

- Glazek J., Marcinowski R., Wierzbowski A. Lower Cenoman trace fossils and transgressive deposits in the Cracov Upland // *Acta geol. Pol.*— 1971.— V. 21, N 3.— P. 433—447.
- Jackson J. B. Biological determinants of present and past sessile animal distributions // *Biotic Interact. Recent and Fossil Benthic Commun.*— N. Y., 1983.— P. 39—120.
- Mistiaen B., Poncet J. Stromatolithes, serpulides et Trypanopora (Vers?) associates dans de petits biohermes givetiens du Boulonnais (France) // *Palaeogeograph., Palaeoclimatol., Palaeocol.*— 1983.— V. 41, N 1-2.— P. 125—138.
- Kielan-Jaworowska Z. Polychaete Jaw apparatuses from the ordovician and silurian of Poland and a comparison with modern forms // *Paleontol. Polon.*— 1966.— N 16.— P. 1—152.
- Taugourdeau P. La place des Scolecodontes disperses (Annelides) dans le peuplement des mers au Paleozoique // *Bull. Mus. nat. hist. natur.*— 1983.— C5, N 2.— P. 205—212.
- Woodin S. A. Biotic interactions in recent marine sedimentary environments // *Biotic Interact. Recent and Fossil Benthic Commun.*— N. Y., 1983.— P. 3—38.

Р. Т. ГРАЦИАНОВА

УРОВНИ ОБИТАНИЯ БРАХИПОД ПО ОТНОШЕНИЮ К ДНУ БАСЕЙНА

В истории изучения брахиопод два последние десятилетия были временем интенсивного исследования их экологии и географического распространения как на ископаемом, так и на современном материале, причем экологические условия ныне живущих брахиопод изучались не только в естественных бассейнах, но и экспериментально. Полученные новые данные опубликованы в многочисленных статьях и монографиях. Анализ этих материалов показывает, что на их основе уже могут быть сделаны некоторые принципиально важные обобщения.

Предыдущие исследования выявили несомненную зависимость состава брахиопод от глубины их обитания (в общем случае), от характера субстрата и течений, а также от типа седиментации и климатической зональности. Представители одних и тех же таксонов, вплоть до вида, приспособляясь к жизни на разных субстратах, демонстрируют различные признаки адаптивной изменчивости морфологии раковин. В последние годы накапливается все больше и больше данных о том, что брахиоподы активно осваивали не только разные субстраты, но и разные батиметрические уровни по отношению к дну бассейна.

В предлагаемой статье представлен синтез наблюдений многих специалистов, дополненных материалами автора по девонским брахиоподам, и делаются выводы об образе жизни брахиопод и функционально-экологических особенностях морфологии их раковин в зависимости от субстрата и уровней обитания в бассейне. Обобщенные данные побуждали автора провести дальнейшее совершенствование экологической классификации брахиопод по образу жизни. В предлагаемой схеме такой классификации (см. таблицу), кроме традиционного статуса инфузного и эпифаузного неподвижного бентоса, брахиоподы получают для определенных своих групп статусы квазиниофаунного и семиниофаунного бентоса, супербентоса (новый термин и понятие вводятся здесь), а также псевдопланктона и псевдонектона.

Для общих экологических характеристик используется терминология, рекомендованная Р. Вестом [West, 1977], а для брахиопод — терминология, разработанная Н. Н. Яковлевым [1907, 1908, 1952], Е. А. Ивановой [1947, 1949, 1958, 1962, 1981], Т. Г. Сарычевой [1949, 1970], Т. Н. Бельской [1960], В. П. Макридиным [1952, 1964] и др.

Обзор многочисленных публикаций по экологии неподвижного бентоса здесь едва ли необходим. Те же работы, в которых имеется материал, непосредственно касающийся темы статьи, будут комментироваться в процессе изложения.

Экологическая классификация брахиопод (по уровням обитания в бассейне)

Экологическая группа фауны	Экологические типы и подтипы брахиопод		Образ жизни	Уровень обитания в бассейне	Примеры
	Тип	Подтип			
Псевдонектон	Псевдонектонные		Прикрепленные и прирастающие к nektonу	Вся толща воды	Некоторые Trematidae, Orbiculoidea
	Псевдопланктонные	Прикрепленные ножкой Прикрепленные нитями мантии или щупами	Прикрепленные к планктону (водоросли типа Sargassum и др.)	Приповерхностные слои воды	Некоторые мелкие Rhynchonellida, Plicatoplitacea; предположительно Ambocoelidae и некоторые Lingulacea, Acrotretacea, Trematidae
Супербентос	Супербентосные	Супербентосные прикрепленные	Прикрепленные и прирастающие к высокому бентосу: ветвистым кораллам и мшанкам, криноидеям, водорослям и др.	Десятки сантиметров (до 150) выше дна	Некоторые мелкие Acrotretacea, Orthida, Chonetidina, Productidina, Rhynchonellida; предположительно Ambocoelia
		Супербентосные прирастающие			Еосонлиды; некоторые мелкие Productidina
		Ограниченно подвижные	Свободнолежащие и реактивно плавающие вблизи дна	Придонные слои воды	Некоторые мелкие Plectambonitacea, Strophomenacea, Chonetacea со слабо выгнутой раковинной
Бентос	Неподвижный	Якорные *	Прикрепленные	Морское дно	Представители всех семейств, соответствующие экологическим типам и подтипам
		Свободнолежащие *	Свободнолежащие		
		Прирастающие	Прирастающие		
		Прирастающие раковинной и щупами	Прирастающие		

Семинифауны	Семинифауны	«Хлопающие» камни	Погруженные в осадок	Уровень раздела «тонный осадок — вода»	Многие Strophomenida; Camerisma, Tropidoleptus
Квазинифауны	Квазинифауны	С подвижной ножкой	С длинным шлейфом	Верхние слои донного осадка	Некоторые Magadinae Некоторые Strophomenidina; Gasconsia

Бентос	Прирастающие		Прирастающие рако- виной		Прирастающие	
	Семинифауный	Семинифауные	«Хлопающие» створ- кам	С подвижной нож- кой	Погруженные в осадок	Уровень раздела «донный осадок — вода»
	Квазинифау- ный	Квазинифау- ные	С длинным шлейфом	С плефами и иглами	Погруженные в осадок	Верхние слои дон- ного осадка
	Инфауный	Зарывающиеся*	С конической брюш- ной створкой			
					Зарывающиеся	
						Многие Strophomenida; Camerisma, Tropidoleptus
						Некоторые Magadinae
						Некоторые Strophomenidina; Gas- consia
						Многие Productidina
						Некоторые Acrotretinae
						Lingulacea

Примечание. Типы и подтипы, выделенные и названные Е. А. Ивановой [1962], помечены звездочкой.

Система представлений об образе жизни брахиопод общезвестна. Это в основном эпифауные организмы, относящиеся к неподвижному (сидячему) бентосу, и лишь некоторые беззамковые (большинство представителей семейства Lingulidae) являются инфауными. В основу экологической классификации брахиопод Е. А. Ивановой [1962] положен образ их жизни и отношение к субстрату. Эта классификация включает экологические типы якорных, свободнолежащих, прирастающих и зарывающихся брахиопод. Каждый экологический тип делится на подтипы, представленные брахиоподами со специфическими приспособлениями к тем или иным условиям обитания. Так, в экологический тип свободнолежащих брахиопод Е. А. Ивановой входят подтипы: с утяжеленной раковиной; с широкой обычно уплощенной вогнуто-выпуклой раковиной; с раковиной, имеющей понтонные приспособления. Тип якорных делится на подтипы: основной; опорный; усложненный. Представители всех известных отрядов брахиопод могут быть, на первый взгляд, легко распределены между названными экологическими типами и подтипами. Однако Е. А. Иванова [1958, с. 101] отметила трудность восстановления образа жизни ряда видов (например, *Chonetes carboniferus* Keyserling и *Streptorhynchus mjatschkovenski* Sokolskaja), для которых определить экологический тип по разработанной ею классификации оказалось невозможным. Она приводит данные о широкой фациальной приуроченности названных видов и их значительной внутривидовой изменчивости.

В теоретической части цитируемой работы Е. А. Ивановой [1958, с. 249] на материале по среднему и верхнему карбону Московской синеклизы сделано заключение, что в процессе расселения вида его приспособленность к разным экологическим условиям может несколько меняться в сторону расширения. Это ведет к переходу вида в другие ниши местообитания, в другие зоны моря. Данное заключение относится к собственно бентосу и его расселению по дну бассейна латерально. Но в процессе специальных

исследований по ауто- и синэкологии брахиопод было подчеркнуто, что эти организмы из толщи воды извлекают пищу, представленную тонкими взвешями, агрегатами бактериальных клеток и молекулами растворенного органического вещества [McCammon, 1969; Зезина, 1976]. Иначе говоря, брахиоподы не имеют прямой трофической связи с дном бассейна. Поэтому некоторые, в частности палеозойские, их представители могли осваивать свободные ниши, расселяясь в другие зоны моря не только латерально, но и по вертикали. Поскольку при этом принципиальных изменений в типе питания и характере прикрепления особей не происходило, в общем случае на разных уровнях в толще воды и осадка могли обитать представители одних и тех же видов. Но чаще, конечно, переход к обитанию на другом батиметрическом уровне по отношению к дну бассейна совершался не так быстро и в процессе адаптации выживали лишь те иммигранты, у которых в той или иной степени менялась в сторону приспособления к новому образу жизни морфология тела и раковины. В результате на новом уровне в качестве постоянных обитателей оставались представители разных видов, хорошо адаптированные к условиям среды, характерным для данной экологической ниши. Все они являются жизненными формами этого уровня.

За основу введения экологических типов брахиопод, дополнительных к установленным ранее, взят образ их жизни на соответствующих уровнях в воде бассейна, а также в мягком осадке. В каждом из этих случаев представители разных семейств имели свойственные им особенности и особенности морфологии раковины, отражающие именно их способ адаптации к определенным, по общему варьированию условиям среды. Эти особенности принимались во внимание при выделении экологических подтипов. Рассмотрение экологических типов и подтипов брахиопод дается ниже в последовательности уровней их обитания от верхних слоев осадка на дне бассейна к поверхности воды (см. таблицу).

ЗАРЫВАЮЩИЕСЯ БРАХИОПОДЫ

Этот экологический тип представлен только беззамковыми надсемейства *Lingulacea*, уровень обитания — верхние слои донного осадка, образ жизни — в порках, которые они роют с помощью ноги * в песчаном грунте. Инфаунные брахиоподы, известные с кембрия доныне, изучались многими исследователями [Rudwick, 1970; Paine, 1970; Каньгин, Ядрешкина, 1977; Emig, Le Loeuff, 1977; Plaziat et al., 1978; и др.]. Они довольно толерантны к температуре воды, переносят небольшие колебания солености, но избирательно относятся к субстрату, предпочитая хорошо сортированный тонкий песок. Зарывающиеся лингулацены распространены как в приливно-отливной зоне бассейна, так и в более глубоких его частях с оптимумом в инфралиторали глубиной около 100 м [Paine, 1970]. Своеобразную попытку обитания на жестком субстрате сделали лингулы, поселившиеся на колониальных кораллах *Heliolites* в позднем силуре Готланд и Уэльса [Newall, 1970; Richard, Dyson-Cobb, 1976]. Описанные цитированными авторами факты разобраны географически и поэтому оккупация лингулами новой ниши обитания представляется неслучайной. Тем не менее, хотя формально поселившиеся на кораллах лингулы могут быть отнесены к эпифауне, по сути это все равно живущие в порках инфаунные организмы.

КВАЗИИНФАУННЫЕ БРАХИОПОДЫ

К этому экологическому типу относятся виды, у которых раковина несет шлейфы и многочисленные, определенным образом расположенные иглы или очень длинные шлейфы на переднем крае, а также виды

* Ножка лингул обладает способностью ограниченно перемещать раковину по поверхности дна своеобразными прыгающими движениями, что для ордовикских лингулид подтверждено следами на камне [Каньгин, Ядрешкина, 1977, рис. 3].

с высокой конической брюшной створкой. Соответственно тип разделен на три подтипа. Уровень обитания квазиинфауниных брахиопод — верхние слои донного осадка. Они обитали погруженными в мягкий осадок с выступающим над ним передним краем.

Подтип *квазиинфауниных брахиопод с конической брюшной створкой* включает некоторых представителей беззамковых из семейства *Acrotretinae* [Percival, 1978]. Среди них новый вид *Conotreta? hetera* из позднего ордовика юго-восточной Австралии имеет непропорционально высокую по сравнению со спинной коническую брюшную створку. Это трактуется как приспособление, призванное за счет голопериферического роста сохранять шов створок чуть выше уровня осадка при быстром его накоплении. Раковина постепенно становится погребенной в осадке, квазиинфауниной.

Из силура Уэлса и Карнийских Альп Л. Р. Кокс [Cocks, 1979] в составе надсемейства *Acrotretacea* описал новый род *Caenotreta* с маленькой конической раковиной. Он считает, что представители этого рода, подобно *Conotreta*, были квазиинфауниными.

Подтип *квазиинфауниных брахиопод со шлейфами и иглами* охватывает многих представителей подотряда *Productidina*. Состояние сохранности образцов в коллекциях обычно такое, что иглы обломаны. Но в удачных случаях растворения породы наблюдается прижизненное положение раковин с ненарушенными иглами. Это дало возможность Р. Гранту [Grant, 1968] считать, что такие брахиоподы обитали погруженными в мягкий субстрат с брюшной створкой внизу, закрепленной в нем многочисленными длинными, тонкими иглами (у других видов закрепляющими были резкие морщины). Мелкие иглы слабоогнутой спинной створки, как считает Р. Грант, удерживали на ней осадок для камуфляжа, а края ее по мере роста перегибались дорзально вверх для того, чтобы края створок открытой раковины держались на уровне субстрата или немного выше. М. Радвик [Rudwick, 1970, с. 93] назвал такой образ жизни брахиопод квазиинфауниным. Слоистость осадка, заполняющего большую часть полости целых квазиинфауниных раковин, параллельна спинной створке, что подтверждает описанное прижизненное их положение [Grant, 1966, с. 1068]. Кроме того, Р. Грант [Grant, 1968] описал у пермских *Marginifera* приспособление к обитанию непосредственно под верхним уровнем мягкого осадка в виде предполагаемых колеблющихся ресничек в качестве заслона проникновению ила в полость раковины. Такой же образ жизни, по всей вероятности, вели пермские ретариины *Kutorginella* и *Tubaria* с трубкообразным шлейфом, а также, согласно предположению Е. Мюр-Вуд и А. Купера [Muir-Wood, Cooper, 1960, с. 45], раннекаменноугольная *Antiquatonia* с длинным шлейфом.

Подтип *квазиинфауниных брахиопод с длинными шлейфами* представляют некоторые строфоменидины, например *Leptodontella*, *Rotundostrophia*, *Strophonella*. Виды этих родов, имея плоско-слабовыпуклую висцеральную часть раковины, обитали предположительно на плотных песчаных грунтах с медленным осадконакоплением в зоне донных течений. В этом случае у них короткие шлейфы. Но зачастую особи тех же видов из глинистых пород и мергелей, обитавшие в тиховодных условиях, несут шлейфы, иногда превышающие по длине висцеральную часть створок. При этом именно на висцеральных дисках скульптура раковин четкая, правильная, не резорбированная. Сразу за перегибом и на шлейфе она становится нечеткой, искаженной повреждениями, что дает основание предполагать полную погруженность диска в осадок, над которым возвышался только передний край раковины благодаря длинному шлейфу (примеры к названным родам см. [Грацианова, 1975, табл. 7, фиг. 1—3; табл. 10, фиг. 2; табл. 11, фиг. 5—9]). Концентрические морщины и грубая ретикулятность на висцеральных дисках многих несущих шлейф строфоменидин (см., например, *Cylostrophia* [Грацианова, 1967, табл. 2, фиг. 12, 14; табл. 3, фиг. 7, 8;

Navlíček, 1967, табл. 23, фиг. 7—12]) служили, по-видимому, для закрепления раковины в осадке в благоприятном для организма положении.

Из беззамковых сравнительно крупных тримереллид предположительно квазинишауной на взрослых стадиях роста была *Gasconsia* из ангилла района Осло [Hanken, Harper, 1985].

СЕМИНИФАУННЫЕ БРАХИПОДЫ

Этот тип включает виды, представители которых способны активно избавляться от засыпающего их осадка. Они обитают на уровне раздела «донный осадок — вода» полупогруженными в осадок, предпочитают мягкие, но не илистые грунты. По способу избавления от осадка тип делится на два подтипа.

Подтип *семиинфаунных брахиопод с подвижной ножкой* устанавливается на материале по современным брахиоподам. Дж. Р. Ричардсон и Дж. Е. Уотсон [Richardson, Watson, 1975] изучали вид *Magadina cumingi* (Davidson) из семейства Terebratulacea по собранной коллекции и на естественном биотопе у берегов Южной Австралии. Он встречается на глубине 35—40 м в проливе, где приливно-отливные течения были сильными. Данный вид предпочитает песчаные участки дна и в условиях значительной подвижности воды его раковины с живым организмом внутри часто оказываются засыпанными донным осадком до переднего края. Тогда с помощью вытягивающейся из форамена ножки *M. cumingi* выталкивает раковину из песка вверх до уровня поверхности субстрата. Ножка имеет отростки [Richardson, Watson, 1975, фиг. 7], функция которых, однако, иная по сравнению с корешковыми нитями ножки глубоководных теребратуллид рода *Chlidonophora*. Назначение их у *M. cumingi* — препятствовать проникновению осадка в полость раковины через форамен, когда ножка втянута и не работает как подъемное устройство. Авторы цитированной работы считают (с. 386), что по аналогии с морфологическими признаками раковины *M. cumingi* (длинная макушка, открытый трансапикальный форамен, особенности мускульных отпечатков) виды с подвижной ножкой и подобным образом жизни можно распознавать и среди древних брахиопод, например в составе силурийского рода *Onychotreta*, а также олигоценового *Rhyzothyris* [Mineur, Richardson, 1984].

Подтип *семиинфаунных брахиопод, «хлопающих» створками*, выделен по материалам лабораторных наблюдений за поведением современных брахиопод. Они показали [Rudwick, 1961, 1962], что в условиях интенсивного осаднения на их раковины глинистого вещества некоторые мелкие индивиды погибали, а крупные освобождались от осадка энергичным «хлопаньем» створками (имеется в виду быстрое их открывание и закрывание несколько раз подряд). Это дает основание предполагать, что крупные с крутоизогнутыми вогнуто-выпуклыми раковинами представители отряда Strophomenida, видимо, часто обитали на мягком грунте полупогруженными в осадок и стряхивали излишек его со спинной створки, «хлопая» ею. В подтверждение такого предположения можно привести наблюдения автора над характером скульптуры брюшной створки у некоторых строфоменид. Так, раковины раннедевонских *Gorgostrophia gorgo* Navlíček и *G. neutra* (Barrande) из зинзильбанских слоев (зона *dehiscens*) Средней Азии, сложенных темными тонкослоистыми глинистыми известняками, на брюшной створке имеют четкую, правильную парвикостеллатную радиальную скульптуру до передней четверти длины створки. Близ переднего края брюшной створки (выступающего из осадка) у названных видов скульптура становится неправильной, сменяясь по более или менее четкой concentрической границе (см. [Атлас, 1978, табл. 50, фиг. 11, 12, 16; табл. 52, фиг. 13]). Надо заметить, что на мягком субстрате вели аналогичный

образ жизни, и брахиопод отряд

Из ринхопермский род тели этого рода стемы бороздок «хлопая» створ

Таким образом называют, что больше, чем это

В эпифаунальном Е. А. подтипы прирлами, поскольку различия в мотях и в сходнишах.

Подтип брахих Crania [Schuchertellop-стадии они сеских скелетных или валунов. защищены от ствлялось путгие формы — tungsensis (Смакушки брю

Подтип блен некоторыту сначала м. го численными в положении тором имели против засоре

К рассма Chonosteges 1980], не поления, а таки Aulostegidae, od, Cooper, 19 последовательных поколении

К этим брахиопод. Фаунальный в подтипов эт. [1962], по в отнесены пргих отрядов, ципу наиме образу жизни

образ жизни, по-видимому, многие из свободполежащих утяжеленных брахиопод отряда Strophomenida.

Из ринхонеллид к семинифаунным Р. Грант [Grant, 1971] отнес пермский род *Camerisma* (надсемейство Stenoscismatacea). Представители этого рода держались на данном уровне обитания с помощью системы бороздок, закрылков и выступов на раковине, а также, видимо, «хлопая» створками.

Таким образом, представители типа семинифаунных брахиопод показывают, что потенциал подвижности у замковых брахиопод гораздо больше, чем это предполагалось ранее.

ПРИРАСТАЮЩИЕ БРАХИОПОДЫ

В эпифаунном экологическом типе прирастающих брахиопод, выделенном Е. А. Ивановой [1949, 1962], автор данной статьи обособила подтипы прирастающих раковиной и прирастающих раковиной и иглами, поскольку у представителей этих двух подтипов значительны различия в морфологии раковины и разная экология. Обитали они хотя и в сходных условиях биотопов твердого грунта, но в разных его нишах.

Подтип *брахиопод, прирастающих раковиной*, объединяет беззамковых *Crania* [Rowell, 1960] и девонских строфоменид *Davidsonia* и *Schuchertellopsis* (*Krejcigraphella*) [Struve, 1978, 1980]. В личиночной стадии они селились, за редким исключением, на нижних сторонах плоских скелетно-известняковых образований (строматопораты, кораллы) или валунов. В этой нише их плоские неподвижные раковины были защищены от засыпания осадком. Прикрепление к субстрату осуществлялось путем цементации всей поверхностью брюшной створки. Другие формы — *Meekella* и *Streptorhynchus*, а также *Eoschuchertella che-mungensis* (Conrad) [Иванова, 1949, 1962] — крепились прирастанием макушки брюшной створки.

Подтип *брахиопод, прирастающих раковиной и иглами*, представлен некоторыми продуктидинами. Они прирастали к твердому субстрату сначала макушкой брюшной створки, а позднее дополнительно многочисленными иглами. Это давало возможность закреплять раковину в положении с приподнятым над субстратом передним краем, на котором имелись еще окаймляющие иглы — защитные приспособления против засорения внутренней полости осадком.

К рассматриваемому экологическому подтипу относятся, например, *Chonosteges* [Muir-Wood, Cooper, 1960] и *Auchmerella* [Struve, 1978, 1980], не показывающие строгой избирательности к месту прикрепления, а также, по-видимому, многие другие продуктидины из семейств Aulostegidae, Strophalosiidae, Scacchinellidae, Richthofeniidae [Muir-Wood, Cooper, 1960]. Некоторые позднепалеозойские виды из этих семейств последовательным наслаением прираставших друг к другу раковин многих поколений могли образовывать плотные банковые скопления.

СВОБОДНОЛЕЖАЩИЕ И ЯКОРНЫЕ БРАХИОПОДЫ

К этим экологическим типам относится подавляющее большинство брахиопод. Уровень их обитания — морское дно, образ жизни — эпифаунный в прикрепленном или свободполежащем состоянии. Все шесть подтипов этих двух типов (см. таблицу) описаны Е. А. Ивановой [1962], но второй подтип типа свободполежащих брахиопод, куда ею отнесены представители отряда Strophomenida и некоторые роды других отрядов, названия не получил. Для единообразия и согласно принципу наименования подтипов по специфическим приспособлениям к образу жизни на том или ином уровне бассейна этот подтип автором

пазван подтипом *облегченных брахиопод*. Из него исключается вид строфеодонтии *Megastrophia uralensis* (Verneuil), относящийся по экологическим признакам к свободнолежащим брахиоподам утяжеленного подтипа.

Кроме того, Е. А. Иванова [1958, 1962], указав, что по морфологии раковины хонетиды должны относиться к экологическому типу свободнолежащих брахиопод, не сочла возможным определить их образ жизни, так как фактов прижизненного захоронения найдено не было. К настоящему времени появились данные о том, что образ жизни хонетиды неоднозначен и есть возможность распределить их по экологическим подтипам на основании косвенных признаков. Такие заключения в некоторой степени умозрительны, но в качестве импульса для дальнейших исследований они сделаны ниже в характеристике соответствующих подтипов.

К подтипу *свободнолежащих понтонных брахиопод* из хонетиды могут быть отнесены формы как с большим числом довольно длинных игл, так и с немногими очень длинными иглами. Иглы отходят от макушечного края вентральной ареи обычно под углом, близким к прямому, и заканчиваются остро. Раковины таких форм тонкостворчатые, легкие, слабо вогнуто-выпуклые, обычно широкие. Иглы поддерживали их на поверхности мягкого грунта. Примеры можно привести из хорошо иллюстрированной монографии П. Рашбефа [Racheboeuf, 1981]: это представители родов *Asymmetrochonetes* (табл. 5, фиг. 9, 10), *Stenochonetes* (табл. 9, фиг. 1, 4, 5) и *Hemichonetes* (табл. 10, фиг. 1—3; табл. 11, фиг. 1, 12). Роль игл как стабилизирующего устройства хонетиды подчеркивают Ч. Брантон [Branton, 1968, 1972], П. Рашбеф [Racheboeuf, 1973], Г. А. Афанасьева [1984].

К подтипу *свободнолежащих облегченных брахиопод* из хонетиды относятся виды, аналогичные по общей форме раковины строфоменидинам. Их раковины либо сравнительно крупные, тонкостворчатые, крутоизогнутые — такие, как у *Eodevonaria* и у некоторых видов *Protochonetes* и *Devonochonetes*, либо крупные, очень широкие, тонкостворчатые, очень слабо вогнуто-выпуклые, как у некоторых *Protochonetes*, *Megachonetes*, *Neochonetes*. Они обитали на мягком грунте, закрепляя раковину иглами [Muir-Wood, 1962], и обычно встречаются в аргиллитах как моновидовое поселение с массовым количеством индивидов.

Такие поселения описаны Ф. Винклер-Принсом [Winkler-Prins, 1968] из серых слоистых глинистых сланцев формации Сан-Эмилиано позднебашкирского возраста (Каптабрия, северо-запад Испании). Представители вида *Neochonetes acanthophorus* (Girty) в некоторых местонахождениях слагают породу при полном отсутствии остатков какой-либо другой фауны. Х. Стивенс [Stevens, 1966] подобный ориктоценоз из перми на западе США отнес на счет «слишком мягкого субстрата и слишком большой турбулентности воды». Ф. Винклер-Принс, сравнивая два приведенные случая, согласен с мнением Х. Стивенса.

Автором сходное сообщество изучено из позднеэфельских (s. str.) (или раннеэжветских?) пород Западно-Останинской площади на юго-востоке Западно-Сибирской плиты, где среди черных/пиритизированных глинистых известняков с разнообразной по видовому составу фауной брахиопод наблюдаются тонкие прослои алевролитовых аргиллитов с массовым развитием довольно крупных, широких, слабо вогнуто-выпуклых тонкостворчатых раковин *Chonetes cf. vorobjensis* Ljaschenko. Эти данные поддерживают мнение о приспособленности крупных, широких, плоских, тонкораковинных (облегченных) хонетид к обитанию на мягком грунте.

К подтипу *свободнолежащих утяжеленных брахиопод* из хонетиды относятся виды, приспособившиеся к обитанию на песчано-детритовом, иногда подвижном грунте. Раковины их обычно крупные, крутоизогнутые, толстостворчатые. Фиксация раковин в грунте достигалась разными способами: утяжеленной, особенно в примакущечной области брюш-

ной створки, *nia*, *Davisiella*, *menewia*; слагающими или склеивающими *netes*, *Longisp*, 1976], *Mesolo*, *Dagnachonetes*, толстостворчатые, костеллы и ка-

Примером желенных мог (какая, 1977] дев. Тянь-Шане. В ков, отвечающ, стические про, видными рако, у которых брю

Уровень о, сейне — поверх, свободнолежащ, кое поведение, метричной, то, многими современными), вслед за М. Радвик [Р, поды, сходные, способности «хлос, на короткие д, спинной створ, му, не следует, подвижность — тоса. Движени, ствлялось поср, створками. Не, иглы брюшной, ганами.

Приведенн, мое подтвержд, пространении, вают внимания, полифациально, стороны, обита, в какой-то ме, осадконакопл, слабо вогнуто-в, торального пр, способности «г, грунтом. Это, к, нение по латер, стическими вид, Грацианова, 198

З. П. Боуэ, ских сообществ, вали аналогич, хиоподы с шир, (такие как *Do*

ной створки, раковиной, как у некоторых видов *Devonochonetes*, *Airtonia*, *Davisiella*, *Delepineia*; грубыми морщинами на створках, как у *Se-menewia*; сильно развитым синусом или грубыми радиальными ребрами или складками, как у *Paramesolobus* [Афанасьева, 1975], *Plicochonetes*, *Longispina*, *Devonaria* [Biernat, 1966], *Davoustia* [Racheboeuf, 1976], *Mesolobus*, *Chonetinella*, *Waagenites*, а также у некоторых видов *Dagnachonetes* [Афанасьева, 1978; Biernat, 1966]. Наиболее крупные и толстосторонние хонетиды могли обитать на жестком грунте. У них костеллы и капиллы обычно резорбированы.

Примером девонских свободнолежащих хонетид из подтипа утяжеленных могут служить описанные автором [Грацианова, Ржонсницкая, 1977] девонохонетесы из разреза по саю Ходжа-Курган в Южном Тянь-Шане. В толще криноидных и органогенно-детритовых известняков, отвечающих по возрасту злихову Чехословакии, отдельные фаунистические прослои сложены крупными крутоизогнутыми продуктусовидными раковинами вида *Devonochonetes zeravshanicus* Gratsianova, у которых брюшная створка утолщенная, тяжелая.

ОГРАНИЧЕННО ПОДВИЖНЫЕ БРАХИОПОДЫ

Уровень обитания представителей этого экологического типа в бассейне — поверхность осадка и придонные слои воды, образ жизни — свободнолежащие и временами реактивно плавающие вблизи дна. Такое поведение для мелких строфоменид (особенно хонетаций) с изометричной, тонкой, слабо вогнуто-выпуклой раковиной по аналогии с многими современными свободнолежащими двустворками (пектинидами), вслед за Э. Гиллом [Gill, 1950], предположил и моделировал М. Радвик [Rudwick, 1961, 1970]. Он считает, что некоторые брахиоподы, сходные с пектинидами по облегченной плоской раковине и способности «хлопать» створками, могли так же, как пектинида, плавать на короткие дистанции вблизи дна, чтобы избавиться от осадка на спинной створке и избегать встречи с хищниками. Но их, по-видимому, не следует относить к некто-бентосным организмам, так как их подвижность — всего лишь защитная ограниченная подвижность бентоса. Движение было реактивным, замочным краем вперед, и осуществлялось посредством выталкивания воды из раковины хлопающими створками. Немногочисленные перпендикулярные к замочному краю иглы брюшной створки хонетид М. Радвик считает сенсорными органами.

Приведенные предположения М. Радвика не могут получить прямое подтверждение, но данные о фацциальном и географическом распространении хонетаций в качестве косвенных доказательств заслуживают внимания. Так, широкое географическое распространение и явная полифацциальность хонетаций свидетельствуют о том, что они, с одной стороны, обитали на разных биотопах, а с другой, по-видимому, были в какой-то мере независимы от характера грунта и интенсивности осадконакопления. Находки моновидовых скоплений мелких, тонких, слабо вогнуто-выпуклых раковин хонетаций в терригенных породах литорального происхождения могут служить аргументами в пользу их способности «всплывать» над обильно осаждающимся и подвижным грунтом. Это, кстати, могло обеспечивать им более быстрое распространение по латерали. Известно, что многие хонетиды были оппортунистическими видами при заселении свободных ниш [McArthur, 1960; Грацианова, 1983].

З. П. Боуэн и соавторы [Bowen et al., 1974] при описании морских сообществ верхнего девона в штате Нью-Йорк также использовали аналогию с современными пектинидами. Они считают, что брахиоподы с широкой плоской раковиной, обитающие на мягком грунте (такие как *Douvillina* с полным псевдодельтидием и *Nervostrophia* без

форамена), могли «плавать». Способом быстрого захлопывания раковины они могли всплывать над дном в случаях, когда были засыпаны осадком, перевернуты или избавлялись от хищников.

СУПЕРБЕНТОСНЫЕ БРАХИПОДЫ

Понятие и термин «супербентос» вводятся автором для экологической группы морских организмов, которые обитают вблизи дна, но не на дне и не на плоском бентосе (в этом случае они относились бы к обычному эпибентосу). Такие организмы прирастают или прикрепляются к вертикальному по отношению к дну высокому скелетному или бесскелетному бентосу — ветвистым кораллам и мшанкам, криноидеям, водорослям с высотой от десятков сантиметров до 1—1,5 м. Подобный образ жизни могут вести те морские организмы, в том числе брахиоподы, которые на начальных стадиях развития представлены плавающими личинками. Он дает им определенные преимущества как в смысле лучшего питания (доступность менее фильтрованной воды), так и большей гарантии выжить (предпочтительное положение выше донных хищников и зоны взмученного осадка). К настоящему времени специфичность образа жизни и обособленность этой экологической группы организмов от обычного эпифаунального бентоса ясна не только умозрительно. По отношению к палеозойским брахиоподам имеются достаточно убедительные и не случайные факты, подтверждающие реальность экологического типа супербентосных брахиопод. Некоторые из этих фактов будут приведены ниже.

В соответствии с образом жизни на высоком бентосе тип делится на два подтипа — прирастающих и прикрепляющихся супербентосных брахиопод.

Подтип *супербентосных прирастающих брахиопод* представлен мелкими беззамковыми надсемействами Acrotretacea [Rowell, Krause, 1973, с. 795], а также теми мелкими прирастающими продуктидинами, личинки которых «выбирали» для прирастания высокий скелетный бентос. Чаще всего это были представители семейства Strophalosiidae, а также мелкие букстониины, принадлежащие роду *Etheridgina* [см. Muir-Wood, Cooper, 1960, табл. 47, фиг. 1—10]. Упомянутые авторы предполагают, что такое прикрепление, которое показано ими на табл. 47, фиг. 3, 4 (обвивание стеблей криноидей прирастающими иглами), было только на ранних стадиях, а позднее раковина отламывалась и падала на дно. Но при небольшой величине раковины и очень плотном прикреплении (скорее это прирастание) правомерно предположить и постоянное обитание некоторых продуктидин в качестве супербентоса. То, что стебли криноидей не были отмершими, а находились в вертикальном положении, доказывают те же снимки, где виден рост стеблей после обвивания их иглами.

«Выбор» личинками некоторых букстониин именно стеблей криноидей для прирастания [там же, с. 44] свидетельствует о том, что супербентосный образ жизни был для них наиболее благоприятным.

Подтип *супербентосных прикрепленных брахиопод* включает представителей многих таксонов. Одни из них имеют небольшие легкие раковины и могли оказаться на новом для них батиметрическом уровне обитания случайно, благодаря прикреплению к поднятому над дном субстрату. Другие же, с наиболее мелкими и легкими раковинами, обитают на этом уровне постоянно. Однако способ прикрепления у разных форм различен: ножкой — для акротретацей, ортид, ринхонеллид; выростами мантии, вытягивающимися через полые иглы по макушечному краю вентральной ареи, — у хонетидин и собственно иглами — у продуктидин.

Примеры супербентосного обитания брахиопод могут быть приведены двойного рода — с прямыми и косвенными доказательствами. Так,

М. Радвик [хрипиды пайтаниях асци среди скелет продуктидинных иглах. прирастающих жить над дном или водорослей]

Иглами вательно по края брюшн (стебли криноидей) росли) неко 1963, табл. морским дно позиции.

На основ личинки вид лись к стебл бель криноид, выше дна ба дно стебель обитания, ка вано на том, знаков шипо держивали р ющего органи обитании нег раз жизни пр

Некоторы мамн, прикре тельство тому сывая аутоэ Огайо, он дае мшанок, на modesta (Say него края бра селении их п колонии мшан чинки вида (твердый) су

Примеры ния брахиопо же, возможно sky et al., 19 дальманеллид ставители, обн но толстой по числе к бесск вин этого ви

Выше пр были приведе wick, 1961, «всплывать» образа жизни легкие, плоск бентосный (= ва, Риконсин нитевидными

М. Радвик [Rudwick, 1962] сообщает, что некоторые современные брахиоподы найдены с ножкой, внедрившейся и закрепленной в мягких тканях асцидий. Е. Мур-Вуд и А. Купер [Muir-Wood, Cooper, 1960] среди скелетных остатков, выделенных из породы растворением, нашли продуктиды, взвешенных среди ветвистых мшанок с поддержкой на длинных иглах. Названные авторы предполагают (с. 43), что многие перипрастающие продуктиды после стадии прикрепления личинки могли жить над дном, держась на иглах, запутанных среди ветвей мшанок или водорослей.

Иглами же (кроме первичного прирастания макушкой), последовательно появляющимися по мере роста раковины вдоль замочного края брюшной створки, прикреплялись к цилиндрическим объектам (стебли криноидей, реже ветвистые колонии мшанок, возможно, водоросли) некоторые пермские тонкораковинные линопродуктиды [Grant, 1963, табл. 19, фиг. в тексте 1]. Они оставались подвешенными над морским дном в течение всей жизни, используя преимущества этой позиции.

На основании фактического материала Р. Грант сделал вывод, что личинки вида *Linoproductus angustus* King избирательно прикреплялись к стеблям именно криноидей. Растущие раковины, обвивая стебель криноидей последующими парами игл, оставались в положении выше дна бассейна в течение всей жизни. Если ломался и падал на дно стебель криноидей, брахиопода, лишенная привычных условий обитания, как предполагает Р. Грант, погибала. Предположение основано на том, что на раковинах вида *L. angustus* нигде нет даже признаков шипов, которые у свободнолежащих видов линопродуктид поддерживали раковину на мягком субстрате, как пет и шлейфа, спасающего организм от проникновения в раковину взмученного осадка при обитании непосредственно на дне. У данного вида супербентосный образ жизни представляется закрепленным генетически.

Некоторые ринхонеллиды тоже могли быть супербентосными формами, прикреплявшимися ножкой к высокостоящему бентосу. Доказательство тому находится в статье П. Ричардса [Richards, 1972]. Описывая аутоэкологию позднеордовикских брахиопод штатов Индиана и Огайо, он дает снимок (табл. 5, фиг. 3) фрагмента ветвистой колонии мшанок, на котором со всех сторон прикрепилась раковины *Zygospira modesta* (Say). Круговое обрастание ветви, а также положение переднего края брахиопод (вверх, к вершинке ветви) свидетельствуют о поселении их на вертикальном к дну бассейна субстрате, т. е. на живой колонии мшанок и на уровне супербентоса, хотя в данном случае личинки вида выбирали скорее не уровень обитания, а подходящий (твердый) субстрат.

Примеры с косвенными доказательствами супербентосного обитания брахиопод дают представители дальманеллид и хонетидин, а также, возможно, мезозойских ринхонеллид. П. Бретски и соавторы [Bretsky et al., 1969, с. 319], рассматривая образ жизни ордовикского вида дальманеллид *Onniella? multisecta* (Hall), предполагают, что его представители, обитающие в зоне илового субстрата, прикреплялись довольно толстой ножкой к любым выступающим над илом предметам, в том числе к бесскелетным водорослям, от которых вокруг скоплений раковин этого вида остались значительные пятна органического вещества.

Выше при характеристике типа ограниченно-подвижных брахиопод были приведены соображения Э. Гилла [Gill, 1950] и М. Радвика [Rudwick, 1961, 1970] о способности мелких тонкостворчатых хонетидин «всплывать» над дном бассейна. Не исключая вероятности и такого образа жизни хонетидин, все же вполне можно считать, что мелкие, легкие, плоские с небольшим числом игл хонетидины могли вести и супербентосный (=приподнято-прикрепленный) образ жизни [см. Грацианова, Ржонсницкая, 1977, с. 44], прикрепившись к донным водорослям нитевидными выростами мантии, выходящими наружу по каналам в

теле арей и полым иглам. В пользу такого предположения данные имеются. Так, у некоторых видов рода *Strophochoneles* иглы не заостренные, а тупо заканчивающиеся, с зияющим каналом, вокруг которого поперечный срез стенок игл плоский, без следов облома. Этот признак указывает на прикрепление. Главным же обстоятельством, объяснить которое легче именно с позиций супербентосного образа жизни, является нахождение хонетидии в разнообразных по размерам зерен терригенных породах, образованных в литоральной зоне бассейна, где интенсивные осадконакопление и гидродинамика не способствуют обитанию мелких и тонкораковинных брахиопод. Тем не менее строфохонетиды встречаются, часто в массовом количестве, именно в таких породах. Естественно предположить, что они обитали в зарослях водорослей, прикрепившись к их слоевищам. Здесь они были укрыты от неблагоприятного влияния взмученного донного осадка и защищены от сильных волнений воды. Кстати, заключение Г. А. Афанасьевой [1984] на основании морфофункционального анализа о приспособленности хонетид к существованию с приоткрытой раковиной хорошо согласуется с супербентосным положением: они висели на водорослях над илистым или песчаным дном бассейна и могли в любом случае не захлопывать створки. После отмирания организма брахиопод или водорослей обильный и подвижный осадок обеспечивал раковинам быстрое захоронение и сохранность.

Также к подтипу супербентосных прикрепленных брахиопод, по видимому, относятся некоторые мезозойские мелкие и тонкораковинные ринхонеллиды, обитавшие на иловых осадках в сублиторальной зоне моря. Анализируя экологию некоторых мезозойских ринхонеллид на этом биотопе, Д. Эгер [Ager, 1965] считает, что при жизни они были прикреплены к донным фиксированным водорослям, а также к кубкам губок.

А. Роуэлл и Ф. Краузе [Rowell, Krause, 1973] рассмотрели условия обитания беззамковых брахиопод Acrotretacea и некоторые черты осадконакопления в ордовикском бассейне во время образования известняковых холмов на западе штата Невада. Представители этого надсемейства являются очень мелкими формами (1–2 мм, не более 5 мм) и наблюдаются там в массовом количестве. Они не могли обитать на мягком илистом субстрате, так как не нашли бы там в изобилии твердые предметы для прикрепления. А. Роуэлл и Ф. Краузе предполагают, что большинство акротретацей прикреплялись к возвышающимся над дном водорослям, т. е. вели образ жизни, названный здесь супербентосным.

ПСЕВДОПЛАКТОННЫЕ БРАХИОПОДЫ

Уровень обитания брахиопод этого экологического типа — в толще воды, в приповерхностных слоях. Они прикреплялись к планктонным водорослям типа *Sargassum*, а также к всплывающим водорослям и другому пассивно плавающему субстрату посредством выростов мантии, выходящих наружу по каналам в теле вентральной арей и через полые иглы на макушечном ее крае. Другой способ прикрепления — посредством ножки, функционирующей в течение всей жизни организма. В соответствии со способом прикрепления тип делится на два подтипа.

Реальность существования в палеозое брахиопод с таким образом жизни к настоящему времени поддержана многими исследователями. Обзор литературы на эту тему по состоянию на 1982 г. сделан недавно автором [Грацианова, 1984]. Кроме того, некоторые сведения можно почерпнуть в работах, посвященных фациальному анализу морских

донных сообществ. Будут рассмотрены водимого анализа.

На примере кне-либо факты разгадки той сабливалась жиги для представител тем, что они пол ки других надсе порой настолько го метода при та венные данные б шафтов и образа

Для типа по образа их жизни с глубоководными дизаэробной и а их сонахождение лектонных и нек мые доказательст подтипов.

К подтипу м ми мантии или и ных замковых (о ства *Plectambonit lunia* и *Eochonele* многие исследова ми мантии, выхо арей. Для этой допланктонного о вместе с ветвями ких раковин на изогнутых рядах [

Хонетидины, ется несомненным полые иглы по м ближайших к пз *Strophochoneles*) к водорослям выр тываясь иглами с заметить, что мел супербентосу. Эни случаях, когда до мелкими брахиопо

Подтип псевд более разнообраз данными. Обратим тоценозам, состоят мов в сопровожде тоценозы передко следований. Так, в обычной схеме (б *porlia*», оно окази нимается во вним кне *Ambocoelia* с приспособлений к в ряд ли могли бы зал на чувствител

донных сообществ [Thayer, 1974; Bowen et al., 1974]. Поэтому здесь будут рассмотрены лишь материалы, непосредственно касающиеся проводимого анализа.

На примере эвритонных хонетидин становится ясным, что если какие-либо факты наблюдений не укладываются в привычную схему образа жизни той или иной группы брахиопод, значит, группа приспособилась жить иначе. Ограничения на интерпретацию образа жизни для представителей некоторых надсемейств брахиопод накладываются тем, что они полностью вымерли, а дожившие до современности потомки других надсемейств в отношении образа жизни эволюционировали порой настолько значительно, что прямое применение актуалистического метода при такой интерпретации затруднено. И все-таки даже косвенные данные бывают важны для реконструкции морских палеоландшафтов и образа жизни их обитателей.

Для типа псевдопланктонных брахиопод доказательства в пользу образа их жизни преимущественно косвенные. Прежде всего это связь с глубоководными осадками, а также с осадками, образовавшимися в дизаэробной и анаэробной зонах бассейна. Кроме того, показательно их соположение в ориктоценозах, состоящих из остатков планктонных, нектонных и некропланктонных организмов. Но есть и некоторые прямые доказательства, которые будут приведены при характеристике подтипов.

К подтипу псевдопланктонных брахиопод, прикреплявшихся итлями мантии или иглами, относятся наиболее древние из псевдопланктонных замковых (ордовикские и силурийские) — представители надсемейства Plectambonitacea, а именно родов *Chonetioidea*, *Sericoidea*, *Sentolunia* и *Eochonetes*. Они прикреплялись к планктону, как предполагают многие исследователи [Návlicek, 1967; Rudwick, 1970; и др.], вырастали мантии, выходящими наружу сквозь каналы в теле вентральной ареи. Для этой группы брахиопод есть прямые доказательства псевдопланктонного образа жизни — захоронение в граптолитовых сланцах вместе с ветвями водорослей. Последнее обусловило расположение мелких раковин на плоскостях наслоения в виде сдвоенных прямых и изогнутых рядов [Návlicek, 1967].

Хонетидины, происхождение которых от плектамбонитацей считается несомненным, выработали защитный чехол для выростов мантии — полые иглы по макушечному краю вентральной ареи. Некоторые из ближайших к плектамбонитацям хонетидин (*Shagamella*, *Chonetes*, *Strophochonetes*) унаследовали от них и образ жизни, прикрепляясь к водорослям выростами мантии, выходящими из полых игл, или залутиваясь иглами среди отростков слоевищ водорослей. Следует, однако, заметить, что мелкие хонетидины, вероятно, в основном относятся к супербентосу. Эпипланктонными они становились, по-видимому, в тех случаях, когда донные водоросли вместе с прикрепившимися к ним мелкими брахиоподами всплывали.

Подтип псевдопланктонных брахиопод, прикреплявшихся ножкой, более разнообразен по составу, но обосновывается только косвенными данными. Обратимся к «сообществам» [Savage, 1974], а вернее к ориктоценозам, состоящим из остатков нектонных и планктонных организмов в сопровождении немногих видов мелких брахиопод. Такие ориктоценозы нередко являются предметом специальных экологических исследований. Так, в результате попытки Н. Сэвиджа объяснить согласно обычной схеме (брахиоподы = неподвижный бентос) «сообщество *Notanoplia*», оно оказывается наиболее глубоководным. При этом не принимается во внимание, что мелкие (1,5–2 мм) нотаноплии, как и мелкие *Ambocoelia* с постоянно функционирующей ножкой, без каких-либо приспособлений к илистому субстрату в афотической зоне бассейна вряд ли могли бы выжить. К тому же Е. Морган [Morgan, 1972] указал на чувствительность личинок морских беспозвоночных к возраста-

яущему давлению воды и счел трудно объяснимыми факты находок мелких раковин брахиопод в явно глубоководных осадках.

С другой стороны, Э. Эгер [Ager, 1965], анализируя обстановки, в которых были найдены некоторые мелкие тонкостворчатые мезозойские ринхоцеллиды, предполагает, что они при жизни могли прикрепляться к плавающим водорослям. Основанием для такого заключения стало то, что условия илового осадка на дне сублиторальной зоны моря были неблагоприятны для обитания этих ринхоцеллид. Также и З. П. Боуэн с соавторами [Bowen et al., 1974] описали различные обстановки раннего франа штата Нью-Йорк, отмечая обилие *Camarotoechia contracta* (Hall) во многих из них. Эти исследователи считают, что самые мелкие *Camarotoechia* могли быть прикрепленными к водорослям и распространялись путем эпипланктонного плавания.

О. А. Щербаков [1984] охарактеризовал депрессионные осадки позднего девона Камско-Кинельской системы прогибов на Западном Урале (губахинская и золотихинская свиты). Он отметил свойственные им литолого-палеонтологические признаки: тонкое переслаивание битуминозных глинистых известняков и кремней, иногда мергелей, аргиллитов и горючих сланцев, содержащих остатки гониатитов, пелеципод *Buchiola* и *Posidonia*, кониоконхий и скопления мелких тонкораковинных и почти гладких *Leiorhynchus*. При подобном сочетании осадков и ориктоценоза для представителей рода *Leiorhynchus* наиболее вероятно эпипланктонный образ жизни, поскольку условия для обитания на дне бассейна были явно неблагоприятны для них. Идентичные мнения об образе жизни представителей этого рода были высказаны ранее [Thayer, 1974; Грацианова, 1983].

Ф. Лангенштрассен [Langenstrassen, 1972] из виссенбахских сланцев девона ФРГ и В. Гавличек [Navlicek, 1977] из далейских, аналогичных первым по фаціальным особенностям и по возрасту, описали сообщества очень мелких брахиопод, предполагив, что они вели эпипланктонный образ жизни. Ориктоценоз далейских и виссенбахских сланцев широко известен — это организмы пелагической зоны моря, относящиеся к нектону и планктону. Если исходить из широко распространенных поныне представлений, то за бентосную часть этого ориктоценоза следует принимать брахиопод — хонетацей, плектамбонитацей, пликаноплитацей, большей частью очень мелких. Но в данном случае к бентосному образу жизни они явно не приспособлены: на иловом субстрате глубокой зоны моря, будучи очень мелкими и не имея попутных приспособлений, эти брахиоподы обитать не могли. Поэтому Ф. Лангенштрассен и В. Гавличек, очевидно, правы, считая их эпипланктонными. Объяснение подкрепляется еще и тем, что распространение этих брахиопод практически глобально в тропическом и двух умеренных климатических поясах и в соответствующих фациях. Так, представители надсемейства Plicanoplitacea, впервые установленные в Австралии [Gill, 1969; Garrat, 1980; и др.], к настоящему времени обнаружены в СССР на Дальнем Востоке и в Верхнем Приамурье [Грацианова, Шишкина, 1977], в Казахстане [Борисяк, 1955; Иванова, 1960], в провинции Гуанси (КНР) [Xu, 1977], в Чехословакии [Navlicek, 1977], в США (штат Невада) [Boucot, Johnson, 1972] и в Канаде [Bourque, 1977]. Важно отметить при этом, что из верхнего лохкова (?) — пикного праггипа Австралии, Дальнего Востока и Канады описан несомненно один и тот же вид пликаноплитацей *Boucotia australis* (Gill).

Из перечисленных представителей разных семейств брахиопод случайно эпипланктонными могли быть, вероятно, ринхоцеллиды и хонетиды, которые прикреплялись к донным водорослям и иногда всплывали вместе с ними. Плектамбонитацей и пликаноплитацей, а также *Ambocoelia*, имея своеобразную морфологию раковины и прочное прикрепление, были, по-видимому, постоянными обитателями скоплений

(«островов») положение П. на дне, при этом смотрел случай дом или руд скопических брахиоподы в

В послед прикрепивши главным обра кие брахиопод в группу неоп хипод неоп ганизмы. Пр случайной и меры. Ч. Хо зойских орга случая прик чай «Camaro идных молли

В. Гавл брахиоподы конулярий и пия. Так, ме найдены при ных кубков лении петро на конуляри ковинны 30— мечает, что к другим об

К наути chopellis. Та ет гиперболич гиперболич морфологии прикреплен ортоконичес вители вида наутилондей параллельна закреплени эпинектоно предшеству середины п ектам (сте чается на тилоидеи п ставители

Рассмо называют toechia» и му образу ставителей

(«островов») водорослей типа *Sargassum*. Здесь следует отметить предположение И. Шигана [Sheehan, 1977], что плектамбонитаци обитали на дне, прикрепившись к водорослям, унавившим сверху. Но он не рассмотрел случаи токсичных условий бентали: зараженность сероводородом или рудными растворами, обилие геля кремнекислоты и субмикроскопических синезеленых водорослей, анаэробность и пр. А мелкие брахиоподы в отложениях бентали такого типа встречаются.

ПСЕВДОНЕКТОННЫЕ БРАХИОПОДЫ

В последние годы появились публикации сведений об организмах, прикрепившихся или присосавшихся к раковинам нектопных животных, главным образом наutilusидных моллюсков. Среди них названы и мелкие брахиоподы [Seilacher, 1982], входящие, по Р. Весту [West, 1977], в группу псевдонектона. Батиметрический уровень обитания этих брахиопод неопределенный — вся толща воды, где живут нектопные организмы. При этом псевдонектонность мелких брахиопод может быть случайной или неслучайной. Рассмотрим наиболее характерные примеры. Ч. Холланд [Holland, 1971], анализируя факты симбиоза палеозойских организмов, упомянул среди эпифаунистических элементов два случая прикрепления мелких строфоменидных брахиопод и один случай «*Camarotoechia*» на поверхности ортоконических раковин наutilusидных моллюсков предположительно при жизни последних.

В. Гавличек [Havlíček, 1972] показал, что некоторые беззамковые брахиоподы из ордовика Баррандиена используют крупные раковины копулярий и ортоконических наutilusидных моллюсков для прикрепления. Так, мелкие раковины *Petrocrania* (до десятка экземпляров) были найдены присосавшимися цементом на всех четырех сторонах правильных кубков копулярий, что свидетельствует о прижизненном прикреплении петрокраний на свободно двигавшиеся кубки копулярий. Также на копуляриях были найдены прикрепленными и крупные (длина раковины 30—40 мм) *Drabodiscina*. О последнем случае В. Гавличек замечает, что драбодисцины, вполне вероятно, могли прикрепляться и к другим объектам на морском дне.

К наutilusидеям прикреплялись беззамковые брахиоподы рода *Ptichopeltis*. Так, *P. incola* Perner из верхов нижнего карадока всегда имеет гиперболически выпуклый передний край спинной створки и также гиперболического поперечного сечения брюшную створку. Эти черты морфологии раковины показывают, что представители вида обитали прикрепленными только к цилиндрическим объектам, какими и были ортоконические раковины наutilusидных моллюсков. При этом представители вида встречены избирательно только на крупных экземплярах наutilusидей и размещены так, что линия симметрии брахиоподы была параллельна продольной оси моллюска. Эти данные свидетельствуют о закрепленном приспособлении к такому образу жизни и о неслучайной эпинектопности названного вида беззамковых брахиопод. Еще один, предшествующий по времени, вид *Ptichopeltis hornyi* (Havlíček) (из середины нижнего карадока) обитал, прикрепившись к плоским объектам (стенки крупных раковин копуляриид), и лишь изредка встречается на ортоконических раковинах наutilusидей. По-видимому, наutilusидей предоставляли лучшие условия обитания и со временем представители рода *Ptichopeltis* стали селиться только на их раковинах.

Рассмотренные примеры из работ Ч. Холланда и В. Гавличека показывают случайную псевдонектонность строфоменидин и «*Camarotoechia*» и неслучайную — закрепленную адаптивность к псевдонектонному образу жизни некоторых беззамковых брахиопод, в частности представителей семейства Trematidae.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенные выше данные позволяют заключить, что адаптивные возможности брахиопод шире, распределение их в бассейне сложнее, а способы миграции многообразнее, чем представлялось ранее. Выводы отсюда коррективы повышают ценность этой группы организмов для межрегиональных корреляций и палеогеографических реконструкций, а также для восстановления обстановок в осадочных бассейнах. Поэтому наиболее важным для исследований в этом направлении представляется следующее:

изучение признаков адаптации видов к определенному образу жизни согласно предлагаемой классификации;

определение способа, направления и скорости миграций видов с последующей, по мере необходимости, ревизией супербентосных, псевдопланктонных и псевдонектонных брахиопод из разных регионов с целью синхронизации видов, относящихся к этим экологическим типам.

Автор благодарен О. А. Бетехтиной и Е. А. Елкину за ценные советы и замечания.

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас палеонтологических таблиц. Приложение к Путеводителю экскурсий. Полевая сессия Международной подкомиссии по стратиграфии девона. Самарканд, СССР, август 1978.—Ташкент, ИГ УАССР, 1978.—48 с.
- Афанасьева Г. А. Chonetacea (Brachiopoda) среднего и позднего карбона Русской платформы // Палеонтол. журн.—1975.—№ 2.—С. 96—113.
- Афанасьева Г. А. Новые хонетаци из девона Нахичеванской АССР // Палеонтол. журн.—1978.—№ 3.—С. 64—71.
- Афанасьева Г. А. Брахиоподы отряда Chonetida (историческое развитие, функциональная морфология, филогенез и система): Автореф. дис. ... докт. биол. наук.—М., 1984.—47 с.
- Бельская Т. И. Позднедевонское море Кузнецкой котловины, история его развития, население и осадки // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР.—М.: Изд-во АН СССР, 1960.—Т. 82.—184 с.
- Борисьяк М. А. Силурийские (венлокские) брахиоподы из Карагандинской области // Материалы по стратиграфии и фауне ордовикских и силурийских отложений Центрального Казахстана.—М.: Госгеолтехиздат, 1955.—91 с.
- Грацианова Р. Т. Брахиоподы и стратиграфия нижнего девона Горного Алтая.—М.: Наука, 1967.—177 с.
- Грацианова Р. Т. Брахиоподы раннего и среднего девона Алтае-Саянской области. Строменииды.—М.: Наука, 1975.—106 с.
- Грацианова Р. Т. Сообщества брахиопод верхнего девона в разрезе по р. Томь у Косого утеса и их аналоги в Горном Алтае // Среда и жизнь в геологическом прошлом. Палеобиогеография и палеоэкология.—Новосибирск: Наука, 1983.—С. 15—39.
- Грацианова Р. Т. Об использовании псевдопланктонных брахиопод для расчленения и корреляции разрезов при разведочном бурении // Палеонтология и биогеография палеозоя Сибири.—Новосибирск: Наука, 1984.—С. 59—66.
- Грацианова Р. Т., Ржонсницкая М. А. Экологические особенности и значение для корреляции некоторых брахиопод из отложений, прилегающих к границе между нижним и средним девонem // Среда и жизнь в геологическом прошлом. Палеобиоценозы и условия осадконакопления.—Новосибирск: Наука, 1977.—С. 37—51.
- Грацианова Р. Т., Шишкина Г. Р. Об экологии и распространении девонских брахиопод, семейства Notanopliidae // Среда и жизнь в геологическом прошлом. Фауны и организмы.—Новосибирск: Наука, 1977.—С. 22—29.
- Зезина О. Н. Экология и распространение современных брахиопод.—М.: Наука, 1976.—136 с.
- Иванова Е. А. К палеоэкологии брахиопод рифовых образований // Докл. АН СССР. Нов. сер.—1947.—Т. 55, № 9.—С. 865—866.
- Иванова Е. А. Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР.—М.: Изд-во АН СССР, 1949.—Т. 21.—144 с.
- Иванова Е. А. Развитие фауны в связи с условиями существования // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР.—М.: Изд-во АН СССР, 1958.—Т. 69.—303 с.
- Иванова Е. А. Отряд Spiriferida. // Основы палеонтологии. Мшанки. Брахиоподы.—М.: Изд-во АН СССР, 1960.—272 с.
- Иванова Е. А. Экология и развитие брахиопод силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейнов // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР.—М.: Изд-во АН СССР, 1962.—Т. 88.—152 с.

Иванова Е. А. М.
Тр. Палеон
Каныгин А. В.,
da) Сибир
биоценозы
Макридин В. П.
Харьков. У
Макридин В. П.
прилежа
Сарычева Т. Г.
ных проду
АН СССР
Сарычева Т. Г.
ука, 1970.
Щербаков О. А.
ний для
картиров
витии ми
Яковлев Н. Н.
halosia, A
Яковлев Н. Н.
Нов. сер
Яковлев Н. Н.
глубинне
Докл. АН
Ager D. V. The
geograph
Biernat G. Mi
tains, P
Boucot A. J., J
the Dev
Bourque P. A.
Minister
Bowen Z. P.
Devonia
Bretsky P. W.
Eastern
Brunton C. H.
Bull. B
Brunton C. H.
Bull. B
Cocks L. R. M
ralia A
Emig C., Le
recolke
1977.—
Garrat M. J.
ria.—
Gill E. D. T
chiopo
Gill E. D. T
J. Pal
Grant R. E.
tol.—
Grant R. E.
conch
Grant R. E.
West
Grant R. E.
pods
Hanken N.
trime
P. 24
Havlicek V
Ustre
Havlicek V
ustav
Havlicek V
mia
Holland C.
Soc.
Langenstra
Gölt
McArthur
P. 2

- Пиванова Е. А. Морфология и развитие брахиопод (надсемейство Rasckelmanellacea) // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР.— М.: Наука, 1981.— Т. 195.— С. 1—53.
- Каньгин А. В., Яценко А. Г. О палеоэкологии ордовикских лингулид (Brachiopoda) Сибирской платформы // Среда и жизнь в геологическом прошлом. Палеобиоценозы и условия осадконакопления.— Новосибирск: Наука, 1977.— С. 23—27.
- Макридин В. П. Брахиоподы верхнеюрских отложений Донецкого края.— Харьков: Харьков. ун-т, 1952.— 159 с.
- Макридин В. П. Брахиоподы юрских отложений Русской платформы и некоторых прилегающих к ней областей.— М.: Недра, 1964.— 395 с.
- Сарычева Т. Г. Морфология, экология и эволюция подмосковных каменноугольных продуктид (роды Dictyoclostus, Pugilis и Antiquatonia) // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР.— М.: Изд-во АН СССР, 1949.— Т. 18.— 304 с.
- Сарычева Т. Г. Словарь терминов по морфологии продуктид (Brachiopoda).— М.: Наука, 1970.— 82 с.
- Щербатов О. А. Использование литолого-палеонтологических особенностей отложений для выделения палеоструктурных элементов при палеогеографическом картировании // Современные задачи палеонтологии и биостратиграфии в развитии минерально-сырьевой базы.— Л.: Наука, 1984.— С. 155—158.
- Яковлев П. И. О прирастании раковины некоторых Strophomenacea (Meekella, Strophalosia, Aulosteges) // Изв. Геолкома.— 1907.— Т. 26, вып. 1.— С. 181—201.
- Яковлев П. И. Прикрепление брахиопод как основа видов и родов // Тр. Геолкома. Нов. серия.— 1908.— Вып. 48.— С. 1—32.
- Яковлев П. И. О некоторых особенностях брахиопод пермских рифов и об изменении глубинного местообитания брахиопод в течение геологических периодов // Докл. АН СССР.— 1952.— Т. 87, № 2.— С. 281—282.
- Ager D. V. The adaptation of Mesozoic brachiopods to different environments // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.— 1965.— V. 1, N 2.— P. 143—172.
- Biernat G. Middle Devonian brachiopods of the Bodzentyn syncline (Holy Cross Mountains, Poland) // Palaeontol. polonica.— 1966.— N 17.— P. 1—162.
- Boucot A. J., Johnson J. G. Callicalyptella, a new genus of notanopliid brachiopod from the Devonian of Nevada // J. Paleontol.— 1972.— V. 46, N 2.— P. 299—302.
- Bourque P. A. Silurian and Basal Devonian of North-Eastern Gaspé Peninsula.— Quebec: Ministère des Richesses naturelles, 1977.
- Bowen Z. P., Rhoads D. C., McAlester A. L. Marine benthic communities of the Upper Devonian of New York // Lethaia.— 1974.— V. 7.— P. 93—120.
- Bretsky P. W., Flessa K. W., Bretsky S. S. Brachiopod ecology in the Ordovician of Eastern Pennsylvania // J. Paleontol.— 1969.— V. 43, N 2.— P. 312—324.
- Brunton C. H. C. Silicified brachiopods from the Viséan of county Fermanagh (II) // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Geology.— 1968.— V. 16.— P. 1—70.
- Brunton C. H. C. The shell structure of chonetacean brachiopods and their ancestors // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Geology.— 1972.— V. 21, N 1.— P. 1—26.
- Cocks L. R. M. New acrotretacean brachiopods from the Palaeozoic of Britain and Australia // Palaeontology.— 1979.— V. 22, N 1.— P. 93—100.
- Emig C., Le Locuff P. Description de Lingula parva Smith (Brachiopoda, Inarticulata), recollee en Côte d'Ivoire, avec remarques sur l'ecologie de l'espece // Tethys.— 1977.— V. 8, N 3.— P. 271—274.
- Garratt M. J. Siluro-Devonian Notanopliidae (Brachiopoda) // Mem. Nat. Mus. Victoria.— 1980.— V. 41.— P. 15—41.
- Gill E. D. The biological significance of exoskeletal structures in the Palaeozoic brachiopod genus Chonetes // Proc. Roy. Soc. Vict.— 1950.— V. 60.— P. 45—56.
- Gill E. D. Notanopliidae, a new family of palaeozoic brachiopoda from Australia // J. Paleontol.— 1969.— V. 43, N 5.— P. 1222—1231.
- Grant R. E. Unusual attachment of a Permian linoproductid brachiopod // J. Paleontol.— 1963.— V. 37, N 1.— P. 134—140.
- Grant R. E. Epine arrangement and life habits of the productoid brachiopod Waagenoconcha // J. Paleontol.— 1966.— V. 40, N 5.— P. 1063—1069.
- Grant R. E. Structural adaptation in two Permian brachiopod genera, Salt Range, West Pakistan // J. Paleontol.— 1968.— V. 42, N 1.— P. 1—32.
- Grant R. E. Taxonomy and autoecology of two arctic Permian rinchonellid brachiopods // Smithsonian. Contrib. Paleobiol., 1971.— N 3.— P. 313—335.
- Hanken N. M., Harper D. A. The taxonomy, shell structure and palaeoecology of the trimerellid brachiopod Gasconia Northrop // Palaeontology.— 1985.— V. 28, pt. 2.— P. 243—254.
- Havlíček V. Brachiopoda of the suborder Strophomenidina in Czechoslovakia // Rozpr. Ústřed. ústavu geol.— 1967.— Sv. 33.— P. 1—235.
- Havlíček V. Life habit of some Ordovician inarticulate brachiopods // Věstn. Ústřed. ústavu geol.— 1972.— Roč. 47, N 4.— P. 229—233.
- Havlíček V. Minute Devonian brachiopods (Notanopliidae, Leptostrophidiidae) in Bohemia // Věstn. Ústřed. ústavu geol.— 1977.— Roč. 52.— P. 299—302.
- Holland C. H. Some conspicuous participants in Palaeozoic symbiosis // Roy. Dublin Soc., Sci. Proceed. Ser. A.— 1971.— V. 4, N 2.— P. 15—26.
- Langenstrassen F. Fazies und Stratigraphie der Eifel-Stufe im östlichen Sauerland // Göttinger Arb. Geol. Paläont.— 1972.— N 12.— 106 S.
- McArthur R. H. On the relative abundance of species // Amer. Nat.— 1960.— V. 94.— P. 25—36.

- McCammon H. M. The food of articulate Brachiopods // *J. Paleontol.*—1969.—V. 43, N 4.—P. 976—985.
- Mineur P. J., Richardson J. R. Free and mobile brachiopods from New Zealand oligocene deposits and Australian Waters // *Alcheringa.*—1984.—V. 8, N 3—4.—P. 327—334.
- Morgan E. The pressure sensitivity of marine invertebrates.—A resume after 25 years // *Roy. Soc. Edinburgh Proc., Ser. B.*—1972.—V. 73.—P. 287—299.
- Muir-Wood H. On the morphology and classification of the brachiopod suborder Chonetoida.—London: British Museum (Nat. History).—1962.—132 p.
- Muir-Wood H., Cooper G. A. Morphology, classification and life habits of the Productoida (Brachiopoda).—Baltimore: Waverly Press, 1960.—447 p.
- Newall G. A symbiotic relationship *Lingula* and the coral *Heliolites* in the Silurian // *Trace Fossils.*—Liverpool: Seel House Press, 1970.—P. 335—344.
- Paine R. T. The sediment occupied by recent Lingulid Brachiopods and some paleoecological implications // *Paleogeogr., Paleoclim., Paleocol.*—1970.—V. 7.—P. 21—31.
- Percival J. G. Inarticulate brachiopods from the Late Ordovician of New South Wales, and their palaeoecological significance // *Alcheringa.*—1978.—V. 2, N 1—2.—P. 117—141.
- Plaziat J. C., Pajaud D., Emig Ch., Gall J. C. Environnement et distribution bathymetrique des Lingules actuelles; consequences pour les interpretations paleogeographiques // *Bull. Soc. geol. France.*—1978.—Ser. 7, t. XX, N 3.—P. 309—314.
- Racheboeuf P. R. Donnees nouvelles sur le developpement des epines chez certains Brachiopodes Chonetacea du Massif Armoricaire // *C. R. Acad. Sci. Ser. D.*—1973.—T. 277.—P. 1741—1744.
- Racheboeuf P. R. Chonetacea (Brachiopodes) du Devonien inferieur du Bassin de Laval (Massif Armoricaire, France) // *Palaeontographica.*—1976.—Abt. A, Bd 152.—S. 14—89.
- Racheboeuf P. R. Chonetacea (brachiopodes) Siluriens et Devonien du Sud-Ouest de l'Europe // *Mem. Soc. geol. mineral. Bretagne.*—1981.—V. 27.—P. 1—294.
- Richards R. P. Autoecology of Richmondian brachiopods (Late Ordovician of Indiana and Ohio) // *J. Paleontol.*—1972.—V. 46.—P. 386—405.
- Richards R. P., Dyson-Cobb M. A *Lingula-Heliolites* association from the Silurian of Gotland, Sweden // *J. Paleontol.*—1976.—V. 50.—P. 858—864.
- Richardson J. R., Watson J. E. Form and function in a Recent free living brachiopod *Magadina cumingi* // *Paleobiology.*—1975.—V. 1, N 4.—P. 379—387.
- Rowell A. L. Some early stages in the development of the brachiopod *Crania anomala* (Müller) // *Ann. Mag. nat. Hist.*—1960.—Ser. 13, N 3.—P. 35—52.
- Rowell A. J., Krause F. F. Habitat diversity in the Acrotretacea (Brachiopoda, Inarticulata) // *J. Paleontol.*—1973.—V. 47.—P. 791—800.
- Rudwick M. J. S. "Quick" and "Catch" adductor muscles in brachiopods // *Nature.*—1961.—V. 191.—P. 1021.
- Rudwick M. J. S. Notes on the ecology of brachiopods in New Zealand // *Trans. Roy. Soc. N. Z. Zoology.*—1962.—V. 1, N 25.—P. 327—335.
- Rudwick M. J. S. Living and fossil brachiopods.—L.: Hutchinson Univ. Library, 1970.—199 p.
- Savage N. M. The brachiopods of the Lower Devonian Maradana shale, New South Wales // *Palaeontographica.*—1974.—Abt. A, Bd 146, Lfd 1—3.—S. 1—51.
- Seilacher A. Ammonite shells as habitats in the Posidonia Shales of Holzmaden—floats or benthic islands? // *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh.*—1982.—N 2.—S. 98—114.
- Sheehan P. M. Ordovician and Silurian brachiopods from graptolitic shales and related deep-water argillaceous rocks // *Lethaia.*—1977.—V. 10, N 2.—P. 201—203.
- Stevens C. H. Paleoecologic implication of Early Permian fossil communities in Eastern Nevada and Western Utah // *Geol. Soc. Amer. Bull.*—1966.—N 77.—P. 1124—1130.
- Struve W. Fixo-sessile Brachiopoden aus dem Rheinischen Devon: *Schuchertellopsis* (*Krejcigraella*) und *Auchmerella* (*Strophomenida*) // *Senckenbergiana lethaea.*—1978.—Bd 59, N 1—3.—S. 93—115.
- Struve W. Zur Paläökologie fixo-sessiler articulater Brachiopoden aus dem Rheinischen Gebirge // *Senckenbergiana lethaea.*—1980.—Bd 60, N 4—6.—S. 399—433.
- Thayer Ch. W. Marine paleoecology in the Upper Devonian of New York // *Lethaia.*—1974.—V. 7, N 2.—P. 121—155.
- West R. R. Organism-substrate relations: terminology for ecology and palaeoecology // *Lethaia.*—1977.—V. 10.—P. 71—82.
- Winkler-Prins C. F. Carboniferous Productidina and Chonetidina of the Cantabrian mountains (NW Spain): systematics, stratigraphy and palaeoecology // *Leidsche Geol. Mededel.*—1968.—V. 43, Deel 43.—P. 41—155.
- Xu H. Early Middle Devonian plicanoplids from Nandan of Guangxi // *Acta Palaeontol. Sin.*—1977.—V. 16, N 1.—P. 59—70.

Выявля
сменяющие
копления, с
палеонтолог
ландшафто
ний опреде
как «...коп
мерный па
ассоциации
объединени
К числу
мерности п
платформы
располо
климатичес
прнурочена
протерозоя
постоян
платформу
обширни
мелководно
период
шие к реак
кушности с
осадконако
усилен
нералогичес
водосборах
неодно
ных регион
В сово
ский облик
роцветных
карбонатны
иногда дов
ные карбон
значение.
платформы
ется выдер
ниях, хотя
бонатонако
лурйских
на этом от
временным
ны сравнит
За неб
быть отнес
морской ка
хова [1962]
ков, преоб
ассоциация
отложения
строения т