



Ю. И. ТЕСАКОВ

ТАБУЛЯТЫ

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ,
БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ
И БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКИЙ
АНАЛИЗ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт геологии и геофизики



Ю. И. ТЕСАКОВ

ТАБУЛЯТЫ
ПОПУЛЯЦИОННЫЙ,
БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ
И БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКИЙ
АНАЛИЗ

Труды, вып. 409



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1978

Academy of Sciences of the USSR
Siberian Branch
Institute of Geology and Geophysics

Yu. I. Tesakov

TABULATA
POPULATIONAL, BIOCOENOZOIC
AND BIOSTRATIGRAPHIC ANALYSIS

Transactions, vol. 409

Т е с а к о в Ю.И. Табуляты. Популяционный, биоценотический и биостратиграфический анализ. М., "Наука", 1978. с. 260.

В монографии проведен популяционный, биоценотический и биостратиграфический анализ табулят. Показана широкая фенотическая изменчивость внутривидовых и видовых таксонов табулят и их стратиграфическое значение.

Книга рассчитана на палеонтологов и стратиграфов.

Илл. 106, библи. 423 назв.

The monograph deals with populational, biocoenozoic and biostratigraphic analysis in tabulates. This work treats of wide phenotypic variability of intraspecific and specific tabulate taxa. There are shown their great stratigraphic importance.

This book is intended for the geologists—stratigraphers and paleontologists.

Ответственный редактор
академик Б.С. СОКОЛОВ

Responsible editor
academician R.S. SOKOLOV

ВВЕДЕНИЕ

В последние двадцать лет в Советском Союзе и за рубежом резко возрос интерес к изучению табулят – группы палеозойских кораллов, имевшей широкое распространение в природных системах древних седиментационных бассейнов. Этому в основном способствовали исследования Б.С. Соколова (1955) в Советском Союзе и Д. Хилл (Hill, Stamm, 1956) за рубежом. Созданная Б.С. Соколовым в 1950 г. (1950, 1955) общая система табулят получила всеобщее признание. Эта система за прошедшие годы претерпела незначительную перестройку (Соколов, 1962, 1965, 1971, 1974), оставаясь фундаментальной и по сей день.

В 1955 г. совместно с Б.С. Соколовым исследование табулят начал и автор. Первоочередная задача этих работ заключалась в описании видовых таксонов табулят западной части Восточно-Европейской платформы (Подоллия) и Сибирской платформы. Вначале описание табулят велось по стандарту, введенному и принятому еще первыми исследователями табулят, начиная с Ж.-Б. Ламарка (Lamarck, 1816), А. Гольдфусса (Goldfuss, 1826–1833), А. Орбиньи (Orbigny, 1849), а именно, вид принимался в объеме, соответствующем типовому экземпляру. Все, даже небольшие отклонения от голотипа возводились в ранг разновидностей (вариететов) или новых видов. В 1968 г. нами (Соколов, Тесаков, 1968; Тесаков, 1968) были сделаны первые значительные отступления от общепринятого стандарта в установлении видовых таксонов табулят. Описанные *Pachyfavosites kozlowskii* Sok. и *Tiverina vermiculata* Sok. et Tes. получили всестороннюю характеристику на основании изучения органических остатков из монофациальных (первый вид) и разнофациальных последовательных слоев (второй вид). Была изучена изменчивость этих видов, оказавшаяся настолько широкой, что были поставлены под сомнение критерии выделения видов табулят на основании количественных признаков. С этого времени автором и началось планомерное изучение видовых и внутривидовых таксонов табулят на основе популяционного и биоценотического анализов. Толчком к этим исследованиям послужили также накопившиеся в наших руках огромные коллекции послойно собранного материала из ордовикских и силурийских отложений Подоллии и Сибирской платформы. Особенно плодотворными явились работы по развитию бассейна и органического мира, проводимые автором в составе комплексной литолого-палеонтологической группы на территории Подоллии и Сибирской платформы.

Основные задачи работы сводятся к обоснованию объема вида табулят с позиций популяционного анализа, к установлению места табулят в общей морской биоте на основе биоценотического анализа, к оценке стратиграфического значения табулят на уровне таксонов, сообществ и экосистем при проведении биостратиграфического анализа. Все исследование проведено целенаправленно для решения отмеченных задач и велось поэтапно. Наряду со сбором материалов, соответствующих профилю поставленных задач, велись детальные стратиграфические работы, которые позволили привязать все выделенные биологические и биогеологические категории к дробной стратиграфической схеме, что в свою очередь дало возможность проследить у табулят некоторые эволюционные преобразования.

Этапы в изучении внутривидовых таксонов сводились к следующему. Первоначально изучались отдельные колонии, их изменчивость, онтогенез, выявлялись наследственные и модификационные признаки. В результате было выяснено, что колонии имеют разную изменчивость. Затем составлялись совокупности из колоний, расположенных в прижизненном положении на одной плоскости напластования пород, представлявших в древние времена твердое морское дно, которое служило субстратом для табулят. В этих совокупностях выявлялись группы с разными качественными признаками (роды). Каждая такая группа анализировалась статистическими методами. Если изменчивость признаков в пределах такой группы оказывалась непрерывной и отвечала нормальному или логарифмическому законам распределения, то такая группа считалась населением одного вида. Рассмотрение онтогенеза и зонального роста табулят в пределах такой группы позволяло выделять поколения и изучать изменчивость и своеобразие развития кораллов в определенный момент времени. Далее рассматривалась непрерывная смена населений в стратиграфической последовательности пород, вначале внутри одного монофациального слоя, а затем, если не произошло замыкание исследуемой совокупности, в серии последовательных разнофациальных слоев. Таким образом, выявлялись видовые локальные популяции, которые также исследовались биометрически.

При использовании отмеченной методики исследования обнаружилось, что популяции разных видов имеют разную изменчивость. Имеются популяции, у которых количественные признаки практически неизменны. Некоторые популяции других видов табулят имели очень широкую фенотипическую изменчивость. Так же как одни популяции имели небольшой и постоянный ареал, а другие — широкий ареал и иногда значительно мигрировали от первоначального биотипа. Одни популяции оставались неизменными, другие же значительно менялись.

Последний этап в изучении таксонов был связан с отождествлением разных популяций, т.е. посвящен выделению и обоснованию видовых совокупностей. При этом были использованы простые статистические приемы. Между популяциями выявлялась клинальная и волновая изменчивость. Анализировались фации и выяснялась зависи-

мость тех или иных вариаций признаков от абиотических условий среды, биотического влияния, экологических факторов и возможных генетических посылки. Таким образом, путем поисков различных способов объяснения того или иного явления автор стремился повысить точность объема биологического вида табулят, а значит тем самым и точность стратиграфо-палеонтологических исследований. В результате этих работ удалось проследить некоторые эволюционные преобразования, протекающие на внутривидовом уровне, и обосновать наличие у табулят мутантов.

Благодаря такому подходу в изучении внутривидовых категорий, вид табулят удалось рассматривать, как сложно развивающуюся и эволюционирующую систему. Каждый вид характеризуется серией популяций и имеет определенный ареал. Разные виды, как оказалось, имеют разную изменчивость и разное географическое и стратиграфическое распространение. Несмотря на пересмотр объема многих видов табулят, их стратиграфическое значение не снизилось, а во многих случаях значительно возросло, так как политипические виды имеют более широкий географический ареал, чем локальные типологические виды.

Исследование сообществ табулят и их соотношения в экосистемах с другими биотическими сообществами в настоящее время только начато. В работе сделана попытка разграничения интегральных уровней живой и неживой материи в пределах седиментационных бассейнов, обитателями которых являлись и табуляты. Рассмотрение экосистем и сообществ разного ранга ведется начиная с наименьших единиц этих категорий. Обсуждаются их объемы и границы.

Некоторые материалы, помещенные в работе, опубликованы ранее в отдельных статьях и в монографии автора "Фавозитиды Подполи". Здесь они критически пересмотрены и дополнены, а также объединены общим планом повествования.

Фотографии шлифов выполнены в фотолаборатории Института геологии и геофизики В.П. Вагнером. Больше количество шлифов сделано С.И. Блиновым, Т.С. Блиновой и Е.Г. Березиной в шлифовальной мастерской Института геологии и геофизики СО АН СССР.

Ценные советы и рекомендации при проведении исследования были получены автором от академиков Б.С. Соколова, Д.В. Наливкина; докторов геолого-минералогических наук А.М. Обута, И.Т. Журавлевой, В.Н. Дубатовова, Р.Ф. Геккера, А.Б. Ивановского, А.С. Даггиса, М.А. Жаркова, О.И. Никифоровой; доктора биологических наук В.Ф. Машанского; кандидатов геолого-минералогических наук В.А. Захарова, Н.И. Предтеченского, Т.М. Жарковой, Т.Н. Корень, Е.И. Мягковой, В.И. Яркина, А.К. Башарина. Считаю своим приятным долгом выразить признательность и благодарность всем названным специалистам.

ОБЩЕЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

I. I. ЗАВИСИМОСТЬ ТРАКТОВКИ ОБЪЕМА ВИДА ТАБУЛЯТ
ОТ ПРИНИМАЕМОЙ КОНЦЕПЦИИ ВИДА,
ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА И МЕТОДОВ
ЕГО ИЗУЧЕНИЯ

Как показывает практика палеонтологического описания, объем устанавливаемых видов и внутривидовых подразделений табулят во многом зависит: от концепции вида, которую принимает исследователь; от исходного материала, на котором устанавливаются виды; от метода изучения материала.

Исторически сложилось, что единичные, часто валунные, колонии табулят явились типами новых видов и описывались самым детальным образом, с указанием всех количественных констант. В дальнейшем большинство фенотипов, отличавшихся от известных видов, возводилось в ранги видов, подвидов, вариететов и форм; типы и объемы внутривидовых подразделений полностью отвечали при этом стандарту видового типологического подразделения.

Учитывая, что типологический вид предусматривает полную аналогию всех экземпляров с голотипом, поставщиком материала для установления этих видов могут служить любые коллекции. При таком представлении о виде возможны подразделения естественных сообществ организмов в зависимости от представления исследователя о допустимой широте изменчивости того или иного признака. Естественно, что при типологической трактовке вид становится неизменной классификационной единицей, не находящей места в филогенетической видовой системе. Методика установления таких видов обычно сводится к простому сравнению всех имеющихся экземпляров с голотипом.

Под давлением фактического материала первые значительные отступления от этой схемы описания табулят сделал К. Трипп (Tripp, 1933), который рассматривал вид в "формах движения" и принял широкие вариации почти всех признаков фавозитид. Его представления не получили поддержки главным образом потому, что он не смог дать стройного теоретического обоснования этих вариаций и, кроме того, выделив виды по таким признакам, как ориентировка шипов и дифференциация кораллитов, разбил тем самым естественные популяции фавозитид на искусственные виды. При изучении каменноугольных сиригнопорид А. Ваган (Vaughan, 1905) выделял циркулы — группы форм, тесно связанных с типичным видом и составляющих с ним вместе непрерывный морфологический ряд, прослеживаемый как в горизонтальном, так и в вертикальном направлениях. В объем этого понятия не входят внешне сходные формы, отделенные перерывом от времени распространения типа и не связанные

с ним переходными формами. Таким образом, А. Ваган устанавливал на конкретном материале виды, предусматривающие широкую изменчивость морфологических признаков.

Значительные отступления от концепции типологического вида были сделаны О. Джонсом (Jones) в 1936 г., который принял во внимание широкие вариации *Favosites gothlandicus*. Однако типологическое понимание им внутривидовых подразделений, а в дальнейшем (1937) и видов, свидетельствует о том, что заключения автора вытекали не из анализа естественных ассоциаций форм, а из рассмотрения уже собранной коллекции.

В последнее десятилетие при установлении видов табулят неоднократно намечается частичное отступление от типологического понимания вида. Исследователи, расширяя рамки изменчивости некоторых признаков, вплоть до полного отрицания градаций этих признаков, как видовых, диагностировали виды по дробным градациям других признаков. Так, И. Саттон (Sutton, 1966), изучив небольшие выборки фавозитид, пришел к выводу о значительных вариациях таких признаков, как дифференциация кораллитов, толщина стенки и длина септальных шипов, и в то же время возвел в видовой ранг диаметр кораллитов. Такое заключение, логично вытекающее из анализа немногочисленного узко географически и стратиграфически распространенного материала, не подтверждается при анализе многочисленных природных популяций. В данном случае ограниченность рассматриваемых выборок в существенной степени привела к сужению объема вида, так как по отдельным локальным популяциям невозможно проследить вариации всех признаков. А.И. Науменко (1969), проанализировав фаціальную гамму тувинского лландоверийского бассейна, сделал заключение о широкой изменчивости строения полипняка (от компактного до редкопестельчатого) в пределах одного вида хализитид. Изменчивость всех остальных признаков этой обширной среди табулят группы остается до сих пор не изученной.

Убедительным примером, показывающим зависимость объема выделяемых видов от исходного материала и метода его изучения, являются работы В.Л. Лелешуса (1968, 1970). На основе применения математического метода при определении сродства между колониями им установлено три градации. Все фавозитиды, степень сродства которых не превышает 1,0, относятся к одному виду; формы, степень сродства которых более 1,5, считаются разными видами. Такой формальный вывод сделан, по-видимому, благодаря тому, что видовой рубеж был определен чисто психологически, на основе анализа типологического материала, а именно, по экземплярам, заведомо относящимся к одному типологическому виду. Оставив в стороне этот формальный подход в установлении объема вида и те противоречия, к которым приходит автор, на основании приведенных степеней сродства количественных признаков и употребив формулы, примененные В.Л. Лелешусом для анализа популяций, можно увидеть неразрывность изменчивости ее форм, хотя крайние чле-

ны популяции по степени сродства могут значительно выходить за искусственно установленные видовые рамки.

В настоящее время работы по изучению изменчивости различных видов табулят ведутся уже многими исследователями. Особого внимания в этом отношении заслуживают работы Ю.М. Фомина (1969) по развитию и изменчивости циртофиллид.

Обзор показывает, что традиционный типологический подход к виду у табулят, а также тот материал, на котором устанавливаются типологические виды, и метод его изучения не могут полностью раскрыть всю изменчивость видов табулят и определить вид как сложно развивающуюся систему, в полном ее объеме, что предусматривает биологическая концепция вида и популяционный метод исследования исходного, специально собранного для этой цели, материала. Однако, несмотря на то, что в области биологической концепции в настоящее время уже достигнуты громадные успехи, приложение ее к конкретному материалу по табулятам составляет еще большие трудности и многие вопросы на ископаемом материале необходимо разрабатывать заново. Кроме того, для познания вида у табулят, а также этой группы в целом, необходим анализ всех взаимодействующих в природе органических и косных компонентов среды, с которыми были связаны табуляты. Поэтому, чтобы перейти к рассмотрению объема вида табулят с позиций биологической концепции вида, а также сообществ и их взаимодействия с другими группами органического мира и косной средой, необходимо дать хотя бы краткий обзор биogeологических классификаций и связанной с ними терминологии.

1.2. О ТИПАХ И УРОВНЯХ ОРГАНИЗАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА В СВЯЗИ С ПОЗНАНИЕМ ТАБУЛЯТ

Выявление типов и уровней организации органического мира имеет свою древнюю историю, начиная еще с Аристотеля, который уже различал группировки как в пределах вида, так и группировки разных видов в сообществе, приуроченные к определенным условиям среды.

Несмотря на древность постановки этого вопроса, до настоящего времени нет единой общепринятой схемы классификации типов и уровней организации органического мира так же, как и единого принципа их выделения, за исключением отдельных звеньев. Не существует и единства в терминологии не только многих понятий в пределах отдельных уровней, но и общих понятий типов и уровней организации. Так, Н.А. Северцов (1950) выделял типологические типы; Н.В. Беклемишев (1923) – ступени организации живого вещества; Фиблеман (Fiebleman, 1954) – уровни интеграции; К.М. Завадский (1961) – основные уровни организации живого и ступени развития живого в рамках каждого уровня, а также (Завадский, 1966) – формы организации

Таблица 1

Типы и категории биогеологических подразделений в пределах седиментационного бассейна

Тип	Биологическое подразделение (таксон)	Биологическое объединение (сообщество)	Биогеологическое объединение (экосистема)	Геологическое объединение (геосистема)
Категория	Колония	Бионт	Моноцен	Моногеоцен
	Популяционное население	Биопарцеллярное население	Парцеллярное поселение	Геопарцеллярный "срез"
	Популяция	Биопарцелла	Парцелла	Геопарцелла
	Популярий	Биоценоз	Биогеоценоз	Геоценоз
	Подвид	Биокатена	Катена	Геокатена
	Вид	Биом	Биогеом	Геом

живого; К.М. Хайлов - системную организацию живого; Б.П. Ушаков (1963) - координационные уровни; Е.М. Лавренко (1964) - уровни органического мира; Н.П. Наумов (1963, 1967, 1970) - уровни организации живой материи; Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.Н. Воронцов, Я.В. Яблоков (1969) - уровни организации жизни на Земле; Ю. Одум (1975) - уровни организации биосистем.

Так как органический мир не существует сам по себе, а всегда связан с компонентами неорганической среды, для наших целей; по-видимому, предпочтительно говорить о биогеологических типах и уровнях организации или интеграции, рассматривая элементы живой и косной среды и во взаимосвязи, и как самостоятельные компоненты. В связи с такой постановкой вопроса, на основании предшествовавших исследований сделано эмпирическое обобщение типов и категорий биогеологических подразделений, в плане которого и дан общий литературный обзор понятий и терминов, а также построена вся работа (табл. 1).

Учитывая, что основной материал, который питает наши исследования по табулятам, связан со скелетными остатками ранее существовавших на дне морских бассейнов организмов, здесь рассматриваются только типы и уровни организации, в которые входит биологический компонент, начиная с надорганизменного, и, кроме того, только те, которые связаны с донными организмами, распространенными в одном бассейне, а не в пределах всей биосферы.

За основу взяты четыре типа организации. Каждый тип включает конкретные категории, связанные той или иной системой, при определении системы в общей теории как "собрание (или комплекс) взаимодействующих элементов" (Bertalanffy, 1969).

Первый тип организации в общем связан с биологическими подразделениями (таксонами); второй – с биологическими объединениями (сообществами), третий – с биогеологическими объединениями (экосистемами). Принцип такого расчленения, т.е. идеи первичности не одной формы существования жизни, а сразу нескольких, достаточно четко обоснован В.И. Вернадским (1926, 1931, 1940) и поддержан многими учеными (Наумов, 1963, 1967; Завадский, 1966).

Рассмотрение в работе этих типов организации необходимо для познания объемов, структуры и изменчивости видов табулят (первый тип организации), для выявления и изучения группировок видов табулят и их взаимоотношений с другими видами органического мира (второй тип организации) и для установления места табулят в морских полифациальных бассейнах и познания их общего развития на фоне всего органического мира бассейна (третий тип организации).

Кроме того, для познания органического мира очень важно рассмотрение еще одного типа организации, связанного с геологическими объединениями (геосистемами), т.е. только с абиотической средой. Категории этого типа организации характеризуют условия обитания сообществ и, кроме того, полностью определяют перфорационные участки, где отсутствует биологическая составляющая. Основной систематической единицей этого типа организации, по-видимому, может считаться геоценоз, в структуру которого могут входить "геогоризонты и геомассы" Бялловича (1960). Впервые термин геоценоз был предложен Н.В. Сукачевым (1942) для объединенного понятия биоценоза и биотопа, но впоследствии (1945), чтобы подчеркнуть большую роль биоценоза в жизни этого целого комплекса, был заменен на термин – биогеоценоз. Таким образом, сохранение термина геоценоз за понятием одной из категорий геологических объединений существенно не противоречит смыслу его первоначального выделения. Основными, в исследовании геологических объединений, являются литологические и геохимические методы, поэтому в работе, посвященной в основном табулятам, этот тип организации специально не рассматривается. Литературный обзор его категорий ведется при рассмотрении условий обитания конкретных биологических подразделений и объединений, как это обычно принято в биологии и биогеоценологии.

Каждый тип организации характеризуется своими специфическими особенностями и поэтому может быть выделен только на определенном фактическом материале, имеет свой метод исследования и, естественно, свою терминологию. Рассмотрение типов и уровней организации показывает, что некоторым из них уделялось очень большое внимание, другие же до сих пор не получили широкого освещения, что сильно отражается и на терминологии. Это наглядно можно видеть при рассмотрении терминологии в литературе, посвященной отдельным уровням, входящим в тот или иной тип организации.

Каждый таксон, сообщество, экосистема, геосистема имеют свой ареал, структуру (состава, строения, связей) и классификационные единицы. Кроме того, характерной чертой для таксонов и сообществ являются условия обитания.

Ареал понимается однозначно всеми исследователями — это область естественного распространения какой-либо группы органического мира (Mensel, 1943; Толмачев, 1962). Внутри ареала рассматриваемые организмы могут быть распределены неравномерно. Ареалы могут быть узкими и широкими.

Структура является сложным понятием. Как в общефилософском плане, так и в биологии существуют различные подходы к понятию структура. В философских работах в понятие структуры включают как отношения между элементами, так и сами элементы (Овчинников, 1967). Применительно к биологическим системам под структурой С.И. Щелкуновым и В.П. Петленко (1966) понимается пространственно-временная организация целостных систем, выражающая закономерные связи морфологических и функциональных элементов биологической формы движения материи. Принимая эти общие определения, а также представления В.В. Мазинга о структуре ценоза, в дальнейшем для биологических подразделений, биологических, геологических и биогеологических объединений структура будет рассматриваться в трех аспектах — структура как синоним состава, структура как синоним строения и структура как синоним совокупности связей.

При рассмотрении структуры как синонима состава имеется в виду качественная и количественная характеристика той или иной рассматриваемой категории. Структура как синоним строения включает пространственные группировки тех или иных категорий. При рассмотрении структуры как совокупности связей учитываются, в первую очередь, совокупности взаимоотношений тех или иных категорий (Мазинг, 1973).

Функциональную деятельность биологических подразделений и объединений на всех уровнях организации часто рассматривают как биосистему (Thinenemann, 1941), хотя этот термин и имеет иногда аспект, характерный для экосистем и биогеоценозов. Функциональная деятельность организмов также рассматривается и просто на уровне систем (Рафес, 1970) с разными пояснительными словами.

Условия обитания, среда обитания, место обитания (Сукачев, 1972) или среда (Словарь общегеографических терминов, 1975) выражают по существу одно и то же понятие, а именно — комплекс абиотических и биотических факторов среды, окружающих какой-либо таксон или сообщество. К абиотическим факторам относятся элементы неорганической среды, т.е. геологические объединения или геосистемы. В понятие о биотических факторах входят связи со всеми другими организмами рассматриваемого вида (Carpenter, 1938; Степанов, 1966). Близко к понятию условия обитания и понятие об условиях жизни (Геккер, 1957), однако под последним подразумевают часто только те условия, которые необходимы опре-

деленному организму, группе организмов или сообществу. В понятие об условиях обитания включаются также и факторы, безразличные для данного организма (Геологический словарь, 1973). Как общие понятия для характеристики среды обитания вводились и такие термины, как местообитание (Clements, 1905), экотоп (Сукачев, 1972), и наиболее употребительные термины — биотоп и ниша, использовавшиеся для характеристики самых различных явлений, связанных с условиями обитания, как отдельных видов, так и сообществ (Майр, 1974). Более подробно эти понятия будут рассмотрены при анализе отдельных биологических подразделений и объединений.

В классификационные единицы входят те или иные группировки биологических подразделений и объединений, выделяемые по каким-либо признакам; в дальнейшем эти группировки могут объединяться в группировки более высокого ранга. В настоящее время, пожалуй, нет ни одной общепринятой ясной системы иерархии классификационных единиц биологических подразделений и объединений ни в одном из рассматриваемых уровней организации, что будет показано ниже.

1.2.1. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ (ТАКСОНЫ)

Биологические подразделения включают систематические категории — таксоны общепринятой системы иерархии органического мира, обоснованные еще К. Линнеем и далее уточненные трудами многих биологов-систематиков (Майр, Линсли, Юзингер, 1956). К биологическим подразделениям относятся также и внутривидовые категории, не предусмотренные Международным кодексом зоологической номенклатуры (1966) как именные таксоны. В то же время изучение мелких внутривидовых категорий крайне необходимо для познания вида в целом. С этой целью здесь будут рассмотрены следующие биологические подразделения: колония, популяционное поколение, популяционное население, популяция, популярий, подвид и вид. Более высокие таксономические категории, в иерархическую схему которых укладываются табулаты (подрод, род, подсемейство, семейство, подотряд, отряд, подкласс и класс), в этой работе не рассматриваются. Их анализ не является целью работы, несмотря на то, что вся иерархия таксономических единиц, если она отражает филогению, рассматривается Г. Симпсоном (Simpson, 1961) столь же фундаментальной, как и иерархия живых систем, отличающихся конструктивными рангами.

По линии биологических подразделений принимаются соответственно следующие уровни организации органического мира: колониальный, также именуемый уровнем особей и индивидов (Allee, Emerson e.a., 1949; Odum, 1963; Одум, 1968; Наумов, 1963, 1967, 1970; Macfadyen, 1963) или онтогенетическим уровнем (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969); популяционный, с включением в него популяционных поколений и населений (Шмальгаузен, 1961; Valentine, 1968; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков,

1969); популярнонный; подвидовой и видовой (Лавренко, 1964). Многими исследователями обычно выделяется общий популяционно-видовой уровень организации (Завадский, 1961) или уровень популяций (видов) (Allee, Emerson e.a., 1959; Одум, 1968, 1975; Наумов, 1963; Macfadyen, 1963).

КОЛОНИАЛЬНЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

Колония у табулят является наименьшим биологическим подразделением. Наиболее четкую характеристику колонии, которая в частности отражает эту единицу и у табулят, дал в своих работах В.Н. Беклемишев (1923, 1964). Колония обозначает определенную и, в частности, низшую степень интеграции особей в индивид высшего порядка. Колония отвечает следующим признакам. Она состоит из особей; все индивиды низшего порядка, из которых она состоит, обладают выраженной индивидуальностью. Все члены колонии возникли бесполом путем. Все ее члены состоят в органической связи между собой. Между членами в колонии существует прижизненный обмен вещества. Поведение и обмен веществ и формообразование членов колонии согласованы между собой и связаны системой корреляции. Такой трактовки придерживаются большинство авторов, несколько дополняя или уточняя ее (Наумов, 1963, 1967; Смирнов, 1967, 1968). Некоторые авторы (Allee, Emerson e.a., 1949) считают колонию особью или индивидом высшего порядка. В какой-то степени к этому уровню организации, по-видимому, можно отнести и клоны, т.е. набор всех особей, происшедших в результате бесполого размножения от одной особи, которая сама возникла в результате полового размножения, так как все эти особи имеют один генотип (Мюнтцинг, 1967; Майр, 1974).

Ареал колонии определяется местом, которое она занимает. Обычно он трактуется как местообитание (Shelford, 1929). Под местообитанием иногда понимают и то место, где следует искать животное (Макфедьен, 1965). Табуляты обычно ведут прикрепленный образ жизни, поэтому ареал колонии определяется местом ее прикрепления. В настоящее время для колоний зафиксированы более широкие ареалы, связанные с зоной доломитовых и песчаных илов лагун, где некоторые колонии, имеющие сферические очертания, ведут "перекатывающийся" образ жизни (Тесаков, 1971). Это явление мной наблюдалось и у современных кораллов, во время тропической экспедиции 1974-1975 гг.

Колонии табулят мономорфные, поэтому структура их определяется только по строению и функциональным связям. Совокупность всех внешних и внутренних структур и функций организма (его внешний вид) называется фенотипом (Johannsen, 1909). Фенотип представляет собой результат взаимодействия между генотипом и средой и может быть описан и изучен морфологическими, анатомическими и физиологическими методами (Стем, 1960; Ригер, Михаллис, 1967; Мюнтцинг, 1967; Уоддингтон, 1970; Майр, 1974).

Благодаря влиянию на генотип внешней среды фенотип содержит большее количество информации, чем генотип (Камшилов, 1972), а следовательно, фенотип может выступать как носитель обратной информации (Шмальгаузен, 1972). Модификация фенотипа (связанная особыми условиями среды), напоминающая изменение фенотипа, обусловленное мутацией, именуется фенкопией, а негенетическая модификация фенотипа в ответ на воздействие внешних условий — экофенотипом (Майр, 1968, 1974). Вся система развития организма в целом, совокупность причинных взаимодействий между генами, в результате которых формируется фенотип, носит название эпигенотипа (Уоддингтон, 1970; Майр, 1974). К функциональным связям относится также и гомеостаз, который в самом широком понимании объединяет согласованные физиологические процессы, поддерживающие устойчивые состояния организмов (Homeostasis and fee-back mechanisms, 1964).

Под условиями обитания колонии понимается сумма внешних условий территории, где она обитает. Иногда этот термин подменяется термином "местообитание" (Hanson, 1962).

В классификационном отношении существует, по крайней мере, два основных понятия, которые характеризуют определенные наборы колоний с точки зрения генотипической и фенотипической. Это биотип, который объединяет особей, имеющих один и тот же генотип, или другими словами — группа генетически идентичных особей (Johannsen, 1903; Мюнтцинг, 1967; Майр, 1974) и фенон — серия фенотипически сходных особей, т.е. выборка достаточно однородная фенотипически (Вавилов, 1931, Майр, 1974). Организмы, зависящие от других и сопутствующие им, называются спутниками или депендентами (Wichmann, 1964). Существует также много групп колоний, выделенных по разным генотипам (гаплоид, гаплонт, гексаплоид, гибрид, гигантский тип, гинандроформ, дигибрид, диплоид и т.д.) (Мюнтцинг, 1967; Майр, 1974). Все эти подразделения на палеонтологическом материале не выделяются.

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

Учение о популяциях быстро начало формироваться в начале нашего века после работ В. Иоганнсена (Johannsen, 1903, 1909; Иоганнсен, 1933), который определил понятие о популяции как о совокупности различных наследственно обусловленных растительных форм. Само же представление о групповом образе жизни, т.е. о популяциях как территориальных группировках с определенным типом организации, уже имеется в трудах К.Ф. Рулье (1954). Но несмотря на давнюю историю и многочисленную плеяду исследователей, занимающихся этими вопросами, до сих пор не существует четкого единообразия в трактовке объема популяции и, особенно, в ее определении. Это, видимо, зависит в основном от того, что исследователи разных специальностей вкладывают в основу определения те аспекты, которые непосредственно касаются данной отрасли зна-

ний. Так, социологи понимают под популяцией все население страны, провинции или области, биологи вкладывают в это понятие как основной аспект – панмиксию, генетики – общий генофонд и своеобразие генотипической структуры, экологи – единство ритмов жизнедеятельности и динамики, а систематики и морфологи – морфологическое своеобразие группы, занимающей определенную территорию. Но как бы разнообразны ни были определения популяции, они все включают хотя бы одну из следующих характеристик: общность территории, скрещивание, общность условий среды, общность генофонда, определенную численность и некоторые другие структурные и функциональные характеристики, из которых и складывается само понятие о популяции.

Уже в ранние характеристики популяции вкладывалось, как одно из основных, понятие об общности территории на определенном и ограниченном пространстве и об определенной структуре, определяющей ее положение во времени и пространстве (Pearl, 1927). Общность территории и панмиксия как определяющие факторы для популяции принимаются и в последующих работах (Hanson, 1962; Майр, 1974).

Наиболее четко отображают в определении границы популяции геоботаники, которые популяцию определяют как совокупность особей одного вида, входящих в состав фитоценоза (биоценоза) (Работнов, 1950; Гиляров, 1954; Лавренко, 1959). Наряду с общностью территории некоторые исследователи считают, что в популяцию могут входить совокупности особей как одного, так и нескольких видов (Clarke, 1954, 1965).

Многие генетики относят к популяции размножающиеся сообщества, обладающие общим генофондом (Dobzhansky, 1941; Wright, 1943; Мюнтцинг, 1967). В то же время с генетических позиций отмечается, что даже между менделевскими популяциями нельзя провести четких границ, что самой целостной менделевской популяцией скорее всего нужно считать вид в целом, подвид и расы могут считаться соподчиненными менделевскими популяциями, которые в свою очередь делятся на локальные популяции (Dobzhansky, 1956). Другие определения популяции, данные генетиками, в основе своей опираются на половое размножение, т.е. к популяции относится всякая группа особей при наличии в ней свободного полового размножения, объединенная благодаря этому по своим наследственным структурам или связанная общностью процессов самовоспроизведения и выживания (Ehrlich, Holm, 1963; Дубинин, 1966; Ригер, Михаэлис, 1967, Гимельфарб и др., 1974). Эти авторы считают, что более точное определение популяции невозможно, так как данная в определении трактовка о скрещивающихся между собой особях может относиться к любой ситуации, от панмиксиса до почти полной изоляции. Размер и структура популяции могут быть очень различны. Поэтому важно в каждом конкретном случае указывать масштабы и структуру популяции, с которой исследователь имеет дело. Общий же генофонд может быть определен уже по избранной

совокупности, так как к популяции относятся формы, обладающие генетически обусловленной неоднородностью (Лисицин, 1912 а,б; Кирсанов, 1912).

Сторонники экологического и географического направлений в определении сводят его либо к формам существования вида в конкретных условиях среды (Рафес, 1970), либо к региональным объединениям (Наумов, 1963а, 1963б, 1970). Масштабы крупных региональных объединений зависят от экологических свойств вида, от микроклимата избираемых мест обитания и подвижности его особей. Ландшафтно-климатическая общность условий существования накладывает сходный морфологический отпечаток на популяцию в целом. С этим связана и общая динамика численности. Каждая из таких популяций представляет более или менее сложную систему более мелких территориальных группировок (элементарных популяций) (Наумов, 1970). Общие свойства организмов, таким образом, определяются, с одной стороны, родственными отношениями, с другой — обитанием в сходных условиях существования. Такая группа организмов обладает всеми необходимыми условиями для поддержания численности вида в течение длительного времени (Шварц, 1969, 1970, 1972, 1974). Наряду с экологическим объединением особей в определенном биотопе как одной из основных характеристик популяции Г.А. Викторовым (1973) выдвигается и их генетическое взаимодействие. В противоположность Н.П. Наумову, а также С.С. Шварцу наиболее четко с экологических позиций определяет популяцию В.А. Межжерин (1975), считая, что популяция должна определяться различно в разных отраслях биологии (экологическая популяция, систематическая популяция, географическая популяция и т.д.). По В.А. Межжерину, "Популяция — есть население, образующее относительно простые или сложные скопления, функционирующие как звено цепи питания, регулирующее свою продуктивность в соответствии с продуктивностью других звеньев этой цепи и продуцирующее видоспецифичное живое вещество" (стр. 8). Таким образом, к популяции относятся и разные стадии развития одного вида, когда они включаются в разные цепи питания. Эта трактовка популяции значительно отличается от многих других трактовок и наименее предпочтительна для наших целей, так как рассматривая многие аспекты в развитии органического мира (таксономические, эволюционные, экологические), нельзя пользоваться одним термином в разных его трактовках.

Достаточно полная и всесторонняя характеристика популяции была дана еще в 1949 г. (Allee e.a., Emerson, 1949). С точки зрения этих авторов, популяция имеет определенную структуру, устойчивую в каждый момент времени, но меняющуюся с возрастом, ей свойственно развитие, т.е. рост, дифференцировка, разделение функций, авторегуляция (механизм поддержания устойчивости), старение и смерть. Популяция обладает своей наследственностью, она интегрирована взаимодействующими генетическими и экологическими факторами. Как и организм, популяция — это единица, на которую воз-

действует среда, причем среда изменяется популяцией, а последняя, адаптируясь, изменяется под действием среды. Популяция характеризуется плотность и смертность, распределение в пространстве, подвижность. Почти все эти характеристики для популяции отмечаются и Р. Смес (Smith, 1966).

В работе Т.М. Аверьяновой на основе анализа материалов по прикладной ботанике первых десятилетий XX века сформулировано следующее представление о популяции сельскохозяйственных растений (местного сорта) — это "генетически, морфологически и физиологически гетерогенные совокупности особей растительного вида, длительное время произраставшие в какой-либо местности, способные производить себя в ряду поколений, относительно изолированные от других подобных им совокупностей в пределах вида, в зависимости от особенностей опыления более или менее интегрированные системы, объединенные приспособлением к местным условиям существования и являющиеся результатом деятельности естественного и бессознательного искусственного отбора" (Аверьянова, 1975, стр. 85).

Современные представления о популяции наиболее четко и в краткой форме выражены Н.В. Тимофеевым-Ресовским и Э. Майром. Популяция — это совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров. Эта совокупность отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления или иных форм изоляции (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Гловат, 1973). Естественно, что генетической основой популяции является общий генофонд (Майр, 1968).

Трактовки популяции, данные В. Олли и др., Р. Смес, Т.М. Аверьяновой, а также Н.В. Тимофеевым-Ресовским, особенно подчеркивают для популяции ее время существования, вплоть до того, что сообщества, существовавшие кратковременно, не могут считаться полноценными популяциями. Этот момент очень важен для установления объема популяций на палеонтологическом материале. В палеонтологии уже сделаны многие попытки выделения популяций или палеопопуляций и их изучения (Simpson, 1951, 1961; Sylvester-Bradley, 1956, 1958; Миллер, Кан, 1965). Больших успехов в этом отношении добился В.А. Захаров, который локальную популяцию вида в ископаемом состоянии представляет как совокупность экземпляров последовательных поколений вида, входящих в единый автохтонный танатоценоз, сформированный в условиях непрерывного накопления осадков (Захаров, 1969, 1974).

Данный обзор характеристик популяций показывает, что все исследователи понимают это подразделение однотипно, хотя и вкладывают в это понятие иногда разные критерии при его определении. Это, видимо, связано с тем, что разные популяции действительно имеют разные объемы. Однако, несмотря на это, популяция должна,

конечно, иметь единственное толкование как для биологов, генетиков, экологов, географов, так и специалистов, занимающихся изучением древнего материала, и, в частности, палеоэкологов и палеонтологов. Все формулировки, включающие в определение методическую сторону, касающуюся не существа проблемы, а метода и формы выделения подразделения, должны быть сведены к одной, основанной на общебиологическом понятии. В настоящее время к такой формулировке приближается уже приведенное определение популяции, данное Н.В. Тимофеевым-Ресовским (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973); оно и принимается за основу в настоящей работе.

Помимо термина популяция это подразделение описывалось и под другими наименованиями. Так, А. Семенов-Тянь-Шанский (1910) называл подобные подразделения группами особей. Наиболее широко вошел в литературу термин – дем (Gilmour, Gregor, 1939). Определение дема, данное Дж. Джильмур и Дж. Грегор, сходно с определением локальной популяции Э. Майра (1974). Этот термин при определении не избежал двусмысленности, присущей термину популяция. Поэтому позже несколько зоологов, в том числе Г. Симпсон (Simpson, 1953), придали термину тем более узкий смысл, четко ограничив его употребление обозначением локальной популяции, т.е. сообщества, внутри которого происходит свободное скрещивание. В настоящее время этот термин используется как гомоним понятия популяция в современной ее трактовке либо для обозначения внутрипопуляционных подразделений, как например, соответствующих термину семья.

Достаточно ограниченно для этого понятия встречаются и такие термины, как панмиксическое объединение (Wright, 1943), элементарные группировки (Наумов, 1963, 1967), поселения или местная экологическая популяция (Наумов, 1970), раса географическая (Коржинский, 1892; Wettstein, 1898; Комаров, 1901), раса экологическая (Turesson, 1922), формационные виды (Регель, 1912), ценопопуляция А.А. Корчагина (Воронов, 1973). Мелкие популяции или отдельные группировки в пределах большой популяции обозначаются такими терминами, как микротопологическая раса (Дубинин, 1966), чистая линия (Мюнтцинг, 1967), раса элементарная (Пачерский, 1914). Однако все эти термины не могут заменить уже широко вошедшего в литературу термина популяция с его определяющими словами, поясняющими в каждом конкретном случае, с чем исследователь конкретно имеет дело. В противном случае потребовалась бы масса новых, возможно не очень оправданных терминов.

В настоящее время уже введены некоторые термины, характеризующие специфические популяции, к ним в частности относятся псевдопопуляция и изолят. Псевдопопуляция (Наумов, 1963) определяет группу особей в определенных условиях среды, которые удерживаются там, но не размножаются. Изолят – популяция, отделенная от других популяций (Майр, 1974).

Ареал является одним из важнейших признаков при определении популяции. Кроме термина "ареал" для площади распространения

популяции употребляется термин местообитание (Whittaker e.a., 1973). Часто применяется также и термин станция (Braun-Blanquet, 1932). Н.П. Наумов (1970) употребляет этот термин с пояснительными словами – станции расселения, станция переживания. Станцию переживания, кроме того, Поляков называет резервацией (Шварц, 1967). Станция расселения, станция переживания или резервация, как свидетельствуют сами названия, отвечают не всему ареалу популяции, а только определенной его части. Кроме того, термин станция употребляется для характеристики биотопа сообщества, что было принято III Международным ботаническим конгрессом (Flanhaul, Schröter, 1910).

Популяция, несмотря на свою кажущуюся однородность, имеет достаточно сложную структуру как по составу, строению, так и функциональным связям. Структурные единицы, выделяемые в популяции по признаку пола или принадлежности к определенной возрастной или размерной группе, а также по генетически обусловленным особенностям строения и функциональной роли, по физиологическим и поведенческим признакам, иногда называют стратами. Любые же комплексы особей в популяции, взаимодействующие друг с другом, именуют группировками или субпопуляционными ячейками (Панов, 1975).

Все популяции имеют временные подразделения, которые обозначаются общеизвестными терминами широкого пользования, это поколение и население.

Под поколением понимается группа особей популяции, одинаково отдаленных от общих по происхождению предков (Ригер, Михаэлис, 1967), или, другими словами, – особи одного помета, или особи одной генерации. Поколение является наименьшей возрастной единицей, к которой иногда применялся или может быть применен термин популяция.

Термин население используется очень широко с разными определяющими словами. Но как бы широко он ни применялся, за этим понятием почти всегда сохраняется одна из главных черт, которая отражает существование организмов в определенный период времени. Наиболее полно это понятие рассмотрено В. Покровским (1897) в отношении людей с указанием практически всех его основных статистических характеристик: численность, густота, размещение по полу и возрасту, движение населения, смертность, вероятная и средняя жизнь, смертность по полу, естественный прирост населения, изменение коэффициентов естественного движения населения во времени, передвижения населения, действительный прирост населения. В общем оно определяется как совокупность людей, живущих на известной территории. Этот термин по своей широте не только не уступает термину популяция, но иногда и во многом превосходит его. Однако с определяющими словами он настолько четко характеризует объекты исследования, что отказ от его применения просто был бы нерациональным, так как узких терминов в настоящее время не имеется. Поэтому в работе в отношении популяции

употребляется этот термин как характеризующий популяционное население — это все особи популяции, существующие или существовавшие в определенный момент ее развития. С таким же успехом он может характеризовать и население вида. В то же время по отношению к сообществам он, по-видимому, должен употребляться во множественном числе.

Наиболее четко термин население по отношению к экологии животных охарактеризовал Н.П. Наумов (1963), сопоставляя экологическую популяцию с населением одного биотопа, имея при этом в виду живые организмы. Видовое же население, по его мнению, живет как единое целое, обладающее определенной, исторически сложившейся пространственной структурой и организацией. Исходя из сказанного, видимо, не стоит этот широкий термин ограничивать только понятием группы популяций, когда граница популяций точно не определена, как это было предложено С.С. Шварцем (1970).

Кроме временных подразделений в популяции выделяются половые группы и морфы, которые могут быть прослежены в каждом населении. Морфы (Семенов-Тянь-Шанский, 1910) — это генетические формы (индивидуальные варианты), создающие полиморфизм (Майр, 1974). В прикладной ботанике выделялись так же, как составная часть местного сорта (популяции) — ботанические формы (Таланов, 1912), константные растительные формы (Бензин, 1912), разнохарактерные индивидуумы (Лебединский, 1912), разновидности (Медведев, 1930) и элементы сорта или растительные формы (Корхов, 1911).

В популяции отмечаются и некоторые отклонения. В первую очередь к ним относятся мутанты. Определения мутантов существуют разные, но все они, в принципе, сводятся к тому, что к мутантам относятся организмы, отличающиеся от первоначального типа индивидуальным отклонением, возникшим в результате мутаций (Мюнтцинг, 1967). Р. Ригер и А. Михаэлис (1967) определяют мутант как особь, у которой изменен хотя бы один локус в результате генной мутации или произошла хромосомная или геномная мутация, т.е. изменение числа хромосом.

Как указывает С.П. Капица (1973), впервые понятие о мутациях было сформулировано де Фризом для обозначения явлений изменчивости, которые он впервые наблюдал на *Oenothera*. Позднее же было показано, что эти мутации обязаны перераспределению хромосом и не являются истинным возникновением нового гена.

Несмотря на то, что на палеонтологическом материале, естественно, нет никакой возможности вести наблюдения по мутациям, в то же время кажется вполне возможным в некоторых случаях наблюдать наследственные отклонения от нормы равновесия популяции, поэтому это понятие нужно не только для биологов и генетиков, но играет большое значение и для палеонтологии, так как только на наследственных отклонениях могут основываться все микроэволюционные процессы.

Следующим отклонением в популяции можно назвать абберацию. Это крайний морфологический вариант, спорадически встречающийся во всем ареале данной формы и представляющий собой в большинстве случаев ненаследственную модификацию (Schilder, 1952; Ригер, Михаэлис, 1967). В то же время этот термин употребляется генетиками в смысле измененной структуры хромосомы или хроматиды (Мюнтцинг, 1967). Благодаря этому термин абберация при его применении требует особой оговорки, а именно, в каком смысле он применяется.

Фенодевианты, т.е. фенотипы, отклоняющиеся от среднего (или нормы) для популяции (или вида) вследствие особого сочетания генов (Майр, 1974), по-видимому, могут быть включены также в ряд популяционных отклонений.

В настоящее время привлекает большое внимание и структура строения популяции. Так, временные поселения животных, являющиеся элементом структуры популяции, С.С. Шварцем (1967, 1969, 1974) предложено называть микропопуляцией. Пространственно локализованную группу особей, в отношении которой трудно решить, популяция это или микропопуляция и когда этот вопрос не имеет большого принципиального значения, в этих же работах предложено называть нейтральным термином – поселение. Аналогично микропопуляции местные, но нестойкие группировки, занимающие уже определенную территорию, Н.П. Наумов (1967) называет парцеллярными группировками. В принципе понятия население и поселение, данные С.С. Шварцем, мало чем отличаются друг от друга и в общем соответствуют общему понятию населения, только без установленных конкретных границ того или иного населения. Что касается парцеллярных группировок Н.П. Наумова, то они близки к микропопуляциям С.С. Шварца, и, кроме того, парцеллярные группировки или парцеллы являются подразделением биогеоценоза, поэтому употребление этого термина по отношению к популяции считается затруднительным (Рафес, 1970).

По распределению особей внутри ареала популяции Одумом (1968) отмечается популяционное расселение – случайное распределение индивидов в пространстве, равномерное и групповое.

Структура связей в популяции обсуждается в двух аспектах – популяции со средой обитания и в пределах популяции. Для определения совокупности связей популяции (дема) был введен термин – демоцен, при условии, что дем соответствует локальной популяции (Schwerdtfeger, 1963, 1968). Этому понятию соответствует схема связей Бакера, жизненная система Гаера, комплекс экологической ниши Рафеса (Рафес, 1970). Схема связи и жизненная система являются в какой-то степени автономными системами; комплекс же экологической ниши исходит от биогеоценоза.

По функциональным связям, в зависимости от ритма развития популяции, Е.Н. Синской (1937, 1938, 1961, 1963) в сложных экологических популяциях высших растений выделяются экоэлементы, различающиеся по форме куста и скороспелости. Это приспособ-

ление обеспечивает существование вида в разных экологических формах на одной территории. Существовавшая в сложных экологических популяциях способность к перекрестному опылению поддерживает популяцию на определенном структурном уровне, а способность к самоопылению отдельных частей популяции, или другими словами — отсутствие панмиксии между отдельными ее частями, может нарушать этот уровень. Подобные структуры были отмечены еще С. Райтом (Wright, 1931), который признавал расчленение больших популяций на множество микропопуляций, в пределах каждой из которых осуществляется панмиксия, а между ними обмен генетическим материалом происходит лишь время от времени. Такая система скрещивания, по словам Райта, позволяет быстро распространять ценные новообразования, возникшие в отдельных микропопуляциях, и сделать их достоянием всей популяции.

Группы особей одного вида в пределах популяции, отличающиеся характером питания, т.е. занимающие различные пищевые ниши или живущие совместно, но размножающиеся отдельно (обычно в разные сроки), Н.П. Наумов именуется биологическими расами, а возрастные группы, существующие у некоторых видов отдельно, — генерациями (Наумов, 1963). Последний термин, по-видимому, не очень удачный, поскольку он чаще употребляется в другом смысле. Поселения разных фаз (этапов развития), если они живут в различных условиях среды, именуется гемипопуляциями (Беклемишев, 1960).

Условие обитания популяции в общем может быть сведено к концепции экологической ниши, или просто ниши (Johnson, 1910). Этот вопрос достаточно ясно разобран в работах М. Уильямсона (1975) и Ю. Одума (1975). Существуют по крайней мере три основных представления о понятии экологической ниши: 1 — Гриннелла (Grinnell, 1917, 1928) как о диапазоне физических условий, в которых встречается данный вид; 2 — Элтона (Elton, 1927) как о месте, занимаемом видом в сообществе и 3 — Хетчисона и Макаргура, впоследствии пересмотренные Левинсом (Levins, 1968) и Макаргуром (Macarthur, 1968), как о месте популяции относительно всех параметров, которые способен измерить исследователь.

К концепции экологической ниши Элтона присоединяется Э. Майр (1974), определяя экологическую нишу как совокупность факторов внешней среды, к которым приспособлен вид (или иной таксон), т.е. внешнее выражение потребностей организма — специфический способ использования им своей среды. В последние годы понятие ниша все чаще употребляется только в отношении популяции. Наиболее четко это выразил Дж. Валентайн (Valentine, 1968), который определил нишу как место популяции в окружающей среде в функциональном аспекте. Он выделяет также ниши — реализованную, будущую и прогрессирующую. Реализованная ниша это та, которая существует в данное время. Все состояния окружающей среды, в которой популяция может жить коллективно, представляет будущая ниша этой популяции, ширина и качество которой контролируется генофондом. Часть будущей ниши, которая не идентична ос-

новой нише, составляет прогрессирующую нишу. Кроме того, предложено также (Whittaker e.a., 1973) использовать понятие ниша только для оценки роли вида внутри сообщества. Это положение отстаивал еще Д.Н. Кашкаров в 1938 г., который писал, что концепция экологической ниши "определяет то, что животное делает в биоценозе — место, занимаемое им в жизни последнего" (стр.328). По Д.Н. Кашкарову, экологическая ниша характеризует ступень экологической специализации данной популяции, в частности ее положения в цепи питания. Различные популяции одного вида в различных биоценозах могут занимать разные экологические ниши и, напротив, популяции разных видов занимают одинаковые ниши. Поэтому для эколога вид не представляется целостной системой, так как его различные популяции занимают различные экологические ниши, а разные популяции могут создавать целостную систему.

Таким образом, представление о нише как об одном из фундаментальных понятий, необходимых для сравнения популяций, занимающих разные территории, для обсуждения структуры сообществ и для выяснения конкурентных связей между видами, в настоящее время еще четко не сформулировано. Общее же понятие абстрактной ниши, в которой не могут жить два симпатрических вида, мало что дает для решения тех или иных вопросов, связанных с условиями обитания. Чтобы подчеркнуть связь популяции с условиями обитания, Г.В. Нестеровым (1962) был введен термин диатоп.

Несмотря на обширный материал по исследованию популяций, из классификационных единиц для них отмечаются обычно только группы морфологически сходных популяций (Наумов, 1963), не считая тех структурных единиц, в которые объединяются популяции в пределах вида, как например — экотипы (Turesson, 1922), а также чисто географические подразделения, как например, центральные и периферические популяции (Майр, 1968).

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

Популярий представляет собой сеть морфологически близких слабо изолированных популяций, развитых в одном бассейне и связанных клинальной или волновой изменчивостью (Тесаков, 1974). В популярий может включаться или быть его частью такое понятие, как клины (Huxley, 1939), за исключением той трактовки, когда под клиной понимают только постепенное, в основном непрерывное изменение признака в серии смежных популяций, т.е. градиент признака (Майр, 1974). В популярий полностью включается и экоклина, т.е. серия биотипов, генетически приспособленных к среде, которая в области распространения данного вида изменяется постепенно. По этой причине биотипы не удается сгруппировать в экотипы, и они образуют непрерывный ряд переходов между различными крайними типами (Мюнтцинг, 1967). Совокупность соседних популяций, принадлежащих одному виду, А. Мюнтцинг в этой работе называет также "кругом рас". Понятию популярий отвечает и раса в трактовке

Н.П. Дубинина (1966) – группа особей, объединенная элементарными генетическими системами. Такие расы складываются в форму географических или экологических рас, подразделяясь на микропопуляционные расы. Этому понятию соответствуют и географические виды Р.Э. Регеля (1912).

Популярный включает и такие определительные термины, как популяционный континуум (Майр, 1974; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Готов, 1973) и группа популяций (Наумов, 1967).

ПОДВИДОВОЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

Несмотря на широкое разнообразие трактовок подвида, это понятие принимается практически всеми исследователями как непосредственное подразделение вида. Хотя иногда между подвидом и видом выделяют и промежуточные понятия, как например, полувиды – переходные формы между подвидом и видом, образующиеся вследствие прогрессирующей эволюционной несовместимости (Майр, 1968, 1971, 1974; Дубинин, 1966). Ранее подвиды именовали обычно расами (Семенов-Тянь-Шанский, 1910).

Проблему подвида широко разбирают такие авторы, как Е.И. Лукин (1940), Э. Майр (Mayr, 1944, 1963; Майр, 1974), Г. Сильвестр-Бредли (Sylvester-Bredly, 1951), К. Гюнтер (Günther, 1956), С.С.Шварц (1959, 1967, 1969), Б. Ренш (Rensch, 1959, 1961), К.М. Завадский (1961, 1968), Н.П. Дубинин (1966), В.Е. Берговой (1967), О.Л. Эйнон (1955), В.Г. Гептнер (1968), Ф.Б. Черняевский (1972) и многие др. Одно из наиболее четких и полных определений, которое может быть использовано для характеристики этого понятия, дано К. Гюнтером. Это группа свободно скрещивающихся между собой особей или популяций, которые характеризуются одним или несколькими общими наследственными признаками и имеют ясно выраженное (экологически, географически или физиологически) определенное местообитание, где они замещают другие родственные группы того же самого вида (Günther, 1956; Ригер, Михаэлис, 1967).

Для характеристики ареала, структуры, условий обитания и классификационных единиц подвида обычно используется терминология, относящаяся к видовым категориям.

ВИДОВОЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

Основной единицей номенклатуры биологических подразделений на популяционном уровне является вид. Современная биология уже накопила много данных по этой проблеме, с каждым годом уточняя это понятие при изучении разных групп органического мира. Большие успехи в этом отношении достигнуты как в биологии, так и в палеонтологии (Семенов-Тянь-Шанский, 1910; Wood-Jones, 1910; Бианки, 1916; Вавилов, 1931; Алпатов, 1924; Hoffmeister, 1926; Дубинин, Ромашев, 1932; Jones, 1936; Дубинин, Соколов, Тянь-

ков, 1937; Смирнов, 1938; Федотов, 1940; Исаков, 1952; Степанов, 1952, 1953, 1959; Толмачев, 1953, 1966; Гиляров, 1954; Эйнон, 1955; Westoll, 1956; Newell, 1956; Паузер-Черноусова, 1956; Thomas, 1956; Гербильский, 1957; Imbrie, 1957; Найдин, 1957; Кэйн, 1958; Савельев, 1958; Sylwester-Bredly, 1958; Громова, 1959; Полянский, 1959; Родендорф, 1959; Руженцев, 1960; Завадский, 1961, 1968; Simpson, 1961; Weller, 1961; Макридин, 1962; Ротай, 1962; Воронцов, 1963; Наливкин, 1964; Тимофеев-Ресовский, 1958, 1965; Правдин, 1965, 1967; Невеская, 1966, 1967; Мамаев, 1968; Майр, 1968; Valentine, 1969).

В общих чертах вид всеми определяется как изолированная совокупность скрещивающихся популяций (Майр, 1974). Понятие вида в разных отраслях биологии не избежало различных трактовок. Так, с генетических позиций вид может быть определен как скопление всех особей, которые развивались из зигот, образованных из гамет, которые были выведены из общего генофонда, в котором особи могут в свою очередь обеспечить гаметы. Таким образом, вид есть скопление всех локальных популяций, которые состоят из таких особей (Valentine, 1968). Для вымерших организмов вместо понятия вид Н.В. Тимофеевым-Ресовским, Н.Н. Воронцовым, А.В. Яблоковым (1969) была предложена фратрия. Все отклонения от биологического вида, как представляется, сталкиваются не с противоречиями в подходе к выделению вида, а с тем материалом и методом его изучения, которые имеются на данный момент в распоряжении исследователя. Хочется верить, и уже во многих случаях это подтверждает практика, что и на палеонтологическом материале можно будет уверенно решать многие неясные проблемы, связанные с объемом вида вообще.

Общебиологическое представление о виде, которое принимается за основу в этой работе, достаточно ясно высказано С.И. Парамоновым (1951) и Н.В. Тимофеевым-Ресовским (1958). С.И. Парамоновым под видом понимается группа особей, обладающая морфологическим сходством и общими наследственными признаками, а также географические замещающие друг друга более мелкие подразделения или популяции, которые свободно скрещиваются между собой — насколько это позволяют экологические и географические барьеры — и образуют смешанные популяции, но в естественных условиях среды практически полностью изолировались от других подобных групп (видов). Н.В. Тимофеев-Ресовский дает следующее определение виду: "Дискретные морфологические группы индивидов и географо-экологических форм, обладающих общими признаками и определенным ареалом распространения, потенциально способных скрещиваться друг с другом и перемешиваться, но в природных условиях полностью или почти полностью биологически изолированных от других таких групп" (Тимофеев-Ресовский, 1958, стр. 319). Вид с политипических позиций представляет сложно развивающуюся систему, которая в каждом конкретном случае может иметь свои специфические черты. До сих пор сохранило значение высказывание

К.Ф. Рулье (1954) о том, что для того, чтобы утвердить существование вида, нужно изучить каждое животное всесторонне и только после этого квалифицировать его вид. Пока такие исследования не проведены, понятия о раздельности видов останутся неполными. Одна из основных задач работы и сводится к тому, чтобы на основе современных биологических знаний подойти к оценке у табулят объема вида и внутривидовых подразделений.

Ареал вида или территория (акватория), занятая определенным видом, иногда именуется термином местообитание (Шварц, 1970). Этот термин имеет широкое пользование и часто употребляется и для характеристик ареалов или биотопов других биологических подразделений. Как указывал Д.Н. Кашкаров (1939, 1945), термин "местообитания" следует применять только по отношению к виду. Потенциальное местообитание вида иногда называют станцией (Шварц, 1970).

По широте распространения вида различают ареал доминанта, т.е. ареал, занимаемый доминирующим видом (Быков, 1973). В случае полного доминирования выделяются формационные области, полидоминантные формации — когда вид входит в состав группы доминантов, ингредиционные области — когда вид является субдоминантом, ингредиентные области — когда вид выступает как ингредиент и перфорационные области — когда вид отсутствует.

Структура вида вообще является очень сложным понятием, поэтому удобнее рассматривать ее по конкретным подразделениям. В частности, для табулят структуры отдельных видов рассматриваются в соответствующих разделах работы.

Условия обитания вида обычно определяются словосочетаниями — условия местообитания, экологические условия, абиотическая среда и многие другие.

Основной наиболее крупной классификационной единицей в пределах вида является, по-видимому, экотип (Turesson, 1922). Экотип в общем определяется как совокупность однородных, близко родственных по происхождению популяций, приспособленных к определенным условиям существования. Экотипы различаются морфологически, анатомически и экологически. Основные признаки экотипов закреплены наследственно (Ворнов, 1973), таким образом, экотип — это группа биотипов, генетически приспособленных к данной среде (Мюнтцинг, 1967). Группы особей, всегда одинаково реагирующие на условия среды, т.е. имеющие одинаковые признаки независимо от генетической особенности, названы К. Раункьером (Raunkiaer, 1918) изореагентами.

По способности организмов или видов относиться к различному количественному выражению того или иного фактора среды они обозначаются терминами, сложенными из названия фактора среды и приставки олиго-, мезо- и поли-. По диапазону отношения организма или вида к какому-либо фактору среды различаются эврибионтные — приспособленные к большому колебанию величины фактора и стенобионтные виды — приспособленные к незначительному колебанию величины фактора (Геккер, 1957).

1.2.2. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОБЪЕДИНЕНИЯ (СООБЩЕСТВА)

Биологические объединения, именуемые также биологическими макросистемами (Наумов, 1970), включают систематические категории сообществ, в основе которых лежат совокупности популяций разных видов, объединенные общностью территории и определенными экологическими связями. В общей биологической литературе термин "сообщество" употребляется обычно как термин широкого пользования, хотя многие исследователи употребляют его применительно к каким-либо конкретным категориям. По утверждению А.Н. Бекетова (1896), термин сообщество был введен А. Кернером (Kerner, 1863) вместо термина растительная формация. В работе он применяется вслед за Н.П. Наумовым (1963) для обозначения всех категорий иерархической схемы биологических объединений. К ним относятся: бионт, биопарцеллярное население, биопарцелла, биоценоз, биокатена, биом.

Таким образом, по линии биологических объединений могут быть рассмотрены уровни организации органического мира, связанные с биопарцеллой, куда входят бионты и населения биопарцеллы; с биоценозами – биоценотический уровень (Шмальгаузен, 1961; Завадский, 1961; Лавренко, 1964), который именуется также уровнем развития сообществ (биоценозов) (Allee, Emerson, Park O., Park T., Schmidt, 1949; Odum, 1959; Одум, 1968; Наумов, 1963; Macfadyen, 1963); с биокатенами – биокатенный уровень и с биомом, т.е. биомный уровень организации (Наумов, 1967), именуемый также формационным (Завадский, 1961), провинциальным (Valentine, 1968) или урвнем, связанным со всей биотой бассейна (Майр, 1974).

Биологические объединения, так же как и биологические подразделения, имеют ареалы, структуру (состава, строения, связей), условия обитания и классификационные единицы. В этих аспектах они и будут рассмотрены ниже, по отдельным уровням организации.

БИОПАРЦЕЛЛЯРНЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

В настоящее время все больше и больше входит в биологическую, особенно в ботаническую, литературу термин парцелла, для обозначения взаимоисключающих друг друга в биогеоценозе единиц (Дылис, Уткин, Успенская, 1964). Поэтому для наименьшего сообщества как целостной единицы в ряду биологических объединений можно, по-видимому, употреблять термин биопарцелла, так как более подходящего термина для этой единицы пока не имеется.

В 1863 г. И. Лоренц (Lorenz, 1863) ввел термин фация для обозначения группы организмов, которые в пределах определенной области глубины существовали благодаря и в зависимости от географического положения и физико-химических свойств морского дна и воды. Для определения этого понятия употребляются и такие термины, как: сообщество растений (Rübel, 1922); сообщество фаши, т.е. население мезорельефа (Наумов, 1963), микрогруппировка

или микроценоз – горизонтальное подразделение сообщества (биоценоза) (Ярошенко, 1931, 1958); микрогруппировка или микроассоциация (Гроссгейм, 1929), а также ассоциация, отражающая совокупность животных и растений в данном месте обитания (Lesocq, 1855; Steinbeck, 1974), или подразделение биоценоза по различным количественным соотношениям видов (Геккер, 1957) и фауналу как подразделение биоценозов, образованное несколькими видами, заселяющими однородный участок (Палеонтологический словарь, 1965).

Обычно наименьшая единица биологических объединений определялась термином сообщество или биоценоз в узком смысле этого понятия, причем объемы этих подразделений указывались настолько неопределенно, что трудно понять, соответствуют ли они биопарцелле или биоценозу в современной его трактовке.

Ареал биопарцеллы устанавливается по непрерывному развитию конкретного набора бивнтов как в пространстве, так и во времени; т.е. по контурам популяции из этого набора с наибольшим ареалом распространения по площади и самым непродолжительным временем существования.

Ареал биопарцеллы часто называют стацией, как это было предложено Международным ботаническим конгрессом (Flauhaul, Schröter, 1910), где стацией рекомендовалось называть территорию любого размера, комплекс условий которой допускает существование одной растительности. Стацию как обычное местообитание определенного сообщества понимают многие биологи (Braun-Blanquet, Pavillard, 1932). Помимо стации место обитания биопарцеллы именуют иногда и термином биотоп (Hanson, 1962; Быков, 1973, частично), который рассматривается как мельчайшее подразделение очень однородное по среде, животным и растениям.

По составу в структуру биопарцеллы входят отдельные организмы. Во многих случаях эти элементарные единицы, составляющие сообщества, удобнее всего именовать особями (Смирнов, 1967, 1968). Более же общим термином для их обозначения является термин бионт (бион), т.е. независимый живой организм, отдельный индивид (Чеснова, 1970; Салганик, 1973). Под бионтом иногда понимают и совокупность биологических свойств растения (Регель, 1912).

Во временном аспекте особи (бионты) группируются в биопарцеллярные населенные, т.е. временные "срезы" сообщества. К одному населению относятся все особи, живущие или жившие в одно и то же время. Населения биопарцеллы, таким образом, состоят из определенного набора популяционных населений, распространенных в пределах этого сообщества.

В структуру биопарцеллы входят такие вертикальные (радиальные) элементы, как ярус. О ярусном строении сообществ впервые сформулировал представление А. Кернер еще в 1863 г. Как растительное сообщество Г. Дю-Риэ (Du Rietz, 1930) выделял социацию, а как ее ярусное подразделение – социон. Ярусы сообществ

часто получают по своему характерному признаку собственные названия, так например, ярус древесного полога называется дендрофоном (Наумов, 1963).

Биопарцеллы содержат и некоторые включения. Основными из них являются мероценоз, консорций, хориоценоз, ценочейка. Мероценоз был предложен Л.Ш. Давиташвили (1945) для обозначения скопления или ценозов органических остатков, состоящих из частей, отделение которых от тела организма не сопровождается его гибелью. Консорций – это совокупность разнородных организмов, связанных в своей жизнедеятельности общностью судьбы (Раменский, 1952; Мазинг, 1966; Красилов, 1972; Rabotnov, 1975). Группировки организмов, связанных с такими местами, как трупы, грабы, убежище животных, моховой покров или камни, обычно называют хориоценозами (Tischler, 1955). Ценочейки – это совокупность особей, находящихся в непосредственных конкурентных взаимодействиях друг с другом (Ипатов, 1966). Развитие биопарцелл связывается с сукцессиями. Сукцессии как смены растительности от первых стадий заселения субстрата до образования сложившихся сообществ подробно описаны еще в 1885 г. (Hult, 1885). Эти представления положили начало учению о сукцессиях растительного покрова, что было широко развито в трудах В.Н. Сукачева (1972) применительно к биогеоценозам.

Условия обитания биопарцеллы А.Г. Раменский именует энтопией, под которой понимает совокупность косвенно действующих на сообщество факторов, которые определяют жизненные условия (климат, рельеф, горная порода, почва, уровень грунтовых вод, окружение соседними ландшафтами и т.п.), а также прямых факторов, физиологически действующих физических и химических свойств местной среды, что вместе составляет совокупность условий, действующих непосредственно на растение (свет, тепло, вода, соли и т.д.) (Сукачев, 1972). Сумму внешних условий территории, на которой обитает биопарцелла, иногда именуют и таким термином, как местообитание (Hanson, 1962).

В классификационном отношении биопарцеллы разделяют обычно на экологически сходные группы или ассоциации. Как тот, так и другой термин применяется в том смысле и по отношению к биогеоценозу, что в соответствующей части работы и будет обсуждаться. Пограничные сообщества между двумя биоценозами принято называть – экотон (Tansley, 1939; Dansereau, 1957; Одум, 1975), а сообщество с временным доминантом – соция (Быков, 1967). Для пограничных сообществ, отмечающихся в стратиграфической последовательности В.А. Красиловым, предложен термин стратэктон. Для обозначения основной классификационной единицы геоботаники, связанной с уровнем биопарцеллы, иногда принимались такие термины, как сообщество растений (Rübel, 1922) и местообитание (Lewis, Teylor, 1966).

БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

Биоценоз является основной единицей биологических объединений. Все определения биоценозов достаточно четко разбиваются на несколько основных групп.

К первой группе относятся формулировки, в которых конкретно не оговариваются границы этого объединения. Все они сводятся к первоначальной формулировке, данной К. Мёбиусом, который под биоценозом понимал комплекс организмов, занимающих определенный участок арены жизни (Möbius, 1877). Эти комплексы, населяющие ограниченное пространство, формируются за более или менее длительный отрезок времени под влиянием биотических и абиотических факторов среды, вследствие чего вырабатываются определенные взаимоотношения и структуры (Зернов, 1913, 1949; Кашкаргов, 1939, 1945; Геккер, 1957). Примерно этим формулировкам отвечают и такие термины, как область органическая (Lorenz, 1863), формация фитогеографическая (Griesebach, 1847–1877), формация растительная (Коржинский, 1888–1891), сообщество (Bodenheimer, 1958) и сообщество биотопов (Наумов, 1963).

Ко второй группе относятся определения, которые содержат как одно из основных условий биоценоза определение границы по доминантам (Schelford, 1929; Киселева, 1973).

Третья группа определяет биоценоз (или сообщество) как скопление популяций, которые взаимодействуют в пространстве и времени (Valentine, 1968), или как систему популяций, спаянных экологическими факторами в состоянии нестабильного равновесия (Friederichs, 1930; Буковский, 1935), или как совокупность популяций, организованных в цепи питания и обеспечивающих круговорот веществ с использованием энергии солнечного излучения (Межжерин, 1975).

Учение о биоценозах значительно укрепилось после работ В.Н.Сукачева (1931, 1938, 1942, 1944, 1947, 1949, 1961, 1964) в связи с разработкой общей концепции о биогеоценозах. После этих работ за биоценозом закрепилось понятие жезленного сообщества, населяющего или входящего в биогеоценоз как его биологическая составляющая (Шварц, 1970; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глогов, 1973).

Для обозначения ископаемого биоценоза обычно используются термины палеоценоз (Мерклин, 1950, 1968) и палеобиоценоз (Геккер, 1957). В то же время часть биоценоза, которая сохраняется в ископаемом состоянии, т.е. скопление минерализованных остатков в осадочной горной породе, И.А. Ефремов (1950) назвал ориктоценозом. Так как ориктоценоз выводится из биоценоза, то ареалы этих объединений должны, по-видимому, совпадать.

Промежуточные звенья между живыми формами биоценоза, т.е. населением биоценоза и ориктоценозом, также носят свои наименования. Для обозначения скопления мертвых организмов, еще не захороненных, Э.Васмунд предложил термин танатоценоз (Wasmund, 1926; Вассот, 1953; Ефремов, 1950). Это понятие также име-

ную иногда некроценозом, под которым понимают скопление мертвых организмов на одном участке (Палеонтологический словарь, 1965). Захоронения организмов или остатков организмов, еще не подвергнувшихся окаменению, В.Квинштедт назвал тафоценозом (Quenstedt, 1927; Ефремов, 1950). Обычно же этот термин употребляется как любая совокупность организмов в захоронении. Подобно тафоценозу Л.Ш. Давиташвили был предложен термин липтоценоз для всех видов ценозов, остатков и следов жизнедеятельности, способных перейти в ископаемое состояние (Давиташвили, 1945, 1964).

Ареалы биоценозов сильно варьируют. Граница ареала, как уже указывалось, устанавливается разными методами. Наиболее определенно ареал определяют по виду-доминанту (наиболее конкурентноспособный вид) (Киселева, 1973), виду-детерминанту (виду-спутнику, который служит показателем каких-либо условий существования) (Раменский, 1938; Воронов, 1973), или виду-эдификатору, определяющему структуру и специфические свойства сообществ (Сукачев, 1972; Норин, 1968; Воронов, 1973). В работе 1921 г. Г.Дю-Риэ показал многие примеры резкости границ между сообществами (биоценозами), но отметил, что эти границы могут быть и "расплывчатыми". А.А. Нищенко (1948) различал границы между фитоценозами - резкие, мозаичные, диффузные и каемчатые. Резкие границы обычно соответствуют границам эдификатора. Мозаичные - характеризуются внедрением фрагментов одного из ценозов в пределы другого. Каемчатые - когда у контакта граничащих фитоценозов отмечаются каемки из пограничных сообществ. Диффузные границы возникают в том случае, когда один фитоценоз постепенно, через переходную полосу, сменяется другим.

Помимо термина ареал, для области естественного распространения биоценоза иногда употребляется термин биотоп как место жительства (Геккер, 1957) и как место обитания (Палеонтологический словарь, 1965).

По структуре состава биоценозы подразделяются на фитоценозы, зооценозы и микробиоценозы (Сукачев, 1964). Как указывал Г.Ю.Верещагин (1923), эти понятия являются условными и выступают как части того или иного биоценоза. Кроме того, эти подразделения употребляются иногда для указания на то, какая группа организмов (растения, животные или микробы) является эдификаторами того или иного конкретного биоценоза.

В пределах биоценозов выделяются также жизненные формы. К одной жизненной форме относятся особи, сходные по морфологической структуре и приспособительным свойствам (Humboldt, 1808; Геккер, 1957; Воронов, 1973). Это понятие, правда, широко выходит за рамки биоценоза.

По структуре строения биоценоз имеет горизонтальные и латеральные подразделения. Горизонтальные подразделения обычно принято называть ярусами или горизонтами. Кроме того, эти ярусы у

фитоценозов называют консоционами или ассоционами (Du Rietz, 1923, 1930), в зависимости от объема биоценоза.

Наиболее противоречивым в подразделениях биоценоза является понятие о синузиях. Этот термин был предложен Х.Гамсом (Gams, 1918) сразу в трех толкованиях. Синузия первого порядка – совокупность особей одного вида. Синузия второго порядка – совокупность особей разных видов, относящихся к одной жизненной форме. Синузия третьего порядка – совокупность видов, совместно образующих либо ярус, либо два–три близких яруса в сложном фитоценозе. До настоящего времени в разных работах термин синузия определяет разные понятия, хотя большинство исследователей склоняются к употреблению этого термина в смысле синузии второго порядка Гамса (Ярошенко, 1958; Воронов, 1973).

Так, синузиями считаются: 1 – группы видов, произрастающих совместно, относящихся к тождественным или близким видам жизненных форм, имеющих одинаковые формы развития и создающих определенную жизненную среду (Алехин, 1944); 2 – группировки, прямо или косвенно связанные с одним источником питания и характеризующиеся особой микроклиматической обстановкой (Kühnelt, 1965); 3 – экологически сходные группировки видов, занимающие ту или иную часть места обитания целого сообщества (Наумов, 1963). Из разных определений видно, что все они обладают одним качеством, а именно, синузией считается определенное включение в биоценоз с определенной биологической составляющей. Этот термин широко сейчас входит также в биогеоценологию как одно из структурных подразделений биогеоценоза. Как включение в биоценоз может рассматриваться и мероценоз, т.е. те группировки видов, которые слагаются на меротопях (Рафес, 1970).

В структуру связей биоценоза входят такие понятия, как коннекс, автогенезис, филогенезис и экогенезис. Коннекс – совокупность взаимоотношений между видами в биоценозе (Friederichs, 1930; Tischler, 1951; Мазинг, 1973). Автогенезис представляет такое развитие растительности (или животного мира), когда причиной смены ассоциации (биоценоза) является замещение ее новыми компонентами в результате сживания организма со средой (Сукачев, 1972). Развитие же биоценозов (ассоциаций) как определенной системы отношений между организмами, выработанной в течение веков в процессе эволюции видов и приспособления их друг к другу, носит название филогенезис (Сукачев, 1972). Экогенезис – это такое развитие растительности, когда эволюция одних биоценозов (ассоциаций) в другие происходит вследствие изменения экологических условий, т.е. условий местообитания (Сукачев, 1972).

Условия обитания биоценоза или отдельных его частей обычно определяются термином биотоп (Hesse, 1924), а отдельные факторы среды обитания именуется элементами биотопа (Наумов, 1963). В то же время этот термин имеет разную трактовку. В словарях, имеющих отношение к биологии, он трактуется как широкий термин, иногда включающий в себя два–три понятия. В палеонтологическом

словаре (1965) этим термином определяются: 1 – место обитания биоценоза; 2 – комплекс факторов среды, необходимых для существования определенных организмов или их сообществ. В геологическом словаре (1973): 1 – область с однородными экологическими условиями, занятая определенным биоценозом; 2 – комплекс факторов среды, необходимых для существования определенных организмов или их сообществ. Геоботанический словарь (Быков, 1973) биотоп определяет как однородный в экологическом отношении участок биоценотической среды, соответствующий фитоценозу или отдельным его частям и являющийся местом обитания, нишей того или иного вида животных или растений. В экологическом словаре (Hanson, 1962) биотоп рассматривается как мельчайшее экологическое подразделение, очень однородное по среде, животным и растениям.

Характеристика биотопа как ограниченного участка среды жизни, включающего определенные физические и химические особенности, обуславливающие возможность существования на этом участке определенного биоценоза, дана Р.Ф. Геккером (1957). Подобное определение биотопа дает также С.С. Шварц (1970), особо отмечая, что биотоп – это неживые компоненты биогеоценоза, а также А.Г. Воронов (1973), который понимает под биотопом совокупность абиотических, неживых компонентов природной среды, характерных для однородного участка территории.

Более узкие определения понятия биотопа как основной единицы арены жизни, сходной по характеру жизненных явлений и жизненным формам, дается автором этого термина Р. Хессе, а также Д.Н. Кашкаровым (1945).

Из выборочно приведенных определений видно, что единого понятия о биотопе в настоящее время не существует, хотя большинство исследователей понимают под биотопом косные компоненты биогеоценоза. В этой трактовке термин биотоп принимается и в работе.

Кроме термина биотоп, для характеристики условий обитания биоценоза употреблялись и такие термины, как место пребывания, место обитания, отражающие по существу одно и то же понятие (Braun-Blanquet, Pavillard, 1932).

В пределах биоценоза существуют и некоторые различия по физико-химическим условиям среды, для определения которых в настоящее время существуют свои собственные термины. К ним относятся, например, меротоп – топографически отличающиеся структурные части биотопа (Tischler, 1955; Friederichs, 1957) и эдотоп – как совокупность почвенно-грунтовых и гидрологических условий, отвечающих конкретному фитоценозу (Сукачев, 1972).

Классификационные единицы биоценозов наиболее полно разрабатываются ботаниками. Основной единицей классификации является ассоциация, определяемая в общем как совокупность однотипных фитоценозов. В ассоциации включаются фитоценозы (сообщества растений) с однородными условиями существования, определенным систематическим составом (Богород, Нехлюдова, 1963). К одной ас-

социации относятся фитоценозы сходного (по доминантам и субдоминантам) состава и строения, отражающего сходство взаимоотношений между растениями в сходных условиях существования (Ярошенко, 1961; Шенников, 1964). В настоящее время понятие об ассоциации как основной классификационной единице широко применяется для классификации биогеоценозов.

Ассоциации, в свою очередь, группируются в более крупные систематические единицы, как например, в группы ассоциаций, формации, группы формаций, классы формаций и типы растительности (Воронов, 1973) или микрокомбинации, мезокомбинации, макрокомбинации (Александрова, 1969). Общепринятой схемы иерархии классификационных единиц в настоящее время не имеется. Каждый исследователь, исходя из конкретного материала, классифицирует биоценозы по своему усмотрению, в зависимости от поставленной задачи.

Кроме термина ассоциация, в геоботанике как классификационная единица фитоценозов употребляются также термины сообщество растений (Rübel, 1922) и растительные формы (Meyen, 1836).

БИОКАТЕННЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

Наиболее определенно этот уровень организации отражен в геоботанике. Он является промежуточным между биоценоотическим и биомным уровнями организации. Катена в общем определяется как комплекс, звенья которого связаны сукцессионными переходами (Красилов, 1972). Этот термин был введен Г.Вальтером (1968) для почвенных родов и использовался также для обозначения последовательности растительных группировок в речной долине и на склоне. Как отмечает В.А. Красилов (1972), катена является одним из фундаментальных понятий палеоэкологии растений, имеющим большое значение для палеогеографии и стратиграфии. Она отвечает экологическим рядам Келлера, сменнодоминантным комплексам Миркина (1963), микропоясным рядам Исаченко (1969), сукцессионным комплексам Киселевой и др. (1969). Так как термин "катена" предпочтителен для биогеоценологии, в работе для обозначения сообщества описываемого ранга принят термин "биокатена".

Наиболее часто биокатенный уровень организации именуется как формационный. В прошлом веке наиболее четко дал описание растительных формаций разных стран мира А.Н. Краснов (1888), определяя геоботанику как учение о зависимости между характером ботанических формаций растительного царства и жизнью и историей горных пород, служащих этим формациям почвой. Растительные формации выделялись также и многими другими исследователями (Визнер, 1892; Бекетов, 1896; Сукачев, 1910).

Биокатене в какой-то мере соответствуют понятия федерация и субформация, выдвинутые Г.Дю-Риэ (Du Rietz, 1930) в общей схе-

ме иерархии растительных сообществ. К ней, по-видимому, должно относиться и такое понятие этого же автора, как комплекс фитоценозов, т.е. такой раздробленной единицы растительности, которая состоит из соединенных вместе или пространственно отделенных, часто совершенно не родственных, но закономерно связанных между собой фитоценозов.

Ареал биокатены определяется обычно климатическими условиями. Биокатена представлена латеральным рядом биоценозов, поэтому ее структура зависит от их пространственного расположения. Условия обитания биокатены, по-видимому, определяются термином биохора. Это понятие объединяет биотопы, расположенные в одной климатической зоне (Берг, 1915; Etter, 1954; Быков, 1973). Классификационные единицы биокатен в настоящее время слабо разработаны.

БИОМНЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

Биом в общих чертах определяется как совокупность организмов в определенном районе. Этот термин был предложен, по-видимому, Ф.Е. Клеменсом в 1916 г. (см. Carpenter, 1939). Это понятие всеми исследователями понимается почти однозначно, за исключением небольших колебаний в определении границ подразделения.

Почти все исследователи трактуют биом как подразделение, сформированное в пределах определенного бассейна. В этой трактовке биом и принимается в работе, а именно, как совокупность органического мира, связанного общностью обитания в пределах седиментационного бассейна. В экологии наземных животных общность территории определяется крупными ландшафтными подразделениями (Палеонтологический словарь, 1965). Однако биом рассматривается и как функциональный аспект биоты (провинции или населения континентов и морей) (Valentine, 1968). Под функциональным аспектом или системой провинции понимается система окружающей среды провинции. Провинциальная система, по Д.В. Валентайну, может быть: 1) основная, когда все сообщества провинции могут существовать неограниченно и претерпевать небольшие изменения после приближения к равновесию; 2) будущая, в которой сообщества в рамках этой провинции могут существовать; 3) прогрессирующая. По отношению к биому седиментационных бассейнов и ландшафтов употребляются и такие термины, как сообщество (население) континентов, океанов и морей или ландшафтно-географических районов (Наумов, 1963) и провинция (Valentine, 1968), под которой понимается скопление сообществ, взаимодействующих в пространстве и во времени. По своему содержанию биому соответствуют и такие понятия геоботаники, как формация и панформация (Du Rietz, 1930). Ареал биома определяется, как уже отмечалось, рамками бассейна либо типом климаксовой растительности (Odum, 1959). Структура биома зависит от пространственного расположения в бассейне биокатен.

Условия обитания биома чаще всего определяются термином биоцикл. Это высшее подразделение биосферы, соответствующее ее подразделению на морские воды, пресные воды и сушу. Биоциклы состоят из биохор.

1. 2. 3. БИОГЕОЛОГИЧЕСКИЕ ОБЪЕДИНЕНИЯ (ЭКОСИСТЕМЫ)

Биогеологические объединения или экологические объединения (Беклемишев, 1964) включают систематические категории экосистемы, которые определяются совокупностью организмов и взаимодействующих с ними физико-химических факторов. Экосистемы могут быть разных размеров. В этом аспекте понимают экосистему большинство исследователей (Tansley, 1935; Odum, 1959; Вилли, 1964; Dale, 1970; Воронов, 1973; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973), несколько расширяя или сужая это понятие, а также делая основной упор на состав этой структурной единицы или на ее экологическую и функциональную связь. Так, Вилли сводит определение экосистемы к естественной единице, представляющей совокупность живых и неживых компонентов. В результате взаимоотношения этих компонентов создается стабильная система, где имеет место круговорот вещества между живыми и неживыми частями. Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Глотов определяют экосистему как экологическую связь определенных видов между собой и с абиотической средой (могущую включать как разное число живых организмов в качестве пищеварительных цепей, так и разное число абиотических факторов). В 1956 г. Эванс (Evans, 1956) предложил расширить понятие экосистемы так, чтобы ее живым компонентом могла быть "видовая популяция" или сообщество любого уровня сложности. Такое определение экосистемы может значительно вывести это понятие за рамки биогеологических объединений, в которых биологическая компонента всегда рассматривается как единое целое. Таким образом, основным условием экосистемы остается связь ее элементов пространственными, временными, трофическими, энергетическими и телеономическими отношениями.

Большая полемика между сторонниками термина экосистема (Tansley, 1935) и термина биогеоценоз (Сукачев, 1945) о том, какой термин предпочтителен, широко отражена в сводках В.Н. Сукачева (1972). Но как бы ни были значительны предлагаемые разными авторами отличительные черты этих понятий, в приложении к определенному уровню организации органического мира они останутся практически тождественны. К настоящему времени за биогеоценозом закрепилось достаточно определенное понятие, связанное с ареалом биоценоза; экосистема же не имеет таких ограничений.

Для определения понятия о биогеологических объединениях, кроме терминов экологические объединения и экосистема, вводились и другие термины. К этому разделу частично относится в понимании некоторых авторов и такой термин, как ниша (Майр, 1974).

Наиболее дискуссионной может быть постановка вопроса о наименовании обобщающих категорий этого раздела — фациями или формациями. В то же время по своей природе эти понятия во многом соответствуют тем категориям, которые объединяют органический мир и абиотическую среду. Кроме того, на эту дискуссию накладывает-ся вторая дискуссия о представлении о фациях и формациях как о фациальных и формационных единицах или их генетических типах. Учитывая, что термины фация и формация широко вошли в литературу как понятия геологические, представляется, что в разделе экосистем должны обсуждаться понятия иного плана, а именно типа биогеоценозов. Близким к понятию экосистема является экотоп в трактовке К.Троля (Troll, 1950) и эпифация (Раменский, 1938).

К биогеологическим объединениям относятся моноцен, парцеллярное поселение, парцелла, биогеоценоз, катена, биогеом.

По линии биогеологических объединений выделяются следующие уровни организации, связанные как с биологической, так и с абиотической составляющими: парцеллярный, с включением в него моноцена, парцеллярного поселения и парцеллы; биогеоценотический (Сукачев, 1972), катенный и биогеомный.

Биогеологические объединения, так же как и биологические подразделения и объединения, характеризуются ареалом и своей структурой (состава, строения, связей), а также имеют и свои классификационные единицы. Ареал экосистем, т.е. территория, которой ограничена экосистема, называется экотопом (Tansley, 1939).

! ПАРЦЕЛЛЯРНЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

Учение о парцеллах зародилось сравнительно недавно. Впервые этот термин был введен в биогеоценологию Н.В. Дылисом, А.И. Уткиным, И.М. Успенской в 1964 г. как одно из латеральных подразделений биогеоценоза. Этот авторский коллектив, а также Н.В. Дылис (1969) дают следующую характеристику биогеоценотической парцеллы. Это части латерального расчленения биогеоценоза, отличающиеся друг от друга составом, структурой и свойствами своих компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена. Обособлены парцеллы друг от друга в пространстве на всю вертикальную толщу биогеоценоза. Несмотря на то, что эти авторы считают биогеоценотическую парцеллу понятием типологическим, т.е. объединяющим разные части биогеоценоза, сходные между собой по всем показателям структуры и обмена, представляется, что эта категория может выступать и как самостоятельная наиболее целостная по своему составу единица биологических объединений.

Парцелла полностью отвечает внутриценозной группировке или ценоэлементу, которым М.И. Сахаров (1950) дает следующую характеристику: "Под внутриценозной лесной группировкой автор понимает закономерно сложенный комплекс растений, отличающийся от других группировок того же ценоза своим составом, строением и

густотой, ростом и развитием растений, специфическими чертами сезонной динамики и динамики, обусловленной изменением древостоя. Внутривидовые группировки оказывают взаимное влияние друг на друга и коллективно создают среду для своего развития. Эти группировки самостоятельно существовать не могут, если они не занимают значительной территории и не обладают соответствующей густотой" (стр. 557). И далее: "Каждому ценоэлементу отвечают определенные особенности почвы, фитолимата и фауны, что позволяет считать этот закономерно сложенный комплекс организмов и факторов физической среды составной частью, элементом биогеоценоза" (стр. 558). Наиболее близким понятием к парцелле является понятие о фации в классической ее трактовке по Гресли (Gresly, 1839). Но учитывая, что понятие фация носит несколько иной аспект по отношению к экосистеме, оно, естественно, должно рассматриваться параллельно с этим разделом.

Ареалы парцелл довольно разнообразны по величине и конфигурации. Как указывает В.Н. Дылис, они могут быть от нескольких квадратных метров до десятков и даже сотен квадратных метров. Границы парцелл четко прослеживаются по структурным особенностям их составляющего органического мира, элементов среды и рельефа. Границы их бывают резкие или расплывчатые.

Каждая парцелла в своем составе имеет биотические и косные элементы. К биотическим элементам как составной части биопарцеллы естественно относятся отдельные особи. Совокупность прямых (непосредственных) связей организма (особи) со средой была названа Фридериксом (Friederichs, 1957) моноценом.

Совокупность биопарцеллярного населения с условиями среды составляет парцеллярное поселение. Это понятие определяет временной срез парцеллы, т.е. к поселению относятся все организмы и окружающие их абиотические элементы в пределах парцеллы, во в определенный момент времени. Полная смена парцеллярных поселений и составляет парцеллу. Термин поселение является в общем термином свободного пользования. Однако в сочетании с другими словами он достаточно четко может определять те или иные понятия. Представляется, что его можно использовать для биогеологических объединений, в таком же смысле, как термин население для биологических подразделений и объединений, т.е. с определяющими словами. Главная же черта этого термина в том, что им можно определять на любом уровне организации биогеологических объединений связь органического мира со средой обитания в определенный момент времени. Таким образом, можно говорить о парцеллярном поселении, биогеоценологическом поселении, катенном поселении и биогеомном поселении. Употребление термина "поселение" было рекомендовано С.С. Шварцем (1967, 1970) для тех случаев, когда исследователь имеет дело с пространственно локализованной группой особей, в отношении которой трудно решить, популяция это или микропопуляция, и когда этот вопрос не имеет большого принципиального значения. Из этой формулировки видно, что и С.С. Шварц

принимал этот термин как нейтральный. Поэтому принимаемая трактовка термина поселение с определяющими его словами в общем не противоречит тому понятию, которое закрепил за этим термином С.С. Шварц, а только расширяет его возможности употребления.

Структура парцеллы во многом подчиняется общей структуре биогеоценоза так же, как и ее классификационные единицы.

БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

Экосистема, в которую входит биогеоценоз как один из главных компонентов, называется биогеоценозом (Сукачев, 1945). Биогеоценоз — это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира, мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействия этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией с другими явлениями природы и представляющая собой внутреннее противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении и развитии (Сукачев, 1964). Широко развитое и обоснованное В.Н. Сукачевым (1931, 1938, 1942, 1944, 1945, 1947, 1949, 1961, 1964) учение о биогеоценозах в настоящее время успешно поддержано в трудах многих советских ученых.

Этого вопроса касаются работы таких авторов, как: Сахаров М.И. (1950); Беклемишев В.Н. (1951, 1960, 1963); Левина Ф.Я. (1958); Лавренко Е.М. (1959); Наумов Н.П. (1963, 1967); Арнольди К.В., Арнольди Л.В. (1963); Дылис Н.В. (1964, 1969, 1974); Дылис Н.В., Уткин А.И., Успенская И.М. (1964); Соколова М.Н., Нейман А.А. (1966); Овчинников Н.Ф. (1967); Веденов М.Ф., Кремьянский В.И. (1967); Уткин А.И., Дылис Н.В. (1968), Александра В.Д. (1967); Рафес П.М. (1970); Воронов А.Г. (1973); Мазинг В.В. (1973) и многие другие.

Помимо термина биогеоценоз за этим понятием часто сохраняют термин экосистема. Д.В. Валентайн говорит об экосистеме как о конкретном подразделении, связанном с системой окружающей среды сообщества (биогеоценоза), включающей силу потока и цикл питания в трофической структуре (Valentine, 1968). Им выделяются экосистемы: реализованная, будущая, основная и прогрессирующая. Все эти положения свойственны, естественно, и биогеоценозу и могут быть прослежены при изучении биогеоценологических сукцессий.

Существует и ряд других терминов, которые отвечают понятию биогеоценоза. Основные из них следующие — эпиморфа (Аболин, 1914), биокосные природные тела (Вернадский, 1939), голоцен (Thieneman, 1941; Friederichs, 1930, 1957), биогеоценоз (Ильинский, 1944), биогеотоп (Йогансен, 1962), биогеоценологический комплекс (Викторов, 1967).

Ареал биогеоценоза определяется обычно границами распространения биогеоценоза (Сукачев, 1972). Этой точки зрения придержи-

ваются и большинство исследователей, не исключая и другие четкие константы, которые могут быть использованы для этой цели. Достаточно конкретно об этом пишет В.Н. Дылис (1969): "Переход одного биогеоценоза в другой (в пространстве или во времени при сменах) сопровождается сменой состояний и свойств всех его компонентов, а соответственно и сменой всего биогеоценозического метаболизма и его последствий. В принципе поэтому границы биогеоценоза могут быть прослежены по любой из его составляющих, хотя чаще всего они определяются и совпадают с границами растительных сообществ" (стр. 6).

Область распространения одного биогеоценоза И.Шлитхюзен обозначает термином биохора (Воронов, 1973).

Структура биогеоценоза может быть очень сложной. Она включает как вертикальное или радиальное, так и латеральное или горизонтальное расчленение. Причем в пределах вертикального и латерального расчленения выделяются как взаимоисключающие, так и перекрывающиеся друг друга элементы.

К вертикальным взаимоисключающим элементам структуры относятся биогеоценозические горизонты (биогеогоризонты) Ю.П. Бялловича или биогеоценозические слои (Быков, 1967). Это вертикально обособленные и по вертикали далее нерасчленимые части биогеоценозов (Бяллович, 1960). Биогоризонт по всей своей толщине однороден по составу и взаимосвязям биогеоценозических компонентов, по происходящим в нем превращениям вещества и энергии. Каждый биогеогоризонт граничит непосредственно с другими биогеогоризонтами. В биогеоценозическом поселении биогеогоризонт может меняться в вертикальном направлении только в количественном отношении, а по латерали и в качественном. Ю.П. Бяллович выделяет три класса биогеогоризонтов.

К первому классу относятся поточные биогеогоризонты (вся масса движется в тех или иных направлениях). Второй класс включает непоточные биогеогоризонты (вся масса в латеральном направлении не движется). Третий класс полупоточных биогеоценозических горизонтов состоит из относительно неподвижной вмещающей структуры и из заполнителя, движущегося сквозь эту вмещающую структуру в тех или иных латеральных направлениях. Биогеоценозы, в которых одним из биологических компонентов являются кораллы, могут подразделяться на биогеогоризонты второго и третьего класса. В классе непоточных биогеогоризонтов они входят в состав донных биогеогоризонтов и животных сплошнослоевых образований (живая часть колоний кораллов пластинчатой, корковидной формы роста). В класс полупоточных биогеогоризонтов кораллы входят в разряд морских биогеогоризонтов животных зарослей (живая зона коралловых колоний).

Дифференциация биогеогоризонтов, как предлагает Н.В. Дылис (1969), должна определяться на основании подробного изучения вертикального распределения биомассы, так как в расслоении биогеоценозов на биогеоценозические горизонты не может быть одно-

образия. Разнообразие не может быть вскрыто только на основе подробного анализа вертикально-фракционного строения биомассы и связанного с ним состояния всех биотических и абиотических компонентов.

Каждый биогеогоризонт содержит в своем составе элементарные биогеоценотические массы. "Элементарная биогеоценотическая масса есть естественно обособленная структурная часть биогеоценоза. Она является не чем иным, как латерально-однородным участком биогеоценотического горизонта. Каждый биогеоценотический горизонт состоит из многих элементарных биогеоценотических масс, размещенных в нем в один слой" (Бяллович, 1960, стр. 44).

Помимо биогеогоризонтов и элементарных биогеоценотических масс Ю.П. Бяллович выделяет в биогеоценозе в кинетическом отношении стационалы, латерали и радиали. К стационалам относятся всё покоящееся относительно границ биогеогоризонтов, парцелл и биогеоценоза; к латералиям – всё то, что перемещается внутри биогеогоризонтов и геогоризонтов в латеральном направлении, причем обязательно переходит из одной биомассы (геомассы) в другую и к радиалиям – всё то, что при своем движении пересекает радиальные границы биогеоценотических горизонтов. Кроме того, множество синхронных и имеющих общий путь и на нем взаимодействующих латералей образует некоторое единство – биогеопоток (Бяллович, 1973).

К вертикальным перекрывающимся элементам биогеоценоза относятся ярусы или биогеоценотические ярусы (Kerner von Marilann, 1863; Арнольд, 1965; Мазинг, 1973), синузии (Gams, 1918; Сукачев, 1947, 1964), а также стратосинузии (Рафес, 1970). Ярус выделяется в биогеоценозе по какой-либо характерной морфоструктуре. Стратосинузии представляют собой группировки, основой которых служат особи, образующие тот или иной ярус. Таким образом, ярус и стратосинузия являются понятиями одного плана.

Учитывая, что структурные части биогеоценоза во многом определяются структурой биогеоценоза, В.Н. Сукачев считает, что в биогеоценологии возможно применять термин синузия. Синузия биогеоценоза или биогеоценотическая синузия представляет также структурные части биогеоценоза, которые характеризуются особым составом и свойствами составляющих его компонентов и их особыми внутренними взаимовлияниями при сохранении все же единства биогеоценоза (Сукачев, 1964). Синузии в биогеоценозе часто занимают не все латеральное пространство, поэтому они относятся и к латеральным перекрывающимся элементам биогеоценоза. В биогеоценозе имеются включения, которые слагаются внутри консорций и, следовательно, не представляющие структурного элемента биогеоценоза, их предложено называть биогеоценотическими синузиями (Рафес, 1966).

К взаимоисключающим элементам структуры биогеоценоза, как уже отмечалось, относится парцелла. В пределах ареала биогеоценоза отдельные парцеллы могут быть представлены большим или

меньшим их количеством. По роли в общем строе и обмене биогеоценоза парцеллы дифференцируются на основные и дополняющие (Дылис, Уткин, Успенская, 1964; Дылис, 1969; Сахаров, 1950). Основные парцеллы занимают наибольшее пространство и создают основное направление обмена веществ и энергии. Дополняющие парцеллы составляют небольшую долю в биогеоценозическом метаболизме, занимают незначительную площадь и встречаются обычно небольшими пятнами.

Несмотря на то, что многие парцеллы в биогеоценозе четко обособлены, между ними наблюдается и глубокая органическая связь, благодаря которой, с одной стороны, создается единство и целостность биогеоценозов, а с другой – обеспечивается обособленность и единство самих парцелл (Дылис, 1969).

Достаточно яркие примеры расчленения пространственной структуры лесного биогеоценоза дает В.В. Мазинг (1973). Он также дает дифференциацию биогеоценоза по типам узоров морфоструктуры на радиальную, полосатую, ячеистую, островную, древовидную и сложную структуру, которая может создаваться из любых наборов простых микроструктур.

Классификация биогеоценозов по сравнению с другими экосистемами достигла значительных успехов. Основной классификационной единицей биогеоценозов является тип биогеоценозов. К типам биогеоценозов относятся конкретно существующие в природе биогеоценозы, однородные по всем компонентам – по взаимопониманию между биоценозом и биотопом, по внутрибиогеоценозическому и межбиогеоценозическому обмену веществом и энергией (Сукачев, 1974). На основании общих классификационных принципов типы биогеоценозов объединяются в таксономические единицы более высокого ранга – группы типов, подклассы, классы.

Как классификационная единица биогеоценозов употреблялась и ассоциация (Сукачев, 1972; Лавренко, 1959; Сукачев, Зон, 1961), т.е. тот же термин, который обозначает классификационную единицу биоценозов. С четким указанием на то, что ассоциация является не просто классификационной единицей сообщества, а именно классификационной единицей биогеоценозов, характеризует ассоциацию В.Н. Сукачев. "Растительная ассоциация является основной таксономической единицей в фитоценологии, объединяет все фитоценозы, однородно участвующие в аккумуляции и трансформации вещества и энергии на поверхности земли или точнее ее фитогеосферы. В связи с этим она характеризуется однородным видовым составом, однородной синузальной структурой и однородным составом факторов среды, влияющих на фитоценозический процесс" (Сукачев, 1961). Как видно из приведенного обзора, В.Н. Сукачев от ассоциации полностью перешел к типам биогеоценозов.

В одном ряду с биогеоценозической ассоциацией стоит, по-видимому, и фация (Gressly, 1839), являясь понятием геологическим, а не биогеоценозическим.

КАТЕННЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

Катенный уровень организации связан с биокатеной и абиотической средой биокатены. Основной единицей его, видимо, можно принять катену. Ареал определяется по границам распространения биокатены. В структуру катены входят биогеоценозы, которые ее составляют. К классификационным единицам катен, по-видимому, могут быть отнесены ассоциации.

БИОГЕОМНЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

Биогеом объединяет биом бассейна с абиотической средой ее обитания. Термин биом обсуждался ранее (стр. 35). Было показано, что он понимается всеми исследователями почти однозначно (Clements, 1916; Odum, 1959; Одум, 1975; Наумов, 1963, 1967; Valentine, 1968). Учитывая, что термин биом употребляется для определения совокупности жизни в определенном бассейне, т.е. в близкой трактовке к понятию биота (Майр, 1974), представляется, что биогеологическое объединение, связанное с биомом бассейна и его средой обитания (геомом), можно именовать термином биогеом. К этому понятию близки природные комплексы ландшафтоведов.

Ареал биогеома определяется рамками седиментационного бассейна. Под седиментационным бассейном здесь понимается совокупность всех условий осадконакопления и развития жизни в пределах сбалансированной системы.

Структура биогеома включает его катены, а значит и биогеоценозы. Классификационные единицы биогеомов практически не разработаны. Вся классификация биогеомов велась в основном на географической основе, а именно, на уровне ландшафтоведения.

1.2.4. ГЕОТЕМЫ

Все биологические объединения или экосистемы прошлых геологических эпох как бы захоронены в земной коре в виде твердых окаменевших масс – геологических тел. Они существуют также и в настоящее время в форме биокосных природных тел (Вернадский, 1926). Естественно, что древние экосистемы, био- и геосистемы, а также таксоны могут быть восстановлены только при анализе этих геологических тел. Поэтому, как представляется, понятие о геологических телах является одним из фундаментальных не только для геологов, но и для палеонтологов и требует хорошего специального термина. Таким термином, по-видимому, может быть "геотема". Этот термин является производным от греческого "ге" (земля) и "литос" (камень), по аналогии образования А.Н. Криштофовичем (1939, 1945) терминов эпейролита и эврилита, вместо которых он считал возможным принять слова "эпейротема" и эври-тема (Криштофович, 1959, стр. 356–357). Таким образом, полным написанием термина "геотема" является слово "геолитема", которое для большего звучания принимается в сокращенном виде.

Геотема – это естественное ископаемое тело любой формы и размеров, представленное скоплением минералов и органических остатков. Геотема органического происхождения это, например, раковина моллюска, полипник коралла, банка, биостром, биостелл, биогерм, риф; осадочного происхождения – гнездо, линза, слой, свита, комплекс, эвритема, эпейротема; магматического происхождения – жилы, трубки, штоки и т.д. Геотема формируются в результате развития экосистем и являются их производными. Так как каждая экосистема имеет определенные рамки своего развития, то, естественно, и сформированная ею геотема также ограничена определенными рамками. Границы геотем, таким образом, устанавливаются так же, как и у экосистем, по доминирующему признаку.

Понятие о геотемах нам важно еще и потому, что при ведении экосистемного анализа древних геологических эпох нельзя полностью отталкиваться от имеющихся в настоящее время стратиграфических подразделений как общего (планетарного), так и местного – регионального плана, а также от понятий типа порода-фация-формация. Все эти подразделения до сих пор не нашли единой трактовки и сами еще нуждаются в уточнениях.

Понятие о геотемах является, по всей вероятности, и фундаментальным при крупномасштабном геологическом картировании, так как многие геотема, как например, биогенного и магматического происхождения обязательно картируются, но не являются подразделениями современных стратиграфических схем, разрабатываемых для геологического картирования. Геотемный анализ, как представляется, является ключом к восстановлению геологических процессов и развития органического мира в прошлые геологические эпохи.

Приведенный краткий обзор типов и уровней организации, с которыми связан органический мир, показывает большое терминологическое разнообразие этого раздела науки, которое в общем для целей изучения древних организмов можно свести к минимуму, пользуясь определенными основными терминами и пояснительными словами к ним.

Этот обзор позволяет в какой-то степени систематизировать рассмотрение соответствующих биологических подразделений и биологических и биогеологических объединений, в которые входят табулаты, и показать, насколько это позволяет имеющийся материал, их объемы, изменчивость и развитие на примере одной из ископаемых групп кораллов. Он является также справочным разделом по терминологии, которой автор пользуется в работе.

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ ТАБУЛЯТ,
ИХ УСТАНОВЛЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ
(ВНУТРИВИДОВЫЕ КАТЕГОРИИ)**

Табуляты – колониальные морские животные и, естественно, их мельчайшей биологической единицей является колония. Установление всех остальных более высоких категорий и таксонов связано с особыми трудностями подборки и обработки исходного палеонтологического материала, хотя эту задачу во многом и облегчает то, что табуляты вели прикрепленный образ жизни. Благодаря этому в полевых условиях обычно не представляет особого труда восстановление прижизненного положения этих организмов, за исключением некоторых особых случаев.

Проведенное исследование табулят дает основу для выделения у них следующих внутривидовых подразделений и категорий: коло-

Таблица 2

Внутривидовые подразделения табулят и их определение

Категория	Определение
Колония	Совокупность соматически связанных зооидов, представляющая единое целое
Популяционное население	Совокупность колоний, живших (или живущих) одновременно в пределах непрерывного ареала, внутри которого осуществлялась панмиксия
Популяция	Совокупность популяционных населений, непрерывно развивающихся во времени
Популярий	Совокупность в пространстве и времени слабо изолированных популяций, в пределах которой наблюдается клинальная или волновая изменчивость
Подвид	Сильно изолированные в пространстве и времени популяции, популярии, потенциально способные скрещиваться, но в естественных условиях практически не скрещивающиеся и обладающие специфическим набором наследственных признаков
Вид	Совокупность популяций, популяриев, подвидов, потенциально способных скрещиваться. В естественных условиях среды разные виды биологически изолированы друг от друга

ния, популяционное поколение и население, популяция, мутант, популярий, подвид. Для большинства этих категорий, на основе литературных данных и конкретного фактического материала, даны операционные определения, которые, как представляется, характеризуют последовательно всю иерархическую гамму внутривидовых подразделений изучаемой ископаемой группы организмов (табл. 2).

II. 1. КОЛОНИЯ (ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ВРЕМЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ)

Колония представляет определенную и, в частности, низшую степень интеграции особей в индивид высшего порядка. Это определение, данное К.В. Беклемишевым (1964), полностью отвечает понятию колонии у табулят (Преображенский, 1974), где колония или зоон (полный организм) состоит из зооидов (неполных, усеченных организмов или организмоидов), являясь результатом их полной полимеризации (Заморский, 1972). Все зооиды обладают четко выраженной индивидуальностью. Они возникают бесполом путем и состоят в органической связи между собой. Между ними существует прижизненный обмен веществ. Поведение и обмен веществ и формообразование зооидов согласованы между собой и связаны системой корреляции.

Колонии табулят образованы обычно мономорфными зооидами. Представление о диморфизме у некоторых хализитид и гелиолитид (Buehler, 1955) носит явно дискуссионный характер. Принадлежность отдельных колоний с мономорфными зооидами к одному генотипу не вызывает сомнений. Благодаря этому изменчивость любых признаков колонии, какова бы она ни была, укладывается в рамки одного генотипа. В пределах колонии можно проследить, таким образом, генотипическую и модификационную изменчивость. Все признаки в колонии сводятся обычно к трем группам – качественные, количественные и мерические. В пределах колонии прослеживается также иногда сезонная и возрастная изменчивость. В настоящей работе большее внимание уделяется количественным и отчасти мерическим признакам, так как качественные признаки в пределах одного вида табулят обычно постоянны. Разделение генотипической и модификационной изменчивости у колоний на палеонтологическом материале крайне затруднено, тем более что практически все количественные признаки являются мультигенными. Несмотря на это, изучение изменчивости в одной колонии иногда позволяет судить, с какого типа изменчивостью мы имеем дело, о рамках изменчивости того или иного признака, о потенциальном запасе генотипической изменчивости и определять возможные рамки модификационной изменчивости.

Частоты распределения признаков показывают, что изменчивость любого признака в одной колонии обычно подчиняется нормальному или логарифмическому законам распределения. Это распределение изучалось неоднократно и обычно не вызывает у исследователей

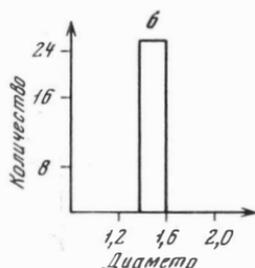
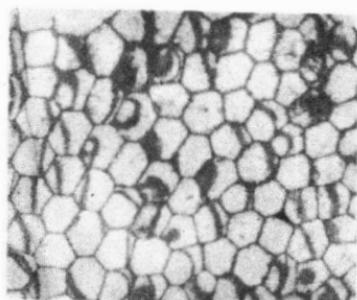


Рис. 1. *Favosites gothlandicus* Lam.

а - поперечный разрез колонии, $\times 4$, с полигональными, преимущественно шестигранными, равновеликими кораллитами, экз. С-491186, коповские слои малиновецкого горизонта Подолии (по Тесакову, 1971); б - распределение числа кораллитов у этого экземпляра по их диаметру. Изменчивость диаметра кораллитов практически отсутствует

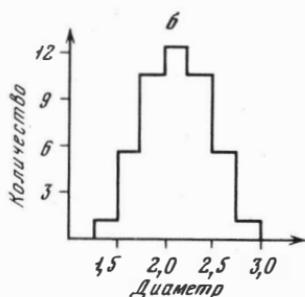
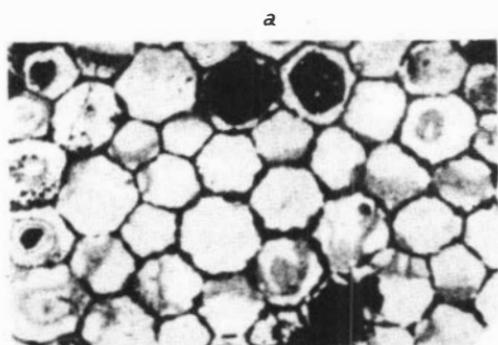


Рис. 2. *Squameofavosites bohemicus* (Ро́ста)

а - поперечный разрез колонии, $\times 4$, со слабо дифференцированными кораллитами, экз. Т-67911-4, р. Тайна у с. Целюев, тайновская свита (по Тесакову, 1971); б - распределение числа кораллитов у этого экземпляра по их диаметру. Изменчивость диаметра кораллитов отвечает закону нормального распределения

никаких сомнений, какие бы широкие вариации признаков сюда ни входили (Клааманн, 1964; Чудинова, 1971 и др.).

Вариация отдельных признаков в колонии может быть узкой либо очень широкой, что может объясняться наследственными или модификационными причинами. Так, в колониях с полигональными шестигранными кораллитами благодаря согообразному строению полипника кораллиты практически равновелики. Этот признак, безусловно, является наследственным во многих случаях, когда он контролируется способом почкования. А именно, равновеликость кораллитов связана непосредственно с базальным почкованием. Наглядным при-

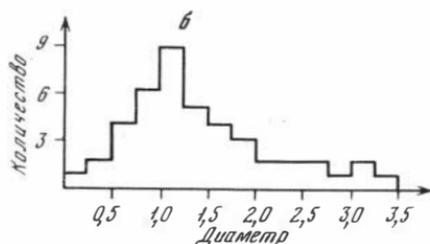
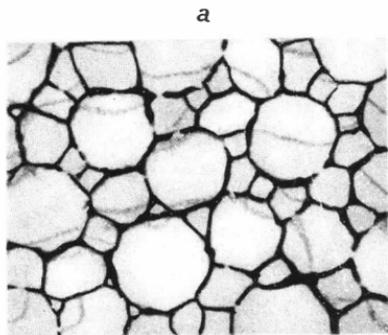


Рис. 3. *Favosites kozlowskii* Sok.

а – поперечный разрез колонии, $\times 4$, с сильно дифференцированными кораллитами, экз. 179/252, р. Днестр против с. Рухотин, средняя часть борщевского горизонта (по Тесакову, 1968); б – распределение числа кораллитов у этого экземпляра по их диаметру. Изменчивость диаметра кораллитов отвечает в общих чертах логарифмической кривой распределения

мером равновеликости кораллитов являются многие хализитиды и некоторые колонии фаюзитид. На рис. 1а показана колония *Favosites gothlandicus* Lam. с равновеликими кораллитами, а на рис. 1б – распределение в этой колонии числа кораллитов по их диаметру. Благодаря такому строению вариация диаметра кораллитов в этих колониях практически отсутствует. В колониях со слабой дифференциацией кораллитов (рис. 2а), т.е. у колоний с базальным и внутриколонийным способом размножения, вариация кораллитов различная, но кривая распределения этого признака обычно приближается к нормальной (рис. 2б). В колониях, обладающих сильно дифференцированными кораллитами, вариация их диаметра значительная (рис. 3а). Она определяется внутриколонийным способом почкования. Чем быстрее идет вегетативное размножение, тем пределы вариации диаметра кораллитов больше. Кроме того, при таком способе почкования кривая изменчивости больше приближается к логарифмической кривой с пологой большей вариантой (рис. 3б), а иногда даже с небольшим пиком в конце этой кривой. В колониях со средней дифференциацией кораллитов вариационная кривая приближается к нормальной. Этот анализ показывает, что при детальном изучении изменчивости даже по отдельным колониям можно установить те или иные закономерности в их развитии.

В отношении изменчивости количественных признаков табуляты являлись, по-видимому, одними из пластичных животных, с большим потенциальным запасом мультигенной изменчивости. Часто в одной колонии тот или иной признак может сильно варьировать либо оставаться практически неизменным. Особенно это часто наблюдается при сезонных изменениях в колонии. Так, к уровням светлых зон приурочена одна степень вариации признака, а к уровням

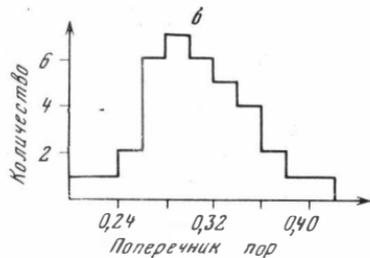
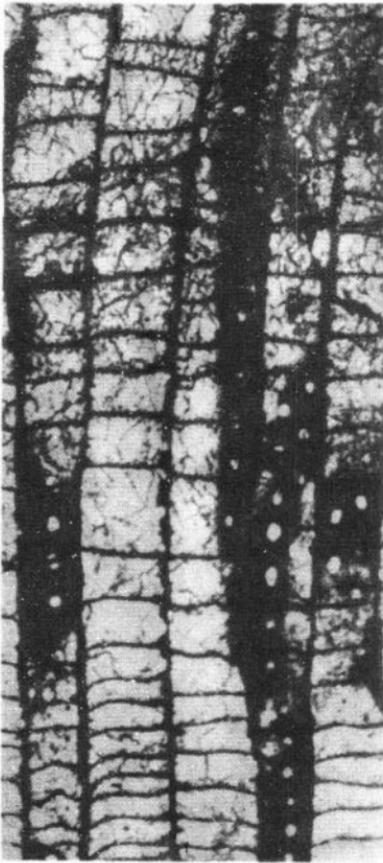


Рис. 4. Вариация поперечника пор в пределах одной колонии *Favosites gothlandicus* с диаметром кораллитов 2,8 мм. Поперечник пор колеблется от 0,18 до 0,43 мм, видно чередование крупных и мелких пор, более крупные поры приурочены к зоне с разреженными днищами. Одинаковые по ширине грани имеют один либо два ряда пор. Наряду с круглыми порами имеются эллипсоидальные
 а – экз. Т-65141-5, $\times 10$, р. Днестр у с. Сокол, коновские слои;
 б – нормальное распределение количества пор по поперечнику в пределах этой колонии

темных зон совершенно другая. Это в равной мере относится как к горизонтальным, так и к вертикальным скелетным элементам. Этот вид изменчивости, по-видимому, полностью является модификационным.

Широкую вариацию количественного признака можно показать на примере колонии *Favosites gothlandicus*, в пределах которой отмечается широкая вариация такого признака, как поперечник пор. На рис. 4а дан продольный разрез через колонию, на котором видны

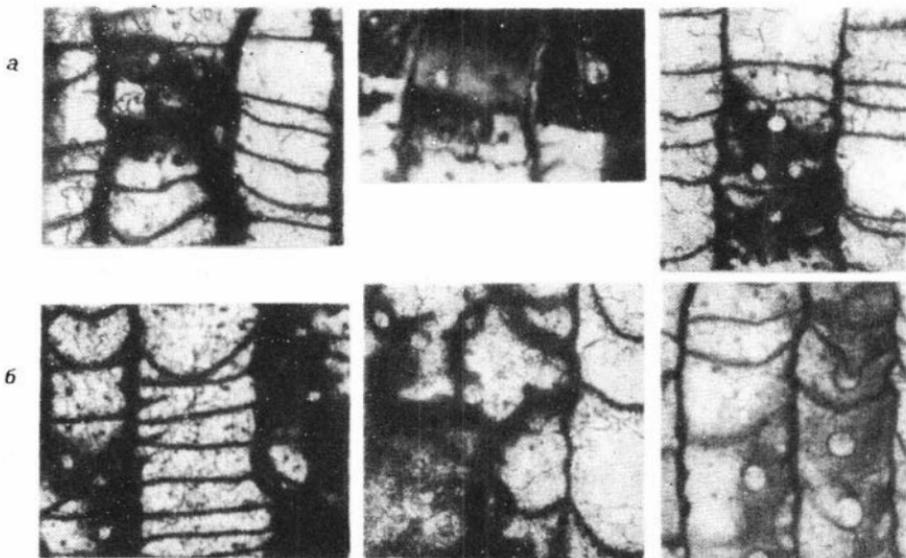


Рис. 5. Вариация поперечника пор в популяции *Favosites gothlandicus*, происходящей из коновских слоев Подолии, среди экземпляров с диаметром кораллитов 2,5 мм

а – вариация минимального поперечника пор: 1 – поперечник пор 0,13 мм, экз. Т-65112-3; 2 – поперечник пор 0,18 мм, экз. Т-5734а-1; 3 – поперечник пор 0,23 мм, экз. Т-5734а-2, $\times 10$;
 б – вариация максимального поперечника пор: 4 – поперечник пор 0,22 мм, экз. Т-6511-3; 5 – поперечник пор 0,31 мм, экз. Т-6534а-8; 6 – поперечник пор 0,40 мм, экз. Т-5734а-2, $\times 10$;
 в – распределение числа экземпляров по максимальному поперечнику пор в той же популяции среди экземпляров с максимальным диаметром кораллитов 2,5 мм

поры разного поперечного сечения. Иногда мелкие поры чередуются с крупными непосредственно, но чаще зонально. В зонах с разреженными днищами величина пор более значительная, чем в темных зонах со сближенными днищами. На рис. 4б показано нормальное распределение этого признака в пределах этой колонии. Как видно, поперечник пор здесь варьирует от 0,20 до 0,43 мм. Такая широкая вариация количественного признака в пределах одной колонии показывает, что в этой группе табулят установление видов по отдельным градиентам признаков является условным, тем более что и распределение минимальных, модальных и максимальных величин этого признака в разных колониях в пределах одной популяции также подчиняется нормальному закону распределения (рис. 5). На рис. 5а и 5б дана вариация признака по экземплярам, на рис. 5в приведена гистограмма распределения экземпляров по максимальному диаметру пор.

Имеются многочисленные колонии, в которых наблюдаются существенные отклонения от нормального распределения признаков. Таким примером может служить колония *Favosites (Mesofavosites) pinnatoides* Tes. Характерно, что в одной части колонии (рис. 6) диаметр кораллитов не превышает 1,0 мм, в другой же части диаметр кораллитов не снижается меньше 1,2 мм. В обеих частях колонии изменчивость диаметра кораллитов близка к нормальной. В первой части колонии диаметр колеблется от 0,7 до 1,0 мм с модальным диаметром 0,85 мм, а во второй — от 1,2 до 1,6 мм с модой 1,4 мм. Несмотря на такую вариацию признаков, между ними имеется полный разрыв в 0,3 мм. По правилам статистики такое несхождение признаков может свидетельствовать о возможной принадлежности двух этих групп к разным видам. Учитывая, что мы имеем дело с одной колонией, это предположение естественно отпадает. Кроме того, между этими двумя зонами имеется переходная зона, включающая кораллиты диаметром от 0,7 до 1,5 мм с модальным диаметром 1,2 мм. Это позволяет наметить непрерывный ряд изменчивости диаметра кораллитов в этой колонии и объяснить наличие двух зон с разными диаметрами кораллитов не генетическими, а модификационными факторами, влиявшими на фенотип.

Второй пример еще более наглядно иллюстрирует разницу в диаметре кораллитов в одной колонии (Тесаков, 1973б). Имеющаяся колония *Catenipora escharoides* Lam. характерна тем, что в ней разные цепи кораллитов обладают кораллитами разного диаметра (рис. 7). Притом цепочки, построенные мелкочаеистыми кораллитами, располагаются в пределах лагун, образованных цепями, состоящими из крупных кораллитов. Диаметр кораллитов в цепях с мелкими кораллитами колеблется в небольших пределах от 0,7 x 1,0 до 0,9 x 1,2 мм. Петли, сложенные крупными кораллитами, характеризуются изменением диаметра кораллитов от 1,8 x 2,0 до 2,0 x 2,7 мм. Постепенных переходов от мелких кораллитов до крупных нет, как это наблюдалось в случае с *F. (Mesofavosites) pinnatoides* Tes. Общая разница в диаметре кораллитов в разных

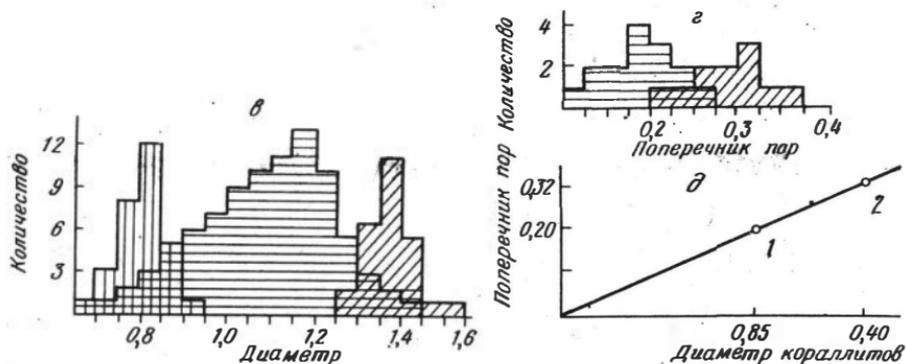
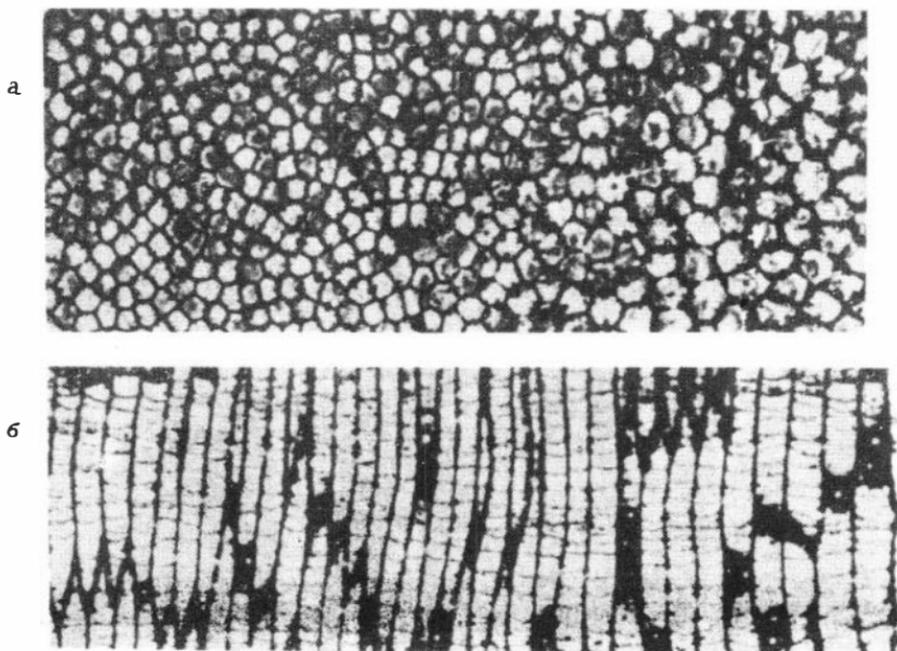


Рис. 6. Изменчивость диаметра кораллитов и пор в пределах одной колонии *Mesofavosites pinnatoides* Tes.

а – поперечный разрез, $\times 4$; б – продольный разрез, $\times 4$; в – распределение количества кораллитов по их диаметру для разных участков этой колонии: с мелкими кораллитами (левый участок), со средними кораллитами (центральный участок), с крупными кораллитами (правый участок). Вариации диаметра кораллитов в крайних участках имеют дискретный разрыв; в переходной зоне наблюдается непрерывная изменчивость; г – распределение количества кораллитов по поперечнику пор для разных участков этой колонии: с мелкими порами (левый участок), с крупными порами (правый участок). По всей колонии вариация поперечника пор непрерывна; д – прямая зависимость поперечника пор от диаметра кораллитов в пределах этой колонии. Поперечник пор увеличивается с возрастанием диаметра кораллитов

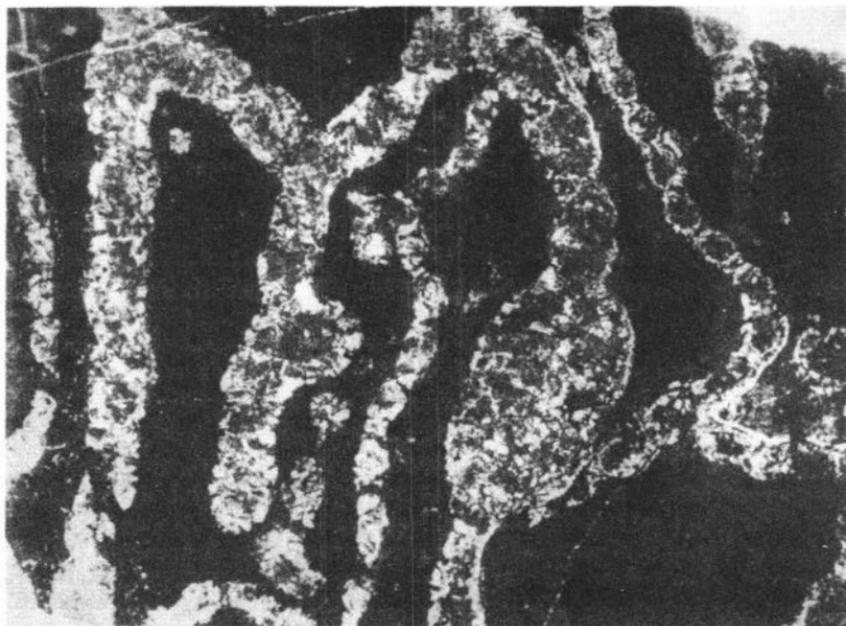
цепях составляет 2,5 раза. В пределах мелкоячеистых и крупноячеистых цепей наблюдается вариация диаметров кораллитов, отечающая нормальному распределению, разрыв же между большей вариантой диаметра кораллитов в мелкоячеистой цепи и меньшей вариантой в крупноячеистой цепи составляет 0,3 мм (рис. 7в). Цепи с мелкоячеистыми кораллитами почкуются от разных цепей, образованных крупными кораллитами на разных уровнях развития колонии, что хорошо видно на продольном сечении (рис. 7б). В процессе роста иногда возникает непосредственное срастание мелко- и крупноячеистых цепей.

Причины возникновения таких сочетаний кораллитов в пределах одной колонии остаются неясными, однако имеется факт наличия широкой фенотипической изменчивости двух порядков у представителей одного вида даже в пределах одной колонии в зависимости от условий обитания.

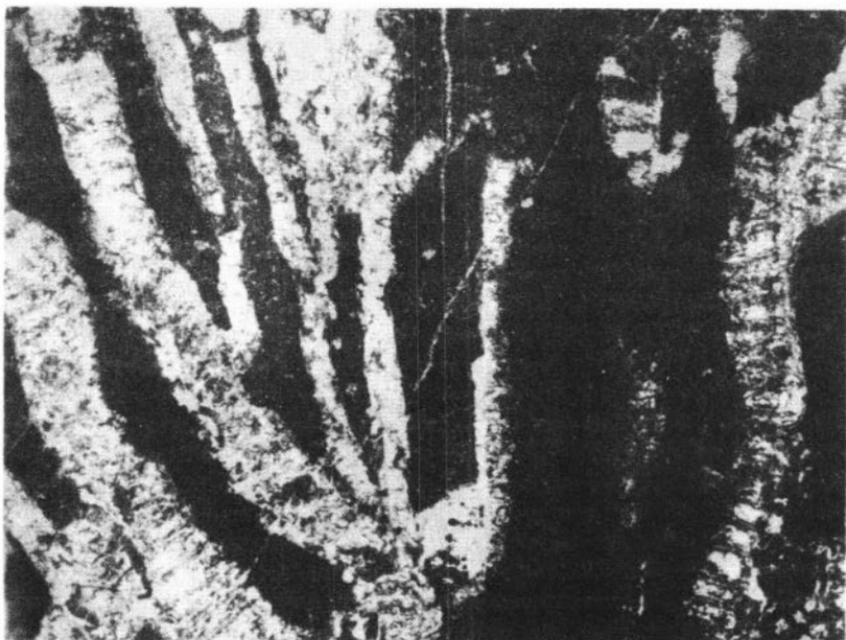
На фоне разной изменчивости в пределах одной колонии бывает важно установить корреляцию признаков, которая, как установлено, является такой же, как у двух колоний с разными диаметрами кораллитов, происходящих из одной популяции. Установление этих закономерностей на одной колонии является фактом неопровержимым, тогда как установление их по двум колониям нуждается еще в подтверждении, что обе эти колонии относятся к одному виду. Наглядным примером корреляции признаков в пределах одной колонии может служить отношение пор к диаметру кораллитов у *Favosites (Mesofavosites) pinnatoides* Tes. В этой колонии имеются две зоны (рис. 6а), с левой стороны – зона с мелкими кораллитами и справа – зона с крупными кораллитами. На рис. 6б видно, что поры в зоне с крупными кораллитами несколько крупнее, чем в зоне с мелкими кораллитами. Построенные гистограммы распределения признака (рис. 6г) показывают это различие, в зоне с мелкими кораллитами вариации поперечника пор от 0,10 до 0,25 мм, в зоне с крупными кораллитами – от 0,22 до 0,37 мм. Отношение поперечника пор к диаметру кораллитов (т.е. коэффициент пор) по модальным классам в той и другой зоне составляет 0,23, что соответствует прямой зависимости признаков. Наглядно эта зависимость показана на рис. 6д, где точка 1 отвечает отношению поперечника пор к диаметру кораллитов в зоне с мелкими кораллитами, а точка 2 – в зоне с крупными кораллитами. Приведенные примеры свидетельствуют о том, что изучение изменчивости в рамках одной колонии может иногда достаточно четко определить генотипическую и модификационную изменчивость, и, кроме того, они показывают, что в рамках одного генотипа у табулят могут наблюдаться различные рамки фенотипической изменчивости. Этот вывод будет играть существенную роль при анализе популяций.

Как уже отмечалось выше, некоторые табуляты имеют сезонную изменчивость (табл. I, фиг. 1). Истинная природа этих изменений пока окончательно не выяснена (Преображенский, 1967; Тесаков, 1971), но ясно, что эти явления чередуются между собой с доста-

a



6



точно равным интервалом времени, определяющимся периодом между двумя этапами вегетативного размножения колонии. В то же время можно полагать, что с концом одного этапа и началом другого этапа вегетативного размножения связан этап и полового размножения. Благодаря рассмотрению этих этапов можно достаточно точно, правда пока в относительном исчислении, определить продолжительность жизни колонии. Условно один такой цикл принято называть сезоном. В природе иногда встречаются колонии, живущие до 60 сезонов и, видимо, более. Детальное рассмотрение захоронения полусферических колоний показывает, что продолжительность жизни колонии зависит во многом от скорости и характера осадконакопления. Можно наметить три соотношения колонии с осадконакоплением.

1. Колония живет на твердом грунте, осадконакопления не происходит; колония свободно растет, осваивая прилежащее к ней пространство субстрата морского дна. В этом случае колонии, как правило, гибнут до или в самом начале осадконакопления, каким бы маломощным оно ни было. Это хорошо видно при рассмотрении соотношения краевых частей колонии и осадка. Уже первые слойки, прилегающие в торец колонии или несколько облегающие ее нижние боковые части, показывают, что колония была уже мертва в период их формирования. Дальнейшее захоронение мертвой колонии происходит постепенно, если осадконакопление медленное, либо быстро в случае быстрого осадконакопления. По характеру контактов колоний с осадком можно судить о наличии седиментационной паузы во время роста колоний, а по их строению довольно точно определять продолжительность таких пауз.

2. Колония живет во время периодического осадконакопления на мягком грунте, т.е. когда субстратом для колонии служат как

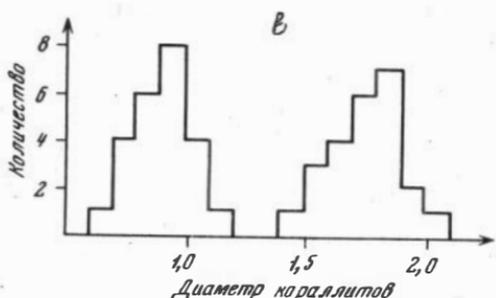


Рис. 7. Дискретная изменчивость диаметра кораллитов в одной колонии *Catenipora echaroides* Lam.

а – поперечное сечение, $\times 4$. Одни цепи кораллитов составлены из мелкочаеистых кораллитов, другие – из крупночаеистых. Иногда наблюдается вторичное смыкание цепей; б – продольное сечение, $\times 4$. Почкование мелкочаеистых кораллитов от крупночаеистых; в – распределение количества кораллитов по диаметру; слева для цепей с мелкими кораллитами, справа – с крупными. Между гистограммами имеется разрыв

бы несколько уровней. В этом случае нижние краевые части колонии погибают, засыпаясь осадком, колония вновь разрастается после временного прекращения осадконакопления. В этом случае можно определить скорость осадконакопления на данном участке в относительном времени, исчисляемом количеством сезонных зон колонии. Так, на табл. 1, фиг. 2 показана уплощенная колония *Tuvaelites hemisphericus*, рост которой связан с сезонным осадконакоплением. Здесь по высоте колонии определяется мощность осадка, накопившегося за четыре сезона роста колонии.

3. Колония растет на илистом грунте во время непрерывного осадконакопления. Форма таких колоний соответствует шляпе гриба или клина. Рост происходит вверх и в стороны с постепенным наползанием на вновь осажденный ил (табл. 1, фиг. 3). Скорость осадконакопления в этом случае соответствует скорости роста колонии.

При изучении единичных колоний можно сделать некоторые заключения, важные как для биологии, так и для стратиграфии. С биологических позиций необходимо изучение рамок генотипической и фенотипической модификационной изменчивости, и прежде всего представляет интерес — какие фенотипические изменения могут протекать в рамках одного генотипа. Эти наблюдения становятся особенно нужными при установлении в дальнейшем объема вида и корреляции признаков. По определенным экологическим типам колоний можно иногда достаточно точно проводить стратиграфические корреляции. По продолжительности жизни колоний и по соотношению ее с осадком важно также установление седиментационных пауз в пределах изучаемого биотопа. Это, хотя и косвенно, дает представление об общем времени накопления той или иной толщи, а также о самом процессе осадконакопления.

II. 2. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПОКОЛЕНИЕ И НАСЕЛЕНИЕ (ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ВРЕМЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ)

Поколение является вторым, более крупным, чем колония, подразделением табулят. Оно объединяет одновозрастных особей вида в определенный момент жизни популяции. Одновозрастность колоний табулят определяется по сезонным циклам, одновременность жизни — по нахождению на одной поверхности напластования, т.е. на одном уровне поверхности твердого дна бассейна. Таким образом, выделение поколений у табулят возможно только в том случае, если удастся установить на одной плоскости напластования одновозрастные колонии в прижизненном положении. Достоверные популяционные поколения обычно обнаруживаются только при быстром осадконакоплении, когда молодые колонии погребаются осадком без продолжения роста в следующий сезон. Многосезонные колонии с одинаковым количеством сезонов можно объединить в одно поколение только условно, так как неизвестны начало и конец жизни колонии.

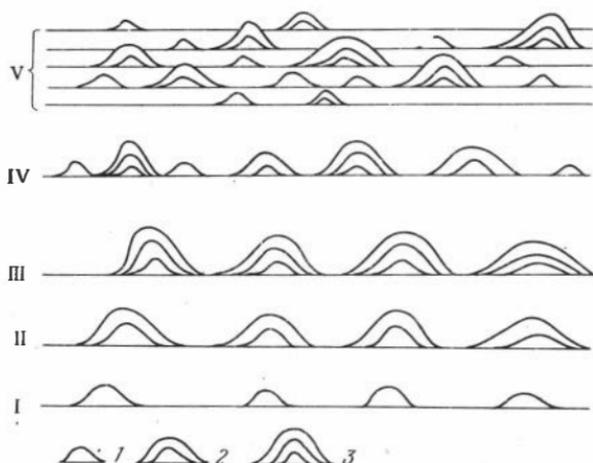


Рис. 8. Схема некоторых внутривидовых подразделений табулят. Горизонтальные линии - плоскости напластования (древнее дно), на которых обитали табуляты

1 - одно-, 2 - двух- и 3 - трехсезонные колонии табулят, I - одно-, II - двух- и III - трехсезонные поколения, IV - население, включающее три поколения, V - популяция

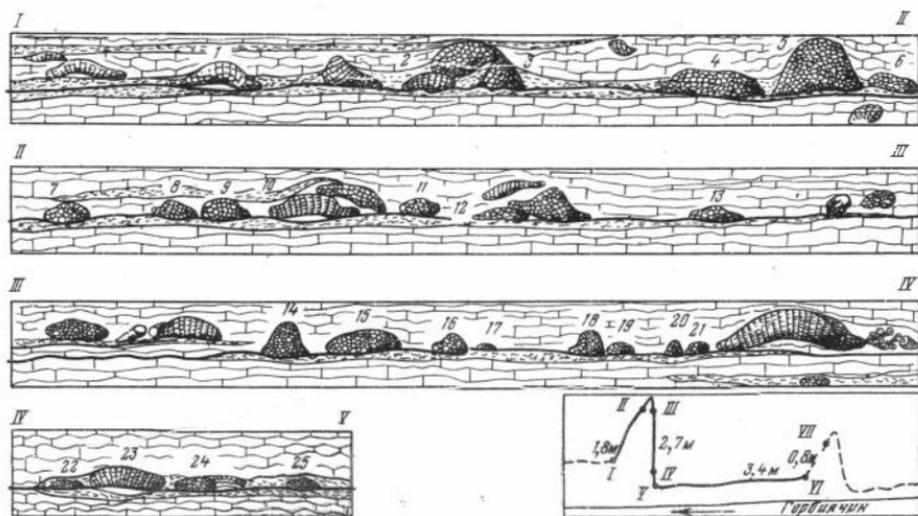


Рис. 9. Прерванный профиль одного населения *Favosites gothlandicus* Lam., представленного разносезонными и разноячеистыми колониями. Вскрыто в вертикальном срезе лландоверийских пород. Река Горбиячин, правый берег в 0,5 км ниже ручья Оленьего. Жирной сплошной линией по всему профилю показана плоскость напластования (древнее дно), сложенная глинисто-карбонатным и детритово-карбонатным илом. Полевая зарисовка А.Я. Бергера

В то же время установление разных поколений, хотя и условных, очень важно для прослеживания возрастной изменчивости, что ни в какой мере не может заменить изучение возрастной изменчивости на примере одной колонии. Популяционное поколение тесно связано с популяционным населением, так как население составляют отдельные поколения. Биологической границы, кроме сезонной, т.е. возрастной, между ними нет. Ввиду этого более четким биологическим подразделением является популяционное население. Методы изучения поколения и населения одни и те же, хотя, если есть возможность, прежде чем перейти к изучению населения, необходимо изучить всесторонне отдельные поколения.

Популяционное население составляют колонии одного вида, жившие в пределах ареала популяции в одно и то же время. На палеонтологическом материале популяционное население табулят объединяет все колонии вида в пределах ареала одной популяции, находящиеся на одной плоскости напластования (рис. 8). Выделение популяционных населений на примере табулят также бывает затруднено, так как среди колоний, расположенных на одной плоскости напластования, могут находиться колонии, жившие в разное время. Популяционное население может быть прослежено в естественных обнажениях как в разрезе, так и по плоскости напластования. Хорошим примером изученного в разрезе является население *Favosites gothlandicus* из силурийских отложений р. Горбиячин Сибирской платформы. Здесь (рис. 9) имеется четкий срез плоскости напластования, фиксируемой уплощенными линзами детритового известняка. Верхняя поверхность линз и поверхность напластования, соединяющая эти линзы, составляли в свое время устойчивое дно достаточно продолжительное время. За определенный период времени в этом геоценозе развивается масса колоний фавозитид. Плотность их так велика, что даже в срезе они располагаются друг о друга примерно на расстоянии 0,5–1,0 м. В выборе из 22 колоний, основания которых, без всякого сомнения, прикреплены к этой поверхности напластования, содержатся колонии *Favosites*. Проверка изменчивости признаков представителей этого рода показала, что все колонии, несмотря на разные диаметры кораллитов и поперечники пор, относятся к одному виду — *Favosites gothlandicus*. Практически в каждом разрезе, содержащем табулят, найдется несколько таких плоскостей напластования, чтобы взять большую выборку колоний, относящихся достоверно к одному популяционному населению.

Наглядная картина населений раскрывается только на хорошо отпрепарированных природой плоскостях напластования. Эти плоскости определяют обычно достаточно значительные приостановки в осадконакоплении и, естественно, содержат табулят в большом количестве. Характеристика такого материала дана при описании популяций.

II. 3. ПОПУЛЯЦИЯ

Популяция является основной эволюционной и биологической единицей вида. Понятие термина популяция в настоящее время очень широкое, и чтобы его ограничить, в каждом конкретном случае вводят определяющие слова. Так, Э. Майр (1968) их вводит не менее пятнадцати. Подобное мы находим и в других работах. Как уже отмечалось, в этой работе принимается определение популяции, данное Н.В. Тимофеевым-Ресовским (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Готов, 1973).

Это определение популяции удобно тем, что оно может быть применимо к животным и растениям с различной экологической и биологической структурой, кроме того, оно может использоваться и используется применительно к ископаемым организмам.

Табуляты являются вымершими животными, и естественно, что здесь мы имеем дело с ископаемой популяцией или палеопопуляцией хотя, по-видимому, нет никакой нужды в подобных случаях пользоваться этой приставкой, так же как все палеонтологи не пользуются термином палеовид. Популяция, приуроченная к определенному стратиграфическому интервалу, может называться стратиграфической. Обязательными условиями для стратиграфической популяции являются непрерывность ее географического ареала и непрерывность смены поколений в стратиграфической последовательности в пределах этого ареала. Географической границей палеопопуляции являются также места наличия давления изоляции. Нижняя хронологическая граница популяции определяется по моменту поселения основателя популяции в данной местности, а верхняя – по моменту перерыва в смене популяционных населений на всем географическом ареале (рис. 10).

Установление ископаемых популяций часто сопряжено с большими трудностями и, кроме того, для разных групп органического мира методы установления ископаемых популяций несомненно должны быть разные. Установление популяций табулят облегчается во многом тем, что табуляты являются прикрепленными организмами, благодаря чему всегда можно достоверно устанавливать их прижизненное положение, а значит их истинные географические и стратиграфические ареалы распространения. Основатели популяции – это обычно первые колонии вида, обнаруженные в разрезе после полного отсутствия колоний в нижележащих слоях, либо после стратиграфических перерывов. Верхняя возрастная граница определяется четко по полному исчезновению колоний этого вида в непрерывной смене популяционных населений или ограничивается стратиграфическим перерывом в изучаемой последовательности слоев. Латеральные границы также прослеживаются по непрерывному распространению колоний при изучении горизонтальных профилей пород. Нужно отметить, что эти общие представления иногда наталкиваются на непреодолимые трудности, благодаря которым бывает невозможно установить достоверно ту или иную границу.

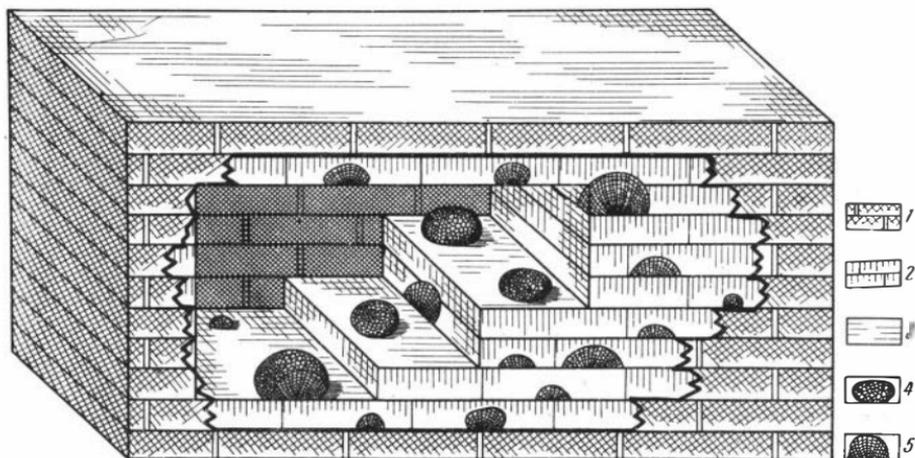


Рис. 10. Блок-диаграмма изолированной ископаемой популяции табулят, связанной с известняковым геозенозом. Изоляция обусловлена развитием доломитового геозеноза, неблагоприятного для существования вида

1 - доломиты, 2 - известняки, 3 - плоскости напластования, с которыми связаны кратковременные седиментационные паузы и развитие колоний, 4 - колонии табулят, 5 - колонии табулят в разрезе

Идеальным примером для демонстрации популяции у табулят, на котором могут быть показаны принимаемые наследственные внутрипопуляционные подразделения, их объемы и изменчивость в стратиграфической последовательности, является разрез, вскрытый на правом берегу р. Днестр, в с. Брага. Разрез расположен на косе длиной 300 м и шириной 50 м. В 1969 г. сильное наводнение снесло с косы весь гравий и песок, обнажив коренные породы в отпрепарированном природой виде. Несмотря на небольшую мощность (1 м), ценность разреза состоит в том, что он вскрывает породы по плоскостям напластования (рис. 11). Каждая плоскость напластования вскрыта на ширину от нескольких сантиметров до трех метров и простирается на десятки, а иногда и сотни метров. План центральной части косы, с которой был собран исходный материал, дан на рис. 12. Почти все колонии табулят находятся в прижизненном положении; перевернутые колонии редки и были отмечены особо.

Рассмотрение затронутого здесь вопроса велось на примере рода *Favosites* - единственного представителя фавозитид в данном разрезе. Кроме того, из табулят в разрезе имеются многочисленные альвеолитиды, хализитиды, гелиолитиды. Расселение колоний рода *Favosites* одиночно (рис. 13) со средней плотностью населения - одна колония на 1-2 м² или скоплениями типа банок (рис. 14). Для анализа поколений брались только те колонии, которые заведомо находились в прижизненном состоянии на одной

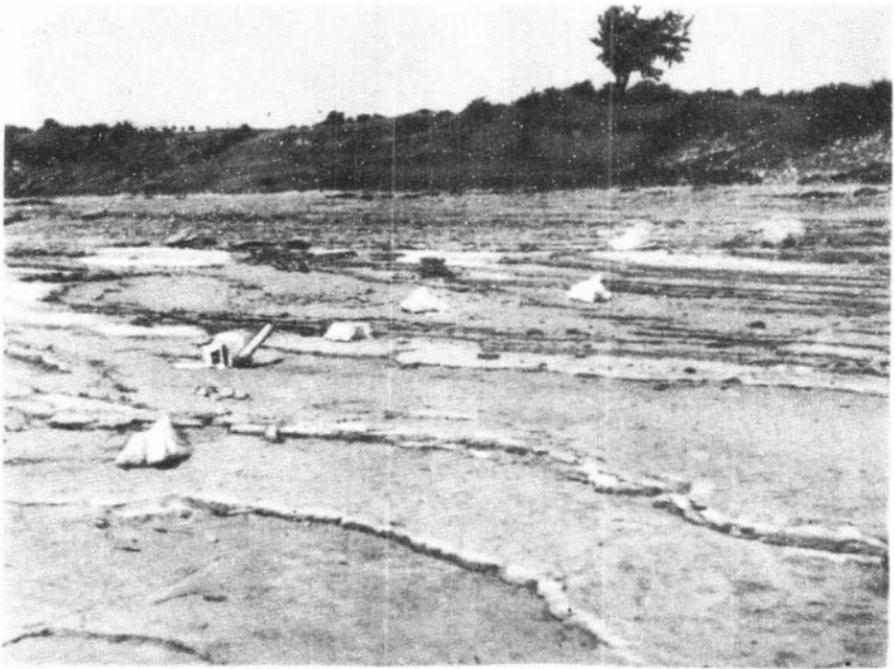


Рис. 11. Общий вид разреза косы р.Днепр в с.Брага. Хорошо видны отпрепарированные природой плоскости напластования (древнее твердое плоское дно бассейна). На поверхности напластования находятся многочисленные табуляты вида *Favosites gothlandicus* Lam. На плоскостях напластования лежат геологические мешочки с отображенными выборками популяционных населений этого вида

плоскости напластования. Интервал плоскостей напластования в стратиграфическом порядке не превышал 2–7 см. Между изученными плоскостями напластования обычно имеется один тонкий пластик, сложенный неслоистым глинистым известняком (результат непрерывного или почти непрерывного кратковременного осадконакопления). В таких пластиках захоронений табулят в прижизненном положении не наблюдалось (рис. 15). В некоторых участках осадконакопление происходило неравномерно, даже в пределах небольшой площади бассейна. Обычно пластики выклиниваются (рис. 15, плоскость 6а). В этих случаях они погребают, как правило, одно или двухсезонных табулят, в то время как на соседнем участке, еще не покрытом осадком, табуляты продолжали существовать. Такое чешуйчатое захоронение свидетельствует в пользу непрерывности смены отдельных поколений в стратиграфической последовательности.

Иногда природные условия не позволяли вести отбор материала с указанной детальностью. В этих случаях материал отбирался с поверхностей, разделенных между собой набором однородных плас-

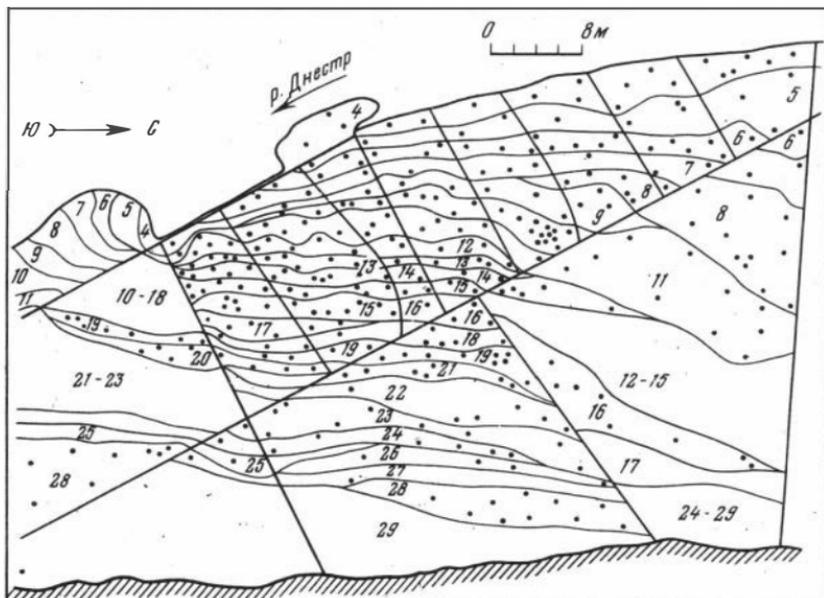


Рис. 12. План центральной части косы р. Днестр в с. Брага. Жирными линиями показана система трещин. Тонкими линиями показаны границы раздела отдельных поверхностей напластования (4-29). Точками показана плотность популяционных населений *Favosites gothlandicus*, приуроченных к разным плоскостям напластования

тиков с нечеткими внутри поверхностями напластования (рис. 15, пласт 22). На этих плоскостях напластования имеются табулаты с небольшой продолжительностью жизни колонии, что свидетельствует в пользу незначительных седиментационных пауз в период накопления осадков и также подтверждает непрерывное развитие табулят в этой местности. Таким образом, можно заключить, что мы имеем дело с разрезом, где поколения непрерывно сменяют друг друга в стратиграфической последовательности. Схематично такая смена поколений дана на рис. 15.

Рассматривая в разрезе смену поколений во времени, нетрудно установить пульсационную смену их численности, рассматриваемую в других группах органического мира как "волны жизни" (Четвериков, 1915) или "популяционные волны" (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969).

Ниже дается описание изменчивости изученной популяции *Favosites gothlandicus* из копанинского (лудловского) яруса, малиновецкого горизонта, гринчукских слоев Приднестровья, р. Днестр.

Изучение изменчивости велось по площадной выборке из отдельных популяционных населений. Всего из метрового разреза было изучено в расщипованном состоянии 330 колоний *Favosites gothlandicus*. Прежде всего, были составлены таблицы, в которые зане-

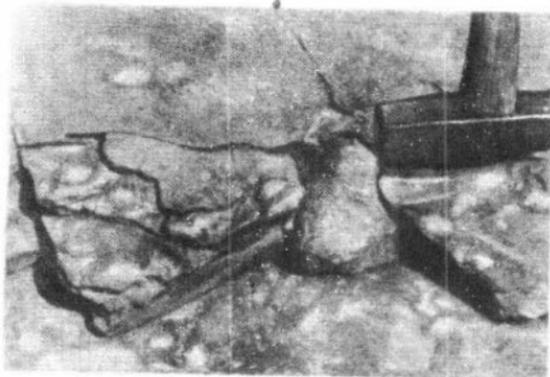


Рис. 13. Единично расположенная колоколовидная трехсезонная колония *Favosites gothlandicus*, находящаяся в прижизненном положении на поверхности напластования. Захоронение колонии происходило в несколько этапов, так как к колонии с боков примыкают несколько параллельных плоскостей напластования, которые свидетельствуют о поэтапном захоронении этой колонии

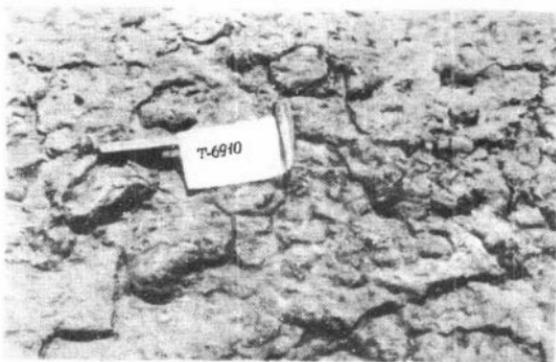


Рис. 14. Скопление (типа банки) на одной поверхности напластования колоний табулят и строматопорат в прижизненном положении. Поверхность напластования № 10

сены все данные о признаках. Анализ этих данных показал непрерывную изменчивость всех изученных признаков как в пределах отдельного населения, так и в пределах всей страгиграфической популяции. На рис. 16 показаны непрерывные ряды изменчивости (через 0,1 мм) диаметра кораллитов по отдельным населением. Несмотря на небольшое количество экземпляров, видно, что диаметр кораллитов меняется непрерывно. Вверху дано распределение числа экземпляров в популяции по этому признаку. На табл. II показан ряд изменчивости диаметра кораллитов в пределах изученной популяции. Рис. 17 показывает непрерывность изменения и нормаль-

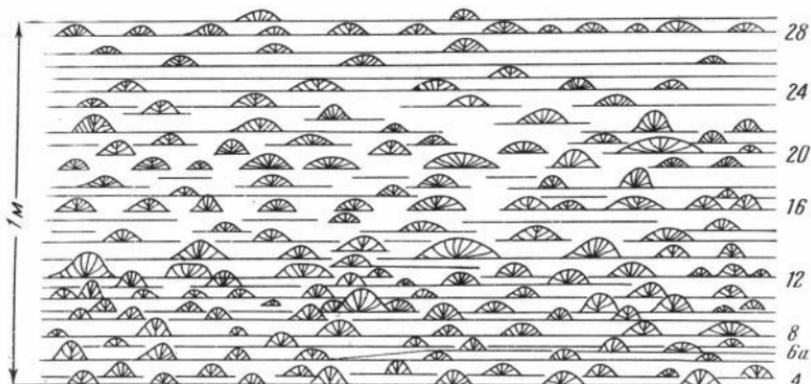


Рис. 15. Схематический рисунок, показывающий непрерывную смену популяционных населений в стратиграфической популяции *Favosites gothlandicus* Lam., происходящей из метрового прослоя глинистых известняков гринчукских слоев малиновецкого горизонта Подолии. Между плоскостями напластования (горизонтальные линии) находится неслоистый известняк, в процессе образования которого поселения табулят не происходило. Табуляты (полусферы на рисунке) поселялись на уплотненном грунте во время седиментационных пауз. Осадконакопление происходило спорадически на отдельных участках, вследствие чего населения табулят имели возможность непрерывного развития во времени

ное распределение экземпляров по девяти признакам как в пределах одного населения (рис. 17А), так и нескольких смежных населений (рис. 17Б). На табл. III даны крайние фенотипы, значительно отклоняющиеся от модального класса. Такая изменчивость количественных признаков, несомненно, свойственна одному виду, независимо от того, является ли она наследственной мультигенной (Гершкович, 1968; Дубинин, 1970) или лабильной модификационной (Шмальгаузен, 1968). Выделение каких-либо естественных биологических групп (таксонов) организмов в данной совокупности особей, по изученным признакам, не представляется возможным. Любое подразделение этих признаков на более дробные градации было бы искусственно. Кроме того, выделение здесь нескольких видов рода *Favosites* противоречило бы принципу исключения [принцип Гаузе (1937) – закон, согласно которому два вида с одинаковыми экологическими требованиями не могут существовать в одной области] или принципу конкретного исключения (Hardin, 1960), так как особи, находящиеся рядом на одной плоскости напластования, жили, без сомнения, в одинаковых экологических условиях.

В кораллитах некоторых колоний отмечается септа (табл. III, фиг. 5). Изучение изменчивости этого признака показало, что большинство таких колоний обладает спорадически появляющимися,

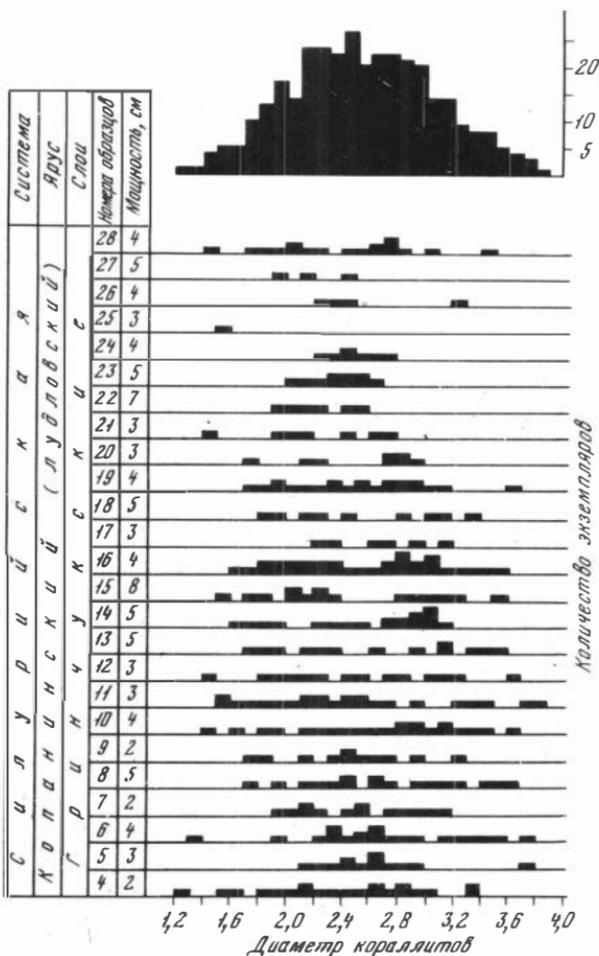


Рис. 16. Распределение числа экземпляров (по популяционным населением и общее) по модальному диаметру кораллитов стратиграфической популяции *Favosites gothlandicus* Lam., происходящей из метрового прослая гричучукских слоев малиновецкого горизонта Подолии. Мощность показывает толщину пластиков, на поверхностях напластования которых отбирались колонии (выборки из популяционных населений). Наглядно видна непрерывная изменчивость признака по отдельным популяционным населением и нормальное его распределение в пределах стратиграфической популяции

редкими, недоразвитыми септами. Септы, как правило, имеют срединную пластинку, подобную срединному шву стенки. Часто они искривлены либо имеют на концах вздутие. Колонии, у которых такие септы встречаются довольно часто (как это показано на рисунке), редки. Анализ биоценоза показывает, что эти колонии тесно связаны с типичными представителями *Favosites gothlandicus*,

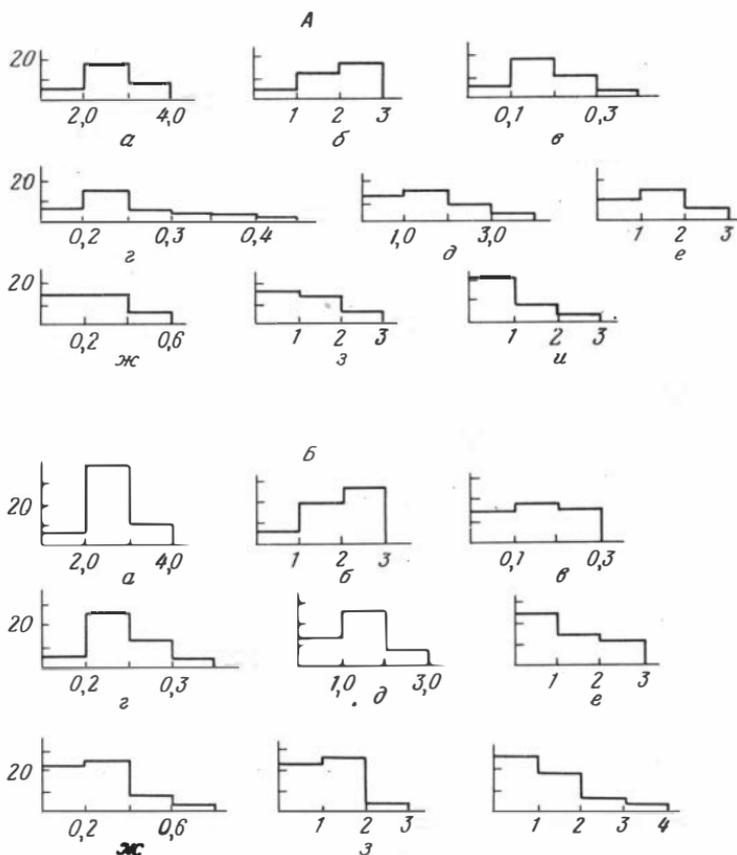


Рис. 17. Распределение числа экземпляров в одном населении (А, обр. Т-6916) и в трех последовательных населениях (Б, обр. Т-694, 5, 6) *Favosites gothlandicus*, происходящих из гринчукских слоев малиновецкого горизонта, по:

а - диаметру кораллитов (в мм), б - дифференциации кораллитов (1 - слабодифференцированные кораллиты, т.е. число граней кораллитов не превышает семи; 2 - среднедифференцированные кораллиты, число граней в кораллитах до девяти; 3 - сильнодифференцированные кораллиты, число граней в кораллитах свыше девяти (обычно десять или одиннадцать), в - толщине стенки (в мм), г - поперечнику пор (в мм), д - расстоянию между днищами (в мм), е - частоте шипиков (1 - шипики редко встречаются, 2 - шипики обычные, 3 - шипики встречаются часто), ж - длине шипиков (в мм), з - конфигурации днищ (1 - горизонтальные, 2 - горизонтальные и вогнутые, 3 - горизонтальные, вогнутые, аркообразные), и - количеству сезонных зон (1 - однозонные, 2 - двухзонные, 3 - трехзонные, 4 - четырехзонные)

в то же время появление этого признака, несомненно, наследственно. Исходя из этого, данное отклонение, по-видимому, нужно рассматривать как мутантную форму — *Favosites gothlandicus* mut. *septata* Tes.

Изученная стратиграфическая популяция *Favosites gothlandicus* обладает, как видно из приведенных данных, широкой фенотипической изменчивостью. Кораллиты дифференцированы по величине в различной степени, их модальный диаметр в разных колониях меняется от 1,2 до 3,8 мм. Стенка имеет толщину от 0,1 до 0,4 мм, поры — диаметр от 0,2 до 0,45 мм. Днища — горизонтальные, вогнутые или выпуклые — чередуются с интервалом от 0,1 до 4,0 мм. Шипики расположены часто либо отсутствуют. Длина их варьирует от 0,1 до 0,8 мм. Зональность в колониях иногда выражена хорошо, иногда отсутствует; модальный возраст колоний равен двум сезонам. Данный диагноз включает в себя диагнозы очень многих типологических видов этого рода, что будет показано далее.

III.3.1. ВРЕМЕННЫЕ И ЛАТЕРАЛЬНЫЕ ГРАНИЦЫ (ОСНОВАТЕЛИ, МИГРАЦИЯ)

Установление временных границ популяции или отдельных ее частей в определенных вертикальных стратиграфических разрезах обычно не представляет особых трудностей, помимо очень большой тщательности изучения разреза. При использовании всех известных методов стратиграфии и палеонтологии, прежде всего устанавливается непрерывность того или иного стратиграфического разреза.

В случае непрерывности разреза, т.е. непрерывного осадконакопления, на основе послынного изучения определяются естественные границы распространения в нем интересующего нас вида. Если в данной местности вид встречается в непрерывной последовательности населений только один раз — это и будет нижняя и верхняя граница распространенной здесь популяции этого вида. Наибольшую трудность представляют случаи, когда в стратиграфической последовательности мы наблюдаем у вида неоднократное давление изоляции — биотическое или абиотическое. К биотическим факторам здесь могут относиться такие, как смена биоценоза на данном биотопе, а к абиотическим — смена геоценоза, в котором не может существовать интересующий нас вид.

На установление границ популяции на палеонтологическом материале могут накладываться также чисто стратиграфические факторы. Это обычные стратиграфические перерывы с размывом осадочных пород, в которых ранее была захоронена изучаемая популяция. При перерывах популяция как бы временно мигрирует с данного биотопа, а через какое-то время может вновь возвратиться на прежнее место. В этих случаях в стратиграфической последовательности через определенный интервал вид появляется вторично или может появляться несколько раз. Благодаря этому латеральные границы палеопопуляций могут иметь самые причудливые контуры. Доказательства связей или разрывов на популяционном

уровне здесь можно искать только в изучении разрезов по простиранию. Непрерывное прослеживание пластов, содержащих популяцию по простиранию, показывает либо замыкание ареала распространения популяции, либо связи разрозненных в стратиграфической последовательности частей популяции, объединяя, таким образом, эти биологические подразделения в единое целое. Для того чтобы провести такое исследование, необходимо иметь послойный фациальный профиль всего бассейна или интересующей исследователя его части. Установление ареала популяции в полевых условиях, при разрозненности естественных выходов на дневную поверхность и при разной плотности поселений, связанной с биологическими законами существования биоценозов, крайне затруднено. В то же время установление полного объема палеопопуляций необходимо для изучения микроэволюционных процессов и внутривидовой изменчивости. В связи с этой проблемой накопление конкретных данных по миграции популяций табулят представляет достаточно большой интерес. Исследования по миграциям популяций, естественно, можно вести только в тех регионах или районах, где отложения хорошо вскрыты как по простиранию, так и вкрест простирания, и где имеется возможность достаточно полно восстановить картину осадконакопления и перехода биоценозов друг в друга.

Ниже дается пример миграции двух популяций табулят, находящихся в одном биоценозе, в сравнительно небольшой период времени и на небольшой территории, где происходит непрерывное их развитие на одних участках и затухание в развитии в других частях биотопа. В то же время дается и описание одной из популяций, в которую, по нашим представлениям, могут входить шесть ранее описанных видов (Тесаков, 1974б). Приводимые данные основываются на разрезе прижидольских отложений скальского горизонта рашковских слоев, вскрытом р. Днестр на участке полутора километров, начиная с верхней окраины с. Окопы вверх по течению реки.

В средней части обнажения, составляющего по мощности около 20 м, вскрывается пачка слоев (рис. 18), включающая из табулят кустистые колонии *Syringopora fascicularis* (L.) и массивные колонии *Favosites gothlandicus* Lam., представители которого из этого горизонта достаточно подробно описаны ранее (Тесаков, 1971). Описание *S. fascicularis* приведено ниже. Для рассмотрения миграции популяций обоих видов наибольший интерес представляют три возрастных уровня, к которым приурочены определенные типы пород.

Первый уровень (рис. 18, I; 19, I) связан с комковатыми известняками мощностью 0,3 м. Здесь широко представлены колонии *S. fascicularis*, которые наряду с известняками являются породобразующими. Колонии, как правило, находятся в прижизненном положении, только единичные из них захоронены в смешанном состоянии. Часто наблюдается нарастание одних колоний на другие. Колонии обычно полусферические и неполносферические, часто с клиновидным основанием. Послойное рассмотрение поселений по отдель-

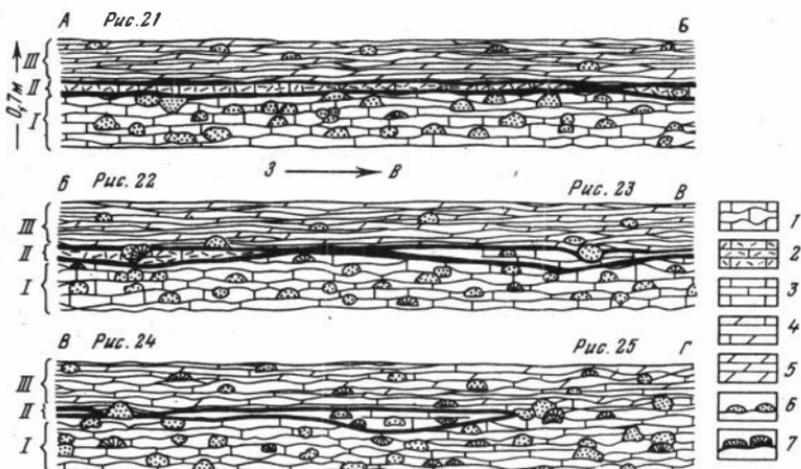


Рис. 18: Миграция во времени популяций *Syringopora fascicularis* и *Favosites gothlandicus* в пределах трех уровней осадконакопления. Часть разреза рашковских слоев скальского горизонта прижидольского яруса Подолии, вскрытого на левом берегу р. Днестр на протяжении 1,5 км непосредственно выше с. Окопы (А-Б-В-Г)

1 - известняки комковатые, 2 - известняки детритовые, 3 - известняки массивные, 4 - известняки глинистые, 5 - мергели, 6 - колонии *Syringopora fascicularis*, 7 - колонии *Favosites gothlandicus*. I - уровень комковатых известняков - сирингопоровая заросль по всей площади участка, II - уровень детритовых, массивных и глинистых известняков - популяции продолжают развиваться только в восточной части участка, III - уровень мергелей и глинистых известняков - в восточной части участка популяции развиваются непрерывно, постепенно мигрируя во времени на запад. Вверху над разрезом показаны участки, фотографии которых приведены на рис. 21-25

ным плоскостям напластования позволяет установить непрерывную смену населений этого вида, составляющих в данный период времени единую заросль в пределах всего рассматриваемого биотопа. Кроме колоний *S. fascicularis* в комковатых известняках встречены колонии *Favosites gothlandicus*, большинство из которых также захоронены в прижизненном положении. Наблюдается некоторая закономерность увеличения количества экземпляров *F. gothlandicus* с запада на восток. Таким образом, в табулятовом сообществе этого уровня, состоящем из двух популяций, абсолютным доминантом являлась *S. fascicularis*.

Широкое распространение комковатых (сгустковых) известняков с большим количеством глинистого материала в промежутках между плотными разностями пород свидетельствует в пользу достаточно рыхлого грунта. Это подтверждается также наличием в заросли

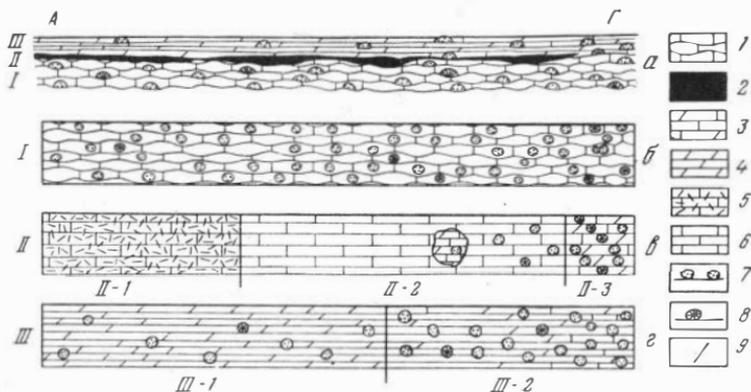


Рис. 19. Последовательное развитие по трем уровням популяций *Syringopora fascicularis* и *Favosites gothlandicus* в плане на участке выше с.Окопы

1 - комковатые известняки, 2 - детритовые и массивные известняки, 3 - глинистые известняки, 4 - мергели, 5 - детритовые известняки, 6 - массивные известняки, 7 - колонии *Syringopora fascicularis*, 8 - колонии *Favosites gothlandicus*, 9 - границы фациальных зон; а - общий вид разреза, б - уровень комковатых известняков - сирингопоровая заросль, в - уровень детритовых, массивных и глинистых известняков - развитие популяций идет только в восточной части участка, г - уровень мергелей и глинистых известняков - развитие популяций по всей площади участка, I - уровень комковатых известняков, II - уровень детритовых, массивных, глинистых известняков, II-1 - фациальная зона, связанная с детритовыми известняками, II-2 - фациальная зона, связанная с массивными известняками, II-3 - фациальная зона, связанная с глинистыми известняками - развитие популяций идет только в восточной части участка, III - уровень мергелей и глинистых известняков, III-1 - фациальная зона, связанная с развитием мергелей, III-2 - фациальная зона, связанная с развитием глинистых известняков - популяции развиваются на всем участке

неполносферических колоний с узкой зоной прикрепления и клиновидным основанием. Судя по кратковременности жизни большинства особей, осадконакопление на этом участке было практически непрерывным. Колонии погребались под уровень осадка, просуществовав обычно не более двух-четырех сезонов.

Развитие табулятового сообщества на первом уровне (рис. 19б) протекало, видимо, в условиях относительного мелководья (рис. 20, I). Постоянство геоценоза позволяло популяциям табулят стабильно занимать здесь значительные по площади поля относительно продолжительное время. Широкая однотипная непрерывная изменчивость всех признаков *S. fascicularis* в последовательных населенных, отвечающая логарифмически нормальному закону распределения, по-

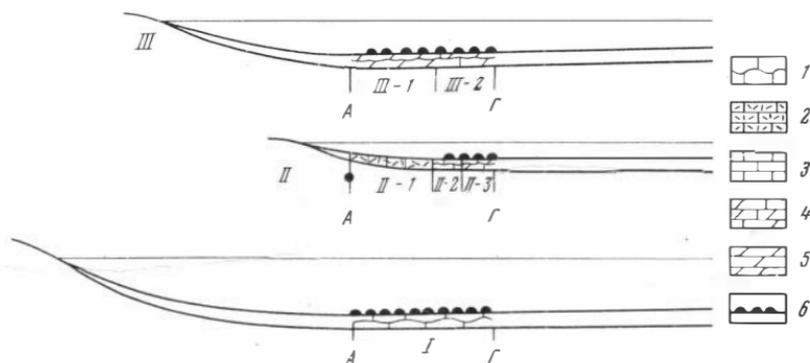


Рис. 20. Предполагаемое развитие бассейна на участке в районе с.Окопы. I – уровень развития комковатых известняков и сирингoporовой заросли – участок расположен в зоне относительного мелководья, II – уровень развития детритовых, массивных и глинистых известняков и развития популяций табулят только в восточной части участка – участок расположен в зоне крайнего мелководья (регрессия по сравнению с первым уровнем), III – уровень мергелей и глинистых известняков и развития популяций табулят по всей площади участка – участок расположен в зоне мелководья (небольшая трансгрессия по сравнению со вторым уровнем)

1 – известняки комковатые, 2 – известняки детритовые, 3 – известняки массивные, 4 – известняки глинистые, 5 – мергели, 6 – колонии кораллов

казывает, что заселение новых биотопов, сменяющих друг друга во времени, происходило за счет предшествующих поколений данной популяции, а не за счет миграции сюда личинок из других популяций.

Второй уровень (рис. 18, II; 19, II) связан с детритовыми известняками (в центральной части района) мощностью от 0 до 18 см и с глинистыми известняками (на востоке). Детритовые известняки образуют плотный прослой (рис. 21, II), содержащий массу мелких обломков органических остатков. Табуляты в этом прослое отсутствуют. К центральным районам детритовые известняки постепенно переходят в массивные. Мощность массивных известняков значительно варьирует. На некоторых участках они утончаются до 1–2 см либо вообще отсутствуют. На западе в массивных известняках табуляты переотложены, на востоке часть из них захоронены в прижизненном положении. В большинстве случаев колонии здесь средних размеров полусферической формы. В восточной части участка в глинистых известняках тафономическая характеристика и видовой состав табулят остаются неизменными по отношению к первому уровню.

В общем плане палеогеографической обстановки в это время намечается существенная перестройка. Зона относительного мелко-

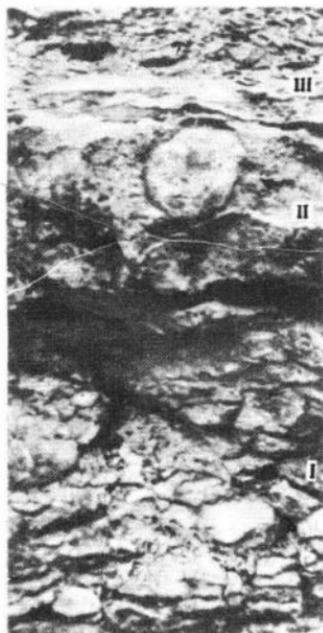
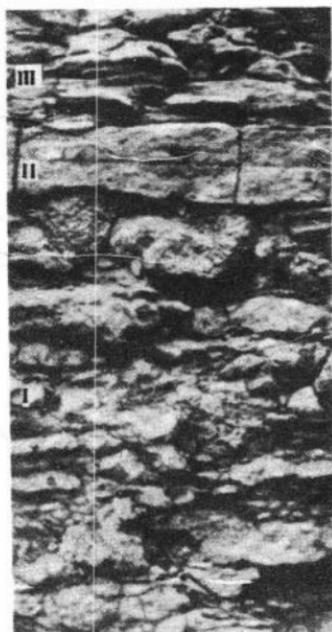


Рис. 21. Внизу (I) – уровень развития комковатых известняков и сирингопоровой заросли. В средней части (II) – уровень детритовых известняков, табуляты отсутствуют. Вверху (III) – уровень развития мергелей, табуляты отсутствуют в нижней части разреза

Рис. 22. Внизу (I) – уровень развития комковатых известняков и сирингопоровой заросли. В средней части (II) – уровень развития массивных известняков со слабым содержанием детрита и с переотложенными табулятами. Вверху (III) – уровень развития мергелей с редкими табулятами



Рис. 23. Внизу и в средней части (II) – уровень развития массивных известняков с переотложенными табулятами. Вверху (III) – уровень развития мергелей с редкими табулятами

вода сменяется (рис. 19, в, II-1; 20, II) зоной крайнего мелководья, где существование кораллов становится невозможным. Происходит как бы "запечатывание" популяций табулят (рис. 21, II) с замывом местообитания сиригопоровой заросли детритовым материалом. В центральную часть участка наряду с мелким детритом привносятся колонии *S. fascicularis*, *F. gothlandicus* и захороняются обычно в перевернутом положении (рис. 22, 23). Несколько восточнее, на чистых известковых илах наблюдается рассеянное расселение колоний этих видов. Наряду с коренным населением сюда также в большом количестве заносятся колонии с прилежащих биотопов. Кроме того, имеются небольшие площади, в пределах которых чистые карбонатные илы совсем не отлагались, и развитие популяций *S. fascicularis* и *F. gothlandicus* продолжается непрерывно без каких-либо изменений (рис. 24). В самых восточных частях участка, где массивные известняки фациально замещаются глинистыми известняками, развитие кораллов также не приостанавливается (рис. 25). Таким образом, если в западных частях изученной площади благодаря обмелению и, по-видимому, более активному гидродинамическому режиму популяции *S. fascicularis* и *F. gothlandicus* прекращают свое развитие, то в восточных частях они развиваются непрерывно.

Третий уровень (рис. 18, III; 19, III) связан с мергелями (на западе) и глинистыми известняками (на востоке). Мощность слоя около 0,5 м. По сравнению с первым уровнем развития табулят, соотношение колоний *Syringopora fascicularis* и *Favosites gothlandicus* остается прежним, хотя количество экземпляров этих видов резко снижается. В восточной части участка распределение колоний по разрезу равномерное. Здесь наблюдается непрерывная смена населений. На западе, в основании слоя, табуляты отсутствуют. Их распределение связано только со средней и особенно верхней частями слоя. Наблюдается также постепенное затухание расселения *F. gothlandicus* с востока на запад. Табуляты третьего уровня захоронены в прижизненном положении. Колонии мелкие, обычно неполносферические и полусферические.

Развитие сообщества табулят на третьем уровне (рис. 19, г, III) протекало, видимо, в условиях мелководья, причем на востоке, где отлагались глинистые известковые илы, условия для кораллов были значительно благоприятнее, чем на западе.

Подводя итог сделанным наблюдениям, можно заключить, что в рассматриваемое время на территории изученного участка бассейна существовало сообщество табулят, состоящее из двух популяций — *Syringopora fascicularis* и *Favosites gothlandicus*.

В первый период (рис. 18, I; 19, I; 20, I), благоприятный для развития кораллов, по всей площади участка развивалась в относительно мелководном бассейне заросль, представленная в основном популяцией *S. fascicularis*.

Во второй период (рис. 18, II; 19, II; 20, II) наблюдается обмеление бассейна, особенно в западной части участка. В крайнем мелководье западной части благодаря сильному воздействию на пло-

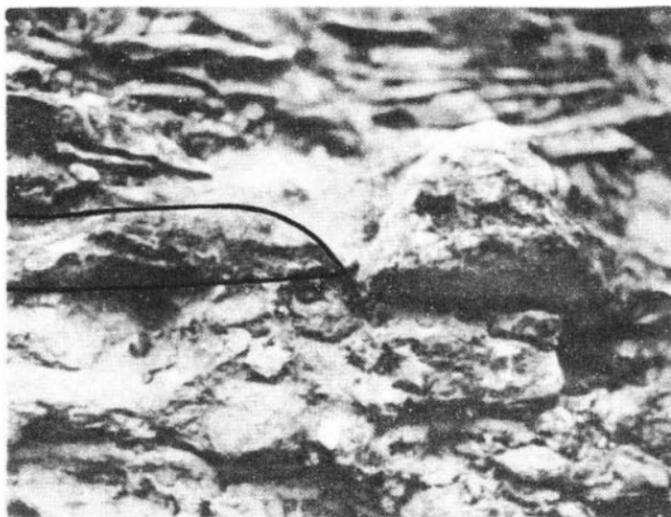


Рис. 24. Внизу (I) – уровень развития комковатых известняков и сирингопоровой заросли. В средней части (II) – прерывистый уровень развития массивных известняков и глинистых известняков с табулятами в прижизненном положении. Вверху (III) – уровень развития мергелей с редкими табулятами

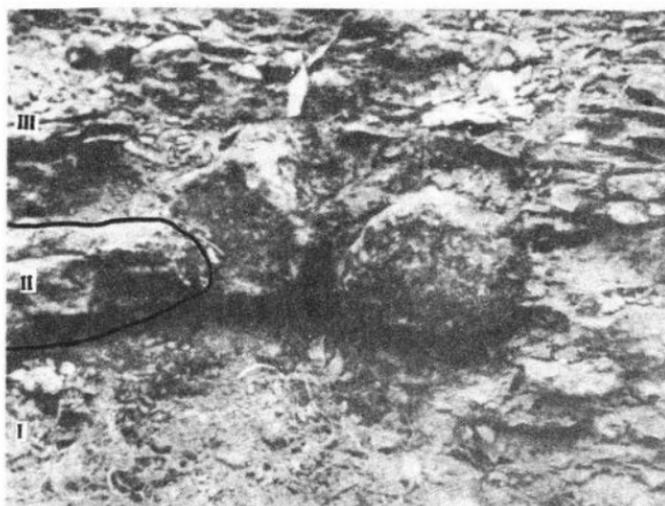


Рис. 25. Внизу (I) – уровень развития комковатых известняков и сирингопоровой заросли. В середине, слева (II) – уровень развития массивных известняков, справа (I–III) – уровень развития глинистых известняков и колоний табулят. Вверху (III) – уровень развития глинистых известняков и колоний табулят

ское подвижное дно гидродинамических процессов существование кораллов становится невозможным. В приборной зоне идет перемалывание органических остатков с накоплением детритового материала широкой полосой по всей зоне крайнего мелководья (рис. 19, в, II-1). В более глубоководной зоне восточной части участка (рис. 19, в, II-2, 3) развитие популяций табулят продолжается. Латеральная граница распространения популяций проходит примерно в средней части зоны II-2 (рис. 19, в, II-2). Она отмечается здесь по появлению отдельных колоний либо поселений типа банок.

В третий период (рис. 18, III; 19, III; 20, III) вновь происходит постепенное углубление бассейна, благодаря чему граница распространения популяций табулят постепенно смещается к западу. Таким образом, идет заселение новых адаптивных зон с расширением ареалов распространения популяций.

Детально рассмотренные материалы позволяют понять общую природу латеральных миграций популяций в бассейне с частой сменой батиметрических и гидродинамических режимов, а следовательно, и со сменой экологических обстановок. Временные разрывы между населенными одним видом, наблюдаемые в определенной стратиграфической последовательности, таким образом, еще не свидетельствуют о существовании здесь разных популяций. Для установления полного объема палеопопуляции с ее пульсирующим ареалом распространения необходимо вести изучение как по вертикали, так и по латерали, находя тем самым как бы мосты непрерывного развития популяции во времени. Ниже приводится описание изученной популяции *Syringopora fascicularis* (табл. IV), имеющей широкие вариации количественных показателей признаков, что позволило отнести к одному виду восемь типологических видов, выделяемых ранее в силуре Подолии на основании количественных признаков:

Syringopora fascicularis (Linnè), 1767; Чудинова, 1971, стр. 89, табл. XXIV, фиг. 3, 4.

Syringopora ferganensis Fomitchev, 1926; Чудинова, 1971, стр. 88, табл. XXIV, фиг. 1, 2, рис. 10.

Syringopora gorskii Tchernychev, 1937; Чудинова, 1971, стр. 84, табл. XXII, фиг. 5, 6; табл. XXIII, фиг. 1.

Syringopora schmidti Tchernychev, 1937; Чудинова, 1971, стр. 81, табл. XXII, фиг. 2, 4.

Syringopora novella Klaamann, 1961; Чудинова, 1971, стр. 67, рис. 1.

Syringopora multifaria Klaamann, 1962; Чудинова, 1971, стр. 67, табл. XIX, фиг. 1-7, рис. 2-4.

Syringopora blanda Klaamann, 1962; Чудинова, 1971, стр. 78, табл. XXII, фиг. 1, рис. 8.

Syringopora meandrica Tchudinova, 1971; Чудинова, 1971, стр. 85, табл. XXIII, фиг. 2, 3, рис. 9.

Лектотип-экз. 5725/152 (Чернышев, 1951, табл. XIX, фиг. 1-2). Избран И.И. Чудиновой, 1971, стр. 89. Кузбасс, д. Ариичева, верхний силур. Центральный геологический музей, г. Ленинград.

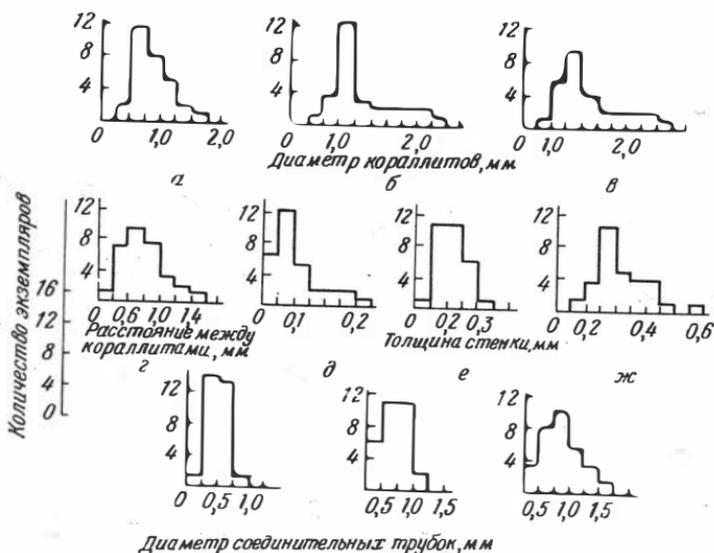


Рис. 26. Распределение количества экземпляров популяции *Syringopora fascicularis*:

а – по минимальному диаметру кораллитов, б – по модальному диаметру кораллитов, в – по максимальному диаметру кораллитов, г – по модальному расстоянию между кораллитами, д – по минимальной толщине стенки, е – по модальной толщине стенки, ж – по максимальной толщине стенки, з – по минимальному диаметру соединительных трубок, и – по модальному диаметру соединительных трубок, к – по максимальному диаметру соединительных трубок

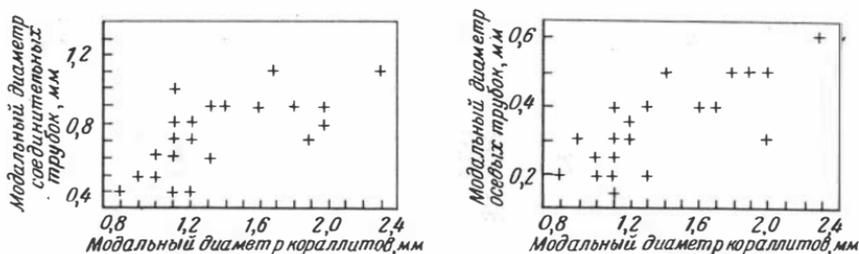


Рис. 27. Зависимость диаметра соединительных трубок от диаметра кораллитов по модальным величинам у подольской популяции *Syringopora fascicularis*

Рис. 28. Зависимость диаметра осевых трубок от диаметра кораллитов по модальным величинам у подольской популяции *Syringopora fascicularis*

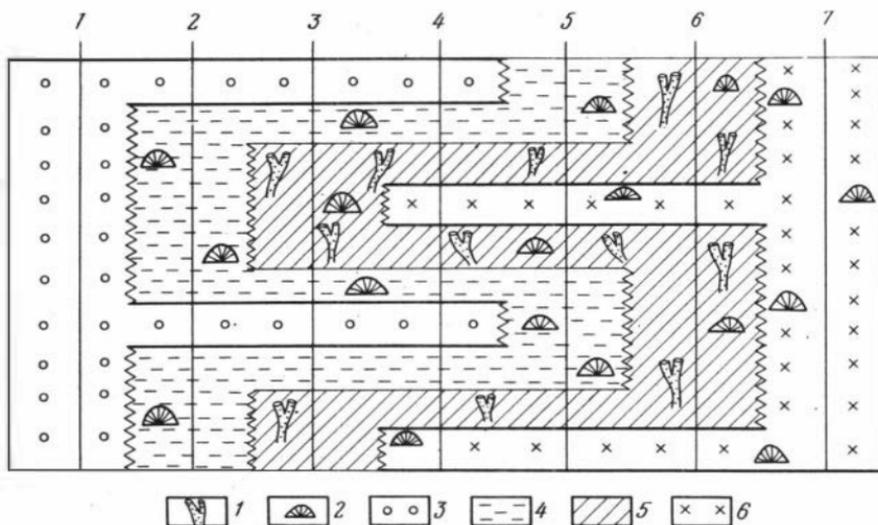


Рис. 29. Различный диапазон миграции популяций стенобионтных и эврибионтных табулят. Миграция популяций стенобионтных видов значительно больше, чем эврибионтных.

1 – стенобионтные виды фации мелкого моря, 2 – эврибионтные виды, 3 – лагунная фация, 4 – прибрежно-лагунная фация, 5 – фация мелкого моря, 6 – фация открытого моря

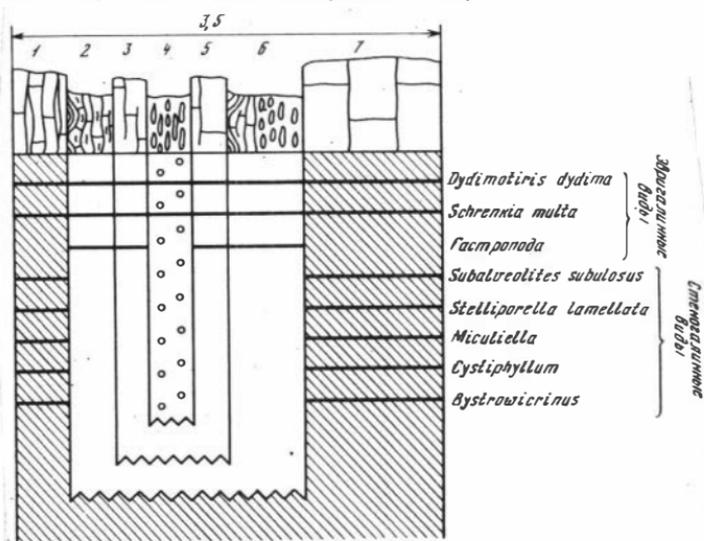


Рис. 30. Распределение стеногалинных и эвригалинных видов в разрезе венлока р.Курейки Штриховкой показано истинное и предполагаемое развитие сообщества определенной группы стеногалинных нормально-морских пилов. Кружками обозначены условия, близкие к лагунным

Таблица 3

Количественные показатели признаков (в мм) *Syringopora fascicularis*

Номер экземпляра	Диаметр кораллитов	Расстояние между кораллитами	Толщина стенок кораллитов
ПТ-7235/11-1	0,6-1,1-1,6	0-1,0-2,0	0,07-0,18-0,37
ПТ-7235/11-2	0,8-1,2-1,4	0-0,7-2,0	0,06-0,15-0,22
ПТ-7235/11-3	0,7-1,2-1,3	0-1,0-3,0	0,15-0,20-0,30
ПТ-7235/11-4	1,2-1,6-2,1	0-1,2-2,2	0,16-0,25-0,45
ПТ-7235/11-5	0,7-1,3-1,5	0-0,8-2,3	0,10-0,28-0,36
ПТ-7235/11-6	0,7-1,0-1,1	0-0,6-2,0	0,13-0,22-0,27
ПТ-7235/11-7	0,8-1,1-1,5	0-0,5-1,8	0,16-0,21-0,37
ПТ-7235/11-8	0,7-1,1-1,4	0-1,0-2,0	0,12-0,22-0,30
ПТ-7235/11-9	0,6-0,8-1,0	0-0,6-2,0	0,12-0,17-0,25
ПТ-7235/11-10	1,3-1,8-2,0	0-0,7-2,5	0,20-0,32-0,45
ПТ-7235/11-11	0,9-1,1-1,2	0-0,6-1,5	0,07-0,22-0,30
ПТ-7235/11-12	1,3-2,0-2,4	0-1,0-3,0	0,10-0,27-0,45
ПТ-7235/11-13	0,7-0,9-1,3	0-0,7-3,0	0,07-0,20-0,22
ПТ-7235/11-14	0,7-1,0-1,1	0-0,5-1,8	0,07-0,22-0,30
ПТ-7235/11-15	0,9-1,0-1,2	0-1,3-1,5	0,10-0,20-0,30
ПТ-7235/11-16	0,9-0,1-1,2	0-1,0-2,5	0,10-0,20-0,30
ПТ-7235/11-17	0,1-1,2-1,4	0-1,0-3,0	0,10-0,22-0,30
ПТ-7235/11-18	0,8-1,0-1,3	0-0,5-2,0	0,12-0,22-0,45
ПТ-7235/11-19	0,1-1,6-1,8	0-1,5-3,0	0,10-0,30-0,60
ПТ-7235/11-20	1,3-2,0-2,4	0-1,0-2,5	0,11-0,30-0,40
ПТ-7235/11-21	1,5-2,3-2,6	0-1,4-2,3	0,22-0,30-0,50
ПТ-7235/11-22	0,7-1,0-1,4	0-0,7-1,5	0,10-0,25-0,30
ПТ-7235/11-23	1,0-1,3-1,5	0-0,7-1,7	0,09-0,20-0,30
ПТ-7235/11-24	1,2-1,9-2,3	0-0,6-2,3	0,20-0,30-0,40
ПТ-7235/11-25	0,7-1,1-1,2	0-0,7-2,0	0,07-0,20-0,40
ПТ-7235/11-26	1,0-1,2-1,3	0-0,6-1,5	0,10-0,20-0,30
ПТ-7235/11-27	0,7-1,1-1,2	0-1,0-2,0	0,10-0,20-0,30
ПТ-7235/11-28	1,1-2,0-2,3	0-0,8-2,0	0,13-0,22-0,35
ПТ-7235/11-29	0,9-1,0-1,3	0-0,4-1,5	0,10-0,25-0,40
ПТ-7235/11-30	1,2-1,8-2,2	0-1,0-2,7	0,10-0,20-0,35

Колонии от уплощенных до неполносферических, небольших и средних размеров. Кораллиты трубковидные. Минимальный диаметр кораллитов колеблется в разных колониях от 0,6 до 1,8 мм с модальным классом 0,7-0,8 мм (рис. 26 а), модальный - от 0,8 до 2,4 с модальным классом 1,1-1,2 мм (рис. 26а,б) и максимальный - от 1,0 до 2,6 мм с модальным классом 1,3-1,4 мм (рис. 26 в). В каждой колонии имеются кораллиты, соприкасающиеся и в то же время отстоящие друг от друга на 1,5-3,0 мм. Обычно расстояние между ними варьирует от 0,4 до 1,5 мм при модальном классе для популяции 0,8 мм (рис. 26 г). Стенка ламеллярная. Минимальная толщина стенки в разных колониях от 0,06 до 0,22 мм при модальном классе 0,10 мм (рис. 26 д), модальная - от 0,15 до 0,32 мм при модальном классе для популяции 0,20-0,25 мм (рис. 26 е) и максимальная - от 0,20 до 0,60 при модальном классе 0,3 мм (рис. 26 ж). Соединительные трубки хорошо развиты. Их диаметр колеблется: минимальный - от 0,2 до 0,8 мм (рис. 26 з), модальный - от 0,4 до 1,1 мм (рис. 26 и), максимальный - от 0,5 до

популяции, происходящей из ранковских слоев Подолни

Диаметр соединительных трубок	Расстояние между соединительными трубками	Расстояние между днищами	Диаметр осевой трубки	Длина шипиков	Количество шипиков
0,5-0,8-1,1	0,3-1,7-3,5	0,1-0,3-0,5	0,3-0,4-0,5	0,2	Среднее
0,7-0,8-1,0	0,3-1,5-6,0	0,1-0,3-0,5	0,2-0,3-0,4	0,1	Среднее
0,5-0,7-0,9	0,4-1,5-1,5	0,1-0,2-0,3	0,2-0,3-0,5	0,2	Среднее
0,8-0,9-1,3	0,3-1,0-4,0	0,1-0,3-0,5	0,3-0,4-0,6	0,2	Много
0,5-0,6-0,7	0,3-2,0-3,0	0,1-0,2-0,4	0,1-0,2-0,4	0,1	Среднее
0,6	0,4-1,0-3,0	0,1-0,2-0,3	0,1-0,2-0,3	0,1	Среднее
0,7-0,8-1,0	0,3-0,9-2,7	0,1-0,2-0,5	0,2	0,1	Среднее
0,6-0,7-0,9	0,3-1,0-3,0	0,1-0,3-0,5	0,1-0,2-0,3	0,1	Среднее
0,3-0,4-0,5	0,2-0,7-1,5	0,1-0,2-0,4	0,1-0,2-0,3	0,1	Среднее
0,7-1,1-1,7	0,3-1,2-4,5	0,1-0,3-1,0	0,3-0,4-0,5	0,2	Много
0,7-1,0-1,4	0,3-1,5-5,0	0,1-0,2-0,3	0,3	0,1	Мало
0,6-0,9-1,2	0,1-1,5-?	0,1-0,3-0,5	0,2-0,3-0,4	0,3	Среднее
0,4-0,5-0,7	?-1,7-3,0	0,1-0,2-0,4	0,2-0,3-0,4	0,1	Мало
0,3-0,5-0,6	0,7	0,1-0,2-0,4	0,1-0,2-0,3	0,1	Мало
0,3-0,7-0,8	0,3-1,5-2,5	0,1-0,3-0,9	0,2-0,3-0,4	0,1	Среднее
0,3-0,4-0,5	0,3-1,5-2,0	0,1-0,2-0,3	0,2-0,3-0,4	0,1	Среднее
0,2-0,4-0,6	0,0-1,3-2,5	0,2-0,3-0,4	0,2-0,3-0,4	0,1	Мало
0,3-0,7-0,9	0,2-1,5-3,0	0,1-0,2-0,3	0,2-0,3-0,4	0,1	Среднее
0,7-0,9-1,2	0,2-3,0-7,5	0,1-0,4-1,0	0,3-0,4-0,6	0,2	Много
0,7-0,8-1,0	0,3-1,5-?	0,1-0,3-1,2	0,4-0,5-0,7	0,4	Много
0,7-1,1-1,3	0,5-1,5-4,0	0,1-0,5-0,9	0,4-0,6-0,8	0,3	Много
0,5-0,6-0,7	0,0-1,5-2,0	0,1-0,3-1,0	0,3	0,1	Среднее
0,5-0,7-0,9	0,4-1,7-6,0	0,1-0,3-0,6	0,4	0,1	Среднее
0,3-0,7-1,0	0,4-2,0-5,0	0,1-0,5-1,0	0,3-0,5-0,7	0,3	Много
0,4	?	0,1-0,2-0,3	0,2-0,3-0,4	0,1	Мало
0,6-0,8-1,0	0,3-1,8-6,5	0,1-0,3-0,5	0,2-0,3-0,4	0,3	Много
0,3-0,6-0,8	0,3-1,5-2,5	0,1-0,3-0,5	0,3	0,2	Среднее
0,6-0,9-1,2	0,3-2,0-3,5	0,1-0,3-0,8	0,3-0,5-0,7	0,3	Много
0,5-0,6-0,7	0,3-1,0-3,0	0,1-0,4-0,6	0,3	0,1	Мало
0,7-0,9-1,2	0,5-2,0-6,0	0,1-0,5-1,5	0,4-0,5-0,7	0,2	Среднее

1,7 мм (рис. 26, к). Расстояние между соединительными трубками минимальное – от 0 до 0,5 мм, модальное – 0,7-3,0 мм и максимальное – от 1,5 до 6,0 мм. Днища обычные для рода, вогнутые, с осевой трубкой. Расстояние между ними варьирует от 0,1 до 1,5 мм. Диаметр осевой трубки: минимальный – от 0,1 до 0,4 мм, модальный – от 0,2 до 0,6 мм и максимальный – от 0,3 до 0,8 мм. Шипики развиты во всех колониях. В некоторых из них они многочисленны и длинные, в других – короткие и редкие.

Для популяции характерна прямая зависимость между диаметром кораллитов и диаметром соединенных трубок (рис. 27), а также между диаметром кораллитов и диаметром осевых трубок (рис. 28).

Изменчивость количественных показателей в пределах изученной популяции основана на выборке из 30 экземпляров, взятой из первого уровня комковатых известняков. Основные показатели даны в табл. 3, общие вариации признаков и их модальные величины указаны при описании.

Таблица 4

Вариация количественных показателей признаков (в мм) происходящей из рашковских слоев скальского горизонта определявшихся ранее в Подолии

Название	Диаметр кораллитов	Расстояние между кораллитами	Толщина стенок кораллитов
Изученная популяция			
<i>S. fascicularis</i>	0,6–2,6	0,0–3,0	0,06–0,60
<i>S. blanda</i>	1,6–2,3	0,2–2,5	0,12–0,30
<i>S. fascicularis</i>	0,5–1,0	0,1–2,0	0,10–0,20
<i>S. ferganensis</i>	0,9–1,5	0,2–1,5	0,10–0,20
<i>S. gorskyi</i>	0,8–1,2	0,2–1,2	0,10–0,20
<i>S. meandrica</i>	1,3–1,8	0,1–1,0	0,10–0,20
<i>S. multifera</i>	1,3–2,0	0,5–3,0	0,14–0,40
<i>S. novella</i>	1,8–2,2	1,0–2,0	0,12–0,20
<i>S. schmidtii</i>	1,0–1,5	–	0,08–0,30

Как показано в табл. 4, вариация количественных показателей всех ранее указанных в Подолии видов сирингопор (см. синонимистику) не выходит за рамки изменчивости признаков у изученной популяции. Благодаря этому названия всех восьми "видов" являются синонимами. В задачу этого исследования не входила полная ревизия видов сирингопор, поэтому здесь рассмотрены только виды, распространенные в Подольском бассейне, откуда происходит изученный фактический материал. Вообще же *Syringopora fascicularis* известна из силурийских отложений в пределах всех континентов.

Миграция популяций, видимо, свойственна очень многим видам. Ей особенно подвержены стеногалинные виды. Эвригалинные виды мигрируют значительно меньше и занимают большие возрастные диапазоны, так как, несмотря на смену физико-географических условий, эти виды продолжают существовать на прежних биотопах. Наглядно это видно на приведенной теоретической схеме (рис. 29), показывающей миграцию нескольких видов, приуроченных к определенным физико-географическим обстановкам, при частых миграциях береговой линии моря, а значит и частых сменах физико-географических обстановок на определенных участках.

Так, эвригалинный вид распространен практически во всех зонах, исключая лагуну. Он встречается в полной стратиграфической последовательности разрезов 5–7. Мигрирует только в случаях развития лагуны в определенное время на части площади (разрезы 2–4) и полностью отсутствует в лагунной зоне (разрез 1). Вид же, приу-

в изученной популяции *Syringopora fascicularis* (L.),
 пржидольского яруса и восьми типологических видов,

Диаметр соединительных трубок	Расстояние между соединительными трубками	Расстояние между днищами	Диаметр осевых трубок	Количество шпиков
0,2-1,7	0,0-7,5	0,1-1,5	0,1-0,8	Мало-много
0,7-1,0	0,5-5,0	-	0,4-0,6	Много
0,4-0,6	0,5-3,0	-	-	Мало-много
0,4-0,8	0,3-3,0	0,2-0,8	0,2-0,5	Много
0,4-0,6	0,5-2,0	-	0,3	Мало-много
0,8-1,0	0,8-3,0	0,2-0,8	0,3-0,5	Много
0,7-1,0	0,5-5,0	0,2-0,8	0,3-0,5	Много
0,7-0,8	1,0-3,0	-	0,4-0,5	Много
0,6-1,0	1,0-3,0	-	0,3-0,5	Мало-много

роченный к фашии мелкого моря, мигрирует при такой смене фашиальных зон практически непрерывно, вслед за своей фашией. Представляется, что при установлении непрерывной миграции все особи, связанные непрерывной последовательностью смены поколений, можно относить к одной популяции, а не делить эту последовательность на разные популяции, как это предлагается Ньелом (Майр, 1971, стр. 60). Такой подход в изучении позволяет иногда даже по одному или нескольким разрезам делать предположения о путях миграций популяций или целых сообществ, а также о биоценологических связях, что невозможно было бы сделать без таких посылок. Примером такого анализа может служить часть разреза венлокских отложений, представленных на р. Курейке, изученных нами при комплексных исследованиях большой литолого-палеонтологической группы (рис. 30).

Первый и седьмой слои разреза содержат определенное сообщество стеногалинных организмов. Все слои (от 1 до 7) включают такие эвригалинные виды, как *Ditymotheris dydima* и *Schrenkia multa*, и, кроме того, только в слоях 2-3 и 5-6 в большом количестве отмечаются гастроподы. Рассмотрение этих сообществ показывает, что виды из слоя 1 и слоя 7 полностью идентичны, благодаря чему имеется полное основание полагать, что их прерывистое развитие в разрезе не что иное, как результат миграции фашии и вместе с ними миграции популяций отдельных видов, развивающихся непрерывно в соседнем районе. Правильность этого предположения под-

тверждает и тот факт, что при полевых исследованиях вначале в слоях 1 и 7 был установлен разный набор органических остатков. Большое сходство литолого-фациальных комплексов и нескольких общих видов послужило толчком к переизучению распределения фауны в этих слоях. В конечном итоге здесь была доказана полная идентичность комплексов органических остатков, что позволяет предполагать миграцию фаций и единого нормального морского сообщества по предлагаемой схеме (см. рис. 29). Зная, таким образом, специфику существования вида по миграции популяций, можно иногда устанавливать направления смен фациальных зон, береговых линий или батиметрических отметок.

II. 3. 2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КОЛОНИЙ И ТИПЫ ПОСЕЛЕНИЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Колонии табулят в пределах популяции распределены неравномерно. Эта неравномерность выражается как в густоте расселений колоний в разных частях ареала популяции (рассеянные расселения), так и в расселении их обособленными группами (островная структура).

При рассеянном расселении частота расположения колоний зависит от разных экологических факторов и от конкурентоспособности вида на определенном биотопе. В случае малой конкурентоспособности вида или неблагоприятных условий среды обитания колонии в популяции распределены рассеянно и только местами могут образовывать небольшие сгущения типа банок. При рассеянном распределении колонии обычно расположены друг от друга на значительном расстоянии. В сгущениях же типа банок они находятся на очень близких расстояниях друг от друга.

Островная структура популяции в основном зависит от грунтов. Так как табуляты являются прикрепленными организмами, их место обитания приурочено обычно к твердому дну, в окнах же с рыхлыми грунтами они, как правило, не селятся. Островная структура популяции создается также в случаях групповых заселений биотопа популяциями разных видов, когда участки, заселенные группой организмов одного вида, чередуются с участками, заселенными группами организмов других видов.

В случаях достаточной густоты доминирующей популяции и в зависимости от ее жизненных форм могут различаться следующие три типа поселений: поля, заросли, луга.

Табулятовое поле — это поселение, в которое входят популяционные населения с массивным сложением колоний и обычно полусферическими или близкими к ним формами полипняков. Наиболее характерны для табулятовых полей популяции фавозитид и других кораллов, обладающих массивным полусферическим полипняком, например, коралловое поле, представленное популяцией *Favosites gothlandicus*. Для силурийского времени такие поселения, доминантом которых является этот вид, очень характерны.

Табулятовая заросль — это поселение на широких площадях или ограниченных участках, представленное толстокустистыми и ветвистыми колониями, обычно средних и крупных размеров. Заросли часто образуют и цепочечные колонии с разомкнутыми цепочками. Типичными представителями зарослей являются тамнопориды и синрингопориды. Захороняются заросли, как правило, в прижизненном положении, но обычно с большим процентом поваленных форм.

Табулятовый луг — это поселение на широких площадях или на ограниченных участках, представленное массовым скоплением тонковетвистых колоний. Диаметр ветвей, как правило, не превышает 5 мм, а высота редко достигает 10–15 см. Характерными представителями табулятовых лугов являются стриатопориды. Табулятовые луга характерны для широких площадей мелководья и особенно широко они распространены около биогермов и рифовых построек. Тонкие веточки колоний редко захороняются в прижизненном положении, при захоронении они обычно обламываются, захороняясь в горизонтальном положении. Иногда они ориентируются длинными осями, показывая направление преимущественных течений.

Табулятовые поля, заросли и луга, распространенные на широких площадях при непрерывной смене в стратиграфической последовательности, достаточно продолжительное время образуют органогенные постройки, обычно именуемые биостромами. В случае моновидовых поселений, имеющих островную структуру, при долговременной их смене образуются органогенные постройки типа биогермов. Об органогенных постройках будет сказано более подробно при обсуждении биологических и биогеологических объединений, так как в их создании участвует обычно целый комплекс организмов и окружающих их абиотических факторов.

II. 3. 3. ПРИЗНАКИ (КАЧЕСТВЕННЫЕ, КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ, МЕРИЧЕСКИЕ, ОТНОСИТЕЛЬНЫЕ), ИХ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И КОРРЕЛЯЦИОННЫЕ СВЯЗИ

У табулят, как и у всех организмов, различают качественные, количественные и мерические признаки. Таксономическая оценка этих признаков до настоящего времени обычно сводилась к тому, что качественные признаки определяли ранг рода, а количественные и мерические являлись признаками видовыми. При такой трактовке вариация количественных и мерических признаков в одной колонии считается нормальным биологическим явлением. В то же время на основании градаций тех же самых признаков выделяют виды, в которые входят колонии с определенным набором этих признаков, независимо от того, составляют ли колонии по этим признакам непрерывные ряды или являются дискретными. Объемы выделяемых видов зависят от исходного материала либо от представления автора по объему вида. Таким образом, при выделении видов заранее задаются определенные параметры количественных и мерических признаков. Чтобы избежать этого, нужно иметь доста-

точно большой фактический материал, который подтвердил бы широкую изменчивость разных признаков в пределах вида.

В настоящее время биология, генетика, экология и палеонтология уже имеют значительный запас информации для объяснения тех или иных вариаций количественных и мерических признаков. По качественным дискретным признакам каждая особь может четко относиться к определенному фенотипу. Несмотря на то, что фенотип создается всем комплексом генов, конкретные качественные признаки зависят обычно только от одной или нескольких пар генов. Поэтому внешние условия среды оказывают только слабое влияние на имеющиеся фенотипические различия, а вариация качественных признаков в одной популяции практически отсутствует.

По количественным же признакам особи в популяции составляют непрерывный фенотипический ряд с множеством градаций. Поэтому по этим признакам в одной популяции нельзя выделять какие-либо естественные биологические подразделения.

В противоположность качественным дискретным признакам количественные признаки являются, как правило, мультигенными (Гершкович, 1968). Это обозначает, что каждый количественный признак определяется большим числом пар генов. Каждая пара проявляет небольшой фенотипический эффект, на который действуют одновременно и внешние условия среды. Поэтому в некоторых случаях внешние условия среды могут оказать большее воздействие на какой-либо количественный или мерический признак, чем все гены, взятые поодиночке. Хорошим примером воздействия среды на такой мультигенный признак, как размер кораллитов, является разный диаметр кораллитов в пределах одной колонии, где общая вариация диаметра кораллитов контролируется генетическим фондом, а разная степень вариации в различных частях колонии — внешними условиями среды.

Генетикой установлено также, что вариабельность количественного признака зависит от числа гетерозиготных полигенов. Чем больше число гетерозиготных полигенов, тем вариация признака меньше. В случае большого количества генов приблизительное представление об их числе дает степень изменчивости фенотипа относительно среднего. Чем больше квадратическое отклонение, тем меньше число генов, определяющих данный признак.

При установлении широких вариаций диаметра кораллитов у представителей одного и того же вида для характеристики видовых и внутривидовых категорий большое значение приобретают относительные величины тех или иных количественных показателей признаков. В связи с этим предлагается введение коэффициентов для однозначного понимания относительных величин — толщины стенок, величины поперечников пор, длины септальных образований, величин расстояния между порами и днищами (Тесаков, 1971а).

Коэффициенты рассчитываются относительно для всех признаков. Они равны отношению абсолютной величины того или иного из вышеуказанных признаков к абсолютной величине диаметра кораллитов.

Предлагаемые ниже градации выбраны с учетом практики описания табулят. Если толщина стенки менее 0,1 диаметра кораллитов, стенка считается тонкой; от 0,1 до 0,2 – средней толщины; от 0,2 до 0,3 – толстая и от 0,3 до 0,5 – очень толстая. Поры мелкие, если поперечник пор меньше 0,1 диаметра кораллитов; средней величины – от 0,1 до 0,2; крупные – от 0,2 до 0,3 и очень крупные – от 0,3 до 0,5. Септальные образования короткие, если их длина менее 0,1 диаметра кораллитов; средней длины – от 0,1 до 0,2; длинные – от 0,2 до 0,3 и очень длинные – от 0,3 и более. Если расстояние между порами, а также днищами менее 0,5 диаметра кораллитов, считается, что поры и днища расположены часто; от 0,5 до 1,0 – со средней частотой; от 1,0 до 1,5 – редко; более 1,5 – очень редко.

Приводимый ниже пример показывает, что два экземпляра, имеющие разные абсолютные величины признаков, по относительным величинам совершенно идентичны. Так, если у первого экземпляра диаметр кораллитов равен 2,0 мм, у второго – 4,0 мм, а толщина стенок соответственно 0,1 и 0,2 мм, то коэффициенты толщины стенок как у первого, так и у второго экземпляра равны 0,05.

Использование коэффициентов позволяет с большей достоверностью обосновать внутривидовую изменчивость в рядах форм, имеющих разные абсолютные величины количественных показателей, но обладающих одинаковыми относительными величинами. Изучение и сопоставление относительных признаков дает возможность выяснения корреляционных связей между признаками. В настоящее время таких связей у видов табулят выявлено еще мало.

Как показывает изучение, вариация количественных признаков может быть в пределах популяции очень большой (Тесаков, 1968). Ниже дается для примера, видимо, одна из самых широких у табулят вариаций диаметра кораллитов и поперечника пор, а также показана прямая корреляционная связь между этими признаками у *Favosites gothlandicus* из фландоверийских отложений Сибирской платформы (Тесаков, 1973а). Характерно, что здесь колонии вида обладают постоянством всех количественных признаков, за исключением диаметра кораллитов и поперечника пор. Колонии полусферические, кораллиты призматические, среднедифференцированные (с небольшой вариацией), стенки прямые, тонкие, поры круглые и несколько эллипсоидальные, расположены в один-три вертикальных ряда по граням кораллитов, шипики короткие, тонкие, игловидные, немногочисленные, днища горизонтальные и слабо вогнутые, располагаются с интервалом, не превышающим диаметр кораллитов, структура стенки ламеллярная.

Сочетание указанных признаков дает возможность при помощи простейших биометрических методов провести анализ изменчивости особей в популяции, не прибегая к многомерным системам по корреляции всех признаков, и на фоне достаточно стабильных признаков показать широкую изменчивость в одной популяции диаметра кораллитов и поперечника пор.

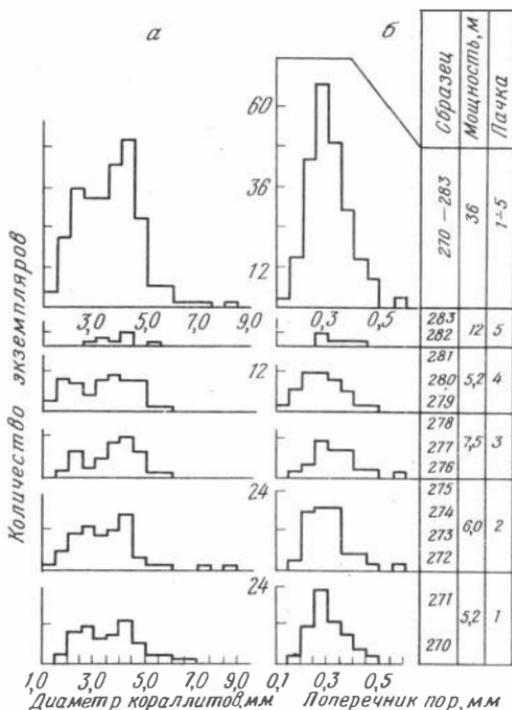


Рис. 33. Распределение количества экземпляров *Favosites gothlandicus* по максимальному диаметру кораллитов (а) и поперечнику пор (б) в выборках из пяти последовательных пачек толщи известняков с различным количеством терригенного материала, разрез р. Левый Омнутах

Частота встречаемости по разрезу колоний *Favosites gothlandicus* позволяет установить непрерывную смену поколений вида, начиная с момента заселения им территории северо-запада Сибирской платформы в конце среднего лландовери почти до конца позднего лландовери. Ряд промежуточных разрезов, а также общность признаков в выборках из одновозрастных слоев этих разрезов позволяют говорить о непрерывности распространения *Favosites gothlandicus* в пределах северо-запада платформы. Непрерывность географического ареала вида и смены поколений в пределах территории свидетельствуют о возможности существования здесь одной широкой стратиграфической популяции, которую следует рассматривать как неделимую с биологической точки зрения. В крайнем случае здесь мы имеем дело с популяционным континуумом слабо изолированных популяций, т.е. с популярием.

Исследование этой популяции велось по отдельным выборкам из монофациальных слоев, мощность которых не превышает 1,0-2,5 м. Из омнутахского разреза мощностью 23 м изучено в расшlifованном состоянии 270 экземпляров. Как показано на рис. 32, диаметр

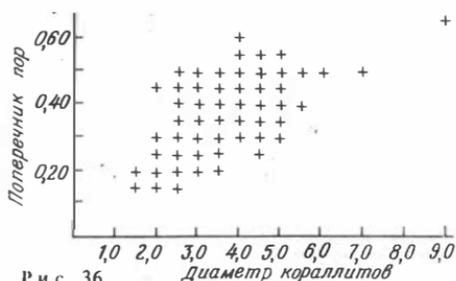


Рис. 36

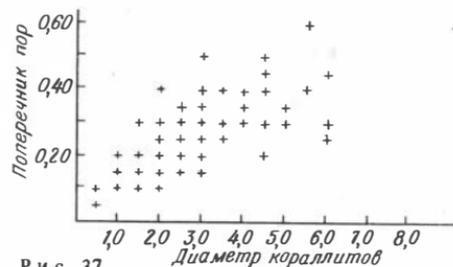


Рис. 37

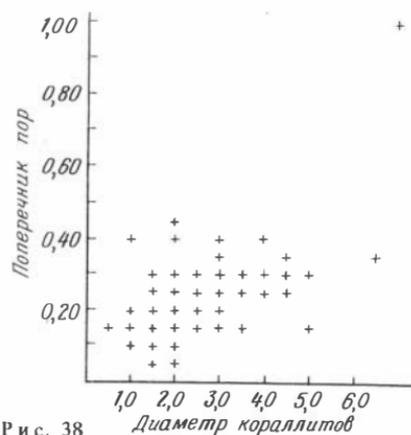


Рис. 38

Рис. 36. Корреляция диаметра кораллитов и поперечника пор у *Favosites gothlandicus* Lam. в разрезе верхнего лlandoвери р. Леннукх

Рис. 37. Корреляция диаметра кораллитов и поперечника пор в пределах 104 типологических видов, подвидов, вариантов *Favosites*, описанных из силурийских отложений СССР

Рис. 38. Корреляция диаметра кораллитов и поперечника пор в пределах 110 типологических видов, подвидов, вариантов *Paleofavosites*, описанных из силурийских отложений СССР

кораллитов у колоний колеблется от 1,0 до 8,3 мм. Непрерывность изменчивости и нормальное распределение признака у колоний (рис. 32; 33. а) свидетельствуют о наличии широких вариаций диаметра кораллитов у одного вида. Видимая дискретность в отдельных рядах (рис. 32, обр. 273, 275, 278 и др.) вполне объясняется недостаточностью выборки, а также избранной частотой класса. Общее распределение количества экземпляров по максимальному диаметру кораллитов в выборке из омнутахского разреза показано на рис. 32 а (вверху).

Ряды изменчивости поперечников пор, построенные по отдельным выборкам из монофациальных слоев, показывают непрерывную изменчивость признака и нормальное его распределение (рис. 34). Поперечник пор в этой выборке колеблется от 0,1 до 0,6 мм. Распределение количества экземпляров по максимальному поперечнику пор в пределах выборки омнутахского разреза и отдельных его пачек показано на рис. 33 б.

Вариационные ряды, построенные по коэффициентам (отношение диаметра кораллитов к поперечнику пор), указывают на непрерывность этого признака как в выборках по отдельным монофациальным

ления табулят на илистом грунте. Такие модификации наблюдаются на отдельных участках дна бассейна на севере — северо-западе Тунгусской синеклизы в начале позднего лlandoвери и характеризуются кустистой либо цепочечной формой колонии. Эти экотипы были описаны ранее (Тесаков, 1965) под названием *Favosites catenatus* Tes. и *Favosites diffusus* Tes.

Вторая модификация, по-видимому, является наследственной. К ней относятся немногочисленные формы, обладающие клиновидными шипиками, часто напоминающими чешуи, характерные для рода *Squamofavosites*. Эти формы, по-видимому, можно рассматривать как мутанты *Favosites gothlandicus*, так как они имеют непрерывный переход к типичным представителям вида и, кроме того, занимают тот же ареал распространения, а к концу позднего лlandoвери полностью исчезают, не получив дальнейшего развития в этом регионе в процессе естественного отбора. Таким образом, появившиеся здесь новые формы исчезли в результате перемешивания и нивелировки с исходной формой *Favosites gothlandicus* из-за недостаточного давления исходной экологической изоляции.

Подводя итог, можно заключить, что в лlandoверийский век на территории Сибирской платформы из представителей *Favosites* существовал только *Favosites gothlandicus*, обладающий широкой фенотипической изменчивостью.

На основании сказанного в состав *Favosites gothlandicus* должны быть включены описанные ранее из лlandoверийских отложений Сибирской платформы многочисленные типологические виды, варианты и подвиды *Favosites*, имеющие константы видовых признаков, входящие в объем изученной популяции. Ниже дается перечень форм, происходящих с Сибирской платформы, которые, по моему мнению, должны войти в синонимику *Favosites gothlandicus*:

Favosites hisingeri M. Edw. et H. (Чернышев, 1938, стр. 148, без изображения), *Parafavosites tolmachoffi* Bassl. (Bassler, 1944, стр. 45, фиг. 4-6), *P. germana* Bassl. (Bassler, 1944, стр. 45, фиг. 9-11), *P. magna* Bassl. (Bassler, 1944, стр. 47, фиг. 23-25), *P. similis* Bassl. (Bassler, 1944, стр. 47, фиг. 20-22), *P. separata* Bassl. (Bassler, 1944, стр. 47, фиг. 14-16), *Favosites gothlandicus* Lam. var. *vaigacensis* Tchern. (Соколов, 1950, стр. 212, табл. I, фиг. 1), *F. gothlandicus* var. *kuklini* Tchern. (Соколов, 1950, стр. 212, табл. I, фиг. 3-4), *F. discoideus* F. Roem. (Соколов, 1950, стр. 213, табл. II, фиг. 1, 2), *F. cf. niagarensis* Hall. (Соколов, 1950, стр. 213, табл. I, фиг. 5, 6), *F. favosus* (Goldf.) (Соколов, 1950, стр. 214, табл. I, фиг. 9, 10), *F. favosus* (Goldf.) var. *multiplorus* Sok. (Соколов, 1950, стр. 215, табл. I, фиг. 7, 8), *F. favosus* (Goldf.) (Соколов, 1955, стр. 31, табл. II, фиг. 1, 2), *Moyerolites sibiricus* Sok. (Соколов, 1955, стр. 157, табл. VIII, фиг. 7, 8), *F. spiniferous* Isk. (Искуль, 1957, стр. 93, табл. VII, фиг. 5, 6), *F. aff. hisingeri* M. Edw. et H. (Искуль, 1957, стр. 93, табл. VIII, фиг. 1, 2), *F. hisingeri* M. Edw. et H. (Искуль, 1957, стр. 94, табл. VIII, фиг. 3-6), *F. discoideus*

F. Roem. (Исколь, 1957, стр. 94, табл. IX, фиг. 1-4), *F. forbesi* M. Edw. et H. (Исколь, 1957, стр. 95, табл. IX, фиг. 5, 6), *F. gothlandicus* Lam. (Исколь, 1957, стр. 96, табл. X, фиг. 1, 2), *F. poly pores* Isk. (Исколь, 1957, стр. 96, табл. X, фиг. 3, 4), *F. tabulundus* Isk. (Исколь, 1957, стр. 97, табл. X, фиг. 5, 6), *F. aff. sibiricus* Peetz (Исколь, 1957, стр. 97, табл. XI, фиг. 1, 2), *F. acutus* Sok. et Tes. (Соколов, Тесаков, 1963, стр. 54, табл. VI, фиг. 3, 4), *F. hirsutus* Tchern. форма *magna* Sok. et Tes. (Соколов, Тесаков, 1963, стр. 55, табл. VI, фиг. 5, 6), "*Moyeroites*" *sibiricus* Sok. (Соколов, Тесаков, 1963, стр. 59, табл. VIII, фиг. 1-4), *F. catenatus* Tes. (Тесаков, 1965, стр. 16, табл. I, фиг. 1-3; табл. II, фиг. 1-6), *F. patens* Tes. (Тесаков, 1965, стр. 17, табл. II, фиг. 7; табл. III, фиг. 1, 2), *F. brodgenis* Zhizh. ssp. *mogoktensis* Zhizh. (Жижина, 1968, стр. 96, табл. XI, фиг. 1).

Приведенный пример показывает, насколько значительно у табулят могут меняться (практически в 10 раз) константы количественных признаков, даже в пределах одной популяции. В целом для органического мира этот предел является не самым большим. Известно много видов, вариация количественных признаков у которых во много превышает указанные рамки (Вавилов, 1922). Как уже было сказано и будет сказано в дальнейшем, не все популяции и виды табулят имеют такую широкую фенотипическую изменчивость и не всех признаков. На размах вариации признаков в разных случаях влияют разные факторы, некоторые из них будут отмечены в следующем разделе.

II. 3. 4. ФАКТОРЫ, ПОНИЖАЮЩИЕ И ПОВЫШАЮЩИЕ НАСЛЕДСТВЕННУЮ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Существует много факторов, понижающих и повышающих наследственную, а также модификационную изменчивость. Некоторые из них могут быть отмечены и у табулят.

Одним из факторов, понижающих наследственную изменчивость, может считаться процесс зарождения популяции, именуемый как принцип основателя. Этот термин введен Майром (Mayr, 1942) для обозначения возникновения новой популяции от одного или нескольких "основателей", которые несут небольшую часть общей наследственной изменчивости родительской популяции. Принцип основателя во многом объясняет, почему некоторые популяции фенотипически однообразны и имеют небольшие вариации признаков. Это естественно, так как процесс миграции из родоначальной популяции в другую адаптивную зону либо другой район, еще не заселенный видом, происходит с элементом случайности, и первые иммигранты соответственно не могут нести весь генофонд и обеспечить вариацию признака в полной мере, какая имела у родоначальной популяции.

В большинстве случаев вновь зарождаемые популяции характеризуются средними константами количественных признаков или близкими к ним. Это объясняется, по-видимому, тем, что особи, обладаю-

шие средним генотипом, на общем генотипическом фоне имеют большую приспособленность, так как отклонения от средних условий среды в ту или иную сторону на них влияют в равной степени. К тому же особи со средним генотипом в каждой популяции преобладают.

Принципу основателя, как представляется, не подчиняются только те вновь возникшие популяции, основание которых было вызвано массовой иммиграцией из родительской популяции во вновь образовавшуюся адаптивную зону, сходную по условиям среды, в которых находилась родительская популяция. В этом случае во вновь образовавшуюся популяцию может быть перенесен весь генофонд. Таким образом, анализ развития бассейнов и изучение степени вариации разных признаков может дать в руки ключ для решения задачи миграции вида и, кроме того, дает возможность иногда понять истинную природу тех или иных вариаций признаков вида.

Примером может служить подольская популяция *Catenipora escharoides*, установленная в молодых слоях верхнего ордовика. Эта стратиграфическая популяция распространена в пределах подольского бассейна и существовала недолговременно на протяжении части молодого времени. Популяция обладает незначительными колебаниями всех количественных признаков, а именно: модальный диаметр кораллитов варьирует от 2,1 до 2,3 мм, толщина стенки от 0,40 до 0,45 мм. Септальные шипики хорошо развиты. В отдельных кораллитах они достигают даже центральной зоны. Днища горизонтальные, наклонные, выпуклые, отстоят друг от друга на расстоянии от 0,2 до 2,0 мм. Форма колонии варьирует незначительно, от уплощенной до лепешковидной и клиновидной.

Рассматривая смежные регионы и связи бассейнов в это время, можно сделать заключение, что основателями подольской популяции явились эмигранты из Прибалтики, где вид в это время был широко развит и имел широкие вариации признаков. Так, у представителей катенилор в Эстонии, происходящих из пиргу и воормси, стратиграфических аналогов молодого горизонта Подолии, максимальный диаметр кораллитов колеблется от 1,2 до 2,3 мм. Значительно шире и вариация других признаков. Наглядный пример можно привести и с расселением *Tiveria vermiculata* Sok. et Tes., о чем будет сказано позже.

Наследственная изменчивость значительно может понижаться в случае, когда количественный признак коррелятивно связан с качественным, а наличие этого качественного признака определяет фенотипическое однообразие или небольшую вариацию того или иного признака. Примером такого сцепления могут служить табуляты с наследственным базальным способом почкования, при наличии которого в колонии кораллиты, как правило, равновелики (см. рис. 40).

Одним из самых существенных факторов, снижающих наследственную изменчивость, является естественный отбор. Действие естественного отбора в популяции особенно хорошо видно при развитии популяции в разных экологических условиях и особенно при

резких сменах условий обитания кораллов. Так, наглядным примером естественного отбора является развитие популяции *Favosites gothlandicus* в Подолии на рубеже малиновецкого и скальского времени. Здесь резко изменились условия обитания для табулят в неблагоприятную сторону. В частности, здесь меняется соленость в сторону ее увеличения. Это вызвало резкое уменьшение размера кораллитов в оставшейся небольшой части популяции, которая продолжала существовать в исаковское и раннерашковское время, впоследствии постепенно восстанавливая прежние размеры кораллитов. Рассматривая развитие во времени еще немногих изученных популяций, можно сказать, что естественный отбор контролировал наследственную изменчивость табулят, сохранял ее при благоприятных условиях и постепенно или резко менял свое направление в ту или иную сторону при улучшении или ухудшении условий их обитания.

Наиболее четко у табулят выражен направленный отбор. Это связано с тем, что любая среда подвержена постоянным изменениям, поэтому и давление отбора постоянно смещается. При направленном отборе какого-либо количественного признака в популяции сохраняются те гены, которые плейотропно увеличивают данный признак. Если отбор по одному из признаков проявляется слабо, то отбираются только те гены, другие фенотипические проявления которых не подавляются отбором. Слабый отбор по какому-либо мультигенному признаку часто не оказывает никакого другого действия на фенотип. Примером направленного отбора может служить популяция *Favosites gothlandicus*, развивающаяся в пределах Сибирской платформы в лландоверийское время и, в частности, на р. Горбиячин.

В момент появления вида здесь, в начале среднего лландовери, размеры кораллитов не превышали 3,0–3,5 мм. В процессе развития популяции происходит отбор в сторону увеличения размера кораллитов. В позднем лландовери максимальные размеры кораллитов равны уже 8,0–9,0 мм (см. рис. 39). Отбор по этому полигенному признаку не отразился в общем на фенотипе популяции. Все остальные признаки остаются более или менее постоянными, не затронутыми отбором. Исключение составляет только еще один полигенный признак, который коррелятивно связан у этого вида с диаметром кораллитов, — это поперечник пор, который также меняется в сторону увеличения размера. Благодаря широте развития и многочисленности этой популяции генетический фонд ее был, видимо, настолько широк, что отбор по названным признакам слабо заметен и проходил в широких диапазонах общей изменчивости популяции, затрагивая частично все комбинации в фенотипе.

Понижение наследственной изменчивости для полигенных признаков контролируется также принципом регрессии. А именно, особи, фенотип которых отличается от среднего значения популяции в любую сторону, дают потомство с фенотипом, менее отличающимся от этого среднего значения (Гершкович, 1968).

Накопление фенотипической изменчивости связано с факторами, повышающими как генотипическую, так и фенотипическую изменчи-

вость. Существует много факторов расширения изменчивости по генотипу и связанной с ним фенотипической изменчивости.

В каждой популяции существует за счет потомства тенденция к отклонению признаков в обе стороны от среднего значения их у родителей. Видимо, поэтому в больших популяциях, как правило, существует тенденция к быстрому расширению фенотипической изменчивости из-за многочисленных перекрестных скрещиваний. Примеры больших популяций будут даны ниже.

Заканчивая рассмотрение отмеченных факторов, расширяющих и сужающих фенотипическую изменчивость табулят, следует оговорить, что, как и в других группах органического мира, эта изменчивость не бесконечна. Как отмечают генетики, каждая популяция представляет собой отдельную интегрированную систему, которая способна накапливать только такое количество наследственной изменчивости, которое может быть объединено в гармоничный генный комплекс (Майр, 1968). Поэтому изменчивость в популяции по фенотипу не бесконечна, а имеет жесткие, хотя иногда и широкие границы.

II. 3. 5. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ (ЦЕПОЧЕЧНЫЕ ФАВОЗИТИДЫ, ЗАВИСИМОСТЬ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ КОРАЛЛИТОВ ОТ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ)

Широкому фенотипическому, а также генотипическому разнообразию благоприятствует разнообразие внешних условий среды. При типологическом подходе это разнообразие может быть отнесено к видовому разнообразию. Тщательное же изучение видов с внимательным рассмотрением экологических отклонений в пределах одной популяции дает все больше и больше материала по экологическому полиморфизму табулят. Примером экологического полиморфизма, расширяющего рамки фенотипической изменчивости в пределах одной популяции благодаря существованию популяции в разных геоценозах, является популяция *Favosites gothlandicus* из среднего лландовери р. Горбиячин. Здесь были обнаружены перфорированные табуляты из семейства Favositidae, обладающие массивно-цепочечным строением полипняка.

Их колонии построены, как у рода *Tollina* Sokolov, 1949. Цепочки большей частью сложены двумя и более рядами кораллитов. Между цепочками образуются лакуны разной величины. Имеются также колонии, у которых группы цепочек не связаны между собой, а расходятся пучкообразно или направлены в разные стороны от общего центра. Иногда кораллиты группируются в многорядные или даже однорядные цепочки, вытянутые линейно. Часто эта линейная структура усложняется боковыми разрастаниями (табл. VIII, фиг. 1-3; IX, X). Подобное сложение колоний фавозитид встречается крайне редко и, несомненно, заслуживает большого внимания в морфологическом и систематическом отношении.

До настоящего времени массивно-цепочечная форма колоний была известна только у некоторых, преимущественно древнейших, пред-

ставителей семейства *Halysitidae*, *Tetradiidae*, *Billingsariidae*, *Lichopariidae* и *Lyoporidae*. Она имеет здесь большое систематическое значение и является часто важным критерием при выделении родов.

Массивно-цепочечная форма колоний дала основание для выделения таких родов, как *Tollina* Sokolov, 1949; *Manipora* Sinclair, 1955; *Paratetradium* Sokolov, 1955. Она прежде всего учитывалась при выделении рода *Baikitolites* Sokolov, 1955. Интересно отметить, что массивно-цепочечные полипняки местами имеют и цепочечное строение, т.е. когда кораллиты в цепочках располагаются в один ряд. Цепочечная же форма колонии считается важнейшим признаком такого крупного таксона в табулятах, как хализитиды.

В связи с этими представлениями казалось бы, что присущее обнаруженным видам сочетание перфорированных кораллитов с массивно-цепочечной формой их сложения является прямым указанием на открытие нового рода среди фавозитид. Однако более глубокое изучение условий существования этих колоний показало, что массивно-цепочечная форма колоний не может играть решающей роли в качестве систематического признака, так как обусловлена экологическими причинами.

Развитие нормальных полигональных кораллитов с типично фавозитидной стенкой, перфорированной несколькими рядами пор, а также наличие типичного для фавозитид септального аппарата, представленного шипиками, не оставляют сомнения, что обнаруженные табуляты относятся к роду *Favosites*.

Массивно-цепочечная форма их колонии обусловлена здесь прежде всего условиями жизни в сильно замутненных водах при интенсивном привносе илистого материала, который препятствовал нормальному развитию коралла. В таких условиях для колонии была гораздо выгоднее цепочечная форма роста, имевшая большую площадь соприкосновения со средой, что, вместе с тем, лучше обеспечивало и нормальное питание даже в мутных водах. Массивно-цепочечная форма роста открывала возможность более широкого обмена продуктами питания между кораллитами удаленных частей колонии. Развитие же лакун способствовало осадению терригенного материала между цепочками кораллитов, не нарушая существенным образом жизнедеятельности колонии.

В связи с формированием массивно-цепочечной колонии у обнаруженных бионтов преобладает не межстенное, а базальное или боковое почкование. Именно с ним связан интенсивный латеральный рост. Нужно отметить, что кораллиты, не соприкасающиеся непосредственно с лакунами, имеют строение, типичное для массивных фавозитид, что хорошо иллюстрируется на табл. VIII, фиг. 4-5, где даны для сравнения поперечные и продольные разрезы массивно-цепочечных и массивного полипняка рода *Favosites*. Кораллиты, непосредственно граничащие с лакунами, однотипны с крайними (базальными) кораллитами массивных колоний. Те и другие с внешней стороны округлены и покрыты общей голотеккой. Подобное явление нередко наблюдается у массивных фавозитид в случаях повреждения

колоний или при нарушении внешними причинами нормальной формы роста, когда возникают лакуны механического происхождения или образуются меандрирующие края колоний (табл. X, фиг. 7).

Обнаруженные колонии с массивно-цепочечным строением полипняка хотя и отличаются от рода фавозитид по этому признаку, но по другим признакам полностью отвечают диагнозу вида *Favosites gothlandicus*. Кроме того, есть колонии, половина которых имеет массивное сложение, как у типичных представителей этого вида. Вначале колонии массивно-цепочечного сложения по количественным признакам были отнесены (Тесаков, 1965) к двум новым видам в пределах рода *Favosites*. Переизучение полевого и коллекционного материала показало, что все колонии и массивные, и цепочечные принадлежат одной популяции *Favosites gothlandicus*. К тому же вариация количественных признаков в массивных и массивно-цепочечных колониях гомологична. Ниже дается описание выборки из популяции, обладающей массивно-цепочечным полипняком с включением в синонимику двух видов, выделенных на основании сложения колонии и по количественным признакам: *Favosites catenatus* Tes. (Тесаков, 1965, стр. 16, табл. I, фиг. 1-3; табл. II, фиг. 1-6) и *Favosites patens* Tes. (Тесаков, 1965, стр. 17, табл. II, фиг. 7; табл. III, фиг. 1-2).

Favosites gothlandicus Lam., табл. VIII, фиг. 1-3; табл. IX, X. Колонии небольшие и средних размеров. Образованы многорядными цепочками кораллитов. Замкнутые лакуны между цепочками хорошо развиты либо отсутствуют. Часто рост колонии сопровождается пучкообразными ответвлениями (табл. VIII, фиг. 1; табл. IX, фиг. 6). Иногда колонии вполне катенипороидные. Форма колонии довольно разнообразная, но большей частью бывает полусферическая либо неправильная, часто с незакономерно расположенными боковыми цепочечными или массивно-цепочечными разрастаниями (табл. IX, фиг. 2-3, 5). Кораллиты полигональные, однородные. Минимальный диаметр их в разных колониях колеблется от 1,5 до 2,0 мм, максимальный — от 2,0 до 3,5 мм. Стенки в смежных кораллитах довольно тонкие; толщина общей стенки колеблется от 0,09 до 0,15 мм. Стороны кораллитов, обращенные к лакунам, обычно округлены и значительно утолщены до 0,12-0,15 мм. Здесь особенно хорошо видна ламеллярная структура склерэнхимы; часто в склерэнхиму погружены шипики. Снаружи стенки покрыты общей эпитекой, имеющей морщинистое нарастание. Поры круглые, иногда овальные, располагаются в один-два вертикальных ряда. Околупоровый валик хорошо развит, благодаря чему длина порового канала значительно превышает толщину стенки и достигает иногда 0,3 мм. Поперечник пор варьирует от 0,12 до 0,20 мм. У крупночешуйчатых экземпляров встречаются овальные поры диаметром до 0,22 мм. Днища горизонтальные, изогнутые, выпуклые. Несут на себе редкие шипики. Интервал между днищами 0,3 - 2,0 мм, обычно они отстоят друг от друга на расстоянии 0,6 - 0,9 мм. Шипики развиты довольно хорошо, располагаются на гранях кораллитов рядами, в не-

которых колониях расположены зонально по горизонтальным уровням. В зонах с редким расположением днщ шипики, как правило, отсутствуют. Длина шипов до 0,15 мм. Экземпляры многочисленны; все они происходят из трех последовательных слоев.

Представители рода *Favosites* с массивно-цепочечной формой колонии открыты сейчас в Средней Азии в нижнедевонских отложениях Атбашинского хребта (Чехович, 1960; Тесаков, 1965). Это новый пример образования массивно-цепочечной колонии в условиях интенсивного осаднения пелитоморфного терригенного материала, о чем свидетельствуют темные известково-глинистые сланцы, заключающие цепочечные колонии. Ненормальность развития колоний отчетливо видна здесь на кораллитах, граничащих с лагунами. Они большей частью неправильные, угнетенные, трех-четырёхсторонние, тогда как в массивных участках имеют совершенно нормальный вид.

Интересно отметить, что в той же толще нижнего девона Атбашинского хребта массивно-цепочечная форма полипняков характерна и для рода *Squamofavosites*. Известные колонии характеризуются всеми признаками рода *Squamofavosites*, и только массивно-цепочечный тип колонии ставит их в особое положение среди массивных представителей этого рода.

Таким образом, приходится сделать вывод, что фавозитиды, обладающие массивно-цепочечной и цепочечной формой роста колонии, не могут быть выделены в самостоятельные роды и даже виды. Массивно-цепочечная форма колонии обусловлена у них прежде всего экологическими причинами.

В то же время целый отряд Halysitidae выделен именно по основному признаку цепочечности строения колоний. Поэтому вопрос о взаимоотношениях кораллов, обладающих массивными, компактными, массивно-цепочечными и цепочечными полипняками, нельзя рассматривать без учета времени их развития и без детальных эколого-стратиграфических, палеогеографических и палеобиогеографических исследований. Эти исследования должны показать, отражает ли переход от массивной постройки коралла к цепочечной филогенетическое развитие, как это намечается в семействе Billingsariidae (подсемейство Nystoporinae), или он зависит от условий существования соответствующих кораллов и имеет чисто экологическое значение, как это выявлено у описанной группы фавозитид.

Экологическая пластичность табулят особенно четко выступает в больших природных популяциях, когда популяция находится в нескольких различных геосистемах, иногда с постепенной зоной их замещения. Примером экологической пластичности, связанной с такого рода факторами, может служить малиновецкая стратиграфическая популяция *Favosites gothlandicus* из подольского силурийского бассейна. Здесь неоднократно можно найти переходы от одной фациальной зоны к другой. В то же время *Favosites gothlandicus* является эврибионтным организмом и существовал во всех этих зонах: в нормально-морских фациях в сообществе с многочисленной

морской фауной, в переходной зоне с более бедным комплексом фауны и в лагунных условиях, оставаясь иногда единственным представителем из бентосных организмов. Для каждой из этих зон присущи свои формы колоний и дифференциация кораллитов.

Рассмотрение дифференциации кораллитов у табулят и у фавозитид, в частности, очень важно, так как этому признаку придается иногда разное таксономическое значение. Так, он является определяющим для характеристики рода *Oculipora* Sokolov. В пределах рода *Favosites* о таксономическом ранге этого признака в настоящее время существует три мнения. Наибольший таксономический ранг этому признаку придает Н.Б. Келлер (1971), возводя его в ранг подродового (подрод *Forbesites* Keller). В других случаях на основании этого признака или в комплексе с ним выделены самостоятельные виды (*Favosites forbesi* и др.). Мне представляется, что этот признак у *Favosites* является не чем иным, как отражением формы колонии. Так, в нормальноморских условиях в подольской популяции этого вида развиваются полусферические и уплощеннополусферические колонии, для лагунных условий характерны вздутые, часто неполносферические и сферические формы. В биогермных фациях также имеются комковатые колонии с пальцевидными выростами. Рассмотрение отдельных видов колоний показало, что их форма зависит от способа бесполого размножения (рис. 40). Различаются три способа бесполого размножения: базальный, внутриколониальный и центральный.

Базальный способ бесполого размножения характеризуется формированием новых зооидов у основания колонии. Кораллиты при базальном способе бесполого размножения сначала стелются по субстрату, затем довольно резко отгибаются вверх. Базальный способ бесполого размножения включает элемент пучкообразности, т.е. при возникновении нового зооида в основании колонии от него довольно быстро отпочковывается несколько зооидов, которые располагаются между материнским кораллитом, лежащим на субстрате, и кораллитами основной массы колонии. Внутриколониальный способ бесполого размножения характеризуется формированием новых зооидов внутри колонии (по всей площади полипняка). Центральный способ бесполого размножения характеризуется формированием новых зооидов только в вершинной части колонии. При базальном способе размножения обычно образуются колонии уплощенной, лепешковидной формы. В данном случае колония растет быстрее в ширину. Внутриколониальный способ бесполого размножения определяет сферические колонии, у которых отсутствует базальная эпитека. В этом случае рост колонии идет равномерно во всех направлениях от центра колонии. При центральном способе бесполого размножения или его преобладании образуются ветвистые, пальцевидные или вытянутые в каком-либо из направлений колонии. При одинаковых соотношениях базального и внутриколониального способа размножения образуются обычно полусферические колонии. Нередко все способы бесполого размножения встречаются в пределах одной колонии,

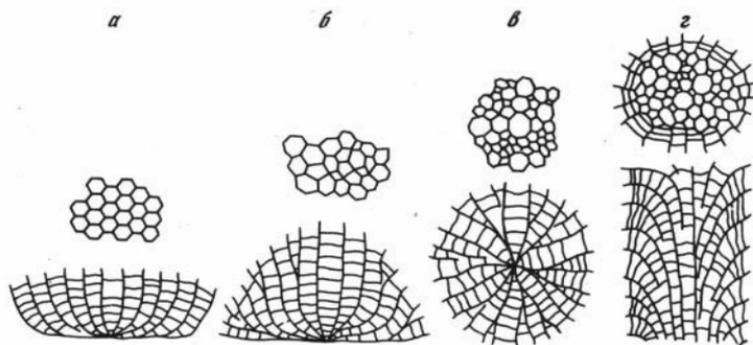


Рис. 40. Зависимость формы колонии и дифференциации кораллитов от способа и скорости бесполого размножения:

а – базальный способ бесполого размножения – колония уплощенная, кораллиты равновеликие, шестигранные; б – базальный и внутриколониальный способ бесполого размножения – обычная полусферическая колония, кораллиты слабо дифференцированные, обычно четырех–семигранные; в – внутриколониальный способ бесполого размножения – сферическая колония, кораллиты сильно дифференцированные, трех–девятigrанные; г – центральный способ бесполого размножения – колония ветвистая, кораллиты сильно дифференцированные в осевой зоне колонии и равновеликие в дистальной ее части

в результате чего образуются неправильные комковатые формы колоний с пальцеобразными выростами.

От скорости и способа бесполого размножения, в свою очередь, зависит дифференциация кораллитов (рис. 40). Все без исключения колонии, обладающие сферической формой полипняка, а значит и внутриколониальным способом бесполого размножения, имеют сильно дифференцированные по величине кораллиты. Сильная дифференциация в данном типе колоний связана с быстрым почкованием, которое приводит к сферической или полусферической форме постройки растущего коралла. Колонии с идеально равновеликими кораллитами на поверхности полипняка могут образоваться только при наличии базального способа бесполого размножения. Наличие только центрального способа бесполого размножения дает равновеликие кораллиты на поверхности ветвей и сильно дифференцированные в центральной части ветви и у ее вершины.

Вторым немаловажным фактором, влияющим на степень дифференциации кораллитов, является микросреда, свойственная для развития каждого зооида. Несмотря на то, что табуляты – это колониальные организмы, каждый зооид имеет свои характерные особенности в зависимости от положения в колонии, времени возникновения, ассоциации с соседними кораллитами и, в какой-то степени, от условий питания.

Приведенные примеры наглядно показывают широкую экологическую пластичность табулят и важность ее изучения. От правильной или неправильной интерпретации того или иного явления порой зависит общее представление о таксоне (Яковлев, 1913).

II.3.6. МИКРОЭВОЛЮЦИЯ (МУТАНТЫ, МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ)

Под микроэволюцией понимаются эволюционные процессы, протекающие в популяциях и низших внутривидовых таксонах, которые приводят к образованию вида как основного эволюционного таксона (Тимофеев-Ресовский, 1958; Шварц, 1965; Дубинин, 1966). В эволюции вида выражается не суммарный, а интегральный эффект преобразования популяций, которые оцениваются в групповом естественном отборе.

Популяция является элементарной единицей эволюционного процесса. Каждая популяция обладает определенной численностью (с возможными периодическими и историческими изменениями) и наследственной структурой (для данного времени), которые поддерживаются на известном уровне, соответственно условиям среды. Это происходит при помощи контролируемых каналов в связи с внешней средой и внутреннего регулирующего механизма (Шмальгаузен, 1968). Процессы эволюции при таксом изменении протекают в результате мутаций, генетического дрейфа, отбора, миграции генов. При этом концентрация генов меняется тремя путями: в пропорции, меняя относительную обильность генов; в качестве, когда новые гены добавляются или теряются; в разнообразии, когда добавочные гены и гены потерянные не имеют баланса, так что общее количество генов в генофонде меняется (Dobzhansky, 1937; Wright, 1940). Благодаря тому, что элементарной единицей является популяция, микроэволюционные процессы, как правило, протекают на небольших территориях, ограниченных ареалом распространения популяции, и связаны с относительно небольшими отрезками времени. Учитывая сезонность в развитии древних кораллов, можно полагать, что продолжительность генерации, т.е. времени, необходимого для достижения отдельными особями репродуктивного возраста, у них равна одному сезону. Скорость эволюции вида обратно пропорциональна продолжительности генерации, поэтому чем быстрее особи достигают половой зрелости, тем большее число поколений может образоваться за один и тот же промежуток времени (Оно, 1973).

Достижение табулятами половой зрелости в течение одного сезона может считаться, по-видимому, средней продолжительностью генерации среди других организмов животного царства. Учитывая, что в стратиграфической последовательности отложений иногда удастся проследить развитие популяции в течение геологического века и даже более, можно считать, что за это время происходила смена миллионов поколений. Поэтому можно полагаться на успех при изу-

чении долго существующих популяций с точки зрения микроэволюционных процессов.

Как показывают наблюдения, для изучения микроэволюционных процессов в палеопопуляции табулят абсолютно необходим добротный исходный материал, на котором можно было бы достоверно проследить все фенотипические изменения в популяции при смене населений и даже иногда по отдельным поколениям. Такой материал обычно нельзя получить при первых полевых исследованиях той или иной популяции, так как для изучения процессов микроэволюции необходим особый целенаправленный метод сбора материала. Поэтому после установления общих изменений, замеченных в популяции, необходимы послонные сборы по населением и поколениям в местах давления микроэволюционных процессов. Только после этого представляется возможным восстановление по фенотипическим изменениям — изменение генотипического состава популяции.

Как показала экспериментальная генетика, элементарным наследственным эволюционным материалом являются мутации. Этот термин употребляется для обозначения как процесса возникновения мутантной формы, так и носителей конкретного мутантного признака и иногда — группы мутантных индивидов в популяции (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969). В применении к табулятам, как к вымершим организмам, этот термин, естественно, может быть применен только в смысле мутантной формы по фенотипу или группы мутантных индивидов, как и ко всем ископаемым организмам (Раузер-Черноусова, 1964).

Влияние малых мутаций на количественные признаки кратко обсуждалось в работе при характеристике количественных признаков и их изменчивости. Ниже приводятся дополнительные примеры возможных мутантных форм табулят, связанных с накоплением в фенотипе некоторых качественных и мерических признаков.

Как уже отмечалось, при характеристике исходного материала в малиновецкой популяции *Favosites gothlandicus* Lam. (в Подольском бассейне) среди многочисленных форм вида встречаются формы с периодически появляющейся септой. Приводимая ниже их характеристика показывает, что они ничем, кроме этого признака, не отличаются от типичных представителей вида (табл. XI, XII).

Полипняки полусферической несколько уплощенной формы. Диаметр полипняков обычно не превышает 1,50 мм, его высота 50 мм. Кораллиты расходятся радиально от центральной части основания колонии. Способ бесполого размножения как внутрикониальный, так и базальный. Кораллиты трех-, восьмигранные, слабо- и среднедифференцированные. Диаметр кораллитов от 1,4 до 3,6 мм. На табл. XI, фиг. 1, 3, 5 дан ряд трех колоний, показывающий вариацию от мелкоячеистых до крупноячеистых колоний. Поры круглые и эллипсоидальные. Располагаются на гранях кораллитов в один-три вертикальных несколько смещенных ряда. Поперечник пор меняется от 0,15 до 0,34 мм. Днища горизонтальные, вогнутые, косые, реже выпуклые. Чередуются с интервалом от 0,1 до 2,5 мм. Сеп-

тальный аппарат представлен шипиками и периодически появляющейся септой в некоторых кораллитах (табл. XI, фиг. 1-8; XII, фиг. 1-2). Шипики немногочисленные, развиты обычно зонально. Они тонкие или несколько утолщенные в зонах с утолщенными скелетными элементами. Длина шипов достигает 0,7 мм. Наличие септы характерно для всех экземпляров. У некоторых экземпляров септы короткие и немногочисленные (табл. XI, фиг. 5), у других же они встречаются довольно часто (табл. XI, фиг. 7). Как правило, в кораллите имеется только одна септа, которая никогда не тянется на протяжении всей его длины. Иногда септы прерывистые (табл. XI, фиг. 8). Появление септы не связано с какими-либо закономерностями в процессе роста колонии. Септа появляется в разных кораллитах на различных стадиях роста. Очертания септ часто неправильные, продольно гофрированные или искривленные. Септы обычно оканчиваются слабыми или сильными вздутиями. В полость кораллитов септы вдаются слабо либо достигают центра кораллита. Имеются септы, которые полностью обособляют два кораллита (табл. XII, фиг. 1) либо отделяют зарождающуюся почку в углах кораллитов. Поэтому можно предполагать, что возникновение септ связано с неполным делением, тем более что при появлении септы в кораллитах, как правило, появляется дополнительная грань (табл. XII, фиг. 1, 2). Септа имеет ламеллярное строение с хорошо выраженным срединным швом, идущим от срединного шва стенки.

Описанные мутантные формы отличаются от типичных представителей вида *Favosites (Favosites) gothlandicus* только периодически появляющимися септами. Учитывая то обстоятельство, что септы появляются периодически и не более одной в каждом кораллите, выполняя функцию неполного деления, данный фенотипический признак рассматривается как инфраподвидовой. Наследственная природа этого признака, по-видимому, также не вызывает сомнения, так как экземпляры, обладающие септами, существовали на протяжении всего малиновецкого времени. Рассмотрение описанных экземпляров в рамках нового рода на основании указанного признака представляется необоснованным, тем более что в изученном биогеоценозе малиновецкого горизонта они составляют непрерывный ряд с типичными представителями *Favosites (Favosites) gothlandicus*. Совместное нахождение аберрантных и типичных форм вида не позволяет рассматривать их и в качестве подвида.

Все описанные мутанты происходят из верхов малиновецкого горизонта гринчукских слоев. В дальнейшем они, не получив какой-либо изоляции, в пределах Приднестровья были сивелированы с исходной формой *Favosites gothlandicus*.

Подобной приведенному примеру возникновения мутантных форм с дальнейшей нивелировкой их в пределах большой популяции является популяция *Favosites gothlandicus*, происходящая из лландоверийских отложений северо-запада Сибирской платформы. Здесь, в отличие от подольской популяции, появляются в верхнем лландовери мутантные формы, обладающие не септой, а сквамулами, на-

поминающими сквамулы *Squameofavosites*. Так как мутантные формы, кроме этого признака, ничем не отличаются от исходных представителей вида *Favosites gothlandicus*, описание их здесь специально не приводится.

Наибольший интерес в рассмотрении мутантов представляют те случаи, когда в результате мутаций и естественного отбора возникают новые таксономические подразделения. В этом отношении интерес представляют случаи, подобные линии развития *Multisolenia* – *Mesosolenia* – *Sapporipora*, которую непосредственно по отдельным популяциям можно проследить в пределах северо-запада Сибирской платформы в конце позднего лландовери – раннем венлоке. Средний и верхний лландовери Сибирской платформы характеризуются широким развитием *Multisolenia tortuosa* Fritz, обладающей соединительными образованиями двух типов – солений и угловых пор. Соотношение этих признаков в разных колониях различно, но у большинства изученных популяций оно подчиняется закону нормального распределения, т.е. количество колоний со средним развитием солений и пор является наибольшим. В то же время в процессе анализа выявляется, что крайние варианты этого ряда могут относиться к разным родам. А именно, колонии, имеющие только угловые поры, принадлежат роду *Paleofavosites*, члены другой стороны ряда, обладающие только таким качественным признаком, как наличие соединительных образований в виде солений, по этому принципу должны также относиться к самостоятельной группировке со своим собственным названием (условно члены этого ряда мы будем называть "*Solenia*").

Таким образом, на протяжении среднего и верхнего лландовери существуют параллельно три набора колоний по комбинациям соединительных образований: 1) только с угловыми порами (*Paleofavosites*), 2) с угловыми порами и солениями (*Multisolenia*) и 3) только с солениями (*Solenia*). В раннем венлоке возникают новые наборы: 4) с солениями, угловыми и стенными порами (*Mesosolenia*), 5) с угловыми и стенными порами (*Paleosapporipora*) и 6) со стенными порами (*Sapporipora*). Весь этот ряд, как представляется, возник непрерывно в результате мутаций и возникновения новых мутантных форм с тем или иным набором соединительных образований. Указанные наборы могут быть зафиксированы как фенотипические разновидности, тем более что появление их закономерно в исторической последовательности развития органического мира.

При анализе этих наборов с популяционных позиций оказывается, что решить так просто вопрос о таксономической их принадлежности не представляется возможным. Ниже мы попытаемся показать исходный материал, касающийся этой проблемы, который дает возможность подойти к ее решению несколько по-другому, а именно, с позиций мутагенеза. Для этого необходимо рассмотреть несколько естественных совокупностей табулят.

Первое сообщество. На р. Курейке устанавливается в сравнительно небольшой толще нижневенлокских отложений вся по-

следовательность названных наборов (рис. 41). Вначале появляются формы, обладающие единичными стенными порами; затем колонии, у которых, наоборот, солении представлены единично, а угловые и стенные поры представлены хорошо; затем идет массовое развитие колоний, у которых стенные поры развиты очень хорошо, а угловые единичны. Заканчивают этот ряд колонии, обладающие только стенными порами.

На табл. XIII показано, как в пределах одного биоценоза существовали колонии: только с солениями (фиг. 1-2); с солениями, с угловыми и стенными порами (фиг. 3-4); с угловыми и стенными порами (фиг. 5-8) и только со стенными порами (фиг. 9-10).

Все эти формы происходят из двадцатиметровой осадочной толщи строматопоро-коралловых известняков венлокских отложений р. Курейки. Кроме названных отличий, они идентичны по всем признакам. Ниже приводится краткое описание этой совокупности табулят.

Колонии мелких и средних размеров, полусферы. Кораллиты с модальным диаметром 0,8 мм. Очертания кораллитов от округлых меандрирующих до полигональных. Вариация очертания кораллитов связана прямой зависимостью с развитием соединительных образований. У колоний только с солениями или с преобладанием солений кораллиты меандрирующие и сильно округлены. Чем меньше солений и угловых пор, тем кораллиты полигональней. В колониях с развитием только стенных пор кораллиты, естественно, только полигональные. Модальная толщина стенки 0,1 мм. Величина поперечника солений и пор значительно варьирует. В то же время имеется общая закономерность. Солении, как правило, больше стенных пор, а стенные поры больше угловых пор. Модальная величина поперечника солений составляет 0,27 мм, поперечника стенных пор — около 0,23 мм и поперечника угловых пор — примерно 0,20-0,21 мм. Днища во всех колониях частые. Шипики хорошо выражены. Таким образом, в идентичности колоний по всем признакам, кроме соединительных образований, нет никакого сомнения.

Все рассмотренные далее совокупности табулят происходят из биоценозов стратиграфической последовательности нижневенлокских пород, представленных в разрезах р. Левый Омутах (рис. 42).

Второе сообщество. Наиболее интересным с рассматриваемой точки зрения здесь является совокупность, происходящая из кораллово-строматопоровых известняков мощностью около семи метров (обр. 297-299).

В этой совокупности имеются все переходы между колониями, имеющими только солении, к колониям, обладающим только стенными порами. Кроме того, здесь также наглядно прослеживается ряд от колоний с мелкими кораллитами к колониям с крупными кораллитами. Во всех классах этого ряда имеются полные поровые наборы.

На табл. XIV показан один из переходов от колоний, обладающих только солениями (фиг. 1-2), к колониям с многочисленными солениями и частыми угловыми порами (фиг. 3-4), далее к ко-

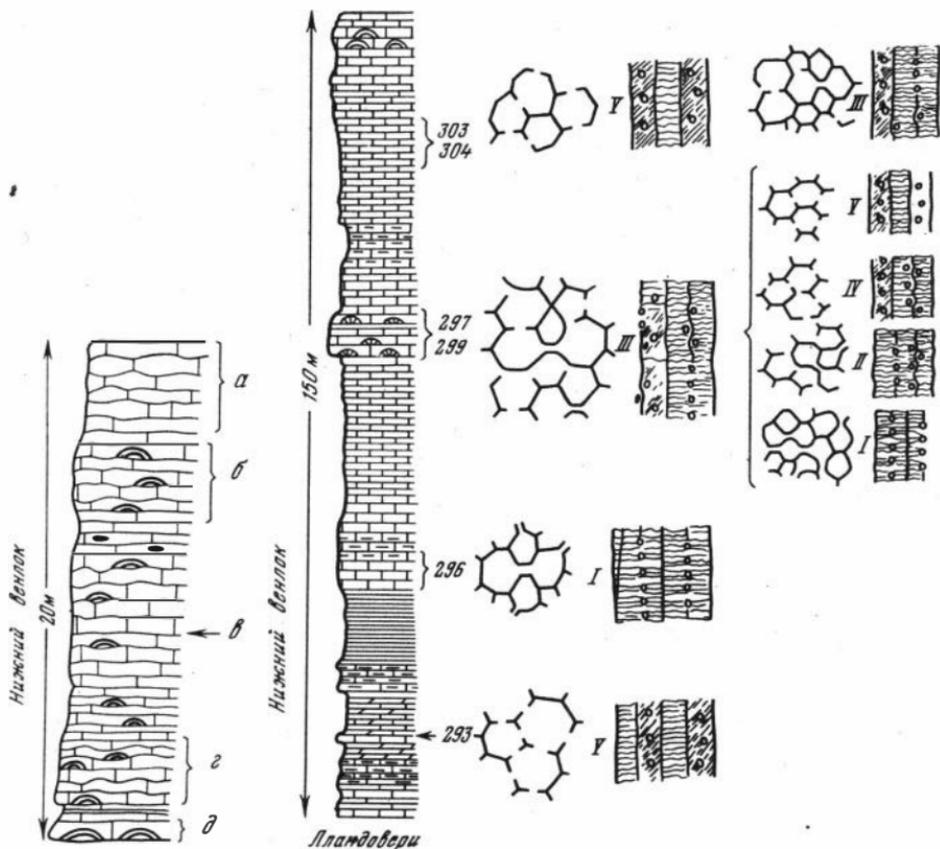


Рис. 41

Рис. 42

Рис. 41. Стратиграфическая последовательность среднего венлока р. Курейки, Нижние Щеки, включающая колонии с разными, последовательно развивающимися генерациями соединительных образований в филогенетической последовательности

Колонии: а - со стенными порами; б - со стенными порами и единичными угловыми порами; в - с угловыми и стенными порами; г - с единичными солениями, частями угловыми порами и редкими стенными; д - с солениями и угловыми порами

Рис. 42. Стратиграфическая последовательность венлокских отложений, вскрытая на р. Левый Омнутах, включающая разные генерации форм по соединительным образованиям:

I - только соления, II - соления и угловые поры (*Multisolenia*), III - соления и угловые и стенные поры (*Mesosolenia*), IV - угловые и стенные поры, V - только стенные поры (*Sapporipora*)

лониям с частыми солениями, угловыми порами и единичными стенными порами (фиг. 5–6) и, наконец, к колониям с частыми угловыми и стенными порами (фиг. 7–8); все колонии имеют небольшие размеры полипняков. Модальный диаметр кораллитов 0,5 мм. Кораллиты меандрических, эллипсоидальных или округлых очертаний у колоний с развитием солений, округлых и полигональных очертаний у колоний с развитием угловых и стенных пор. Как уже указывалось, эти признаки коррелятивно связаны и зависят друг от друга. Стенки достаточно тонкие с модальной их толщиной 0,7–0,8 мм. Модальный поперечник солений 0,2 мм, пор 0,16 мм. Днища многочисленные, часто расположенные. Септальный аппарат хорошо развит в виде шпиков – тонких игловидных с широким основанием. Колонии этого ряда, как видно из описания, полностью идентичны по всем признакам, исключая соединительные образования и их процентные соотношения в пределах разных колоний.

На табл. XV, фиг. 1–4 дан ряд, состоящий из колоний с диаметром кораллитов 0,3 мм, т.е. значительно меньше, чем у колоний, показанных на табл. XIV. На таблицах видно, что мелкочаеистые колонии только с солениями (табл. XV, фиг. 1–2) полностью идентичны крупночаеистым колониям также только с солениями (табл. XIV, фиг. 1–2), а мелкочаеистые колонии с угловыми и стенными порами (табл. XV, фиг. 3–4) полностью отвечают характеристике крупночаеистых колоний с такими же признаками (табл. XIV, фиг. 7–8). Таким образом, здесь мы имеем подтверждение тому, что различные наборы соединительных образований имели место в пределах всей этой группы с широкой изменчивостью по другим количественным признакам. Это заключение будет играть свою роль при определении общего объема видов в пределах семейства *Multisolenidae*.

Второй ряд, расширяющий рамки изменчивости по количественным признакам, показан на табл. XV, фиг. 5–8. Здесь имеются экземпляры, обладающие редкими солениями и частыми угловыми и стенными порами (фиг. 5–6), и колонии только со стенными порами (фиг. 7–8). В отличие от колоний, показанных на табл. XIV, они имеют кораллиты диаметром 0,8 мм, т.е. несколько крупнее указанных ранее. Остальные признаки являются идентичными, за исключением того, что в этом ряду добавляется набор колоний только со стенными порами, заканчивающий полный ряд наборов от солений до стенных пор в этой совокупности. Подводя итог по исследованной совокупности, можно заключить, что в пределах ее благодаря постепенным количественным переходам всех признаков невозможно выделить какие-либо биологические таксоны, кроме мутантов. В то же время эта совокупность показывает широкую фенотипическую изменчивость как по количественным, так и мерическим и качественным признакам.

Третье сообщество (обр. 303–304) представлено экземплярами, обладающими: а – солениями, угловыми и стенными порами и б – только стенными порами (табл. XVI, фиг. 3–8). Причем

имеются экземпляры с единичными солениями, частыми угловыми порами и редкими стенными порами (фиг. 3-4), экземпляры с редкими солениями, редкими угловыми порами и частыми стенными порами (фиг. 5-6) и экземпляры только со стенными порами (фиг. 7-8). Колонии преимущественно средних размеров, полусферы. Кораллиты полигональные, несколько округленные только в экземплярах, обладающих солениями. Диаметр кораллитов 0,6 мм. Стенки модельной толщиной 0,07 мм. Поры поперечником 0,15 мм. Соления редкие, более крупные, чем поры. Днища частые. Септальные шипы хорошо развиты. Все экземпляры по всем признакам полностью идентичны, за исключением сочетаний соединительных образований. В то же время разделение и этих форм на биологические таксоны из-за постепенных переходов этих признаков в одной совокупности не представляется возможным.

Четвертое сообщество представлено популяцией практически не варьирующих форм, имеющих соединительные образования только в виде солений и, возможно, как исключение, единичных угловых пор (табл. XVI, фиг. 1-2). Колонии средних размеров, полусферы. Кораллиты меандрирующие и округленные благодаря развитию солений. Диаметр кораллитов 0,6 мм. Поперечник солений 0,3 мм. Днища многочисленные. Шипики редкие, но хорошо развиты. Все экземпляры относятся, без сомнения, к одному таксону, даже с типологических позиций, так как изменчивость здесь практически не проявляется.

Пятое сообщество включает экземпляры, обладающие только стенными порами (табл. XVI, фиг. 9-10). Колонии средних размеров. Кораллиты полигональные, диаметром 0,6 мм. Поры поперечником 0,18 мм. Днища частые. Септальные образования редкие, но хорошо развиты. Эти экземпляры являются также практически фенонами и, естественно, относятся к одному таксону.

Представленный материал показывает, что в природных условиях встречаются отдельно все качественные единицы ("*Solenia*", *Multisolenia*, *Mesosolenia*, "*Paleosapporipora*", *Sapporipora*) и все их сочетания со всеми их количественными переходами. Благодаря этому развитие всей филогенетической линии представляется следующим образом.

У исходной формы, обладающей солениями и угловыми порами *Multisolenia (Multisolenia) tartuosa* Fritz, в результате направленного отбора, путем количественного смещения признаков в сторону сокращения угловых пор и увеличения количества солений, образовывались формы, обладающие только солениями. В других популяциях благодаря мутациям появились мутанты со стенными порами. Анализ всей линии развития показывает, что эта мутация оказывается устойчивой и в конце концов приходит на смену исходной форме. Вначале мутанты содержали мало стенных пор, но постепенно их количество все более и более возрастает, а солений — уменьшается. Впоследствии в одной популяции могли возникать колонии со всевозможными сочетаниями соединительных об-

разований; к тому же они были неразрывно биологически связаны между собою. Поэтому все формы, встречающиеся в одном биоценозе и имеющие между собой все качественные и количественные переходы, могут быть отнесены к популяции одного вида. Название этого вида зависит от исходной формы, в результате развития которой появились мутантные формы. Так, например, если в пределах популяции *Multisolenia tortuosa* имеются экземпляры со стенными порами, они относятся к этому виду в качестве мутантных форм.

Все рассмотренные мутантные формы, даже в пределах Сибирской платформы, являлись основателями новых популяций. В этих случаях они, по-видимому, могут быть выделены в самостоятельные таксоны. Учитывая, что все мутанты встречаются в пределах одной популяции и могут входить в один видовой таксон, отдельные биотипы, слабо изолированные от исходных популяций, как представляется, не могут иметь ранг выше подвидового таксона. В связи с этим в ранневенлокское время, в которое происходило видообразование, предлагается следующая иерархия в пределах исследуемой группы организмов. Каждая мутантная форма, если она образует самостоятельную изолированную от исходной формы популяцию, может считаться самостоятельным видом. В то же время, если мутантные формы находятся в пределах исходной популяции, то они должны входить в состав исходного вида и описываться не иначе как мутанты. Такая система исключает иногда четкость характеристики некоторых видов, но, как представляется, она более реально отражает естественные биологические подразделения.

Аналогичная ситуация наблюдается в развитии филогенетического ряда, именуемого *Paleofavosites* – *Mesofavosites* – *Favosites*. Исходя из вышеизложенного, этот ряд также не так прост для понимания, как это представлялось ранее. Некоторые моменты несоответствия предлагаемого ряда в его чистом виде были указаны на подольском материале (Тесаков, 1971). Так, в мукшинском горизонте наряду с многочисленными колониями фавозитид, обладающих порами в углах кораллитов, обнаруживаются несколько колоний, у которых кроме угловых пор имеются единичные стенные поры. Такое же соотношение имеется у раннелландверийских фавозитид Сибирской платформы. Появление мутантов описано так же В.Л. Лелешусом (1959, 1963) в линии развития *Multisolenia* – *Anterolites*. Такая трактовка таксономических категорий создает представление о том, что популяция по объему может быть больше, чем вид, в случае если виды произошли от мутантных форм этой исходной популяции.

Установление времени появления в популяции мутантных форм является очень важным для стратиграфии, так как уже первые мутанты четко фиксируют в непрерывной последовательности момент зарождения нового таксона. Сейчас все более широко утверждается представление о том, что одинаковые мутации могут возникать по всему географическому ареалу распространения вида. Поэтому

установление времени появления мутаций в разных районах позволит проводить точные сопоставления. Так, в описанном примере становления нового таксона первые представители, обладающие рядом с солениями стенными порами, возникли на рубеже лландовери и венлока в бассейнах всей Средней Сибири (Таймыр, Сибирская платформа, Саяно-Алтайская область, Тува). Появление в ряду *Paleofavosites - Mesofavosites - Favosites* форм только со стенными порами соответствует примерно границе нижнего и среднего лландовери.

На процессе эволюции табулят существенно отразился, по-видимому, и фактор, известный под названием "волны жизни" (Четвериков, 1915) или "популяционные волны" (Тимофеев-Ресовский и др., 1969), который, как утверждается, существует во всех популяциях и совершенно случайно, статистично и резко изменяет концентрацию всех редко встречающихся в популяциях мутаций и генотипов благодаря изменению численности популяции.

Этот фактор сыграл, по-видимому, немаловажную роль для становления рассмотренного эволюционного ряда *Multisolenia-Mesosolenia-Sapporipora*, где благодаря разным флуктуациям численности популяций, особенно на краю ареала (в крайних популяциях, расположенных в бассейне р. Омутах) происходила, видимо, случайная концентрация нового фенотипа, обладающего стенными порами.

II. 4. ПОПУЛЯРИИ, ПОДВИДЫ, КЛИНАЛЬНАЯ И ВОЛНОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Рассматривая отдельные популяции как в пространстве, так и во времени, нетрудно убедиться, что нет практически ни одной сходной друг с другом популяции по всем признакам. Некоторые популяции отличаются незначительно и только по отдельным количественным градиентам признаков, другие же могут отличаться настолько, что часто могут быть приняты в качестве разных видов и даже родов. В то же время, если популяции принадлежат к одной таксономической категории, в их расположении и изменчивости имеются свои, свойственные этому таксону, закономерности. Одной из выявленных закономерностей является клинальная изменчивость. Этот вид изменчивости получил широкую известность после работы Гексли (Huxley, 1939). Клинальная изменчивость имеет место в непрерывном ряду популяций или, как его называет Э. Майр (1971), популяционном континууме. Она проявляется как в пространстве - географический клин, так и во времени - хроноклин.

Изучение клинальной изменчивости привело некоторых исследователей, как например П.В. Терентьева (1965, 1967), к тому, что географическая изменчивость всегда является клинальной и что в связи с этим система внутривидовых таксономических единиц постепенно утрачивает свое значение, а поэтому следует отказаться от понятия подвида, а вид считать конечным таксоном. Как видно

из этого замечания, проблема клинальной изменчивости затрагивает не только частные вопросы изменчивости видов, но касается и общих вопросов систематики. Как показали наблюдения над табуретами, нельзя сводить все явления географической изменчивости, существующей в природе, к одному лишь типу непрерывной клинальной изменчивости, на что, в частности, указывал и О.Л. Кретьяновский (1968).

Рассмотрение серий географически и хронологически близких и слабо изолированных друг от друга популяций *Favosites gothlandicus*, существовавших на протяжении ландоверийского века в Среднесибирском эпиконтинентальном бассейне, показало, что здесь мы имеем дело не с разными таксонами, а с одним видом, имеющим в пределах этого бассейна клинальную изменчивость. Первые поселения этого вида в Среднесибирском бассейне имели достаточно небольшие величины и градации изменчивости таких количественных признаков, как диаметр кораллитов и поперечник пор. В дальнейшем под давлением направленного отбора эти градации к концу ландоверийского времени значительно увеличились. Если в среднем ландовери максимальный диаметр кораллитов был не более 3,5 мм, то в конце позднего ландовери он достиг 9,0 мм. Соответственно увеличился и поперечник пор от 0,3–0,4 до 0,6–0,9 мм. В процессе развития вида его ареал в пределах бассейна менялся. Если на северо-западе вид расселялся практически непрерывно, то в юго-восточных и южных районах (Вилюйская синеклиза, Иркутский амфиатр) заселение происходило периодически, только в моменты, благоприятные для развития кораллов. Судя по малой фенотипической изменчивости, заселение этих районов происходило, вероятно, только за счет краевых частей ареала вида, обитатели которого не обладали полным запасом генофонда. Как уже указывалось, вид достиг наибольшего ареала в позднем ландовери. Рассмотрение его географической изменчивости показало, что наибольший максимальный диаметр кораллитов и поперечника пор находится в двух центрах развития в пределах открытого моря с развитием нормально-морских осадков. Уменьшение модальной величины признаков отмечается на юго-восток, в сторону замкнутости бассейна и прибрежных лагунно-морских фаций. Таким образом, изофены, т.е. линии, соединяющие точки с одинаковым выражением признака, имеют ориентировку в пределах Среднесибирского бассейна с северо-востока на юго-запад (рис. 43). Центральные популяции имеют большую численность и, кроме того, в них отмечается наибольшая вариация названных признаков. В приведенном примере клинальная изменчивость постепенная. В других же случаях она может развиваться ступенчато, иногда даже дискретно.

Очень часто изменчивость между смежными популяциями развивается, на первый взгляд, совершенно незакономерно. Смежные популяции могут иметь значительные разрывы по отдельным признакам и, в то же время, отдаленные популяции часто близки по вариации многих признаков. При изучении же большого числа популя-

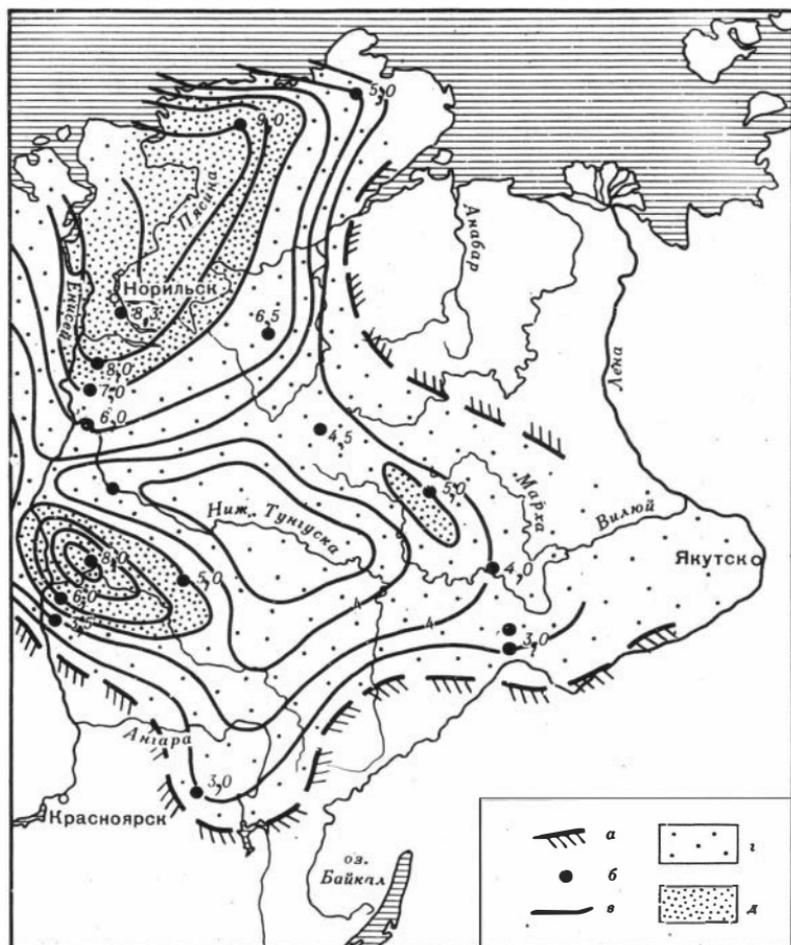


Рис. 43. Местонахождения разрезов и клинальная изменчивость максимального диаметра кораллитов *Favosites gothlandicus* в поднеоландоверийское время в Среднесибирском бассейне:

а – границы бассейна; б – местонахождения разрезов: I – р. Левый Омнутах, в 1,5 км ниже истока, II – р. Горбиячин, в 0,5 км ниже руч. Оленьего (арабские цифры у точек местонахождения разрезов обозначают максимальный диаметр кораллитов); в – изофены, соединяющие участки ареала вида с одинаковым максимальным диаметром кораллитов; г – зона относительного мелководья с распространением прибрежных и лагунно-морских фаций; д – зона нормальных морских глубин (до 200 м) с распространением неглубоководных морских известковых осадков

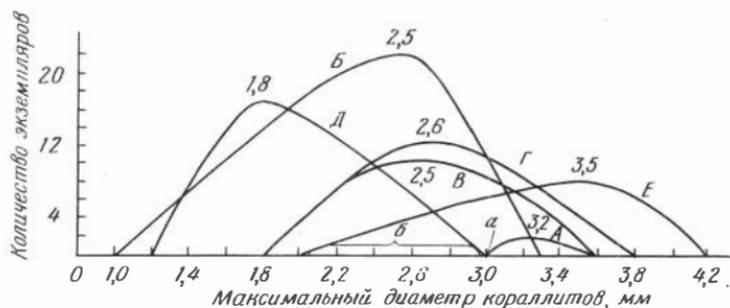


Рис. 44. Волновая изменчивость максимального диаметра кораллитов у *Favosites gothlandicus* по популяциям, происходящим из Юдолии

А – популяция из китайгородского горизонта. Б – популяция из коновских слоев. В – популяция из сокольских слоев. Г – популяция из гринчукских слоев. Д – популяция из рашковских слоев. Е – популяция из дзвенигородских слоев. а – непрерывная изменчивость признаков путем стыка; б – непрерывная изменчивость путем перекрытия

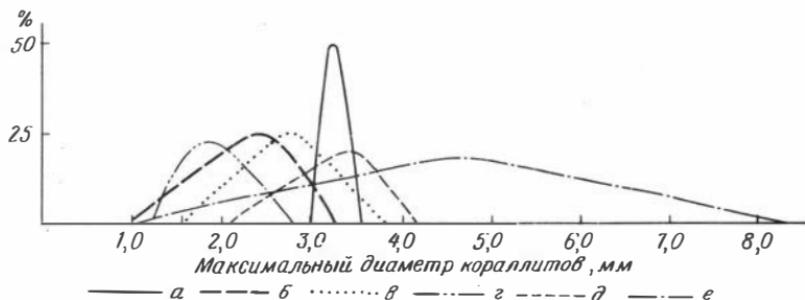


Рис. 45. Кривые, показывающие пределы вариации и модальный класс максимального диаметра кораллитов у колоний разных стратиграфических популяций *Favosites gothlandicus*.

Популяции Приднестровья: а – низы китайгородского горизонта, б – коновские слои, в – сокольские и гринчукские слои, г – рашковские слои, д – дзвенигородские слои. Популяция Сибирской платформы: е – верхи среднего – низы верхнего лландовери. Стратиграфические популяции а и г имеют полное несовпадение, другие популяции незначительно или почти полностью перекрываются. Сибирская популяция (е) перекрывает все популяции

ций вариационные кривые какого-либо признака располагаются в один ряд, образуя непрерывную серию с полным перекрытием вариационных кривых. Кроме того, имеются большие популяции, в которых изменчивость какого-либо признака так велика, что она перекрывает всю вариацию изменчивости многих из популяций. Такую изменчивость признаков автор называет волновой изменчивостью. На рис. 44 дан пример волновой изменчивости у вида *Favosites*

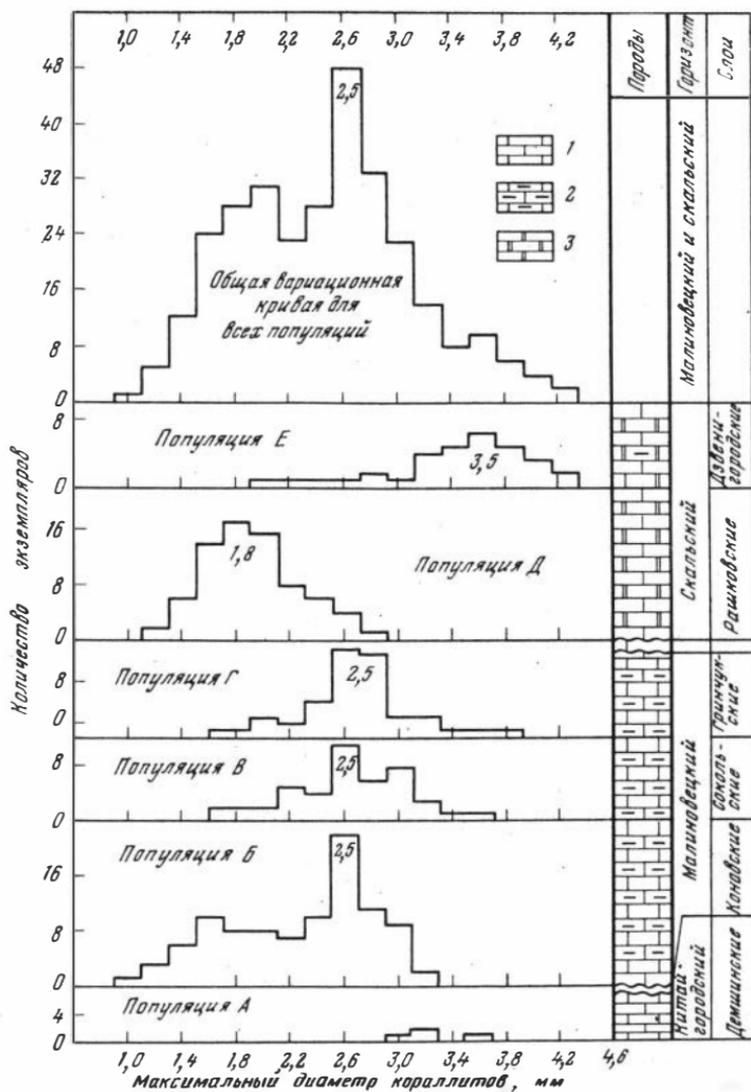


Рис. 46. Распределение числа экземпляров в отдельных популяциях *Favosites gothlandicus*, происходящих из Подолии, по максимальному диаметру кораллитов. Китайгородская и дзвенигородская популяции, происходящие из известняковой фации, имеют наивысшие варианты признака; рашковская, происходящая из доломитовой фации, обладает наименьшей вариантой. Средние по условиям обитания популяции малиновецкого времени имеют средние значения этого признака

1 - известняки, 2 - глинистые известняки, 3 - доломиты

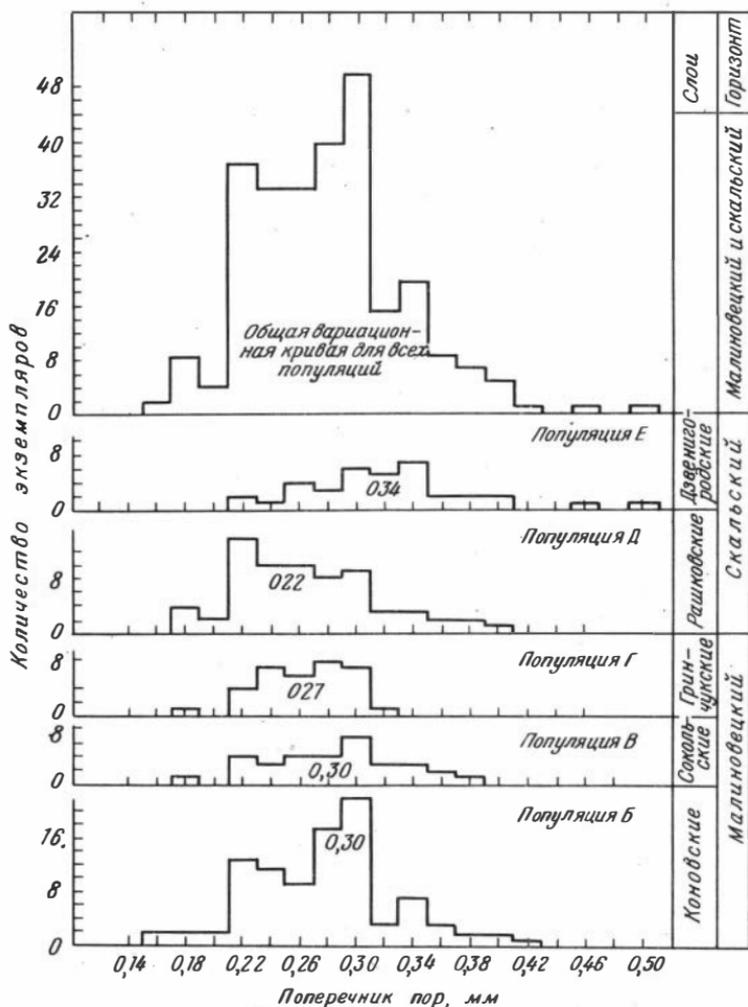


Рис. 47. Распределение числа экземпляров в отдельных популяциях *Favosites gothlandicus*, происходящих из Подольского бассейна, по максимальному поперечнику пор

gothlandicus среди популяций Подольского силурийского бассейна.

Здесь наглядно показано незаконномерное изменение диаметра кораллитов в смежных популяциях, а также разная их численность. На рис. 45 показано, как вариационные кривые, построенные по диаметру кораллитов для всех популяций Подольского бассейна, полностью перекрываются вариационной кривой, свойственной для популяции *Favosites gothlandicus*, происходящей из ландоверийских отложений Сибирской платформы.

Волновая изменчивость, так же как и клинальная, тесно связана с условиями обитания кораллов. При рассмотрении подольских

популяций *Favosites gothlandicus* с этих позиций оказалось, что все признаки в какой-то степени связаны с фациальными условиями, в которых находились кораллы. В первую очередь это относится к диаметру кораллитов (рис. 46). Популяции, развивающиеся в разных условиях, характеризуются различными пределами максимального диаметра кораллитов и его модальной величины. При улучшении условий обитания кораллов предел максимального диаметра кораллитов и его модальная величина возрастают, при ухудшении — уменьшаются.

Популяции, развивающиеся в благоприятных условиях среды (демшинские слои китайгородского горизонта и дзвенигородские слои скальского горизонта), характеризуются самыми большими значениями модального диаметра кораллитов и изменчивости. Предел меньшей варианты, как правило, смещается в сторону увеличения абсолютной величины признака.

Популяции, развивающиеся в неблагоприятных условиях (рашковские слои скальского горизонта), имеют резкое смещение модальной величины диаметра кораллитов в сторону уменьшения. Значительно уменьшается величина и большей варианты признака.

Популяции из разных слоев малиновецкого горизонта, которые формировались в более или менее одинаковых (средних для развития кораллов в Подольском бассейне) условиях среды, имеют по отношению к названным популяциям средние модальные величины диаметра кораллитов и средние величины больших вариантов.

При смене физико-географических условий среды не остаются постоянными и другие признаки, что наглядно можно проследить на примере тех же подольских популяций *Favosites gothlandicus*. На рис. 47 показаны вариации в отдельных популяциях по максимальному поперечнику пор, а на рис. 48 — по максимальной длине шпиков и максимальному расстоянию между днищами. Характерно, что близкие по условиям обитания популяции из малиновецкого горизонта имеют близкие вариации и этих признаков, так же как и близкие вариации по диаметру кораллитов.

Волновая изменчивость особенно ярко проявляется при флуктуациях численности населений в пределах одной популяции, т.е. при наличии популяционных волн. Волновая изменчивость здесь связана с тем, что при сокращении численности по каким-либо причинам всегда отбираются какие-то фенотипы случайно. Зависимость вариации признаков от численности населения можно наблюдать на рис. 16 при смене населений в стратиграфической последовательности пород. Волновая изменчивость проявляется как по количественным, так и по качественным признакам. Характерным примером этому могут служить популяции качественного ряда *Multisolenia-Mesosolenia-Sapporipora* с р. Левый Омнутах, чья характеристика дана в разделе "Микроэволюция" (стр. 101).

Близкие, слабо изолированные популяции из смежных биотопов одного бассейна, связанные между собой клинальной или волновой изменчивостью, могут объединяться в популяции. Популяции, так же

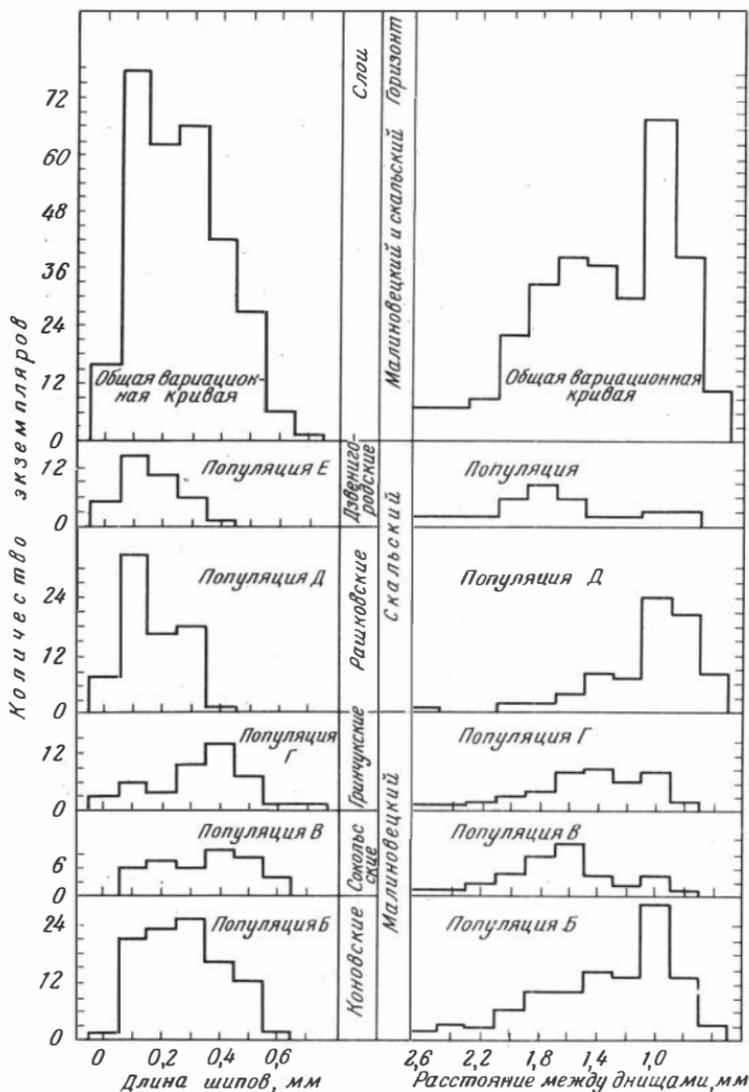


Рис. 48. Распределение числа экземпляров в отдельных популяциях *Favosites gothlandicus*, происходящих из Подольского бассейна, по максимальной длине шпиков и по максимальному расстоянию между днищами

как и отдельные популяции, могут иногда отвечать рангу подвида или входить в его состав. Объединение популяций в популярии дает возможность изучения этих совокупностей организмов в целом еще до выяснения их подвиговых отношений. Так, например, в пределах среднесибирских бассейнов имеется, по крайней мере, три популярия *Favosites gothlandicus*, характерных для Таймыра, Сибирской платформы и Саяно-Алтайской области. В состав этих популяриев

входят тесно связанные между собой клинальной изменчивостью популяции, развивающиеся в средне- и поздне- и позднеландоверийское время. Общие же рамки изменчивости признаков у этих популярий различны.

Вопрос о выделении подвидов у табулят совершенно не разработан. К подвиду у табулят как географической и хронологической разновидности, по-видимому, может относиться популяция или группа популяций, отличающаяся довольно резко от других групп популяций количественными градиентами наследственных признаков. Модификационные признаки для установления подвидов не могут играть решающей роли. Клинальное изменение градиентов признаков в пределах одной ископаемой популяции или популярия, по-видимому, не дает основания для выделения достоверных подвидов. Ниже на конкретных примерах будет показано, в какой трактовке понимается подвид у табулят.

В заключение первой части работы можно отметить следующее.

Изучение генотипической и модификационной изменчивости населения создает общую картину развития популяций и подвидов.

Вид в целом состоит из многочисленных популяций, отделенных друг от друга разной степенью изоляции, обладающих разной численностью населения и заселяющих разные по физико-химическим условиям биотопы. Благодаря этому в пределах вида не может быть двух идентичных популяций как по генофонду, так и фенотипическим признакам. Из сказанного становится очевидно, что для изучения политипического вида табулят необходимо установление объемов и изменчивости подвидов и популяций. Изучение мутантов представляет большой интерес с точки зрения эволюции популяций и видообразования. Классификация модификаций, связанных с условиями обитания, должна разрабатываться самостоятельно.

Согласно политипической концепции вида рассмотренные в этой главе внутривидовые категории, на мой взгляд, полностью охватывают все наследственные биологические подразделения табулят. Поколение и население определяют биологические подразделения со всей их изменчивостью в определенный момент жизни вида на естественно оконтуренных ареалах популяций и нужны для восстановления развития вида во времени. Их выделение связано с искусственным разрывом видового подразделения во времени, поэтому они не являются целостными биологическими единицами и не должны иметь собственных наименований.

Описанные популяции табулят хотя и имеют определенные географический и возрастной объемы, также не могут претендовать на собственные наименования, так как контуры их распространения определяются в основном географическими рамками, позволяющими иметь тесные генетические связи с группами соседних популяций. И только подвид и мутант заслуживают особого тринарного наименования. При этом подвиды составляют вид, а мутанты входят в состав отдельных частей вида, подвида или популяции. Кроме того, учитывая, что мутирование идет практически непрерывно, наименования заслуживают только те мутанты, которые влияли на ход развития популяции или вида в целом.

**ОБЪЕМ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ
И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ
ВИДОВ ТАБУЛЯТ**

Предлагаемые ниже объемы политипических видов табулят во многом отличаются от установленных ранее топологических видов. Новый объем вида влечет за собой и переоценку его стратиграфического значения. Ниже на конкретных примерах будет показан предлагаемый объем того или иного политипического вида табулят и его значение для целей стратиграфии. Кроме того, здесь будет показана* прямая зависимость изменчивости вида от его географического распространения. Чем шире распространен вид во времени, тем значительнее его фенотипическая изменчивость.

**III. 1. ВИДЫ,
КРАТКОВРЕМЕННО СУЩЕСТВОВАВШИЕ
В ПРЕДЕЛАХ ОДНОГО БАССЕЙНА
(НА ПРИМЕРЕ *CRYPTOLICHENARIA MIRANDA*)**

Анализ видов табулят, существовавших кратковременно в пределах одного бассейна или какой-либо его части, показал, что основной характерной чертой является небольшая их изменчивость. Как известно, появление нового вида связано с географической изоляцией обычно небольшой популяции, а значит и содержащей довольно незначительный запас исходной генотипической изменчивости. Для поддержания широкой изменчивости необходимо прежде всего время для развития новых мутаций. В то же время виды, существующие кратковременно, не успевают развить полностью свой потенциальный запас в этом отношении. Наиболее часто у видов, кратковременно существующих в пределах разных фациальных зон бассейна, выражена только модификационная изменчивость, связанная с обитанием тех или иных популяций или их частей в разных условиях среды. В бассейнах же с достаточно устойчивым режимом по всему бассейну такие виды обычно по своей природе приближаются к монотипным или топологическим, благодаря чему, даже несмотря на любой подход к оценке вида, они остаются в том же объеме, в каком выделялись и ранее. Ярким примером этому является *Cryptolichenaria miranda* Sok. (табл. XVII). Этот вид распространен на территории Сибирской платформы в очень узком, стратиграфическом интервале, включающем самую верхнюю часть гурагирского времени в пределах снежногорского уровня раннего

ордовика. В настоящее время известно его пять местонахождений на территории Сибирской платформы (бассейны рек Мойеро, Горбиячин, Подкаменная Тунгуска, Ангара, Калар). Все эти биотолы не имели, по-видимому, между собой значительных давлений изоляции, хотя и расположены друг от друга на довольно больших расстояниях. Поэтому все известные популяции могут рассматриваться в составе одного популярия, имевшего развитие в Среднесибирском эпиконтинентальном бассейне. Все популяции имеют практически одинаковые рамки изменчивости признаков. Разницу составляют только количественные взаимоотношения тех или иных экземпляров с преобладанием отдельных признаков. Все популяции характеризуются наличием мелких и средних по величине колоний диаметром до 50 мм и в высоту до 35 мм. Колонии полусферические или несколько вытянутые вверх. Образованы полипники тонкими, радиально расходящимися кораллитами неправильного полигонального, иногда несколько округлого очертания. Большей частью они четырех- или пятиугольные, но иногда встречаются трех- и реже шестигульные. Для кораллитов характерна неравновеликость граней, втчего они и приобретают неправильные очертания. Диаметр кораллитов в пределах колонии варьирует не более чем в пять раз. Юные кораллиты имеют диаметр 0,2–0,3 мм. Модальный диаметр в разных колониях колеблется в пределах 0,5–0,7 мм, а максимальный – 0,8–1,1 мм. Стенки имеют слитную ламеллярную структуру. Они прямые или изогнутые, минимальной толщиной в разных колониях от 0,01 до 0,03 мм и максимальной толщиной от 0,05 до 0,10 мм. Днища тонкие, слабо вогнутые, располагаются зонально. Часто днища имеются только в периферической зоне колонии. У некоторых колоний, обычно с тонкими скелетными элементами, днища практически отсутствуют. В зонах со сближенными днищами интервал между ними колеблется от 0,1 до 0,4 мм. В зонах с разреженными днищами интервал часто превышает 1,0–3,0 мм. В кораллитах появляется периодически по два шиповатых септальных ребра, расположенных симметрично в смежных кораллитах и по обе стороны углов кораллитов, образуемых смежными гранями. Сливающиеся концы септальных ребер отделяют от кораллитов юные почки, которые быстро достигают взрослой стадии. Появление септальных ребер в основном приурочено к зонам с частыми днищами. В зонах с более слабым развитием днищ септальные ребра также слабо развиты. Все перечисленные признаки встречаются в пределах каждой из известных популяций, хотя они развивались в разных фациальных зонах. Так, популяции из бассейнов рек Горбиячин, Мойеро связаны с известняковыми фациями, подкаменно-тунгусская популяция – с песчаными, ангарская – с доломитовыми и каларская – с аргиллитовыми красноцветными фациями (рис. 49).

Изучение изменчивости в пределах отдельных популяций показало, что в каждой из них имеются экземпляры с хорошо развитой септой, частыми днищами и несколько утолщенной стенкой кораллитов, т.е. видовые признаки, вероятно, коррелятивно связанные.

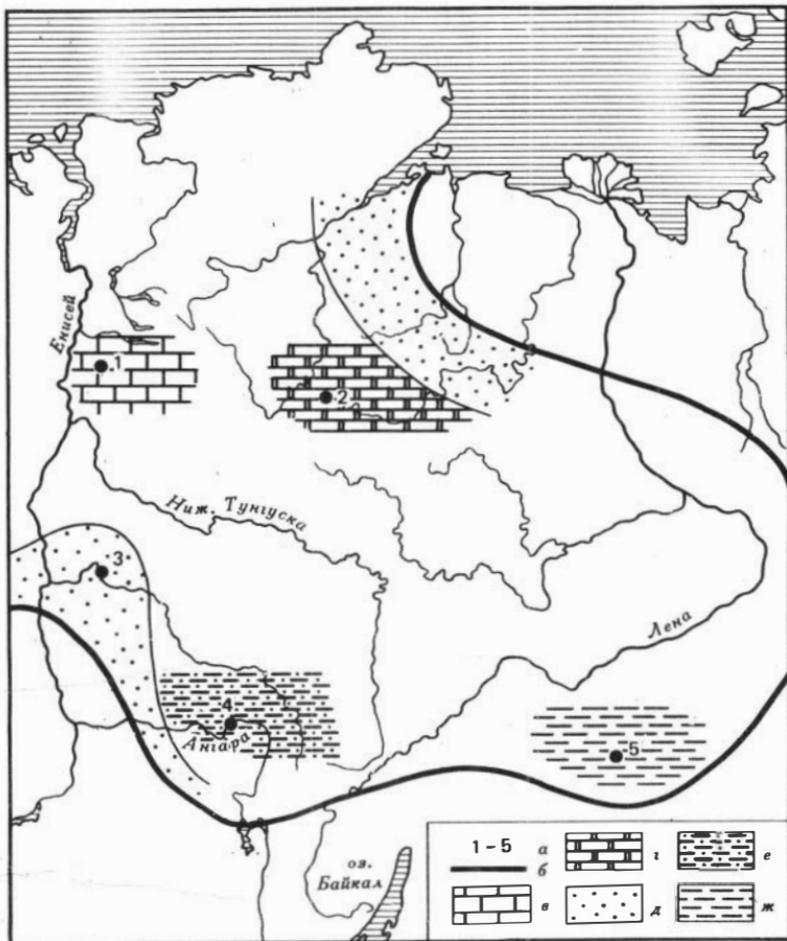


Рис. 49. Приуроченность популяций *Cryptolichenaria minarda* к разным гурагирским геоценозам Сибирского бассейна

а – местонахождения популяций, б – границы бассейна, в – известняки, г – доломиты, д – песчаники, е – алевролиты, ж – аргиллиты

Имеются также и экземпляры с тонкими стенками кораллитов, редкими или зонально расположенными днищами и слабо развитой септой. Все эти признаки связаны непрерывной изменчивостью. Благодаря этому все экземпляры как в пределах каждой, так и во всех популяциях, взятых вместе, относятся к одному виду. Ранее, до выявления отмеченных пределов изменчивости (Соколов, Тесаков, 1963) экземпляры, обладающие тонкими стенками, редкими днищами и слабо развитой септой, были отнесены к новому виду – *Cryptolichenaria baikitica* Sok. et Tes., 1963. В настоящее время благодаря пополнению материала, собранного целенаправленно,



Рис. 50. Зона *Cryptolichenaria miranda* в. верхах гурагирского подгоризонта (ланвирн ?) в пределах Сибирской платформы

стало очевидно, что *Cryptolichenaria baikitica* синоним *Cryptolichenaria miranda*.

Приведенный пример наглядно показывает, как благодаря детальным популяционным исследованиям можно избежать выделения новых видов. В то же время это является показательным в отношении того, как влияет та или иная концепция на выделение объема вида, следовательно и на стратиграфию. В имеющемся случае все экземпляры происходят из очень узкого стратиграфического интервала верхней части гурагирского подгоризонта (Тесаков, 1967, 1975), а именно, не более 0,2–0,5 м разреза р. Мойеро, 0,2 м разреза р. Горбиячин, 0,5 м разреза р. Ангары и 0,4 м разреза Верхнекаларского грабена (рис. 50). Поэтому выделение здесь из числа имеющихся представителей дополнительных видов ни в коей мере не ведет к дробности стратиграфического расчленения. В то же время нахождение экземпляров (в случае неполной выборки, как это случилось вначале при выделении вида *Cryptolichenaria baikitica*) с несколько отклоняющимися признаками от голотипа типового вида может отвлечь исследователя от прямой корреляции разрезов только на основе того, что в различных разрезах распространены разные виды. Рассмотрение изученных экземпляров в пределах одного вида позволяет по любым его формам проводить уверенную корреляцию разнофациальных, достаточно удаленных друг от друга разрезов. В частности, для всего Лено–Енисейского стратиграфического региона предлагается выделение в верхах гурагирского подгоризонта нижнего ордовика очень узкой стратиграфической зоны *Cryptolichenaria miranda*, прослеживающейся в указанном узком стратиграфическом интервале через всю Сибирскую платформу.

III. 2. ВИДЫ, КРАТКОВРЕМЕННО СУЩЕСТВОВАВШИЕ В ПРЕДЕЛАХ НЕСКОЛЬКИХ БАССЕЙНОВ (НА ПРИМЕРЕ *DESMIDOPORA ALVEOLARIS*, *SYRINGOLITES KUNTHIANUS*)

Основной характерной чертой для видов, существовавших кратковременно в пределах нескольких бассейнов, так же как и для видов, существовавших кратковременно в одном бассейне, является небольшая их изменчивость. Это связано, по-видимому, с тем, что миграция от родоначальной популяции идет так быстро и так однотипно, что в бассейны, хотя и далеко удаленные друг от друга, практически попадает весь генотипический материал, свойственный родоначальной популяции. Исходная популяция, еще не достигшая широкого запаса гено- и фенотипической изменчивости, естественно, может дать основателей только одного биотипа. Другими словами, крайние члены родоначальной популяции настолько незначительно отличаются друг от друга, что при основании новых популяций даже их крайними членами вновь образованные популяции будут также близки друг к другу. Учитывая кратковременность существования таких видов, они, естественно, за очень короткий срок своего развития не могут приобрести широкие вариации наследственных признаков. Для видов, существовавших кратковременно в пределах нескольких смежных бассейнов, свойственна в основном только модификационная изменчивость, приобретенная в результате приспособления к тем или иным условиям обитания. Достаточно хорошим примером, иллюстрирующим высказанные положения, является *Desmidopora alveolaris* Nich., 1886, изученная Б.С. Соколовым совместно с автором.

Как сейчас установлено, этот редкий вид, впервые открытый Никольсоном (Nicholson, 1886) в Англии, распространен и на территории Подолии (Тесаков, 1960), и в Баррандиене. Указание на развитие *Desmidopora alveolaris* в Баррандиене здесь дается впервые. Эти представители изучены по материалам, любезно предоставленным чехословацкими геологами Б.С. Соколову и О.И. Никифоровой при показе им классических разрезов силура Баррандовой мульты. При изучении всех имеющихся материалов было установлено, что этот вид по ряду признаков наиболее тесно связан с хатеритами.

1. Стенка у *Desmidopora* не слитная, как это представлялось ранее, а образована своеобразными, вертикально расположенными трабекулами – тесно сросшимися между собой боковыми сторонами (табл. XVIII, фиг. 5, 6). Иногда трабекулы несколько обособлены, вследствие чего в поперечных сечениях (табл. XVIII, фиг. 2) и на выветренной поверхности полипняка (табл. XVIII, фиг. 4) стенка имеет четковидное очертание, как у некоторых каменноугольных хететид.

2. Трабекулы стенок в направлении роста часто прерываются (табл. XVIII, фиг. 1), подобно столбикам рода *Labechia*.

3. *Desmidopora* не имела свойственной коммуникатным табулятам системы соединительных образований между зоридами; ее скелет лишен настоящих пор. Никольсоном и другими исследователями за поры, вероятно, были приняты просветы между прерывающимися или расходящимися трабекулами (табл. XVIII, фиг. 1, 3, 5), а также просветы, возникающие в результате неполного деления ячеек (табл. XVIII, фиг. 7).

4. Размножение *Desmidopora* происходило путем продольного деления. Ячейки нередко нарастали в каком-либо одном из направлений (табл. XVIII, фиг. 4, 6) и, достигнув зрелой стадии, начинали быстро делиться, создавая меандрические формы в структуре скелета. Деление происходило с помощью псевдосептальных выростов, также состоящих из трабекул (табл. XVIII, фиг. 2, 3, 7), которые впоследствии переходили в самостоятельные стенки (табл. XVIII, фиг. 3).

Поллюские и баррандиенские представители практически не отличаются друг от друга. Полипняки уплощенной полусферической формы, достигающие в диаметре 100 мм и высотой 50–60 мм. Ячейки расходятся радиально от основания колонии. Они имеют полигонально-округлые или меандрические поперечные очертания в зависимости от степени полноты деления смежных ячеек. Довольно часто встречаются эллиптические и сильно удлинённые ячейки без признаков деления. Диаметр округло-полигональных ячеек колеблется в пределах 0,3–1,0 мм, эллиптических – 0,7–1,2 мм и вытянутых – 0,4–1,0 × 1,2–9,0 мм и более.

Стенные трабекулы, расположенные в углах ячеек, значительно утолщены, отчего внутренние полости ячеек приобретают округлые очертания. Толщина стенок 0,09–0,15 мм. В стенках местами наблюдаются щелевидные просветы, возникающие в результате расхождения и прерывистости трабекул. Ширина просветов равна ширине трабекул в случае их прерывистости и довольно непостоянна в случае их расхождения. Длина просветов зависит от величины разрыва трабекул, но обычно колеблется в пределах 0,1–0,5 мм.

Днища в большинстве случаев выпуклые, реже горизонтальные, в серийно связанных меандрических ячейках они всегда пузырчатые. Нередко в смежных ячейках днища расположены на одном уровне и иногда переходят из одной ячейки в другую через щелевидные просветы. Интервал между днищами 0,2–1,0 мм, обычно 0,5 мм. Пор фавозитридного типа совершенно не наблюдается. Септальные образования отсутствуют. Хорошо выражены лишь псевдосептальные выступы стенок.

Имеющиеся в коллекции экземпляры обнаруживают только некоторые различия в форме полипняков, размерах и форме ячеек. В то же время имеются и полипняки (экз. 38–2, 5, 10), полностью отвечающие диагнозу, данному для *Desmidopora alveolaris* Никольсоном. Другие экземпляры отличаются либо формой полипняка – полусферической и бокаловидной – до 150 мм в высоту, либо несколько большим средним диаметром ячеек – до 1,5 мм (экз. № 38–6, 7

9). У некоторых полипняков преобладает округло-полигональная форма ячеек (экз. № 38-6), у других — сильно вытянутая в одном из направлений (экз. № 38-9). Наблюдаются различия и в общей конфигурации расположения ячеек. Поскольку большинство из этих признаков в той или иной мере прослеживается в каждой колонии, они могут рассматриваться только как проявления внутривидовой изменчивости. Более широкая изменчивость подольских представителей, возможно, отмечается только потому, что для топотипического материала не была дана полная характеристика.

Таким образом, замеченная изменчивость, проявившаяся у *Desmidopora alveolaris*, не выходит за рамки типологической. Благодаря этому в палеонтологической литературе в пределах рода сохраняется достоверно только один вид *Desmidopora*, несмотря на то, что его представители распространены в достаточно отдаленных районах. Вполне возможно также, что к *Desmidopora alveolaris* Nich. должны относиться *D. sp.* и *D. multitabulata* Fitzgerald (1955), отличающиеся от описанного вида только меньшим диаметром ячеек. Однако недостаточная характеристика австралийских экземпляров не дает возможности сделать полное отождествление указанных форм и отнесение их достоверно даже к роду *Desmidopora*.

Из рассмотренного материала видно, что несмотря на расширение ареала вида, благодаря изучению новых районов, объем вида *Desmidopora alveolaris* не изменился. Не изменилось также и стратиграфическое положение этого вида. В Англии он был описан из известняков Дадли венлока, в Подолии — из верхней части мукшинского горизонта, относимого большинством исследователей к венлокскому ярусу (Никофорова, Предтеченский и др., 1972). В Чехословакии вид имеет распространение в верхней части литенских слоев также венлокского возраста. Таким образом, вид *Desmidopora alveolaris*, имеющий распространение в трех бассейнах и обладающий слабой изменчивостью благодаря, видимо, своему непродолжительному времени существования, является узкой зональной формой, хорошо коррелирующей отложения на достаточно значительных расстояниях (рис. 51).

Для случая, когда вид существует недолго в пределах смежных бассейнов, необходимо привести также пример для иллюстрации и большей изменчивости, чем это было показано ранее. Таким примером может служить *Syringolites kunthianus* (табл. XIX, XX). Этот вид примечателен тем, что несмотря на кратковременное существование в трех районах — о. Готланд, Прибалтика, Подолия, он имеет достаточно значительные вариации количественных признаков, и в частности диаметра кораллитов, о чем свидетельствует приводимая ниже характеристика.

Полипняки средних размеров, полусферической и уплощенной формы. Кораллиты призматические, с максимальным диаметром кораллитов у разных колоний от 1,5 до 4,0 м. Стенки прямые и продольно гофрированные, толщина стенок колеблется в пределах 0,04–0,22 мм. Поры расположены в углах и на гранях кораллитов в

один-два ряда. Они большей частью круглого сечения. В некоторых полипниках появляются поры эллиптического сечения (обр. Т-65127-3). Пределы поперечника пор в разных колониях от 0,1 до 0,3 мм. Отношение поперечника пор к диаметру кораллитов обычно 1:10. У мелких форм оно смещается в сторону увеличения (только одна форма - обр. Т-5731г), у форм с диаметром кораллитов, начиная от 2,2 мм и выше, это соотношение становится меньше 1:10. В углах кораллитов поры встречаются довольно часто. На гранях они обычно располагаются в два ряда. У мелкоячеистой формы (обр. Т-5731г) отмечен только один ряд. У средне- и крупноячеистых форм количество рядов пор доходит до трех. Шипики хорошо развиты только на днищах, где их длина достигает 0,3 мм. На гранях шипы либо отсутствуют, либо слабо намечаются. Длина их обычно не превышает 0,1 мм. Типы днищ разнообразны. Они вогнутые, примыкающие к осевой дудке, либо нормально вогнутые. Наряду с вогнутыми днищами часто встречаются горизонтальные и аркообразные. Расстояние между днищами колеблется у разных колоний от 0,06 до 1,50 мм. В дудках диафрагмы горизонтальные или вогнутые, расстояние между ними от 0,03 до 0,70 мм.

Максимальный диаметр кораллитов варьирует у подольской популяции от 1,5 до 4,0 мм (табл. XIX, фиг. 1-7); у готландской - от 1,5 до 3,0 мм. Эстонские представители вида характеризуются максимальным диаметром кораллитов 2,4 мм со средним их диаметром 2,0 мм. Максимальная толщина стенки меняется от 0,9 до 0,24 мм у подольских форм, у эстонских же она достигает на периферии 0,5 мм. Вариация толщины стенки у готландских форм не изучена. Количество рядов пор обычно два, у единичных полипников стенки перфорированы тремя или только одним рядом пор. Колонии с часто расположенными днищами имеют интервал между ними 0,06-0,30 мм. В других колониях днища разрежены до 1,5 мм. Шипики на днищах обычно хорошо развиты, но имеются колонии, где шипики редко встречаются, либо полностью отсутствуют.

Судя по тому, что в каждом из указанных районов такая широкая изменчивость проявляется уже среди первых основателей, можно предполагать, что имеется родоначальная, еще не открытая популяция с широкой фенотипической изменчивостью, давшая начало описанным выше популяциям. В том, что подольская популяция является быстрым мигрантом, уже несущим определенный запас изменчивости, нет никакого сомнения, о чем свидетельствует и ее резкое появление среди монофациальной толщи пород китайгородского горизонта. Стратиграфическое значение этого вида также трудно переоценить. В настоящее время он известен только из нижнего висби о Готланда, слев яани Прибалтики и демшинских слев Подолии (рис. 52). Если полагать, что этот вид действительно кратковременно заселял эти смежные бассейны, то все названные стратиграфические подразделения являются возрастными аналогами, входящими в очень узкую биостратиграфическую зону *Syringolites kunthianus*. Популяционные исследования, проведенные на стратиграфи-

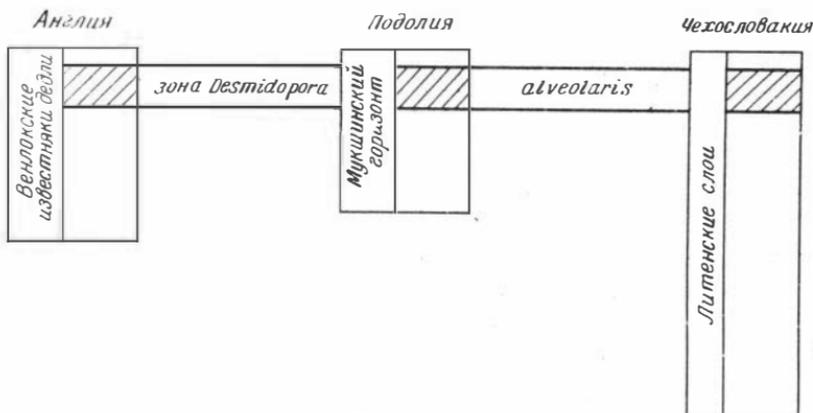


Рис. 51. Зона *Desmidopora alveolaris* в средней части венлокских известняков "Дедли" Англии, в верхней части мукшинских известняков (мукшинский горизонт) Подолии и верхней части литенских слоев Чехословакии

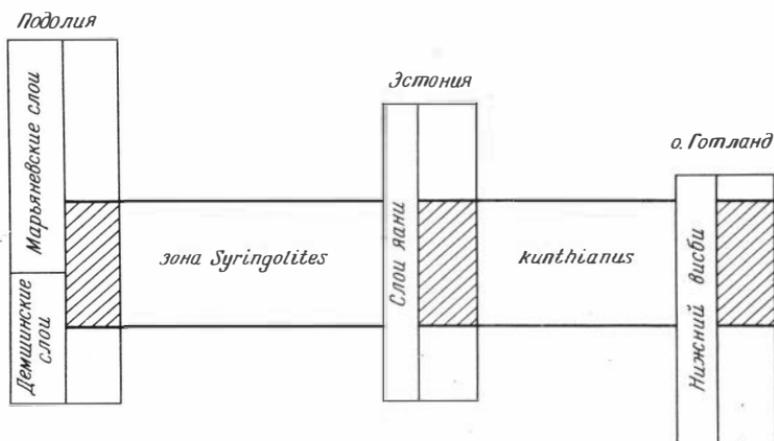


Рис. 52. Зона *Syringolites kunthianus* в верхней части демшинских слоев китайгородского горизонта Подолии, средней части слоев яани Эстонии и в средней части слоев нижнего висби о. Готланд

ческих популяциях из 0,8 м прослоя демшинских известняков Подолии и 1,5 м прослоя известняков яани Эстонии, дали возможность изучить изменчивость этого вида, что, видимо, в дальнейшем предотвратит возможность выделения из этой ассоциации организмов новых видов. Наличие у рода *Syringolites* только двух видов: *S. huronensis* Hinde, 1879 (имеющего поры только на гранях кораллитов) и *S. kunthianus* (поры в углах и на гранях) можно объяснить исторически. Первые представители этого рода, имеющие достаточно широкие вариации количественных признаков, были описаны К. Триппом (Tripp, 1933) – сторонником широкой трактовки вида.

В Эстонии (Клааманн, 1961) были описаны представители вида, соответствующие только голотипу. Подольские же формы ранее не описывались и получили оценку только в 1971 г. уже с позиций популяционной изменчивости (Тесаков, 1971).

III. 3. ВИДЫ, КРАТКОВРЕМЕННО СУЩЕСТВОВАВШИЕ В ПРЕДЕЛАХ МНОГИХ БАССЕЙНОВ (НА ПРИМЕРЕ *BILLINGSARIA PARVA*)

Рассмотрение практически всех видов, существовавших кратко- временно в пределах многих бассейнов, показывает, что они имеют незначительную изменчивость количественных признаков. Часто эти изменения модификационные и связаны с условиями обитания кораллов и прерывистостью ареала их распространения. Прерывистость любого ареала распространения стратиграфически узких видов накладывает определенные трудности в установлении одновозрастности отдельных его членов. Это происходит из-за того, что корреляция отложений проводится, как правило, по ископаемым остаткам, хотя распространение их на одном возрастном уровне само нуждается в подтверждении. Поэтому надежность одновозрастности обычно зависит от комплекса фактов, и в частности палеонтологических. Чем шире рассматриваемая территория, тем менее надежно сопоставление по палеонтологическим остаткам в очень узких стратиграфических интервалах. Достаточно надежным, узко стратиграфически распространенным видом с широким географическим ареалом является *Billingsaria parva* (Bill.).

Этот вид, впервые установленный из чезийских отложений Канады, имеет широкое географическое распространение на территории Сибирской платформы, Китая, Австралии, благодаря чему его можно считать повсеместным. На территории Канады его представители также описывались, по-видимому, из трентонских отложений под названием *Billingsaria occidentalis*, на Сибирской платформе этот вид известен под названием *Billingsaria lepida* Sok., на территории Китая — *Billingsaria gansuensis* и в Австралии (Тасмания) — *Billingsaria banksi* Hill. Рассмотрение всех этих представителей, а также изучение нескольких выборок, происходящих с рек Мойеро, Горбиячин и Кулюмбэ Сибирской платформы, показывает, что изменчивость описанных форм находится в рамках одного вида. Поэтому мы приходим к заключению, что в настоящее время этот своеобразный род табулят, имеющий столбик у кораллитов, является моно- типным, достаточно узко распространенным в стратиграфической последовательности и широко географически. Ниже приводится описание *Billingsaria parva* (Bill.) с включением в синонимию этого вида: *Billingsaria occidentalis* (Nich. et Eth.), 1880; *Billingsaria lepida* Sok., 1955; *Billingsaria banksi* Hill, 1955; *Billingsaria gansuensis* Yü Chang-ming, 1962 (табл. XXI).

Полишишки обычно небольших размеров полусферических или комковатых очертаний. Они образованы кораллитами, радиально расходящимися от центральной части основания колонии. Кораллиты довольно мелкие, звездчатых очертаний в поперечном сечении. Минимальный, модальный и максимальный диаметры кораллитов в изученных экземплярах популяции колеблются соответственно (в мм): 0,9–1,3, 1,1–1,6, 1,3–2,3 (р. Кулюмбэ); 0,7–1,2, 1,1–1,6, 1,3–2,0 (р. Горбиячин); 0,6–0,8, 1,2–1,3, 1,4–2,0 (р. Мойеро). Таким образом, для среднесибирского популярия минимальные диаметры кораллитов в разных колониях равны 0,6–1,3 мм, модальные от 1,1 до 1,6 мм и максимальные от 1,3 до 2,3 мм, а общая вариация кораллитов от 0,6 до 2,3 мм. У канадских форм диаметр кораллитов 0,6–0,8 мм, у австралийских – 1,0 мм. Стенки обычно утолщены, общая вариация толщины стенки от одной десятой до 0,5 диаметра кораллитов. У экземпляров с диаметром кораллитов 2,3 мм толщина стенки достигает иногда 0,8 мм. За счет утолщения стенки сильно сужается висцеральное пространство. На дне чашки находится грубый столбик, который проходит через всю длину кораллитов или иногда прерывается. В некоторых кораллитах он появляется периодически. Как строение столбика, так и стенок трабекулярное, иногда между трабекулами образуются просветы. Днища располагаются либо равномерно по всей длине кораллитов с интервалами 0,6–1,0 мм, либо несколько зонально. В одних зонах они отстоят друг от друга на 0,2–0,6 мм, а в других разрежены до 1,5 мм. Днища толстые, слабо вздутые, приподнятые у столбика. Часто встречаются также горизонтальные и даже косые днища. В кораллитах иногда прекрасно развиты восемь грубых септальных ребер, которые вдаются в полость кораллита, придавая ей звездчатое очертание. В некоторых случаях септальные ребра достигают столбика и плотно срастаются с ним.

Рассмотрение экземпляров из различных зон Сибирской платформы, Канады и Австралии показывает, что канадские и австралийские формы только несколько мельче по диаметру кораллитов, остальные признаки варьируют одинаково. Учитывая, что вариации диаметра кораллитов канадских и австралийских форм полностью укладываются в рамки изменчивости сибирских форм, можно сделать вывод об отнесении и тех и других к одному виду. Установленная вариация количественных признаков у *Billingsaria parva* в общем остается незначительной по сравнению с другими видами, обладающими широкой степенью вариации количественных признаков. Рассмотрение объема *Billingsaria parva* (Bill.) с политипических позиций показывает неоспоримое преимущество такого вида для стратиграфии по сравнению с типологическим. Развитие стратиграфически узко распространенного вида на широких площадях дает возможность точной корреляции значительно удаленных разрезов. В данном конкретном случае мы можем уверенно коррелировать среднюю часть волгинских слоев кривоуцкого горизонта Сибирской платформы (Тесаков и др., 1975) с основанием верхнего чеши Канады и из-

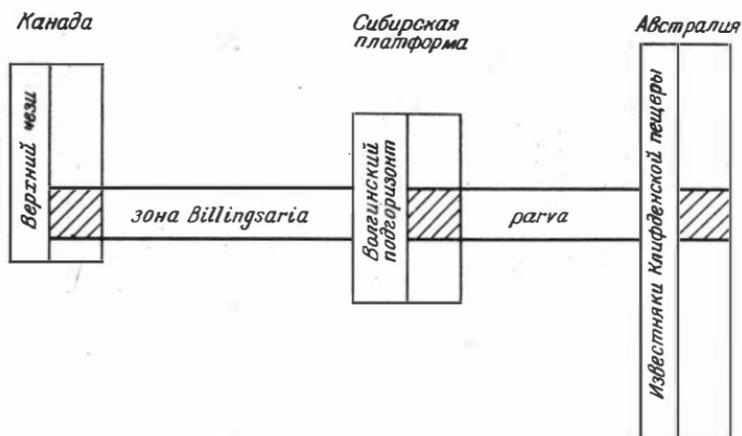


Рис. 53. Зона *Billingsaria parva* в нижней части верхнего чези Канады, средней части волгинского подгоризонта кривоулицкого горизонта Сибирской платформы, известняков Клифденской пещеры Австралии

вестняками Клифденской пещеры Австралии (рис. 53). Работа же с местными типологическими видами сильно затруднила бы эти корреляции. До настоящего времени каждый регион, содержащий представителей *Billingsaria*, имел свои местные виды, благодаря чему в каждом из регионов могли выделяться только свои местные биозоны, ничем не связанные между собой, кроме родового объединения. Представляется, что зона *Billingsaria parva* является одним из надежных корреляционных стратиграфических уровней в пределах средней части ордовика. По существу, это вторая древнейшая зона в ордовике по табулятам после *Cryptolichenaria mtranda*. Стратиграфический разрыв между этими зонами незначителен. В промежутке между ними характерных табулят пока не установлено. На этом примере показана исключительная важность правильной трактовки вида для стратиграфии. Установление политипических видов дает возможность подойти к зональному членению стратиграфического разреза по табулятам, что совершенно практически исключено при типологическом подходе к выделению вида.

III. 4. ВИДЫ, ПРОДОЛЖИТЕЛЬНО НЕПРЕРЫВНО СУЩЕСТВОВАВШИЕ В ОДНОМ БАССЕЙНЕ И КРАТКОВРЕМЕННО - В СМЕЖНЫХ БАССЕЙНАХ (НА ПРИМЕРЕ *TIVERINA VERMICULATA*)

Характерной чертой видов, существовавших непрерывно на протяжении значительного времени в одном бассейне, является их широкая фенотипическая изменчивость. В то же время кратковременное существование того же вида в смежных, достаточно удаленных

районах, обычно связано лишь с незначительной изменчивостью в пределах периферических популяций. Кроме того, у них сокращаются мерические признаки. Объяснение этому, как представляется, лежит в том, что, существуя длительное время в одном районе, вид, как правило, расширяет свою экологическую нишу, в связи с чем у него развивается потенциальная возможность к выживанию при широких изменениях условий среды. Живя долгое время в пределах одного биотопа и имея большой потенциальный запас приспособительной изменчивости, вид обычно становится доминантным в этом районе. Численность же населения и частота скрещивания также способствуют расширению изменчивости. Способность к приспособлению, а значит и к широте изменчивости накапливается видом и в процессе времени существования, так как даже в пределах одной части бассейна условия обитания во времени часто меняются и иногда очень значительно. Иначе говоря, вид может долго существовать в пределах какого-либо региона со сменой условий обитания, иногда достаточно резкой, только в том случае, если он способен приспособляться, точнее, выжить в этих условиях, а значит он должен иметь достаточно большой запас наследственной изменчивости. Развитие вида, продолжительно существовавшего в пределах какого-либо бассейна и кратковременно — в смежных, обычно связано с пульсационными связями этих бассейнов, вследствие чего основатели новых популяций не несли всего запаса наследственной изменчивости. Кратковременность развития популяций подтверждает то, что они не имели времени пополнять свой генофонд за счет иммигрантов от родительской популяции, несущей широкий потенциальный запас изменчивости. Благодаря немногочисленным основателям из широкой, продолжительно существующей родительской популяции новые популяции могут значительно отличаться друг от друга не только по количественным признакам, которые во многих случаях являются модификационными, но и по мерическим признакам, природа которых чаще наследственная и связана с определенными генами и мутациями. Такая изменчивость видов обычно характерна в случаях, когда они непрерывно развиваются продолжительное время в изолированных, но периодически связанных бассейнах, вследствие чего открывается возможность иммиграции. Если связи бассейнов устанавливаются прочные и появляется возможность широких биологических общений, то в соседнем бассейне развиваются также популяции с достаточно широкой фенотипической изменчивостью.

Идеальным примером популяции, непрерывно и продолжительно существующей в одном бассейне, и популяций этого вида, кратковременно обитавших в нескольких смежных бассейнах, является *Tiverrina vermiculata* Sok. et Tes., впервые описанный нами в 1968 г. Отличаясь наличием небольшого числа признаков, этот вид имеет в основном два направления изменчивости. Одно из них связано с изменением постройки колоний от кустистой через массивно-кустистую к массивной и второе — с изменением диаметра кораллитов в

пределах разных колоний. Чтобы оценить изменчивость этого вида, необходимо привести подробное его описание.

Полипняки кустистые (табл. XXII, фиг. 1-2), кучковато-кустистые (табл. XXII, фиг. 3-4), кустисто-компактные (табл. XXII, фиг. 5-6), компактные (табл. XXII, фиг. 7-8) и редко массивные, размером от нескольких миллиметров до 170 см. Они сферические, полусферические, уплощенные полусферические или лепешковидной формы. Кораллиты имеют различную форму в зависимости от положения в колонии. Свободные кораллиты в поперечном сечении всегда округлые, сближенные кораллиты имеют округлые и неправильно-округлые очертания, в компактных и массивных участках колоний кораллиты обычно округло-полигональные, альвеолитоидные, полигональные. Максимальный диаметр кораллитов в разных колониях колеблется от 0,5 до 1,8 мм (табл. XXIII, фиг. 1-14). Наибольшее распространение имеют колонии с поперечником кораллитов 0,7 - 0,8 мм. Колонии с поперечником кораллитов 1,5-1,8 мм встречаются очень редко. Стенки кораллитов тонкие, толщина их колеблется от 0,01 до 0,08 мм, в большинстве полипняков 0,02-0,04 мм. Соединительные образования между кораллитами отсутствуют. Днища горизонтальные, наклонные, иногда вогнутые. Минимальное расстояние между днищами 0,4 мм, обычно же оно не менее 1,0 мм. Во многих случаях днища очень редки или вообще отсутствуют. Септальные образования наблюдаются редко; они единичные, обычно отсутствуют. Возникновение септальных шипиков, возможно, связано только с делением кораллитов, когда в них супротивно возникают два септальных выступа (табл. XXIII, фиг. 15).

В пределах подольской популяции наибольшую изменчивость имеют: форма колонии, диаметр и очертания кораллитов. Наиболее широко распространены пучковато-кустистые колонии. Часто встречаются кустисто-компактные; колонии компактного и массивного сложения встречаются реже. Расстояние между кораллитами в местах компактного и кустистого сложения колоний значительно варьирует от 0,1 до 3,0 мм и более. Имеются все переходы от колоний с кустистым сложением к колониям компактным и массивным. На табл. XXII показан один из рядов перехода от колоний (с диаметром кораллитов 1,1 мм) с кустистым сложением к колониям с массивным сложением. Максимальный диаметр кораллитов у разных колоний варьирует от 0,5 до 1,8 мм. На табл. XXIII фиг. 1-14 дан ряд 14 колоний, показывающий пределы этих колебаний. Как уже указывалось, наиболее распространены колонии с диаметром кораллитов 0,7 мм, а колонии, имеющие диаметр кораллитов 0,5 и 1,5 до 1,8 мм, встречаются редко. Свободные кораллиты имеют округлую форму, компактно-сжатые - полигональную. Округло-полигональные и альвеолитоидные очертания кораллитов зависят от комбинаций их расположения в колонии.

На табл. 5 даются результаты статистической обработки имеющихся подольских экземпляров. Здесь видны значительные колебания количественных признаков. Постепенные переходы от мелко-

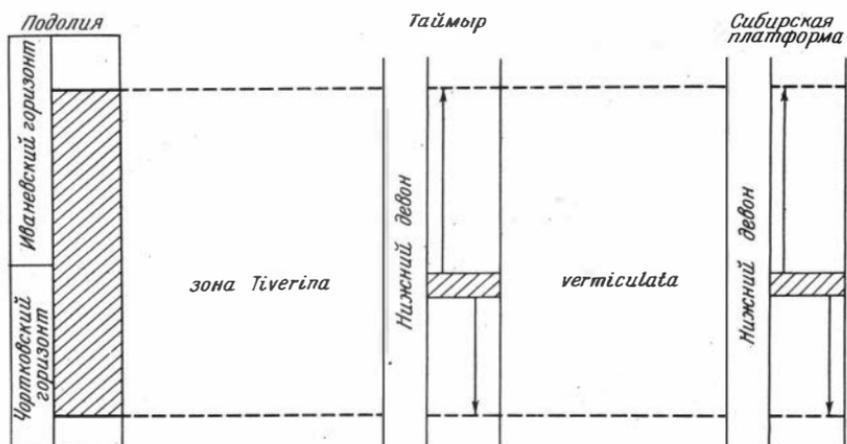


Рис. 54. Зона *Tiverina vermiculata*, включающая чортковский и нижнюю часть иваневского горизонта Подолии, нижнюю часть нижнего девона Таймыра и Сибирской платформы

ячеистых колоний к крупноячеистым в разных типах сложения полипняков и постепенные ряды между равноячеистыми колониями, отличающимися только по типу сложения полипняков, свидетельствуют о принадлежности всех приведенных экземпляров из чортковского и иваневского горизонтов нижнего девона Подолии к одному виду. Всего статистической обработке было подвергнуто около 170 экземпляров. Таблица приводится в сокращенном виде.

Таким образом, широкая вариация разных признаков у непрерывно и продолжительное время существовавшего в одном бассейне вида очевидна. В настоящее время открыты еще две популяции *Tiverina vermiculata*, кратковременно существовавшие в соседних бассейнах. Одна из них происходит из нижнего девона Таймыра (Смирнова, 1968), а вторая — из нижнего девона Сибирской платформы. Первая характеризуется только колониями пучковато-кустистого сложения и мелкими кораллитами. Сибирская популяция из биострома, усложненного скоплениями кораллов биогермного типа, характеризуется массивными комковатыми колониями со среднеячеистыми кораллитами. Образование этих популяций связано, по-видимому, с периодическим нарушением изоляции сибирских морей от Подольского бассейна. Учитывая специфику таймырской и кулюмбинской популяций, можно полагать, что их образование происходило в разное время либо основателями таймырской популяции явились экземпляры, обладающие пучковато-кустистыми полипняками, а кулюмбинской — обладатели полипняков массивного сложения. Стратиграфическое значение этих видов также велико. Во-первых, по ним возможна достаточно точная корреляция даже удаленных друг от друга разрезов, в пределах точности времени распространения наиболее долго существовавшей популяции, а во-вторых, — изучение миграционных связей в бассейнах и установление палео-

Таблица 5

Количественные показатели (в мм) *Tiverina vermiculata*,

Номер экземпляра	Диаметр кораллитов	Очертание кораллитов	Толщина стенки
1	2	3	4
H-130a-1	0,5	K,O	0,01-0,03
H-137-1	0,5	K,O	0,01-0,02
T-50-15	0,5	K,O	0,02-0,04
H-140г-1	0,5	K,O	0,01-0,02
T-63-2	0,6	K,O	0,01-0,03
T-091-6	0,6	K,O	0,01-0,04
T-72-4	0,6	K,O	0,01-0,07
T-72-3	0,6	K,O,A	0,01-0,04
H-786-2	0,6	K,O,A	0,01-0,03
T-63-3	0,7	K,O	0,01-0,03
H-74и-3	0,7	K,O,A	0,01-0,03
T-50-12	0,7	K,O	0,01-0,03
T-86-4	0,7	K,O	0,01-0,03
T-65-5	0,7	K,O	0,01-0,03
H-73з	0,7	K,O	0,01-0,08
H-73е-5	0,7	K,O,A	0,01-0,05
H-76и-5	0,7	K,O,A	0,01-0,03
T-31-2	0,8	K,O	0,01-0,03
H-137-2	0,8	K,C	0,01-0,03
H-76и-7	0,8	K,O,A	0,01-0,05
H-140ж-1	0,8	K,O,A	0,01-0,03
T-091-4	0,8	K,O,A	0,01-0,03
T-50-8	0,8	O,A	0,01-0,04
T-64-2	0,9	K,O	0,01-0,09
H-81ц-3	0,9	K,O	0,01-0,03
T-50-5	0,9	K,O,A	0,01-0,04
T-87a	0,9	K,O,A	0,01-0,06
H-78и-1	0,9	O,A	0,01-0,02
H-83-1	1,0	K,O	0,01-0,03
H-76и-1	1,0	K,O,A	0,01-0,09
T-87-1	1,0	K,O,A	0,01-0,07
H-74ж-1	1,0	K,O,A	0,02-0,07
H-81с-1	1,0	K,O,A	0,02-0,03
T-83-3	1,0	O,A	0,02-0,05
H-130б-1	1,0	O,A	0,02-0,06
H-81ц-1	1,1	K,O,A	0,01-0,03
T-091-5	1,1	K,O,A	0,01-0,04
H-76б-5	1,1	O,A,П	0,01-0,05
H-78/14-1	1,1	O,A,П	0,01-0,02

происходящей из Подолии

Форма колонии	Расстояние между кораллитами	Длина шипов	Днища
5	6	7	8
Пучк.-куст	До 2,2	0	Отсутствуют
Пучк.-куст.	До 2,0	0	Редкие
Пучк.-куст.	До 1,5	0	Редкие
Куст.-к-мп.	До 0,7	0	Одиночные
Пучк.-куст.	До 3,0	0	Редкие
Пучк.-куст.	До 4,0	0	Редкие
Пучк.-куст.	До 1,5	До 0,3	Редкие
Куст.-к-мп.	До 2,0	До 0,1	Одиночные
Инкруст.	До 1,5	0	Редкие
Пучк.-куст.	До 2,5	0	Редкие
Пучк.-куст.	До 3,0	0	Редкие
Пучк.-куст.	До 2,0	0	Редкие
Инкруст.	0-1,0	0	Редкие
Куст.-к-мп.	0-0,7	0	Редкие
К-мп.	0-0,3	0	Редкие
К-мп.	0-0,3	0	Одиночные
Масс.	0	0	Одиночные
Пучк.-куст.	0-4,0	0	Редкие
Пучк.-куст.	0-2,5	0	Одиночные
Пучк.-куст.	0-3,0	0	Редкие
Куст.-к-мп.	0-0,7	0-0,1	Одиночные
Инкруст.	0-0,9	0	Одиночные
Масс.	0	0-0,1	Редкие
Пучк.-куст.	0-5,0	0	Редкие
Пучк.-куст.	0-6,0	0	Одиночные
Куст.-к-мп.	0-3,0	До 0,1	Редкие
Куст.-к-мп.	0-0,1	0	Редкие
К-мп.	До 0,1	0	Редкие
Пучк.-куст.	До 0,1	0	Одиночные
Пучк.-куст.	До 2,5	0	Редкие
Пучк.-куст.	До 2,5	0	Редкие
Куст.-к-мп.	До 1,0	До 0,2	Редкие
Куст.-к-мп.	До 0,7	До 0,1	Редкие
К-мп.	До 0,2	0	Одиночные
К-мп.	До 0,1	0	Редкие
Пучк.-куст.	До 1,5	0	Одиночные
Пучк.-куст.	До 1,0	0	Одиночные
Куст.-к-мп.	До 1,0	0	Одиночные
К-мп.	До 1,0	0	Редкие

Таблица 5 (окончание)

1	2	3	4
T-50-7	1,1	O, A	0,02-0,04
H-76и-4	1,2	K, O, A	0,01-0,03
H-76б-1	1,2	O, П	0,01-0,03
T-51-4	1,2	O, A, П	0,02-0,03
T-87-3	1,2	O, A	0,02-0,05
T-51-7	1,3	K, O, П	0,01-0,03
T-51-6	1,3	O, П	0,01-0,04
T-50-4	1,3	K, O, A	0,02-0,04
T-84-1	1,4	K, O	0,01-0,03
H-78и-4	1,4	K, O	0,01-0,03
H-78и-2	1,4	K, O, A, П	0,01-0,02
T-70-3	1,5	K, O	0,03-0,07
T-091-2	1,5	K, O	0,02-0,03
H-073-8	1,5	K, O, A	0,01-0,03
T-87-3	1,5	O, A	0,02-0,04
H-73л-2	1,6	K, O	0,03-0,08
C-6132в	1,6	O, П	0,03-0,09
T-70-1	1,7	K, O	0,02-0,04
T-91-3	1,8	K, O	0,02-0,03

Условные обозначения: К - круглые, O - округло-полигональные, A - альвеолитоидные, П - полигональные. В графе "форма колонии" даны сокращения: пучк.-куст. - пучковато-кустистые;

географической обстановки. Так, благодаря открытию на р. Кулумбэ Сибирской платформы *Tiverina vermiculata*, впервые установлено существование на Сибирской платформе нормальных морских фаций нижнего девона и проведено сопоставление нижнедевонских отложений Подолии, Таймыра и Сибирской платформы.

Популяционный подход к подольскому материалу позволил установить очень широкие рамки изменчивости *Tiverina vermiculata*, благодаря чему были идентифицированы таймырская и сибирская популяции именно с этим видом. На основании же сложения колоний табулят в нижнем девоне Подолии при типологическом подходе могли быть выделены не только разные виды, но и роды, а по количественным грациям их признаков на Таймыре и Сибирской платформе - свои местные виды. Благодаря же установлению широкой фенотипической изменчивости для вида удалось отнести к нему и популяции, распространенные в других бассейнах. Таким образом, в нижнем девоне в пределах Подолии, Таймыра и Сибирской платформы может быть выделена зона *Tiverina vermiculata* (рис. 54).

5	6	7	8
Масс.	0	Др 0,2	Редкие
Пучк.-куст.	Др 1,5	0	Одиночные
Куст.-комп.	Др 0,6	0	Одиночные
Комп.	Др 0,1	Др 0,4	Редкие
Масс.	0	0	Одиночные
Пучк.-куст.	Др 2,0	Др 0,1	Редкие
Комп.	Др 0,3	Др 0,1	Редкие
Пучк.-куст.	Др 3,0	Др 0,1	Редкие
Пучк.-куст.	Др 2,5	0	Одиночные
Куст.-комп.	Др 1,5	0	Редкие
Комп.	Др 0,5	0	Редкие
Пучк.-куст.	Др 2,0	0	Отсутствуют
Пучк.-куст.	Др 1,0	0	Редкие
Комп.	Др 0,7	0	Редкие
Масс.	Др 0,1	0	Редкие
Пучк.-куст.	Др 2,0	0	Отсутствуют
Комп.	Др 0,4	0	Редкие
Пучк.-куст.	Др 2,0	0	Отсутствуют
Пучк.-куст.	Др 3,0	0	Редкие

куст.-комп. — кустисто-компактные; комп. — компактные; масс.-массивные; инкруст. — инкрустирующие.

III. 5. ВИДЫ, ПРОДОЛЖИТЕЛЬНО, НО ПРЕРЫВИСТО СУЩЕСТВОВАВШИЕ В ОДНОМ И СМЕЖНЫХ БАССЕЙНАХ (НА ПРИМЕРЕ *THECIA MINOR*)

Характерным для видов, прерывисто, но продолжительное время существовавших в одном, а также в нескольких бассейнах, является их достаточно широкая фенотипическая изменчивость. Она объясняется, по-видимому, тем, что каждая популяция имеет свои рамки изменчивости, приобретенные в условиях, сопутствующих развитию этой популяции. Прерывистость ареала вида во времени обычно определяется тем, что на отдельных рубежах возникают условия, неблагоприятные для развития здесь того или иного вида. Поэтому вид прекращает существование в данном биотопе, мигрируя в другие районы, либо вымирает. После того, как в этом районе вновь возникают условия для развития этих видов, вновь образовавшиеся популяции имеют уже другие рамки гено- и фенотипической изменчивости. Если у долго существовавших видов в одном районе фе-

нотипическая изменчивость накапливается постепенно, то ее легко установить непосредственным прослеживанием. Благодаря этому нетрудно выявить родственные связи между крайними членами фенотипического ряда, насколько бы они ни были отличны. При прерывистом развитии вида вновь появившаяся популяция возникает в условиях, часто значительно отличающихся от прежних. Поэтому изучение изменчивости между такими популяциями затруднено из-за отсутствия переходных звеньев. Чтобы доказать наличие здесь волновой изменчивости в пределах одного таксона, необходим дополнительный материал по промежуточным популяциям. Для отнесения нескольких популяций к одному виду иногда помогает использование биологических правил и законов, установленных по другим видам, особенно близкородственным и гомологичным. При частой смене условий в районе обитания стенобионтные виды имеют прерывистое развитие, в то же время эврибионтные виды развиваются здесь непрерывно. Устанавливая общую тенденцию развития и изменения, происходящие у эврибионтного вида, можно предсказать, какие черты на том или ином уровне могут ожидать у стенобионтного вида.

Иногда для того, чтобы установить, относятся ли сильно отличающиеся популяции к одному виду или к разным, нет определенных доказательств. В этом случае предварительное отождествление популяций, имеющих разные наборы признаков, в один вид (до получения дополнительных данных) полностью зависит от интуиции исследователя.

Достаточно ярким примером прерывистого развития вида в одном бассейне является *Thecia minor* Rom., 1976, существовавший в Подольском бассейне на трех возрастных уровнях китагородского времени. Ранее и даже в самое последнее время здесь выделялись два вида — *Thecia minor* Rom. и *Thecia podolica* Sok., а в подготовленной к печати работе описывался третий новый вид из китагородского горизонта, имеющий количественные отличия от известных двух ранее (Тесаков, 1971). Таким образом, каждая китагородская популяция была выделена в самостоятельный вид. Чтобы установить сходство и отличие этих популяций, ниже дается их описание.

Популяция А (табл. XXIV, фиг. 1–4). Полипники уплощенной дисковидной формы диаметром до 200 мм и высотой до 25 мм. Кораллиты в начальной стадии роста тонкостенные, неправильные, часто альвеолитоидных очертаний, стелются по субстрату, резко изгибаются и приобретают вертикальную форму роста, связанную с резким утолщением вертикальных скелетных элементов. Диаметр кораллитов в начальной стадии роста обычно не превышает 1,0–1,2 мм. В зонах с утолщенными скелетными элементами диаметр кораллитов достигает 1,3 мм, диаметр висцерального пространства колеблется от 0,3 до 0,5 мм, а расстояние между центрами соседних кораллитов — от 0,7 до 1,4 мм. Стенки на начальных стадиях роста тонкие — 0,04–0,06 мм. На последующих стадиях роста коралла толщину стенки установить невозможно из-за значитель-

ного утолщения септ, слитых основаниями. Расстояние между висцеральными пространствами соседних кораллитов меняется от 0,3 до 1,0 мм. Структура стенки и септальных ребер типа бакулярной несколько напоминает строение вертикальных скелетных элементов у рода *Protaraea*. Стенка, как правило, слитая: срединный шов наблюдается очень редко, только на начальных стадиях роста кораллитов. Септ обычно 12, хотя в некоторых кораллитах число их может достигать 14. На поздних стадиях роста коралла они значительно утолщены и полностью слиты основаниями, а также боковыми сторонами, от чего количество их в этой зоне определить трудно. Септы часто бывают двух порядков. Они грубые, гребневидные, иногда пронизаны довольно крупными порами. Соединительные образования представлены порами, часто переходящими в каналы. Каналы нередко извилистых очертаний, иногда дихотомически разветвленные. Поры и каналы округлые, диаметром 0,1–0,2 мм или эллипсоидальные. Днища обычно вогнутые, иногда неполные. Расстояние между соседними днищами от 0,1 до 0,5 мм. Изменчивость проявляется в различном утолщении вертикальных скелетных элементов. Остальные количественные показатели остаются обычно постоянными у всех имеющихся экземпляров.

Популяция Б (табл. XXIV, фиг. 5–6; табл. XXV, фиг. 1–2). Полипники уплощенной полусферической формы, диаметром до 150 мм и высотой до 70 мм. Встречаются также полипники пластинчатой формы. Кораллиты тонкостенные, в начальных стадиях роста стелются по субстрату, затем резко отгибаются вверх. В колониях часто наблюдаются зоны омоложения. Максимальный диаметр кораллитов обычно не превышает 1,5 мм. На начальной стадии роста кораллиты несколько меньше указанного размера и имеют неправильные, часто альвеолитоидные очертания. Стенки обычно зигзагообразные, толщиной 0,04 мм, но в некоторых зонах толщина стенки увеличивается до 0,1 мм. Микроструктура стенки, а также септальных ребер фиброзная, часто фибры группируются, образуя бакули. Септальные пластины многочисленные, количество их в одном кораллите колеблется около 16, иногда достигая 20. Обычно хорошо прослеживается расположение их в два, а то и в три порядка. Пластины вдаются в полость кораллита до трех четвертей его радиуса. Они часто имеют неправильные ломаные очертания и каринацию. В поперечных сечениях наблюдается также прерывистость септальных пластин, связанная, вероятно, с бакулярной структурой и перфорацией септ. Поры частые, диаметром до 0,14 мм, днища вогнутые, косые и неполные; они отстоят друг от друга на расстоянии 0,1–0,7 мм.

Таким образом, вторая популяция отличается от первой существенно только толщиной скелетных элементов. При более детальном просмотре экземпляров популяции А, обладающих зонально утоненным скелетом, выявляется, что септы у этих экземпляров также перфорированы и коринированы, только эти признаки у экземпляров с утолщенным скелетом слабо выражены. При значительном утолщении всех скелетных элементов их структуры сглаживаются и по-

рой бывает трудно установить границы между септами и стенкой кораллитов. Описанные тонкие структуры скелета у популяции Б считались самыми характерными для *Thecia podolica*, однако дополнительные популяционные сборы материала из типичного местонахождения первой и второй пачек марьяновских слоев показывают, что у этой популяции имеются значительные вариации толщины вертикальных скелетных элементов не только зонально, но и по всей длине полипняка в разных колониях. Благодаря этому в колониях, обладающих утолщенными скелетными элементами, отмечаются наряду с описанными новые качественные признаки. Наиболее четкими из них являются: наличие соединительных каналов, а также наибольшая выраженность шиповатости септ. Первое качество сильно сближает морфологию популяции Б с популяцией А, что позволяет судить о близости этих популяций и о возможности отнесения их к одному виду. Косвенным доказательством сходства популяций является и то, что все кораллы, в ассоциацию с которыми входит популяция А, имеют тенденцию к утолщению скелетных элементов, а кораллы, развивающиеся совместно с популяцией Б, как правило, имеют тонкий скелет и несколько повышенные размеры кораллитов по сравнению с модальной величиной признака у вида в целом.

Популяция В (табл. XXV, фиг. 3-4). Полипняки средних и крупных размеров. Встречаются утолщенные лепешковидные колонии диаметром 600 мм при высоте 100 мм, уплощенные полушеры размером 450×112 мм, насчитывающие до 10 зон роста, и полусферы размером 500×300 мм. Кораллиты со слабо утолщенным скелетом звездчатые, диаметром 1,0-1,5 мм. Утолщенные кораллиты обычно имеют округленные очертания висцерального пространства, реже правильно звездчатые. Висцеральное пространство иногда полностью заполнено скелетными образованиями. Кораллиты обычно вначале стелются по субстрату и имеют тонкое альвеолитоидное строение. В основном по всей длине колонии стенки кораллитов и септы утолщены до почти полного заполнения висцерального пространства и лишь изредка бывают зонально утонены. Структура стенок и септ трабекулярная; в некоторых колониях наблюдается перистая структура с центральной осью. Утолщение скелета создается также вторым типом трабекул без видимой структуры. Эти трабекулы как бы вставлены среди основной массы трабекул. Часто они выполняют центральную часть кораллитов либо межсептальные пространства. Они не только тоньше стенных и септальных трабекул, но и чаще расположены несколько под углом к вертикальным скелетным трабекулам. Пучки этих трабекул, отклоняясь в центральные части кораллитов, выходят во внутренние полости, образуя шиповатую структуру. Основные септы во внутренних зонах кораллитов либо ровные, либо зазубрены, реже шиповатые. Из соединительных образований развиты поры и соединительные каналы, выполняющие одну и ту же функцию. Соединительные каналы развиты при утолщенном скелете, они круглого или эллипсоидального сечения. Диаметр соединительных образований от 0,10 до

0,22 мм. Возможно, септы имеют перфорацию, но из-за утолщенности скелетных элементов наличие этого признака установить определенно не удастся. Септальный аппарат двух типов. К первому типу относятся хорошо развитые септы. Длина их до двух третей радиуса кораллита. Внутренние концы септ несут иногда выступы, образованные пучками фибр, а также шипики. Количество септ обычно 12 или 24, но имеются кораллиты и с большим количеством септ, даже до 32. Второй тип септального аппарата представлен шипиками, связанными со скелетным веществом, по-видимому, второй генерации, так как оно в большинстве случаев заполняет пространства между септами, а иногда выстилает внутреннюю полость кораллитов. Шипики многочисленные, длинные, иногда образуют сплетения в центральной зоне кораллита. Они направлены несколько вверх. Днища горизонтальные, неполные, в большинстве случаев вогнутые, часто воронкообразные, образующие осевую дудку с самостоятельными диафрагмами.

Изменчивость проявляется незначительно по максимальному диаметру кораллитов как в одной, так и в разных колониях. Значительная вариация намечается в разной степени утолщения скелета. Обычно все полипняки имеют утолщенный скелет, однако есть колонии, в которых наблюдаются зоны с нормальной толщиной стенок и септ. В одной из колоний соотношение этих зон обратное, т.е. зоны с тонкими стенками преобладают. Намечается вариация и степени заполнения висцеральной полости кораллита скелетным веществом второй генерации. В некоторых полипняках оно полностью отсутствует, либо наблюдается в отдельных кораллитах, либо только в некоторых частях кораллитов. В то же время имеются колонии, в которых почти все кораллиты содержат вещество второй генерации. Скелетное вещество в таких колониях часто выполняет всю полость висцерального пространства кораллита, за исключением самой центральной части. Развитие шипиков находится в прямой зависимости от развития скелетного вещества второй генерации, хотя в описанной популяции шипики, как правило, хорошо развиты во всех колониях.

Сравнение с популяциями А и Б показывает, что популяция В несколько от них отличается по развитию трабекулярного вещества второй генерации и шипиков; все же остальные признаки идентичны. Часть экземпляров популяции В по толщине скелетных элементов приближается к популяции А, другая же часть, наоборот, к популяции Б. Учитывая, что скелетное вещество второй генерации имеется не во всех колониях популяции В, следует полагать, что этот признак, видимо, мутантный или модификационный в пределах *Thecia minor* Rom. В противном случае одна часть колоний этой популяции, не обладающая развитием этого признака, должна была бы отойти к *Thecia minor*, другая же часть — к новому виду тециид. Так как этот признак появляется только эпизодически в какой-либо одной части колонии, а вторая его часть не несет его, то следует полагать, что один и тот же вид мог включать колонии как со скелетным веществом второй генерации, так и без него.

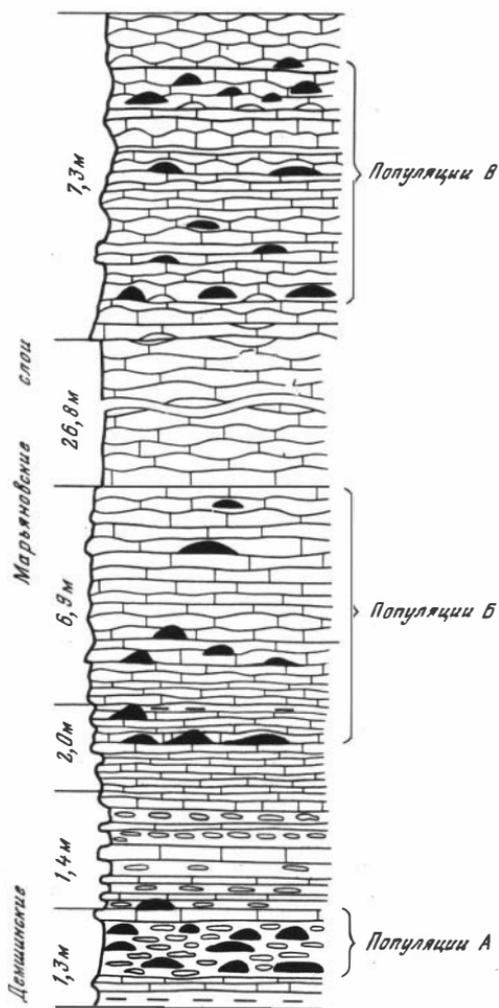


Рис. 55. Распространение популяций (А,Б,В) *Thecia minor* в китайгородском горизонте венлока Подолии (демшинские и марьяновские слои). Кораллы имеют форму полусфер и уплощенных полусфер – залиты черным цветом

Поэтому все три популяции – А, Б и В – относятся к одному виду, а именно *Thecia minor*.

Изученные популяции этого вида существовали в подольском бассейне на протяжении китайгородского времени (рис. 55), популяция А – в позднедемшинское время, Б – в раннемарьяновское и В – в позднемарьяновское. Рассматривая стратиграфическую последовательность отложений и характеристику популяций, нетрудно прийти к заключению о наличии здесь трех стратиграфических видов, обладающих каждый своими специфическими чертами, отличающими их друг от друга. Так, популяция А характеризуется в

основном утолщенными скелетными элементами, популяция Б – тонкими скелетными элементами и популяция В – наличием скелетного вещества второй генерации и сильным развитием шипиков. Выделение стратиграфических видов заманчиво и, видимо, действительно должно иметь место для целей местной стратиграфии, но при этом необходимо рассматривать материал не на уровне вида, а на уровне популяций, так как для целей местной стратиграфии вполне достаточно рассмотренных характеристик без разбора принадлежности к виду рассматриваемых выборок. Присвоение каждой из этих популяций собственных видовых названий, по-видимому, неправомерно, поскольку в пределах каждой из них имеется достаточно значительный процент экземпляров, принадлежащих по характеристике к другим популяциям. Кроме того, такой же набор признаков встречается и у популяций тециид, распространенных на

разных уровнях и по латерали. А это значит, что, сопоставляя такие популяции, можно прийти к перекрестным сопоставлениям.

Выделение среди популяций А, Б и В по количественным признакам типологических видов также приводит к заключению о трех видовых подразделениях с теми же характеристиками, что и у стратиграфических видов, только с той разницей, что границы между этими видами проходили бы как бы поперек популяций и были бы скользкими, так как между всеми формами в популяции существует постепенный переход. Для стратиграфических целей такие виды, по-видимому, излишни, потому что они имеют одинаковый возрастной диапазон, отличаясь только количественными соотношениями экземпляров на каждом из трех стратиграфических уровней.

Предлагаемый политипический вид, несмотря на то, что он имеет значительное возрастное распространение, позволяет выделить наиболее достоверную биозону и избежать перекрестной корреляции.

III. 6. ВИДЫ, ПРОДОЛЖИТЕЛЬНО И НЕПРЕРЫВНО СУЩЕСТВОВАВШИЕ В ПРЕДЕЛАХ МНОГИХ БАССЕЙНОВ (НА ПРИМЕРЕ *MULTISOLENIA TORTUOSA*)

Характерным для таких видов является их широкая фенотипическая изменчивость. Как было показано, виды, существующие продолжительное время даже в пределах одной территории, имеют широкую фенотипическую изменчивость благодаря многим факторам, ее повышающим. Виды же, продолжительно существующие в пределах многих бассейнов, характеризуются еще большей изменчивостью благодаря заселению биотопов с разными условиями обитания и существованию достаточно изолированных популяций, каждая из которых имеет специфическое развитие. Широко географически распространенный политипический вид, как правило, имеет и более значительную численность, с которой связан большой потенциал генотипической и фенотипической изменчивости. При развитии вида в разных физико-географических условиях чаще возникают мутанты, которые также расширяют фенотипическую изменчивость вида в разных направлениях. Однако появление мутантов в популяциях с широким географическим и возрастным диапазоном часто не дает возможности дальнейшего их развития. В большинстве случаев мутанты нивелируются с исходными формами, если не появляется возможности для их географической изоляции. При появлении мутантных форм и их последующей нивелировке, естественно, происходит изменения, накладывающие отпечаток на изменчивость всего вида в целом. Таким образом, у видов, существовавших продолжительное время и на большой территории, имеют место новые качества, которые их существенно отличают от кратковременно существовавших видов. Одним из основных таких качеств является наличие многочисленных мутантов в пределах разных популяций. Эти мутанты при благоприятных условиях изоляции могут дать начало новым таксонам

либо при отсутствии этих условий нивелироваться с исходными формами, расширяя фенотипическую изменчивость, и так достаточно широкую. Типичным примером для характеристики видов, существовавших в пределах многих бассейнов продолжительное время, является *Multisolenia tortuosa* Fritz, 1937. Этот вид имел фактически повсеместное распространение, т.е. на всех материках, и существовал достаточно продолжительное время, а именно — от среднего лландовери до начала лудловского века.

Для рассмотрения широкой фенотипической изменчивости вида ниже приводится материал, происходящий с Сибирской платформы, где вид имел непрерывное развитие в течение средне-позднего лландовери и раннего и начала позднего венлока. Развитие вида шло в отдельных популяциях, иногда изолированных друг от друга, иногда тесно связанных между собой или слабо изолированных, образующих благодаря тесным связям в отдельных частях бассейна популяции со свойственным им типом изменчивости. Для выявления изменчивости *Multisolenia tortuosa*, распространенного в пределах Среднесибирского бассейна, необходимо рассмотреть хотя бы четыре местонахождения, в которых развивался вид.

Горбьячинское местонахождение (табл. XXVI, XXVII). Здесь в верхах среднего и верхнем лландовери распространены колонии небольших и средних размеров полусферической формы. Кораллиты меандрирующие, округлые и реже полигональные, та или иная форма кораллитов зависит от качества и расположения соленей. Так, на табл. XXVIII показан ряд колоний, в которых кораллиты от меандрических переходят к полигональным благодаря развитию соленей в одном или двух противоположных углах кораллитов и в четырех углах на одном и том же уровне. Самое примечательное здесь то, что диаметр кораллитов в разных колониях варьирует от 0,2 до 1,2 мм, т.е. в шесть раз. На табл. XXVI, XXVII даны ряды колоний, показывающих это изменение диаметра кораллитов. Несмотря на то, что крайние формы достаточно значительно отличаются друг от друга, непрерывный ряд показывает, что они, без сомнения, относятся к одному таксону, хотя и имеют разные диаметры кораллитов. Стенки у всех полипняков тонкие, толщиной 0,03–0,08 мм. Солении крупные. Наблюдается прямая зависимость между диаметром кораллитов и поперечником соленей. Коэффициент пор варьирует от 0,2 до 0,6. У экземпляров с мелкими кораллитами (0,2–0,3 мм) солении имеют поперечник 0,15–0,20 мм, у крупноячеистых экземпляров (1,0–1,2 мм) — достигают 0,35 мм. Днища обычные для фавозитид. Шипки редкие, но хорошо развиты.

На основе изучения колоний из горбьячинского местонахождения можно сделать выводы о значительной изменчивости вида *Multisolenia tortuosa*. Непрерывный ряд изменчивости по диаметру кораллитов показывает, что к одному виду должны относиться такие классические типологические виды, как *Multisolenia formosa* Sok. и *Multisolenia misera* Sok. et Tes., выделенные в основном только на основании большего диаметра кораллитов (первый вид) и меньшего диаметра кораллитов (второй вид) по сравнению с типовым видом

рода. Кроме того, непрерывный ряд по очертаниям кораллитов от полигонально-округлых до сплошь меандрирующих и зависимость этих очертаний от количества солений и их группировок показывают, что *Multisolenia labyrinthica* Sok. et Tes. также должна быть синонимом *M. tortuosa*. Исходя из этого анализа, можно заключить, что и все переходные формы между *M. misera*, *M. tortuosa* - *M. formosa* и *M. tortuosa* - *M. labyrinthica* должны относиться к *M. tortuosa*.

Вилюйское местонахождение. Полипьяки средних и крупных размеров. Кораллиты меандрические, округленные и полигональные в зависимости от количества и расположения солений. Основной примечательностью популяции из этого местонахождения является то, что здесь имеются колонии с кораллитами диаметром от 0,5 до 2,3 мм. В принципе диаметр кораллитов в разных колониях здесь варьирует всего в четыре-пять раз - это даже меньше, чем в популяции горбьячинского местонахождения, но начиная с 1,3 мм и выше этот ряд по диаметру кораллитов полностью надстраивает вариационный ряд популяции горбьячинского местонахождения, что и показано на табл. XXIX, XXX. Сологии хорошо развиты как в мелкочаеистых экземплярах, так и у крупночаеистых форм. Их величина коррелятивно связана с диаметром кораллитов. У мелкочаеистых форм поперечник солений обычно не превышает 0,2 мм, у крупночаеистых он иногда достигает 0,45 мм. Наблюдается также корреляционная связь - при увеличении размеров кораллитов уменьшается количество солений и увеличивается число угловых пор. Стенки тонкие, до 0,15 мм, как и у всех лландоверийских видов фавозитид, существовавших в Среднесибирском бассейне. Днища обычные для рода. Септальные шипы редки, но хорошо развиты.

В вилюйском местонахождении популяция характеризуется значительной вариацией диаметра кораллитов, который по сравнению с популяцией горбьячинского местонахождения сильно возрастает, достигая 2,3 мм. Благодаря этому крупночаеистые экземпляры почти по всем признакам соответствуют представителям *Paleofavosites*, однако у них имеются хорошо выраженные соления. Непрерывный же ряд по диаметру кораллитов от мелкочаеистых мульти-солений до самых крупных из описанных форм (от 0,5 до 2,3 мм) показывает теснейшую связь всех этих экземпляров, объединенных таким признаком как наличие солений. Мелко- и среднечаеистые формы относятся к *Multisolenia* бесспорно, и не только к роду, но и даже к типовому виду. Поэтому и крупночаеистые экземпляры включаются нами в синонимичку *Multisolenia tortuosa* Fritz. Однако следует отметить, что в настоящее время еще не изучено соотношение крупночаеистых форм, содержащих соления, и мелкочаеистых *Paleofavosites*. Накопление полноценного популяционного исходного материала поможет в дальнейшем ликвидировать этот пробел и установить истинную связь этих видов, а также более достоверно установить таксономическое значение такого признака, как наличие солений у разных фавозитид.

Моркокинское местонахождение (лландоверийские отложения). В Моркокинском районе также имеются экземпляры, обла-

дающие сильной вариацией диаметра кораллитов — от 0,4 до 2,3 мм и с диаметром пор у мелкочаеистых экземпляров 0,18 мм и у крупночаеистых экземпляров 0,33 мм (табл. XXXI). Они образуют ряд, также подтверждающий широкую вариацию этих признаков в пределах *Multisolenia tortuosa*.

Местонахождение междуречья Оленека и Моркоки (венлокский биостром куондинской свиты). Венлокские биостромы подробно описаны ранее (Тесаков, Шпунт, 1967). Они представляют геологические тела до 1,5 м по мощности и до 300 м протяженности. Каждый биостром, без сомнения, представлял сбалансированную экологическую систему на уровне биогеоценоза и взятая из него выборка представителей мультисолений может достоверно относиться к одной популяции.

Полипняки средних и достаточно крупных размеров. Кораллиты меандрические, округленные и полигональные. Диаметр их колеблется в разных колониях от 0,5 до 1,4 мм (табл. XXXII). Стенки тонкие и несколько утолщенные по сравнению с лландоверийскими формами этого вида. Некоторая их утолщенность объясняется с позиций модификационной изменчивости. Этот признак усиливается благодаря обитанию колоний в рифогенной экосистеме. Утолщение скелетных элементов всех организмов, составляющих биоценоз, происходит гомологично. Солении крупные, развиваются в прямой зависимости от диаметра кораллитов: у мелкочаеистых форм их величина не превышает 0,18 мм, у крупночаеистых — может достигать 0,50 мм. Днища обычные. Септальные образования либо редкие, либо частые. На табл. XXXII, фиг. 3–6 показаны два экземпляра с одинаковыми признаками, но у одного шипики частые и длинные, а у второго практически отсутствуют. В популяции наблюдается непрерывный ряд по этому признаку.

Рассмотрение популяции важно в двух отношениях. Во-первых, она показывает аналогичную вариацию диаметра кораллитов у вида на более высоком, по сравнению с лландоверийскими популяциями, стратиграфическом уровне и является промежуточной между популяциями с мелкими и крупными кораллитами. Во-вторых, на примере этой популяции можно убедиться в наличии в пределах одного вида экземпляров как с хорошо развитыми септальными образованиями, так и без них. Благодаря этому к *Multisolenia tortuosa* необходимо отнести и такой вид, как *Multisolenia nikiforovae* Sokolov et Tesakov, выделенный ранее по этому признаку (наличие хорошо развитого септального аппарата).

Курейское местонахождение (венлокские отложения) (табл. XXXIII). Полипняки средних размеров. Кораллиты меандрирующие, округлые и полигональные, диаметром в разных колониях от 0,4 до 1,4 мм. Стенки тонкие или несколько утолщенные. Солении в мелкочаеистых экземплярах достигают 0,25 мм, в крупночаеистых — до 0,7 мм. Днища обычные. Шипики хорошо развиты или отсутствуют. Отношение этих экземпляров к *Multisolenia tortuosa* не вызывает сомнений. Эта популяция интересна тем, что в ней наблюдаются еще большие поперечники солений — до 0,7 мм.

Такой поперечник солений в 3,5 раза больше диаметра кораллитов самых мелкоячеистых представителей вида.

Подводя итог описания материала, происходящего из лландовери и венлока Сибирской платформы, можно сделать заключение о широких рамках изменчивости вида даже по одному популярию, в котором нашла отражение вся полнота объема *Multisolenia tortuosa*. Ниже дается характеристика популярия *Multisolenia tortuosa*, происходящего из лландовери и венлока Сибирской платформы.

Полипняки мелких и средних размеров, кораллиты меандрирующие, округленные и полигональные, диаметром в разных колониях от 0,2 до 2,3 мм. Сольении поперечником в разных колониях от 0,1 до 0,7 мм. Стенка тонкая или умеренно утолщенная. Днища частые, обычно горизонтальные. Шилики хорошо развиты либо отсутствуют.

Кроме того, в этот вид, по-видимому, должны быть включены и мутанты, описанные ранее (раздел II. 3.6) в этой работе.

В общем синонимика *Multisolenia tortuosa* Fritz после проведенного исследования, по нашим представлениям, выглядит следующим образом:

Multisolenia tortuosa Fritz, 1937: Fritz, 1937, стр. 231, рис. 1-4; 1939, стр. 512, табл. 59, фиг. 3-4; Соколов, 1949, стр. 82, табл. VII, фиг. 7-8; 1950, стр. 222, табл. IV, фиг. 1-2; Shrock, Twenhofel, 1953, рис. 4-46; Соколов, 1955, стр. 31, табл. LII, фиг. 3-4; Steam, 1956, стр. 66, табл. V, фиг. 1-4; Hill, Stumm, 1956, стр. F 464, фиг. 349, 8; Лелешус, 1959, стр. 50, табл. I, фиг. 1-2; Жижина, Смирнова, 1959, стр. 69, табл. V, фиг. 1-2; Strutz, 1961, стр. 352, табл. 44, фиг. 3; Дзюбо, Миронова, 1961, стр. 5, табл. S-9, фиг. 3; Юй, 1962, 346, табл. I, фиг. 1; 1962, стр. 58, табл. XX, фиг. 1; Соколов, Тесаков, 1963, стр. 127, табл. XXIV, фиг. 1-2; Барская, Шаркова, 1963, стр. 140, табл. XVIII, фиг. 3-4; Лелешус, 1963, стр. 163, табл. II, фиг. 4; Клааманн, 1964, стр. 43; Чехович, 1965, стр. 76, табл. XIV, фиг. 1; Ковалевский, 1965, стр. 118, табл. XXIV, фиг. 1; Bolton, 1965, стр. 26, табл. VI, фиг. 2-3; табл. VIII, фиг. 1-4; Лелешус, 1970, стр. 66, без изображений; Ким, 1971, стр. 133; табл. XXVI, фиг. 1а,б; Bolton, Copeland, 1972, табл. III, фиг. 5-6.

Palaeofavosites mirabilis Tchernyshev: Черньшев, 1937а, стр. 13, табл. II, фиг. 1; 1937б, стр. 86, табл. VII, фиг. 4; 1938а, стр. 118, табл. IV, фиг. 4; 1938б, стр. 149, 1941, стр. 68, без изображений; 1951, стр. 40, табл. III, фиг. 5-6.

Palaeofavosites ninae Tchernyshev, 1937: Черньшев, 1937а, стр. 84, табл. VI, фиг. 4.

Multisolenia tortuosa Fritz var. *sibirica* Sokolov, 1947: Соколов, 1947, стр. 288, без описания и изображений; 1951, стр. 58, без изображений.

Multisolenia formosa Sokolov, 1947: Соколов, 1947, стр. 288, рис. 1; 1949, стр. 83, табл. VII, фиг. 9, рис. 4-5 в тексте;

1951, стр. 58, без изображений; 1955, табл. X, фиг. 1-3, рис. 25 в тексте; Жижина, Смирнова, 1959, стр. 70; табл. V, фиг. 3-4; Соколов, 1962, табл. IV, фиг. 6, рис. 16 в тексте; Кокшарская, Абаймова, 1962, стр. II, табл. I, фиг. 3; табл. II, фиг. 1; Соколов, Тесаков, 1963, стр. 49, табл. IV, фиг. 3-4; Чехович, 1965, стр. 77, табл. XIV, фиг. 3, 6-7.

Multisolenia tenuis Sokolov, 1947: Соколов, 1947, стр. 288, без описания и изображений; 1951, стр. 58, без изображений.

Multisolenia ninae (Tchernychev, 1937): Соколов, 1947, стр. 288, без описания и изображений; 1951, стр. 58, без изображений; Лелешус, 1970, стр. 66, без изображений.

Palaeofavosites mirabilis var. *jurmanensis* Tchernychev, 1951: Чернышев, 1951, стр. 42, табл. IX, фиг. 7-8.

Palaeofavosites mirabilis var. *baskuskanensis* Tchernychev, 1951: Чернышев, 1951, стр. 42, табл. XXVI, фиг. 3-4.

Multisolenia tortuosa Fritz var. *cylindrica* Sokolov, 1951: Соколов, 1951, стр. 56, табл. XXI, фиг. 1-2; Искюль, 1957, стр. 92, табл. VI, фиг. 4-5; Барская и Бондаренко, 1963, стр. 126, табл. XIII, фиг. 1-2.

Multisolenia confluens Stearn, 1956: Stear, 1956, стр. 66, табл. V, фиг. 6-8.

Multisolenia mutosa Leleshus, 1959: Лелешус, 1959, стр. 51, табл. I, фиг. 3-4, табл. II, фиг. 1-2.

Multisolenia diversa Dzinbo, 1961: Дзюбо и Миронова, 1961, стр. 59, табл. S-9, фиг. 4.

Multisolenia tortuosa Fritz ssp. *salairica* Mironova, 1961: Дзюбо и Миронова, 1961, стр. 58, табл. S-9, фиг. 2.

Multisolenia frivola Klaamann, 1961: Клааманн, 1961, стр. 78, табл. VI, фиг. 1-3.

Multisolenia excelsa Klaamann, 1961: Клааманн, 1961, стр. 78, табл. VI, фиг. 4-6, рис. 1 в тексте; 1964, стр. 45, табл. XII, фиг. 5; Stasinska, 1967, стр. 76, табл. XIX, фиг. 2.

Multisolenia tortuosaeformis Klaamann, 1962: Клааманн, 1962, стр. 158, табл. III, фиг. 1-2, рис. 4 в тексте; 1964, стр. 44, табл. XIII, фиг. 1-2; Stasinska, 1967, стр. 75, табл. XIX, фиг. 1.

Multisolenia temperans Klaamann, 1962: Клааманн, 1962, стр. 159, табл. III, фиг. 3-4; 1964, стр. 44, табл. XII, фиг. 3-4.

Multisolenia meandrica Barskaja, 1962: Барская, 1962, стр. 43, табл. I, фиг. 3-4.

Multisolenia tortuosa Fritz ssp. *gansuensis* Yu, 1962: 1962a, стр. 352, табл. I, фиг. 3-4; табл. II, фиг. 2; 1962b, стр. 59, табл. XXI, фиг. 1-6.

Multisolenia zhongningensis Yu, 1962: Yu, 1962a, стр. 352, табл. II, фиг. 1; 1962b, стр. 59, табл. XXII, фиг. 2.

Multisolenia sichuaniana Yu, 1962: Yu, 1962a, стр. 352, табл. I, фиг. 2.

Multisolenia nikiforovi Sokolov et Tesakov (in coll): Кокшарская и Абаймова, 1962, стр. 12, табл. I, фиг. 1.

Multisolenia misera Sokolov et Tesakov, 1963: Соколов и Тесаков, 1963, стр. 47, табл. III, фиг. 5-6; Лелешус, 1970, стр. 66, без изображений.

Multisolenia labyrinthica Sokolov et Tesakov, 1963: Соколов и Тесаков, 1963, стр. 48, табл. IV, фиг. 1-2.

Multisolenia nikiforovae Sokolov et Tesakov, 1963: Соколов и Тесаков, 1963, стр. 49, табл. IV, фиг. 5-6; табл. V, фиг. 1-2; Чехович, 1965, стр. 76, табл. XIV, фиг. 5; табл. XV, фиг. 1-4, 7.

Multisolenia parva Poltavzeva, 1965: Полтавцева, 1965, стр. 43, табл. IX, фиг. 5-6.

Multisolenia minima Poltavzeva, 1965: Полтавцева, 1965, стр. 44, табл. IX, фиг. 7-8.

Multisolenia tortuosa Fritz var. *mineralica* Poltavzeva, 1965: Полтавцева, 1965, стр. 44, табл. X, фиг. 1-2.

Multisolenia aff. *misera* Sokolov et Tesakov, 1963: Чехович, 1965, стр. 76, табл. XIV, фиг. 2.

Multisolenia uralica Chekhovich, 1965: Чехович, 1965, стр. 79, табл. XV, фиг. 5-6.

Multisolenia pseudoreliqua Kim: Ким, 1966, стр. 25, табл. XV.

Priscosolenia kozlowskii Stasinska, 1967: Stasinska, 1967; стр. 73, табл. XVIII, фиг. 4.

Priscosolenia rozkowskiae Stasinska, 1967: Stasinska, 1967, стр. 74, табл. XVIII, фиг. 3.

Multisolenia aff. *labyrinthica* Sokolov et Tesakov, 1963: Жижина, 1968, стр. 88, табл. VI, фиг. 1-2.

Multisolenia extrema Kim, 1971: Ким, 1971, стр. 134, табл. XXVI, фиг. 2а-2в, табл. XXVII, фиг. 1.

Указанные тридцать два синонима *Multisolenia tortuosa* практически все встречаются на Сибирской платформе в лландоверийских и венлокских отложениях (табл. 6). Не встречена пока только *M. mutosa*, которая, по-видимому, является мутантной формой этого вида. Мутант этот развит в Средней Азии.

Кроме того, на Сибирской платформе крупночешуйчатые формы (начиная с диаметра кораллитов более чем 1,4 мм) встречаются лишь в лландовери.

Анализ стратиграфической приуроченности всех выделенных ранее форм показывает, что они распространены, начиная со среднего лландовери до конца венлока, исключительно редко заходя в низы лудлова. Таким образом, намечается широкая стратиграфическая зона *Multisolenia tortuosa*, распространенная практически на всех материках, определяющая названный стратиграфический уровень. При выделении первых типологических видов складывалось впечатление о их узком стратиграфическом интервале распространения. Так, вначале *Multisolenia tortuosa* считалась характерной для ллан-

Таблица 6

Стратиграфическое распространение на Сибирской платформе различных форм *Multisolenia tortuosa* Fritz, описанных ранее как самостоятельные виды, подвиды, варьеты

Название	Средний лланцовери	Верхний лланцовери	Нижний венлок	Верхний венлок
<i>Multisolenia tortuosa</i>	+	+	+	+
<i>M. mirabilis</i>	+	+	+	+
<i>M. ninae</i>	+	+	+	+
<i>M. tortuosa</i> var. <i>sibirica</i>	+	+	+	+
<i>M. formosa</i>	+	+	+	+
<i>M. tenuis</i>	+	+	+	+
<i>M. mirabilis</i> var. <i>jumanensis</i>	+	+	+	+
<i>M. mirabilis</i> var. <i>baskuskanensis</i>	+	+	+	+
<i>M. tortuosa</i> var. <i>cylindrica</i>	+	+	+	+
<i>M. confluens</i>	+	+	+	+
<i>M. mutosa</i>				
<i>M. diversa</i>	+	+	+	+
<i>M. tortuosa salairica</i>	+	+	+	+
<i>M. frivola</i>	+			
<i>M. excelsa</i>	+	+	+	+
<i>M. tortuosaeiformis</i>	+	+	+	+
<i>M. temperans</i>	+	+	+	+
<i>M. meandrica</i>	+	+	+	+
<i>M. tortuosa</i> var. <i>gansuensis</i>	+	+	+	+
<i>M. zhongningensis</i>	+	+	+	+
<i>M. sichuaniana</i>	+	+	+	+
<i>M. nikiforovae</i>		+	+	+
<i>M. misera</i>	+	+		
<i>M. labyrinthica</i>		+		
<i>M. parva</i>	+	+	+	+
<i>M. minima</i>	+	+		
<i>M. tortuosa</i> var. <i>minaralica</i>	+	+		
<i>M. uralica</i>	+	+	+	+
? <i>Multisolenia pseudoreliqua</i>	+	+		
<i>Priscosolenia kozlowskii</i>	+	+	+	+
<i>P. rozkowskiae</i>	+	+		
? <i>Multisolenia extrema</i>	+	+	+	+

довери Сибирской платформы, а для венлока определяющей формой служила *M. formosa*.

При накоплении фактического материала среднеячеистые формы, т.е. *M. tortuosa* были найдены в венлоке, а впоследствии крупноячеистые формы, т.е. *M. formosa* – в лландовери. Следовательно, выделение двух видов как стратиграфических маркеров оказалось ненужным, тем более что топотипический материал по *M. tortuosa* происходит также из венлока. Как показано в описаниях, самые крупноячеистые формы мультисолениид распространены на Сибирской платформе не в венлоке, а в лландовери. Центр широкой фенотипической изменчивости от 0,3 до 2,3 мм по диаметру кораллитов находился в Среднесибирском бассейне в лландоверийском веке (среднее течение р. Вилюй). Мелкоячеистые формы до 0,3 мм в диаметре кораллитов обитали в это время на северо-западе бассейна (нижнее течение р. Нижняя Тунгуска). Между этими районами имеется клинальный переход от крупноячеистых форм к мелкоячеистым. Таким образом, в пределах Среднесибирского платформенного моря в лландоверийский век наблюдается изменение диаметра кораллитов, прослеженное по латерали. При более широком площадном рассмотрении оказывается, что крупноячеистые формы вида имеют развитие и в венлоке Прибалтики (*Multisolenia frivola* Клаам., 1961), так же как и мелкоячеистые формы в венлоке Прибалхашья (*Multisolenia minima* Poltavzeva, 1965). В венлоке Прибалхашья распространены и формы, подобные *Multisolenia labyrinthica* Sok. et Tes. (*Multisolenia tortuosa* var. *minaralica* Poltavzeva, 1965).

После такого анализа становится очевидным, что все формы изменчивости *Multisolenia tortuosa* Fritz встречаются как в лландоверийских, так и в венлокских отложениях того или иного региона, а это значит, что отнесение их к одному виду не несет ущерба стратиграфии. Поэтому благодаря широкой трактовке вида можно избежать противоречивости в корреляции отложений на далеких расстояниях и в разнофациальных зонах.

III. 7. ВИДЫ, ОЧЕНЬ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНО СУЩЕСТВОВАВШИЕ В ПРЕДЕЛАХ МНОГИХ БАССЕЙНОВ (НА ПРИМЕРЕ *FAVOSITES GOTHLANDICUS*)

Характерной чертой видов, очень продолжительно существовавших в пределах многих бассейнов, является их чрезвычайно широкая фенотипическая изменчивость. Как уже было показано ранее, долго существовавшие виды имеют широкую фенотипическую изменчивость. Однако существуют две группы таких видов: одни – долго существующие и развивающиеся отдельными, часто изолированными друг от друга популяциями или популяриями, другие – широко и повсеместно непрерывно распространенные. К первой группе относятся, как правило, стенобионтные виды, типичным представителем которых была показана *Multisolenia tortuosa* Fritz.

Поэтому здесь мы большее внимание обратим на обсуждение второй группы, к которой относятся обычно эврибионтные виды. При непрерывном географическом распространении изменчивость обычно меняется клинально и установление принадлежности к одному таксону разных экземпляров не представляет никакого труда при целенаправленном географическом изучении видовых ареалов и составлении для широко изменчивых видов фенографических карт. Благодаря тесной связи популяций между собой на широких площадях существование общего генофонда обеспечивает и общий широкий диапазон фенотипической изменчивости, направленной от центра больших популяций или от центральных популяций популярия. И только краевые популяции часто имеют сильно отклоняющиеся признаки. Несколько изолированные популяции имеют обычно волновую изменчивость с широким полем перекрытия. Популяции, значительно удаленные друг от друга или сильно различающиеся по своим физико-географическим условиям обитания, могут очень существенно отличаться по некоторым признакам. Однако имеются промежуточные популяции как по признакам, так и по их географическому распространению и условиям обитания, т.е. наблюдается волновая изменчивость. Поэтому при установлении такой изменчивости в пределах всех популяций они могут быть отнесены к одному виду. Особенно важно для изучения полной вариации признака находить центральные популяции вида, в которых обычно имеется весь запас фенотипической изменчивости. Сравнение этих популяций с популяциями, имеющими узкие диапазоны колебания признака, часто позволяет подойти к правильному объяснению причин вариаций признака в конкретной популяции.

Одной из характерных черт видов, широко распространенных во времени и пространстве, является также наличие у них многочисленных мутантов. Если такие виды обитали отдельными популяциями, то мутанты под действием отбора могли обособляться в самостоятельные таксоны. Виды же, повсеместно существовавшие, обычно нивелировали мутантов, растворяя их в общем генофонде широких популяций.

Классическим примером очень долго существовавшего во времени и широко географически распространенного эврибионтного вида является *Favosites gothlandicus* Lam., 1816. У табулят таких видов немного, но они существуют среди нескольких семейств, например, среди Syringoporidae, Halysitidae и некоторых других. *Favosites gothlandicus* интересен и тем, что, как показывают наблюдения, он является примером эврибионтных форм не только среди табулят, но и среди многих форм органического мира. Его существование доказано среди глубоководных аргиллитовых осадков, содержащих только граптолиты и хиолиты с тонкими раковинами; среди лагунных засоленных полей доломитового состава, содержащих эвриптерид на мелководье пляжных зон; среди мелкой волноприбойной ряби, где не могли существовать другие донные прикрепленные организмы. Благодаря этому *Favosites gothlandicus* имел широкое распространение во всех морях мирового океана. Время существования вида оп-

ределяется практически целым периодом — от среднего лландовери до пржидола включительно.

Неудивительно, что такой вид должен был привлекать внимание исследователей. И действительно, нет практически ни одной достаточно большой статьи или монографии, посвященной характеристике кораллов силура того или иного района, чтобы в ней не был описан или хотя бы упомянут этот вид. Нет, пожалуй, ни одного достаточно крупного исследования, касающегося объема вида у табулят, чтобы оно не затронуло этот вид. И в то же время объем его до сих пор однозначно не установлен хотя бы приблизительно. Одни исследователи оставляют за видом типологическое его понимание, т.е. возводят в видовой ранг количественные характеристики (диаметр кораллитов — 3,0 мм, стенка тонкая, поры около 0,25–0,3 мм, длина обычные, шипики редкие, но хорошо развитые). Нам же представляется его объем до такой степени широким, что в синонимию этого вида включается большинство типологических силурийских видов рода *Favosites*, а их число к настоящему времени исчисляется порядком 350–400.

Многочисленность представителей этого вида, широкая его фенотипическая изменчивость как наследственная, так и модификационная, широкая распространенность в пространстве и во времени позволяют обращаться к *Favosites gothlandicus* как к одному из основных видов, дающих возможность решить ту или иную поставленную перед исследованием задачу. Если обратиться к вышеизложенному материалу, нетрудно убедиться, что основные наблюдения и выводы, связанные с общими вопросами, были сделаны на основе изучения именно этого вида. Он является также первым, на котором можно оценить и подвидовые категории табулят с их широким временным диапазоном и пространственным ареалом распространения не в типологической трактовке, а с позиций политипической концепции. Этот вид должен и в дальнейшем сыграть свою положительную роль в общетерретических вопросах после его переизучения на всех континентах. В настоящей работе приводится детальная характеристика вида только по сибирскому и подольскому материалам, которые, как нам кажется, вполне дают полное представление о принимаемом объеме вида, рамках его изменчивости и его внутривидовых подразделениях. Полное исследование этого вида заслуживает специальной монографии.

Вид *Favosites gothlandicus*, Lam. территории Сибири включает три подвида: *F. gothlandicus gothlandicus*, *F. gothlandicus moyeroensis* и *F. gothlandicus socialis*.

К первому из них (типовому) — *Favosites gothlandicus gothlandicus* Lam. — относится лландоверийский популярий Сибирской платформы и примыкающие к нему популярии Таймыра, Саяно-Алтайской области, Сетте-Дабана, а также Северо-Востока и Дальнего Востока СССР и Китая. Этот подвид, по-видимому, распространен также и по всему северу СССР, Уралу, Европе, занимая здесь более широкий возрастной диапазон от лландоверийского до пржидольско-

го ярусов. Развитие типового подвида простирается и на Северную Америку и Австралию. Таким образом, появление вида на рубеже нижнего и среднего лландовери связано с одним космополитным его подвидом, вначале существовавшим практически по всему земному шару, естественно, только в пределах зоны, благоприятной для развития кораллов, а затем прекратившим свое существование на разных временных рубежах в разных географических провинциях. Так, в Европейской части СССР и прилежащих к ней областях типовой подвид, по-видимому, просуществовал без дифференциации до конца силура, в то же время на территории Сибири и Дальнего Востока СССР отмечается его дифференциация. Здесь в венлоке намечается развитие второго подвида — *Favosites gothlandicus moyeroensis* Sok. et Tes. — с ареалом распространения в пределах Сибирской платформы, Таймыра и Полярного Урала. Третий подвид — *Favosites gothlandicus socialis* Sok. et Tes. распространен в конце силура и начале девона по всему Северо-Востоку СССР.

Описание среднесибирского популярия, относимого к типовому подвиду, приведено достаточно подробно в разделе II.3.3 при характеристике изменчивости признаков, поэтому нет необходимости вновь подробно на нем останавливаться. Между сибирским популярием и всеми перечисленными выше, относящимися к виду *Favosites gothlandicus* Lam., существует либо клинальная изменчивость, либо волновая. Возрастание или снижение того или иного признака происходило постепенно от популяции к популяции, либо довольно резко. Однако чаще всего для рассматриваемой таксономической единицы отклонение от нормы возникало только по краям вариационных рядов, благодаря чему в большинстве популяций присутствуют фенотипы со средними для вида в целом константами количественных признаков. К ним, в частности, относится и типовой экземпляр. У многих же популяций вариация диаметра кораллитов значительная.

Так, в палеопопуляции, происходящей из лландоверийских отложений р. Горбиячин Сибирской платформы (см. табл. V, VI, VII), диаметр кораллитов варьирует в пределах 1,0–8,3 мм. В палеопопуляциях из силурийских отложений Подолии вариация максимального диаметра кораллитов укладывается в рамки от 1,0 до 4,2 мм (табл. XXXIV — из демшинских слоев; см. табл. XXXV — из коновских слоев; см. табл. II — гринчукских слоев; см. табл. XXXVI — рашковских слоев и табл. XXXVII — дзвенигородских слоев). Таким образом, запас фенотипической изменчивости в подольском популярии составляет только половину запаса сибирской популяции. Сравнение приведенных подольских фенотипов (см. табл. XXXIV–XXXVII) с сибирскими (см. табл. V–VII) показывает, что при равновеликости кораллитов они ничем не отличаются друг от друга и все вместе составляют единый морфологический ряд по диаметру кораллитов.

Как уже указывалось, полное описание сибирского популярия *Favosites gothlandicus* приведено при характеристике изменчивости

в популяциях (разделы II.3.3, III.4), поэтому ниже дается только краткая характеристика подольских популяций.

Популяция (популярий) демшинских слоев (табл. XXXIV). Колонии уплощенной лепешковидной формы, диаметром до 300 мм и высотой 50 мм. Кораллиты радиально расходятся от центральной части основания колонии, причем сначала стелются по субстрату. Почкование внутрикониальное и базальное. Кораллиты среднедифференцированные по величине; они полигональные — 3–10–гранные. Максимальный диаметр кораллитов колеблется от 3,0 до 3,5 мм. Стенки прямые, редко слабогфрированные, толщиной от 0,06 до 0,20 мм. Поры круглые и эллипсоидальные, расположены на гранях кораллитов в один–четыре вертикальных ряда. Имеется несколько единичных пор, сильно приближенных к углам кораллитов. Поперечник пор от 0,19 до 0,37 мм. Поры расположены по вертикали и часто, и редко. Септальные шипы развиты слабо, они редкие и короткие, не более 0,1 мм длиной. Днища горизонтальные, извилистые, косые, вогнутые, реже слабо выпуклые. Чередуются днища с интервалом 0,1–2,2 мм.

Популяция (популярий) коньковских слоев (табл. XXXV). Полипняки почти все полусферические, редкие исключения составляют несколько вытянутые вверх и уплощенные. Диаметр полипняков обычно не превышает 300 мм. Кораллиты радиально расходятся от центральной части основания колонии. Способ бесполого размножения, обычно внутрикониальный, благодаря чему основная масса полипняков имеет значительную дифференциацию кораллитов. Формы с базальным способом бесполого размножения встречаются редко. Он чаще наблюдается у мелко- и среднеячеистых полипняков. Очень сильно дифференцированные кораллиты встречаются крайне редко. Максимальный диаметр кораллитов колеблется от 1,0 до 3,2 мм. Основная масса полипняков имеет прямые стенки. Иногда они округлые в углах, а у некоторых колоний в той или иной мере гфрированы. Иногда гфрировка стенок в пределах полипняка наблюдается только участками. Толщина стенок от 0,03 до 0,60 мм. Чаще стенки имеют толщину около 0,15–0,20 мм. Структура стенок ламеллярная, участками переходит в скрытофиброзную. Срединный шов хорошо выражен. Стенки трехслойные. Поры круглые и эллипсоидальные. Эллипсоидальность иногда бывает не только по ходу роста кораллитов, но и поперек. Околпоровые валики обычно отсутствуют, хотя некоторые поры имеют слабо развитые валики. Поперечник пор колеблется от 0,09 до 0,42 мм. По ходу роста поры располагаются то часто, то редко, обычно в два, несколько смещенных ряда. У мелкоячеистых колоний преобладает один ряд пор; с увеличением диаметра кораллитов число рядов пор возрастает до трех–четырех. Днища обычно горизонтальные и несколько вогнутые, частота их меняется от колонии к колонии, а также в пределах одной колонии. Довольно часто встречаются колонии с сильно вогнутыми днищами. Выпуклые днища бывают в виде исключения. Расстояние между днищами колеблется от 0,1 до 3,0 мм. Обычно днища чере-

дуются с интервалом около 1,0 мм. Септальный аппарат представлен тонкими либо грубыми шипами в зависимости от участка в колонии (светлые и темные зоны). Колонии с полным отсутствием шипов встречаются редко, так же как и колонии, имеющие очень длинные септальные шипы. Обычно длина септального аппарата равна 0,2–0,3 мм. Частота шипов самая разнообразная – от единичных до очень частых.

Популяция (популярий) сокольских слоев. Полипняки полусферические, иногда несколько уплощенной формы. Диаметр колоний обычно не превышает 150 мм. Кораллиты среднедифференцированные по величине. Колонии со слабо- и сильнодифференцированными кораллитами встречаются довольно редко. Кораллиты расходятся радиально от центральной части основания колонии. Прелы максимальных диаметров кораллитов у разных колоний от 1,7 до 3,6 мм. Кораллиты полигональные, очень редко округленные в одном-двух углах или слабозвездчатые. Стенки прямые, редко слабоокругленные или гофрированные. Толщина стенок варьирует от 0,03 до 0,40 мм. Структура стенки ламеллярная. Стенка трехслойная с хорошо развитым срединным швом. Поры круглые и овальные, окологорловые валики обычно редки. Поры мелкие и средних размеров; поперечник их колеблется от 0,15 до 0,38 мм. Днища горизонтальные и слабоогнутые. Сильноогнутые днища и слабо-выпуклые днища встречаются очень редко. Чередуются днища с интервалом 0,1–3,5 мм. Септальный аппарат представлен тонкими и грубыми шипиками, которые либо редки, либо многочисленные. По длине септальные шипы бывают короткие и средней длины.

Популяция (популярий) гринчукских слоев (см. табл. II, III). Полипняки полусферические, реже уплощенной формы. Диаметр колоний обычно не превышает 150 мм. Кораллиты слабо- и среднедифференцированные по величине, причем наибольшее число составляют колонии со средней дифференциацией кораллитов. Колонии с сильной дифференциацией кораллитов очень редки. Очертание кораллитов полигональное, реже слабоокругленное и слабозвездчатое. Максимальный диаметр кораллитов в разных колониях от 1,7 до 3,8 мм. Стенки прямые, реже слабоокругленные в одном-двух углах кораллита и слабогофрированные. Гофрированность стенок, как правило, намечается в темных зонах. Структура стенок ламеллярная. Эпитекальный слой четко выражен. Стенка трехслойная. Толщина стенок от 0,03 до 0,37 мм. Средняя толщина стенок 0,15–0,20 мм. Поры круглые и эллипсоидальные. Располагаются в один, два, три и реже в четыре ряда. Они мелкие, средней величины и реже крупные. Поперечник пор колеблется в пределах от 0,13 до 0,36 мм. По вертикали поры располагаются и часто, и редко. Днища обычно горизонтальные и слабоогнутые. Среднеогнутые и выпуклые днища встречаются редко. Расстояние между днищами колеблется от 0,1 до 3,0 мм. В среднем же оно равно 1,0–1,5 мм. Септальный аппарат представлен тонкими и грубыми шипиками, располагающимися перпендикулярно к стенке, либо отгибающимися

вверх или вниз. В некоторых колониях шипики единичные, короткие либо длинные, в других же очень многочисленные и различной длины. Во всех колониях появляются зонально. У единичных экземпляров шипики располагаются и на днищах.

Популяция (популярый) рашковских слоев (табл. XXXVI). Колонии небольшие и средних размеров. Их диаметр обычно не превышает 50 мм. Форма колоний полусферическая, иногда шаровидная или несколько вытянутая вверх. Кораллиты полигональные, реже слабозвездчатые, обычно средне- и сильнодифференцированные. Число колоний, имеющих слабую дифференциацию кораллитов, незначительное. Максимальный диаметр кораллитов разных колоний колеблется от 1,1 до 2,5 мм. Имеется всего одна колония с диаметром кораллитов 2,8 мм. Максимальное число экземпляров имеет диаметр кораллитов 1,8 мм. Стенки прямые, слабо и средне гофрированные. Толщина стенок колеблется от 0,03 до 0,22 мм; с толщиной стенок 0,30 мм имеется только одна мелкоячеистая колония. Структура стенки ламеллярная, иногда нечетко выраженная. Срединный шов хорошо развит. Стенка трехслойная, хотя имеются экземпляры, у которых стенка имеет несколько различно пигментированных слоев. Поры круглые и эллипсоидальные, располагаются в один, два и три вертикальных, несколько смещенных относительно друг друга ряда. Поперечник пор от 0,13 до 0,37 мм. Днища горизонтальные, слабо- и средневогнутые, косые, извилистые, часто неполные, реже выпуклые.

Расстояние между днищами колеблется от 0,05 до 2,50 мм. Септальный аппарат представлен тонкими и грубыми шипами, иногда они сливаются, напоминая образования типа сквамул. Шипы отсутствуют либо длинные. Днища разнообразны.

Популяция (популярый) дзвенигородских слоев (табл. XXXVII). Колонии лепешковидной, реже полусферической формы. Диаметр колоний достигает 400 мм при высоте 150 мм. Кораллиты радиально расходятся от центральной части основания колонии. Преобладает базальный способ вегетативного размножения, отчего кораллиты обычно дифференцированы слабо, хотя значительный процент колоний имеет среднедифференцированные кораллиты. Сильная дифференциация встречается у одиночных колоний. Кораллиты полигональные, реже слабоокругленные; единичные колонии имеют слабо- и средnezвездчатые очертания кораллитов. Максимальные диаметры кораллитов колеблются от 0,2 до 4,1 мм. Наибольшее количество экземпляров имеет диаметр кораллитов 3,5 мм. Стенки обычно прямые, слабоокругленные и очень редко слабо- и среднегофрированные. Они тонкие, иногда средней толщины — от 0,03 до 0,35 мм. Средняя толщина стенок около 0,15 мм. Структура стенок ламеллярная, иногда переходит в скрытофиброзную. Срединный шов отчетливый. Поры круглые, реже эллипсоидальные, расположены в один-три вертикальных, несколько смещенных относительно друг друга ряда. Среднее число рядов пор равно двум. Поперечник пор равен 0,15–0,50 мм. Околопоровый валик иногда намечается, но в боль-

шинстве случаев отсутствует. Днища горизонтальные, слабо- и средневыгнутые, реже неполные, извилистые и выпуклые; чередуются с интервалом от 0,1 до 3,0 мм. Септальный аппарат представлен тонкими шипиками, которые встречаются редко либо отсутствуют. По длине шипики обычно короткие, реже средней длины, абсолютная величина их колеблется от 0 до 0,5 мм.

Сибирский и подольские популярии практически полностью характеризуют подвид *Favosites gothlandicus gothlandicus*. По количественным константам к тому же они дополняют друг друга по вертикальному распространению – на Сибирской платформе подвид распространен только в ландовери, а на Русской – от венлока до пржи-долия включительно.

На основании сибирского и подольского материала, а также литературных данных для подвида *Favosites gothlandicus gothlandicus* Lam. можно дать следующую краткую характеристику.

Полипняки разных размеров до 1,5 м в диаметре, иногда более. Форма колонии полусферическая или близкая к ней. Сложение в основном массивное или реже компактное и совсем редко массивно-цепочечное. Кораллиты полигональные, от недифференцированных до сильнодифференцированных. Диаметр кораллитов (максимальный) варьирует от 1,0 до 10,0 мм у разных колоний. Стенка ламеллярная, обычно тонкая, редко сильно утолщена до 0,5 радиуса кораллита. Поры круглые или эллипсоидальные, располагаются на гранях кораллитов от одного до трех-четырех рядов. Поперечник пор от 0,1 до 0,9 мм. Поры часто имеют окологорловые валики. Днища обычные для фавозитид. Септальные шипики развиты или слабо, или достигают центра кораллитов.

Эта характеристика на первый взгляд кажется настолько широкой, что за ней невозможно увидеть ясную характеристику подвида. На самом же деле подвид достаточно четко узнается по характерному сложению ламеллярной стенки с хорошо выраженной эпитекой по тонкостенным и среднедифференцированным кораллитам, поровым валикам, а также игловидным шипикам.

Как нам представляется, установление истинного объема подвида с его ареалом распространения возможно только на основе переизучения оригинального популяционного материала по всем бассейнам и выяснения между популяциями генетических связей. Синонимика вида для сибирского популярия в настоящей работе дана при обсуждении изменчивости этих популяций в разделе II.3.3.

В Подолии фавозитиды до наших исследований не были описаны, поэтому в принимаемый объем подвида входит только *Favosites gothlandicus*.

Второй подвид – *Favosites gothlandicus moyeroensis* Sok. et Tes., происходящий из венлока Сибирской платформы Таймыра и Урала, характеризуется следующими приведенными ниже признаками (табл. XXXVIII). Полипняки средних и крупных размеров, обычно неправильно-желваковидные. Кораллиты полигональные, диаметром в разных колониях от 1,2 до 4,0 мм. Стенки неясноламеллярные с не-

ровными внутренними краями, тонкие или сильно, но неравномерно утолщенные до 0,5–0,6 мм. Поры мелкие, редко достигают у крупноячеистых экземпляров 0,3 мм. Околопоровые валики, как правило, отсутствуют. Располагаются поры в три–четыре, а иногда и в шесть вертикальных, обычно смещенных относительно друг друга рядов. Днища частые с углублениями в участках, примыкающих к стенкам.

Различия первого и второго подвидов только количественные и мерические, если не считать строения стенки. Второй подвид отличается от первого несколько иной структурой стенки, дающей возможность к ее неравномерному утолщению; наличием часто расположенных специфических днищ с углублениями; мелкими и часто расположенными порами, пронизывающими стенку четырьмя–шестью рядами. Оба подвида имеют устойчивый возрастной диапазон развития в пределах определенного ареала распространения.

К *Favosites gothlandicus moyroensis*, по-видимому, относятся многие из типологических видов *Favosites*, определявшихся ранее из венлока Сибирской платформы, Урала и Таймыра; наиболее определено к нему относятся экземпляры:

Favosites gothlandicus Lamarck var. *taimyrica* Tchernychev, 1937: Чернышев, 1937, стр. 67, табл. III, фиг. 2.

Favosites hirsutus Tchernychev, 1937: Чернышев, 1937, стр. 78, табл. III, фиг. 1.

Favosites hisingeri Milne-Edwards et Haime, 1851: Чернышев, 1937, стр. 75, табл. V, фиг. 2; Чернышев, 1938, стр. 9 (без изображения).

Favosites borealis Tchernychev, 1937: Чернышев, 1938, стр. 9 (без изображения); Соколов, Тесаков, 1963, стр. 57, табл. VII, фиг. 3–4.

Squametofavosites daminovae Barskaja, 1962: Барская, 1962, стр. 50, табл. III, фиг. 1, 2.

Favosites moyeroensis Sokolov et Tesakov, 1963, стр. 56, табл. VII, фиг. 1–2; Чехович, 1965, стр. 82, табл. XVI, фиг. 1–4.

Favosites moyeroensis Sokolov et Tesakov forma *macropora* Cherkhovich, 1965: Чехович, 1965, стр. 83, табл. XVI, фиг. 7–8.

Favosites kennihoensis Ozaki, 1934: Чехович, 1965, стр. 83, табл. XVI, фиг. 5–6.

Третий подвид – *Favosites gothlandicus socialis* Sok. et Tes., 1963 (табл. XXXIX) – развит в пределах Северо–Востока СССР в верхнесилурийских и нижнедевонских отложениях. Основной его чертой являются мелкие, редко средние по размерам колонии желваковидной или несколько вытянутой формы. В колониях преобладает внутриколониальный или центральный способ вегетативного размножения, благодаря чему кораллиты, как правило, сильно дифференцированы по величине. Дифференциация кораллитов не затушевывает общей вариации диаметра кораллитов от колонии к колонии, которая определяется от 1,0 до 3,5 мм по максимальному диаметру. Стенки

тонкие или часто несколько утолщенные. Характерную особенность подвида составляют днища, обычно вогнутые, и септальный аппарат, развитый в виде шпиков и образований наподобие чешуй сквамальных фавозитид, но только слабо развитых. Поры обычные для фавозитид, многочисленные.

Представители этого подвида достаточно хорошо описаны в палеонтологической литературе как группа *Favosites socialis*. Особенно подробно она охарактеризована В.Н. Дубатовым (1969), который дал ясные определения ее разных типологических форм. По нашим представлениям, *Favosites gothlandicus socialis* имеет еще более значительный объем, чем группа *Favosites socialis*, включая в себя несколько подобных групп, выделяемых до настоящего времени в нижедевонских отложениях Северо-Востока, где обнаружены и типичные представители группы *F. socialis*. В частности, это относится к большой группе *Favosites mammilatus* Tchern.

В настоящей работе не приводится полной синонимии для подвида *F. gothlandicus socialis* Sok. et Tes. ввиду того, что весь имеющийся материал по Северо-Востоку необходимо переизучить с позиций популяционного анализа для установления широкого объема этого подвида, ограниченного рамками ареала его распространения. В то же время уже сейчас можно предварительно наметить некоторые синонимы, которые, видимо, входят в этот подвид.

Favosites forbesi M. Edw. et Haime var. *mammilatus* Tchernychev, 1936: Чернышев, 1936, стр. 41, табл. I, фиг. 4, 5, 10; табл. II, фиг. 2.

Favosites (Eufavosites) coreanicus Ozaki, 1934: Рухин, 1938, стр. 53, табл. X, фиг. 5, 6, 8.

Favosites (Eufavosites) coreanicus Ozaki var. *graciosa* Rukhin, 1938: Рухин, 1938, стр. 54, табл. X, фиг. 9, табл. XI, фиг. 2.

Favosites (Eufavosites) coreanicus Ozaki var. *hemisphaericus* Rukhin, 1938: Рухин, 1938, стр. 54, табл. XI, фиг. 3-5, 8.

Favosites (Eufavosites) coreanicus Ozaki var. *curiens* Rukhin, 1938: Рухин, 1938, стр. 55, табл. XI, фиг. 6, 7.

Favosites (Eufavosites) coreanicus var. *etna* Rukhin, 1938: Рухин, 1938, стр. 56 (без изображения).

Favosites socialis Sokolov et Tesakov, 1963: Сokolov, Тесаков, 1963, стр. 132, табл. XXVII, фиг. 8; табл. XXVIII, фиг. 1-4; Дубатов, 1969, стр. 57, табл. XXIX, фиг. 2a-2g.

Favosites socialis Sokolov et Tesakov forma *typica* Sokolov et Tesakov, 1963; Дубатов, Спасский, 1964, стр. 113, табл. I, фиг. 2a-2g.

Favosites socialis Sokolov et Tesakov forma *typica* Dubatolov, 1964: Дубатов, 1969, стр. 59, табл. XXX, фиг. 1a-1g, 2, 3a-3b.

Favosites socialis Sokolov et Tesakov forma *laeta* Dubatolov: 1964; Дубатов, Спасский, 1964, стр. 115, табл. II, фиг. 4a-b. Дубатов, 1969, стр. 60, табл. XXX, фиг. 4a-b.

Favosites socialis Sokolov et Tesakov forma *heterostila* Dubatolov, 1964: Дубатовлов, Спасский, 1964, стр. 116, табл. II, фиг. 2а-2б, 3; Дубатовлов, 1969, стр. 61, табл. XXVI, фиг. 1а-1б, 2а-2б, 3, 4, 5а-5б.

Favosites admirabilis Dubatolov, 1963: Дубатовлов, 1969, стр. 53, табл. XXVII, фиг. 1а-1г, 2, 3а-3б.

Favosites mammilatus Tchernychev, 1936: Дубатовлов, 1969, стр. 55, табл. XXVIII, фиг. 1а-1б, табл. XXIX, фиг. 1а-1г.

Favosites socialis Sok. et Tes. forma *patteiformis* Dubatolov, 1969: Дубатовлов, 1969, стр. 58, табл. XXIX, фиг. 2а-2г.

Favosites pseudosocialis Dubatolov, 1969: Дубатовлов, 1969, стр. 62, табл. XXXIII, фиг. 1а-1б, 2а-2б, 4а-4б.

Favosites graciosus Rukhin, 1938: Дубатовлов, 1969, стр. 64, табл. XXXIV, фиг. 1а-1д.

Favosites oblongus Rukhin, 1938: Дубатовлов, 1969, стр. 65, табл. XXXV, фиг. 1а-1г, 2, 3.

Favosites suspectus Dubatolov, 1969: Дубатовлов, 1969, стр. 67, табл. XXXVI, фиг. 1а, 2г, 3.

Favosites poralis Chekhovich, 1966: Дубатовлов, 1969, стр. 68, табл. XXXVII, фиг. 1а-1г.

Favosites curicus Rukhin, 1938: Дубатовлов, 1969, стр. 69, табл. XXXVIII, фиг. 1а-1б, 2а-2б, 3а-3б, 4, 5.

Favosites yermolaevi Tchernychev, 1937: Дубатовлов, 1969, стр. 70, табл. XXXIX, фиг. 1а-1г, 2.

В заключение следует подчеркнуть, что для детального стратиграфического расчленения отложений такие широкие виды, как *Favosites gothlandicus* Lam., должны рассматриваться как на уровне подвидов, так и в комплексе с другими видами. Что же касается конкретного, очень широкого по объему вида *Favosites gothlandicus*, то его важное стратиграфическое значение определяется, кроме того, еще и временем появления вида, которое фиксирует практически по всем бассейнам рубеж нижнего и среднего лландовери. Многочисленные же типологические виды этого рода не могут быть надежными для целей корреляции, так как их выделение по типу комбинирования количественных признаков (Тесаков, 1971а) может быть предложено, как сейчас выясняется, на любом из стратиграфических уровней, начиная от среднего лландовери до конца силурийской системы.

МЕСТО ТАБУЛЯТ В БИОЛОГИЧЕСКИХ И БИОГЕОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕДИНЕНИЯХ И ИХ РОЛЬ В СТРАТИГРАФИИ

Как и каждая группа организмов, табуляты не существовали в природе сами по себе, а были тесно связаны с другими группами органического мира и с косными условиями среды. Поэтому представляется необходимым рассмотреть их место и роль в биологических и биогеологических объединениях.

Стратиграфическое значение табулят, как и любой группы ископаемых организмов, не может быть ограничено только одним выделением биостратиграфических зон, основанных на установлении времени существования видов. Для биостратиграфического расчленения тех или иных отложений, содержащих органические остатки, необходимо также знание пространственно-временных взаимоотношений биологических и биогеологических объединений, в которые входят уже комплексы разных групп органического мира. Выявление же стадий развития всего органического мира необходимо прежде всего на основе синтеза в развитии биосферы в целом, с обязательным учетом роли биотических факторов (Степанов, 1966). Решению этих задач в стратиграфической литературе посвящено еще очень мало работ, так как их выполнение связано с большим объемом комплексных исследований. Хорошим примером постановки таких исследований целых седиментационных бассейнов является работа Р.Ф. Геккера, А.И. Осиповой, Т.Н. Бельской (1962) по Ферганскому заливу.

В настоящее время такие работы ведутся большим коллективом исследователей по Среднесибирскому силурийскому седиментационному бассейну, однако они еще далеки до завершения. Поэтому в работе можно дать только общий обзор этой проблемы в связи с изучением табулят.

IV. 1. ТАБУЛЯТЫ КАК КОМПОНЕНТ БИОЛОГИЧЕСКИХ И БИОГЕОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕДИНЕНИЙ

Развитие табулят приурочено к сублитеральной, литеральной, а также к мелководной зонам морских бассейнов. Здесь они часто занимают главенствующее положение, являясь эдификаторами определенных биологических и биогеологических объединений. Поэтому рассмотрение места и роли табулят в биологических и биогеологи-

Таблица 7

Биологические объединения в пределах бассейна и их определение

Категория	Определение
Бионт	Независимый (обособленный) живой организм
Биопарцеллярное население	Совокупность конкретного набора живших (или живущих) одновременно бионтов разных видов, занимающих совместно непрерывный ареал
Биопарцелла	Совокупность биопарцеллярных населений, непрерывно развивающихся во времени
Биоценоз	Совокупность в пространстве и времени биопарцелл, имеющих общий доминирующий вид или доминирующую биопарцеллу.
Биокатена	Совокупность в пространстве и времени конкретного набора биоценозов, связанных сукцессионными переходами (биостомами)
Биом	Совокупность органического мира, сбалансированная физиологическими и экологическими процессами и общностью обитания в пределах единого бассейна

ческих объединениях является важным и для решения многих общих вопросов, связанных с развитием бассейна и его органического мира. Естественно, что при общем анализе особое внимание должно уделяться и среде обитания, т.е. геологическим объединениям.

В связи с задачей работы рассмотрение биологических, геологических и биогеологических объединений на ископаемом материале удобнее всего вести параллельно. Как представляется, при изучении толщ и захороненных в них ископаемых остатков организмов можно выявить многие вышеуказанные биологические объединения — бионт, биопарцеллярное население, биопарцелла, биоценоз, биокатена, биом (табл. 7); геологические объединения — моногеоцен, геопарцеллярный "срез", геопарцелла, геоценоз, геокатена, геом (табл. 8) и как общие из них производные биогеологические объединения — моноцен, парцеллярное поселение, парцелла, биогеоценоз, катена, биогеом (табл. 9). Общее соотношение этих категорий показано ранее на табл. 1, а именно, категории органической и косной среды совместно составляют категории биогеологических объединений (рис. 56).

Бионт, моногеоцен и моноцен. По принятой терминологии во вводимом разделе о биологических и биогеологических объединениях бионтом у кораллов табулят считается колония, а в моноцен входит колония или ряд смежных колоний одного вида и среда (моногеоцен).

Таблица 8

Геологические объединения в пределах бассейна и их определение

Категория	Определение
Моногеоцен	Совокупность однородных компонентов и факторов косной среды, одновременно существовавших (или существующих) в пределах непрерывного ареала
Геопарцеллярный "срез"	Совокупность конкретного набора компонентов и факторов косной среды, существовавших (или существующих) одновременно в пределах непрерывного ареала
Геопарцелла	Совокупность в пределах непрерывного ареала конкретного набора компонентов и факторов косной среды, непрерывно развивающихся во времени
Геоценоз	Совокупность в пространстве и времени смежных геопарцелл, имеющих общий доминант какого-либо из компонентов косной среды либо доминирующую геопарцеллу
Геокатена	Совокупность в пространстве и времени геоценозов, связанных сукцессионными переходами
Геом	Совокупность природных компонентов и факторов косной среды, сбалансированная геологическими процессами в пределах единого бассейна

Набор абиотических компонентов и факторов, окружающих коралл или смежные кораллы, достаточно однороден, поэтому для их обозначения вводится термин – моногеоцен. Многие кораллы, характеризующиеся большей частью кустистыми и ветвистыми формами колоний, создают вокруг себя благоприятную среду обитания для других организмов, образуя тем самым вместе с условиями среды настоящие экосистемы. Их изучение во многом дополняет характеристику экосистем более крупного порядка и во многих случаях крайне желательно. Моноцены, основой которых являются кораллы, на древнем материале устанавливаются при изучении полипняков и вмещающих их пород. В ископаемом состоянии от колонии остается полипняк, образующий элементарную геотему. В случае скопления полипняков одного вида, захороненных в определенном типе осадка, образуются геотемы большого ранга – банки или гнезда.

Биопарцеллярное население, геопарцеллярный "срез", парцеллярное поселение. Биопарцеллярное население включает набор популяционных населений разных видов, приуроченных к одной плоскости

Таблица 9

Биогеологические объединения в пределах бассейна и их определение

Категория	Определение
Моноцен	Совокупность однородных природных компонентов и факторов, одновременно существовавших (или существующих) в пределах непрерывного ареала
Парцеллярное поселение	Совокупность конкретного набора природных компонентов и факторов, существовавших (или существующих) одновременно в пределах непрерывного ареала
Парцелла	Совокупность парцеллярных поселений, непрерывно развивающихся во времени
Биогеоценоз	Совокупность в пространстве и времени смежных парцелл, имеющих общий биотический или абиотический доминант либо доминирующую парцеллу
Катена	Совокупность в пространстве и времени биогеоценозов, связанных сукцессионными переходами
Биогеом	Совокупность сбалансированных природных компонентов и факторов в пределах седиментационного бассейна

напластований, являвшейся ранее дном бассейна, на котором в период седиментационной паузы обитали бентосные организмы, в пределах определенного временного ареала парцеллы. В морских донных биоценозах иногда четко различаются два яруса — поддонный и наддонный. В поддонный ярус входят все зарывающиеся организмы и обитающие в грунтах. К наддонному относятся те организмы, и, в частности табуляты, которые жили на дне бассейна. Биопарцеллярное население обычно однородно по составу и рассеянию бионтов всех видов. В его пределах могут быть выделены небольшие группировки как по составу, так и по плотности расселения бионтов определенного набора видов. Хорошими примерами населения биопарцеллы могут служить любые четкие, хорошо отпрепарированные природные плоскости напластования с автохтонной бентосной фауной. Такие плоскости напластования показаны при разборе популяционных населений в первой части работы. Названия населением биопарцелл удобно давать по **виду-доминанту**, так как именно он создает основной фон этого сообщества.

Парцеллярное поселение характеризуется биопарцеллярным населением и окружающими его условиями среды обитания, которые

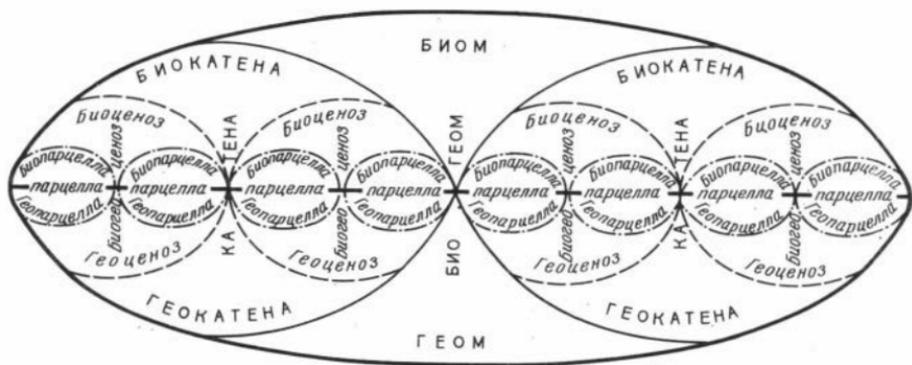


Рис. 56. Схема иерархии экосистем и соподчиненных им биосистем (сообществ) и геосистем в пределах бассейна седиментации

принято именовать геопарцеллярным "срезом". Таким образом, к парцеллярному поселению относится население как поддонного, так и наддонного ярусов, а также абиотическая составляющая, характеризующаяся в стратиграфической последовательности пород прослоями осадков, в которых обитали организмы биопарцеллярного населения поддонного яруса. Восстановление биопарцеллярного населения по ископаемому материалу ведется на основании анализа органических форм, находящихся на поверхности напластований, а также пород, залегающих ниже плоскости напластования и захороненных в них органических остатков.

При этих работах необходимо четко разграничивать организмы, жившие в грунтах, на дне и в толще воды, но захороненные после смерти совместно. Таким образом, каждый последовательный слой породы включает в себя, с одной стороны, захороненную в нем наддонную часть одного населения биопарцеллы, с другой — поддонную и водную части уже другого последующего населения.

Биопарцелла, геопарцелла, парцелла. Биопарцелла является одной из основных категорий биоценоза. Она представлена определенным набором биопарцеллярных населений непрерывно сменяющихся в стратиграфической последовательности пород. Латеральная и возрастная границы биопарцеллы устанавливаются по ее непрерывному развитию в пространстве и во времени. Учитывая, что при смене биопарцеллярных населений во времени доминант остается постоянным, биопарцеллу удобно именовать по названию этого доминанта.

Изучение древних биопарцелл и их выделение имеет большое значение для понимания развития той или иной группы организмов. Биопарцеллы, развивавшиеся в ордовикскую, силурийскую и девонскую эпохи как биологически целостные единицы, практически не изучены. Предшествующие исследования строились в основном на комплексах, т.е. наборах всех видов какого-либо стратиграфического подразделения. Такие комплексы не предусматривают изучение биологических и экологических связей между отдельными видами. Исследо-

вание же биопарцелл помогает понять природу изменчивости многих видов и их гомологическое развитие по количественным признакам (Вавилов, 1922; Воронцов, 1966 и др.). Рассмотрение, например, сообщества табулят из одной биопарцеллы, происходящей из силурийских отложений Сибирской платформы, разреза р. Омнутах показывает, что у близких видов табулят признаки развиваются гомологично. А именно, у *Paleofavosites alveolaris* Goldf., *Mesofavosites dualis* Sok., *Favosites gothlandicus* Lam. (табл. 10). У всех этих видов признаки варьируют практически одинаково. Правда, наблюдается коррелятивная связь между изменчивостью вида и его численностью. Чем больше численность популяции, тем шире ее изменчивость. Для конкретного примера была взята выборка из разреза р. Омнутах. Всего в выборке из фавозитид насчитывалось 500 экз. из них на долю *Favosites gothlandicus* падало 350 экз., *Mesofavosites dualis* — 80 экз. и *Paleofavosites alveolaris* — 170 экз. Изменчивость диаметра кораллитов соответственно определяется — у *F. gothlandicus* от 1,0 до 9,0 мм, у *M. dualis* — от 1,0 до 4,0 мм и у *P. alveolaris* — 1,0–6,0 мм. Гомология в некоторых случаях позволяет на основании детального изучения какого-либо одного вида из определенного парцеллярного сообщества судить о рамках изменчивости других близких к нему видов. Как уже было показано ранее на примере *Thecia minor*, благодаря гомологии можно объяснить то или иное количественное состояние признаков и иногда даже определить их наследственную или модификационную природу, а значит и принадлежность к тому или другому таксону. Распределение биопарцелл и биоценозов в разрезах носит определенный порядок, вот почему все разрезы могут быть расчленены на определенные биостратиграфические единицы, часто картируемые в пределах одного района или участка. Развитие биопарцелл подчиняется в общем законам развития популяций. Сообщество эволюционирует в пределах определенных рамок геосистем либо мигрирует или вымирает при резкой смене физико-географических условий среды. Конкретным примером миграции целых сообществ является пример, данный при характеристике миграции отдельных популяций, где биопарцеллы и биоценозы, содержащие стеногалинные виды, мигрируют в район Курейки дважды (см. рис. 30). Этот пример наглядно показывает, что определение истинных границ сообществ нуждается в серьезном исследовании, и в частности в прослеживании их по простиранию. Простая фиксация в разрезе появления и смены сообщества, таким образом, еще не означает их истинных нижней и верхней возрастных границ. Подобно геотемам, контуры палеосообществ могут быть самыми причудливыми, но, что важно отметить, их нижняя и верхняя границы являются в пределах одного сообщества всегда изохронными, несмотря на широкую миграцию латеральных границ.

Что касается конкретно рассматриваемых табулятовых сообществ, то они, как правило, либо вообще разобщены друг от друга, так как могут существовать только в определенных физико-географических обстановках, либо закономерно сменяются как во времени, так

Таблица 10

Гомологическое развитие признаков у близкородственных видов в пределах одного сообщества

Признаки	<i>Paleofavosites alveolaris</i> (Goldfus, 1827)	<i>Mesofavosites dualis</i> Sok.	<i>Favosites gothlandicus</i> Lam.
1	2	3	4
Колонии:			
Уплощенные	+	+	+
Полусферические	+	+	+
Цепочечные			+
Почкование:			
Внутриколониальное	+	+	+
Базальное	+	+	+
Кораллиты:			
Полигональные	+	+	+
Округлополигональные	+	+	
Равновеликие	+	+	+
Слабодифференцированные	+	+	+
Сильнодифференцированные	+	+	+
Мелкие	От 1 до	От 1 до	От 1 до
Крупные	6 мм	4 мм	9 мм
Стенка:			
Ламеллярная	+	+	+
Прямая	+	+	+
Округленная	+	+	
Гофрированная	+	+	
Тонкая	+	+	+
Средней толщины	+	+	+
Толстая	+	+	+
Поры:			
Круглые	+	+	+
Эллипсоидальные	+	+	+
В углах кораллитов	+	+	-
На гранях	-	+	+
Мелкие	+	+	+
Средних размеров	+	+	+
Крупные	+	+	+
Расположены часто	+	+	+

Таблица 10 (окончание)

1	2	3	4
Расположены средне	+	+	+
Расположены редко	+	+	+
Шипики:			
Отсутствуют	+	+	+
Средней длины	+	+	+
Длинные	+	+	+
Часто расположены	+	+	+
Редко расположены	+	+	+
Днища:			
Горизонтальные	+	+	+
Вогнутые	+	+	+
Выпуклые	+	+	+
Часто расположены	+	+	+
Средне расположены	+	+	+
Редко расположены	+	+	+

и в пространстве, в общих чертах следуя за сменой геосистем. В классической форме это можно демонстрировать на схеме, показывающей миграцию фаций и уже продемонстрированной ранее (см. рис. 29). На схеме видно, как сообщества в тесной связи следуют вслед за миграцией геосистем, имея возрастные и латеральные переходы. Чаще всего эти сообщества отличаются друг от друга последовательным сокращением, т.е. выпадением отдельных видов, как это показано на рис. 57, где для фации мелкого моря характерно сообщество из эври- и стеногалинных видов, а для прибрежно-лагунной фации — только из эвригалинных видов. При более резких сменах условий обитания возможна и резкая смена биопарцелл.

Временные границы биопарцелл зависят от биотических и абиотических факторов. Изменение биотических факторов отмечается непосредственной сменой в развитии состава популяционных населений всех видов. Изменение абиотических факторов отмечается по разным наборам геопарцеллярных "срезов". В стратиграфической последовательности пород временные границы часто совпадают со стратиграфическими несогласиями, когда уничтожается та или иная часть биопарцеллы. Таким образом, биопарцелла зафиксирована в стратиграфической последовательности непрерывной сменой биопарцеллярных населений. Нижняя граница устанавливается по первому определенному набору популяций разных видов, а верхняя — по смене этого набора другим набором или по полному исчезновению биопарцеллы.

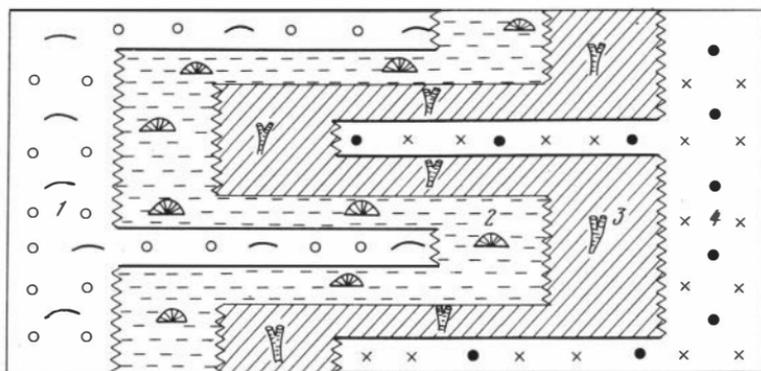


Рис. 57. Схема соотношения и миграции фациальных зон и приуроченных к ним сообществ в развитии бассейна

По способу и месту захоронения организмов в ископаемой биопарцелле весь биотический компонент может быть расчленен по принадлежности его к трем ярусам – поддонному, наддонному и водному, так же как это было отмечено и для отдельного населения биопарцеллы. Прикрепленные организмы, к которым относятся и кораллы, приурочены к определенным плоскостям напластования; здесь же захоронен и не прикрепленный к дну бентос – все эти формы имели развитие в наддонном ярусе. Организмы поддонного яруса пронизывают всю толщу пород, захороняясь внутри пластиков пород или оставляя в них следы своей жизнедеятельности. В пределах биопарцеллы, так же как и в пределах отдельных биопарцеллярных населений по рассеянию организмов, выделяются группировки, которые, естественно, здесь имеют и возрастной объем.

Парцелла на ископаемом материале выделяется в составе биопарцеллы и абиотических факторов (геопарцеллы), которые восстанавливаются на основе изучения органических остатков и пород, образующих геотемы. Грунты или иные породы, входящие в парцеллу, обычно однородны. Резкие границы между разными типами грунтов намечаются только на контактах смежных парцелл, поэтому границы ископаемых донных парцелл оконтуриваются обычно по смене литологического и фаунистического составов и совпадают с линзами слоя, банками, биогермами (образованными однородным составом пород и фауны или поливидовыми и полипородными гнездами). В парцелле помимо группировок, выделяемых на основании рассеяния бионтов, также выделяются и группировки по разностям грунтов (пород). Обычно эти группировки тесно связаны друг с другом, так как при смене или особом типе грунта изменяется и заселение его организмами.

Биоценоз, геоценоз, биогеоценоз. Выделение биоценозов, геоценозов и биогеоценозов на ископаемом материале, так же как и на современном, во многом упирается в определение их границ.

Понятие латеральных границ биоценозов, которое может быть применено и к палеонтологическому материалу, наиболее четко сформулировано в работе М.И. Киселевой (1973) по структуре донных биоценозов, где к одному биоценозу относились станции, на которых руководящий вид имел наибольший индекс плотности. За индекс плотности бралось число, полученное при извлечении квадратного корня из численности населения на 1 м^2 , умноженного на биомассу ($\text{ИП} = \sqrt{ab}$, где a – численность на 1 м^2 , b – биомасса). За центр биоценоза ею принят тот участок, где индекс плотности руководящего вида был максимальным, а за границу биоценоза – крайняя линия, на которой руководящий вид имел высокий индекс плотности по сравнению с другими видами. Эта методика позволяет с достаточной ясностью определить границы биоценоза практически однозначно. Эта точка зрения на границы биоценоза не противоречит и прежним представлениям о его пространственном объеме, подытоженным Н.В. Тимофеевым–Ресовским (Тимофеев–Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973).

Так как биоценозы состоят из многих и весьма различных видов, то естественно, что их популяционный состав очень пестрый. Некоторые популяции, входящие в биоценоз, могут иметь ареал гораздо меньше ареала биоценоза, а многие из популяций имеют ареал гораздо шире ареала биоценоза. К первой группе, как правило, относятся популяции, обладающие узкими ареалами, ограниченные одним сообществом, а ко второй – эврибионтные организмы с большим ареалом в пределах одной акватории бассейна. Разница в размерах ареалов популяций обеих групп резко сокращается, если смежные биоценозы включены в резко отличающиеся геоценозы, благодаря чему на этой границе происходит четкая смена жизни с замыканием практически всех популяций.

Из этой концепции биоценоза, принятой в работе, становится очевидным, что биоценоз обычно значительно шире биопарцеллы, которая включает в себя только определенный набор популяций, т.е. ограничена распространением малых популяций, и объединяет несколько биопарцелл под общим доминантом. В случае резких границ геоценоза объем биоценоза может совпадать с объемом биопарцеллы, т.е. в этом случае потенциально большие и малые популяции будут иметь примерно один и тот же ареал распространения.

Специфика палеонтологических работ по изучению и установлению палеобиоценозов заключается не только в неполноте геологической летописи, но также и в масштабах и объемах работ, проводимых палеонтологами. Если биологи при изучении биоценозов имеют дело только с одним географическим срезом, т.е. с поверхностью земли, то для палеонтологических работ добавляется мощная составляющая – время. Поэтому на первых стадиях изучения палеобиоценозов методика их изучения должна быть значительно проще, чтобы имеющийся огромный материал привести к какой-либо первоначальной системе.

В связи с этим при установлении значимости видов в пределах какого-либо сообщества, а значит и границ биоценоза по доминанту удобно пользоваться пятибалльной шкалой, которая определяет сразу и значимость вида в сообществе и количество экземпляров в изучаемых популяциях: 1) единичные бионты, 2) редко встречающиеся бионты, 3) часто встречающиеся бионты, 4) многочисленные бионты и 5) очень многочисленные бионты. При обозначении доминанта к цифре добавляется буква "Д". Эта шкала позволяет оценивать на палеонтологическом материале и содержание всей фауны и флоры в пределах конкретной геотемы, по которой восстанавливается биогеоценоз. Существует и ряд других упрощенных шкал для определения значимости вида в сообществе. Так, Р.Л. Мерклин (1950) различает виды: 1 - преобладающие (количество особей вида превышает 50% всех прочих), 2 - характерные (количество особей вида превышает 25% от остального состава), 3 - сопутствующие (количество особей вида превышает 10%) и 4 - случайные (менее 10% и единичные экземпляры). Как показывает трехгодичная практика наших комплексных литолого-палеонтологических работ, установление этих градаций не составляет особых трудностей, и в то же время они достаточно точно отвечают предъявляемым к ним требованиям. Затруднительные случаи возникают только тогда, когда в сообществе имеются два или более доминантов. В этих случаях возможно применение методики определения доминанта по индексу плотности, т.е. с рамочным подсчетом количества экземпляров и биомассы.

Придя к такому определению биоценоза, достаточно легко в морских древних бассейнах выделить ископаемые биоценозы. Каждый биоценоз обладает центром с наибольшим развитием вида-доминанта или наибольшим индексом плотности и границами, определенными по контуру индекса плотности этого вида-доминанта.

Учитывая, что табуляты являются бентосными прикрепленными организмами и доминируют, как правило, в прибрежно-морской рифогенной зоне, их изучение с точки зрения биоценологии становится крайне необходимым, иначе может пропасть из исследования целое биоценоотическое звено в переходной зоне моря от мелководных фаций к относительному глубоководью. Такие звенья уже описаны рядом исследователей (Иванова, Бельская, Чудинова, 1964).

В настоящее время для Среднесибирского ордовикского и силурийского бассейна выявлены определяющие биоценозы виды-доминанты из табулят, такие, как: *Cryptolichenaria miranda* Sok., *Billingaria lepida* Sok., *Rhabdotetradium nobile* Sok., *Tollina keyserlingi* (Toll), *Nyctopora nicholsoni* (Rad.), *Sibiriolites sibiricus* Sok., *Calapoecia canadensis* Billings, *Paleofavosites alveolaris* Goldf., *Multisolenia tortuosa* Fritz, *Favosites gothlandicus gothlandicus* Lam., *F.gothlandicus moyeroensis* Sok. et Tes., *Subalveolites volutus* Sok. et Tes., *S. subulosus* Sok. et Tes., *Parastriatopora tebenjkovi* (Tchern.), *Mesosolenia festiva* (Tchern.), *Sapporipora favositoides* (Tchern.), *Tiverina vermiculata* Sok. et Tes. Этот краткий выборочный список табулят-доминантов ордовика и силура только в пределах одного бас-

сейна дает представление о том, что табуляты играли значительную роль в развитии морского ордовикско-силурийского Среднесибирского бассейна и их изучение в аспекте биоценологии крайне необходимо.

Более сложными являются методы выделения биоценозов и установление их границ в случае сложной структуры биоценоза. Как было показано ранее, в структуру биоценоза входят многочисленные биопарцеллы. Их число и величина сильно варьируют. В этих случаях ареал биоценоза устанавливается по распространению основного доминирующего типа биопарцелл, входящего в биоценоз. Основные биопарцеллы занимают доминирующую часть площади биоценоза. Второстепенные биопарцеллы обычно не превышают 30–40% площади биоценоза и являются достаточно многочисленными.

Как принято большинством исследователей, ареал биогеоценоза определяется по ареалу биоценоза. Кроме биотической среды в биогеоценоз входит и абиотический компонент (геоценоз). При установлении ареала биогеоценоза по ареалу биоценоза абиотическую составляющую биогеоценоза принято обычно обозначать биотопом. Представляется, что понятие это только односторонне характеризует косную среду в пределах определенного сообщества, не выявляя системных связей между ее слагающими в рамках их непрерывного распространения. Во многих случаях косные компоненты среды являются определяющими для биогеоценоза, а биотическая составляющая в его развитии не играет существенной роли или вообще отсутствует. Поэтому кажется предпочтительным эту категорию геологических объединений обозначать термином геоценоз. Биогеоценоз в таком случае может определяться ареалом биоценоза или ареалом геоценоза, а также включать полностью какую-либо одну из этих категорий, а вторую – только частично. Естественно, что геоценозы по ископаемому материалу восстанавливаются на основе изучения геотем, сложенных породами и содержащимися в них органическими остатками.

Морские донные биогеоценозы включают поддонный и наддонный ярусы, которые устанавливаются теми же методами, что и в парцеллах. Эти ярусы биогеоценозов не что иное, как латеральные ряды ярусов парцелл. Помимо ярусов в ископаемых биогеоценозах могут быть иногда выделены и биогеоценозотические горизонты, особенно в тех биогеоценозах, где развиты кораллы с высокой кроной колонии.

С различной структурой биогеоценоза связаны некоторые биогенные геологические тела (геотемы). Так, при большом латеральном распространении биогеоценоза, достаточно однородной парцеллярной структуре, большой плотности населений и достаточно продолжительном времени его существования в непрерывной смене биогеоценозотических поселений образуются геотемы, именуемые биостромами. Если структура биогеоценоза ячеистая, а время существования отдельных парцелл, густо заселенных особенно кишечнополостными животными, незначительное, образуются геотемы типа банок или небольших биогермов. В случае той же структуры, но существовавшей

достаточно продолжительное время, образуются геотемы незначительного латерального распространения, но значительные по мощности, именуемые биостеллами. Так как с этими постройками часто связаны нефтяные залежи, естественно, вытекает важность изучения истории их формирования, а значит изучения развития морских биогеоценозов и их структур, основными компонентами которых в ордовикское и силурийское время часто были табуляты.

В результате развития донных биогеоценозов, когда доминирующая роль принадлежит геоценозам, геотемы формируются в виде слоев, представленных породой и органическими остатками. В случае однородного геоценоза слои обычно имеют монофациальный состав. При мозаичной структуре геоценоза, т.е. при наличии многочисленных геопарцелл, слои содержит и множество прослоев, линз. Таким образом, при развитии однородного геоценоза практически всегда формируется слой, как целостная геотема, в то время как развитие биоценоза может закончиться раньше, чем сформирован слой, или продолжаться при формировании уже новых слоев. Таким образом, при развитии биогеоценоза может формироваться только либо часть слоя, либо слой полностью, так как на границах слоев обычно отмечается резкая смена геоценозов.

Биокатены, геокатены, катены. Прежде чем перейти к характеристике этих категорий, необходимо рассмотреть связи между смежными биогеоценозами.

Основываясь на принятой формулировке биоценоза и его границ, становится очевидно, что вид-доминант, определяющий биоценоз, распространен и на какой-то части территории смежного биоценоза, но здесь он уже выступает в роли рядового члена и "подчинен" другому доминанту. Благодаря этому образуются зоны с совместным распространением двух или нескольких видов-доминантов. Для обозначения этих группировок, образованных доминантными видами смежных биоценозов, вводится здесь термин биостомы. Биостомы могут быть представлены как видами-антагонистами, так и видами с сильным экологическим родством. В зависимости от их сочетаний находится часто и объем биостомы. В общем могут быть намечены три идеальных взаимоотношения видов-доминантов в соседних биоценозах (рис. 58)

1. Доминанты смежных биоценозов ассоциируют в небольшой зоне (рис. 58, А). Такие биостомы характерны чаще для видов-антагонистов и резких смен геоценозов на стыках биоценозов. В этом случае смежные биостомы прерывисты.

2. Доминанты смежных биоценозов ассоциируют до половины зон биоценозов (рис. 58, Б). В этом случае биостомы смежных биоценозов граничат между собой и образуют неперекрывающийся, но и непрерывающийся ряд, т.е. образуют взаимоисключающие друг друга единицы.

3. Доминанты смежных биоценозов ассоциируют не только между собой, но и с доминантами целого ряда биоценозов. В этом случае получают сложные группировки видов, перекрывающие друг

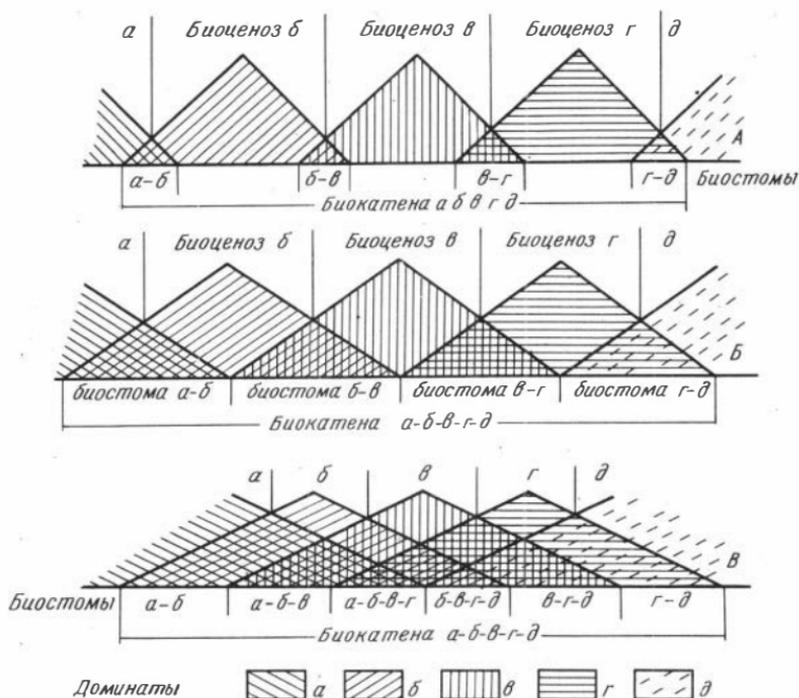


Рис. 58. Схема соотношений по латерали биоценозов и биостомов в разных биокатенах. Те же соотношения наблюдаются и во времени при нормально трансгрессивном или регрессивном ряде

А — доминанты смежных биоценозов ассоциируют в небольшой зоне. Б — доминанты смежных биоценозов ассоциируют на большой территории, но не заходят в зону с распространением доминантов других биоценозов. В — ассоциации доминантов нескольких биоценозов

друга (рис. 58, В). Такие биостомы образуются, по-видимому, в результате сочленения биоценозов, виды-доминанты которых экологически однотипны. Резких смен геоценозов в этих случаях не наблюдается.

Все сказанное относительно биостомов латерального ряда целиком относится и к нормально регрессивной и трансгрессивной сериям вертикального ряда биоценозов, так как правила сочленения биоценозов одинаково относятся как к латеральному, так и к вертикальному ряду биоценозов. Такое представление о закономерно построенном региональном осадочном цикле и распределении в нем фауны было обосновано еще Н.А. Головкинским (1869) и далее развито в трудах А.А. Иностранцева (1872), Вальтера (Walther, 1893—1894), Г.П. Леонова (1974).

Изучение биостомов очень важно для установления нормального ряда биоценозов. Даже сам факт установления биостомы между дву-

мя биоценозами свидетельствует о природном нормальном взаимодействии двух биоценозов. Наличие биостомы между двумя биоценозами позволяет обоснованно объединять биоценозы в нормальные латеральные (фациальные) ряды, так же как нормальные фациальные вертикальные ряды или нормальные биоценозические возрастные ряды, связанные с эволюцией биоценозов.

Места сочленения биоценозов, кроме характерных ассоциаций видов-доминантов, часто характеризуются и своей особой спецификой и большим разнообразием видов ввиду того, что пограничная полоса обладает преимуществом смежных сообществ, так как по своим абиотическим условиям она занимает промежуточное положение между двумя биоценозами. В экологии это пограничное сообщество, как уже указывалось, иногда называют экотонем (Tansley, 1939). Для переходной зоны растительности в стратиграфической последовательности В.А. Красилов (1970, 1972) ввел термин — страто-экотон.

При анализе какого-либо морского седиментационного бассейна можно выявить, таким образом, определенный набор биоценозов, связанных между собой биостомами. Такой же набор наблюдается и в стратиграфической последовательности при нормальных трансгрессивных и регрессивных колебаниях бассейна, когда геосистемы постепенно мигрируют, характеризуясь одними и теми же сообществами, но смещенными в латеральном ряду относительно друг друга. В случае резких миграций геосистем происходит и значительное перемещение сообществ относительно прежнего места обитания, но это не нарушает в общем устойчивый биоценозический ряд. Биоценозический ряд, развитый в бассейне и связанный биостомами как в латеральном направлении, так и в стратиграфической последовательности, именуется биокатеной. Непременным условием для биокатены является непрерывное развитие только конкретного набора биоценозов. По латерали биокатена может занимать всю площадь бассейна, если, конечно, нет в нем "чистых" геосистем, которые изолировали совокупности биоценозов друг от друга, или каких-либо резких смен биотической среды. В бассейне с неустойчивым тектоническим режимом биокатена представлена такими же, как и по латерали, вертикальными рядами биоценозов, которые мигрируют вслед за фациями без эволюционной смены (рис. 59). В случае частичной или полной эволюционной сукцессий биоценозов (рис. 60) происходит перестройка биокатены, т.е. возникает новая биокатена.

Структура биокатены может быть очень различной. Она в общих чертах подчиняется правилам структуры биоценозов.

В биокатенах в идеале тоже могут быть выделены типы горизонтального расчленения, представленные определенными сочетаниями биоценозов, а именно: радиальная, полосатая, ячеистая, островная и смешанная морфоструктуры.

На рис. 61 показана модель радиального типа морфоструктуры биокатены, представленной определенным набором биопарцелл и биоценозов, связанных между собой биостомами и располагающихся ра-

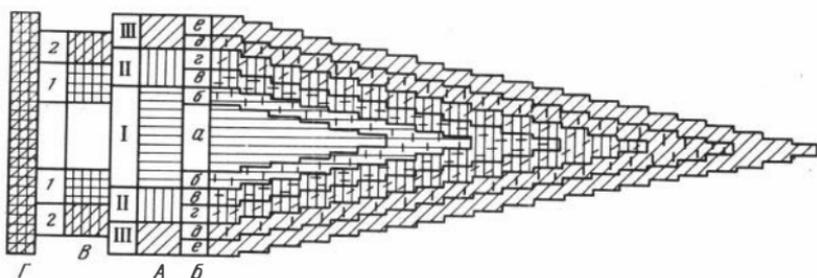


Рис. 59. Схема соотношения во времени и пространстве: биоценозов (А), биопарцелл (Б), биостомов (В) в модельной клинальной биокатене (Г). Сплошными линиями отмечены виды-доминанты, штрихами - виды, входящие в биоценоз в качестве обычных членов

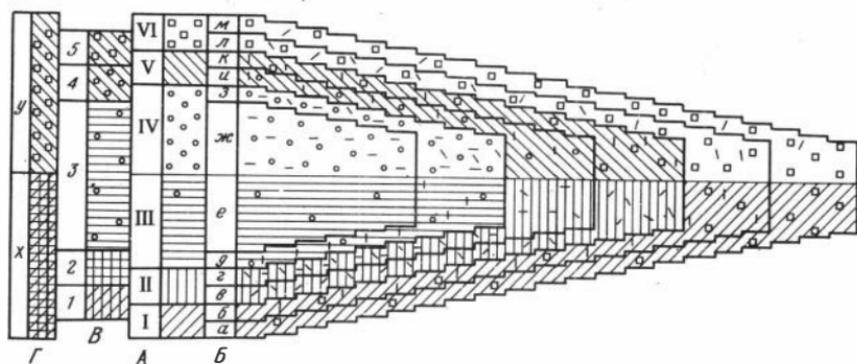


Рис. 60. Соотношение во времени и пространстве: биоценозов (А), биопарцелл (Б), биостомов (В), биокатен (Г) в модельном клинальном биогеоме при эволюционной смене биоценозов во времени в пределах одного биогеома вне зависимости от миграций. Сплошные линии, часто расположенные круги и квадраты - доминантные виды

диально от одной биопарцеллы. На рисунке видно, как биопарцеллы, имеющие общий доминирующий вид, объединяются в биоценозы, биоценозы же, скрепленные ассоциацией доминантов смежных биоценозов (биостомами), составляют биокатену.

На рис. 62 показана модель островного типа морфоструктуры биокатены, представленной разными биоценозами в пределах распространения одного, широко развитого по всей площади биоценоза. Биостомы, развитые на границе биоценозов, дают возможность для установления нормального ряда биоценозов, объединяя тем самым биоценозы в одну биокатену.

Из сказанного ясно, что биокатена приобретает большое значение как основная объемная единица всего бассейна или какой-либо сильно изолированной его части. Изоляция латерального ряда биоценозов может зависеть от разных причин - от резкой климатической зональ-

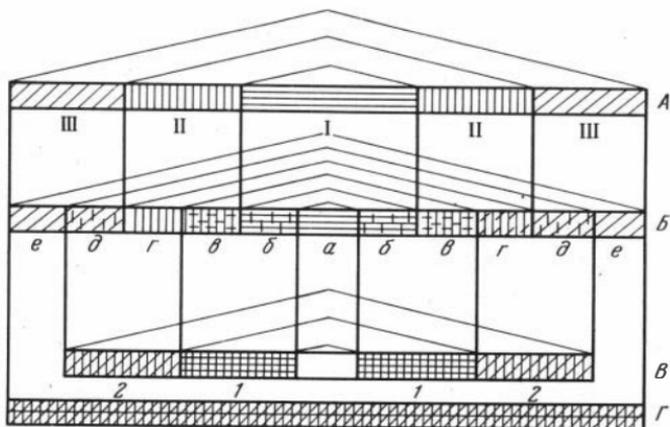


Рис. 61. Схема соотношения по латерали: биоценозов (А), био-
парцелл (Б), биостомов (В) в радиальной модельной биокатене (Г).
Сплошными линиями отмечены виды-доминанты, прерывистыми - виды,
входящие в биоценоз в качестве обычных компонентов

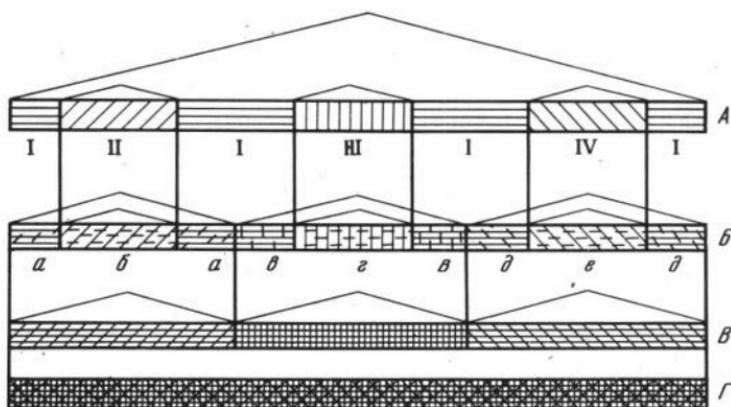


Рис. 62. Схема соотношения по латерали: биоценозов (А), био-
парцелл (Б), биостомов (В) в островной модельной биокатене (Г).

Сплошными линиями обозначены виды-доминанты, прерывистыми -
виды, входящие в биоценоз в качестве обычных компонентов

ности, от резкой смены геоценозов, а также ограничения определенной группы биоценозов геоценозами, в которых практически отсутствует биотический компонент.

Восстановление биоценозов и биокатен в стратиграфической последовательности обычно не вызывает больших трудностей, которые возникают при восстановлении латерального ряда биоценозов в связи со слабой обнаженностью латерального ряда геотем, особенно в платформенных областях. Графически распространение биоценозов в

стратиграфической последовательности удобно показывать рядом с литологической колонкой в специальной графе, где указывается вид-доминант, определяющий тот или иной биоценоз. Хорошим примером вертикального ряда биоценозов, в котором доминируют табуляты, является разрез верхней части хаастырской свиты мойеронского стратиграфического района, расположенного на южном склоне Анабарской антеклизы севера Сибирской платформы (рис. 63, вкл.). Эта биокатена представлена почти полностью коралловыми биоценозами, которые сменяют брахиоподовую биокатену, развивающуюся в раннехаастырское время. Позднехаастырская коралловая биокатена замыкает лландоверийский биом Среднесибирского бассейна. Климатическое развитие коралловой биокатены позднехаастырского времени отмечается постепенной сменой ее лагунной геокатеной раннеагидийского времени, распространенной практически по всему Среднесибирскому бассейну (Тесаков, Предтеченский и др., 1978).

Катена помимо биотического компонента включает и абиотические компоненты среды (геокатену), которые были охарактеризованы при характеристике биогеоценоза. Ареал или экотоп катены определяется областью распространения биокатены или ареалом геокатены. Табуляты ордовика и силура входили в определенные звенья катены, связанные с зоной литорали, sublиторали и мелководного моря, а также с рифовыми комплексами, являясь в них одним из основных компонентов. При развитии катен формируются уже более крупные геотемы, чем при развитии биогеоценозов, как например рифы или свиты (формации).

Биом, геом, биогеом. Биом бассейна представляет собой сбалансированную совокупность органического мира в пределах единого бассейна. Он включает латеральные и временные ряды биогеоценозов (иногда прерванные геоценозами), не связанные с эволюционной сменой биоценозов. В случае эволюционной смены биоценозов с полной (см. рис. 60) или частичной заменой доминантов образуется новый набор биоценозов со своим латеральным и вертикальным рядами, а значит и другой биом. Совокупность смежных биокатен, ограниченных по латерали рамками седиментационного бассейна, а по вертикали – геокатенами без развития в них организмов или климатским замыканием вертикального ряда биокатен, и составляет весь биом бассейна. Таким образом, биом формируется в бассейне при нормальной сукцессионной смене биоценозов без латеральных их сдвигов либо с латеральными сдвигами целых звеньев (биокатен), но без смены биоценологических наборов. При нарушении общего баланса в развитии бассейна обычно происходит и замыкание биома, связанное с периодическим климатским развитием органического мира в пределах бассейнов.

В силурийском периоде на территории Сибирской платформы в настоящее время установлены два биома. Первый связан с концом раннего лландовери и с ранним венлоком. Второй – с поздним венлоком и началом раннего девона. Лландоверийский биом-морской, венлокско-пржидольский является лагунноморским. Зарождение обо-

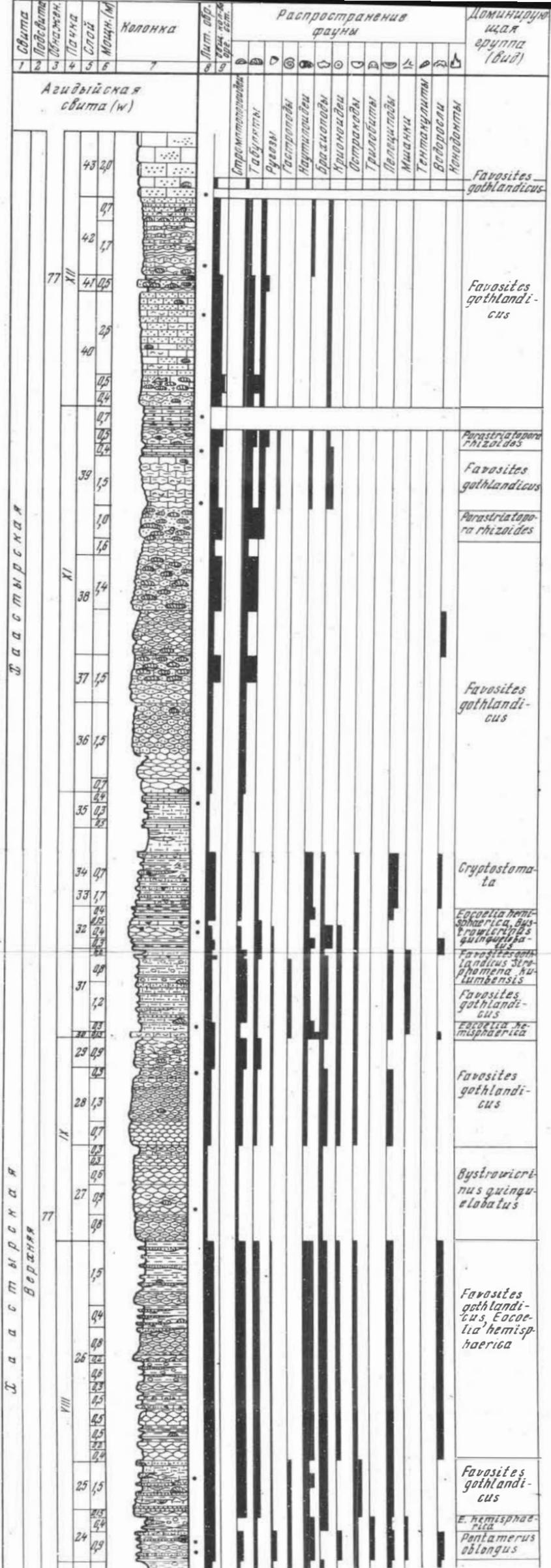


Рис 63. Распространение в разрезе верхней хаастырской под-
 свиты верхнего лландовери мойеронского стратиграфического
 района Сибирской платформы доминирующих видов, являющихся
 эдификаторами биоценозов, входящих в коралловую биокатену

Система Ярус Подъярус	Зона	Горизонт	Уровни появления зональных видов табулят	Развитие биоом
	Нижний девон	Мукдекенский	<i>Tiverina vermiculata</i>	
Силурийская	Пржевальский	Холмоганский	<i>transgrediens</i>	
			<i>ultimus</i>	
	Лудлов	Тукальский	<i>formosus</i>	
			<i>leintwardinensis</i>	
			<i>tumescens</i>	
	Венлок	Хакомский	<i>scanicus</i>	
			<i>nilssoni</i>	
		Агидьинский	<i>vulgaris</i>	
			<i>lundgreni</i>	
			<i>eltesae</i>	
Нижний Сред. Вергний	Агидьинский	<i>linnarsoni</i>		
		<i>rigidus</i>		
		<i>riccartonensis</i>		
Линдлаверри	Хаастырский	<i>murchisoni</i>		
		<i>centrifugus</i>		
		<i>crenulata</i>		
	Сред. Вергний	Мойероканский	<i>griestonensis</i>	
			<i>crispus</i>	
Нижний Сред. Вергний	Отложения отсутствуют	<i>turriculatus</i>		
		<i>sedgwicki</i>		
		<i>convolutus</i>		
Ордовик	Кетский	<i>gregarius</i>		
		<i>cyphus</i>		
			<i>vesiculosus</i>	
			<i>acuminatus</i>	
			<i>persculptus</i>	
			<i>anceps</i>	
			<i>Paleofavosites alveolaris</i>	

Рис. 64. Развитие биоомов в Среднесибирском бассейне в силурийский период и уровни появления зональных табулят

их биоом достаточнo резкое, связанное с резкими трансгрессиями. Замыкание же биоомов достаточнo постепенное. Оно характеризуется постепенным выпадением практически всех групп органического мира (рис. 64).

Совокупность биома бассейна, связанного общностью условий среды бассейна (геоом), как уже отмечалось, по-видимому, может именоваться биогеоомом.

Все рассмотренные биологические, геологические и биогеологические объединения при своем выделении требуют трудоемких комплексных литолого-палеонтологических работ. В то же время установление этих объединений не всегда возможно по многим причинам, включая и факторы, не имеющие отношения к методике выделения биогеологических подразделений. Иногда сочетания биоценозов, геоценозов и биогеоценозов и сами их рамки бывают настолько мозаич-

ны и расплывчаты, что невозможно судить по палеонтологическому материалу ни об одной из названных категорий. Поэтому часто применимый термин-комплекс (фауны, флоры зооценоза, фитоценоза) какого-либо стратиграфического подразделения остается удачным в тех случаях, когда ранг биологического подразделения точно не выявлен.

IV. 2. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ТАБУЛЯТ КАК КОМПОНЕНТА БИОЛОГИЧЕСКИХ И БИОГЕОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕДИНЕНИЙ

Выделение биологических и биогеологических объединений вообще, а также сообществ и экосистем, в которые входят табуляты, имеет большое значение как для понимания развития той или иной группы в целом, так и для целей стратиграфии.

В настоящее время сообщества табулят как биологические целостные единицы практически не исследуются, так как почти всё прежнее изучение строилось в основном на комплексах, не предусматривающих биологических и экологических связей между отдельными видами. В то же время рассмотрение сообществ позволяет правильно понять развитие группы в бассейне и наметить биогеографические участки, площади, районы, округа и провинции, на основе чего могут быть созданы обоснованные биостратиграфические схемы.

Изучение табулятовых сообществ иногда неопределимо для определения узкого возрастного уровня. Очень часто в природе встречаются стратиграфические рубежи, в которых распространены только виды с широким временным диапазоном. Однако, зная сочетания определенных видов, т.е. определенные сообщества, распространенные в узких временных интервалах, можно достаточно четко определять и узкий стратиграфический уровень. Таким примером по табулятам является сообщество *Paleofavosites alveolaris* Goldf., *Calapoecia canadensis* Bill., *Cyrtophyllum densum* Lindstr., определяющее небольшой стратиграфический диапазон в пределах самых верхов верхнего ордовика Сибирской платформы. Особенно важно изучение сообществ с точки зрения определения их границ, т.е. установления их ареалов распространения. Наиболее важные стратиграфические единицы, как сейчас принято (Соколов, 1974), устанавливаются по появлению одного какого-либо широко географически распространенного вида. Однако его истинное появление само может быть подтверждено только благодаря наличию какого-либо сообщества организмов, характерного для времени появления того или иного вида.

Все сообщества приурочены к определенным физико-географическим обстановкам, поэтому стратиграфические зоны, установленные по ним, так же как и по отдельным видам, являются прерывистыми в пространстве. Возрастные же границы биозон, как верхняя, так и нижняя, установленные по сообществам в разных районах, могут считаться изохронными только в том случае, если доказана естест-

венная смена сообществ с их климаксным замыканием, происходившая в неизменных физико-географических условиях. Учитывая трудности таких сопоставлений, принимается во внимание, что сообщества играют в стратиграфии очень важную, но в основном только региональную роль. Они дают полную картину развития органического мира во времени лишь для тех районов земной коры, где сообщества, сменяя друг друга, имеют непосредственные возрастные и латеральные контакты.

Изучение закономерностей распределения сообществ и экосистем в бассейне позволяет выделять латеральные ряды этих биологических объединений, которые являются, без сомнения, одновозрастными. Эти ряды представлены определенным набором биопарцелл и биоценозов, закономерно связанных между собой биостомами. В общем они отвечают биокатенам.

Благодаря установлению ассоциативных связей между сообществами возможна корреляция разнофациальных отложений в пределах бассейна по совершенно разным биоценозам и закономерностям их смен. Это положение, как представляется, является очень важным, так как оно входит в основу корреляции разнофациальных разрезов (Меннер, 1962). Естественно, что установление биокатен возможно только при площадном изучении бассейна. Однако для восстановления отдельных рядов сообществ очень интересный материал дают разрезы, сочленения разных геотем и, естественно, разных биопарцелл. В этих разрезах запечатлен латеральный сдвиг геотем (см. рис. 98) в стратиграфической последовательности пород. Прекрасным примером для такого анализа является разрез лландоверийских отложений, вскрытый р. Горбиячин, где выше мощной толщи нормальноморских осадков открытого моря, содержащих граптолиты, хиолиты и пеллециподы, в разрезе наблюдается частое чередование трех геотем (рис. 65) открытого моря, прибрежной зоны и переходного типа. Фация открытого моря, представленная аргиллитами, содержит, как уже было сказано, только характерных для нее граптолитов, хиолитов и пеллеципод. Фация прибрежной зоны включает лишь характерных для нее строматопороидей, мшанок и из табулят *Halysites catenularius* и *Multisolenia tortuosa*. В фации переходного типа имеются виды, обычно свойственные либо фации открытого моря, либо прибрежной фации — брахиоподы, ружозы, наутилоидеи, трилобиты, криноидеи, тентакулиты, гастроподы. На рис. 65 дана предполагаемая схема миграции конкретных фаций и биоценозов в лландоверийское время в Игарском районе. Фация открытого моря, имеющая широкое распространение на севере, полностью выклинивается в Норильском районе. К югу она постепенно замещается фацией мелководья и прибрежной зоны. На рисунке видно также, как благодаря анализу смены биоценозов можно установить величину трансгрессии или регрессии. В данном конкретном случае

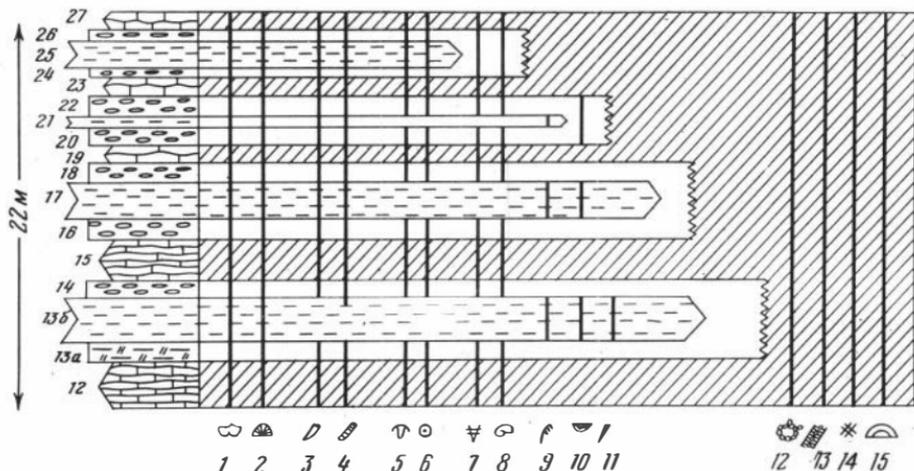


Рис. 65. Биокатена, представленная сообществами фауны открытого моря: граптолиты, хиолиты, тонкостенные пелециподы, брахиоподы, *Favosites gothlandicus*; прибрежной зоны: строматопороидеи, мшанки, *Halysites catenularius*, *Multisolenia tortuosa*, ругозы, наутилоидеи, трилобиты, криноидеи, тентакулиты, гастроподы, остракоды, брахиоподы, *Favosites gothlandicus*; переходной зоны: тентакулиты, гастроподы, ругозы, трилобиты, криноидеи, наутилоидеи, брахиоподы, *Favosites gothlandicus*. Видны общая регрессия и постепенное замещение по площади фауны открытого моря фауной мелководья

1 - брахиоподы, 2 - *Favosites gothlandicus*, 3 - ругозы, 4 - наутилоидеи, 5 - трилобиты, 6 - криноидеи, 7 - тентакулиты, 8 - гастроподы, 9 - граптолиты, 10 - пелециподы, 11 - хиолиты, 12 - *Halysites catenularius*, 13 - *Multisolenia tortuosa*, 14 - мшанки, 15 - строматопораты; p, Горбичин, низы верхнего лландовери

во времени наблюдается общая регрессия моря в северном направлении. В верхах показанного разреза уже нет ни граптолитов, ни хиолитов и тонкоскелетных пелеципод.

Поскольку каждый бассейн имеет полифациальную структуру и включает множество биопарцелл и биоценозов, ограниченно развитых по латерали бассейна, создание единой биостратиграфической схемы для стратиграфического региона невозможно без изучения биологических, геологических и биогеологических объединений и их связей.

Биостратиграфические схемы, созданные в результате изучения биопарцелл, биоценозов, биокатен и биомов, существенно будут отличаться от схем, основанных на анализе видовых подразделений, так как здесь будут учтены генетические связи в развитии органического мира. Принципиально отличается и биогеографическое районирование, созданное на основе биологических сообществ от биогеографического районирования, проведенного на основе анализа разрозненных групп фауны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показывает, что табуляты являются группой фауны, которая может быть полностью подвергнута изучению с позиций биологического вида с использованием популяционного анализа. Поэтому к табулятам применимы методы изучения, принятые биологией, палеонтологией, экологией, биометрией и даже генетикой, а также многими смежными науками, занимающимися изучением организмов, их сообществ и экосистем.

Установление иерархической схемы подразделений вида табулят позволило изучать вид и его изменчивость поэтапно, рассматривая на каждом уровне интеграции становление и развитие вида, его характерные и присущие только ему особенности. Предлагаемая иерархия – колония, популяционное поколение и население, популяция, популярий, подвид – как видовые подразделения табулят, на наш взгляд, полностью отражает структуру биологического вида. Она позволяет рассматривать вид табулят как сложно развивающуюся систему и выявлять на каждом уровне организации свои характерные черты и особенности.

Благодаря рассмотрению отдельных колоний показана генотипическая, модификационная и возрастная изменчивость. В тех случаях, когда в пределах одной колонии имеются в разных ее частях разные градиенты количественных признаков, установлены широкие их вариации для вида в целом. Кроме того, наличие таких сочетаний дало возможность устанавливать достоверные коррелятивные связи между отдельными признаками. При изучении колоний в стратиграфической последовательности уточнены методы определения времени седиментационных пауз в осадконакоплении и относительной скорости осадконакопления.

Изучение изменчивости на примере одной колонии показало, что колонии имеют разную изменчивость даже в пределах одной популяции. Поэтому, прежде чем переходить к исследованию изменчивости более крупных категорий, необходимо установить изменчивость в рамках одной колонии.

Самым достоверным палеонтологическим материалом для изучения изменчивости популяции и вида являются популяционные поколение и население, т.е. жизненная группа особей в пределах популяции. При рассмотрении поколений в пределах одного населения, а вслед за этим и в последующих населенных, сменяющихся в стратиграфической последовательности пород, установлены флуктуации числен-

ности и пульсирующая изменчивость признаков, т.е. волны жизни. Показана прямая зависимость величины вариации признаков от количества особей в населении: чем больше численность населения, тем больше и его изменчивость. Географические ареалы распространения поколений и населений устанавливаются только благодаря непосредственному прослеживанию колоний этих подразделений на одной плоскости напластования, которая фиксирует положение морского дна на определенный момент времени.

Изучение поколений и населений и их смены в стратиграфической последовательности позволило установить некоторые микроэволюционные преобразования табулят, протекающие на уровне развития популяции. В результате детального исследования удалось зафиксировать момент появления и дальнейшего развития мутантных форм. Показано, что присутствие у табулят мутантных форм является достаточно распространенным явлением. Однако благодаря большой пластичности, численности и большой продолжительности существования популяций мутанты часто нивелируются с исходными формами. В процессе развития популяций иногда наблюдается отбор по мутантным формам, в результате чего прослеживается развитие популяции в смене поколений и населений, т.е. ее эволюция. При изоляции мутанты образуют самостоятельные таксоны.

Основной биологической и эволюционной единицей табулят является популяция. Географические рамки популяции определяются непосредственным прослеживанием и установлением той или иной степени наличия давления изоляции, сводящегося к биогенным и абиогенным факторам. Нижней хронологической границей популяции считается момент поселения основателей популяции, верхней хронологической границей — момент полного вымирания населения на всем географическом ареале.

При изучении миграции популяций табулят и фаций установлены истинные, часто причудливые контуры некоторых популяций и их полный объем в смене популяционных населений. Чем полнее изучается популяция географически и во времени, тем больше собирается достоверной информации для изучения изменчивости вида и его исторического развития.

Установлена зависимость изменчивости в популяциях табулят от основателей популяции, от ее численности и от физико-географических условий, в которых обитает популяция, а также от времени существования и площади обитания. Если основатели популяции многочисленные и несут большой запас наследственной изменчивости, то и изменчивость в популяции широкая. Единичные основатели, содержащие небольшой запас наследственной изменчивости, дают популяцию с узкой изменчивостью. Чем больше численность популяции, тем шире фенотипическая изменчивость. Чем шире диапазон физико-географических условий, в которых обитает популяция, тем шире ее изменчивость. Чем дольше существует популяция при определенных физико-географических условиях и чем больше площадь ее распространения, тем шире ее изменчивость.

Популяции табулят имеют разные пределы изменчивости признаков. Смежные популяции, объединенные постепенной сменой физико-географических условий в одном бассейне, имеют клинальную изменчивость признаков. Популяции, существующие изолированно в разных условиях среды, имеют в пределах вида волновую изменчивость. Благодаря установлению клинальной или волновой изменчивости популяции объединяются в популярии, и для них могут быть построены фенографические карты. Пример такой карты дается в работе. Изолированные популяции, существовавшие в резко различных физико-географических условиях, обычно имеют разные вариации признаков, вплоть до полной их дискретности. В больших популяциях изменчивость отдельных признаков иногда достигает видовой и в рамки изменчивости этих признаков укладывается вся изменчивость малых популяций, поэтому они относятся к одному виду.

В пределах видов табулят прослежена широкая экологическая изменчивость. В большинстве случаев она проявляется в изменении формы колоний, их сложения, дифференциации кораллитов и количественных признаков.

У многих видов установлена прямая зависимость величины соединительных образований от диаметра кораллитов, а также формы колонии и дифференциации кораллитов от способа бесполого размножения, который, в свою очередь, определяется условиями обитания колонии и генетическими признаками.

Выявлена зависимость изменчивости вида от продолжительности его существования и от географического ареала распространения: чем уже географически он был распространен и чем кратковременнее существовал, тем меньше его фенотипическая изменчивость. Виды, очень продолжительно существовавшие и занимающие большой географический ареал распространения в пределах многих морей, имеют и очень широкую фенотипическую изменчивость. Таким образом, можно утверждать, что не признаки или их величины определяют вид, а вид обладает определенными признаками и их величинами. Поэтому при изучении вначале устанавливаются рамки изменчивости вида, а затем определяется его объем. Иногда количественные градиенты признаков являются диагностирующими, если у изученных видов одного рода они имеют явное несовпадение.

В результате проведенного исследования показано, что вид табулят, определенный на основе популяционного анализа, имеет совершенно другой объем и стратиграфическое значение, чем типологический вид, основанный на сходстве с голотипом. Биологический подход к виду открывает также широкие возможности для изучения на ископаемом материале изменчивости видов, их развития и эволюции.

Несмотря на значительное расширение объема некоторых изученных видов табулят при биологическом подходе, стратиграфическое значение вида не только не снижается по сравнению с типологическим видом, а наоборот, возрастает, так как узкий типологический вид обычно имеет и узкое не только стратиграфическое, но и географическое распространение, что сильно затрудняет межрегиональ-

ные корреляции. При биологическом подходе корреляция становится более обоснованной и потому, что такой вид имеет биологические и экологические закономерности развития как в пространстве, так и во времени. Благодаря этому в каждом конкретном случае можно вводить корреляционные поправки, что совершенно невозможно при типологическом подходе. При популяционном подходе к виду практически исключены серьезные ошибки при межрегиональных корреляциях. Причем такой подход дает возможность разработки зонального членения палеозойских отложений по табулятам, что практически совершенно исключено при типологическом подходе к выделению вида.

Изученные виды табулят имеют разное географическое и стратиграфическое распространение. Имеются виды как широкого, так и узкого распространения. Наибольшую ценность для межрегиональных корреляций имеют виды широкого географического распространения, но кратковременно существовавшие. Виды с широким возрастным и географическим диапазоном представляют наибольший интерес для экологических и палеогеографических исследований. Ценность их в стратиграфии определяется тем, что они появляются одновременно на больших площадях, а также тем, что у них возникают одновременно многочисленные мутанты по всей площади распространения вида.

Для полного понимания изменчивости, развития и эволюции видов табулят необходимо изучение их во взаимосвязи с другими группами организмов. Рассмотрение биологических объединений, т.е. определенных групп популяций, развитых в пределах определенных биотопов и связанных между собой той или иной биосистемой, показывает, что табуляты являются одной из основных групп организмов, входящих в биологические объединения в прибрежно-морских, особенно биогермных, зонах моря. Табуляты являются здесь часто доминантами или эдификаторами сообществ.

Для биологических объединений принята следующая иерархическая схема: бионт, биопарцеллярное население, биопарцелла, биоценоз, биокатена и биом. Изучение биопарцеллярных населений, биопарцелл и биоценозов позволяет достоверно выявить связи, взаимоотношения и гомологическое развитие между всеми видами, их составляющими. Между биоценозами могут быть установлены "связки", названные биостомами, которые включают доминантов смежных природных биоценозов. Выделение биостомов необходимо для обоснования сукцессионных переходов между конкретными биоценозами, составляющими биокатены.

Анализ разного ранга сообществ, в которые входят табуляты, позволяет понять развитие биомов целых биоценологических звеньев мелководной зоны бассейнов, а также подойти на палеонтологическом материале к групповому биогеографическому районированию, установление подразделений которого основано на ареалах сообществ (биогеографический участок определяется ареалом биопарцеллы, площадь - ареалом биоценоза, район - ареалом биокатены, округ - ареалом биома и т.д.).

Для полного понимания развития табулят необходимо изучение экосистем. Табуляты входят в следующие биогеологические объединения (экосистемы): моноцен, парцеллярное поселение, парцеллу, биогеоценоз, катену, биогеом. Анализ экосистем позволяет выявить те или иные вариации признаков табулят, связанных с условиями обитания. Абиотическую составляющую экосистем разных рангов, по-видимому, можно именовать для моноцена – моногеоцен, для парцеллы – геопарцелла, для биогеоценоза – биотоп или геоценоз, для катены – геокатена или биохора, для биогеома – геом или биоцикл.

Изучение биологических и биогеологических объединений (сообществ и экосистем) не только позволяет восстанавливать развитие бассейна и органического мира, но и имеет большое значение для стратиграфии и биогеографии.

Благодаря изучению ассоциативных связей между сообществами возможна корреляция разнофациальных отложений в пределах бассейна, а значит возможно и создание биостратиграфических схем, стратиграфические уровни которых будут обоснованы естественными биоценотическими и биогеоценотическими рядами. Биостратиграфические схемы, созданные на основе биологических и биогеологических объединений, явятся принципиально отличными от схем, основанных только на анализе видовых подразделений, так же как и биогеографическое районирование, базирующееся на биологических и биогеологических объединениях, является в корне отличным от биогеографического районирования, основанного на анализе разных групп фауны. Кроме того, анализ ископаемых сообществ и экосистем показал, что даже при их изучении в одном стратиграфическом разрезе, т.е. в определенной последовательности пород, возможно восстанавливать историю бассейна на этом участке и пути миграции фаций и сообществ.

Современный биологический подход к изучению биологических подразделений, биологических и биогеологических объединений открывает широкие возможности для изучения на палеонтологическом материале этих категорий комплексными методами. Это, без сомнения, должно благоприятно отразиться и на прикладном их значении, а именно, на установлении относительного возраста, фациальных обстановок, на биостратиграфической корреляции, на создании биостратиграфических схем и на биогеографическом районировании территорий прошлых геологических эпох.

ЛИТЕРАТУРА

- Аболин Р.И. Опыт эволюционной классификации болот. — Почвоведение, 1914, № 3-4.
- Аверьянова Т.М. Популяционные исследования в прикладной ботанике (историко-критический очерк отечественных работ первой трети XX века). Л., "Наука", 1975, 140 с.
- Александрова В.Д. Классификация растительности. М.-Л., "Наука", 1969, с. 1-176.
- Алехин В.В. География растений. М., 1938, 328 с.
- Алпатов В.В. Изменчивость и низшие таксономические категории. — Русск. зоол. журн., 1924, т. 4, вып. 1-2, с. 227-244.
- Арнольди Л.В. Зообиоценологические исследования в степях Казахстана и некоторые общие проблемы биоценологии. — Журн. общ. биологии, 1965, т. 26, № 3, с. 290-299.
- Арнольди К.В., Арнольди Л.В. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме. — Зоол. журн., 1963, т. 42, № 2, с. 161-185.
- Барская В.Ф. Некоторые новые виды силурийских фавозитид центрального Таймыра. — Бюлл. МОИП, отд. геологии, 1962, т. 37 (3), с. 41-51.
- Барская В.Ф., Бондаренко О.Б. Табуляты и гелиолитиды венлока. — В кн.: Стратиграфия и фауна палеозойских отложений хребта Тарбагатай. М., 1963, с. 122-136.
- Барская В.Ф., Шаркова Т.Т. Табуляты и гелиолитиды лудлова. — В кн.: Стратиграфия и фауна палеозойских отложений хребта Тарбагатай. М., 1963, с. 137-160.
- Бекетов А.Н. География растений: Очерк учения о распространении и распределении растительности на земной поверхности. С особым прибавлением о растительности Европейской России. СПб., 1896, V+359 с.
- Беклемишев Н.В. О некоторых видах прибрежных биоценозов Арала. — Изв. Биол. научно-исслед. ин-та при Пермском ун-те, 1923, I, вып. 9-10, с. 141-148.
- Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. — Бюлл. МОИП, нов. серия, отд. биол., 1951, т. 56, вып. 5, с. 3-30.
- Беклемишев В.Н. Пространственная и функциональная структура популяций. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1960, 65, вып. 2, с. 41-50.
- Беклемишев В.Н. Об общих принципах организации жизни. — Бюлл. МОИП, 1964, 69, вып. 2, с. 22-38.
- Беклемишев К.В. Некоторые гидрологические понятия, применимые при исследовании населения пелагиали океанов. — Труды Всес. гидробиол. об-ва, 1963, т. 13.
- Беклемишев К.В. Биотопы морских биоценозов. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М., "Наука", 1973, с. 23-37.
- Бензин В.М. К вопросу о регистрации сортов. — Труды Обл. съезда по семеноводству. 1912, вып. 2, СПб., с. 59-71.

- Берг Л.С. Предмет и задачи географии. - Изв. Русского геогр. об-ва, 1915, вып. 51, № 9, с. 463-475.
- Береговой В.Е. Проблема подвида и популяции полиморфных видов. - Журн. общ. биол., 1967, вып. 28, № 1, с. 50-63.
- Бианки В.Л. Вид и подчиненные ему таксономические формы. - Русск. зоол. журн., 1916, № 1, с. 87-297.
- Богорад В.Б., Нехлюдова А.С. Краткий словарь биологических терминов. М., Гос. учебно-педагогич. изд-во Мин-ва просвещения РСФСР, 1963.
- Буковский В.И. К критике основных проблем и понятий биоценологии. - В кн.: Вопросы экологии и биоценологии. Л., ОГИЗ, 1935, с. 74-99.
- Быков Б.А. Геоботаническая терминология. Алма-Ата, "Наука", 1967.
- Быков Б.А. Геоботанический словарь. Алма-Ата, "Наука", 1973, 214 с.
- Бяллович Ю.П. Биогеоценологические горизонты. - В кн.: Сборник работ по геоботанике, ботанической географии, систематике растений и палеогеографии. 1960, с. 43-60 (Труды МОИП, отд. биол., т. 3, секция бот.).
- Бяллович Ю.П. Систематика биогеоценозов. - В кн.: Проблемы биоценологии. М., "Наука", 1973, с. 37-47.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических видов в наследственной изменчивости. Саратовское книжное издательство, 1922 (Труды Бюро прикладн. ботаники, генетики и селекции, 14, 2). И в кн.: Классики советской генетики. Л., "Наука", 1968, с. 8-50.
- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система. - Труды Бюро прикладн. ботаники, генетики и селекции, 1931, 26, с. 109-134.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. М., "Прогресс", 1968, 551 с.
- Васильев В.Н. Популяции и их роль в жизни вида. - В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972, с. 157-167.
- Веденов М.Ф., Кремянский В.И. Проблемные связи структурных уровней биологических систем. - В кн.: Структурные уровни биосистем. М., 1967 (материалы к конференции), с. 252-262.
- Верещагин Г.Ю. К вопросу о биоценозах и станциях в водоемах. - Русск. гидробиол. журн., 1923, 2, № 3-4, с. 53-63.
- Вернадский В.И. Биосфера. Очерки первый и второй. Л., Научно-технич. изд-во, 1926, 146 с.
- Вернадский В.И. Об условиях появления жизни на Земле. - Изв. АН СССР, Седьмая сессия ОМЭН, 1931, № 5, с. 633-653.
- Вернадский В.И. Проблемы геохимии, II. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Вернадский В.И. Биохимические очерки. М., 1940.
- Визнер Ю. (Wiesner Y., 1889). Биология растений с приложением исторического очерка ботаники. СПб., изд-во А. Девриена, 1892.
- Викторов Г.А. Колебание численности насекомых как регулируемый процесс. - Журн. общ. биол., 1967, т. 26, № 1, с. 43-55.
- Викторов Г.А. Управление численностью насекомых. - Природа, 1973, № 11, с. 2-15.
- Вилли К. Биология. М., "Мир", 1964 (перевод с английского).
- Воронов А.Г. Геоботаника. М., "Высшая школа", 1973, 384 с.
- Воронцов Н.Н. Дивергенция близких видов на стыках их ареалов. - В кн.: Зоогеография суши. Ташкент, 1963, с. 202-207.
- Воронцов Н.Н. О гомологической изменчивости. - Проблемы кибернетики, 1966, 16, с. 221-229.
- Гаузе Г.Ф. Генетика и экология в учении об естественном отборе. - В кн.: Успехи сов. геол., 1937, 6, с. 186-187.
- Геккер Р.Ф. Введение в палеоэкологию. М., Госгеолтехиздат, 1957, с. 126.
- Геккер Р.Ф., Осипова А.И., Бельская Т.Н. Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии. М., Изд-во АН СССР, 1962, кн. 2, 332 с.

- Геологический словарь. М., "Недра", т. I, 1973, с. 1-487, т. II, с. 1-456.
- Гептнер В.Г. Некоторые теоретические стороны вопроса о подвиде, подви-
довых признаках и границах подвиговых ареалов на примере географичес-
кой изменчивости двух палеоарктических видов млекопитающих. - В кн.:
Сборник трудов зоол. музея МГУ, 1968, 10, с. 3-36.
- Гербильский Н.Л. Внутривидовая биологическая дифференциация и ее зна-
чение для вида в мире рыб. - Вестн. ЛГУ, 1957, сер. биол., 21, с. 82-
92.
- Гершкович И. Генетика. М., "Наука", 1968, с. 1-698.
- Гиляров М.С. Вид, популяция, биоценоз. - Зоол. журн., 1954, 33, вып. 4,
с. 769-777.
- Гимельфарб А.А., Гинзбург Л.Р., Полуэктов Р.А., Пых Ю.А., Рат-
нер В.А. Динамическая теория биологических популяций. М., "Наука",
1974, 455 с.
- Головкинский Н.А. О пермской формации в центральной части Камско-
Волжского бассейна. - Материалы для геологии России, 1869, т. I.
- Громова В.И. К вопросу о виде в палеонтологии. - Палеонтол. журн.,
1959, № 1, с. 6-14.
- Гроссгэйм А.А. Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ
Азербайджанской ССР. Баку, 1929.
- Давиташвили Л.Ш. Ценозы живых организмов и органических остатков
(опыт классификации). - Сообщ. АН ГрузССР, 1945, № 6, 7;
- Давиташвили Л.Ш. К вопросу о классификации ценозов организмов и ор-
ганических остатков. Общие вопросы эволюционной палеонтологии. I. Тби-
лиси, "Мецниереба", 1964, с. 5-18.
- Дзюбо П.С., Миронова Н.В. Подкласс Tabulata. - В кн.: Биостратигра-
фия палеозоя Саяно-Алтайской горной области, т. 1. - Труды СНИГГиМС,
1961, вып. 20, с. 374-381.
- Дзюбо П.С., Миронова Н.В. Подкласс Tabulata. - В кн.: Биостратигра-
фия палеозоя Саяно-Алтайской горной области, т. 2. - Труды СНИГГиМС,
1961, вып. 21, с. 56-72.
- Дубатовол В.Н. Табуляты и биостратиграфия нижнего девона Северо-Вос-
тока СССР. М., "Наука", 1969, с. 5-176.
- Дубатовол В.Н., Спасский Н.Я. Стратиграфический и географический
обзор девонских кораллов СССР. М., "Наука", 1964, с. 140.
- Дубинин Н.П. Эволюция популяции и радиация. М., Атомиздат, 1966, с. 1-
743.
- Дубинин Н.П. Общая генетика. М., "Наука", 1970, 488 с.
- Дубинин Н.П., Ромашов Д.Д. Генетическое строение вида и его эволю-
ция. - Биол. журн., 1932, т. I, вып. 5-6, с. 52-95.
- Дубинин Н.П., Соколов Н.Н., Тяньков Г.Г. Внутривидовая хромосом-
ная изменчивость. - Биол. журн., 1937, 6, вып. 5-6, с. 1007-1054.
- Дылис Н.В. Принципы построения классификации лесных биогеоценозов. -
В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., "Наука", 1964, с. 487-500.
- Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. - В кн.: Комаровские чте-
ния. 1969, М., "Наука", вып. 21, 55 с.
- Дылис Н.В. Структурно-функциональная организация биогеоценологических сис-
тем и ее изучение. - В кн.: Программа и методика биогеоценологичес-
ких исследований. М., "Наука", 1974, с. 14-23.
- Дылис Н.В., Уткин А.И., Успенская И.М. О горизонтальной структуре
лесных биогеоценозов. - Бюлл. МОИП, 1964, биол., т. 69, вып. 4, с. 65-72.
- Ефремов И.А. Тафономия и геологическая летопись. Кн. I. Захоронение на-
земных фаун в палеозое. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1950, 178 с. (Тру-
ды ПИН АН СССР, т. 24).

- Жижина М.С. Некоторые фавозитиды из лландоверийских и венлокских отложений Норильского района. Л., 1968 (Труды НИИГА, ученые записки, палеонтология и биостратиграфия, вып. 23), с. 81-105.
- Жижина М.С., Смирнова М.А. Фавозитиды и тамнопориды из силурийских отложений Восточного Таймыра. - В кн.: Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии, 1959 (Труды НИИГА, вып. 16), с. 62-93.
- Завадский К.М. Учение о виде. Л., 1961, 254 с.
- Завадский К.М. Основные формы организации живого и их подразделения. - В кн.: Философские проблемы современной биологии. М.-Л., "Наука", 1966, с. 29-47.
- Завадский К.М. Вид и видообразование. Л., "Наука", 1968, 404 с.
- Заморский А.Д. Прогресс и полимеризация живых систем. - В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972, с. 157-167.
- Захаров В.А. Ископаемая популяция: тафономия и вопросы систематики. Баку, изд-во Азербайдж. гос. ун-та, 1969 (Тезисы докладов первого Всесоюзного совещания по палеобиохимии и палеоэкологии), с. 43-44.
- Захаров В.А. Значение полевых эколого-палеонтологических наблюдений для исследований по систематике. - В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. Палеоэкологические проблемы. Новосибирск, "Наука", 1974 (Труды ИГиГ СО АН СССР, вып. 84), с. 8-15.
- Зернов С.А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. - Зап. АН, 1913, сер. 8, т. 22, № 1.
- Зернов С.А. Общая гидробиология. 1949, 2-е изд. М., Изд-во АН СССР, 589 с.
- Иванова Е.А., Бельская Т.Н., Чудинова И.И. Условия обитания морской фауны силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейнов. - Труды ПИН АН СССР, 1964, т. 102, с. 1-224.
- Ильинский А.П. Современные проблемы динамической биогеографии. Л., 1944 (Тезисы к научной сессии, посвящ. 125-летию Ленингр. ун-та), с. 22.
- Иностранцев А.А. Геологические наблюдения на севере России в 1869 и 1870 гг. - Труды СПб. общ. естествоиспыт., 1872, т. 3.
- Иоганзен Б.Г. О единстве биотопа и биоценоза. - В кн.: Проблемы зоологических исследований в Сибири. Горно-Алтайск. 1962, с. 103-106.
- Иоганнсен В. Элементы точного учения об изменчивости и наследственности с основами биологической вариационной статистики. М.-Л., 1933.
- Ипатов В.С. О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений. - Вестн. Ленингр. ун-та, 1966, сер. биол., № 15, вып. 3, с. 56-61.
- Исаков Ю.А. Опыт изучения распространения вида внутри ареала. - Булл. МОИП, 1952, отд. биол., 57, вып. 6, с. 14-18.
- Исаченко Т.И. Сложение растительного покрова и картографирование. - В кн.: Геоботаника и картирование. Л., "Наука", 1969, с. 20-33.
- Искюль Н.В. Кораллы с Подкаменной Тунгуски. - Труды Геол. музея им. А.П. Карпинского АН СССР, 1957, вып. 1, с. 84-102.
- Камшилов М.М. Онтогенез и эволюция. - В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972, с. 168-185.
- Капица С.П. Жизнь науки. Антология вступлений к классике естествознания. М., "Наука", 1973, 598 с.
- Кашкаров Д.Н. Основы экологии животных. М., Учпедгиз, 1938, 600 с.
- Кашкаров Д.Н. По поводу некоторых экологических терминов и понятий. - В кн.: Вопросы экологии и биоценологии. М.-Л., Гос. мед. изд-во, 1939, с. 179-184.

- Келлер Н.Б. Формы изменчивости фавозитид и их роль в процессах видообразования. – В кн.: Табуляты и гелиолитоидеи палеозоя СССР. М., "Наука", 1971 (Труды 2-го Всесоюзного симпозиума по изучению ископаемых кораллов в СССР, вып. 1), с. 92–102.
- Ким А.И. Табулятоморфные кораллы палеозоя Зеравшано-Гиссарской горной области, Ташкент, "Фан", 1966, с. 1–71.
- Ким А.И. Роды *Multisolenia* Fritz и *Mesosolenia* Mironova и их положение в системе табулят. М., "Наука", 1971 (Труды 2-го Всесоюзного симпозиума по изучению ископаемых кораллов в СССР, вып. 1), с. 127–140.
- Кирсанов А.Т. Селекция луговых злаков за границей. – Труды Обл. съезда по селекции и семеноводству, 1912, вып. 2, СПб., с. 257–274.
- Киселева К.В., Разумовский С.М., Расницын А.П. Границы растительных сообществ и динамика растительности. – Журн. общ. биол., 1969, т. 30, № 2, с. 123–181.
- Киселева М.И. Структура донных биоценозов Черного моря. – В кн.: Материалы Всесоюзного симпозиума по изученности Черного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов. Севастополь, 1973, ч. 3, с. 74–79.
- Клааманн Э.Р. Табуляты и гелиолитиды венлока Эстонии. – Труды АН ЭССР, 1961, VI, с. 69–112.
- Клааманн Э.Р. Распространение ордовикских и силурийских табулят Эстонии (с описанием некоторых новых видов). – Труды Ин-та геологии АН ЭССР, 1962, т. X, с. 149–170.
- Клааманн Э.Р. Позднеордовикские и раннесилурийские Favositida Эстонии. Таллин, Ин-т геол. АН ЭстССР, 1964, с. 3–116.
- Ковалевский О.П. Лудловские табуляты западного Прибалхашья. М., "Наука", 1965 (Труды 1-го Всесоюзного симпозиума по изучению ископаемых кораллов в СССР, вып. 1), с. 116–126.
- Кокшарская К.Б., Абаимова Г.П. О фауне Tabulata палеозойских отложений центральной части хребта Тас-Хаяхта (Якутск. АССР). Якутск, 1962 (Академия наук СССР, Сиб. отделение, Якутский филиал. Научные сообщения, вып. VII, геология), с. 11–38.
- Комаров В.Л. Флора Маньчжурии. 2. Монография рода *Caragana*. – Труды СПб. ботан. сада, 1901, 20, 599 с.
- Коржинский С.И. Северная граница черноземноморской области восточной полосы Европейской России. Т. II. Труды об-ва естествоиспытателей Казанск. ун-та, Казань, 1891.
- Коржинский С.И. Флора востока Европейской России в ее систематических и географических отношениях. – Из Известий Томск. ун-та, 1892, № 5.
- Корхов П.П. Входит ли испытание сортов на урожайность в программу деятельности селекционных станций? – Труды Первого съезда деят. по селек. с.-х. раст., семян, и распр. семян, материала. Харьков, 1911, с. 241–244.
- Красилов В.А. Палеоэкосистемы. – Изв. АН СССР, 1970, сер. геол., № 4, с. 144–150.
- Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений. Владивосток, 1972, 208 с.
- Краснов А.Н. Опыт истории развития флоры южной части восточного Тянь-Шаня. – Зап. Русск. географ. об-ва, 1888, 19.
- Криштофович А.Н. Унификация геологической терминологии и новая система региональной стратиграфии. Материалы ВСЕГЕИ. Палеонтология и стратиграфия, сб. 4, М.–Л., 1945, с. 46–76; то же в кн.: Избранные труды, т. I. Изд.-во АН СССР, М.–Л., 1959, с. 345–379.

- Криштофович А.Н. Система региональной стратиграфии. Тезисы докладов к Всесоюзному палеонтологическому-стратиграфическому совещанию. Изд-во ВСЕГЕИ, Л., 1939; то же в кн.: Избранные труды, т. I. Изд-во АН СССР, М.-Л., 1959, с. 343-344.
- Крыжановский О.Л. Объем вида и внутривидовая систематика с точки зрения зоолога. - Журн. общей биол., 1968, т. 29, № 4, с. 403-412.
- Кэйн А. Вид и его эволюция, М., ИЛ, 1958.
- Лавренко Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. - В кн.: Полевая геоботаника, М.-Л., Изд-во АН СССР, 1959, т. I, с. 13-75.
- Лавренко Е.М. Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. - Изв. АН СССР, 1964, сер. биол., № 1, с. 32-46.
- Лебединский Б.Н. К изучению ботанических разновидностей, входящих в состав местных сортов пшеницы. - Труды Бюро по прикл. ботанике, 1912, т. 5, № 9, с. 336-338.
- Левина Ф.Я. Комплектность и мозаичность растительности и классификация комплексов. - Ботан. журн., 1958, т. 43, № 12.
- Лелешус В.Л. Об одном из направлений изменчивости рода *Multisolenia* Fritz. - Изв. отд. ест. наук АН ТаджССР, 1959, вып. I (28), с. 49-55.
- Лелешус В.Л. Силурийские табуляты Памира. - Труды Ин-та геол. АН ТаджССР, 1963, т. 8, с. 153-190.
- Лелешус В.Л. Об определении степени различия между ископаемыми организмами. - ДАН ТаджССР, 1968, № 10, с. 50-53.
- Лелешус В.Л. Ревизия некоторых раннесилурийских представлений рода *Favosites* (применение электронно-вычислительных машин при выяснении вопроса о синонимии). - Палеонтол. журн., 1970, № 8, с. 34-40.
- Леонов Г.П. Основы стратиграфии. Изд-во Моск. ун-та, 1974, т. 2, 486 с.
- Лисицин П.И. Желательное направление работ по селекции красного клевера. - Труды Обл. съезда по селекц. и семен., 1912а, вып. 2, СПб., с. 39-46.
- Лисицин П.И. О массовом улучшении клеверов северной полосы России. - Труды Обл. съезда по селекц. и семен., 1912б, вып. 2, СПб., с. 47-52.
- Лухин Е.И. Дарвинизм и географические закономерности изменений организмов, М.-Л., Изд-во АН СССР, 1940, 316 с.
- Мазинг В.В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов. - Труды МОИП, 1966, т. 27, с. 117-127.
- Мезинг В.В. Что такое структура биоценоза. - В кн.: Проблемы биоценологии, М., "Наука", 1973, с. 148-157.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция, М., "Мир", 1968, с. 1-598.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики, М., "Мир", 1971, с. 1-454.
- Майр Э. Популяции, виды, эволюция, М., "Мир", 1974, с. 1-460.
- Майр Э., Липсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики, М., ИЛ, 1956, 352 с.
- Макридин В.П. Политипическая концепция вида и опыт ее применения при изучении мезозойских брахиопод. - Палеонтол. журн., 1962, № 1, с. 7-18.
- Макфедьен А. (Macfadyen, 1963). Экология животных, М., "Мир", 1965, 375 с.
- Мамаев С.А. О закономерностях колебания амплитуды внутривидовой изменчивости количественных признаков в популяциях высших растений. - Журн. общ. биол., 1968, 29, № 4, с. 413-427.

- Медведев Г.М. К характеристике наиболее распространенных разновидностей местной яровой пшеницы. - Труды Всесоюзн. съезда по генет., селек., семен. и племен. животных, 1930, т. 3, Л., с. 341-354.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры, принятый 15-м международным зоологическим конгрессом. М.-Л., "Наука", 1966, 100 с.
- Межжерин В.А. Популяция как объект теоретического освоения различными разделами биологии. - Экология, 1975, № 4, с. 5-12.
- Меннер В.В. Биостратиграфические основы сопоставления морских лагунных и континентальных свит. - Труды ГИН АН СССР, 1962, вып.65, 375 с.
- Мерклин Р.Л. Пластинчатожаберные спириалисовых глин, их среда и жизнь. - Труды ПИН АН СССР, 1950, т. 28, 96 с.
- Мерклин Р.Л. Жизненные формы и их значение для палеоэкологического анализа. - В кн.: Проблемы палеонтологии. М., "Наука", 1968, с. 18-26.
- Миллер Р.Л., Кан Дж.С. Модели ископаемых популяций. Приложение к кн.: Статистический анализ в геологических науках. М., "Мир", 1965, с.450-457.
- Миркин Б.М. Критерии доминантов и детерминантов при классификации фитосеносов. - Ботан. журн., 1968, т. 53, № 6, с. 767-778.
- Мюнтцинг А. Генетика. Общая и прикладная. М., "Мир", 1967, с. 610.
- Найдин Д.П. О границах вида на ископаемом материале. - Бюлл. МОИП, 1957, сер. геол., т. 32, № 3.
- Наливкин Д.В. Установление видов в палеонтологии. В кн.: Вопросы закономерностей и форм развития органического мира. М., "Недра", 1964, с. 29-38.
- Науменко А.И. Изменчивость некоторых признаков хализитид в связи с условиями обитания. - Бюлл. МОИП, 1969, нов. сер., т. 74, отд. геол., т. 44, вып. 4, с. 147-148.
- Наумов Н.П. Экология животных. М., "Высшая школа", 1963, 618 с.
- Наумов Н.П. Эколого-географическая дифференцировка населения промысловых видов млекопитающих Якутии. - Бюлл. МОИП, 1966, 21,6.
- Наумов Н.П. Уровни организации живой материи. - В кн.: Методические вопросы системно-структурного исследования. М., изд. философского ф-та МГУ, 1967а.
- Наумов Н.П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных. - Зоол. журн., 1967б, № 10, с. 1470-1485.
- Наумов Н.П. Развитие представлений о популяциях в экологии животных. - В кн.: Очерки по истории экологии. М., "Наука", 1970, с. 106-146.
- Наумов Н.П. Теоретические основы и принципы экологии. - В кн.: Современные проблемы экологии. М., Изд-во МГУ, 1973а, 3-20.
- Наумов Н.П. Популяционная экология. Проблемы и задачи. - В кн.: Современные проблемы экологии. М., Изд-во МГУ, 1973б, 76-83.
- Невеская Л.А. Проблемы вида в палеонтологии в свете политипической концепции. - В кн.: Итоги науки. Стратиграфия. Палеонтология. М., 1966, с. 5-35.
- Невеская Л.А. Вопросы видообразования в свете палеонтологических данных. - Палеонтол. журн., 1967, 4, с. 17-34.
- Нестеров В.Г. Кибернетика живой природы, М., Сельхозгиз, 1962.
- Никифорова О.И., Предтеченский Н.Н., Абушик А.Ф., Игнатович М.М., Модзалевская Т.Л., Бергер А.Я., Новоселова Л.М., Бурков Ю.К. Опорный разрез силура и нижнего девона Подолья. Л., "Наука", 1972, 262 с.

- Нищенко А.А. К вопросу о границах растительных ассоциаций в природе. — Ботан. журн., 1948, т. 33, № 5, с. 487-495.
- Норин Б.Н. О некоторых понятиях фитоценологии и геоботаники (в их применении к растительному покрову Крайнего севера). — Ботан. журн., 1968, т. 53, № 9, с. 1286-1299.
- Обут А.М., Соболевская Р.Ф., Меркурьева А.П. Граптолиты лландовери в керлах буровых скважин Норильского района. М., "Наука", 1968, 136 с.
- Овчинников Н.Ф. Категории структуры в науках о природе. — В кн.: Структура и формы материи. М., "Наука", 1967.
- Одум Е. Экология. М., "Просвещение", 1968, 168 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М., "Мир", 1975, 740 с.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М., "Мир", 1973, 227 с.
- Палеонтологический словарь. М., "Наука", 1965.
- Панов Е.Н. Социальное поведение и эволюция организации. — В кн.: Проблемы эволюции, т. 4, Современные проблемы эволюции. Новосибирск, "Наука", 1975, с. 24-43.
- Парамонов Е.И. Что такое вид? Сущность, распространение, определение понятия вида. — Ann. Ukrainian Acad. Arts. in the USA, 1951, 133.
- Пачерский И.К. Херсонская флора. I. Новороссийское об-во естествоисп., Херсон, 1914, LXXX-548 с.
- Покровский В. Население. Энциклопедический словарь. Издатель Ф.А. Брокгауз, И.А. Ефрон. С.-Петербург. Типо-литография И.А. Ефрона, 1897.
- Полтавцева Н.В. Новые находки табулята в отложениях нижнего венлока Казахстана (Западное Прибалхашье). — В кн.: Табулятоморфные кораллы ордовика и силура СССР. М., "Наука", 1965, с. 40-50.
- Полянский Ю.И. О внутривидовой дифференциации и структуре вида у простейших. — Вестн. ЛГУ, 1959, сер. биол., 21, 4, с. 45-64.
- Правдин Л.Ф. Внутривидовая систематика и ее значение для селекции. — В кн.: Проблемы современной ботаники. I. Л., "Наука", 1965, с. 73-76.
- Правдин Л.Ф. Классификация внутривидовых категорий (на примере изучения изменчивости некоторых лесных древесных пород). — В кн.: Сопоставление по объему вида и внутривидовой систематике. Л., "Наука", 1967, с. 48-49.
- Преображенский Б.В. Значение зональных явлений в скелете табулятоморфных кораллов. — Палеонтол. журн., 1967, № 3, с. 3-8.
- Преображенский Б.В. О колониях табулята. — В кн.: Древние кишечнополостные. т. I. Новосибирск, "Наука", 1974а, с. 87-89.
- Преображенский Б.В. О классификации и таксономической оценке скелетных элементов табулятоморфных кораллов. — В кн.: Древние кишечнополостные. т. I. Новосибирск, "Наука", 1974б, с. 90-98.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травяных растений в луговых ценозах. — Труды ботанич. ин-та АН СССР, 1950, сер. 3, вып. 6.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. М., 1938.
- Раменский Л.Г. О некоторых принципиальных положениях современной ботаники. — Ботан. журн., 1952, 37, № 2, с. 181-201.
- Раузер-Черноусова Д.М. О низших таксономических единицах в систематике формаминифер. — Вопросы микропалеонтол., 1956, № 1, с. 5-22.
- Раузер-Черноусова Д.М. К моменту возникновения нового вида в геологическом прошлом. — Палеонтол. журн., 1964, № 4, с. 3-9.

- Рафес П.М. Развитие учения о биогеоценозах. Очерки по истории экологии, 1970, с. 147-194.
- Рафес П.М. О роли и значении растительных насекомых в лесном биоценозе. - В кн.: Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М., "Наука", 1966, с. 5-74.
- Регель Р.Э. Селекция с научной точки зрения. - Труды Бюро по прикл. ботан., 1912, т. 5, № 2, с. 425-623.
- Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитологический словарь. М., "Колос", 1967, 607 с.
- Родендорф Б.Б. Вопросы палеозоологической систематики. - Палеонтол. журн., 1959, № 3, с. 15-26.
- Ротай А.П. Палеонтологический метод и проблема вида в стратиграфии. Изд-во Киевского гос. ун-та им. Т.Г. Шевченко, 1962, 45 с.
- Рулъе К.Ф. Избранные биологические произведения. М., Изд-во АН СССР, 1954, 688 с.
- Руженцев В.Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских амmonoидей. - Труды ПИН АН СССР, 1960, т. 83, 331 с.
- Рухин Л.Б. Нижнепалеозойские кораллы и строматопороидеи верхней части р.Кольмы. - Материалы по изучению геологии Кольмско-Индигирского края, 1938, сер. 2, вып. 10, с. 3-97.
- Савельев А.А. Нижнемеловые тригонииды Мангышлака и западной Туркмении. Гостехиздат, 1958, 517 с.
- Савельев А.А. Внутривидовые подразделения и некоторые вопросы видообразования. - Труды ВНИГРИ, нов. сер., 1960, вып. 154, с.11-37.
- Салганик Л.М. Англо-русский словарь генетических и цитологических терминов. Новосибирск, "Наука", 1973, 144 с.
- Сахаров М.И. Элементы лесных биоценозов. - ДАН СССР, 1950, т. 71, № 3, с. 557-560.
- Северцов Н.А. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии (1855). М., Изд-во АН СССР, 1950, с. 1-308.
- Семенов-Тянь-Шанский А. Таксономические границы вида и его подразделений. Опыт точной категоризации низших таксономических единиц. - Записки Императорской Академии наук, 1910, сер. 8, отдел. физ.-мат., т. 25, № 1, с. 1-29.
- Синская Е.Н. Новые пути в селекции. М., 1937.
- Синская Е.Н. Учение об экотипах в свете филогенеза высших растений. - Успехи современной биологии, 1938, т. 9, вып. 1, с. 1-15.
- Синская Е.Н. Современное состояние вопроса о популяциях высших растений. - В кн.: Проблема популяций у высших растений, 1961, вып. 1, с. 3-53.
- Синская Е.Н. Проблема популяций у высших растений. Л., 1963, вып. 2, с. 5-13.
- Словарь общегеографических терминов. Ред. Л.Д. Стампа. М., "Прогресс", т. I - 1975, т. II - 1976.
- Смирнов Е.С. Конструкция вида с таксономической точки зрения. - Зоол. журн., 1938, 17, с. 387-418.
- Смирнов Е.С. Схема биологических наук. - Наука и жизнь, 1968, № 2, с. 65.
- Смирнова М.А. Раннедевонские табуляты тарейского опорного разреза. - Уч. зап. Палеонтология и биостратиграфия, 1968, вып. 22, с. 56-88.
- Соколов Б.С. Географическое распространение, стратиграфическое значение и систематическое положение рода *Multisolenia* Fritz, 1937. - ДАН СССР, 1947, т. 58, № 2, с. 287-289.

- Соколов Б.С. Tabulata и Heliolitida. - В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Силурийская система, М., Изд-во геол. лит-ры, 1949, т. 2, с. 75-102.
- Соколов Б.С. Систематика и история развития палеозойских кораллов Anthozoa Tabulata. - Вопросы палеонтологии, Изд. ЛГУ, 1950, т. I, с. 103-134.
- Соколов Б.С. Силурийские кораллы запада Сибирской платформы. - Вопросы палеонтологии, 1950, т. I, с. 211-242.
- Соколов Б.С. Табуляты палеозоя Европейской части СССР, ч. 2. Силур Прибалтики (фавозитиды лландоверийского яруса). - Труды ВНИГРИ, 1951, нов. сер., вып. 52, 124 с.
- Соколов Б.С. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Введение. Общие вопросы систематики и истории развития табулят (с характеристической морфологически близких групп). - Труды ВНИГРИ, 1955, нов. сер., вып. 85, с. 3-527.
- Соколов Б.С. Табуляты. - В кн.: Основы палеонтологии. М., Изд-во АН СССР, 1962, с. 192-265.
- Соколов Б.С. О системе кораллов табулята. - В кн.: Табулятоморфные кораллы ордовика и силура СССР. М., "Наука", 1965, с. 5-9.
- Соколов Б.С. Успехи и задачи изучения древнейших кишечноплостных. - В кн.: Табуляты и гелиолитиды палеозоя СССР. М., "Наука", 1971, с. 6-11.
- Соколов Б.С. Периодичность (этапность) развития органического мира и стратиграфические границы. - Геология и геофизика, 1974а, № 1, с. 3-10.
- Соколов Б.С. Древние Cnidaria. Введение. - В кн.: Древние Cnidaria. Новосибирск, "Наука", 1974б, т. I, с. 5-7.
- Соколов Б.С., Тесаков Ю.И. Табуляты и некоторые гелиолитиды ордовика и силура Сибирской платформы. - В кн.: Табуляты палеозоя Сибири. Л., Изд-во АН СССР, 1963, с. 5-125.
- Соколов Б.С., Тесаков Ю.И. Табуляты и некоторые гелиолитиды ордовика и силура бассейна р. Тирех-Тях. - В кн.: Табуляты палеозоя Сибири. Л., Изд-во АН СССР, 1963, с. 126-148.
- Соколов Б.С., Тесаков Ю.И. Новый род табулят раннего девона Подолы. - ДАН СССР, 1968, т. 179, № 1, с. 202-205.
- Соколова М.Н., Нейман А.А. Трофические группировки донной фауны и закономерности их распределения в океане. - В кн.: Экология водных организмов. М., "Наука", 1966, с. 42-50.
- Степанов Д.Л. Некоторые вопросы палеонтологической систематики. - Вестник ЛГУ, Изд-во ЛГУ, 1952, № 10, с. 121-132.
- Степанов Д.Л. Некоторые важные вопросы палеонтологии. - Вестник ЛГУ, Изд-во ЛГУ, 1953, № 7, с. 137-151.
- Степанов Д.Л. Политипическая концепция вида в палеонтологии. - Палеонтол. журн., 1959, № 3, с. 3-14.
- Степанов Д.Л. Роль биотических факторов среды в формировании и развитии фаун. - В кн.: Палеонтологические критерии объема и ранга стратиграфических подразделений. - Труды 8-й сессии Всесоюзного палеонтологического общества, М., "Недра", 1966, с. 8-17.
- Сукачев В.Н. О растительной формации. - В кн.: Дневник 12-го съезда русских естествоиспытателей и врачей. 1910, отд. 2 м.
- Сукачев В.Н. Руководство к исследованию типов лесов. М.-Л., Госиздат, сельхоз. и колх.-кооп. лит-ры, 1931; то же в кн.: Основы лесной типологии и биогеоценологии. 1972. Избр. труды, т. I, с. 15-141.

- Сукачев В.Н. Основы лесной геоботаники. — В кн.: Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., Гослестехиздат, 1938; то же в кн.: Основы лесной типологии и биогеоценологии, 1972. Избр. труды, т. 1, с. 142-200.
- Сукачев В.Н. Идея развития в фитоценологии. — Советская ботаника, 1942, № 1-3, с. 5-17.
- Сукачев В.Н. О принципах генетической классификации в биогеоценологии. — Общая биология, 1944, т. 5, № 14, с. 213-227.
- Сукачев В.Н. Биогеоценология и фитоценология. — ДАН СССР, 1945, 47, 6, с. 447-449.
- Сукачев В.Н. Основы теории биоценологии. — В кн.: Юбилейный сборник, посвященный 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1947, ч. 2, с. 283-304.
- Сукачев В.Н. О соотношении понятий "географический ландшафт" и "биогеоценоз". — В кн.: Вопросы географии, М., Гос. изд-во геогр. лит-ры, 1949, с. 45-60.
- Сукачев В.Н. Общие принципы и программа изучения типов леса. — В кн.: Методическое указание к изучению типов леса, М., Изд-во АН СССР, 1961, с. 9-75.
- Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биоценологии. — В кн.: Основы лесной биоценологии. М., "Наука", 1964, с. 5-49.
- Сукачев В.Н. Избранные труды, т. I. 1972.
- Сукачев В.Н. Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения. — В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. М., "Наука", 1974, с. 5-13.
- Сукачев В.Н., Зон С.В. Методическое указание к изучению типов леса. М., Изд-во АН СССР, 1961, с. 9-75.
- Таланов В.В. Как должны быть организованы коллективные опыты с сортами. — Труды Областного съезда по селекции и семен., 1912, вып. 2, СПб., с. 78-88.
- Терентьев П.В. Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости. — В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, изд-во Уф АН СССР, 1965, с. 3-20.
- Терентьев П.В. В защиту вида как конечного таксона. Тезисы докладов совещания по объему вида и внутривидовой систематике. Л., "Наука", 1967, с. 21-22.
- Тесаков Ю.И. О систематическом положении рода *Desmidopora* Nicholson, 1886. — Палеонтол. журн., 1960, № 4, с. 48-53.
- Тесаков Ю.И. Цепочечные фавозитиды. — В кн.: Табулятоморфные кораллы ордовика и силура СССР. М., "Наука", 1965, с. 14-20.
- Тесаков Ю.И. Стратиграфия верхнего ордовика и силура Сибирской платформы. — В кн.: Стратиграфия палеозоя Средней Сибири. Новосибирск, "Наука", 1967, с. 53-67.
- Тесаков Ю.И. Оценка количественных признаков фавозитид на примере *Pachyfavosites kozłowskii* Sokolov. — Палеонтол. журн., 1968, № 2, с. 14-20.
- Тесаков Ю.И. Принципы выделения видовых критериев у табулят. — В кн.: Табуляты и гелиолиитоидеи палеозоя СССР. М., "Наука", 1971а, вып. 1 (Труды 2-го Всесоюзного симпозиума по изучению ископаемых кораллов СССР), с. 103-108.
- Тесаков Ю.И. Фавозитиды Подолии. М., "Наука", 1971б, с. 5-16.
- Тесаков Ю.И. Изменчивость табулят с позиций политипической концепции вида. Тезисы докладов к Международному палеонтологическому симпозиуму по кораллам. Ротапринт ИГиГ, 1971в, с. 88-89.

- Тесаков Ю.И. Изменчивость диаметра кораллитов и пор у *Favosites gothlandicus* и ее связи с условиями обитания. - В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом (поздний докембрий и палеозой Сибири). Новосибирск, "Наука", 1973а, с. 84-92.
- Тесаков Ю.И. Необычная изменчивость диаметра кораллитов в одной колонии хализитид. - В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом (поздний докембрий и палеозой Сибири). - Новосибирск, "Наука", 1973б, с. 92-93.
- Тесаков Ю.И. Об исходном материале при установлении видовых и внутривидовых таксонов табулят. - В кн.: Новое в палеонтологии Сибири и Средней Азии. Новосибирск, "Наука", 1973в, с. 67-76.
- Тесаков Ю.И. Внутривидовые подразделения табулят и их изменчивость с позиций биологической концепции вида. - В кн.: Древние Chidaria. Новосибирск, "Наука", 1974а, с. 128-131.
- Тесаков Ю.И. Эпид миграции популяций табулят во времени. - В кн.: Эпиды по биостратиграфии. М., "Наука", 1974б, с. 125-133.
- Тесаков Ю.И., Шпунт Б.Р. Стратиграфия ордовика и силура междуречья Оленека и Моркоки. - В кн.: Новые данные по биостратиграфии нижнего палеозоя Сибирской платформы. М., "Наука", 1967, с. 75-85.
- Тесаков Ю.И., Занин Ю.Н., Малич Н.С. и др. Стратиграфия ордовика Сибирской платформы. Новосибирск, "Наука", 1975, 252 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса. - Ботан. журн., 1958, т. 43, № 3, с. 317-336.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. К теории вида. - Труды Ин-та биологии Уральск. фил. АН СССР, 1965, вып. 44, с. 5-10.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М., "Наука", 1969, 408 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М., "Наука", 1973, 278 с.
- Толмачев А.И. О некоторых вопросах теории видообразования. - Ботан. журн., 1953, 38, 4, с. 530-555.
- Толмачев А.И. Основы учения об ареалах (введение в хорологию растений). Л., 1962, с. 1-100.
- Толмачев А.И. Пределы распространения вида в пространстве и во времени. - В кн.: Палеонтологические критерии объема и ранга стратиграфических подразделений. М., "Недра", 1966, с. 47-56.
- Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М., "Мир", 1975, 272 с.
- Уоддингтон К.Х. Основные биологические концепции. - В кн.: На пути к теоретической биологии, т. I. М., 1970, с. 11-38.
- Уткин А.И., Дылис Н.В. Принципы построения биогеографической классификации лесов. - Лесоведение, 1968, т. 3, с. 3-16.
- Ушаков Б.П. О классификации приспособлений животных и растений и о роли цитозологии в разработке проблемы адаптации. Сб. работ (Ин-т цитологии АН СССР), № 6, 1963, с. 5-20.
- Федотов Д.М. О проблеме вида в палеонтологии. "Палеонтологическое обозрение". М.-Л., Изд-во АН СССР, 1940, вып. 2, с. 3-9.
- Фомин Ю.М. О видовых признаках кораллов семейства Cyrtophyllidae. - Булл. МОИП, 1969, нов. сер., т. 74, отд. геол., т. 44, вып. 4, с. 150.
- Чеснова Л.В. Развитие учения о биоценозах и его практическое применение в трудах советских паразитологов. - В кн.: Очерки по истории экологии. 1970, с. 223-252.
- Чернышев Б.Б. Верхнесилурийские и девонские табуляты с р. Колымы. - Материалы по изучению Охотско-Колымского края, 1936, сер. I, вып. 4 с. 39-48.

- Чернышев Б.Б. Силурийские и девонские табуляты Монголии и Тувы. – Труды Монгольской комиссии АН СССР, 1937, № 30, вып. 6, с. 5–34.
- Чернышев Б.Б. Верхнесилурийские и девонские Tabulata Новой Земли, Северной Земли и Таймыра. – Труды Арктического ин-та, 1937, т. 91, с. 67–134.
- Чернышев Б.Б. О некоторых верхнесилурийских Tabulata с р. Летней. – Труды Арктического ин-та, 1938, т. 101, с. 147–153.
- Чернышев Б.Б. Tabulata острова Вайгач. – Труды Арктического ин-та, 1938а, т. 101, с. 109–145.
- Чернышев Б.Б. Силурийские и нижнедевонские кораллы бассейна реки Тарей (юго-западный Таймыр). – Труды Арктического ин-та, 1941, т. 158, с. 9–64.
- Чернышев Б.Б. Силурийские и девонские табуляты и гелиолитиды окраин Кузнецкого бассейна. Госгеолиздат, 1951, с. 1–160.
- Чернявский Ф.Б. Клинальная изменчивость и концепция подвида (на примере географической изменчивости некоторых видов млекопитающих северо-востока Восточной Сибири). – В кн.: Современные проблемы и методы систематики животных, Изд-во МГУ, 1972, с. 61–62.
- Четвериков С.С. Волны жизни. Дневн. зоол. отд. ИОЛЭЛЭ, М., 1915, с. 103–105.
- Чехувич В.Д. Новый род *Pseudoroemia* из семейства Syringolitidae (Tabulata). – Палеонтол. журн., 1960, № 4, с. 43–47.
- Чехович В.Д. Биостратиграфическое расчленение силура Приполярного Урала по табулятам. – В кн.: Табулятоморфные кораллы ордовика и силура СССР. М., "Наука", 1965, с. 59–86.
- Чудинова И.И. Внутривидовая изменчивость силурийских сирингопор. – В кн.: Табуляты и гелиолитоидеи палеозоя СССР. М., "Наука", 1971, с. 62–91. (Труды 2-го Всесоюзного симпозиума по изучению ископаемых кораллов СССР, вып. 1).
- Шварц С.С. Некоторые проблемы вида у наземных позвоночных. – Труды Ин-та биологии УФАН, Свердловск, 1959, 132 с.
- Шварц С.С. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции (теоретический анализ проблемы). – Зоол. журн., 1965, 44, 10, с. 1443–1453.
- Шварц С.С. Популяционная структура вида. – Зоол. журн., 1967, 46, 10, с. 1456–1468.
- Шварц С.С. Эволюционная экология животных. – Труды ин-та экологии растений и животных, Свердловск, 1969, вып. 65, с. 1–199.
- Шварц С.С. К истории основных понятий современной экологии. – В кн.: Очерки по истории экологии. М., "Наука", 1970, с. 89–105.
- Шварц С.С. и др. Функциональное единство популяции. – Общая биология, 1972, № 1.
- Шварц С.С. Экология и эволюция. М., "Знание", 1974, с. 64 (Новое в жизни, науке и технике, серия "Биология", 1).
- Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964.
- Шмальгаузен И.И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция. – Бюлл. МОИП, 1961, отд. биол., 66, № 2, с. 104–135.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М., "Наука", 1968, с. 6–409.
- Шмальгаузен И.И. Факторы прогрессивной (ароморфной) эволюции – снижения энтропии. – В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972, с. 5–24.
- Щелкунов С.И., Петленко В.П. Принцип структурности животных систем в современной биологии и патологии. – В кн.: Философские, социальные проблемы медицины. М., "Медицина", 1966.

- Эйно́р О.Л. Некоторые вопросы палеонтологической систематики, существенные для биостратиграфии. – Бюлл. МОИП, Отдел. геол., 1950, 60, вып. 6, с. 3–18.
- Яковлев Н.Н. Некоторые результаты исследований коралловых рифов Индийского океана и Красного моря. – Изв. Геол. ком., 1913, 32, № 2, с. 251–274.
- Ярошенко П.Д. Результаты изучения микрогруппировок некоторых ассоциаций на некоторых пастбищах Азербайджанской ССР. 1931.
- Ярошенко П.Д. К изучению горизонтального расчленения растительного покрова. – Ботан. журн., 1958, т. 43, № 3, с. 381–387.
- Ярошенко П.Д. Геоботаника. Основные понятия, направления, методы. М.–Л., Изд-во АН СССР, 1961.
- Allee W.L., Emerson A.E., Park O. e.a. Principles of animal ecology. Philadelphia, London, 1949.
- Bassler R.S. Parafavosites and similar tabulate corals. – J. Paleontol., 1944, v. 18, N 1, p. 42–49.
- Bertalaffy L. General system theory. N. Y., G. Braziller, 1969, p. 290.
- Billings E. On the fossil Corals of the Devonian Rocks of Canada, West Canad. – J. Industry, Sci., Arts, N.S., 1859, v. IV, p. 97–140.
- Bodenheimer F.S. Animal ecology today: Haag, 1958, 267 p.
- Bolton Th. E. Ordovician and Silurian Tabulate Corals Labyrinthites, Arcturia, Troedssonites, Multisolonia and Boreaster. – Bull. Geol. Surv. Canada, 1965, 134, p. 15–33.
- Bolton Th.E., Copeland M.J. Paleozoic formations and Solurian biostratigraphy, Lake Timiskaming Region, Ontario and Quebec. – Geol. Surv. Canada Paper, 1972, N 72-15, p. 1069–1070.
- Boucot A.J. Life and death assemblages among fossils. – Amer. J. Sci., 1953, v. 251, p. 25–40.
- Braun-Blanquet J. Plant sociology: the study of plant communities. N.Y., McGraw-Hill, Book Co., 1932.
- Braun-Blanquet J., Pavillard J. Vocabulary of plant sociology. Montpellier, 1932.
- Buehler E.J. The morphology and taxonomy of the Halysitidae. – Bull. Peab. Mus. Natur. Hist., 1955, v. 8, p. 1–79.
- Carpenter J.R. An ecological glossary, Norman, Univ. Oklahoma Press, London, Kegan Paul, 1938.
- Carpenter J.R. The biome. – Amer. Midl. and Naturalist, 1939, v. 21, p. 75–91.
- Clarke G.L. Elements of ecology. New York–London, Wiley, Chapman and Hall, 1954, 1965, p. 1–534.
- Clements F.E. Research methods in ecology. Lincoln, 1905, 199 p.
- Clements F.E. Plant succession. – Carnegie Inst. Wash. Publ., 1916, 242, p. 1–512.
- Dale M.B. Systems analysis and ecology. – Ecology, 1970, v. 51, N 1, p. 2–16.
- Dansereau P. Biogeography. N. Y., Ronald Press, 1957.
- Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. N. Y., Columbia Univ. Press, 1937, 364 p.
- Dobzhansky T. Genetics and the origin of species. N. Y., 1941, 646 p.
- Dobzhansky T. Genetics of natural populations evolutions. – Evolution, 1956, v. 10, p. 82–92.
- Du Rietz G.E. Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensociologie. Wien, 1921, S. 1–272.
- Du Rietz G.E. Der Kern der Art und Assoziationsprobleme. – Bot. notiser, 1923.
- Du Rietz G.E. Vegetationsforschung auf assoziationsanalytischer Grundlage. – In: Handbuch der biologischen Arbeitmethoden, 9, 5. Berlin – Wien, 1930.

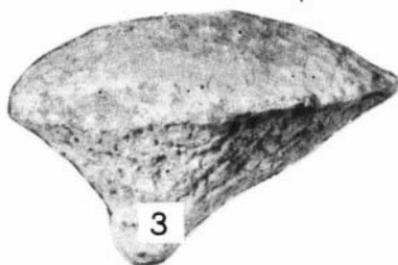
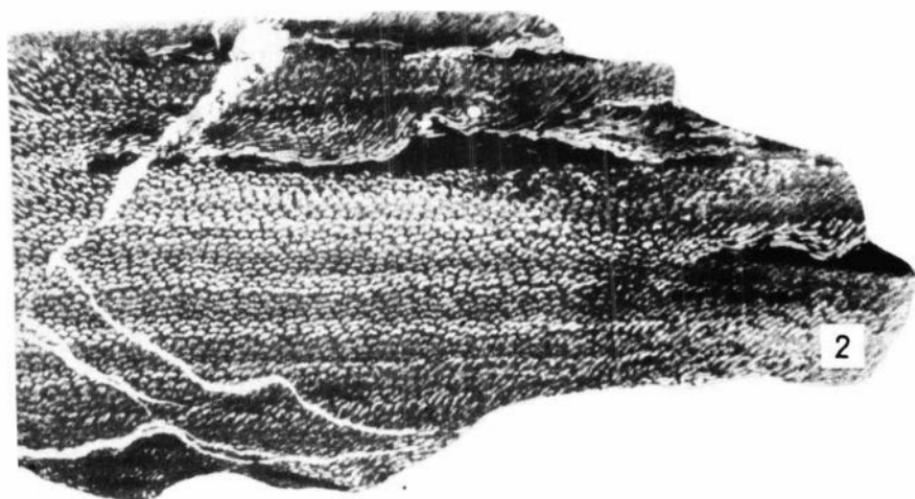
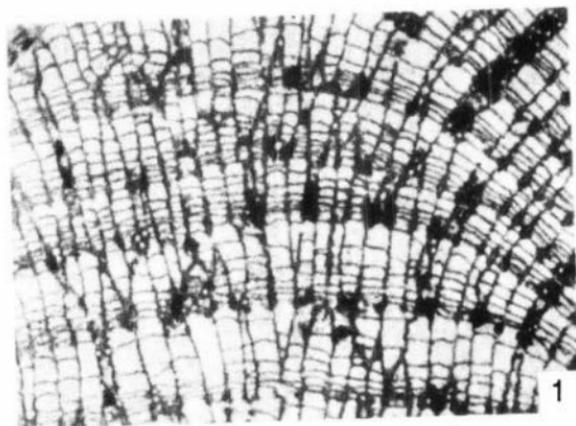
- Du Rietz G.E. The fundamental units of biological taxonomy. — *Svens bot. tidskr.*, 1930, 24, 3, p. 333–428.
- Edwards H.M., Haime J. Monographie des Polipiers fossiles des terrains paléozoïques. — *Arch. Mus. hist. natur. Paris*, 1851, v. V, 520 p.
- Ehrlich P., Holm R. The process of evolution. N.Y., London, 1963 (Русск. перев.: Процесс эволюции. Изд-во "Мир", М. 1966).
- Elton C.S. Animal ecology. London, Sidgwick and Jackson, 1927, 207 p.
- Etter H. Grundsätzliche Betrachtungen zur Beschreibung und Kennzeichnung der Biochore. — *Vegetatio*, 1954, p. 5–6.
- Evans F. Ecosystem as the basic unit of ecology. — *Science*, 1956, v. 123, N 3208, p. 1127–1128.
- Fiebleman J.K. Theory of integrative levels. — *Brit. J. Philos. Sci.*, 1954, 5, p. 59–66.
- Fitzgerald J.K. A new tabulate corals from New South Wales. — *J. Paleontol.*, 1955, v. 29, N 6, p. 1057–1059.
- Flanhault Ch., Schröter C. Phytogeographical nomenclature reports and propositions. — III Intern. Bot. Congr., Brussels, 1910, p. 131–162.
- Friederichs K. Die Grundlagen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwissenschaftlichen Zoologie. Bd I. Ökologischer Teil. Berlin, 1930.
- Friederichs K. Der Gegenstand der Ökologie. *Studium. gen.*, 1957, v. 10, S. 112–144.
- Fritz M.A. Multisolenia, a new genus of Paleozoic Corals. — *J. Paleontol.*, 1937, v. XI, N 3, p. 231–234.
- Gams H. Principientfragen der Vegetationsforschung. *Vierteljahrsh. Naturforsch.*, 1918.
- Gilmour J.S.L., Cregor J.W. Demes, a suggested new terminology. — *Nature*, 1939, v. 144, p. 333–334.
- Grinnell J. Field test of theories concerning distributional control. — *Amer. Naturalist*, 1917, v. 51, p. 115–128.
- Grinnell J. Presence and absence of animals. *Univ. Calif. Chron.*, 1928, v. 30, p. 429–450.
- Goldfuss G.A. *Petrefacta Germaniae*, v. I. Düsseldorf, 1826–1833, p. 1–252.
- Gressly A. Observations géologique sur le Jura Soleurois. — *Nouv. Mém. Soc. helv. sci. natur.*, 1838–1841, t. II–V.
- Griesebach A. Die Vegetation der Erde. Leipzig, 1874–1877.
- Günther K. Systematik und Stammesgeschichte der Tiere 1936–1953. — *Fortschr. Zool.*, 1956, v. 10, 33, p. 616–619.
- Hanson H. Dictionary of ecology. N.Y., 1962.
- Hardin G. The competitive exclusion principle. — *Science*, 1960, v. 131, p. 1291–1297.
- Hesse R. Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena, 1924, XII + 613 p.
- Hill D. Ordovician corals from Ida Bay, Queenstown and Zeehan, Tasmania. — *Repr. Papers and Proc. Boy. Soc. Tasmania*, new ser. 1955, v. 89, N 55, p. 237–254.
- Hill D., Stumm E.C. Tabulata. — In: *Treatise on invertebrate palaeontology*. Geol. Soc. America and Univ. Kansas Press, 1956, p. 444–498.
- Hinde G.J. On a new genus of favosite coral from the Niagara formation Manitoulin Island, Lake Huron. — *Geol. Mag.*, 1879, v. VI, p. 244–246.
- Hoffmeister J.E. The species problem in corals. — *Amer. J. Sci.*, 1926, v. XII, 68.
- Homeostasis and feed-back mechanisms. G.M. Hughes (Ed.). — XVIII Sympos. Soc. Exper. Biol., Cambridge Univ. Press, 1964.
- Hult R. Blekinges vegetation. — *Ebenda*, 1885, 12.
- Huxley J.S. Clines an auxiliary method in taxonomy. — *Bijdr. Dierrk.*, 1939, 27, p. 491–520.

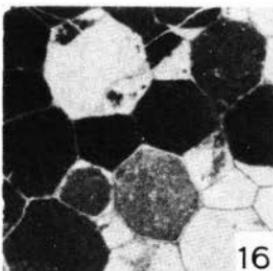
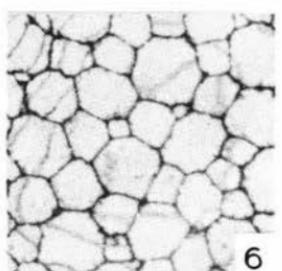
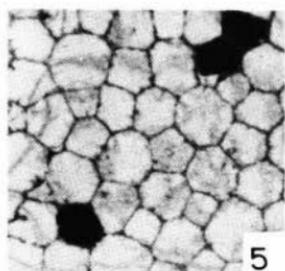
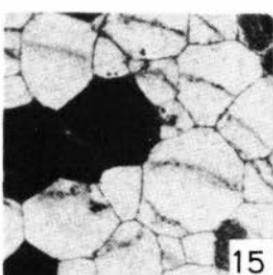
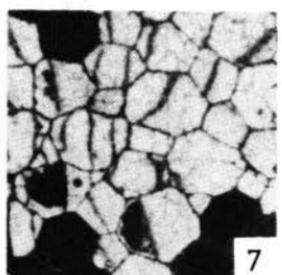
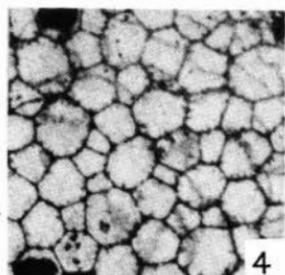
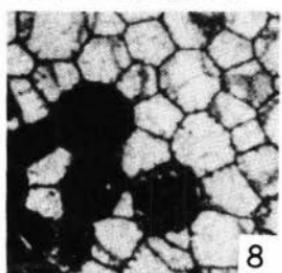
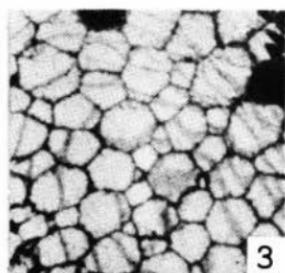
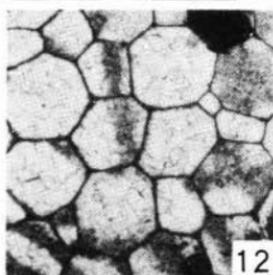
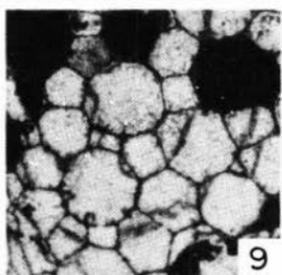
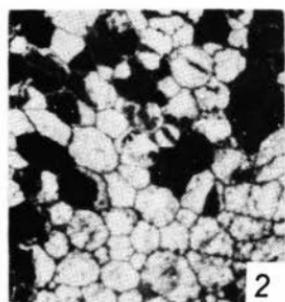
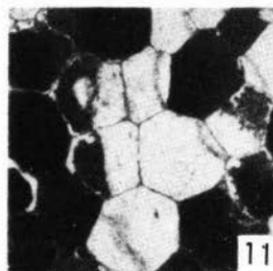
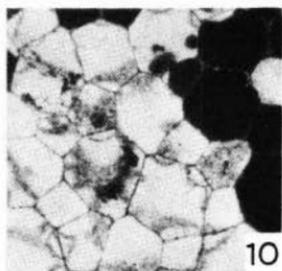
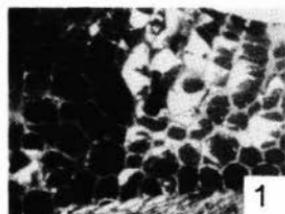
- Johannsen W. *Über Erbllichkeit in Populationen und reinen Linien*. Jena, Fischer, 1903.
- Johannsen W. *Elemente der exakten Erblchkeitslehre*. Jena, Fischer, 1909, XI + 515.
- Johnson R. H. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, 1910, 122, 104 p.
- Jones O. A. The controlling effect of environment upon the *Corallum* in *Favosites*, with a revision of some massive species on this basis. — *Amer. Mus. Natur. Hist.*, 1936, ser. 10, v. XVII, N 97, p. 1–24.
- Jones O. A. The Australian massive species of the corals genus. — *Favosites*. — *Res. Austral. Mus.*, 1937, v. XX, N 2, p. 79–102.
- Imbrie J. The species problem with fossil animals. Species problem. — *Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ.*, 1957, p. 125–153.
- Kerner von Marilann A. *Pflanzenleben der Donauländer*. Innsbruck, 1863.
- Kühnelt W. *Grundriss der Ökologie mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt*. — Jena, Fischer-Verl., 1970, p. 1–443.
- Lamarck J. *Historie naturelle des animaux sans vertebres*, v. II. Paris, 1816, p. 1–568.
- Lecoeq H. *Etudes sur la géographie botanique de l'Europe et en particulier sur la végétation du plateau central de la France*, t. 4. Paris, 1855.
- Levins R. *Evolution in changing environments*. Princeton Univ. Press, 1968.
- Lewis T., Taylor L. K. *Introduction to experimental ecology*. London – New York, 1966.
- Lorenz J. R. *Physikalische Verhältnisse und Verteilung der Organismen im Quarnerischen Golfe*. Wien, 1863.
- Macarthur R. The theory of the niche. 1968. In: Lewontin R. C. *Population biology and evolution*. Syracuse Univ. Press, 1968, p. 159–176.
- Macfadyen A. *Animal ecology: aims and methods*. 2nd ed. London, Pitman, 1963, 344 p.
- Mayr E. *Systematics and the origin of species*. N. Y., Columbiy Univ. Press, 1942, p. 1–334 (Русск. перев.: Майр Э. Систематика и происхождение видов. М., ИЛ, 1947).
- Mayr E. *Animal species and evolution*. Cambridge, 1963 (Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., Изд-во "Мир", 1968, 598 с.).
- Mensel H. *Vergleichende etreakunde*. Berlin, 1943.
- Meyen J. E. *Grundriss der Pflanzengeographie mit ausführlichen Untersuchungen über das Vaterland, den Anben und Nutzen der vorzüglichsten Kulturpflanzen welche den Wohlstand der Voker begründen*. Berlin, 1836.
- Möbius. Die Auster und die Austerwirtschaft. Berlin, 1877, S. 683–751.
- Newell N. D. Fossil populations. In: *Species concept in paleontology*. London, Syst. Assoc. Publ., 1956, N 2, p. 63–82.
- Nicholson H. A. On *Desmidopora alveolaris* Nich., a new genus and species of Silurian corals. — *Geol. Mag., N.S.*, 1886, dec. 3, v. III, p. 289–292.
- Nicholson H. A., Etheridge R. A. *Monograph of the Silurian fossils of the Girvan district in Ayrshire*, v. I, fasc. 3, 1880, p. I – IX + 1 – 135 (1878); p. VI + 237–341 (1880), Edinburgh and London.
- Okulitch V. J. Some Chazyan corals. — *Trans. Roy. Soc. Canada*, 1936, Sec. 3 (IV), v. XXX, p. 59–73.
- Odum E. P. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia, 1959, p. 546.
- Odum E. P. *Ecology*. New York – London, 1963, p. 152.
- Orbigny A. *Prodrome de paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés etc.*, v. I. Paris, 1850, 394 p.
- Ozaki K. Description of fossils. A. Corals. — In: Shimizu S., Ozaki K., Obata T. *Gotlandian deposits of North-West Korea*. — *J. Shanghai Sci. Inst.*, 1934 (2), v. I, p. 62–78.

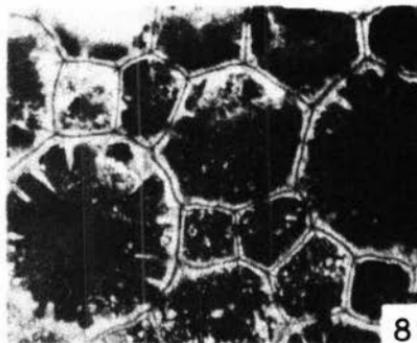
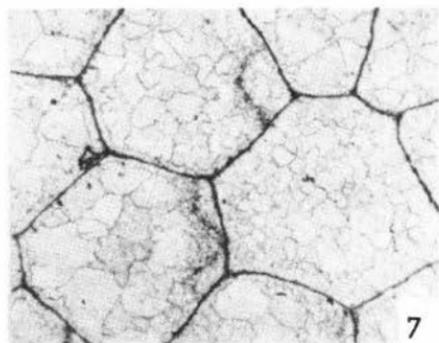
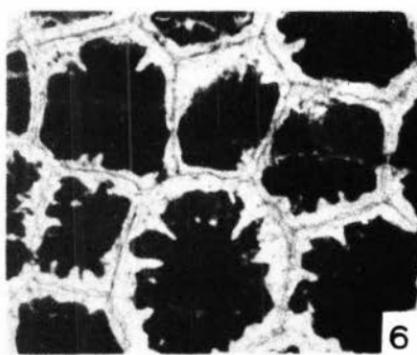
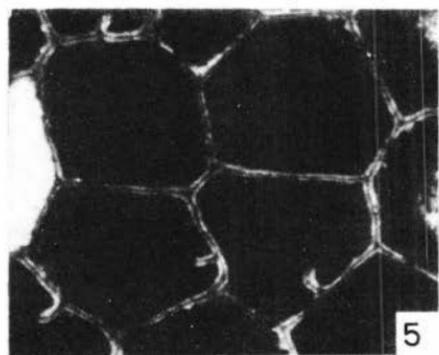
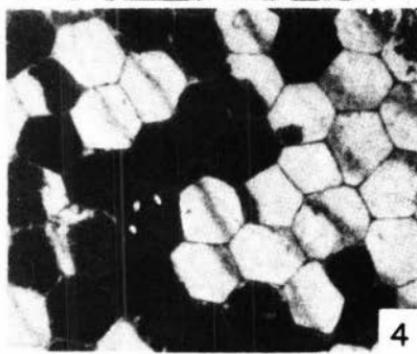
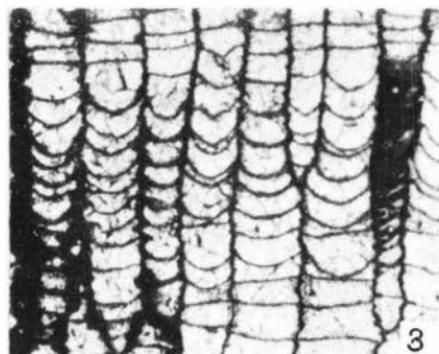
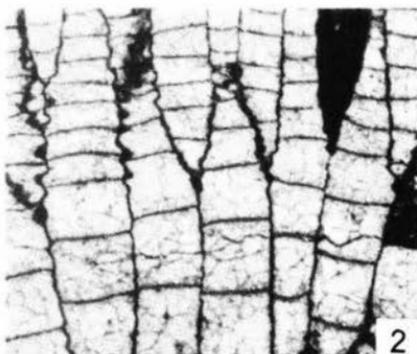
- Pearl R. The growth of populations. — *Quart. Rev. Biol.*, 1927, v. 2, p. 532–548.
- Rabotnov T.A. Konsorten als Struktureinheiten der Biogeozönose. — *Wiss. und Fortschr.*, 1975, Bd 25, N 10, S. 438–443.
- Raunkiaer C. Recherches statistiques sur les formations végétales. — *Kgl. Danske vid. selskab. Biol. medd.*, 1918, 5.
- Rensch B. Evolution above species level. London, 1959.
- Rensch B. The laws of evolution. Evolution after Darwin, v. 1. N. Y., 1960, p. 95–112.
- Rominger C. Paleontology. Fossil corals. — *Geol. Surv. Michigan*, 1876, v. III, pt 2, p. 1–161.
- Rübel E. Geobotanische Untersuchungsmethoden. Berlin, 1922.
- Schilder F.A. Einführung in die Biotaxonomie. Jena, Gustav Fischer, 1952.
- Schwerdtfeger F. Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt. Hamburg–Berlin, 1963.
- Schwerdtfeger F. Energy in animal ecology. — *Advances Ecol. Res.*, 1968, v. 1, p. 69–101.
- Shelford V.S. Laboratory and field ecology. Baltimore, 1929.
- Shrock R.R., Twengofel W.H. Phylum Coelenterata. — In: *Principles of Invertebrata Paleontology*. New York, Toronto, London, 1953, p. 98–179.
- Simpson G.G. The species concept. — *Evolution*, 1951, v. 5, p. 285–298.
- Simpson G.G. The major features of evolution. N. Y. Columbia Univ. Press, 1953.
- Simpson G.G. Principles of animal taxonomy. N. Y., Columbia Univ. Press, 1961, p. 1–247.
- Sinclair G.W. Some Ordovician halysitoid Corals. — *Trans. Roy. Soc. Canada*, ser. III, 1955, v. XLIX, p. 95–103.
- Smith R.L. Ecology and field biology. New York – London, 1966.
- Stasinska A. Tabulata from Norway, Sweden and from the erratic boulders of Poland. — *Palaeontol. polon.*, 1967, N 18, p. 5–112.
- Stearn C.W. Stratigraphy and paleontology of the Interlake group and Stonewall formation of Southern Manitoba. — *Canada Geol. Surv. Mem.*, 1956, 281, 162 p., 20 pl.
- Stern C. Principles of human genetics. 2nd ed. San Francisco–London, W.H. Freeman and Co, 1960 (Русск. перев.: Штерн К. Основы генетики человека. "Медицина", 1965).
- Steinbeck J. The log from the sea of Cortez. London and Sydney, Pan Books, 1974.
- Strusz D.L. Lower Palaeozoic corals from New South Wales. — *Palaeontology*, 1961, v. 4, pt 3, p. 334–361.
- Sylvester-Bradley P.C. The subspecies in paleontology. — *Geol. Mag.*, 1951, v. 88, p. 88–102.
- Sylvester-Bradley P.C. The species concept in paleontology, London, Syst. Assoc. Publ., 1956, N 2, p. 1–145.
- Sylvester-Bradley P.C. Description of fossil populations. — *J. Paleontol.*, 1958, v. 32, N 1, p. 214–235.
- Sutton Y.D. The value of corallite size in the specific determination of the tabulate corals favosites and paleofavosites. — *Mirician Geologist*. Nottingham, 1966, v. 1, N 3, p. 255–263.
- Tansley A.G. The British Islands and their vegetation. Cambridge, Columbia Univ. Press, 1939.
- Tansley A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. — *Ecology*, 1935, v. 16, p. 284–307.
- Thienemann A. Die Binnengewässer, Einzeldarstellungen aus der Limnologie und ihrem Nachbargebieten. Das Phytoplankton des Süßwassers, 1941, 16, 1.
- Thomas G. The species conflict-abstractions and their applicability. — In: *Species concept in paleontology*. London, Syst. Assoc. Publ., 1956, N 2.

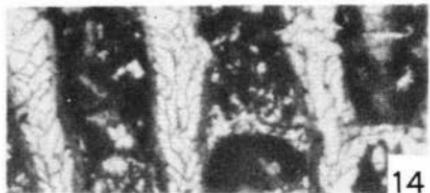
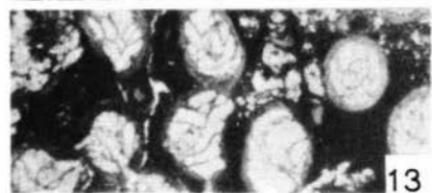
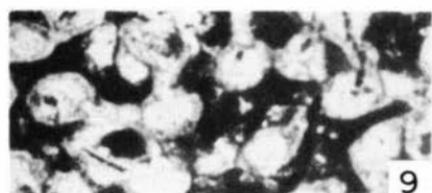
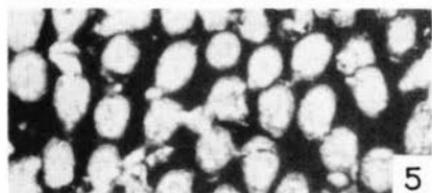
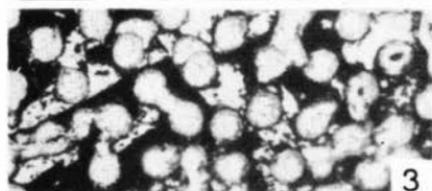
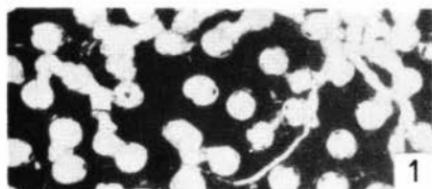
- Tischler W. Der biozönotische Konnex. — Biol. Zbl., 1951, Bd. 70.
- Tischler W. Synökologie der Landtiere. Stuttgart, 1955.
- Tripp K. Favositiden Gotlands. Palaeontographica A, 1933, Bd LXXIX, S. 75–142.
- Troll C. Die geographische Landschaft und ihre Erforschung. — Studium gen., 1950, v. 3.
- Turesson G. The species and the varieties as ecological units. — Hereditas, 1922, v. 3, N 5, p. 100–107.
- Quenstedt W. Beiträge zum Kapitel "Fossil und Sediment vor und bei der Einbettung". — Neues Jahrb. Mineral. Beil.-Bd, Abt. B, 1927, 58.
- Valentine J.W. The evolution of ecological units above the population level. — J. Paleontol., 1968, v. 42, N 2, p. 253–267.
- Valentine J.W. Patterns of taxonomic and ecological structure of the shelf benthos during Phanerozoic time. — Paleontology, 1969, v. 12, pt 4.
- Vaughan A. The paleontological sequence in the Carboniferous limestone of the Bristol area. — Quart. J., 1905, v. LXI, p. 181–307.
- Walther J. Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. Jena, 1893–1894.
- Wasmund E. Biocoenose und Thanatocoenose. Biosozologische Studien der Lebensgemeinschaften und Totengesellschaften. — Arch. Hydrobiol., 1926, Bd 17.
- Weller J.M. The species problem. — Paleontology, 1961, v. 35, N 6.
- Westoll T.S. The nature of fossil species. — In: Species concept in paleontology. London, Syst. Assoc. Publ., 1956, N 2.
- Wettstein R. Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena, 1898, S. 1–64.
- Whittaker R.H., Levin S.A., Root R.B. Niche, habitat and ecotope. — Amer. Naturalist, 1973, v. 107, N 955, p. 321–338.
- Wichmann H.E. Die Grundzüge der Autökologie des Borkenkäfers der Walarebe (Coleoptera, Ipsidae). — Mitt. München. entomol. Ges., 1964, 54, S. 1–67.
- Wright S. Evolution in Mendelian populations. — Genetics, 1931, v. 16, p. 97–159.
- Wright S. The statistical consequences of Mendelian heredity in relation to speciation. — In: The new systematics. Oxford Univ. Press, 1940, p. 161–183.
- Wright S. Isolation by distance under diverse systems of mating. — Genetics, 1943, v. 28, p. 114–138.
- Wood-Jones F. Corals and atolls. London, 1910, p. 1–392.
- Yü Chang-ming. Note on the Multisolenia corals from Xinjiang, Gansu and Sichuan. — Acta paleontol. sinica, 1962, v. 10, N 3, p. 343–360.
- Yü Chang-ming (Юй-Чан-мин). Среднесилурийские кораллы из Северных Гелианшан (гор. Чилиншана). (Книга издана на китайском языке), 1962, с. 13–110.

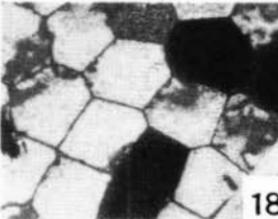
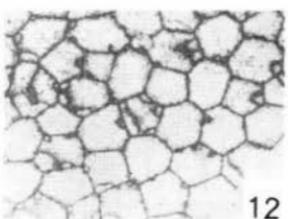
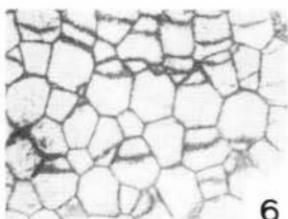
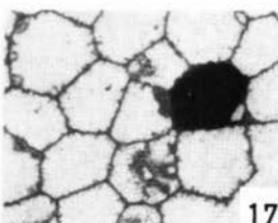
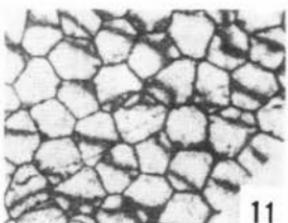
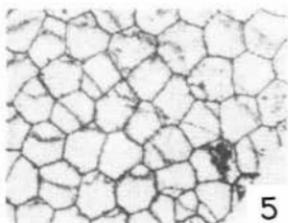
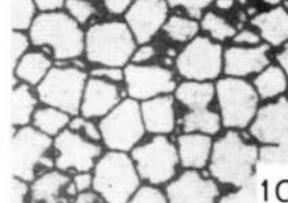
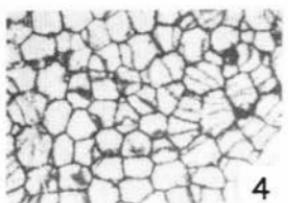
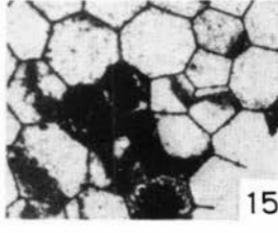
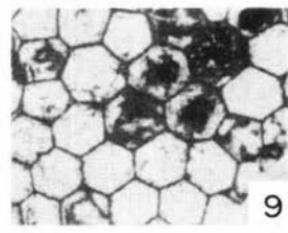
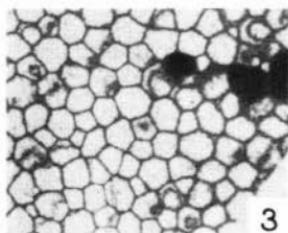
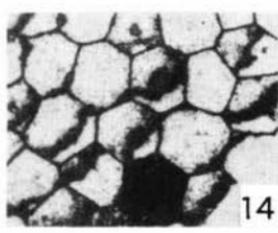
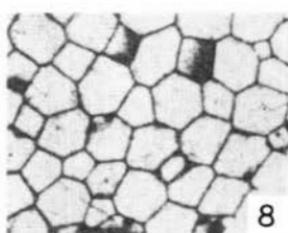
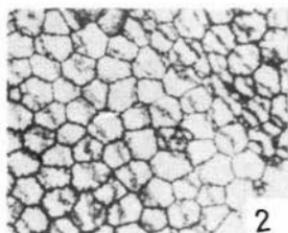
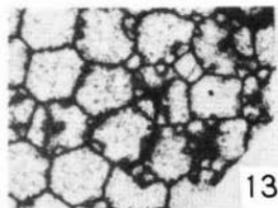
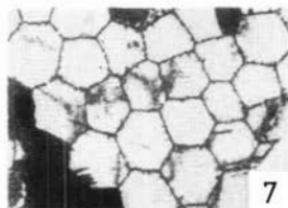
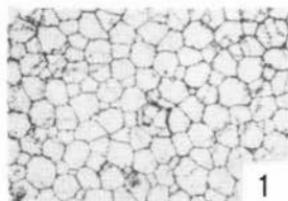
ФОТОТАБЛИЦЫ

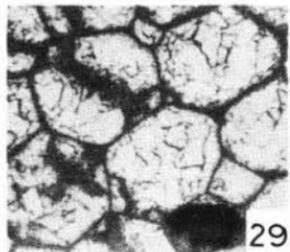
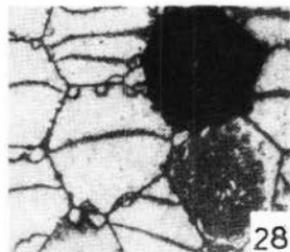
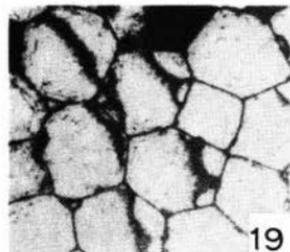
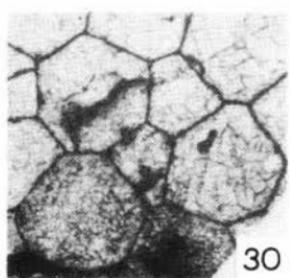
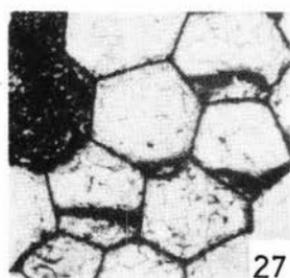
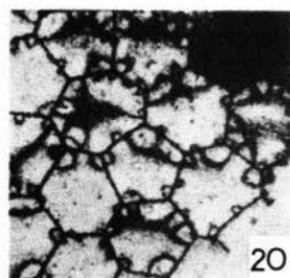
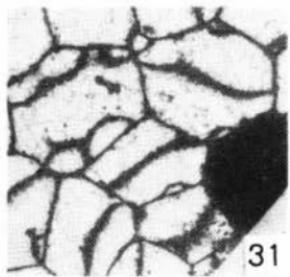
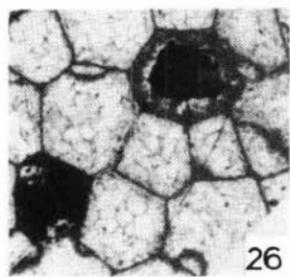
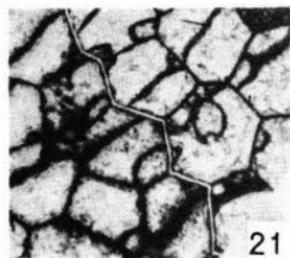
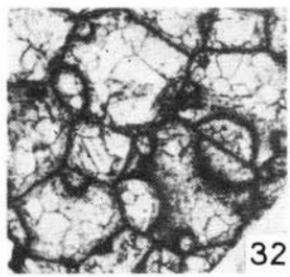
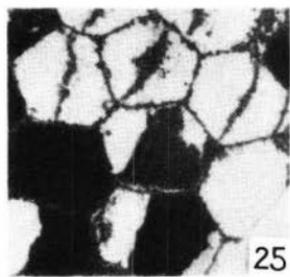
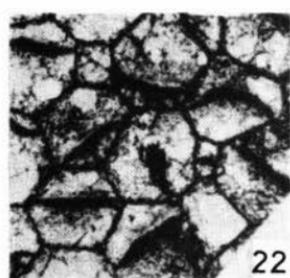
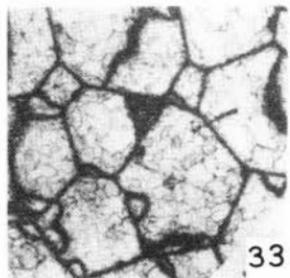
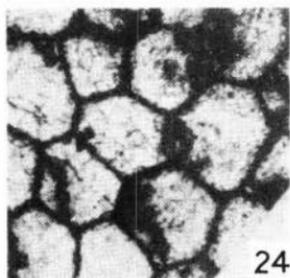
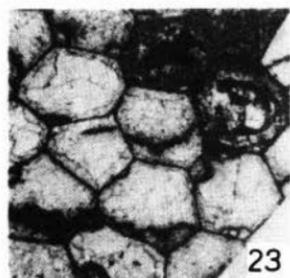


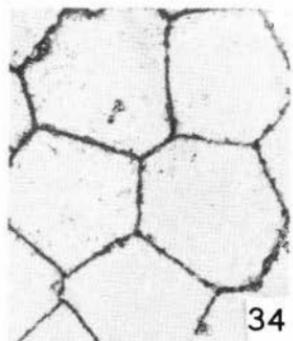








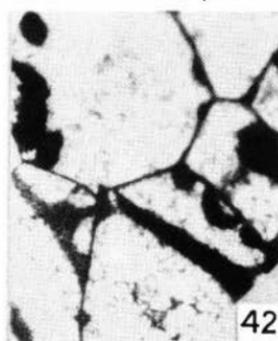




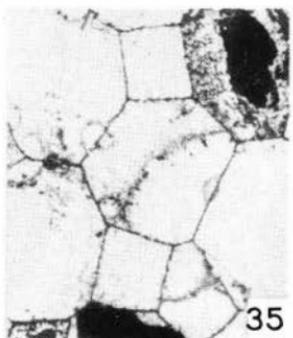
34



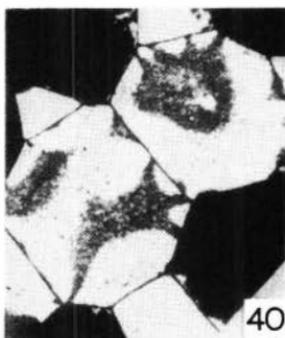
41



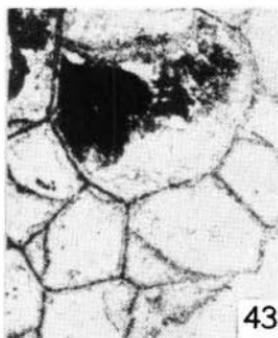
42



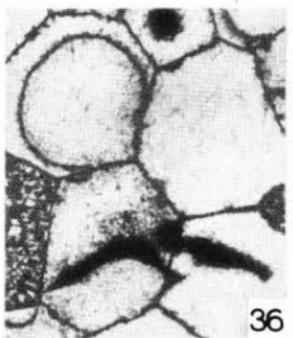
35



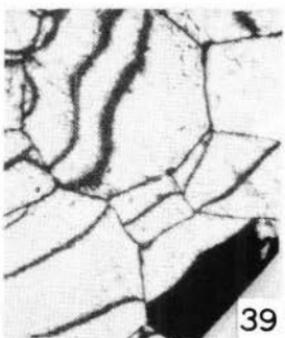
40



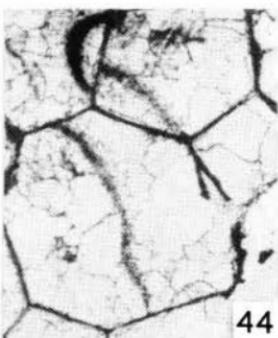
43



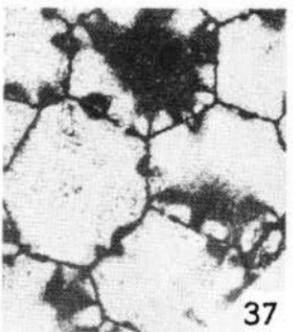
36



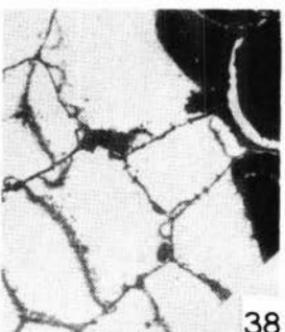
39



44



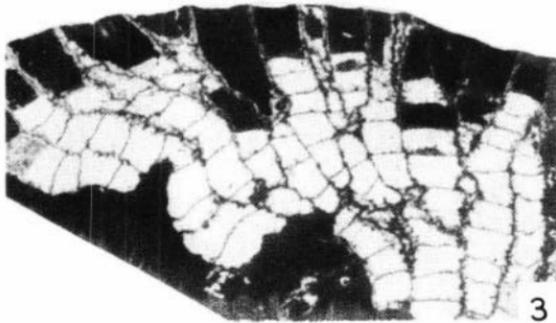
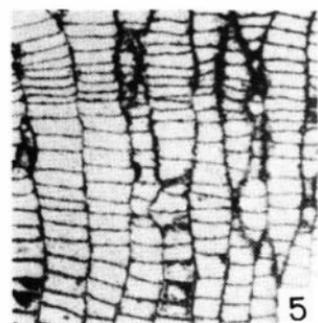
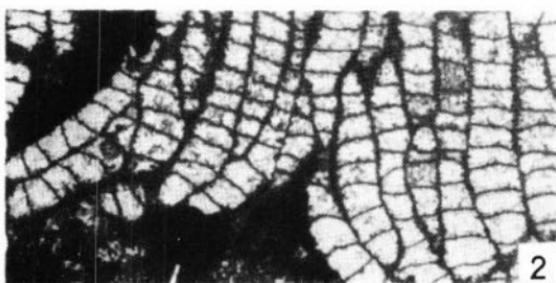
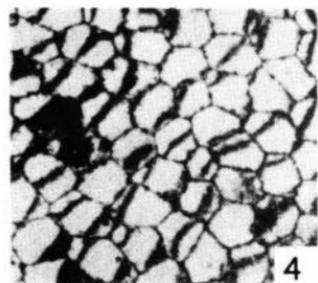
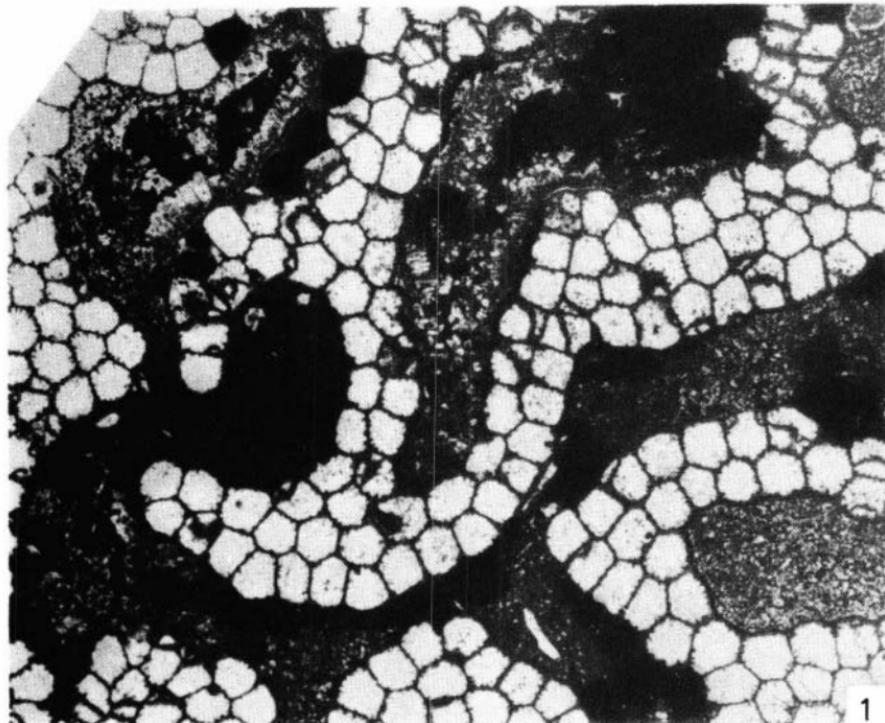
37

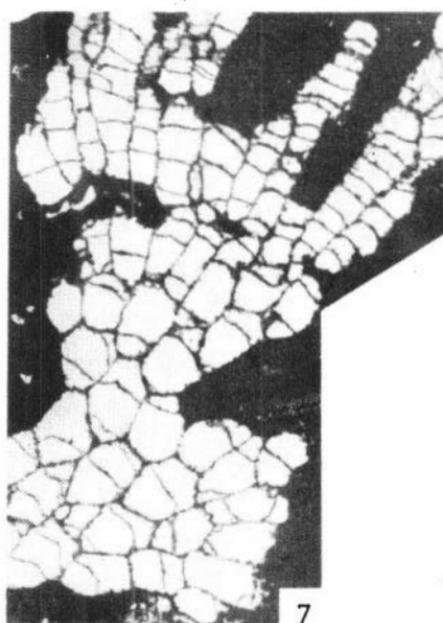
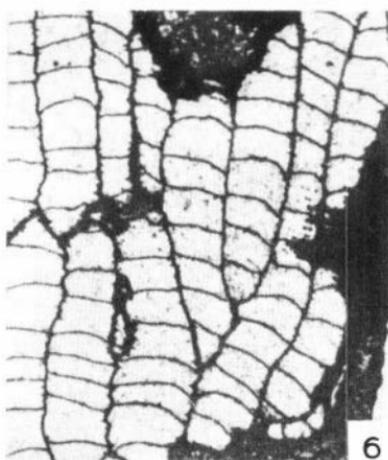
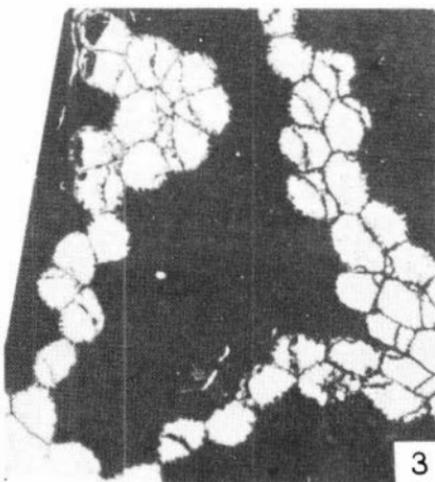
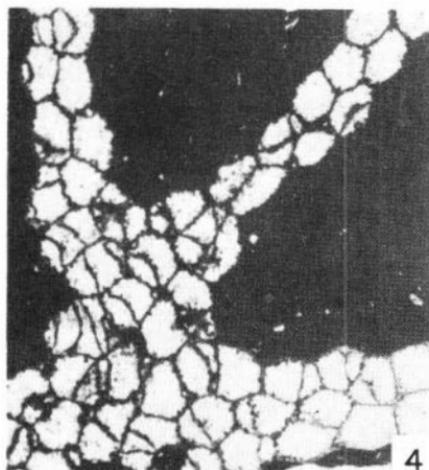
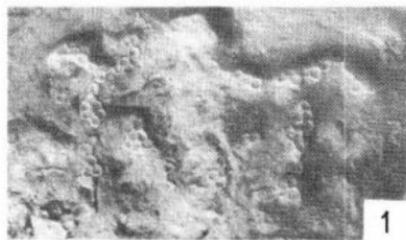


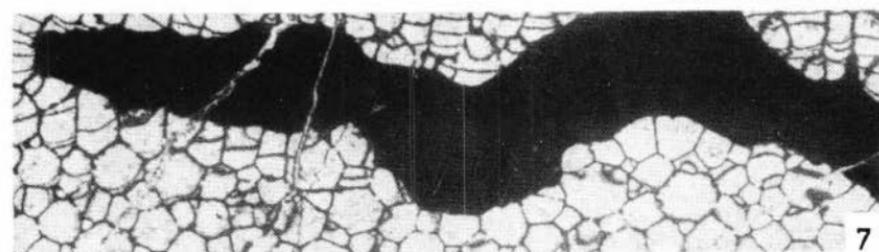
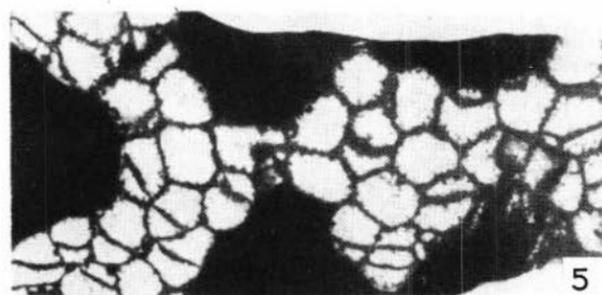
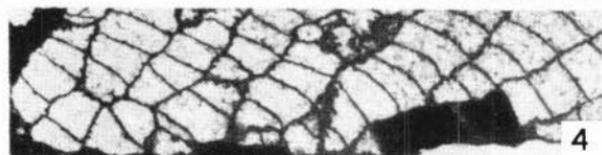
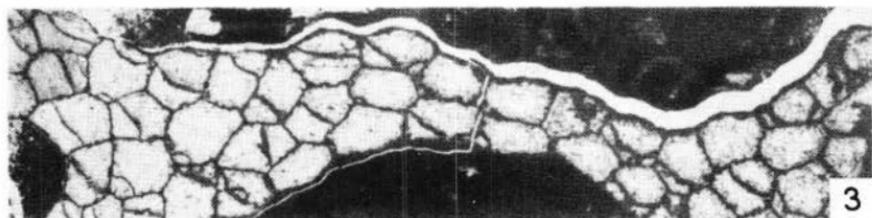
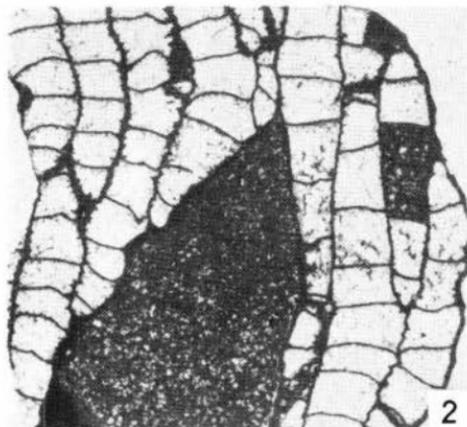
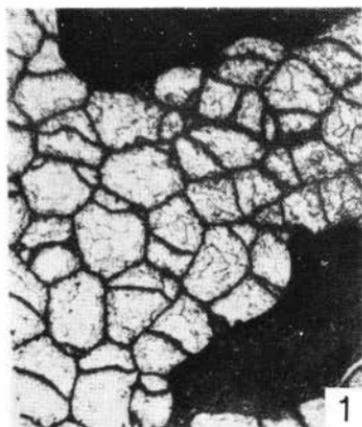
38

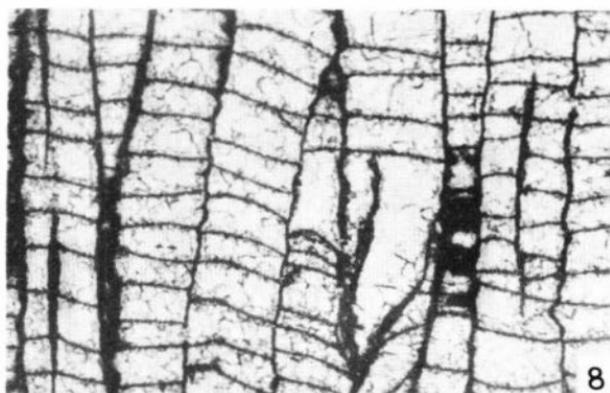
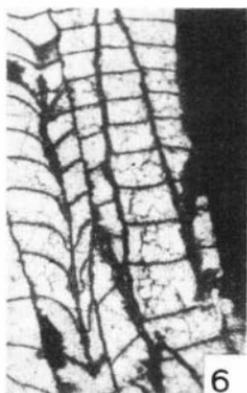
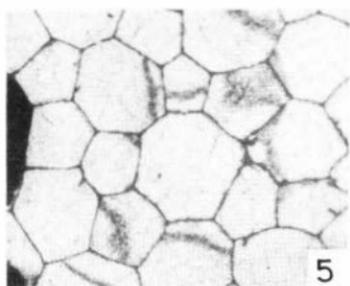
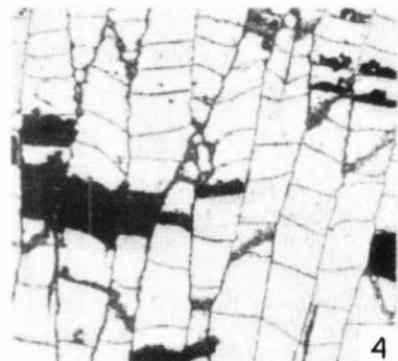
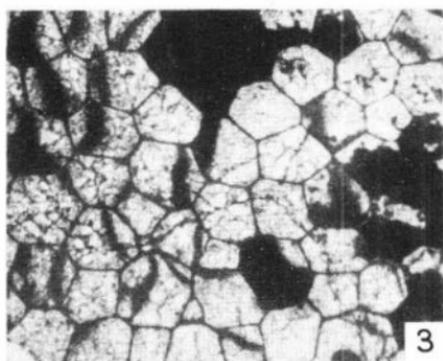
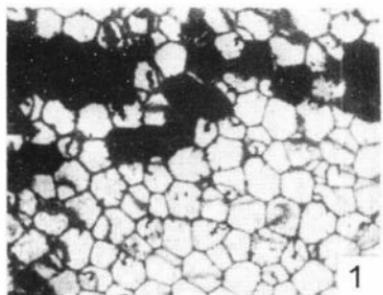


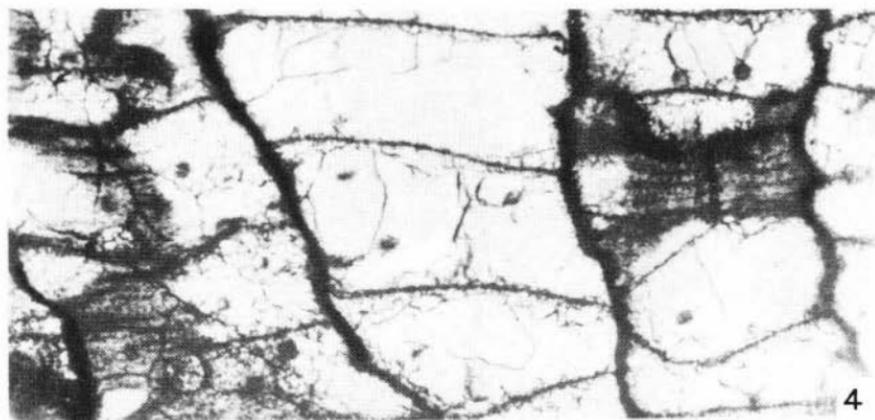
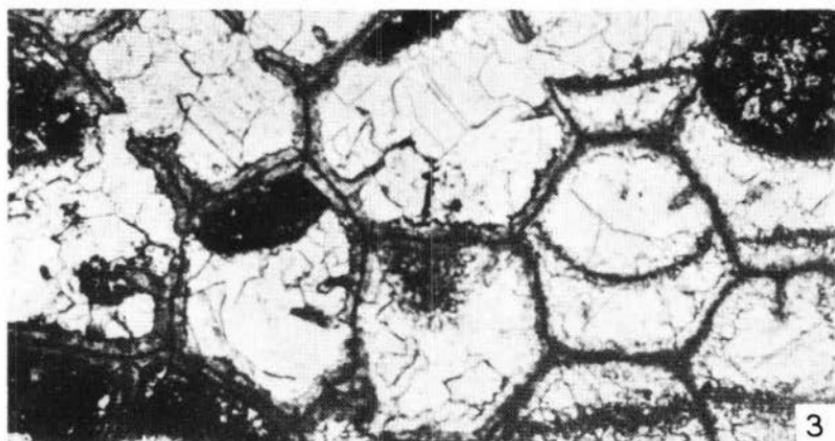
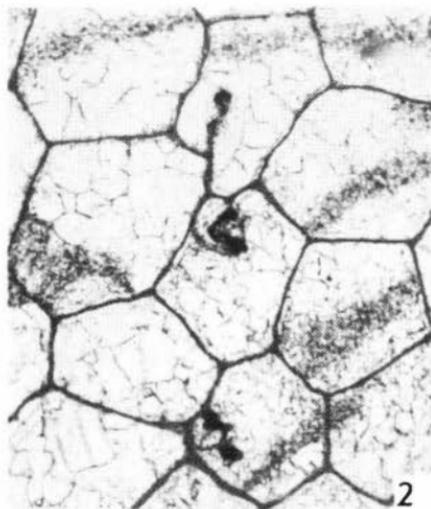
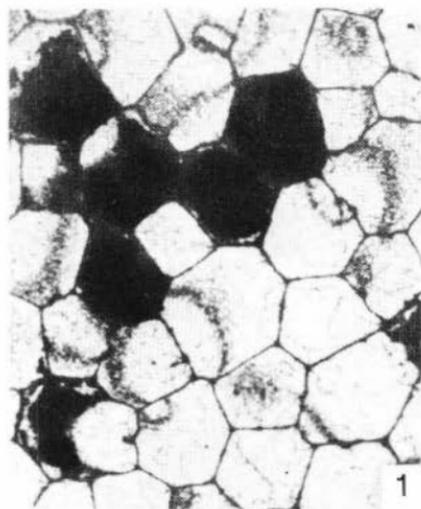
45

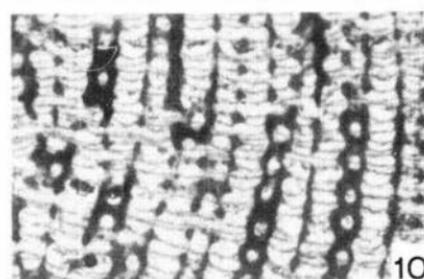
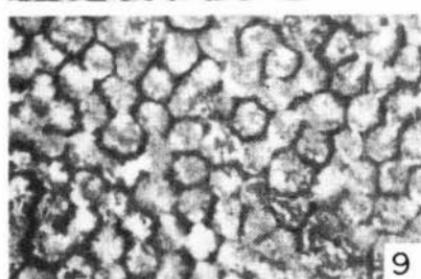
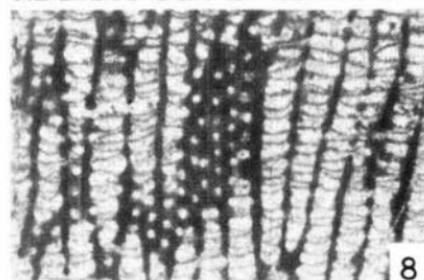
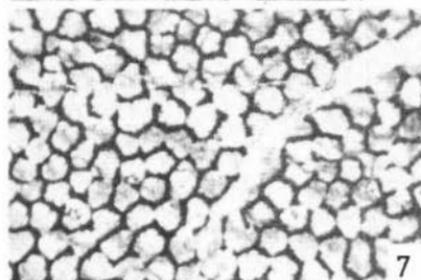
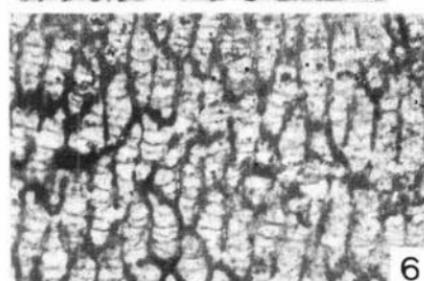
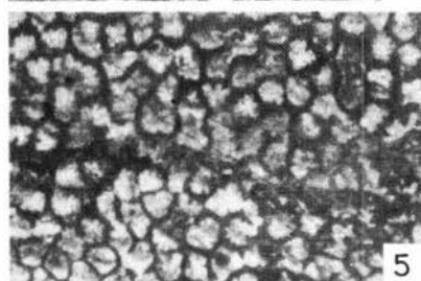
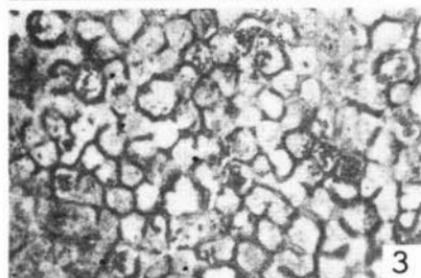
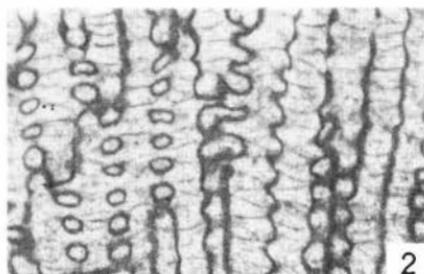
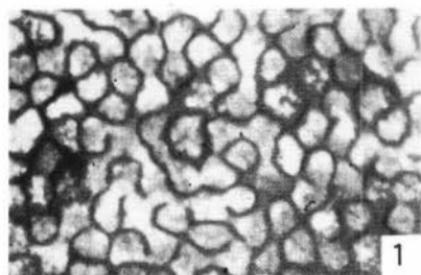


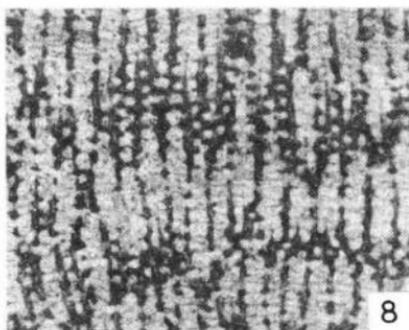
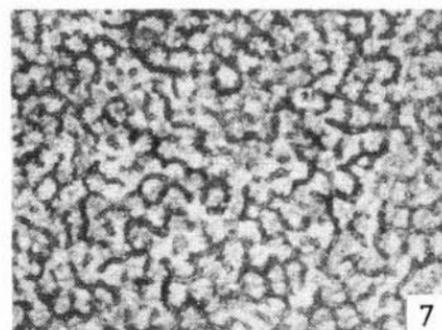
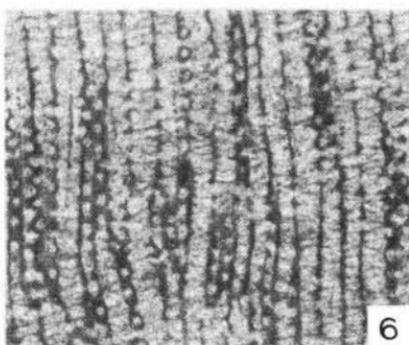
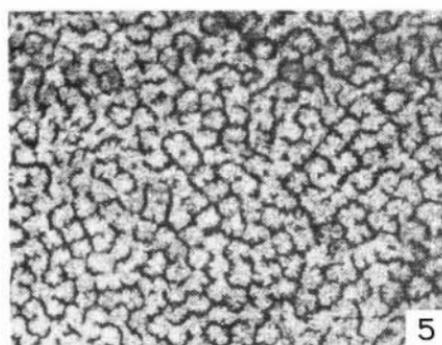
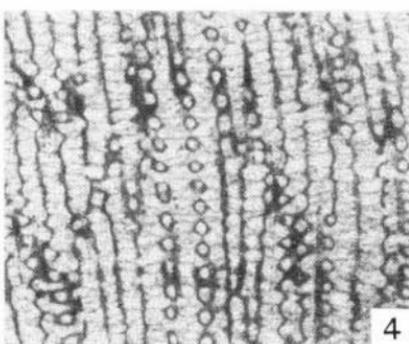
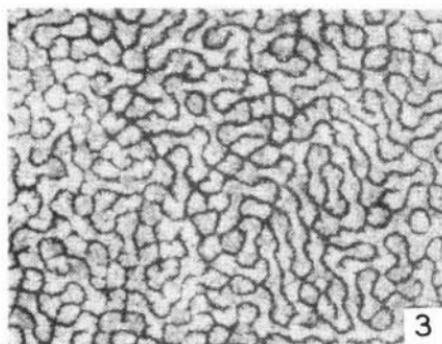
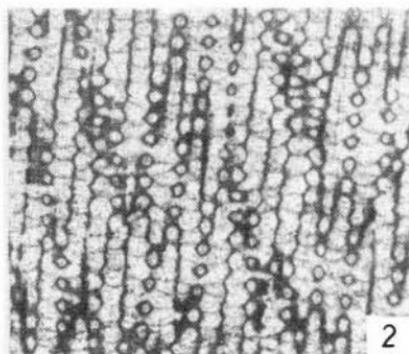
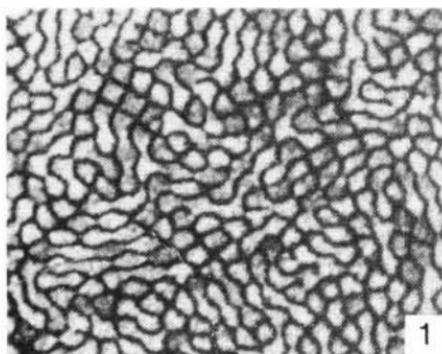


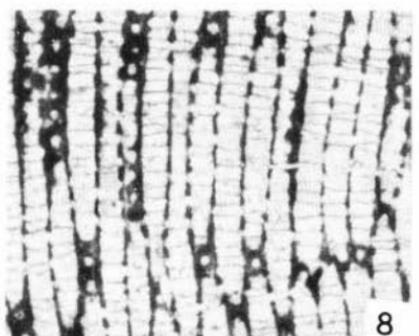
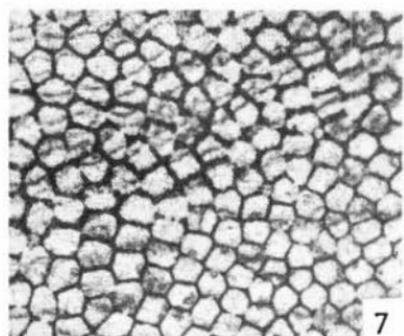
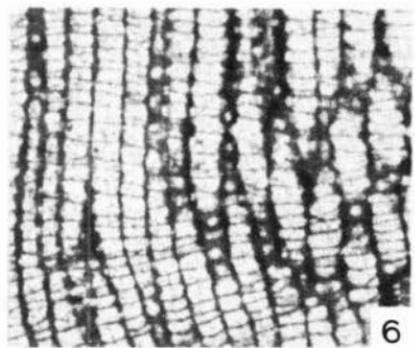
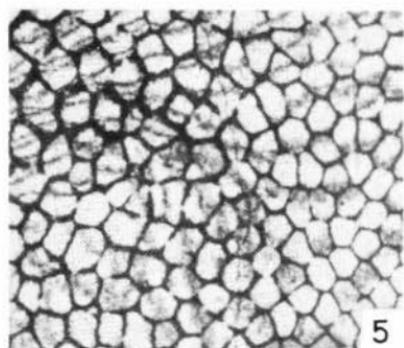
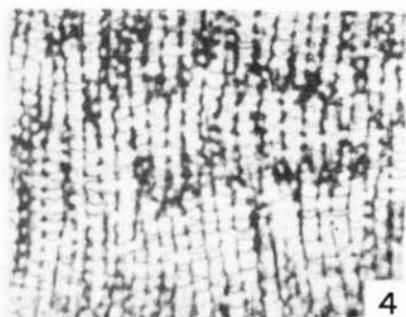
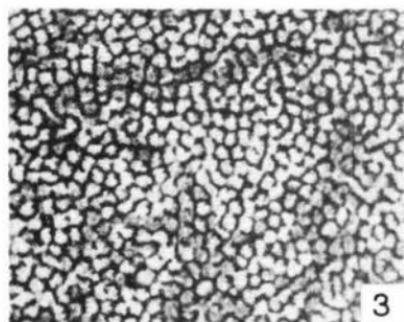
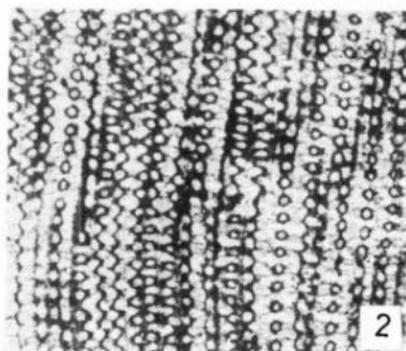
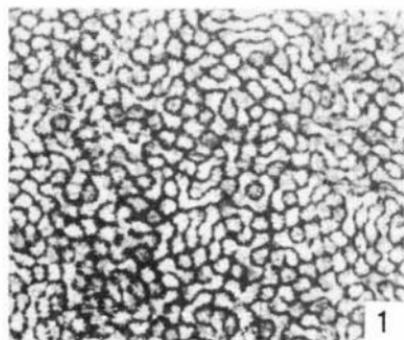


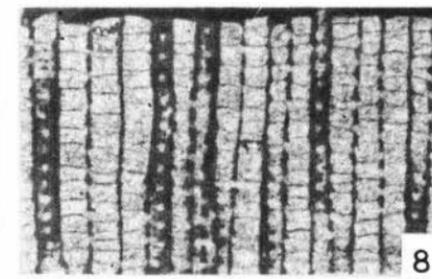
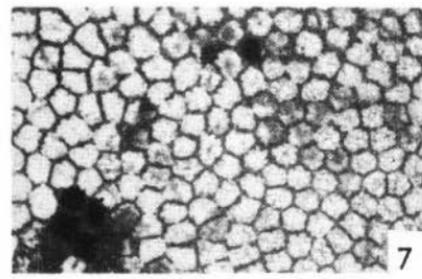
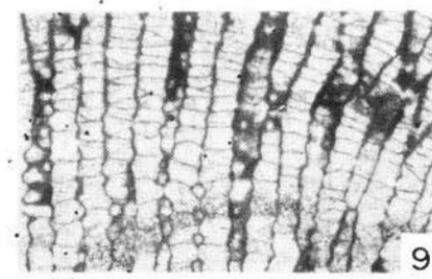
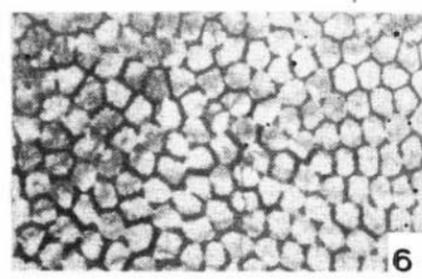
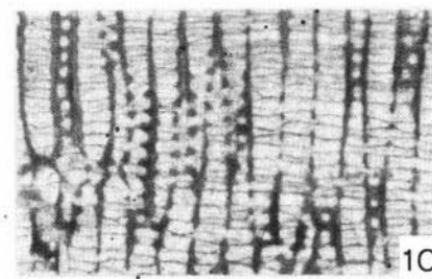
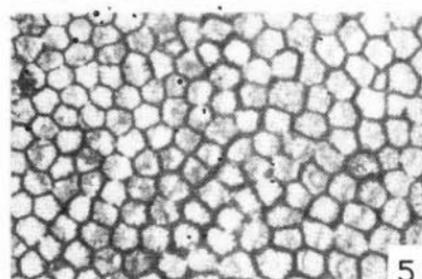
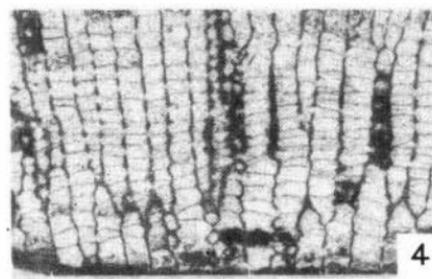
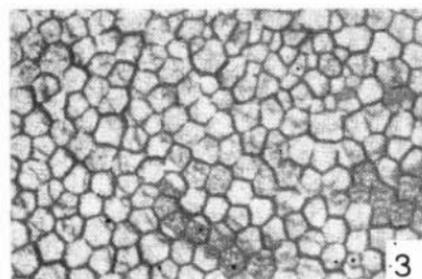
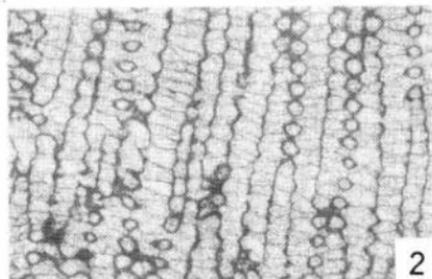
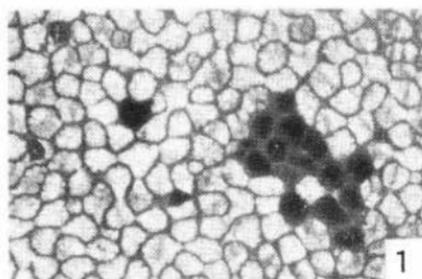


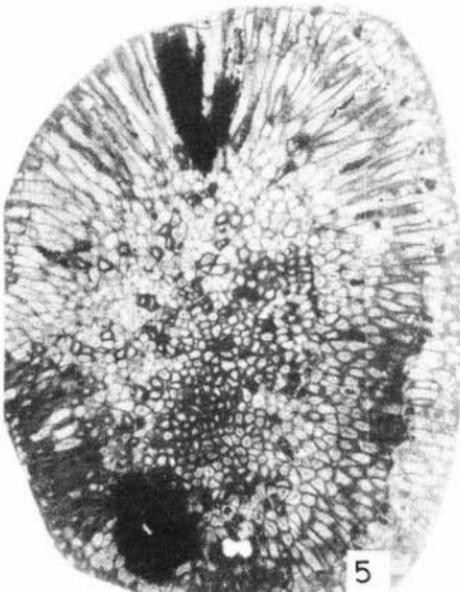
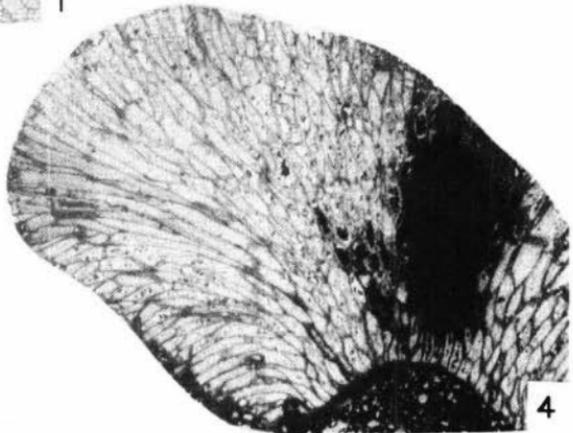
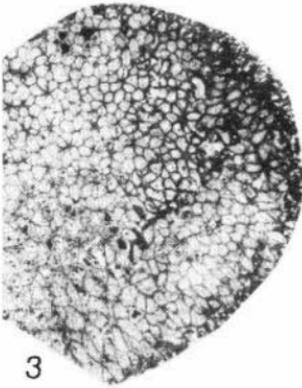
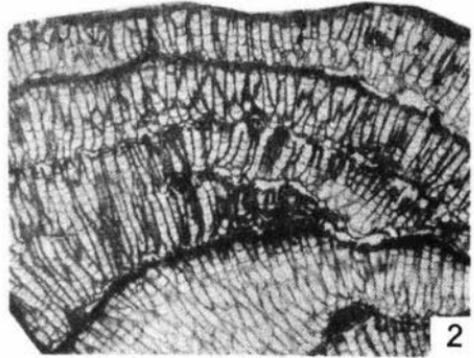
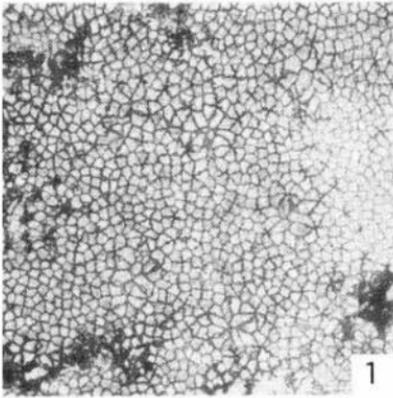


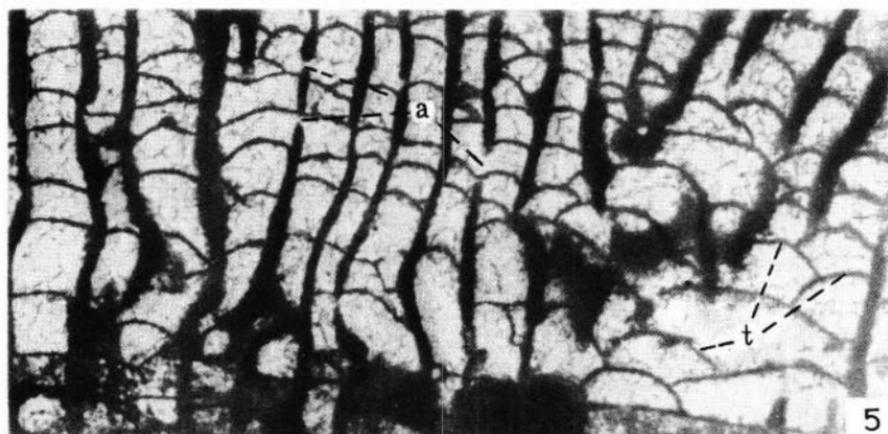
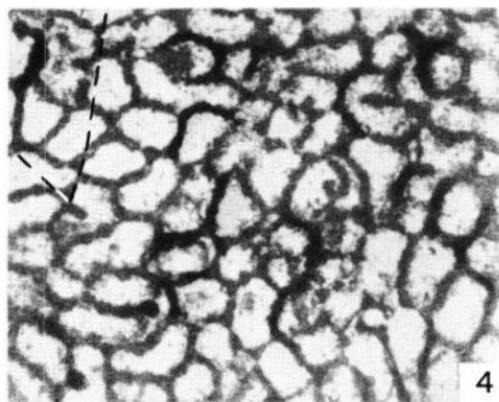
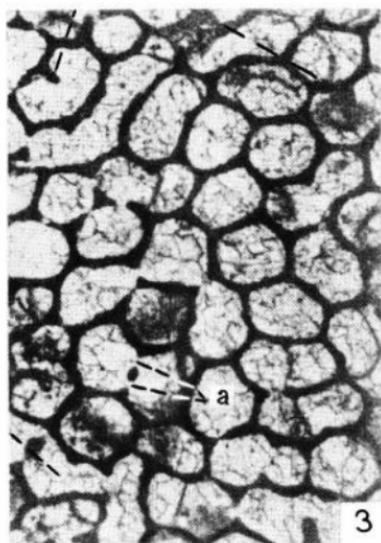
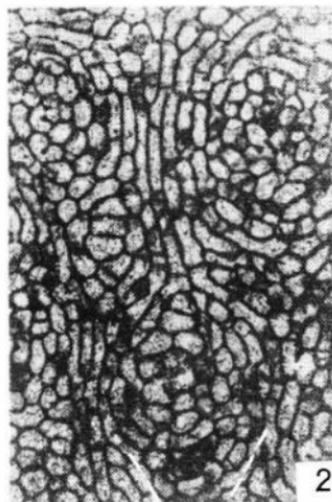
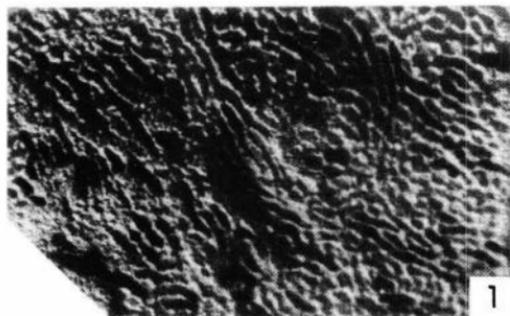


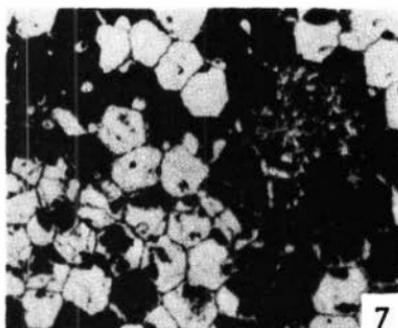
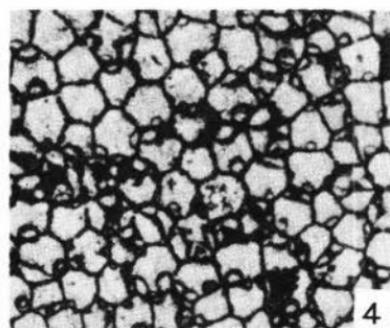
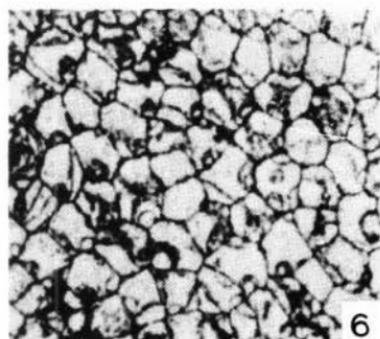
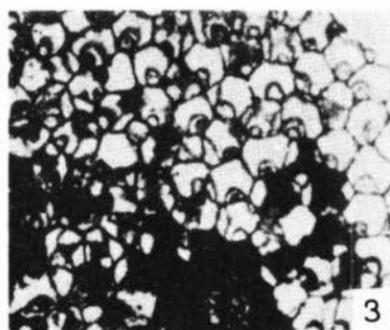
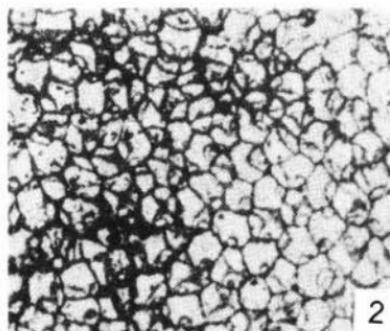
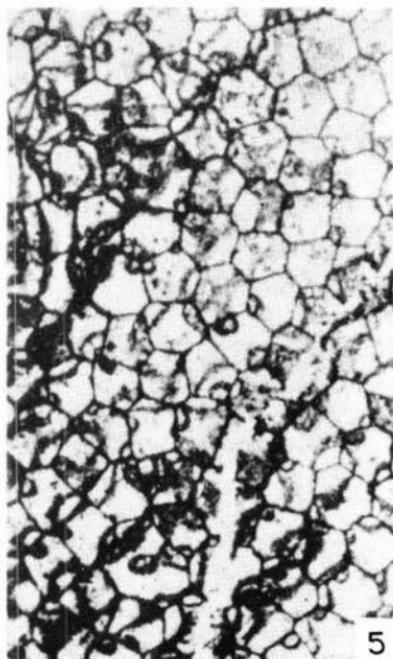
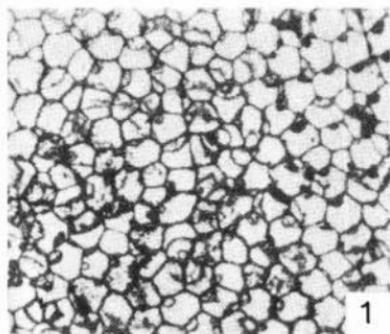


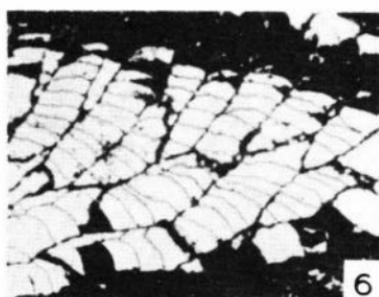
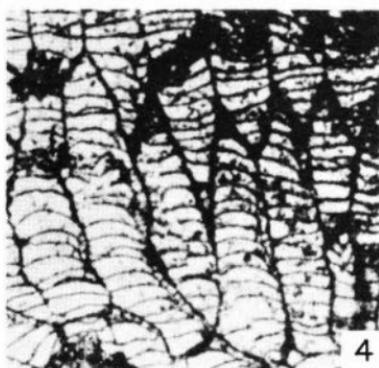
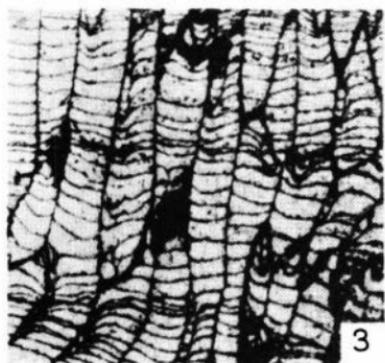
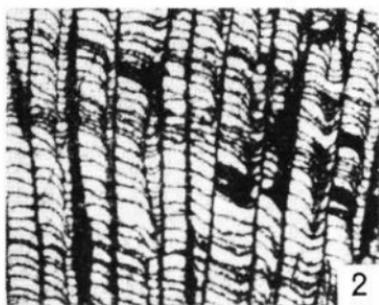
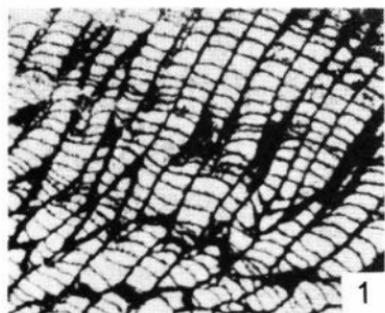


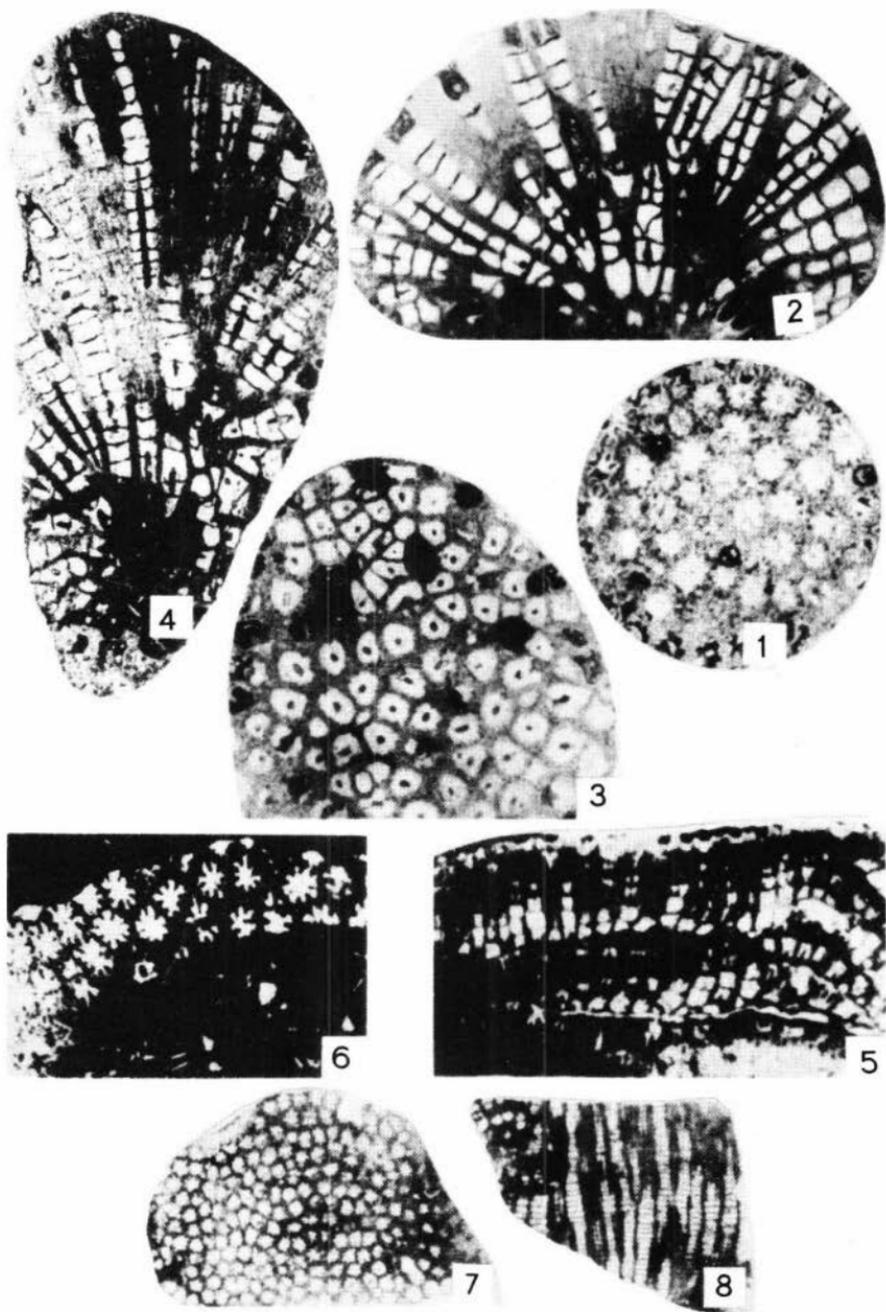


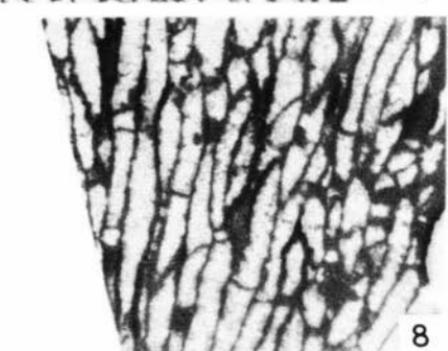
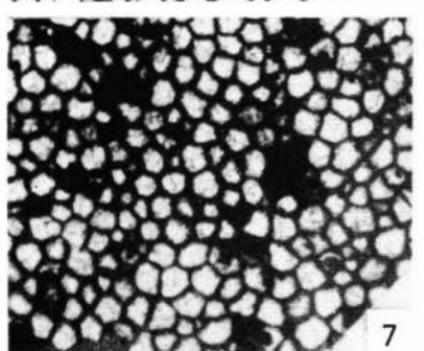
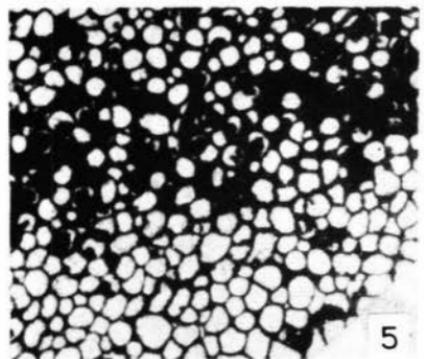
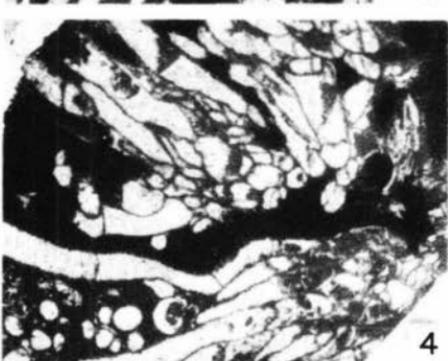
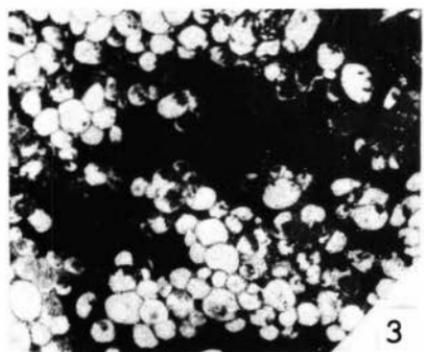
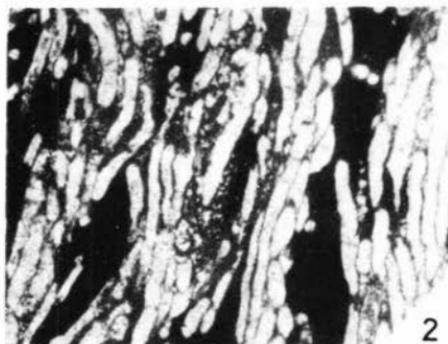
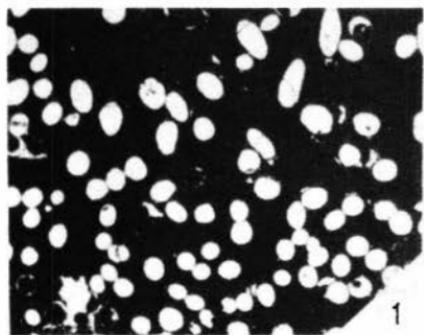


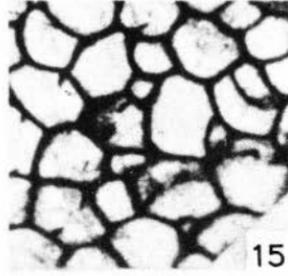
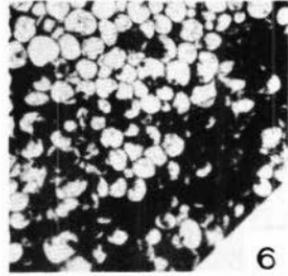
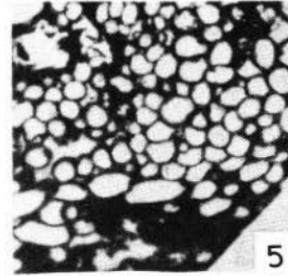
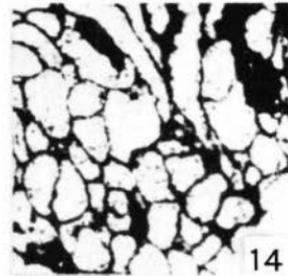
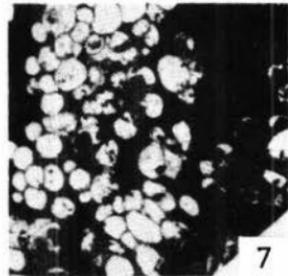
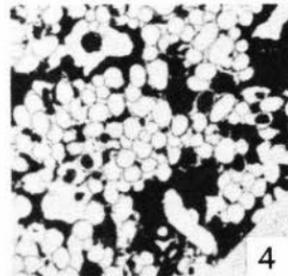
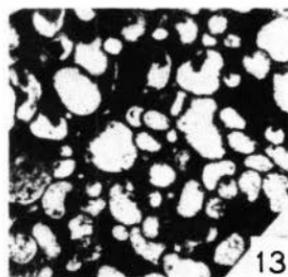
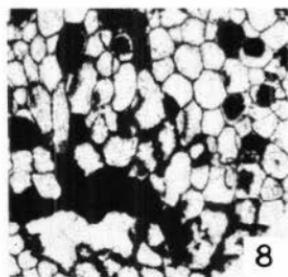
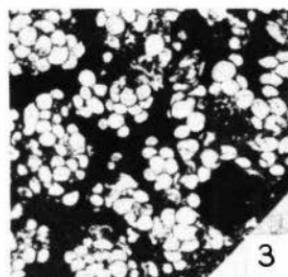
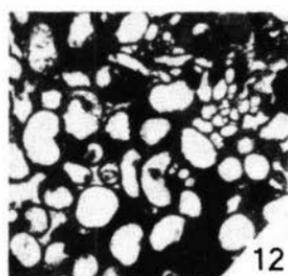
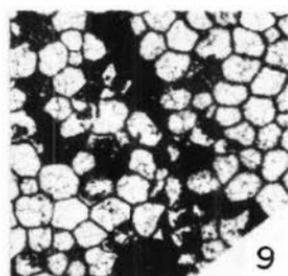
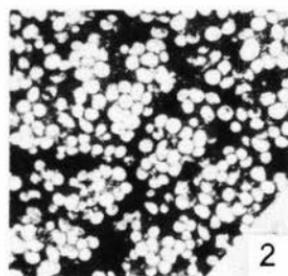
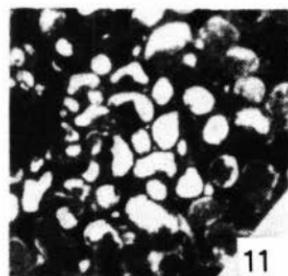
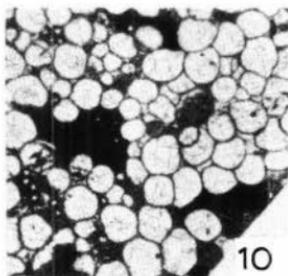
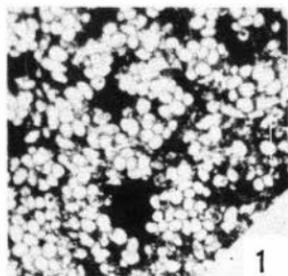


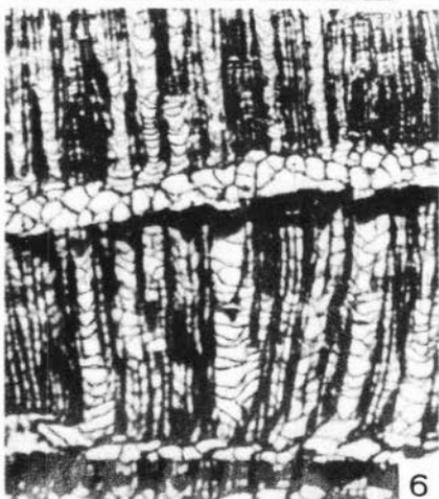
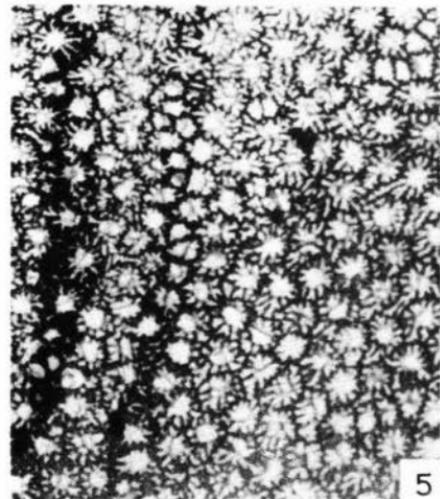
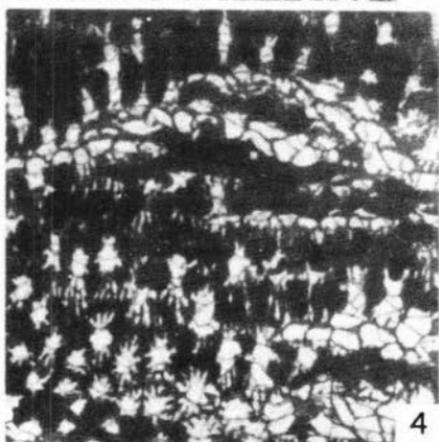
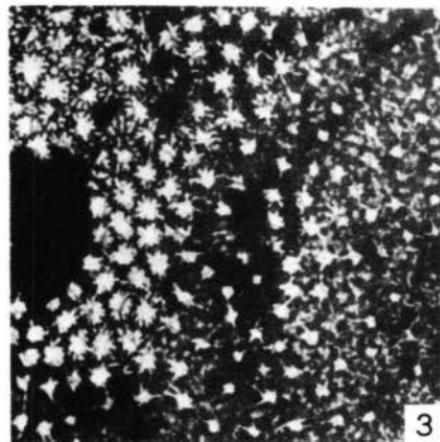
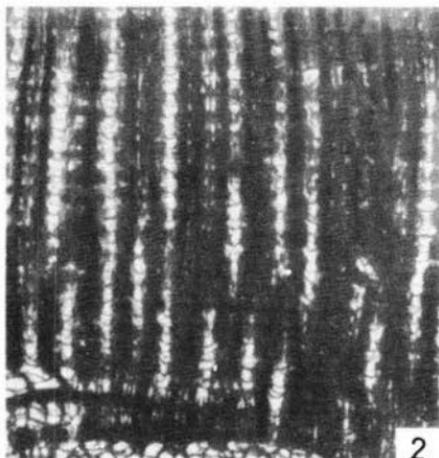
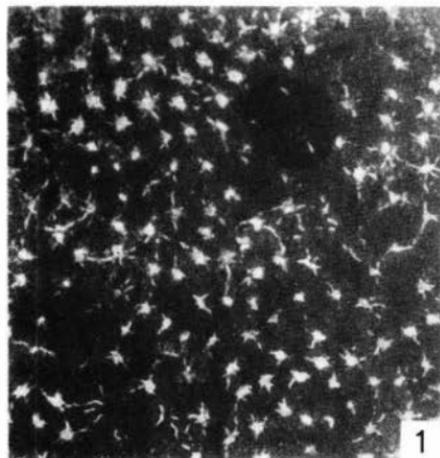


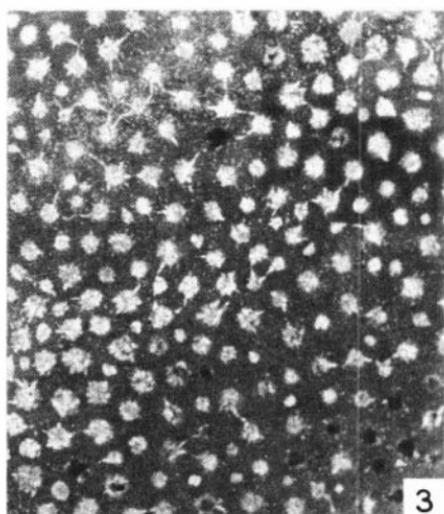
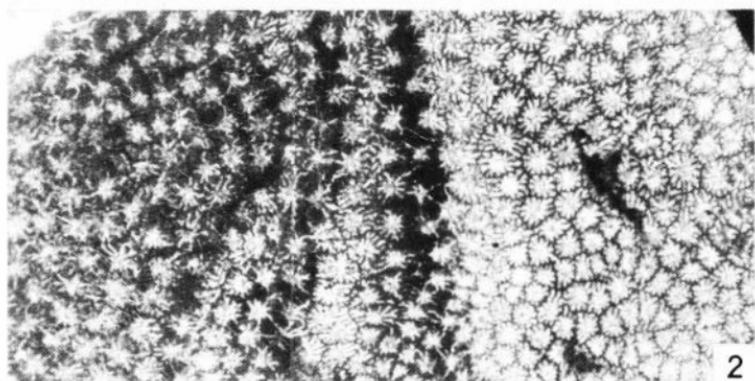
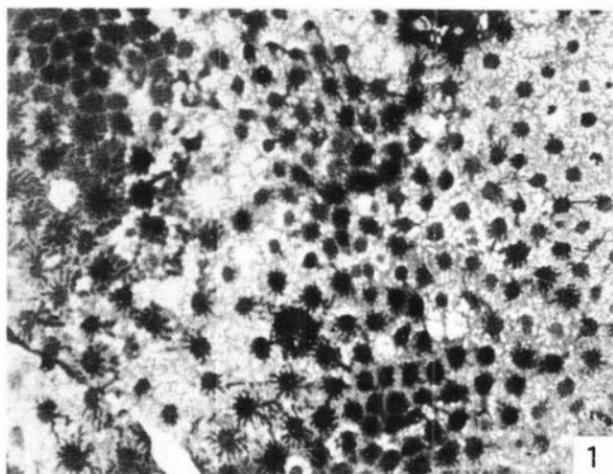


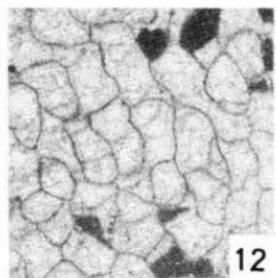
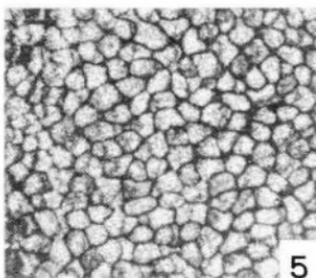
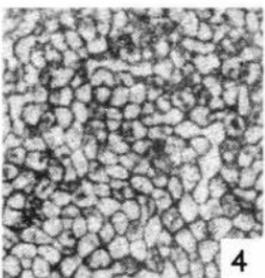
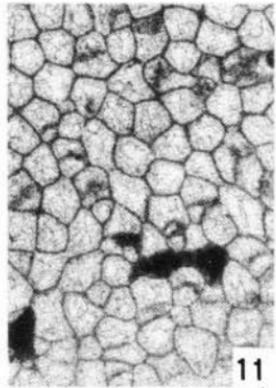
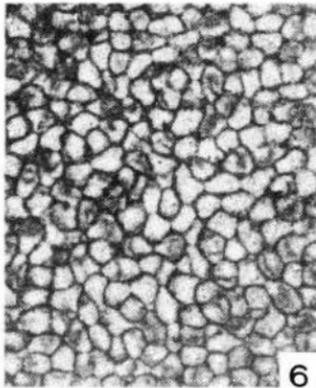
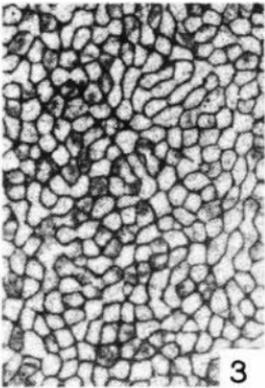
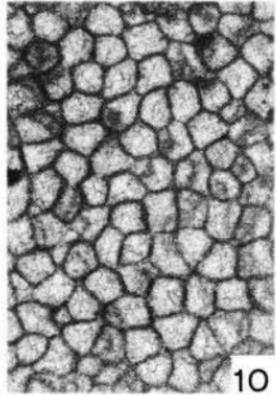
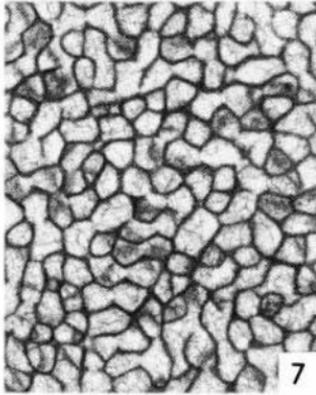
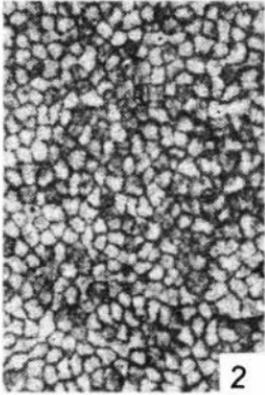
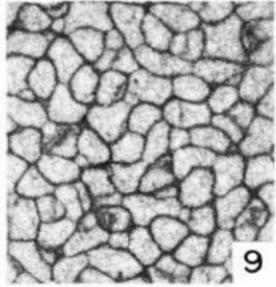
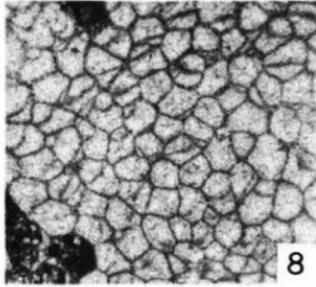
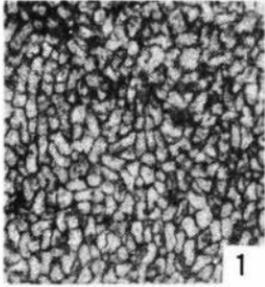


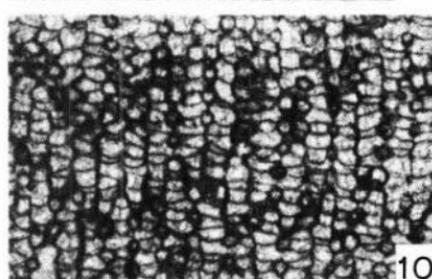
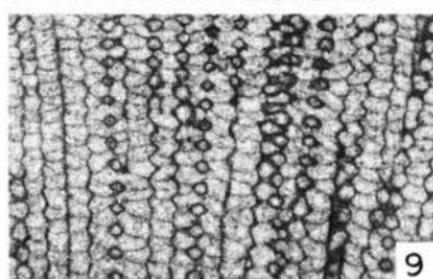
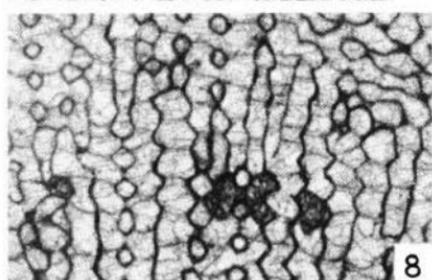
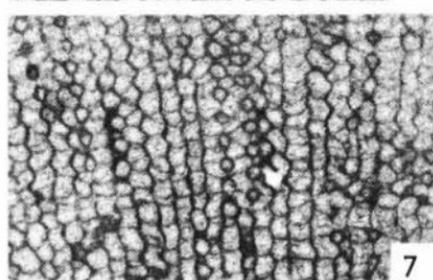
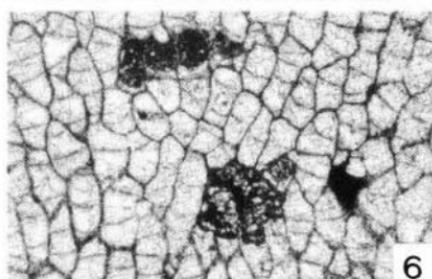
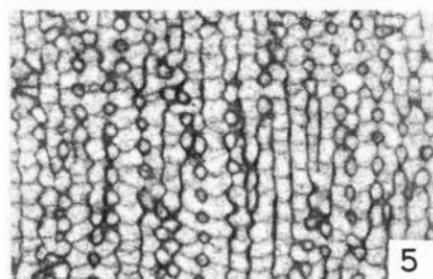
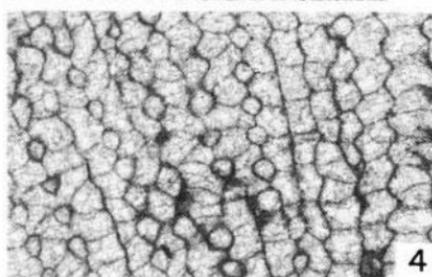
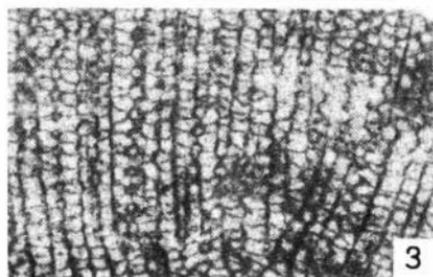
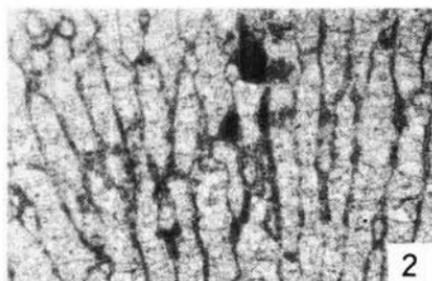
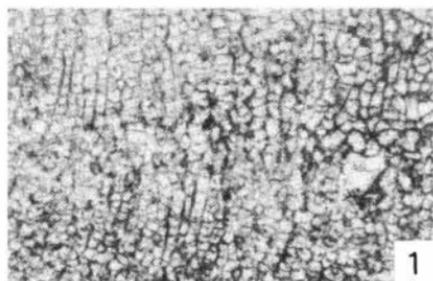


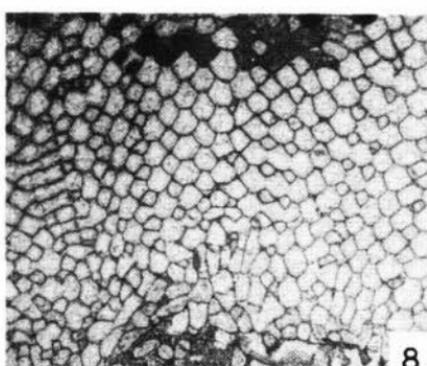
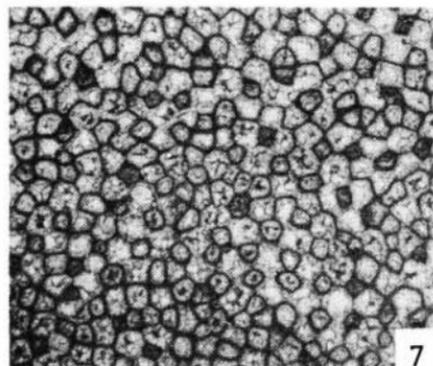
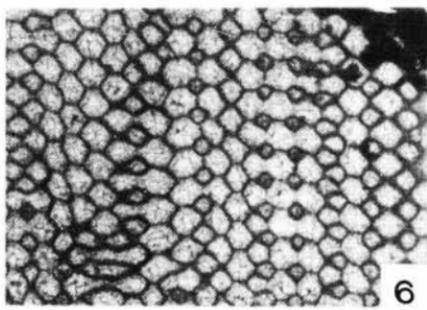
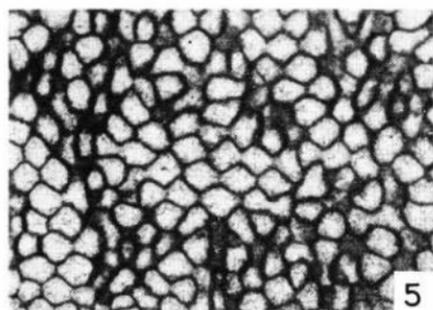
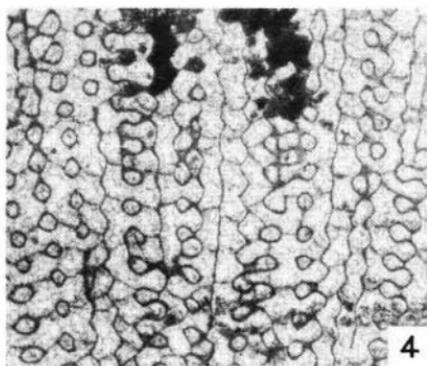
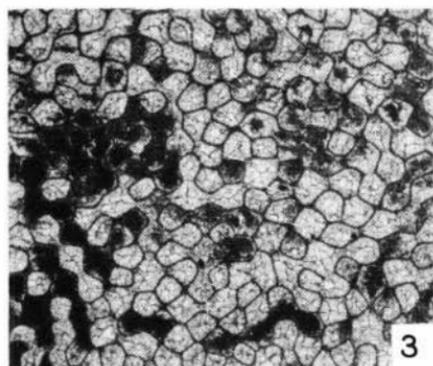
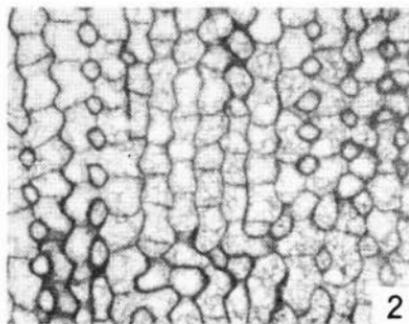
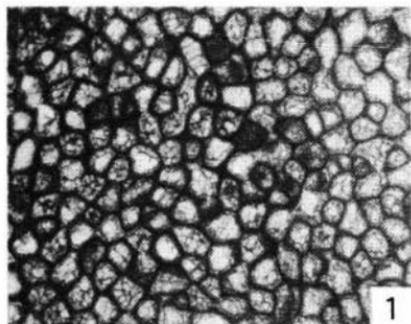


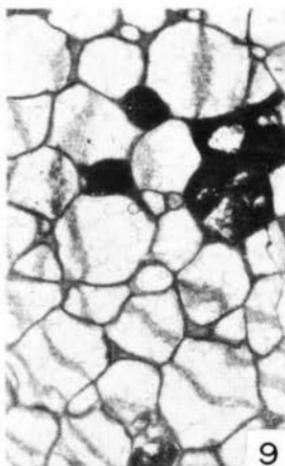
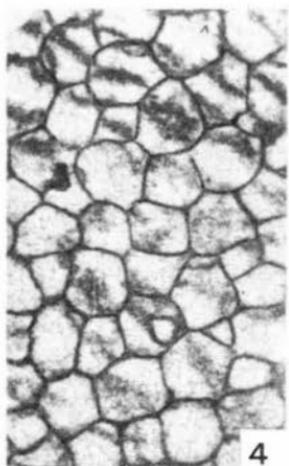
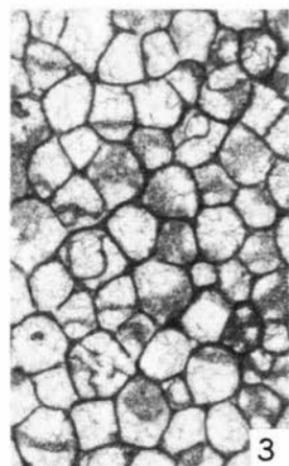
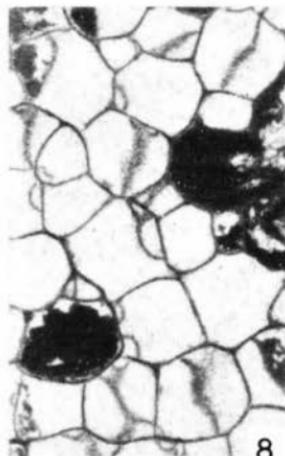
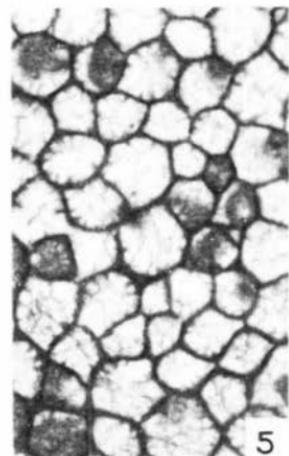
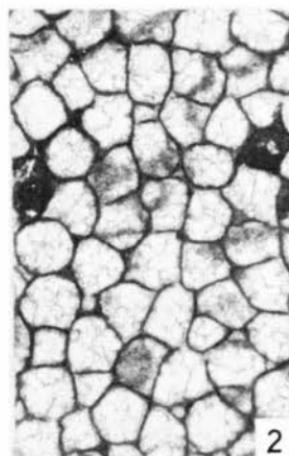
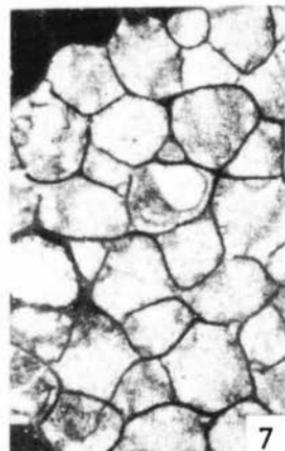
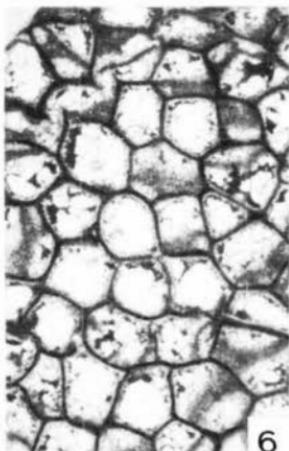
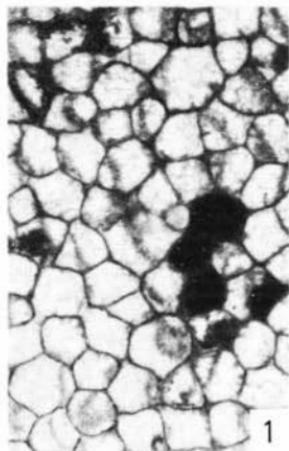


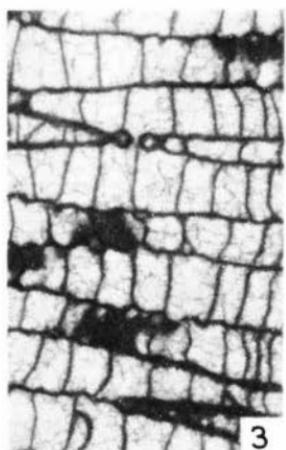
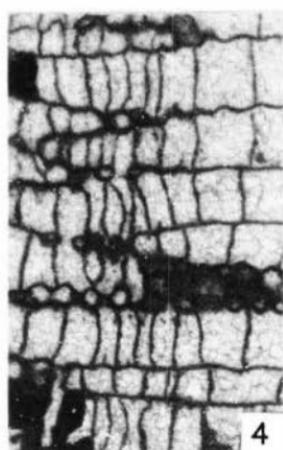
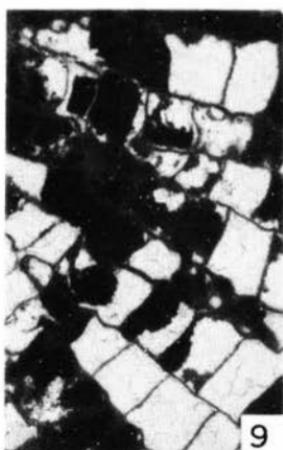
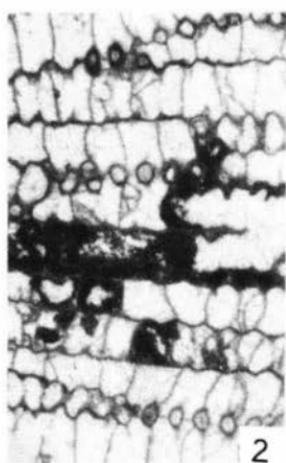
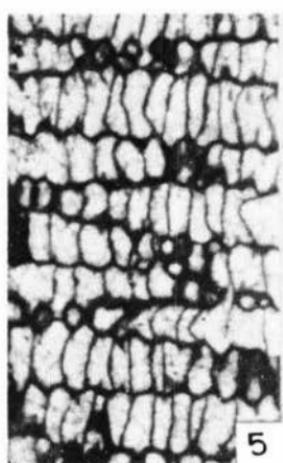
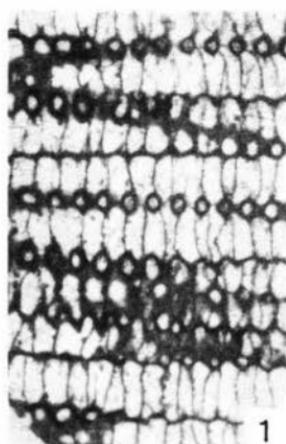
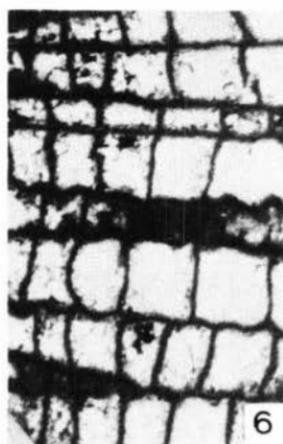
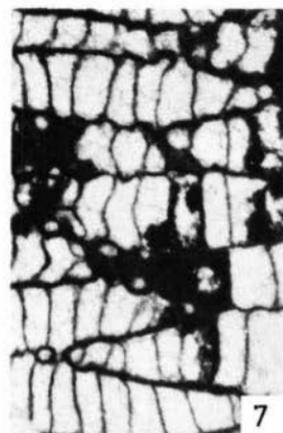


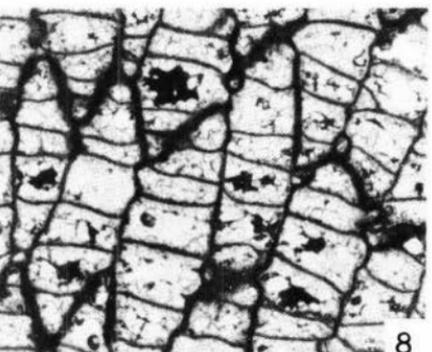
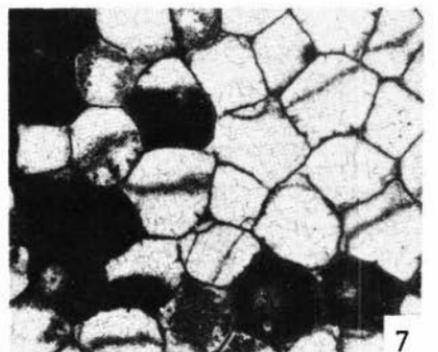
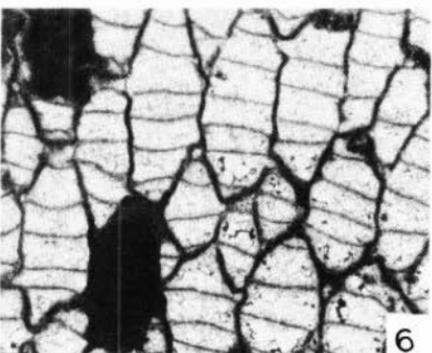
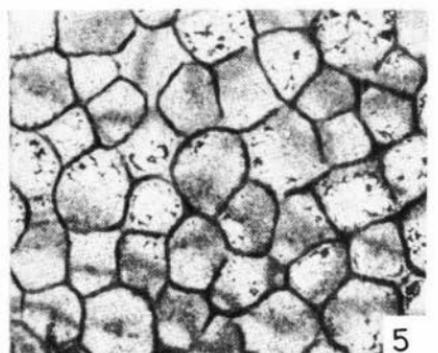
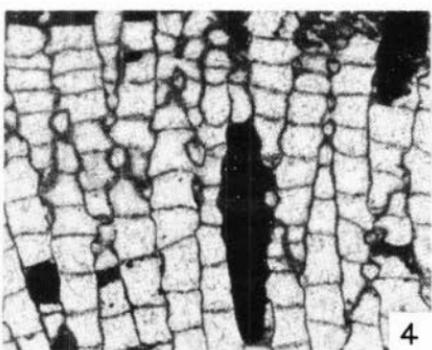
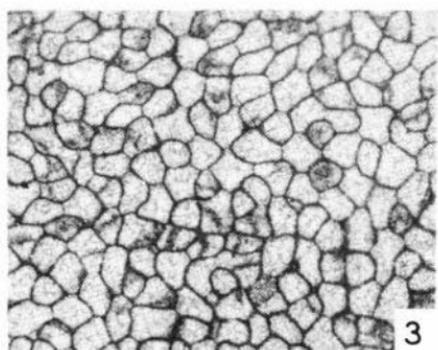
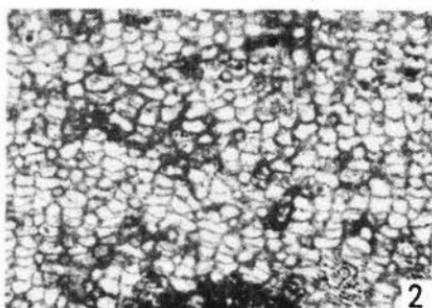
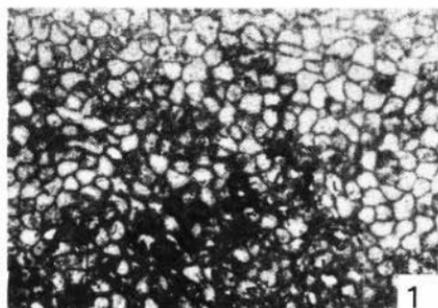


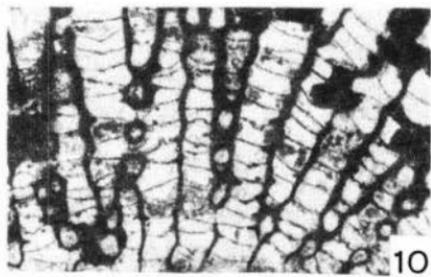
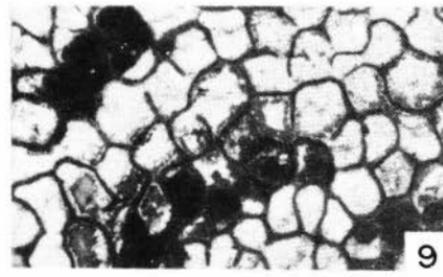
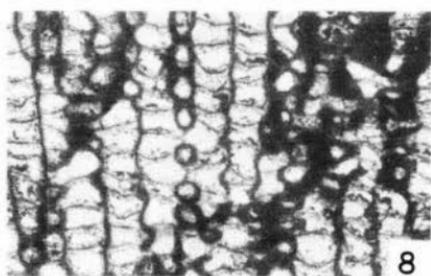
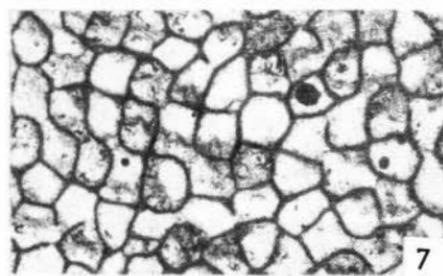
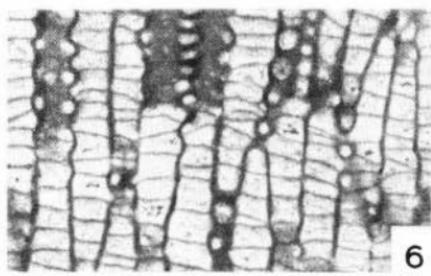
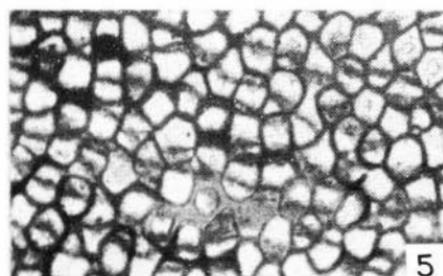
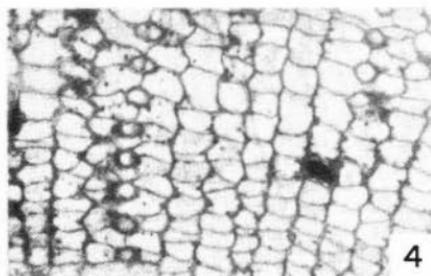
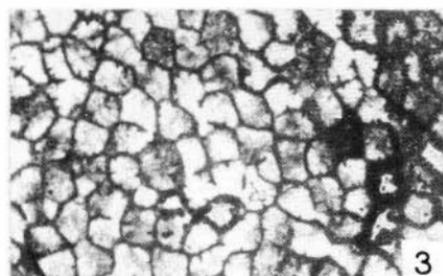
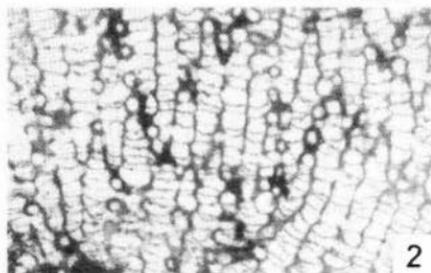
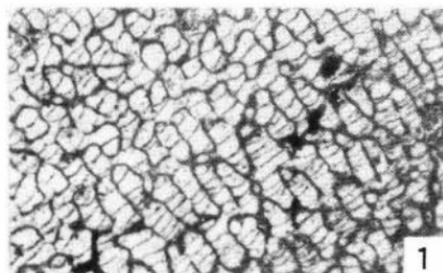


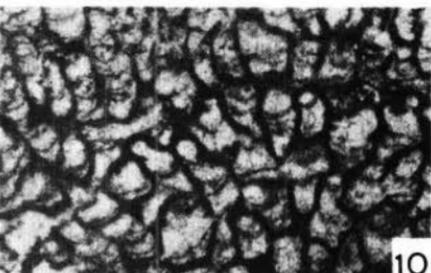
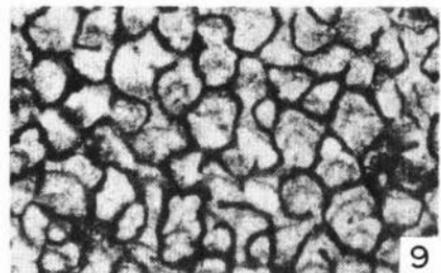
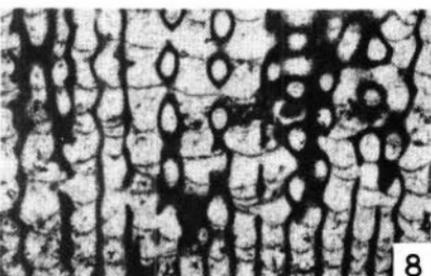
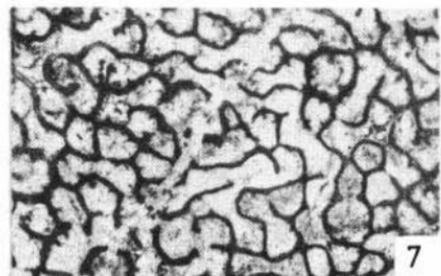
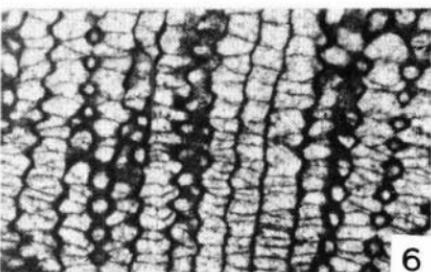
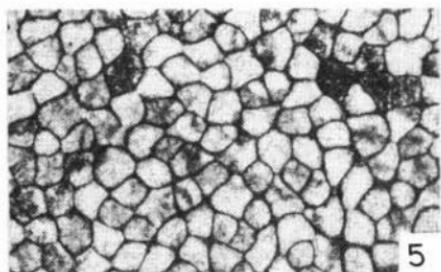
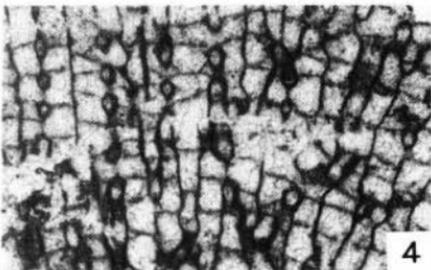
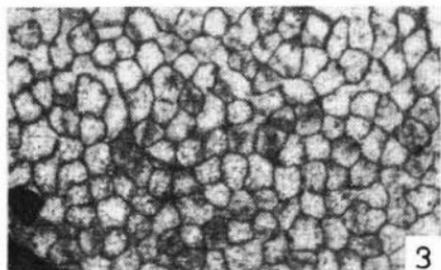
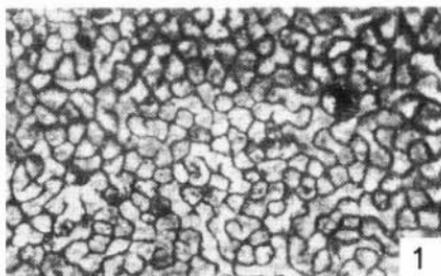


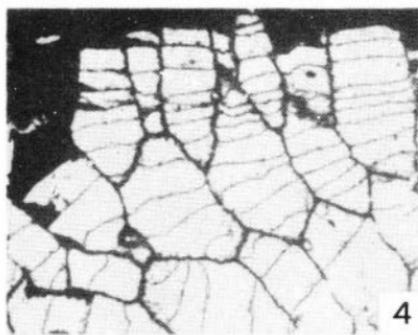
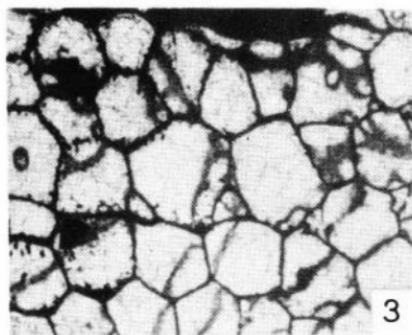
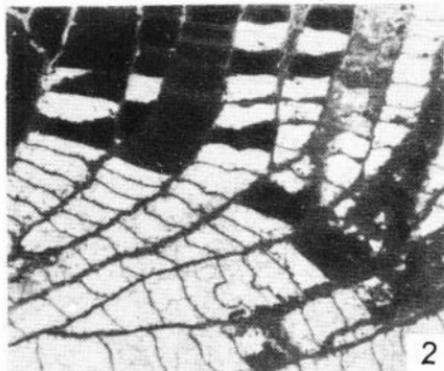
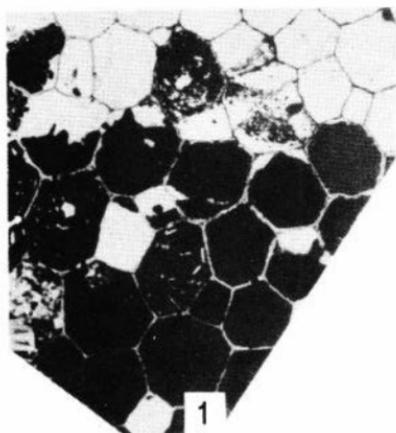


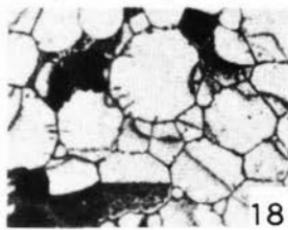
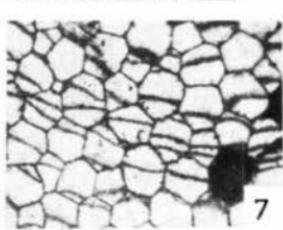
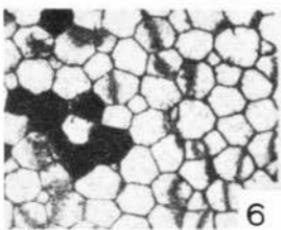
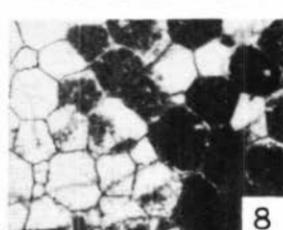
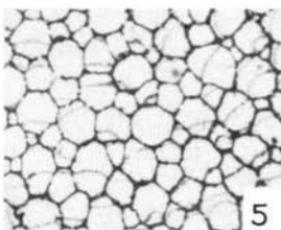
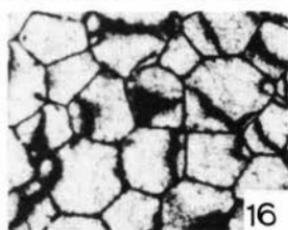
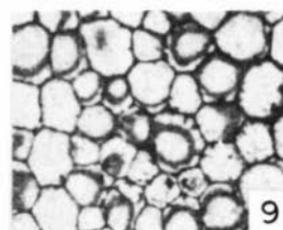
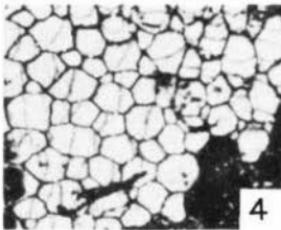
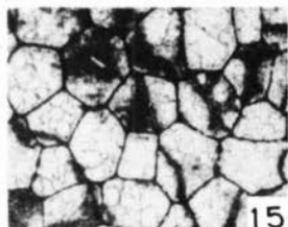
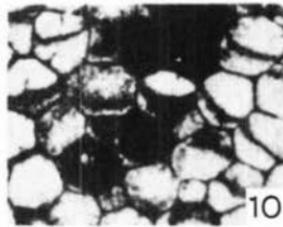
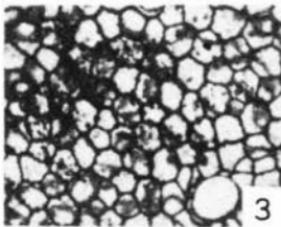
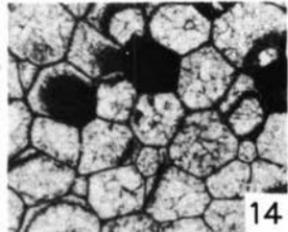
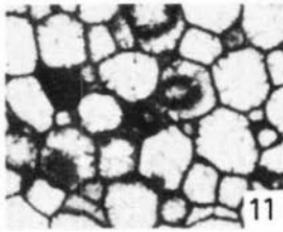
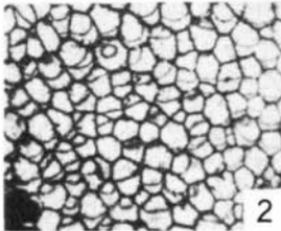
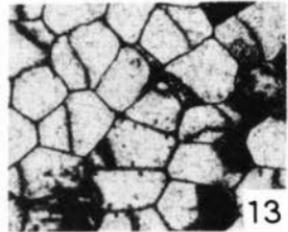
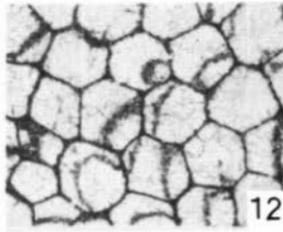
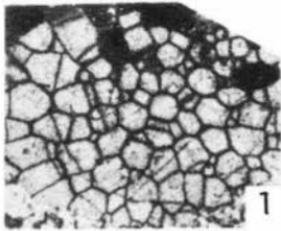


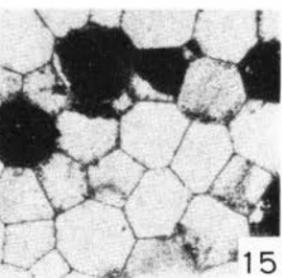
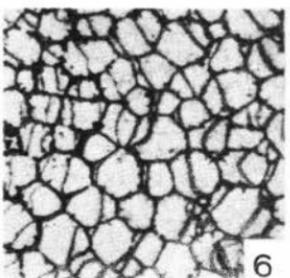
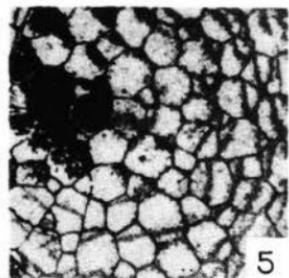
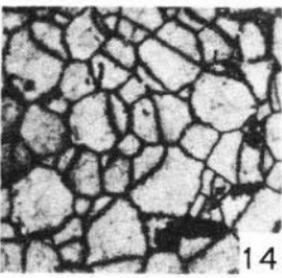
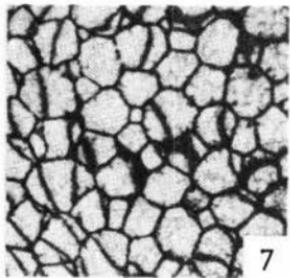
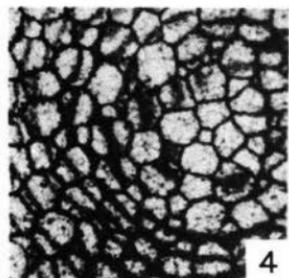
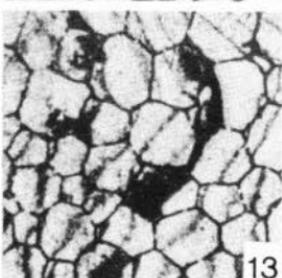
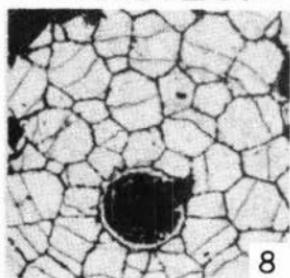
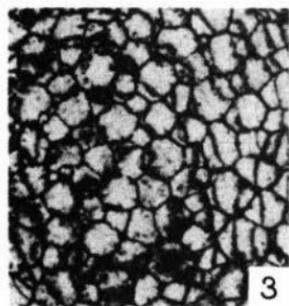
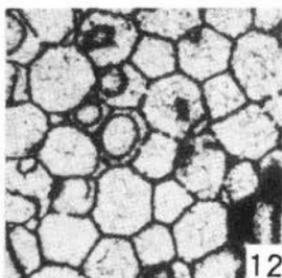
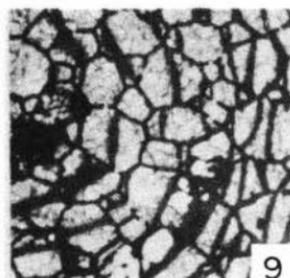
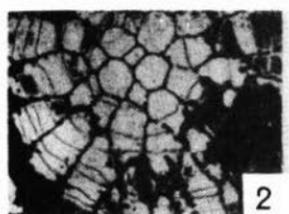
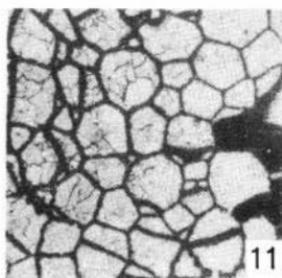
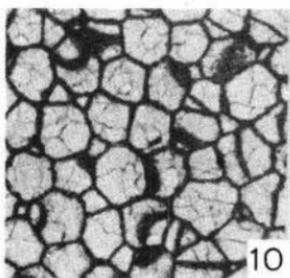
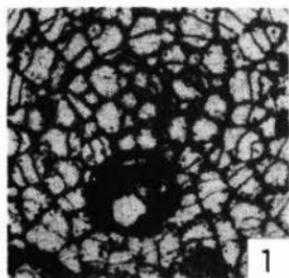


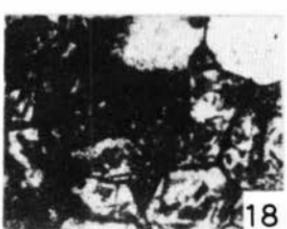
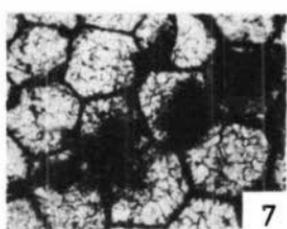
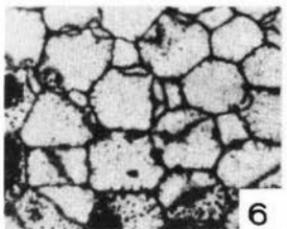
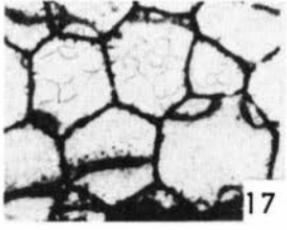
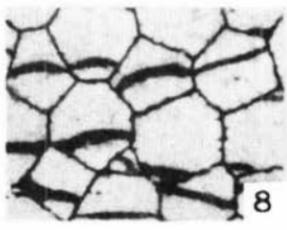
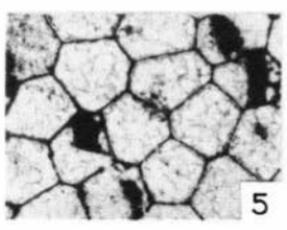
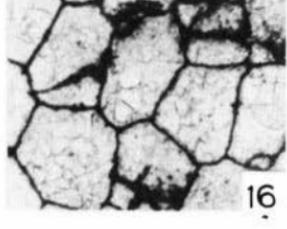
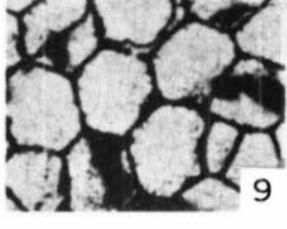
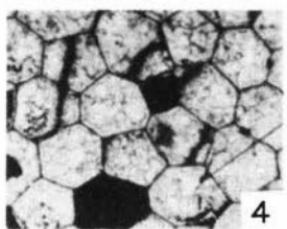
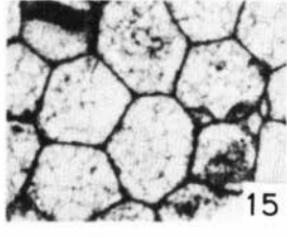
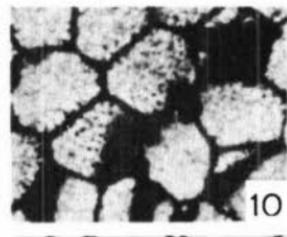
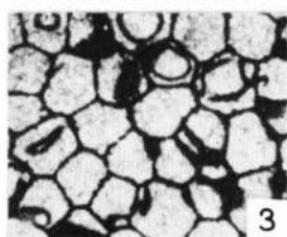
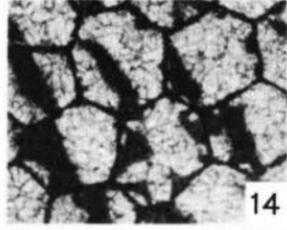
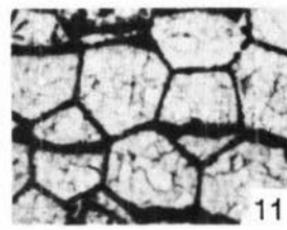
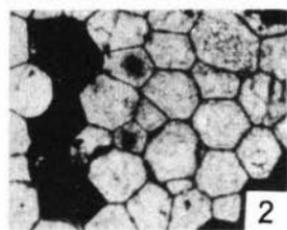
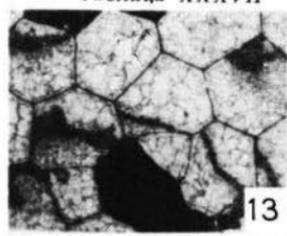
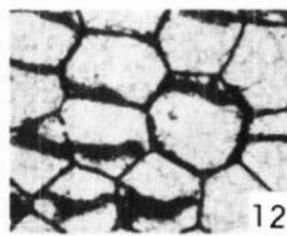
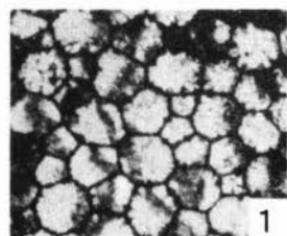


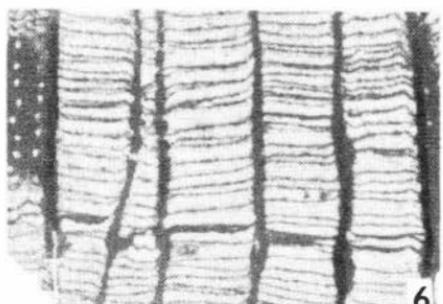
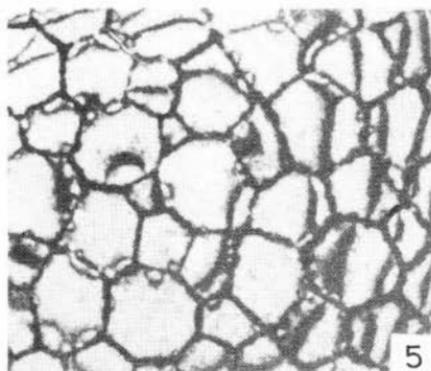
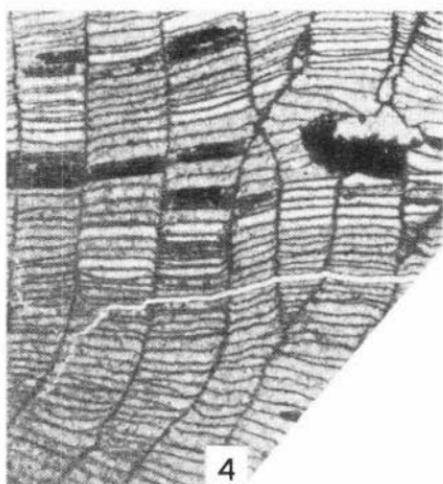
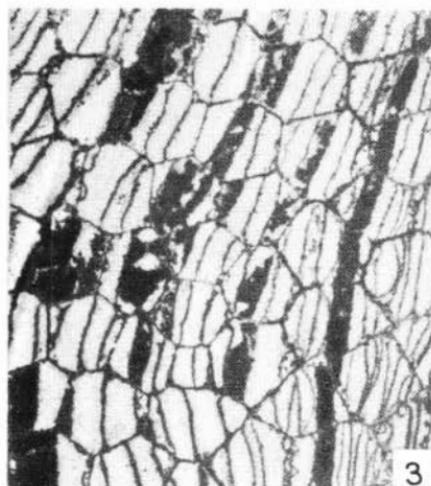
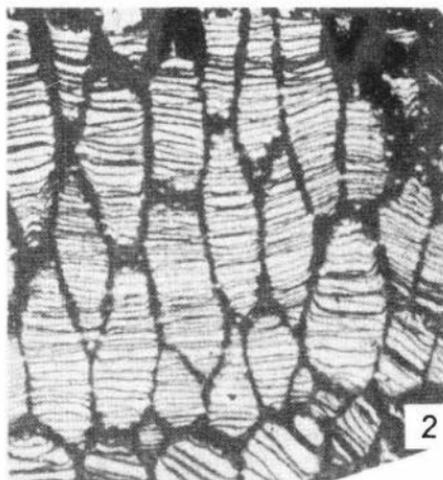
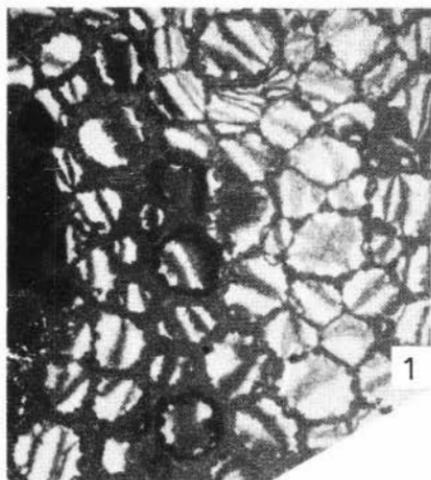












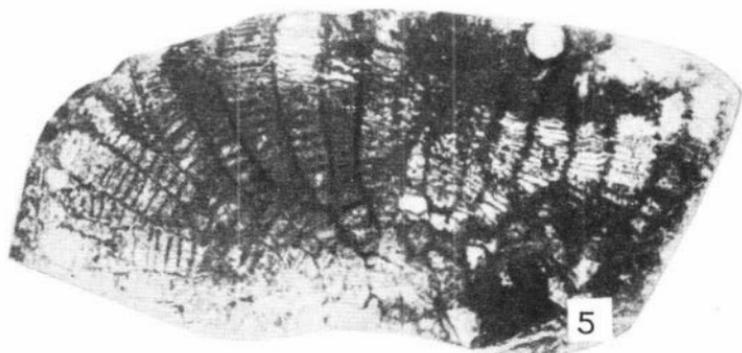
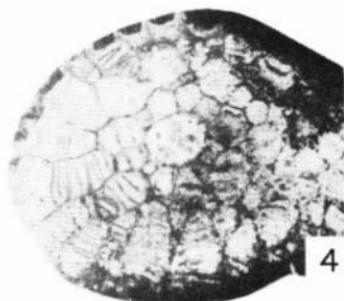
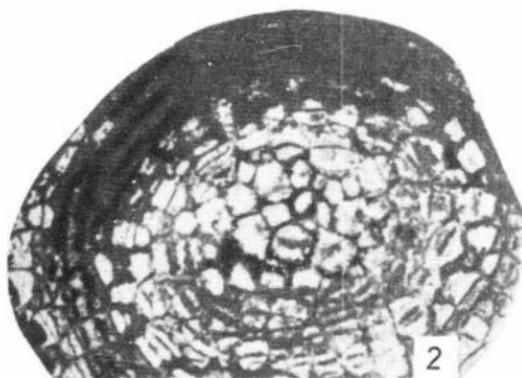
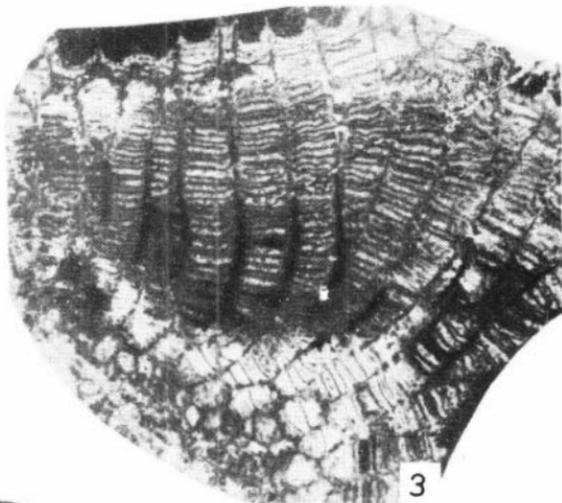
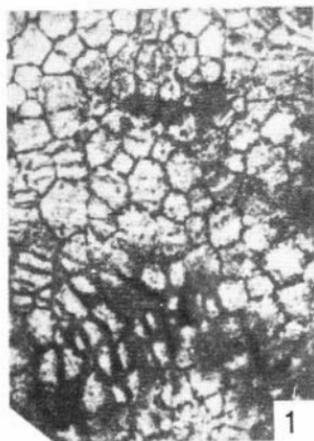


Таблица I

Фиг. 1. Сезонная изменчивость толщины стенки кораллитов, длины септальных шпиков и расстояний между дныщами в одной колонии *Paleofavosites* из слоев яани о.Сааремаа (по Б.С. Соколову, 1951). Темные зоны связаны с задержкой роста колонии, светлые - с быстрым ростом и усиленным вегетативным размножением.

Фиг. 2. Колония *Tuvalites hemisphericus* (Tchern.), растущая в условиях циклического осадконакопления.

Фиг. 3. Колония *Paleofavosites alveolaris* Goldf., растущая на мягком грунте с непрерывным циклом осадконакопления.

Таблица II

Непрерывная изменчивость диаметра кораллитов в пределах популяции *Favosites gothlandicus* Lam., происходящей из метровой пачки глинистых несколько комковатых известняков гринчукских слоев малиновецкого горизонта Подолии.

Показан вариационный ряд диаметра кораллитов через 0,1-0,2 мм, $\times 4$:
фиг. 1 - 1,3 мм, экз. Т-694-9; фиг. 2 - 1,5 мм, экз. Т-6928-17; фиг. 3 - 1,7 мм, экз. Т-694-26; фиг. 4 - 1,9 мм, экз. Т-699-13; фиг. 5 - 2,1 мм, экз. Т-698-7; фиг. 6 - 2,3 мм, экз. Т-694-18; фиг. 7 - 2,5 мм, экз. Т-965-2; фиг. 8 - 2,6 мм, экз. Т-696-25; фиг. 9 - 2,7 мм, экз. Т-6916-7; фиг. 10 - 2,9 мм, экз. Т-696-24; фиг. 11 - 3,1 мм, экз. Т-6914-21; фиг. 12 - 3,4 мм, экз. Т-696-19; фиг. 13 - 3,6 мм, экз. Т-696-13; фиг. 14 - 3,8 мм, экз. Т-695-11; фиг. 15 - 3,9 мм, экз. Т-6911-17.

Таблица III

Разные фенотипы *Favosites gothlandicus* в пределах одной стратиграфической популяции, происходящей из гринчукских слоев малиновецкого горизонта (метровый прослой глинистых, несколько комковатых известняков).

Фиг. 1 - экз. Т-694-18, $\times 4$, равномерно чередующиеся дныща по всему полипняку.

Фиг. 2 - экз. Т-695-14, $\times 4$, зонально разреженные дныща.

Фиг. 3 - экз. Т-6916-6, $\times 4$, зонально вогнутые дныща.

Фиг. 4 - экз. Т-6910-10, $\times 4$, слабо дифференцированные по величине кораллиты.

Фиг. 5 - экз. Т-691-6, $\times 10$, колония с периодически развивающейся септой в кораллитах, появление септы рассматривается как результат неполного деления кораллитов (признак появился, по-видимому, в результате мутации; колонии с наличием появляющейся септы рассматриваются в составе популяции как мутантные формы).

Фиг. 6 - экз. Т-6926-3, $\times 10$, стенка кораллитов утолщена (до 0,45 мм) по всему полипняку односезонного коралла.

Фиг. 7 - экз. Т-6920-8, $\times 10$, тонкостенный полипняк со слабым развитием тонких игловидных шипов.

Фиг. 8 - экз. Т-697-5, $\times 10$, полипняк с сильно дифференцированными кораллитами, часто развитыми длинными шипиками и несколько утолщенной стенкой.

Таблица IV

Ряд из семи колоний *Syringopora fascicularis* (L.), показывающий вариацию диаметра кораллитов в пределах одной популяции, $\times 4$. Река Днестр, правый берег, непосредственно выше с.Окопы, средняя часть обнажения. Силур, прждольский ярус, скальский горизонт, средняя часть рашковских слоев.

Модальные диаметры кораллитов.

Фиг. 1-2 - экз. ПТ-7235/11-6 - 1,0 мм.

Фиг. 3-4 - экз. ПТ-7235/11-7 - 1,1 мм.

Фиг. 5-6 - экз. ПТ-7235/11-23 - 1,3 мм.

Фиг. 7-8 - экз. ПТ-7235/11-19 - 1,6 мм.

Фиг. 9-10 - экз. ПТ-7235/11-10 - 1,8 мм.

Фиг. 11-12 - экз. ПТ-7235/11-28 - 2,0 мм.

Фиг. 13-14 - экз. ПТ-7235/11-21 - 2,3 мм.

Таблицы V, VI, VII

Фиг. 1-45. *Favosites gothlandicus* Lam., поперечные сечения, $\times 4$. Непрерывный вариационный ряд диаметра кораллитов, построенный через 0,1 - 0,3 мм максимального диаметра.

Все экземпляры происходят из верхов среднего - низов верхнего лландовери, обн. на р. Горбиячпин, правый берег, в 0,5 км ниже рч. Оленьего. Хранятся в музее Института геологии и геофизики СО АН СССР, колл. 442. Новосибирск. Измерения даны в миллиметрах.

Фиг. 1 - экз. Т-59217, Д (диаметр кораллитов) - 1,0, П (поперечник пор) - 0,19; фиг. 2 - экз. Т-59230-4, Д-1,2, П-0,15; фиг. 3 - экз. Т-59205, Д-1,3, П-0,16; фиг. 4 - экз. Т-59227-10, Д-1,4, П-0,18; фиг. 5 - экз. Т-59221-10, Д-1,6, П-0,12-0,30; фиг. 6 - экз. Т-59215-12, Д-1,7, П-0,18-0,22; фиг. 7 - экз. Т-59231-5, Д-1,8, П-0,15-0,22; фиг. 8 - экз. Т-59219-4, Д-1,9, П-0,15-0,21; фиг. 9 - экз. Т-59217-1, Д-2,0, П-0,10-0,16; фиг. 10 - экз. Т-59224-3, Д-2,1, П-0,22-0,32; фиг. 11 - экз. Т-59228-2, Д-2,2, П-0,18-0,22; фиг. 12 - экз. Т-59226-10, Д-2,3, П-0,16-0,22; фиг. 13 - экз. Т-59200-4, Д-2,4, П-0,18-0,26; фиг. 14 - экз. Т-59207-2, Д-2,5, П-0,22-0,27; фиг. 15 - экз. Т-59203-2, Д-2,7, П-0,21; фиг. 16 - экз. Т-59208-8, Д-2,9, П-0,18-0,28; фиг. 17 - экз. Т-59222-7, Д-3,0, П-0,12-0,15; фиг. 18 - экз. Т-59205-2, Д-3,1, П-0,22-0,27; фиг. 19 - экз. Т-59225-2, Д-3,2, П-0,22; фиг. 20 - экз. Т-59225-9, Д-3,3, П-0,22; фиг. 21 - экз. Т-59225-5, Д-3,4, П-0,22-0,27; фиг. 22 - экз. Т-59232-2, Д-3,5, П-0,30; фиг. 23 - экз. Т-59229, Д-3,6, поперечник пор не изучен; фиг. 24 - экз. Т-59227-7, Д-3,7, П-0,18-0,25; фиг. 25 - экз. Т-59218-5, Д-3,8, П-0,15-0,22; фиг. 26 - экз. Т-59206-2, Д-3,9, П-0,20-0,32; фиг. 27 - экз. Т-59228-1, Д-4,0, П-0,18-0,32; фиг. 28 - экз. Т-59222-2, Д-4,1, П-0,18-0,30; фиг. 29 - экз. Т-59225-8, Д-4,2, П-0,18; фиг. 30 - экз. Т-59220-4, Д-4,4, П-0,30; фиг. 31 - экз. Т-59231-1, Д-4,6, П-0,2; фиг. 32 - экз. Т-59223-9, Д-4,8, П-0,22-

0,30; фиг. 33 - экз. Т-59215-1, Д-5,0, П-0,22-0,30; фиг. 34 - экз. Т-59230-10, Д-5,3, П-0,30; фиг. 35 - экз. Т-59209-4, Д-5,6, П-0,45-0,65; фиг. 36 - экз. Т-59227-8, Д-5,8, П-0,37-0,45; фиг. 37 - экз. Т-59217-6, Д-6,0, П-0,55; фиг. 38 - экз. Т-59214-8, Д-6,2, П-0,48; фиг. 39 - экз. Т-59233-8, Д-6,4, поперечник пор не изучен; фиг. 40 - экз. Т-59270-15, Д-6,7, поперечник пор не изучен; фиг. 41 - экз. Т-59236-2, Д-7,2, П-0,30-0,37; фиг. 42 - экз. Т-59275-6, Д-7,5, поперечник пор не изучен; фиг. 43 - экз. Т-59234-2, Д-7,7, поперечник пор не изучен; фиг. 44 - экз. Т-59231-6, Д-8,0, поперечник пор не изучен; фиг. 45 - экз. Т-59275-6, Д-8,3, поперечник пор не изучен.

Таблица VIII

Favosites gothlandicus Lam.

Фиг. 1 - поперечное (прекрасно развиты многорядные цепочки кораллитов) и фиг. 2 - продольное сечения, обр. 224-11, × 4.

Фиг. 3 - продольное сечение, видно базальное почкование, обр. 226-13 × 4. Сибирская платформа, р. Горбиячин, верхнеландоверийские отложения.

Фиг. 4-5 - массивный полипник: 4 - поперечное сечение, × 4; 5 - продольное сечение, × 4. Сибирская платформа, р. Нижняя Чунку, верхнеландоверийские отложения (дается для сравнения с массивно-цепочечным полипником, изображенным на фиг. 1,2).

Таблица IX

Цепочечные *Favosites gothlandicus* Lam.

Фиг. 1 - внешний вид полипника сверху, обр. 226-13, × 1.

Фиг. 2 - внешний вид полипника сверху (× 1).

Фиг. 3 - поперечное сечение, × 4, обр. 225-14, цепочки построены из одного и двух рядов кораллитов.

Фиг. 4 - поперечное сечение, обр. 225-10, × 4, многорядные цепочки кораллитов расходятся в разные стороны от единого центра. Сибирская платформа, р. Горбиячин, верхнеландоверийские отложения.

Фиг. 5 - продольное сечение, видны хорошо развитые околопоровые валики, обр. 224-43, × 4.

Фиг. 6 - продольное сечение, обр. 224-45, × 4, группы кораллитов расходятся пучкообразно. Местонахождение и возраст те же.

Фиг. 7 - продольный разрез, обр. 226-1, × 4. Видно базальное почкование и расхождение ветвей. Местонахождение и возраст те же.

Таблица X

Favosites gothlandicus Lam.

Фиг. 1 - поперечное и фиг. 2 - продольное сечения, × 4. Сибирская платформа, р. Горбиячин, верхнеландоверийские отложения, обр. 226-1. На продольном разрезе хорошо видны поры и срастание двух цепочек.

Фиг. 3-6 - различные типы массивно-цепочечных колоний: 3 - поперечное, 4 - продольное сечения, обр. 226-15, × 4; 5 - поперечное, 6 - продольное сечения, обр. 224-61, × 4. Местонахождение и возраст те же.

Фиг. 7 - *Favosites* sp., поперечное сечение, × 4. Хорошо виден меандрирующий край колонии, построенный по типу массивно-цепочечных фавозитид. Северо-Восток СССР, Верхоянский хребет, лудловские отложения, обр. 901.

Таблица XI

Favosites (Favosites) gothlandicus mut. *septata* Tesakov.

Фиг. 1-2 - поперечный и продольный разрезы, $\times 4$, максимальный диаметр кораллитов 1,4 мм, хорошо видны септы наряду с шипами, экз. С-615с/2, р.Днестр, у с.Устье, коновские слои малиновецкого горизонта.

Фиг. 3-4 - поперечный и продольный разрезы, $\times 4$, максимальный диаметр кораллитов 2,5 мм, видны единичные септы наряду с шипами, экз. Т-65113-5, р.Смотрич у с.Цвиклевцы, коновские слои малиновецкого горизонта.

Фиг. 5 - поперечный разрез, $\times 4$, максимальный диаметр кораллитов 3,6 мм видны единичные септы, экз. Т-65177, р. Днестр, против с.Гринчук, сокольские слои малиновецкого горизонта.

Фиг. 6 - продольный разрез, $\times 4$, максимальный диаметр кораллитов 3,3 мм видна септа, экз. Т-67203-2, р.Збруч, с. Исаковцы, верхняя часть гринчукских слоев малиновецкого горизонта.

Фиг. 7-8 - косой и продольный разрезы, $\times 10$, максимальный диаметр 1,5 мм, септы многочисленные, экз. С-49118с, р. Днестр, у с.Устье, коновские слои малиновецкого горизонта.

Таблица XII

Favosites (Favosites) gothlandicus mut. *septata* Tesakov.

Фиг. 1 - поперечный разрез, $\times 10$, максимальный диаметр кораллитов 1,7 мм, короткие септы и (вверху) неполное деление септой двух взрослых кораллитов, экз. Н-6326а-2, р. Днестр у с.Малиновцы, сокольские слои малиновецкого горизонта.

Фиг. 2 - поперечный разрез, $\times 10$, максимальный диаметр кораллитов 2,6 мм, хорошо выражены длинные извилистые септы, экз. С-49160-1, р.Жванчик, у с. Рыхта, гринчукские слои малиновецкого горизонта.

Фиг. 3 - поперечный разрез, $\times 20$, ламеллярная структура стенки у экземпляра, имеющего септы и шипы, максимальный диаметр кораллитов 2,5 мм, экз. Н-6326а-3, р.Днестр, у с.Малиновцы, сокольские слои малиновецкого горизонта.

Фиг. 4 - продольный разрез, $\times 20$, ламеллярная структура стенки у экземпляра, имеющего септы и шипы, максимальный диаметр кораллитов 2,7 мм, экз. Т-67204-3, р. Збруч у с. Исаковцы, верхи гринчукских слоев малиновецкого горизонта.

Таблица XIII

Ряд продольных и поперечных сечений колоний из одного сообщества венлокских отложений р. Курейки, $\times 8$.

Фиг. 1-2 - экз. Т-64424-5, обладающий соединительными образованиями только в виде солений.

Фиг. 3-4 - экз. Т-64421-2, имеющий единичные солении, многочисленные угловые поры и редкие стенные.

Фиг. 5-6 - экз. Т-64423-2, имеющий многочисленные угловые и стенные поры.

Фиг. 7-8 - экз. Т-64424-2, обладающий многочисленными стенными и единичными угловыми порами.

Фиг. 9-10 - экз. Т-64425-1, только со стенными порами.

Таблица XIV

Количественный и качественный переход соединительных образований в пределах одной популяции от колоний только с солениями, через колонии с солениями, угловыми и стенными 309 порами к колониям только с угловыми и стенными порами.

Фиг. 1-2 - экз. 299-9, обладающий соединительными образованиями только в виде солений.

Фиг. 3-4 - экз. 299-5, преобладают солении, единичные угловые поры.

Фиг. 5-6 - экз. 299-7, преобладают угловые поры и солении, стенные поры одиночные.

Фиг. 7-8 - экз. 297-2, многочисленны угловые и стенные поры, солений нет. Все экземпляры, $\times 8$, происходят из венлокских отложений. Левый приток р. Омфутах, коралловые известняки мощностью 4 м.

Таблица XV

Ряд колоний, дополняющих сообщество, показан на табл. XIV.

Фиг. 1-2 - колония, имеющая только солении, экз. 297-9. Отличается от экз. 299-9 только меньшими размерами кораллитов.

Фиг. 3-4 - колония, обладающая угловыми и стенными порами, отличается от экз. 297-2 только меньшими размерами кораллитов.

Фиг. 5-6 - колония, обладающая редкими солениями, угловыми и стенными порами, отличается от экз. 299-7 только крупными размерами кораллитов и их полигональностью за счет редкости солений.

Фиг. 7-8 - колония, обладающая только стенными порами, отличается от экз. 304-3 только несколько более крупными кораллитами.

Таблица XVI

Фиг. 1-2 - популяция, представленная экземплярами, обладающими только солениями, экз. 296-3.

Фиг. 3-8 - популяция, включающая в свой состав экземпляры: с единичными солениями, многочисленными угловыми и с довольно частыми стенными порами (фиг. 3-4 - экз. 303-5); с единичными солениями, редкими угловыми и многочисленными стенными порами (фиг. 5-6 - экз. 303-2); только со стенными порами (фиг. 7-8 - экз. 304-3).

Фиг. 9-10 - популяция, включающая экземпляры только со стенными порами (экз. 293-1).

Таблица XVII

Cryptolichenaria miranda Sok. Показаны два крайних ряда изменчивости в пределах вида, от экземпляров с хорошо развитой стенкой и достаточно частыми днищами (фиг. 1-2, экз. 399, р. Мойеро) до экземпляров со слабо развитой стенкой и редкими днищами (фиг. 3-4, экз. 98-5; фиг. 5-6, экз. 98-6, р. Подкаменная Тунгуска).

Таблица XVIII

Desmidopora atveolaris Nicholson, р. Днестр, близ р. Мукши, дер. Мукша, сипур, венлокский ярус.

Фиг. 1 - внешняя поверхность полипняка, экз. № 38-5, $\times 4$.

- Фиг. 2 - поперечный разрез, экз. № 38-9.
Фиг. 3 - поперечный разрез, экз. № 38-6, × 10.
Фиг. 4-5 - поперечный и продольный разрезы, экз. № 38-5, × 10.

Таблица XIX

Syringolites kunthianus Lindström. Ряд поперечных срезов семи колоний, показывающих вариацию диаметра кораллитов у экземпляров, происходящих из демшинских слоев китайгородского горизонта, × 3. Максимальный диаметр кораллитов равен: фиг. 1 - 1,5 мм, экз. Т-573г, р.Тернава, левый берег под с.Китайгород; фиг. 2- 1,7 мм, экз. Т-65127-6, р.Днестр, правый берег под с.Грушевы; фиг. 3 - 1,9 мм, экз. Т-65124-12, фиг. 4 - 2,1 мм, экз. Т-65127-2, фиг. 5 - 2,3 мм, экз. Т-65124-16, местонахождение то же; фиг. 6 - 2,5 мм, экз. Т-5733-5, р.Тернава, левый берег под с.Китайгород; фиг. 7 - 4,0 мм, экз. Т-67209, местонахождение то же.

Таблица XX

Syringolites kunthianus Lindström. Продольные разрезы, × 3: фиг. 1 - экз Т-5731г, река Тернава, у с.Китайгород, демшинские слои китайгородского горизонта; фиг. 2 - экз. Т-65124-12, р. Днестр, у с.Грушевы, возраст тот же; фиг. 3 - экз. Т-5733-5, р.Тернава, у с.Китайгород, возраст тот же; фиг. 4 - экз. Т-67209, местонахождение и возраст те же; фиг. 5 - частые днища, экз. Т-65124-2, р.Днестр, у с.Грушевы, возраст тот же; фиг. 6 - разряженные днища, экз. Т-65124-5, местонахождение и возраст те же.

Таблица XXI

Billingsaria parva (Billings). Экземпляры, происходящие из кривоуцукского горизонта Сибирской платформы, р.Мойеро: фиг. 1-2 - обр. 716-1, фиг. 3-4 - обр. 716-2, × 4.

Фиг. 5-6, экземпляр из основания верхнего чези Канады: фиг. 5 - × 4,75; фиг. 6 - × 6,6 (по Okulich, 1936).

Фиг. 7-8 - экземпляры из известняков "Large Flat" Тасмании, × 1,8.

Таблица XXII

Tiverina vermiculata Sok. et Tes.

Фиг. 1-8 - иллюстрируют переход кустистых колоний в массивные, × 4.

Фиг. 1 - кустистая колония, поперечное сечение (диаметр кораллитов 0,8 мм), р. Белая.

Фиг. 2-4 - пучковато-кустистые колонии, продольные и поперечные сечения (диаметр кораллитов 0,7 мм, экз. 63-3), р.Серет у с. Янов.

Фиг. 5,6 - кустисто-компактная колония, поперечный и продольный разрезы (диаметр кораллитов 1,1 мм, экз. 50-12), р.Днестр в 0,45 км ниже Иване-Злоте.

Фиг. 7,8 - компактная колония, поперечный и продольный разрезы (диаметр кораллитов 1,1 мм, экз. 50-6), р. Днестр в 0,45 км ниже Ивано-Злоте.

Все экземпляры происходят из чортковского горизонта нижнего девона Подолки.

Таблица XXIII

Tiverina vermiculata Sok. et Tes. Ряд поперечных сечений полипняков, показывающий вариации размеров кораллитов, $\times 4$; фиг. 1 - 0,5 мм, экз. 309/48; фиг. 2 - 0,6 мм, экз. 294/397; фиг. 3 - 0,7 мм, экз. 294/398; фиг. 4 - 0,8 мм, экз. 294/345; фиг. 5 - 0,9 мм, экз. 294/400; фиг. 6 - 1,0 мм, экз. 294/437; фиг. 7 - 1,1 мм, экз. 183/266; фиг. 8 - 1,2 мм, экз. 158/266; фиг. 9 - 1,3 мм, экз. 294/350; фиг. 10 - 1,4 мм, экз. 294/440; фиг. 11 - 1,5 мм, экз. 294/414; фиг. 12 - 1,6 мм, экз. 99/266; фиг. 13 - 1,7 мм, экз. 294/412; фиг. 14 - 1,8 мм, экз. 294/467. Фиг. 15, $\times 10$. Хорошо видны шипики, экз. 294/347.

Все экземпляры происходят из чортковского горизонта нижнего девона Подолии,

Таблица XXIV

Thecia minor Rominger.

Фиг. 1-4 - популяция А из верхней части демшинских слоев Подолии, $\times 4$: фиг. 1-2 - экземпляры с утолщенными скелетными элементами по всему полипняку; фиг. 3-4 - экземпляры с зонально утолщенными скелетными элементами.

Фиг. 5-6 - популяция Б из средней части марьяневских слоев, экземпляры с тонкими скелетными элементами и редким небольшим утолщением скелета, зонально.

Таблица XXV

Thecia minor Rominger.

Фиг. 1-2, популяция Б, $\times 4$:

Фиг. 1 - вариация диаметра кораллитов в одной колонии на разных участках, слева диаметр кораллитов до 2,3 мм, справа - только до 1,0 мм, экз. Т-7018-1; фиг. 2 - разная толщина скелетных элементов в пределах одного полипняка, слева толстые, как у *Thecia minor* в узком смысле, и справа тонкие, как у *Thecia "podolica"*, экз. Т-7037-2.

Фиг. 3-4, популяция В - экземпляры с развитием шиповатых септ, экз. Т-7052-1, поперечный и продольный разрезы.

Таблица XXVI

Multisolenia tortuosa Fritz. Поперечные сечения, $\times 6$.

Непрерывный ряд изменчивости по диаметру кораллитов: фиг. 1 - 0,25 мм, экз. Т-5931-4, р. Летняя, среднее течение; фиг. 2 - 0,30 мм, экз. Т-5994-3, р. Нижняя Тунгуска у устья р. Летней; фиг. 3 - 0,40 мм, экз. Т-59215-10; фиг. 4 - 0,50 мм, экз. Т-59213-9; фиг. 5 - 0,60 мм, экз. Т-59223-2; фиг. 6 - 0,65 мм, экз. Т-59216-3; фиг. 7 - 0,70 мм, экз. Т-59215-4; фиг. 8 - 0,80 мм, экз. Т-59218-4; фиг. 9 - 0,90 мм, экз. Т-59227-9; фиг. 10 - 1,00 мм, экз. Т-59222-8; фиг. 11 - 1,10 мм, экз. Т-59198-3; фиг. 12 - 1,2 мм, экз. Т-59226-6.

Все экземпляры происходят с р. Горбиячин, Силур, лландовери.

Таблица XXVII

Multisolenia tortuosa Fritz. Продольные сечения, $\times 6$.

Непрерывный ряд изменчивости по диаметру кораллитов: фиг. 1 - 0,25 мм, экз. Т-5931; фиг. 2 - 0,30 мм, экз. Т-5994-3; фиг. 3 - 0,40 мм, экз.

Т-59215-10; фиг. 4 - 0,50 мм, экз. Т-59213-9; фиг. 5 - 0,60 мм, экз. Т-59223-2; фиг. 6 - 0,65 мм, экз. Т-59216; фиг. 7 - 0,70 мм, экз. Т-59215-4; фиг. 8 - 0,80 мм, экз. Т-59218-4; фиг. 9 - 0,90 мм, экз. Т-59227-9; фиг. 10 - 1,00 мм, экз. Т-59222-8.

Таблица XXVIII

Multisolenia tortuosa Fritz. Ряд изменчивости кораллитов по их очертанию, связанный с распределением солений и их количеством, $\times 6$.

Фиг. 1-2 - экз. Т-59231-2, кораллиты округло-полигональные, слабо меандрирующие. Солении редкие на разных уровнях в одном кораллите.

Фиг. 3-4 - экз. Т-59221-3, кораллиты, меандрирующие линейно, солении расположены на одном уровне в противоположных углах кораллита.

Фиг. 5-6 - экз. Т-59281-32, кораллиты, меандрирующие в разных направлениях, солении расположены на одном уровне незакономерно по 2-3 солении на один кораллит.

Фиг. 7-8 - экз. Т-59281-6, очертание кораллитов в узких местах, не содержащих солений (пережимы), круглое. В широких местах, т.е. на уровне развития солений, кораллиты становятся полигональными со стенками, утолщенными внутри кораллитов, благодаря чему в поперечных сечениях наблюдаются меандрирующие кораллиты и среди них круглые кораллиты; солении расположены на одном уровне во всех кораллитах (в сруб) по четыре в каждом кораллите.

Экземпляры происходят с рек Омнутах и Горбиячин, верхи верхнего лландовери.

Таблица XXIX

Multisolenia tortuosa Fritz, поперечные сечения, $\times 6$. Непрерывный ряд изменчивости по диаметру кораллитов от диаметра 1,3 мм:

фиг. 1 - 1,3 мм, экз. Т-66254-1; фиг. 2 - 1,4 мм, экз. Т-66254-3; фиг. 3 - 1,5 мм, экз. Т-66252-18; фиг. 4 - 1,6 мм, экз. Т-6680-24; фиг. 5 - 1,7 мм, экз. Т-660254-1; фиг. 6 - 1,9 мм, экз. Т-66252-12; фиг. 7 - 2,0 мм, экз. Т-66253-9; фиг. 8 - 2,1 мм, экз. Т-66253-7; фиг. 9 - 2,3 мм, экз. Т-66253-3.

Все экземпляры происходят с р. Виллой из лландоверийских отложений.

Таблица XXX

Multisolenia tortuosa Fritz. Продольные сечения, $\times 6$. Непрерывный ряд изменчивости по диаметру кораллитов от 1,3 мм.

Все экземпляры происходят с р. Виллой из лландоверийских отложений. Поперечник сечения и нумерация образцов дана соответственно на табл. XXIX.

Таблица XXXI

Вариационный ряд по диаметру кораллитов у *Multisolenia tortuosa* в лландоверийском местонахождении Моркокинского района Сибирской платформы, $\times 6$. Фиг. 1-2 - диаметр кораллитов 0,4 мм, поперечник пор 0,18 мм, экз. Т-6379-1; фиг. 3-4 - диаметр кораллитов 1,1 мм и поперечник пор 0,27 мм, экз. Т-6330-1; фиг. 5-6 - диаметр кораллитов 1,7 мм, поперечник пор 0,30 мм, экз. Т-63206-16; фиг. 7-8 - диаметр кораллитов 2,3 мм, поперечник пор 0,33 мм, экз. Т-63221-12.

Таблица XXXII

Multisolenia tortuosa Fritz, ×6.

Популяция, происходящая из венлокского биострома междуручья Оленек-Моркока. Ряд колоний по диаметру кораллитов от 0,5 мм до 1,4 мм.

Фиг. 1-2 - диаметр кораллитов 0,5 мм, поперечник пор 0,18 мм, экз. Т-6334-12.

Фиг. 3-4 - диаметр кораллитов 0,8 мм, поперечник пор 0,30 мм, хорошо развиты септальные образования в виде шипиков, экз. Т-6387-17.

Фиг. 5-6 - диаметр кораллитов 0,8 мм, поперечник пор 0,25 мм, септальные образования практически отсутствуют, экз. Т-6387-15.

Фиг. 7-8 - диаметр кораллитов 1,1 мм, поперечник пор 0,45 мм, экз. Т-634-4.

Фиг. 9-10 - диаметр кораллитов 1,4 мм, поперечник пор 0,5 мм, экз. Т-6336-1.

Таблица XXXIII

Multisolenia tortuosa Fritz, ×6.

Непрерывный ряд изменчивости по диаметру кораллитов в популяции, происходящей из венлокских отложений р.Курейки. Фиг. 1-2 - 0,4 мм, экз. Т-64420-7; фиг. 3-4 - 0,7 мм, экз. Т-64427-2; фиг. 5-6 - 0,9 мм, экз. Т-64416-2; фиг. 7-8 - 1,1 мм, экз. Т-64419-2; фиг. 9-10 - 1,4 мм, экз. Т-64420-2.

Таблица XXXIV

Favosites (Favosites) gothlandicus Lamarck.

Фиг. 1-2 - поперечный и продольный разрезы, ×4, максимальный диаметр кораллитов 3,2 мм, экз. Т-65124-6, р.Днестр, у с.Грушевы, демшинские слои китайгородского горизонта.

Фиг. 3-4 - поперечный и продольный разрезы, ×4, максимальный диаметр кораллитов 3,5 мм, экз. Т-5733-1, р.Тернава, у с. Китайгород, возраст тот же.

Таблица XXXV

Favosites (Favosites) gothlandicus Lamarck, ×4.

Вариация максимального диаметра кораллитов у разных колоний из коновских слоев малиновецкого горизонта. Максимальный диаметр кораллитов равен: фиг. 1 - 1,0 мм, экз. Ст-61678-3; фиг. 2 - 1,1 мм, экз. Т-65143-1; фиг. 3 - 1,2 мм, экз. Т-65131-2; фиг. 4 - 1,3 мм, экз. Н-6325а; фиг. 5 - 1,4 мм, экз. Т-65131-1; фиг. 6 - 1,5 мм, экз. Т-65137-2; фиг. 7 - 1,7 мм, экз. Ст-61261-1; фиг. 8 - 1,9 мм, экз. Т-5734а-33; фиг. 9 - 2,0 мм, экз. Т-65141-9; фиг. 10 - 2,2 мм, экз. Т-5734а-20; фиг. 11 - 2,3 мм, экз. Т-5736-7; фиг. 12 - 2,5 мм, экз. Т-5734а-18; фиг. 13 - 2,6 мм, экз. С-49125а; фиг. 14 - 2,7 мм, экз. Н-6321а-4; фиг. 15 - 2,8 мм, экз. Т-5734а-35; фиг. 16 - 2,9 мм, экз. С-49108/2; фиг. 17 - 3,0 мм, экз. С-6337а; фиг. 18 - 3,2 мм, экз. С-49120-1.

Таблица XXXVI

Favosites (Favosites) gothlandicus Lamarck, ×4.

Вариационный ряд, показывающий изменение диаметра кораллитов у экземпляров, происходящих из рашковских слоев скальского горизонта. Мак-

симальный диаметр кораллитов равен: фиг. 1 - 1,2 мм, экз. Н-63426-1; фиг. 2 - 1,3 мм, экз. Н-6342а-1; фиг. 3 - 1,4 мм, экз. С-49188/10; фиг. 4 - 1,5 мм, экз. С-49188/3; фиг. 5 - 1,6 мм, экз. С-49189/3; фиг. 6 - 1,7 мм, экз. Н-6435/32-1; фиг. 7 - 1,8 мм, экз. Н-6435/10-17; фиг. 8 - 1,9 мм, экз. Н-6342-4; фиг. 9 - 2,0 мм, экз. С-49151/4; фиг. 10 - 2,1 мм, экз. Т-65188-8; фиг. 11 - 2,2 мм, экз. Н-6435/10-1; фиг. 12 - 2,3 мм, экз. Т-65186а-3; фиг. 13 - 2,4 мм, экз. Н-6538-6-2; фиг. 14 - 2,5 мм, экз. Н-6438в-6; фиг. 15 - 2,8 мм, экз. Т-65159-1.

Таблица XXXVII

Favosites (Favosites) gothlandicus Lamarck, × 4.

Вариационный ряд, показывающий изменение диаметра кораллитов у экземпляров, происходящих из дзвенигородских слоев скальского горизонта. Максимальный диаметр кораллитов равен: фиг. 1 - 2,0 мм, экз. Т-6731-2; фиг. 2 - 2,2 мм, экз. Т-67220-1; фиг. 3 - 2,3 мм, экз. Н-6346д-1; фиг. 4 - 2,5 мм, экз. Т-67036-14; фиг. 5 - 2,7 мм, экз. Т-67220-4; фиг. 6 - 2,8 мм, экз. Т-67219-12; фиг. 7 - 3,0 мм, экз. Т-6533-2; фиг. 8 - 3,1 мм, экз. Т-67219-1; фиг. 9 - 3,2 мм, экз. Т-67220-2; фиг. 10 - 3,3 мм, экз. Т-67220-1а; фиг. 11 - 3,4 мм, экз. Т-67220-12; фиг. 12 - 3,5 мм, экз. Т-67220-10; фиг. 13 - 3,6 мм, экз. Т-67219-19; фиг. 14 - 3,7 мм, экз. Т-67036; фиг. 15 - 3,8 мм, экз. Т-67219-27; фиг. 16 - 3,9 мм, экз. Т-67036-12; фиг. 17 - 4,0 мм, экз. Т-6526-3; фиг. 18 - 4,1 мм, экз. Т-67036-15.

Таблица XXXVIII

Favosites gothlandicus moyeroensis Sok. et Tes., × 4.

Фиг. 1-2 - поперечный и продольный разрезы, обр. 68, р. Мойеро, венлок, экземпляр с сильно утолщенными стенками; фиг. 3-4 - поперечный и продольный разрезы, обр. 77-2, р. Летняя, венлок; фиг. 5-6 - поперечный и продольный разрезы, обр. 122-1, Урал, венлок (по Чехович, 1965).

Таблица XXXIX

Favosites gothlandicus socialis Sok. et Tes., × 4.

Фиг. 1-3 - поперечные и продольный разрезы, обр. 166/1; фиг. 4-5 - поперечный и продольный разрезы, обр. 166/5, Бассейн р. Кольмы, р. Тирехтях, низы девона.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
--------------------	---

Глава первая

ОБЩЕЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ	6
------------------------------------	---

1. Зависимость трактовки объема вида табулят от принимаемой концепции вида, исходного материала и методов его изучения	-
2. О типах и уровнях организации органического мира в связи с познанием табулят	8
2.1. Биологические подразделения (таксоны)	12
2.2. Биологические объединения (сообщества)	27
2.3. Биогеологические объединения (экосистемы)	36
2.4. Геотемы	43

Глава вторая

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ ТАБУЛЯТ, ИХ УСТАНОВЛЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ (ВНУТРИВИДОВЫЕ КАТЕГОРИИ)	45
---	----

1. Колония (изменчивость, время существования)	46
2. Популяционные поколение и население (изменчивость, время существования)	56
3. Популяция	59
3.1. Временные и латеральные границы (основатели, миграция)	67
3.2. Распределение колоний и типы поселений в зависимости от жизненных форм	82
3.3. Признаки (качественные, количественные, мерические, относительные), их изменчивость и корреляционные связи	83
3.4. Факторы, понижающие и повышающие наследственную изменчивость	92
3.5. Экологическая пластичность (цепочечные фавозитиды, зависимость дифференциации кораллитов от среды обитания)	95
3.6. Микроэволюция (мутанты, микроэволюционные преобразования)	101
4. Популярии, подвиды, клинальная и волновая изменчивость	110

Глава третья

ОБЪЕМ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ВИДОВ ТАБУЛЯТ	119
---	-----

1. Виды, кратковременно существовавшие в пределах одного бассейна (на примере <i>Cryptolichenaria miranda</i>)	-
---	---

2. Виды, кратковременно существовавшие в пределах нескольких бассейнов (на примере <i>Desmidopora alveolaris</i> , <i>Syringolites kunthianus</i>)	123
3. Виды, кратковременно существовавшие в пределах многих бассейнов (на примере <i>Billingsaria parva</i>)	128
4. Виды, продолжительно непрерывно существовавшие в одном бассейне и кратковременно — в смежных бассейнах (на примере <i>Tiverina vermiculata</i>)	130
5. Виды, продолжительно, но прерывисто существовавшие в одном и смежных бассейнах (на примере <i>Thecia minor</i>)	137
6. Виды, продолжительно и непрерывно существовавшие в пределах многих бассейнов (на примере <i>Multisolenia tortuosa</i>)	143
7. Виды, очень продолжительно существовавшие в пределах многих бассейнов (на примере <i>Favosites gothlandicus</i>)	151

Глава четвертая

МЕСТО ТАБУЛЯТ В БИОЛОГИЧЕСКИХ И БИОГЕОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕДИНЕНИЯХ И ИХ РОЛЬ В СТРАТИГРАФИИ	162
1. Табуляты как компонент биологических и биогеологических объединений	—
2. Стратиграфическое значение табулят как компонента биологических и биогеологических объединений	181
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	184
ЛИТЕРАТУРА	189
ФОТОТАБЛИЦЫ	207

CONTENTS

INTRODUCTION	3
Chapter first	
THE PRESENT DAY STATE OF THE PROBLEM	6
1. The dependence of width of variation in tabulate species upon species conception that one takes, original material and methods to study it	-
2. Organization types and levels in organic world in terms of study the tabulates	8
2.1. Taxa	12
2.2. Assemblages	27
2.3. Ecosystems	36
2.4. Geothema	43
Chapter second	
TABULATE TAXA, THEIR RECOGNITION AND VARIABILITY (INTRASPECIFIC CATEGORIES)	45
1. Colony (variability, the time of existence)	46
2. Populational generation and inhabitants (variability, the time of existence)	56
3. Population	59
3.1. Temporal and lateral boundaries (ancestors, migration)	67
3.2. Colonies distribution and types of inhabitants depending upon life forms	82
3.3. Features (qualitative, quantitative, countable, relative), their variation and correlational relations	83
3.4. Factors which decrease and increase inheritable variability	92
3.5. Ecologic plasticity (chained Favositids, the dependence of coralites differentiation upon the environment)	95
3.6. Microevolution (mutants, microevolutional reconstitutions)	101
4. Popularia, subspecies, clinal and wave variability	110
Chapter third	
VARIATION WIDTH, OCCURRENCE AND STRATIGRAPHIC VALUE OF TABULATE SPECIES	119
1. Species of short time existence in the limit of one basin (Cryptolichena as an example)	-
2. Species of short time existence in the limit of some basins (Desmidopora alveolaris, Syringolites kunthianus as the examples)	123
3. Species of short time existence in the limit of many basins (Billingaria parva as an example)	128

4. Species of long time, continuous existance within the framework of one basin and of short time existance in contiguous basins (<i>Tiverina vermiculata</i> as an example)	130
5. Species of long time but intermittent existance within the framework of one and contiguous basins (<i>Thecia minor</i> as an example)	137
6. Species of long time and continuous existance within the framework of many besins (<i>Multisolenia tortuosa</i> as an example)	143
7. Species of very long time existance within the framework of many basins (<i>Favosites gothlandicus</i> as an example)	151

Chapter fourth

TABULATE PLACE IN BIOLOGIC AND BIOGEOLOGIC ASSEMBLAGES AND THEIR SIGNIFICANCE IN STRATIGRAPHY	162
1. Tabulates as the component of biologic and biogeologic units	—
2. Stratigraphic significance of the tabulates as the component of biologic and biogeologic units	181
CONCLUSIONS	184
REFERENCE	189
PLATES	207

Юрий Иванович Т е с а к о в

**ТАБУЛЯТЫ
ПОПУЛЯЦИОННЫЙ, БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ
И БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ**

*Утверждено к печати
Институтом геологии и геофизики
Сибирского отделения
Академии наук СССР*

Труды, вып. 409

Редактор *К.А. Ермакова*
Редактор издательства *А.В. Гамаюнова*
Художественный редактор *А.Н. Жданов*
Технические редакторы *Н.М. Бурова,*
Н.Н. Копнина

ИБ № 7351

Подписано к печати 16.08.78. Т – 08597
Усл. печ. л. 16,26 + 0,1 вкл. Уч.-изд.л. 19,6
Формат 60 x 90 1/16. Бумага офсетная № 1
Тираж 700 экз. Тип. зак. 366.
Цена 2 р. 90 к.

Книга издана офсетным способом

Издательство "Наука", 117485,
Москва, В-485, Профсоюзная ул., 94^а
Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука", 199034,
Ленинград, В-34, 9-я линия, 12