древние, так и современные в большинстве случаев являются сессильным бентосом и часть из них инкрустирует раковины бентосных организмов, например, *Rhabdotubus johsoni* Bengtson et Urbanek на раковинах беззамковых кембрийских брахиопод [Bengtson, Urbanek, 1986] или современный *Rhabdopleura compacta* Hincks на трубке червя *Serpula vermicularis* [Stebbing, 1970a]. Тип таких связей носил, вероятно, комменсалистический характер, хотя нельзя исключить, что птеробранхии могли поселиться уже после гибели брахиопод на разрозненных створках их раковин или на трубках серпулид, используя их как более твердый, чем илистый грунт бассейна, субстрат.

В среднем ордовике Эстонии известен бентосный дендроидный граптолит *Chaunograptus sphaericolla* (Õrik), инкрустировавший чашечку криноидеи *Echinospaerites aurantium* Gyllenhal [Õrik, 1928; Обут, 1960, 1964]. Ветви граптолита располагаются на той же стороне чашечки, где у эхиносферита находятся рот и анальное отверстие. При этом они как бы протягиваются от нижних частей чашечки к этим органам, но никогда не поднимаются выше них. В этом случае граптолит является „гостем“, а криноидея — „хозяином“. Трудно сказать, употреблял ли граптолит продукты питания, используемые самой криноидеей, или продукты ее жизнедеятельности. В отношении типа связей такого симбиоза можно предположить его комменсалистический характер.

В алтайском ашгильском материале имеется колония *Pleurograptus linearis* (Carruthers), инкрустировавшая раковину наутилоида. На поверхности ра-

ковины видны следы травления от мест прикрепления отдельных тек, что свидетельствует о прижизненном взаимоотношении колонии граптолитов и наутилоида. Так как этот вид граптолита относился к планктону и не мог быть прикрепленным бентосом, то остается предположить, что он прикрепился к раковине наутилоида еще при его жизни. Такой псевдонектонный образ жизни, скорее всего, явился следствием какого-то нарушения собственной плавучести граптолитовой колонии, возможно, при постепенном затруднении в поставке зооидами в плавательный пузырь специального газа.

В литературе по тубоидным бентосным дендроидным граптолитам (свое название они получили от характерной „тубусной“ формы всех существующих у них типов тек) описаны в сочетании с „нормальными“ битеками и автотсками также и особые элементы туботеки [Wiman, 1902; Skevington, 1963b; Kozłowski, 1970b; Urbanek, Mierzejewski, 1982]. Эти элементы являются коническими образованиями, изолированными от остальных частей тубоидей и имеющими расширяющиеся части, свободно открывающиеся в морскую среду. Большинство исследователей считают, что они были полостями, в которых помещались какие-то организмы, не относящиеся к граптолитам. Высказывалось предположение о том, что по своей форме туботеки напоминают трубки современных кольчатых червей, поселяющихся на колониальных кораллах [Kozłowski, 1970b]. Рассматриваемый палеозойский симбиоз носил характер эпойкии — поселения на более крупном организме-„хозяине“ (тубоидный граптолит) мелкого сессильно-бентосного организма („житель“ туботеки) при независимом самостоятельном питании последнего. Однако, учитывая достаточно частую встречаемость „туботек“ в колониях тубоидных граптолитов, можно предположить, что поселение такого организма на тубоидеях было для него весьма выгодно и он либо питался продуктами метаболизма граптолитовой колонии, либо при собственном отсутствии экзоскелета приобретал остроенную инкрустирующим граптолитом прочную внешнюю защитную оболочку.

При химической препарировке ордовикского валунного материала в Польше на отдельных частях бентосного дендроидного граптолита *Mastigograptus* sp. были встречены округло-мешковидные образования, прикрепленные к ветвям посредством дугообразного выроста [Kozłowski, 1959, 1965]. Конусовидные вздутия на одном из концов образований и способ их прикрепления к ветвям позволил предположить, что они могут являться яйцевыми капсулами палеозойских головоногих моллюсков, сходных с современными каракатицами [Kozłowski, 1965].

5.1. ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ПАЛЕОЗООГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ ПО ГРАПТОЛИТАМ

История палеозоогеографических исследований

Вопросами зоогеографического районирования по граптолитовым сообществам занимались на протяжении 30 лет исследователи различных стран. Относительно недавно автор настоящей работы попытался теоретически осмыслить такие палеозоогеографические исследования [Сенников, 1986а]. Отмеченное обобщение позволило наметить последовательность анализа и синтеза палеозоогеографических данных по граптолитам и рекомендовать к использованию ряд принципов и методов палеозоогеографических реконструкций по этой группе фауны.

К первым работам по палеозоогеографической проработке палеонтологических и стратиграфических данных по граптолитам следует отнести работы О. М. Б. Булмана [Bulman, 1964, 1971, 1978]. Эти публикации легли в основу всех дальнейших палеозоогеографических построений по выявлению и ограничению ареалов распространения отдельных таксонов граптолитов, которые проводились в большей степени на ордовикском материале [Berry, 1960a, 1966, 1967; Skevington, 1968, 1969, 1973, 1976a,b; Riva, 1974; Цай, 1974, 1976, 1979, 1982, 1988; Spjeldnaes, 1978a; Обут, Сенников, 1978б, 1979б, 1980б, 1984а; Сенников, 1986в; Mu Enzhi et al., 1980, 1985; Wang Xiao-feng, 1980; Chen Xu, Lenz, 1984; Chen Xu, 1990b; Chen Xu, Ni Yu-nan, 1990; Li Ji-jin, 1990; Li Zhi-ming, Quan Qiu-qi, 1990; Liu Chun-lian, 1990]. В ряде работ данные по граптолитам, в сумме с фактами по другим группам фауны, применялись в палеозоогеографических построениях и для силурийского периода [Bulman, 1965, 1971; Berry, 1973; Vouček, 1976; Кальо, 1976, 1981; Обут, Сенников, 1979б, 1980б].

Исходным толчком к началу палеозоогеографических исследований и дальнейших отмеченных построений по граптолитам послужили резкие отличия в зональном наборе ордовикских граптолитовых зональных шкал Англии, Швеции, Чехии, Северной Америки, Австралии, Китая [Ruedemann, 1904, 1947; Berry, 1960b, 1966, 1967; Skevington, 1963a]. Как теперь представляется, такие отличия были, скорее всего, обусловлены в какой-то степени и субъективными причинами — различиями в „европейской“, „американской“, „австралийской“, „китайской“ школах граптолитологов. Из общего разнообразия обособились две ордовикские палеозоогеографические граптолитовые провинции Британская и Американская [Berry, 1966, 1967, 1968]. Наряду с этим употреблялось [Berry, 1966] и более конкретное обозначение зоохории — Северо-Американская провинция. Затем две отмеченные первыми провинции механически расширили по площади их проявления и, отбросив первоначальные названия, стали именовать Атлантической и Тихоокеанской (Пацифической — Pacific) провинциями [Skevington, 1968, 1969, 1973, 1976a, b; Skevington, Archer, 1971; Finney, Skevington, 1979] или регионами [Berry, 1966, 1979]. К Тихоокеанской провинции были отнесены Австралия, Китай, Новая Зеландия, Северная Америка (Кордильеры, Аппалачи), Западная Ирландия. В состав Атлантической провинции входили Англия, Южная Норвегия, Швеция, Чехия,

Восточная Ирландия [Skevington, 1968, 1969]. Часть районов при более детальном изучении получили наименование „смешанных“ Атлантическо-Пацифических районов, например, район западного Ньюфаундленда в Канаде [Finney, Skevington, 1979].

В современной биогеографической терминологии Атлантическая и Тихоокеанская зоохории по своей значительной протяженности скорее отвечают понятию областей. В то же время напрасно забытые названия Британская и Северо-Американская (Американская) провинции, возможно, как раз и соответствуют принятому для них рангу зоохорий. Граница между Атлантической и Тихоокеанской провинциями после ряда изменений стала проводиться внутри Британских островов, поперек Грампианской геосинклинали, через северную Англию, а также через ряд других достаточно единых и однородных геологических регионов. Автор считает, что термины „Атлантическая“ и „Тихоокеанская“ провинции (тем более даже без приставок Прото-) являются неудачными, т. к. они косвенно подводят исследователей к мнению об априорном существовании в раннем палеозое крупнейших океанических палеоакваторий, к тому же в районах, близких к месту расположения современных одноименных океанов. Вероятнее, более приемлемо применение новых терминов в отношении географического обозначения морских (или океанических) палеоакваторий. Например, для Протоатлантики — океан Япетус и его обособленная часть — море Торнквиста, а также океаны Реик и Плионик [Cocks, Fortey, 1982; Erdtmann, 1984; Устрицкий, 1986] или океаны Панталассик и Палеотетис [Scotese, McKerrow, 1991].

Процедура отнесения какого-либо вновь выделяемого или рассматриваемого района к провинциальным категориям в упрощенной форме сводилась к однозначному отнесению такого района к одной из двух априорно заданных зоохорий — к Атлантической или Тихоокеанской. К анализу привлекался качественный и реже количественный составы сообществ граптолитов [Обут, Соболевская, 1968; Цай, 1979, 1982, 1988; Обут, Сенников, 1978б, 1980б, 1984а; Кальо, 1981; Liu Chun-lian, 1990]. Следуя терминологии С. В. Мейена [Мейен, 1976; Макридин, Мейен, 1988], развивалось ареологическое направление биогеографического изучения распространения в пространстве отдельных видов и родов граптолитов при некоторых обобщениях фаунистического направления таких исследований, рассматривающих систематический состав сообществ граптолитов. Такие важнейшие для биофациального направления зоогеографических исследований факторы, как структура сообществ, центры зарождения видовых популяций и пути их миграций, появление и исчезновение географических, физико-химических, биологических барьеров, комплекс биотических и абиотических явлений, крайне недостаточно или полностью не вовлекались в зоогеографический анализ по граптолитам. Все это привело к тому, что из обширной гаммы зоохорий [Макридин, 1973; Соловьева, 1976; Бетехтина, 1983; Макридин, Месежников, 1987; Макридин, Мейен, 1988] самого различного ранга и величины площадного распространения по граптолитам пока выделялись только регионы и провинции, а при объединении этих данных с материалами по другим группам фауны — кроме того и области [Кальо, 1976, 1981]. При этом в некоторых случаях регионы понимались как крупные зоохории, объединяющие ряд провинций [Bergy, Wilde, 1990], а не как более мелкие зоохории, составляющие провинции. Следует учитывать, что такое положение с ограниченным кругом зоохорий достаточно крупного ранга может являться следствием отмеченного в литературе [Крымгольц, 1974] специфического свойства свободно мигрировавших из одного бассейна в другой пелагических организмов относительно четче, по сравнению с бентосными

группами фауны, оттенять зоохории крупного ранга — области и провинции. По бентосным организмам, тесно связанным с локальными условиями, в свою очередь, легче фиксируются зоохории более мелкого ранга — районы и участки.

В последнее десятилетие в палеозоогеографическом районировании по граптолитам наметились новые направления. Как исключение из общего правила реконструкций по граптолитам была выделена группа „граптолитов сардинского типа“ [Degardin, Waterlot, 1979; Degardin, 1980], которая в терминологии зоохорий, вероятно, должна отвечать региону или подпровинции. Свообразие китайской школы граптолитологов отразилось и в палеозоогеографических построениях. Районирование территории Китая для ордовикского и силурийского периодов по граптолитам позволило выделить шесть регионов, сгруппированных в два „типа?“ (type) (может быть ?провинции), названных Южно-Китайским и Центрально-Китайским типами [Mu Enzhi et al., 1980, 1985; Wang Xiao-feng, 1980; Chen Xu, Ni Yu-nan, 1990], иногда выделяется и Северо-Китайский тип [Wang Xiao-feng, 1980], другими исследователями рассматриваемый в ранге региона. К Центрально-Китайскому типу относятся три региона: 1) Центрально-Китайский (или регион Yangze с промежуточным подрегионом или транзитным регионом Jiangnan), 2) Северо-Китайский (или регион Huanghe), 3) регион Tibet-W. Yunnan. Южно-Китайский тип объединяет также три региона: 1) Южно-Китайский (или регион Zhujiang с тремя подрегионами: а — подрегион Nanjing, б — подрегион Yanhai, в — подрегион Jiangnan, именуемый некоторыми авторами Центрально-Китайским регионом); 2) Северный (или регион Zhungar-King), 3) Северо-Западный. Расположение провинций, их очертания и наименования для ордовикского и силурийского периодов несколько отличаются друг от друга, хотя и наблюдается значительная приемственность в развитии палеозоохорий [Yu Jianhua, Fang Yiting, 1986; Huo Shi-cheng, Shu De-gan, 1986].

Методические приемы и принципы

Автор ранее использовал широко применявшийся путь в решении палеозоогеографических задач [Обут, Сенников, 1978б, 1979б, 1980б, 1984а] — изучаемые районы, минуя другие категории зоохорий, относились непосредственно к одной из двух провинций (Тихоокеанской или Атлантической). Позднее автор пришел к убеждению о необходимости применения индуктивного метода палеозоогеографического анализа [Сенников, 1986а]. При этом нужно учитывать все имеющиеся факторы, влиявшие на распределение граптолитовых сообществ. Необходимо, в первую очередь, выделение районов, затем — регионов, провинций, а в заключение — областей и, возможно, поясов. При таком подходе для силура по граптолитам могут и должны выявиться другие, чем для ордовика, зоохории с иным их рангом и географической приуроченностью. Не следует забывать, что на рубеже ордовика и силура произошла одна из значительных фанерозойских перестроек палеобиогеографических обстановок, приведшая к крупнейшему в палеозое массовому вымиранию морских организмов [Raup, Sepkovki, 1982; Flessa et al., 1986; Kauffman, Walliser, 1988; Sloan, 1988; Holland, 1989], глубоко затронувшему также и граптолиты [Rickards, 1978; Koren, 1987; Корень, 1989а,б].

Необходимость выделения зоохорий мелкого ранга проявляется не только для какой-либо одной обособленной группы фауны или флоры. Так, при комплексном анализе строматопороидей, криноидей, кораллов, мшанок, брахиопод, моллюсков, трилобитов и граптолитов для силура Тянь-Шаня и Памира были выделены четыре микропровинции [Лелешус, 1991], отвечающие по рангу уровню районных или региональных зоохорий.

Палеозоогеографические различия ордовикского и силурийского периодов, отраженные в масштабе зоохорий, тем более вероятны, так как по некоторым данным продолжительность силура в два—четыре раза [Spjeldnaes, 1978b; Ross et al., 1982; Найдин, 1983; Odin, 1984; Geological Time..., 1988; Global Stratigraphic..., 1989; Odin G.-S., Odin Ch., 1990; Cooper, Lindholm, 1990; Cooper, 1992; Compston, Williams, 1992; Barnes, 1992] короче длительности ордовика (от 18 млн до 30 млн лет для силура по сравнению от 67 млн до 77 млн лет для ордовика). Возможно, это обстоятельство является одной из косвенных причин затруднений выделения по силурийским граптолитам длительно существовавших провинций (областей). Обращает на себя внимание то, что при объединении данных по граптолитам, конодонтам, брахиоподам, строматопоратам, кораллам, т. е. по планктону, нектону, вагильному и сессильному бентосу, в силуре выделяются три крупнейшие биогеографические области: Тропическая (Восточно-Американская, Европейская, Кордильерская, Сибирская, Центрально-Азиатская, Австралийская провинции), Мальвинокафрическая и Восточно-Азиатская [Кальо, 1981]. При анализе сходного набора фаунистических групп для ордовика рассматриваются четыре надобласти: Канадско-Сибирская, Европейская, Казахстанско-Аппалачская, Колымо-Аляскинская [Розман, 1981]. В то же время при комплексном анализе трилобитов, граптолитов и конодонтов на пограничном кембрийско-ордовикском интервале выделяются другие ордовикские зоохории, в том числе Акадо-Балтийская и Северо-Американская провинции [Landing et al., 1978].

Особо следует отметить то, что автор, конечно, считает наиболее приемлемым для палеозоогеографических построений принцип комплексного рассмотрения всех групп фауны. Однако его реализация желательна при раздельном анализе планктонных, нектонных и бентосных групп организмов. Среди планктонных, для достоверности разбора, сначала следует изучить отдельные группы, например, планктонных представителей граптолитов и далее осуществить сводное обобщение по планктону. Затем можно синтезировать данные по всем типам фауны, что позволит исключить их „невольное“ подчинение какому-либо одному заданному или наиболее выпукло выступающему и вследствие этого хорошо фиксируемому признаку. Автор также склонен присоединиться к мнению о том, что не вполне правомочно ставить ранг зоохорий в прямую зависимость от ранга существовавших в нем таксонов [Крымгольц, 1974], но считает периодичность смены таксонов функционально связанной с периодичностью смены биот и зоохорий [Макридин, 1973; Макридин, Мейен, 1988]. Это не означает, что в каждой зоохории должны быть особые эндемичные таксоны. Такие „неэндемичные“ таксоны могут существовать и в других зоохориях, но в конкретно рассматриваемой зоохории эти таксоны встречаются в массовых доминирующих количествах экземпляров либо представлены значительным числом таксонов более мелкого ранга. Таким образом, удастся приблизительно согласовать временные и пространственные масштабы проявления зоогеографического районирования по граптолитам с рангом встречающихся в них таксонов, т. е. зоохории, их пространственное размещение и время существования, с одной стороны, и таксоны граптолитов, с другой — должны находиться в логической связи между собой.

Перед началом палеобиогеографического анализа необходимо отметить следующее. В последние годы появилось много палеогеографических карт и схем для различных периодов (в том числе для ордовика и силура), отдельных эпох и даже веков [Городницкий и др., 1978; Ушаков, Ясаманов, 1984; Scotese, McKerrow, 1990, 1991; Wilde, 1991]. Некоторые авторы стали широко использовать такие карты и наносить на них, без соответствующего анализа, палео-

биогеографические данные. Как было показано рядом исследователей [Boucot, 1985 и др.], иногда палеогеографические построения могут не только не совпадать с палеозоогеографическими данными, но и противоречить им. Автор считает, что при несомненном учете палеогеографических данных любые палеозоогеографические реконструкции следует проводить обособленно как самостоятельное исследование без каких-либо заранее заданных ограничений или постулатов.

Принимая удачно разработанную и логически построенную схему принципов и критериев палеобиогеографического анализа [Мейен, 1976; Макридин, Мейен, 1988] за основу для районирования по граптолитам, все же отметим, что сложившаяся специфика палеозоогеографического изучения граптолитовых сообществ [Сенников, 1976а, 1988; Обут, Сенников, 1978, 1979б, 1980а,б, 1984а, 1985; Цай, 1979, 1982, 1988; Кальо, 1981] имеет ряд специфических особенностей [Сенников, 1986а]. На современном уровне исследований в палеозоогеографический анализ по граптолитам следует вовлекать не только отдельные таксономические разноранговые данные, оцениваемые как качественно, так и количественно, но также и экологические отношения внутри сообществ граптолитов при параллельном учете всех тесно связанных с ними биотических и абиотических факторов. При каждом построении даже для относительно кратковременного интервала времени необходим учет предшествующей и последующей истории развития выделяемых зоохорий. Заключительные комбинации зоохорий нуждаются в постоянной корректировке, соотношении со всеми имеющимися и вновь поступающими данными. Перечисленные процедуры позволят осуществить комплексный подход в палеозоогеографических построениях по граптолитам и создадут основу для проведения биогеографических исследований по нескольким направлениям: ареалогическому, фаунистическому, биофациальному, ландшафтно-географическому [Макридин, Мейен, 1988; Golikov et al., 1990].

Для ряда групп фауны уже достаточно хорошо разработаны и тщательно апробированы схемы соотношений биот, зоохорий и масштабы их проявлений и взаимоотношений с таксономическими единицами определенного ранга [Юферев, 1969, 1977; Макридин, 1973; Дубатов, Спасский, 1973; Соловьева, 1976; Бетехтина, 1983]. Творческий пересмотр различных комбинаций таких схем, при учете сформировавшейся у граптолитологов практики применения различных терминологических понятий при изучении биот, позволил построить единую таблицу [Сенников, 1986а], предлагаемую для основы при палеозоогеографическом районировании по планктонным граптолитам. В ней предпринята попытка привести в единую систему все из применяемых при биохорологических исследованиях по граптолитам понятия с соответствующей их унификацией, ранговой принадлежностью и соподчиненностью. Иерархия зоохорий подчиняется следующему порядку: районы состоят из местонахождений, регионы — из районов и так далее. Однако за время существования любой крупной зоохории число и расположение составляющих ее более мелких зоохорий изменяются. Меняются и очертания зоохорий, т. е. границы могут быть стабильными или изменяющимися даже за определенный короткий промежуток времени. В отдельные отрезки времени некоторые зоохории могут обособляться и занимать промежуточное положение между зоохориями более высокого, чаще всего следующего, уровня. Например, между провинциями могут обособляться подпровинции или регионы со специфическими комплексами (собраниями) граптолитов.

В свою очередь, в иерархии биот — ассоциации состоят из сообществ, собрания — из ассоциаций и так далее — также бывают исключения, при

Таблица 44. Матрица зоогеографического районирования по граптолитам

Уровень		Форма проявления		
Биота	зоохория	пространственная	временная	таксономическая
Фауна	Пояс (царство)	Пелагиаль в планетарном масштабе	Период	Семейства, подсемейства, группы родов
	Область	Пелагиаль крупного сегмента Земли	Эпоха	
Комплекс	Провинция	Пелагиаль цепочки открытых морей	Часть эпохи	Рода, подрода, группа видов
	Под-провинция	Пелагиаль открытого моря	Век	
Собрание	Регион	Пелагиаль закрытого моря или обособленной части открытого моря	Часть века	Виды
Ассоциация	Район	Часть пелагиали над расчлененным рельефом дна	Несколько зон	
Сообщество	Местонахождение	Небольшая часть пелагиали над однотипным микрорельефом дна	Время (зона)	Подвиды, формы

которых какая-либо из биотических единиц смешанного состава не может быть однозначно отнесена ни к одной из выделяемых единиц более высокого биотического уровня. Иерархии масштабов проявления зоохорий имеют строгую соподчиненность (снизу вверх, табл. 44). Для пространственных категорий масштабов проявления зоохорий предлагается использовать термины, заимствованные из широко обиходных понятий географического районирования современных пелагиалей. Понимая некоторую легковесность прямого отождествления раннепалеозойских и современных пелагиалей, автор допускает возможность применения указанной терминологии во избежание излишнего нагромождения новых „палео“ терминов. Анализ палеобиогеографии планктонных сообществ организмов как раз и может дать качественный исходный материал для разработки специальной терминологии при типизации палеозойских акваторий.

Биотические уровни

Основу палеозоогеографического районирования по любым группам фауны составляют зоохории, однако они не могут быть выделены в отрыве от заключенных в них биот организмов. Поэтому сначала проанализируем биотические уровни. Элементарной единицей биот является сообщество (= биоценозу для бентосных групп организмов). В литературе обсуждалась неправомерность применения для планктонных групп организмов терминов „биоценоз“ и „палеоценоз“ [Янин, 1990]. Термин „сообщество“ как совокупность совместно обитающих организмов широко используется для планктона. Представляется, что для

подчеркивания специфики понимания термина „сообщество“ при характеристике планктонных группировок организмов следует прибавлять прилагательное „проекционное“. Планктон после своей гибели медленно опускается на дно бассейна и при благоприятных условиях может занять на дне площади близкие к проекции его прижизненного „взвешенного“ положения [Тихий океан, 1982; Обут и др., 1986; Сенников, Заславская, Шешегова, 1986; Сенников, 1986а]. Опыт изучения тафоценозов сибирских граптолитов, а именно структуры их сообществ, симбиотических связей, степени сохранности и ряд других параметров, дает основание полагать, что в большинстве случаев при небольшом горизонтальном „разносе“ очертания прижизненного „проекционного“ положения сообществ граптолитов достаточно четко запечатлеваются в границах распространения тафоценозов. Однако, как правильно отмечал М. Б. Зима [1976а, 1981], площадь „проекции“ менее компактна и чаще всего несколько больше площади прижизненного сообщества.

В характеристики сообществ для палеозоогеографического анализа входят: симбиотические связи [Сенников, 1976а], таксономическое разнообразие, доминанты и количество экземпляров каждого из таксонов граптолитов [Обут, Сенников, 1980а, 1984а, 1985], а также плотность поселения по числу экземпляров [Watkins, Berry, 1977]. Ассоциация — мелкая единица биот, при характеристике которой следует фиксировать следующие параметры: количество составляющих ее сообществ и их специфику, а также ее структуру (в целом) по возрастным стадиям [Сенников, 1976а,б, 1988]. Собрание (ассамблея) — средняя единица биот, характеризующаяся числом и особенностями входящих в него ассоциаций, установлением степени эндемизма и гигантизма таксонов [Perdigao, 1961; Bulman, 1965; Waterlot, 1965; Сенников, 1976а; Degardin, Waterlot, 1979; Degardin, 1980; Обут, Сенников, 1980а, 1985], центров их расселения [Сенников, 1986б] и плотности населения по числу видов и подвидов [Watkins, Berry, 1977]. Комплекс — крупная единица биот, для выделения которой надо знать количество и тип составляющих его собраний, требуется выяснить количественные взаимоотношения таксономических единиц различного ранга (поли- и монотаксонность групп видов, родов, семейств, а также количество видов в родах и родов в семействах) для выявления и оконтуривания центров разнообразия и, наконец, необходимо установить миграционные пути [Сенников, 1986б] и наличие барьеров. Фауна — крупнейшая единица биот, для выделения которой рекомендуется учитывать, наряду с типом и числом включаемых в нее комплексов, также конвергенцию, различия в развитии филогенетических линий [Обут, Сенников, 1984а; Сенников, 1987б]. При сравнительном анализе выделяемых биот низкого уровня, для их последующего объединения в биоты более крупных рангов, необходимо вычислять коэффициенты фаунистического сходства [Майр, 1971; Fallaw, 1979; Гневашов, Амои, 1983; Flynn, 1986], процентные отношения эндемизма [Обут, Сенников, 1985] и центры разнообразия родов (максимальное количество видов этого рода в одной зоохории) и видов (максимальное число подвидов такого вида в одной зоохории) [Сенников, 1986б; Макридин, Мейен, 1988]. Взаимоотношения между отдельными биотами одной и той же категории при повышении уровня от сообщества к фауне постепенно снижаются.

Уровни зоохорий

Зоохории, кроме их соответствия существовавшей в них какой-либо биоте, неотрывно связаны с палеообстановками и с масштабом их пространственного проявления. Таким образом, происходит увязка зоохорий как палеобиогеографических единиц с палеогеографическими (палеотектоническими) едини-

цами, что отражает единство и неразрывность „живого“ и „неживого“ в геологической природе. Для примера приведем разработанную для ордовикско-силурийского палеобассейна Горного Алтая [Сенников, 1987в] классификацию форм подводного рельефа (см. табл. 2б) и с ее помощью покажем связь палеобиогеографических и палеогеоморфологических единиц. Здесь следует отметить, что эта связь не была предусмотрена заранее, а выявилась при анализе взаиморасположений полученных зоохорий и площадного расположения форм рельефа.

Местонахождение (= биотопу для бентосных групп фауны) — элементарная единица зоохорий, включающая одну или несколько точек с граптолитами, между которыми прослежена прямая взаимосвязь. Местонахождения „располагаются“ над формами рельефа третьего порядка, чаще всего над одной из положительных или отрицательных форм рельефа или их композицией. Район — мельчайшая единица зоохорий, объединяющая несколько местонахождений, группирующихся, как правило, в одной структурно-формационной зоне или крупной ее части. В палеогеоморфологическом отношении районы „находятся“ над отрицательными или положительными формами рельефа второго порядка. Регион — мелкая единица зоохорий, чаще всего соответствующая объединению нескольких районов в единую палеогеографическую (палеотектоническую или геологическую) структуру. Регионы „располагаются“ над положительными или отрицательными формами рельефа первого порядка. Подпровинции — средние единицы зоохорий, охватывающие несколько связанных между собой регионов и обычно соответствующие таким геологическим подразделениям, как складчатая область, платформа или их сочетание. В палеогеоморфологическом отношении подпровинции „простираются“ над морскими бассейнами, различающимися между собой типом морей. Провинции — крупные единицы зоохорий, включающие в себя ряд близких подпровинций, размещающихся в крупных частях земной коры с различными геологическими структурами. Области крупнейшие единицы зоохорий, охватывающие несколько сходных провинций и эквивалентные по масштабу материковым и океаническим сегментам земной коры. Пояса (= царства) — предполагаемые глобальные единицы зоохорий, группирующие области в линейные субпалеоширотные „полосы“, равные как по номенклатуре, так и по масштабу проявления современным климатическим поясам (тропический, умеренный и др.) или какой-либо их совокупности. При возрастании уровня зоохорий от местонахождения к областям и поясам, на фоне непрерывного снижения выраженности границ зоохорий, происходит замедление скорости изменений очертаний зоохорий.

Биоты и зоохории выделяются не как отдельно взятые категории, а исключительно комплексно при анализе единой системы организм—среда—время. В связи с этим при рассмотрении как биот, так и зоохорий необходимо учитывать набор биотических и абиотических факторов, среди которых конкретно для граптолитов выделяются следующие. Для уровней сообщество—местонахождение и ассоциация—район: а) связь литологии и геохимии осадков с таксономическим и численным составом заключенных в них остатков организмов; б) характер распределения численности граптолитов относительно различных участков бассейна (литолого- или структурно-фациальных зон) [Watkins, Berry, 1977; Обут и др., 1982, 1986; Пяновский, 1982, 1986]. Для уровней собрание—регион: сопутствующие (для планктонных граптолитов в первую очередь зоо- и фитопланктонные) группы фауны и флоры и их симбиотические связи с граптолитами [Обут и др., 1982, 1986; Сенников, Заславская, Шешегова, 1986]. Для уровней комплекс—(под-)провинция: вре-

менная и пространственная связь перерывов в осадконакоплении или смены его типов с характером изменения структуры и состава биот и зоохорий. Для уровней фауна—область и фауна—пояс: а) влияния эвстатических колебаний уровней моря [Корень, Эйнасто, 1982; Коген, 1987], б) изменения положений полюсов и экватора, в) изменения климата (оледенение, аридизация и так далее), г) изменения окислительных реакций в морской среде [Berry, Wilde, 1978].

Совершенно ясно, что перечисленные параметры не охватывают всего их возможного разнообразия, однако, оперируя их ограниченным кругом, можно вполне четко и логично отделить различные уровни биот и зоохорий друг от друга и синтезировать их в единую систему. Анализ этой системы, основанный на указанных принципах, с использованием рекомендуемых методов позволит на единой строгой основе проводить детальные палеозоогеографические реконструкции по граптолитам для самых разнообразных участков раннепалеозойских пелагиалей. Такие реконструкции послужат базой для составления сводных — по бентосу и планктону — палеобиогеографических схем.

5.2. СРЕДНЕСИБИРСКИЕ ГРАПТОЛИТОВЫЕ ЗООХОРИИ

Эндемизм

Типы эндемичных таксонов. Под термином эндемичные формы граптолитов или эндемики понимаются различные таксоны граптолитов, которые встречаются только в одном регионе или в двух—трех регионах одной провинции. Так как большинство форм граптолитов космополитные, то при выявлении эндемизма следует обратить внимание на временной интервал существования таксонов в различных регионах и провинциях. При таком подходе возможно установление палеоэндемов или реликтов как древних элементов, а также неоэндемов, близких к местам возникновения новых таксонов [Дубатолов, Спасский, 1973; Красилов, 1977]. В подавляющем большинстве случаев у граптолитов возможно установление только таких „временных“ эндемиков. Относительно редко у граптолитов встречаются классические „полные“, „не временные“ эндемики родового уровня. К числу широко известных примеров следует отнести *Oncograptus* T. S. Hall, *Cardiograptus* Harris et Keble, *Sinograptus* Mu, *Allograptus* Mu, *Brachiograptus* Harris et Keble, встреченных пока только в Тихоокеанской провинции или даже в составляющих ее отдельных регионах [Hall, 1914; Bulman, 1955, 1970; Mu, 1957; Mu, Lee, 1958; Skevington, 1976b; Cooper, 1979]. Эндемики („не временные“) видового уровня у граптолитов встречаются несколько чаще (с учетом видов „полных“ эндемичных родов), однако на общем фоне космополитных форм они являются скорее исключением, чем закономерным правилом [Обут, Сенников, 1985].

Классическим примером реликтов на родовом уровне может быть пример единичного нахождения типичного ашгильского рода *Dicellograptus* Hopkinson в ландовери Китая [Wang Xiaofeng, 1984], встречающегося вместе с новым родом *Neodicellograptus* Mu et Wang. Находка обоих „палеоэндемичных“ родов в силуре дает пример реликта семейства Dicranograptidae Lapworth, все остальные представители которого не выходят за пределы карадокского и ашгильского ярусов ордовика. В последние годы представители рода *Neodicellograptus* Mu et Wang обнаружены в ландовери Арктической Канады [Melchin, Mitchell, 1991].

Надо оговориться, что не следует объявлять эндемиками сравнительно недавно выделенные новые родовые и видовые таксоны граптолитов. Практика

исследований показывает, что в последующие 5—20 лет эти таксоны, как правило, обнаруживаются и в других регионах. Так, например, специфические сибирские рода *Dittograptus* Obut et Sobolevskaya и *Stavriles* Obut et Sobolevskaya [Обут, Соболевская, 1968] через 20 лет были найдены на Кавказе [Обут, Морозова, 1988], а первый из отмеченных родов затем обнаружен и в Китае [Ge Mei-yu et al., 1990]. Другие примеры — выделенные впервые на Сибирской платформе виды и подвиды новых родов *Comograptus* Obut et Sobolevskaya, *Coronograptus* Obut et Sobolevskaya, *Agetograptus* Obut et Sobolevskaya, *Lagarograptus* Obut et Sobolevskaya, а также новые виды и подвиды в составе уже известных родов *Rhaphidograptus* Bulman, *Hedrograptus* Obut, *Diplograptus* McCoy, *Camptograptus* Obut [Обут, 1955; Обут, Соболевская, 1968; Обут, Сенников, 1985] в дальнейшем были найдены в Англии [Toghill, 1968a,b; Rickards, 1976b], в Канаде [Lenz, 1982; Norford, Orchard, 1985], на Горном Алтае [Сенников, 1976а, 1986б, 1987б; Сенников и др., 1979, 1984], в Латвии [Ульст, 1986], на Кавказе [Обут, Морозова, 1988] и в некоторых других районах. Аналогичная картина наблюдается и для ряда новых видов, впервые установленных на Таймыре, Колыме и в Казахстане и относящихся к родам *Aletograptus* Obut et Sobolevskaya, *Expansograptus* Bouček et Přibyl, *Isograptus* Moberg, *Hedrograptus* Obut, *Retiolites* Barrande, *Monograptus* Geinitz [Келлер, 1954, 1956; Обут, Соболевская, 1962, 1964, 1966, 1967а; Обут, 1965; Цай, 1974]. Эти таксоны затем были обнаружены на Горном Алтае, Салаире, в Туве [Кульков, Обут, 1973; Сенников, 1976а, 1986б, 1987б; Обут, Сенников, 1978а,б, 1984а], в Англии [Hutt, 1974], Киргизии [Зима, 1976б], Китае [Li Ji-jin, 1990].

Эндемичные формы у граптолитов могут рассматриваться и выделяться с двух тесно связанных между собой позиций: как „временные“ и как „полные“ эндемики. Последние могут быть эндемиками, например, на видовом уровне как для районов и регионов, так и для подпровинций, т. е. следует учитывать масштаб проявления эндемизма. При увеличении диапазона геологического времени какой-либо „временной“ эндемик, известный в каком-то определенном зональном интервале только в одном районе, может рассматриваться эндемиком для большей территории, например, для региона. При этом длительность его существования в целом для всего региона будет более продолжительной — несколько зон. Теснейшая неразрывная связь пространственного и временного проявления эндемизма у граптолитов четко контролируется и обосновывается зональной стратиграфией.

Семейственные и родовые эндемики. На семейственном уровне возможным „полным“ эндемиком для Сибирской платформы является среднекембрийское семейство *Bulmanidendridae* Obut [Обут, 1974]. В то же время полной уверенности в его эндемичности нет, так как находки граптолитов в кембрийских толщах крайне редки и плохо изучены, а систематика кембрийских граптолитов еще недостаточно разработана. Для Сибирской платформы „полными“ родовыми эндемиками являются среднекембрийские *Dithecodendrum* Obut, *Siberiodendrum* Obut, *Archaeodendrum* Obut [Обут, 1964], а для Горного Алтая — среднекембрийский *Karasidendrum* Sennikov и ашгильский *Xylograptus* Sennikov [Сенников, 1976а; Обут, Сенников, 1990]. Вероятно, „полными“ эндемиками на родовом уровне для Горного Алтая пока можно признать и лландоверийские *Eorograptus* Sennikov, *Tscharyschograptus* Sennikov [Сенников, 1984], хотя Д. Е. Б. Бейтс (D. E. B. Bates) передал автору предварительные данные (письменное сообщение, сопровождающееся фотографией образца) о возможности идентификации им в своей английской коллекции представителей рода *Eorograptus* Sennikov. „Полным“ родовым эндемиком для Таймыра служит аренигский *Sagenograptus* Obut et Sobolevskaya, а для Колы-

мы — лландоверийский *Corymbites* Obut et Sobolevskaya [Обут, Соболевская, 1962, 1967а].

Совместно для Сибирской платформы и Горного Алтая „полным“ родовым эндемиком является верхнекембрийско-нижнеордовикская *Archaeodictyota* Obut et Sobolevskaya [Обут, Соболевская, 1967б; Обут, Сенников, 1984а]. Совместно для Таймыра, Горного Алтая, Горной Шории, Киргизии „полным“ родовым и видовым эндемиком можно назвать тремадокский *Aletograptus hyperboreus* Obut et Sobolevskaya [Обут, Соболевская, 1962; Зима, 1976б; Обут, Сенников, 1984а; Сенников, Петрунина, 1987]. При этом стоит отметить, что рода *Archaeodictyota* Obut et Sobolevskaya, *Eorograptus* Sennikov следует относить к неоэндемичным „частям“ (родам) включающих их семейств. Род *Tscharyschograptus* Sennikov, в противоположность только что сказанному, надо относить к палеоэндемичной „части“ (роду) таксонов более крупного семейственного ранга. Это объясняется тем, что первая группа родов предвзяла собой появление новых крупных таксономических единиц, например, подсемейств или семейств. Род *Archaeodictyota* Obut et Sobolevskaya — первый древнейший представитель семейства Acanthograptidae Bulman, а род *Eorograptus* Sennikov в подсемействе Plectograptinae Bouček et Münch является древнейшим его представителем, а также и древнейшим родом во всем семействе Plectograptidae Bouček et Münch. Во второй группе родов морфологические черты явно несут облик реликтовых, а сами рода являются последними молодыми представителями в составах таксономических группировок более высокого таксономического ранга. Так, род *Tscharyschograptus* Sennikov, встреченный в средней части верхнего лландовери, входит в состав семейства Pseudoretiolitidae Obut et Zaslavskaya, остальные представители которого характерны исключительно для верхнего ордовика и нижнего—среднего лландовери.

Видовые эндемики. В отношении фиксирования эндемизма таксонов видового ранга надо быть весьма осмотрительным. Это связано с тем, что необходим длительный (10—20 лет) период общего „признания-распознавания“ какого-либо таксона от момента его выделения, а также требуется тщательная ревизия всех из известных морфологически близких видов. Последняя процедура должна проводиться исключительно при непосредственном изучении типовых коллекций, а это во многих случаях весьма затруднительно. Поэтому на материале с Сибирской платформы пока можно выделить небольшую группу эндемичных видов, за исключением аналогичных видов, входящих в отмеченные выше эндемичные рода. „Полными“ видовыми эндемиками для Сибирской платформы являются ордовикские *Dictyonema omnutachense* Obut et Sobolevskaya, *Dict. kulumbeense* Obut et Sobolevskaya, *Dict. turumakitense* Obut et Sobolevskaya, *Mastigograptus datzenkoi* Obut et Sobolevskaya [Обут, Соболевская, 1967б], силурийские (лландоверийские) *Rastrites norilskensis* Obut et Sobolevskaya, *Agetograptus tenuilongissimus* Obut et Sobolevskaya, *Globosograptus tenuissimus* Obut et Sobolevskaya [Обут, Соболевская, 1968]. Кроме того, среднелландоверийский (зона *triangulatus*) вид *Glob. tenuissimus* относится к неоэндемичному виду в составе рода *Globosograptus* Bouček et Přibyl, так как все остальные виды рассматриваемого рода известны только в позднем лландовери. Среди „полных“ видовых эндемиков для Горного Алтая можно указать силурийские *Dictyonema altayense* Sennikov, *Koremagraptus bulmani* Sennikov, *Agetograptus tenuissimus* Sennikov, *Polygonograptus physophorus* Sennikov и девонский *Pol. bouceki* Obut et Sennikov [Сенников, 1976а; Обут, Сенников, 1981б]. Совместно для Сибирской платформы и Арктической Канады видовыми эндемиками служат *Agetograptus secundus* Obut et Sobolevskaya, *Ag. spiniferus* Obut et Sobolevskaya, *Ag. primus* Obut et Sobolevskaya, *Comograptus comatus* Obut

et Sobolevskaya, *Comog. gorbiachinensis* Obut et Sennikov [Обут, Соболевская, 1968; Обут, Сенников, 1980а; Melchin, 1989]; для Сибирской платформы, Арктической Канады и Швеции видовым эндемиком может быть *Agetograptus primus* Obut et Sobolevskaya [Обут, Соболевская, 1968; Melchin, 1989; Loydell, 1991b]. Среди видовых эндемиков для Горного Алтая, Арктической Канады и Казахстана следует указать *Monograptus kovalevskyi* Obut et Sobolevskaya [Обут, Соболевская, 1966; Сенников, 1976а; Melchin, 1989]. Совместно для Казахстана и Горного Алтая „полными“ видовыми эндемиками являются карадокский *Glyptograptus eosiccatus* Tzaj, лландоверийский *Monograptus ayagusensis* Obut et Sobolevskaya [Обут, Соболевская, 1966; Сенников, 1976а]. Для Сибирской платформы и Горного Алтая к „полным“ видовым эндемикам относятся лландоверийские *Metabolograptus sibiricus* (Obut), *Metabol. moyeroensis* (Obut), *Agetograptus zintchenkoae* Obut et Sobolevskaya, *Diplograptus talnahensis* Obut et Sobolevskaya [Обут, 1955; Обут, Соболевская, 1968; Сенников, 1976а, 1987б; Сенников и др., 1979, 1984; Обут, Сенников, 1985]. Для Тувы, юга Горного Алтая и Северной Ирландии характерен „полный“ видовой позднелландоверийский эндемик *Stimulograptus tuvaensis* Obut [Кульков, Обут, 1973; Сенников, 1987а; Loydell, 1990]. Совместно для Салаира и Казахстана „полным“ видовым эндемиком является *Expansograptus balhaschensis* (Keller) [Келлер, 1956; Цай, 1974; Сенников, 1992б]; для Горного Алтая и Таймыра к „полным“ видовым эндемикам относятся карадокские *Orthograptus barcovaensis* (Obut et Sobolevskaya), *Orth. insuetus* (Obut et Sobolevskaya) [Обут, Соболевская, 1964]. Для Горного Алтая, Салаира и Казахстана видовым эндемиком можно указать *Expansograptus jakovlevi* (Keller) [Келлер, 1954; Цай, 1974; Обут, Сенников, 1986; Сенников, 1992б]. Совместно для Горного Алтая, Салаира и Киргизии „полным“ видовым эндемиком является *Expansograptus kirgisticus* Obut et Zubtsov [Обут, Зубцов, 1965; Сенников и др., 1982]. Для Сибирской платформы, Горного Алтая и Кавказа в качестве „полных“ видовых эндемиков можно указать лландоверийские *Rhaphidograptus maslovi* Obut et Sobolevskaya, *Lagarograptus inexpectatus* Obut et Sobolevskaya [Обут, Соболевская, 1968; Сенников, 1976а; Обут, Морозова, 1988].

Центры расселения

Методические приемы выявления центров расселения. Вопросы о возможных центрах расселения у граптолитовых сообществ были подняты сравнительно недавно [Сенников, 1986б]. Это объясняется тем, что граптолиты — очень быстро расселяющаяся группа, на которой построена самая дробная зональная стратиграфия для ордовика и силура. Поэтому для многих таксонов, имеющих узкий зональный уровень стратиграфического распространения, весьма затруднительно выявить критерии для оценки понятий „раньше“ и „позже“ при анализе времени появления какого-либо таксона в различных регионах. Постановка таких вопросов правомочна только при признании „расселенческой“ биогеографии, поддерживающей идеи о центрах происхождения видов [McCoу, Neck, 1983; Terzian, Viemont, 1988; Vanarescu, 1988; Валентайн, Яблонский, 1988]. Анализ материалов по среднесибирским граптолитам позволяет интерпретировать некоторые данные именно с позиций „расселенческой“ биогеографии, так как именно такой способ формообразования за счет расселения популяции-основательницы особенно характерен для эпиконтинентальных морей, обычных в нижнем палеозое. Несмотря на отмеченные трудности, при анализе центров расселения граптолитовых сообществ удается выявить родовые (в меньшей степени видовые и подвидовые) таксоны, вертикальное распространение которых охватывает более одной зоны. Для таких таксонов граптолитов,

как и по другим группам фауны, можно выявить районы, где они появились ранее по отношению к остальным районам, а также наметить направления их миграций. Такой путь анализа достаточно разработан на различных группах фауны и он может быть иллюстрирован многими примерами по материалам граптолитовых сообществ.

Центры расселения отдельных таксонов. При обосновании выделения некоторых зоохорий отмечается разновременность — в стратиграфическом интервале полторы-три зоны — появления в различных провинциях некоторых родов ордовикских граптолитов: *Isograptus* Moberg, *Glyptograptus* Lapworth, *Glossograptus* Emmons [Цай, 1982]. Дополнительно можно указать, что род *Azygograptus* Nicholson et Lapworth известен на Алтае в зоне *arproximatus* самых низов аренига, а в других регионах, в Англии, Чехии, Китае, на Салаире, он встречается только с середины аренига [Elles, Wood, 1902; Kraft, 1977; Mu Enzhi et al., 1979; Обут, Сенников, 1984а]. Также упоминавшийся ранее род *Globosograptus* Bouček et Přibyl появляется на Сибирской платформе в нижней части среднего лландовери, а в Англии, Чехии, Швеции, Китае он встречается с верхнего лландовери [Elles, Wood, 1913; Bouček, Přibyl, 1952; Обут, Соболевская, 1968]. Аналогичная картина разновременности появления в различных регионах наблюдается и для отдельных раннесилурийских (лландоверийских) родов граптолитов: *Cystograptus* Hundt, *Rhaphidograptus* Bulman, *Dittograptus* Obut et Sobolevskaya [Обут, Соболевская, 1967а, 1968; Сенников, 1976а, 1986б; Li Ji-jin, 1987; Обут, Морозова, 1988; Ge Mei-yu et al., 1990]. Конечно, нельзя сбрасывать со счетов того, что в большинстве случаев разновременность появления родов связана с разновременностью появления различных видов, составляющих такие рода.

Среди примеров скольжения во времени уровней появления видов в различных регионах надо указать *Pseudoclimacograptus orientalis* Obut et Sobolevskaya, который на Алтае появляется в зоне *persculptus* в низах нижнего лландовери, в Арктической Канаде встречается с зоны *acinasces* середины нижнего лландовери, в Казахстане фиксируется с зоны *surplus* в верхах нижнего лландовери, в Норильском районе Сибирской платформы известен с зоны *triangulatus* низов среднего лландовери и в Швеции отмечается в среднем лландовери [Обут, Соболевская, 1966, 1968; Rickards et al., 1977; Сенников, 1978, 1986б; Сенников и др., 1979; Melchin, 1989; Loydell, 1991b]. Из этого следует, что для приведенного вида центром расселения являлась акватория Алтая, откуда он сначала эмигрировал на акватории Арктической Канады и Казахстана и только затем на акваторию Сибирской платформы, вероятнее всего, либо с акватории Алтая, либо с акватории Арктической Канады. Следующий пример, подвид *Glyptograptus tamariscus nikolayevi* Obut в Китае описан в зоне *acuminatus* (зона *Parakidograptus primarius*) в нижней части нижнего лландовери, в Англии и Арктической Канаде отмечается в зоне *acinasces* в средней части нижнего лландовери, в Казахстане появляется с зоны *surplus* в верхней части нижнего лландовери, а на Колыме и Сибирской платформе известен с зоны *triangulatus* в низах среднего лландовери [Обут, 1965; Обут, Соболевская, 1966, 1967а, 1968; Hutt, 1974; Обут, Сенников, 1980а; Melchin, 1989; Li Ji-jin, 1990]. Возможно, что рассмотренный подвид (по мнению Дж. Е. Хут [Hutt, 1974], у этого таксона видовой статус) имел центром расселения один из районов Китая, откуда эмигрировал на акваторию Англии, Арктической Канады, Казахстана и только затем, вероятно, с акватории Казахстана (или акватории Арктической Канады) на акваторию Сибирской платформы и Колымы. Можно добавить, что вид *Diplograptus tcherskyi* Obut et Sobolevskaya в Китае встречается с зоны *acuminatus* нижнего лландовери по

зону *triangulatus* среднего ландовери, а на Колыме и в Арктической Канаде только в среднем ландовери [Обут, Соболевская, 1967а; Fu Lipu, Song Lisheng, 1986; Fu Li-pu, 1986; Melchin, 1989; Ge Mei-yu, 1990], что также указывает на возможный „китайский“ центр расселения этого вида и путь миграции граптолитовых ассоциаций из акваторий Китая в акватории Колымы и Арктической Канады.

Другие примеры, вид *Dittograptus fortuitus* Obut et Sobolevskaya, впервые установленный в Норильском районе Сибирской платформы в зоне *triangulatus* среднего ландовери, сейчас известен из зоны *grandis* верхнего ландовери Китая, т. е. этот вид эмигрировал с акваторий Сибирской платформы в акватории Китая [Обут, Соболевская, 1968; Ge Mei-yu et al., 1990]. Вид *Petalograptus munchi* Obut et Sobolevskaya на Колыме был установлен в зоне *convolutus* среднего ландовери, а в Китае он описан в зоне *maximus* верхнего ландовери [Обут, Соболевская, 1967а; Ge Mei-yu, 1990], что отражает миграционные пути из бассейнов Колымы в бассейны Китая. Последний пример, вид *Rhaphidograptus maslovi* Obut et Sobolevskaya на Горном Алтае появляется с зоны *extenuatus, sibiricus* в середине нижнего ландовери, а на Сибирской платформе он известен с уровня зоны *triangulatus* в низах среднего ландовери [Обут, Соболевская, 1968; Сенников, 1976а; Обут, Сенников, 1980а], появляясь, вероятно всего, в самых верхах нижнего ландовери. Этот пример показывает эмиграцию отмеченного вида с акватории Алтая на акваторию Сибирской платформы. Стоит отметить, что на Кавказе в нижней части зоны *triangulatus* среднего ландовери найден новый подвид *Rhaphidograptus maslovi tochanaensis* Obut et Morosova. Это может свидетельствовать о миграции рассматриваемого вида с акватории Горного Алтая на акваторию Кавказа [Обут, Морозова, 1988].

Центры расселения граптолитовых сообществ. Принципиально другой тип анализа для выявления центров расселения граптолитовых ассоциаций, основывающийся на изучении частот распределения размеров колоний, не имеет аналогов в приемах, применяемых для других групп фауны, и нуждается в тщательном разборе составляющих его посылок и методических приемов сбора материала при полевых работах и монографическом изучении коллекций. Этот тип анализа основывается на присущем им способе построения колоний, при котором первый сикүлозооид образуется половым путем, а дальнейшее формирование рабдосом происходит от сикүлы различными путями последовательного почкования новых зооидов — тек [Обут, 1964; Сенников, 1976а]. Присутствие или отсутствие отдельных сикүл в сообществах и ассоциациях не только указывает на предпочтительный путь (половой или бесполой) развития биот граптолитов, но и позволяет судить о центрах расселения и путях миграции. Первым постулатом при рассматриваемом типе анализа является утверждение о том, что в центрах расселения граптолитов должны были быть условия, при которых происходило массовое развитие (размножение) половым путем с образованием новых и новых сикүл. Последние, с зачатками тек и без них, быстро расселялись по обширным акваториям, эмигрируя в другие районы, где „половое развитие“ было затруднено, но за счет „бесполого развития“ — последовательным почкованием тек — колонии могли достигать нормальных взрослых размеров [Сенников, 1976а]. Не исключено, что такие палеоакватории с большим числом мелких форм были также потенциальными районами для зарождения новых видов при возникновении новых таксонов от мелких неспециализированных форм [Майр, 1974; Terzian, Viemont, 1988].

Современных аналогов граптолитов нет. В то же время следует отметить, что у значительного числа ныне живущих морских бентосных организмов

личиночные стадии ведут планктонный образ жизни и переносятся на огромные расстояния, расселяясь по самым различным бассейнам [Океанографическая энциклопедия, 1974; Рауп, Стенли, 1974]. При этом большинство таких планктонных личинок может при отсутствии необходимой палеообстановки дна задерживать на некоторое время свой метаморфоз. Исходя из этого, ко второму постулату относится утверждение о том, что сикулы граптолитов могли при неблагоприятных условиях останавливать свое развитие и достигать стадии астогенеза (начало образования колонии путем почкования) только на третий—пятый сезон [Сенников, 1976а].

Третий постулат относится к существованию в раннем палеозое подводных течений, сходных по своей скорости и, главное, масштабам с современными дрейфовыми течениями (типа пассатных водных течений) и способных за короткий отрезок времени (один — несколько сезонов) „доставить“ планктонные колонии граптолитов в самые удаленные морские бассейны.

В отношении методики сбора информации для такого типа палеогеографического анализа следует указать на необходимость привлечения всего материала по граптолитам, в том числе отдельных сикул и юных форм (сикул с несколькими теками), которые в дальнейшем, возможно, и не удастся отождествить с какими-либо родовыми или даже семейственными категориями граптолитов. Только собранный по отмеченной методике материал позволит построить близкую к истинной картину структуры сообществ и ассоциаций по возрастным стадиям [Сенников, 1976а]. Наличие или отсутствие сикул, а также анализ структуры ассоциаций позволяет оперировать понятиями центры расселения и пути миграций граптолитов в пределах одного и того же возрастного интервала: времени (зоны) или части века (яруса).

Для точности анализа и выяснения истории развития структур ассоциаций граптолитов Средней Сибири, центров их расселения и путей миграций используем возрастные срезы: а) тремадок, б) арениг, в) лланвирн—лландейло, г) карадок, д) ашгилл, е) ранний лландовери, ж) средний лландовери, з) поздний лландовери (рис. 30). В перспективе следует детализировать такой тип анализа до зонального возрастного уровня.

Для тремадока структура граптолитовых ассоциаций по возрастным стадиям имеет следующий вид: Сибирская платформа — С-Р, Ю-Р, Н-Ч, К-Ч; Кузнецкий Алатау — Н-Р, К-Е; Салаир — Н-Ч, К-Е; Горный Алтай — Ю-Р, Н-Р. Единственным районом, где встречены отдельные сикулы и юные формы, является Сибирская платформа. Возможно, именно этот регион в тремадоке мог быть центром расселения граптолитовых ассоциаций Средней Сибири. С Сибирской платформы в Кузнецкий бассейн эмигрировал вид *Callograptus kravtsovi* (Obut et Sobolevskaya). Аренигские формульные структуры граптолитовых ассоциаций по возрастным стадиям имеют следующий вид: Сибирская платформа — Н-Е; Салаир — Ю-М, Н-О, К-О; Горный Алтай — Ю-О, Н-О, К-О; Монголия — Н-Р, К-Ч. Юные формы известны на Алтае и Салаире, причем на Алтае их больше. Вероятно, Горный Алтай мог быть центром расселения граптолитовых ассоциаций в аренигском веке. С акватории Алтая ассоциации эмигрировали в акватории Салаира и далее в акватории Таймыра, Монголии, Казахстана, Киргизии. Это подтверждает появление на Горном Алтае и Салаире на более низких стратиграфических уровнях, чем в других регионах, таких таксонов, как *Expansograptus taimyrensis* Obut et Sobolevskaya (Горный Алтай — зона *approximatus*, Салаир — зона *densus*, Таймыр — зона *gibberulus*), *Expansograptus extensus* (Hall) (Горный Алтай — зона *approximatus*, Салаир — зона *densus*, Казахстан — средняя часть аренига, Киргизия — зона *angustifolius elongatus*), *Expansograptus suecicus robustus* (Monsen) (Салаир — зона *densus*;

Возрастной уровень	Палеоакватория						
	Колыма	Таймыр	Сибирская платформа	Салаир	Горный Алтай	Казахстан	Тува
Поздний лландовери	* +	+ 0			0	0	*
Средний лландовери			* + 0		0		
Ранний лландовери	+				*		
Ашгилл	+ 0				*		
Карадок	+	+			+	+	
Лландейло-лланвирн					*	+	
Арениг				0	*	+	
Тремадок			* +				

* 1 + 2 0 3

Рис. 30. Центры расселения и центры разнообразия граптолитовых ассоциаций в раннепалеозойских акваториях Средней Сибири:

1 — центры расселения, 2 — центры видового разнообразия, 3 — центры подвидового разнообразия.

Казахстан — зона *gibberulus*, *hirundo*; Таймыр — уровень зон *densus* и *angustifolius elongatus*), *Corymbograptus deflexus* (Elles et Wood) (Горный Алтай — подзона *balticus* зоны *densus*; Казахстан — средняя часть аренига). Для лланвирнско-лландейльского возрастного уровня структура граптолитовых ассоциаций по возрастным стадиям имеет следующий вид: Сибирская платформа — Ю-Р, Н-Ч; Салаир — Ю-Р, Н-Ч, К-Ч; Горный Алтай — Ю-Ч, Н-О, К-Ч. Юные формы на этом возрастном срезе известны во всех регионах, а наибольшее их количество приходится на Горный Алтай, где преобладают нормальные формы. Учитывая приемственность от аренигского уровня, можно полагать, что Горный Алтай и на лланвирнско-лландейльском срезе был центром расселения граптолитовых ассоциаций. Карадокские формульные структуры граптолитовых ассоциаций по возрастным стадиям имеют следующий вид: Сибирская платформа — Ю-Р, Н-М, К-Е; Салаир — Ю-Е, Н-Ч, К-Е; Горный Алтай — Ю-Е, Н-О, К-Ч. Структуры карадокских ассоциаций Средней Сибири очень близки друг другу, за исключением обильного числа нормальных форм на Горном Алтае. В связи с этим невозможно решить в каком из среднесибирских регионов мог располагаться центр расселения граптолитовых ассоциаций. Возможно, что такой центр был в одном из соседних регионов. Для ашгилла структура граптолитовых ассоциаций по возрастным стадиям имеет следующий вид: Колыма — Ю-Р, Н-Ч, К-Ч; Сибирская платформа — Н-Е; Салаир — Н-Р; Горный Алтай — С-О, Ю-М, Н-Ч; Тува — Н-Е. Несомненно, что Горный Алтай был центром расселения граптолитовых ашгилльских ассоциаций. Это подчеркивается и появлением на Горном Алтае ?*Climacograptus* (= *Fenchsiangograptus*) *extraordinarius* Sobolevskaya стратиграфически ниже (подзона *supernus* зоны *supernus*), чем на Колыме и в Казахстане (зона *extraordinarius*, расположенная выше зон *supernus* и *pacificus*).

Для раннего лландовери формулы структур ассоциаций граптолитов по возрастным стадиям представляются в следующем виде: Горный Алтай — С-О, Ю-О, Н-Ч, К-Е; Салаир — Н-Ч, К-Р; Сибирская платформа — Ю-М, Н-О, К-Ч; Колыма — Ю-Р, Н-О, К-Ч. Обращает на себя внимание наличие отдельных сикул только в одном регионе, в Горном Алтае, где они встречаются в изобилии и где над всеми остальными формами преобладает количество юных форм. На Сибирской платформе и Колыме преобладающими являются нормальные формы, а количество юных форм в первом регионе несколько больше, чем во втором. Таким образом, центром расселения в раннем лландовери была акватория Горного Алтая; из нее ассоциации граптолитов эмигрировали в бассейны Сибирской платформы, где после прединдустриального перерыва началось заселение акваторий однообразно по форме устроенными, труднодиагностируемыми, юными и нормальными (по размерам) колониями. Такому выводу могли противоречить данные о нижнелландоверийских эндемичных формах с Сибирской платформы — *Metabolograptus sibiricus* (Obut), *Metabol. moyeroensis* (Obut), *Coronograptus angustus* (Obut). Однако все эти таксоны теперь встречены на Горном Алтае [Сенников, 1976а; Сенников и др., 1984], что усиливает сделанный вывод. Напомним также и об отмечаемом выше стратиграфическом распространении видов *Rhaphidograptus maslovi* Obut et Sobolevskaya, *Pseudoclimacograptus orientalis* Obut et Sobolevskaya, появляющихся на Алтае на одну—три зоны раньше, чем на Сибирской платформе.

Возможно, что из бассейнов Сибирской платформы граптолитовые ассоциации мигрировали и в бассейны Колымы, о чем может свидетельствовать находка в обоих регионах своеобразного эндемичного вида *Cystograptus praepenna* Obut et Sobolevskaya [Обут, Соболевская, 1967а; Сенников, 1979].

Однако допустимо, что граптолитовые ассоциации мигрировали из бассейнов Колымы в бассейны Сибирской платформы, а в бассейны Колымы они попадали какими-либо другими путями, например, из бассейнов Казахстана через бассейны Монголии и Китая. На такие миграционные пути указывают находки в Казахстане, на Салаире, в Китае и на Колыме вида *Climacograptus mirnyensis* (Obut et Sobolevskaya) и вида *Orthograptus sinitzini* (Chaletzkaja) в Средней Азии, на Колыме, в Китае и, возможно, на Горном Алтае [Обут, Соболевская, 1967а; Корень и др., 1980; Корень, Соболевская, 1983; Сенников, 1986б; Li Ji-jin, 1984; Fu Lipu, Song Lisheng, 1986; Ge Mei-yu, 1990].

Из алтайских раннелландоверийских бассейнов граптолитовые ассоциации эмигрировали и в казахстанские бассейны (в меньшей степени, чем из казахстанских в алтайские), что подтверждается уже отмечавшимся более ранним появлением на Алтае вида *Pseudoclimacograptus orientalis* Obut et Sobolevskaya.

Среднелландоверийская структура граптолитовых ассоциаций по возрастным стадиям имеет следующий вид: Горный Алтай — Ю-Р, Н-О, К-М, Г-Р; Монголия — Н-Ч, К-Ч; Сибирская платформа — С-О, Ю-О, Н-О, К-Ч, Г-Е, нормальные доминируют; Колыма — Ю-Е, Н-О, К-Е, Г-Е. По наличию обильного числа сикул и юных форм — в двух других регионах сикулы отсутствуют, а юные формы единичны и редки — можно сделать вывод о том, что в среднем лландовери центром расселения граптолитовых ассоциаций были бассейны Сибирской платформы. Из них в алтайский бассейн иммигрировали такие типично „сибирско-платформенные“ таксоны, как *Diplograptus talnachenensis* Obut et Sobolevskaya, *Hedrograptus janischewskyi serus* Obut et Sobolevskaya, *Agetograptus zintchenkoae* Obut et Sobolevskaya, *Lagarograptus inexpeditus* Obut et Sobolevskaya, *Campograptus curtus* Obut et Sobolevskaya, *Coronograptus gregarius minusculus* Obut et Sobolevskaya, *Cor. gregarius arcuatus*

Obut et Sobolevskaya [Обут, Соболевская, 1968; Сенников, 1976а, 1987в; Сенников и др., 1979, 1984; Обут, Сенников, 1985].

Из среднелландоверийских бассейнов Сибирской платформы и Колымы граптолитовые ассоциации эмигрировали, как уже отмечалось выше, в бассейны Китая, что подтверждается более поздним появлением в последнем регионе видов *Dittograptus fortuitus* Obut et Sobolevskaya, *Petalograptus munchi* Obut et Sobolevskaya. Наличие связей Сибирской платформы и Китая подчеркивает и нахождение в обоих регионах вида *Diplograptus tcherskyi* Obut et Sobolevskaya [Обут, Соболевская, 1968; Ge Mei-yu, 1990].

Своеобразное сочетание обильного числа сикул, юных и нормальных форм [Обут, Сенников, 1985] на Сибирской платформе свидетельствует о существовании своеобразных условий, благоприятных как для „полового“ (образование новых сикул), так и для „бесполого“ (построение клоний) размножения. Такие условия привели к отмечаемому в литературе факту [Обут, Соболевская, 1968], при котором в составе примерно 40 описанных из среднелландоверийской зоны *triangulatus* видов было установлено 16 новых. Таким образом, бассейны Сибирской платформы в среднем лландовери были не только центрами расселения граптолитовых ассоциаций (выборки некоторых видов достигают 3 тыс. экземпляров), но также и центрами видообразования. Это явление, в какой-то мере, противоречит известному правилу [Красилов, 1977; Dial, Marzluff, 1988], согласно которому видовое разнообразие связано обратной зависимостью с численностью видов. Однако именно в таких районах, где присутствует большое число одиночных сикул и юных форм, могут проявиться условия для зарождения новых таксонов (от мелких, наименее специализированных). Обширная акватория Сибирской платформы предоставляла новые ниши для вновь появляющихся таксонов и не давала проявиться какой-либо ограничивающей конкуренции.

Позднелландоверийские формульные структуры граптолитовых ассоциаций по возрастным стадиям имеют следующий вид: Чукотка — Ю-Е, Н-Ч, К-Е; Колыма — Ю-Ч, Н-О, К-Р; Сибирская платформа — Ю-Ч, Н-О, К-Е; Горный Алтай — Ю-Р, Н-О, К-М; Тува — С-Е, Ю-Р, Н-М, К-Е; Монголия — Ю-Е, Н-Ч, К-Ч. Отдельные сикулы присутствуют в единичных количествах только в Туве, а юные формы в достаточном количестве — на Колыме. Возможно, что Тува и Колыма могли быть в позднем лландовери центрами расселения граптолитовых ассоциаций. С территории Тувы на юг Горного Алтая эмигрировал *Stimulograptus tuvaensis* (Obut). На тесные миграционные связи между Тувой и югом Алтая в позднем лландовери указывают находки в обоих районах видов *Streptograptus exiguus* (Lapworth), *Retiolites angustidens* Elles et Wood. На остальной территории Горного Алтая указанные таксоны отсутствуют и они замещаются в комплексах близкими к ним *Streptograptus nodifer* (Törnquist), *Retiolites angustissimus* Obut et Sobolevskaya. Последний вид как раз выделен на материале Колымы.

Суммируя данные по центрам расселения граптолитовых ассоциаций, следует отметить, что они постоянно перемещались из одного региона в другой. Тремадок — центром расселения была акватория Сибирской платформы; арениг — акватория Горного Алтая; лландейло-лланвирн — акватория Горного Алтая; карадок — ?; ашгилл — акватория Горного Алтая; нижний лландовери — акватория Горного Алтая; средний лландовери — акватория Сибирской платформы; верхний лландовери — акватория Тувы, а также Колымы.

Центры видового и подвидового разнообразия

Под центрами разнообразия следует понимать определенные участки внутри общего ареала распространения конкретного рода (или вида), где

наблюдается максимальное число составляющих этот род видов (или подвидов в составе вида) [Сенников, 1986а,б; Макридин, Мейен, 1988]. Такие центры разнообразия тяготеют к центрам образования родов (или видов), как к наиболее древним участкам ареалов распространения этих таксонов. Кроме фиксации расположения центров разнообразия в сообществах граптолитов на территории Средней Сибири (см. рис. 30), их анализ дает дополнительные данные о миграционных путях граптолитовых сообществ и о связях между собой отдельных палеобассейнов. Проанализируем численный состав существовавших в палеобассейнах граптолитовых биот на родовом и видовом уровнях.

Тремадокский центр. Для тремадока сейчас установлен такой количественный набор таксонов граптолитов: Таймыр — 8 видов в составе 5 родов; Сибирская платформа — 13 видов в составе 8 родов; Кузнецкий Алатау — 3 вида в составе 3 родов; Салаир — 4 вида в составе 3 родов; Горный Алтай — 7 видов в составе 6 родов; Казахстан — 14 видов в составе 11 родов.

По приведенным характеристикам эти регионы можно разделить на два класса — с политаксонными родами и с монотаксонными. К первому классу (по тремадокскому возрастному срезу) относятся Таймыр и Сибирская платформа, а ко второму — все остальные регионы, в которых либо все рода моновидовые (Кузнецкий Алатау), или только один—три рода имеют по два вида (Салаир, Горный Алтай, Казахстан). Следовательно, Таймыр и Сибирская платформа в тремадоке могли иметь более открытые миграционные сообщения с другими регионами, чем Кузнецкий Алатау, Салаир и Горный Алтай. Сибирская платформа для этого возрастного рубежа, возможно, являлась центром видового разнообразия граптолитовых ассоциаций.

Аренгские центры. Для аренига установлен следующий количественный набор таксонов граптолитов: Колыма — 16 видов в составе 11 родов; Таймыр — 25 видов в составе 14 родов; Сибирская платформа — 3 вида в составе 3 родов; Салаир — 21 вид в составе 10 родов; Горный Алтай — 46 видов в составе 19 родов, Казахстан — 62 вида в составе 16 родов, Монголия — 24 вида в составе 15 родов. На этом возрастном срезе Сибирская платформа выступает как регион с монотаксонными родами, а все остальные регионы относятся к политаксонной группе. При этом наибольшей „политаксонностью“ характеризуется Казахстан, затем следуют Горный Алтай и Салаир. Это свидетельствует о благоприятных миграционных связях Казахстана, Алтая и Салаира и об „изолированности“ Сибирской платформы. Казахстан на этом возрастном рубеже мог быть центром видового разнообразия.

В отношении подвидового разнообразия можно отметить, что на Салаире в составе нескольких аренигских видов выделяется по два подвида: *Phyllograptus densus densus* Törnquist, *Phyl. densus opulentus* Mosen, *Phyl. anna anna* Hall, *Phyl. anna longus* Ruedemann, *Expansograptus suecicus suecicus* (Tullberg), *Ex. suecicus robustus* (Mosen). В связи с этим Салаир можно отнести на аренигском уровне к центру подвидового разнообразия.

Лланвирнско-лландейльские центры. Для лланвирнско-лландейльского уровня установлен следующий количественный набор граптолитов: Колыма — 16 видов в составе 10 родов; Таймыр — 4 вида в составе 2 родов; Сибирская платформа — 2 вида в составе 2 родов; Салаир — 10 видов в составе 6 родов; Горный Алтай — около 30 видов в составе 22 родов; Казахстан — более 90 видов в составе 24 родов; Монголия — 5 видов в составе 4 родов. На этом возрастном срезе Таймыр, Сибирская платформа, Монголия выступают как монотаксонная группа регионов, а остальные регионы относятся к „политаксонной“ группе. Наиболее „политаксонны“ Казахстан и Горный Алтай. Эти два

региона имели на лланвирнско-лландейльском возрастном срезе наилучшие миграционные связи. Таймыр, Сибирская платформа и Монголия значительно ограничены в миграционных связях с другими регионами. Вероятно, Казахстан в лланвирнско-лландейльское время был центром видового разнообразия.

Карадокские центры. Для карадока установлен следующий количественный набор таксонов граптолитов: Колыма — 47 видов в составе 13 родов; Таймыр — 54 вида в составе 14 родов; Сибирская платформа — 6 видов в составе 4 родов; Салаир — 9 видов в составе 7 родов; Горный Алтай — более 30 видов в составе 13 родов; Казахстан — 54 вида в составе 12 родов. На этом возрастном срезе Сибирская платформа и Салаир могут быть отнесены к „монотаксонной“ группе, а все остальные регионы — к „политаксонной“. По степени убывания „политаксонности“ регионы распределяются в следующем порядке: Казахстан, Таймыр, Колыма, Горный Алтай. На единство миграционных связей Таймыра и Горного Алтая указывают находки в отмеченных регионах видов *Orthograptus barcovaensis* (Obut et Sobolevskaya), *Orth. insuetus* (Obut et Sobolevskaya). Такое же единство Казахстана и Горного Алтая подчеркивается присутствием в этих регионах вида *Glyptograptus eosiccatus* Tzaj. Сибирская платформа и Салаир обладали некоторой „изолированностью“. Центры видового разнообразия для карадока, возможно, концентрировались в двух палеобассейнах: в Таймыро-Колымском и в Казахстанско-Алтайском.

В отношении центров подвидового разнообразия на обобщенном лланвирнско-карадокском уровне следует отметить нахождение на Алтае подвидов *Cryptograptus tricornis tricornis* (Carruthers), *Cryp. tricornis insectiformis* Ruedemann, а на Салаире подвидов *Orthograptus calcaratus acutus* (Elles et Wood), *Orth. calcaratus priscus* (Elles et Wood). С учетом нахождения на Алтае подвида *Orth. calcaratus calcaratus* (Lapworth) можно предположить, что на лланвирнско-карадокском уровне центр подвидового разнообразия располагается в Салаиро-Алтайском палеобассейне.

Ашгилльский центр. Для ашгилла установлен следующий количественный набор таксонов граптолитов: Колыма — более 30 видов в составе 8 родов; Таймыр — 11 видов в составе 5 родов; Горный Алтай — 17 видов в составе 11 родов; Тува — 1 вид; Казахстан — около 40 видов в составе 11 родов. На этом возрастном срезе только Тува относится к „монотаксонной“ группе. „Политаксонность“ в других регионах понижается от Колымы и Казахстана к Алтаю и Таймыру. Можно предположить, что Казахстан и Колыма имели весьма благоприятные миграционные связи с другими регионами в течение ашгилльского века. Колыма в ашгилле могла являться центром видового разнообразия граптолитовых ассоциаций.

Анализ подвидового разнообразия показывает, что на Колыме встречаются виды, имеющие в своем составе несколько подвидов: *Climacograptus longispinus longispinus* T. S. Hall, *Cl. longispinus hsuei* Sobolevskaya, *Cl. longispinus supernus* Elles et Wood, *Dicellograptus ornatus ornatus* Elles et Wood, *Dicel. ornatus minor* Toghil, *Orthograptus amplexicaulis abbreviatus* Elles et Wood, *Orth. amplexicaulis strigosus* Ross et Berry, *Paraorthograptus pacificus pacificus* (Ruedemann), *Paraorth. pacificus kimi* (Kogen). Такие данные позволяют относить Колыму на ашгилльском уровне также и к центрам подвидового разнообразия граптолитовых сообществ.

Раннелландоверийский центр. В нижнем лландовери установлено следующее количество таксонов граптолитов: Колыма — более 20 видов в составе 11 родов; Таймыр — 9 видов в составе 8 родов; Сибирская платформа — более 10 видов в составе 10 родов; Горный Алтай — более 20 видов в составе 15 родов;

Салаир — 6 видов в составе 4 родов; Казахстан — более 30 видов из 14 родов. К „политаксонным“ регионам в нижнем лландовери можно отнести Колыму (большинство родов политаксонные, содержащие по 2, иногда 3—4 вида) и Казахстан (доминируют политаксонные рода, имеющие по 2—4 вида). В „монотаксонном“ классе регионов монотаксонность родов увеличивается от Алтая (только шесть родов имеют более одного вида) через Сибирскую платформу (только три рода имеют по два вида) к Таймыру (все рода, за исключением одного, монотаксонные). Миграция граптолитовых ассоциаций из бассейнов Сибирской платформы скорее происходила в направлении таймырских бассейнов, чем в сторону колымских палеобассейнов. Прослеживается связь колымских палеобассейнов с палеобассейнами Казахстана. Колыму можно отнести к центру видового разнообразия в раннем лландовери.

Среднелландоверийские центры. В среднем лландовери определено следующее количество таксонов граптолитов: Колыма — более 30 видов из 16 родов; Таймыр — 10 видов из 9 родов; Сибирская платформа — более 40 видов в составе 23 родов; Горный Алтай — более 40 видов в составе 18 родов; Казахстан — более 10 видов в составе 7 родов; Монголия — 11 видов из 9 родов. К „политаксонному“ классу регионов относятся: Сибирская платформа (до 5 видов в составе одного рода), Горный Алтай (до 4 видов в составе одного рода), Колыма (до 3 видов в составе одного рода). Для „монотаксонного“ класса регионов (Монголия, Казахстан) характерно наличие не более двух видов в составе родов. Таймыр занимает „промежуточное“ положение — только 1 род имеет 4 вида. Приведенные данные подчеркивают единство миграционных путей граптолитовых ассоциаций Горного Алтая и Сибирской платформы (наиболее тесное), платформы и Колымы (близкое) и платформы и Таймыра (достаточное). В среднем лландовери Сибирская платформа была центром видового разнообразия.

Если проанализировать подвидовой состав отдельных среднелландоверийских видов с Сибирской платформы, то необходимо подчеркнуть наличие значительного числа таких подвидов. Например, в составе вида *Coronograptus gregarius* (Lapworth) в Норильском районе Сибирской платформы выделяются три подвида: *Cor. gregarius gregarius* (Lapworth), *Cor. gregarius arcuatus* Obut et Sobolevskaya, *Cor. gregarius minusculus* Obut et Sobolevskaya. Часть видов из среднего лландовери Сибирской платформы представлены двумя подвидами: *Hedrograptus janischewskyi janischewskyi* Obut, *Hed. janischewskyi serus* Obut et Sobolevskaya, *Glyptograptus tamariscus tamariscus* (Nicholson), *Gl. tamariscus nikolayevi* Obut. Эти данные позволяют отнести Сибирскую платформу в среднем лландовери также и к центру подвидового разнообразия. На Горном Алтае в среднем лландовери наблюдается сходная картина, там определены те же три подвида в составе вида *Coronograptus gregarius* (Lapworth) и те же два подвида в составе вида *Hedrograptus janischewskyi* Obut. На этом временном уровне второй центр подвидового разнообразия располагался на территории Горного Алтая.

Позднелландоверийские центры. В верхнем лландовери зафиксировано следующее количество таксонов граптолитов: Чукотка — около 10 видов в составе 5 родов; Колыма — более 20 видов из 9 родов; Таймыр — более 20 видов в составе 11 родов; Сибирская платформа — около 10 видов в составе 5 родов; Горный Алтай — более 30 видов в составе 22 родов; Тува — около 10 видов в составе 5 родов; Казахстан — более 10 видов в составе 6 родов; Монголия — более 10 видов в составе 6 родов. К классу регионов с политаксонными родами относятся Горный Алтай, Колыма, Таймыр, Казахстан и Монголия, а к „монотаксонным“ регионам можно отнести Чукотку, Сибирскую

платформу, Туву. Единство и хорошая развитость миграционных связей между „политаксонными“ регионами подчеркиваются следующими совместными находками: 1) на Горном Алтае и на Таймыре — *Monoclimacis linnarssoni linnarssoni* (Tullberg), 2) на Колыме, в Казахстане и Монголии — *Retiolites geinitzianus* Barrande. В то же время Сибирская платформа, Чукотка и Тува были несколько в стороне от широких миграционных путей граптолитовых ассоциаций. Центр видового разнообразия в позднем лландовери мог располагаться в Таймыро-Колымском палеобассейне.

В отношении подвидового разнообразия следует указать, что на Таймыре, Горном Алтае и в Казахстане встречены по два подвида в составах позднелландоверийских видов рода *Monoclimacis* Frech, соответственно, на Таймыре — *Monocl. linnarssoni linnarssoni* (Tullberg), *Monocl. linnarssoni orientalis* (Obut), а на Алтае и в Казахстане — *Monocl. griestonensis griestonensis* (Nicol), *Monocl. griestonensis kettneri* (Bouček). Такие данные позволяют предполагать наличие центров подвидового разнообразия в верхнем лландовери в этих рассматриваемых трех регионах.

Обобщая данные по таксономическому разнообразию ассоциаций граптолитов Средней Сибири, можно отметить, что центрами видового разнообразия на соответствующих возрастных срезах были разные регионы. Тремадок — центром видового разнообразия является Сибирская платформа; арениг — Казахстан, а также, возможно, Горный Алтай; лланвирн-ландейло — Казахстан, а также, вероятно, Горный Алтай; карадок — Колыма с Таймыром и Алтай с Казахстаном; ашгилл — Колыма; нижний лландовери — Колыма, а также, не исключено, Казахстан; средний лландовери — Сибирская платформа, а также, может быть, Горный Алтай; верхний лландовери — Колыма с Таймыром, а также, возможно, Горный Алтай. Картина распределения центров подвидового разнообразия более пестрая, однако она достаточно четко увязывается с закономерностями изменений расположения центров видового разнообразия сибирских граптолитовых сообществ.

Суммируя данные о центрах расселения граптолитовых сообществ и центрах видового и подвидового разнообразия, надо отметить следующее. На каждом из четырех рубежей (тремадок, ашгилл, средний и поздний лландовери) (см. рис. 30) эти два типа центров совпадают в отношении приуроченности к одному и тому же региону Средней Сибири или непосредственно соседствующему с ней региону: Сибирская платформа в тремадоке, Колыма в ашгилле, Сибирская платформа в среднем лландовери, Колыма в позднем лландовери. На рубеже карадока центр расселения граптолитовых ассоциаций располагался за пределами регионов Средней Сибири. На каждом из трех рубежей — аренигском, лланвирнско-ландейльском и раннелландоверийском — центры расселения и центры разнообразия находились отдельно друг от друга в разных регионах Средней Сибири. Учитывая сущность центров разнообразия, как наиболее древних участков формирования какого-либо таксона, можно предположить, что именно из этих регионов и должен был расселяться этот таксон. Однако расселение граптолитовых сообществ по различным регионам контролировалось параметрами среды и могло широко осуществляться только из тех районов, где интенсивно шел процесс полового размножения с образованием новых юных форм. Возникает кажущееся противоречие между необходимостью расселения из центра разнообразия и благоприятной возможностью расселения из центров расселения. Оно объясняется тем, что перенос форм какого-либо таксона из центров разнообразия мог осуществляться в ближайšie соседние регионы даже при неблагоприятных условиях, однако успешная „адаптация“ такого таксона в „новом“ регионе была возможна только при нормальных условиях для

дальнейшего развития. Разобщенные центры разнообразия и расселения обычно располагались в двух непосредственно соседствующих регионах, например, в Казахстане и на Горном Алтае или на Салаире и на Горном Алтае. В центрах расселения граптолитовых сообществ существовали именно такие условия для быстрого и массового развития ассоциаций, особенно в отношении увеличения численности их представителей. Только такие, многочисленные по числу форм отдельных таксонов (особенно юных форм, что и характерно для центров расселения), сообщества могли на протяжении длительного времени непрерывно поставлять в соседние районы потенциальный материал для заселения новых и новых палеоакваторий.

Пути миграции

Характер миграционных связей. При анализе эндемизма, центров расселения и центров разнообразия граптолитовых ассоциаций в той или иной мере уже затрагивались вопросы направленности миграций граптолитовых сообществ. Как следует из изложенного материала, миграционные связи между отдельными палеобассейнами носили в некоторых случаях односторонний, а в других — двухсторонний характер. В ордовике и силуре постоянно изменялись положения и направленности миграционных путей граптолитовых ассоциаций из одного палеобассейна в другой. Наиболее корректный результат можно получить при использовании данных по срезам в пределах одной граптолитовой зоны. Если использовать для анализа интервал века или части века, то складывающиеся взаимоотношения между комплексами могут нести двойственный смысл. Например, трудно будет однозначно определить: были ли в первой половине рассматриваемого века связи в одностороннем порядке, а затем сменились во второй половине века на прямо противоположное направление; или весь век такие связи носили двухсторонний характер? Надо признать, если наличие миграций выявляется при использовании материала из интервала века или части века, то полученные выводы о миграционных путях не учитывают отмеченного обстоятельства.

Влияние течений на пути миграций. Двухсторонний характер миграционных связей может быть объяснен наличием постоянно меняющихся течений (или их полным отсутствием). Развивая в дальнейшем только первую из выдвинутых причин, отметим, что в современных морях и океанах достаточно широко развиты зимние и летние течения, часто прямо противоположного направления. В последние годы при палеогеографических реконструкциях расположения морей и континентов для раннего палеозоя стали строиться отдельные карты для зимнего и летнего периодов, на которых и находит отражение закономерная смена одной системы сезонных течений на другую [Wilde, Berry, 1984; Scotese, McKerrow, 1990, 1991; Berry, Wilde, 1990; Bergström, 1990; Finney, Chen Xu, 1990; Rickards, Rigby, Harris, 1990; Boucot, 1990; Wilde, 1991]. При этом в каждой системе сезонных течений выделяются теплые и холодные [Wilde, 1991], которые имеют не прямолинейное направление движения, а постоянно меняют сложный рисунок своего движения [Rickards, Rigby, Harris, 1990].

Теплые течения переносили как юные формы, так и взрослые, в них, вероятно, были богатые „пищевые фитопланктонные“ ресурсы. Попадая в новые благоприятные акватории, такое сообщество из большого количества юных и крупных форм сразу (в интервале одной граптолитовой зоны) основывало устойчивое, сбалансированное, успешно развивающееся сообщество. Холодные течения были губительными для юных форм. Их воздействие на крупные взрослые формы могло быть не столь резким и часть таких взрослых форм могла

переноситься холодными течениями из одной акватории в другую. Попадая даже в весьма благоприятные для жизни граптолитов акватории, такое сообщество из единичных крупных форм могло основать сообщество, которое либо достаточно быстро (в интервале одной граптолитовой зоны) вымирало, либо достаточно долго (в интервале нескольких зон) выходило из кризисного состояния и развивалось в устойчивое сбалансированное сообщество. При этом такими холодными течениями из взрослых форм переносились только те формы (? виды), которые не смогли „покинуть“ такие течения. Формы же граптолитов, обладающие потенцией к большим вертикальным перемещениям, изменяя глубины своего пребывания, могли „покидать“ „потоки течений“, а затем при благоприятном сочетании других течений „возвращаться“ в свои „старые“ районы обитания или перемещаться с теплыми течениями, богатыми питательными продуктами, в другие подходящие для жизни районы. Сходная картина перемещений зоопланктона в зависимости от направлений, температуры, плотности и характера течений наблюдается и в современных морских бассейнах [Rickards, Rigby, Harris, 1990].

Прежде чем приступить к рассмотрению путей миграций, необходимо отметить, что пока автор затрудняется определить — происходило ли общее изменение холодных течений на теплые, вне зависимости от сезонных колебаний климата, либо регулярно менялась температура одного и того же течения при сезонных изменениях палеообстановок? В первом случае, когда происходила смена течений — „затухало“ одно и постепенно набирало силу другое или одно эмигрировало в иной регион, а его место занимало другое течение-иммигрант? Также следует указать, что по аналогии с современными морскими течениями в раннем палеозое течения должны были различаться не только по температуре, но и по плотности за счет изменения солености. Пока автор рассматривает только показатель температуры течения. Анализируя данные о центрах расселения среднесибирских граптолитов и об их центрах видowego и подвидового разнообразия, а также учитывая высказанное предположение о характере перемещений граптолитовых ассоциаций различными течениями, можно предложить следующую схему изменения направлений течений в раннепалеозойских среднесибирских бассейнах (рис. 31).

Тремадок: два холодных (?зимних) течения в направлении от бассейна Сибирской платформы — одно в сторону бассейна Кузнецкого Алатау, а другое в сторону бассейна Салаира.

Арениг: теплое (?летнее) течение в направлении от бассейна Горного Алтая в сторону бассейна Салаира; холодное (?зимнее) течение от бассейна Салаира в сторону бассейна Казахстана и далее в сторону бассейна Киргизии; холодное (?зимнее) течение от бассейна Салаира в сторону бассейна Таймыра; холодное (?зимнее) течение от бассейна Казахстана в сторону бассейна Горного Алтая. Предполагаемые холодные течения совпадают с меридиональным течением на океанографической реконструкции для арениско-лланвирнского интервала [Finney, Chen Xu, 1990].

Лланвирн-лландейло: теплое (?летнее) течение от бассейна Горного Алтая в сторону бассейна Салаира и далее также теплое (?летнее) течение в сторону бассейна Казахстана; два холодных (?зимних) течения от бассейна Казахстана — одно в сторону бассейна Горного Алтая, а другое в сторону бассейна Салаира. Теплое течение от бассейна Салаира в сторону бассейна Казахстана совпадает с изгибающимся меридионально-широтным теплым течением с юга на север и далее на восток, выделяющимся на лландейльско-карадокской схеме океанографической реконструкции для Северной гемисферы в зимний период [Wilde, 1991].

а

Возрастной уровень	Палеоакватория						
	Колыма	Таймыр	Сибирская платформа	Салаир	Горный Алтай	Казахстан	Киргизия
Поздний лландовери			←---		---*		
Средний лландовери	←---		*----- -----*		→---		
Ранний лландовери	←---		←----- -----*	←-----	*----- -----*	→-----	
Ашгилл	*---				→---		
Карадок			←---		---*		
Лландейло-лланвирн				←---	→----- -----*	-----*	
Арениг		←---		-----* *-----	←-----*	→-----	→-----
Тремадок			*-----	→---			

б

Возрастной уровень	Палеоакватория						
	Колыма	Таймыр	Сибирская платформа	Салаир	Горный Алтай	Казахстан	Киргизия
Поздний лландовери	*-----				→---		
Средний лландовери	Теплые течения не зафиксированы						
Ранний лландовери	←---		←---		---* ---*		
Ашгилл					*-----	→-----	
Карадок		*-----			→---	←-----*	
Лландейло-лланвирн				→----- -----*		→---	
Арениг				←---	---*		
Тремадок	Теплые течения не зафиксированы						

* 1 --- 2

Рис. 31. Направления движений холодных (?зимних) (а) и теплых (?летних) (б) течений в раннепалеозойских акваториях Средней Сибири:

1 — начальная (или „первичная“), 2 — конечная (или „вторичная“) части течения.

Карадок: теплое (?летнее) течение от бассейна Казахстана в сторону бассейна Горного Алтая; теплое (?летнее) течение от бассейна Таймыра в сторону бассейна Горного Алтая; холодное (?зимнее) течение от бассейна Горного Алтая в сторону бассейна Сибирской платформы. Первое предполагаемое теплое течение совпадает с теплым широтным течением с востока на запад, а второе — отвечает меридиональному теплomu течению с юга на север. Отмеченные широтное и меридиональное течения выделяются на лландейльско-карадокской схеме океанографической реконструкции для Северной гемисферы в летний период [Wilde, 1991].

Ашгилл: одно теплое (?летнее) течение от бассейна Горного Алтая в сторону бассейна Казахстана; холодное (?зимнее) течение от бассейна Колымы в сторону бассейна Горного Алтая.

Ранний лландовери: два теплых (?летних) течения от бассейна Горного Алтая — одно в сторону бассейна Сибирской платформы, другое в сторону Колымы; три холодных (?зимних) течения от бассейна Горного Алтая — одно в сторону бассейна Сибирской платформы, другое в сторону бассейна Салаира, третье в сторону бассейна Казахстана, а также еще одно холодное течение от бассейна Сибирской платформы в сторону бассейна Колымы. *Средний лландовери*: два холодных (?зимних) течения от бассейна Сибирской платформы — одно в сторону бассейна Горного Алтая, другое в сторону бассейна Колымы. *Поздний лландовери*: теплое (?летнее) течение от бассейна Тувы в сторону бассейна Горного Алтая; теплое (?летнее) течение от бассейна Колымы в сторону бассейна Горного Алтая; холодное (?зимнее) течение от бассейна Горного Алтая в сторону бассейна Сибирской платформы.

Коэффициенты сходства сообществ

Для сравнения сходства между разновозрастными комплексами из различных регионов или районов Средней Сибири использовались коэффициенты фаунистического сходства Симпсона и Жаккара. Первый коэффициент определяется отношением S к N_1 , а второй коэффициент вычисляется по формуле $S/N_1 + N_2 - S$, где S — число общих таксонов в сравниваемых сообществах, N_1 — число таксонов в меньшем сообществе, N_2 — число таксонов в большем сообществе. Так как в сибирском материале в сравниваемых сообществах были весьма различные по числу таксонов сообщества, то пришлось отказаться от использования коэффициента Жаккара, дающего качественные результаты только при анализе приблизительно равных по размерам сообществ. Кроме того, в некоторых случаях удалось применить для анализа коэффициент сходства Кларка и Хатлеберга [Bergström, 1990], вычисляемый по формуле $2S/N_1 + N_2$. Последний показатель дал величины, близкие к результатам по коэффициенту Симпсона. Ниже анализируются данные по последнему коэффициенту (табл. 45).

Ордовикские сообщества. Нижний тремадок: коэффициент Симпсона для Сибирской платформы и Салаира равен $3/3 = 1$; для Сибирской платформы и Горного Алтая — $0/1 = 0$; для Горного Алтая и Салаира — $0/3 = 0$; для Сибирской платформы и Кузнецкого Алатау — $2/3 = 0,66$; для Салаира и Кузнецкого Алатау — $1/3 = 0,33$; для Кузнецкого Алатау и Горного Алтая — $0/1 = 0$. *Верхний тремадок*: граптолиты известны только в одном регионе Средней Сибири — на Горном Алтае. *Арениг*: коэффициент Симпсона для Сибирской платформы и Горного Алтая равен $0/3 = 0$; для Сибирской платформы и Салаира — $0/3 = 0$; для Горного Алтая и Салаира — $24/50 = 0,48$. *Лланвирн*: коэффициент Симпсона для Горного Алтая и Салаира равен $4/8 = 0,5$. *Лландейло*: коэффициент Симпсона для Сибирской платформы и Салаира

Таблица 45.

Коэффициенты сходства Симпсона для ордовикских и силурийских сообществ граптолитов Средней Сибири

Возрастной уровень	Попарно сравниваемые регионы								
	Кузнецкий Алатау			Сибирская платформа			Салаир		Алтай
	Салаир	Алтай	Сибирская платформа	Алтай	Салаир	Тува	Алтай	Тува	Тува
Верхний лландовери	-	-	-	0,83	-	0,16	-	-	1,0
Средний лландовери	-	-	-	0,66	-	-	-	-	-
Нижний лландовери	-	-	-	0,76	0,33	-	1	-	-
Ашгилл	-	-	-	1,0	0	0	0	0	0
Карадок	-	-	-	1,0	0,25	-	0,4	-	-
Лландейло	-	-	-	0	0	-	0,57	-	-
Лланвирн	-	-	-	-	-	-	0,5	-	-
Арениг	-	-	-	0	0	-	0,48	-	-
Верхний тремадок	Граптолиты встречаются только в одном регионе								
Нижний тремадок	0,33	0	0,66	0	1	-	0	-	-

равен $0/2 = 0$; для Сибирской платформы и Горного Алтая — $0/2 = 0$; для Горного Алтая и Салаира — $4/7 = 0,57$. *Карадок*: коэффициент Симпсона для Сибирской платформы и Салаира равен $2/8 = 0,25$; для Сибирской платформы и Горного Алтая — $8/8 = 1$; для Салаира и Горного Алтая — $2/5 = 0,4$. *Ашгилл*: коэффициент Симпсона для Салаира и Горного Алтая равен $0/5 = 0$; для Сибирской платформы и Горного Алтая — $3/3 = 1$; для Сибирской платформы и Салаира — $0/3 = 0$; для Салаира и Тувы — $0/1 = 0$; для Горного Алтая и Тувы — $0/1 = 0$; для Сибирской платформы и Тувы — $0/1 = 0$.

Силурийские сообщества. *Нижний лландовери*: коэффициент Симпсона для Сибирской платформы и Горного Алтая равен $19/25 = 0,76$; для Сибирской платформы и Салаира — $2/6 = 0,33$; для Салаира и Горного Алтая — $6/6 = 1$. *Средний лландовери*: коэффициент Симпсона для Сибирской платформы и Горного Алтая равен $28/42 = 0,66$. *Верхний лландовери*: коэффициент Симпсона для Сибирской платформы и Горного Алтая равен $5/6 = 0,83$; для Сибирской платформы и Тувы — $1/6 = 0,16$; для Горного Алтая и Тувы — $7/7 = 1$.

Характер изменений коэффициентов сходства. На рассмотренных стратиграфических рубежах коэффициент Симпсона колеблется от 0 до 1. В целом фиксируется слабое сходство между среднесибирскими сообществами граптолитов в раннем тремадоке, арениге и лландейло (для некоторых пар регионов коэффициент равен 0, а для других пар — от 0,33 до 0,66). Средняя степень сходства сообществ (коэффициенты от 0,25 до 0,66) между различными парами граптолитовых сообществ Средней Сибири наблюдается для карадокского интервала. Значительная степень сходства между различными граптолитовыми сообществами Средней Сибири характерна для лландоверийского интервала, для которого наблюдаются значения коэффициента Симпсона от 0,66 до 1 (за исключением двух цифр 0,16 и 0,33). Свообразные коэффициенты сходства получились по среднесибирским регионам для ашгилла: две пары регионов имеют коэффициент Симпсона, равный 0, а для одной пары он составляет 1.

Такой разброс значений требует дальнейшего изучения и, в первую очередь, привлечения новых коллекций граптолитов с этого стратиграфического рубежа.

Сравнивая регионы попарно, можем выбрать те, в которых граптолиты встречаются практически на всем рассматриваемом интервале и на всех возрастных срезах. Коэффициент Симпсона для Сибирской платформы и Горного Алтая меняется в следующих пределах: нижний тремадок — 0; верхний тремадок — граптолитов на платформе нет; арениг — 0; лланвирн — граптолитов на платформе нет; лландейло — 0; карадок — 0,66; ашгилл — 1; нижний лландовери — 0,76; средний лландовери — 0,66; верхний лландовери — 0,83. Для рассматриваемой пары регионов наблюдается отчетливая тенденция к постепенному возрастанию коэффициента фаунистического сходства с некоторым „проблематичным“ всплеском на ашгилльском уровне и с незначительным снижением на среднелландоверийском уровне.

Для Салаира и Горного Алтая диапазон значений коэффициента Симпсона следующий: нижний тремадок — 0; верхний тремадок — граптолитов на Салаире нет; арениг — 0,48; лланвирн — 0,5; лландейло — 0,55; карадок — 0,4; ашгилл — 0; нижний лландовери — 1. Средний-верхний лландовери — граптолитов на Салаире нет. Анализируемая пара регионов Средней Сибири отражает прогрессивное увеличение фаунистического сходства от тремадока к лландейло, затем снижение этого сходства до полной потери в ашгилльском интервале и возрастание фаунистического сходства до полного тождества на нижнелландоверийском уровне.

Значения коэффициента Симпсона для Сибирской платформы и Салаира равняются таким величинам: нижний тремадок — 1; верхний тремадок — граптолитов в обоих регионах нет; арениг — 0; лланвирн — граптолитов на платформе нет; лландейло — 0; карадок — 0,25; ашгилл — 0; нижний лландовери — 0,33; средний-верхний лландовери — граптолитов на Салаире нет. Фиксируемое на уровне нижнего тремадока полное тождество фаунистического сходства для рассматриваемых регионов на более молодых стратиграфических уровнях полностью пропадает и только в карадоке и в нижнем лландовери достигает низких значений.

Площадное районирование

Обобщение всех перечисленных параметров позволяет выделить по граптолитам отдельных возрастных срезов для Средней Сибири ряд зоохорий от районов и регионов до подпровинций и провинций. В табл. 46 показаны сибирские зоохории по граптолитам. Для компактности в ней приведены только наиболее хорошо обособляющиеся районы, объединяемые в различные регионы, подпровинции и провинции. Для выделения провинций и, особенно, областей необходимо привлечь к сибирским материалам данные по другим регионам, например, по Казахстану, Таймыру, Китаю, Канаде, Северной Америке, Швеции и т. д. Эту задачу предстоит решать в будущем, после корректного выделения единиц зоохорий мелкого и среднего ранга в отмеченных геологических регионах и дальнейшей компоновки таких зоохорий в зоохории крупного ранга. Несомненно, что установление крупных зоохорий, их обособление и взаиморасположение следует проводить при параллельном учете данных по предполагаемым картинам распределения отдельных блоков земной коры [Scotese, McKerrow, 1990, 1991; Paris, Robardet, 1990; Wilde, 1991].

Выделенные в настоящей работе по среднесибирским граптолитам региональные, подпровинциальные и провинциальные зоохории трудно сравнивать с зоохориями по граптолитовым сообществам, предлагаемым в пос-

Таблица 46. Ордовикские и нижнесилурийские зоохории Средней Сибири по граптолитам

Время (зона)	Зоохории				
	Район	Регион	Подпровинция	Провинция	Область
<i>spiralis</i>	Чаданский (я) Чагырский (м)	9. Чинетинский [м] 16. Центрально-Тувинский [я]	Северо-западно-центрально-платформенная [11, 12, 13] Алтайско-Тувинская [9, 14, 15, 16]	Сибирская	
<i>griestonensis</i>	Яломанский (ю) Карасукский (ш)	15. Чуйский [ш, ю]			
<i>turriculatus</i>	Соловьихинский (ч)	14. Соловьихинский [ч]			
<i>guerichi</i>	Рыбнинский (ц) Талнахский (х)	13. Норильский [ф, х, ц]			
<i>halli</i>	Куломбинский (ф)				
<i>sedgwicki</i>					
<i>convolutus</i>					
<i>triangulatus</i>					
<i>cyphus</i>	Чагырский (м) Утесный (у)	12. Котуйский [с] 11. Суханский [т]			
<i>sibiricus, extenuatus</i>	Оленекский (т) Мойеронский (с)	9. Чинетинский [м]			
<i>acuminatus</i>					
<i>persculptus</i>	Чагырский (м) Бачатский (р)	9. Чинетинский [м] 5. Маралихинский [о]	Салаирская [7]		?
<i>ornatus</i>	Суеткинский (о)	7. Гурьевский [р]			
<i>supernus</i>					
<i>linearis</i>	Чагырский (м)	9. Чинетинский [м]	Алтайская [5, 9]	Южно-Сибирская	
<i>clingani</i>	Суеткинский (о) Столбовой (н) Беловский (к)	5. Маралихинский [к, о] 10. Тунгусский [н]			
<i>multidens</i>			Западно-платформенная [10]		
<i>antiquus lineatus</i>					
<i>gracilis, serratulus</i>	Ногинский (п) Чагырский (м) Столбовой (н)	9. Чинетинский [м] 7. Гурьевский [и] 10. Тунгусский [н, п]	Алтайская [5, 9]		
<i>teretiusculus</i>	Орлиногорский (и) Лебедской (д) Суеткинский (о)	4. Турочакский [д] 5. Маралихинский [о]			
<i>jakovlevi, coelatus</i>	Чагырский (м) Изырацкий (л) Орлиногорский (и)	9. Чинетинский [к, м] 7. Гурьевский [и]	Салаирская [7, 8]		
<i>balhaschensis, kirgisiscus</i>	Беловский (к)	8. Маслянинский [л]			
<i>hirundo</i>	Лебедской (д) Тагазинский (г)	4. Турочакский [г, д]	Алтайская [4, 5]		
<i>gibberulus</i>	Орлиногорский (и)	7. Гурьевский [и]			
<i>angustifolius elongatus</i>	Осиновский (э) Пичужихинский (ж)	6. Черемшанский [э] 5. Маралихинский [е, ж]	Салаирская [6, 7]		
<i>densus</i>	Костинский (е)				
<i>balticus</i>	Лебедской (д)	4. Турочакский [г, д]			
<i>approximatus</i>	Тагазинский (г)				
<i>osloensis, hyperboreus</i>	Камлакский (в)	3. Катунский [в]	Алтайская [3] Салаирская [1]		
<i>anglica [flabelliforme anglica]</i>	Оленекский (б) Аныштаихинский (а)	2. Суханский [б] 1. Ельцовский [а]			

Примечание. В графе „Подпровинция“ в квадратных скобках номерами обозначены включенные в каждую подпровинцию регионы (см. графу „Регион“), а в графе „Регион“ в квадратных скобках буквами — составляющие каждый регион районы (см. графу „Район“).

ледных публикациях [Finney, Chen Xu, 1990; Berry, Wilde, 1990; Rickards, Rigby, Harris, 1990]. В цитированных работах вся Сибирь (включая Среднюю и Западную Сибирь и Таймыр) отвечает единой крупной Сибирской зоохории в ранге региона или подпровинции. Отдельно, в виде региона или подпровинции, выделяется и Казахстанская граптолитовая зоохория. В других работах [Цай, 1982, 1988] для ордовика рассматриваются Атлантическая и Тихоокеанская „ типовые “ провинции. В целом по всем ордовикским граптолитовым сообществам Казахстан отнесен к Тихоокеанской провинции, а Алтае-Саянская складчатая область только на некоторых стратиграфических интервалах помещена по сообществам граптолитов в состав Тихоокеанской провинции.

5.3. СООТНОШЕНИЕ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ СРЕДНЕЙ СИБИРИ ПО ГРАПТОЛИТАМ С ЗООХОРИЯМИ ПО ДРУГИМ ГРУППАМ ФАУНЫ

По конодонтам в ордовике на трех уровнях (аренигском, лланвирнско-ландейльском и карадокско-ашгильском) выделяется Сибирская провинция в составе Мидконтинентального региона [Bergström, 1990]. По брахиоподам Х. С. Розман [1976, 1981] для карадока предлагала выделять Канадско-Сибирский, Казахстанско-Аппалачский, Европейский пояса, а для ашгилла — Канадско-Сибирский, Норвежско-Казахстанский, Европейский, Колымско-Аляскинский пояса. Некоторые исследователи [Neuman, Harper, 1992] для интервала арениг-лланвирн рассматривают две крупные брахиоподовые зоохории: Toquima-Table Head и Celtic провинции. По данным О. И. Никитиной [1989], лланвирнские комплексы брахиопод Казахстана относятся к Казахстанско-Южнокитайской палеозоогеографической провинции в составе Кордильеро-Гималайской надобласти. По брахиоподам лландовери Сибирь отнесена к Космополитной провинции [Berry, 1973].

Данные по трилобитам для тремадокско-раннеаренигского интервала позволили отнести Сибирскую платформу к Американско-Сибирскому типу фауны, а Алтае-Саянскую складчатую область — к смешанному Американско-Сибирскому и Балтийскому типам фауны; для позднеаренигско-лланвирнского интервала юг Средней Сибири отнесен к Балтийскому типу [Чугаева, 1976]. Те же данные по трилобитам для ландейльско-раннекарадокского интервала дали основание включить Среднюю Сибирь в Американско-Сибирский тип фауны, для позднекарадокско-ашгильского интервала Сибирская платформа была отнесена к Американско-Сибирскому, а юг Средней Сибири — к Балтийскому типу фауны. По данным другого автора [Аполлонов, 1992; Аполлонов и др., 1992], ордовикские трилобиты позволяют выделить пять областей: Южноамериканско-Евразийскую (умеренных широт), Тетическую (приполярную), Сибирскую, Северо-Американскую, Австрало-Северокитайскую (приэкваториальные), а по трилобитам пограничного кембро-ордовикского интервала обособляются четыре провинции: Южноамериканско-Евразийская, Сибирская, Северо-Американская и Австрало-Северокитайская.

По мшанкам ордовика палеогеографическое районирование аренига показывает существование Балтийской и Северо-Американской провинций [Tuskey, 1990]. В лланвирне дополнительно к этим двум провинциям проявилась еще одна — Сибирская. В ландейло и карадоке по мшанкам выделяются четыре провинции: Балтийская, Северо-Американская, Сибирская и Средиземноморская. В ашгилле уровень провинциализма среди мшанок снизился и произошло

объединение провинций в Североамериканско-Сибирскую и Балтийско-Средиземноморскую.

Сведения по кораллам и строматопоратам [Webby, 1992] дают основания выделять в ордовике две крупнейшие зоохории: Американско-Сибирскую экваториальную и Евро-Азиатскую среднеширотную области. При суммировании данных по граптолитам, конодонтам, кораллам, брахиоподам, строматопоратам силура обособлены три крупнейшие биогеографические области: Тропическая (Восточно-Американская, Кордильерская, Сибирская, Австралийская и Центрально-Азиатская провинции), Мальвинокафрическая и Восточно-Азиатская [Кальо, 1981].

Обобщение сведений по всем группам фауны позволило выделить для ордовика Сибири Северо-Сибирскую (Сибирская платформа, Колыма, Таймыр, Новосибирские острова) и Алтае-Саянскую палеогеографические провинции [Каныгин и др., 1984], а в целом для всего земного шара зафиксировать четыре крупнейшие ордовикские зоохории: Канадско-Сибирскую, Колымо-Аляскинскую, Европейскую и Казахстанско-Аппалачскую надобласти.

Перечисление этих немногочисленных и далеко не полных данных показывает, что выделенные в настоящей работе зоохории по граптолитам в ранге районов, регионов, подпровинций и провинций практически невозможно сравнить с имеющимися, часто не однозначными (и даже противоречивыми выводами по одной группе фауны, сделанными различными специалистами) данными зоогеографического районирования по другим группам фауны, вследствие их крайней разномасштабности. В то же время нужно отметить, что такое положение может быть не результатом каких-либо специфических зоогеографических особенностей, а складываться из-за различий в используемых методических приемах. Возможно, что в будущем при выделении по другим группам фауны зоохорий мелкого ранга (районов, регионов, подпровинций) можно будет сравнивать их с зоохориями, выделяемыми по граптолитовым сообществам. Напомним о выделении по комплексу различных групп фауны, в том числе и граптолитам, ряда „микропровинций“ в силуре Тянь-Шаня и Памира [Лелешус, 1991]. В свою очередь, следует продолжить начатые исследования по зоогеографическому районированию по граптолитам на основе предложенных выше принципов других геологических регионов, чтобы затем можно было приступить к интеграции всех (и что самое главное — равноценных) данных для воссоздания планетарной картины распределения крупнейших граптолитовых зоохорий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В сложно построенных и интенсивно дислоцированных толщах в Средней Сибири, и особенно на юге этой территории, на отдельных стратиграфических интервалах, в преимущественно терригенных разрезах, граптолиты нередко составляют единственную из встречающихся групп фауны. Часто только благодаря им удается определить возраст отложений и дать надежную основу для корреляции.

Главный результат работы — создание серии из восьми Региональных зональных граптолитовых шкал: а) для среднего-верхнего кембрия Сибирской платформы; б) для ордовика Горного Алтая; в) для ордовика Салаира; г) для ордовика Сибирской платформы; д) для нижнего силура Горного Алтая; е) для нижнего силура Сибирской платформы; ж) для нижнего силура Салаира; з) для нижнего силура Тувы, которые являются высокоинформативной основой для повышения точности корреляции местных стратиграфических подразделений внутри регионов и достоверного сопоставления с высокой разрешающей способностью горизонтов Региональных стратиграфических шкал (РСШ) с ярусными подразделениями Международной стратиграфической шкалы (МСШ). Кроме того, именно на основе зональных граптолитовых шкал определяется ранг, объем и положение границ региональных подразделений.

Создание двух принципиально новых сводных, граптолитовых зональных шкал ордовика и силура Средней Сибири на основе разработок по региональным шкалам позволяет пересмотреть и уточнить традиционные направления в совершенствовании МСШ. Такие суперрегиональные шкалы являются связующими элементами для различных зональных граптолитовых последовательностей МСШ, построенных по палеозоогеографическому принципу. Они позволяют выбирать наиболее информативные комбинации таксонов для индексов зон в МСШ. С помощью суперрегиональных шкал также можно реально оценить корреляционные возможности Стандартной укрупненной граптолитовой шкалы и наметить пути дальнейшего ее совершенствования.

Построение региональных зональных граптолитовых последовательностей с высоким корреляционным потенциалом могло быть осуществлено только на базе анализа многочисленных разрезов с конкретными зонами, выделенными после полной монографической обработки материала. Такой обработке были подвергнуты все коллекции по граптолитам кембрия—силура основных регионов Средней Сибири. К настоящему времени в Средней Сибири установлено 370 видов и подвидов граптолитов, относящихся к 124 родам.

Для региональных стратиграфических построений предложены стратотипы граптолитовых зон и эталонные разрезы ряда последовательностей граптолитовых зон в подразделениях РСШ. Достоверность перехода от реальных зон в конкретных разрезах к сводной региональной зональной последовательности наиболее доказательна при использовании филогенетической основы с анализом трендов морфологических изменений в различных филогенетических линиях граптолитов. На основе широкомасштабного анализа микроструктурных перестроек в развитии граптолитов во временном интервале средний кемб-

рий — ранний силур выявлены закономерности морфологических изменений в разных филолиниях граптолитов и показана синхронность их эволюционных рубежей. Установленные филморфогенезы определяют биологическую сущность ранее выделяемых исключительно на эмпирической основе комплексных граптолитовых зон, а также открывают возможность перевода зональных граптолитовых шкал на филогенетическую зональную и ультрадetailed инфразональную основы.

Оригинальные исследования граптолитов и их сравнение с различными морскими организмами дают новую достоверную информацию о способах размножения, симбиотических связях, характере взаимоотношений со средой обитания, в том числе с ландшафтными характеристиками дна палеобассейнов и химическими параметрами среды. Анализ различных аспектов морфологических структур граптолитов позволяет обоснованно подтвердить родственные отношения граптолитов и птеробранхий. Граптолиты (классы Graptoloidea и Stereostolonata), как вымершая группа животных, и ныне живущие птеробранхии (класс Pterobranchia) находятся в самых близких родственных отношениях, а их объединенная граптолитово-птеробранхияевая группа по типам построения колоний и соотношениям полиморфных зооидов резко отличается от всех остальных, даже близких к ним (например, класс Enteropneusta) групп животных.

На новой, „биологической“ основе (трофические и симбиотические связи) впервые выполнены реконструкции взаимоотношений планктонных граптолитовых сообществ с сообществами других планктонных организмов (акритарх и хитинозой). Установлено, что граптолиты как зоопланктон являлись переходным звеном (первичным консументом) в пищевых цепях морских палеоценозов между основными первичными фитопланктонными продуцентами (акритархи и хитинозой) и остальными консументами (все другие группы животных).

Разработанная единая система в подходе анализа уровней интеграции жизненных форм: индивидуальный зооид (сикүлозооид) > псевдоколония (не соединенные зооиды в единой оболочке) > колония (рабдосома) > группа колоний из одноактной „кладки яиц“ единственной особи („квзисинрабдосома“) > кормидий (отдельные рабдосомы (или группировка рабдосом в одной из генераций в синрабдосоме, как одноактная „кладка яиц“ многих особей) или отдельные рабдосомы в „квзисинрабдосомах“) > кормус (синрабдосома) показывает, что граптолиты, как вымершая группа, в своем развитии использовали все известные как у современных, так и у древних животных способы организации жизненных форм и даже превосшли в таком развитии все другие группы. Это положение может оказать существенное влияние на дальнейшие исследования в области классификаций типов строения и обособления живой материи, в частности, от клетки к органу и далее к организму, от индивида к колонии и далее к надколониальным образованиям.

Оригинальное определение принципов и критериев для палеозоогеографического районирования по граптолитам позволило выяснить закономерности пространственного распространения их ассоциаций в Средней Сибири и на основе площадной дифференциации граптолитовых сообществ обосновать палеозоогеографическое районирование Средней Сибири по серии возрастных срезов. Предложены различные соподчиненные ранги зоохорий по этой группе фауны. Наиболее благоприятным для дальнейшего развития этого направления работ предлагается путь последовательного обобщения от зоохорий мелкого ранга к более крупным. Показаны возможные ошибки при постановке обратной задачи — от общих крупных зоохорий к мелким их категориям.

Результаты имеют значительную практическую ценность. Предложенные зональные граптолитовые шкалы Сибири служат основой для разработки региональных стратиграфических шкал ордовика и силура Алтае-Саянской складчатой области и Сибирской платформы. Эти граптолитовые шкалы используются при дальнейшем совершенствовании стратиграфической основы в ходе проводимых в настоящее время тематических и геолого-съёмочных работ. С их помощью можно решать комплекс стратиграфических задач дробного расчленения и точной корреляции осадочных толщ, а также при ревизии и упорядочении местной стратиграфической терминологии.

Исследования по стратиграфии (в том числе и зональной) граптолитосодержащих толщ и граптолитам Средней Сибири и смежных областей, несомненно, следует продолжать по ряду вопросов. Первая группа вопросов касается проблем совершенствования зональных подразделений Международной и Региональных стратиграфических шкал; другая — связана с обоснованием филогенетической основы для выделения комплексных граптолитовых зон и доказательства их закономерной последовательности. Не менее важны и вопросы об инфразональных граптолитовых подразделениях.

Все перечисленные проблемы актуальны не только для геологии и стратиграфии палеозойского интервала распространения граптолитов. Несомненно, они окажут заметное влияние на развитие всех областей геологии осадочных образований. Наиболее перспективным направлением в решении сформулированных выше задач является „биологизация“ морфологических исследований, которая позволит начать необходимый переход от искусственной систематики граптолитов к естественной на основе объединения морфологических признаков по их функциональному назначению. Критический анализ „обновленного“ таксономического состава даст толчок в совершенствовании любых типов граптолитовых зон и зональных последовательностей.

ЛИТЕРАТУРА

Акульшина Е. П., Москвин В. И., Обут А. М., Писарева Г. М. Об условиях накопления осадков с граптолитами // Геохимия докембрийских и палеозойских отложений Сибири. — Новосибирск: Изд. ИГиГ СО АН СССР, 1973. — С. 85—94.

Аполлонов М. К. Границы ордовикской системы и ее подразделений (на примере региональной шкалы ордовика Казахстана): Автореф. дис... д-ра геол.-мин. наук / ОИГГМ СО РАН. — Новосибирск, 1992. — 52 с.

Аполлонов М. К., Чугаева М. Н., Дубинина С. В., Жемчужников В. Г. Граница кембрия и ордовика // Кембрий Сибири. — Новосибирск: Наука, 1992. — С. 41—62.

Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д. Беспозвоночные. Новый обобщенный подход. — М.: Мир, 1992. — 583 с.

Барсков И. С. Палеобиогеохимические и палеобиохимические исследования // Современная палеонтология. Методы. Направления. Проблемы. Практическое приложение. — М.: Недра, 1988. — Т. 1. — С. 327—338.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. — М.: Наука, 1964. — Т. 1. — 429 с.; — Т. 2. — 444 с.

Бетехтина О. А. Палеобиогеография неморских двустворок в позднем палеозое // Среда и жизнь в геологическом прошлом. Палеобиогеография и палеоэкология. — Новосибирск: Наука, 1983. — С. 98—107.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяция и сообщество. — М.: Мир, 1989. — Т. 1. — 660 с.; — Т. 2. — 473 с.

Богоров В. Г. Биологическая структура океанов // ДАН СССР. — 1959. — Т. 128, № 4. — С. 819—822.

Богоров В. Г. Планктон мирового океана. — М.: Наука, 1974. — 320 с.

Богородская Л. И., Маркова Л. Г. Геохимические особенности состава нерастворимого органического вещества граптолитовых сланцев силура Сибирской платформы // Органическая геохимия мезозойских и палеозойских отложений Сибири. — Новосибирск, 1981. — С. 132—146.

Валентайн Дж. У., Яблонский Н. Видообразование в морском мелководье: Общие тенденции и проверка биогеографическими данными // Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки. — М., 1988. — С. 175—196.

Вилли К., Детье В. Биология (биологические процессы и законы). — М.: Мир, 1974. — 822 с.

Владимирская Е. В., Чехович В. Д. Биостратиграфия силура Тувы (по материалам опорного разреза „Элегест“) // Геология и геофизика. — 1969. — № 4. — С. 11—19.

Геологический словарь. — М.: Недра, 1973. — Т. 1. 486 с.; — Т. 2. — 448 с.

Гилчер А. Коралловые рифы и лагуны островов Майотта. Коморский архипелаг в Индийском океане и Новая Каледония в Тихом океане // Геология и геофизика морского дна. — М.: Мир, 1969. — С. 32—58.

Гладенков Ю. Б. Стратиграфическая шкала, событийная стратиграфия, дробные стратиграфические подразделения // Изв. АН СССР. Сер. геол.—1990. — № 1. — С. 3—17.

Гладенков Ю. Б. Современные проблемы зональной стратиграфии // Изв. АН СССР. Сер. геол. — 1991. — № 10. — С. 3—8.

Гладенков Ю. Б. Перспективы инфразонального (микростратиграфического) расчленения осадочных толщ // Стратиграфия, геологическая корреляция. — 1995. — Т. 3, № 4. — С. 3—15.

Гневашов М. Г., Амои Э. О. К методике анализа сходства — различия в палеонтологии и стратиграфии // Ежегодник 1982 / Ин-т геологии, геохимии УНЦ АН СССР. — Свердловск, 1983. — С. 21—22.

Голиков А. Н. Новые раннесилурийские граптолиты Туркестанского хребта и Северного Нуратау // Палеонтол. журн. — 1973. — № 1. — С. 74—79.

Голиков А. Н. О находке ранневенлокских граптолитов в западной части гор Мальгузар // Граптолиты СССР. — Новосибирск: Наука, 1974. — С. 90—105.

Городницкий А. М., Зоненшайн Л. П., Мирлин Е. Г. Реконструкция положения материков в фанерозое. — М.: Наука, 1978. — 121 с.

Грацианова Р. Т. Уровни обитания брахиопод по отношению ко дну бассейна // Среда и жизнь в геологическом прошлом. Палеоландшафты морей и континентов. — Новосибирск: Наука, 1987. — С. 41—58.

Даждо Р. Основы экологии. — М.: Прогресс, 1975. — 415 с.

Дубатовлов В. Н., Спасский Н. Я. О принципах палеобиогеографического районирования морей // Среда и жизнь в геологическом прошлом. Поздний докембрий и палеозой Сибири. — Новосибирск: Наука, 1973. — С. 11—18.

Елкин Е. А. К вопросу о расчленении нижнего девона и эйфеля северной части Ануиско-Чуйского прогиба (Алтай) // Геология и геофизика. — 1963. — № 5. — С. 44—58.

Елкин Е. А. Трилобиты (дехенеллиды) и стратиграфия нижнего и среднего девона юга Западной Сибири. — М.: Наука, 1968. — 154 с.

Елкин Е. А. Закономерности эволюции дехенеллид и биохронология силура и девона. — М.: Наука, 1983. — 116 с.

Елкин Е. А. Сравнительная характеристика общей и стандартной стратиграфических шкал: Концепция и особенности применения при региональных работах // Стратиграфия докембрия и фанерозоя Забайкалья и юга Дальнего Востока. — Хабаровск, 1990. — С. 61—63.

Елкин Е. А., Желтоногова В. А., Сенников Н. В., Базарова Л. С. Древнейшие дехенеллиды (трилобиты) и стратиграфия силура Горного Алтая. — Новосибирск: Наука, 1974. — 90 с.

Жамойда А. И. К характеристике зональных биостратиграфических подразделений // Изв. АН СССР. Сер. геол. — 1988. — № 11. — С. 27—33.

Жамойда А. И., Ковалевский О. П., Моисеева А. И. Обзор зарубежных стратиграфических кодексов. — М.: Наука, 1969. — 103 с.

Заславская Н. М. Хитинозои силура Сибирской платформы (лландовери и лудлов бассейна рек Горбиачин и Курейка) // Силур Сибирской платформы. Граптолиты и хитинозои. — Новосибирск: Наука, 1980. — С. 52—76.

Заславская Н. М. Силур Сибирской платформы. Хитинозои. — М.: Наука, 1983. — 91 с.

Заславская Н. М. Хитинозои нижнего ордовика Горного Алтая // Стратиграфия и фауна нижнего ордовика Горного Алтая. — М.: Наука, 1984. — С. 106—114.

Заславская Н. М., Обут А. М., Сенников Н. В. Хитинозоа в ордовикских и силурийских отложениях Горного Алтая // Биостратиграфия верхнего ордовика и силура Алтае-Саянской складчатой области. — М.: Наука, 1978. — С. 42—56.

Заславская Н. М., Обут А. М., Сенников Н. В. Находки и вопросы экологии хитинозой в силуре Средней Азии // Проблематики палеозоя и мезозоя. — М.: Наука, 1984. — С. 105—111.

Зима М. Б. Стратиграфия и граптолиты ордовика восточной части Долонского прогиба (Тянь-Шань): Автореф. дис... канд. геол.-мин. наук /Ин-т геологии КиргССР. — Фрунзе, 1966. — 24 с.

Зима М. Б. Распространение граптолитов в палеозойских морях и типы граптолитсодержащих пород // Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. — Л.: Наука, 1976а. — С. 171—179.

Зима М. Б. Род *Aletograptus* Obut et Sobolevskaya, 1962 в Тянь-Шане // Граптолиты и стратиграфия. — Таллин, 1976б. — С. 40—43.

Зима М. Б. Углеродистые граптолитсодержащие породы как показатель обстановок осадконакопления // Стратиформные месторождения цветных и редких металлов в черносланцевых формациях. — Фрунзе, 1981. — С. 116—123.

Ивановский А. Б., Кульков Н. П. Ругозы, брахиоподы и стратиграфия силура Алтае-Саянской горной области. — М.: Наука, 1974. — 96 с.

Кальо Д. Л. Биogeография силура с точки зрения мобилизма и палеоклиматологии // Палеонтология, морская геология. — М.: Наука, 1976. — С. 85—87.

Кальо Д. Л. Биogeография и климатическая зональность // Палеонтология, палеобиogeография и мобилизм. — Магадан: Кн. изд-во, 1981. — С. 64—71.

Каныгин А. В. Об условиях образования граптолитовых сланцев Северо-Востока СССР // Новое в палеонтологии Сибири и Средней Азии. — Новосибирск: Наука, 1973. — С. 58—67.

Каныгин А. В., Москаленко Т. А., Обут А. М., Сенников Н. В. Ордовик // Фанерозой Сибири. Т. I. — Новосибирск: Наука, 1984. — С. 60—88.

Келлер Б. М. Описание граптолитов караканского горизонта и смежных с ним отложений // Келлер Б. М., Лисогор К. А. Караканский горизонт ордовика. Ордовик Казахстана. — М.: Изд-во АН СССР, 1954. — С. 48—98.

Келлер Б. М. Граптолиты ордовика Чу-Илийских гор. Ордовик Казахстана. Ч. II. — М.: Изд-во АН СССР, 1956. — С. 50—102.

Корень Т. Н. Граптолиты и зональное расчленение лландоверийских отложений западного склона Полярного Урала. Лемвинская фациальная зона // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока Европейской части СССР. — Сыктывкар, 1972. — № 7. — С. 62—112.

Корень Т. Н. Граптолитовая зона на примере силурийских подразделений // Изв. АН КазССР. Сер. геол. — 1979. — № 4—5. — С. 25—29.

Корень Т. Н. Граптолитовая зона и ее роль в стратиграфии // Изв. АН СССР. Сер. геол. — 1980. — № 3. — С. 29—42.

Корень Т. Н. Граптолитовые зоны и стандартная стратиграфическая шкала силура // 27-й Международ. геол. конгр. М., 1984: Докл. Секция С01. — М., 1984. — Т. 1. — С. 24—38.

Корень Т. Н. Граптолиты и границы силурийской системы // Палеонтология и детальная стратиграфическая корреляция. — Л.: Наука, 1986. — С. 59—67.

Корень Т. Н. Основные событийные уровни граптолитовой последовательности силура // Геология и палеонтология. — Л.: Наука, 1989а. — С. 71—82.

Корень Т. Н. Биологический кризис ашгильских граптолитов. Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени // Стратиграфия и палеонтология. — М.: Наука, 1989б. — С. 41—49.

Корень Т. Н., Кальо Д. Л. Граптолитовая зональная шкала силура // Граптолиты и стратиграфия. — Таллин, 1976. — С. 64—84.

Корень Т. Н., Михайлова Н. Ф., Цай Д. Т. Класс Graptolithina. Граптолиты // Граница ордовика и силура в Казахстане. — Алма-Ата: Наука КазССР, 1980. — С. 121—170.

Корень Т. Н., Соболевская Р. Ф. Граптолиты // Граница ордовика и силура на Северо-Востоке СССР. — Л.: Наука, 1983. — С. 97—160.

Корень Т. Н., Эйнасто Р. Э. Переломные рубежи силурийского осадконакопления и эволюции граптолитов // Теория и опыт экостратиграфии: Тез. докл. — Таллин, 1982. — С. 43—44.

Красилов В. А. Зональная стратиграфия и принцип регионального параллелизма // Геология и геофизика. — 1974. — № 8. — С. 11—17.

Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. — М.: Наука, 1977. — 254 с.

Крымголец Г. Я. Методика составления палеобиогеографических схем // Палеогеография СССР. Т. 1. — М.: Недра, 1974. — С. 19—21.

Кульков Н. П., Обут А. М. Новые находки нижнесилурийских граптолитов и хитинозоа в Туве // ДАН СССР. — 1973. — Т. 209, № 4. — С. 949—952.

Лелешус В. Л. Органический мир ордовика и силура Средней Азии // Палеонтол. журн. — 1989. — № 1. — С. 25—35.

Лелешус В. Л. Палеозоогеографические микропровинции силура Средней Азии // Изв. АН СССР. Сер. геол. — 1991. — № 2. — С. 82—89.

Леонов Г. П. Основы стратиграфии. — М.: Изд-во МГУ, 1973. — Т. 1. — 530 с.; 1974. — Т. 2. — 486 с.

Леонтьев О. К. Краткий курс морской геологии. — М.: Изд-во МГУ, 1963. — 464 с.

Леонтьев О. К. Дно океанов. — М.: Мысль, 1968. — 320 с.

Леонтьев О. К. Морская геология: Основы геологии и геоморфологии дна мирового океана. — М.: Высш. шк., 1982. — 344 с.

Лопушинская Т. В., Мельников Н. В., Доронина С. И. и др. Проблемы стратиграфии силурийских отложений Курейской синеклизы (Сибирская платформа) // Строение и нефтегазоносность карбонатных резервуаров Сибирской платформы. — Новосибирск, 1991. — С. 22—41.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. — М.: Мир, 1971. — 454 с.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. — М.: Мир, 1974. — 460 с.

Макридин В. П. Принципы выделения и номенклатура подразделений палеозоогеографического районирования морских бассейнов // Палеонтол. журн. — 1973. — № 2. — С. 3—9.

Макридин В. П., Мейен С. В. Палеобиогеографические исследования // Современная палеонтология. Методы. Направления. Проблемы. Практическое приложение. — М.: Недра, 1988. — Т. 2. — С. 5—31.

Макридин В. П., Месежников М. С. Палеобиогеографическое районирование и его значение для биостратиграфии // Сов. геология. — 1987. — № 1. — С. 59—65.

Маркова Л. Г., Баженова Т. К., Матухина В. Г. Основные черты геохимии органического вещества в граптолитовых сланцах Норильского района // Геология и геофизика. — 1969. — № 3. — С. 67—75.

Международный стратиграфический справочник. — М.: Мир, 1978. — 226 с.

Мейен С. В. Принципы палеобиогеографического районирования. Палеонтология, морская геология. — М.: Наука, 1976. — С. 18—24.

Мельников Н. В. Корреляция разрезов ордовика — нижнего карбона в широтном пересечении Тунгусской синеклизы (вдоль р. Нижней Тунгуски) // Закономерности размещения скоплений нефти и газа на Сибирской платформе. — Новосибирск, 1979. — С. 4—19.

Меннер В. В. Биостратиграфические основы сопоставления морских, лагунных и континентальных свит. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — 475 с.

Меннер В. В. Стратиграфические подразделения в практике советских геологов // Изв. АН КазССР. Сер. геол. — 1979. — № 4—5. — С. 20—25.

Меннер В. В., Гладенков Ю. Б. К детализации стратиграфических шкал // Изв. АН СССР. Сер. геол. — 1986. — № 11. — С. 5—17.

Месежников М. С. Зональные стратиграфические подразделения (назначение, содержание, виды) // Изв. АН СССР. Сер. геол. — 1992. — № 6. — С. 5—15.

Мирошников Л. Д. К вопросу о происхождении граптолитовых сланцев // Изв. АН СССР. Сер. геол. — 1956. — № 7. — С. 25—32.

Мяжкова Е. И., Нестор Х. Э., Эйнасто Р. Э. Разрез ордовика и силура р. Мойеро (Сибирская платформа). — Новосибирск: Наука, 1977. — 116 с.

Мяниль Р. М. Распределение граптолоидей в карбонатных отложениях Прибалтики // Граптолиты и стратиграфия. — Таллин, 1976. — С. 105—118.

Найдин Д. П. Новая радиометрическая шкала фанерозоя // Вестн. МГУ. Сер. 4, Геология. — 1983. — № 6. — С. 12—17.

Нестор Х. Э., Эйнасто Р. Э. Фациально-седиментологическая модель силурийского Палеобалтийского периконтинентального бассейна // Фации и фауна Прибалтики. — Таллин, 1977. — С. 89—121.

Никитина О. И. Брахиоподы и биостратиграфия среднего ордовика (лланвирна) Казахстана: Автореф. дис... канд. геол.-мин. наук. — Свердловск, 1989. — 21 с.

Обут А. М. Полевой атлас руководящих граптолитов верхнего силура Киргизской ССР. — Фрунзе: Изд-во Кирг. фил. АН СССР, 1949. — 57 с.

Обут А. М. Дендроидеи северо-запада Русской платформы // Стратиграфия и фауны ордовика и силура запада Русской платформы — Л.; М.: Гостехиздат, 1953. — С. 26—57.

Обут А. М. Класс Graptolithina — граптолиты // Полевой атлас ордовикской и силурийской фауны Сибирской платформы. — М.: Госгеолтехиздат, 1955. — С. 136—139.

Обут А. М. Граптолитовые сланцы силура и связанные с ними нефтепроявления в силуре Средней Азии // Геология и геохимия. — Л., 1957. — Т. I (VII). — С. 228—235.

Обут А. М. Зональное расчленение ордовика и силура в СССР по граптолитам: Тез. докл. к совещ. по унификации стратиграфических схем Средней Азии. — М.: Госгеолтехиздат, 1958. — С. 35—40.

Обут А. М. Граптолиты и их значение для стратиграфии ордовикских и силурийских отложений на территории СССР: Автореф. дис... д-ра геол.-мин. наук. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1960. — 56 с.

Обут А. М. Отдел гемихордовые // Основы палеонтологии. Иглокожие, гемихордовые. — М.: Недра, 1964. — С. 279—337.

Обут А. М. Граптолиты силура Омурлевских гор // Стратиграфия и палеонтология палеозоя Азиатской части СССР. — М.: Наука, 1965. — С. 33—46.

Обут А. М. О географическом распространении, сравнительной морфологии, экологии, филогении и систематическом положении хитинозоа // Среда

и жизнь в геологическом прошлом. Поздний докембрий и палеозой. — Новосибирск: Наука, 1973. — С. 72—84.

Обут А. М., Заславская Н. М. Развитие рабдосом и экология *Gotograptus nassa* (Holm) // Среда и жизнь в геологическом прошлом. Вопросы экостратиграфии. — Новосибирск: Наука, 1979. — С. 30—33.

Обут А. М., Заславская Н. М. Семейства ретиолитид и их филогенетические отношения // Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. — М.: Наука, 1983. — С. 103—113.

Обут А. М., Заславская Н. М., Сенников Н. В., Шешегова Л. И. Планктон и его фациальная приуроченность в силуре Сибирской платформы // Теория и опыт экостратиграфии: Тез. докл. — Таллин, 1982. — С. 62—63.

Обут А. М., Заславская Н. М., Сенников Н. В., Шешегова Л. И. Комплексный анализ силурийского планктона Сибирской платформы // Теория и опыт экостратиграфии. — Таллин, 1986. — С. 245—250.

Обут А. М., Зубцов Е. И. Стратиграфия и граптолиты ордовика горного обрамления Нарынской впадины // Стратиграфия и палеонтология палеозоя Азиатской части СССР. — М.: Наука, 1965. — С. 13—32.

Обут А. М., Морозова Ф. И. Граптолиты // Граптолиты, конодонты и стратиграфия силура, нижнего девона Северного Кавказа. — Новосибирск: Наука, 1988. — С. 25—132.

Обут А. М., Сенников Н. В. Зональные комплексы граптолитов на Горном Алтае // Геология и геофизика. — 1973. — № 11. — С. 62—68.

Обут А. М., Сенников Н. В. О зональной шкале ордовика по граптолитам // Граптолиты и стратиграфия. — Таллин, 1976. — С. 128—134.

Обут А. М., Сенников Н. В. Граптолиты силура Чукотского полуострова // Стратиграфия и фауна ордовика и силура Чукотского полуострова. — Новосибирск: Наука, 1977. — С. 103—141.

Обут А. М., Сенников Н. В. Видовые комплексы граптолитов в ордовике Салаира // Новое в стратиграфии и палеонтологии нижнего палеозоя Средней Сибири. — Новосибирск, 1978а. — С. 127—130.

Обут А. М., Сенников Н. В. О зональной граптолитовой шкале ордовика на Горном Алтае // Там же. — Новосибирск, 1978б. — С. 131—141.

Обут А. М., Сенников Н. В. Стратиграфическое распространение фауны и флоры в силуре Сибирской платформы: граптолиты // Силур Сибирской платформы. Новые региональные и местные стратиграфические подразделения. — Новосибирск: Наука, 1979а. — С. 43—44.

Обут А. М., Сенников Н. В. Граптолитовые комплексы в пограничных слоях ордовика и силура Тихоокеанской провинции в Сибири и смежных регионах // Тр. XIV Тихоокеанского научного конгресса: Путеводитель науч. экскурсии по туру VIII. — Магадан: Кн. изд-во, 1979б. — С. 44—45.

Обут А. М., Сенников Н. В. Граптолиты силура Сибирской платформы (лландовери бассейна рек Горбиачин и Кулюмбэ) // Силур Сибирской платформы. Граптолиты и хитинозои. — Новосибирск: Наука, 1980а. — С. 3—51.

Обут А. М., Сенников Н. В. Граптолитовые зоны в ордовике и силуре западной части Саяно-Алтайской складчатой области // Экосистемы в стратиграфии. — Владивосток, 1980б. — С. 118—123.

Обут А. М., Сенников Н. В. Граптолитовые зоны и комплексы нижнего — среднего палеозоя Азиатской части СССР // Геология и геофизика. — 1981а. — № 6. — С. 9—19.

Обут А. М., Сенников Н. В. *Polygonograptidae familia nova* (систематика, географическое и стратиграфическое распространение) // Палеозой Западно-

Сибирской низменности и ее горного обрамления. — Новосибирск: Наука, 1981б. — С. 75—81.

Обут А. М., Сенников Н. В. Граптолиты и зональное расчленение нижнего ордовика Горного Алтая // Стратиграфия и фауна нижнего ордовика Горного Алтая. — М.: Наука, 1984а. — С. 53—106.

Обут А. М., Сенников Н. В. Подтип Graptolithina. Граптолиты // Ордовик Сибирской платформы: Палеонтологический атлас. — Новосибирск: Наука, 1984б. — С. 103—111.

Обут А. М., Сенников Н. В. Особенность лландоверийских планктонных граптолитовых сообществ Сибирской платформы // Среда и жизнь в геологическом прошлом. Палеобассейны и их обитатели. — Новосибирск: Наука, 1985. — С. 51—60.

Обут А. М., Сенников Н. В. *Oepikograptus* — своеобразный род среднеордовикских диплограптит // Ежегодник ВПО. — Л.: Наука, 1987. — Т. XXX. — С. 192—198.

Обут А. М., Сенников Н. В. Новые материалы по среднекембрийским граптолитам Сибири // Граптолиты в истории Земли (Graptolites in the Earth History). — Вильнюс: Изд-во Вильнюсского ун-та, 1988. — С. 28—31.

Обут А. М., Сенников Н. В. Кембрийские граптолиты в Сибири // Третий международный симпозиум по кембрийской системе: Тез. докл. — Новосибирск, 1990. — С. 47.

Обут А. М., Сенников Н. В., Заславская Н. М. Сибирские комплексы граптолитов и хитинозой на рубеже кембрия и ордовика // Геология и геофизика. — 1984. — № 3. — С. 3—8.

Обут А. М., Соболевская Р. Ф. Граптолиты раннего ордовика на Таймыре // Тр. НИИГА. — Л., 1962. — Т. 127, вып. 3. — С. 65—85.

Обут А. М., Соболевская Р. Ф. Граптолиты ордовика Таймыра. — М.: Наука, 1964. — 92 с.

Обут А. М., Соболевская Р. Ф. Описание граптолитов // Обут А. М., Соболевская Р. Ф., Бондарев В. И. Граптолиты силура Таймыра. — М.: Наука, 1965. — С. 27—106.

Обут А. М., Соболевская Р. Ф. Граптолиты раннего силура в Казахстане. — М.: Наука, 1966. — 56 с.

Обут А. М., Соболевская Р. Ф. Описание граптолитов // Обут А. М., Соболевская Р. Ф., Николаев А. А. Граптолиты и стратиграфия нижнего силура окраинных поднятий Колымского массива. — М.: Наука, 1967а. — С. 45—136.

Обут А. М., Соболевская Р. Ф. Некоторые стереостолонаты позднего кембрия и ордовика Норильского района // Новые данные по биостратиграфии нижнего палеозоя Сибирской платформы. — М.: Наука, 1967б. — С. 45—64.

Обут А. М., Соболевская Р. Ф. Зональное расчленение и корреляция граптолитовых зон по скважинам // Обут А. М., Соболевская Р. Ф., Меркурьева А. П. Граптолиты лландовери в кернах буровых скважин Норильского района. — М.: Наука, 1968. — С. 26—29; Там же. Описание граптолитов. — С. 57—119.

Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.

Океанографическая энциклопедия. — Л.: Гидрометеиздат, 1974. — 631 с.

Очев В. Г. Эволюционные параллелизмы в биостратиграфии // Изв. вузов. Геология и разведка. — 1989. — № 5. — С. 35—40.

Палеонтология и детальная стратиграфическая корреляция: Тез. докл. Всесоюз. палеонтол. о-ва. — Ташкент, 1986. — 115 с.

Панов Д. Г. Морфология дна Мирового океана. — М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1963. — 227 с.

Пашкевичюс И. Ю. Биостратиграфия и граптолиты силура Литвы. — Вильнюс: Мокслас, 1979. — 267 с.

Пашкевичюс И. Ю. Зональная граптолитовая шкала силура Литвы // Современное значение палеонтологии для стратиграфии. — Л.: Наука, 1982. — С. 50—57.

Пашкевичюс И. Ю. Граптолитовые зоны и хронозоны силура Литвы // Научн. тр. вузов Литовской ССР. Геол. — 1989. — Т. 10. — С. 37—51.

Петрунина З. Е., Сенников Н. В., Ермиков В. Д. и др. Стратиграфия нижнего ордовика Горного Алтая // Стратиграфия и фауна нижнего ордовика Горного Алтая. — М.: Наука, 1984. — С. 3—33.

Повзнер В. С., Ковалевская Е. О. Геохимическая характеристика опорного разреза р. Мойеро // Опорный разрез р. Мойеро силура Сибирской платформы. — Новосибирск: Наука, 1975. — С. 150—155.

Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 24. — Л.: ВСЕГЕИ, 1989. — 74 с.

Предтеченский Н. Н., Тесаков Ю. И. Закономерности осадконакопления и типизация фациальных комплексов силура Сибирской платформы // Силур Сибирской платформы. Новые региональные и местные стратиграфические подразделения. — Новосибирск: Наука, 1979. — С. 28—43.

Прозоровский В. А. Стратиграфические шкалы // Вестн. ЛГУ. — 1987. — № 1. — С. 64—68.

Прозоровский В. А. Региональные стратиграфические схемы и формы их представления // Сов. геол. — 1990. — № 3. — С. 115—121.

Пяновский Г. В. Палеоэколого-тафономические особенности позднелландоверийских граптолитовых сообществ гор Каракчатау и Гобдунтау (западная часть Южного Тянь-Шаня) // Теория и опыт экостратиграфии: Тез. докл. — Таллин, 1982. — С. 74.

Пяновский Г. В. Палеоэколого-тафономические особенности позднелландоверийских граптолитовых сообществ в горах Каракчатау и Гобдунтау (западное окончание Южного Тянь-Шаня) // Теория и опыт экостратиграфии. — Таллин, 1986. — С. 220—224.

Пяновский Г. В. Жизненные формы плавающих граптолитов // Граптолиты в истории Земли. — Вильнюс: Изд-во Вильнюсского ун-та, 1988. — С. 48—52.

Рауп Д., Стенли С. Основы палеонтологии. — М.: Мир, 1974. — 390 с.

Реймерс Н. Ф. Популярный биологический словарь. — М.: Наука, 1991. — 537 с.

Решения Всесоюзного стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и четвертичной системе Средней Сибири (Новосибирск, 1979). Ч. I. Верхний протерозой и нижний палеозой. — Новосибирск, 1983. — 215 с.

Розман Х. С. Граница ордовика и силура. Границы геологических систем. — М.: Наука, 1976. — С. 72—93.

Розман Х. С. Зоогеографическая и климатическая зональность ордовика. Палеонтология, палеобиогеография и мобилизм. — Магадан: Кн. изд-во, 1981. — С. 52—64.

Северцев А. С. Введение в теорию эволюции. — М.: Изд-во МГУ, 1981. — 316 с.

Северцев А. С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Проблемы микроэволюции. — 1988. — С. 37—38.

Сенников Н. В. Граптолиты и стратиграфия нижнего силура Горного Алтая. — М.: Наука, 1976а. — 270 с.

Сенников Н. В. Граптолиты пограничных слоев ордовика и силура на Горном Алтае // Граптолиты и стратиграфия. — Таллин, 1976б. — С. 164—170.

Сенников Н. В. О находке граптолитов зоны *persculptus* на Горном Алтае // Новое в стратиграфии и палеонтологии нижнего палеозоя Средней Сибири. — Новосибирск, 1978. — С. 141—144.

Сенников Н. В. Граптолитовые комплексы в верхнем ордовике и нижнем силуре Восточной Сибири // Проблемы стратиграфии и тектоники Сибири. — Новосибирск, 1979. — С. 46—56.

Сенников Н. В. Некоторые ретиолитиды (граптолиты) Горного Алтая // Палеонтология и биостратиграфия палеозоя Сибири. — Новосибирск: Наука, 1984. — С. 48—55.

Сенников Н. В. Принципы и методы палеозоогеографического анализа по граптолитам // Геология и геофизика. — 1986а. — № 5. — С. 22—27.

Сенников Н. В. О центрах расселения и путях миграций граптолитовых ассоциаций // Фауна и флора силура Заполярья Сибирской платформы. — Новосибирск: Наука, 1986б. — С. 130—135.

Сенников Н. В. Палеозоогеографические связи позднеордовикской граптолитовой ассоциации Салаира // Новые данные по стратиграфии докембрия и палеозоя Алтае-Саянской складчатой области. — Новокузнецк, 1986в. — С. 39—41.

Сенников Н. В. К вопросу о взаимоотношениях ордовика и силура на юге Горного Алтая // Геология и геофизика. — 1987а. — № 8. — С. 120—122.

Сенников Н. В. Филогенетические отношения древнейших монографтид // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. — М.: Наука, 1987б. — С. 145—152.

Сенников Н. В. О некоторых формах рельефа в ордовикско-силурийском палеобассейне Горного Алтая // Среда и жизнь в геологическом прошлом. Палеоландшафты морей и континентов. — Новосибирск: Наука, 1987в. — С. 34—38.

Сенников Н. В. Сравнительная характеристика аренигских граптолитовых комплексов Салаира и Горного Алтая // Граптолиты в истории Земли (*Graptolites in the Earth History*). — Вильнюс: Изд-во Вильнюсского ун-та, 1988. — С. 59—63.

Сенников Н. В. Новый взгляд на систематику раннедевонских монографтид // Новое в палеонтологии и биостратиграфии палеозоя азиатской части СССР. — Новосибирск: Наука, 1990а. — С. 58—71.

Сенников Н. В. Изменение состава и структуры алтайских граптолитовых сообществ в связи с эволюцией среды их обитания // Среда и жизнь в геологическом прошлом. Аспекты эволюции организмов и среды. — Новосибирск: Наука, 1990б. — С. 45—53.

Сенников Н. В. Характер перестроек химического состава и планктонных сообществ Алтайского палеобассейна на рубеже ордовика и силура // Новые данные по геологическому строению и условиям формирования месторождений полезных ископаемых в Алтайском крае. — Барнаул, 1991. — С. 12—14.

Сенников Н. В. Комплексы граптолитов в ордовике Сибирской платформы // Актуальные проблемы региональной геологии Сибири (стратиграфия, тектоника, палеогеография, минерагения). — Новосибирск, 1992а. — С. 25—26.

Сенников Н. В. Граптолитовые зоны и комплексы в ордовике Салаира // Там же. — 1992б. — С. 27—28.

Сенников Н. В., Гладких Л. А., Мамлин А. Н., Петрунина З. Е. Литолого-геохимические методы расчленения нижнепалеозойских осадочных образований на северо-западе Горного Алтая // Перспективы развития минерально-сырьевой базы Алтая. Ч. 2. — Барнаул, 1988. — С. 68—69.

Сенников Н. В., Гладких Л. А., Петрунина З. Е., Хлебникова Т. В. Новые данные по стратиграфии палеозоя Ануйско-Чуйской и Талицкой структурно-формационных зон Горного Алтая // Актуальные вопросы региональной геологии Сибири. — Новосибирск, 1990. — С. 95—97.

Сенников Н. В., Дурман П. Древнейшие птеробранхии и их филогенетические и палеогеографические связи // Палеонтология и корреляция разнопровинциальных и полифациальных отложений. — Новосибирск, 1991. — С. 86—87.

Сенников Н. В., Ермиков В. Д., Петрунина З. Е. и др. О возрасте базальных горизонтов ордовикско-среднедевонского комплекса Северо-Западного Алтая // Геология и геофизика. — 1982. — № 8. — С. 56—61.

Сенников Н. В., Заславская Н. М., Шешегова Л. И. О симбиотических связях раннепалеозойских планктонных сообществ // Фауна и флора силура Заполярья Сибирской платформы. — Новосибирск: Наука, 1986. — С. 135—138.

Сенников Н. В., Петрунина З. Е. Первые ордовикские граптолиты в Горной Шории // Геология и геофизика. — 1987. — № 6. — С. 118—120.

Сенников Н. В., Петрунина З. Е., Гладких Л. А. и др. Новые пограничные ордовикско-силурийские разрезы на Горном Алтае // Геология и геофизика. — 1984. — № 7. — С. 23—27.

Сенников Н. В., Пузырев А. А., Русских В. Г. Ордовик и нижний силур района с. Усть-Чагырки (Горный Алтай) // Проблемы стратиграфии и тектоники Сибири. — Новосибирск, 1979. — С. 30—45.

Сенников Н. В., Русских В. Г. Эталон лландоверийских граптолитовых зон на Горном Алтае // Геология и геофизика. — 1982. — № 2. — С. 28—35.

Скворцов А. К. Логика и аналогии в теории эволюции // Природа. — 1988. — № 1. — С. 16—25; — № 3. — С. 74—84.

Соболевская Р. Ф. Новые ордовикские граптолиты Омuleвских гор // Палеонтол. журн. — 1971. — № 1. — С. 82—87.

Современное значение палеонтологии для стратиграфии. — Л.: Наука, 1982. — 174 с.

Соколов Б. С. Биохронология и стратиграфические границы // Проблемы общей и региональной геологии. — Новосибирск: Наука, 1971. — С. 155—179.

Соколов Б. С. Современные проблемы стратиграфии // Изв. АН КазССР. Сер. геол. — 1979. — № 4—5. — С. 3—6.

Соколов Б. С. Палеонтология и стратиграфия. Вопросы их соотношения // Вестн. АН СССР. — 1981. — № 1. — С. 82—90.

Соловьева М. Н. К методу палеобиогеографических исследований // Изв. АН СССР. Сер. геол. — 1976. — № 12. — С. 74—81.

Степанов Д. Л. Принципы и методы биостратиграфических исследований. — Л.: Гостоптехиздат, 1958. — 180 с.

Степанов Д. Л., Месежников М. С. Общая стратиграфия. Принципы и методы стратиграфических исследований. — Л.: Недра, 1979. — 423 с.

Стратиграфическая классификация, терминология и номенклатура. — Л.: Недра, 1965. — 70 с.

Стратиграфическая классификация. Материалы к проблеме. — Л.: Наука, 1980. — 168 с.

Стратиграфический кодекс СССР. — Л.: Изд. ВСЕГЕИ, 1977. — 79 с.; — 1979. — 148 с.; — 1992. — 120 с.

Тесленко Ю. В. Основы стратиграфии осадочных образований. — Киев: Наук. Думка, 1976. — 131 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. — М.: Наука, 1977. — 301 с.

Тихий океан. Осадкообразование в Тихом океане. — М.: Наука, 1970. — Т. VI, кн. 1. — 427 с.

Тихий океан. — М.: Мысль, 1982. — 316 с.

Ульст Р. Ж. Особенности строения проксимали в некоторых лландоверийских граптолитах Латвии // Биофауна и фауна силурийских и девонских бассейнов Прибалтики. — Рига: Зинатне, 1986. — С. 22—24.

Устрицкий В. И. О принципах выделения и номенклатуре крупнейших палеозоогеографических подразделений Земли // Палеонтол. журн. — 1986. — № 3. — С. 3—10.

Ушаков С. А., Ясаманов Н. А. Дрейф материков и климаты Земли. — М.: Мысль, 1984. — 203 с.

Фролов В. Т. Рифообразование в Австралии и на Новой Гвинее // Литология и палеогеография биогеомных массивов (ископаемых и современных). — М.: Наука, 1975. — С. 184—191.

Холланд Ч. Г. Хроностратиграфия и другие аспекты стратиграфической классификации // Изв. АН КазССР. Сер. геол. — 1979. — № 4—5. — С. 6—11.

Холланд Ч. Г. Шаги на пути к стандартному силуру // 27-й Международ. геол. конгресс, Москва, 1984: Докл. Секция С01. — М., 1984. — Т. I. — С. 60—72.

Цай Д. Т. Граптолиты раннего ордовика Казахстана. — М.: Наука, 1974. — 127 с.

Цай Д. Т. Граптолиты среднего ордовика Казахстана. — Алма-Ата: Наука КазССР, 1976. — 76 с.

Цай Д. Т. Граптолитовая шкала ордовика Казахстана и ее корреляция со шкалами Атлантической и Тихоокеанской провинций // Изв. АН КазССР. Сер. геол. — 1979. — № 4—5. — С. 52—58.

Цай Д. Т. Граптолитовая зональная шкала Тихоокеанской провинции // Геология и геофизика. — 1982. — № 4. — С. 9—19.

Цай Д. Т. Региональная зональная шкала ордовика Казахстана по граптолитам: Автореф. дис... д-ра геол.-мин. наук. — Новосибирск, 1988. — 29 с.

Цегельнюк П. Д. Позднесилурийские и раннедевонские монографиты юго-западной окраины Восточно-Европейской платформы // Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы. — Киев: Наук. Думка, 1976. — С. 91—133.

Цегельнюк П. Д. Граптолиты группы *Monograptus ludensis* (Murchison, 1839) из силура Вольни и Подолии // Граптолиты в истории Земли (Graptolites in the Earth History). — Вильнюс: Изд-во Вильнюсского ун-та, 1988. — С. 81—83.

Чермных В. А. Значение палеонтологических зон для биостратиграфии // Изв. АН СССР. Сер. геол. — 1980. — № 3. — С. 49—52.

Черных В. В. Принципы установления стратонивов общей стратиграфической шкалы. — Свердловск, 1984. — 60 с.

Черных В. В. Эволюционная дивергенция и биохронологические шкалы // Ежегодник, 1988 / Ин-т геологии и геохимии УРО АН СССР. — Свердловск, 1989а. — С. 6—7.

Черных В. В. Методы построения и корреляции зональных биохронологических шкал // Новые данные по геологии Урала и Средней Азии. — Свердловск, 19896. — С. 3—10.

Чугаева М. Н. Граница кембрия и ордовика // Границы геологических систем. — М.: Наука, 1976. — С. 54—72.

Шепард Ф. П. Морская геология. — М.: Недра, 1969. — 461 с.; То же. — 1976. — 484 с.

Шепард Ф. П., Дилл Р. Ф. Подводные морские каньоны. — Л.: Гидрометеоиздат, 1972. — 343 с.

Шешегова Л. И. Фитопланктон исфаринского и кунжакского горизонтов Средней Азии // Среда и жизнь в геологическом прошлом. Палеобассейны и их обитатели. — Новосибирск: Наука, 1985. — С. 60—62.

Юферев О. В. Принципы палеобиогеографического районирования и подразделения стратиграфической шкалы // Геология и геофизика. — 1969. — № 9. — С. 19—28.

Юферев О. В. Палеобиогеографическое районирование и биостратиграфия // Палеобиогеографическое районирование и биостратиграфия. — Новосибирск: Наука, 1977. — С. 5—8.

Янин Б. Т. Терминологический словарь по палеонтологии (палеоихнология, палеоэкология, тафономия). — М.: Изд-во МГУ, 1990. — 134 с.

Abrard R., Dollfus R. Rh., Soyer R. Tubes silicifies presumes de *Cephalodiscus* dans le Lutetien de la region Parasienne // Bull. Soc. Geol. Fr. — Ser. 5. — 1950. — Т. XX. — P. 51—55.

Andres D. Die Structur von Mastigograptiden aus einam ordovizischen Geschieben Berlins // Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh. — 1961. — Vol. 12. — P. 636—647.

Andres D. Graptolithen aus ordovizischen Geschieben und die fruhe. Stammesgeschichte der Graptoliten // Paläontol. Z. — 1977. — Bd. 51, № 1/2. — S. 52—93.

Andres D. Feinstrukturen und Verwandtschaftsbeziehungen der Graptolithen // Palaöntol. Z. — 1980. — Bd. 51, № 1/2. — S. 129—170.

Apollonov M. K., Chugaeva M. N., Dubinina S. V., Zhemchuzhnikov V. G. Batorybay Section, South Kazakhstan, U.S.S.R. — potential stratotype for the Cambrian-Ordovician boundary // Geol. Mag. — 1988. — Vol. 125, № 4. — P. 445—449.

Armstrong W. G., Dilly P. N., Urbanek A. Collagen in the pterobranch coenecium and problem of graptolite affinities // Lethaia. — 1984. — Vol. 17. — P. 145—152.

Baillie P. W., Banks M. R., Rickards R. B. Early Silurian Graptolites from Tasmania and their significance // Search. — 1978. — Vol. 9, № 1—2. — P. 46.

Banarescu P. M. The need for a synthetical viewpoint in historical and evolutionary biogeography // Evolut. and Adapt. — 1988. — Vol. 3. — P. 19—29.

Barnes C. R. The proposed Cambrian-Ordovician Global boundary stratotype and point (GSSP) in Western Newfoundland, Canada // Geol. Mag. — 1988. — Vol. 125, № 4. — P. 381—414.

Barnes C. R. The uppermost series of the Ordovician System // Global Perspectives on Ordovician Geology. — Rotterdam; Brookfield: A. A. Balkema, 1992. — P. 185—192.

Barnes C. R., Williams S. H. Conodonts from the Ordovician — Silurian boundary stratotype, Dob's Linn, Scotland. A Global Analysis Ordovician —

Silurian boundary // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) — Geol. — 1988. — Vol. 43. — P. 31—39.

Bates D. E. B. The density of graptoloid skeletal tissue, and its implication for the volume and density of the soft tissue // *Lethaia*. — 1987. — Vol. 20, № 2. — P. 149—156.

Bates D. E. B. Les graptolites // *Recherche*. — 1988. — Vol. 19, № 205. — P. 1477—1482.

Bates D. E. B. The graptolites: strange plankton of the past // *Endeavour*. — 1989. — Vol. 13, № 2. — P. 54—62.

Bates D. E. B. Retiolite nomenclature and relationships // *J. Geol. Soc.* — 1990. — Vol. 147, № 4. — P. 717—723.

Bates D. E. B., Kirk N. H. Graptolites, a fossil case-history of evolution from sessile, colonial animals to automobile superindividuals // *Proc. Roy. Soc. London*. — 1985. — B 228. — P. 207—224.

Bates D. E. B., Kirk N. H. Mode of secretion of graptolite periderm in normal and retiolite graptolites // *Palaeoecology and Biostratigraphy of Graptolites*. — 1986. — № 20. — P. 221—236.

Bates D. E. B., Kirk N. H. The ultrastructure, mode of construction and functioning of Ordovician Retiolitid Graptolites from the Viola Spring Limestone, Oklahoma // *Mod. Geol.* — 1991. — Vol. 15. — P. 131—286.

Bates D. E. B., Kirk N. H. The ultrastructure, mode of construction and functioning of a number of Llandovery ancorate Diplograptid and Retiolitid graptolites // *Mod. geol.* — 1992. — Vol. 17, № 1—3. — 269 p.

Bengtson S., Urbanek A. Rhabdotubus, a Middle Cambrian Rhabdopleurid Hemichordate // *Lethaia*. — 1986. — Vol. 19, № 4. — P. 293—308.

Bergström S. M. Biostratigraphic integration of Ordovician graptolite and conodont zone — a regional review // *Palaeoecology and Biostratigraphy of Graptolites*. — 1986. — № 20. — P. 61—78.

Bergström S. M. Relations between conodont provincialism and the changing palaeogeography during the Early Palaeozoic. Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography // *Geol. Soc. London*. — 1990. — Mem. № 12. — P. 105—121.

Berry W. B. N. Correlation of Ordovician graptolite-bearing sequences. Ordovician and Silurian Stratigraphy and Correlation // *Internat. Geol. Cong. XXI (Norden)*. — Copenhagen, 1960a. — Pt. VII. — P. 97—108.

Berry W. B. N. Graptolite Faunas of the Marathon Region, West Texas. — Texas: Publ. Univer, 1960b. — 179 p.

Berry W. B. N. Zones and zones — with exemplification from the Ordovician // *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.* — 1966. — Vol. 50. — P. 1487—1500.

Berry W. B. N. Comments on Correlation of the North American and British Lower Ordovician // *Bull. Geol. Soc. Amer.* — 1967. — Vol. 78. — P. 419—428.

Berry W. B. N. British and North American Lower Ordovician Correlation: Reply // *Bull. Geol. Soc. Amer.* — 1968. — Vol. 79. — P. 1265—1272.

Berry W. B. N. Silurian — Early Devonian Graptolites // *Atlas of Palaeobiogeography*. — Amsterdam; London; New York: Elsevier, 1973. — P. 81—87.

Berry W. B. N. Types of Early Paleozoic Faunal Replacements in North America: their relationship to environmental change // *J. Geol.* — 1974. — Vol. 82. — P. 371—382.

Berry W. B. N. Ecology and age of graptolites from graywackes in Eastern New York // *J. Paleontol.* — 1977. — Vol. 51, № 6. — P. 1102—1107.

Berry W. B. N. Graptolite Biogeography: A Biogeography of Some Lower Paleozoic Plankton // Historical Biogeography, Plate Tectonics and the Changing Environment. — Oregon State Univer. Press, 1979. — P. 105—115.

Berry W. B. N. The Ordovician-Silurian boundary: new data, new concerns // Lethaia. — 1987. — Vol. 20, № 3. — P. 209—216.

Berry W. B. N., Boucot A. J. Pelecypod-graptolite association in the Old World Silurian // Bull. Geol. Soc. Amer. — 1967. — Vol. 78. — P. 1515—1522.

Berry W. B. N., Boucot A. J. Silurian Graptolite Depth Zonation // Publ. 24-th Intern. Geol. Congr. sec. 7. — Canada, 1972. — P. 59—65.

Berry W. B. N., Wilde P. Progressive ventilation of the oceans — an explanation for the distribution of the Lower Paleozoic black shales // Amer. J. Sci. — 1978. — Vol. 278. — P. 257—275.

Berry W. B. N., Wilde P. Graptolite biogeography: implications for palaeogeography and palaeoceanography. Palaeozoic, Palaeogeography and Biogeography // Geol. Soc. London. — 1990. — Mem. № 12. — P. 129—137.

Bienfang P. Phytoplankton sinking-rate dynamics in enclosed experimental ecosystems // Mar. Mesocosms: Biol. and Chem. Res. Exp. Ecosyst. — New York, 1982. — P. 261—274.

Bjerreskov M. Llandoveryan and Wenlokian graptolites from Borholm // Fossils and Strata. — 1975. — № 8. — 94 p.

Bjerreskov M. A new type of graptolite synrhabdosome // Bull. Geol. Soc. Denm. — 1976. — Vol. 25. — P. 41—47.

Bjerreskov M. Discoveries on graptolites by x-ray studies // Acta Palaeontol. Pol. — 1978. — Vol. 23, № 4. — P. 463—471.

Bjerreskov M. Pyrite in Silurian graptolites from Borholm, Denmark // Lethaia. — 1991. — Vol. 24. — P. 351—361.

Bohlin B. The affinities of the graptolites // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. — 1950. — Vol. XXXIV. — P. 107—113.

Bouček B. Predbezna zprava o nekterych novych druczich graptolitu z Ceskeho Gotlandieny // Vestn. St. Geol. UST. — 1931. — Vol. VII. — P. 293—313.

Bouček B. Lower Ordovician graptolites of Bohemia. — Praha: Acad., 1973. — 185 p.

Bouček B. Some notes on the phylogeny and taxonomy of graptolite // Граптолиты и стратиграфия. — Таллин, 1976. — С. 14—22.

Bouček B., Münch A. Retioliti stredoevropskeho Llandovery a spodneho Wenloku. Rozp. II. // Tr. Ceske Akad. — 1944. — Rocn. LIII, C. 41. — P. 1—50.

Bouček B., Přibyl A. On some slender species of the genus *Monograptus* Geinitz, especially of the Subgenera *Mediograptus* and *Globosograptus* // Bull. Int. Acad. Tcheque Sci. — 1952. — Vol. LII, № 13. — P. 185—216.

Boucot A. J. The relevance biogeography to paleogeographical reconstructions // Phil. Trans. Roy. Soc. London. — 1985. — № 1138. — P. 79—80.

Boucot A. J. Silurian biogeography. Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography // Geol. Soc. London. — 1990. — Mem. № 12. — P. 191—196.

Briggs D. E. G., Kear A. J., Baas M. et al. Decay and composition of the hemichordate Rhabdopleura: implications for the taphonomy of graptolites // Lethaia. — 1995. — Vol. 28. — P. 15—24.

Bulman O. M. B. South American Graptolites with special reference to the Nordenskjöld collection // Ark. Zool. — 1931. — Bd. 22A. — P. 1—111.

Bulman O. M. B. Programme — evolution in the graptolites // Biol. Rev. — 1933. — Vol. 8. — P. 311—334.

Bulman O. M. B. Some Shropshire Ordovician Graptolites // *Geol. Mag.* — 1948. — Vol. LXXXV, № 4. — P. 222—228.

Bulman O. M. B. Notes on Thecal Variation in *Monograptus* // *Geol. Mag.* — 1951. — Vol. LXXXVIII, № 5. — P. 316—328.

Bulman O. M. B. Graptolithina // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Geol. Soc. Amer. and Kansas Univ.* — 1955.—xvii, V101 p.

Bulman O. M. B. The Sequence of Graptolite Faunas // *Palaeontology.* — 1958. — Vol. 1, Pt. 3. — P. 159—173.

Bulman O. M. B. Some morphologically intermediate genera in graptolite phylogeny // *Proc. 21th Intern. Geol. Congr. Pt. 22* — Copenhagen, 1960. — P. 65—70.

Bulman O. M. B. The evolution and classification of the graptoloidea // *Quart. J. Geol. Soc. London.* — 1963. — Vol. 119, № 4. — P. 401—418.

Bulman O. M. B. Lower Palaeozoic plankton // *Quart. J. Geol. Soc. London.* — 1964. — Vol. 120, № 4. — P. 455—476.

Bulman O. M. B. Giant rhabdosomes of *Monograptus cf. flemingi* (Salter) // *Proc. Geol. Soc. London.* — 1965. — № 1624. — P. 99—102.

Bulman O. M. B. Graptolithina // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt V (revised).* *Geol. Soc. Amer. and Kansas Univ.* — 1970. — xxxii, V163 p.

Bulman O. M. B. Faunal Provinces in Space and Time // *Geol. J. Sp. Is.* — 1971. — № 4. — P. 47—60.

Bulman O. M. B. On the geographical distribution of graptolites // *Recent Resear. Geol.* — 1978. — Vol. 5. — P. 90—95.

Bulman O. M. B., Stormer L. Buoyancy structures in rhabdosome of *Dic-tyonema flabelliforme* (Eichwald) // *Norsk Geol. Tidsskr.* — 1971. — Vol. 51, № 1. — P. 25—31.

Cashman P. B. The affinity of the chitinozoans: new evidense // *Mod. Geol.* — 1990. — Vol. 15. — P. 59—69.

Chapman F. New or Little-known Victorian Fossils in the National Museum // *Proc. Roy. Soc. Victoria.* — 1919. — Vol. 31, Pt. II. — P. 388—393.

Chen Jun-juan, Qian Ji-juan, Zhang Jun-ming et al. The recomended Cambrian-Ordovician Global boundary stratotype of the Xiaoyangqiao section (Dayangcha, Jilin Province), China // *Geol. Mag.* — 1988. — Vol. 125, № 4. — P. 415—444.

Chen Xu. Silurian graptolites from Southern Shaanxi and Northern Sichuan with special reference to classification of Monograptidae // *Palaeontol. Sin.* — 1984a. — B166, № 20. — P. 1—102.

Chen Xu. The Silurian graptolite zonation of China // *Can. J. Earth Sci.* — 1984b. — Vol. 21, № 2. — P. 241—257.

Chen Xu. Graptolite depth zonation // *Acta Paleontol. Sin.* — 1990a. — Vol. 29, № 5. — P. 507—526.

Chen Xu. Arenig and Llanvirn Graptolite Provincialism in South China // *Abstr. and Excursion. Internat. Paleontol. Assoc. Graptolite Work. Group. Forth Internat. Conferen.* — Nanjing, 1990b. — P. 6—7.

Chen Xu, Lenz A. C. Ordovician graptolite zonation and correlation with specific reference to the pacific faunal realm // *Neues Jahrb. Geol. und Palaeontol. Monatsh.* — 1984. — H. 4. — P. 212—222.

Chen Xu, Ni Yu-nan. A brief introduction to the Ordovician and Silurian of South China // *Abstr. and Excursion. Internat. Paleontol. Assoc. Graptolite Work. Group Forth Internat. Conferen.* — Nanjing, 1990. — P. 78—85.

Cocks L. R. M. The Ordovician-Silurian boundary // Episodes. — 1985. — Vol. 8. — P. 98—100.

Cocks L. R. M. The Ordovician — Silurian boundary and its Working Group. A Global Analysis Ordovician — Silurian boundary // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). — Geol. — 1988. — Vol. 43. — P. 9—15.

Cocks L. R. M., Fortey R. A. Faunal evidence for oceanic separations in the Palaeozoic of Britain // J. Geol. Soc. London. — 1982. — Vol. 139. — P. 465—478.

Compston W., Williams I. S. Ion probe ages for the British Ordovician and Silurian stratotypes // Global Perspectives on Ordovician Geology. — Rotterdam; Brookfield: A. A. Balkema, 1992. — P. 59—67.

Cooper R. A. Taxonomy and evolution of *Isograptus* Moberg in Australia // Palaeontology. — 1973. — Vol. 16, Pt. 1. — P. 45—115.

Cooper R. A. Ordovician geology and graptolite faunas of the Aorangi Mine area, North-West Nelson, New Zealand // N. Z. Geol. Surv. Paleontol. Bull. — 1979. — № 47. — 146 p.

Cooper R. A. Colony design, evolution and classification of the Graptoloidea // N. Z. Geol. Surv. Rec. — 1985. — № 9. — P. 31—33.

Cooper R. A. A relative timescale for the Early Ordovician derived from depositional rates of graptolite shales // Global Perspectives on Ordovician Geology. — Rotterdam; Brookfield: A. A. Balkema, 1992. — P. 3—21.

Cooper R. A., Fortey R. A. The Ordovician Graptolites of Spitsbergen // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). — Geol. — 1982. — Vol. 36, № 3. — P. 157—302.

Cooper R. A., Fortey R. A. Development of the graptoloid rhabdosome // Alcheringa. — 1983. — Vol. 7, № 3—4. — P. 201—221.

Cooper R. A., Fortey R. A., Lindholm K. Latitudinal and depth zonation of early Ordovician graptolites // Lethaia. — 1991. — Vol. 24, № 2. — P. 199—218.

Cooper R. A., Lindholm K. The phylogenetic relationships of the graptolites *Tetragraptus phyllograptoides* and *Pseudophyllograptus cox* // Geol. Fören. Stokholm Förhandl. — 1985. — Vol. 106, Pt. 3. — P. 279—291.

Cooper R. A., Lindholm K. A precise worldwide correlation of early Ordovician graptolite sequences // Geol. Mag. — 1990. — Vol. 127, № 6. — P. 497—525.

Cooper R. A., Ni Yu-nan. Taxonomy, phylogeny and variability of *Pseudisograptus* Beavis // Palaeontology. — 1986. — Vol. 29, № 2. — P. 313—363.

Cooper R. A., Stewart I. R. The Tremadoc graptolite sequence of Lancefield, Victoria // Palaeontology. — 1979. — Vol. 22, Pt. 4. — P. 767—797.

Cowie J. W. Guedelines for boundary stratotypes // Episodes. — 1986. — Vol. 9, № 2. — P. 78—82.

Cowie J. W., Ziegler W., Boucot A. J. et al. Guedelines and Statutes of the International Commission on Stratigraphy // Courier Forsch. Inst. Senckenberg. — Frankfurt, 1986. — № 83. — P. 1—14.

Cowie J. W., Ziegler W., Renae J. Stratigraphic Commission accelerates progress, 1984 to 1989 // Episodes. — 1989. — Vol. 12, № 2. — P. 79—83.

Crowther P. R. The nature and mode of life of the graptolite zooid with reference to secretion of the cortex // Acta Palaeontol. Pol. — 1978. — Vol. 23, № 4. — P. 473—480.

Crowther P. R. Graptolite fine structure: recent advances // Apen Earth. — 1980. — № 1. — P. 33—35.

Crowther P. R. The fine structure of graptolite periderm // Spec. Paper in Palaeontol. — 1981. — № 26. — 119 p.

Crowther P. R., Bergström S. M. Cortical Bandages in an Upper Ordovician Gyptograptid graptolite from Ohio // Bull. Soc. Paleontol., Italiana. — 1980. — Vol. 19, № 2. — P. 250—253.

Crowther P. R., Rickards R. B., Urbanek A. Possible cellular tissue in an Ordovician graptoblast // Geol. Mag. — 1987. — Vol. 124, № 1. — P. 67—72.

Da Costa Cruz N. M. Palinoplancton de sedimentos palaeozoicos do Estado do Amazonas // Ann. Acad. Brasil. Sci. — 1982. — Vol. 54, № 2. — P. 355—363.

Degardin J. M. La faune a Graptolites de type sarde: son extension stratigraphique et sa repartition paleogeographique // Ann. Soc. Geol. Nord. — 1980. — Vol. 100. — P. 119—129.

Degardin J. M., Waterlot M. Le Probleme de la faune a graptolites ceants // „7“ Deun. Ann. sci. terre. Lyon, 1979. — Paris, 1979. — P. 132.

Dial K. P., Marzluff J. M. A the smallest organisms the most diverse? // Ecology. — 1988. — Vol. 69, № 5. — P. 1620—1624.

Dilly P. N. Keratin-like Fibres in the Hemichordate *Rhabdopleura compacta* // Z. Zellforsch. — 1971. — Vol. 117. — P. 502—515.

Dilly P. N. The Larva of *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata) // Mar. Biol. — 1973. — Vol. 18. — P. 69—86.

Dilly P. N. The pterobranch *Rhabdopleura compacta*: its nervous system and phylogenetic position // Symp. Zool. Soc. — London, 1975a. — № 36. — P. 1—16.

Dilly P. N. The Dormant Buds of *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata) // Cell Tiss. Res. — 1975b. — Vol. 159. — P. 387—397.

Dilly P. N. Some features of the ultrastructure of the coenecium of *Rhabdopleura compacta* // Cell Tiss. Res. — 1976. — Vol. 170. — P. 253—261.

Dilly P. N. Modern pterobranchs: observations on their behaviour and tube building. Palaeoecology and Biostratigraphy of Graptolites. — 1986. — № 20. — P. 261—269.

Dilly P. N. Tube building by *Cephalodiscus gracilis* // J. Zool. — 1988. — Vol. 216. — P. 465—468.

Dilly P. N. *Cephalograptus graptolitoides* sp. nov. a probable extant graptolite // J. Zool. London. — 1993. — № 229. — P. 69—78.

Dilly P. N. When is a graptolite not a graptolite? // Lethaia. — 1994. — Vol. 27, № 1. — P. 34.

Dubois A. The genus in zoology: a contribution to the theory of evolutionary systematics // Mem. Mus. Natur. Histori. Ser. A. — 1988. — Vol. 140. — P. 11—122.

Durman P., Sennikov N. V. A new Rhabdopleurid Hemichordate from the Middle Cambrian of Siberia // Palaeontology. — 1993. — Vol. 36, Pt. 2. — P. 283—296.

Eisenack A. Neue Mikrofossilien des baltischen. Silurs III // Paläontol. Z. — 1934. — Bd. 16. — P. 52—76; Silurs IV. 1937. — Bd. 19. — P. 217—243.

Eisenack A. Retioliten aus dem Graptolithen Gestein // Palaeontographica. — 1951. — Bd. C, Abt. A. — P. 129—163.

Eisenack A. Mikrofossilien eines Geschiebes der Borkholmer Stufe, Baltisches Ordovizium, F₂ // Mitt. Geol. Staatsinst. — Hamburg, 1968. — H. 37. — S. 81—94.

Ekstrom G. Upper Didymograptus shale in Scania // Sver. Geol. Unders. Ser. C. — 1937. — Bd. 30, № 10. — 53 p.

Elles G. L. The Graptolite-Fauna of the Skiddaw Slates // Quart. J. Geol. Soc. — 1898. — Vol. LIV. — P. 463—540

Elles G. L. Some Graptolite Zones in the Arenig Rocks of Wales // Geol. Mag. — 1904. — New ser., Decade V, Vol. 1. — P. 199—211.

Elles G. L. A new *Azygograptus* from North Wales // *Geol. Mag.* — 1922. — Vol. LIX. — P. 299—301.

Elles G. L. The characteristic assemblages of the Graptolite zones of the British Isles // *Geol. Mag.* — 1925. — Vol. LXII, № VIII. — P. 337—347.

Elles G. L. The Lower Ordovician Graptolite Faunas with special reverence to the Skiddaw Slates // *Geol. Surv. Great. Britain. Summary of Progress.* — 1933. — P. 94—111.

Elles G. L. The Classification of the Ordovician Rocks // *Geol. Mag.* — 1937. — Vol. LXXIV, № XI. — P. 481—494.

Elles G. L., Wood E. M. R. Monograph of British graptolites / *Palaeontol. Soc. London.* — 1901—1918. — 539 p.

Erdtmann B.-D. Life forms and feeding habits of graptolites // *Animal Colonies.* — Stroudsburg: Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., 1973. — P. 523—532.

Erdtmann B.-D. Middle Silurian Dendroid communities in the inter-reefs of the North American Platform // *Граптолиты и стратиграфия.* — Таллин, 1976a. — P. 245—253.

Erdtmann B.-D. Ecostratigraphy of Ordovician graptoloids // *Ordovician System. Univ. Wales. Press.* — Cardiff.: Nat. Mus. Wales, 1976b. — P. 621—643.

Erdtmann B.-D. A reorganization and proposed phylogenetic classification of planktonic Tremadoc (Early Ordovician) dendroid graptolites // *Norsk Geol. Tidsskr.* — 1982a. Vol. 62, № 2. — P. 121—141.

Erdtmann B.-D. Palaeobiogeography and environments of planktonic dictyonemid graptolites during the earliest Ordovician // *The Cambrian-Ordovician boundary: sectoins, fossil distributins and correlations.* — Cardiff.: Nat. Mus. Wales. Geol. ser. — 1982b. — № 3. — P. 9—27.

Erdtmann B.-D. Palaeoenvironmental analysis and correlation of potential Cambrian-Ordovician boundary grand cycles from selected International sections // *Papers for symposium on the Cambrian-Ordovician and Ordovician-Silurian boundaries.* — Beijing, China, 1983. — P. 77—79.

Erdtmann B.-D. Outline ecostratigraphic analysis of the Ordovician graptolite zones in Scandinavia in relation to the palaeogeographic disposition of the Japetus // *Geol. Palaeontol.* — 1984. — Vol. 18. — P. 9—15.

Erdtmann B.-D. The confucian rules and their relevance to the Cambrian-Ordovician boundary stratotype candidates // *Study on Cambrian-Ordovician boundary strata and its biota in Dayangcha, Hujiang, Jiling, China.* — Beijing: China Prosp. Publ. House, 1985. — May. — P. 110—112.

Erdtmann B.-D. Early Ordovician eustatic cycles and their bearing on punctuations in early nematophorid (planktic) graptolite evolution // *Lect. Notes Earth Sci.* — 1986a. — Vol. 8. — P. 139—152.

Erdtmann B.-D. On the anisograptid affiliation of *Dictyonema flabelliforme* (Eichwald, 1840) and its nomenclatural consequences // *Palaeoecology and Biostratigraphy of Graptolites.* — 1986b. — № 20. — P. 21—25.

Erdtmann B.-D. Review of lithofacies and graptolite based biofacies of three critical Cambrian-Ordovician boundary stratotype sections // *Aspect of Cambrian-Ordovician boundary in Dayangcha, China.* — Beijing: China Prosp. Publ. House, 1986c. — July. — P. 373—391.

Erdtmann B.-D. The Earliest Ordovician nematophorid graptolites: taxonomy and correlation // *Geol. Mag.* — 1988a. — Vol. 125, № 4. — P. 327—348.

Erdtmann B.-D. Graptolite-based correlation of Earliest Ordovician in eastern North American marginal sequences with coeval successions in northern China and Oslo, Norway // *Bull. New York State Mus.* — 1988b. — № 462. — P. 33—42.

Erdtmann B.-D., Comeau D. J. A new Anisograptus faunule from the Goodwin Formation (Tremadoc, Early Ordovician) of Central Nevada and the Cambrian-Ordovician boundary // *J. Paleontol.* — 1980. — Vol. 54, № 4. — P. 719—727.

Erdtmann B.-D., Maletz J., Guetierrez M. J. C. The new Early Ordovician (Hunneberg Stage) graptolite genus *Paradelograptus* (Kinnegraptidae), its phylogeny and biostratigraphy // *Paläontol. Z.* — 1987. — Vol. 61, № 1. — P. 109—131.

Erdtmann B.-D., Miller J. F. Eustatic control of lithofacies and biofacies changes near the base of the Tremadocian // Second Internat. Symposium on the Cambrian System. — 1981. — P. 78—81.

Erdtmann B.-D., Prezbindowski D. R. Niagaran (Middle Silurian) Interreef fossil burial environments in Indiana // *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol.* — 1974. — Abh. 144, № 3. — P. 342—372.

Fallow W. C. A test of the Simpson Coefficient and other binary coefficient of faunal similarity // *J. Paleontol.* — 1979. — Vol. 53, № 4. — P. 1029—1034.

Fang Yiting, Liang Shijing, Zhang Daliang, Yu Jinlong. Stratigraphy and Graptolite fauna of Lishuwo formation from Wuming, Jiangxi // *Nanjing Univer. Publ. House.* — 1990. — 155 p.

Fang Yi-ting, Bian Li-zeng, Feng Hong-zhen et al. On forming candidate of relieved graptolites from Ordovician in Southern Anhui, Northeastern and Northwestern Jiangxi // *Acta Palaeontol. Sin.* — 1992. — Vol. 31, № 3. — P. 371—376.

Feng Hong-zhou, Yu Jian-hua, Fang Yi-ting. Application of Numerical Cladistics to Study on Evolution of *Dicranograptus* in Hulo Formation of Southern Anhui // *Acta Palaeontol. Sin.* — 1991. — Vol. 30, № 3. — P. 375—387.

Finney S. C. The affinities of *Isograptus*, *Glossograptus*, *Cryptograptus*, *Corynoides* and allied graptolites // *Acta Palaeontol. Pol.* — 1978. — Vol. 23, № 4. — P. 481—496.

Finney S. C. Biogeography of Ordovician graptolites in the Southern Appalachians // *Aspects of the Ordovician System.* — Oslo: Univer. Forlaget., 1984. — № 295. — P. 167—176.

Finney S. C., Bergström S. M. Biostratigraphy of the Ordovician *Nemagraptus gracilis* Zone // *Palaeoecology and Biostratigraphy of Graptolites.* — 1986. — № 20. — P. 47—59.

Finney S. C., Chen Xu. The relationship of Ordovician graptolite provincialism to palaeogeography. *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography* // *Geol. Soc. London.* — 1990. — Mem. № 12. — P. 123—128.

Finney S. C., Jacobson S. R. Flotation devices in planktic graptolites // *Lethaia.* — 1985. — Vol. 18, № 4. — P. 349—359.

Finney S. C., Skevington D. A mixed Atlantic-Pacific province Middle Ordovician graptolite fauna in Western Newfoundland // *Can. J. Earth Sci.* — 1979. — Vol. 16, № 9. — P. 1899—1902.

Flessa K. W., Erben H. K., Hallam A. et al. Causes and consequences of extinction. *Patterus and Process. Hist. Life. Rept. Dahlem Workshop.* Berlin, 1985. — Berlin, 1986. — P. 235—257.

Flynn J. J. Faunal provinces and the Simpson coefficient // *Spec. pap. Univ. Wye. Contribs. Geol.* — 1986. — № 3. — P. 317—338.

Fortey R. A. Geometrical constraints in the construction of graptolite stipes // *Paleobiology.* — 1983. — Vol. 9, № 2. — P. 116—125.

Fortey R. A., Cooper R. A. A phylogenetic classification of the Graptoloids // *Palaeontology.* — 1986. — Vol. 29, № 4. — P. 631—654.

Fortey R. A., Harper D. A. T., Ingham J. K. et al. A revision of Ordovician series and stages from the historical type area // *Geol. Mag.* — 1995. — Vol. 132, № 1. — P. 15—30.

Fu Li-pu. Graptolite zones of Upper Ordovician to Middle Silurian age in a continuous section at Ziyang, Shaanxi, China // *Palaeoecology and Biostratigraphy of Graptolites.* — 1986. — № 20. — P. 131—134.

Fu Lipu, Song Lisheng. Stratigraphy and Palaeontology of Silurian in Ziyang Region // *Bull. Xian Inst. Geol. Min. Res. Chin. Acad. Geol. Sci.* — 1986. — № 14. P. 1—198.

Ge Mei-yu. The graptolite fauna of the Ordovician-Silurian boundary Section in Yuguan, Zhejiang // *Stratigraphy and Palaeontology of Systematic boundary in China, Ordovician-Silurian boundary (№ 1).* — Anhui: Sci. and Tech. Publ. House, 1984. — P. 389—454.

Ge Mei-yu. Silurian graptolites from Chengkou, Sichuan // *Palaeontol. Sin.* — 1990. — Vol. 179, New ser. B, № 26. — 157 p.

Ge Mei-yu, Zheng Zhao-zhang, Li Yuu-zhen. Research of Ordovician and Silurian graptolites and graptolite-bearing strata from Ningxia and the neighbouring districts. — Nanjing: Univ. Press, 1990. — 190 p.

Geological Time Scale. Geological Society of America. Box 9140, Bolder, CO 80301 1-800-GSA. — 1988. — 1 p.

Gladenkov Y. B. Debateable problems of stratigraphic classification // *Newsletters on Stratigr.* — 1981. — Vol. 9, № 3. — P. 169—175.

Global Stratigraphic Chart // Episodes. — 1989. — Vol. 12, № 2. — 1 p.

Golikov A. N., Dolgolenki M. A., Maximovich N. V., Scarlato O. A. Theoretical approaches to marine biogeography // *Mar. Ecol. Progr. ser.* — 1990. — Vol. 63, № 2. — P. 289—301.

Grabau A. W. Origin, distribution and mode of preservation of graptolites // *Acad. Sin. Mem.* — 1929. — № VII. — P. 1—52.

Grahn J. Chitinozoan stratigraphy and palaeoecology at the Ordovician—Silurian boundary in Skane, Southernmost Sweden // *Sver. Geol. Unders. Ser. C,* — № 744. — 1978. — *Arsbok.* 72, № 6. — P. 6—16.

Hall J. Graptolites of the Quebec group // *Geol. Surv. Can. Rep.* — 1865. — 151 p.

Hall T. S. Victorian graptolites. Some New or Little-known species. Pt. IV // *Proc. Roy. Soc. Victoria.* — 1914. — Vol. 27, Pt. 1. — P. 104—118.

Havliček V. Brachiopoda of the Suborder Strophomenidina in Czechoslovakia // *Rozpravy Ustredniho Ustav. Geol.* — 1967. — Vol. 33. — 235 p.

Havliček V., Štorch P. Silurian brachiopods and benthic communities in the Prague Basin (Czechoslovakia) // *Rozpravy Ustredniho Ustav. Geol.* — 1990. — Vol. 48. — 275 p.

Hele O. E. Art, underart, biotype og varietet // *Entomol. medd.* — 1987. — Vol. 55, № 2—3. — P. 147—156.

Holland C. H. Silurian series and stages: decisions concerning chronostratigraphy // *Lethaia.* — 1980. — Vol. 13, № 3. — P. 238.

Holland C. H. Series and stages of the Silurian system // *Episodes.* — 1985. — Vol. 8, № 2. — P. 101—103.

Holland C. H. Synchronology, taxonomy and reality // *Phil. Trans. Roy. Soc. London: Ser. B.* — 1989. — Vol. 325, № 1228. — P. 263—277.

Horstig G. Neue Graptolithen-Funde in Gotlandischen Lyditen des Frankwaldes und ihre Erhaltung in weiber Kieselsaure // *Senkelbergiana.* — 1952. — Bd. 33, № 4/6. — P. 345—351.

House M. R. International definition of Devonian System boundaries // Ann. Conf. Ussher Soc. — 1988. — January. — P. 41—46.

Howe M. P. A. Measurement of thecal spacing in graptolites // Geol. Mag. — 1983. — Vol. 120, № 6. — P. 635—638.

Hsü S. C. The graptolites of the Lower Yangtze Valley // Akad. Sin., Nat. Res. Inst. Geol. Ser. A. — 1934. — Vol. IV. — 106 p.

Hundt R. Graptolithen. — Leipzig: Akad. Verl. Gesel. Portig. K.-G. — 1953. — 48 p.

Huo Shi-cheng, Shu De-gan. The Silurian graptolite bearing strata in China // Palaeoecology and Biostratigraphy of Graptolites. — 1986. — № 20. — P. 173—179.

Hutt J. The Llandovery graptolites of the English Lake District. Pt. I // Palaeontogr. Soc. Monographs London. — 1974. — 56 p.; Pt. II. — 1975. — P. 57—137.

Hutt J., Rickards R. B. The evolution of the Earliest Llandovery monograptids // Geol. Mag. — 1970. — Vol. 107, № 1. — P. 67—77.

Jaanusson V. Graptoloides from the Ontikan and Viruan (Ordovician) limestones of Estonia and Sweden // Bull. Geol. Inst. Uppsala. — 1960. — Vol. XXXVIII, № 29. — P. 239—366.

Jaanusson V. Morphological discontinuities in the evolution of graptolite colonies // Animal Colonies. — Stroudsburg: Dowden, Hutchinson and Ross. Inc., 1973. — P. 515—521.

Jaanusson V. Ecology and faunal dynamics // Sver. Geol. Unders. — 1979. — C73, № 762. — P. 253—294.

Jackson D. E., Kerr J. Wm., Morrow D. W. A synrhabdosome of *Monograptus fanicus* Koren from the Lower Devonian of Devon Island, District of Franklin // Bull. Geol. Surv. Can. — 1976. — Vol. 256, Pap. 5. — P. 39—40.

Jacobson S. Acritarchs as paleoenvironmental indicators in Middle and Upper Ordovician rocks from Kentucky, Ohio and New York // J. Paleontol. — 1979. — Vol. 53, № 5. — P. 1197—1212.

Jaeger H. Graptolithen und Stratigraphie des Jungsten Thüringer Silurs // Abh. der Dt. Akad. der Wiss. zu Berlin. Kl. Chem., Geol. und Biol. Jg. — 1959. — № 2. — 197 p.

Jaeger H. Entwicklungszuge (Trends) in der Evolution der Graptolithen // Schriften. Geol. Wiss. — 1978. — № 10. — P. 5—58.

Jaeger H. Graptolithen als Tentakulitenfalle // Z. Geol. Wiss. — 1986. — № 6. — P. 669—671.

Jaworowski K. Sole markings produced by graptolite remains // Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. geol., geograph. — 1966. — Vol. 14, № 3. — P. 151—154.

Jaworowski K. Sedimentary structure of the Upper Silurian siltstones in the Polish Lowland // Acta Geol. Pol. — 1971. — Vol. 21, № 4. — P. 519—571.

Jenkins W. Chitinozoa from the Ordovician Sylvan Shale of the Arbuckle Mountains, Oklahoma // Palaeontology. — 1970. — Vol. 13, Pt. 2. — P. 2261—2268.

Johnson J. G. Intent and reality in biostratigraphic zonation // J. Paleontol. — 1979. — Vol. 53, № 4. — P. 931—942.

Kaljo D. On the bathymetric distribution of graptolites // Acta Palaeontol. Pol. — 1978. — Vol. 23, № 4. — P. 523—531.

Kaljo D., Viira V. Co-occurrences of conodonts and graptolites in the Estonian Early Tremadoc // Изв. АН ЭССР. Геология. — 1989. — Vol. 38, № 3. — P. 97—100.

Kaljo D., Heinsalu H., Mens K. et al. Cambrian-Ordovician boundary beds at Tonismagi, Tallin, North Estonia // *Geol. Mag.* — 1988. — Vol. 125, № 4. — P. 457—463.

Kaljo D., Viira V., Mens K. et al. Principles of the definition of the Cambrian Ordovician boundary in the East Baltic // Третий междунар. симпоз. по кембрийской системе: Тез. докл. — Новосибирск, 1990. — С. 122.

Kauffman E. G. Concepts and methods of high-resolution even stratigraphy // *Ann. Rev. Earth and Planet Sci.* — Palo Alto, Califor., 1988. — P. 605—654.

Kauffman E. G., Walliser O. H. Global bioevents: abrupt changes in the global biota // *Episodes.* — 1988. — Vol. 11, № 4. — P. 289—292.

Kearsley A. A new phylogeny of diplograptinae graptolids and their classification based on proximal and thecal construction // *Newsletter of the Graptolite Working Group, Internat. Palaeontol. Ass.* — 1985 — Vol. 6. — P. 8—22.

Kirk N. H. Some thoughts on the ecology, mode of life and evolution of the Graptolithina // *Proc. Geol. Soc. London.* — 1969. — № 1659. — P. 273—292.

Kirk N. H. Mode of life graptolites // *Acta Palaeontol. Pol.* — 1978. — Vol. 24, № 4. — P. 533—556.

Kirk N. H. Thoughts on Coloniality in the Graptolithina // *Biology and Systematics of Colonial Organisms.* — London; New York: Acad. Press, 1979. — P. 411—432.

Kirk N. H. Controlling factors in the evolution of the graptolites // *Geol. Mag.* — 1980. — Vol. 117, № 3. — P. 277—284.

Kirk N. H. Juvenile sessility, vertical automobility, and passive lateral transport as factor in Graptoloid evolution // *Mod. Geol.* — 1990. — Vol. 14. — P. 153—187.

Kirk N. H. Construction, form and function in the Graptolithina: a review // *Mod. Geol.* — 1991. — Vol. 15. — P. 287—311.

Koren T. N. Early Devonian monograptids of the telleri biozone in the Urals-Tien Shan fold area // *Acta Geol. Pol.* — 1975. — Vol. 25, № 1. — P. 1—26.

Koren T. N. Graptolite dynamics in Silurian and Devonian time // *Bull. Geol. Soc. Denm.* — 1987. — Vol. 35. — P. 149—159.

Kozłowski R. Les Affinites des Graptolithes // *Biolog. Rev.* — 1947. — Vol. 22. — P. 93—108.

Kozłowski R. Les graptolites et quelques nouveaux groupes D'Animaux du Tremadoc de la Pologne // *Palaeontol. Pol.* — 1949a. — T. III. — 235 p.

Kozłowski R. Decouverte du Pterobranche *Rhabdopleura* a'letat fossile dans le Cretace superieur en Pologne // *Palaeontol. Pol.* — 1949b. — Vol. 3, № I—VIII. — 71 p.

Kozłowski R. Sur *Rhabdopleura* du Danien de Polognee // *Acta Palaeontol. Pol.* — 1956. — Vol. I, № 1. — P. 3—21.

Kozłowski R. Les Hydroides ordoviciens a squelette chitineux // *Acta Palaeontol. Pol.* — 1959. — Vol. IV, № 3. — P. 209—271.

Kozłowski R. *Calyxdendrum graptoloides* n. gen., n. sp. a graptolite intermediate between the Dendroidea and the Graptoloidea // *Acta Palaeontol. Pol.* — 1960. — Vol. V, № 2. — P. 107—125.

Kozłowski R. Decouverte d'un Rhabdopleuride (Pterobranchia) Ordovicien // *Acta Palaeontol. Pol.* — 1961. — Vol. VI, № 1. — P. 3—16.

Kozłowski R. Crustoidea — nouveau groupe de graptolites // *Acta Palaeontol. Pol.* — 1962. — Vol. VII, № 1—2. P. 3—52.

Kozłowski R. Le development d'un Graptolite Tuboide // *Acta Palaeontol. Pol.* — 1963. — Vol. VIII, № 2. — P. 103—134.

Kozłowski R. Oeufs Fossiles des Cephalopodes? // Acta Palaeontol. Pol. — 1965. — Vol. X, № 1. — P. 3—9.

Kozłowski R. On the Structure and Relationships of the Graptolites // J. Paleontol. — 1966. — Vol. 40, № 3. — P. 489—501.

Kozłowski R. Sur Certains fossiles Ordoviciens a Test Organique // Acta Palaeontol. Pol. — 1967. — Vol. XII, № 2. — P. 99—132.

Kozłowski R. Nonvelleus observations sur des *Rhabdopleurides* (Pterobranches) Ordoviciens // Acta Palaeontol. Pol. — 1970a. — Vol. XV, № 1. — P. 3—17.

Kozłowski R. *Tubotheca* — a reticular morphological element in some graptolites // Acta Palaeontol. Pol. — 1970b. — Vol. XV, № 4. — P. 393—410.

Kozłowski R. Early development stages and the mode of life of graptolites // Acta Palaeontol. Pol. — 1971. — Vol. XVI, № 4. — P. 313—343.

Kraft J. Príspevek k poznani graptolitove fauny klabavských vrstev (arenig) barrandienskrho ordoviku. Lokality Myto a Volduchy // Zpr. muz. Zapad. Karpaty. — 1974. — Sv. 16. — P. 53—59.

Kraft J. Graptolites from the Klabava Formation (Arenig) of the Ordovician of Bohemia // Folia muzei rerum naturalium Bohemiae occidentalis. Geologica. — 1977. — № 6. — P. 1—31.

Kulicki C. The discovery of *Rhabdopleura* (Pterobranchia) in the Jurassic of Poland // Acta Palaeontol. Pol. — 1969. — Vol. XIV, № 4. — P. 537—552.

Kulicki C. New observations on *Rhabdopleura kozłowskii* (Pterobranchia) from the Bathonian of Poland // Acta Palaeontol. Pol. — 1971. — Vol. 16, № 4. — P. 415—428.

La Greca M. L'uso delle categorie sistematiche sottogenere e sottospecie in tassonomia, alla luce dela ricerca biogeografica // Boll. Inst. Entomol. Univ. Studi Bologna. — 1987. — Vol. 41. — P. 159—171.

Landing E. D. Conodont lithofacies-biofacies associations and a graptolite-based standard for the Cambrian-Ordovician boundary // Третий междунар. симпоз. по кембрийской системе: Тез. докл. — Новосибирск, 1990. — С. 127.

Landing E. D., Taylor M. E., Erdtmann B.-D. Correlation of the Cambrian-Ordovician boundary between the Acado-Baltic and North American faunal provinces // Geology. — 1978. — Vol. 6. — P. 75—78.

Lapworth C. Distribution of the Rhabdopora // Ann. and Mag. of Natur. Histori. Ser. 5. — 1879—1880. — Vol. 3. — P. 245—257, 449—455; — Vol. 4. — P. 333—341, 423—431; — Vol. 5. — P. 45—62, 273—285, 359—369; — Vol. 6. — P. 16—29, 185—207 (Vol. 3, 4 — 1879; Vol. 5, 6 — 1880).

Lapworth C. Die Leben Weise der Graptolithen in J. Walther, Leben Weise fossiler Meeres thiere // Z. Dtsch. Geol. Ges. — 1897. — Vol. 49, Pt. 2. — P. 238—258.

Lenz A. C. Llandoveryan graptolites of the Northern Canadian Cordillera: *Petalograptus*, *Cephalograptus*, *Rhaphidograptus*, *Dimorphograptus*, Retiolitidae, and Monograptidae // Roy. Ontario Mus. Life Sci. Contris. — 1982. — № 130. — 154 p.

Lenz A. C. A new Silurian retiolitid graptolite from Arctic Canada // J. Paleontol. — 1993a. — Vol. 69, № 1. — P. 160—162.

Lenz A. C. Late Wenlock and Ludlow (Silurian) Plectograptinae (Retiolitid Graptolites), Cape Phillips Formation, Arctic Canada // Bull. Amer. Paleontol. — 1993b. — Vol. 104, № 342. — P. 5—52.

Lenz A. C., Chen Xu. Graptolite distribution and lithofacies: some case histories // J. Paleontol. — 1985. — Vol. 59, № 3. — P. 636—642.

Lenz A. C., Melchin M. J. A synrhabdosome of *Saetograptus fritschi* cf. *linearis* (Bouček) from Cornwallis Island, Arctic Canada // Can. J. Earth Sci. — 1986. — Vol. 23, № 11. — P. 1854—1857.

Lenz A. C., Melchin M. J. Silurian retiolitids from the Cape Philips Formation, Arctic Islands, Canada // Bull. Geol. Soc. Denm. — 1987. — Vol. 35. — P. 161—170.

Lesperance P. J., Barnes C. R., Berry W. B. N. et al. The Ordovician-Silurian boundary stratotype: consequences of its approval by the IUGS // Lethaia. — 1987. — Vol. 20, № 3. — P. 217—222.

Lester S. M. *Cephalodiscus* sp. (Hemichordata: Pterobranchia): observations of functional morphology, behavior and occurrence in shallow water around Bermuda // Mar. Biol. — 1985. — Vol. 85. — P. 263—268.

Li Ji-jin. Graptolites across the Ordovician-Silurian boundary from Jingxian // Stratigraphy and Palaeontology of Systematic boundary in China, Ordovician-Silurian boundary (№ 1). — Anhui: Sci. and Tech. Publ. House, 1984. — P. 309—370.

Li Ji-jin. On the origin of dimorphograptids // Bull. Geol. Soc. Denm. — 1987. — Vol. 35. — P. 171—177.

Li Ji-jin. Discovery of Monograptids in basal part of Lower Silurian from S. Anhui with special reference on their origin // Acta Palaeontol. Sin. — 1990. — Vol. 29, № 2. — P. 204—215.

Li Zhi-ming, Quan Qiu-qi. Lithofacies types and Palaeogeography of Ordovician and Silurian Graptolite-bearing Strata in South China // Abstr. and Excursion. Internat. Paleontol. Assoc. Graptolite Work. Group. Forth Internat. Conferen. — Nanjing, 1990. — P. 21.

Lin Yoa-kun. Cambrian Graptolites of China and their sequence // J. Stratigraphy. — 1980. — Vol. 4, № 2. — P. 129—135.

Lin Yoa-kun. Upper Cambrian Dendroid Graptolites from the Taizihe Valley, Lianoning // Acta Palaeontol. Sin. — 1983. — Vol. 22, № 3. — P. 262—277.

Lin Yoa-kun. On the discovery of *Siberiograptus* from Upper Cambrian in North China // Acta Palaeontol. Sin. — 1985. — Vol. 24, № 2. — P. 237—242.

Lin Yoa-kun. Upper Cambrian Dendroid Graptolites from Central-South Shandong // Memoir Nanjing Inst. Geol. Palaeontol. Acad. Sin. — 1987. — № 23. — P. 155—186.

Lin Yoa-kun, Chen Xu. Glyptograptus persculptus zone the Earliest Silurian Graptolite zone from Jangzi Gorge, China // Stratigraphy and Palaeontology of Systematic boundary in China, Ordovician-Silurian boundary (№ 1). — Anhui: Sci. and Tech. Publ. House, 1984. — P. 203—232.

Lin Yoa-kun, Liang Zong-wei. Dendroid Graptolites in Dictyonema wutingshanense zone (Upper Cambrian) and their three-vaaned floating structure // Acta Palaeontol. Sin. — 1988. — Vol. 27, № 4. — P. 427—436.

Lindholm K. Hunnebergian graptolites and biostratigraphy in Southern Scandinavia // Lund Publ. in Geol. — 1991a. — № 95. — 36 p.

Lindholm K. Ordovician graptolites from the Early Hunneberg of Southern Scandinavia // Palaeontology. — 1991b. — Vol. 34, Pt. 2. — P. 283—327.

Liu Chun-lian. The application of quantification theory to researches on the Geographic distribution of Early Ordovician Graptolites in China // Abstr. and Excursion. Internat. Paleontol. Assoc. Graptolite Work. Group. Forth Internat. Conferen. — Nanjing, 1990. — P. 24.

Lofgren A. Conodonts from the Lower Ordovician at Hunneberg, South-Central Sweden // Geol. Mag. — 1993. — Vol. 130, № 2. — P. 215—232.

Loydell D. K. On the graptolites described by Baily (1871) from the Silurian of Northern Ireland and the Genus *Streptograptus* Yin // *Palaeontology*. — 1990. — Vol. 33, Pt. 4. — P. 937—943.

Loydell D. K. The biostratigraphy and formational relationships of the Upper Aeronian and Lower Telychian (Llandovery, Silurian) formations of Western Mid-Wales // *Geol. J.* — 1991a. — Vol. 26, № 3. — P. 209—244.

Loydell D. K. Isolated graptolites from the Llandovery of Kallholen, Sweden // *Palaeontology*. — 1991b. — Vol. 34, Pt. 3. — P. 671—693.

Loydell D. K. Upper Aeronian and Lower Telychian (Llandovery) graptolites from Western Mid-Wales. — London: *Palaeontographical Soc.*, 1992. — Pt. 1. — 55 p.; — 1993. — Pt. 2. — P. 56—180.

Maletz J., Rushton A. W. A., Lindholm K. A new Early Ordovician Didymograptid, and its bearing on the correlation of the Skiddaw Group of England with the Toyen Shale of Scandinavia // *Geol. Mag.* — 1991. — Vol. 128, № 4. — P. 335—343.

Markham J. C. The species of *Cephalodiscus* collected during operation deep freeze, 1956—1959 // *Biology of the antarctic sears IV*. Antarctic Reserch Ser. — 1971. — Vol. 17. — P. 83—110.

Martin F. Chitinozoaries et acritarches ordoviciens de la plateforme du Saint-Laurent (Quebec et sud-est de l'Ontario) // *Bull. Geol. Surv. Can.* — 1983. — № 310. — 59 p.

Martin F., Rickards R. B. Acritarches, chitinozoaries et graptolites ordoviciens et siluriens de la vallee de la Sennette (Massif du Brabant, Belgique) // *Ann. Soc. Geol. Belg. Bull.* — 1979. — Vol. 102. — P. 189—197.

Marzluff J. M. Life history correlates of taxonomic diversity // *Ecology*. — 1991. — Vol. 72, № 2. — P. 428—439.

Maynard S. J. The causes of extinction // *Phil. Trans. Roy. Soc London. Ser. B.* — 1989. — Vol. 325, № 1228. — P. 241—252.

McCoy E., Heck K. L. Jr. Centers of origin revisited // *Paleobiology*. — 1983. — Vol. 9, № 1. — P. 17—19.

Melchin M. J. Llandovery graptolite biostratigraphy and palaeobiogeography, Cape Phillips Formation, Canadian Arctic Islands // *Can. J. Earth Sci.* — 1989. — Vol. 26, № 9. — P. 1726—1746.

Melchin M. J., DeMont M. E. Possible propulsion modes in Graptoloidea: a new model for graptoloid locomotion // *Paleobiology*. — 1995. — Vol. 21, № 1. — P. 110—120.

Melchin M. J., Mitchell C. E. Late Ordovician extinction in the Graptoloidea. Advances in Ordovician Geology // *Geol. Surv. Can.* — 1991. — Pap. 90-9. — P. 143—156.

Mierzejewski P. The first discovery of Crustoidea (Graptolithina) and Rhabdopleurida (Pterobranchia) in the Silurian // *Bull. Acad. Pol. Sci. Ser Sci. Terre.* — 1978. — Vol. XXV, № 2. — P. 103—107.

Mierzejewski P. *Pterobranchites* Kozłowski, 1967 — an aberrant graptolite? // *Acta Palaeontol. Pol.* — 1984a. — Vol. 29, № 1—2. — P. 83—89.

Mierzejewski P. Cephalodiscus-type fibrils in the graptoblast fusellar tissue // *Ibid.* — 1984b. — Vol. 29, № 3—4. — P. 157—160.

Mierzejewski P. Ultrastructure, Taxonomy and Affinities of some Ordovician and Silurian Organic Microfossils // *Palaeonologia Pol.* — 1986. — Vol. 47. — P. 129—220.

Miller J. F. Conodonts as biostratigraphic tools for redefinition and correlation of the Cambrian-Ordovician boundary // *Geol. Mag.* — 1988. — Vol. 125, № 4. — P. 349—362.

Mitchell C. H. Evolution and phylogenetic classification of the Diplograptacea // *Palaeontology*. — 1987. — Vol. 30, Pt. 2. — P. 353—405.

Mitchell C. E. Evolution of the Diplograptacea and the international correlation of the Arenig-Llanvirn boundary // *Global Perspectives on Ordovician Geology*. — Rotterdam; Brookfield: A. A. Balkema, 1992. — P. 171—183.

Mitchell C. E., Bergström S. M. New graptolite and lithostratigraphic evidence from the Cincinnati region, U.S.A., for the definition and correlation of the base of the Cincinnati Series (Upper Ordovician). *Advances in Ordovician Geology* // *Geol. Surv. Can.* — 1991. — Pap. 90-9. — P. 59—77.

Mortelmans G. Decouverte d'un Pterobranche *Rhabdopleura delmeri* nov. sp. dans le Viseen terminal Turnhout // *Mem. Mus. Roy. Hist. Natur. Belguque*. — 1955. — P. 52—66.

Moya M. C., Malanca S., Monteros J. A., Cuerda A. Bioestratigrafia del Ordovico Inferior en la Cordillera Oriental Argentina Basada en Graptolitos // *Revista Espanola de Paleontologia*. — 1994. — Vol. 9, № 1. — P. 91-104.

Mu A. T. Some new or little known graptolites from the Ningkuo Shale (Lower Ordovician) of Changshen, Western Chkiang // *Acta Palaeontol. Sin.* — 1957. — Vol. 5, № 3. — P. 369—437.

Mu A. T., Lee C. K. Scandent graptolites from the Ningkuo Shale of the Kiangshan-Changshan area, Western Chekiang // *Acta Palaeontol. Sin.* — 1958. — Vol. 6, № 4. — P. 391—427.

Mu En-zhi. On the evolution and classification of graptolites // *Geol. Rev. Peking*. — 1950. — Vol. 15. — P. 171—183.

Mu En-zhi. Evolution, classification and distribution of Graptolodea and Graptodendroids // *Sci. Sinica, Peking*. — 1973. — Vol. 17, № 2. — P. 227—238.

Mu En-zhi. Research on the Graptolithina of China // *Acta Palaeontol. Sin.* — 1980. — Vol. 19, № 2. — P. 143—151.

Mu En-zhi, Ge Mei-yu, Chen Xu et al. Lower Ordovician Graptolites of Southwest China // *Palaeontol. Sin.* — 1979. — New ser. B, № 13. — 192 p.

Mu E., Li J., Ge M. et al. Ordovician Graptolite Sequence and Biogeographic Regions in China // *Sci. Pap. Geol. Intern. Exchange*. — Beijing, 1980. — P. 35—42.

Mu Enzhi, Li Jijin, Ge Meiyu et al. Late Ordovician Paleogeographical maps of Central China region with their explanatory notes // *Palaeontologia Cathayana*. — 1985. — № 2. — P. 251—261.

Mu En-zhi, Lin Yao-kun. Graptolites from the Ordovician — Silurian boundary Sections of Yichang Area, W. Hubei // *Stratigraphy and Palaeontology of Systematic boundary in China, Ordovician-Silurian boundary (№ 1)*. — Anhui: Sci. and Tech. Publ. House, 1984. — P. 45—82.

Mu En-zhi, Ni Yu-nan. Uppermost Ordovician and Lower Silurian graptolites from the Xainza area of Xizang (Tibet) with discussion on the Ordovician-Silurian boundary // *Palaeontologia Cathayana*. — 1983. — № 1. — P. 155—179.

Müller A. H. Über das tierische Grabplanktin (Graptoloidea) der silurischen Meere mit einigen allgemeinen Angaben über Graptolithina (Hemichordata) // *Biol. Rdsch*. — 1975. — Jg. 13, H. 6. — P. 325—344.

Müller A. H. Über Synrhabdosome (Grobrhabdosome) biserialer Graptoloidea (Graptolithina, Hemichordata) aus dem Untersilur (Llandovery) // *Freiberg. Forschungsh.* — 1977a. — C 319. — P. 7—13.

Müller A. H. Zur funktionellen Morphologie, Ökologie und Biogeographie der Graptoloidea (Hemichordata) des Silurs und Devons // Freiberg. Forschungsh. — 1977b. — C 319. — P. 14—53.

Müller A. H. Zur Astogenese koloniebildender palaozoischer Holoplankter (Graptoloidea) // Biol. Rdsch. — 1979. — Bd. 17, № 5. — P. 299—317.

Müller A. H., Schauer M. Über Schwebeeinrichtungen bei Diplograptidae (Graptolithina) aus dem Silur // Freiberg. Forschungsh. — 1969. — C 245. — P. 5—26.

Münch A. Die Graptolithen aus dem anstehenden Gotlandium Deutschlands und der Tscheschoslowakei. — Berlin: Geologica, 1952. — № 7. — 157 p.

Narkiewicz M. Geologia zdarzen: rodowod problematyki // Prz. Geol. — 1989. — Vol. 37, № 11. — P. 533—537.

Neuman R. B., Harper D. A. T. Paleogeographic significance of Arenig-Llanvirn Toquima-Table Head and Celtic brachiopod assemblages // Global Perspectives on Ordovician Geology. — Rotterdam; Brookfield: A. A. Balkema, 1992. — P. 241—254.

Ni Yu-nan. Upper Ordovician graptolites from Baoshan, Western Yunnan // Acta Palaeontol. Sin. — 1984. — Vol. 23, № 3. — P. 320—328.

Ni Yu-nan. Lower Silurian graptolites from Xainza, Northern Xizang // Bull. Nanjing Inst. Geol. Palaeontol. Acad. Sin. — 1987. — № 11. — P. 233—268.

Norford B. S. Introduction to papers on the Cambrian Ordovician boundary // Geol. Mag. — 1988. — Vol. 125, № 4. — P. 323—326.

Norford B. S. The international working group on the Cambrian-Ordovician boundary: report of progress. Advances in Ordovician Geology // Geol. Surv. Can. — 1991. — Pap. 90-9. — P. 27—32.

Norford B. S., Orchard M. Y. Early Silurian age of rocks hosting lead-zinc mineralization at Howards pass. Yukon territory and district of Mackenzie: Local biostratigraphy of Road river formation and Earn group // Pap. Geol. Surv. Can. — 1985. — № 83-18. — 35 p.

Obut A. M. New graptolites from the Middle Cambrian of the Siberian Platform // Graptolite Studies in Honour of O. M. B. Bulman. Spec. Papers in Palaeontol. London, 1974.—№ 13. — P. 9—13.

Obut A. M., Sennikov N. V. Graptolite zone in the Ordovician and Silurian of the Gorny Altai // Palaeoecology and Biostratigraphy of Graptolites. — 1986. — № 20. — P. 155—164.

Obut A. M., Zaslavskaya N. M. Families of Retiolitida and their phylogenetic relations // Ibid. — P. 207—219.

Odin G.-S. Datation du Paleozoique // Geochronologie. — 1984. — № 10. — P. 11.

Odin G.-S., Odin Ch. Echelle numerique des temps geologiques mise a jour 1990 // Geochronologie. — 1990. — № 35. — P. 12—19.

Öpik A. Beiträge zur Kenntnis der Kukruse — (C₂) Stufe in Eesti // Publ. Geol. Inst. Univ. Tartu. — 1928. — № 12. — 42 p.

Öpik A. Über Trockenrisse und Regenspuren im Monograptusschifer die Entstehung der Graptolithenschiefer überhaupt // Ibid. — 1929. — № 13. — P. 1—11.

Öpik A. Über einen kambrischen Graptolithen aus Norwegen // Norsk Geol. Tidsskr. — 1933. — Vol. 13. — P. 113—115.

Orth C. J., Gilmore J. S., Quintana L. R., Sheehan P. M. Terminal Ordovician extinction: Geochemical analysis of the Ordovician/Silurian boundary, Anticosti Island, Quebec // Geology. — 1986. — Vol. 14. — P. 433—436.

Paris F., Robardet M. Early Palaeozoic palaeobiogeography of the Variscan regions // Tectonophysics. — 1990. — Vol. 177, № 1—3. — P. 193—213.

Perdigao J. C. Fauna graptolitica gigante, tipicamente mediterranea, em Portugal // Comuns Serv. Geol. Portugal. — 1961. — Vol. 45. — P. 519—528.

Perner J. Studie o Ceskych graptolitech. — Praze, 1894—1899. — P. 1—16 (1894), — P. 1—52 (1885), — P. 1—41 (1897). — P. 1—39 (1899).

Přibyl A. Die Graptolithenfauna des mittleren Ludlows von Bohmen (oberes eb) // Zpravy Geol. Ustav. Ceshy Moravy. — 1940. — Roc. XVI. — P. 67—73.

Přibyl A. New graptolites of the family Monograptidae from the Upper Silurian of Bohemia // Vestn. Ustred. ustav. geol. — 1981. — Vol. 56, № 6. — P. 371—375.

Přibyl A. Graptolite biozones of the Kopanina and Pridoli Formations in the Upper Silurian of Central Bohemia // Cas. Miner. a Geol. — 1983. — Vol. 28, № 2. — P. 149—167.

Přibyl A., Štorch P. *Monograptus* (*Stimulograptus*) subgen. n. (Graptolites) from the Lower Silurian of Bohemia // Vestn. Ustred. ustav. geol. — 1983. — Vol. 58, № 4. — P. 221—225.

Přibyl A., Štorch P. *Prochnygraptus* gen. n. (Graptolithina, Monograptidae) from the Middle and Upper Llandovery of Europe // Vestn. Ustred. ustav. geol. — 1985. — Vol. 60, № 3. — P. 159—164.

Quilty P. Cambrian and Ordovician Dendroids and Hydroids of Tasmania // J. Geol. Soc. Australia. — 1971. — Vol. 17, № 2. — P. 171—189.

Raup D. M., Sepkovski J. J. Mass extinctions in the marine fossil record // Science. — 1982. — Vol. 215, № 4539. — P. 1501—1503.

Rickards R. B. The Arenig graptolite genus *Pseudotriconograptus* Mu et Lee, 1958 // Acta Geol. Pol. — 1973. — Vol. 23, № 4. — P. 597—604.

Rickards R. B. A new monograptid genus and the origins of the main monograptid genera // Graptolite Studies in Honour of O. M. B. Bulman. Spec. Papers in Palaeontol. London. — 1974. — № 13. — P. 141—147.

Rickards R. B. The sequence of Silurian graptolite zones in the British Isles // Geol. J. — 1976a. — Vol. 11, Pt. 2. — P. 153—188.

Rickards R. B. Classification of *Monograptus*: a redefinition of some Llandovery graptolite genera // Граптолиты и стратиграфия. — Таллин, 1976b. — P. 155—163.

Rickards R. B. Major aspects of evolution of the graptolites // Acta Palaeontol. Pol. — 1978. — Vol. 24, № 4. — P. 585—594.

Rickards R. B. Early evolution of graptolites and related groups // System Ass. Special. — 1979. — Vol. 12. — P. 435—441.

Rickards R. B., Baillie P. W., Jago J. B. An Upper Cambrian (Idamean) dedroid assemblage from near Smithton, Northwestern Tasmania // Alcheringa. — 1990. — Vol. 14. — P. 207—232.

Rickards R. B., Chapman A. J., Temple J. T. *Rhabdopleura hollandi*, a new pterobranch hemichordate from the Silurian of the Llandovery district, Powys, Wales // Proc. Geol. Ass. — 1984. — Vol. 95, № 1. — P. 23—28.

Rickards R. B., Hutt J., Berry W. B. N. Evolution of the Silurian and Devonian graptoloids // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol. — 1977. — Vol. 28, № 1. — 120 p.

Rickards R. B., Rigby S., Harris J. H. Graptoloid biogeography: recent progress, future hopes. Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography // Geol. Soc. London. — 1990. — Mem. № 12. — P. 139—145.

Rickards R. B., Stait B. A. *Psigraptus*, its classification, evolution and zooid // Alcheringa. — 1984. — Vol. 8. — P. 101—111.

- *Rigby J.* A critique of graptolite classification, and revision of the suborder Diplograptina and Monograptina. *Palaeoecology and Biostratigraphy of Graptolites*. — 1986. — № 20. — P. 1—12.
- Rigby S.* Population analysis and orientation studies of graptoloids from the Middle Ordovician Utica Shale, Quebec // *Palaeontology*. — 1993. — Vol. 36, Pt. 2. — P. 267—282.
- Rigby S.* Graptolites come to life // *Nature*. — 1993a. — Vol. 362. — 18 March. — P. 209.
- Rigby S.* Graptolite functional morphology: a discussion and critique // *Mod. Geol.* — 1993b. — Vol. 17. — P. 271—287.
- Rigby S.* Hemichordate skeletal growth: shared patterns in *Rhabdopleura* and graptoloids // *Lethaia*. — 1994a. — Vol. 27, № 4. — P. 317—324.
- Rigby S.* Erect tube growth in *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata: Pterobranchia) from of Start Point, Devon // *J. Zool. London*. — 1994b. — Vol. 233. — P. 449—455.
- Rigby S., Dilly P. N.* Growth rates of pterobranchs and the lifespan of graptolites // *Paleobiology*. — 1993. — Vol. 19, № 4. — P. 459—475.
- Rigby S., Sudbury M.* Graptolite ontogeny and size of the graptolite zooid // *Geol. Mag.* — 1995. — Vol. 132, № 4. — P. 427—433.
- Riva J.* Late Ordovician spinose Climacograptids from the Pacific and Atlantic faunal Provinces. Graptolite Studies in Honour of O. M. B. Bulman // *Spec. Pap. in Palaeontol. London*. — 1974. — № 13. — P. 107—126.
- Riva J.* The graptolite *Amplexograptus praetypicalis* n. sp. and the origin of the typicalis group // *Can. J. Earth Sci.* — 1987. — Vol. 24, № 5. — P. 924—933.
- Ross R. J.* Distribution of Ordovician Graptolites in Eugeosynclinal facies in Western North America and its Paleogeographic Implications // *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.* — 1961. — Vol. 45, № 3. — P. 330—341.
- Ross R. J. Jr., Naeser C. W., Izett G. A. et al.* Fission-track dating of British Ordovician and Silurian stratotypes // *Geol. Mag.* — 1982. — Vol. 119, № 2. — P. 135—153.
- Rudwick M. J. S.* *Living and Fossil Brachiopods*. — London: Hutchinson Univ. Library, 1970. — 199 p.
- Ruedemann R.* Development and Mode of Growth of *Diplograptus* McCoy // *Ann. New York State Geol.* — 1895. — № 14. — P. 219—249.
- Ruedemann R.* Graptolites of New York. Pt. 1. New York State Education Departm. — Albany, 1904. — Mem. № 7. — P. 457—803; Pt. 2. — 1908. — Mem. № 11. — 583 p.
- Ruedemann R.* Graptolites of North America // *Quart. Geol. Soc. Amer.* — 1947. — Mem. № 19. — 652 p.
- Rushton A. W. A.* Ordovician graptolite biostratigraphy in the Welsh Basin: a review // *J. Geol. Soc. London*. — 1990. — Vol. 147. — P. 611—614.
- Sato T.* Vorläufige Mitteilung über *Atubaria heterolopha* gen. n. sp. n. eines in freiem Zustande aufgefundenen Pterobranchier aus dem Stillen Ozean // *Zool. Anzeig.* — 1936. — Bd. 28. — P. 105.
- Schepotieff A.* Über die Stellung der Graptolithen im zoologischen System // *N. Jb. Min., Geol., Pal.* — 1905. — Bd. 2. — P. 79—98.
- Schepotieff A.* Die Pterobranchier. Anatomische und histologische Untersuchungen über *Rhabdopleura normani* Allman und *Cephalodiscus dodecalops* M'Int // *Zool. Jb.* — 1907—1908. — Vol. XXIV—XXV. — P. 193—238, 463—524, 553—608, 405—494.

Scotese C. R., McKerrow W. S. Revised World maps and introduction. Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography // Geol. Soc. London. — 1990. — Mem. № 12. — P. 1—21.

Scotese C. R., McKerrow W. S. Ordovician plate tectonic reconstructions. Advances in Ordovician Geology // Geol. Surv. Can. — 1991. — Pap. 90-9. — P. 271—282.

Sennikov N. V. Siberian graptolite associations from Cambrian-Ordovician boundary beds // Graptolite Research Today. — Nanjing: Nanjing Univ. Press. China, 1994. — P. 159—163, Pl. 1—2.

Sheehan P. M. Ordovician and Silurian brachiopods from graptolitic shales and related deep-water argillaceous rocks // Lethaia. — 1977. — Vol. 10, № 2. — P. 201—203.

Skevington D. A correlation of the Ordovician graptolite-bearing sequences // Geol. Föreni. Stokholm. Förhandl. — 1963a. — Vol. 85. — P. 298—319.

Skevington D. Graptolites from the Ontikan limestones (Ordovician) of Oland, Sweden. I. Dendroidea, Tuboidea, Camarotoidea and Stolonioidea // Bull. Geol. Int. Univ. Uppsala. — 1963b. — Vol. 42. — P. 1—62.

Skevington D. Graptolites from the Ontikan limestones (Ordovician) of Oland, Sweden // Bull. Geol. Int. Univ. Uppsala. — 1965. — Vol. 43. — 74 p.

Skevington D. Probable instance of genetic polymorphism in the graptolites // Nature. — 1967. — Vol. 213, № 5078. — P. 810—812.

Skevington D. British and North American Lower Ordovician correlation: Discussion // Bull. Geol. Soc. Amer. — 1968. — Vol. 79. — P. 1259—1264.

Skevington D. Graptolite faunal provinces in Ordovician of Northwest Europe // North Atlantic Geol. and Continent. drift. — 1969. — Mem. № 12. — P. 557—562.

Skevington D. Ordovician graptolites // Atlas of Paleobiogeography. — Amsterdam; London; New-York: Univ. Oxford, 1973. — P. 27—35.

Skevington D. British Ordovician graptolite zones and interregional correlation // Граптолиты и стратиграфия. — Таллин, 1976a. — P. 171—179.

Skevington D. A discussion of the factors responsible for the provincialism displayed by graptolite faunas during the Early Ordovician // Там же. — 1976b. — P. 180—201.

Skevington D., Archer J. B. A review of the Ordovician graptolite faunas of the West of Ireland // Irish Natur. J. — 1971. — Vol. 17, № 3. — P. 70—77.

Sloan R. E. Biostratigraphic case studies of six major extinctions. Interdiscip. Conf. Impacts, Volcanism and Mass Mortality. Snowbird, Utah, 1988 // LPI Contr. — 1988. — № 676. — P. 180—181.

Spjeldnaes N. Faunal provinces and the Proto-Atlantic. Crustal evolution in Northwestern Britain and adjacent regions // Geol. J. Spec. Issue. — 1978a. — № 10. — P. 139—150.

Spjeldnaes N. The Silurian System // Contr. Geol. Time Scale Intern. Geol. Congr. Sydney, 1976. — Tulsa; Okla, 1978b. — P. 341—345.

Staff G., Powell E. N., Stanton R. J., Cummins H. Biomass: Is it useful tool in paleocommunity reconstruction? // Lethaia. — 1985. — Vol. 18, № 3. — P. 209—232.

Stebbing A. R. D. The States and Ecology of *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata) from Plymouth // J. Mar. Biol. Ass. U.K. — 1970a. — Vol. 50. — P. 209—221.

Stebbing A. R. D. Aspect of reproduction and life cycle of *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata) // Mar. Biol. — 1970b. — Vol. 5. — P. 205—212.

- Stebbing A. R. D., Dilly P. N. Some observations on living *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata) // J. Mar. Biol. Ass. U.K. — 1972. — Vol. 52. — P. 443—448.
- Štorch P. The Genus *Diplograptus* (Graptolithina) from Lower Silurian of Bohemia // Vestn. Ustred. ustav. geol. — 1983. — Vol. 58, № 3. — P. 159—170.
- Štorch P. *Orthograptus* s.l. and *Cystograptus* (Graptolithina) from the Bohemian Lower Silurian // Vestn. Ustred. ustav. geol. — 1985. — Vol. 60, № 2. — P. 87—99.
- Štorch P. Ordovician-Silurian boundary in the Prague Basin (Barrandien area, Bohemia) // Sb. geol. věd. Geol. — 1986. — Vol. 41. — P. 69—103.
- Štorch P. Earliest Monograptidae (Graptolithina) in the Lower Llandovery sequence of the Prague Basin (Bohemia) // Sb. geol. věd. Paleontol. — 1988. — Vol. 29. — P. 9—48.
- Štorch P., Pasava J. Stratigraphy, chemistry and origin of the Lower Silurian black graptolitic shales of the Prague Basin (Barrandian, Bohemia) // Vestn. Ustred. ustav. geol. — 1989. — Vol. 64, № 3. — P. 143—162.
- Stormer L. A floating organ in *Dictyonema* // Norsk Geol. Tidsskr. — 1933. — Vol. 13. — P. 102—112.
- Stormer L. Additional remarks the presence of a floating organ in *Dictyonema flabelliforme* (Eichw.) // Norsk Geol. Tidsskr. — 1935. — Vol. 14. — P. 316—318.
- Sudbury M. The dimensions of the graptolite zooid // Geol. Mag. — 1991. — Vol. 128, № 4. — P. 381—384.
- Teller L. Graptolite fauna and stratigraphy of the Ludlovian deposits of the Chelm borehole, Eastern Poland // Stud. Geol. Pol. — 1964. — Vol. XIII. — 88 p.
- Teller L. Pridolian graptolites and their use in correlation // Bull. Geol. Soc. Denm. — 1987. — Vol. 35. — P. 217—222.
- Temple J. T. Biostratigraphical correlation and the stages of the Llandovery // J. Geol. Soc. — 1988. — Vol. 145, № 5. — P. 875—879.
- Terzian C., Biemont C. Les theories de l'effet fondateur, Mayr, et la genetique des populations // Genes. Select. Evolut. — 1988. — Vol. 20, № 1. — P. 111—122.
- Thomas H. D., Davis A. G. The Pterobranch *Rhabdopleura* in English Eocene // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol. — 1949a. — Vol. 1, № 1. — P. 1—19.
- Thomas H. D., Davis A. G. A fossil species of the Pterobranch *Rhabdopleura* // Abstr. Geol. Soc. London. — 1949b. — Vol. 1450. — P. 79.
- Toghill P. The stratigraphical relationships of the earliest monograptidae, and dimorphograptidae // Geol. Mag. — 1968a. — Vol. 105, № 1. — P. 46—51.
- Toghill P. A new Lower Llandovery graptolite from Coal Pit Bay, County Dawn // Ibid. — 1968b. — Vol. 105, № 4. — P. 384—386.
- Toghill P. The graptolite assemblages and zones of the Birkhill Shales (Lower Silurian) at Dob's Linn // Palaeontology. — 1968c. — Vol. 11, Pt. 5. — P. 654—668.
- Trench A., Dentiith M. C., McKerrow W. S., Torsvik T. H. The Ordovician magnetostratigraphic time scale: Reliability and correlation potential // Global Perspectives on Ordovician Geology. — Rotterdam; Brookfield: A. A. Balkema, 1992. — P. 69—77.
- Tuckey M. Biogeography of Ordovician bryozoans // Palaeogeogr., palaeoclimatol., palaeoecol. — 1990. — Vol. 77, № 2. — P. 91—126.
- Tullberg S. A. Scanes graptoliter II // Sver. geol. undersokn. Ser. C. — 1883. — № 55. — 43 p.
- Turek V. Comment to Upper Wenlock zonal subdivisions in the Silurian of Central Bohemia // Cas. Min. Geol. — 1990. — Vol. 35, № 4. — P. 337—354.

Underwood Ch. J. The position of graptolites within Lower Palaeozoic planktic ecosystems // *Lethaia*. — 1993. — Vol. 26, № 3. — P. 189—202.

Urban J., Kline J. Chitinozoa of the Cedar Valley formation Middle Devonian of Missouri // *J. Paleontol.* — 1970. — Vol. 44, № 1. — P. 69—76.

Urbanek A. Monograptidae from erratic boulders of Poland // *Palaeontol. Pol.* — 1958. — Vol. 9. — 104 p.

Urbanek A. On the development and structure of *Pristiograptus gotlandicus* (Perner) // *Acta Palaeontol. Pol.* — 1959. — Vol. 1, № 1. — P. 279—336.

Urbanek A. An attempt at biological interpretation of evolutionary changes in graptolite colonies // *Ibid.* — 1960. — Vol. 5, № 2. — P. 127—234.

Urbanek A. On eneration and regeneration of cladia in some Upper Silurian Monograptids // *Ibid.* — 1963. — Vol. VIII, № 2. — P. 135—258.

Urbanek A. On the morphology and evolution of the Cucullograptinae (Monograptidae, Graptolithina) // *Ibid.* — 1966. — Vol. XI, № 3—4. — P. 291—544.

Urbanek A. Neocucullograptinae N. subfam. (Graptolithina) Their evolutionary and stratigraphic bearing // *Ibid.* — 1970. — Vol. XV, № 2—3. — P. 163—373.

Urbanek A. Organization and evolution of graptolite colonies // *Animal colonies*. — Stroudsburg: Dowden, Hutchinson, Ross, Inc., 1973. — P. 441—514.

Urbanek A. The problem of graptolite affinities in the light of ultrastructural studies on peridermal derivatives in Pterobranchs // *Acta Palaeontol. Pol.* — 1976. — Vol. XXI, № 1. — P. 1—36.

Urbanek A. Ultrastructure of the sicula in the Tuboid Graptolite *Kozlowskitubus erraticus* (Kozlowski, 1963) // *Ibid.* — 1979. — Vol. XXIV, № 4. — P. 493—503.

Urbanek A. A significance of graptoblast in the life cycle of crustoid graptolites // *Ibid.* — 1983. — Vol. XXVIII, № 3—4. — P. 313—326.

Urbanek A. Reproductive strategy and the life cycle in graptolite colonies // *Lethaia*. — 1990. — Vol. 23, № 4. — P. 333—340.

Urbanek A. Living non-graptolite // *Ibid.* — 1994a. — Vol. 27, № 1. — P. 18.

Urbanek A. When is a pterobranch a graptolite? // *Ibid.* — 1994b. — Vol. 27, № 4. — P. 324.

Urbanek A. Phyletic evolution of the later Ludlow spinose monograptids // *Acta Palaeontol. Pol.* — 1995. — Vol. 40, № 1. — P. 1—17. —

Urbanek A., Mierzejewski P. Ultrastructure of the tuboid graptolite tubotheca // *Paläontol. Z.* — 1982. — Bd. 56, № 1/2. — P. 87—93.

Urbanek A., Mierzejewski P. The Ultrastructure of the Crustoidea and the evolution of graptolite skeletal tissues // *Lethaia*. — 1984. — Vol. 17, № 1. — P. 73—91.

Urbanek A., Mierzejewski P. A possible new pattern of cortical deposit in Tremadoc dendroid graptolites from chert nodules // *Palaeoecology and Biostratigraphy of Graptolites*. — 1986. — № 20. — P. 13—19.

Urbanek A., Mierzejewski P., Rickards R. B. New observations on the fine structure of graptoblasts // *Lethaia*. — 1986. — Vol. 18, № 2. — P. 97—107.

Urbanek A., Rickards R. B. The ultrastructure of some retiolitids and graptoblast. Graptolite Studies in Honour of O. M. B. Bulman // *Spec. Pap. in Palaeontol. London*. — 1974. — № 13. — P. 176—186.

Urbanek A., Uchmanski J. Morphogenesis of uniaxiate graptoloid colonies — a mathematical model // *Paleobiology*. — 1990. — Vol. 16, № 1. — P. 49—61.

Urbanek A., Zielinski K. Preliminary report on *Cephalodiscus* (Pterobranchia) from Admiralty Bay, King George Island, South Shetland Island (West Antarctica) // *Bull. de L'Acad. Pol. des Sci. Ser. Sci. Biolog.* — 1981. — Cl. II, Vol. XXIX, № 5—6. — P. 257—262.

Van Der Horst C. J. Pterobranchia // Tierwelt der Nord- und Ostsee. — Leipzig, 1928. — Teil VII, A 2. — P. 13—20.

Van Der Horst C. J. *Cephalodiscus* // Bronn. Klass. Ordn. Tier-Rechs. Teil 2. — Leipzig: Acad. Verlag, 1939a. — Bd. 4, Abt. 4, B. 2. — P. 416—533.

Van Der Horst C. J. *Rhabdopleura* // Bronn. Klass. Ordn. Tier-Rechs. Teil 2. — Leipzig: Acad. Verlag, 1939b. — Bd. 4, Abt. 4, B. 2. — P. 534—589.

Wang Xiao-feng. The Ordovician System in China // Acta Geol. Sin. — 1980. — Vol. 54, № 1. — P. 85—94.

Wang Xiaofeng. Occurrence of *Dicellograptus* in Silurian strata // China J. — 1984. — № 1. — P. 69—73.

Wang Xiaofeng, Chai Zhifang. Terminal Ordovician Mass Extinction and Discovery of Iridium Anomaly — an Example from the Ordovician—Silurian boundary section, Eastern Yangtze Gorges Area, China // Progress in Geosciences of China. — 1989. — P. 11—16.

Wang Xiaofeng, Xue Zijian. Early Silurian graptolites from Southwestern Henan // Bull. Chin. Acad. Geol. Sci. — 1986. — № 12. — P. 35—49.

Wang Xiaofeng, Zeng Qingluan, Zhou Tianmei et al. Latest Ordovician and Earliest Silurian faunas from the Eastern Yangtze Gorges, China with comments on Ordovician-Silurian boundary // Bull. Jichang Inst. Geol. Mineral. Resources Chinese Acad. Geol. Sci. — 1983. — Vol. 6. — P. 129—163.

Wang Xiaofeng, Zeng Qingluan, Zhou Tianmei et al. Ordovician-Silurian boundary biostratigraphy of Eastern Yangtze Gorges, China // Sci. Sin. — 1984. — Vol. 27, № 1. — P. 101—112.

Wang Xiaofeng, Zeng Qingluan, Zhou Tianmei et al. Redisussion on the division and correlation of the Ordovician-Silurian boundary // Bull. Chin. Acad. Geol. Sci. — 1986. — Vol. 12. — P. 157—172.

Waterlot G. Les graptolites du Maroc. Premiere partie. Generalites sur les graptolites // Notes et Mem. Serv. Geol. Maroc. — 1945. — № 63. — 112 p.

Waterlot B. Deconverte d'une faune graptolique geante dans le Llandoveryen et le Tarannonien inferieur des environs de Porto (Portugal) // Ann. Soc. Geol. Nord. — 1965. — Vol. 85, № 2. — P. 159—167.

Watkins R., Berry W. B. N. Ecology of a Late Silurian fauna of graptolites and associated organisms // Lethaia. — 1977. — Vol. 10, № 4. — P. 267—286.

Webby B. D. Global biogeography of Ordovician corals and stromatoporoids // Global Perspectives on Ordovician Geology. — Rotterdam; Brookfield: A. A. Balkema, 1992. — P. 261—276.

Whelan G. M. Preliminary acritarch and chitinozoan distributions across the Ordovician-Silurian boundary stratotype at Dob's Linn, Scotland. A global Analysis of the Ordovician — Silurian boundary // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol. — 1988. — Vol. 43. — P. 41—44.

Whittington H. B., Dean W. T., Fortey R. A. et al. Definition of the Ordovician System in Britain // Geol. Mag. — 1984. — Vol. 121, № 1. — P. 17—33.

Wilde P. Oceanography in the Ordovician. Advances in Ordovician Geology // Geol. Surv. Can. — 1991. — Pap. 90-9. — P. 283—298.

Wilde P., Berry W. B. N. Destabilization of the ocean density structure and its significance to marine extinction events // Palaeogeogr., palaeoclimatol., palaeoecol. — 1984. — Vol. 48, № 2—4. — P. 143—162.

Wilde P., Berry W. B. N. The role of oceanographic factors in the generation of global bioevents // Lect. Notes Earth Sci. — 1986. — Vol. 8. — P. 75—91.

Wilde P., Quinby-Hunt M. S., Berry W. B. N., Orth C. J. Palaeo-oceanography and biogeography in the Tremadoc (Ordovician) Iapetus Ocean and the origin of

the chemostratigraphy of *Dictyonema flabelliforme* black shales // Geol. Mag. — 1989. — Vol. 126, № 1. — P. 19—27.

Williams S. H. An Excursion Guide to Dob's Linn // Proc. Geol. Soc. Glasqow. — 1980. — Sec. 121/122. — 6 p.

Williams S. H. Upper Ordovician graptolite from the top Lower Hartfell Shale formation (D. clingani and P. linearis zones) near Moffat, Southern Scotland // Roy. Soc. Edinburg. Earth Sci. — 1982a. — Vol. 72. — P. 229—255.

Williams S. H. The late Ordovician graptolite fauna of the Anceps Bands at Dob's Linn, Southern Scotland // Geol. et Palaeontol. — 1982b. — Vol. 16. — P. 29—56.

Williams S. H. The Ordovician-Silurian boundary graptolite fauna of Dob's Linn, Southern Scotland // Palaeontol. — 1983. — Vol. 26. — P. 605—639.

Williams S. H. Top Ordovician and lowest Silurian of Dob's Linn. // Palaeoecology and Biostratigraphy of Graptolites. — 1986. — № 20. — P. 165—171.

Williams S. H. Upper Ordovician graptolites from the D. complanatus Zone of the Moffat and Girvan districts and their significance for correlation // Scot. J. Geol. — 1987. — Vol. 23, № 1. — P. 65—92.

Williams S. H. Dob's Linn — the Ordovician — Silurian boundary stratotype. A global Analysis of the Ordovician Silurian boundary // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol. — 1988. — Vol. 43. — P. 17—30.

Williams S. H., Barnes C. R., O'Brien F. H. C., Boyce W. D. A proposed global stratotype for the second series of the Ordovician System: Com Head Peninsula, western Newfoundland // Bull. Can. Petroleum Geol. — 1994. — Vol. 42, № 2. — P. 219—231.

Wiman C. Über die Graptoliten // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. — 1895. — Vol. 2, № 4. — P. 239—316.

Wiman C. Über die Borkholmer Schicht im Mittelbaltischen Silurigebiet // — Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. — 1902. — Vol. 2. — P. 1—74.

Yu Jianhua, Fang Yiting. The Ordovician graptolite bearing strata of Xiushui drainage basin, Jiangxi, Southern China and their correlation // Palaeoecology and Biostratigraphy of Graptolites. — 1986. — № 20. — P. 115—117.

Zalasiewicz J. Dissepiments in the graptolite *Monograptus turriculatus* // Lethaia. — 1993. — Vol. 26, № 3. — P. 203—205.

О Г Л А В Л Е Н И Е

ПРЕДИСЛОВИЕ	7
Глава 1. СИСТЕМАТИКА И ТАКСОНОМИЯ ГРАПТОЛИТОВ СРЕДНЕЙ СИБИРИ	10
1.1. Критерии выделения таксономических единиц	—
1.2. Таксономия среднесибирских граптолитов	16
1.3. Систематика и происхождение кембрийских граптолитов	28
Глава 2. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ В ГРАПТОЛИТОВЫХ СООБЩЕСТВАХ СРЕДНЕЙ СИБИРИ	36
2.1. Филогенетическая дифференциация	—
2.2. Филогенетические линии	—
2.3. Характер морфологических изменений в филогенетических линиях	46
Глава 3. БИОХРОНОЛОГИЯ ПО ГРАПТОЛИТАМ	47
3.1. Проблемы в зональной стратиграфии нижнего палеозоя	—
3.2. Граптолитовые зоны	54
3.3. Региональные и местные граптолитовые шкалы Средней Сибири и их сопоставление с региональными горизонтами	66
Глава 4. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА ГРАПТОЛИТОВЫХ СООБЩЕСТВ	85
4.1. Типы, строение и взаимоотношения отдельных зооидов, колоний и синрабдосом	—
4.2. Структура граптолитовых ассоциаций	122
4.3. Положение и связи граптолитовых ассоциаций в структуре морских палеобиоценозов	147
Глава 5. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ПО СРЕДНЕСИБИРСКИМ ГРАПТОЛИТАМ	158
5.1. Принципы и методы палеозоогеографического районирования по граптолитам	—
5.2. Среднесибирские граптолитовые зоохории	166
5.3. Соотношение зоогеографического районирования Средней Сибири по граптолитам с зоохориями по другим группам фауны	187
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	189
ЛИТЕРАТУРА	192

CONTENS

ABSTRACTS	5
INTRODUCTION	7
Chapter 1. SYSTEMATIC AND TAXONOMY OF THE CENTRAL SIBERIA GRAPTOLITES	10
1.1. Criteria for an establishing of graptolite taxa	–
1.2. Taxonomy of the Central Siberia graptolites	16
1.3. Systematic position and origin of the Cambrian graptolites	28
Chapter 2. PHYLOGENETIC RELATIONS WITHIN CENTRAL SIBERIAN GRAPTOLITE COMMUNITIES	36
2.1. Differentiation	–
2.2. Phylogenetic lineages	–
2.3. Peculiarities of morphological changes in phylogenetic lineages	46
Chapter 3. GRAPTOLITE BIOCHRONOLOGY	47
3.1. Problems of the Lower Paleozoic zonal stratigraphy	–
3.2. Graptolite zones	54
3.3. Regional and local graptolite zonal scales of the Central Siberia and their alignment with regional horizons	66
Chapter 4. BIOLOGICAL NATURE OF GRAPTOLITE COMMUNITIES	85
4.1. Types, structures and relationships of separate zooids, colonies and synrabdosomes	–
4.2. Structure of graptolite associations	122
4.3. Position and connections of graptolite associations in structure of marine paleobiocoenoses	147
Chapter 5. GRAPTOLITE ZOOGEOGRAPHY OF THE CENTRAL SIBERIA	158
5.1. Principles and methods of graptolite paleozooogeography	–
5.2. Central Siberian graptolite zoochores	166
5.3. Relationship of graptolite zooogeography of the Central Siberia and zooogeographies by different fossil groups	187
CONCLUSION	189
REFERENCES	192

Доп. к плану вып. изд. СО РАН
на 1995 г., № 79В

Научное издание

Николай Валерианович Сенников

ГРАПТОЛИТЫ ПАЛЕОЗОЯ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

(систематика, филогения, биохронология,
биологическая природа, палеозоогеография)

Научный редактор

Евгений Александрович Елкин

Утверждено к печати

Институтом геологии СО РАН

Редактор З. В. Белоусова

Технический редактор О. М. Вараксина

Электронная верстка С. Ю. Арнгольд

Подписано к печати 08. 05. 96

Формат 70×100/16. Бумага офсет. № 1. Гарнитура таймс. Печать офсетная.

Печ. л. 18,38. Уч.-изд. л. 19,7. Тираж 350. Заказ № 12

Новосибирск, 90, Университетский просп., 3
Научно-издательский центр ОИГГМ СО РАН