



Е. А. Елкин

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ЭВОЛЮЦИИ
ДЕХЕНЕЛЛИД
И БИОХРОНОЛОГИЯ
СИЛУРА И ДЕВОНА**



ИЗДАТЕЛЬСТВО НАУКА

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт геологии и геофизики

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
SIBERIAN BRANCH
Institute of Geology and Geophysics

E. A. YOLKIN

REGULAR PATTERNS
IN DECHENELLID
EVOLUTION
AND BIOCHRONOLOGY
OF THE SILURIAN
AND DEVONIAN

Transactions, issue 571

The project 53: "Ecostratigraphy"
International geological
Correlation programme



PUBLISHING HOUSE "NAUKA"

Moscow 1983

Е. А. Елкин

ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ЭВОЛЮЦИИ
ДЕХЕНЕЛЛИД
И БИОХРОНОЛОГИЯ
СИЛУРА
И ДЕВОНА

Труды, вып. 571

Проект 53 «Экостратиграфия»
Международной программы
геологической корреляции



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1983

Елкин Е. А. **Закономерности эволюции дехенеллид и биохронология силура и девона.** М.: Наука, 1983.

В монографии проведена полная ревизия 30 видов, относящихся к четырем филолиниям (родам — Warburgella, Khalfinella, Ganinella и Dechenella). На основе анализа эволюционных изменений длительно развивавшихся исходных морфотипов этих родов обнаружены закономерности их морфогенеза. Сущность установленных закономерностей состоит в сочетании этапного (поступательного) и периодического характера изменения отдельных признаков. Установленная впервые периодичность эволюционного развития дехенеллид и относительная разномасштабность морфологических изменений на последовательных рубежах составили основу, на которой разработана иерархическая схема этапности изученных трилобитов. Геохронологическая интерпретация этой схемы представлена вариантом Общей геохронологической шкалы как он видится с позиций эволюции дехенеллид. Для временного интервала силур — ранняя половина девона предложена зональная шкала по трилобитам.

Книга рассчитана на широкий круг геологов и палеонтологов, занимающихся изучением стратиграфии среднего палеозоя, а также интересующихся общими вопросами эволюции органического мира и биохронологии, историей создания и путями совершенствования Общей геохронологической (стратиграфической) шкалы.

Табл. 13, рис. 13, фототабл. 16, библиогр. 281 назв.

Ответственный редактор

А. М. ОБУТ

Yolkin E. A. **Regular patterns in dechenellid evolution and biochronology of the Silurian and Devonian.** Moscow: Nauka, 1983.

Thirty species from four phylogenetic lineages (genera Warburgella, Khalfinella, Ganinella and Dechenella) are revised. Regular patterns in morphogenesis are deduced from analysis of evolutionary change in each of these genera, over a long period of time, from an initial morphotype. These regular patterns consist of a combination of phases of development and periodicity of change in certain characters. This periodicity is established for the first time in the evolutionary development of dechenellids; relatively different scales of morphological change on successive levels forms the basis for elaboration of a hierarchical scheme of etapes («stages») for study of trilobites. A geochronological interpretation of this scheme, from the position of dechenellid evolution, is presented as a version of the Standard geochronological scale. A zonal scheme, on trilobites, is proposed for the Silurian and the first half of the Devonian.

Tabl. 13, fig. 13, phototabl. 16, ref. 281.

Responsible editor

A. M. OBUT

ВВЕДЕНИЕ

Среднепалеозойские трилобиты в Сибири и на Дальнем Востоке до конца 50-х годов были мало изучены. Однако ряд послевоенных публикаций [Халфин, 1948; Чернышева, 1951; Максимова, 1952а] показал, что здесь они могут составлять значительный элемент палеонтологической характеристики соответствующих подразделений. В связи с этим в Институте геологии и геофизики СО АН СССР была поставлена специальная тема по изучению среднепалеозойских трилобитов Сибири.

Первый же полевой период в 1959 г., который проводился совместно с Н. П. Кульковым и Р. Т. Грациановой на Алтае и В. Н. Дубатовым на Салаире, подтвердил достаточную распространенность этой важной для целей стратиграфии группы фауны. Трилобиты, разнообразные по своему систематическому составу и в большом количестве, были обнаружены как в силурийских, так и в девонских отложениях. Обилие поступающего материала привело к необходимости разрабатывать поставленную тему поэтапно.

На первых порах внимание было сконцентрировано на девонских трилобитах. Но и такое ограничение оказалось недостаточным, так как уже в середине 60-х годов был получен огромный каменный материал. В собранных коллекциях обратили на себя внимание проетоидные трилобиты большим систематическим разнообразием и представительностью видов по количеству экземпляров, а среди них — дехенеллиды, которые были встречены в породах практически каждого выделяемого стратиграфического подразделения.

В результате изучения девонских дехенеллид [Елкин, 1966а, б, 1967, 1968] были установлены филогенетические последовательности видов, которые позволили решить не только ряд сложных вопросов корреляции соответствующих отложений, но и рассмотреть некоторые более общие вопросы, в частности вопрос о границе нижнего и среднего девона [Елкин, 1967]. Данные по развитию во времени единой морфоструктуры (морфотипа) полностью подтвердили ранее сделанные по другим группам фауны выводы о положении на Салаире границы нижнего и среднего девона в основании салаиркинского горизонта и позволили еще в большей степени их обосновать.

Филогенетическое направление в биостратиграфических исследованиях в то время представлялось перспективным, и поэтому изучение силурийских трилобитов решено было начать в таком же плане. Подходящим объектом оказались представители рода *Warburgella*, ценность которых для межрегиональных корреляций была установлена в ходе работы Международного комитета по границе силура/девона. На Алтае они были встречены также практически в каждом горизонте, а ближайшее их рассмотрение выявило, что они — непосредственные предшественники девонских дехенеллид.

В результате изучения представителей рода *Warburgella* [Елкин, 1974б], как и в случае с девонскими дехенеллидами, удалось решить ряд вопросов региональной стратиграфии и подойти к решению вопросов о соотношении крупных подразделений в Общей геохронологической (стратиграфической) шкале [Елкин, 1974а]. Было также установлено, что варбургеллы представляют собой ядро крупной группы проетоидных трилобитов, которая должна рассматриваться в составе семейства *Dechenellidae*. Это послужило основанием для выделения нового подсемейства *Warburgellinae*. Несколько позднее такое же новое подсемейство выделил и британский специалист по проетидам Р. Оуэнс, но смог опубликовать свои результаты раньше [Owens, 1973], в результате чего он стал автором данного подсемейства.

Опыт изучения дехенеллид подсказывал, что решение многих спорных вопросов стратиграфии нужно искать в области филогенетики разных групп организмов. Свидетельством тому является большой прогресс, достигнутый в межрегиональных корреляциях девонских отложений по конодонтам. Он был обеспечен переходом на филогенетическую основу построения зональной шкалы. Поэтому возникла необходимость постановки и проведения специальных исследований и по трилобитам.

Главная цель настоящей работы заключается в том, чтобы проследить на длительном отрезке времени характер эволюционных преобразований форм, относящихся к одной

и той же близкородственной группе организмов, и на этой основе рассмотреть вопросы маркировки геохронологической шкалы. Объектом для такого исследования были избраны дехенеллиды.

Основные задачи работы заключались в следующем:

1) отобрать последовательности видов, в которых не было бы пробелов. Иными словами, должна быть высокая степень уверенности в том, что ход эволюционного процесса зафиксирован в последовательности полностью;

2) отбор фактического материала провести таким образом, чтобы при составлении последовательности избежать влияния миграционного фактора;

3) провести ревизию всего материала по видам, составляющим соответствующие последовательности;

4) дать детальный анализ всех морфологических изменений на рубежах, связанных с появлением того или иного вида, чтобы подойти к определению относительного ранга соответствующего рубежа;

5) дать геохронологическую интерпретацию результатов анализа морфологических изменений в каждой из последовательностей видов и сравнить эти результаты с существующими схемами расчленения силура и ранней половины девона.

На прошедших в последнее десятилетие межведомственных совещаниях по унификации региональных стратиграфических схем, составляющих основу для всех видов геологосъемочных, поисковых и разведочных работ, вопрос о подразделениях общей стратиграфической шкалы для силура и особенно для девона был предметом острых дискуссий и удовлетворительного решения пока не получил. Это создает определенные трудности для геологических работ и особенно тогда, когда возникает необходимость в обобщениях, охватывающих всю территорию СССР.

Для решения сформулированных задач в связи с поставленной целью были отобраны четыре эволюционные последовательности видов — варбургелловая, халфинелловая, ганинелловая и дехенелловая, которые своим распространением охватывают весь силур и раннюю половину девона. Эти последовательности полностью отвечает тем условиям, которые нужно было учесть при их подборе, чтобы быть уверенным в качестве материала для выявления эволюционных изменений в морфологии соответствующей группы видов.

Основной материал по варбургеллам происходит из единого силурийско-девонского бассейна, который существовал на территории юга Западной Сибири (Салаир, Горный Алтай). Недостающими здесь были два звена — виды *W. tcherkesovae* и *W. volkovsuapa*, которые, как и другие виды из рода *Warburgella*, встречены в удаленных друг от друга районах мира, таких, как западный сектор Советской Арктики и Австралия. Это служило известной гарантией того, что включение перечисленных видов в анализируемую последовательность не исказит за счет миграционного эффекта общей картины хода эволюции варбургелл, поскольку распространение рассматриваемых видов было скорее всего глобальным.

Материал по халфинеллам и ганинеллам происходит из того же Салаиро-Алтайского бассейна, в котором шло и развитие варбургелл. При этом в начале девонского периода представители всех трех родов входили в состав единой биоты единого бассейна. Тем самым обеспечивалось «перекрытие» во времени видов одной последовательности видами другой. Более того, было установлено, что халфинелловая последовательность приняла на себя дальнейшее развитие в девоне архетипа варбургелл, формирование которого относится к началу силура. Таким образом, по существу весь рассматриваемый возрастной интервал оказался временем развития единой морфоструктуры. Ганинеллы же демонстрируют собой характер эволюции другого архетипа, но развивавшегося в том же самом древнем бассейне.

Географическое распространение халфинелл и ганинелл не столь широкое, как варбургелл, но тем не менее можно считать определенно, что они, по крайней мере временами, достигали территорий, которые сейчас приходятся на Западную Европу, Северную Африку и Северную Америку. А может быть, видимость сравнительно узкого географического распространения объясняется недостаточной их изученностью вне Сибири.

Основное развитие халфинелл и ганинелл происходило, вероятно, в умеренно тропическом поясе, на который приходился Палеотетис. Раннедевонская последовательность видов рода *Dechenella* была установлена на Таймыре и Северо-Востоке СССР (Сетте-Дабан и Омудевские горы). Специфичность комплексов фауны, в которые входят дехенеллы (высокая эндемичность фауны, бедность видового состава и, наоборот, обилие экземпляров), дает основание предполагать, что раннедевонское море, располагавшееся

на этой территории, было достаточно холодным. Именно это обстоятельство привлекло внимание к раннедевонским дехенеллам, поскольку здесь можно было сравнить темп и направление эволюции в ветвях, развивавшихся в разных по своим палеобиогеографическим и климатическим особенностям регионах.

Привлечение к анализу материала по описанной ранее последовательности видов [Елкин, 1968], относящихся к родам *Laciporogaspis* и *Praedechenella*, ничего принципиально нового не добавляло, поэтому они здесь не рассматриваются, как не рассматривается и небольшая по количеству видов последовательность родов *Cogniproetus*, *Dentarkia*, *Gerastos* и др.

Важное место в работе уделено ревизии всего мирового материала по видам, относящимся к отобранным последовательностям, особенно варбургелловой. Некоторые виды рода *Warburgella* многократно описывались разными авторами. Вполне естественно, что у некоторых из них оказалась разная трактовка объема отдельных видов. В наибольшей мере это относится к таким видам, как *W. stokesii* и *W. rugulosa*. В случае с видом *W. stokesii* пришлось пойти на временное решение вопроса, поскольку оказалось недостаточно материала по его местонахождениям в топотипической местности на Британских островах. При этом следует отметить, что учтены все публикации по состоянию на первую половину 1980 г.

Общие вопросы систематики дехенеллид не рассматривались, поскольку для решения поставленных задач в этом не было необходимости. Тем не менее было акцентировано внимание на систематическом положении варбургеллин и дано дополнительное обоснование для помещения этого подсемейства в состав семейства *Dechenellidae*.

Закономерности в историческом развитии дехенеллид рассматриваются в рамках концепции этапности и выявляются анализом морфологических изменений на рубежах, связанных с появлением каждого вида соответствующей последовательности. Вслед за Д. В. Наливкиным [1978] и Б. С. Соколовым [1978] этап понимается как **о т р е з о к в р е м е н и**. В приложении к конкретному материалу границы элементарного этапа определяются рубежами, которые выражены морфологическими изменениями в ходе эволюции исходного морфотипа (архетипа).

В результате проведенного анализа выявились определенные корреляции в изменениях многих признаков, в частности в уменьшении и увеличении расчленения глабели и пигидия. Они как раз и отражают в наибольшей степени периодичность морфологических изменений. Изменения, связанные с уменьшением количества плевральных ребер и боковых борозд глабели, часто объясняются явлениями неотении. Но в данном случае такое объяснение будет ошибочным, поскольку, например, наряду с уменьшением количества плевральных ребер может резко возрастать количество рахиальных колец.

При геохронологической интерпретации этапности и периодичности в эволюции дехенеллид был учтен тот факт, что современная Общая геохронологическая (стратиграфическая) шкала в настоящее время может считаться согласованной международно только до ранга систем. Это со всей очевидностью следует из решений II, VIII и XXI сессий Международного геологического конгресса (1881, 1900, 1960 гг.). Предлагаемый вариант Общей геохронологической шкалы включает конкретную последовательность подразделений и их ранговую соподчиненность, а также предложение выделять еще одну категорию общих подразделений — горизонт. Этот термин в понимании его советскими стратиграфами примерно соответствует термину «ярус», как часто его понимают за рубежом Раддан, Идв, Фрон, Шейнвуд, Далей и т. д. «Горизонт» фигурировал в предложениях Российской и Португальской делегаций на II сессии Геологического конгресса как наименьшая по рангу категория, но в то время это предложение поддержки не получило. В настоящее время, вероятно, нужно было бы повторно рассмотреть этот вопрос, так как положительное его решение позволило бы упорядочить стратиграфическую терминологию и избежать излишней полемики по целому кругу проблем.

Накопление фактического материала (сборы трилобитов, описания разрезов), небольшая часть которого явилась основой для написания настоящей работы, шло с 1959 г., в течение многих лет полевых исследований, проводившихся в различных регионах СССР — в Алтае-Саянской горной области (на Салаире, в Горном Алтае и Минусе), на Таймыре и Сибирской платформе, в Казахстане, Средней Азии и Подолии.

Важные данные были получены на геологических экскурсиях, которые были организованы в связи с проводившимися всесоюзными и международными совещаниями и симпозиумами: 1966 г. — выездная сессия Постоянной комиссии по ордовикам и силуру МСК СССР в Средней Азии; 1970 г. — Межведомственное совещание по унификации стратиграфических схем Казахстана; 1974 г. — Межведомственное совещание по унифи-

кации стратиграфических схем докембрия и палеозоя Северо-Востока СССР; 1970 и 1974 гг. — Международные симпозиумы по ордовику во Франции и Англии с экскурсиями по разрезам ордовика, силура и отчасти девона в Западной Франции и на Британских островах; 1973 г. — первая сессия Международной подкомиссии по стратиграфии девона (SDS) в ФРГ с общим обзором разрезов девона по долине р. Рейна от Бонна до Франкфурта на Майне; 1977 г. — пятая сессия SDS в Чехословакии с экскурсией на разрезы палеозоя Баррандиена; 1978 г. — Международный симпозиум по девонской системе в Англии с экскурсией преимущественно по разрезам силура Уэлса.

Много ценных сведений было получено в ходе геологических экскурсий, которые проводились внутри страны: 1964 г. — экскурсия на разрезы девона Салаира в связи с проведением Межведомственного совещания по унификации стратиграфических схем докембрия и палеозоя Средней Сибири; 1968 г. — экскурсия на те же разрезы Салаира, а также на разрезы силура и девона Подолии в связи с проведением в СССР III Международного симпозиума по границе силура и девона и стратиграфии нижнего и среднего девона; 1974 г. — экскурсия на разрезы девона в Горном Алтае в связи с подготовкой нового Межведомственного совещания по унификации стратиграфических схем докембрия и палеозоя Средней Сибири и на разрез силура и девона по ручью Мирному (бассейн р. Колымы) в связи с проведением Межведомственного совещания по унификации стратиграфических схем докембрия и палеозоя Северо-Востока СССР; 1978 г. — экскурсия в Зеравшанский хребт на разрезы девона в связи с проведением в СССР шестой сессии SDS.

В полевых работах, в ходе которых проводились сборы дехенеллид, в разные годы принимали участие М. К. Аполлонов, Л. С. Базарова, Н. И. Беспрозванных, Р. Т. Грацианова, В. Н. Дубатолов, Ю. А. Дубатолова, М. В. Ерина, В. А. Желтоногова, А. И. Ким, А. К. Кузьмин, Н. П. Кульков, Н. М. Ларин, Л. В. Нехорошева, Н. В. Сенников, М. А. Смирнова, С. В. Черкесова. Основной материал был собран совместно с Р. Т. Грациановой, Ю. А. Дубатоловой, В. А. Желтоноговой, Н. П. Кульковым и Н. В. Сенниковым. Кроме того, был обработан материал из личных сборов Р. Е. Алексеевой (Северо-Восток СССР: хребт Сетте-Дабан и Омулеские горы), А. И. Кима (Средняя Азия), Н. П. Кулькова (Горный Алтай), О. И. Никифоровой (Подолия) и З. Е. Петруниной, Н. В. Сенникова и Н. В. Русских (Горный Алтай).

Материал, описанный предыдущими исследователями, был просмотрен в ЦНИГР музее (ВСЕГЕИ), в Национальном музее Уэлса (Кардифф), в музеях Бирмингемского университета и Геологического института (Лондон), а также в Британском музее естественной истории (Лондон) и Национальном музее (Прага). Кроме того, благодаря любезности доктора Р. Оуэнса, удалось посмотреть находящийся у него на изучении в Кардиффе очень важный материал по варбургеллам из музеев Швеции.

При описании варбургелл очень ценными для понимания того или иного вида оказались слепки оригиналов, присланные из Англии доктором И. Струоном (Бирмингем), доктором Р. Оуэнсом (Кардифф) и доктором Д. Вайтом (Лондон), а также из Польши доктором Е. Томчиковой — фотографии считавшихся утерянными экземпляров, на основании которых Альтом был установлен вид *W. rugulosa*.

Чрезвычайно важными, для того чтобы понять развитие представлений на стратиграфию девона Рейнской области, были подборки биостратиграфических материалов, которые по моей просьбе любезно прислал, затратив огромный труд, доктор В. Струве (ФРГ). В эти подборки входили рабочие материалы к полевой экскурсии в Эйфельские горы в связи со второй сессией SDS (1974 г.) и пространный комментарий к ним; распыленные материалы о Дюссельдорфской конференции 1937 г., на которой было принято решение проводить границу нижнего и среднего девона в основании слоев Лаух; тематические подборки оттисков статей, в которых изложены современные представления западногерманских стратиграфов на расчленение и корреляцию пограничных слоев нижнего и среднего девона в типовом их разрезе.

Благодаря любезности доктора М. Бассета (Кардифф) для меня стали доступными работы Лэпворта [Lapworth, 1879a, b, 1880], который предложил свой вариант расчленения силура Великобритании. Этот вариант хотя и не пользуется сейчас у британских специалистов популярностью, но в ходе реконструкции силурийской шкалы должен быть принят во внимание при решении сложной для силура номенклатурной проблемы, касающейся его отделов и ярусов.

В самое последнее время мной были получены от доктора Гарсиа-Алькалде и доктора П. Морзадека новейшие материалы по биостратиграфии девона Северной Испании и Западной Франции.

Методика исследований. Известно, что разрезы силура и девона на юге Западной Сибири, из которых происходит основной описанный в настоящей работе палеонтологический материал, недостаточно хорошо обнажены и находятся в сложных тектонических условиях. Поэтому главной методической установкой при их изучении было детальное крупномасштабное геологическое картирование с выделением маркеров и их прослеживанием на площади. Только таким путем удалось впервые для Горного Алтая составить представление о единой последовательности слоев нижнего и среднего девона. Материал по последовательностям видов, строго привязанный к разрезам, был подвергнут анализу для выяснения характера и уровня морфологических изменений на рубежах, связанных с появлением очередного вида в каждой из последовательностей. Такой анализ был необходим для выяснения этапности и периодичности морфогенеза, являющихся основой для биохронологических заключений.

В работе показаны особенности филогенетического развития дехенеллид, выражающиеся не только в последовательном появлении специфических черт в их строении (этапность развития), но и в определенной повторяемости некоторых черт (периодичность развития); предложен альтернативный принципу «соглашения» путь определения ранга биостратиграфических границ.

Основные результаты проведенных работ докладывались или были оформлены в виде докладов на международных симпозиумах и конгрессах [1967, 1968, 1976, 1977 гг.], на межведомственных совещаниях по унификации региональных стратиграфических схем (1964, 1974 и 1979 гг.), на всесоюзных коллоквиумах по трилобитам (1971, 1974, 1977 гг.), на расширенных пленумах Постоянной комиссии по девону МСК СССР и СибРМСК.

В процессе разработки плана и написания данной работы автор консультировался и получал ценные советы и замечания научного руководителя Отдела палеонтологии и стратиграфии ИГиГ СО АН СССР академика Б. С. Соколова; заведующего лабораторией Палеонтологии планктона и бентосных водорослей, в которой выполнена работа, проф. А. М. Обута, оказавшего помощь также и в переводе с французского языка материалов геологических конгрессов; старшего научного сотрудника Лаборатории палеонтологии и стратиграфии палеозоя ИГиГ СО АН СССР Р. Т. Грациановой, совместно с которой был собран основной палеонтологический материал и написана серия статей.

За годы коллективных исследований проводилось большое число встреч, на которых обсуждались вопросы, имеющие отношение к настоящей работе, и автор получал от специалистов много полезных советов. В процессе оформления рукописи большую помощь по редактированию текста и техническим вопросам оказали Р. Т. Грацианова, В. Н. Елкина и Н. Н. Шабурова. Графика была вычерчена в Отделе картографии и оформительских работ Л. С. Гудкиной и Р. Г. Калининой, а фотоработы выполнены в фотолаборатории Отдела палеонтологии и стратиграфии ИГиГ СО АН СССР В. Ф. Горкуновым, В. Г. Кашиным и Н. П. Масловым. Автор выражает искреннюю признательность всем лицам, содействовавшим выполнению данной работы.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ДЕХЕНЕЛЛИД

На раннем этапе изучения трилобитов различные представители дехенеллоидных трилобитов обычно описывались под родовыми названиями *Proetus* и *Phillipsia*. Тенденция отождествлять их с типичными проетидами сохранялась всегда. Сейчас она даже несколько усилилась [Owens, 1973; Thomas, 1978, и др.].

Род *Dechenella* впервые был установлен в 1880 г. [Kayser, 1880], а таксон семейственной группы, подсемейство *Dechenellinae* — более 60 лет спустя [Přibyl, 1946b]. Однако уже в начале века группа видов, объединяемая под этим родовым названием, была достаточно детально рассмотрена в докторской диссертации Рудольфа Рихтера [Richter, 1909], одного из выдающихся исследователей трилобитов. Здесь стоит упомянуть о том, что на эту диссертацию давал свой отзыв Э. Кайзер, автор рода *Dechenella*.

Несколько позже Р. Рихтер [Richter R., 1912] провел более полное изучение дехенелл, составил исчерпывающий обзор всех накопленных к тому времени сведений и показал обособленность и компактность рассмотренной им группы видов. Тем самым уже тогда были подготовлены условия для придания ей более высокого таксономического ранга.

Главный результат раннего этапа изучения дехенеллид заключался в том, что была обоснована самостоятельность рода *Dechenella* и по степени расчленения пигидия показаны отношения с близкими к нему по морфологии родами *Proetus* и *Phillipsia*.

Конечно, с чисто морфологических позиций можно принимать члены ряда *Proetus*—*Dechenella*—*Phillipsia* за последовательные по восходящей линии уровни развития единой структуры. Однако на самом деле положение обстоит гораздо сложнее. Во-первых, как среди проетид имеются виды с достаточно сильно расчлененными пигидиями, так и среди дехенеллид установлено много форм с небольшим количеством рахимальных колец и плевральных ребер. Во-вторых, в ходе исторического развития проетидных трилобитов и особенно дехенеллид эти уровни в различных филогенетических ветвях следуют не обязательно в одном и том же порядке и не обязательно по восходящей линии [Елкин, 1968, 1974б].

Новый, второй этап в изучении дехенеллид связан с последующим накоплением новых фактов, которое завершилось новыми обобщениями только в послевоенный период. Первым из них следует назвать выделение в составе семейства *Proetidae* нового подсемейства *Dechenellinae* [Přibyl, 1946b]. Позже была опубликована очень основательная работа Рудольфа и Эммы Рихтеров [Richter R. et E., 1950a], в которой даны не только современные описания дехенеллид, но и анализ их стратиграфического и географического распространения.

Следующими важными, почти одновременно выполненными, но опубликованными в разное время были работы П. Юпе [Hupé, 1953, 1955], Р. и Э. Рихтеров и В. Струве [Richter R. et E., Struve, 1959] и З. А. Максимовой [1955б, 1960б, в]. В итоге они вошли (или явились соответствующими частями) в крупные сводки по трилобитам, которые были опубликованы на французском, английском и русском языках [Traité de Paleontologie, 1953; Treatise on invertebrate paleontology, 1959; Основы палеонтологии, 1960]. На этом втором этапе исследований дехенеллоидные трилобиты выделялись всеми специалистами уже в ранге одного из таксонов семейственной группы — семейства или подсемейства. Но родовой состав этого таксона был очень неустойчивым. Так, А. Пржибыл [Přibyl, 1946b] в состав выделенного им подсемейства *Dechenellinae* включал три рода:

Dechenella Kayser, 1880,
Schizoproetus R. Richter, 1912,
Proetina Přibyl, 1946.

В понимании Р. и Э. Рихтеров [Richter R. et E., 1950a] подсемейство *Dechenellinae* охватывает следующие роды:

Dechenella Kayser, 1880,
D. (Dechenella) s. str.,
D. (Basidechenella) R. Richter,
1912,
Schizoproetus R. Richter, 1912,

Cyrtosymbole R. Richter, 1913
(с под родами),
Skemmatocare R. et E. Richter, 1927,
Skemmatopyge R. et E. Richter, 1919,
Typhloproetus R. Richter, 1913.

С некоторым сомнением они склонны были сюда же относить Drevermannia R. Richter, 1909 (с под родами) и Chauproetus R. et E. Richter, 1919.

П. Юпе [Huré, 1953, 1955] впервые возвел дехенеллин в ранг семейства и определил такой его родовой состав:

Dechenella Kayser, 1880,
Schizoproetus R. Richter, 1912,
Paradechenella R. Richter, 1912.

Basidechenella R. Richter, 1912,
?Cyrtodechenella R. et E. Richter,
1950,
Proetina Příbyl, 1946.

З. А. Максимова [1955б] рассматривала подсемейство Dechenellinae в следующем составе:

Dechenella Kayser, 1880,
D. (Dechenella) s. str.,
D. (Basidechenella) R. Richter,
1912,
D. (Praedechenella) Z. Max., 1952,
Paradechenella R. Richter, 1912,
Schizoproetus R. Richter, 1912,
Cyrtosymbole R. Richter, 1913,
C. (Cyrtosymbole) s. str.,
C. (Calybole) R. et E. Richter, 1926,
C. (Waribole) R. et E. Richter, 1926,
C. (Cyrtodechenella) R. et E. Richter,
1950,

Skemmatocare R. et E. Richter, 1927,
Typhloproetus R. Richter, 1913,
Drevermannia R. Richter, 1909,
Dr. (Drevermannia) s. str.,
Dr. (Eodrevermannia) Příbyl,
1946,
Dr. (Palpebralia) R. et E. Richter,
1927,
Dr. (Formonia) R. et E. Richter,
1927,
Dr. (Carnicia) R. et E. Richter,
1927.

Но уже в «Основах палеонтологии» Максимова [1960в] под влиянием представлений Юпе [Huré, 1955] повысила ранг дехенеллин до семейственного уровня и исключила из него таксоны, группирующиеся вокруг родов Cyrtosymbole и Drevermannia. В итоге в составе семейства Dechenellidae остались:

Dechenella Kayser, 1880,
Schizoproetus R. Richter, 1912,
Paradechenella R. Richter, 1912,
Praedechenella Z. Max., 1952.

В отличие от Максимовой [1960в] Р. и Э. Рихтеры и В. Струве [1959] не приняли предложение Юпе о повышении таксономического ранга дехенеллин. Но родовой состав подсемейства Dechenellinae, как и в цитированной работе З. А. Максимовой, у них оказался небольшим:

Dechenella Kayser, 1880,
D. (Dechenella) s. str.,
D. (Basidechenella) R. Richter,
1912,

D. (Mopodechenella) Stumm, 1953,
D. (Praedechenella) Z. Max., 1952,
Paradechenella R. Richter, 1912,
Schizoproetus R. Richter, 1912.

Легко видеть, что к началу 60-х годов таксономическое положение дехенеллид и их состав более или менее стабилизировались.

Начало третьего этапа в изучении дехенеллоидных трилобитов совпадает с завершением публикации перечисленных выше сводок по палеонтологии, и в частности «Основ палеонтологии» [1960]. Оно характеризуется, как и начало каждого из предыдущих этапов, накоплением новых фактических данных. Этот этап пока не завершился очередными глубокими обобщениями, так как нового материала еще не достаточно.

К принципиально важным результатам рассматриваемого этапа в изучении дехенеллоидных трилобитов следует отнести:

- 1) упрочение семейственного ранга дехенеллид;
- 2) выделение в их составе ряда подсемейств:

Schizoproetinae Yolkin, 1968,
Monodechenellinae Pillet, 1972,
Lacunoporaspinae Pillet, 1972,
Warburgellinae Owens, 1973;

3) значительное расширение родового состава:

Dechenellurus Z. Max., 1960,	Pseudodechenella Pillet, 1972,
Lacunoporaspis Yolkin, 1966,	Eocyrtosymbole Pillet, 1972,
Pedinodechenella Ormiston, 1967,	Chauffouraspis Pillet, 1972,
Schizoproetoides Ormiston, 1967,	Fusciniptyge Ormiston, 1972,
Deltadechenella Ormiston, 1967,	Humeia Ormiston, 1975,
Khalfinella Yolkin, 1968,	Camsellia Ormiston, 1976,
Ganinella Yolkin, 1968,	Schizoproetina Z. Max., 1977,
Dechenelloides Gandl, 1968,	Borealia Z. Max., 1977,
Benesovella Chlupač, 1969,	Dechenella (Ormistonina) Z. Max.,
Paleodechenella Z. Max., 1970,	1978.

Несмотря на такое относительное обилие сведений, сейчас вряд ли возможно предложить устойчивую систему дехенеллид. Все еще остаются слишком большие морфологические пробелы между подсемействами и родами. Да к тому же несколько отстает изучение типичных проетид, которые по своей морфологии очень близки к дехенеллидам и, похоже, развивались с ними параллельно.

Эволюция представлений на систематику дехенеллид на современном этапе их изучения может быть проиллюстрирована на примере трех монографий [Ormiston, 1967; Елкин, 1968; Pillet, 1972].

А. Ормистон [Ormiston, 1967] рассматривал дехенеллид еще в ранге подсемейства и включал в него:

Dechenella Kayser, 1880,	Deltadechenella gen. n.,
D. (Dechenella) s. str.,	Cyrtodechenella R. et E. Richter,
D. (Pedinodechenella) subgen. n.,	1950,
D. (Basidechenella) R. Richter,	Schizoproetoides gen. n.,
1912,	Schizoproetus R. Richter, 1912,
	Paradechenella R. Richter, 1912.

Мной [Елкин, 1968] в составе семейства Dechenellidae выделялись:

Dechenellinae Pribyl, 1946,	Praedechenella Z. Max., 1952,
Dechenella Kayser, 1880,	Dechenellurus Z. Max., 1960,
Lacunoporaspis Yolkin, 1966,	Schizoproetinae subfam. n.,
Khalfinella gen. n.,	Schizoproetus R. Richter, 1912,
Basidechenella R. Richter, 1912,	Ganinella gen. n.
Paradechenella R. Richter, 1912,	

Позже [Елкин, 19746] к этому же семейству было отнесено еще одно новое подсемейство Warburgellinae.

По представлениям Ж. Пилле [Pillet, 1972], система дехенеллид должна быть такой:

Dechenellidae Pribyl, 1946,	Lacunoporaspis Yolkin, 1966,
Dechenellidae Pribyl, 1946,	Khalfinella Yolkin, 1968,
Dechenella Kayser, 1880,	Eocyrtosymbole gen. n.,
Basidechenella R. Richter, 1912,	Deltadechenella Ormiston, 1967,
Praedechenella Z. Max., 1952,	Benesovella Chlupač, 1969,
Pedinodechenella Ormiston,	Schizoproetinae Yolkin, 1968,
1967,	Schizoproetus R. Richter, 1912,
Pseudodechenella gen. n.,	Ganinella Yolkin, 1968,
?Dechenelloides Gandl., 1968,	?Paradechenella R. Richter, 1912,
Monodechenellinae subfam. n.,	Schizoproetoides Ormiston, 1967,
Monodechenella Stumm, 1953,	?Chauffouraspis gen. n.
Lacunoporaspinae subfam. n.,	

Три последовательных во времени варианта системы дехенеллид охватывают большую часть приведенного ранее списка новых родов. Из оставшихся неохваченными родов и подродов Fusciniptyge; Humeia, Camsellia, Borealia и D. (Ormistonina) могут

быть отнесены к дехенеллинам, а *Paleodechenella* — к варбургеллинам. О принадлежности рода *Schizoproetina* к какому-либо из подсемейств пока судить трудно. З. А. Максимова [1977а] включила его в состав шизопроетин. Таков взгляд на систему дехенеллид специалистов по девонским трилобитам.

Иные представления сложились у специалистов, изучающих силурийских проетид [Owens, 1973; Thomas, 1978; и др.]. Вся сложность ситуации заключается в том, что концепция рода *Proetus* долгое время базировалась на девонском виде *Proetus cuvieri* Steiningger, 1831, в то время как типовым видом этого рода первоначально был указан силурийский вид *Calymene concinna* Dalman, 1827 [Richter R. et E., 1950b], по морфологии напоминающий девонских дехенеллид. Этого общего сходства Р. Оуэнсу показалось достаточным, чтобы объединить в один таксон совсем разные по своему общему плану строения роды *Lacunoprogaspis*, *Khalfinella* и *Ganipella* и рассматривать уже объединенный таксон (*Lacunoprogaspis*) в качестве подрода рода *Proetus*. Оуэнс склонен относить к проетидам и шизопроетин. Конечно, с подобными предложениями трудно согласиться.

Другой дискуссионный вопрос, касающийся дехенеллид, связан с систематическим положением варбургеллин. Подсемейство *Warburgellinae* было выделено независимо друг от друга Оуэнсом [Owens, 1973] и мной [1974б], но отнесено к разным семействам. Это не удивительно, так как виды, составляющие сейчас род *Warburgella*, прежде включались во многие роды. Да и сам род *Warburgella* успел побывать в различных таксонах семейственной группы проетоидных трилобитов [Owens, 1973; Елкин, 1974б]. Так, на основании различных признаков он включался в состав *Tropidocoryphinae* [Příbyl, 1946b; Alberti, 1962], *Denemarkiinae* и *Proetinae* [Максимова, 1960в, 1970], *Proetidelinae* [Hupé, 1955; Richter, R. et E., Struve, 1959; Ormiston, 1967; Alberti, 1969, 1970; Lane, 1972; и др.]. При первом описании подсемейства *Warburgellinae* Оуэнсом [1973] было включено в состав семейства *Proetidae*, а мной [1974б] — в состав семейства *Dechenellidae*. Позже Р. Оуэнс и А. Томас [Owens, Thomas, 1975] отнесли его к семейству *Brachymetopidae*. Однако я не считаю, вопреки мнению Томаса [1978], что доказано происхождение брахиметопин от варбургеллин. А именно это их заключение дало им основание для объединения брахиметопин и варбургеллин в один таксон — *Brachymetopidae*. Думаю, что более основательны доводы К. Кэмпбелла [Campbell, 1977], который брахиметопид связывает происхождением с отарионидами, а не с варбургеллинами.

Первыми начали отождествлять варбургелл с дехенеллидами Р. и Э. Рихтеры [1950а, р. 179]. К дехенеллидам был первоначально отнесен и род *Paleodechenella* Z. Max., 1970. Он с самого начала рассматривался мной в составе варбургеллин. Но решающими при определении места подсемейства *Warburgellinae* в системе проетоидных трилобитов были находки на Таймыре раннедевонских дехенелл, а в Подолии переходной к ним формы — вида *W. althi* Volk. [Елкин, 1974б, 1979б].

В самое последнее время А. Томас [Thomas, Narborg, 1979] приводит такой родовой состав дехенеллид, рассматриваемых им в качестве подсемейства:

<i>Camsellia</i> Ormiston, 1976,	<i>Deltadechenella</i> Ormiston, 1967,
<i>Cyrtodechenella</i> R. et E. Richter, 1950,	<i>Helokybe</i> gen. n.,
<i>Dechenella</i> Kayser, 1880,	<i>Humeia</i> Ormiston, 1975,
<i>D. (Dechenella)</i> s. str.,	<i>Paradechenella</i> R. Richter, 1912,
<i>D. (Basidechenella)</i> R. Richter,	<i>Pedinodechenella</i> Ormiston, 1967,
1912,	<i>Schizoproetoides</i> Ormiston, 1967.

Надо сказать, что род *Helokybe* по строению цефалона скорее напоминает варбургеллин, а по строению пigidия ближе всего стоит к силурийским типичным проетидам.

В заключение следует отметить, что дальнейшее сравнительное изучение дехенеллид и проетид, несомненно, внесет соответствующие коррективы в состав этих семейств. Однако, думается, не настолько радикальные, как представляют себе сейчас некоторые специалисты.

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ МОРФОЛОГИИ И ТЕРМИНОЛОГИИ

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Трилобиты являются полностью вымершей группой животных, составлявших значительный элемент биоценозов палеозойских бассейнов. Они нам известны по элементам строения наружного скелета, в котором ясно выражена метамерия. Дехенеллиды по своей морфологии относятся к трилобитам, имеющим наиболее простой план строения, который принято именовать птихопароидным.

Соотношение мягких тканей трилобитов непосредственным образом отражено на их панцирях. Поэтому-то они и имеют достаточно сложное строение. Вероятно, вполне правомочно провести здесь аналогию между панцирем (экзоскелетом) трилобитов и скелетом позвоночных, имея в виду их большие возможности для воссоздания в первом случае — внутреннего строения, а во втором — внешнего облика животного. Экзоскелет трилобитов и скелет позвоночных — это две противоположные возможности для прикрепления мягких тканей тела, реализованные в ходе эволюции представителей животного мира, способных к активному передвижению.

Все сведения о трилобитах в первый, наиболее продолжительный период их изучения базировались на изучении их панцирей. В ископаемой летописи Земли, относящейся к палеозойской эре, остатки трилобитов представлены часто обильным материалом, что способствовало широкому их использованию в практических целях — для расчленения и корреляции разрезов. В настоящее время о трилобитах как о животных известно гораздо больше, чем прежде. Особенно много сведений такого рода получено в последнее десятилетие, когда в результате применения новых методов для поиска и изучения уникального по сохранности материала были получены совершенно новые данные, в том числе и о строении мягких частей тела трилобитов [см. например: Evolution and morphology... 1975]. Именно эти новые результаты морфологических исследований оживили интерес к совершенствованию языка описаний — терминологии.

В 50-е и в начале 60-х годов ведущими специалистами мира были подготовлены и опубликованы три крупные сводки по палеонтологии («Traite de Paleontologie», «Treatise on Invertebrate Paleontology» и «Основы палеонтологии»), в которых были обобщены все накопленные к тому времени материалы и по морфологии трилобитов. До сих пор эти сводки являются универсальными справочниками, в том числе и по вопросам терминологии. Авторы современных монографий по трилобитам чаще всего считают нужным подчеркнуть, что в вопросах терминологии они следуют одному из названных изданий. Тем не менее остается широкий диапазон расхождений в толковании многих терминов, что заставляет каждый раз делать соответствующие оговорки и что безусловно отрицательным образом сказывается на всеобщем взаимопонимании.

В наибольшей мере это касается сравнительно-морфологических исследований, которые показали, что не такие уж непреодолимые зияния имеются между трилобитами и другими классами членистоногих. Трудности сравнения метамерных частей трилобитов и близких к ним групп животных имеют причиной главным образом неупорядоченность терминологии. Она заключается прежде всего в том, что термин, обозначающий определенный элемент панциря, зачастую трактуется расширительно как часть тела животного, включающая и мягкие его ткани. Так, например, в одних случаях термины метамер и сегмент употребляются как синонимы, а в других случаях синонимами считаются сегмент и тергит. В итоге синонимами оказываются метамер и тергит. Лучше всего этот пример можно проиллюстрировать определениями из «Палеонтологического словаря» [1965]:

Сегмент (от лат. segmentum — кусок, часть)

1. Однородная часть сегментированного органа. Термин применяется также для обозначения частей оплодотворенной яйцеклетки.

2. Sphinctozoa — часть кубка... Синоним: табулярная полость. Иностр.: segment (англ., фр.); Segment (нем.).

3. Vermes, Annelida — слагающие тело членики в виде повторяющихся колец; у Polychaeta с боковыми выростами (параподиями). Синонимы: сомит, метамер. Иностр.: segment, metamere, (англ.); segment (фр.); Segment, Somit (нем.).

4. Arthropoda — зональные поперечные части тела, в той или иной степени сходные

друг с другом во внешнем и внутреннем строении... Синонимы: метамер, членик. Иностран.: *metamere, segment, somit* (англ.); *segment* (фр.); *Segment* (нем.).

Метамер: *Vermes, Annelida; Arthropoda* — см. сегмент.

Тергит, *tergites: Arthropoda* — склерит спинки. Иностран.: *tergite, tergal sclerite* (англ.); *tergite* (фр.); *Tergit* (нем.).

Склериты, *scleriti*:...

2. *Arthropoda* — хитиновые пластинки, составляющие наружную часть сегмента и обособляющиеся со стороны спинки, брюшка и реже плевры.

Здесь не случайно приведены также аналоги соответствующих терминов, используемых в палеонтологической и зоологической литературе на трех языках — английском, французском и немецком. Положением везде примерно одинаковое. Если, допустим, поставить задачу провести сравнительно-морфологический анализ крупных групп даже внутри типа *Arthropoda*, то ясно, что без предварительного уточнения значения многих терминов не обойтись.

В отечественной литературе после опубликования тома «Основ палеонтологии» [1960] по трилобитам в вопросах терминологии большинство авторов придерживались рекомендаций этого издания. Однако в крупных монографиях раздел «Систематическое описание», как правило, предваряется разделом, в котором поясняется значение многих используемых терминов. Особенно значительные расхождения по терминологии наметились при описаниях кембрийских и посткембрийских трилобитов (Максимова, 1955б; Суворова, 1956; Чугаева, 1958; Розова, 1960; Елкин, 1968; Коробов, 1973; Аполлонов, 1974; и др.). Поэтому на 1974 г. был запланирован и проведен в Новосибирске Всесоюзный коллоквиум по трилобитам [Елкин, Репина, Розова, 1975], главной целью которого была унификация терминов и форм описания систематических единиц разного ранга.

Коллоквиуму предшествовала большая предварительная работа по выявлению синонимов и гомонимов, а также по составлению определений терминов. Н. Е. Чернышева, М. К. Аполлонов и Е. С. Левицкий представили наиболее полные материалы, которые при обсуждении были взяты за основу. Кроме того, в полной мере были использованы детальные разработки по морфологии трилобитов, ранее выполненные Н. П. Суворовой [1956] и Н. Е. Чернышевой [1960].

В результате проделанной на коллоквиуме работы удалось прийти практически к единому мнению по 139 терминам [Решение коллоквиума по трилобитам, 1974], которые являются общими для большинства групп трилобитов. Вне рассмотрения оказались термины, характеризующие «экзотические» (специализированные) группы, и те, которые в настоящий момент могут иметь лишь статус терминов свободного пользования. В последующие годы названный выше список терминов был значительно дополнен и в окончательном виде итоговые материалы уже опубликованы [Словарь морфологических терминов, 1982].

Главное направление унификации терминов включало: 1) критическую переоценку латинских терминов из отечественной и иностранной литературы и восстановление тех из них, которые получили широкое признание и однозначно понимаются большинством исследователей, 2) упорядочение русских наименований отдельных элементов строения панциря трилобитов с учетом сложившейся практики их использования и 3) введение названий иностранного происхождения, отличающихся однозначностью использования. Каждый термин получил словесное определение, что исключает многозначную его трактовку.

С изложенным подходом и проделанной на коллоквиуме работой контрастировали предположения А. В. Розовой. Они сводились к тотальной латинизации всей терминологии по трилобитам. Такой подход не мог быть принят прежде всего потому, что это был бы по существу новый язык, так как морфология всего класса *Trilobita* насчитывает сотни наименований отдельных элементов, а применявшиеся термины на основе латинского языка составляли незначительный процент.

Одновременно со всеобщей латинизацией терминологии трилобитов для целей сокращения их описаний А. В. Розова и С. Н. Розов [1975, 1977] предложили еще и систему термиксов — буквенных сокращений каждого термина. Тем самым был создан еще один вариант терминологии, но уже в виде аббревиатур.

Сейчас трудно дать даже самую общую оценку изложенным выше предложениям А. В. Розовой по латинизации и введению новых терминов. Они базировались безусловно на имеющихся тенденциях при унификации терминологии трилобитов. Уже поэтому эти предложения нельзя отвергать полностью. Но только практика работ в будущем сможет

отобрать из них все ценное и конструктивное. В настоящее же время я склонен придерживаться в основном тех согласованных решений относительно терминологии трилобитов, которые были приняты на коллоквиуме в 1974 г. Однако некоторые термины, вошедшие в «Решения коллоквиума», нуждаются в дальнейшей унификации. Это становится очевидным, если иметь в виду работы последних лет по морфологии трилобитов и членистоногих вообще [Bergström, 1973a; Evolution and morphology... 1975; и др]. Нуждаются в унификации в первую очередь термины, близкие по своему значению к понятию «панцирь». Из них всех я предпочитаю термин *тергум*.

ТЕРГУМ (ПАНЦИРЬ)

Минерализованный наружный покров трилобитов как в отечественной, так и зарубежной литературе до сих пор именуется по-разному — экзоскелетон, панцирь, спинной панцирь, спинной (дорсальный) щит, тергум, дорсум и т. д. Главные расхождения во мнениях связаны с интерпретацией его частей относительно дорсальной и вентральной сторон тела животного. Наиболее близкими по значению терминами являются экзоскелетон и карапакс [Treatise on invertebrate paleontology, 1959], панцирь [Решение коллоквиума по трилобитам, 1974] и тергум [Cispe, 1975]. Последние два названия по определению идентичны. Но я отдаю предпочтение термину «тергум» по двум причинам. Во-первых, он является производным от наименования минерализованного покрова одиночного метамера трилобитов — тергита, которое, как будет показано ниже, имеет очевидные преимущества по сравнению с термином «сегмент». И, во-вторых, в этом случае достигается единообразие в наименовании основных частей жесткого покрова трилобитов.

Наибольшее единодушие среди специалистов разных стран сейчас наблюдается в наименовании основных отделов тергума (рис. 1), располагающихся вдоль оси

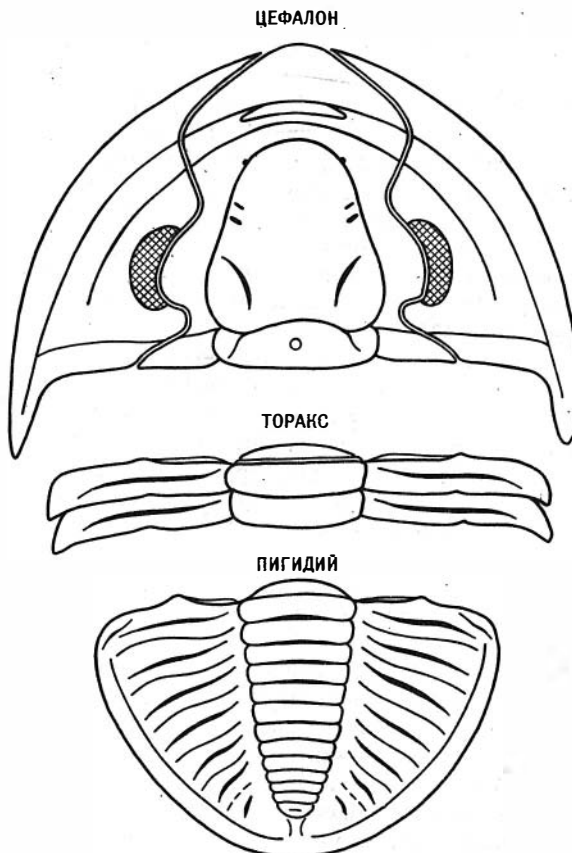


Рис. 1. Основные элементы строения тергума (панциря) дехенеллоидных трилобитов

животного — цефалон (головной щит¹), торакс (Туловище¹) и пигидий (хвостовой щит¹). Они образуют четко обособленные морфологические элементы. Цефалон и пигидий представляют собой жесткие покровы двух специализированных (передней и задней) тагм животного, а торакс — подвижно соединяющиеся покровы отдельных метамеров.

Существенные разногласия появляются при наименовании трех частей тергума, намечающихся параллельно продольной оси животного. Две боковые части называются более или менее сходно — плевральная часть (поле, region), а при обозначении части, ограниченной спинными бороздами, руководствуются обычно двумя разными подходами.

Согласно первому из них [Harrington et al., 1959] она именуется «осью» (axis), и от этого названия образуется уже целый «куст» терминов — axial furrow (=спинная борозда), axial ginge [=осевое (рахиальное) кольцо], axial spine [=осевой (рахиальный) шип] и т.д. Основной недостаток этого подхода заключается в том, что главный элемент («ось») не является единым жестким морфологическим образованием, поскольку тергум после линьки животного чаще всего распадался на многие составные части. Кроме того, при переводе на русский язык терминов, образованных на основе этого названия, возникают дополнительные неудобства, возможно вызванные тем, что понятие «ось» в большей мере воспринимается как одномерный (геометрический) элемент.

Сторонники второго подхода связывают название всей центральной части тергума, а также центральной части торакса и цефалона с названием центральной части пигидия — рахисом, действительно единым морфологическим образованием. От этого названия, так же как и от термина «плевра», можно образовать серию соподчиненных терминов: рахиальная часть тергума (торакса, цефалона) — плевральные части тергума (торакса, цефалона). В ряде групп трилобитов глабель и затылочное кольцо образуют единый нерасчлененный элемент, который полностью отвечает понятию «рахиальная часть цефалона» [см.: Bergström, 1973a, fig. 1; 1973b]. На мой взгляд, этот подход имеет явные преимущества по сравнению с предыдущим. К тому же в литературе на русском языке термин «рахис» укоренился прочно [Чернышева, 1960].

ЦЕФАЛОН

Основные элементы строения минерализованного покрова передней тагмы дехенеллид — цефалона — приведены на рис. 2—4. Здесь не показана лишь морфология его вентральной стороны, в частности гипостомы. Но она достаточно проста и трактуется подавляющим большинством специалистов однозначно. Строение неподвижной щеки у дехенеллид, как и у проетонидных трилобитов вообще, обладает своими особенностями. Этот элемент имеет вид единого морфологического образования без каких-либо ясных дополнительных структур. Поэтому разделение его на соподчиненные части достаточно условно (рис. 2 А).

В особом рассмотрении нуждается вопрос о наименовании элементов, связанных с расчленением глабели. Пожалуй, все специалисты сейчас едины во мнении, что боковые борозды глабели являются прежде всего следами сегментации цефалона на отдельные метамеры. Расхождения начинаются тогда, когда приступают к обсуждению количества первичных метамеров передней тагмы трилобитов и их обозначений. Гомологизация метамеров цефалона трилобитов с соответствующими метамерами других членистоногих обуславливала и наименование соответствующих лопастей глабели [Суворова, 1956, рис. 4, а] — антеннальные, мандибулярные и т. д. Более удобной оказалась система обозначения лопастей и борозд глабели, предложенная Е. Варбург [Warburg, 1925]. Эта система лишена неопределенности, связанной с гомологизацией первичных цефальных сегментов, и удобна в употреблении (рис. 5 А). Применение ее для всех трилобитов может вызвать расхождения во мнениях относительно нумерации в разных группах трилобитов гомологичных борозд и лопастей. Поэтому ценным в предложениях П. Юпе [Hupé, 1953, рис. 37] оказалось изменение порядка нумерации лопастей и боковых борозд глабели (рис. 5, В).

Такой способ обозначения рассматриваемых признаков дал возможность упростить их гомологизацию, но сама форма записи оказалась не совсем удачной. Этот недостаток частично был преодолен при подготовке «Тreatise» (рис. 5, В). Неудобной

¹ По терминологии, принятой в «Основах палеонтологии» [1960].

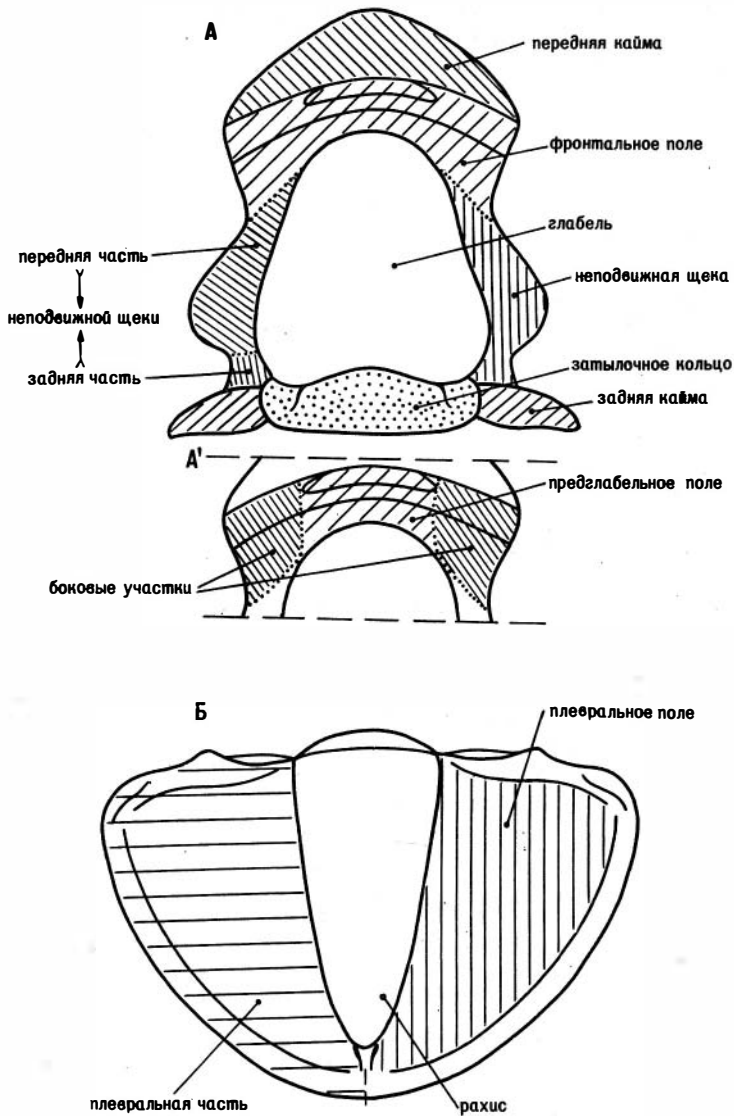


Рис. 2. Основные элементы строения
 А и А' — кранидия, Б — пигидия

здесь была только одинаковая форма обозначений как борозд, так и лопастей глабели (1р—4р), хотя буквенная их часть — р, несла определенную полезную смысловую нагрузку (соответствующая по порядку борозда или лопасть от заднего края глабели: 1st from the posterior extremity of the glabella).

Дальнейшая практика показала, что все-таки наиболее удачным было предложение [Struve, 1958, 1962], не получившее одобрения при подготовке «Treatise». Оно связано с введением индекса S для боковых борозд глабели и индекса L для лопастей (рис. 5 Г, Д).

Но на этом не кончается усовершенствование системы обозначения главнейших элементов строения глабели. Так, Ф. Лэйн [Lane, 1971] поменял местами порядковый номер и буквенный индекс соответствующей борозды и лопасти. В таком виде (1S—4S, 1L—4L) индексы боковых борозд и лопастей глабели уже используются в публикациях последних лет [Thomas, 1978; Thomas, Nagboppe, 1979]. Это, с моей точки зрения, наиболее удачная форма их выражения.

Дехенеллиды, изученные автором [Елкин, 1968, 1974б, 1979б], имеют, как правило, три пары боковых борозд глабели. Они назывались передними, средними и задними. При появлении четвертой пары борозд приходилось переходить на иную систему

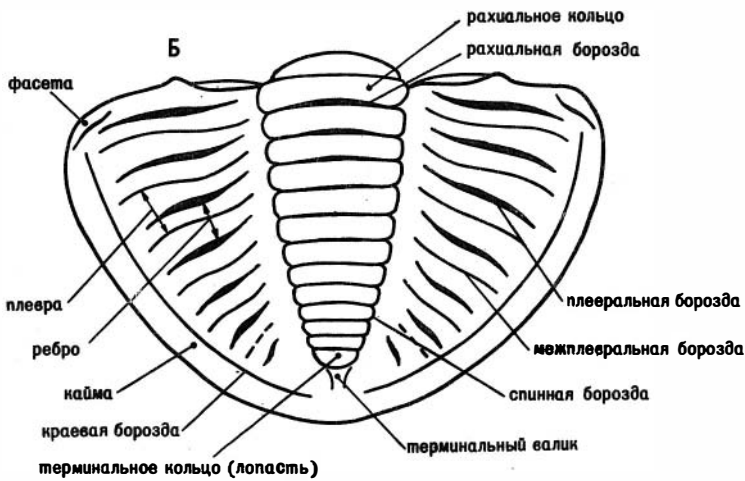
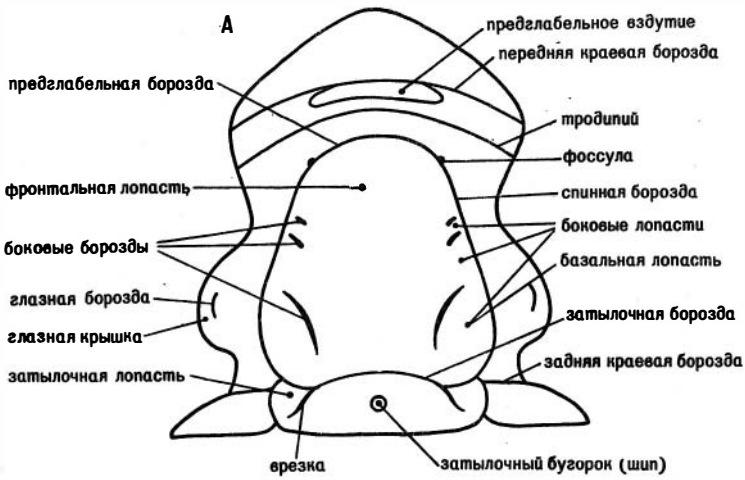


Рис. 3. Схема строения
А — кранидия, Б — пигидия

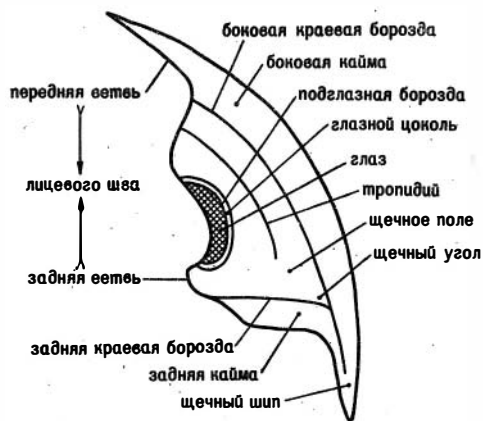


Рис. 4. Схема строения под-
внжной щеки

их обозначения, что вызывает определенные неудобства. Тем не менее в описательных разделах приведенные названия с успехом могут быть использованы как термины свободного пользования.

Следует отметить, что не всегда имеется необходимость в описании и боковых борозд глабелы, и ограниченных ими лопастей. В тех случаях, когда боковые лопасти

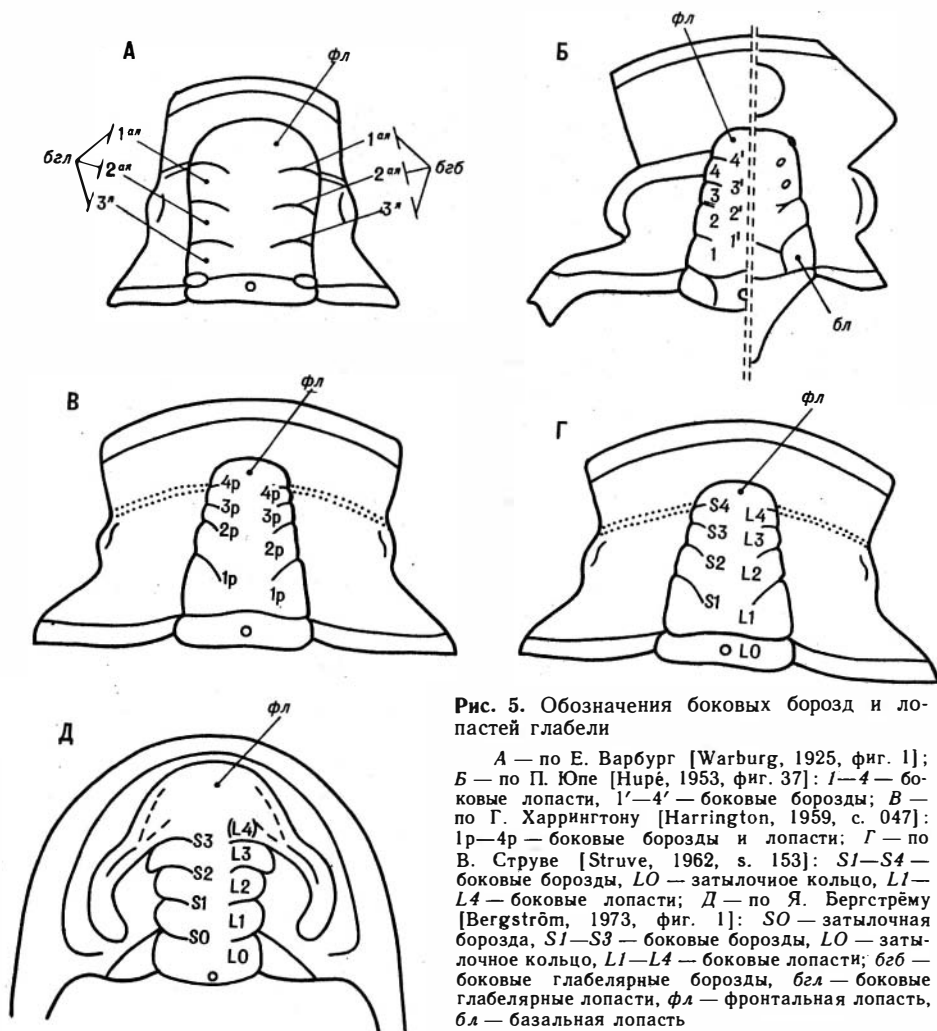


Рис. 5. Обозначения боковых борозд и лопастей глабелы

А — по Е. Варбург [Warburg, 1925, фиг. 1]; Б — по П. Юпе [Hupé, 1953, фиг. 37]: 1—4 — боковые лопасти, 1'—4' — боковые борозды; В — по Г. Харрингтону [Harrington, 1959, с. 047]: 1р—4р — боковые борозды и лопасти; Г — по В. Струве [Struve, 1962, s. 153]: S1—S4 — боковые борозды, LO — затылочное кольцо, L1—L4 — боковые лопасти; Д — по Я. Бергстрёму [Bergström, 1973, фиг. 1]: S0 — затылочная борозда, S1—S3 — боковые борозды, LO — затылочное кольцо, L1—L4 — боковые лопасти; фл — фронтальная лопасть, бл — базальная лопасть

имеют сложную форму и ее вариации в индивидуальном развитии особей значительны, то лучше описывать именно их. Но для групп, в которых глабель устроена просто и без резкого рельефа, лучше описывать ее боковые борозды. К таким группам следует отнести практически все проетондные трилобиты, в том числе и дехенеллиды.

ТОРАКС

Дехенеллиды относятся к полимерным трилобитам, у которых туловищных метамеров (сегментов) было не менее пяти. Выше уже было показано, какие расхождения существуют в трактовке такого термина, как с е г м е н т. Он широко вошел в мировую литературу по трилобитам в равной мере как для обозначения отдельного сомита вместе с твердым его покровом, так и для обозначения только покрова. Этой двусмысленности позволяет избежать предложение Г. Харрингтона [Harrington, 1959] о наименовании отдельного метамерного элемента торакса т е р г и т о м.

Сейчас ясно обозначилась тенденция применять термин «сегмент» только для части тела трилобита, соответствующей метамеру. Такое толкование обсуждаемых терминов позволяет, во-первых, оба их использовать и, во-вторых, избежать смешения понятий.

Тергит является основным элементом торакса. Строение его у дехенеллид (рис. 6) достаточно простое. Оно по существу ничем не отличается от строения тергитов птихопароидных трилобитов, общий план строения которых часто считается типичным для класса в целом.

Наибольшие расхождения во мнениях касаются терминов, связанных с центральной

частью тергита, морфологически выраженной полукольцом, но обычно называемой кольцом — р а х и а л ь н о е кольцо, о с е в о е кольцо. Эти два прилагательных сейчас являются конкурирующими. Как было отмечено выше, первое из них образовано от «рахиса» пигидия, а второе — от «оси», названия центральной части тергума, ограниченной спинными бороздами. Но ни одно из них, справедливости ради, не удовлетворительно в силу того, что они никак не связаны с названием морфологического элемента, частью которого являются. По этой причине предлагается именовать среднюю часть тергита т е р г а л ь н ы м кольцом. Его гомологами в метамерах пигидия будут рахиальные кольца, а на цефалоне, к примеру затылочное кольцо. Аналогично названиям

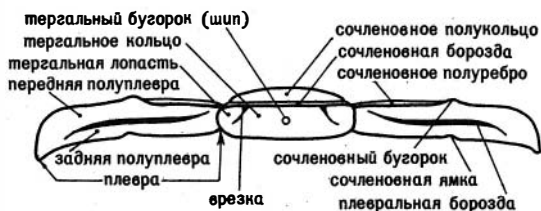


Рис. 6. Схема строения тергита

обособленных элементов затылочного кольца соответствующим образом именуется гомологичные элементы тергального кольца (рис. 6).

Следует также помнить о том, что термин «тергит» дается межсегментальному образованию, которое состоит из покрова одного метамера, жестко соединенного с частью покрова другого сочленовым полукольцом.

ПИГИДИЙ

Схема строения покрова задней тагмы дехенеллид — пигидия показана на рис. 2 и 3. Она в общем соответствует терминологии, приведенной Н. Е. Чернышевой [1960] и согласованной на коллоквиуме в 1974 г. Небольшие изменения касаются второстепенных деталей. Например, «кольцо рахиса» принято в написании «рахиальное кольцо». Для рахиального окончания на коллоквиуме был одобрен термин «конечная лопасть рахиса», под которым понимается «задняя нерасчлененная часть рахиса, соответствующая одному или нескольким кольцам рахиса». У дехенеллид эта часть рахиса может быть по ширине значительной в сравнении с шириной предшествующих рахиальных колец и иногда со следами рахиальных борозд. Но часто она полностью соответствует по форме и размерам прилегающим к ней рахиальным кольцам. Для первого случая здесь используется термин «терминальная лопасть», а для второго вводится его модификация — «терминальное кольцо». Эти уточнения согласуются с другими терминами, одобренными на коллоквиуме для задней части пигидия, такими, как «терминальный валик» и «терминальный шип».

Г л а в а III


СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

Современный уровень изученности дехенеллид пока не позволяет предложить для них строго обоснованную систему. Резко ощущается недостаток нового хорошо стратиграфически привязанного материала хотя бы по основным палеобассейнам, в которых они жили. В итоге приходится констатировать, что выделение серии новых родов ведет к дестабилизации системы дехенеллид и появлению новых трудностей в расшифровке родственных отношений внутри отряда Proetida в целом, к которому дехенеллиды относятся. Чтобы убедиться в этом, достаточно проанализировать основные выводы по данным вопросам, содержащиеся в ряде публикаций последних 10—15 лет [Ormiston, 1967; Елкин, 1968, 1974б; Bergström, 1973а; Owens, 1973; Fortey, Owens, 1975; Campbell, 1977; Thomas, 1978; и др.].

Однако высокая «биостратиграфичность» дехенеллид все больше привлекает к ним внимание специалистов вне зависимости от того, выделяют ли они в качестве семейства или подсемейства, включаются ли в состав проетид, относятся к брахиметопидам и т. д.

Таблица 1

Общие стратиграфические подразделения для силура, нижнего и среднего девона

Система	Отдел	Ярус	Горизонт (Series, Stage, Substage)				
			Англия, Баррандиен, Салаир, Эйфельские горы				
Девонская	Средний	Теленгитский	D ₂ ^a	Мамонтовский	Eifelian (s. str.)		
			D ₂ ^c	Шандинский	Dalej		
			D ₂ ^b	Беловский	Zlichov		
			D ₂ ^a	Салаиркинский			
	Нижний	Белгирский	D ₁ ^b	Малобачатский	Koněprusy		
			D ₁ ^a	Крековский			
		Кайбальский	D ₁ ^b	Петцевский	Lochkov		
			D ₁ ^a	Томьчумышский			
	Силурийская	Верхний (Подоллий)	Приждоловский (Скальский)	S ₂ ^c	Дзвиногородский	Downton Castle Sandstone	
				S ₂ ^b	Рашковский		
S ₂ ^a				Исаковский			
Салопеский			S ₂ ^c	Малиновецкий	Ludlow	Whitcliffian	U.
			S ₂ ^b	Homerian			L.
			S ₂ ^a	Sheinwoodian		Leintwardinian Bringewoodian Eltonian	
Нижний (Лландовери)		Верхний (Тараннон)	S ₁ ^b	Telychian			
			S ₁ ^a	Fronian			
		Нижний (Виркхилл)	S ₁ ^b	Jdwian			
			S ₁ ^a	Rhuddanian			
			Wenlock				

В данной главе приводятся описания четырех последовательностей видов, которые могут однозначно интерпретироваться с филогенетических позиций. Большая часть видов ранее детально уже описывалась [Ёлкин, 1968, 1974б, 1979б], поэтому для них в связи с уточнением терминологии даются только диагнозы и соответствующие ссылки.

Некоторые виды нуждались в дополнительном изучении ввиду получения новых материалов как коллекционных, так и литературных. Прежде всего это касается представителей рода *Warburgella*. Многие из них были практически одновременно описаны тремя авторами [Schrank, 1972; Owens, 1973; Ёлкин, 1974б], в результате чего имеются случаи синонимии. Для таких видов описания даются более полные. Третью группу составляют новые виды, описания которых выполнены по форме, принятой в СССР для палеонтологических монографий.

Стратиграфическое распространение видов показано в терминах, отраженных в табл. 1, поскольку Общая стратиграфическая шкала для силура и девона находится в стадии уточнения. Подробно эти вопросы рассматриваются в биостратиграфической части работы.

Далее следует отметить, что для всех проетондных трилобитов, включающих и дехенеллид, принимается таксономический ранг отряда, как это было предложено

Р. Форти и Р. Оуэнсом [Fortey, Owens, 1975], но в объеме, близком к надсемейству Proetoidea З. А. Максимовой [1960в]. Из проетонидей, вероятно, нужно было бы исключить семейства Holotrachelidae и Brachymetopidae. Первое вместе с семействами Plethopeltidae и Dimeropygidae, а второе — с семействами Otarionidae и Aulacopleuridae [Campbell, 1977] могут составить основу для двух самостоятельных таксонов подобного же ранга.

При всем этом хотелось бы подчеркнуть, что трудно согласиться с Оуэнсом [Owens, 1973], объединяющим роды Lacunoprogaspis, Khalfinella и Ganinella в один подрод рода Proetus. Они представляют собой три самостоятельные последовательности видов, каждая из которых обязана развитием во времени своему исходному морфотипу, достаточно хорошо отличающемуся от остальных и поэтому заслуживает выделения в качестве самостоятельного рода.

Действительно, что отличает, например, представителей рода Khalfinella от представителей двух других родов? Наиболее бросается в глаза у халфинелл укороченный и уплощенный пигидий с фиксированным числом рахиальных колец и небольшим количеством плевральных ребер. У ганинелл эти признаки подвержены значительным вариациям. В то же время разные виды ганинелл объединяет удлиненность глабели, уплощенность краевой каймы цефалона и значительный наклон наружу краевой каймы пигидия, чего нет у халфинелл.

Два силурийских вида Proetus (Lacunoprogaspis) confossus Owens и Pr. (L.) obcopticus Lindstr., описанные Р. Оуэнсом [Owens, 1973], действительно имеют некоторое сходство с типичными лакунопорасписами. И не исключено, что именно они составляют ту ветвь, которая дала начало типичным девонским лакунопорасписам.

Еще более определенные заключения можно сделать при знакомстве с такими формами, описанными Е. Шранком из силура [Schrank, 1972], как Proetus pulcher pulcher Nieszk. и Pr. pulcher subsp. Они являются несомненными ближайшими предшественниками ганинелл, которые в девоне продолжают дальнейшее развитие единого для них архетипа.

Нет надобности продолжать эту дискуссию, поскольку она выходит за рамки настоящей работы. Все необходимые сведения по этому поводу и их анализ приводятся при описаниях соответствующих таксонов в разделах «Замечания» и в разделе, посвященном вопросам филогении дехенеллид.

При описании видов особое внимание уделено стратиграфической и фациальной привязке изученного материала. В разделах описаний «Голотип» при указании учреждений, где хранятся типовые экземпляры видов, приняты следующие сокращения: ИГиГ СО АН СССР — Институт геологии и геофизики Сибирского отделения Академии наук СССР, Новосибирск; ТПИ — Томский политехнический институт; ЦНИГР музей — Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей им. акад. Ф. Н. Чернышева, Ленинград.

К Л А С С TRILOBITA WALCH, 1771

О Т Р Я Д PROETIDA FORTEY ET OWENS, 1975

С Е М Е Й С Т В О DECHENELLIDAE PRIBYL, 1946

ПОДСЕМЕЙСТВО DECHENELLIDAE PRIBYL, 1946

Р о д Dechenella Kayser, 1880

Типовой вид. *Phillipsia verneuili* Barrande, 1852.

З а м е ч а н и я. Несмотря на относительную многочисленность работ, в которых описываются представители рода Dechenella, в его систематике еще много неясного. Выделение серии новых подродов не дает возможности должным образом упорядочить систему этого рода и фактически возводит его в таком виде по крайней мере до подсемейственного уровня.

Считается, что: 1) распространение представителей рода Dechenella ограничивается только средним девонем, 2) они появились внезапно в разных палеобиогеографических областях на рубеже раннего и среднего девона и 3) их предков следует искать среди раннедевонских проетид. Материал, полученный автором в 1965 г. из нижнего девона Таймыра при совместных работах с группой С. В. Черкесовой [Елкин, 1979б], позволяет по-иному взглянуть на все эти вопросы. Они будут рассмотрены в соответствующих разделах работы.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний и средний девон. Северное полушарие.

Dechenella prisca Yolkin, 1979

1979б. *Dechenella prisca* Yolkin, sp. n.: Елкин, с. 83, табл. XI,

Табл. I, фиг. 1—4

фиг. 1—4.

Голотип. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 545/2, кранидий [Елкин, 1979б, табл. XI, фиг. 2а, б]. Таймыр, среднее течение р. Тарей, обн. 775, слон (57—61) Z^1 . Нижний девон, кайбальский ярус, толбатские слои (D_1^{1b}). Табл. I, фиг. 2.

Диагноз. Глабель с тремя парами слаборазвитых боковых борозд (1—3S), которые часто выражены только отсутствием микроскульптуры. Задняя пара (1S) со слабыми дополнительными бороздками не доходит до затылочной борозды (OS). Пигидий с 12 рахиальными кольцами и 7 плевральными ребрами (иногда намечается восьмая пара ребер).

Материал. Всего 37 экз., из них кранидиев 3, подвижных щек 1, пигидиев 33.

Описание. См.: Е. А. Елкин [1979б].

Распространение. Ранний девон (D_1), Таймыр и Северо-Восток СССР.

Фациальная приуроченность. Известняки темно-серые, плотные, тонко-слоистые, вблизи поверхностей напластования обычно обогащенные глинистым материалом.

Местонахождение. Таймыр, среднее течение р. Тарей, обн. 775, слои 47в, 50 (5 экз.) — урюмские слои (D_1^{1a}); обн. 770, слои 3, 8а, 8е, (7—8) Z (10 экз.) и обн. 775, слой 55 (1 экз.) — толбатские слои (D_1^{1b}); обн. 775, слои (57—61) Z (9 экз.) — толбатские слои (D_1^{1b}); обн. 770, слой 106 (2 экз.) — даксанские слои (D_1^{2a}).

Северо-Восток СССР: хребет Сетте-Дабан, ручей Тихий, обн. 20, слой 8, обр. 142 (6 экз.) — слои с *Sibirioechia lata* нижнесеттедабанского горизонта (D_1^{1b}) и слой 9, обр. 143 (2 экз.) — слои с *Hebetioechia settedabanica* нижнесеттедабанского горизонта (D_1^{1a}); Омуревские горы, ручей Сухой, обн. 8, обр. 17 (2 экз.) — средняя часть нелюдимской свиты ($D_1^{1a?}$).

Dechenella modica Yolkin, 1979

Табл. I, фиг. 5—7

1979б. *Dechenella modica* Yolkin, sp. n.: Елкин, с. 85, табл. XII, фиг. 1—4.

Голотип. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 545/5, кранидий [Елкин, 1979б, табл. XII, фиг. 1а, б]. Таймыр, среднее течение р. Тарей, обн. 775, слои (57—61) Z. Нижний девон, кайбальский ярус, толбатские слои (D_1^{1b}). Табл. I, фиг. 5.

Диагноз. Передние боковые борозды глабели (3S) слабые или выраженные только отсутствием микроскульптуры; средние (2S) — обычно мелкие; задние (1S) — мелкие или умеренно глубокие со слабыми дополнительными бороздками, не доходящие до затылочной борозды (OS). Пигидий с 13 рахиальными кольцами и 8 ребрами.

Материал. Всего 26 экз., из них кранидиев 13, подвижных щек 2, пигидиев 11.

Описание. См.: Е. А. Елкин [1979б].

Распространение. Ранний девон, кайбальский и белтирский века (D_1^{1b} — D_1^{2a}), Таймыр и Северо-Восток СССР.

Фациальная приуроченность. Известняки темно-серые, тонко-слоистые, в различной степени глинистые, переходящие в глинисто-карбонатные сланцы.

Местонахождение. Таймыр, среднее течение р. Тарей, обн. 700, слои 8а, (7—8) Z (5 экз.) и обн. 775, слой 60в (6 экз.) — толбатские слои (D_1^{1b}); обн. 775, слои (57—61) Z (6 экз.) — толбатские слои (D_1^{1b}); обн. 770, слои 106, 166, 21 (7 экз.) — даксанские слои (D_1^{2a}); Северо-Восток СССР: хребт Сетте-Дабан, ручей Крутой, обн. 23, слой 2, обр. 35 (1 экз.) — слои с *Sibirioechia lata* нижнесеттедабанского горизонта (D_1^{1b}); Омуревские горы, ручей Сухой, обн. 8, обр. 17 (1 экз.) — средняя часть нелюдимской свиты ($D_1^{1b?}$).

Dechenella aspera Yolkin, 1979

Табл. II, фиг. 1—4

1979б. *Dechenella aspera* Yolkin, sp. n.: Елкин, с. 86, табл. XIII, фиг. 1—4.

Голотип. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 545/9, кранидий [Елкин, 1979б, табл. XIII, фиг. 1а—г]. Таймыр, среднее течение р. Тарей, обн. Е—6514 Z (аналог

¹ Буквой Z помечены экземпляры, собранные в осыпи соответствующего слоя.

слоев 15—16 в обн. 770). Нижний девон, белтирский ярус, даксанские слои D_1^{2a}). Табл. II, фиг. 2.

Д и а г н о з. Передние боковые борозды глабели (3S) мелкие, средние (2S) — умеренно глубокие; задние (1S) — глубокие, слабо соединяющиеся с затылочной бороздой (OS). Пигидий с 14 рахиальными кольцами и 8 парами плевральных ребер (иногда намечается и девятая их пара).

М а т е р и а л. Всего 42 экз., из них кранидиев 14, подвижных щек 4, пигидиев 24.

О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин (1979).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний девон, белтирский век (D_1^2), Таймыр.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки темно-серые, тонкослоистые, в различной степени обогащенные глинистым материалом; аргиллиты темного цвета, обычно монолитного сложения.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Таймыр, среднее течение р. Тарей, обн. 770, слои 106, 15, 166 (=E—65146) и E—6514 Z (=обн. 770, слои 15—16) (28 экз.) — даксанские слои (D_1^{2a}); обн. 770, слои 24 и E—6515 (=обн. 770, слой 26) (14 экз.) — юнходские слои (D_1^{2b}).

Decheñella ormistoni Yolkin, 1979

Табл. II, фиг. 5—8; табл. XV

1979б. *Dechenella ormistoni* Yolkin, sp. n.; Елкин, с. 87, табл. XIV, фиг. 1—4; табл. XV, фиг. 1.

Г о л о т и п. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 545/13, спинной щит [Елкин, 1979б, табл. XIV, фиг. 1 а—в; табл. XV, фиг. 1 а—г]. Таймыр, среднее течение р. Тарей, обн. 770, слой 26. Нижний девон, белтирский ярус, юнходские слои (D_1^{2b}). Табл. II, фиг. 5—6.

Д и а г н о з. Передние боковые борозды глабели (3S) мелкие; средние (2S) — умеренно глубокие или глубокие, задние (1S) — глубокие, отчетливо соединяются с затылочной бороздой.

(OS). Пигидий с 15 рахиальными кольцами и 9—10 плевральными ребрами.

М а т е р и а л. Всего 74 экз., из них тергумов 4, кранидиев 19, подвижных щек 22, пигидиев 29.

О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин (1979б).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний девон, белтирский век (D_1^{2b}), Таймыр и Северо-Восток СССР.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки темно-серые, средне- и тонкослоистые, слабogliнистые.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Таймыр, среднее течение р. Тарей, обн. 770, слои 24, 26 (=E—6519a) (69 экз.) — юнходские слои (D_1^{2b}).

Северо-Восток СССР, хребет Сетте-Дабан, обн. 12, обр. 60—62 (5 экз.) — слои с *Eoglossinotoechia taimyrica* верхнесеттедабинского горизонта ($D_1^{2b?}$).

ПОДСЕМЕЙСТВО WARBURGELLINAE OWENS, 1973

Типовой род. *Warburgella* Reed, 1931.

Д и а г н о з. Глабель грушевидных очертаний или субтрапецеидальная, с одной — тремя парами боковых борозд (1—3S). Типично 1S глубокая. В спинных бороздах и передней краевой борозде против переднебоковых углов глабели часто хорошо выражены отчетливые ямки (фоссулы), а в краевой борозде — предглабельное вздутие. Затылочные лопасти, как правило, обозначены хорошо.

Пигидий имеет до 17 рахиальных колец и до 7 плевральных ребер. Рахис сравнительно узкий, обычно с продолжением в виде терминального валика.

Поверхность глабели может быть гладкой или покрыта бугорками и прерывистыми валиками.

С о с т а в п о д с е м е й с т в а. *Warburgella* Reed, 1931; *Cyphoproetus* Kegel, 1927; *Astroproetus* Begg, 1939; *Prantlia* Přibyl, 1946; *Tropidocare* Chlupač, 1971; *Paleodechenella* Z. Maximova, 1970; *Khalfinella* Yolkin, 1968; *Pseudowarburgella* Yolkin, gen. n.

З а м е ч а н и я. Рассматриваемое подсемейство было выделено фактически одновременно Р. Оуэнсом и мной, хотя работы вышли из печати в разные годы [Owens, 1973; Елкин, 1974б]. Сходясь в главном, а именно в том, что морфотип, который демонстрируют собой представители рода *Warburgella*, имеет высокий таксономический ранг,

мы расходимся в деталях, порой существенных, прежде всего в вопросе о составе подсемейства.

Во-первых, перевод подрода *Tetinia* Chlupač из рода *Prantlia* в род *Warburgella* совершенно не логичен. Этот подрод в отличие от варбургелл имеет совершенно иные очертания глабели (усеченный конус). Мною он ранее трактовался как самостоятельный род и тоже относился к варбургеллинам [Елкин, 1974б]. Скорее всего, прав И. Хлупач [Chlupač, 1971], который рассматривает его как подрод в составе рода *Prantlia*. В этом случае род *Prantlia* в полном объеме нужно включать в состав подсемейства *Warburgellinae*, что в итоге не расходится и с мнением Оуэнса [1973].

Во-вторых, из-за широкого толкования объемов родов *Cyphoproetus* и *Astroproetus* Оуэнс не считает возможным отнести их к варбургеллинам, хотя и находит в них много общего с родом *Warburgella*. Типовой вид рода *Cyphoproetus* (*C. depressus* (Barr.)) по строению кранидия показывает тот же морфологический тип, что и род *Warburgella*: грушевидные очертания глабели, притупленность ее переднего края и хорошая выраженность задней пары боковых борозд глабели (1S). Можно, конечно, согласиться с заключением Оуэнса о том, что сходство циртропроетусов и варбургелл связано с параллельным их развитием [Owens, 1973], но этот вывод не исключает отнесения их к одному и тому же подсемейству.

Морфологическое сходство *Astroproetus reedi* Begg — типового вида этого рода с варбургеллинами настолько велико, что А. Ормистон [Ormiston, 1967] допускал синонимичность родов *Astroproetus* и *Warburgella*. Таким образом, если не касаться видового состава циртропроетусов и астропроетусов, понимаемого разными авторами различно, а ориентироваться только на их типовые виды, эти роды являются несомненными представителями подсемейства *Warburgellinae*.

В-третьих, нужно согласиться с предложением Оуэнса о включении в состав варбургеллин монотипического рода *Tropidocare* Chlupač. Пигидии его единственного вида по наличию узкого и хорошо расчлененного рахиса, терминального валика и одинаковой степени развития полуплевр относятся к главному типу пигидиев варбургеллин. В то же самое время по форме глабели этот вид относится к иному типу, чем все варбургеллы. У него, так же как и у представителей рода *Prantlia*, глабель по своим очертаниям представляет собой усеченный конус. В связи с этим нужно отметить, что очень велика вероятность того, что представители родов *Tropidocare* и *Prantlia*, подобно описываемым в настоящей работе варбургеллам, относятся к единой филогенетической последовательности.

К варбургеллинам впервые здесь я отношу еще один род — *Khalfinella*, прежде включаемый в состав дехенеллин. Типовой вид этого рода демонстрирует собой типично варбургелловый план строения тергума. Особенно хорошо это видно, если сравнивать очертания их глаблей, общее строение цефалонов, а также «рельеф» ребер на плевральных частях пигидиев.

Внешне дискуссионным представляется и вопрос о семейственной принадлежности варбургеллин. Несмотря на то что это подсемейство выделено недавно, оно уже помещалось в состав разных семейств — *Proetidae* [Owens, 1973], *Dechenellidae* [Елкин, 1974б], *Brachymetopidae* [Owens, Thomas, 1975; Thomas, 1978]. К этому следует добавить, что ранее варбургеллины, в частности их типовой род *Warburgella*, связывались с *Proetinae* [Максимова, 1970] и *Proetidellinae* [Hupé, 1955; Richter R. et E., Struve, 1959; Ormiston, 1967; Alberti, 1969, 1970; Chlupač, 1971; Chatterton, Perry, 1977]. Однако сейчас можно считать твердо установленной связь варбургелл с дехенеллами [Елкин, 1979б], что и определяет положение варбургеллин в составе семейства *Dechenellidae*.

Здесь не рассматривается систематика варбургеллин в полном объеме, поэтому не получают полного освещения все связанные с этим вопросы. Так, в разделе «Замечания» к описанию рода *Warburgella* только в общих чертах показана необходимость выделения нового рода *Pseudowarburgella*, указаны главнейшие его диагностические признаки и примерный видовой состав.

К варбургеллинам, вероятно, следовало бы отнести род *Helokybe* Thomas, 1979 [Thomas, Narbonne, 1979], так же как и формы, описанные Ф. Лейном [Lane, 1972] под названиями *Cyphoproetus* sp., *Warburgella* sp., *Warburgella?* sp. и *Otarion* sp. Но это требует специального рассмотрения, а главное — дополнительного материала.

Распространение. Силур, ранний и средний девон. Европа, Азия, Африка, Северная Америка, Австралия.

Род *Warburgella* Reed, 1931

Типовой вид. *Asaphus stokesii* Murchison, 1839.

Диагноз. Глабель грушевидных очертаний, типично с округло притупленным передним краем, имеет 1—3 пары боковых борозд: задние борозды (1S) обычно глубокие, средние (2S) и передние (3S) развиты в различной степени или не выражены. Фронтальное поле чаще с тропидием. У ряда видов в передней краевой борозде наблюдается предглабельное вздутие.

Пигидий с заметно сужающимся назад рахисом обычно имеет терминальный валик, до 15 рахимальных колец (включая терминальную лопасть) и до 7 плевральных ребер. Поверхность глабели струйчатая (прерывистые валики), бугорчатая или гладкая.

Состав рода. *Warburgella rugulosa* [Alth, 1874]; *W. althi* Yolkin, 1974; *W. eureka* Alberti G., Haas et Ormiston, 1972; *W. mackenziensis* Chatterton et Perry, 1977; *W. volkovcyana* Balashova, 1968; *W. waigatschensis* (Tschernyschew et Yakovlev, 1898); *W. tcherkesovae* Z. Maximova, 1970; *W. stokesii* (Murchison, 1839); *W. verecunda* Yolkin, 1974; *W. obscura* Yolkin, 1974; *W. insperata* Yolkin, 1974; *W. kolobovae* Yolkin, 1974; *W. calvata* Yolkin, sp. n.; *W. altaica* Yolkin, sp. n.

Замечания. Накопленный к настоящему времени фактический материал по рассматриваемому роду позволяет значительно пересмотреть его видовой состав, а также приводимые ранее синонимы к видам [Schränk, 1972; Owens, 1973; Елкин, 1974б; Thomas, 1978; и др.]. Однако остается все еще много нерешенных вопросов.

Первый из них касается вида «*Warburgella baltica* G. Alberti». Помимо чисто номенклатурных неувязок (см. раздел «Замечания» к виду *W. verecunda*), выясняется, что этот вид может относиться к особой группе видов, непосредственно не связанной близким родством с другими видами рода *Warburgella*. Такой вывод напрашивается при анализе материалов по варбургеллинам Эстонии.

Один из кранидиев вида *W. (W.) estonica* R. Mannil [Мяниль, 1979, табл. I, фиг. 9] практически идентичен кранидию с о-ва Готланд, описанному Г. Линдстремом [Lindström, 1885, табл. XVI, фиг. 13] как *Phaetonides rugulosus* sp. n., в то время как другие кранидии (в том числе и голотип) демонстрируют близкий, но иной план строения по сравнению с типичными варбургеллами. Оба вида происходят из венлока Балтоскании. В свое время вид с о-ва Готланд был отнесен к роду *Warburgella* [Alberti, 1962, p. 151—152] и признан в качестве вторичного гомонима вида Альта [Alth, 1874] — *W. rugulosa* [Alberti, 1963а, p. 150]. Но эстонский материал позволяет усомниться в этом.

Пигидии вида «*W. (W.) estonica*» принципиально отличаются от пигидиев всех варбургелл такими признаками, как заостренные дистальные концы задних полуребер, выпукло-вогнутое плевральное поле и достаточно выпуклый сам пигидий. На основании этого Р. Мяниль [1979, с. 104] считает возможным в дальнейшем обособить эстонский вид в самостоятельный род или подрод.

Для окончательного решения данного вопроса материалов накоплено пока недостаточно. Но пути решения наметить можно. Для этого предлагается виды из Эстонии (*estonica*) и с о-ва Готланд (*rugulosa*) обособить от типичных варбургелл под новым родовым названием *Pseudowarburgella*, типовым видом которого можно принять *W. (W.) estonica*. К этому же роду, несомненно, относится и кранидий, изображенный Г. Альберти [1962, Tabl. 5, Fig. 10] под названием *W. rugulosa* (Lindström). Но он существенно отличается от кранидиев и *Pseudowarburgella rugulosa* (Lindstr.) и *Ps. estonica* (R. Mannil) по отсутствию ясно выраженных передних (3S) и средних (2S) боковых борозд глабели. Скорее всего, это новый вид, и для него предлагается название в честь одного из лучших знатоков среднепалеозойских трилобитов профессора Гамбургского университета Герхарда Альберти — *Ps. gerhardi* Yolkin, sp. n. В качестве голотипа этого вида следует принять экземпляр, изображенный в работе Альберти [1962, Tabl. 5, Fig. 10].

К роду *Pseudowarburgella* Yolkin, gen. n., вероятно, нужно отнести и вид *W. (W.) scutterdinensis* Owens, если исходить из голотипа этого вида [Owens, 1973, tabl. 14, fig. 6 a—c; Thomas, 1978, tabl. 13, fig. 15 a, b]. К сожалению, по данному виду материала очень мало и он явно разнороден. Так, пигидий [Owens, 1973, tabl. 14, fig. 7; Thomas, 1978, tabl. 13, fig. 12] по основным чертам строения сходен с пигидиями вида *W. altaica* Yolkin sp. n. Что касается подвижных щек [Owens, 1973, tabl. 14, fig. 4—5; Thomas, 1978, tabl. 13, fig. 13—14], то похоже, что они относятся к разным видам, и трудно сказать, которая из них принадлежит *Ps. (?) scutterdinensis* (Owens).

Таким образом, несмотря на неполную ясность по ряду вопросов, выделение нового рода *Pseudowarburgella* в составе видов *Ps. rugulosa* (Lindström), *Ps. estonica* (R. Ман-

nil), *Ps. gerhardi* Yolkin, sp. n. и *Ps. (?) scutterdinensis* (Owens) помогает упорядочить систематику варбургеллин, и в частности рода *Warburgella*.

Другим дискуссионным вопросом в систематике рода *Warburgella* является вопрос о выделении в его составе подродов. К настоящему времени было предложено, помимо типового, еще четыре подрода: *Podolites* Balashova, 1968; *Waigatchella* Z. Maximova, 1970; *Tetinia* Chlupač, 1971 [см.: Owens, 1973] и *Anambon* Landrum et Sherwin, 1976. О нецелесообразности выделения первых двух уже писалось [Alberti, 1970; Schrank, 1972; Owens, 1973; Елкин, 1974б]. Третий из названных выше подродов — *Tetinia* — первоначально совершенно обоснованно был включен в состав рода *Prantlia* [Chlupač, 1971]. Но Оуэнс [1973] на основании наличия у него предглабельного вздутия, узкого предглабельного поля и общего характера строения пигидия исключил его из состава рода *Prantlia* и включил в состав рода *Warburgella*, считая, что единственным отличием его от типичных варбургелл является отсутствие тропидия. Усеченно-конические очертания глабели типового вида подрода *Tetinia* не позволяют, как уже отмечалось, отнести этот подрод к роду *Warburgella*. Но сохранение в составе рода *Prantlia* сохраняет его и в составе подсемейства *Warburgellinae*.

Подрод *Anambon* и новый вид *W. (A.) jelli* были выделены на австралийском материале [Landrum, Sherwin, 1976]. По-видимому, авторам этих таксонов не была известна работа З. А. Максимовой [1970], в которой она описала арктических варбургелл. Даже общее сравнение подродов *Anambon* и *Waigatchella* показывает, что они являются синонимами. Главное их сходство заключается в наличии узкого предглабельного поля. Эта черта характеризует собой определенную периодически повторяющуюся с некоторыми вариациями стадию развития единого варбургеллового морфотипа. Именно поэтому нецелесообразно выделять ее в особый таксон, как было в случае с подродами *Waigatchella* и *Anambon*, хотя такая тенденция и намечается [Chatterton, Pеггу, 1977].

И наконец, в систематике варбургелл имеется еще один принципиально важный вопрос, по которому существуют значительные разногласия. Это вопрос о внутривидовой изменчивости. В одних случаях она трактуется в очень широких пределах, в других слишком узко. Этот феномен можно объяснить рядом причин, в том числе давлением традиций, объемом имеющегося материала по тому или иному виду, а также тем фактом, что разные виды даже единого филогенетического ствола могут иметь различный размах морфологической изменчивости.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Силур, ранний и средний девон (D_1 — D_2^c). Европа, Азия, Африка, Северная Америка, Австралия.

*Warburgella calvata*¹ Yolkin, sp. n.

Табл. III, фиг. 1—5

Г о л о т и п. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 466/90, кранидий, Горный Алтай, окрестности с. Усть-Чагырки, обн. Р—788д. Нижний силур, нижний подотдел, свита Вторых утесов (S_1^{1b} — пограничные слои зон *surplus* и *triangulatus*). Табл. III, фиг. 2.

Д и а г н о з. Глабель укороченная, задняя пара ее боковых борозд (1S) отчетливая лишь в своей средней части, средние (2S) и передние (3S) борозды неразличимы. Предглабельное поле широкое, с тропидием; предтропидиальная и посттропидиальные его части примерно одной ширины. Поверхность глабели гладкая. Пигидий расчленен слабо, из рахиальных колец ясно обособляется лишь переднее, а на плевральных частях различимо до двух ребер.

М а т е р и а л. Всего 68 экз.², из них кранидиев 37, пигидиев 31.

О п и с а н и е. Кранидий удлинённый, умеренно выпуклый в поперечном направлении, от затылочного кольца равномерно наклонен к переднему краю. Глабель укороченная, умеренно или слабовыпуклая в поперечном и продольном направлениях; спереди ограничена узкой, но обычно резко выраженной предглабельной бороздой. Спинные борозды слабые, иногда намечаются только изгибом тергума. Из боковых борозд глабели различима лишь задняя их пара (1S). Они ясно выражены лишь в средней своей части.

Затылочное кольцо умеренно широкое (одной ширины с передней каймой), от глабели

¹ *Calvata* — гладкая.

² В это число не вошли разрозненные неподвижные щеки, гипостомы и тергиты, которые трудно отличить от этих же морфологических элементов вида *W. altaica*.

отделено резкой, но неглубокой затылочной бороздой, без затылочных лопастей; с затылочным бугорком посередине.

Предглабелное поле широкое, от передней краевой каймы отделено простым изгибом тергума. Примерно посередине оно имеет резкий тропидиальный перегиб, на котором располагаются от одного до трех тонких валиков, составляющих тропидий. Валики могут располагаться параллельно друг другу или сходиться и расходиться. Предтропидиальная часть наклонена вперед круто, а посттропидиальная часть — полого. По ширине каждая из них примерно равна передней краевой кайме. Кайма уплощенная.

Неподвижные щеки очень узкие, вместе с глазными крышками образуют единый элемент. Глазные крышки достаточно широкие, в плане асимметричные, расположены против задней части глабелы.

Передние ветви лицевых швов расходятся под углом 40—45°. Задние ветви очень короткие, так как глазные крышки почти доходят до заднего края глабелы.

Микроскульптура на глабелы не наблюдается. Глабель гладкая. Иногда предглабелное поле может быть тонкошагреневым. На переднем крае передней краевой каймы наблюдаются валики, похожие на тропидиальные.

Пигидий уплощенный, округленный или несколько вытянутый в ширину, без ясно обозначенной краевой каймы. Рахис узкий, составляет меньше $\frac{1}{3}$ ширины пигидия, выпуклый, не доходит до заднего края, ограничен спинными бороздами в виде изгиба тергума, имеет более или менее ясно обозначенным только переднее рахиальное кольцо.

Плевральное поле пигидия имеет до двух очень слабо намеченных ребер, которые лучше выражены у края пигидия. Плевральные борозды не резкие, наблюдаются обычно по всей своей длине, а межплевральные — лишь у края пигидия.

Сочленовное полукольцо очень узкое. Сочленовный мышелок выражен очень слабо. Он расположен от спинных борозд на $\frac{1}{4}$ длины сочленовного полуребра.

Поверхность пигидия гладкая, но на переднебоковых его углах и вдоль внешнего края можно наблюдать тонкие валики.

Изменчивость. Возрастные изменения заметнее выражены на кранидиях. Они связаны с тенденцией к уменьшению четкости всех борозд — предглабелной, спинных и задней пары боковых борозд глабелы.

Индивидуальная изменчивость на кранидиях представлена вариациями четкости предглабелной борозды, степени укороченности глабелы и очертаний ее переднего края — от притупленного до слабоокруглого. На пигидиях индивидуальная изменчивость проявляется в различной четкости обособления рахиального кольца и плевральных ребер. Кроме того, пигидии по очертаниям разделяются на две группы — с округлыми и широкими очертаниями, причем в первую входят только крупные экземпляры. Сейчас трудно сказать, являются ли они самостоятельными морфами, которые можно было бы интерпретировать как проявление диморфизма вида.

Сравнение. Наибольшее сходство описываемый вид обнаруживает с видом *W. altaica* (см. ниже). Оно выражено в наличии на кранидиях широкого предглабелного поля, только задней пары боковых борозд глабелы (1S) и слабого расчленения пигидиев. Кроме того, у *W. calvata* укороченная глабель и более слабые спинные борозды, которые ее ограничивают. У вида *W. altaica* пигидии имеют более расчлененные плевральные части. От других видов рода *Warburgella* рассматриваемый вид, так же как и вид *W. altaica*, очень хорошо отличается практически полным отсутствием расчленения рахиса.

Распространение. Ранний силур (ландовери). Горный Алтай.

Фациальная приуроченность. Известняки в виде стяжений («булок») и тонких прослоев (2—3 см) среди сланцев, зеленовато-серые, обломочные и органогенно-обломочные, с резким преобладанием разрозненных частей тергумов трилобитов и створок остракоид над ископаемыми остатками других групп фауны, в том числе и граптолитов.

Местонахождение. Горный Алтай, левобережье р. Чагырки, обн. Р—783—8/52, 5—52,6 м (3 экз.) — свита Вторых утесов (S_1^a — зона *surhus*), обн. Р—788д, закопушка 7 (63 экз.) — свита Вторых утесов (S_1^{lb} — пограничные слои зон *surhus* и *triangulatus*); окрестности с. Соловьи, Ганин ключ, обн. ГК—2 (2 экз.) — сыроватинская свита (S_1^{2a}).

Warburgella altaica Yolkin, sp. n.

Табл. III, фиг. 6—12

1973. *Warburgella* (*Warburgella*) sp. 1: Owens, с. 71, табл. 14, фиг. 11—12 — только!

?1973. *Warburgella* (*Warburgella*) *scutterdinensis* sp. nov.: Owens, с. 70, табл. 14, фиг. 7 — только! [см. также: Thomas, 1978, с. 52, табл. 13, фиг. 12].

1974б. *Warburgella insperata* Yolkin, sp. n.: Елкин, с. 68, табл. 2, фиг. 1 — только!

Г о л о т и п. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 466/91, кранидий, Горный Алтай, левобережье реки Чагырки, обн. Р—788 (закопушка 7). Нижний силур, нижний подотдел, свита Вторых утесов (S_1^{1b} — пограничные слои зон *cyphus* и *triangulatus*). Табл. III, фиг. 9.

Д и а г н о з. Задняя пара боковых борозд глабели (1S) умеренно глубокая, средние (2S) и передние (3S) борозды неразличимы. Предглабельное поле широкое, с тропидием; предтропидиальная его часть несколько уже посттропидиальной. Поверхность глабели гладкая или покрыта удлиненными валиками. Пигидий с двумя намечающимися передними рахиальными кольцами имеет до 3—4 плевральных ребер.

М а т е р и а л. Всего 39 экз., из них кранидиев 18, пигидиев 21.

О п и с а н и е. Кранидий удлиненный, умеренно выпуклый в поперечном направлении, от затылочного кольца по пологой дуге наклонен вперед. Глабель удлиненная, слабовыпуклая в поперечном направлении, в задней своей части субгоризонтальная, ограничена четкими предглабельной и спинными бороздами. Из боковых борозд глабели хорошо выражена только задняя пара (1S), остальные неразличимы.

Затылочное кольцо умеренно широкое, с затылочным бугорком посередине, от глабели отделено достаточно глубокой затылочной бороздой. Затылочные лопасти от остальной части кольца отделены очень слабо намеченными депрессиями.

Предглабельное поле широкое, от уплощенной передней краевой каймы отделено изгибом тергума. Тропидий ясно выражен, представлен тонким валиком (одним или двумя), располагающимся на тропидиальном перегибе. Предтропидиальная часть предглабельного поля круто наклонена вперед, примерно вдвое уже его посттропидиальной части, которая имеет слабый наклон вперед.

Неподвижные щеки очень узкие, от глазных крышек не отделяются. Глазные крышки достаточно широкие, в плане асимметричные, располагаются против задней половины глабели.

Передние ветви лицевых швов расходятся под углом примерно 30—40°, задние ветви очень короткие.

Микроскульптура на глабели может быть в виде удлиненных валиков, но у большинства кранидиев глабели гладкие. Редко на затылочном кольце у них можно наблюдать удлиненные валики.

Пигидий уплощенный, округлый или вытянутый в ширину, с очень слабо выраженной краевой каймой, которая отделяется от плеврального поля слабой краевой бороздой в виде депрессии, что особенно хорошо видно в задней части пигидия. Рахис узкий, выпуклый, с боков ограничен ясными спинными бороздами в виде изгиба тергума, от заднего конца плавно опускается к краевой борозде. Обычно можно наблюдать только два передних рахиальных кольца, большая часть рахиса на вид цельная.

Плевральное поле пигидия расчленяется на три-четыре слабо выраженных плевральных ребра. Плевральные борозды не резкие, обычно видимые на всем своем протяжении, тогда как межплевральные борозды лучше обозначены лишь у края пигидия.

Сочленовное полукольцо узкое. Сочленовный мышцелок обозначен ясно, располагается от спинных борозд примерно на $1/4$ длины сочленовного полуребра.

Поверхность пигидия обычно гладкая.

И з м е н ч и в о с т ь. Возрастные изменения хорошо заметны как на кранидиях, так и на пигидиях. На кранидиях ранних голаспидных стадий тропидий отсутствует. На последующих стадиях он появляется вблизи краевой борозды и далее смещается в сторону середины предглабельного поля, не доходя до нее даже на самых поздних стадиях развития. На самых крупных экземплярах кранидиев задняя пара боковых борозд глабели (1S) становится менее резкой.

На пигидиях возрастные изменения связаны с увеличением количества плевральных ребер (от трех до четырех), в то же самое время происходит уменьшение четкости рахиальных колец. На ранних стадиях развития обычно можно наблюдать три рахиальных кольца, а на поздних — только два. Правда, на некоторых экземплярах

пигидиев крупного размера как бы «просвечивают» в виде более темных полосок борозды, которые отделяют третье-четвертое рахиальные кольца.

Индивидуальная изменчивость в большей мере характерна для пигидиев. Она проявляется в четкости плевральных ребер, рахиальных колец, затылочной борозды.

С р а в н е н и е. Вид *W. altaica* наибольшее сходство (даже в деталях) обнаруживает с видом *W. calvata*, что было отмечено при описании последнего, так же как и отличия их друг от друга и остальных видов рода *Warburgella*.

З а м е ч а н и я. Пигидий и кранидий, описанные Оуэнсом [1973, p. 71, tabl. 14, fig. 11—12] из идвийского яруса лландовери Англии, несмотря на то что они представлены внутренними слепками, обнаруживают все основные черты вида *W. altaica*. Вероятно, то же самое можно было бы сказать о пигидии, который описан в той же работе под видовым названием *W. (W.) scutterdinensis* (см. синонимизику). Но из-за неполной сохранности на нем не виден характер рахиальных колец, поэтому данный пигидий к рассматриваемому виду относится условно.

К виду *W. altaica* сейчас отнесен кранидий, ранее включенный мной [Елкин, 1974б, табл. 2, фиг. 1] в состав вида *W. inspergata*. Наличие у него тропидия принималось за индивидуальную изменчивость. Однако сравнение этого кранидия с материалом, на котором описан рассматриваемый вид, обнаружило полную их идентичность по этому признаку, в частности то, что у них предтропидиальная часть предглабального поля уже посттропидиальной части.

Надо сказать, что к видам *W. calvata* и *W. altaica*, возможно, относятся еще три пигидия [Owens, 1973, tabl. 11, fig. 9; tabl. 12, fig. 2—3], первые два из которых Ф. Рид [Reed, 1904] первоначально описал как новый вид *Proetus pseudolatifrons*. В ходе ревизии всего материала по ордовикским и силурийским проетидам Великобритании Оуэнс [1973, tabl. 11, fig. 9] один из этих пигидиев отнес к виду *Astroproetus scoticus* (Reed), а два других [1973, tabl. 12, fig. 2—3] — к виду *Astroproetus pseudolatifrons* (Reed). К сожалению, обсуждаемые пигидии представлены ядрами и их сохранность такова, что определенные заключения сделать трудно.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний силур, лландовери (S_1^{1b} — S_1^{2b}). Горный Алтай, Британские острова.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. См. описание вида *W. calvata*, а также: известняки желтовато-серого цвета, обломочные, массивного сложения, иногда обогащенные грубым песчаным материалом.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Горный Алтай, левобережье рч. Чагырки, обн. Р—788д, закопушка 7 (16 экз.) — свита Вторых утесов (S_1^{1b} — пограничные слои зон *surphus* и *triangulatus*), окрестности с. Камышенского, обн. Е—6760 (1 экз.) — полатинская свита (S_1^{2b}).

Warburgella kolobovae Yolkin, 1974

Табл. IV, фиг. 1—4

1958. *Proetus* sp.: Curtis, с. 141, табл. 29, фиг. 3

1967. *Warburgella stokesi* (Murchison); Колобова, с. 173, табл. I, фиг. 1—3.

1973. *Proetus* (s. l.) cf. *latifrons* (McCoy, 1846): Owens, с. 23, табл. 2, фиг. 5 — только! (повторное изображение оригинала Curtis, 1958, табл. 29, фиг. 3).

1974б. *Warburgella kolobovae* Yolkin, sp. n.: Елкин, с. 66, табл. 1, фиг. 1—5; табл. 12, фиг. 11; табл. 13, фиг. 6, 9—10.

1974б. *Warburgella* sp. A: Елкин, с. 84, табл. 1, фиг. 6.

Г о л о т и п. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 466/1, кранидий [Елкин, 1974б, табл. 1, фиг. 1]. Горный Алтай, окрестности с. Камышенского, левобережье рч. Камышенки, обн. Е—691. Нижний силур, верхний подотдел, полатинская свита (S_1^{2b}). Табл. IV, фиг. 1.

Д и а г н о з. Задняя пара боковых борозд глабелы (1S) умеренно глубокая, средняя (2S) выражена слабо, передняя (3S) неразличима. Предглабальное поле достаточно широкое, без тропидия. Поверхность глабелы бугорчатая. Пигидий с 9 рахиальными кольцами и 2 (+1) плевральными ребрами, без ясно выраженной краевой каймы.

М а т е р и а л. Всего 39 экз., из них кранидиев 11, подвижных щек 7, гипостома 1, пигидиев 20.

О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин [1974б].

З а м е ч а н и я. На материале хорошей сохранности вид *W. kolobovae* опознается

легко, но при идентификации ядер могут быть расхождения во мнениях. Так, Оуэнс [1973] внутренние слепки одного тергума и одного пигидия (см. синонимнику) отнес даже к разным родам. Но он привел очень хорошие фотоизображения слепков, что позволило с полной уверенностью отнести их к рассматриваемому виду. Очень ценно и то, что Оуэнс дал привязку местонахождений этих экземпляров к современной ярусной схеме деления лландоверийской серии Великобритании.

Пигидий, первоначально описанный как *Warburgella* sp. A [Елкин, 1974б, с. 83, табл. 1, фиг. 6], сейчас отнесен к виду *W. kolobovae*. По своим размерам он больше всех известных к настоящему времени пигидиев рассматриваемого вида и поэтому наличие у него десятого рахиального кольца можно отнести к возрастной изменчивости.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний силур, поздний лландовери (S_1^2). Англия, Казахстан, Горный Алтай.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки красновато- и желтовато-серые, грязно-серые, органогенно-обломочные, песчанистые и глинистые; глинистые сланцы и аргиллиты желтовато- и зеленовато-серые.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Горный Алтай, окрестности с. Камышенского, левобережье рч. Камышенки, обн. Е-6760 (17 экз.) и Е-691 (20 экз.) — полатинская свита (S_1^{2b}); окрестности с. Соловьихи, Ганин ключ, обн. ГК-2 (1 экз.) — сыроватинская свита (S_1^{2a}); Причарышский Алтай, бассейн р. Ини, среднее течение рч. Громотухи, обн. Е-70164 (1 экз.) — полатинская свита (S_1^{2b}).

Warburgella insperata Yolkin, 1974

Табл. IV, фиг. 5—9

1974б. *Warburgella insperata* Yolkin, sp. n.: Елкин, с. 68, табл. 2, фиг. 2—6 — только! табл. 12, фиг. 13.

Г о л о т и п. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 466/9, кранидий [Елкин, 1974б, табл. 2, фиг. 3]. Горный Алтай, окрестности с. Камышенского, левобережье рч. Камышенки, обн. Е-691. Нижний силур, верхний подотдел, полатинская свита (S_1^{2b}). Табл. IV, фиг. 9.

Д и а г н о з. Задняя пара боковых борозд глабели (1S) умеренно глубокая, средняя (2S) едва намечена, передняя (3S) неразличима. Предглабельное поле умеренной ширины. Поверхность глабели покрыта вытянутыми валиками. Пигидий с 11 рахиальными кольцами и 3—4 плевральными ребрами, часто с ясно обособленной краевой каймой.

М а т е р и а л. Всего 34 экз., из них кранидиев 7, подвижных щек 10, пигидиев 17.

О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин [1974б].

З а м е ч а н и я. Форма, названная О. А. Архиповой [см.: Модзалевская, 1968, табл. 5, фиг. 27] как *W. baltica* Alberti, ранее [Елкин, 1974б] условно включалась в синонимнику вида *W. insperata*. Повторное изучение ее фотоизображения сейчас не позволяет этого делать.

Из состава вида *W. insperata* исключен один кранидий [Елкин, 1974б, табл. 2, фиг. 1], который имеет ясно выраженный тропидий (см. раздел «Замечания» в описании вида *W. altaica*).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний силур, поздний лландовери (S_1^{2b}). Горный Алтай.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки красновато- и желтовато-серые, обломочные, массивные, песчанистые.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Горный Алтай, окрестности с. Камышенского, левобережье рч. Камышенки, обн. Е-6760 (11 экз.) и Е-691 (23 экз.) — полатинская свита (S_1^{2b}).

Warburgella obscura Yolkin, 1974

Табл. V, фиг. 1—9

1927. *Phaetonides rugulosus* Ldstr.: Kummerow, с. 37, табл. 2, фиг. 7, 8 — только!

1927. *Phaetonides glaber* n. sp.: Kummerow, с. 38, табл. 2, фиг. 11, 12.

1968. *Warburgella baltica* Alberti: Архипова см.: Модзалевская, табл. 5, фиг. 27.

1972. *Warburgella* aff. *baltica* Alberti, 1963: Schrank, с. 29, табл. 9, фиг. 1, 5 — только (повторные изображения оригиналов Kummerow, 1927, табл. 2, фиг. 7, 8).

1972. *Warburgella glaber* (Kummerow, 1927): Schrank, с. 30, табл. 9, фиг. 6—10 (фиг. 7 является повторным изображением оригинала Kummerow, 1927, табл. 2, фиг. 11 и лектотипом этого вида).

1973. *Warburgella (Warburgella) stokesii* (Murchison, 1839: Owens, с. 67, табл. 13, фиг. 12, 13 — только! (эти экземпляры впервые были описаны Ридом [Reed, 1916] в качестве нового варианта — *Proetus stokesi* var. *bellula*).

1974б. *Warburgella obscura* Yolkin, sp. n.: Елкин, с. 70, табл. 3, фиг. 1—11; табл. 4, фиг. 1—4; табл. 12, фиг. 5, 10; табл. 13, фиг. 5.

Г о л о т и п. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 466/15, кранидий [Елкин, 1974б, табл. 3, фиг. 3]. Причарышский Алтай, бассейн р. Ини, окрестности с. Тигерек, обн. Е-70118. Верхний силур, салопский ярус, чесноковская свита (S_2^{1a}). Табл. V, фиг. 8.

Д и а г н о з. Задние боковые борозды глабели (1S) глубокие, средние (2S) — мелкие, передние (3S) — обычно различимы. Предглабельное поле широкое, как правило, с хорошо развитым тропидием. Поверхность глабели покрыта вытянутыми валиками или гладкая. Пигидий с 12—13 рахимальными кольцами, 6—7 плевральными ребрами и ясно обособленной краевой каймой.

М а т е р и а л. Всего 87 экз., из них кранидиев 21, подвижных щек 28, гипостома 1, пигидиев 37.

О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин [1974б].

З а м е ч а н и я. Как видно из синонимии рассматриваемого вида, история его становления, как и других близких к нему видов *W. vegescunda* и *W. stokesi*, очень сложная и все еще имеет не до конца разрешенные вопросы. Причины такого положения будут разобраны в разделе «Замечания» к виду *W. vegescunda*.

Вид *Phaetonides glaber* n. sp. [Kummerow, 1927] был отнесен Е. Шранком [Schrank, 1972] к роду *Warburgella*, а здесь помещен в синонимику к виду *W. obscura*. Внешние отличия их обусловлены скорее экологическими причинами и заключаются в том, что у вида Е. Куммероу на глабели полностью отсутствует микроскульптура.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний силур, салопский век (S_2^{1a-c}). Англия, Балтоскания, Подолия, Горный Алтай.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки от темного до серого цвета с буроватыми и желтоватыми оттенками, обычно сильноглинистые, часто органогенно-обломочные, шламовые.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Горный Алтай: 1) Причарышский Алтай, бассейн р. Ини, окрестности с. Тигерек, обн. Е-70114 (1 экз.), Е-70115 (1 экз.), Е-70118 (41 экз.), Е-7121 (3 экз.) — чесноковская свита (S_2^{1a}); обн. Е-7125 (2 экз.) — чагырская свита (S_2^{1b}); обн. Е-70122 (3 экз.), К-6325 (1 экз.), К-6342 (4 экз.) — кумовская свита (S_2^{1c}), 2) Центральный Алтай, окрестности с. Черный Ануй, левобережье рч. Черги, обн. Е-6630 (31 экз.) — кумовская свита (S_2^{1c}).

Warburgella vegescunda Yolkin, 1974

Табл. V, фиг. 10—14

1927. *Phaetonides rugulosus* Ldstr.: Kummerow, с. 37, табл. 2, фиг. 9 — только! 1963а. *Warburgella* cf. *baltica* (Nomen novum): Alberti G., с. 150 и 155, табл. 15, фиг. 10—11; табл. 16, фиг. 13 (cf.).

1967. *Warburgella baltica* Alberti: Hucke (Voigt, табл. 28, фиг. 1; согласно Schrank, 1972, с. 28 — это повторное изображение оригинала Alberti G., 1963а, табл. 15, фиг. 11).

1968. *Warburgella baltica* Alberti: Архипова [см.: Модзалевская, табл. 9, фиг. 45].

1969. *Warburgella baltica* G. Alberti, 1963: Alberti G., с. 354, табл. 33, фиг. 15 (повторное изображение оригинала Alberti G., 1963, табл. 15, фиг. 11; указан как голотип вида *W. baltica*).

1970. *Warburgella stokesii* (Murchison, 1839): Alberti G., с. 79, табл. 20, фиг. 15.

1972. *Warburgella* cf. *baltica* sensu Alberti, 1963: Schrank, с. 28, табл. 8, фиг. 5—11 (на фиг. 9 и 10 повторно изображены оригиналы Alberti G., 1963, табл. 15, фиг. 10, 11).

1972. *Warburgella* aff. *baltica* Alberti, 1963: Schrank, с. 29, табл. 9, фиг. 2, 4 — только! (на фиг. 2 повторно изображен оригинал Kummerow, 1927, табл. 2, фиг. 9).

1972. *Warburgella* sp. indet.: Schrank, с. 31, табл. 10, фиг. 2 — только!

1973. *Warburgella (Warburgella) stokesii* (Murchison, 1839): Owens, с. 67, табл. 13, фиг. 6—9, 11 — только!; табл. 14, фиг. 2.

1974б. *Warburgella vegescunda* Yolkin, sp. n.: Елкин, с. 72, табл. 5, фиг. 1—9; табл. 12, фиг. 9; табл. 13, фиг. 4.

1978. *Warburgella (Warburgella) stokesii* (Murchison, 1839): Thomas, с. 50, табл. 13, фиг. 1—10.

1979. *Wurburgella (W.) stokesii calva* subsp. n.: Мянниль, с. 101, табл. 1, фиг. 3—5;? табл. 1, фиг. 1—2.

Г о л о т и п. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 466/28, кранидий [Елкин, 1974б, табл. 5, фиг. 1], Причарышский Алтай, бассейн р. Ини, окрестности с. Тигерек, обн. Е-7125. Верхний силур, салопский ярус, чагырская свита (S_1^b). Табл. V, фиг. 10.

Д и а г н о з. Задние боковые борозды глабели (1S) глубокие, средние (2S) — мелкие, передние (3S) — чаще неразличимы. Предглабельное поле умеренной ширины, с тропидием. Поверхность глабели покрыта вытянутыми валиками или гладкая. Пигидий с 11 рахиальными кольцами, 5—6 плевральными ребрами и, как правило, с ясно обособленной краевой каймой.

М а т е р и а л. Всего 68 экз., из них кранидиев 19, подвижных щек 12, пигидиев 37. О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин [1974б].

З а м е ч а н и я. Синонимики к видам *W. obscura*, *W. vegescunda* и *W. stokesii* свидетельствуют о значительном расхождении во мнениях при группировке образцов, относящихся к названным видам. Исторически сложилось так, что из-за ограниченности материала все эти три вида обычно объединялись в один вид [*W. stokesii*] с широкой индивидуальной изменчивостью. Нарушить эту традицию до последнего времени мало кто решался. Однако в рассуждениях авторов, упомянутых в синонимиках к обсуждаемым видам, намечается отчетливая тенденция обособления одной группы образцов с неотипом *W. stokesii*, другой — с голотипом вида *W. baltica*, указанным Альберти [1969, табл. 33, фиг. 15] и третьей — с голотипом к *W. baltica*, указанным Оуэнсом [1973, табл. 14, фиг. 3]. Но это еще только тенденция. Вполне естественно, что в таком сложном случае разграничения близких видов не мог дать удовлетворительного решения вопроса материал из старых коллекций, часто плохой сохранности, из разных местонахождений и с весьма общей стратиграфической привязкой, а также из эрратических валунов. Необходим был совершенно новый и достаточно обильный материал. Он был обнаружен на Алтае. Особое внимание к нему было привлечено в 1970 г. В этом году при совместных полевых работах с В. А. Желтоноговой, Н. В. Сенниковым и Л. С. Базаровой в едином разрезе, на разных стратиграфических уровнях, было обнаружено значительное число разрозненных частей тергунов трилобитов варбургеллового типа. Уже при беглом анализе материала легко было установить в его составе наличие трех видов, причем один из них очень напоминал *W. stokesii*. При монографическом изучении коллекции это предположение нашло себе подтверждение, в том числе и при сравнении алтайских образцов с латексным отпечатком неотипа вида *W. stokesii*.

Встал вопрос о наименовании остальных двух видов. Для одного из них можно было бы говорить об использовании названия *baltica*. Это название Альберти [1963а] предложил вместо гомонимичного линдстрёмовского названия *rugulosus* с таким же, но более ранним названием А. Альта [Alth, 1874]. Но в качестве голотипа для вида *W. baltica* Альберти указал кранидий из своего материала [Alberti, 1969; tabl. 33, Fig. 15]. Вся сложность создавшейся ситуации заключалась в том, что оказалось неясным, что же брать за основу в понимании вида *W. baltica* — либо указанный голотип, либо существенно отличающийся от него кранидий Линдстрема, для обозначения которого и было предложено название *baltica*. Именно поэтому мной [1974б] было введено новое видовое название — *vegescunda*, хотя уже тогда было ясно, что оно может быть младшим синонимом названия *baltica*, если исходить из голотипа этого вида, указанного Альберти.

Неправомочность действий Альберти была отмечена Шранком [Schrank, 1972, S. 28], а Оуэнс [1973, p. 69] пошел даже дальше. Он решил исправить ошибку Альберти и указал для вида *W. baltica* (= *rugulosa* Линдстрема) новый голотип — единственный экземпляр (кранидий), на котором основано первоописание линдстрёмовского вида *rugulosus* [Lindström, 1885, Tabl. 16, Fig. 13], а также привел его фотоизображение. Таким образом, у вида *W. baltica* оказалось два голотипа! Это, по существу, подтвердило правильность принятого мной решения временно не отождествлять алтайскую форму с видом *baltica*, а выделить ее в качестве нового вида. *W. vegescunda*.

Наконец, нужно было подобрать подходящее название для третьей алтайской формы. Обнаружилось, что ее кранидий, с одной стороны, по всем признакам очень напоминает кранидий, обозначенный Е. Куммероу [Kummerow, 1927, Tabl. 2, Fig. 7] как *Phaetonides rugulosus* Ldstr., а с другой — существенно отличается от кранидия, описанного первоначально Г. Линдстремом [Lindström, 1885, с. 75, Tabl. 16, Fig. 13] под таким же

названием. Поэтому и в данной ситуации было принято решение выделить новый вид — *W. obscura*.

После очень важных публикаций Шранка [1972] и Оуэнса [1973] проблему названий рассматриваемых видов приходится ставить и решать заново. Во-первых, стала очевидной ошибочность гомогенизации видов «*Phaetonides rugulosus*» Линдстрема [1885] и «*Cyphaspis rugulosus*» Альта [1874], а следовательно, отпала необходимость в переименовании вида Линдстрема. Сейчас он относится мной к новому роду *Pseudowarburgella* (см. раздел «Замечания» к роду *Warburgella*). Таким образом, снимаются возражения Оуэнса [1973, p. 69] по поводу голотипа к виду *baltica* и тогда, исходя из голотипа, указанного Альберти [1969, S. 354, Tabl. 33, Fig. 15], вид *W. baltica* может оказаться старшим субъективным синонимом вида *W. verecunda*. Во-вторых, хорошее фотоизображение кранидия нового варианта Рида [Reed, 1916] — *Proetus stokesii* var. *bellula* [Owens, 1973, tabl. 13, fig. 13] — показывает, что этот кранидий практически идентичен алтайским кранидиям вида *W. obscura*. Следовательно, название *bellula* может быть старшим субъективным синонимом к названию *obscura*. Но произвести такую, обусловленную соответствующими правилами синонимизацию я пока не решаюсь. Общая ситуация с разграничением обсуждаемых сейчас трех видов — *W. obscura*, *W. verecunda* и *W. stokesii* — остается достаточно сложной.

Все дело в том, что изменчивость вида *W. stokesii* в понимании Оуэнса [1973] основана на материале, который, по моему мнению, в большей своей части должен быть отнесен к виду *W. baltica* (= *verecunda*). Из этого материала только один неотип *W. stokesii* собственно и характеризует, как я считаю, данный вид. Конечно, не зная пределов истинной его изменчивости в топотипической местности, трудно его диагностировать. Алтайские коллекции показывают ошибочность трактовки объема вида *W. stokesii* такими опытными специалистами, как Р. Оуэнс [1973], А. Томас [Thomas, 1978]. Убедить их в этом может только хорошо стратиграфически привязанный новый обильный материал по Великобритании и Балтоскании. До получения такого материала, я думаю, целесообразно сохранить введенные мной для алтайских форм новые видовые названия. К тому же заслуживает серьезного внимания мнение Р. Мянниль [1979] о том, что неотип вида *W. stokesii* не следует отчленять от остальных британских экземпляров, описываемых под этим видовым названием [Owens, 1973; Thomas, 1978], а мной включенных в синонимику к видам *W. verecunda*. Возможно, Р. Мянниль прав в том, что алтайской форме, именуемой сейчас как *W. stokesii*, нужно дать новое видовое название. Но, повторяю, для окончательного решения затронутых выше вопросов нужен новый материал, и прежде всего из лудлова Великобритании.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний силур, салопский век (S_2^{1b-c}). Англия, Балтоскания, Подолия, Горный Алтай.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки темные, слоистые, глинистые, обломочные, шламовые.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Горный (Причарышский) Алтай, бассейн р. Ини, окрестности с. Тигерек, обн. E-70140 (12 экз.), E-7125 (53 экз.) — чагырская свита (S_2^{1b}); обн. E-70122 (1 экз.), K-6343 (2 экз.) — куимовская свита (S_2^{1c}).

Warburgella stokesii (Murchison, 1839)

Табл. VI, фиг. 1—11; табл. XVI

1839. *Asaphus Stokesii* (n. s.): Murchison, с. 656, табл. 14, фиг. 6.

1938. *Warburgella stokesi* (Murchison): Whittard, с. 95, табл. 3, фиг. 1 (неотип) — только!

?1954. *Proetus* sp.: Richter R. et E.; с. 20, табл. I, фиг. 17.

?1968. *Warburgella* sp.: Архипова [см.: Модзалевская, табл. 13, фиг. 46].

?1972. *Warburgella* aff. *baltica* Alberti, 1963: Schrank, с. 29, табл. 9, фиг. 3 — только!

?1972. *Warburgella* sp. indet.: Schrank, с. 31, табл. 10, фиг. 1 — только!

1973. *Warburgella* (*Warburgella*) *stokesii* (Murchison, 1839): Owens, с. 67, табл. 13, фиг. 5 — только! (повторное изображение неотипа).

1974б. *Warburgella stokesii* (Murchison, 1839): Елкин, с. 74, табл. 6, фиг. 1—10; табл. 7, фиг. 3—4; табл. 12, фиг. 4; табл. 13, фиг. 3 (на табл. 7, фиг. 4 повторно изображен неотип).

Н е о т и п. Геологический музей Бирмингемского университета, коллекция Кэтли, экз. 335, тергум без правой подвижной щеки. Англия, «Венлокский известняк» Дадли, Стаффордшир (см. раздел «Замечания»). Табл. VI, фиг. 9.

Д и а г н о з. Задние боковые борозды глабели (1S) умеренно глубокие, средние (2S) — наблюдаются не всегда, передние (3S) — неразличимы. Предглабельное поле умеренной ширины, чаще с тропидием, который лучше выражен на боковых участках фронтального поля и щечных полях. Поверхность глабели покрыта тонкими вытянутыми валиками или гладкая. Пигидий с 9—10 рахиальными кольцами и 4—5 плевральными ребрами; краевая кайма отчетливая или едва намечается окончаниями ребер.

М а т е р и а л. Всего 137 экз., из них цефалонов 1, кранидиев 55, подвижных щек 28, гипостома 1, пигидиев 52.

О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин [1974б].

З а м е ч а н и я. Как уже отмечалось ранее [Елкин, 1974б, с. 76], стратиграфическая привязка неотипа вида *W. stokesii* вызывает большие сомнения. Очень велика вероятность того, что с этикетками «Венлокские известняки, Дадли» в старых коллекциях могут фигурировать окаменелости и из лудловских пород. Известно, что ранее в данной местности к верхнему венлоку относились и низы лудлова [Basset et al., 1975]. Об этом же свидетельствует и замечание Оуэнса [Owens, 1973, p. 67] о том, что экземпляры, помеченные на этикетках как «Wenlock Limestone, Dudley», заключены или в известняках или в аргиллитах (mudstone).

Появление вида *W. stokesii* на Алтае связано с началом лудлова. В лудлове же он встречен и в Средней Азии. Поэтому вряд ли целесообразно в настоящее время расширять его стратиграфический диапазон за счет верхнего венлока.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний силур, салопский век (S_2^1c). Англия, Подолия, Горный Алтай, Средняя Азия.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки темные, слоистые, глинистые, шламовые и органогенно-обломочные.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Горный Алтай, бассейн р. Чарыша, среднее течение р. Ини, окрестности с. Тигерек, обн. Е-70119 (27 экз.), Е-70122 (1 экз.) и Е-7122 (59 экз.) — кумовская свита (S_2^1c).

Средняя Азия, Туркестанский хребет, правобережье р. Исфары выше по течению от пос. Октябрь, левый борт сая Робкаш, обн. Е-763, слой 26 (52 экз.) — нижняя часть исфаринского горизонта (S_2^1c).

Warburgella tcherkesovae Z. Maximova, 1970

Табл. VII, фиг. 1—3

1898. *Proetus waigatschensis* sp. n.: Чернышев и Яковлев, с. 341, табл. I, фиг. 2, 8 — только!

1979. *Warburgella* (*Podolites*) *tcherkesovae* Z. Maximova, sp. n.: Максимова, с. 197, табл. I, фиг. 1—9.

1974б. *Warburgella tcherkesovae* Z. Maximova: Елкин, с. 66, 85.

1976. *Warburgella* (*Anambon*) *jelli* sp. n.: Landrum et Sherwin, с. 138, табл. I, фиг. 2, 5, 7?, 8, 10? — только!

Г о л о т и п. ЦНИГР музей, экз. 1/10321, кранидий [Максимова, 1970, табл. 1, фиг. 1]. Остров Вайгач, губа Белушья, обн. 405. Верхний силур, пржидольский ярус, гребенской горизонт, карповские слои (S_2^{2b}). Табл. VII, фиг. 1.

Д и а г н о з. Задние боковые борозды глабели (1S) глубокие, средние (2S) — мелкие и резкие, передние (3S) — обычно не выражены. Предглабельное поле достаточно широкое, с ясно обозначенным тропидием, который бывает лучше выражен на подвижных щеках. Поверхность глабели покрыта тонкими валиками, переходящими в бугорки, или гладкая. Пигидий имеет 12—13 рахиальных колец, а на плевральных частях — до 7 ребер; краевая кайма отчетливая.

М а т е р и а л. Всего 50 экз., из них кранидиев 6, подвижных щек 8, гипостома 1, пигидиев 35.

О п и с а н и е. См.: З. А. Максимова [1970].

З а м е ч а н и я. При установлении рассматриваемого вида [Максимова, 1970] диагноз не был приведен. Он составлен с учетом первоописания вида и на основе просмотра материала, хранящегося в ЦНИГР музее (ВСЕГЕИ).

Вид *W. tcherkesovae* очень близок к виду *W. waigatschensis*. Первое его изображение было опубликовано Ф. Н. Чернышевым и Н. Н. Яковлевым [1898] под названием *Proetus waigatschensis*. Материалом для установления этого вида послужила сравнительно небольшая коллекция фауны, собранная А. Норденшельдом в 1875 г. на о-ве

Вайгач из верхов силура¹. В 1957 г., но главным образом в 1968 г. эти же отложения были с большой детальностью изучены группой сотрудников НИИГА под руководством С. В. Черкесовой [см.: Стратиграфия и фауна силурийских отложений Вайгача, 1970]. Большие коллекции фауны, собранные в ходе проведенных работ, изучались разными специалистами. В коллекции трилобитов, которую обработала З. А. Максимова [1970], преобладали проетонидные, вернее, дехенеллоидные трилобиты, и эта коллекция происходила практически из тех же мест и из того же стратиграфического интервала, что и коллекция А. Норденшельда.

З. А. Максимова на этом материале впервые установила присутствие представителей рода *Warburgella* в арктических разрезах СССР. Она переписала один уже известный вид — *waigatschensis* и выделила еще четыре новых. Один из них — *tcherkesovae*, был отнесен к подроду *Podolites*, а остальные три новых вида и вид *waigatschensis* послужили ей основой для выделения нового подрода *Waigatchella*. Важно подчеркнуть, что разнесение Максимовой видов *tcherkesovae* и *waigatschensis* по разным под родам свидетельствует о придании ею большего веса различиям между этими видами, чем между видами, объединенными в под род *Waigatchella*.

На австралийском материале Р. Лэндрум и Л. Шервин [Landrum, Sherwin, 1976] дали описание нового представителя рода *Warburgella*, отнесенного к новому под роду, — *W. (Anambon) jelli*. Очень возможно, что если бы авторы располагали работой З. А. Максимовой [1970], то новых таксонов могло бы и не появиться. Изучение фотоизображений слепков с отпечатков наружной поверхности кранидиев, подвижных щек и пigidиев вида *W. (A.) jelli* показывает, что среди них имеются экземпляры, относящиеся как к виду *W. tcherkesovae*, так и к виду *W. waigatschensis* (см. синонимики). Например, глатель голотипа вида *W. (A.) jelli* [Landrum, Sherwin, 1976, табл. I, фиг. 2] имеет резко выраженные средние боковые борозды, как у *W. tcherkesovae*, а на другом экземпляре [там же, табл. I, фиг. 1] эта пара борозд значительно менее резкая, как у *W. waigatschensis*. То же самое можно сказать и относительно подвижных щек. У *W. tcherkesovae* на щечном поле обычно ясно обозначен тропидий (там же, табл. I, фиг. 5), в то время как у *W. waigatschensis* он практически ничем не выражен (там же, табл. I, фиг. 4). Сложнее решать вопрос о принадлежности к одному из названных видов изображенных пigidиев из-за плохой сохранности австралийского материала. Учитывая резкость ребер, два пigidия (там же, табл. I, фиг. 7, 10), вероятно, можно было бы отнести к виду *W. tcherkesovae*, а пigidии (там же, табл. I, фиг. 6 и 9) — к *W. waigatschensis*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний силур, пржидольский век (S_2^{a-b}). Западный сектор Советской Арктики, Подолия, Австралия².

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки темно-серые, глинистые, комковатые и плитчатые, местами детритовые; доломиты светло-серые, желтоватые, мелкокристаллические.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Остров Вайгач, губа Белушья, обн. 405, слои 38 и 39 — гребенской горизонт, карповские слои (S_2^{2b}).

Подолия, левый берег р. Обруч выше бывшего железнодорожного моста близ с. Окопы, обн. Е-6776 (1 экз.) — исаковские слои (S_2^{2a}).

Warburgella waigatschensis (Tschernyschew et Yakovlev, 1898)

Табл. VII, фиг. 4—8

1898. *Proetus waigatschensis* sp. n.: Чернышев, Яковлев, с. 341, табл. 1, фиг. 1, фиг. 3—7 — только!

1951. *Proetus waigatschensis* Tschern. et Yak.: Вебер, с. 13, табл. 3, фиг. 14, 20 — только! [повторное изображение оригиналов в работе Чернышева, Яковлева, 1898, табл. 1, фиг. 3, 5].

1970. *Warburgella (Waigatchella) yakovlevi* Z. Maximova, sub. gen. et sp. n.: Максимова, с. 198, табл. 1, фиг. 10—14; табл. 2, фиг. 17.

¹ Ф. Н. Чернышев и Н. Н. Яковлев [1898], изучившие эту коллекцию, пришли к заключению о девонском возрасте пород, из которых были собраны описанные ими окаменелости.

² В Австралии отложения, охарактеризованные *W. (A.) jelli*, первоначально относились, как и на Вайгаче, к самым верхам силура. Но на основании сближения названного вида с *W. rugulosa* было высказано мнение об их раннедевонском возрасте [Landrum, Sherwin, 1976]. Учитывая все изложенное в разделе «Замечания», такое сближение не находит себе подтверждения и поэтому заключение о девонском возрасте пород в австралийском местонахождении варбургелл лишается своей основы.

1970. Warburgella (Waigatchella) tschernyschewi Z. Maximova, subgen. et sp. n.: Максимова, с. 199, табл. 1, фиг. 15—19; табл. 2, фиг. 16.
1970. Warburgella (Waigatchella) waigatchensis (Tschernyschew et Yakovlev), 1898; Максимова, с. 200, табл. 1, фиг. 20—24 (фиг. 20 — репродукция изображения из работы Чернышева, Яковлева, 1898, табл. 1, фиг. 1).
- 1974б. Warburgella waigatschensis (Tschernyschew, Yakovlev), 1898; Елкин, с. 76, табл. 8, фиг. 1—5; табл. 12, фиг. 3, 8, 12; табл. 13, фиг. 2.
1976. Warburgella (Anambon) jelli sp. nov.: Landrum et Sherwin, с. 138, табл. 1, фиг. 1, 4, 6?, 9?, 11 — только!

Не о т и п. ЦНИГР музей, экз. 21/10321, пигидий [Максимова, 1970, табл. 1, фиг. 21]. Остров Вайгач, губа Белушья, обн. 405, слой 38. Верхний силур, пржидольский ярус, гребенской горизонт, карповские слои (S_2^{1b}).

Д и а г н о з. Задние боковые борозды глабели (1S) глубокие, средние (2S) — мелкие, но не резкие, передние (3S) — неразличимы. Предглабельное поле узкое, без тропидия, который не выражен и на подвижных щеках. Поверхность глабели покрыта вытянутыми валиками или гладкая. Пигидий имеет до 13—14 рахнальных колец, 5—6 плевральных ребер и хорошо обособленную краевую кайму.

М а т е р и а л. Всего 54 экз., из них кранидиев 18, подвижных щек 11, гипостома 1, пигидиев 24.

О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин [1974б].

З а м е ч а н и я. Сведения исторического характера по виду *W. waigatschensis* отражены в разделе «Замечания» к виду *W. tcherkesovae*. В особом пояснении нуждается только вопрос об его объеме. Здесь, как и ранее [Елкин, 1974б], два новых вида З. А. Максимовой [1970] — *W. (Waig.) yakovlevi* и *W. (Waig.) tschernyschewi* — рассматриваются в качестве младших субъективных синонимов вида *W. waigatschensis*. Различия, указанные для названных видов, действительно формально существуют. Объяснить их можно проявлением как индивидуальной, так и возрастной изменчивости. Замечено, например, что у варбургелл от ранних к поздним стадиям развития несколько сокращается предглабельное поле, уменьшается четкость боковых борозд глабели, увеличивается расчленение пигидия и соответственно могут изменяться его очертания. Иногда значительные колебания подвержено число колец рахиса на пигидии. Особенно это характерно для крупных экземпляров последних стадий развития. Для выяснения подлинных различий следует анализировать морфологию на одних и тех же возрастных стадиях. В целом же вид *W. waigatschensis* в таком расширенном по сравнению с мнением З. А. Максимовой толковании достаточно компактен и хорошо отличается от наиболее близкого к нему вида *W. tcherkesovae*. Но при ограниченном материале возможно и их объединение, о чем свидетельствует первоописание вида *W. waigatschensis* и описание нового вида *W. (A.) jelli* из Австралии [Landrum, Sherwin, 1976].

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний силур, пржидольский век (S_2^b). Западный сектор Советской Арктики, Горный Алтай, Средняя Азия, Австралия.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки темные, глинистые, комковатые или плитчатые, местами органогенно-обломочные.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Остров Вайгач, мыс Гребень, гребенской горизонт, карповские слои (S_2^{2b}); губа Белушья, гребенской горизонт, карповские слои (S_2^{2b}).

Горный Алтай, бассейн р. Ануя, окрестности с. Черный Ануй, левобережье рч. Черги, обн. Е-6619 (50 экз.) и Е-6620 (4 экз.) — средняя часть черноануйской серии (S_2^{2b}).

Средняя Азия, Туркестанский хребет, правый борт сая Андыген, близ фермы (сборы А. И. Кима), обн. 96 (1 экз.) — исфаринский горизонт.

Warburgella volkovcyana Balashova, 1968

Табл. VII, фиг. 9—10

?1954. Proetus sp. N.: Richter R. et E., с. 34, табл. 1, фиг. 15 — только!

1968. *Warburgella (Warburgella) volkovcyana* sp. nov.: Балашова, с. 100, табл. 2, фиг. 2, 3.

1970. *Warburgella volkovcyana* Balashova, 1968: Alberti G., с. 78.

1974б. *Warburgella volkovcyana* Balashova, 1968: Елкин, с. 78, табл. 7, фиг. 1, 2.

Г о л о т и п. ЦНИГР музей, экз. 8к/9747, кранидий [Балашова, 1968, табл. 2, фиг. 3]. Подолия, левый берег р. Днестр у с. Волковцы. Верхний силур, пржидольский ярус, скальский горизонт, дзвиногородские слои.

Д и а г н о з. Задние боковые борозды глабели (1S) умеренно глубокие, средние (2S) чаще не выражены, передние (3S) неразличимы. Предглабельное поле умеренной ширины без тропидия. Поверхность глабели покрыта очень мелкими бугорками или гладкая. Пигидий с 9 рахиальными кольцами и 4 плевральными ребрами; краевая кайма обособлена слабо.

М а т е р и а л. Всего 10 экз., из них кранидиев 3, подвижная щека 1, пигидиев 6. О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин [1974б].

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний силур, пржидольский век (S_2^{2c}). Подолия, Средняя Азия. Ранний девон (D_1^{1a}), ?Рейнская обл. Подолия.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Мергели и сланцы зеленовато-серые, глинисто-карбонатные; известняки светло-серые, массивные.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Подолия, р. Днестр, с. Волковцы, обн. Е-684 (8 экз.) — скальский горизонт, дзвиногородские слои (S_2^{2c}).

Средняя Азия, Северный Нуратау, г. Меришкор, обн. Е-70203 (2 экз.) — верхи чашмазракских слоев (S_2^{2c}).

Warburgella rugulosa (Alth, 1874)

Табл. VIII, фиг. 1—13

1874. *Cyphaspis rugulosus* m.: Alth., с. 61, табл. 5, фиг. 17, 18 — только!

1934. *Cyphoproetus rugosus* n. sp.: Bouček, с. 3, табл. 1, фиг. 7—10.

1954. *Proetus* sp. n.: Richter R. et E.: с. 34, табл. 1, фиг. 14, 16 — только!

1960. *Trilobite pygidium*: Whittington, с. 40, табл. 9, фиг. 1—3.

1962. *Warburgella rugosa* (Bouček, 1934) *rhenana* n. subsp.: Alberti G., с. 148, табл. 5, фиг. 5—9.

1963a. *Warburgella rugulosa rugulosa* (Alth, 1874): Alberti G., с. 156, табл. 15, фиг. 7—9; табл. 16, фиг. 5—12.

1963a. *Warburgella rugulosa* (Alth, 1874) *rugosa* (Bouček, 1934): Alberti G., с. 157, табл. 15, фиг. 1—6; табл. 16, фиг. 1—4.

1963b. *Warburgella rugulosa* (Alth) *maura* n. subsp.: Alberti G. [см.: Alberti G., Hollard, 1963], с. 128, рис. 3.

1967. *Warburgella rugulosa* (Alth) *canadensis* n. subsp.: Ormiston, с. 62, табл. 6, фиг. 12—15; табл. 7, фиг. 1—4.

1968. *Warburgella rugosa* (Bouč.): Архипова [см.: Модзалевская, 1968], табл. 32, фиг. 21.

1968. *Warburgella rugulosa* (Alth): Архипова (там же), табл. 32, фиг. 22.

1968. *Warburgella* (*Podolites*) *rugulosa* (Alth, 1874): Балашова, с. 102, табл. 2, фиг. 15—19, 21, 22, 23 — только!

1968. *Warburgella* (*Podolites*) *rugulosa rugosa* (Bouček, 1934): Балашова, с. 104, табл. 2, фиг. 10—14.

1969. *Warburgella rugulosa rugosa* (Bouček, 1934): Albert G., с. 353, табл. 32, фиг. 12—14; табл. 33, фиг. 1—3, 13.

1969. *Warburgella rugulosa maura* G. Alberti, 1963: Alberti G., с. 353, табл. 32, фиг. 1—11; табл. 33, фиг. 4—12.

1969. *Warburgella rugulosa canadensis* Ormiston, 1967: Alberti G., с. 353, табл. 32, фиг. 17.

1969. *Warburgella rugulosa rhenana* G. Alberti, 1962: Alberti G., с. 353, табл. 32, фиг. 15—16; табл. 33, фиг. 14.

1970. *Warburgella rugulosa rugulosa* (Alth, 1874) *Forma a*: Alberti G., с. 79, табл. 9, фиг. 7—13.

1971. *Warburgella rugulosa* (Alth, 1874) *canadensis* Ormiston, 1967: Ormiston, с. 175, табл. 19, фиг. 1—8; табл. 20, фиг. 1—10; табл. 21, фиг. 1—8.

1971. *Warburgella* (*Podolites*) *rugulosa rugosa* (Bouček, 1934): Chlupač, с. 166, табл. 21, фиг. 1—5, 7, 9, 13, 14 — только!

1974b. *Warburgella rugulosa* (Alth, 1874): Елкин, с. 79, табл. 9, фиг. 1—10; табл. 10, фиг. 1—6; табл. 12, фиг. 1, 2, 6, 7; табл. 13, фиг. 1.

1975. *Warburgella rugulosa canadensis* Ormiston, 1967: Ormiston, табл. 3, фиг. 30—32; табл. 4, фиг. 22—24; табл. 5, фиг. 27—28.

1977. *Warburgella rugulosa* (Alth) *canadensis* Ormiston, 1967: Chatterton et Perry, с. 782, табл. 2, фиг. 21—29.

1977. *Warburgella rugulosa hartensis* n. subsp.: Chatterton et Perry, с. 783, табл. 2, фиг. 34; табл. 3, фиг. 1—17.

Лектотип. Выбран Е. А. Балашовой [1968, с. 102] как одно из трех изображений А. Альта [1874, Tabl. 5, Fig. 17—19], но номер (фиг. 16) ею указан ошибочно. Г. Альберти [1970] отметил это обстоятельство и считает, что в данной ситуации в качестве лектотипа должен рассматриваться кранидий, изображенный Альтом на рис. 17. Оригиналы к работе Альта были недавно обнаружены Е. Томчиковой [Елкин, 1974б, с. 81], которая любезно прислала для сравнения фотоизображения всех трех экземпляров рассматриваемого вида. Нижний девон, кайбальский ярус, борщовский горизонт.

Диагноз. Задние боковые борозды глабели (1S) глубокие, средние (2S) — мелкие, отчетливые или выражены нерезко, передние (3S) — обычно неразличимы. Предглабелное поле умеренной ширины, как правило, с хорошо выраженным тропидием. Поверхность глабели покрыта вытянутыми (от тонких до грубых) валиками или гладкая. Пигидий с 12—14 рахиальными кольцами и 6—7 плевральными ребрами; краевая кайма хорошо обособлена.

Материал. Всего 433 экз., из них кранидиев 216, подвижных щек 78, гипостом 4, пигидиев 135.

Описание. См.: Е. А. Елкин [1974б].

Замечания. Вид *W. rugulosa* за последние 15 лет многократно описывался (см. синонимнику). Его изучение шло вначале по линии обособления подвидов в различных удаленных друг от друга регионах; *rugosa* — Баррандиен, *rhenana* — Рейнские сланцевые горы, *mauga* — Марокко, *canadensis* и *hartensis* — Арктическая Канада и, как будет показано ниже, подвид из Невады — *eureka*. Но с конца 60-х годов наметилась уже явная тенденция к объединению выделенных подвидов в единый вид [Ormiston, 1967; Alberti, 1969, 1970]. В статье, в которой приведено первоописание подвида *W. rugulosa eureka* [Alberti, Haas, Ormiston, 1972], дано следующее подразделение рассматриваемого вида на подвиды и географические морфы:

- W. rugulosa rugulosa* (Alth) forma α — Подолия
- W. rugulosa rugulosa* (Alth) forma β — Баррандиен
- W. rugulosa rugulosa* (Alth) forma γ — Марокко, Алжир
- W. rugulosa rugulosa* (Alth) forma? — Польша
- W. rugulosa rhenana* G. Alberti, 1962 — Рейнские сланцевые горы, ?Польша
- W. rugulosa canadensis* Ormiston, 1967 — Арктическая Канада
- W. rugulosa eureka* n. ssp. — Центральная Невада

Изучение нового материала из Подолии [Елкин, 1974б] позволило пойти дальше в объединении этих подвидов. Вид *W. rugulosa* рассматривался единым и вообще не подразделялся на подвиды. Правда, ко времени сдачи рукописи в печать я еще не располагал этой статьей трех авторов с описанием нового подвида *W. rugulosa eureka*, а имел только их краткое сообщение о находке в Неваде вида *W. rugulosa* [Alberti, Haas, Ormiston, 1971].

В работе 1975 г. Альберти снова вернулся к вопросу о внутривидовых группировках в пределах *W. rugulosa*. На этот раз он предложил распознавать следующие пять подвидов:

- W. rugulosa rugulosa* — Подолия, Алтай¹, Польша
- W. rugulosa rhenana* — Рейнские сланцевые горы, Польша?
- W. rugulosa canadensis* — Канадская Арктика, северо-запад Канады?
- W. rugulosa rugosa* — Средняя Чехия, Марокко, Алжир
- W. rugulosa eureka* — Невада

При этом здесь *W. rugulosa rugosa* соответствует *g. rugulosa* β + *g. rugulosa* γ + *g. mauga* прежней раскладки [Alberti, Haas, Ormiston, 1972].

Наконец, совсем недавно был выделен еще один новый подвид *W. rugulosa hartensis* [Chatterton, et Perry, 1977]. Эта морфа сближается с *W. rugulosa canadensis*, и даже высказывается предположение, что по отношению к последней она может быть предковой. В то же самое время не исключается обусловленность различий обсуждаемых морф и экологическими факторами [Chatterton, Pérry, 1977, p. 785]: по своему стратиграфическому положению они достаточно близки, характеризуя низы нижнего де-

¹ Алтай здесь указан не совсем точно, так как на самом деле вид *W. rugulosa* вначале был обнаружен в пределах Алтае-Саянской складчатой области только на Саланре.

вопа, но *W. rugulosa hartensis* встречается «в глубоководных тонкослоистых известняках, переслаивающихся со сланцами на р. Харт (Hart River), а *W. rugulosa canadensis* является обычной в более мелководных платформенных известняках в районе Витакерской антиклинали (Whittaker Anticline)».

Конечно, повышенный интерес к виду *W. rugulosa* полезен во всех отношениях — систематическом, экологическом, биогеографическом, эволюционном, но прежде всего биостратиграфическом (хроностратиграфическом). Это связано с тем, что данный вид, охватывая своим распространением очень узкий интервал, сыграл заметную роль при установлении границы силура—девона. Поэтому специалистам, изучающим трилобиты, нужно с большой осторожностью подходить к раскладке пасьянса по различным вариантам набора «подвидов». Третья составная часть названия животного номенклатурно определяется подвидом, и это обязывает ко многому. Нельзя, по моему мнению, квалифицировать разные группы экземпляров одновременно и как географические расы, и как подвиды: «*W. rugulosa hartensis* очень близка к *W. rugulosa eureka* и к *W. rugulosa rugosa*. Последние два подвида встречаются в слоях самого раннего девонского возраста в Неваде ... и Богемии соответственно. Эти три подвида в течение раннего лохкова были, вероятно, различными географическими расами *W. rugulosa*» (выделено мной. — *E. E.*) [Chatterton, Perry, 1977, p. 776]. То же самое в равной мере относится и к отождествлению популяций и подвидов: «Несмотря на тот факт, что отдельные популяции, вернее, подвиды *W. rugulosa*, как правило, по всем местонахождениям необычайно богаты индивидуумами ...» (выделено мной. — *E. E.*) [Alberti, 1975, S. 3]. Сейчас ни у кого не вызывает сомнения факт очень тесного сходства всех приведенных выше так называемых подвидов, за исключением *W. rugulosa eureka*. Именно поэтому их следует рассматривать в рамках единого вида в ранге отдельных морф, не более. В данном случае, видимо, не следует обольщаться тем, что дальнейшее их биометрическое изучение даст дополнительные критерии для разграничения разных «подвидов». Имея в виду сохранность, нужно признать, что сейчас нет такого каменного материала по виду *W. rugulosa*, для которого можно было бы применить биометрические методы, о чем, кстати, уже упомянул Альберти [1975, S. 3]. К тому же еще не ясно, в какой мере диагенетические и тектоникой обусловленные деформации тергумов могут внести искажения в числовые характеристики отдельных параметров. Не исключено, что в силу названных причин биометрия здесь не сможет оказать делу какой-либо существенной помощи.

Накопленные к настоящему времени обширные данные по виду *W. rugulosa* позволяют по-иному подойти к оценке таксономической значимости отдельных признаков. Анализ серий хороших фотоизображений из разных мест показывает, что степень проявления микроскульптуры является признаком, связанным с определенными условиями обитания. Вероятно, невелико значение и степени проявления предглабального вздутия — гребня, расположенного обычно в передней краевой борозде. На сериях краидиев из одного слоя оно колеблется в значительных пределах. В то же время подтвердилось мнение об устойчивости таких признаков, как относительная величина длины предглабального поля и форма очертаний переднего края глабели. Как раз по этим признакам можно заключить, что подвид *W. rugulosa eureka* является самостоятельным видом.

Распространение. Ранний девон, кайбальский век (D_1^1). Подолия, Чехословакия, Польша, Рейнские сланцевые горы, Северная Африка, Северная Америка, Салаир, Алтай, Средняя Азия, Урал¹).

Фациальная приуроченность. Известняки темные, глинистые, шламовые, органогенно-оболочечные, часто криноидные; глинисто-карбонатные сланцы, мергели и аргиллиты зеленовато-серого цвета.

Местонахождение. Салаир, окрестности с. Вулкан, обн. Е-7012 (8 экз.) — томьчумышский горизонт (D_1^1a).

Горный Алтай, бассейн р. Чарыша, правый берег рч. Боровушки близ ее слияния с р. Белой обн. Е-661 (1 экз.) — верхняя часть ремневских слоев (типовой выход так называемого боровушкинского известняка) (D_1^1b).

Средняя Азия, Туркестанский хребет, правобережье р. Исфары выше по течению пос. Октябрь, правый борт сая Робкаш, обн. Е-70211 (1 экз.) — низы сарысанских слоев кунжакского горизонта (D_1^1a).

¹ На Урале вид *W. rugulosa* указан только в списках комплексов фауны.

Подолия, дер. Днестр у с. Волковцы, обн. Е-6785 (6 экз.) — слои Тайна борщовского горизонта (D_1^{1a}); р. Днестр выше с. Худковцы, обн. Е-6781 (10 экз.) — низы митковских слоев борщовского горизонта (D_1^{1a}); окрестности с. Устье, обн. Е-6782 (147 экз.) и Е-686 (216 экз.) — митковские слои борщовского горизонта (D_1^{1a}).

Warburgella althi Yolkin, 1974

Табл. IX, фиг. 1—6

1874. *Cyphaspis rugulosus* m.: Alth, с. 61, табл. 5, фиг. 19 — только!
1968. *Warburgella rugulosa rugosa* (Bouč.): Архипова [см.: Модзалевская, 1968], табл. 27, фиг. 62.
1968. *Warburgella* (*Podolites*) *rugulosa* (Alth, 1874): Балашова, с. 102, табл. 2, фиг. 20 — только!
1971. *Warburgella* (*Podolites*) *rugulosa rugosa* (Bouček, 1934): Chlupač, с. 166, табл. 21, фиг. 6, 8?, 10, 11, 12 — только!
1974. *Warburgella althi* Yolkin, sp. n.: Елкин, с. 82, табл. 11, фиг. 1—7.

Г о л о т и п. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 466/72, кранидий [Елкин, 1974б, табл. 11, фиг. 2]. Подолия, р. Днестр выше с. Худковцы, обн. Е-685. Нижний девон, кайбальский ярус, борщовский горизонт, низы митковских слоев (D_1^{1a}). Табл. IX, фиг. 2.

Д и а г н о з. Передний край глабели округлый, задние ее боковые борозды (1S) глубокие, средние (2S) — умеренно глубокие или мелкие, передние (3S) — мелкие, до едва различимых. Предглабельное поле широкое, с тропидием. Передние ветви лицевых швов косо секут краевую кайму, имеющую на кранидии вид отчетливого язычка. Поверхность глабели грубобугорчатая. Пигидий с 10 рахнальными кольцами и 5 плевральными ребрами; краевая кайма отчетливая.

М а т е р и а л. Всего 39 экз., из них кранидиев 10, подвижных щек 7, гипостома — 1, пигидиев 21.

О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин [1974б].

З а м е ч а н и я. Рассматриваемый вид с учетом признаков, приведенных в его диагнозе, хорошо отличается от всех морф вида *W. rugulosa*. Поэтому я не могу согласиться с Альберти [1975, S. 5], что он представляет собой крайние варианты *W. rugulosa*. Четкость вида определяется характером изменчивости признаков. А они у *W. althi* в отличие от *W. rugulosa* имеют как раз малые пределы изменчивости.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний девон, кайбальский век (D_1^{1a}). Подолия, Чехословакия.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки темные, слабглинистые, органогенно-обломочные.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Подолия, левый берег р. Днестр выше с. Худковцы, обн. Е-685 (39 экз.) — борщовский горизонт, низы митковских слоев (D_1^{1a}).

Warburgella eureka G. Alberti, Haas et Ormiston, 1972

Табл. IX, фиг. 7—10.

1972. *Warburgella rugulosa eureka* n. ssp.: Alberti G., Haas et Ormiston, с. 124, табл. 1, фиг. 1—12; Abb. 1—4.
1972b. *Warburgella rugulosa eureka* Alberti, Haas et Ormiston, 1972; Ormiston, табл. 1, фиг. 14.
1975b. *Warburgella rugulosa eureka* Alberti, Haas et Ormiston, 1972: Ormiston, табл. 1, фиг. 11—12.
1975. *Warburgella rugulosa eureka* G. Alberti, Haas et Ormiston, 1972: Alberti G., табл. 1, фиг. 11—12.

Г о л о т и п. Национальный музей США (U. S. National Museum), экз. 173 722, кранидий [Alberti, Haas, Ormiston, 1972, Tabl. 1, Fig. 4; Ormiston, 1972b, tabl. 1, fig. 14; Alberti, 1975, Tabl. 1, Fig. 11]. США, Центральная Невада, основание нижнего девона (16 м выше первого появления *I. woschmidti*).

Д и а г н о з. Передний край глабели округлый, задние ее боковые борозды (1S) умеренно глубокие или мелкие, средние (2S) — мелкие или едва намечены, передние (3S) — неразличимы. Предглабельное поле широкое, с тропидием. Передние ветви лицевых швов косо секут краевую кайму, которая спереди слегка приостренная. Поверхность глабели покрыта чешуеобразными бугорками. Пигидий с 11—12 рахнальными кольцами и 5—6 ребрами; краевая кайма отчетливая.

О п и с а н и е. См.: Альберти, Хаас и Ормистон [1972].

З а м е ч а н и я. Безусловно, выделение рассматриваемого вида в качестве подвида в отличие от других подвидов *W. rugulosa* имело под собой более веское основание. Принципиальными отличиями *W. eureka* от *W. rugulosa* являются округлые очертания переднего края глabei и бóльшая ширина предглабельного поля. Эти признаки, а также сходные очертания пигидия и степень его расчленения сближают *W. eureka* с видом *W. althi*, но у последнего лучше развиты боковые борозды глabei. Кроме того, от всех морф вида *W. rugulosa* рассматриваемый вид хорошо отличается более отклоняющимися назад боковыми бороздами глabei, за счет чего базальные лопасти (*1L*) по размеру заметно меньше. Различная у них и микроскульптура глabei. Все это очень наглядно показано Г. Альберти на одной таблице [1975, Tabl. 1].

Помимо названных отличий у видов *W. eureka* и *W. rugulosa* (s. l.), следует указать еще и на разное строение их гипостом (ср.: Елкин, 1974б, табл. 10, фиг. 4 и Alberti, Haas, Ormiston, 1972, III. 4). Срединная борозда гипостома у *W. eureka* прервана на осевой части центрального тела; намечающаяся задняя лопасть широкая, макули выражены отчетливо. Гипостома *W. rugulosa* имеет узкую заднюю лопасть, причем она ясно обособлена; макули не выражены.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний девон, кайбальский век, (D_1^a). США, Центральная Невада.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки голубовато-серые, криноидные.

М е с т о н а х о ж д е н и е. США, Центральная Невада. Roberts Mountains, Birch creek section II [см.: Alberti, Haas, Ormiston, 1972].

Warburgella mackenziensis Chatterton et Perry, 1977

Табл. IX, фиг. 11—17

1977. — *Warburgella* (*Apambop*) *mackenziensis* n. sp.: Chatterton et Perry, с. 784, табл. 2, фиг. 1—20, 35.

Г о л о т и п. Типовые коллекции Отдела геологии университета Альберты, Эдмонтон, Канада, номера под индексом UA [the type collections of the Department of Geology of the University of Alberta, Edmonton, Alberta (UA numbers)]: UA 1873, 52 м ниже кровли формации Делорм (*Delorme formation*) в местонахождении 2 [Chatterton, Perry, 1977, tabl. 2, fig. 3]. Табл. IX, фиг. 12.

Д и а г н о з. Задние боковые борозды глabei (*1S*) глубокие в средней своей части и обычно не соединяются ни со спинными бороздами, ни с затылочной бороздой (*OS*); средние борозды (*2S*) мелкие, передние (*3S*) — обычно неразличимы. Предглабельное поле узкое, чаще без ясно обозначенного тропидия (но иногда слабо выраженный тропидий наблюдается), без предглабельного вздутия. Передняя краевая борозда мелкая и представлена плавным изгибом тергума. Пигидий имеет до 7 плевроальных ребер. Микроскульптура глabei состоит из тонких вытянутых валиков.

З а м е ч а н и я. Рассматриваемый вид описан здесь только на основании литературных данных. Его первоописание очень краткое, но оно сопровождается хорошими фотоизображениями. Это позволило составить расширенный диагноз, в который, помимо диагностических признаков, указанных авторами вида, включен ряд других важных признаков. В первую очередь это касается расчленения плевроального поля пигидия.

Самостоятельность вида *W. mackenziensis* не вызывает сомнения. На основании перечисленных в диагнозе признаков он хорошо отличается от всех девонских видов рода *Warburgella* и тем более от его силурийских представителей. Важность этого вида определяется тем, что пока он завершает всю варбургелловую последовательность видов и поэтому в будущем желательно иметь полное его описание с полной изменчивостью, которая может быть выявлена на оригинальном материале.

Отнесение вида *mackenziensis* к подроду *Apambop* следует считать простым недоразумением. Б. Чаттертон и Д. Пэрри, так как и авторы этого подрода Р. Лэндрум и Л. Шервин [Landrum, Sherwin, 1976], видимо, не располагали русской литературой [Чернышев, Яковлев, 1898; Максимова, 1970; Елкин, 1974б], из которой ясно следует, что подрод *Apambop* является младшим синонимом подрода *Waigatchella* Z. Max., 1970. Вероятно, они согласились бы и с тем, что выделять в составе рода *Warburgella* отдельные подроды не следует [Alberti, 1970; Елкин, 1974б]. Это видно хотя бы из того, что и отнесению вида *mackenziensis* к подроду *Apambop* они не придают особого значения,

связывая этот вид прямым родством с *W. rugulosa canadensis* [Chatterton, Perry, 1977, p. 786], что имеет под собой веское основание.

Чрезвычайно важно то обстоятельство, что «*W. rugulosa canadensis*» (= *W. rugulosa* s. l.) и *W. maskenziensis* встречены в едином разрезе, в котором первые находки последнего вида располагаются в 78 м выше последних находок первого. Путем анализа распространения в формации Делорм трилобитов и конодонтов Чаттертон и Пэрри пришли к совершенно правильному выводу о том, что *W. maskenziensis* может характеризовать собой уже верхний лохков, хотя об этом они сказали достаточно осторожно: late early to late Lochkovian — конец раннего до позднего лохкова [Chatterton, Perry, 1977, p. 785]. Я полагаю, что если учитывать общие закономерности в стратиграфическом распространении дехенелл, варбургелл, халфинелл и ганинелл, то с полной уверенностью можно считать отложения, охарактеризованные видом *W. maskenziensis*, за аналоги верхнего лохкова (верхнее — верхов нижней половины нижнего девона).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний девон, кайбальский век (D_1^{1b}). Канадская Арктика.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Мелководные светло-коричневые тонко-слоистые известняки, доломиты и сланцы формации Делорм.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Канада, Северо-Западные территории (N. W. T., Mackenzie Mountains.).

Р о д *Khalfinella* Yolkin, 1968

Типовой вид. *Proetus carinatus* Khalfin, 1948.

Д и а г н о з. Глабель грушевидных очертаний, с тремя парами боковых борозд. Пигидий уплощенный, поперечно вытянутый, с 8 рахиальными кольцами и 2—5 парами плевральных ребер.

З а м е ч а н и я. Род *Khalfinella*, так же как и *Ganinella*, был синонимизирован Оуэнсом [1973, p. 11] с родом *Lacunopogaspis* на основании того, что, по мнению этого автора, изображения типовых видов, приведенные мной [Елкин, 1968], не позволяют произвести их различие. При этом род *Lacunopogaspis* он включил в состав рода *Proetus* в качестве подрода. С таким заключением согласиться трудно, так как оно по существу лишено обоснования.

Первоначально род *Khalfinella* был включен мной в состав подсемейства *Dechenellinae* [Елкин, 1968]. В результате последующего изучения дехенеллид у халфинелл с варбургеллами было установлено много общего. Сюда можно отнести очертания и характер расчленения глабелы, «рельеф» плевральных ребер, сходную стадийность в развитии исходного морфотипа каждого из родов и ряд других признаков. Это как раз и позволяет объединить обсуждаемые роды в рамках единого подсемейства *Warburgellinae*.

Первоописание рода *Khalfinella* и его представителей [Елкин, 1968] не нуждается в пересмотре. Однако в последние годы был собран дополнительный материал, который позволяет дать более полное стратиграфическое распространение отдельных видов, а также пересмотреть «диморфную» трактовку вида *Kh. prima*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний и средний девон. Салаир, Горный Алтай, Западная Европа.

*Khalfinella gratsianovae*¹ Yolkin, sp. n.

Табл. X, фиг. 1—5

1968. *Khalfinella prima* Yolkin, gen. et sp. n. Елкин, с. 20 (широкие формы), табл. 4, фиг. 5, 8, 10, 11 — только!

Г о л о т и п. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 287/58, кранидий [Елкин, 1968, табл. 4, фиг. 5]. Горный Алтай, окрестности с. Камышевского, левобережье рч. Камышенки в 300 м юго-восточнее г. Колпак, обн. 34в. Нижний девон, кайбальский ярус, верхи известняковой пачки ремневских слоев (D_1^{1b}). Табл. X, фиг. 1.

Д и а г н о з. Боковые борозды глабелы задней (1S) и средней (2S) пар очень слабые, выделяются по отсутствию микроскульптуры, передние борозды (3S) неразличимы; дополнительные бороздки намечаются. Отношение длины глабелы к ее ширине колеблется в пределах 0,96—1,06. Пигидий с 2—3 парами плевральных ребер, плевральные и

¹ Вид назван в честь одного из лучших знатоков брахиопод и биостратиграфии девона Сибири Р. Т. Грациановой.

межплевральные борозды очень слабые и развиты в равной мере, терминальная лопасть очень узкая, краевая борозда обычно не выражена. Отношение длины рахиса к его ширине колеблется в пределах 1,14—1,23.

Материал. Всего 29 экз., из них кранидиев 11; пигидиев 18.

Описание. См.: Е. А. Елкин [1968].

Замечания. Вид *Kh. gratsianovae* первоначально был описан как одна из диморфных разновидностей («широкие формы») вида *Kh. prima*. Прежнее видовое название в соответствии с избранным голотипом закреплено за группой «узких форм». См. раздел «Замечания» к виду *Kh. prima*.

Распространение. Ранний девон, кайбальский век (D_1^1). Горный Алтай, Салаир.

Фациальная приуроченность. Известняки темно-серые, слоистые, мелкозернистые и аргиллиты темного цвета.

Местонахождение. Горный Алтай, окрестности с. Камышенского, левобережье р. Камышенки, обн. 34в (28 экз.), — верхняя часть ремневских слоев (D_1^{1b}). Салаир, правый берег, р. Уксунай, в 150 м выше устья рч. Большой Речки, обн. Е-7017 (1 экз.) — томьчумышский горизонт (D_1^{1a}).

Khalfinella prima Yolkin, 1968

Табл. X, фиг. 6—10

1968. *Khalfinella prima* Yolkin, gen. et sp. n.: Елкин, с. 20 (узкие формы), табл. 4, фиг. 4, 6, 7, 9, 12 — только!

Голотип. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 287/60, кранидий [Елкин, 1968, табл. 4, фиг. 6]. Горный Алтай, окрестности с. Камышенского, левобережье рч. Камышенки, в 300 м юго-восточнее горы Колпак, обн. 34в. Нижний девон, кайбальский ярус, верхи известняковой пачки ремневских слоев (D_1^{1b}). Табл. X, фиг. 7.

Диagnoз. Боковые борозды глabeли всех трех пар (1—3S) очень мелкие, передняя пара (3S) обычно выражена пятнышками, лишёнными микроскульптуры; дополнительные бороздки различны. Отношение длины глabeли к ее ширине колеблется в пределах 1,16—1,30. Пигидий с 3—4 парами плевральных ребер, плевральные борозды глубже и шире межплевральных, терминальная лопасть достаточно широкая, краевая борозда ясно обозначена. Отношение длины рахиса к его ширине колеблется в пределах 1,33—1,50.

Материал. Всего 35 экз., из них кранидиев 14, пигидиев 21.

Описание. См.: Е. А. Елкин [1968].

Замечания. Рассматриваемый вид составляет только «узкие формы» вида, описанного ранее под этим же названием [Елкин, 1968]. «Узкие формы» и «широкие формы» принимались за проявление полового диморфизма. Несмотря на ясные морфологические различия этих двух групп форм, от выделения двух самостоятельных видов автора удержало то обстоятельство, что они были обнаружены в Горном Алтае в одном местонахождении и примерно в равных количествах экземпляров. Тогда была еще не до конца понята особенность стратиграфического распространения видов, тесно связанных филогенетически. Наиболее ярко это выражено у варбургелл [Елкин, 1974б], акастелл [Елкин, 1974а] и других, а именно совместное существование родственных видов, появившихся на близких последовательных шагах эволюции.

Различия в отношениях длины к ширине глabeли и рахиса сами по себе в принципе могут служить показателями полового диморфизма, что можно принять для подвида *Lacunoporaspis contermina contermina* [Елкин, 1968]. Но, помимо этих отличий, диморфные формы вида «*Kh. prima*» имеют и другие, более важные. Пигидии группы «узких форм» несут четкую краевую кайму, а степень выраженности плевральных и межплевральных борозд у них различна (первые глубже и шире вторых), в то время как у группы «широких форм» краевая кайма отсутствует, а плевральные и межплевральные борозды развиты в одинаковой степени.

Распространение. Ранний девон, кайбальский век (D_1^{1b}). Горный Алтай.

Фациальная приуроченность. Известняки темно-серые, слоистые, мелкозернистые.

Местонахождение. Горный Алтай, окрестности с. Камышенского, левобережье рч. Камышенки, обн. 34в (35 экз.), — верхняя часть ремневских слоев (D_1^{1b}).

Khalfinella attenuata Yolkin, 1968

Табл. X, фиг. 11—12

1968. *Khalfinella attenuata* Yolkin, gen. et sp. nov.: Елкин, с. 23, табл. 5, фиг. 2, 4.

1967. *Khalfinella attenuata* Yolkin: Yolkin, табл. 1, фиг. 1—2.

Г о л о т и п. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 287/79, кранидий [Елкин, 1968, табл. 5, фиг. 2]. Горный Алтай, окрестности с. Соловьиха, правый берег Ганина ключа в 200 м ниже бывш. пос. Киреевского, обн. ГК-2а. Нижний девон, белтирский ярус, низы известняковой пачки якушинских слоев (D_1^{2b}). Табл. X, фиг. 11.

Д и а г н о з. Боковые борозды глабел ($1-3S$) очень слабые, едва намечаются при косом освещении или обозначены как более темные пятнышки на поверхности глабелы. Затылочные лопасти на затылочном кольце не выражены. Пигидий с 2—3 парами плевральных ребер, плевральные и межплевральные борозды мелкие и развиты в равной мере, терминальная лопасть очень узкая.

М а т е р и а л. Всего 14 экз., из них кранидиев 6, подвижных щек 3, пигидиев 5.

О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин [1968].

З а м е ч а н и я. В 1974 г. на Алтае во время геологической экскурсии, проводимой в рамках деятельности СибРМСК, вид *Kh. attenuata* впервые был обнаружен в самых низах терригенной пачки стратотипа якушинских слоев совместно с рядом форм других групп фауны. Ранее эта пачка была здесь слабо палеонтологически охарактеризована.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний девон, белтирский век (D_1^2). Горный Алтай.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки темные, органогенно-обломочные, мелко- и среднекристаллические, глинистые.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Горный Алтай, окрестности с. Соловьихи, Ганин ключ, обн. ГК-2а (9 экз.), Е-6150 (2 экз.) — верхняя часть якушинских слоев (D_1^{2b}); окрестности с. Камышенского, левобережье рч. Камышенки, обн. 34/2в (2 экз.) — нижняя часть якушинских слоев (D_1^{2a}).

Khalfinella glabra Yolkin, 1968

Табл. X, фиг. 13—14

1968. *Khalfinella glabra* Yolkin, gen. et sp. nov.: Елкин, с. 25, табл. 5, фиг. 1, 3.

1967. *Khalfinella glabra* Yolkin: Yolkin, табл. 1, фиг. 3—4.

Г о л о т и п. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 287/81, кранидий [Елкин, 1968, табл. 5, фиг. 1]. Горный Алтай, окрестности с. Камышенского, левобережье рч. Камышенки, 700 м от вершины горы Колпак по Аз. 250° ЮЗ, обн. Е-6320. Нижний девон, белтирский ярус, известняковая пачка якушинских слоев (D_1^{2b}). Табл. X, фиг. 13.

Д и а г н о з. Боковые борозды глабел ($1-3S$) очень мелкие, различимы и дополнительные бороздки. Затылочное кольцо со слабо намеченными лопастями. Пигидий с 4 парами плевральных ребер, плевральные и межплевральные борозды достаточно резкие и развиты в равной мере, терминальная лопасть узкая.

М а т е р и а л. Всего 4 экз., из них кранидиев 2, пигидиев 2.

О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин [1968].

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний девон, белтирский век (D_1^{2b}). Горный Алтай.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки светло-серые, серые, органогенно-обломочные, криноидные, мелко- и среднекристаллические.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Горный Алтай, окрестности с. Камышенского, левобережье рч. Камышенки, обн. Е-6310а (1 экз.) и Е-6320 (2 экз.) — верхняя часть якушинских слоев (D_1^{2b}).

Салаир, окрестности с. Вулкан, правобережье рч. Баскункан, обн. Е-6024 (1 экз.) — малобачатский горизонт (D_1^{2b}).

Khalfinella elegantula Yolkin, 1968

Табл. XI, фиг. 1—7

1968. *Khalfinella elegantula* Yolkin, gen. et sp. nov.: Елкин, с. 26, табл. 5, фиг. 5—12.

1967. *Khalfinella elegantula* Yolkin: Yolkin, табл. 1, фиг. 5—6.

Г о л о т и п. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 287/87, кранидий [Елкин, 1968, табл. 5, фиг. 7]. Горный Алтай, окрестности с. Соловьихи, левобережье Ганина ключа, верховье лога Тарбузин против бывш. пос. Киреевского, в 1,75 км от высоты 585,5 по

Лз. 297° СЗ, обн. Е-6196. Средний девон, теленгитский ярус, нижняя часть киреевских слоев (D_2^{1a}). Табл. XI, фиг. 2.

Д и а г н о з. Боковые борозды глабели (1—3S) и дополнительные бороздки мелкие. Затылочное кольцо с хорошо развитыми затылочными лопастями. Пигидий с 3 парами плевральных ребер, плевральные борозды глубже и шире межплевральных, терминальная лопасть широкая.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний девон, теленгитский век (D_2^{1a}). Горный Алтай.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки зеленовато-серые, органо-обломочные, детритовые, часто сильнопесчанистые и переходящие в известковистые песчаники.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Горный Алтай, окрестности с. Соловьихи, Ганин ключ, обн. Е-6196 (43 экз.), Е-6197 (7 экз.), Е-6338 (8 экз.) — нижняя часть киреевских слоев (D_2^{1a}), восточная окраина с. Соловьихи, обн. ВС-1 (6 экз.) — средняя часть киреевских слоев (D_2^{1a}).

Khalfinella carinata (Khalfin, 1948)

Табл. XI, фиг. 8—17

1968. *Khalfinella carinata* (Khalfin), 1948: Елкин, с. 28, табл. 5, фиг. 13—15; табл. 6, фиг. 1—10 (а также см. здесь синониму).

1967. *Khalfinella carinata* (Khalfin): Yolkin, табл. 1, фиг. 7—8.

Г о л о т и п. Кафедра исторической геологии ТПИ, экз. А₁ — 17/5, внутренний отпечаток тергума [Халфин, 1948, табл. 21, фиг. 4]. Горный Алтай, правый берег р. Песчаной у Кондратьевской сопки, находящейся выше по течению от с. Куяган. Средний девон, теленгитский ярус, верхняя пачка кувашских слоев (D_2^{1c}).

Д и а г н о з. Задние боковые борозды глабели (1S) глубокие, средние (2S) — мелкие, передние (3S) и дополнительные бороздки чаще выделяются по отсутствию микроскульптуры. Затылочное кольцо с хорошо развитыми затылочными лопастями. Пигидий с 5 плевральными ребрами, плевральные борозды глубже и шире межплевральных, терминальная лопасть широкая.

М а т е р и а л. Всего 241 экз., из них ядро цельного тергума — 1, кранидиев — 100, подвижных щек — 53, пигидиев — 87.

О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин [1968].

З а м е ч а н и я. Вид *Kh. carinata* обнаруживает очень большое сходство со многими видами рода *Warburgella*. Но наиболее близок он к виду *W. waigatschensis* по очертаниям и расчленению глабели, а также по характеру предглабельного поля.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний девон, теленгитский век (D_2^{1a-c}). Горный Алтай, Салаир, Западная Европа.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки серые, темные, органо-обломочные, детритовые, часто сильноглинистые и песчаные, от тонко- до крупнокристаллических.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Горный Алтай, окрестности с. Соловьихи, Ганин ключ, обн. Е-6157 (1 экз.) — средняя часть киреевских слоев (D_2^{1a}), обн. Е-6154 (23 экз.), Е-6155 (47 экз.), Е-6161 (64 экз.) и АН-1 (13 экз.) — верхняя часть киреевских слоев (D_2^{1a}), обн. Е-6185 (75 экз.) — матвеевские слои (D_2^{1c}); северная окраина с. Соловьихи, обн. СС-3 (2 экз.) — средняя часть киреевских слоев (D_2^{1a}); правый берег р. Песчаной у Кондратьевской сопки, выше с. Куяган, обн. Е-6061 (3 экз.) — верхняя часть кувашских слоев (D_2^{1c}).

Салаир, окрестности с. Томского, левый берег р. Томь-Чумыш ниже рч. Тихобаевки, обн. Е-6042 (7 экз.) — средняя часть салаиркинского горизонта (D_2^{1a}), обн. Е-6043 (6 экз.) — верхняя часть салаиркинского горизонта (D_2^{1a}).

ПОДСЕМЕЙСТВО SCHIZOPROETINAE YOLKIN, 1968

Типовой род. *Schizoproetus* ER. Richter, 1912.

З а м е ч а н и я. Шизопроетины как самостоятельное подсемейство в составе дехенеллид получило признание [Pillet, 1972; Owens, 1973; и др.]. Ж. Пилле отнес к нему, помимо указанных мной родов *Schizoproetus* и *Ganinella*, еще *Schizoproetides* Ormiston и с вопросом — *Paradechenella* R. Richter и *Chauffouraspis* Pillet. Первый из них, возможно, принадлежит шизопроетинам, а последние два вряд ли. Этот вопрос здесь не рассматривается, но следует отметить, что и в настоящее время я склонен придерживаться первоначального объема этого подсемейства [Елкин, 1968].

Р о д *Ganinella* Yolkin, 1968

Типовой вид. *Dechenella batchatensis* N. Tchernysheva, 1951.

Д и а г н о з. Глабель удлиненная, коническая, с округлым или приостренным передним краем, имеет 3—4 пары боковых борозд. Пигидий с 9—12 рахиальными кольцами (включая терминальную лопасть) и 5—8 плевральными ребрами, его краевая кайма обычно уплощенная с наклоном наружу.

З а м е ч а н и я. При установлении рассматриваемого рода его географическое распространение ограничивалось югом Западной Сибири и Польшей. Сейчас не вызывает сомнений, что североамериканские формы *Dechenella* (*Dechenella*) *paragranulata* [Ormiston, 1967], *Ganinella nevadae* [Ormiston, 1972b, tabl. 1, fig. 15], *Ganinella* cf. *G. schabalinoensis* [Ormiston, 1975b, tabl. 2, fig. 1—2] и *Ganinella* n. sp. [там же, tabl. 2, fig. 3—4] должны быть отнесены к ганинеллам. Но этот вопрос требует специального изучения, и для его решения необходим дополнительный фактический материал.

Совершенно определено можно заключить, что и вид, описанный Г. Альберти [1967] из верхнего эмса Марокко как *Proetus* (*Coniproetus*) *taugus*, также следует отнести к ганинеллам. У самого Г. Альберти [1969] тоже появились сомнения в систематической принадлежности этого вида. Так, в объяснениях к таблицам он поставил вопрос не только к родовому названию, но и к подродовому *Proetus?* (*Coniproetus?*) *taugus*. Кранидий вида *taugus* [Alberti, 1969, tabl. 4, fig. 1] имеет все черты строения вида *G. dombrowiensis*, но чтобы быть полностью уверенным в таком заключении, необходимо получить и изучить дополнительный материал.

Таким образом, очевидно, что географическое распространение рода *Ganinella* следует расширить за счет Северной Африки (Марокко) и Северной Америки. Очевидно и то, что видовой состав этого рода пока не следует изменять [Елкин, 1968].

В заключение хотелось бы подчеркнуть, что я не согласен с синонимизацией рода *Ganinella*, как и рода *Khalfinella*, с родом *Lacunoporaspis* [Owens, 1973].

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний и средний девон. Салаир. Горный Алтай, Западная Европа, Северная Африка (?), Северная Америка.

Ganinella gurjevskiensis Yolkin, 1968

Табл. XII, фиг. 1—4

1968. *Ganinella gurjevskiensis* Yolkin, gen. et sp. nov.: Елкин, с. 46, табл. 10, фиг. 1—5.

Г о л о т и п. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 287/138, кранидий [Елкин, 1968, табл. 10, фиг. 1]. Салаир, восточная окраина г. Гурьевска, Толсточи́хинский карьер, обн. Д-6341а. Нижний девон, кайбальский ярус, томьчумышский горизонт (D_1^{1a}). Табл. XII, фиг. 1.

Д и а г н о з. Глабель с 4 парами боковых борозд (1—4S) и дополнительными бороздками. Все они выражены отсутствием микроскульптуры. Передние 2 пары обычно в виде слившихся коротких полосок или овальных пятнышек, иногда разобщенных. Краевая кайма цефалона слабовыпуклая. Пигидий с 11 рахиальными кольцами и 6 плевральными ребрами.

М а т е р и а л. Всего 16 экз., из них кранидиев 7, подвижных щек 5, пигидиев 4. О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин [1968].

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний девон, кайбальский век (D_1^{1a}). Салаир.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки темно-серые, черные, тонкокристаллические, тонкоплитчатые, слабоглинистые.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Салаир, окрестности г. Гурьевска, Толсточи́хинский карьер, обн. К-603г (1 экз.), Д-6341а, г (15 экз.) — томьчумышский горизонт (D_1^{1a}).

Ganinella gurjevskiensis Yolkin, 1968

Табл. XII, фиг. 1—4.

1968. *Ganinella gurjevskiensis* Yolkin, gen. et sp. nov.: Елкин, с. 46, табл. 10, фиг. 1—5.

1967. *Ganinella tchernyshevae* Yolkin: Yolkin, табл. 1, фиг. 9—10.

Г о л о т и п. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 287/143, кранидий [Елкин, 1968, табл. 10, фиг. 7]. Горный Алтай, окрестности с. Камышенского, левобережье рч. Камышенки, северо-западная часть канавы у геодезического знака, обн. Е-6310. Нижний

девон, белтирский ярус, низы известняковой пачки якушинских слоев (D_1^{2b}). Табл. XII, фиг. 6.

Д и а г н о з. Три пары боковых борозд глабел ($1-3S$) и дополнительные бороздки развиты очень слабо: задние ($1S$) и средние ($2S$) — в виде полосок, а передние ($3S$) и дополнительные бороздки — в виде овальных пятнышек, лишенных микроскульптуры. Краевая кайма цефалона плоская. Пигидий с 9 рахиальными кольцами и 5—6 плевральными ребрами.

М а т е р и а л. Всего 39 экз., из них кранидиев 8, подвижных щек 12, пигидиев 19.

О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин [1968].

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний девон, белтирский век (D_1^2). Салаир, Горный Алтай.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки черные, темно-серые и серые, органогенно-обломочные, тонко- и среднекристаллические.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Горный Алтай, окрестности с. Камышенского, левобережье р. Камышенки, обн. Е-6310 и Е-6310а (7 экз.), Е-6320 (1 экз.) — верхняя часть якушинских слоев (D_1^{2b}); окрестности с. Барагаш, рч. Куваш, обн. 10 (2 экз.) — верхняя часть камышенской свиты (D_1^{2b}).

Салаир, окрестности г. Гурьевска, Старогурьевский карьер, обн. Е-631576 (29 экз.) — крекровский горизонт (D_1^{2a}).

Ganinella diversa Yolkin, 1968

Табл. XII, фиг. 9—14

1968. *Ganinella diversa* Yolkin, gen. et sp. nov.: Елкин, с. 51, табл. 10, фиг. 12—14; табл. 11, фиг. 1—6.

1967. *Ganinella diversa* Yolkin: Yolkin, табл. 1, фиг. 11—12.

Г о л о т и п. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 287/151, кранидий [Елкин, 1968, табл. 11, фиг. 2]. Горный Алтай, окрестности с. Соловьи, левый борт Хомичева лога в 1,7 км выше его устья, обн. Е-61107. Нижний девон, белтирский ярус, известняковая пачка якушинских слоев (D_1^{2b}). Табл. XII, фиг. 11.

Д и а г н о з. Три пары боковых борозд глабел ($1-3S$) и дополнительные бороздки обычно в виде узких полосок без микроскульптуры. На ядрах различима лишь задняя пара ($1S$) в виде мелких желобков. Краевая кайма цефалона плоская. Пигидий с 10—12 рахиальными кольцами и 5—7 плевральными ребрами.

М а т е р и а л. Всего 91 экз., из них кранидиев 36, подвижных щек 13, пигидиев 42.

О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин [1968].

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний девон, белтирский век (D_1^{2b}). Горный Алтай.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки темно-серые и серые, часто органогенно-обломочные, средне- и крупнокристаллические; песчаники мелкозернистые и алевролиты зеленовато-серые, известковистые.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Горный Алтай, окрестности с. Соловьи, Ганин ключ, обн. ГК-2А (24 экз.), Хомичев лог, обн. Е-61107 (3 экз.), Е-61108 (21 экз.) — верхняя часть якушинских слоев (D_1^{2b}); окрестности с. Барагаш, рч. Куваш, обн. 10 (43 экз.) — верхняя часть камышенской свиты (D_1^{2b}).

Ganinella dombrowiensis (Sobolev, 1909)

Н е о т и п. См. *G. dombrowiensis dombrowiensis* [Sobolew, 1909].

Д и а г н о з. Три пары боковых борозд глабел ($1-3S$) и дополнительные бороздки выражены сравнительно слабо. На ядрах глабел боковые борозды представлены желобкообразными вдавленностями. Краевая кайма цефалона плоская. Пигидий с 12 рахиальными кольцами и 7—8 плевральными ребрами.

З а м е ч а н и я. Представления о родовой принадлежности рассматриваемого вида от публикации к публикации постоянно менялись. В результате переизучения исходного материала удалось установить, что он основан на частях тергума, принадлежащих разным видам и родам [Елкин, 1968, с. 28—32 и 54]. Однако З. А. Максимова [Елкин, 1968, с. 53: прим. отв. ред.] с этим выводом не согласилась. Повторное переизучение уже всех материалов укрепило мой первоначальный вывод.

Ранее вид *G. dombrowiensis* был описан мной [Елкин, 1968] под авторством Г. Гюриха [Gürich, 1896], несмотря на доводы Р. и Е. Рихтеров [Richter R. et E., 1950b, S. 176] о том, что по действующим правилам автором должен быть Д. Соболев [1909].

Теперь я считаю необходимым согласиться с этими доводами. Правилами зоологической номенклатуры, введенными с 31.XII.1982 г., предусматривается, что виды, опубликованные без изображений (или ссылок на изображения), считаются незаконными и в таких случаях авторство приписывается тому исследователю, который первый обнародовал изображение. Это правило введено не случайно. Оно позволяет стабилизировать номенклатуру и избегать излишних дискуссий.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний девон, теленгитский век (D_2^1). Салаир, Горный Алтай, Западная Европа (Польша).

Ganinella dombrowiensis dombrowiensis (Sobolev, 1909)

Табл. XIII, фиг. 1—8

1968. *Ganinella dombrowiensis dombrowiensis* (Gürich), 1896: Елкин, с. 54, табл. 11, фиг. 7—14; табл. 12, фиг. 1 (а также см. здесь синонимичку).

1967. *Ganinella dombrowiensis dombrowiensis* (Gürich): Yolkin, табл. 1, фиг. 13—14.

Н е о т и п. Выбран Рихтерами [1950b, S. 178]. ЦНИГР музей, экз. 14219, пигидий [Соболев, 1909, табл. 3, фиг. 9]. Келецко-Садомирский кряж, Домброва. Средний девон, домбровский горизонт (известняк).

Д и а г н о з. Дополнительные бороздки на ядрах глабели в виде изолированных ямок. Пигидий удлинненный, отношение его ширины к длине колеблется в пределах 1,19—1,31, на плевральных частях насчитывается 8 ребер.

М а т е р и а л. Всего 158 экз., из них кранидиев 53, подвижных щек 34, пигидиев 71. **О п и с а н и е.** См.: Е. А. Елкин [1968].

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний девон, теленгитский век (D_2^1); Салаир, Горный Алтай, Западная Европа.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки серые, зеленовато-серые, розовые, детритовые, криноидные, песчанистые; песчаники и алевролиты в различной степени известковистые.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Горный Алтай, окрестности с. Соловьихи, Ганин ключ, обн. Е-6196 (42 экз.) и Е-6197 (7 экз.) — нижняя часть киреевских слоев (D_2^{1a}), Е-6185 (1 экз.), — матеевские слои (D_2^{1c}); восточная окраина с. Соловьихи, обн. ВС-1 (19 экз.) — средняя часть киреевских слоев (D_2^{1a}).

Салаир, окрестности с. Томского, левый берег р. Томь-Чумыш ниже рч. Тихобаевки, обн. Е-6380в (3 экз.) — средняя часть салаиркинского горизонта (D_2^{1a}); окрестности с. Красная поляна, обн. К-6015 (86 экз.) — салаиркинский (?шандинский) горизонт (D_2^1).

Ganinella dombrowiensis brevis Yolkin, 1968

Табл. XIII, фиг. 9—16

1968. *Ganinella dombrowiensis brevis* Yolkin, subsp. nov.: Елкин, с. 56, табл. 12, фиг. 2—10, 12, 13.

1967. *Ganinella dombrowiensis brevis* Yolkin: Yolkin, табл. 1, фиг. 15—16.

Г о л о т и п. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 287/173, пигидий Елкин, 1968, табл. XII, фиг. 7. Горный Алтай, окрестности с. Соловьихи, правый берег Ганина ключа у верхнего конца бывш. пос. Киреевского (у родника), обн. Е-6156. Средний девон, теленгитский ярус, средняя часть киреевских слоев (D_2^{1a}). Табл. XIII, фиг. 15.

Д и а г н о з. Дополнительные бороздки на ядрах практически неразличимы. Пигидий укороченный, отношение его ширины к длине колеблется в пределах 1,50—1,62, на плевральных частях насчитывается 7 ребер.

М а т е р и а л. Всего 340 экз., из них кранидиев 95, подвижных щек 75, пигидиев 169, торакс 1.

О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин [1968].

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний девон, теленгитский век (D_2^1). Салаир, Горный Алтай.

Ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки темно-серые, серые, часто органогенно-обломочные, мелко- и среднекристаллические; сильно известковистые песчаники.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Горный Алтай, окрестности с. Соловьихи, Ганин ключ, обн. АН-2 (37 экз.), Е-6156 и ГК-4/59 (43 экз.), Е-6157 (22 экз.) — средняя часть киреевских слоев (D_2^{1a}); обн. АН-1 (112 экз.), Е-6164 (4 экз.), Е-6161 (4 экз.) —

верхняя часть киреевских слоев (D_2^{1a}), обн. Е-6162 (7 экз.) — нижняя часть кувашских слоев (D_2^{1b}); обн. Е-6185 (1 экз.) — матвеевские слои (D_2^{1c}); северная окраина с. Соловьи, обн. СС-3 (13 экз.) — средняя часть киреевских слоев (D_2^{1a}).

Салаир, окрестности г. Гурьевска, Крековская синклиналь, обн. 3/11д (10 экз.), Г-6010/5—7 (25 экз.) — средняя и низы верхней части стратотипического разреза салаиркинского горизонта (D_2^{1b}); Акарачкинский карьер, обн. Е-63153 (4 экз.) — беловский горизонт (D_2^{1b}); р. Томь-Чумыш ниже с. Томского, обн. Е-6042 и Е-6380а (19 экз.) — средняя часть салаиркинского горизонта (D_2^{1a}), обн. Е-63826 (39 экз.) — верхняя часть салаиркинского горизонта (D_2^{1a}).

Ganinella batchatensis (N. Tchern., 1951)

Табл. XIV, фиг. 1—9

1951. *Dechenella batchatensis* sp. nov.: Чернышева, с. 33, табл. 2, фиг. 5 — только!

1968. *Ganinella batchatensis* (N. Tchernysheva), 1951: Елкин, с. 59, табл. 13, фиг. 1—9.

1967. *Ganinella batchatensis* (N. Tchernysheva): Yolkin, табл. 1, фиг. 17—18.

Г о л о т и п. ЦНИГР музей, экз. 135/5552, кранидий [Чернышева, 1951, табл. 2, фиг. 5]. Салаир, правый берег р. Баскусан в 1 км к северу от каменоломни. Средний девон, теленгитский ярус, беловский горизонт (D_2^{1b}).

Д и а г н о з. Глабель с 4 парами боковых борозд (1—4S). Задние 3 пары и дополнительные бороздки на наружной поверхности представлены полосками без микроскульптуры, а передние имеют вид вытянутых пятнышек. На ядрах глабели передние 3 пары боковых борозд выглядят как валики, а задняя пара — как слабые вдавленности. Краевая кайма цефалона уплощенная. Пигидий с 11 рахиальными кольцами и 5—6 плевральными ребрами.

М а т е р и а л. Всего 149 экз., из них кранидиев 55, подвижных щек 31, пигидиев 63.

О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин [1968].

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний девон, теленгитский век (D_2^{1b-c}). Салаир, Горный Алтай.

Ф а ц и а л ь н а я л и р и у р о ч е н н о с т ь. Известняки серые, детритовые, органо-генно-обломочные, иногда сильноглинистые.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Горный Алтай, окрестности с. Соловьи, Ганин ключ, обн. Е-6162 (5 экз.), Е-6163 (3 экз.) — нижняя часть кувашских слоев (D_2^{1b}); окрестности с. Барагаш, рч. Куваш, обн. 10в (106 экз.) — нижняя часть кувашских слоев (D_2^{1b}); обн. Г-60846 (1 экз.) — верхняя часть кувашских слоев (D_2^{1c}); окрестности с. Бешпельтир, рч. Адаткан, обн. Е-6343 (30 экз.) — кувашские слои (D_2^{1b-c}).

Салаир, окрестности г. Гурьевска, Акарачкинский карьер, обн. Е-63153 (2 экз.) и Е-63155а (2 экз.) — беловский горизонт (D_2^{1b}).

Ganinella schebalinoensis Yolkin, 1968

Табл. XIV, фиг. 10—16

1968. *Ganinella schebalinoensis* Yolkin, gen. et sp. nov.: Елкин, с. 61, табл. 13, фиг. 10—16.

1967. *Ganinella schebalinoensis* Yolkin: Yolkin, табл. 1, фиг. 19—20.

Г о л о т и п. Музей ИГиГ СО АН СССР, экз. 287/188, кранидий [Елкин, 1968, табл. 13, фиг. 15]. Горный Алтай, среднее течение р. Семы, правый берег рч. Седлушки в 3 км выше ее устья, обн. 1285. Средний девон, теленгитский ярус, верхняя пачка кувашских слоев (D_2^{1c}). Табл. XIV, фиг. 10.

Д и а г н о з. Три пары боковых борозд глабели (1—3S) могут наблюдаться лишь при косом освещении либо вовсе не выражены. Ядра глабели практически без следов боковых борозд. Краевая кайма цефалона валикообразная, сверху уплощенная. Затылочные лопасти развиты слабо. Пигидий с 11 рахиальными кольцами и с 5—6 плевральными ребрами.

М а т е р и а л. Всего 80 экз., из них кранидиев 26, подвижных щек 12, пигидиев 40, цефалон 1.

О п и с а н и е. См.: Е. А. Елкин [1968].

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний девон, теленгитский век (D_2^{1c}). Горный Алтай, Северная Америка (?).

Фацциальная приуроченность. Известняки темные, слоистые, сильно-глинистые, плитчатые аргиллиты.

Местонахождение. Горный Алтай, окрестности с. Шебалино, рч. Седлушка, обн. 1286 (71 экз.) — верхняя часть кувашских слоев (D_2^{1c}); окрестности с. Барагаш, рч. Куваш, обн. Г-60846 (1 экз.) и Г-6085 (1 экз.) — верхняя часть кувашских слоев (D_2^{1c}); окрестности с. Александровки, Медведев лог, обн. Е-6344 (2 экз.) — матвеевские слои (D_2^{1c}); окрестности с. Соловьи, Ганин ключ, обн. Е-6185 (5 экз.) — матвеевские слои (D_2^{1c}).

Глава IV

ЗАКОНОМЕРНОСТИ В ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ ДЕХЕНЕЛЛИД

Эволюционные явления и закономерности, связанные с общим развитием фауны и флоры или развитием их отдельных групп, подавляющее большинство советских специалистов обычно рассматривают в рамках концепции этапности развития. Трудно назвать сколь-нибудь крупную отечественную палеонтолого-стратиграфическую работу последних двух-трех десятков лет, в которой не было бы слова «этапность». Этот термин в таком же смысле часто используется и при рассмотрении явлений, связанных с развитием неживой природы — этапность в развитии бассейна, в проявлении тектоно-магматической активности и т. п. Но здесь можно встретить и другое, более общее понятие — история развития бассейна, региона и т. д. Таким образом, оба эти понятия близки по своему содержанию и в такой интерпретации могут считаться в некотором смысле синонимами. В настоящей работе они разграничиваются. Под «историческим развитием» понимаются все стороны эволюционного процесса и его результаты, тогда как под «этапностью» — только неравномерность процесса и последовательность эволюционных событий.

КОРРЕЛЯЦИЯ, МАСШТАБНОСТЬ И НАПРАВЛЕНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ ПРИЗНАКОВ

Известно, что наиболее ярко особенности эволюционного процесса проявляются на критических рубежах развития органического мира, которые всегда характеризуются перестройкой планов строения (морфотипов), элементарных эволюционирующих единиц — популяций, видов [Майр, 1968, 1974; Шмальгаузен, 1969; и др.]. Палеонтологический материал показывает, что эта перестройка сопровождается коррелятивными изменениями признаков, морфологическими изменениями разной амплитуды, возникновением новых качеств, сменой направлений развития. Выяснение характера морфологических изменений на том или ином рубеже, их масштабности или направленности непосредственно ведет к познанию закономерностей самого эволюционного процесса.

Характер изменений во времени конкретной морфологической структуры (морфотипа) находится в прямой зависимости от воздействия внешней среды на популяцию (вид). Поэтому анализ изменений конкретного признака с учетом его функциональной интерпретации позволяет подойти к выявлению круга наиболее вероятных причин, обуславливающих эти изменения.

Ясно, что и последовательность (этапность), и повторяемость (периодичность) эволюционных событий могут быть установлены посредством анализа изменений во времени тех или иных признаков (черт строения). Поэтому здесь при описании конкретных последовательностей видов одновременно делаются выводы, касающиеся обеих сторон эволюционного процесса.

Рассмотрение этих вопросов проводится на примере четырех последовательностей видов, начиная с наиболее древней — варбургелловой. Затем описывается характер изменений в халфинелловой последовательности, родство которой с предыдущей выражено наиболее ярко и которая иллюстрирует собой дальнейшую в девоне эволюцию варбургеллового архетипа. Далее следует анализ морфологических изменений во времени видов ганинелловой последовательности, которая среди дехенеллид принадлежит к самостоятельной филетической ветви. При этом важно то обстоятельство, что анализируемый материал происходит из отложений единого бассейна, который существовал в силуре и девоне на территории юга Западной Сибири. Недостающие здесь два звена в варбург-

гелловой цепи силурийских видов дополняются материалом по Советской Арктике [Максимова, 1970: *W. tcherkesovae*] и Подолии [Балашова, 1968; Елкин, 1974б: *W. volkovsuana*]. В связи с этим особых вопросов и затруднений не возникает, так как хорошо известно, что варбургеллы не отличались заметной чувствительностью к палео-биогеографическим различиям древних бассейнов. Ключевым в понимании хода эволюции варбургелл в начале девонского периода является материал по Подолии [Елкин, 1974б] и по Северной Америке [Ormiston, 1967; Alberti, Haas, Ormiston, 1972; Chatterton, Perry, 1977].

Раннедевонская последовательность видов рода *Dechenella* установлена на материале по Советской Арктике [Елкин, 1979б]. Она демонстрирует собой характер эволюционных изменений у дехенеллид, развивавшихся в бассейне, имеющем свои палеобиогеографические особенности. Эта последовательность видов, как и халфинелловая, связана тесным родством с варбургелловой последовательностью.

Последовательность видов рода *Warburgella*

Анализ морфологических изменений при переходе от одного вида к другому в варбургелловой последовательности и оценка масштабности этих изменений мной уже проводились [Елкин, 1974а, б, 1979а]. В настоящей работе описаны еще два новых лландоверийских вида и два раннедевонских вида, один из которых описывался в качестве подвида широко известного вида *Warburgella rugulosa* [Alberti G., Haas, Ormiston, 1972], а другой совсем недавно был установлен на материале из Канадской Арктики — *W. mackenziensis* [Chatterton, Perry, 1977]. Эти виды позволяют воссоздать полную картину эволюции не только самих варбургелл, но и всех дехенеллид в течение раннего периода их развития.

Ранее мной анализировались изменения варбургелл во времени, касающиеся главным образом характера расчленения глабелы и пигидия. Признаки, связанные с этими морфологическими элементами, обратили на себя внимание четко выраженным характером изменений и их коррелированностью. Конечно, если бы была возможность получить серийный материал по цельным тергумам, то, вероятно, можно было бы выявить дополнительные признаки с ясно выраженными изменениями во времени.

Проводимый ниже анализ морфологических изменений в варбургелловой эволюционной последовательности видов охватывает только две цельные части тергума — кранидий и пигидий. На кранидиях внимание обращается в основном на такие признаки, как форма глабелы и характер ее расчленения, затылочные лопасти, предглабельное поле и микроскульптура. Пигидии также несут много ценной информации. Очень выразительными и показательными являются изменения во времени характера расчленения рахиса и плевральных частей пигидия, проявляющиеся в разной степени четкости плевральных и межплевральных борозд, а также краевой борозды.

При изучении трилобитов, от которых в ископаемом состоянии сохраняются обычно разрозненные части тергумов, всегда стоит проблема объединения их в единое целое, особенно наиболее важных для целей систематики кранидиев и пигидиев. В случае с варбургеллами такая проблема также стояла, но она достаточно однозначно была разрешена с помощью известных приемов — совместного нахождения в одном пласте, сравнения по ряду общих признаков, размерам, микроскульптуре и т. д.

Большинство видов варбургелл представлено значительным количеством экземпляров, как правило, голаспидной стадии онтогенетического развития. Тем не менее и на этой стадии, отвечающей взрослому состоянию организма, иногда выражена определенная тенденция в изменении того или иного признака по экземплярам, расположенным в порядке возрастания их размеров. Здесь эти сведения приводятся для демонстрации именно такой изменчивости.

***Warburgella calvata* (табл. III, фиг. 1—5).** Наиболее простой морфотип варбургелл, который можно принять за исходный (или архетип), демонстрирует собой вид *W. calvata*. Для его глабелы характерна некоторая укороченность и ясно выраженная «грушевидность» варбургеллового типа. Задние борозды глабелы (1S), как и у всех варбургелл, в средней своей части глубокие, но не доходят ни до затылочной, ни до спинных борозд. Средняя (2S) и передняя (3S) пара борозд неразличимы.

Затылочное кольцо одинаковой ширины на всем своем протяжении, почти горизонтальное в поперечном профиле, отделено от глабелы резкой бороздой умеренной глубины.

Предглабельное поле широкое, с резким тропидальным перегибом посередине, на ко-

тором располагаются один-два тонких валика (собственно тропидий). Передняя краевая борозда выражена плавным, но сравнительно ясным изгибом тергума.

Резко выраженных изменений по возрастным стадиям на кранидиях у *W. calvata*, как правило, не наблюдается. Однако нужно отметить, что на серии экземпляров (табл. III, фиг. 1—3) заметно уменьшение четкости спинных борозд в интервале, приходящемся на глазные крышки. Несколько уменьшается и резкость задних борозд глабели.

Пигидии вида *W. calvata* (табл. III, фиг. 4—5) по внешним очертаниям слегка укороченные относительно продольной оси или округлые. Рахис расчленен очень слабо, хорошо выраженным на нем бывает только переднее кольцо, но иногда можно различить второе и даже третье. Терминальный валик имеется не всегда.

На плевральных частях пигидия обычно наблюдается по два ребра, которые в профиль уплощенные; реже намечается и третье. Плевральные и межплевральные борозды нерезкие, достаточно широкие. Но если плевральные борозды выражены примерно одинаково на всем своем протяжении, то межплевральные ясно обозначены только на дистальных концах ребер. Задняя краевая борозда очень слабо намечена и наблюдается лишь против заднего конца рахиса.

Возрастные изменения на пигидиях, как и на кранидиях, судя по имеющемуся материалу, выражены очень слабо. На более ранних стадиях (табл. III, фиг. 4) лучше выражены второе спереди рахиальное кольцо, третье спереди плевральное ребро и терминальный валик.

Микроскульптура на кранидиях и пигидиях отсутствует. Поверхность их гладкая, но у дехенелид замечена определенная зависимость степени проявления микроскульптуры от обстановки обитания [Елкин, 1968]. На экземплярах кранидиев и пигидиев одного и того же вида, происходящих из тонкозернистых пород (например, мергелей) и обломочных известняков, четкость микроскульптуры разная. На экземплярах из мергелей она выражена значительно слабее. Виды же *W. calvata* и *W. altaica* обнаружены в линзовидных известняковых стяжениях толщиной 1—2 см и в диаметре до 10 см, которые находятся среди темных граптолитовых сланцев. Это означает, что отсутствие микроскульптуры у названных видов может быть обусловлено затишными условиями обитания на илистых грунтах.

Warburgella altaica (табл. III, фиг. 6—12). Этот вид по строению своего кранидия и пигидия очень близок к виду *W. calvata*, и оба они были встречены совместно в одних и тех же образцах. Но даже беглый взгляд на фотоизображения, представляющие эти виды (табл. III), обнаруживает четкие различия их морфотипов.

Глабель у вида *W. altaica* по сравнению с глабелью вида *W. calvata* более удлиненная, приобретающая, таким образом, уже типично варбургелловы очертания. Задние борозды глабели (1S) более развиты, имеют ясные соединения как с затылочной, так и со спинными бороздами. Средние (2S) и передние (3S) борозды у сравниваемых видов неразличимы.

Затылочное кольцо у вида *W. altaica* умеренно широкое на осевой линии, а к спинным бороздам оно несколько сужается. Затылочная борозда, глубокая и достаточно широкая, вблизи спинных борозд слабо выгнута назад, как бы намечая тем самым затылочные лопасти.

Предглабельное поле широкое, с резким, как и у вида *W. calvata*, тропидиальным перегибом, который, однако, у вида *W. altaica* расположен ближе к краевой кайме (при равной у обоих видов посттропидиальной части предглабельного поля). Передняя краевая кайма у вида *W. altaica* так же, как и у вида *W. calvata*, выражена изгибом тергума, но более четким.

Возрастные изменения на кранидиях *W. altaica* проявляются, как и у *W. calvata*, в уменьшении четкости соединения задних борозд глабели (1S) с затылочной и со спинными бороздами (табл. III, фиг. 9), но по своей четкости спинные борозды у *W. altaica* изменениям не подвержены. Кроме того, замечено, что тропидий вначале появляется у самой краевой борозды (табл. III, фиг. 6). На последующих стадиях индивидуального развития его положение по отношению к переднему краю глабели сохраняется, но расстояние между ним и краевой бороздой увеличивается. Иными словами, увеличение кранидия в размерах при последовательных стадиях линьки происходит отчасти за счет аллометрического роста предтропидиальной части предглабельного поля.

Пигидий вида *W. altaica* отличается от пигидия вида *W. calvata* четче выраженным и большим расчленением их плевральных частей и рахиса. На рахисе можно всегда различить 4 кольца и остается еще достаточно широкая терминальная лопасть (табл. III, фиг. 10—12). На плевральных частях пигидия вида *W. altaica* имеются 4 ребра, которые

разделены такими же, как у *W. calvata*, плевральными бороздами, но межплевральные борозды здесь выражены лучше, что особенно ясно видно на первом от переднего края ребре (табл. III, фиг. 11—12). Задняя краевая борозда у *W. altaica* в отличие от этой борозды у вида *W. calvata*, хорошо проявлена на всем ее протяжении. О возрастных изменениях пигидиев вида *W. altaica* на имеющемся материале сказать что-либо определенное нельзя.

Поверхность как кранидиев, так и пигидиев вида *W. altaica* гладкая.

Таким образом, рубеж, связанный с переходом от вида *W. calvata* к виду *W. altaica*, характеризуется: 1) относительным увеличением длины глабели за счет ее передней части, 2) увеличением глубины и длины задних борозд глабели (1S), 3) проявлением слабо обозначенных затылочных лопастей, 4) относительным сокращением предглабельного поля за счет его предтропидиальной части, 5) небольшим увеличением числа рахимальных колец, 6) небольшим увеличением числа плевральных ребер, 7) появлением ясно выраженной краевой борозды, которая обособляет на пигидии сравнительно узкую краевую кайму.

Warburgella kolobovae (табл. IV, фиг. 1—4). Строение кранидия и пигидия этого вида уже существенным образом отличается от морфотипа предшествующего вида *W. altaica*. Глабель *W. kolobovae*, близкая по очертаниям к глабели *W. altaica*, имеет более развитые задние борозды (1S) и ясно выраженные средние (2S), а передние борозды (3S), как и у *W. altaica*, отсутствуют.

Затылочное кольцо, которое становится у данного вида выпуклым в профиль, наклонно к затылочной борозде, еще более глубокой и более широкой. Затылочные лопасти едва намечаются.

Предглабельное поле у *W. kolobovae* умеренной ширины, более узкое, чем у *W. altaica*, и без тропидия. Передняя краевая кайма желобкообразная, к внутреннему ее краю примыкает еще не полностью обособленное предглабельное вздутие (табл. IV, фиг. 1).

Возрастные изменения на кранидиях у *W. kolobovae* выражены резко, хотя экземпляры по размерам отличаются не сильно (табл. IV, фиг. 1—2). У меньшего экземпляра резко выражены средние борозды глабели (2S) и, что более важно, появляется предглабельное вздутие — впервые в эволюции варбургелл.

Пигидий вида *W. kolobovae* резко отличается от пигидия вида *W. altaica* прежде всего четким и большим расчленением рахиса (табл. IV, фиг. 3—4), хотя общие их очертания остаются практически теми же самыми. Резкие отличия наблюдаются при сравнении и плевральных частей пигидиев этих видов. У вида *W. kolobovae* уменьшается количество плевральных ребер и исчезает краевая борозда. Плевральные борозды у него обычно тоже глубже межплевральных, но последние, как правило, видны на всем своем протяжении.

Возрастные изменения на пигидиях у вида *W. kolobovae* не очень выделяются. В частности, замечено, что у самого крупного экземпляра насчитывается 10 рахимальных колец, в то время как для всех остальных экземпляров характерно постоянное их число 9.

Микроскульптура на глабели, затылочном кольце, на плевральных частях пигидия и рахиса одна и та же. Она представлена мелкими округлыми бугорками.

Таким образом, рубеж, связанный с появлением вида *W. kolobovae*, характеризуется следующими морфологическими изменениями: 1) увеличением глубины задних борозд глабели (1S), 2) появлением ясно выраженных средних борозд (2S), 3) появлением предглабельного вздутия, 4) уменьшением ширины предглабельного поля, 5) исчезновением тропидия, 6) резким увеличением числа рахимальных колец, 7) уменьшением числа плевральных ребер, 8) исчезновением краевой борозды на пигидии.

Перечень морфологических изменений на этом рубеже свидетельствует о том, что масштабность самих изменений здесь значительно больше, чем на предшествующем рубеже; направленность изменений можно принять в целом в сторону усложнения, но на этом фоне фиксируется уменьшение расчленения плевральных частей пигидия и объединение краевой каймы с плевральным полем за счет исчезновения краевой борозды. Последние две особенности знаменуют собой как бы возврат морфотипа *W. kolobovae* на уровень развития, соответствующий морфотипу *W. calvata*.

Warburgella insperata (табл. IV, фиг. 5—9). Морфотипы видов *W. insperata* и *W. kolobovae* очень близки, но имеют такие черты, которые позволяют различать их безошибочно. Глабели обоих видов по своим очертаниям и расчленению идентичны, но различаются по микроскульптуре (табл. IV, фиг. 1—2 и 8—9). То же самое относится и к затылочным кольцам. Предглабельное же поле у *W. insperata*, уже, чем у *W. kolobovae*. Намечаются у рассматриваемого вида и признаки предглабельного вздутия (табл. IV,

фиг. 8), которые, в отличие от вида *W. kolobovae*, проявляются и на самых крупных экземплярах кранидиев в виде краевых вмятин (табл. IV, фиг. 9).

Возрастные изменения на кранидиях *W. insperata* выражены менее резко, чем у *W. kolobovae*. Они связаны с некоторым изменением характера предглабального вздутия. Кроме того, у наиболее мелкого экземпляра кранидия (табл. IV, фиг. 8) вдоль внутреннего края желобкообразной краевой борозды можно различить тонкий валик. Его можно интерпретировать как тропидий, который на сравнительно ранних стадиях развития вида *W. altaica* занимает на предглабальном поле такое же положение.

Пигидий видов *W. kolobovae* и *W. insperata* в общих чертах сходен. Отличается он тем, что у вида *W. insperata* на плевральных частях насчитывается больше ребер (3—4 пары), а на рахисе — больше колец (до 11). При этом на имеющемся материале видно, что рахисальные кольца посередине имеют изогнутость вперед (табл. IV, фиг. 6). Плевральные ребра, как и у *W. kolobovae*, уплощенные; плевральные борозды сравнительно широкие и более глубокие, чем межплевральные. Последние на всем своем протяжении отчетливы. Терминальный валик у вида *W. insperata* обозначен лучше, чем у *W. kolobovae*.

Возрастные изменения на пигидиях у *W. insperata* наблюдаются. Они связаны с уменьшением четкости краевой каймы к поздним стадиям индивидуального развития (табл. IV, фиг. 5—7). Кроме того, в этом же направлении уменьшается и четкость плевральных ребер.

Микроскульптура на глабели, затылочном кольце и на рахисальных кольцах представлена тонкими валиками. На глабели они располагаются по дуге выпуклостью вперед. Такой тип их расположения часто именуется «бертиллономским» (*Bertillon pattern*). На более крупном кранидии (табл. IV, фиг. 9) видно, что передняя часть глабели не имеет микроскульптуры. Это означает, что среди кранидиев, принадлежащих к одному и тому же виду, могут встречаться кранидии как со скульптурированными глабелями, так и с глабелями, лишенными всяких микроскульптурных образований.

Таким образом, рубеж, соответствующий появлению вида *W. insperata*, выражен следующими морфологическими изменениями: 1) уменьшением ширины предглабального поля, 2) проявлением предглабального вздутия на всех стадиях индивидуального развития, 3) небольшим увеличением числа рахисальных колец, 4) небольшим увеличением числа плевральных ребер, 5) обособлением краевой каймы с ясно выраженной тенденцией к уменьшению к конечным стадиям развития четкости ее отделения от плеврального поля, вплоть до полного слияния с ним, 6) большей четкостью на пигидии терминального валика, 7) сменой бугорчатой микроскульптуры на валикообразную.

Сравнивая морфологические изменения на этом рубеже с подобными же изменениями на двух предыдущих рубежах, легко видеть, что рассматриваемый рубеж по масштабности изменений значительно уступает переходу от *W. altaica* к *W. kolobovae* и примерно равен переходу от *W. calvata* к *W. altaica*, причем здесь совпадает и направленность изменений.

***Warburgella obscura* (табл. V, фиг. 1—9).** Эволюционный переход от морфотипа *W. insperata* к морфотипу *W. obscura* является, пожалуй, одним из самых существенных в эволюции варбургелл, так как значительные изменения коснулись почти всех признаков.

Глабель имеет ясные грушевидные очертания и развитые все три пары боковых борозд. Задние борозды (1S) глубокие, соединяются с затылочной и спинными бороздами. Резкость от средних борозд (2S) к передним (3S) быстро убывает.

Затылочное кольцо имеет уже ясно обозначенные затылочные лопасти, от глабели отделено более широкой и более глубокой, чем у всех предшествующих видов, затылочной бороздой.

Предглабальное поле широкое, с резким, как у вида *W. calvata*, тропидиальным прогибом посередине, на котором располагается валикообразное утолщение. Передняя краевая борозда желобкообразная. К внутренней ее стороне приурочено узкое предглабальное вздутие, располагающееся против переднего края глабели.

Резко выражены на кранидиях морфологические изменения по возрастным стадиям. Кранидии, показанные на табл. V, фиг. 4—9, по-видимому, относятся к разным стадиям индивидуального развития, в том числе и к протаспидным. На них отчетливо видно, что очертания глабели от субцилиндрических через трапецидалные переходят к грушевидным; резкость всех боковых борозд глабели вначале возрастает, а затем средние (2S) и передние (3S) борозды постепенно становятся менее резкими; передняя краевая кайма вначале не обозначена, потом она отделяется от узкого предглабального поля изгибом

тергума, на котором позже формируется желобкообразная борозда; предглабельное поле вначале узкое, затем постепенно увеличивается и уже на достаточно поздних стадиях развития на нем посередине появляется тропидий, а у внешнего края — предглабельное вздутие. На рассматриваемых кранидиях хорошо видно, что только наружный край глазной крышки гомологичен главному валуку досилурийских трилобитов.

Пигидий вида *W. obscura* резко отличается от пигидиев всех предшествующих ему варбургелл, и прежде всего вида *W. insperata*, большим расчленением рахиса и плевральных частей (табл. V, фиг. 1—3), четко обозначенной краевой каймой, наличием хорошо выраженного терминального валика и межплевральных борозд.

Возрастные изменения на пигидиях вида *W. obscura* наблюдаются, но они не столь резки, как на кранидиях. Прежде всего меняются очертания пигидиев от нескольких вытянутых в ширину на ранних стадиях развития через округлые до несколько вытянутых вдоль осевой линии на поздних стадиях. Очень характерно следующее: на достаточно ранних стадиях развития (табл. V, фиг. 1) появляются сразу 6 плевральных ребер и далее число их сохраняется, в то время как на этих же стадиях развития наблюдаются 6 рахиальных колец, а на последующих стадиях их число возрастает до 12 (на самых крупных единичных экземплярах, которые можно принять за геронтические формы, — до 14—15) [Елкин, 1974б, табл. III, фиг. 5]. Обращает на себя внимание еще такая особенность — на ранней стадии развития (табл. V, фиг. 1) задние 2 плевральных ребра и половина следующего, прилегающая к спинным бороздам, по своим очертаниям в профиль округлые. Это вызвано очень слабым развитием межплевральных борозд. На последующих же стадиях все ребра становятся уплощенными.

Микроскульптура на глабели и затылочном кольце, а на пигидиях, преимущественно на рахиальных кольцах, представлена удлиненными валиками, на глабели расположенными по бертиллонскому типу.

Таким образом, рубеж, отмечаемый появлением вида *W. obscura*, характеризуется следующими морфологическими новообразованиями и изменениями: 1) наличием всех трех пар боковых борозд глабели и усилением развития задней пары (1S), 2) увеличением ширины предглабельного поля, 3) появлением четко выраженного тропидия, делящего предглабельное поле пополам, как у вида *W. calvata*, 4) появлением четко выраженных затылочных лопастей, 5) расчленением на пигидии всего плеврального поля, 6) увеличением числа рахиальных колец, 7) увеличением числа плевральных ребер, 8) четким обособлением краевой каймы на пигидии и 9) четким обособлением терминального валика.

Эти морфологические новообразования и изменения при сравнении их с изменениями в морфотипах варбургелл на предыдущих рубежах показывают, что изменений подобного уровня ранее не наблюдалось. Масштабность изменений здесь явно больше, чем при переходе даже от вида *W. altaica* к виду *W. kolobovae*, хотя количественно оценить ее достаточно трудно.

Еще здесь нужно отметить, что описанная выше возрастная изменчивость (табл. V, фиг. 1—9) является ключом к пониманию изменчивости всех последующих варбургелл.

***Warburgella vegescunda* (табл. V, фиг. 10—14).** Морфотип рассматриваемого вида очень близок к морфотипу предшественника — вида *W. obscura*. Этим и объясняется стремление некоторых исследователей [Owens, 1973; Thomas, 1978] объединить их в один таксон. Очертания глабели у *W. vegescunda* такие же, как и у *W. obscura*, но ее передние борозды (3S), как правило, не выражены. Затылочные кольца у обоих видов практически одинаковы, но предглабельное поле у *W. vegescunda* заметно короче. Тропидий у этого вида имеется. Расположен он также посередине предглабельного поля, хотя можно наблюдать и небольшие его смещения по продольной оси в обе стороны. Передняя краевая кайма у *W. vegescunda* также желобкообразная, и у внутреннего ее края наблюдается предглабельное вздутие. Возрастные изменения на имеющемся материале проследить не удастся ни по кранидиям, ни по пигидиям.

Пигидий вида *W. vegescunda* очень похож на пигидий вида *W. obscura*, но рахиальных колец и плевральных ребер имеет на одно меньше.

Микроскульптура у обоих видов практически идентична (табл. V, фиг. 3, 8—9, 10—14).

Таким образом, рубеж, связанный с появлением вида *W. vegescunda*, отмечен только следующими морфологическими изменениями: 1) уменьшением расчленения глабели [передние борозды (3S) чаще всего бывают не выражены], 2) уменьшением ширины предглабельного поля, 3) уменьшением числа рахиальных колец и 4) уменьшением числа плевральных ребер на пигидии.

Направленность изменений четко фиксируется уже тем, что все четыре пункта начинаются со слова «уменьшение». Легко видеть также, что и масштабность самих морфологических изменений на этом рубеже значительно уступает масштабности изменений на предшествующем рубеже.

Warburgella stokesii (табл. VI, фиг. 1—11). Эволюционная смена морфотипа вида *W. vegescunda* на следующий за ним морфотип вида *W. stokesii* так же, как и в предыдущем случае, не связана со значительными изменениями. Кранидии *W. stokesii* мало чем отличаются от кранидиев *W. vegescunda* (табл. V, фиг. 10—12; табл. VI, фиг. 1—4, 8). Заметными отличиями являются несколько ослабленная микроскульптура у *W. stokesii* и менее развитые (на алтайских экземплярах) затылочные лопасти. Возрастные изменения на кранидиях не отмечены.

Пигидий вида *W. stokesii* в общем близок к пигидию вида *W. vegescunda*, но для него характерна некоторая ослабленность четкости всех его морфологических элементов: краевой каймы, плевральных ребер (особенно последних двух пар) и рахиальных колец, которых на одно-два меньше, чем у *W. vegescunda*.

Возрастные изменения на пигидиях *W. stokesii* проявляются достаточно отчетливо. Они касаются прежде всего числа плевральных ребер и их очертаний в профиль. На самом мелком экземпляре (табл. VI, фиг. 5) хорошо выражены пять ребер — столько же, сколько у вида *W. vegescunda*, причем задние три ребра в поперечном сечении имеют округлые очертания (как на пигидиях ранних стадий развития вида *W. obscura*). На последующих стадиях число ребер уменьшается до четырех (табл. VI, фиг. 7).

Микроскульптура видна только на глабелях, да и то, как уже отмечалось, представлена в ослабленном виде. На одних экземплярах (табл. VI, фиг. 2, 8) она такая же, как у видов *W. obscura* и *W. vegescunda*, на других состоит из укороченных валиков с неупорядоченным их расположением на глабели (табл. VI, фиг. 4).

Таким образом, рубеж, фиксируемый появлением вида *W. stokesii*, характеризуется следующими морфологическими изменениями: 1) уменьшением величины и четкости затылочных лопастей, 2) уменьшением числа рахиальных колец и 3) уменьшением числа плевральных ребер.

И в этом случае очевидна направленность изменений. Она, как и на рубеже, связанном с появлением вида *W. vegescunda*, идет в сторону уменьшения прежде всего расчлененности пигидия. Сравнение морфологических изменений на этих двух рубежах показывает примерную их равномасштабность.

Warburgella tcherkesovae (табл. VII, фиг. 1—3). Появление вида *W. tcherkesovae* знаменует собой новые значительные преобразования в морфологии варбургелл. При тех же самых очертаниях глабель имеет более резко выраженные боковые борозды, особенно их среднюю пару (2S). Значительно сокращается предглабельное поле, но тропидий на нем наблюдается, хотя он и не выражен столь резко, как у предшествующих видов. Предглабельное вздутие отсутствует. Краевая кайма впервые у варбургелл приобретает валикообразный вид. Затылочное кольцо к спинным бороздам заметно сужается и имеет снова отчетливые затылочные лопасти. Возрастные изменения на просмотренных экземплярах кранидиев и пигидиев наблюдаются, но они незначительны.

Наиболее характерной чертой пигидия практически на всех стадиях индивидуального развития является округлость поперечных сечений плевральных ребер. Только на самых крупных экземплярах передние одно-два ребра немного уплощаются. Подобная округлость ребер фиксировалась и у предшествующих видов, но только на ранних стадиях развития (*W. obscura*: табл. V, фиг. 1; *W. stokesii*: табл. VI, фиг. 5). У вида же *W. tcherkesovae* она стала нормой для всех стадий индивидуального развития. Такая валикообразная форма плевральных ребер обусловлена резким углублением плевральных борозд и уменьшением глубины межплевральных борозд. Кроме того, на пигидии вида *W. tcherkesovae* хорошо прослеживается большая четкость краевой каймы и значительное увеличение числа рахиальных колец (до 13) и плевральных ребер (до 7).

Микроскульптура как на кранидиях, так и на пигидиях выражена очень слабо. На столько слабо, что она «без лупы почти незаметна» [Максимова, 1970, с. 198]. И в то же время З. А. Максимова отмечала, что микроскульптура представлена «тонкой зернистостью, сливающейся в струйки».

Таким образом, рубеж по появлению вида *W. tcherkesovae* характеризуется следующими морфологическими изменениями: 1) увеличением глубины боковых борозд глабели, особенно ее средней пары (2S), 2) значительным уменьшением ширины предглабельного поля, 3) исчезновением предглабельного вздутия, 4) увеличением четкости затылочных лопастей, 5) приобретением плевральными ребрами валикообразной формы

на всех стадиях индивидуального развития, 6) увеличением числа рахиальных колец, 7) увеличением числа плевральных ребер и 8) увеличением четкости краевой каймы.

Большая масштабность морфологических изменений на этом рубеже по сравнению с предыдущим не вызывает сомнений, но она явно уступает масштабности подобных изменений на рубеже, связанном с переходом от вида *W. insperata* к *W. obscura*. Действительно, с появлением вида *W. obscura* связано полное обособление затылочных лопасти, проявление полного для варбургелл набора боковых борозд глабелы (1—3S), первое появление на ранних стадиях развития валикообразности плевральных ребер — черты, которая у *W. tcherkesovae* проявилась уже на всех стадиях индивидуального развития.

Warburgella waigatschensis (табл. VII, фиг. 4—8). Морфотипы рассматриваемого вида и предшествующего ему вида *W. tcherkesovae* очень близки. Именно с этим было связано их первое описание под одним и тем же названием [Чернышев, Яковлев, 1898]. Обширный каменный материал, полученный с тех пор по ряду регионов, позволяет четко разделять оба вида. Более того, Максимова [1970] сочла возможным выделить в коллекции с о-ва Вайгача ряд новых видов, которые я склонен рассматривать в качестве морф вида *W. waigatschensis*.

Морфологические изменения, связанные с переходом от *W. tcherkesovae* к *W. waigatschensis*, небольшие, но они касаются как кранидиев, так и пигидиев. На кранидии вида *W. waigatschensis* заметно сокращается предглабелное поле, исчезает тропидий и несколько ослабляется резкость средних борозд глабелы (2S). На предглабелном поле против глабелы просматривается нечто вроде припухлости (табл. VII, фиг. 7) — образование, кстати, примерно такое же, как у вида *W. tcherkesovae* (табл. VII, фиг. 1). Его, вероятно, следует соотносить с предглабелным вздутием, которое у двух названных видов проходит стадии редукции.

Возрастные изменения на имеющемся материале выражены слабо как на кранидиях, так и на пигидиях и носят непринципиальный характер.

Пигидий вида *W. waigatschensis* по сравнению с этой же частью тергума вида *W. tcherkesovae* и далее *W. stokesii* обнаруживает как бы возврат в более раннее состояние — амплитуда разницы глубины плевральных и межплевральных борозд уменьшается и плевральные ребра снова становятся уплощенными. Число их уменьшается (на одно), а число рахиальных колец остается примерно тем же.

Микроскульптура на глабелы и рахиальных кольцах представлена удлиненными валиками, которые на глабелы располагаются по бертиллонскому типу.

Таким образом, рубеж, связанный с появлением вида *W. waigatschensis*, можно охарактеризовать следующими морфологическими изменениями: 1) уменьшением ширины предглабелного поля, 2) уменьшением резкости средних борозд глабелы (2S), 3) переходом к уплощенным плевральным ребрам, 4) уменьшением числа ребер.

Сравнение изменений на кранидии с изменениями на пигидии обнаруживает, что первые как бы продолжают общую у варбургелл тенденцию к сокращению предглабелного поля, тогда как на пигидии явно выражена тенденция к возврату в более раннее состояние. Оценивая в целом масштабность морфологических изменений на рубеже, связанном с появлением *W. waigatschensis*, легко видеть, что она заметно меньше, чем на предыдущем.

Warburgella volkovsuana (табл. VII, фиг. 9—10). Этот вид до сих пор известен по очень ограниченному количеству экземпляров разрозненных частей тергума. Установлен он в Подолии и Средней Азии [Балашова, 1968; Елкин, 1974б].

Кранидий вида *W. volkovsuana* имеет глабель обычной для варбургелл грушевидной формы. На глабелы можно наблюдать две пары боковых борозд (1—2S), но средняя их пара (2S) слабо выражена. Задние же борозды (1S) менее резкие, глубоким только в средней части и практически не соединяющиеся ни со спинными бороздами, ни с затылочной бороздой. По общему виду они напоминают задние борозды глабелы видов *W. calvata* и *W. altaica*. Затылочное кольцо существенных изменений не претерпевает.

Предглабелное поле достаточно широкое, без тропидия. Оно значительно шире, чем у предшествующего вида *W. waigatschensis*. Краевая борозда выражена слабо. Краевая кайма уплощенная.

Пигидий у вида *W. volkovsuana* по своим очертаниям полукруглый или несколько вытянутый в ширину, со слабо расчлененным плевральным полем и сравнительно небольшим числом (9) рахиальных колец. Плевральных ребер насчитывается до четырех, но два из них (последние) часто выражены очень слабо. Все эти черты сближают пигидий данного вида с пигидиями видов *W. kolobovae* и *W. insperata*.

Поверхность кранидиев и пигидиев, как правило, гладкая. Но на задней части глабелы

и на затылочном кольце некоторых кранидиев из Подолии видны мелкие бугорки, напоминающие микроскульптуру вида *W. kolobovae*.

Таким образом, рубеж, отмеченный появлением вида *W. volkovsuapa*, характеризуется следующими чертами в изменении морфологии: 1) уменьшением резкости боковых борозд глабелы, в том числе и ее задней пары (1S), 2) увеличением ширины предглабельного поля без появления тропидия, 3) уменьшением четкости краевой борозды, 4) резким уменьшением расчленения пигидия в целом, 5) уменьшением числа рахиальных колец и 6) уменьшением числа плевральных ребер.

Как видим, «возврат к предкам» по многим признакам выражен ясно, что особенно ярко демонстрируется на строении пигидия. Тенденция к упрощению по ряду признаков на данном рубеже по сравнению с предыдущим даже несколько усиливается. И масштабность морфологических изменений здесь вполне соответствует масштабности изменений при переходе от вида *W. tcherkesovae* к виду *W. waigatschensis*.

Следующий рубеж в эволюции варбургелл был, вероятно, критическим. Он характеризуется взрывным характером морфологических изменений, в результате чего сформировалась целая серия географических рас основного вида *W. rugulosa* и одновременно обособились из известных пока только два уклоняющиеся по своему строению вида *W. althi* и *W. eureka*.

Warburgella rugulosa (табл. VIII, фиг. 1—13). Рассматриваемый вид очень вариабелен, что хорошо видно по фотозображениям кранидиев и пигидиев, происходящих из одной и той же пачки слоев подольского разреза нижнего девона.

Главными чертами морфотипа вида *W. rugulosa* являются: грушевидная глабель с притупленным передним краем, хорошо развитыми задними бороздами (1S) и значительно слабее — средними (2S); затылочное кольцо обычно с ясно обозначенными затылочными лопастями; предглабельное поле умеренной в сравнении с предшествующими видами ширины, но с четко выраженным тропидием, причем тропидий появляется, как и у вида *W. obscura*, на не слишком ранних стадиях развития, когда уже сформировалось достаточно широкое предглабельное поле (табл. VIII, фиг. 1); всегда наблюдается предглабельное вздутие, хотя четкость его очертаний колеблется в достаточно широких пределах и по своей длине оно примерно отвечает ширине переднего края глабелы; пигидий имеет полностью расчлененное плевральное поле, на котором насчитывается до 14 рахиальных колец (как правило, 12) и до 7 плевральных ребер (как правило, 6); ребра на ранних стадиях развития (табл. VIII, фиг. 9—10) валиковидные (как у вида *W. obscura*), а на последующих становятся уплощенными; микроскульптура глабелы, затылочного кольца и пигидия обычно представлена удлиненными валиками, которые на глабелы чаще всего располагаются по бертиллонскому типу; наряду с этим можно наблюдать и последовательные стадии утраты глабелю микроскульптуры (табл. VIII, фиг. 5—6).

По описанию этого морфотипа легко видеть, что он напоминает морфотип *W. obscura* и разительным образом отличается от морфотипа непосредственно предшествующего вида *W. volkovsuapa*. Отсюда можно сделать вывод о близкой масштабности рубежей, связанных с появлением, с одной стороны, вида *W. obscura*, а с другой — вида *W. rugulosa*.

Появление в подольском разрезе нижнего девона вида *W. althi* практически совпадает с появлением вида *W. rugulosa*. Это был, вероятно, короткоживущий вид, так как выше самых низов митковских слоев борщовского горизонта он пока не встречен. Альберти [1975, S. 4—5] принимает его за крайние варианты вида *W. rugulosa*. То, что это не так, хорошо видно на фототаблицах VIII и IX, где приведены серии кранидиев и пигидиев, показывающие характерные черты обоих видов и пределы их изменчивости.

Главной чертой на кранидии вида *W. althi* является трансформация грушевидных очертаний глабелы типичных варбургелл в субконические. Кроме того, новой является и грубая грануляция глабелы. На пигидиях *W. althi* обращают на себя внимание их округлые очертания (табл. IX, фиг. 4—6) по сравнению с приостренными по заднему краю пигидиев *W. rugulosa* (табл. VIII, фиг. 12—13).

Появление вида *W. eureka* в Центральной Неваде [Alberti, Haas, Ormiston, 1972] также совпадает с началом девонского периода. И этот вид был, скорее всего короткоживущим, так как он встречен в очень узких интервалах всего двух разрезов.

Как и в случае с видом *W. althi*, главные морфологические изменения, которые обусловили отход вида *W. eureka* от главного варбургеллового ствола, коснулись очертаний глабелы и ее микроскульптуры (табл. IX, фиг. 9—10). Очертания глабелы у вида из Невады субцилиндрические, вызванные некоторой редукцией ее базальных лопастей (1L). Микроскульптура глабелы, хотя и бугорчатая, представлена бугорками

рис. 7. Схема соотношения по рангу эволюционных рубежей в развитии рода *Warburgella*

А — последовательность рубежей, Б — направление морфологических изменений: плюс — в сторону увеличения расчленения глабелы и пигидия (полимеризации), минус — в сторону уменьшения расчленения глабелы и пигидия (олигомеризации); 1—3 — уровни морфологических изменений первого, второго и третьего порядков (рангов), 4 — исходный морфотип (архетип)

несколько вытянутых очертаний, занимающими по форме промежуточное положение между бугорками глабелы видов *W. rugulosa* (табл. VIII) и *W. althi* (табл. IX, фиг. 1—3). Пигидия же вида *W. eureka* (табл. IX, фиг. 7—8) отличаются от пигидиев вида *W. althi* (табл. IX, фиг. 4—6) лишь тем, что имеют на одно-два больше рахиальных колец.

Таким образом, рубеж, связанный с появлением вида *W. rugulosa*, если исходить только из его морфологии, по масштабности появления морфологических новообразований и изменений не меньше рубежа, связанного с появлением вида *W. obscura*. Но если учесть еще радиацию форм на этом рубеже на основании варбургеллового архетипа, то ранг данного рубежа, несомненно, следует повысить.

***Warburgella mackenziensis* (табл. IX, фиг. 11—17).**

Описание этого вида было опубликовано в последние годы [Chatterton, Perry, 1977]. Он установлен на материале, происходящем из Северо-Западной Канады (North-West Territory) из того же разреза, что и *W. rugulosa canadensis*, но из более высокого стратиграфического интервала. Б. Чаттертон и Д. Пэрри не без основания считают вид *W. mackenziensis* потомком *W. rugulosa canadensis* (*W. rugulosa* s. l.) и определяют его возрастной диапазонот конца раннего лохкова по поздний лохков включительно [Chatterton, Perry, 1977, p. 785].

Морфотип вида *W. mackenziensis* очень близок к морфотипу *W. rugulosa* s. l. Их различия касаются строения предглабальной части кранидия и расчленения пигидия. У рассматриваемого вида предглабальная часть заметно сужается и в связи с этим уменьшается четкость тропидия вплоть до его полного исчезновения. Предглабальное вздутие выражено слабо и может быть вовсе не обозначенным (табл. IX, фиг. 11—13). Передняя краевая борозда становится более мелкой и более широкой.

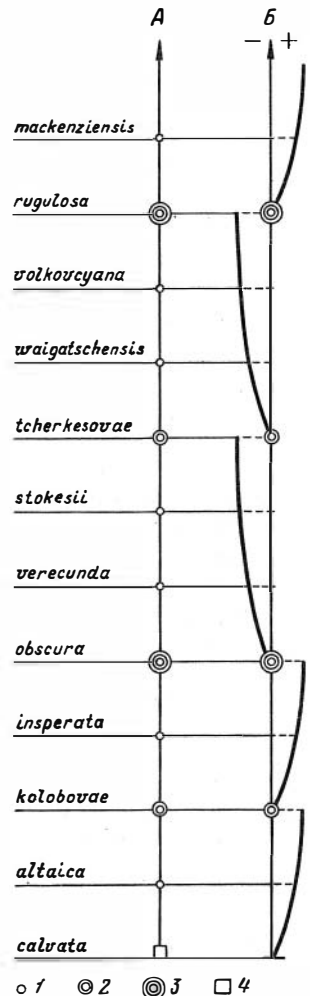
Пигидий вида *W. mackenziensis* (табл. IX, фиг. 15—17) по сравнению с пигидием *W. rugulosa* становится несколько более расчлененным. У него заметно увеличивается число рахиальных колец и плевральных ребер. Но более важным является то, что «округлость» ребер наблюдается на все более поздних стадиях индивидуального развития (табл. IX, фиг. 15—16).

Таким образом, рубеж, связанный с появлением вида *W. mackenziensis*, характеризуется хорошо выраженными морфологическими изменениями, которые проявляются в 1) уменьшении предглабальной поля и в связи с этим 2) уменьшении четкости тропидия, 3) значительном уменьшении четкости предглабального вздутия вплоть до полного его исчезновения, 4) уменьшении глубины передней краевой борозды, 5) увеличении числа рахиальных колец, 6) увеличении числа плевральных ребер и смещении к поздним стадиям развития округлости их очертаний в поперечном сечении.

Эти тенденции отчасти были подмечены и самими авторами вида [Chatterton, Perry, p. 785].

В целом морфологические изменения на данном рубеже могут быть оценены как общее поступательное развитие, несмотря на то что первые четыре пункта перечисленных особенностей начинаются со слова «уменьшение». Дело в том, что уменьшение, в частности четкости тропидия, коррелятивно связано с уменьшением ширины предглабального поля. А уменьшение ширины этого поля у дехенеллид, и даже у всех проетонидных трилобитов, обычно ассоциируется с поступательным прогрессивным развитием.

Легко видеть, что масштабность и направление морфологических изменений на данном рубеже имеют точно такой же характер, как и на рубежах, связанных с перехо-



дами от *W. calvata* к *W. altaica*, с одной стороны, и от *W. kolobovae* к *W. insperata* — с другой. Этот факт может свидетельствовать в пользу равной масштабности эволюционных изменений в варбургелловой последовательности видов на этих трех рубежах.

Общий итог проведенного анализа по оценке масштабности морфологических изменений на рубежах, связанных с появлением каждого вида из варбургелловой последовательности, отражен на рис. 7. Здесь на «оси времени» через равные интервалы показаны относительные ранги соответствующих рубежей (рис. 7, А) и направления эволюционных изменений (рис. 7, Б). Знаки «+» и «-» означают суммарный эффект по увеличению (+) и уменьшению (-) расчленения глабели и пигидия.

Последовательность видов рода *Khalfinella*

При первом описании род *Khalfinella* был включен в состав подсемейства *Dechenellinae* [Елкин, 1968]. Новые материалы, полученные с тех пор по этому роду, но особенно по варбургеллам, свидетельствуют в пользу перевода его в состав подсемейства *Warburgellinae* [Owens, 1973; Елкин, 1974б]. В связи с этим становится понятной слабая расчлененность пигидиев халфинелл, достаточно резко отличающая их от типичных дехенеллин. Представляется несомненным отщепление халфинелл от варбургелл в самом начале девонского периода, когда они приняли на себя эстафету дальнейшего развития в девоне варбургеллового архетипа.

***Khalfinella gratsianovae* (табл. X, фиг. 1—5).** Этот вид является первым звеном в халфинелловой последовательности видов. Ранее он описывался в качестве отдельной морфы («широкие формы») в составе вида *Kh. prima* (см. гл. III).

В основе морфотипа вида *Kh. gratsianovae*, который является одновременно и архетипом для всей халфинелловой последовательности, имеются некоторые черты варбургелл. Наиболее ярко они проявляются у вида *Kh. saginata* (табл. XI, фиг. 8—17). Это дает основание для сравнения масштабности морфологических изменений в халфинелловой последовательности видов с описанными выше изменениями при переходе от одного вида к другому в варбургелловой последовательности, поскольку речь идет фактически об эволюционных преобразованиях одного и того же архетипа в течение более длительного периода времени.

Основными чертами строения кранидия вида *Kh. gratsianovae* являются: укороченная глабель с четко выраженным пережимом на уровне средней пары борозд (2S), который создает впечатление характерной для варбургелл «грушеобразности»; более узкие сравнительно с варбургеллами неподвижные щеки и затылочное кольцо; умеренной ширины предглабельное поле, которое от краевой каймы отделяется широкой и нечетко выраженной передней краевой бороздой. Боковые борозды глабели в отличие от этих борозд у варбургелл выражены слабо, особенно это касается их задней пары (1S). Средние борозды (2S) только намечены (табл. X, фиг. 1—2), а передние (3S) неразличимы.

Затылочное кольцо отделено от глабели широкой и глубокой затылочной бороздой, по бокам имеет ясно обозначенные затылочные лопасти.

Возрастные изменения на имеющихся кранидиях (табл. X, фиг. 1—2) и пигидиях (табл. X, фиг. 3—5) не наблюдаются.

Пигидий у вида *Kh. gratsianovae* по очертаниям несколько вытянут в ширину и только на поздних стадиях индивидуального развития приближается к округлому. На рахисе насчитывается восемь колец, включая и терминальное. Это число колец постоянно для всех халфинелл, некоторым изменениям у них подвержена только ширина терминального кольца. У рассматриваемого вида оно очень узкое, значительно уступающее ширине терминального кольца вида, следующего за ним.

Плевральные части пигидия представляют собой цельное образование, краевая кайма не обособляется (табл. X, фиг. 3—5). Более или менее различимы лишь два-три плевральные ребра, причем обособленность их нечеткая ввиду примерно одинаковой степени развития плевральных и межплевральных борозд. В силу этого легче вести подсчет отдельных полуребер (полуплевр), а не самих ребер или плевр.

Микроскульптура у вида *Kh. gratsianovae* встречена только на задней части глабели, где она представлена мелкими бугорками.

***Khalfinella prima* (табл. X, фиг. 6—10).** К этому виду сейчас относится только часть его прежнего объема, ранее выделяемая в качестве морфы «узких форм» [Елкин, 1968].

Кранидий его по сравнению с кранидием предыдущего вида *Kh. gratsianovae* имеет более удлиненную глабелю, а на затылочном кольце — более четко выраженные затылочные лопасти. Предглабельное поле становится более узким, при одновременном усилении четкости передней краевой борозды и соответственно этому четкости краевой каймы. Задние и средние боковые борозды глабелы (1—3S) очень мелкие, но хорошо наблюдаются, а передние (2S) обычно в виде коротких пятнышек, различаются практически всегда, но с трудом.

На кранидиях, как и на пигидиях, у вида *Kh. prima* каких-либо существенных возрастных изменений не замечено.

Пигидий рассматриваемого вида (табл. X, фиг. 9—10) четко отличается от пигидия вида *Kh. gratsianovae* ясно обозначенной краевой каймой и более глубокими плевральными и межплевральными бороздами. На плевральном поле насчитывается до четырех ребер (восемь полуребер!), т. е. больше, чем у предыдущего вида. Терминальное кольцо рахиса достаточно широкое. Оно существенно шире кольца, находящегося впереди него.

Микроскульптура у вида *Kh. prima*, как и у вида *Kh. gratsianovae*, представлена мелкими бугорками, которые можно наблюдать более или менее ясно на глабелы и затылочном кольце.

Таким образом, рубеж, связанный с появлением вида *Kh. prima*, характеризуется следующими морфологическими изменениями архетипа: 1) относительным увеличением длины глабелы, 2) сокращением предглабельного поля, 3) увеличением четкости передней краевой борозды, 4) усилением расчленения глабелы — появлением признаков передних борозд (3S) и увеличением четкости задних (1S) и средних (2S), 5) увеличением четкости затылочных лопастей, 6) появлением на пигидии ясно выраженной краевой борозды, 7) увеличением глубины плевральных и межплевральных ребер, 8) увеличением ширины терминального кольца рахиса.

Изменения в целом направлены, как видим, в сторону дифференциации отдельных элементов строения кранидия и пигидия, что обычно определяется как усложнение. Эти изменения по их масштабности в какой-то мере можно соотнести с морфологическими изменениями на рубежах, связанных с эволюционными переходами от *W. calvata* к *W. altaica*, от *W. kolobovae* к *W. insperata* и от *W. rugulosa* к *W. maskenziensis*. При этом направленность самих изменений одинакова.

***Khalfinella attenuata* (табл. X, фиг. 11—12).** Фактический материал по этому виду, как и по следующему за ним виду *Kh. glabra*, невелик. Но он дает ясные представления о направленности и масштабности морфологических изменений на рубежах, связанных с их появлением. У вида *Kh. attenuata* они заключаются в 1) в резком уменьшении расчленения глабелы — ее боковые борозды (1—3S) только иногда можно различить, чаще они выражены лишь более темными полосками, 2) уменьшении четкости затылочных лопастей, 3) уменьшении ширины предглабельного поля, 4) увеличении резкости передней краевой борозды и в соответствии с этим четкости краевой каймы, 5) исчезновении на пигидии краевой борозды и 6) относительным уменьшении ширины терминального кольца рахиса.

Перечисленные особенности морфологических изменений у вида *Kh. attenuata* не дают основания для однозначного определения направленности изменений как и в случае, например, с появлением вида *Kh. kolobovae*. Такие особенности, как уменьшение предглабельного поля и увеличение резкости передней краевой борозды, как будто бы свидетельствуют о поступательном развитии, в то время как изменения всех признаков на пигидии показывают явный возврат к морфотипу вида *Kh. gratsianovae*. Одно несомненно — сравниваемые рубежи (появление вида *Kh. attenuata* и *W. kolobovae*) как по особенностям, характеризующим направленность морфологических изменений, так и по масштабности самих изменений очень похожи.

***Khalfinella glabra* (табл. X, фиг. 13—14).** Морфотип рассматриваемого вида при сравнении его с морфотипом предыдущего вида *Kh. attenuata* несет в себе следующие черты изменений: 1) появление на глабелы вновь трех пар боковых борозд, хотя они выражены и не резко, 2) дальнейшее уменьшение ширины предглабельного поля, 3) увеличение резкости передней краевой борозды и соответственно этому краевой каймы, 4) появление уже ясно обозначенных затылочных лопастей, 5) увеличение на пигидии глубины плевральных и межплевральных борозд и 6) увеличение числа (до четырех) плевральных ребер.

Такой характер изменений свидетельствует, несомненно, о дифференциации большинства структур морфотипа вида *Kh. glabra*, т. е. об их усложнении. Подобная

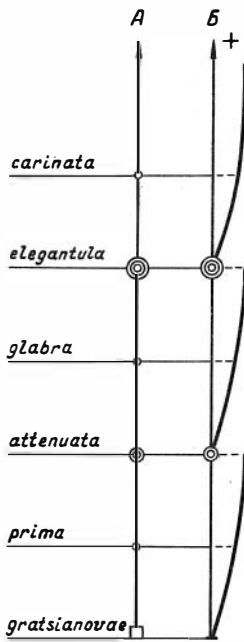


Рис. 8. Схема соотношения по рангу эволюционных рубежей в развитии рода *Khalfinella*

Условные обозначения на этом и рис. 9—10 см. на рис. 7

масштабность изменений ранее уже отмечалась на рубежах, связанных с появлением видов *W. altaica*, *W. inspergata* и *W. mackenziensis*.

Khalfinella elegantula (табл. XI, фиг. 1—7). Появление вида *Kh. elegantula* несет с собой уже значительные морфологические изменения. Они отчетливо выражены как на кранидиях, так и на пигидиях.

Кранидий имеет глабелю, которая по своим очертаниям становится грушеобразной (табл. XI, фиг. 1—4), но по расчленению остается такой же, как и у вида *Kh. glabra* (табл. X, фиг. 13). На предглабелной части кранидия заметных изменений не обнаруживается: предглабелное поле узкое, передняя краевая борозда четкая, краевая кайма хорошо выделяется своей выпуклостью. Затылочные лопасти большие, резко обособленные от остальной части затылочного кольца.

Возрастные изменения как на кранидиях, так и на пигидиях у вида *Kh. elegantula* (табл. XI, фиг. 1—7) выражены не слишком отчетливо. Например, можно говорить о некотором ослаблении к поздним стадиям развития четкости задней пары боковых борозд глабелы (табл. XI, фиг. 1—4) и об исчезновении едва

намеченной на ранних стадиях четвертой пары плевроальных ребер (табл. XI, фиг. 5—7). Подобная тенденция уже намечалась в индивидуальном развитии варбургелл у видов *W. obscura* и *W. stokesii*.

Новой и принципиально важной особенностью пигидия вида *Kh. elegantula* является четкая оформленность ребер, обусловленная углублением плевроальных борозд. Краевая борозда выражена уже ясно. Она имеет вид мелкого желобка. Краевая кайма обособляется не только окончаниями ребер, как у вида *Kh. glabra* (табл. X, фиг. 14), но уже и ясной краевой бороздой. Терминальное кольцо рахиса по своей ширине примерно равно предшествующему кольцу.

Микроскульптуру можно наблюдать только на глабелы. Она предстала мелкими бугорками. На некоторых экземплярах кранидиев (табл. XI, фиг. 4) глабелы лишены микроскульптуры.

Таким образом, рубеж, связанный с появлением вида *Kh. elegantula*, отмечен следующими морфологическими изменениями: 1) оформлением отчетливо грушевидных очертаний глабелы, 2) резким увеличением размера затылочных лопастей и более четким их отделением от остальной части затылочного кольца, 3) четким оформлением плевроальных ребер за счет углубления плевроальных борозд и 4) появлением ясно выраженной краевой борозды.

Эти изменения не имеют себе равных по масштабности при сравнении их с изменениями у халфинелл на предыдущих рубежах. Все они несут черты дальнейшего совершенствования морфологических элементов кранидия и пигидия. Регрессивный (возвратный) характер развития не замечен ни по одному признаку.

Khalfinella carinata (табл. XI, фиг. 8—17). Этот вид завершает халфинелловую последовательность. Он представлен большим количеством экземпляров, в том числе и целым тергумом (вернее, его внутренним ядром), что позволяет составить четкие представления об изменчивости вида.

Предглабелная часть кранидия и затылочное кольцо у вида *Kh. carinata* (табл. XI, фиг. 8—11) по сравнению с этими же морфологическими элементами вида *Kh. elegantula* (табл. XI, фиг. 1—4) практически не претерпевают никаких изменений. Сохраняются и очертания глабелы — грушевидные. Но наряду с этим резко увеличивается глубина задних боковых борозд глабелы (1S) при сохранении характера средней (2S) и передней (3S) их пар. Благодаря таким превращениям кранидий и, в частности, глабелы приобретают наиболее яркие черты варбургелловых морфотипов.

Кранидии вида *Kh. carinata* (табл. XI, фиг. 8—11), представляющие собой последовательные стадии индивидуального развития, показывают, что четко выраженных тенденций в изменениях отдельных признаков с возрастом не было. Разную степень четкости средних (2S) и передних (3S) борозд глабелы можно отнести к разряду индивидуаль-

ной изменчивости, так же как и укороченность глабели на кранидии одной из ранних стадий (табл. XI, фиг. 12). Но на самых крупных кранидиях, которые, может быть, следовало бы отнести к старческим стадиям развития (табл. XI, фиг. 11), намечается заметное увеличение длины глабели.

Пигидий рассматриваемого вида отличается от пигидия вида *Kh. elegantula* фактически только степенью расчленения его плеврального поля (см. табл. XI, фиг. 7 и 16). У вида *Kh. carinata* он имеет большее количество (на два) плевральных ребер и несколько более резкие (глубокие) плевральные борозды.

Возрастные стадии развития рассматриваемого вида по пигидиям (табл. XI, фиг. 13—17) характеризует одна тенденция — относительное уменьшение резкости плевральных ребер. Кроме того, на сравнительно ранних стадиях можно иногда различить признаки шестого плеврального ребра (табл. XI, фиг. 14), а еще на более ранних — округлость последних пар ребер (табл. XI, фиг. 13). Такая тенденция и такие явления отмечались выше и в развитии варбургелл.

Присутствие микроскульптуры не является бросающейся в глаза чертой вида *Kh. carinata*. Мелкие бугорки можно наблюдать на глабелях, причем чаще всего они концентрируются на задних их частях.

Таким образом, рубеж, связанный с появлением вида *Kh. carinata*, не характеризуется существенной перестройкой предшествующего морфотипа. Все морфологические изменения являются фактически количественными, но направление их связано с дальнейшим поступательным развитием исходного типа — архетипа. Масштабность изменений на этом рубеже явно меньше, чем на предыдущем, связанном с появлением вида *Kh. elegantula*.

Оценки рубежей, зафиксированные в эволюции халфинелл, в графическом виде отражены на рис. 8.

Последовательность видов рода *Ganinella*

Первое появление ганинелл, как и халфинелл, совпадает с началом девонского периода. Первым в последовательности, или архетипом ганинелл, является вид *G. gurjevskiensis*. Далее следует пробел, который в будущем можно будет заполнить по материалам того же саланро-алтайского древнего бассейна, в котором зафиксировано развитие ганинелл в течение длительного отрезка времени [Елкин, 1968]. Такой оптимизм основан на находках в так называемом боровушкинском известняке трех достаточно сильно деформированных кранидиев, на которых прослеживаются переходные черты от *G. gurjevskiensis* к *G. tchernyshevae*. Здесь эти кранидии не описаны, так как нужен дополнительный материал, но в коллекции они помечены как новый вид *Ganinella bogovushkensis* sp. n. В тех же самых образцах, откуда происходят три кранидия нового вида, обнаружен и пигидий *W. rugulosa*.

Развитие ганинелл и халфинелл шло синхронно в одном и том же бассейне [Елкин, 1967, 1968, 1979a]. Ранние рубежи в эволюции представителей этих родов хорошо демонстрируются халфинеллами, поскольку здесь их последовательность зафиксирована без пробелов, а более поздние рубежи полнее представлены на материалах по ганинеллам. Поэтому рассмотрение ганинелловой последовательности будет начато с вида *G. tchernyshevae*, с появлением которого начинается непрерывный ряд форм, хорошо иллюстрирующий характер морфологических изменений в ганинелловой ветви развития дехенеллид.

***Ganinella tchernyshevae* (табл. XII, фиг. 5—8).** Морфотип рассматриваемого вида при сравнении его с видом *G. gurjevskiensis* (табл. XII, фиг. 1—4) обнаруживает изменения, наиболее ясно выраженные на пигидии. На кранидии они также наблюдаются. Прежде всего это касается некоторого увеличения ширины предглабельного поля (табл. XII, фиг. 6) и уменьшения степени расчленения глабели. Новым образованием на кранидии *G. tchernyshevae* является уплощенная передняя краевая кайма. Такой ее характер сохраняется практически у всех последующих ганинелл. Меньше выражен у *G. tchernyshevae* тропициальный перегиб (гребень) на боковых участках фронтального поля (табл. XII, фиг. 6), хотя он, как и четкость боковых борозд глабели (1—4S), на более ранней стадии развития (табл. XII, фиг. 5) выражен в той же мере, как и у вида *G. gurjevskiensis*. Глабели обоих видов, как правило, покрыты мелкими бугорками.

Пигидий вида *G. tchernyshevae* по внешнему облику очень близок к пигидию вида *G. gurjevskiensis*, особенно на ранних стадиях развития (табл. XII, фиг. 7). Но эти виды хорошо отличаются друг от друга тем, что у *G. tchernyshevae* меньше рахиальных

колец (на одно) и меньше амплитуда изменений глубины плевральных и межплевральных борозд (табл. XII, фиг. 8).

Таким образом, рубеж, связанный с появлением вида *G. tchernyshevae*, как и в случае появления вида *Kh. attenuata*, не поддается однозначному определению с позиций общей направленности изменений. Наблюдаются морфологические изменения, характерные для поступательного развития (уплощенность передней краевой каймы) наряду с изменениями явно возвратного характера (степень расчленения пигидия).

***G. diversa* (табл. XII, фиг. 9—14).** Морфотип вида *G. diversa* демонстрирует собой изменения, направленные в сторону увеличения расчленения глабелы и пигидия. На кранидиях это проявляется в сокращении предглабального поля и увеличении степени расчленения глабелы, выражающемся в том, что на ядрах глабелы (табл. XII, фиг. 10) задние борозды представлены желобками. Пигидии по сравнению с пигидиями предшествовавшего вида *G. tchernyshevae* более расчленены — число рахиальных колец увеличивается до 12, а плевральных ребер — до 7 (табл. XII, фиг. 13—14).

Микроскульптура резко выражена только на глабелы, где она представлена грубыми бугорками.

Таким образом, рубеж, связанный с появлением вида *G. diversa*, как и синхронный с ним рубеж, связанный с появлением вида *Kh. glabga*, характеризуется морфологическими изменениями, которые можно определить как чисто количественные. Характерно и то, что само развитие в обеих ветвях на этом рубеже было однонаправленным, шло в сторону увеличения расчленения глабелы и пигидия.

***G. dombrowiensis dombrowiensis* (табл. XIII, фиг. 1—8).** В составе вида *G. dombrowiensis* выделяются два подвида --- типовой и *G. dombrowiensis brevis*, связанные между собой не пространственными, а временными отношениями, т. е. подвид *G. d. brevis* является потомком подвида *G. d. dombrowiensis*. Основанием для такого заключения послужило то, что различия между рассматриваемыми таксонами значительно меньше, чем различия между любыми другими смежными таксонами (видами) ганинелловой последовательности. Необходимость же в разграничении этих форм вызвана тем, что появление *G. d. brevis* характеризуется сменой направления развития ганинелл — важной особенностью. Появление же *G. d. dombrowiensis* совпадает с появлением вида *Kh. elegantula*, но оно не ознаменовалось сколько-нибудь значительными морфологическими изменениями.

Кранидий *G. d. dombrowiensis* в общем очень похож на кранидий *G. diversa*. Единственным четким отличием является то, что на ядрах глабелы желобкообразные вдавленности дают не только задние борозды (1S), но и средние (2S), передние (3S) и дополнительные бороздки, отходящие от средней части задней пары борозд (табл. XIII, фиг. 3). Пигидии сравниваемых двух форм также очень близки по своим основным признакам (табл. XIII, фиг. 5—8 и табл. XII, фиг. 13—14). У подвида *G. d. dombrowiensis* только увеличивается число (на одно) плевральных ребер.

Таким образом, рубеж, связанный с появлением *G. d. dombrowiensis*, характеризуется дальнейшим поступательным развитием ганинеллового архетипа, выразившегося в большей степени расчленения глабелы и плевральных частей пигидия.

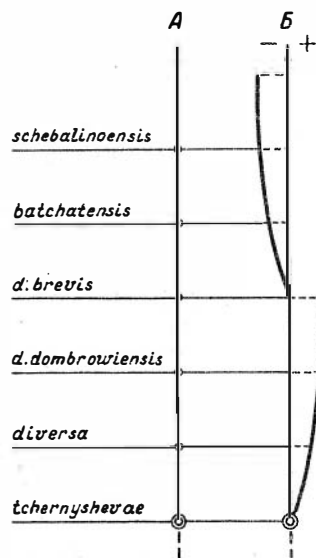
***G. dombrowiensis brevis* (табл. XIII, фиг. 9—16).** Различия в морфотипах подвигов вида *G. dombrowiensis* невелики, но отчетливы, особенно на пигидиях. На кранидиях заметно изменяется расчленение глабелы. Все три пары боковых борозд глабелы (1—3S) на ядре (табл. XIII, фиг. 10), как и у *G. d. dombrowiensis*, выражены желобками, но менее глубокими. Дополнительные же бороздки на ядрах неразличимы.

Пигидии *G. d. brevis* и *G. d. dombrowiensis* различаются тем, что у *G. d. brevis* он менее вытянут вдоль продольной оси и имеет меньшее число (на одно) плевральных ребер. Кроме того, если у *G. d. dombrowiensis* в индивидуальном развитии особых изменений не наблюдается, то у *G. d. brevis* на пигидиях (табл. XIII, фиг. 14—16) ясно выражена тенденция постепенного уменьшения четкости седьмого ребра от более ранних к поздним стадиям развития. Как видим, эта онтогенетическая тенденция отражает эволюционное уменьшение числа ребер у *G. d. brevis* по сравнению с предшествующим ему подвидом *G. d. dombrowiensis*.

Микроскульптура у вида *G. dombrowiensis*, как и у большинства ганинелл, наблюдается только на глабелы. Она представлена крупными бугорками, размеры которых могут варьировать в значительных пределах (табл. XIII, фиг. 1—2, 9, 11—12).

Таким образом, рубеж, связанный с появлением подвида *G. dombrowiensis brevis*, характеризуется меньшим уровнем морфологических изменений, чем предшествующий ему рубеж появления типового подвида, но на нем происходит смена направления раз-

рис. 9. Схема соотношения по рангу эволюционных рубежей в развитии рода *Ganinella*



вития от увеличения к уменьшению степени расчленения глабел и пигидия. Такая смена произошла здесь впервые после появления вида *G. tchernyshevae*. Это можно считать качественно новым событием в эволюции ганинелл. Оно по времени совпадает с появлением *Kh. carinata* халфинелловой последовательности видов.

***Ganinella batchatensis* (табл. XIV, фиг. 1—9).** Морфотип рассматриваемого вида несет в себе много черт, отличающих его от морфотипа вида *G. dombrowiensis*. Они хорошо выражены как на кранидиях, так и на пигидиях.

Кранидий *G. batchatensis* прежде всего отличается от кранидия предшествующего вида микроскульптурой глабелы. Она представлена вытянутыми валиками, расположенными по бертиллонскому типу (табл. XIV, фиг. 1—4). Существенным образом меняется расчленение глабелы. На ее наружной поверхности можно различить, как и у *G. dombrowiensis*, три пары борозд (1—3S), но на ядре картина резко меняется. Здесь желобкообразный след оставляет только задняя пара борозд (табл. XIV, фиг. 2), а три пары борозд (2—4S), находящиеся впереди нее (табл. XIV, фиг. 5), представлены ясно различимыми валиками.

На пигидии у *G. batchatensis* фиксируется дальнейшее уменьшение числа плевральных ребер (на одно-два) и уменьшение числа рахиальных колец (на одно). Кроме того, на разных стадиях индивидуального развития (табл. XIV, фиг. 6—9), от ранних к поздним, прослеживается та же тенденция, что и у подвида *G. d. brevis*, к уменьшению четкости последних пар плевральных ребер, начиная с четвертой. Шестая пара плевральных ребер наблюдается только на пигидиях, принадлежащих к более ранним стадиям развития.

Таким образом, рубеж, связанный с появлением вида *G. batchatensis*, характеризуется дальнейшим уменьшением степени расчленения глабелы и пигидия. Эта тенденция выражена здесь более резко, чем на предыдущем рубеже, связанном с появлением подвида *G. d. brevis*.

***Ganinella schebalinoensis* (табл. XIV, фиг. 10—16).** Этот вид завершает ганинелловую последовательность форм. Основные морфологические изменения, связанные с его появлением, касаются цефалонов. У вида *G. schebalinoensis* цефалон более выпуклый (табл. XIV, фиг. 13 и фиг. 3), глабель гладкая, и только на сравнительно ранних стадиях развития на ней слабо просматривается валикообразная микроскульптура бертиллонского типа (табл. XIV, фиг. 10). Три пары боковых борозд (1—3S) едва различимы также только на ранних стадиях развития (табл. XIV, фиг. 10). На последующих стадиях следы их не наблюдаются ни на ядрах (табл. XIV, фиг. 11), ни на наружной поверхности (табл. XIV, фиг. 12—13) глабелы.

Пигидии видов *G. schebalinoensis* и *G. batchatensis* мало чем отличаются (табл. XIV, фиг. 14—16 и фиг. 6—9). Но у рассматриваемого вида они все-таки по общему облику несколько иные — у них менее четкие краевая борозда и задние пары плевральных ребер.

Таким образом, рубеж, связанный с появлением вида *G. schebalinoensis*, характеризуется продолжением тенденции к уменьшению расчленения глабелы и пигидия, хотя на пигидии это выражено менее резко. Сравнивая уровень морфологических изменений на этом и предыдущем рубежах, можно говорить об их масштабности.

В итоге, сравнивая между собой все рассмотренные выше рубежи в эволюции ганинелл, характер морфологических изменений на каждом из них можно выразить и графически (рис. 9).

Последовательность видов рода *Dechenella*

Рассматриваемая ниже эволюционная последовательность видов включает древнейших представителей рода *Dechenella*. Они обитали в раннедевонском бассейне, который охватывал территорию современных Таймыра и Северо-Востока СССР [Елкин, 1979б]. Этот бассейн в палеобиогеографическом отношении, по-видимому, отличался значитель-

ной специфичностью. Установленные здесь комплексы трилобитов [Максимова, 1968, 1977а, б; 1978б] — яркие тому подтверждение. Для них характерен однообразный систематический состав и обилие встречаемых остатков тергумов одного и того же вида. В комплексах резко преобладают представители одной крупной группы, в данном случае — проетонидные, и в частности дехенеллоидные трилобиты. Эти особенности обычно связывают с климатической зональностью и относят к поясам с умеренно холодноводными характеристиками. В качестве примера такого пояса в силурийском периоде можно назвать Мальвинокафрскую область, которая располагалась в южном полушарии (Южная Америка, южная часть Африки). Именно с учетом этих обстоятельств представляется определенным интерес сравнение хода эволюционного процесса в близких филогенетических ветвях, развитие которых происходило одновременно, но в различных палеобиогеографических областях. Осуществить такое сравнение сейчас представляется возможным, так как имеются и эволюционные последовательности видов (халфинелловая и ганинелловая — с одной стороны, и дехенелловая — с другой) и достаточно надежная корреляция интервалов разреза, откуда происходят эти последовательности [Елкин, Грацианова, Алексеева, Черкесова, 1968; Елкин, Грацианова, Алексеева, Черкесова, Меннер, 1968; Черкесова и др., 1968; и др.].

Dechenella prisca (табл. I, фиг. 1—4). Морфотип этого вида является исходным для всей последовательности, ее архетипом. Он несет в себе достаточно много черт варбургеллового типа строения тергума. Прежде всего это касается строения широкой предглабальной части кранидия. По существу она такая же, как у вида *W. althi* (табл. I, фиг. 1—2 и табл. IX, фиг. 1—3), если не учитывать у последнего присутствие предглабального вздутия. Сходны и очертания глабелы.

На глабелы вида *D. prisca* вполне различимы три пары борозд (1—3S), хотя выражены они очень слабо (табл. I, фиг. 1—2). Затылочное кольцо умеренной ширины, как у всех дехенелл, имеет большое и четко очерченные затылочные лопасти.

Пигидий полукруглый с хорошо расчлененным рахисом (12 колец) и плевральными полями. Плевральные ребра, которых насчитывается до семи, выпуклые, разделены глубокими и достаточно широкими плевральными бороздами. Межплевральные борозды мелкие, наблюдаются практически на всех ребрах и по всей длине каждого из них. Краевая кайма отделяется от плеврального поля ясно выраженной краевой бороздой и подчеркивается довольно резкими окончаниями плевральных ребер.

Микроскульптура у всех четырех видов дехенелловой последовательности наблюдается на глабелы, затылочном кольце, рахиальных кольцах и плевральных ребрах. Она представлена довольно крупными бугорками, размеры которых на глабелы, как правило, больше, чем на остальных частях тергума.

Основные черты описанного морфотипа вида *D. prisca* прослеживаются у всех трех последующих видов.

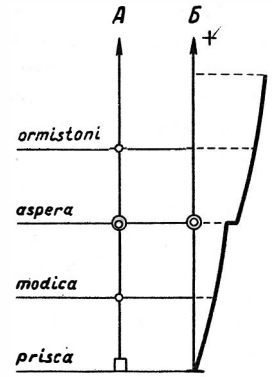
Dechenella modica (табл. II, фиг. 5—7). Морфологические изменения, связанные с переходом к данному виду, небольшие. На кранидии они выражаются в некотором сокращении ширины предглабального поля с сохранением на его середине резкого перегиба и заметным увеличением четкости боковых борозд глабелы (табл. I, фиг. 5—6). На пигидии добавляется одно плевральное ребро и одно рахиальное кольцо с полным сохранением их характера. По очертаниям пигидий становится немного вытянутым вдоль продольной оси (табл. I, фиг. 7).

Таким образом, рубеж, связанный с появлением вида *D. modica*, характеризуется, небольшим, но ясно выраженным увеличением расчленения глабелы и пигидия, а также сокращением ширины предглабального поля, которое также можно рассматривать как изменение в поступательном направлении.

Dechenella aspera (табл. II, фиг. 1—4). Появление вида *D. aspera* несет с собой изменения тех же признаков, что и у вида *D. modica*. Особенно это касается пигидия. У вида *D. aspera* также увеличивается на единицу число рахиальных колец и число плевральных ребер. Но наряду с этим резко меняется степень расчленения глабелы (табл. II, фиг. 1—2). Задние борозды (1S) становятся глубокими, значительно увеличивается глубина средних (2S) и передних (3S) борозд. Предглабальное поле по своей ширине остается примерно таким же, как и у вида *D. modica*.

Таким образом, рубеж, связанный с появлением вида *D. aspera*, характеризуется дальнейшим увеличением степени расчленения глабелы и пигидия. Усиление расчленения глабелы сопровождается более резким скачком в увеличении глубины ее боковых борозд, что свидетельствует об относительно большей масштабности морфологических изменений на данном рубеже по сравнению с такими же изменениями на предыдущем.

Рис. 10. Схема соотношения по рангу эволюционных рубежей в развитии рода *Dechenella*



Dechenella ormistoni (табл. II, фиг. 5—8). Морфотип этого вида демонстрирует собой уже четко выраженные черты типичных дехенелл — сильно расчлененные глабель и пигидий.

Боковые борозды глабелы (1—3S) у *D. ormistoni* по сравнению с предшествующим ему видом — *D. aspera* — становятся еще более глубокими (табл. II, фиг. 5). Внутренние концы задних борозд (1S) соединяются с затылочной бороздой. Предглабельное поле заметно сокращается. На пигидии увеличивается на единицу число рахиальных колец и плевральных ребер.

Таким образом, рубеж, связанный с появлением вида *D. ormistoni*, характеризуется все тем же направлением морфологических изменений в сторону увеличения расчленения глабелы и пигидия. Надо сказать, что изменение признаков в рассмотренной дехенелловой последовательности видов в общем носит не резкий, а постепенный характер. Особенно это касается морфологических изменений на пигидиях. Единственным исключением на этом фоне является резкое увеличение глубины задних борозд глабелы (1S) у вида *D. aspera*. Далее же у вида *D. ormistoni* увеличение глубины всех трех пар борозд незначительно и выражено в более или менее одинаковой степени. Этим и определяется меньшая масштабность морфологических изменений на рубеже, связанном с появлением вида *D. ormistoni* по сравнению с подобными изменениями на предыдущем рубеже.

Ранжирование всех эволюционных рубежей в дехенелловой последовательности видов, проведенное выше, показано графически на рис. 10.

ЭТАПНОСТЬ И ПЕРИОДИЧНОСТЬ. ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Прежде всего следует уточнить, что в дальнейшем изложении будет пониматься под термином *этапность* и *периодичность*. Под *этапностью* развития органического мира обычно понимается неравномерность этого процесса: «Тесная зависимость процесса геологического развития от физико-географических условий и быстрота реакций организмов на малейшие изменения этих условий позволяют видеть в живых существах как бы индикаторов, отражающих все изменения среды и через них — ход геотектонического процесса. Отмеченная особенность органического мира ... показывает *неравномерность* (этапность) геологического развития» (выделено мной. — *Е. Е.*). [Меннер, 1962, с. 195]. В этом кроется историко-геологическое содержание этапности, которое наиболее ярко показали Д. М. Раузер-Черноусова и Е. А. Рейтлингер при изучении палеозойских фораминифер Русской платформы [Раузер-Черноусова, 1953, 1965; Рейтлингер, 1950, 1969, 1971; и др.]. Выявленная определенная зависимость этапов в развитии фораминифер от фаций и цикличности осадконакопления в конечном счете ведет к суммированию изменений, как эволюционных, так и чисто историко-геологических. Для целей биохронологии наиболее важна эволюционная составляющая этапности в трактовке. Именно эта составляющая является основой для градуирования «стрелы времени».

По Д. В. Наливкину, «этап — это часть пути, чем-нибудь отличающаяся. Развитие органического мира — также длительный путь, в котором выделяются отдельные этапы. В данном случае этап — *отрезок времени* (или соответствующая ему толща), в течение которого органический мир (или отдельная группа) обладает отличительными особенностями» (выделено мной. — *Е. Е.*) [1978, с. 11].

Б. С. Соколова определяет этапность следующим образом: «... беспристрастное сравнение накопленных данных заставляет обратить внимание на множественность представлений различных исследователей об этапности в органической эволюции, о ее природе, масштабе проявления. Вероятно, в этом нет ничего удивительного, поскольку само слово *этапность* является лишь фигуральным выражением и с легкостью привлекается всякий раз, когда мы хотим обратить внимание на какие-то более или менее *особые элементы* процесса, его *стадии*, на неповторимую *последовательность* явлений. И все же полезно помнить, что в употребляемом нами переносном смысле этап должен быть прежде всего *отрезком времени*» (выделено мной. — *Е. Е.*) [1978, с. 7].

Мое понимание этапа мало чем отличается от приведенных. Но поскольку я рассматриваю только конкретные эволюционные последовательности видов, то под элементарным этапом развития здесь понимается отрезок времени, ограниченный определенными эволюционными событиями (рубежами), которые выражены появлением новых генетически закрепленных морфологических черт в процессе преобразования исходного морфотипа (архетипа).

Следуя такому определению, можно уверенно выделять элементарные эволюционные этапы, но оно не дает оснований для их группировки в более крупные этапы, хотя это, как правило, делается на практике. Четких критериев здесь не существует, и успешность решения задач подобного рода в каждом конкретном случае зависит от квалификации и опыта специалиста.

Результаты изучения дехенеллид показывают, что можно получать достаточную определенность и однозначность заключений в соотношении эволюционных этапов. Поскольку этап фиксируется установлением ограничивающих его рубежей, очевидно, что при группировке элементарных этапов в более крупные нужно каким-то образом оценивать и сравнивать эти рубежи.

Объединение соседних элементарных этапов на примере дехенеллид осуществляется достаточно однозначно сравнением уровня (масштабности) морфологических изменений на смежных рубежах и выяснения отношений: 1) одинаковый—неодинаковый и 2) больший—меньший.

Дальнейшую группировку этапов следовало бы осуществлять сравнением и оценкой уже не всех рубежей, а только тех, которые попали в разряд «более важных», ограничивающих намеченные группы элементарных этапов. Сейчас нет четких критериев для таких оценок, и проводятся они в лучшем случае в рамках концепции арогенного и аллогенного развития.

Таким образом, можно зафиксировать тот факт, что при последовательной процедуре выделения элементарных этапов и их объединении в более крупные на основе ранжирования ограничивающих их рубежей по уровню морфологических изменений уменьшается четкость применяемых критериев и соответственно этому увеличиваются субъективность оценки ранга этапов и расхождение специалистов во мнениях.

Труднее выявить и дать определение понятию периодичности в развитии органического мира, так как внешне оно находится в противоречии с тем непреложным фактом, что процесс эволюции необратим. Само же это понятие предполагает повторимость.

В ходе изучения дехенеллид [Елкин, 1968, 1974б, 1979б] удалось подметить характер повторяемости (периодичность) эволюционных событий. Она проявляется, как было показано в предыдущем разделе, с одной стороны, в периодичном характере изменений во времени отдельных черт (признаков), а с другой — в смене направленности изменений. В таких случаях принято говорить о незамкнутой повторяемости или развитии по спирали.

На подобную периодичность раньше мало кто обращал внимание. Она была слишком затуманена нашими представлениями о систематике той или иной группы организмов. Но факты, проливающие свет на такую периодичность, известны давно. Многие из них интерпретировались иначе, в частности в рамках концепции итеративной эволюции [Ивановский, 1970, 1971] как проявление неотении [Степанов, 1957] и др.

Иерархическая соподчиненность этапов

Необходимость поиска путей однозначного установления иерархической соподчиненности этапов эволюционного процесса определяется практическими задачами по выделению одноранговых подразделений не только внутри какой-либо одной из геологических систем, но и в пределах разных систем. В разделе первом настоящей главы проведен анализ морфологических изменений на каждом из рубежей, намечаемых появлением видов в четырех их последовательностях во временном интервале силур — ранняя половина девона. Этот анализ показал, что: 1) по масштабности изменений достаточно определенно намечаются рубежи трех рангов, 2) в ходе эволюционных преобразований конкретных архетипов имеются признаки, изменения которых носят возвратный характер и 3) отдельные участки последовательностей видов характеризуются определенной направленностью. С использованием этих выводов перейдем от ранжирования эволюционных рубежей к ранжированию эволюционных этапов в историческом развитии дехенеллид.

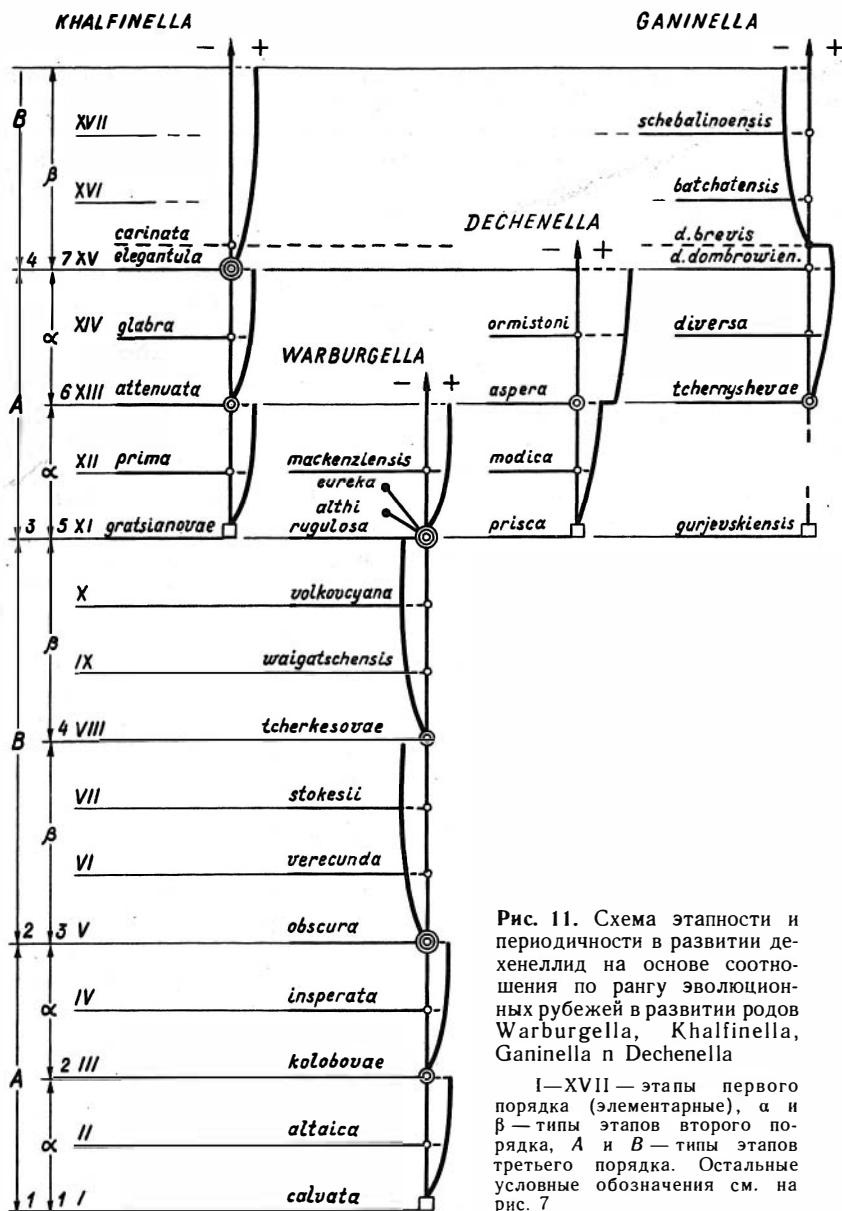


Рис. 11. Схема этапности и периодичности в развитии дехенеллид на основе соотношения по рангу эволюционных рубежей в развитии родов Warburgella, Khalfinella, Ganinella и Dechenella

I—XVII — этапы первого порядка (элементарные), α и β — типы этапов второго порядка, A и B — типы этапов третьего порядка. Остальные условные обозначения см. на рис. 7

Основу рис. 11 составляют рис. 7—10, на которых показаны относительные ранги рубежей и направления морфологических изменений, связанные с увеличением (+) и уменьшением (—) расчленения глабели и пигидия. Надежность синхронизации налегающих рубежей в девонском периоде обеспечивается достаточно обоснованной как внутри-, так и межрегиональной корреляцией рассматриваемых конкретных разрезов.

Решение этих вопросов на юге Западной Сибири упрощалось тем, что в подавляющем большинстве случаев здесь имеется нахождение соответствующих видов или в одних и тех же пачках пластов или в пачках, принадлежность которых к тому или иному стратиграфическому подразделению не вызывает сомнений [Ржонсницкая, 1952, 1968, 1975; Алексеева, 1962; Дубатов, 1963; Дубатолова, 1963, 1971; Елкин, 1963, 1968; Грацианова, 1967, 1975; Алексеева и др., 1970; и др.]. Нужно также отметить, что для дехенеллид характерна независимость от фаций. Они встречаются как в чисто терригенных породах (например, кувашские и матеевские слои Горного Алтая; салаиркинский горизонт Салаира), так и в рифогенных известняках (например, беловский горизонт Салаира).

Виды дехенелловой последовательности происходят из нижнего девона Таймыра, кор-

реляция которого с нижним девонюм юга Западной Сибири также сомнений не вызывает [Черкесова и др., 1968; Елкин и др., 1968; и др.].

С учетом изложенного выше можно констатировать, что на рассматриваемом временном интервале в эволюции дехенеллид намечается 17 элементарных этапов. На рис. 1 они показаны римскими цифрами (I—XVII). Каждый из этих этапов, по определению, ограничивается по явлению соответствующего вида. Это означает, что фактически устанавливается только ранняя граница этапа, которая одновременно является и поздней границей предшествующего ему этапа.

Не представляет больших трудностей наметить в развитии дехенеллид этапы следующего, более высокого порядка (ранга). Они образуют группировки элементарных этапов, которые отделяются друг от друга одноранговыми рубежами и объединяются одним и тем же направлением развития. Таких этапов насчитывается семь (рис. 11). Начало каждого из них характеризуется сменой направления развития. Эта смена в одних случаях выражена возвратными явлениями в изменениях морфологии, что правильнее называть олигомеризацией, выражающейся в уменьшении расчленения глабели и пигидия (рубежи, связанные с появлением видов *W. kolobovae* и *Kh. attenuata*). В других случаях она представлена прогрессирующим увеличением (разной масштабности) расчленения тех же самых морфологических элементов — глабели и пигидия (остальные рубежи), что именуется обычно полимеризацией.

На рис. 11 хорошо видно, что этапы второго порядка (ранга) не равноценны. Одни из них составлены двумя элементарными этапами (1, 2, 5 и 6-й), а другие тремя (3, 4 и 7-й). Это свидетельствует о наличии на данном ранговом уровне этапов двух типов, которые обозначены буквами греческого алфавита α и β .

Этапы следующего, третьего порядка (ранга) в развитии дехенеллид также намечаются, хотя здесь уже чувствуется ограниченность рассматриваемого временного интервала. Так, прежде всего обращает на себя внимание (рис. 11) порядок следования этапов второго порядка: начинают последовательность два этапа типа α (I—IV), затем идут два этапа типа β (V—X), далее — снова два этапа типа α (XI—XIV), которые сменяются этапом типа β (XV—XVII). Таким образом, налицо четкая закономерность в следовании этапов, характеризующихся тенденциями к полимеризации и олигомеризации гомологичных частей тергума.

Если теперь сравнить рубежи, которые ограничивают эти парные интервалы этапов типа α и β , то оказывается, что они однопорядковые и при первоначальном ранжировании (см. раздел первый наст. гл.) получили самые высокие оценки. При определении относительных соотношений они были приняты за рубежи самого высокого, третьего ранга. Действительно, с появлением видов *W. obscura*, *W. rugulosa* и *Kh. elegantula* связана наиболее резкая перестройка предшествующих каждому из них морфотипов, что детально разбиралось в предыдущем разделе.

Все это позволяет говорить об этапах нового, третьего порядка (ранга). Среди них, как и в предыдущем случае, четко обособляется два типа, которые обозначены буквами А и В. Этапы типа А объединяют этапы второго порядка, относящиеся к типу α (I—IV и XI—XIV), а типа В — этапы типа β (V—X и XV—XVII). Таких этапов в рассматриваемом временном диапазоне (см. рис. 11) насчитывается всего четыре — три полных (два этапа типа А и один типа В) и один неполный (типа В).

Еще на одну особенность в развитии дехенеллид, характерную уже для этапов всех трех рангов, следует обратить внимание. Она заключается в том, что этап любого ранга обладает своей, если можно так выразиться, морфологической специфичностью. Ясно, что неповторимое морфологическое своеобразие элементарного этапа определяется специфичностью морфотипа соответствующего вида. Но оказывается, что в такой же мере морфологическая специфичность присуща этапам и более высокого ранга. Так, этап второго порядка — α (I—II) характеризуется слабой расчлененностью рахиса и очень сходным строением предглабельного поля (табл. III), в то время как следующий за ним более высокий по рангу этап А (I—IV) выделяется сравнительно слабым расчленением плевральных частей пигидия (табл. III и IV) и т. д. Тем самым и на чисто эволюционных изменениях морфологии дехенеллид подтверждается тезис В. В. Меннера [1962] о том, что этапы любого ранга обладают своей специфичностью. Вероятно, именно эта особенность эволюционного процесса в свое время дала повод к заключению, что возрастающему рангу стратиграфического подразделения отвечает возрастающий ранг биологического таксона, характеризующего это подразделение.

Таким образом, реальность естественной и закономерной группировки элементарных эволюционных этапов в этапы все возрастающего ранга не вызывает сомнений.

В основе этой закономерности у дехенеллид лежит периодическая смена тенденций к полимеризации и олигомеризации гомологических органов, что наиболее рельефно выражено на пигидиях с их достаточно совершенной метамерией.

Общая закономерная смена этапов и их иерархическая соподчиненность наводит на мысль о том, что она обусловлена каким-то глобально действующим физическим процессом, а сами результаты эволюции являются его документальной записью. К настоящему времени дано много вариантов интерпретации этого процесса, который одними связывается с саморазвитием Земли, а другими — с космосом. Мне представляется, что нужно искать универсальную причину (фактор), которая могла бы объяснить все частные. Таким определяющим фактором могли быть, по моему мнению [Елкин, 1979а], пульсации гравитационного поля ближнего космоса и, вероятно, тесно связанные с ней пульсации потоков элементарных частиц. Этот фактор мог быть синхронизатором всех явлений и процессов, протекающих в различных геосферах Земли, и обуславливать периодичность тектоно-магматической активности, осадконакопления и, конечно же, эволюции органического мира, в первую очередь через пульсации физико-химических характеристик атмосферы. Таким образом, возникает многообещающая область соприкосновения палеонтологии и астрофизики.

Можно не сомневаться, что для разработки современных космогенических теорий полезной окажется информация о периодичности эволюционного процесса. Эта периодичность является, скорее всего, отражением периодичности физических процессов, протекающих в окружающей нас Вселенной. Данные палеонтологии позволяют ретроспективно проследить динамику этих процессов на протяжении до 3 млрд. лет.

К установлению родственных отношений у дехенеллид и некоторые общие вопросы их эволюции

В эволюционной последовательности форм родственные отношения обычно определяют на основании порядка следования ее звеньев. Так поступил и я при описании девонских дехенеллид [Елкин, 1968], хотя тогда уже были установлены случаи резких изменений морфологии при переходе от одной формы к другой.

При изучении варбургелловой последовательности видов [Елкин, 1974б] особое внимание обратили на себя два слишком резких перехода от морфотипа одного вида к морфотипу другого (*W. stokesii* — *W. tcherkesovae* и *W. volcovcyana* — *W. rugulosa*). Они-то и удержали от «прямой» интерпретации родственных отношений в варбургелловой цепочке видов. Тогда были проанализированы направления изменений морфологии при переходе от одного вида к другому, в результате чего была выявлена возможность установления иного порядка родственных отношений (рис. 12). Он в наибольшей мере отвечал «правилу наименьших преобразований», которое своими истоками восходит к представлениям Ч. Дарвина о происхождении видов путем мелких эволюционных изменений. Этот вариант был принят как более предпочтительный.

Надо сказать, что с помощью пользующихся сейчас признанием эволюционных теорий можно объяснить прямой порядок родственных отношений практически в любой из четырех рассмотренных эволюционных последовательностей форм, в том числе и варбургелловой. Так, например, применяя модусы онтофилогенетических изменений теории филембриогенеза А. Н. Северцева [1939], можно дать вполне удовлетворительное объяснение и самым резким изменениям у варбургелл. Но здесь наиболее важным представляется не объяснение, а доказательство того или иного положения. Поэтому все случаи резких переходов от одного морфотипа к другому нуждаются в детальном рассмотрении на соответствующем материале по возрастным стадиям, чтобы понять динамику развития. К таким случаям следует также отнести эволюционные рубежи, связанные с появлением видов *Kh. attenuata* и *G. tchernyshevae*, которые характеризуются олигомеризацией метамеров пигидия. Для этого нужно было бы получить более полный материал по возрастным стадиям.

Касаюсь в целом современных возможностей оценки родственных отношений форм в их временной последовательности, можно заключить, что особых затруднений здесь не возникает, так как в большинстве случаев такие последовательности представляют собой истинные филогении. Но нельзя сбрасывать со счета и варианты, подобные тому, какой сейчас принимается для варбургелл как наиболее предпочтительный (см. рис. 12).

Сложнее дело обстоит у дехенеллид с установлением генетических связей на родовом таксономическом уровне. Достаточно убедительные доказательства можно представить только о прямом родстве халфинелл с варбургеллами и дехенелл с варбургеллами.

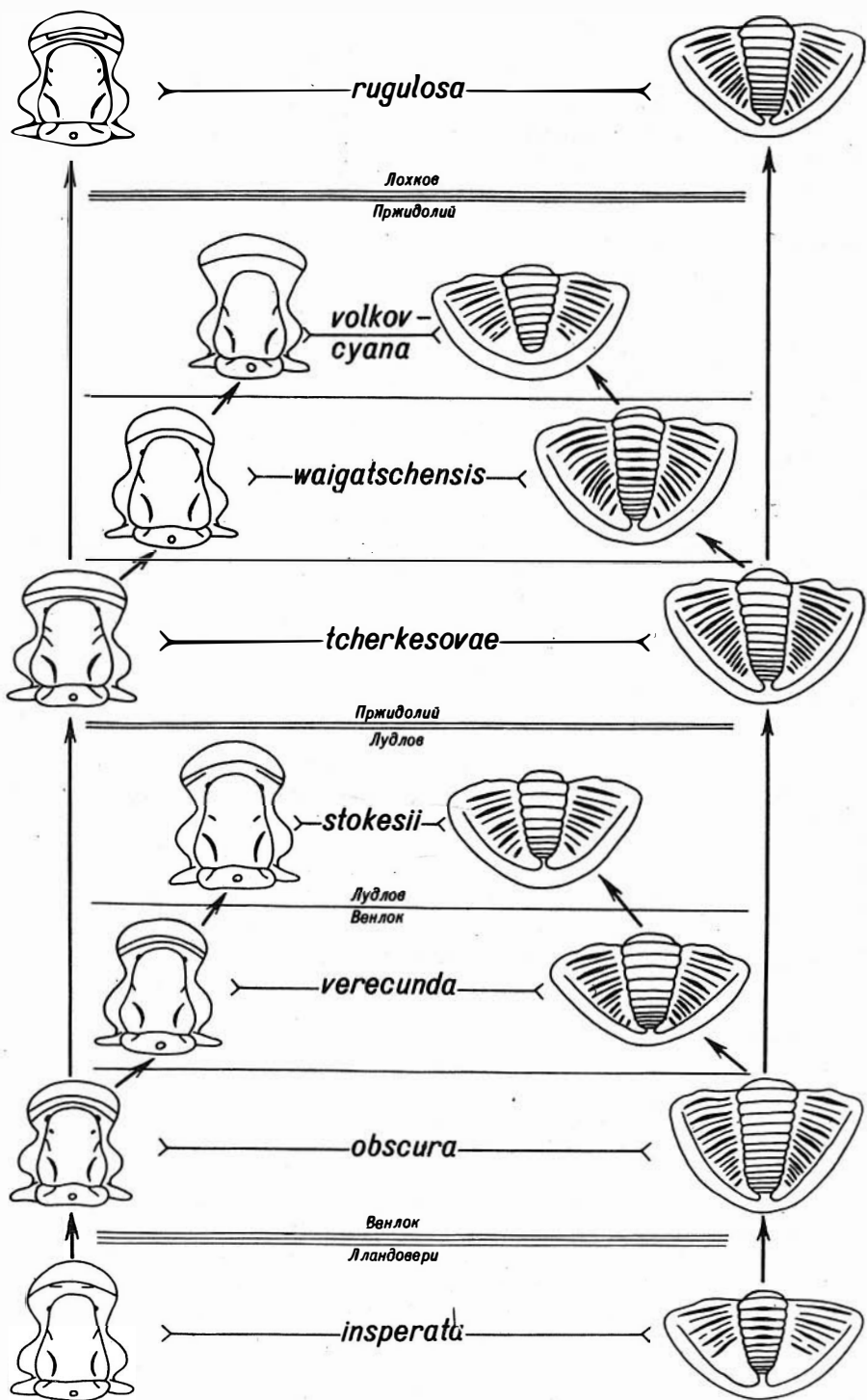


Рис. 12. Родственные отношения видов рода Warburgella

Род *Khalfinella* по своим основным чертам строения ближе всего стоит к роду *Warburgella*. Особенно ярко это проявляется в ходе развития его архетипа, которое по существу повторяет развитие рода *Warburgella*, и на заключительной стадии этого развития формируется типично варбургелловый морфотип (*Kh. saginata*). Именно это дает основание включить род *Khalfinella* в подсемейство *Warburgellinae*.

Родство дехенелл с варбургеллами выражено уже не так отчетливо. Но обосновать его позволяет находка вида *W. althi*. По своему строению (табл. IX, фиг. 1—6) он вполне

выглядит как промежуточная форма между родами *Warburgella* и *Dechenella*. Но я склонен рассматривать этот вид скорее как одну из неудачных эволюционных попыток вырваться из рамок варбургелловой морфоструктуры и образовать новую. Мне представляется, что другая, более удачная попытка, за которую следует принять появление вида *W. grisca*, как раз и дала начало развитию типичных дехенелл. Это может служить и доказательством генетических связей дехенеллин с варбургеллинами.

Шизопроетины появились одновременно с дехенеллинами, но нет никаких морфологических доказательств связи их с варбургеллинами. Более того, в конце силура существовали формы [Балашова, 1968, табл. 3, фиг. 9—11: *Proetus* (*Proetus*) *scalicus* sp. n.; Schrank, 1972, Tabl. 4, Fig. 10—13; Tabl. 5, Fig. 1—10; *Proetus pulcher pulcher* Nieszck. и *Proetus pulcher* subsp.], которые составляли самостоятельный филум, давший начало роду *Ganipella* — самому древнему из шизопроетин. Не исключено, что перечисленные выше силурийские виды будут объединены в новый род, который поместят в подсемейство *Schizoproetinae*. В таком случае шизопроетины будут составлять параллельный варбургеллинам ствол развития, но о более ранней их истории пока сказать нельзя.

Материал по возрастным стадиям вида *W. obscura* (табл. V, фиг. 1—9) позволяет наметить определенные генетические связи родов *Warburgella* и *Prantlia*. На одной достаточно ранней стадии своего развития вид *W. obscura* (табл. V, фиг. 6) имеет точно такие же, как у *Prantlia* (*Tetinia*), субконические очертания глатели и резко выраженные ее боковые борозды. Это может свидетельствовать либо о происхождении рода *Prantlia* от рода *Warburgella*, либо о происхождении их от единого предка и параллельном дальнейшем развитии. Если учесть время распространения, то первый вариант предпочтительнее.

Рассматривая общие вопросы эволюции дехенеллид, нельзя не коснуться здесь еще и вопросов стадийности развития филумов и случаев протерогенеза. В предыдущем разделе настоящей главы было показано, что каждый из этапов развития по конкретным филумам, в том числе и самого высокого ранга, характеризуется своими морфологическими особенностями. Это можно интерпретировать и как стадийность в развитии филумов. Действительно при сравнении крупных этапов (А и В) в развитии варбургелл и халфинелл обращает на себя внимание удивительное их сходство, особенно на начальных этапах, характеризующихся в обоих филумах слабым расчленением плевральных частей пигидия (табл. III, IV, X; рис. 10: I—IV и XI—XIV). Эти явления отвечают понятию стадийности развития. Но стадийность здесь иного рода, она проявляется в изменениях морфологии. А это отличается от филоциклов Ч. Бичера [Beecher, 1898], Д. Н. Соболева [1924] и других, в основе которых лежат аналогии онтогенеза и филогенеза, так же как и от филоциклов О. Шиндевольфа [Schindewolf, 1950; Коробов, 1971], основанных на особенностях эволюционных превращений. Суть последних в следующем: типогенез (или типогенетическая стадия) — возникновение новообразований на ранних стадиях онтогенеза (протерогенез), чем обуславливаются эволюционные скачки; типостаз (или типостатическая стадия) — стадия спокойного развития с соблюдением рекапитуляций и типолиз (или типолитическая стадия) — стадия сверхспециализации, повышенной мутабельности и регресса.

Из этого можно заключить, что филоциклы Шиндевольфа соотносятся с эволюционными рубежами того или иного ранга, а не со стадиями развития филума, охватывающими определенные временные интервалы. Преобразования морфологии дехенеллид, которые можно считать типогенетическими, осуществляются на рубежах самого высокого, третьего ранга; типостатические преобразования происходят на рубежах самого низкого ранга. Повышенная мутабельность в варбургелловом филуме фиксируется на рубеже, связанном с появлением вида *W. rugulosa*. Помимо большого числа географических разновидностей, здесь появляются еще и два самостоятельных вида — *W. althi* и *W. eureka*. Этот рубеж по данному признаку можно было бы считать типолитической стадией в развитии рода *Warburgella*. Однако следует отметить, что явных признаков регресса и дегенерации здесь не отмечается, хотя одна черта — смещение округлости поперечного сечения плевральных ребер на ранние стадии развития (табл. VIII, фиг. 9—10) [Chlupač, 1971, tabl. 21, fig. 2] — носит регрессивный характер. Эта черта впервые появилась у вида *W. obscura* на ранних стадиях онтогенеза (табл. V, фиг. 1) и в полном соответствии с представлениями о протерогенезе на более поздних онтогенетических стадиях исчезает — ребра становятся уплощенными. Но у вида *W. tcherkesovae* она превращается в диагностический признак, так как проявляется на всех возрастных стадиях. Наконец, у *W. rugulosa* она опять наблюдается только на ранних стадиях, о чем уже говорилось.

В заключение следует отметить, что расшифровка эволюционного процесса у трилобитов с позиций познания сущности изменений очень затруднена, поскольку объяснить их функционально чаще всего не представляется возможным. Сейчас много делается для того, чтобы преодолеть эти трудности, и уже получены важные результаты [Bergström, 1969, 1972, 1973a, b; Whittington, 1971, 1980; Clarkson, Henry, 1973; Stürmer, Bergström, 1973, 1978; Campbell, 1975; Clarkson, Levi-Setti, 1975; Fortey, Clarkson, 1976; Dalinger, Miller, 1977; Jell, 1978; Robison, 1978; Clarkson, 1979; и др.]. Но проблема еще далека даже от ее принципиального разрешения. Остро ощущается недостаток публикаций по эмбриологии и сравнительной анатомии современных членистоногих. Обобщающих работ классиков этого направления В. Н. Беклемишева [1964], В. А. Догеля [1940] и других уже недостаточно для морфофункциональных интерпретаций признаков тергума трилобитов — группы организмов, давно вымершей и не оставившей после себя прямых потомков. Этот пробел в знаниях, вероятно, следует пытаться заполнять самим палеонтологам.

Глава V

ГЕОХРОНОЛОГИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ЭТАПНОСТИ И ПЕРИДИЧНОСТИ В ЭВОЛЮЦИИ ДЕХЕНЕЛЛИД

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

За методическую основу проводимой ниже геохронологической интерпретации этапности и периодичности в историческом развитии дехенеллид мною приняты рекомендации, которые формулировались в ходе работы Международного комитета по границе силура/девона. В обобщающем виде они приведены в специально подготовленной публикации [The Silurian-Devonian boundary, 1977]. Путь к ним был достаточно долог и тернист, и до конца понять их нельзя без анализа того большого объема нового фактического материала, который был получен в течение более 15 лет, предшествующих принятию в 1972 г. на Геологическом конгрессе в Монреале решения о положении границы силура/девона, и тех новых идей, которые в связи с этим возникали [Prager Arbeitstagung über die Stratigraphie des Silure und des Devons, 1958, 1960; Symposium-Band: 2. International Arbeitstagung über die Silur/Devon-Grenze und die Stratigraphie von Silur und Devon, Bonn-Bruxelles, 1960, 1962; Соколов, 1966, 1968, 1970, 1971, 1974; International symposium of on the Devonian System, 1967; McLaren, 1969, 1970; Граница силура и девона и биостратиграфия силура, 1971; Стратиграфия нижнего и среднего девона, 1973; Соколов, Елкин, 1979].

В качестве главнейших отправных пунктов, которыми руководствовались члены Комитета при принятии решения о границе силура/девона, были следующие.

1. Все геохронологические (хроностратиграфические) стандарты должны быть установлены только на биологической (палеонтологической) основе.
2. Лучшим способом совершенствования шкалы относительного летоисчисления является определение хроностратиграфических (биостратиграфических) границ.
3. Во избежание перекрытий смежных подразделений (или возможных «зияний» между ними) определение нижней границы соответствующего подразделения должно одновременно означать и определение верхней границы подстилающего его подразделения.
4. Геохронологическая граница должна устанавливаться внутри интервала распространения «транзитной» группы организмов, а не по первому появлению любой новой группы.
5. Низкий таксономический уровень (вид, подвид) при определении границ любого ранга предпочтительнее первого появления (или исчезновения) более высокой категории, такой, как род, семейство и т. д.

Интересен, как отмечает Д. Макларен [McLaren, 1977, p. 25], тот факт, что Комитет пришел к окончательному решению о границе силура/девона без специального соглашения по общим принципам. Вероятно, это самый разумный и кратчайший путь решения проблем, стоящих сейчас перед стратиграфами. Действительно, вряд ли плодотворной окажется дискуссия, например, на тему о соотношении геохронологии, хроно-

стратиграфии и биохронологии. Из перечисленных выше пунктов следует, что все эти понятия являются синонимами, с чем многие, безусловно, будут не согласны.

Вряд ли можно прийти сейчас к согласию и о соотношении зон различного типа. Из великого множества [Степанов, 1958; Леонов, 1974; Шиндевольф, 1975; Стратиграфический кодекс СССР, 1977; Международный стратиграфический справочник, 1978; и др.], по-видимому, наибольшую ценность представляют «биозона» (gange zone) и филозона [Соколов, 1979; Холланд, 1979]. Последнюю можно интерпретировать и как хронозону, поскольку она ограничивается не полным интервалом распространения таксона, а рубежами, на которых происходят преобразования архетипа соответствующей филолинии. Опыт создания для ранней половины девона зональной шкалы по конодонтам [Fåhrgeus, 1971; Klapper, 1971, 1977a, b; Weddige, Ziegler, 1977; Weddige, 1977; и др.] показывает, что эти понятия не следует объединять, как это часто делается [Меннер, 1979]. Такой же вывод можно сделать и на основании результатов изучения дехенеллид.

В настоящее время для целей реконструкции Международной геохронологической (стратиграфической) шкалы формируется новая методическая основа, центральное место в которой занимает вопрос о биостратиграфической границе. Ведущим в разработке этой основы был Б. С. Соколов [1971, 1974, 1978]. Но сам вопрос о разграничении стратиграфических подразделений определением их границ был поднят еще в ходе работы Международной комиссии по стратиграфической классификации в период между VII и VIII сессиями Геологического конгресса [Renevier, 1901]. Это было предположение одного из восьми действительных членов Комиссии проф. Вильямса (США). Оно было отклонено как самой Комиссией, так и участниками заседания секции «Стратиграфия и палеонтология» на VIII сессии Конгресса (Париж, 1900 г.).

Сейчас подавляющее большинство специалистов согласны с тем, что биостратиграфическая граница представляет собой интервал стратиграфического разреза, к которому приурочено сгущение зональных границ. Но только на новых материалах, полученных в период обсуждения границы силура/девона, удалось показать [Елкин, 1976, 1979 а], что этот интервал чрезвычайно узок и при межрегиональных корреляциях, по существу, может быть принят за плоскость.

Сущность формирующейся методологии заключается в том, что принципиально меняется сам подход к построению Геохронологической (Общей стратиграфической) шкалы. Если ранее она создавалась, по образному выражению Б. С. Соколова [1971], методом «сборки» из региональных стандартов соответствующих подразделений, то сейчас процесс совершенствования геохронологической шкалы ведется м а р к и р о в к о й «стрелы времени» на основе данных по эволюции органического мира. Первой временной «меткой» такого рода является «золотой гвоздь» в разрезе пограничных слоев силура и девона в Баррандиене, символизирующий собой границу между этими системами (периодами). Следует отметить, что это полностью отвечает духу решений II и VIII сессий геологических конгрессов относительно соподчиненности подразделений общей шкалы, когда явный приоритет отдавался геохронологическим подразделениям [Renevier, 1901].

Из всего сказанного следует, что а к ц е н т н а г р а н и ц у, а не н а п о д р а з д е л е н и е в ц е л о м, требует уточнения многих сложившихся понятий. Однако заострять сейчас на этом внимание было бы преждевременным. Прежде чем изменять что-либо в наших общих представлениях, необходимо накопить достаточно новых фактов и опыта. А до тех пор, по-видимому, следует руководствоваться положениями, которые сформулированы в серии стратиграфических кодексов и руководств [Harland et al., 1972; Laffitte et al., 1972; Стратиграфический кодекс СССР, 1977; Международный стратиграфический справочник, 1978; и др.]. Хотелось бы отметить при этом, что обильная критика цитированных публикаций [Проблемы стратиграфии, 1969; Egben, 1972a, b; и др.] вполне резонна и в будущем ее необходимо учитывать.

Возвращаясь к вопросу о геохронологической интерпретации этапности периодичности в историческом развитии дехенеллид, нужно признать, что в настоящее время невозможно использовать для этого прямой путь. Он мог бы заключаться в анализе наложения общей картины этапности и периодичности (см. рис. 11) на готовую Геохронологическую шкалу. Но дело осложняется тем, что сейчас такой шкалы не существует. Она может считаться согласованной в международном масштабе только до уровня систем, хотя и здесь еще имеются нерешенные вопросы, в частности назревший вопрос о разделении мела на две самостоятельные системы. Расчленение же системы на более дробные подразделения в разных странах часто решается

ется по-своему. В наибольшей мере это касается силурийской и девонской систем. С таким фактом на первых же шагах своей деятельности столкнулись международные подкомиссии по стратиграфии силура и девона. Учитывая сложность проблем, подкомиссии приняли поэтапный план их решения — сначала корреляция опорных разрезов и лишь потом последовательное определение границ отделов, ярусов и зон. Среди членов подкомиссий, по крайней мере девонской, существует молчаливое согласие в том, что до принятия окончательных решений не стоит нарушать сложившуюся практику национальных служб соответствующих стран, а опорные разрезы всех важнейших регионов мира следует считать равноценными. В противном случае трудно избежать односторонности решений.

В этой ситуации приходится идти от корреляции региональных стратиграфических схем, в основе которых лежат опорные разрезы, к Общей геохронологической (стратиграфической) шкале в том ее виде, как она представляется с позиций этапности и периодичности в развитии дехенеллид (см. табл. 6). При этом важно отметить, что, хотя здесь рассматриваются только те регионы СССР, в которых исследования были проведены мной лично, большое значение при разработке предлагаемого варианта данной шкалы имело также знакомство с разрезами силура и девона во время поездок в Англию, ФРГ, Францию и Чехословакию.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА О РАСЧЛЕНЕНИИ СИЛУРА И ДЕВОНА

Силурийская и девонская системы впервые были выделены на Британских островах одним и тем же лицом — Р. Мурчисоном соответственно в 1835 и 1839 гг. Но на этом их совместная история кончается, поскольку дальнейшее совершенствование схемы расчленения силура продолжало оставаться в типовой местности, а все более дробные подразделения девона впоследствии были установлены на территории континентальной Европы. Вопросы исторического характера, касающиеся обеих систем, детально освещены в сводках по стратиграфии СССР [Никифорова, Обут, 1965; Ржонсницкая, 1973], а также Г. П. Леоновым [1973], Р. Коксом и др. [Cocks et al., 1971], М. Хаусом и др., [House et al., 1977], В. Циглером [Ziedler, 1979], М. Радвиком [Rudwick, 1979] и другими, и поэтому нет необходимости их здесь рассматривать. Важно другое: из-за давности лет и подмены понятий сложились не совсем верные толкования решений геологических конгрессов относительно того, что считать в так называемой Международной стратиграфической шкале официально принятым для всеобщего использования, а что оставить на усмотрение национальных геологических служб.

На II сессии Геологического конгресса, впервые детально рассматривавшем стратиграфические проблемы, был согласован лишь ранговый порядок и соподчиненность стратиграфических (Divisions stratigraphiques) и хронологических (Divisions chorologiques) подразделений [Capellini, 1882, p. 196—197]:

Groupe — Ère
Système — Période
Série — Èpoque
Ètage — Age
Assise — ————

Это было большим достижением в унификации стратиграфической терминологии, если учесть, что в то время были очень большие разногласия относительно этих понятий (табл. 2). В качестве синонимов термина Série в Решениях конгресса были названы Section, Series и Abteilung. Любопытно отметить, что Британский комитет по терминологии предложил следующую соподчиненность подразделений:

System — Period
Formation — Age
Deposit — Epoch,

а в предложениях российской делегации фигурировали:

periode — groupe (paléozoïque etc.)
époque — système (silurien, devonien etc.)
siècle — division (silurien supérieur, silurien inférieur etc.)
——— étage (turonien, llandoverien etc.)

Т а б л и ц а 2

Из доклада Швейцарского комитета по унификации номенклатуры
Соподченность стратиграфических категорий, применяемых
в разных странах [Renevier, 1882]

Valeur des subdivision	France Hébert	Italie Meneghini	Belgique Dewalque	Espagne Vilanova
Division de 1 ^{er} ordre	Terrains (au pluriel)	Terrain (au singulier)	?	Serie
➤ de 2 ^{me} ordre	Terrain	Système	Terrain	Terrain
➤ de 3 ^{me} ordre	Étage	Étage	Système	Membre
➤ de 4 ^{me} ordre	Assise	Groupe ?	Étage	Étage
➤ de 5 ^{me} ordre	Zone	Zone	Sous-étage	Zone

Division de	Comite francais Hebert	Comite italien Meneghini	Comite espagnol Vilanova
1 ^{er} ordre	Ère	Èpoque	Ère
2 ^{me} ordre	Age	Période	Cycle
3 ^{me} ordre	Période	Age	Age
4 ^{me} ordre	Èpoque	?	Èpoque
5 ^{me} ordre	?	?	?

Следующей сессией конгресса, на которой были приняты наиболее важные решения по общим вопросам стратиграфии, была его VIII сессия (Париж, 1900). На ней были заслушаны и обсуждены результаты работы Международной комиссии по стратиграфической классификации, которая была организована в соответствии с решениями предыдущей VII сессии конгресса в Петербурге. От России в состав комиссии, состоявшей из 8 действительных членов и 22 членов-корреспондентов, вошли в качестве действительного члена Ф. Н. Чернышев, а членов-корреспондентов А. П. Карпинский и С. Н. Никитин.

В докладе президента этой комиссии профессора Лозаннского университета Е. Реневиэ [Renevier, 1901] были в краткой форме изложены решения, принятые на предыдущих сессиях Конгресса, в том числе схема соподчленения по рангам хронологических и стратиграфических категорий (см. табл. 2), принятая на II сессии в Болонье, а также решения VII сессии в Петербурге по принципиальным вопросам стратиграфической классификации, которыми и руководствовалась комиссия в своей работе.

Конкретные предложения комиссии, сгруппированные в четыре раздела (статьи), обсуждались на заседании секции «Стратиграфия и палеонтология» [Cayeux, von Arthaber, 1901], которое состоялось в Париже 18 августа 1900 года. Здесь нужно отметить, что большую часть предложений составляли уточненные формулировки решений и рекомендаций II и VII сессий конгресса, а также предложений, поступивших в адрес Оргкомитета VII сессии от отдельных лиц. Дело в том, что организаторы конгресса в России решили провести предварительную подготовку дискуссии по вопросам стратиграфической классификации. Для этого они в одном из циркуляров просили участников конгресса заранее представить свои предложения по данному вопросу. Поступившие предложения обсуждались на двух первых заседаниях, в результате чего было принято семь резолюций (пунктов решения), которые сводились к следующему.

1. Конгресс считает, что следует оставаться на позициях применения исторического метода с тем, чтобы делать его все более естественным.

2. Совету конгресса предлагается организовать комиссию для изучения принципов классификации и подготовки своих соображений по этому поводу.

3. Введение новой стратиграфической терминологии в Международную номенклатуру должно основываться на научной необходимости и быть достаточно определенно мотивированным.

4. Названия, примененные к одним слоям (terrain), не должны употребляться в другом смысле.

5. Дата публикации решает вопрос о приоритете стратиграфического названия (выделено мной. — Е. Е.), данного одной и той же серии слоев (couches).

6. Для малых стратиграфических подразделений достаточно палеонтологической характеристики, в случае создания новых названий является предпочтительным взять за основу наиболее важные палеонтологические особенности.

7. Названия, плохо оформленные этимологически, должны быть исправлены без всякого научного обоснования.

В пункте (статье) I Протокола заседаний комиссии [Renevier, 1901], проходивших в Горной академии в Берлине 26—29 сентября 1898 г., дано разъяснение, что когда речь идет о ярусах («с'est-à-dire pour les étage»), то они рассматриваются как «палеонтологические горизонты» («horizons peletonologiques»). Среди участников обсуждения на VIII сессии конгресса каких-либо замечаний такое разъяснение не вызвало.

В пункте (статье) II комиссия выделяет три части:

1) она считает желательным для систем, которые не имеют употребительных более дробных названий, таких, как Доггер, Лейас и т. д., ввести выражения: Paléo..., Méso..., Neo... При этом префикс Eo... мог бы заменить Paléo... в случае длинных названий, например Eocretacique;

2) она отвергает предложение по употреблению терминов: supérieur, moyen, inférieur — в пользу уникальных названий;

3) здесь речь шла о рекомендации к применению термина для обозначения определенной совокупности слоев.

Пункт II был одобрен без возражений.

В пункте (статье) III имеется четыре части:

1) приводится предложение проф. М. Вильямса по определению системы путем установления ее точных границ на палеонтологической и стратиграфической основе и выражается отрицательное отношение Комиссии к этому предложению;

2) приводится суть системы цифровых обозначений осадков (terrains), предложенной профессором Льежского университета М. Лоэстом (M. Lohest), и выражается отрицательное отношение Комиссии к этому предложению;

3) в целях достижения однообразия в написании названий подразделений разного нерархического уровня рекомендуются следующие окончания: для названий подразделений 1-го и 2-го порядка — ...ique, ...isch, ...ic, ...ico и для подразделений до яруса (étage), 4-го порядка — ...ien, ...ian, ...iano и т. д. При этом отмечается, что не следует настаивать на выполнении данной рекомендации в случаях, если это связано с языковыми затруднениями;

4) наконец, комиссия единодушно рекомендует при введении новых названий, даже регионального и местного значения, строго придерживаться научного подхода.

Заключения комиссии по всем этим четырем подпунктам, как и по следующим за ними пункту IV, в целом на заседании секции «Стратиграфия и палеонтология» были одобрены полностью.

В пункте (статье) IV Комиссия приводит по существу тот же вариант соподчинения рангов хронологических и стратиграфических категорий, который был принят на II сессии конгресса. Уточняется наименование лишь подразделений 5-го порядка, для которых был предложен хронологический термин фаза (Phase) и его стратиграфический эквивалент — зона (Zone). В итоге предложения Комиссии по данному вопросу выглядит следующим образом:

- a) Division 1^{er} ordre — Ères,
- b) Division 2^e ordre — Periodes-Systèmes,
- c) Division 3^e ordre — Epoques-Séries,
- d) Division 4^e ordre — Ages-Étages,
- e) Division 5^e ordre — Phases-Zones.

Из этих предложений, утвержденных на конгрессе, отчетливо видно, что приоритет отдается хронологическим подразделениям. Что касается подразделений самой шкалы, которую можно было бы принять за официально утвержденную международную, то о ней можно судить только по пояснениям Комиссии. Так, она считает, что эры соответствуют таким крупным группам, как Палеозой, Мезозой и Кайнозой. При этом использовать вместо этих названий Первичные (Primaire), Вторичные (Secondaire) и Третичные (Tertiaire) считается нецелесообразно.

В качестве периодов палеозойской эры Комиссия предложила использовать Кембрий, Силур, Девон и Карбон, а каждый период делить на три или две части. Такое деление было проиллюстрировано на примере девонского периода: Eodevon, Mesodevon, Neodevon.

Наконец, подразделения четвертого и пятого порядков Комиссия не сочла возможным считать подразделениями глобального распространения и, следовательно, придать им международный статус.

Следующая сессия Геологического конгресса, на которой рассматривались вопросы стратиграфии одной из интересующих нас — силурийской системы, состоялась в 1960 г. в Копенгагене. На заседании Комитета по терминологии силура и ордовика 21-й сессии Международного геологического конгресса, которое проходило под председательством проф. Л. Штёрмера (L. Störmer) 19 августа 1960 г., были оглашены следующие три предложения, по которым Комитет достиг согласия.

1. Между кембрийской и девонской системами должны располагаться две системы.
2. Название нижней системы должно быть Ордовик.
3. Название верхней системы должно быть Силур.

Эти предложения 22 августа были утверждены на заседании Комиссии по стратиграфии, а 23 августа 1960 г. — на заседании Совета МГК. С этого дня силур получил международный статус геологической системы (периода).

Такова документальная хроника решений геологических конгрессов, имеющих отношение к Общей геохронологической шкале, и в частности к ее двум периодам — силуру и девону. Других решений не существует. Из этого нужно исходить при дальнейшем совершенствовании международного геохимического стандарта, каким должна быть рассматриваемая шкала.

Современную ситуацию с дальнейшей детализацией шкалы вполне может характеризовать высказывание Г. П. Леонова в отношении обстановки, при которой обсуждались решения первых конгрессов: «Приняв в общей форме схему международной стратиграфической шкалы, конгресс составил открытым большинством вопросов, связанных с определением объема и границ ее подразделений. Успешному решению этих вопросов мешало стремление многих участников первых сессий конгресса приспособить международную шкалу к требованиям их отечественной региональной геологии» Выделено мной — Е. Е.) [1973, с. 111]. Здесь нужно также отметить и то, что среди советских стратиграфов всегда было сильно развито чувство ответственности и в силу этого стремление следовать европейским стратиграфическим стандартам. В известной мере тому способствовали и наши стратиграфические авторитеты. В результате оказывалось, что новые факты, добытые советскими специалистами, своевременно не учитывались и лишь значительно позднее получали правильную интерпретацию, часто со стороны зарубежных специалистов [Klapper, Ziegler, Mashkova, 1978].

Отправные точки моих предложений по соотношению подразделений Общей геохимической (стратиграфической) шкалы связаны с этапностью и периодичностью в развитии дехенеллид, а в номенклатурном плане предложения базируются на решениях геологических конгрессов. Но при прочих равных условиях для силура и девона предпочтение отдается тем наименованиям, которые приняты в типовых их областях.

Следующим наиболее важным вопросом является вопрос о корреляции разрезов (схем расчленения) рассматриваемого стратиграфического интервала, т. е. силура и нижней половины девона.

Вопросы корреляции силурийских отложений

Надо сказать, что совершенствование стратиграфии силурийской системы в типовой ее местности протекало в благоприятных условиях. Уже на ранних стадиях изучения относящихся к ней отложений было обращено внимание на такие их характеристики, как остатки граптолитов. Изучение граптолитов в Великобритании в скором времени привело к созданию надежного инструмента — граптолитовой зональной шкалы. Последняя позволяла с большой детальностью как расчленять, так и коррелировать отложения, включающие эти окаменелости. Решение того или иного вопроса зависело лишь от находок самих граптолитов.

Британский силур характеризуют еще и такие особенности, как разнофациальность отложений с явным преобладанием граптолитовых фаций. Это в наивысшей степени

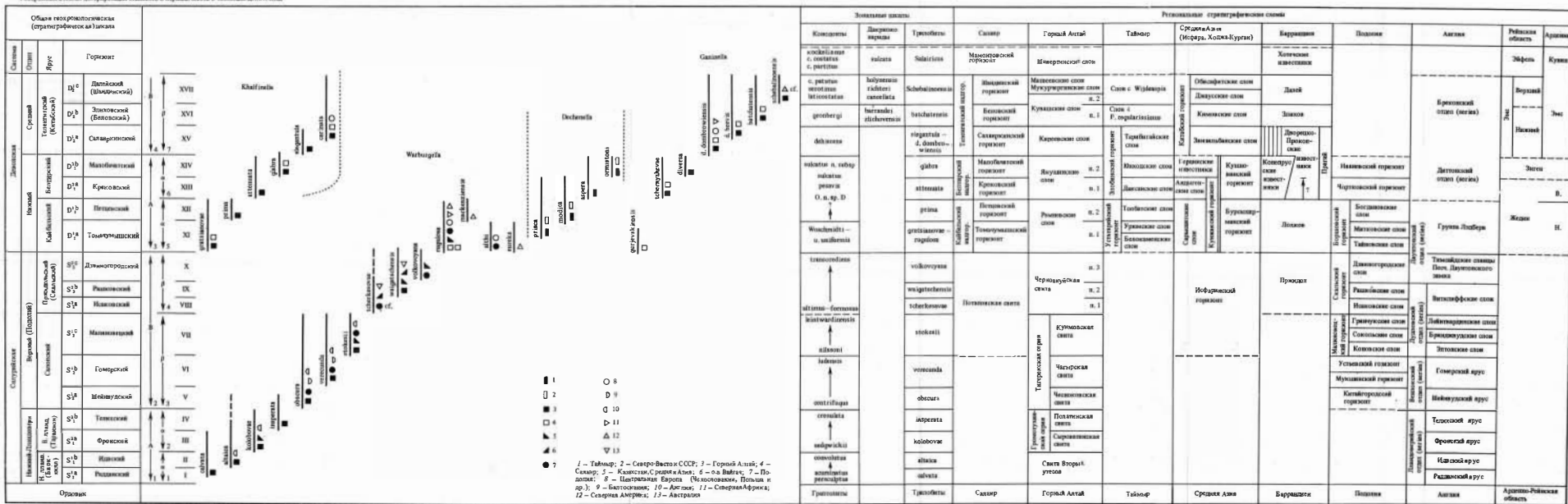


Таблица 3

Стадии совершенствования зональной шкалы по граптолитам

	Lapworth, 1880	Elles et Wood, 1913	Cocks et al., 1971	
Н. Лудлов	20. <i>M. Nilssoni</i> , Barr.	36. <i>M. leintwardinensis</i>	Leintwardinensis	Лудлов
		35. <i>M. tumescens</i>	tumescens incipiens	
Венлок	19. <i>M. testis</i> , Barr.	34. <i>M. scanicus</i>	scanicus	Венлок
	18. <i>C. Linnarssoni</i> , Lapw.	33. <i>M. Nilssoni</i>	nilssoni	
	17. <i>C. Murchisoni</i> , Carr.	32. <i>M. vulgaris</i>	ludensis	
		31. <i>C. Lundgreni</i>	lundgreni	
		30. <i>C. rigidus</i>	ellesae	
		29. <i>C. Linnarssoni</i>	linnarssoni	
		28. <i>C. symmetricus</i>	rigidus	
Тараннон	16. <i>C. Grayae</i> , Lapw.	27. <i>M. riccartonensis</i>	riccartonensis	Лландовери
	15. <i>M. exiguus</i> , Nich.	26. <i>C. Murchisoni</i>	murchisoni	
	14. <i>R. maximus</i> , Carr.	25. <i>M. crenulatus</i>	crenulata	
		24. <i>M. griestoniensis</i>	griestoniensis	
		23. <i>M. crispus</i>	crispus	
Лландовери	13. <i>M. spinigerus</i> , Nich.	22. <i>M. turricu- latus</i> — <i>maximus</i>	turriculatus maximus	Лландовери
	12. <i>M. gregarius</i> , Lapw.	21. <i>M. sedgwicki</i>	sedgwickii	
	11. <i>D. vesiculosus</i> , Nich.	20. <i>M. convo- lutus</i> — <i>cometa</i>	convolutus	
	10. <i>D. acuminatus</i> , Nichl	19. <i>M. gregarius</i> <i>argenteus triangul. fimbriat.</i>	gregarius argenteus magnus triang.	
		18. <i>M. cyphus</i>	cyphus acinaces	
		17. <i>M. modestus</i> — <i>O. vesiculosus</i>	vesiculosus — atavus	
		16. <i>Ceph. acuminatus</i>	acuminatus	
		persculptus		

обеспечивало возможность применять граптолитовую шкалу и в то же время параллельно разрабатывать расчленение по бентосным группам фауны.

К началу текущего столетия зональная шкала по граптолитам приобрела вполне современный вид (табл. 3). Последовательное применение ее на Британских островах обеспечило большие успехи в разработке для этой территории схемы расчленения силурийских отложений, которая по справедливости стала приниматься большинством специалистов мира за эталон, международный стандарт, хотя региональная ее ограниченность и специфичность палеонтологической основы ясно проявлялись. Считалось, что главное — корреляция, а то, что крупные подразделения, выделяемые на основе граптолитов и бентосных групп фауны, также не соответствуют друг другу — не так уж важно. Но именно эти противоречия служили основой разногласий, которые были в прошлом и имеются сейчас среди самих британских специалистов.

Устанавливая силурийскую систему, Р. Мурчисон [Murchison, 1835] различал нижний силур в объеме карадока и лландейло и верхний силур, включающий венлок и лудлов (Lexique stratigraphique, 1961, p. 230—231). Эти два крупные

Таблица 4

Расчленение и корреляции силура Европы по Ч. Лэпворту [Zapurth, 1879 b tabl.]

		Wales	West of England	Norway	Bohemia
Silurian System	Upper Division (Downtonian)	(c) Downton Sandstone, (b) Bone Beds, (a) Upper Ludlow		Sandstone	H. G. F.
	Middle Division (Salopian)	(d) Aymestry Limestone, (c) Lower Ludlow, (b) Wenlock Rocks, (a) Woolhope Beds.		8 7 6	Ee ²
	Lower Division (Valentian)	(c) Tarannon Shales, (b) Mayhill Sandstone, (a) Lower Llandovery.	(c) Purple Shale and (b) Pentamerus-Beds of Shropshire.	5b 5a	Ee ¹ and Colonies

подразделения в уточненных объемах, называемые Silurien [s. str.] и Ordovicien, в ходе обсуждения на первых геологических конгрессах рассматривались в качестве отделов [Reuevier, 1897]. Таковыми они формально оставались вплоть до 23 августа 1960 г., когда на заседании совета Геологического конгресса они были официально утверждены как самостоятельные геологические системы — ордовик и силур.

Следующей важной вехой в изучении британского силура были результаты работ Ч. Лэпворта [Lapworth, 1879a, b, 1880], который собственно впервые и предложил выделять его в качестве самостоятельной системы, четко указав границы этого подразделения: «Силурийская система: отложения, располагающиеся между основанием Old Red Sandstones и основанием нижнего лландовери» [Lapworth, 1879a, p. 14]. Заслуживает особого внимания высказывание этого автора о более дробных подразделениях силура: «Опять же те, кто чувствует, как полна сомнений попытка параллелизовать отдельные формации и небольшие ярусы нашего британского нижнего палеозоя с подобными же подразделениями других областей, будут с удовлетворением приветствовать введение таких удобных вспомогательных терминов, как нижний и верхний кембрий, и нижний, средний и верхний сулур, и в завершение этого списка нижний и верхний ордовик — терминов, легко и непосредственно применяемых и выражающих эпохи, которые, насколько позволяют нам судить наши теперешние знания, охватывают примерно равные периоды геологического времени» [Там же, с. 15]. В графическом виде представления Ч. Лэпворта показаны в табл. 4, которая является частью опубликованной им таблицы по корреляции силура Европы и Америки [Lapworth, 1979b]. Считаю нужным отметить, что эти представления действительного основателя силурийской системы следует учитывать при рассмотрении вопроса о выделении в силуре отделов и их номенклатуре.

После того, как на 21-й сессии Геологического конгресса силур был призван в качестве самостоятельной системы (а не отдела — согласно решению VIII сессии), подразделениям, которые в соответствии с решениями первых конгрессов должны были бы рассматриваться как ярусы, британские стратиграфы приписали ранг отделов (Series) и приступили к выделению ярусов, которые должны были заполнить в Общей стратиграфической шкале образовавшийся, по их мнению, вакуум. Произошла фактически подмена общего понятия «отдел» понятием «региональная серия», на что стратиграфическая общественность мира не обратила особого внимания, поскольку в литературе на английском языке оба эти понятия обозначаются одним термином «Series». В итоге на рубеже 50-х и 60-х годов были обнародованы предложения [Holland, Lawson, Walmsley, 1959, 1963] по расчленению лудлова, теперь уже отдела, на ярусы (табл. 5). Несколько позднее то же самое было сделано для лландовери [Cocks, Toghil, Ziegler, 1970] и для венлока [Bassett et al., 1975].

Сейчас можно только констатировать, что силурийская система не имеет официального утвержденного деления на отделы и более дробные подразделения, в то время как в типовой местности ее распространения такое деление имеется. Я не отношусь к лицам, которые склонны уже сейчас принимать британскую схему силура за международный стандарт, и рассматриваю ее здесь прежде всего как региональную схему (табл. 6), хотя она и приведена номенклатурно в категориях международной шкалы.

Таблица 5

Расчленение лудлова в его типовой местности [White, Lawson, 1978, tabl. I]

Murchison, 1834	Elles and Slater, 1906		Holland, Lawson and Walmsley, 1959, 1963		Graptolite zones
Upper Ludlow rock	Upper Ludlow Group	Upper Whitcliffe or Chonetes Flags	Upper Whitcliffe Beds	Whitcliffian Stage	
		Lower Whitcliffe or Rhynchonella Flags	Lower Whitcliffe Beds		bohemicus
Aymestry and Sedgeley limestone	Aymestry Group	Mocktree or Dayia Shales	Upper Leintwardine Beds	Leintwardinian Stage	leintwardinensis
			Lower Leintwardine Beds		
		Aymestry or Conchidium Limestone	Upper Bringewood Beds	Bringewoodian Stage	tumescens incipiens
			Lower Bringewood Beds		
Lower Ludlow rock	[Lower Ludlow rocks]		Upper Elton Beds	Eltonian Stage	
			Middle Elton Beds		scanicus
			Lower Elton Beds		nilssoni ?

В настоящее время нет особых проблем с корреляцией силурийских отложений, если имеются данные по граптолитам. Таких данных нет по верхней части разреза британского силура, поскольку этот интервал представлен неблагоприятными фациями. Но, используя имеющиеся сведения по бентосным группам фауны, все-таки удается провести надежную корреляцию и этой части разреза силура [Никифорова, Предтеченский, 1972; Елкин, 1974; Kaljo, 1978; и др.].

Важной для целей, поставленных в данной работе, является корреляция британского, подольского и алтайского разрезов силура. Материалы по этому вопросу приведены в целой серии статей и книг [Кульков, 1967; Силур Эстонии, 1970; Cocks et al., 1971; Опорный раздел силура и нижнего девона Подолии, 1972; Древнейшие дехенеллиды (трилобиты) и стратиграфия силура Горного Алтая, 1974; Bassett et al., 1975; и др.]. Они послужили основанием для корреляции, показанной в табл. 6 (см. вкл.) и подтверждаемой данными по варбургеллам, которые отражены в этой же таблице.

ВОПРОСЫ КОРРЕЛЯЦИИ НИЖНЕ- И СРЕДНЕДЕВОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ

До сих пор, вот уже более ста лет, особой остротой отличаются вопросы корреляции нижней половины девона, как ее представляют себе советские стратиграфы. Граница, разделяющая две равновеликие в биостратиграфическом отношении части девонской системы (нижнюю и верхнюю) в разрезах, расположенных на территории СССР, совпадает с рубежом, разделяющим в одних регионах конхидиелло-мегастрофиевую и лазуткиниевую фауны, а в других — конхидиелло-магастрофиевую и борнхардтино-стрингоцефаловую. Сейчас установлено [Weddige, 1977; Ким и др., 1978; Klapper, Ziegler, Mashkova, 1978; и др.], что граница в Эйфельских горах примерно соответствует основанию слоев Лаух типового разреза эйфельского яруса (в объеме, определенном в Веттельдорфском разрезе на серии конференций 1937 г.). Западноевропейскими стратиграфами она рассматривается в качестве границы нижнего и среднего девона, в то время как советские специалисты видят в ней границу между нижней и верхней частями (половинами) среднего девона («Эйфелем» и «живетом»). В этом суть расхождений в интерпретации ранга данной границы.

Сложности с межрегиональной корреляцией девонских отложений проистекали из того, что не было разработано подходящей достаточно дробной зональной шкалы

по группе организмов, расселение которой мало бы зависело от разного рода барьеров. И только в недавнее время явно наметился сдвиг в положительном направлении благодаря интенсивному изучению конодонтов, особенно полигнатусов и тентакулитов (дакриоконарид). Следует отметить большой вклад в это дело Г. Альбрти, Р. Боучека, К. Веддиге, Г. Клеппера. А. Лардо, Ф. Лютке, И. Хлупача, В. Циглера, а из советских специалистов — Т. В. Машковой, В. Л. Клишевича. Л. С. Апекиной, В. П. Логвиненко, В. А. Наседкиной и др. В результате этих работ сейчас мы имеем по конодонтам и дакриоконаридам вполне надежные шкалы для стратиграфического интервала, именуемого многими нашими специалистами как нижняя половина среднего девона (или эйфель s. l.), и в стадии уточнения находится конодонтовая шкала для более низкого уровня.

Граптолитовая шкала для девона не оправдала возлагавшихся на нее надежд. Во-первых, она по способу построения оказалась синтетической, составленной из зон, установленных в различных частях мира. Во-вторых, за ее основу в конце концов был принят разрез нижнего девона в Баррандиене, где послойных описаний конкретных разрезов до недавнего времени не проводились, а все сопоставления осуществлялись на уровне «фаций» (или «известняков»). Поэтому только сейчас начинают выявляться в отчетливой форме ошибки корреляций, проводимых на основе зональной шкалы по граптолитам [Егер, 1973; Когеп, 1973; Jaeger, 1979].

Центральным вопросом корреляций по граптолитам был вопрос о положении зоны *M. hegsunicus*. В Баррандиене, в стратогипическом разрезе для границы лохковского и пражского ярусов, эта зона составляет верхний лохков. Именно из этого исходили при определении ее места в нижнедевонских разрезах СССР [Ржонсницкая, 1976; Михайлова, 1978; Ржонсницкая, Елисеева, 1978]. В ряде местонахождений, в частности в Средней Азии, *M. hegsunicus* был встречен совместно с конепрускими брахиоподами и трилобитами (сай Шишкат, р. Исфара), которые со всей определенностью указывали на пражский возраст. Но эти факты при разработке региональных схем не были учтены.

Примерно такая же ситуация сложилась и в Северной Америке [Jackson, Lenz, Pedder 1978], где зона *M. hegsunicus* располагается на уровне фауны со *Spirigerina surgamarginalis*, которая в салаирском разрезе характеризует верхний подотдел нижнего девона [Алексеева и др., 1970; Елкин, 1968; и др.]. В конодонтовой последовательности зону *M. hegsunicus* цитированные авторы помещают на уровне зоны *resavis*, и все это рассматривается в качестве верхнего лохкова (табл. 7).

В одной из последних публикаций И. Хлупач [Chlupac, 1979] указывает зону *resavis* уже в составе пражского яруса, а зону *M. hegsunicus* по-прежнему оставляет в верхнем лохкове (табл. 8). Это может свидетельствовать лишь о том, что данный стратиграфический интервал в Баррандиене изучен еще не достаточно, для того чтобы можно было опираться на него при межрегиональных корреляциях. Соотношение зон *M. hegsunicus* и *P. resavis* в интерпретации Хлупача противоречит как североамериканскому материалу, так и материалу по азиатской части СССР. Здесь стоит упомянуть, что в разрезе по саю Шишкат И. А. Бардашев [1979] обнаружил конодонты зоны *resavis* в том же самом интервале, в котором ранее был установлен *M. hegsunicus*. А это может свидетельствовать о том, что соотношения рассматриваемых зон в Средней Азии такие же, как и на севере Канады. Если исходить из приведенных фактов и стать на точку зрения И. Хлупача о принадлежности зоны *resavis* к пражскому ярусу, то отсюда следует единственный вывод — нужно менять типовую границу лохковского и пражского ярусов в сторону ее понижения.

Знакомство в 1977 г. с разрезом девона Баррандиене во время экскурсии, организованной для участников 5-й сессии Международной подкомиссии по стратиграфии девона, убедило меня в том, что дело с использованием в СССР чешской ярусной шкалы обстоит не так просто. Хорошо распознаваемыми в наших разрезах могут быть нижние границы лохкова, далее и хотечских известняков. Что же касается основания злихова, то здесь ситуация сложнее, если иметь в виду корреляцию по бентосным группам фауны. Но и эта граница на основе данных по дакриоконаридам и конодонтам может быть распознана в наших разрезах с достаточной убедительностью [Ким, и др., 1978].

Иное положение с трассированием границы лохковского и пражского ярусов. Исходя из данных, приведенных выше, она в Баррандиене однозначно не определена. Если основываться только на ее стрототипе [A field trip guidebook, 1977], то она должна рас-

Таблица 7

Биостратиграфическое расчленение верхнего силура и нижней половины девона Северной Америки [Jackson, Lenz, Pedder, 1978, fig. 6].

Series	Stages		Standard Monograptid Graptolite Zones	Arctic Canada Graptolite Zones	Northern Cordillera Brachiopod Faunas	Northern Cordillera & Arctic Canada Coral - Conodont Associations	
DEVONIAN	?	DALE-JAN	No graptolites	No graptolites	?	serotinus associates	
		ZLIC-HOVI-AN	No graptolites	No graptolites	Carinata lowtherensis	aff. perbonus associates	
	EMSIAN	Sieberella - Nymphorhynchia pseudolivonica			dehiscens associates		
	LOWER	PRAGIAN	SIBIGENIAN	yukonensis	yukonensis thomasi	Davidsoniatrypa johnsoni	late sulcatus associates
				fanicus falcarius	fanicus ?		
		LOCHKOVIAN	GEDINNIAN	hercynicus	hercynicus	Spirigerina supramarginalis	pesavis associates
				praehercynicus	uniformis	Gypidula pelagica Warburgella rugulosa	post - hesperius, pre- pesavis assoc.
	SILURIAN	PRIDOLIAN	PRIDOLIAN	transgrediens	angustidens transgrediens	Cryptatrypa triangulata	post - index, pre- hesperius fauna
				perneri	bouceki		pos- bugensius, pre- transgrediens fauna
		lochkoviensis	chelmiensis	index associates			
UPPER	LUDLOVIAN	LUDLOVIAN	ultimus	bugensius			
			?	formosus leintwardinensis	Conchidium		
	fritschi linearis & chimaera & scanicus	nilssoni					
			nilssoni & colonus				

полагаться внутри стратиграфического интервала, именуемого на юге Западной Сибири [Елкин, 1968, 1973] и в Средней Азии [Ким и др., 1978] верхним подотделом нижнего девона (или пражским ярусом).

Сейчас не вызывает сомнений, что верхняя часть пражского яруса в разрезе типовой для него дворецко-прокопской фации включает в себя аналоги зинзильбанских слоев Средней Азии и салаиркинских слоев Салаира [Ким и др., 1978; Елкин и др., 1982]. Это служит другой причиной, препятствующей введению пражского и, следовательно, лоховского ярусов в Общую стратиграфическую шкалу применительно к расчленению карбонатных отложений нижнего девона СССР.

Вопросы расчленения и корреляции разрезов нижней половины девона на юге Западной Сибири мной совместно с соавторами детально рассматривались в серии публикаций [Елкин, 1963, 1964, 1966, 1967, 1968, 1973; Елкин, Грацианова, 1966а, б; Елкин, Грацианова, Дубатолова, 1967; Грацианова, Елкин, 1967; Гинцингер, Грацианова, Елкин 1973; и др.]. Особое внимание в них было уделено составлению несомненной последовательности слоев и пачек слоев в условиях блокового строения региона. В результате многолетних работ удалось установить такую последовательность слой за слоем от самых низов девона по эйфель включительно. По отдельным опорным участкам избежать небольших «зияний» в разрезах не удалось, но они не играли решающей роли. Тем не менее именно они в значительной степени определяли круг дискуссионных вопросов, которые порой в острой форме обсуждались в печати [Куль-

Т а б л и ц а 8

Зональноерасчленение нижнего и среднего девона Великобритании
[Chlupac, 1979, tabl. 1]

stupně	graptolitové zóny	goniatitové zóny	tentakulitové zóny	konodontové zóny
givet	—	Maenioceras terebratum Cab. crispiforme	Nowakia otomari	P. varcus
eifel	—	Pinacites jugleri	N. sulcata	T. kockelianus kockelianus T. kockelianus australis P. costatus costatus
dalej	—	Gyroceratites gracilis	N. holynensis N. richteri N. cancellata	P. costatus patulus P. serotinus P. laticostatus
zlichov	—	Anetoceras	N. elegans N. barrandei N. praecursor N. zlichovensis	P. gronbergi P. dehiscens
prag	M. yukonensis M. fanaticua M. falcarius		Guerichina strangulata N. acuaria	Sp. sulcatus Ped. pesavis ?
lochkov	M. hercynicus M. praehercynicus M. uniformis		Par. intermedia Par. bohémica	? Icr. woschmidti

ков, 1963, 1978; Асташкина, 1967, 1968; Халфин, Миронова, и др., 1968; Степанов, Миронова и др., 1972; Миронова, 1974; Краснов, Ратанов и др., 1975; и др.] и на многих стратиграфических совещаниях. Нашими оппонентами были Л. Л. Халфин, опубликовавший первую крупную монографию по девону Горного Алтая [Халфин, 1948], и ряд его учеников, а также группа последователей.

Для согласования спорных вопросов стратиграфии девона в 1974 г. была проведена геологическая экскурсия на Алтай, в который приняли участие специалисты, работающие в различных организациях Новосибирска, Томска, Алма-Аты и Ленинграда. В целом экскурсия была очень полезной, так как удалось снять серию вопросов, которые, как оказалось, были простым недоразумением. В результате фактически была признана правильной составленная нами последовательность слоев, что нашло отражение в специальном протоколе, подписанном всеми участниками экскурсии.

В этот же период на территории, которая включала и участки, принятые нами за опорные при разработке стратиграфической схемы девона Алтая [Грицианова, 1967; Елкин, 1968], Западно-Сибирским геологическим управлением проводилась крупномасштабная геологическая съемка. В ходе ее были подтверждены [Подрядчиков, Мамлин, 1979] наши основные выводы, касающиеся как самой схемы расчленения, так и ее корреляции со схемой стратиграфии девона Северо-Восточного Салаира, которая по праву считается наиболее обоснованной из сибирских схем.

Ведущую роль в разработке схемы расчленения и корреляции девонских отложений,

Таблица 9

Стратиграфическое распространение рогов в нижнем и среднем девале на Салаире и в Горном Алтае

<p>Виды Распространение:</p> <p>— на Салаире - - - на Алтае · · · · · нет находок</p>	Биостратиграфические подразделения		Ремневские		Якутинские		Киреевские		Теленгитский		Мамонтовский
	Горный Алтай	Слои									
	Салаир	Горизонт	Кайбальский		Белтирский		Салаиркинский		Беловский		
			Сухая свита	Томьчумьшский	Пещевский	Крековский	Малобачатский	Беловский	Инданский		
1		2	3	4	5	6	7	8	9		
<p><i>Phalactis subcyathophylloides</i> Zhelt.</p> <p><i>Salaiophyllum angustum</i> (Zhelt.)</p> <p><i>S. khalfini</i> Tcherepn.</p> <p><i>Zelophyllum subdendroideum</i> Zhelt.</p> <p><i>Neomphyma originata</i> Soshk.</p> <p><i>N. karpinskiensis</i> Schuruyg.</p> <p><i>Stortophyllum subcruciatum</i> Zhelt.</p> <p><i>Chalcidophyllum originale</i> Tcherepn.</p> <p><i>Semaiophyllum magnus</i> Tcherepn.</p> <p><i>Pilophyllum crassiseptatum</i> Zhelt.</p> <p><i>P. insolutus</i> Zhelt.</p> <p><i>Spongophylloides perfecta</i> Dyb.</p> <p><i>Sp. dubroviensis</i> (Zhelt.)</p> <p><i>Tryplasma karcevi</i> Bulv.</p> <p><i>Tr. tomchumyshensis</i> Zhelt.</p> <p><i>Spongophylloides grandiseptatum</i> Zhelt.</p> <p><i>Fasciphyllum salairicum</i> Ivania</p> <p><i>Rhizophyllum gervillei</i> (Bayle)</p> <p><i>Pseudomicroplasma salairica</i> (Peetz)</p> <p><i>Tryplasma aequabilis</i> (Lonsd.)</p> <p><i>Pseudomicroplasma colonialis</i> Zhelt.</p> <p><i>Zelolasma gemmiforme</i> Ether.</p> <p><i>Dendrostella columnaris</i> (Zhelt.)</p> <p><i>Spongophyllum originalis</i> Zhm.</p> <p><i>Sp. tomense</i> Zhm.</p> <p><i>Tryplasma altaica</i> (Dyb.)</p> <p><i>Cystiphyllloides nesterowskii</i> (Peetz.)</p> <p><i>Lyrielasma denticulata</i> Zhelt.</p> <p><i>Diplochone krekovensis</i> Zhelt.</p> <p><i>Zonophyllum breviculum</i> Zhelt.</p>											

Т а б л и ц а 9 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Aulophyllum gurjevskiensis Zhelt.			—					
Pseudomicroplasma subsiluriensis Bulv.			—					
Neomphyma sp. nov.			—					
Grypophyllum ex gr. stritatum Soshk.			—					
Rhizophyllum enorme Ether.			—					
Lyrielasma fasciculum (Zhm.)			—					
Astrictophyllum massivum (Soshk.)			—					
Taimyrophyllum gracilis Zhelt.			—					
Iowaphyllum prantli Zhelt.			—					
Syringaxon salairis ca Zhelt.			—					
Pseudochonophyllum pseudoheliantoides (Sch.)			—					
Gurjevskiella cylindrica Zhelt.			—					
Loyolophyllum brevisseptatum Bulv.			—					
Martinophyllum grandum Tcherepn.			—					
Tabulophyllum primitivum Zhelt.			—					
Acanthophyllum breviforme Zhelt.			—					
Keriophylloides grandum Tcherepn.			—					
K. virgatum Tcherepn.			—					
Hexagonaria cerebrata Tcherepn.			—					
Fasciphyllum gorskii (Bulv.)			—					
F. massivum Bulv.			—					
Lyrielasma crassiseptata Tcherepn.			—					
Australophyllum indigense Tcherepn.			—					
Pseudochonophyllum massivum Zhelt.			—					
Iowaphyllum eifeliensis Zhelt.			—					
Keriophylloides virgatum Tcherepn.			—					
Bethaniphyllum soeticum (Schlüter)			—					
Tryplasma devoniana Soshk.			—					
Cystiphyllodes kuznetskiensis (Bulv.)			—					
Zonophyllum caducum Wdkd.			—					
Pseudozonophyllum latum Soshk.			—					
Ps. wedekindi Bulv.			—					
Fasciphyllum urens (Zhm.)			—					
F. submassivum Bulv.			—					
Lyrielasma cylindricum Soshk.			—					
Dendrostella massivum Zhelt.			—					
Mycophyllum eifeliensis Zhelt.			—					
Ceriocysta magnifica Sp. et Krav.			—					
Grypophyllum venustum Tcherepn.			—					
Lyrielasma magna Tcherepn.			—					
Taimyrophyllum carinatum Bulv.			—					
Xistriphyllum devonicum Bulv.			—					
Neocervularia subcerioidum Zhelt.			—					
Pseudoacervularia asiatica Ivania			—					

Т а б л и ц а 9 (о к о н ч а н и е)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Calceola sandalina</i> Lam.								
<i>Charactophyllum shandiense</i> (Zhelt.)								
<i>Tabulophyllum schlüteri</i> (Peetz)								
<i>T. chernyshevi</i> Bulv.								
<i>Cystiphyloides mirabile</i> Wdkd.								
<i>Pseudomicroplasma tchumyshensis</i> Bulv.								
<i>Ps. schandiensis</i> Bulv.								
<i>Thamnophyllum rzonnickajae</i> Bulv.								
<i>Th. tabulatum</i> Bulv.								
<i>Cystiphyloides corneolum</i> Wdkd.								
<i>Heliophyllum halli</i> E. et H.								
<i>Lyrielasma orientale</i> Soshk.								
<i>Grypophyllum gracile</i> Wdkd.								
<i>Digonophyllum magnum</i> Zhelt.								
<i>Pseudozonophyllum versiforme</i> M.								
<i>Arcophyllum septatum</i> Mark.								
<i>Neostriphophyllum mamontovensis</i> Zhelt.								
<i>Neospongophyllum variabile</i> Wdkd.								
<i>N. crassiforme</i> Wdkd.								
<i>Grypophyllum gurjevskiensis</i> Zhelt.								

распространенных на Салаире и окраинах Кузнецкого бассейна, играет М. А. Ржонническая [1952, 1964, 1968, 1975]. Большой вклад в дело изучения морского девона Салаира в течение последнего двадцатилетия внесли работники ЗСГУ [Харин, 1958, 1960; Желтоногова, 1973; и др.], Томского университета и Политехнического института [Иванья, 1958; Кульков, 1960; Ананьев, 1971], СНИИГГиМСа [Миринова, 1962, 1974].

На Северо-Восточном Салаире мной изучался разрез нижнего и среднего девона (по эйфель включительно) в разные годы совместно с разными лицами — Р. Т. Грациановой, В. Н. Дубатовым, Ю. А. Дубатовой, В. А. Желтоноговой и Н. П. Кульковым. В результате этих исследований был собран и обработан большой фактический материал и проведено уточнение стратиграфической привязки многих накопленных к тому времени данных путем личных контактов с соответствующими специалистами. Эти материалы легли в основу путеводителя [Елкин, 1964] к геологической экскурсии для участников Межведомственного совещания по унификации стратиграфических схем палеозоя Средней Сибири (Новосибирск, 1964 г.). В полном объеме они были опубликованы отдельной книгой [Елкин, 1968], содержащей обоснование расчленения, изображенного на табл. 6 в колонках «Салаир» и «Алтай», с тем отличием, что в книге надгоризонты нижнего девона именовались подотделами, а нижняя половина среднего девона — эйфелем (s. l.). В отношении мамонтовских слоев (горизонта) я еще тогда (в 1966 г.) принял раннюю точку зрения М. А. Ржоннической [1952], поместив их в состав живета.

В порядке подготовки к 6-й сессии Международной подкомиссии по стратиграфии девона, состоявшейся в СССР, мной совместно с Р. Т. Грациановой и В. А. Желтоноговой была проведена новая ревизия материалов по трилобитам, брахиоподам и ругозам нижнего и среднего девона Северо-Восточного Салаира, а совместно с А. И. Кимом — материалов по разрезу, который готовился к демонстрации участникам международной экскурсии в Зеравшанском хребте. В итоге в соавторстве с названными лицами был подготовлен, а потом и прочитан во время заседаний сессии (Самарканд, 1978 г.) доклад [Елкин др., 1982], в котором учтены материалы, полученные мной и Р. Т. Грациановой во время экскурсии по разрезу девона Баррандиена в 1977 г., и материалы, нашедшие отражение в Путеводителе к среднеазиатской экскурсии [Ким и др., 1978].

Таблица 10

Стратиграфическое распространение брахиопод в нижнем и среднем девоне на Салаире и в Горном Алтае

<p>Виды Распространение:</p> <p>— на Салаире - - - на Алтае · · · · · нет находок</p>	Бластотриграфические подразделения		Ремневские		Якуштинские		Киреевские		Теленгитский		Швертинские
	Салаир	Горный Алтай	Кайбальский		Белгирский		Теленгитский		Теленгитский		Мамонтовский
			Слой	Надгоризонт	Кайбальский	Белгирский	Теленгитский	Теленгитский			
	Горизонт	Горизонт	Сухая свита	Томьчумьшский	Петлевский	Крековский	Малобачатский	Салаирский	Беловский	Шацкинский	Мамонтовский
1	2	3	4	5	6	7	8	9			
<i>Gypidula (Plicogypa) kayseri</i> (Peetz)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Spinatrypa turgida</i> Grats.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Spirigerina (Neospirigerina) eximia</i> Grats.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Linguopugnoides remissus</i> Grats.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Isorthis inostranzewi</i> (Peetz)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Mesodouvillina costatula</i> (Barr.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Aldanispirifer kulkovi</i> (Grats.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Iridistropia praeumbracula</i> (Kozl.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Strophochonetes mediocostalis</i> (Kozl.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gypidula proceruliformis</i> Kulk.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lanceomyonia borealiformis</i> (Siemir.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Remnevitoechia pseudogurjevskensis</i> Grats.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Atrypa lazutkini lazutkini</i> Aleks.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Protathyris sibirica</i> Zintch.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Protathyris praecursor</i> Kozl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Mesodouvillina subinterstrialis subinterstrialis</i> (Kozl.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Howellella laeviplicata</i> (Kozl.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nucleospira ambigua</i> Zintch.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Garinatina salairisca</i> (Peetz.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gypidula optata batschatica</i> Ržon.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Spirigerina (Spirigerina) supramarginalis sibirica</i> (Ržon.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Atrypopsis (Rhynchatrypa) pseudothetis</i> Ržon.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tenuiatrypa subsalairica</i> Ržon.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cymostphia stepharni</i> (Barr.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Atrypa lazutkini batschatensis</i> Ržon.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ucinulus krekovensis</i> Ržon.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Spinatrypa (Spinatrypa) margaritoides</i> Ržon.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Punctspinatrypa rejensis semiorbioides</i> (Laz. in Ržon.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Т а б л и ц а 10 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Carinatina comatiformis RŽon.								
Carinatina minuta comatoida Aleks. et Kulk.								
Carinatina praesignifera RŽon.								
Punctatrypa granulifera minor RŽon.								
Spirigerina (Neospirigerina) marginaloides (Nal.)								
Cymostrophia alfa Kulk.								
Nymphorhynchia nympa (Barr.)								
Atrypa krekovensis RŽon.								
Clorindinella alaica (Nikif.)								
Areostrophila (Areostrophia) distorta (Barr.)								
Carinatina arismaspa (Eichw.)								
Leptaenopyxis bouei (Barr.)								
Clorinda carnica (Gort.)								
Gypidula integra (Barr.)								
Nikiforovaena unicostata (Kulk.)								
Gypidulina (?) karatschumyschensis Kulk.								
Carinatina comata (Barr.)								
Carinatinella concentrica Grats.								
Hipparionyx major altaicus Grats.								
Rugoleptaena zinkenii (Roem.)								
Kozlowskiellina kamyschensis Grats.								
Kozlowskiellina pyramidaliformis (Kulk.)								
Uralospirifer peetzi (Rzon.)								
Rugoleptaena macrorugosa Grats.								
Leptagonia goldfussiana (Barr.)								
Parachonetes verneuli (Barr.)								
Anoplia ganinensis (Grats.)								
Glorindina vijaica kuzbassica Kulk.								
Gypidula (Plicogypa) verae RŽon.								
Ivdelinia procerula (Barr.)								
Gypidulina rara (Nikif. in Khod.)								
Latonotoechiba latona (Barr.)								
Nymphorhynchia pseudolivonica (Barr.)								
Uncinulus gurjevskiensis Kulk.								
Glossinulus (Glossinotoechia) geniculata (Khalf.)								
Linguopugnoides striata (Khod.)								
Septalaria matercula (Baarr.)								
Karpinskia conjugula Tschern.								
Spirigerina (Neospirigerina) ossa (Nal.)								
Eospirifer (Havličekia) secans (Barr.)								
Plectospira membranifera (Barr.)								
Rensselaerina (?) breviplicata Grats.								
Cymostrophia yolkinii Grats.								
Clorinda acutisella Kulk.								

Таблица 10 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Clorinda asiatica Ržon.				—				
Spinatrypa (Isospinatrypa) semiorbis (Barr.)				—				
Spinatrypa (Spinatrypina) malobatschatica Ržon.				—				
Sphaerirhynchia vijaica (Khod.)				—				
Linguopugnoides praecox (Barr.)				—				
Rotundostrophia magna (Khalf.)					—	—	—	
Strophonella pateloides Havl.					—	—	—	
Rotundostrophia trapezoidalis Grats.					—	—		
Parapholidostrophia zintchenkoi Grats.					—	—		
Devonochonetes zeravschonicus Grats.					—	—		
Paraspirifer gurjevskiensis Ržon.					—	—		
Gypidula (Plicogypa) pseudoacutolobata Ržon.					—	—		
Atrypa verneuilliana markovskii Ržon.					—	—		
Spinatrypa (Spinatrypa) bashatica Aleks.					—	—		
Strophochonetes salairicum Ržon.					—	—		
Eoproductella salairica Ržon.					—	—		
Spinatrypa (Isospinatrypa) subspinosa Laz. in Ržon.						—	—	—
Carinatina signifera (Schnur)						—	—	—
Punctatrypa sibirica Ržon.						—	—	—
Cymostrophia (?) patersoni (Hall)						—	—	—
Productella subaculeata (Murch.)						—	—	—
Nalivkinaria lacunata Ržon.						—	—	—
Hypothyridina (?) batschatensis Ržon.						—	—	—
Zdimir pseudobaschkiricus sidiricus (Ržo.)						—	—	—
Douvillina grandicula Grats.						—	—	—
Leviconchidiella mirabilis Ržon.						—	—	—
Ivdelinia (Ivdelinia) intima (Khod.)						—	—	—
Carinatina (?) eudokiae Laz.						—	—	—
Eospirifer (Havličekia) pseudosecans Kulk.						—	—	—
Uncinulus praecadens praecedens Kulk.						—	—	—
Gypidula (Plicogypa) minuta Ržon.						—	—	—
Nymphorhynchia bischofioides Ržon.						—	—	—
Sieberella bascuscanica Ržon.						—	—	—
Leviconchidella vagranica (Khod.)						—	—	—
Indelinia (Ivdelinia) totaensis (Khod.)						—	—	—
Ivdelinia (Ivdelinia) moldavanžewi Andr.						—	—	—
Punctatrypa munieri triangularis (Khod.)						—	—	—
Atryparia sp.						—	—	—
Carinatina plana (Kayser)						—	—	—
Vagrana (Mimatrypa) insquamosa (Schnur)						—	—	—
Pseudouncinulus mamontovensis Ržon.						—	—	—
Salairotoechia rossica Ržon.						—	—	—
Eoschuchertella popovi Grats.						—	—	—

Таблица 10 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Ivdelinia (Ivdelinia) scutolobata</i> (Sand.)							----	
<i>Elythina salairica</i> Ržon.							----	
<i>Emanuella subumbona</i> (Hall)							----	
<i>Atryparia yavorskii</i> (Ržon.)							----	
<i>Desquamatia (Varyatrypa) zonata</i> (Schur)							----	
<i>Leptodontella zmeinogorskiana</i> (Peetz in Budl.)							----	
<i>Leptodontella planuscula</i> (Khalf.)							----	
<i>Mesodouvillina birmanica</i> (Reed)							----	
<i>Leptodontella acuta</i> Khalf.							----	
<i>Spinatrypa (Invertrypa) sp.</i>							----	
<i>Totia intermediafera</i> (Khod.)							----	
<i>Totia schandiensis</i> (Ržon.)							----	
<i>Urella asiatica</i> Ržon.							----	
<i>Desquamatia (Desyatrypa) sp.</i>							----	
<i>Spinatrypa aspera</i> (Schloth.)							----	
<i>Leptagonia sinuata</i> (Ržon.)							----	
<i>Productella mesodevonica</i> (Nal.)							----	
<i>Uncinulus angularis pentagoniformis</i> (Ržon.)							----	
<i>Lazutkinia mamontovensis</i> (Laz.)							----	
<i>Uncinulus parallelepipedus</i> (Bronn)							----	
<i>Retzia salairica</i> Peetz							----	
<i>Plectospira ferita</i> (Buch)							----	
<i>Pesterevatrypa malosalairica</i> Ržon.							----	
<i>Desquamatia (Variatrypa) elegantula</i> (Ržon.)							----	
<i>Desquamatia (Variatrypa) pesterevskensis</i> (Ržon.)							----	
<i>Atryparia dispersa</i> (Struve)							----	
<i>Vagrana (Minatrypa) flabellata kuznetskiensis</i> Ržon. et Miz.							----	
<i>Gypidula (Plicogypa ?) urensis</i> Ržon.							----	
<i>Ivdelinia (Ivdelinia) mesopicata</i> Ržon.							----	
<i>Gypidulina (?) rariformis</i> Ržon.							----	

Анализ всех сведенных материалов показал, что по-прежнему не нашлось никакого обоснования для корреляции наших разрезов с разрезами жедин-нижнеэмского стратиграфического уровня Арденно-Рейнской области и тем более с разрезами девона Великобритании. В то же время наметилась четкая корреляция типовых выходов верхнего эмса и далее с обисафитскими и джаусскими слоями Зеравшанского разреза Средней Азии, с одной стороны, и шандинским горизонтом Салаира (и его аналогами на Алтае) — с другой (см. табл. 6). Тем самым были получены дополнительные доказательства для корреляции мамонтовского горизонта Салаира и шивертинских слоев Горного Алтая с эйфелем в том объеме, каким он был определен в Веттельдорфском разрезе на международных конференциях 1937 г. Наметившаяся корреляция, отсутствие данных для корреляции с нижними частями разрезов девона Арденно-Рейнской области, а также неупорядоченность корреляции пражско-лохковского интервала стратиграфического разреза в Баррандиене вынудили нас искать решение вопроса о наименовании подразделений ярусного ранга во введении новых названий. Так было принято решение о выделении кайбальского, белтирского и теленгитского надгоризонтов (региоярусов), которое было обосновано таблицами распространения трилобитов, брахиопод и ругоз (табл. 9—11). В итоге можно

Таблица 11

Стратиграфическое распространение трилобитов в нижнем и среднем девоне на Салаире и в Горном Алтае

Виды Распространение : — на Салаире - - - на Алтае ····· нет находок	Биостратиграфические подразделения		Горный Алтай		Ремневские	Якушинские	Киревские	Кувашские		Шивертинские
	Салаир	Горизонт	Надгоризонт	Слои				Пачка 1	Пачка 2	
					Кайбальский	Белтирский	Телентитский			
	Горизонт	Сухая свята	Томьчумьшский	Петцевский	Крековский	Малобачагский	Салаирский	Беловский	Шандинский	Мамонтовский
1	2	3	4	5	6	7	8	9		
Warburgella rugulosa (Alth) Ganinella gurjevskiensis Yolk. Spiniscutellum umbelliferum (Beyr.) Lacunoporaspis antiqua Yolk. Khalfinella gratsianovae Yolk. Khalfinella prima Yolk. Pfiibylia inaequicostata (Barr.) Proetus bohemicus H. et C. Weberopeltis aculeatus (Web.) Khalfinella attenuata Yolk. Ganinella tchernyshevae Yolk. Ganinella diversa Yolk. Khalfinella glabra Yolk. Astycoryphe gracilis (Barr.) Wolayella maura G. Alberti Wolayella wolayae Erben Alberticoryphe stirps G. Alberti Denemarkia frontalis (H. et C.) Paralejurus brongniarti (Barr.) Kolihapeltis brevifrons (Barr.) Terranovia radugini (Web.) Crotalocephalus gibbus Beyr. Lacunoporaspis cont. contermina Yolk. Lacunoporaspis cont. convexa Yolk. Khalfinella elegantula Yolk. Khalfinella carinata Yolk. Ganinella dombr. dombrowiensis (Sobolev) Ganinella dombr. brevis Yolk. Praedechenella kuznetskiensis (N. Tchern.) Praedechenella liniclivosa (Z. Max.)										

Таблица 11 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Orbitoproetus orbitatus</i> (Barr.)						—		
<i>Altaepeltis bublitchenkoi</i> (Z. Max.)						—		
<i>Scabriscutellum sibiricum</i> (Tschern.)						—		
<i>Isoprusia laportei</i> (H. et C.)						—		
<i>Basidechenella altaica</i> Yolk.						—	---	
<i>Basidechenella kuvaschensis</i> Yolk.						—	---	
<i>Ganinella batchatensis</i> (N. Tchern.)						—	---	
<i>Ganinella schebalinoensis</i> Yolk.						—	---	
<i>Lacunoporaspis pulchella</i> (Khalf.)						—	---	
<i>Schizoproetus salairicus</i> (N. Tchern.)								—
<i>Gerastos peetzi</i> (N. Tchern.)								—
<i>Proetus lazutkini</i> N. Tchern.								—
<i>Astycoryphe senckenbergiana</i> R. et E. Richter								—

констатировать, что салаиро-алтайские разрезы на основании бентосных групп фауны и отчасти конодонтов [Тимофеева, 1978] достаточно надежно коррелируются с соответствующими разрезами в Средней Азии, а последние на основании зональных шкал по конодонтам и дакрионоридам [Ким и др., 1978] — с разрезами Центральной Европы (Баррандиен, Эйфельские горы). Это и составляет стратиграфическую основу для геохронологической интерпретации этапности и периодичности в эволюции дехенеллид. Обоснование сопоставления схем расчленения нижнего девона Салаира и Таймыра также ранее уже приводилось в ряде публикаций [Елкин и др., 1968; Черксова и др., 1968].

СООТНОШЕНИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЙ СИЛУРА И РАННЕЙ ПОЛОВИНЫ ДЕВОНА В ОБЩЕЙ ГЕОХРОНОЛОГИЧЕСКОЙ ШКАЛЕ

В предыдущих разделах настоящей главы было показано, что, используя современный арсенал биостратиграфических методов, и прежде всего зональный метод, можно вполне надежно провести корреляцию важнейших разрезов интересующего нас возрастного интервала. Заметную роль при этом для расчленения и корреляции девонских отложений на юге Западной Сибири играла зональная шкала по трилобитам [Елкин и др., 1982]. Она отличается от другой подобной шкалы [Максимова, 1978a] своей филогенетической основой. Для корреляции силурийских отложений такая роль отводится предлагаемой здесь зональной шкале на основе последовательности видов рода *Wagburgella* (см. табл. 6). Все зоны по трилобитам выделяются по единому принципу и представляют собой филозоны. Важной особенностью зональной шкалы по трилобитам является то, что она составлена на основе перекрывающих друг друга филогенетических последовательностей видов, причем две из них (варбургелловая и халфинелловая) близкородственные и по существу представляют собой единую линию развития одного и того же исходного морфотипа (архетипа).

Переходя к характеристике предлагаемого варианта Общей геохронологической шкалы, хочу напомнить, что я исхожу из следующих положений.

1. Общая геохронологическая (стратиграфическая) шкала согласно решениям II, VIII и XXI сессий геологических конгрессов может считаться согласованной в международном масштабе только до уровня систем (имеются в виду силурийская и девонская системы).

2. В составе силурийской и девонской систем, исходя из прошлого опыта, приобретенного уже в ходе выделения геологических систем, и в соответствии с рекомендациями VIII сессии Геологического конгресса, подтвержденными последующим опытом, намечается соответственно два и три отдела. Все предложения в выделении большего числа отделов в составе силура и девона нуждаются в специальном обосновании.

3. При прочих равных условиях наименования дробных подразделений системы в типовой ее местности имеют приоритет над всеми другими названиями подразделений иных регионов, какими бы преимуществами эти подразделения не обладали. Такое правило полностью согласуется с методом совершенствования Общей геохронологической шкалы путем определения границ, а не самих ее подразделений в целом.

Этап низшего (первого) порядка в эволюции дехенеллид соответствует трилобитовой зоне (филозоне, которая может интерпретироваться и как истинная хронозона). В типовой местности силура этим элементарным этапам соответствуют ярусы современной британской шкалы [Cocks et al., 1971; Bessett et al., 1975] — раданский, идвский, фронский, телихский, шейнвудский и гомерский. В соответствии с правилами, сформулированными выше в пункте 3, они и помещены в предлагаемый вариант Общей геохронологической шкалы (см. табл. 6).

Среди подразделений более высокого британского силура, если исходить из приведенной корреляции (см. табл. 6), нет подходящих названий для именовании интервалов разреза, которые соответствовали бы элементарным этапам в развитии дехенеллид. Так называемые ярусы лудловской серии являются в большинстве своем более дробными подразделениями (см. табл. 6). Это чувствуют и сами британские стратиграфы. Исходя из того, что на первой Полевой сессии Международной подкомиссии по стратиграфии силура (Кардифф, 1979 г.) им удалось убедить присутствующих специалистов в необходимости принятия лландовери, венлока, лудлова и плюс постлудлова (пржидол, скала, даунтон) в качестве четырех отделов силура, они на этой сессии внесли предложение о необходимости выделения в лудловском отделе таких же ярусов, как и в лландоверийском и венлокском отделах. Это предложение участниками сессии было одобрено, и в ее решения внесен был пункт, в котором сформулирована просьба к британским стратиграфам сделать это как можно быстрее. При этом было отмечено, что лудловский отдел (Series) может быть подразделен на два яруса с границей между ними в основании лейтвардайнских слоев. Следовательно, дело оставалось фактически за подбором подходящих названий для этих подразделений (ярусов). Интервал разреза, охватываемый слоями Элтон и Бринджвуд, предлагается впредь именовать горстийским ярусом (от названия фермы Gorsty, расположенной близ г. Лудлова), а интервал, охватываемый слоями Лейтвардайн и Зитклифф — ладфордским ярусом (от названия парка Ludford, расположенного к югу от г. Лудлова). Эти предложения [Holland, 1980; Holland et al., 1980] были одобрены и Международной стратиграфической комиссией [Martinson, Bassett, Holland, 1981].

Сопоставляя приведенные предложения британских специалистов с этапностью по дехенеллидам, я не вижу особых перспектив для введения в Общую геохронологическую шкалу предлагаемых ими новых ярусов. Граница по основанию слоев Лейтвардайн удобна лишь для Великобритании, поскольку она является последним рубежом, фиксируемым на Британских островах по граптолитам. Если же рассматривать ее как границу для глобального использования, то она не отвечает даже критерию «удобства, практичности, широкого опознания», поскольку трассировать ее глобально очень трудно, в том числе и по граптолитам. По бентосным группам фауны она вряд ли вообще может быть опознана вне Великобритании.

С позиций этапности в развитии дехенеллид (варбургелл) в поственлокской части силура ярусам венлока и лландовери аналогичны малиновецкий горизонт и исаковские, рашковские и дзвиногородские слои скальского горизонта Подолии (см. табл. 6). Таким образом, для силура шкалу ярусов (=горизонтов) можно составить по двум регионам — Британским островам и Подолии. Именно составит терминологически, а не собрать из региональных подразделений, поскольку границы этих подразделений для глобального применения в будущем предстоит еще согласовать. Такой вид Общей шкалы в ранге горизонтов (ярусов) привлекателен еще тем, что в Подолии достаточно четко фиксируется граница силура/девона как по ее виду-индексу *M. unifotmis*, так и по видам-маркерам этой границы [Опорный разрез силура и девона Подолии, 1972; Evolution and morphology of Trilobita, Trilobitodea and Merostomate, 1977; Елкин, 1976] — *W. rugulosa* и *I. woschmudti*.

С выделением подразделений аналогичного ранга для ранней половины девона дело обстоит значительно сложнее. В Арденно-Рейнской области подходящих названий вообще не имеется, а в Баррандиене с полной уверенностью можно было бы принять только далее, поскольку корреляция злихова, а также более низких по своему стратиграфическому положению подразделений характеризуется известной дискуссионностью. Поэтому последовательность горизонтов, которая установлена на Салаире, предлага-

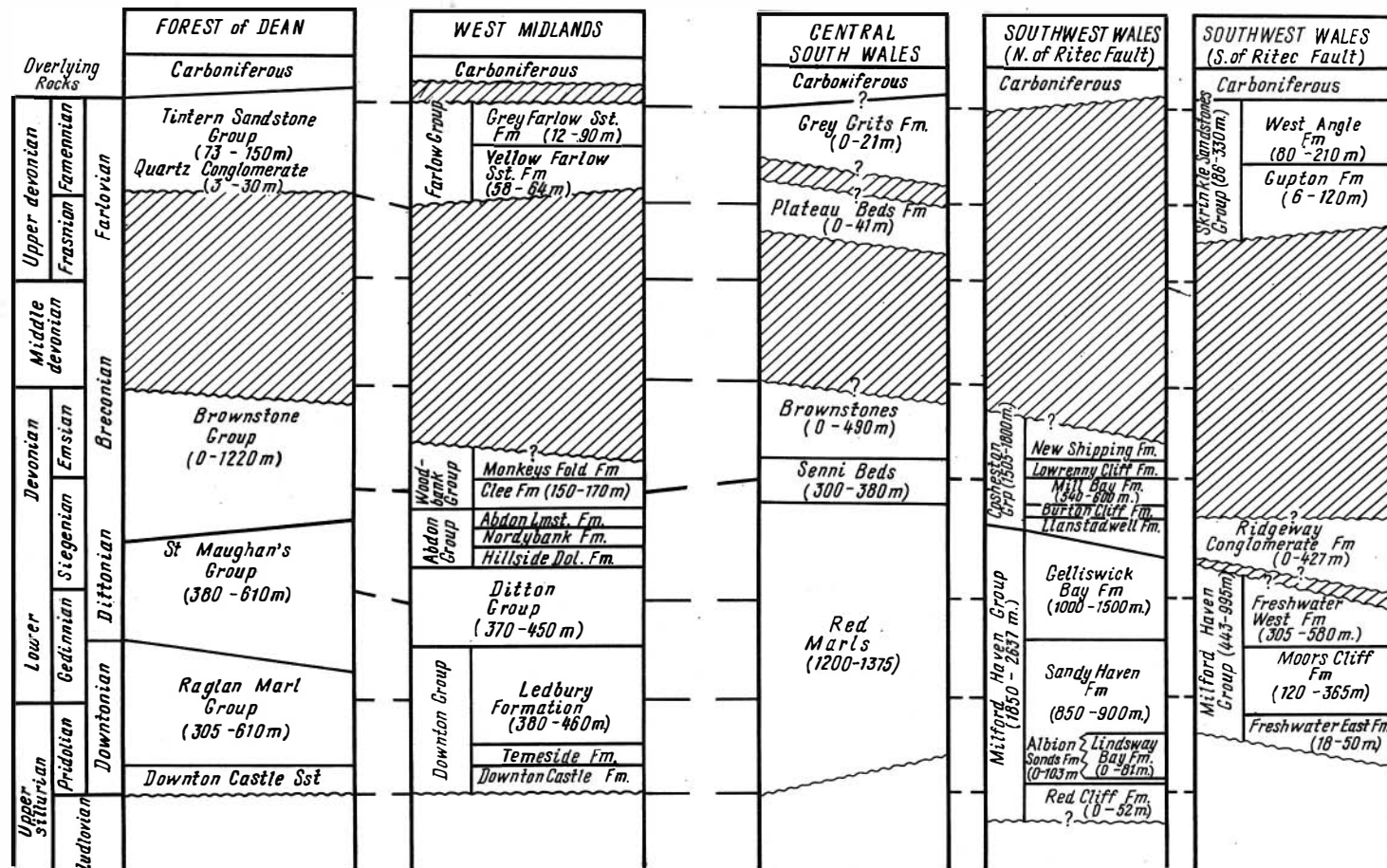


Рис. 13. Расчленение и корреляция красноцветных фаций девона Великобритании [Williams, 1978, fig. 31: Путеводитель геологической экскурсии симпозиума по девонской системе. Бристоль, 1978 г.]

ется принять за основу для обособления подразделений Общей шкалы в ранге горизонтов (ярусов). Это — уникальная последовательность подразделений в нижней половине девона, которая в наибольшей степени отвечает требованиям, предъявляемым к подразделениям геохронологической (временной) шкалы, поскольку есть большая степень уверенности в том, что ее члены равновелики. Об этом свидетельствуют как данные по эволюции дехенеллид, так и изменение комплексов фауны в целом (см. табл. 9—11). Нет сомнений в том, что пополнение в будущем палеонтологической характеристики салаирских горизонтов данными по конодонтам и дакриоконаридам превратят эти горизонты в подразделения, которые будут распознаваться в карбонатных фациях глобально. Возможность получить такие данные имеется, поскольку установлено, что и конодонты и дакриоконариды в салаирских разрезах девона встречаются.

Следующими по рангу этапами в эволюции дехенеллид являются этапы двух типов — α и β (см. табл. 6). Двум этапам типа α в силурийской части предлагаемой шкалы соответствуют нижний и верхний лландовери, рассматриваемые сейчас британскими стратиграфами как термины свободного пользования [Cocks et al., 1971]. Они же по объему очень близки к таким подразделениям, ранее выделяемым в Велкобритании [Lexique stratigraphique, 1961], как Биркхилл и Тараннон.

Выше в силурийской шкале могут быть распознаны еще два подразделения, которые соответствуют двум этапам типа β . Ими являются салоп и даунтон в точном их понимании Ч. Лэпвортом [Lapworth, 1879b, 1880; см. также табл. 4] — автором этих подразделений. Первое из них сейчас исключено из употребления [Cocks et al., 1971], а второе в измененном объеме частично относится к силуру, частично к девону (рис. 13). Даунтон в первоначальном объеме соответствует пржидолу Чехословакии и скальскому горизонту Подолии [Елкин, 1974а]. Предпочтительность употребления пржидола по отношению к скальскому горизонту может определяться только его охарактеризованностью граптолитами. По бентосным группам в своих типовых выходах он фактически не имеет определенного «лица». В этом отношении явным преимуществом обладает скальский горизонт (ярус), предпочтительность введения которого в Общую шкалу значительно увеличится, если будет принято решение ввести в эту шкалу для более дробных подразделений (ярусов) подольские названия. Но более справедливым было бы сохранить в силурийской шкале для подразделения рассматриваемого ранга название даунтон, если бы британские стратиграфы согласились вернуться к первоначальному его объему, определенному Лэпвортом.

В девонской части предлагаемого варианта Общей геохронологической (стратиграфической) шкалы этапам типа α соответствуют кайбальский и белтирский надгоризонты (ярус). Все вместе они охватывают стратиграфический интервал от основания девона по основанию Эйфеля (s. str.), и каждому из них нет равноценных эквивалентов ни в Арденно-Рейнской области, ни в Баррандиене, который претендует сейчас на роль классической области развития рассматриваемого интервала. В СССР же названия надгоризонты (ярусы) хорошо узнаются практически во всех регионах и поэтому нам нет необходимости использовать такие неопределенные понятия, как пражский и лохковский и того хуже — эйфельский и кувинский ярусы, объемы которых в их типовых местностях (Эйфельских горах и в Бельгии) резко отличаются от объемов, принятых для ярусов советскими стратиграфами.

Из подразделений данного ранга, выделяемых на территории СССР, с салаирскими подразделениями может конкурировать, вероятно, только Kitabский горизонт, являющийся полным эквивалентом теленгитского надгоризонта. Его высокие шансы быть введенным в Общую геохронологическую шкалу определяются тем, что в своих типовых выходах он богато охарактеризован разнообразными пелагическими и бентосными группами фауны, а сами выходы располагаются на территории недавно организованного специально со стратиграфическими целями Kitabского государственного геологического заповедника.

Последние самые высокие по рангу этапы, которые еще можно наметить в эволюции дехенеллид, также распадаются на два типа — А и В. Типу А в силуре точно соответствует лландовери, а в девоне — нижний его отдел, как он всегда понимался на Салаире (табл. 12). Этапы типа В охватывают в силуре салоп и скальский горизонт, а в девоне — теленгитский надгоризонт (ярус). Эти крупные подразделения обычно интерпретируются как отделы или высказывается мнение, что они должны рассматриваться в качестве таковых. Для салопско-скальского интервала мной предложено в противовес лландовери новое название — Подолий [Елкин, 1979а]. Впервые это было сделано в ответах на вопросы анкеты председателя Международной подком-

Таблица 12

Сопоставление схемы расчленения нижнего и среднего девона Салаира

Петц, 1901		Лазуткин, Наливкин, Ржонсницкая, Яворский, 1936		Ржонсницкая, 1952			Унифицированная схема 1956 г.			
		Отдел		Отдел	Ярус	Слои	Отдел	Ярус	Зона	
D ₂ ¹	Ярус с <i>Pentamerus baschkiricus</i> и <i>Calceola sandalina</i>	D ₂	Фаши зйфельского яруса 1. с <i>Agoniatites</i> 2. со <i>Spirifer undiferus</i> и <i>Calceola sandalina</i> 3. с <i>Conchidium ex gr.</i> <i>pseudobaschkirica</i> и <i>Stropheodonta uralensis</i> 4. с <i>Sieberella acutolobata</i> , <i>Rh. (Uncinulus)</i> <i>parallelepipedus</i>	D ₂	Живетский	Мамонтовские		Эйфельский	Зона	Lazutkinia mamontovensis
						Эйфельский	Чумьшская толща			Шандинские (конхидиумовые извест ки)
					Салаиркинские (акутолобоватые извест ки)					Paraspirifer gurjevskiensis
D ₁ ²	Крековские (коралловые) слои Кораллово-остра- кодовые известняки окрестностей Томского завода (р. Томь-Чумыш)	D ₁	Кобленцкий ярус (Пестеревские известняки) Жединский ярус (Крековские известняки)	D ₁	Кобленцкий	Пестеревские		Кобленцкий	Karpinskia konjugula	
						Жединский	Крековские		Жединский	Plectatrypa marginalis sibirica
D ₁ ¹	Пестеревские известняки Известняки Гавриловска с <i>Archeocyathina</i>			Верхний силур		Остракодовые Сухая свита		Силур	Острокодовая свита	

Т а б л и ц а 12 (продолжение)

Ржонницкая , 1963 г.					Унифицированная схема, 1964 г.				
Отдел	Ярус	Зона		Горизонт	Отдел	Ярус	Местные зоны	Горизонт	
D ₂	Эйфельский	Lazutkinia mamontovensis и Pinacites jugleri		Мамонтовский	D ₂	Эйфель	Lazutkinia mamontovensis	Мамонтовский	
		M. uralensis и Con. pseudobaschkirica	Подзона M. uralensis (max.)	Шандинский			Верхнешандинские слои	Megastrophia uralensis	Шандинский
			Подзона D. tschumyschensis				Нижнешандинские слои		
?	Зликовский (Верхний эмс.)	Paraspirifer gurjevskiensis		Салаиркинский	D ₁	Верхний эмс	Paraspirifer gurjevskiensis	Салаиркинский	
	Ароский (нижний эмс.)	Latonotoechia latona и Karpinskia conjugula		Малобачатский			D ₁	Верхний жедин + зиген	Karpinskia conjugula Latonotoechialatona
D ₁	Крековский (Верхний жедин + зиген)	Gypidulva kayseri и Spirigerina marginalis sibirica		Крековский	D ₁	Верхний жедин + зиген			Spirigerina marginalis sibirica
		Uncinulus krekovensis					Верхнекрековские слои	Gypidula kayseri	
Силур	Тверский			Томьчумышский	Силур	Нижний жедин		Томьчумышский	

Т а б л и ц а 12 (окончание)

Елкин, 1966				Ржонсницкая, 1975				Желтоногова, 1977 г.			Елкин, Грацианова, Желтоногова, Ким, 1978 г.				
Отдел	Ярус	Подъярус	Слои	Отдел	Ярус	Подъярус	Горизонт, слои, свита	Отдел	Зона (лона)	Горизонт	Горизонт	Надгоризонт			
D ₂	Живетский	Нижний	Мамонтовские	D ₂	Эйфельский	Верхний	Пестеревские известняки	D ₂	Neospongophyllum	Мамонтовский	Мамонтовский				
			Мамонтовский												
	Верхний	Шандинские	Нижний			Шандинский	Fasciphyllum urense						Баскусанский	Беловский	
		Полуяхтовские				Полуяхтовские									
Эйфельский	Средний	Нижний	Полуяхтовские	Эмский	Злиховский		Баскусанские известняки	Acanthophyllum breviforme	Салаиркинский	Салаиркинский	Салаиркинский	Теленгитский			
			Салаиркинские				Салаиркинский								
D ₁	Верхний подотдел		Малобачатские	D ₁	Пражский	Верхний	Малобачатский	D ₁	Taimyrophyllum gracilum Siringaxon salairica	Малобачатский	Малобачатский	Белтирский			
			Верхнекрековские				Верхнекрековские						Aulophyllum	Крековский	Крековский
	Нижний подотдел		Нижнекрековские		Нижний	Нижнекрековские	Spongophyllum originalis		Петцевский						
			Нижнекрековские			Черневобачатские				Неомфима originata Phalactis	Томьчумышский		Томьчумышский	Кайбальский	
	Жединский	Лохковский	Верхний		Томьчумышские	Верхний			Томьчумышский						Томьчумышский
					Томьчумышские					Томьчумышский	Сухая свита				
	Жединский	Лохковский	Нижний		Сухая										
					Сухая						Сухая свита				

Т а б л и ц а 13

Предложения Португальской секции Испано-Португальской комиссии ко II сессии Геологического конгресса

Temps.	Ordre de division.	Nom.	Exemples ou explication.
Ère	1°	Série	Primaire, secondaire, tertiaire. †
Période	2°	Système	Silurien, Dévonien, Jurassique.
Époque	3°	Sous-système	Lias, Dogger, Malm.
Phase	4°	Étage	Toarcien, D. etc. de Barrande.
Age	5°	Horizon	(Ensemble de zones synchroniques). TYPES LOCAUX. Zone — Type local d'un terrain. Niveau — Subdivision locale de la zone.

миссии по стратиграфии силура проф. Ч. Холланда по поводу крупных подразделений силурийской системы.

Завершая общую характеристику соотношений этапов разного ранга в развитии дехенеллид и подразделений Общей геохронологической шкалы, нельзя не отметить ряд обстоятельств. Первое из них связано с вопросом о границе силура — девона. Весь материал по дехенеллидам со всей определенностью показывает, что граница этих систем, принятая по основанию зоны *M. uniformis* и трассируемая в других регионах по видам-маркерам *W. rugulosa* и *I. wocschmidtii*, с позиций эволюции дехенеллид является наилучшей из всех тех, которые обсуждал Международный комитет по этой границе.

Во-вторых, установление явлений периодичности морфологических изменений дехенеллид во времени и их приложение к решению геохронологических вопросов позволило придать предлагаемому варианту Общей геохронологической шкалы стройность с определенной закономерностью в соотношениях различных подразделений в одной системе и одноранговых подразделений в разных системах. Нельзя сказать, что это совсем новое открытие. Уже то, что предложенными ранее названиями, примерно для силурийской системы, можно выразить практически всю гамму установленных закономерностей, говорит о том, что в развитии биохронологии, несмотря на все его зигзаги, нащупывались правильные решения. Новым здесь является открытие самой закономерности, характеризующейся прежде всего тем, что не только ярусы (подотделы), но и сами отделы и даже системы в классификационном отношении распределяются между двумя их типами. Установленная закономерность позволила также предложить модели соотношения подразделений в системах разного типа, таких как силур и девон и в фанерозое в целом [Елкин, 1979a].

Наконец, в-третьих, нужно также отметить, что при изложении материала, прямо касающегося Общей шкалы, явно чувствовался недостаток еще одной геохронологической (стратиграфической) категории, которая должна была бы разъединить понятие «яруса» в понимании его британскими специалистами по силуру и понятие «яруса», скажем, для верхней половины девона. Решением этой проблемы могло бы быть введение в число стратиграфических категорий Общей геохронологической (стратиграфической) шкалы термина «горизонт», который заменил бы собой термин «ярус» в понимании его британскими специалистами. Этот вопрос не нов, так как еще на II сессии Геологического конгресса в Болонье в 1881 г. термин «Horizon» фигурировал как самое дробное подразделение в предложениях Российской подкомиссии по унификации геологической номенклатуры [Inostranzeff et al., 1882, p. 530] и Португальской секции Испано-Португальской комиссии (табл. 13). В настоящее время, можно сказать, уже достигнуто единодушие в том, что термины «горизонт» и «ярус» английских стратиграфов являются синонимами [Меннер, 1979; Соколов, 1979]. В таком случае термин «ярус» можно бы закрепить за теми подразделениями, которые у нас чаще всего именуются «подотделами».

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящая работа посвящена решению на примере трилобитов таких вопросов биостратиграфии, как систематика и темпы эволюции различных групп фауны и флоры, этапность и периодичность в развитии органического мира, зональные шкалы, биостратиграфические границы, категории и соотношения подразделений Общей геохронологической (стратиграфической) шкалы. Они представляли для меня интерес в связи с работой в составе международных подкомиссий по стратиграфии силура и девона, а также в составе рабочих групп по границе ордовика/силура и по проекту «Экостратиграфия». Новый подход в работе подкомиссий — определение границ подразделений, вынуждает пересматривать сложившуюся терминологию. Процесс пересмотра только начинается и поэтому приходится иногда использовать для обозначения одного и того же понятия разные термины. Это вызвано желанием подчеркнуть тот факт, что вопрос о выборе единого термина пока еще не решен. Например, в тексте употребляются такие выражения, как «Общая геохронологическая шкала» и «Общая геохронологическая (стратиграфическая) шкала».

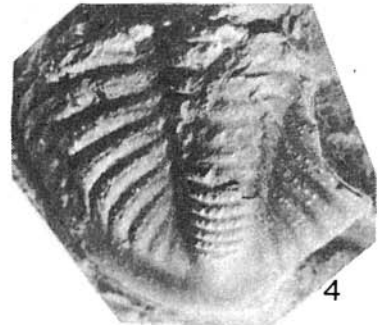
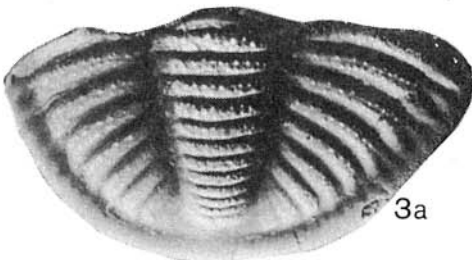
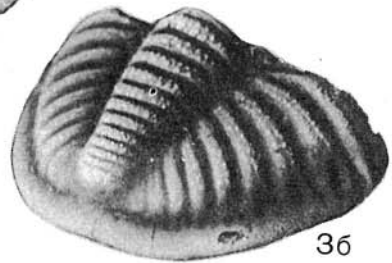
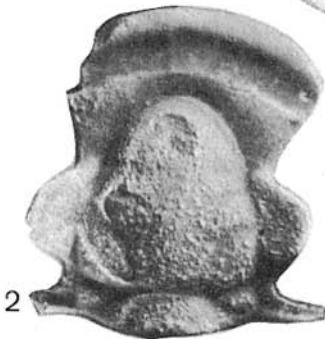
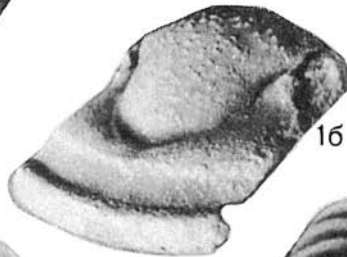
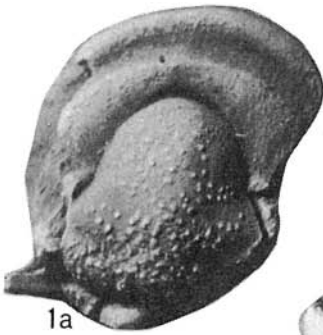
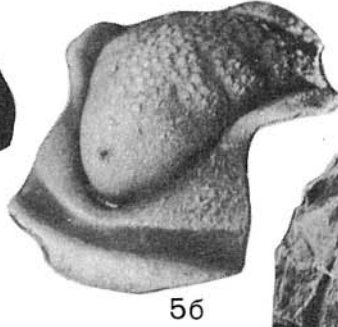
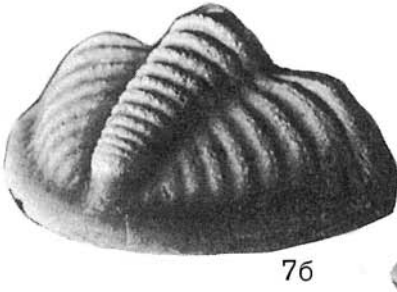
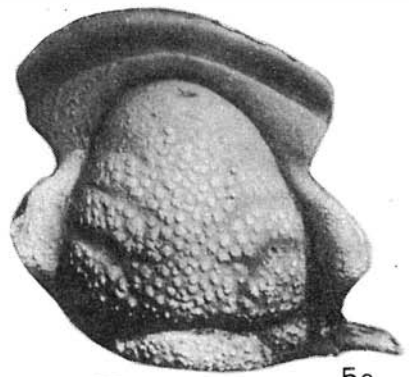
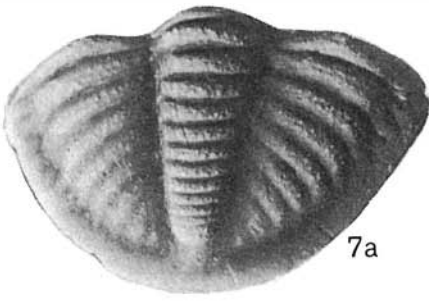
Дело в том, что современная Международная стратиграфическая шкала — МСШ, хотя она и не утверждена официально, построена методом «сборки» из региональных подразделений. Именно поэтому она должна рассматриваться как стратиграфическая, хотя главным в ней является временной аспект. Считается, что в настоящее время идет процесс уточнения (совершенствования) МСШ. Это не совсем верно. На самом деле различные подразделения Международной стратиграфической комиссии (ее подкомиссии и рабочие группы по границам систем) в своей работе используют новую методическую основу. Они приступили к маркировке «стрелы геологического времени» посредством определения на ней границ (меток) единиц разного ранга. Отсюда следует, что первичным в Общей шкале должен быть временной аспект. Но спешить с окончательным решением вопросов терминологии, по-видимому, не стоит. Вероятно, сначала нужно создать каркас такой шкалы и потом решать, как лучше ее обозначить терминологически. В настоящее же время мы имеем только одну метку на «стреле геологического времени» — границу силурийского и девонского периодов.

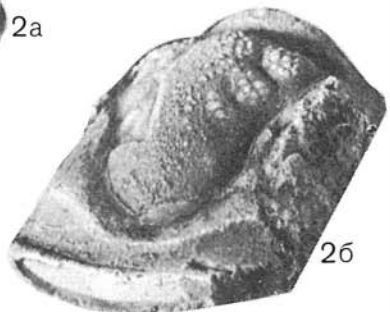
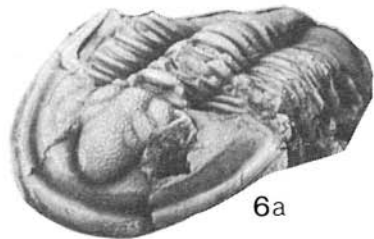
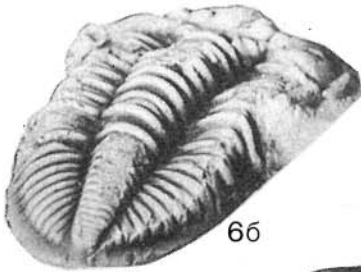
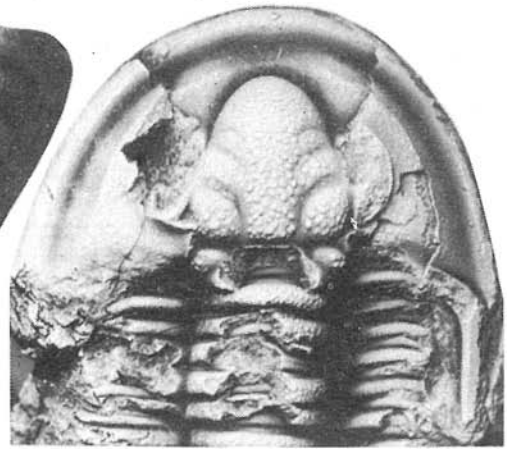
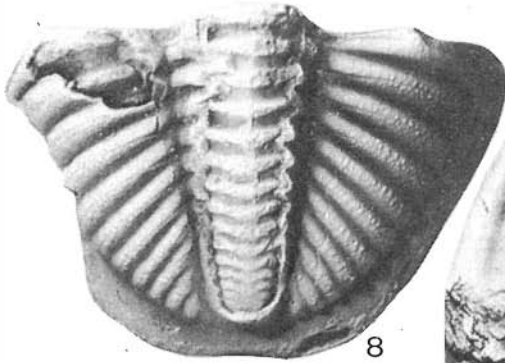
Главный вывод настоящей работы, связанный с закономерностью эволюционного процесса, подводит к мысли о признании закономерного воздействия на биосферу в целом некоторого физического фактора, скорее всего комплексного, с определенными характеристиками, изменяющимися периодически. Тогда палеонтологическая летопись в форме последовательности эволюционных событий может представлять собой документальную запись этого физического процесса. Эта запись всегда принималась за основу при создании шкалы относительного летоисчисления.

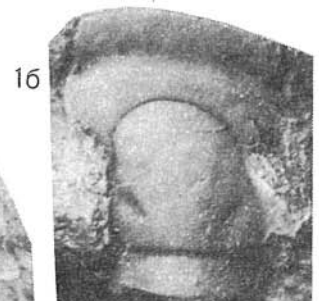
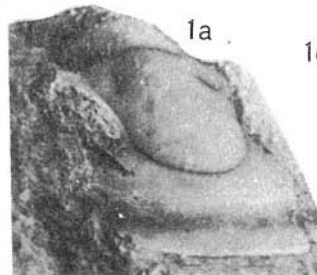
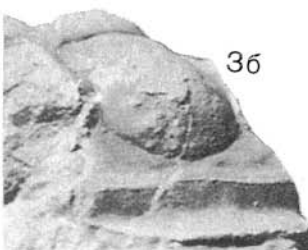
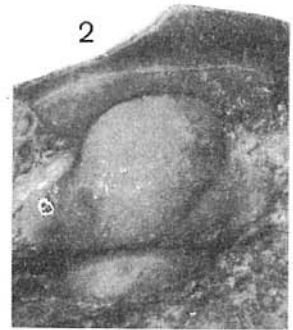
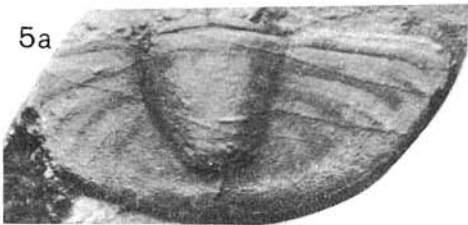
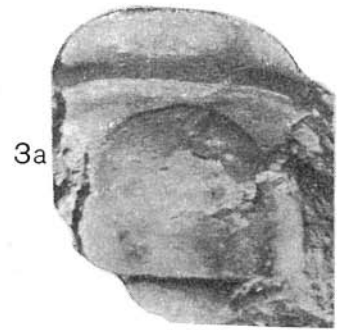
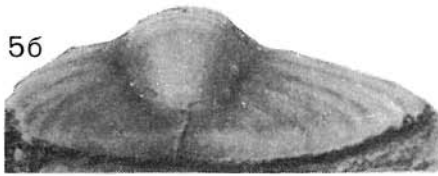
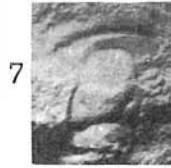
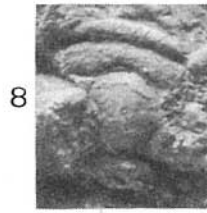
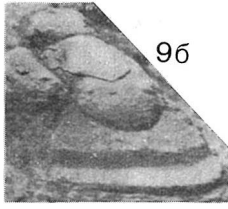
Интерпретируя палеонтологическую летопись как своеобразный график периодического процесса, нетрудно сделать вывод о том, что на самом деле шкала абсолютного возраста и шкала «относительного летоисчисления» в одинаковой степени отражают особенности и закономерности течения физических процессов.

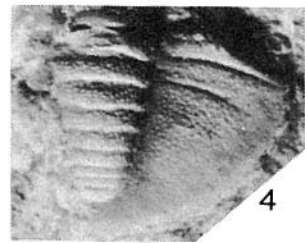
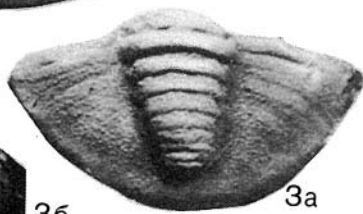
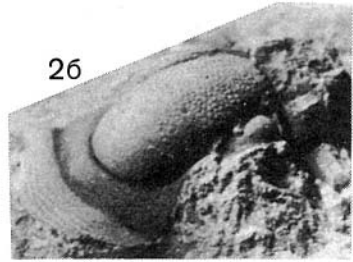
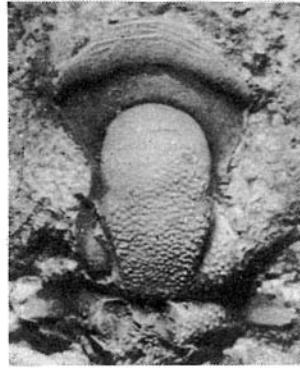
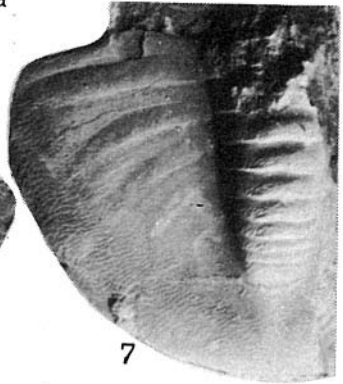
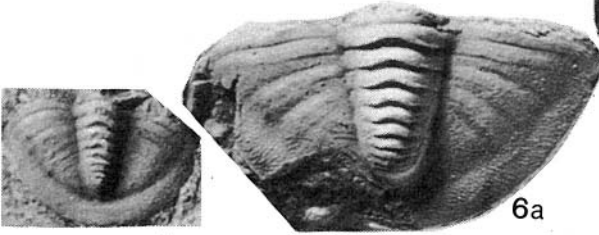
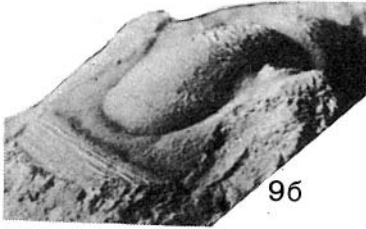
Следующий важный вопрос может быть связан с определением места знаний, относящихся к Общей геохронологической шкале в двух ее вариантах — шкале абсолютного возраста и шкале «относительного летоисчисления», в системе геологических наук. В таком своем физическом единстве Геохронологическая шкала приобретает скорее междисциплинарный характер, поскольку один из ее вариантов разрабатывают физики и геохимики, а другой — палеонтологи. Отсюда должно следовать, что отождествлять геохронологию с «единой стратиграфией», как это делал О. Шиндewolf, неправомочно. Истинной стратиграфией, вероятно, надо считать, как со всей убедительностью показал в своем капитальном труде Г. П. Леонов [1973, 1974], региональную стратиграфию во всех ее многообразных аспектах.

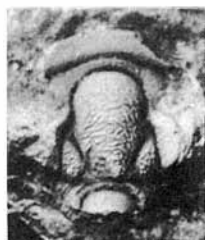
Хотелось бы обратить внимание и на вывод, который можно сделать при сравнении морфологических эволюционных преобразований в дехенелловом ряду форм, с одной стороны, и в последовательности видов, относящихся к родам *Khalfinella* и *Ganinella*, с другой. Развитие первых шло, вероятно, в умеренно холодноводном девонском бассейне, который существовал на территории Таймыра и Северо-Востока СССР, а вторых — в то же самое время в тепловодном бассейне на юге Западной Сибири. Наблюдаемая при этом синхронность одноранговых морфологических изменений в названных филогенетических линиях может послужить ключом к решению проблемы широких корреляций при наличии климатических и других резких барьеров. Данная проблема сейчас занимает одно из центральных мест в экостратиграфических исследованиях.







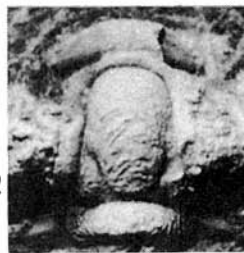




10a



11



12



10б



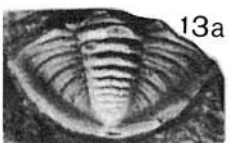
14



13г



10в



13a



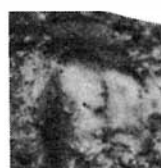
13б



13в



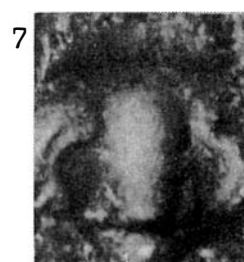
4



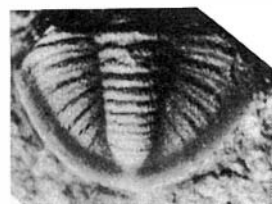
5



6



7



3



8б



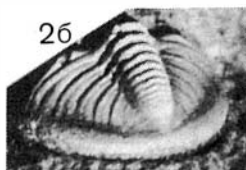
8a



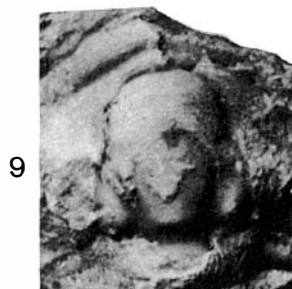
2a



1



2б



9



2б



1



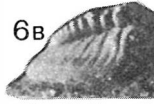
2а



3



5



6в



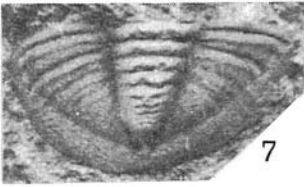
6а



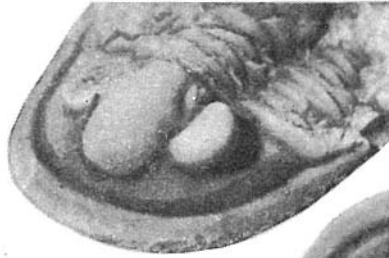
6б



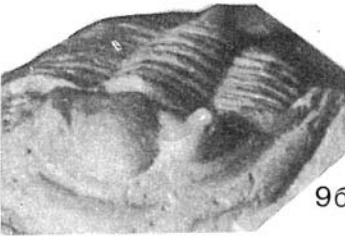
4



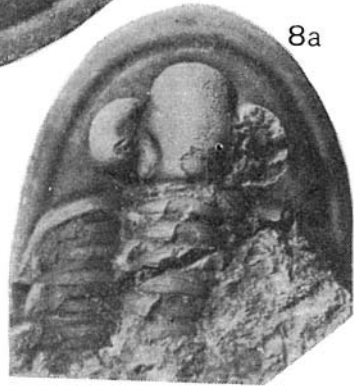
7



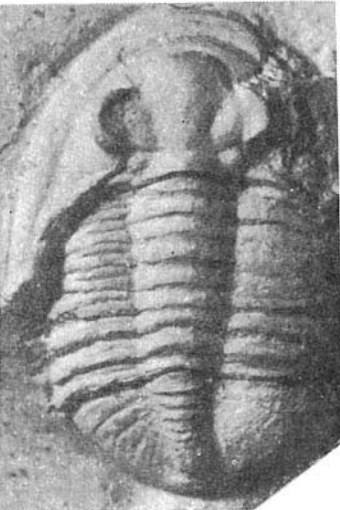
8б



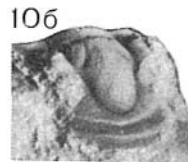
9б



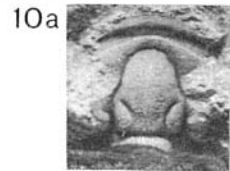
8а



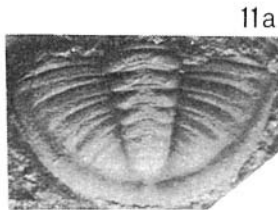
9а



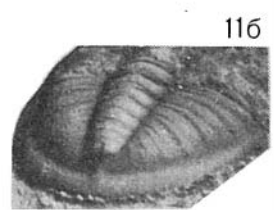
10б



10а



11а



11б

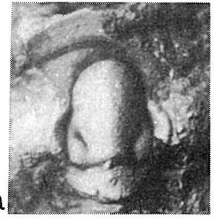
Таблица VII



9a



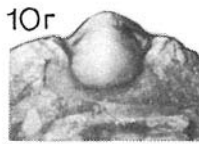
10б



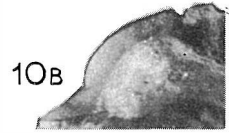
10a



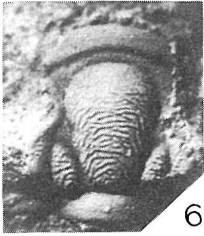
9б



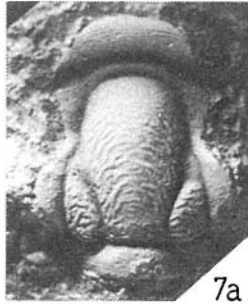
10г



10в



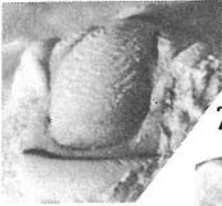
6



7a



8



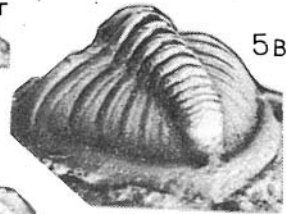
7б



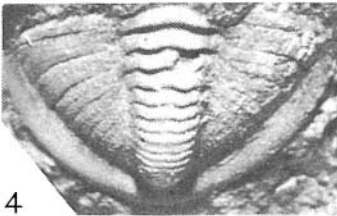
7в



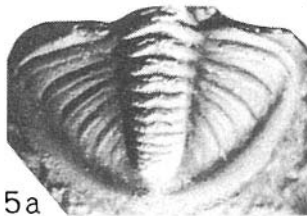
7г



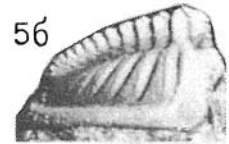
5в



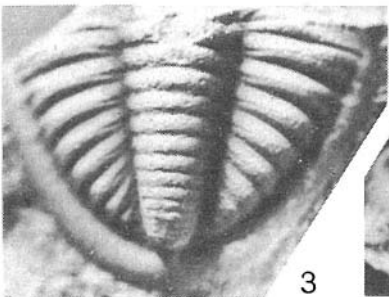
4



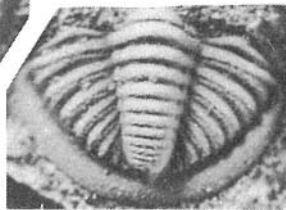
5a



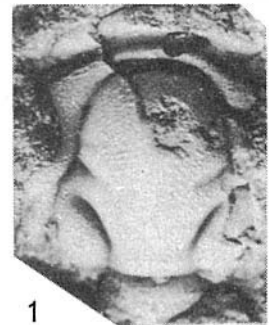
5б



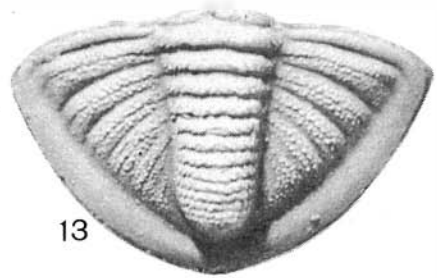
3



2



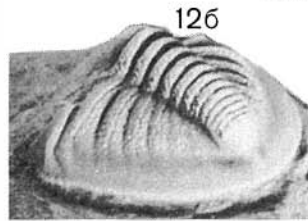
1



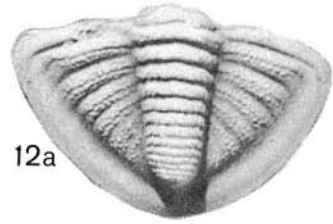
13



3a



126



12a



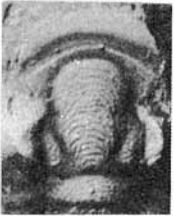
11



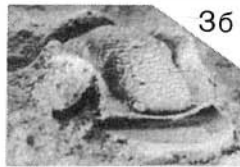
10



9



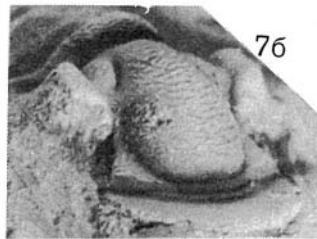
2



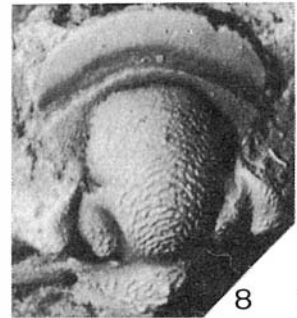
36



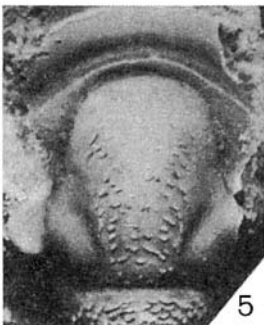
1



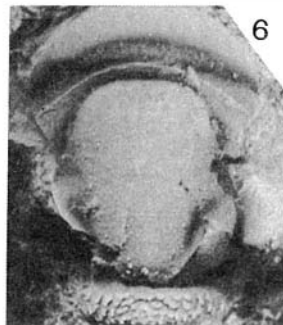
76



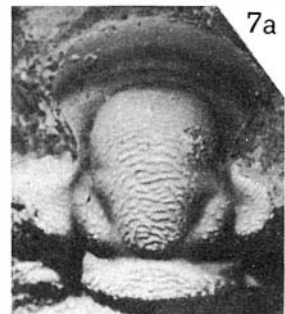
8



5



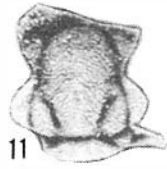
6



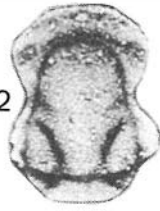
7a



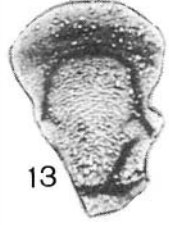
10



11



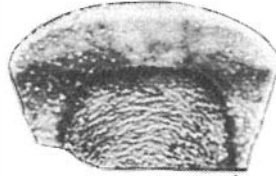
12



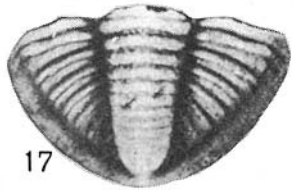
13



9



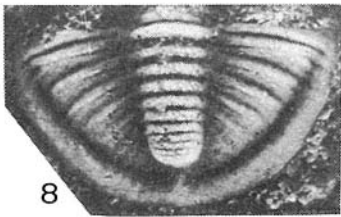
14



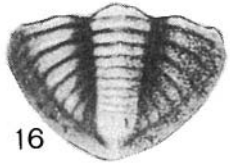
17



7



8



16



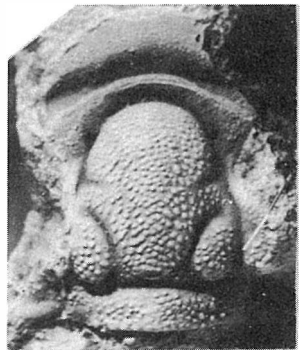
15



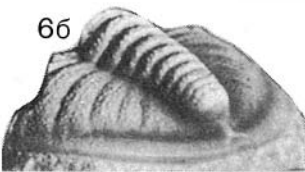
1



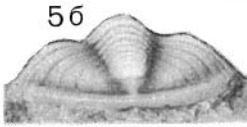
2



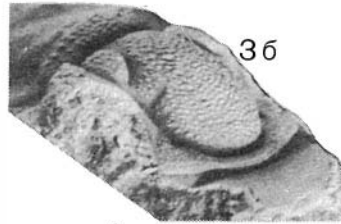
3a



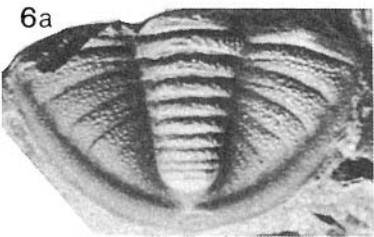
6b



5b



3b



6a



5a

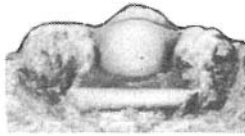


4

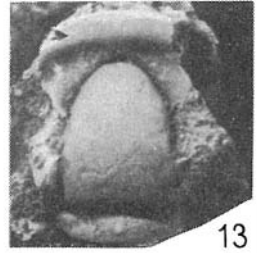
Таблица X



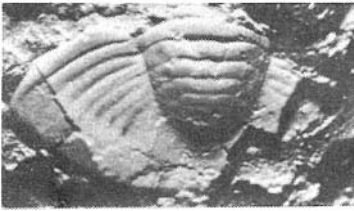
11a



11б



13



12



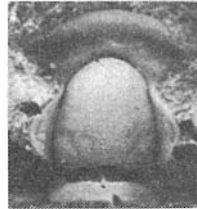
14



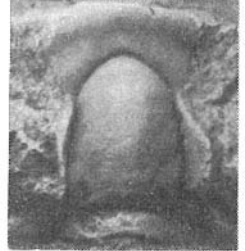
10б



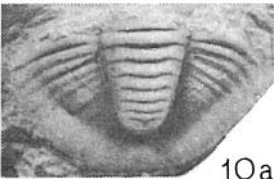
6



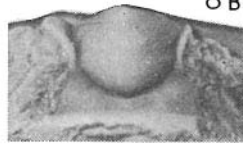
7



8a



10a



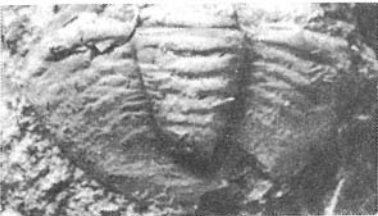
8б



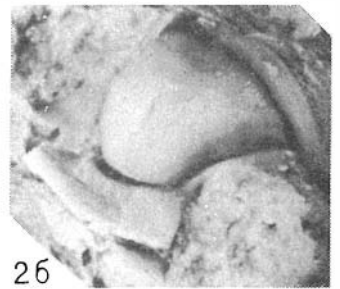
9



8с



5

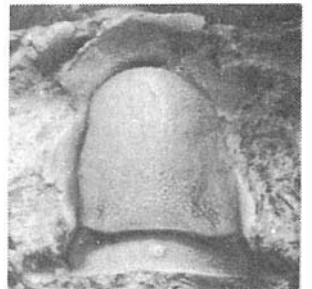


2б

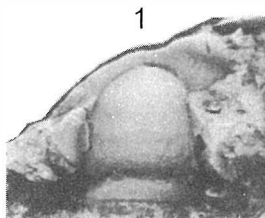


4

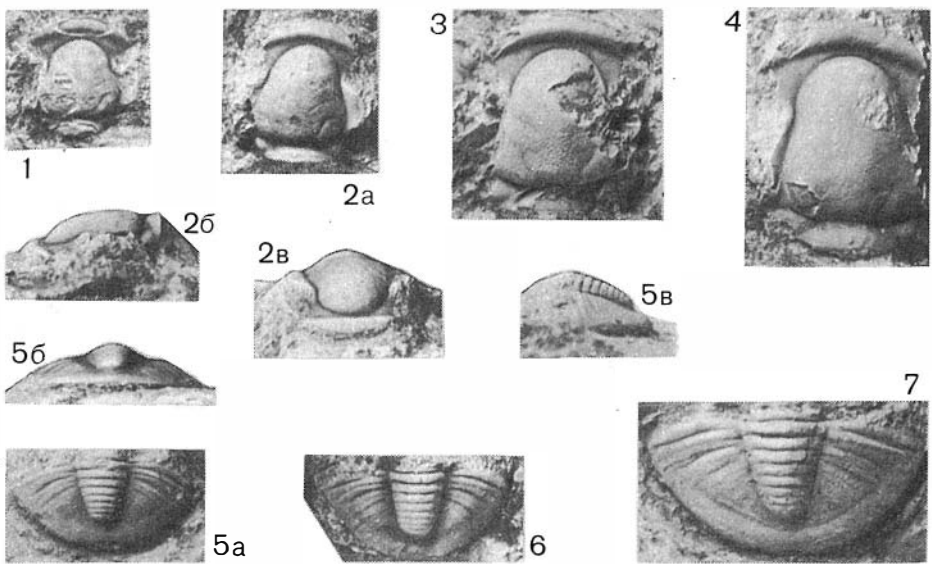
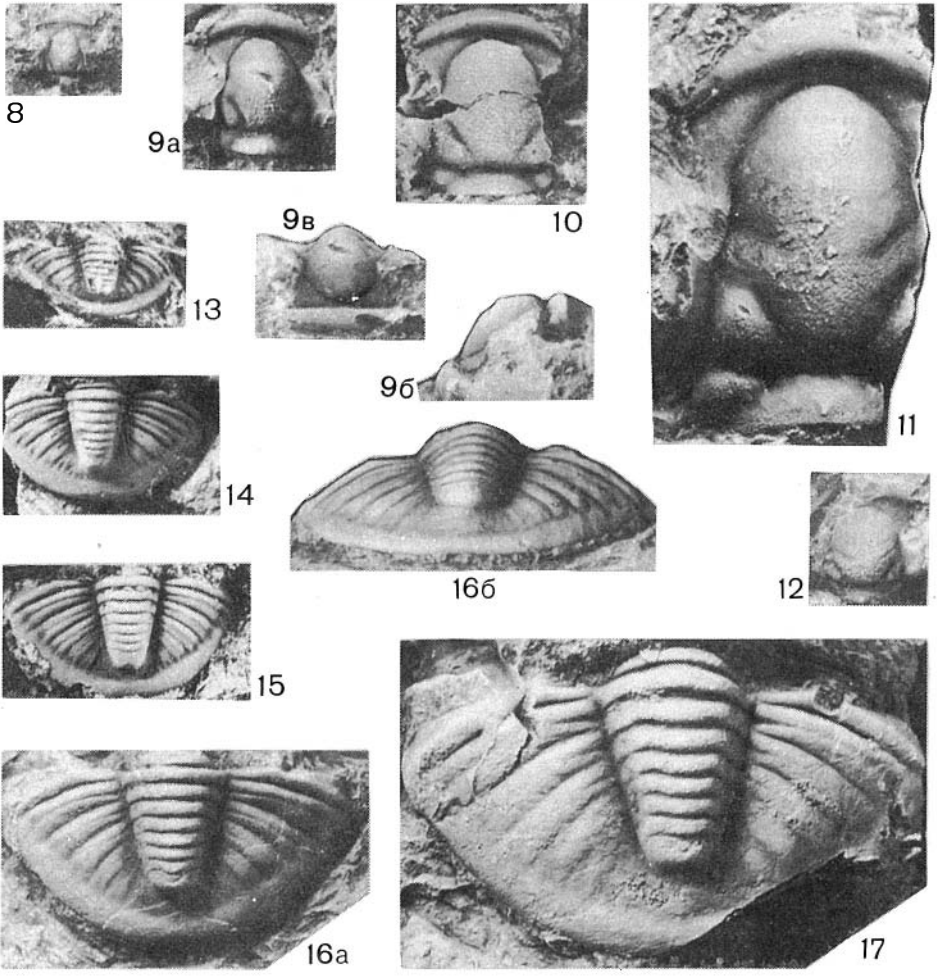
2a



3



1





9



10



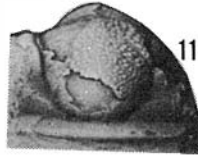
11a



12



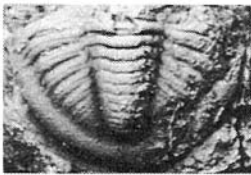
13



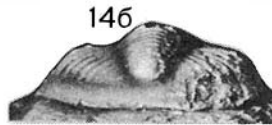
11b



11c



14a



14b



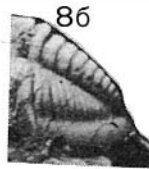
14c



6a



6b



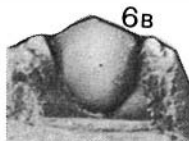
8b



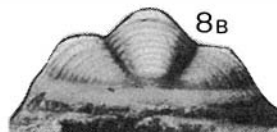
8a



5



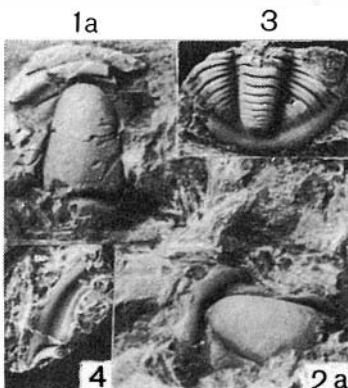
6c



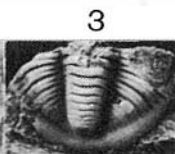
8c



7



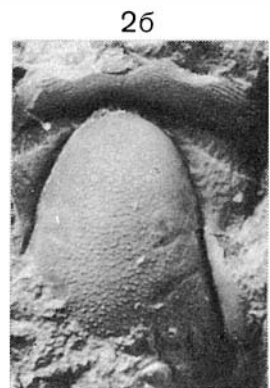
1a



3



1b



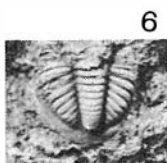
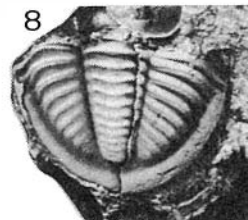
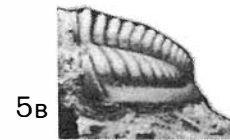
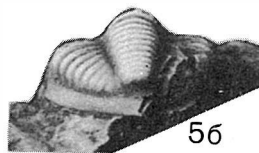
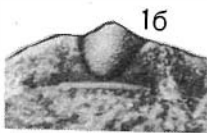
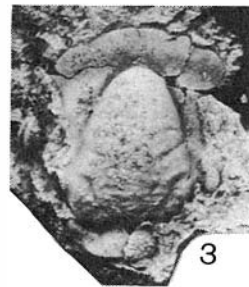
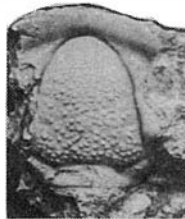
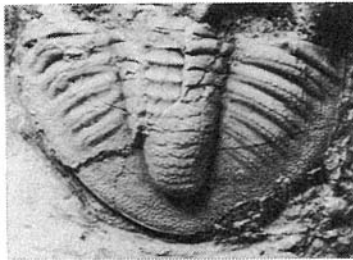
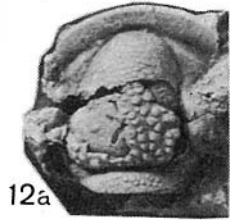
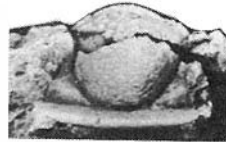
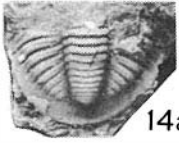
2b



4



2a





10



11



12



13a



14b



13b



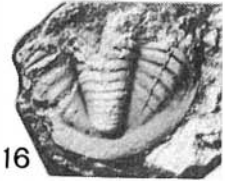
13b



14a



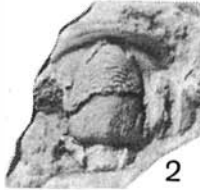
15



16



1



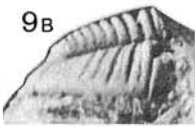
2



3a



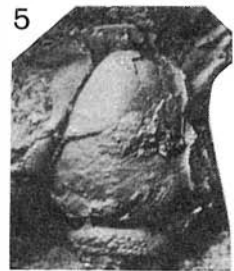
4



9b



3b



5



9c



3c

9a



8

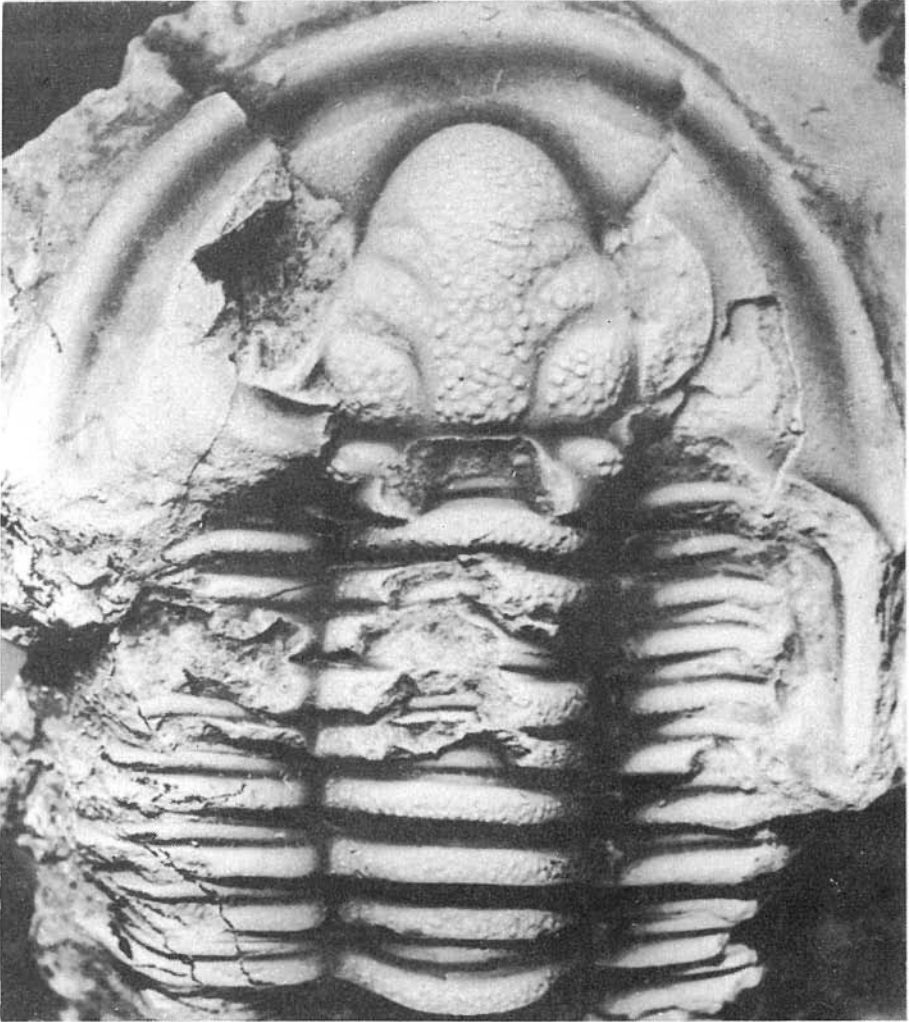


7

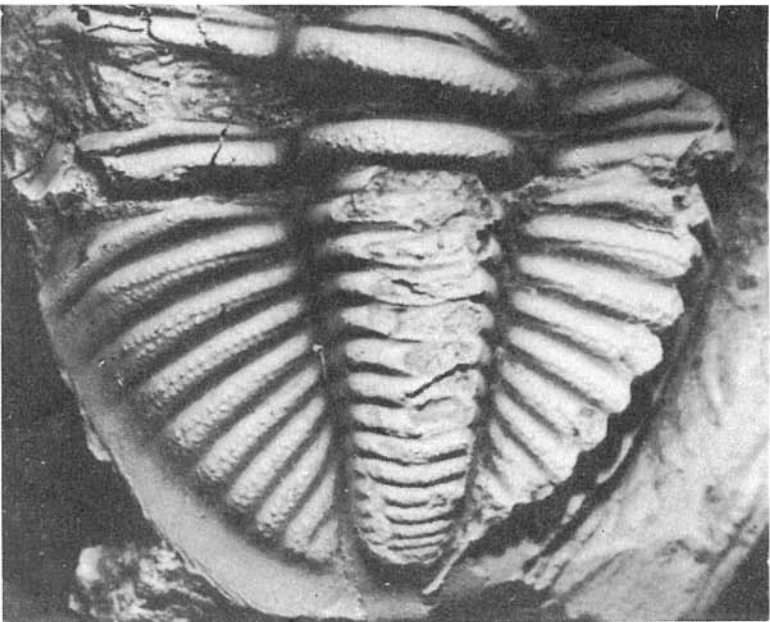


6

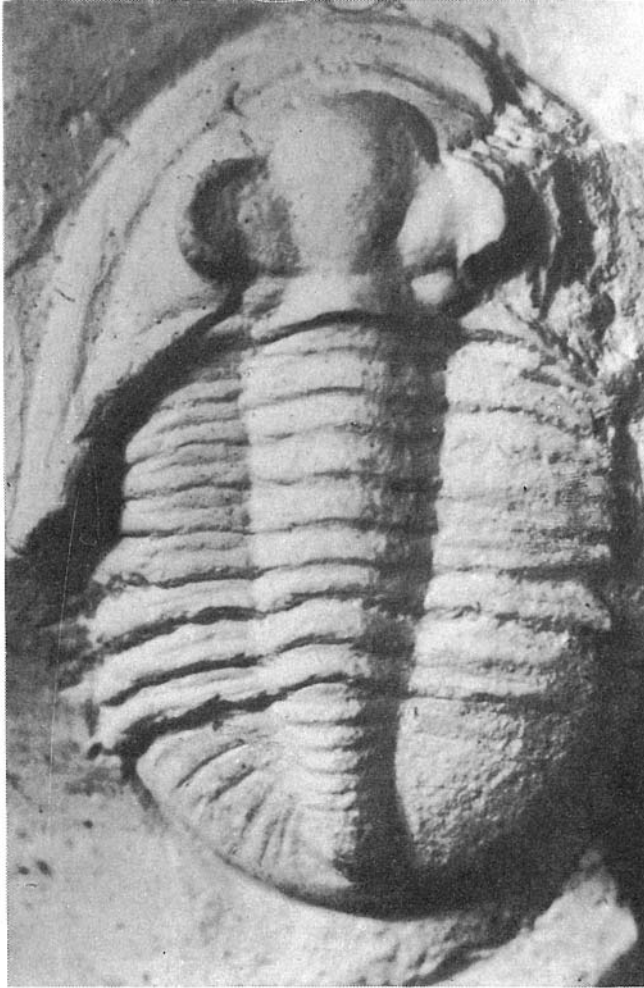




1a



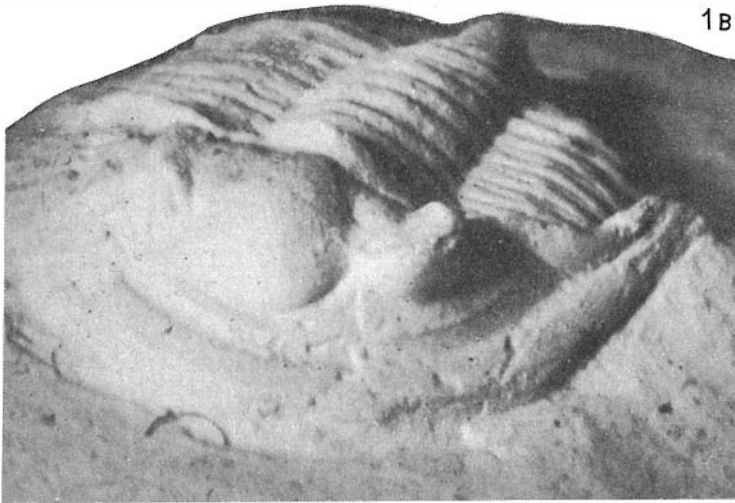
16



1a



16



1B

ОБЪЯСНЕНИЯ К ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИМ ТАБЛИЦАМ

(оригиналы хранятся в музее Института геологии и геофизики СО АН СССР, коллекции № 287, 466, 545)

Т а б л и ц а I

- Фиг. 1—4. *Dechenella prisca* Yolkin
1 — кранидий, экз. 545/1, $\times 5$; 1, а — общий вид, 1, б — переднебоковой вид, Таймыр, обн. 775, слой (57—61)Z, кайбальский ярус, толбатские слои (D_1^b); 2 — кранидий (голотип), экз. 545/2 $\times 5$, там же; 3 — пигидий, экз. 545/5: 3, б — общий вид, 3, б — заднебоковой вид, Таймыр, обн. 770, слой (7—8)Z, кайбальский ярус, толбатские слои (D_1^b); 4 — пигидий, экз. 545/4, $\times 5$, Таймыр, обн. 770, слой 8а, кайбальский ярус, толбатские слои (D_1^b)
- Фиг. 5—7. *Dechenella modica* Yolkin
5 — кранидий (голотип), экз. 545/5, $\times 5$; 5, а — общий вид, 5, б — переднебоковой вид, Таймыр, обн. 775, слой (57—61)Z, кайбальский ярус, толбатские слои (D_1^b); 6 — кранидий, экз. 545/6, $\times 5$, Таймыр, обн. 770, слой 10б, белтирский ярус, даксанские слои (D_1^{2a}); 7 — пигидий, экз. 545/8, $\times 5$; 7, а — общий вид, 7, б — заднебоковой вид, Таймыр, обн. 770, слой (7—8)Z, кайбальский ярус, толбатские слои (D_1^b)

Т а б л и ц а II

- Фиг. 1—4. *Dechenella aspera* Yolkin
1 — кранидий, экз. 545/10, $\times 4$, Таймыр, обн. 770, слой 24, белтирский ярус, юнходские слои (D_1^{2b}); 2 — кранидий (голотип), экз. 545/9, $\times 4$; 2, а — общий вид, 2, б — переднебоковой вид, Таймыр, обн. Е-6514Z, белтирский ярус, даксанские слои (D_1^{2a}); 3 — пигидий, экз. 545/11, $\times 4$, Таймыр, обн. 770, слой 16б, белтирский ярус, даксанские слои (D_1^{2a}); 4 — пигидий, экз. 545/12: 4, а — общий вид, 4, б — заднебоковой вид, Таймыр, обн. Е-6514Z, белтирский ярус, даксанские слои (D_1^{2a})
- Фиг. 5—8. *Dechenella ormistoni* Yolkin
5, б — тергум (голотип), экз. 545/13: 5 — цефалон, $\times 5$, 6а — переднебоковой вид, $\times 3$, 6б — заднебоковой вид, $\times 3$, Таймыр, обн. 770, слой 26, белтирский ярус, юнходские слои (D_1^{2b}); 7 — пигидий (ранняя стадия развития), экз. 545/15, $\times 8$, Таймыр, обн. 770, слой 26, белтирский ярус, юнходские слои (D_1^{2b}); 8 — пигидий, экз. 545/16, $\times 5$, там же.

Т а б л и ц а III

- Фиг. 1—5. *Warburgella calvata* Yolkin, sp. n.
1 — кранидий, экз. 466/90, $\times 10$; 1, а — переднебоковой вид, 1, б — общий вид, Горный Алтай, обн. Р-788д (закопушка 7), нижний лландовери, свита Вторых утесов (S_1^b); 2 — кранидий (голотип), экз. 466/91, $\times 10$, там же; 3 — кранидий, экз. 466/92, $\times 10$; 3, а — общий вид, 3, б — переднебоковой вид, там же; 4 — пигидий, экз. 466/93, $\times 10$, там же; 5 — пигидий, экз. 466/94, $\times 10$; 5, а — общий вид, 5, б — вид сзади, там же
- Фиг. 6—12. *Warburgella altaica* Yolkin, sp. n.
6 — кранидий (ранняя стадия развития), экз. 466/95, $\times 20$; 6, а — общий вид, 6, б — переднебоковой вид, Горный Алтай, обн. Р-788д (закопушка 7), нижний лландовери, свита Вторых утесов (S_1^b); 7 — кранидий, экз. 466/96, $\times 10$, там же; 8 — кранидий, экз. 466/97, $\times 10$, там же; 9 — кранидий (голотип), экз. 466/98, $\times 10$; 9, а — общий вид, 9, б — переднебоковой вид, там же; 10 — пигидий, экз. 466/99, $\times 10$, там же; 11 — пигидий, экз. 466/100, там же; 12 — пигидий, экз. 466/101, там же

Т а б л и ц а IV

- Фиг. 1—4. *Warburgella kolobovae* Yolkin
1 — кранидий (голотип), экз. 466/1, $\times 12$, Горный Алтай, обн. Е-691, верхний лландовери, полатинская свита (S_1^{2b}); 2 — кранидий, экз. 466/2, $\times 10$; 2, а — общий вид, 2, б — переднебоковой вид, 2, в — вид сбоку, там же; 3 — пигидий, экз. 466/4, $\times 10$; 3, а — общий вид, 3, б — заднебоковой вид, 3, в — вид сзади, там же; 4 — пигидий, экз. 466/5, $\times 10$, Горный Алтай, обн. Е-6760, верхний лландовери, полатинская свита (S_1^{2b})
- Фиг. 5—9. *Warburgella insperata* Yolkin
5 — пигидий, экз. 466/12, $\times 15$, Горный Алтай, обн. Е-691, верхний лландовери,

полатинская свита (S_1^{2b}); 6 — пигидий, экз. 466/11, $\times 10$: 6, а — общий вид, 6, б — заднебоковой вид, там же; 7 — пигидий, экз. 466/10, $\times 10$, там же; 8 — кранидий, экз. 466/8, $\times 10$, там же; 9 — кранидий (голотип), экз. 466/9, $\times 10$: 9, а — общий вид, 9, б — переднебоковой вид, там же

Т а б л и ц а V

Фиг. 1—9. *Warburgella obscura* Yolkin

1 — пигидий (ранняя стадия развития), экз. 466/19, $\times 30$, Горный Алтай, обн. E-70122, салопский ярус, кунмовская свита (S_2^c); 4 — кранидий (ранняя стадия развития), экз. 466/13а, $\times 30$, Горный Алтай, салопский ярус, чесноковская свита (S_2^a); 5 — кранидий (ранняя стадия развития), экз. 466/13, $\times 30$, там же; 6 — кранидий (ранняя стадия развития), экз. 466/14, $\times 30$, там же; 7 — кранидий, экз. 466/14а, $\times 20$, там же; 8 — кранидий (голотип), экз. 466/15, $\times 10$: 8, а — общий вид, 8, б — переднебоковой вид, там же; 9 — кранидий, экз. 466/16, $\times 10$, там же

Фиг. 10—14. *Warburgella vegesunda* Yolkin

10 — кранидий (голотип), экз. 466/28, $\times 10$: 10, а — общий вид, 10, б — вид сбоку, 10, в — вид спереди, Горный Алтай, обн. E-7125, салопский ярус, чагырская свита (S_2^b); 11 — кранидий, экз. 466/29, $\times 10$, там же; 12 — кранидий, экз. 466/30, $\times 10$, там же; 13 — пигидий, экз. 466/34, $\times 10$: 13, а — общий вид, 13, б — вид сбоку, 13, в — заднебоковой вид, 13, г — вид сзади, там же; 14 — пигидий, экз. 3466/33, $\times 10$, Горный Алтай, обн. E-70140, салопский ярус, чагырская свита (S_2^b)

Т а б л и ц а VI

Фиг. 1—11. *Warburgella stokesii* (Murchison)

1 — кранидий, экз. 466/37, $\times 10$, Горный Алтай, обн. E-7122, салопский ярус, кунмовская свита (S_2^c); 2 — кранидий, экз. 466/38, $\times 10$: 2, а — общий вид, 2, б — переднебоковой вид, там же; 3 — кранидий, экз. 466/39, $\times 10$, Горный Алтай, обн. E-70119, салопский ярус, кунмовская свита (S_2^c); 4 — кранидий, экз. 466/40, $\times 10$, Горный Алтай, обн. E-7122, салопский ярус, кунмовская свита (S_2^c); 5 — пигидий, экз. 466/45, $\times 10$, там же; 6 — пигидий, экз. 466/43, $\times 10$: 6, а — общий вид, 6, б — заднебоковой вид, 6, в — вид сбоку, Горный Алтай, обн. E-70119, салопский ярус, кунмовская свита (S_2^c); 7 — пигидий, экз. 466/42, $\times 10$, Горный Алтай, обн. E-7122, салопский ярус, кунмовская свита (S_2^c); 8 — цефалон и часть торакса, экз. 466/49, $\times 10$: 8, а — общий вид, 8, б — переднебоковой вид, там же; 9 — ядро с латексного отпечатка тергума (неотип — Whittard, 1938, табл. III, фиг. 1: № 335, коллекция Кэтли (Ketley), Геологический музей Бирмингемского университета), $\times 10$: 9, а — общий вид, 9, б — переднебоковой вид, Англия, салопский ярус, Элдлов (S_2^c); 10 — кранидий, экз. 466/102, $\times 10$: 10, а — общий вид, 10, б — переднебоковой вид, Средняя Азия, обн. E-763, слой 26, салопский ярус, нижняя часть исфаринского горизонта (S_2^c); 11 — пигидий, экз. 466/103, $\times 10$: 11, а — общий вид, 11, б — заднебоковой вид, там же

Т а б л и ц а VII

Фиг. 1—3. *Warburgella tcherkesovae* Yolkin

1 — кранидий (голотип) и пигидий, ЦНИГР музей, № 1/10321, $\times 3$, о-в Вайгач, прждидольский ярус, гребенской горизонт; 2—3 — пигидий, ЦНИГР музей, $\times 3$, там же

Фиг. 4—8. *Warburgella waigatschensis* (Tschernyschew et Yakovlew)

4 — пигидий, экз. 466/53, $\times 10$, прждидольский ярус, черноануйская свита (S_2^b); 5 — пигидий, экз. 466/54, $\times 10$: 5, а — общий вид, 5, б — заднебоковой вид, 5, в — вид сбоку, Горный Алтай, обн. E-6619, там же; 6 — кранидий, экз. 466/50, $\times 10$, там же; 7 — кранидий, экз. 466/51, $\times 10$: 7, а — общий вид, 7, б — переднебоковой вид, 7, в — вид сбоку, 7, г — вид спереди, там же; 8 — кранидий, экз. 466/52, $\times 10$, там же

Фиг. 9—10. *Warburgella volkovsuana* Balashova

9 — пигидий, экз. 466/48, $\times 10$: 9, а — общий вид, 9, б — заднебоковой вид, Подолия, обн. E-684, прждидольский ярус, дзвиногородские слои (S_2^c); 10 — кранидий, экз. 466/47, $\times 10$: 10, а — общий вид, 10, б — переднебоковой вид, 10, в — вид сбоку, 10, г — вид спереди, Средняя Азия, обн. E-70203, прждидольский ярус, чашмазракские слои (S_2^c)

Т а б л и ц а VIII

Фиг. 1—13. *Warburgella rugulosa* (Alth)

1 — кранидий (ранняя стадия развития), экз. 466/64, $\times 15$, Подолия, обн. E-686, кайбальский ярус, митковские слои (D_1^a); 2 — кранидий, экз. 466/63, $\times 10$, там же; 3 — кранидий, экз. 466/62, $\times 10$: 3, а — общий вид, 3, б — переднебоковой вид, там же; 4 — кранидий, экз. 466/61, $\times 10$, там же; 5 — кранидий, экз. 466/66, $\times 10$, там же; 6 — кранидий, экз. 466/65, $\times 10$, там же; 7 — кранидий, экз. 466/70, $\times 10$: 7, а — общий вид, 7, б — переднебоковой вид, там же; 8 — кранидий, экз. 466/69, $\times 10$, Подолия, обн. E-6782, кайбальский ярус, митковские слои (D_1^a); 9 — пигидий (ранняя стадия развития), экз. 466/55, $\times 10$, Подолия, обн. E-686, кайбальский ярус, митковский слой (D_1^a); 10 — пигидий, экз. 466/56, $\times 10$, там же; 11 — пигидий, экз. 466/57, $\times 10$, там же; 12 — пигидий, экз. 466/58, $\times 10$: 12, а — общий вид, 12, б — заднебоковой вид, там же; 13 — пигидий, экз. 466/60, $\times 10$, там же

Т а б л и ц а IX

- Фиг. 1—6. *Warburgella althi* Yolkin
 1 — краиндий, экз. 466/71, ×10, Подолия, обн. E-685, кайбальский ярус, низы митковских слоев (D_1^a); 2 — краиндий (голотип), экз. 466/72, ×10, там же; 3 — краиндий, экз. 466/73, ×10; 3, а — общий вид, 3, б — переднебоковой вид, там же; 4 — пигидий, экз. 466/74, ×10, там же; 5 — пигидий, экз. 466/75, ×10; 5, а — общий вид, 5, б — вид сзади, там же; 6 — пигидий, экз. 466/77, ×10; 6, а — общий вид, 6, б — заднебоковой вид, там же
- Фиг. 7—10. *Warburgella eureka* Alberti, Haas et Ormiston
 7 — пигидий (ранняя стадия развития), Сенкенбергский музей во Франкфурте (СМФ), № 24737, ×11, Центральная Невада, слои с *I. woschmidti* (D_1^a); 8 — пигидий, Национальный музей США (НМ), № 173727, ×10, там же; 9 — краиндий, НМ, № 173724, ×10, там же; 10 — краиндий (голотип), НМ, № 173722, ×10, там же
- Фиг. 11—17. *Warburgella mackenziensis* Chatterton et Perry
 11 — краиндий, Музей Университета Альберты в Канаде (УА), № 1874, ×5, 7, северо-западные территории Канады, местонахождение 2, 52 м ниже кровли формации Делорм (Delorme); 12 — краиндий (голотип), УА, № 1873, ×5, 7, там же; 13 — краиндий, УА, № 1875, ×5, 7, там же; 14 — краиндий, УА, № 1883, ×10, там же; 15 — пигидий, УА, № 1879, ×5, 7, там же; 16 — пигидий, УА, № 1878, ×5, 7, там же; 17 — пигидий, УА, № 1881, ×5, 7, там же

Т а б л и ц а X

- Фиг. 1—5. *Khalfinella gratsianovae* Yolkin
 1 — краиндий (голотип), экз. 287/58, ×4, Горный Алтай, обн. 34в, кайбальский ярус, ремневские слои (D_1^a); 2 — краиндий, экз. 287/59, ×5; 2, а — общий вид, 2, б — переднебоковой вид, там же; 3 — пигидий, экз. 287/63, ×4, там же; 4 — пигидий, экз. 287/67, ×4, там же; 5 — пигидий, экз. 287/64, ×4, там же
- Фиг. 6—10. *Khalfinella prima* Yolkin
 6 — краиндий, экз. 287/57, ×4, Горный Алтай, обн. 34в, кайбальский ярус, ремневские слои (D_1^a); 7 — краиндий, (голотип), экз. 287/60, ×4, там же; 8 — краиндий, экз. 287/61, ×4; 8, а — общий вид, 8, б — вид сбоку, 8, в — вид спереди, там же; 9 — пигидий, экз. 287/66, ×4, там же; 10 — пигидий, экз. 287/68, ×4; 10, а — общий вид, 10, б — вид сзади, там же
- Фиг. 11—12. *Khalfinella attenuata* Yolkin
 11 — краиндий (голотип), экз. 287/79, ×4; 11, а — общий вид, 11, б — вид спереди, Горный Алтай, обн. ГК-2а, белтирский ярус, якушинские слои (D_1^{2b}); 12 — пигидий, экз. 287/80, ×4, там же
- Фиг. 13—14. *Khalfinella glabra* Yolkin
 13 — краиндий (голотип), экз. 287/81, ×4, Горный Алтай, обн. E-6320, белтирский ярус, якушинские слои (D_1^{2b}); 14 — пигидий, экз. 287/83, ×4, там же

Т а б л и ц а XI

- Фиг. 1—7. *Khalfinella elegantula* Yolkin
 1 — краиндий, экз. 287/86, ×3, Горный Алтай, обн. E-6196, телегитский ярус, киреевские слои (D_2^a); 2 — краиндий (голотип), экз. 287/87, ×3; 2, а — общий вид, 2, б — вид сбоку, 2, в — вид спереди, там же; 3 — краиндий, экз. 287/92, ×3, там же; 4 — краиндий, экз. 287/91, ×3, там же; 5 — пигидий, экз. 287/94, ×3; 5, а — общий вид, 5, б — вид сзади, 5, в — вид сбоку, там же; 6 — пигидий, экз. 287/95, ×3, там же; 7 — пигидий, экз. 287/96, ×3, там же
- Фиг. 8—17. *Khalfinella carinata* (Khalfin)
 8 — краиндий, экз. 287/110, ×5, Горный Алтай, обн. E-6161, телегитский ярус, киреевские слои (D_1^a); 9 — краиндий, экз. 287/111, ×5; 9, а — общий вид, 9, б — вид сбоку, 9, в — вид спереди, там же; 10 — краиндий, экз. 287/101, ×5, Салаир, обн. E-6042, телегитский ярус, салаиркинский горизонт (D_2^a); 11 — краиндий, экз. 287Ф/108, ×5, Горный Алтай, обн. E-6161, телегитский ярус, киреевские слои (D_2^a); 12 — краиндий, экз. 287/99, ×5, там же; 13 — пигидий, экз. 287/114, ×5, там же; 14 — пигидий, экз. 287/116, ×5, Горный Алтай, обн. E-6154, телегитский ярус, киреевские слои (D_2^a); 15 — пигидий, экз. 287/117, ×5, Салаир, обн. E-6042, телегитский ярус, салаиркинский горизонт (D_2^a); 16 — пигидий, экз. 287/119, ×5; 16, а — общий вид, 16, б — вид сзади, Горный Алтай, обн. E-6161, телегитский ярус, киреевские слои (D_2^a); 17 — пигидий, экз. 287/122, ×5, там же

Т а б л и ц а XII

- Фиг. 1—4. *Ganinella gurjevskiensis* Yolkin
 1 — краиндий (голотип), экз. 287/138; 1, а — общий вид, ×3; 1, б — общий вид, ×6, Салаир, обн. Д-6341а, кайбальский ярус, томьчумышский горизонт (D_1^a); 2 — краиндий, экз. 287/139; 2, а — общий вид, ×3, 2, б — общий вид, ×6, там же; 3 — пигидий, экз. 287/142, ×3, там же; 4 — подвижная щека, экз. 287/141, ×3, там же
- Фиг. 5—8. *Ganinella tchernyshevae* Yolkin
 5 — краиндий, экз. 287/145, ×5, Салаир, обн. E-631576, белтирский ярус, крековский горизонт (D_1^a); 2 — краиндий, экз. 287/139; 2, а — общий вид, ×3, 3, б — общий вид, ×6, там же; 3 — пигидий, экз. 287/142, ×3, там же; 4 — подвижная щека, экз. 287/141, ×3, там же

Фиг. 5—8. *Ganinella tchernyshevae* Yolkin

5 — кранидий, экз. 287/145, $\times 5$, Салаир, обн. E-631576, белтирский ярус, крековский горизонт (D_1^{2a}); 6 — кранидий (голотип), экз. 287/143, $\times 5$: 6, a — общий вид, 6, б — вид сбоку, 6, в — вид спереди, Горный Алтай, обн. E-6310, белтирский ярус, якушинские слои (D_1^{2b}); 7 — пигидий, экз. 287/147, $\times 5$, Салаир, обн. E-631576, белтирский ярус, крековский горизонт (D_1^{2a}); 8 — пигидий, экз. 287/144, $\times 5$: 8, a — общий вид, 8, б — вид сбоку, 8, в — вид сзади, Горный Алтай, обн. E-6310a, белтирский ярус, якушинские слои (D_1^{2b})

Фиг. 9—14. *Ganinella diversa* Yolkin

9 — подвижная шека, экз. 287/155, $\times 3$, Горный Алтай, обн. ГК-2а, белтирский ярус, якушинские слои (D_1^{2b}); 10 — ядро кранидия, экз. 287/152, $\times 3$, Горный Алтай, обн. E-61108, белтирский ярус, якушинские слои (D_1^{2b}); 11 — кранидий (голотип), экз. 287/151, $\times 3$: 11, a — общий вид, 11, б — вид сбоку, 11, в — вид спереди, Горный Алтай, обн. E-61107, белтирский ярус, якушинские слои (D_1^{2b}); 12 — ядро кранидия, экз. 287/149, $\times 2$, Горный Алтай, обн. 10, белтирский ярус, камышенская свита (D_1^{2b}); 13 — пигидий, экз. 287/153, $\times 3$, Горный Алтай, обн. E-61108, белтирский ярус, якушинские слои (D_1^{2b}); 14 — пигидий, экз. 287/154, $\times 3$: 14, a — общий вид, 14, б — вид сзади, 14, в — вид сбоку, там же

Т а б л и ц а XIII

Фиг. 1—8. *Ganinella dombroviensis dombroviensis* (Sobolev)

1 — кранидий, экз. 287/158, $\times 5$: 1, a — общий вид, 1, б — вид спереди, 1, в — вид сбоку, Горный Алтай, обн. E-6196, теленгитский ярус, киреевские слои (D_2^{1a}); 2 — кранидий, экз. 287/160, $\times 2$, там же; 3 — ядро кранидия, экз. 287/159, $\times 2$, там же; 4 — подвижная шека, экз. 287/161, $\times 2$, Салаир, обн. К-6015, теленгитский ярус, салаирский (?) горизонт (D_2^{1a}); 5 — пигидий, экз. 287/166: 5, a — общий вид, $\times 2$, 5, б — вид сзади, $\times 4$, 5, в — вид сбоку, $\times 4$, там же; 6 — пигидий, экз. 287/164, $\times 2$, Горный Алтай, обн. E-6196, теленгитский ярус, киреевские слои (D_2^{1a}); 7 — пигидий, экз. 287/162, $\times 2$, там же; 8 — пигидий, экз. 287/163, $\times 2$, Горный Алтай, обн. E-6197a, теленгитский ярус, киреевские слои (D_2^{1a})

Фиг. 9—16. *Ganinella dombroviensis brevis* Yolkin

9 — кранидий, экз. 287/167, $\times 4$, Горный Алтай, обн. АН-1, теленгитский ярус, киреевские слои (D_2^{1a}); 10 — ядро кранидия, экз. 287/168, $\times 3$, Салаир, обн. Г-6010/7, теленгитский ярус, салаирский горизонт (D_2^{1a}); 11 — кранидий, экз. 287/169, $\times 2$, Горный Алтай, обн. E-6156, теленгитский ярус, киреевские слои (D_2^{1a}); 12 — кранидий, экз. 287/170, $\times 2$: 12, a — общий вид, 12, б — вид сбоку, 12, в — вид спереди, Горный Алтай, обн. АН-2, теленгитский ярус, киреевские слои (D_2^{1a}); 13 — подвижная шека, экз. 287/175, $\times 5$, Горный Алтай, обн. АН-1, теленгитский ярус, киреевские слои (D_2^{1a}); 14 — пигидий, экз. 287/172, $\times 3$: 14, a — общий вид, 14, б — вид сбоку, там же; 15 — пигидий (голотип), экз. 287/173, $\times 3$, Горный Алтай, обн. E-6156, теленгитский ярус, киреевские слои (D_2^{1a}); 16 — пигидий, экз. 287/174, $\times 3$, там же

Т а б л и ц а XIV

Фиг. 1—9. *Ganinella batchatensis* (N. Tchernyshevae)

1 — кранидий, экз. 287/178, $\times 3$, Горный Алтай, обн. 10в, теленгитский ярус, кувашские слои (пачка 1) (D_2^{1b}); 2 — кранидий, экз. 287/179, $\times 3$, там же; 3 — кранидий, экз. 287/180, $\times 3$: 3, a — общий вид, 3, б — вид сбоку, 3, в — вид спереди, там же; 4 — кранидий, экз. 287/181, $\times 3$, там же; 5 — кранидий, экз. 287/182, $\times 3$, там же; 6 — пигидий, экз. 287/183, $\times 3$, там же; 7 — пигидий, экз. 287/184, $\times 3$, там же; 8 — пигидий, экз. 287/185, $\times 3$, там же; 9 — пигидий, экз. 287/186, $\times 3$: 9, a — общий вид, 9, б — вид сзади, 9, в — вид сбоку, там же.

Фиг. 10—16. *Ganinella schabalinoensis* Yolkin

10 — кранидий (голотип), экз. 287/188, $\times 3$, Горный Алтай, обн. 1285, теленгитский ярус, кувашские слои (пачка 2) (D_2^{1c}); 11 — кранидий, экз. 287/189, $\times 3$, там же; 12 — кранидий, экз. 287/190, $\times 3$, там же; 13 — цефалон, экз. 287/191, $\times 3$: 13, a — общий вид, 13, б — вид сбоку, 13, в — вид спереди, там же; 14 — пигидий, экз. 287/192: 14, a — общий вид, $\times 3$, 14, б — вид сбоку, $\times 5$, там же; 15 — пигидий, экз. 287/193, $\times 3$, там же; 16 — пигидий, экз. 287/194, $\times 3$, там же

Т а б л и ц а XV

Dechenella ormistoni Yolkin

Целый подвернутый тергум (голотип), экз. 545/13, $\times 10$: 1, a — цефалон и часть торакса, 1, б — часть торакса и пигидий, Таймыр, обн. 770, слой 26, белтирский ярус, юхондские слои (D_1^{2b})

Т а б л и ц а XVI

Warburgella stokesii (Murchison)

Ядро с латексного отпечатка [неотип: Whittard, 1938, табл. III, фиг. 1), $\times 12,2$: 1, a — общий вид, 1, б — вид сбоку, 1, в — переднебоковой вид. Геологический музей Бирмингемского университета, коллекция Кэтли, известняк Дадли

ЛИТЕРАТУРА

- Алесева Р. Е.* Девонские атрипиды Кузнецкого и Минусинского бассейнов и восточного склона Северного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 196 с.
- Алесева Р. Е., Грацианова Р. Т., Елкин Е. А., Кульков Н. П.* Стратиграфия и брахиоподы нижнего девона Северо-Восточного Салаира. М.: Наука, 1970. 178 с.
- Ананьев А. Р.* К вопросу о корреляции континентальных и морских отложений девона в Саяно-Алтайской горной области. — В кн.: Вопросы геологии Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1971, с. 9—10.
- Аполлонов М. К.* Ашгилльские трилобиты Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1974. 132 с.
- Асташкина В. Ф.* Разрезы нижнего девона и эйфеля северной части Алтая. — В кн.: Материалы по стратиграфии и палеонтологии Сибири. Новосибирск: СНИИГГИМС, 1967, с. 83—91.
- Асташкина В. Ф.* Разрез девонских отложений по р. Кувашу в Горном Алтае. — В кн.: Материалы по региональной геологии Сибири. Новосибирск: СНИИГГИМС, 1968, с. 46—49.
- Балашова Е. А.* Трилобиты скальского и борщевского горизонтов Подолини. — В кн.: Силурийско-девонская фауна Подолини. Л.: Изд-во ЛГУ, 1968, с. 95—123.
- Бардашев И. А.* Некоторые данные о возрасте акбасайской свиты (Южный Тянь-Шань) по конодонтам. — Изв. АН ТаджССР. Отд-ние физ.-мат. и геол.-хим. наук, 1979, № 4(74), с. 56—63.
- Беклемишев В. Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных: В 2-х т. М.: Наука, 1964. Т. 1. Проморфология. 432 с.; Т. 2. Органология. 446 с.
- Вебер В. Н.* Верхнесилурийские трилобиты СССР. М.: Госгеолиздат, 1951. СНИИГГИМС (Сиб. научн.-исслед. ин-т геологии геофизики и минерального сырья). 71 с.
- Гинцингер А. Б., Грацианова Р. Т., Елкин Е. А.* Горный Алтай. — В кн.: Стратиграфия СССР: Девонская система. М.: Недра, 1973, с. 80—94.
- Граница силура и девона и биостратиграфия силура: (Тр. III Междунар. симпоз. по границе силура и девона и стратиграфии нижнего и среднего девона. Ленинград, 1968 г.). Л.: Наука, 1971, т. 1, 282 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: Строфоменидины. М.: Наука, 1975. 106 с.
- Грацианова Р. Т., Елкин Е. А.* Девон Горного Алтая. — В кн.: Стратиграфия палеозоя Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 1967, с. 125—138.
- Догель В. А.* Сравнительная анатомия беспозвоночных: В 2-х ч. Л.: Учпедгиз. Ч. 1. 1938. 600 с.; Ч. 2. 1940. 495 с. Древнейшие дехенеллиды (трилобиты) и стратиграфия силура Горного Алтая/Отв. ред. Р. Т. Грацианова. Новосибирск: Наука, 1974. 111 с.
- Дубатов В. Н.* Позднесилурийские и девонские табуляты, гелиолитиды и хететиды Кузнецкого бассейна. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 286 с.
- Дубатолова Ю. А.* Морские лилии девона Кузбасса. М.: Наука, 1964. 154 с.
- Дубатолова Ю. А.* Морские лилии раннего и среднего девона Алтая и Кузбасса. М.: Наука, 1971. 159 с.
- Егер Г.* О раннедевонских граптолитах. — В кн.: Стратиграфия нижнего и среднего девона: (Тр. III Междунар. симпоз. по границе силура и девона и стратиграфии нижнего и среднего девона. Ленинград, 1968 г.). Л.: Наука, 1973, т. 2, с. 99—109.
- Елкин Е. А.* К вопросу о расчленении нижнего девона и эйфеля северной части Ануйско-Чуйского прогиба (Алтай). — Геология и геофизика, 1963, № 5, с. 44—58.
- Елкин Е. А.* Типовые разрезы нижнего и среднего девона северо-восточного склона Салаира и их палеонтологическая характеристика. Новосибирск: Ин-т геологии и геофизики СО АН СССР, 1964. 38 с. Ротапр.
- Елкин Е. А.* Новый род и новые виды нижнедевонских эйфельских дехенеллид (трилобиты). — Геология и геофизика, 1966а, № 2, с. 25—30.
- Елкин Е. А.* Дехенеллиды (трилобиты) и стратиграфия нижнего и среднего девона юга Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Новосибирск: Новосибир. ун-т, 1966б. 23 с.
- Елкин Е. А.* О границе нижнего и среднего девона на юге Западной Сибири по трилобитам. — Геология и геофизика, 1967, № 8, с. 36—45.
- Елкин Е. А.* Трилобиты (дехенеллиды) и стратиграфия нижнего и среднего девона юга Западной Сибири. М.: Наука, 1968. 156 с.
- Елкин Е. А.* Стратиграфия морских нижнедевонских и эйфельских отложений Алтае-Саянской складчатой области. — В кн.: Стратиграфия нижнего и среднего девона: (Тр. III Междунар. симпоз. по границе силура и девона и стратиграфии нижнего и среднего девона. Ленинград, 1968 г.). Л.: Наука, 1973, т. 2, с. 109—118.
- Елкин Е. А.* Эволюционные последовательности трилобитов и ярное деление верхнего силура. — В кн.: Этюды по стратиграфии. М.: Наука, 1974а, с. 162—168.
- Елкин Е. А.* Древнейшие дехенеллиды. — В кн.: Древнейшие дехенеллиды (трилобиты)

- и стратиграфия силура Горного Алтая. Новосибирск: Наука, 1974б, с. 64—87.
- Елкин Е. А.* Пограничные и переходные слои: их место в Международной стратиграфической шкале и критерии выделения. — В кн.: Стратиграфия и седиментология: Геология докембрия. Докл. сов. геологов. на XXV сес. МГК. М.: Наука, 1976, с. 69—74.
- Елкин Е. А.* Номогенез, палеонтология и био-хронология. — В кн.: Методологические и философские проблемы геологии. Новосибирск: Наука, 1979а, с. 221—254.
- Елкин Е. А.* Новые представители рода *Deshenella* в нижнем девоне Таймыра и Северо-Востока СССР. — В кн.: Фауна и стратиграфия среднего и верхнего палеозоя Сибири. Новосибирск: Наука, 1979б, с. 82—90.
- Елкин Е. А., Грацианова Р. Т.* О стратиграфическом положении соловыхихинского известняка. — Геология и геофизика, 1966а, № 5, с. 148—150.
- Елкин Е. А., Грацианова Р. Т.* Схема расчленения морских нижнедевонских и эйфельских отложений Горного Алтая. — Геология и геофизика, 1966б, № 8, с. 56—63.
- Елкин Е. А., Грацианова Р. Т., Алексеева Р. Е., Черкесова С. В.* Расчленение и корреляция нижнего девона Сибири. — Докл. АН СССР 1968, т. 180, № 1, с. 177—180.
- Елкин Е. А., Грацианова Р. Т., Алексеева Р. Е. и др.* К вопросу о ярусном делении и корреляции нижнего девона Сибири. — В кн.: Материалы по региональной геологии Сибири. Новосибирск: Сиб. НИИ геологии, геофизики и минер. сырья, 1968, с. 12—16. Ротапр.
- Елкин Е. А., Грацианова Р. Т., Дубатолова Ю. А.* О стратиграфии терригенно-карбонатных отложений среднего девона р. Чумыша (Салаир) и их корреляции. — В кн.: Новые данные по палеонтологии и биостратиграфии девона и верхнего палеозоя Сибири. М.: Наука, 1967, с. 3—9.
- Елкин Е. А., Грацианова Р. Т., Желтоногова В. А., Ким А. И.* Основные биостратиграфические рубежи и подразделения нижнего и среднего девона на западе Алтае-Саянской области и их корреляция. — В кн.: Биостратиграфия пограничных отложений нижнего и среднего девона: (Тр. Полевой сес. Междунар. подкомиссии по стратиграфии девона. Самарканд, 1978 г.). Л.: Наука, 1982.
- Елкин Е. А., Желтоногова В. А., Сенников Н. В., Базарова Л. С.* Характеристика основных разрезов силура Горного Алтая. — В кн.: Древнейшие дехенеллиды (трилобиты) и стратиграфия силура Горного Алтая. Новосибирск: Наука, 1974, с. 12—38.
- Елкин Е. А., Репина Л. Н., Розова А. В.* Коллективум по трилобитам. — Палеонтол. журн., 1975, № 2, с. 154—155.
- Желтоногова В. А.* Комплексы ругоз нижнего и среднего девона Салаира. — В кн.: Стратиграфия нижнего и среднего девона: (Тр. III Междунар. симпозиум по границе силура и девона и стратиграфии нижнего и среднего девона. Ленинград, 1968 г.). Л.: Наука, 1973, т. 2, с. 118—127.
- Ивания В. А.* Биостратиграфическое расчленение девона Кузбасса по кораллам *Rugosa*. — Учен. зап. Том. ун-та, 1958, № 32, с. 194—204.
- Ивановский А. Б.* Повторная дивергенция у кораллов. — Докл. АН СССР, 1970, т. 192, № 4, с. 896—898.
- Ивановский А. Б.* Повторные (инеративные) явления ругоз. — Геология и геофизика, 1971, № 8, с. 98—103.
- Ким А. И., Елкин Е. А., Ерина М. В., Грацианова Р. Т.* Типовые разрезы пограничных слоев нижнего и среднего девона Средней Азии: Путеводитель экскурсий: (Тр. Полевой сес. Междунар. подкомиссии по стратиграфии девона. Самарканд, 1978 г.), Ташкент, 1978. 55 с.
- Колобова И. М.* О лландоверийском возрасте низов уркинской свиты хребта Тарбагатай. — Тр. ВСЕГЕИ, 1967, т. 129, вып. 3, с. 172—179.
- Коробков А. И.* Теоретические проблемы палеонтологии в интерпретации О. Шиндewolfа. — В кн.: Вопросы палеонтологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1971, т. 6, с. 24—32.
- Коробков М. Н.* Трилобиты семейства *Soposourhidae* и их значение для стратиграфии кембрийских отложений. М.: Наука, 1973. 174 с.
- Краснов В. И., Ратанов Л. С., Асташкина В. Ф., Миронова Н. В.* Некоторые проблемы теории и практики региональной стратиграфии на примере изучения девонских преобразований в Алтае-Саянской области. — В кн.: Материалы по региональной геологии Сибири. Новосибирск: СНИИГГИМС, 1975, с. 25—44.
- Кульков Н. П.* О фауне брахиопод пестеревских известняков и их фациальных аналогов. — В кн.: Вопросы стратиграфии и палеонтологии Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960, с. 153—193.
- Кульков Н. П.* Брахиоподы соловыхихинских слоев нижнего девона Горного Алтая. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 131 с.
- Кульков Н. П.* Брахиоподы и стратиграфия силура Горного Алтая. М.: Наука, 1967. 148 с.
- Кульков Н. П.* О стратиграфии нижнего девона Горного Алтая. — Геология и геофизика, 1978, № 1, с. 22—32.
- Лазуткин П. С., Наливкин Д. В., Рхонская М. А., Яворский В. И.* Девон Салаира. — Пробл. сов. геологии, 1936, № 8, с. 719—726.
- Леонов Г. П.* Основы стратиграфии: В 2-х т. М.: Изд-во МГУ. Т. 1. 1973. 530 с.; Т. 2. 1974. 496 с.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Майр Э.* Популяция, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Максимова З. А.* Материалы к изучению фауны Таштыпской свиты Минусинской котловины: (Описание трилобитов) — В кн.: Палеонтология и стратиграфия. М.: 1952а.
- Максимова З. А.* Представители рода *Deshenella Kauser* из девонских отложений Урала. — Ежегодник. Всесоюз. палеонтол. о-ва, 1952б, т. 14, с. 213—232.
- Максимова З. А.* Тип *Arthropoda*. Членистоногие. Класс *Trilobita*. Трилобиты: Полевой атлас характерных комплексов фауны и флоры девонских отложений Минусинской котловины / Под ред. М. А. Рхонской, В. С. Мелешенко. М.: ГОНТИ, 1955а. 140 с.
- Максимова З. А.* Трилобиты среднего и верхнего девона Урала и Северных Мугоджар. М.: Госгеолтехиздат, 1955б. 263 с.
- Максимова З. А.* Новые среднепалеозойские трилобиты Центрального Казахстана, Рудного Алтая и Арктики. — В кн.: Новые виды

- древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1960а, ч. 2, с. 256—279.
- Максимова З. А. Девонская система. Класс Trilobita. Трилобиты. — В кн.: Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области: Средний палеозой. Новосибирск: СНИИГГИМС, 1960б, т. 2, с. 511—528.
- Максимова З. А. Надсемейство Proetoidea. — В кн.: Основы палеонтологии: Членистоногие, трилобитообразные и ракообразные. М.: Госгеолтехиздат, 1960в, с. 131—141.
- Максимова З. А. Девонские skutellouidy Советской Арактики и некоторые вопросы филогении семейства Scutellouidae. — Ежегодник Всесоюз. палеонтол. о-ва, 1958, т. 18, с. 148—169.
- Максимова З. А. Силурийские трилобиты о-ва Вайгач. — В кн.: Стратиграфия и фауна силурийских отложений Вайгача. Л.: НИИГА, 1970, с. 195—209. Ротпр.
- Максимова З. А. Девонские трилобиты Новой Земли и других районов Советской Арктики. — Ежегодник. Всесоюз. палеонтол. о-ва, 1977а, т. 20, с. 140—185.
- Максимова З. А. Новые среднедевонские трилобиты некоторых регионов СССР. — В кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Наука, 1977б, вып. 4, с. 68—73.
- Максимова З. А. Биостратиграфические зоны по трилобитам в девонских отложениях СССР. — Сов. геология, 1978а, № 6, с. 12—26.
- Максимова З. А. Некоторые новые девонские трилобиты. — Ежегодник Всесоюз. палеонтол. о-ва, 1978б, т. 21, с. 94—109. Международный стратиграфический справочник./ Под ред. Х. Хедберга. М.: Мир, 1978. 226 с.
- Меннер В. В. Биостратиграфические основы сопоставления морских, лагунных и континентальных свит. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 375 с.
- Меннер В. В. Стратиграфические подразделения в практике советских геологов. — Изв. АН КазССР. Сер. геол., 1979, № 4/5, с. 20—25.
- Миронова Н. В. Томь-чумышские слои Салаира и их аналоги в СССР и Западной Европе. — В кн.: Материалы по палеонтологии и стратиграфии Западной Сибири. Л.: Госгеолтехиздат, 1962, с. 134—140.
- Миронова Н. В. Раннедевонские табуляты Горного Алтая и Салаира. Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1974. 150 с.
- Михайлова Н. Ф. Анализ данных, полученных при изучении фауны и флоры: Граптолиты. — В кн.: Ярусное расчленение нижнего девона Тихоокеанской области на территории СССР. М.: Недра, 1978, с. 61—64.
- Модзалевская Т. Л. Атлас силурийской и раннедевонской фауны Подолни (приложение к путеводителю): (Тр. III Междунар. симпоз. по границе силура и девона и стратиграфии нижнего и среднего девона. Ленинград, 1968 г.). Л.: Наука, 1973. 27 табл.
- Мяньиль Р. Трилобиты подсемейства Wagburgellinae в силуре Прибалтики. — Изв. АН ЭССР. Геология, 1979, № 3, с. 100—107.
- Наливкин Д. В. Этапы развития органического мира. — В кн.: Проблемы этапности развития органического мира: (Тр. XVIII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва). Л.: Наука, 1978, с. 11—16.
- Никифорова О. И., Обут А. М. Введение. — В кн.: Стратиграфия СССР: Силурийская система. М.: Недра, 1965, с. 8—30.
- Никифорова О. И., Предтеченский Н. Н. История изучения. — В кн.: Опорный разрез силура и нижнего девона Подолни. Л.: Наука, 1972, с. 10—15.
- Опорный разрез силура и нижнего девона Подолни / Отв. ред. Б. С. Соколов. Л.: Наука, 1972. 262 с.
- Основы палеонтологии: Справочник для палеонтологов и геологов СССР. В 15-ти т. Т. 8. Членистоногие, трилобитообразные и ракообразные. / Отв. ред. Н. Е. Чернышева. М.: Госгеолтехиздат, 1960. 515 с.
- Палеонтологический словарь / Ред. Г. А. Безносова, Ф. А. Журавлева. М.: Наука, 1965. 615 с.
- Петц Г. Материалы к познанию фауны девонских отложений окраин Кузнецкого угленосного бассейна. СПб., 1901. 393 с. (Тр. Геол. части Кабинета его имп. величества; Т. 4).
- Подрядчиков С. С., Мамлин А. Н. Новые данные по стратиграфии девона и карбона Сибирячихинской грабен-синклинали и верхнего палеозоя Сибири. Новосибирск: Наука, 1979, с. 31—39.
- Проблемы стратиграфии / Под ред. Л. Л. Халфина. Новосибирск: СНИИГГИМС, 1969. 193 с.
- Раузер-Черноусова Д. М. Периодичность в развитии фораминифер верхнего палеозоя и ее значение для расчленения и сопоставления разрезов. — В кн.: Материалы палеонтологического совещания по палеозою, 14—17 мая 1951 г. М.: 1953, с. 139—160.
- Раузер-Черноусова Д. М. Этапность и периодичность в историческом развитии фузулиид. — Докл. АН СССР, 1965, т. 160, № 4, с. 914—917.
- Рейтлингер Е. А. Фораминиферы среднекаменноугольных отложений центральной части Русской платформы (исключая сем. Fusulitidae). М.: Изд-во АН СССР, 1950. 127 с.
- Рейтлингер Е. А. Этапность развития фораминифер и ее значение для стратиграфии каменноугольных отложений. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1969, вып. 12, с. 3—34.
- Рейтлингер Е. А. Некоторые вопросы систематики в свете этапности развития верхнекаменноугольных фораминифер. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1971, вып. 14, с. 3—16.
- Решение коллоквиума по трилобитам. Новосибирск: Ин-т геологии и геофизики СО АН СССР, 1974. 20 с.
- Ржонсницкая М. А. Спирифериды девонских отложений окраин Кузнецкого бассейна. М.: Госгеолтехиздат, 1952. 252 с.
- Ржонсницкая М. А. Стратиграфия и брахиоподы девона окраин Кузнецкого бассейна: Автореф. дис. ...док-ра геол.-минерал. наук. Л.: ВСЕГЕИ, 1964. 46 с.
- Ржонсницкая М. А. Биостратиграфия девона окраин Кузнецкого бассейна. Л.: Недра, 1968. Т. 1. Стратиграфия. 286 с.
- Ржонсницкая М. А. Введение. — В кн.: Стратиграфия СССР: Девонская система. М.: Недра, 1973, кн. 1, с. 7—55.
- Ржонсницкая М. А. Биостратиграфия девонских отложений окраин Кузнецкого бассейна Л.: Недра, 1975. Т. 2. Описание брахиопод. 232 с.
- Ржонсницкая М. А. Итоги работы постоянных комиссий МСК по системам фанерозоя за период 1957—1974 гг.: Комиссия по девонской системе. — В кн.: Постановления Межведомственного стратиграфического

- комитета и его постоянных комиссий, Л.: ВСЕГЕИ, 1976, вып. 16, с. 42—56.
- Рожонская М. А., Елисеева В. К.* Девонская система. — В кн.: Геология Тихоокеанского подвижного пояса и Тихого океана. Л.: Недра, 1978, т. 1. Стратиграфия и палеобиогеография с. 53—73.
- Рожонская М. А., Мелещенко В. С., Беляков Н. А., Дубатов В. Н., Бульванкер Э. З., Наливкин Б. Н., Балашов З. Г., Максимова Э. А.* Материалы к изучению фауны таштыпской свиты Минусинской котловины. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия. М.: Госгеолтехиздат, 1952, с. 120—189.
- Розова А. В.* Верхнекембрийские трилобиты Салаира (толстичихинская свита). Новосибирск: СО АН СССР, 1960. 116 с.
- Розова А. В., Розов С. Н.* Трилобиты. — В кн.: Описание палеонтологических объектов с применением латинских терминов. Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1975, с. 17—136.
- Розова А. В., Розов С. Н.* Трилобиты. — В кн.: Биостратиграфия и фауна верхнего кембрия и пограничных с ним слоев. Новосибирск: Наука, 1977, с. 18—46.
- Северцев А. Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Силур Эстонии / Под ред. Д. Л. Кальо.* Таллин: Валгус, 1970. 343 с.
- Словарь морфологических терминов и схема описания трилобитов.* М.: Наука, 1982, 60 с.
- Соболев Д. Н.* Средний девон Келецко-Сандомирского кряжа. — В кн.: Материалы для геологии России. СПб., 1909, т. 24, с. 41—527.
- Соболева Д. Н.* Граница силурийской и девонской систем и объем нижнего девона. — В кн.: Проблемы геологии на XXII сес. МГК. М.: Наука, 1966, с. 71—78.
- Соколов Б. С.* Современное состояние вопроса о границе силура и девона. — Геология и геофизика, 1968, № 1, с. 144—148.
- Соколов Б. С.* Новейшие данные об исследовании по проблеме границы силура и девона. — Геология и геофизика, 1970, № 6, с. 148—152.
- Соколов Б. С.* Биохронология и стратиграфические границы. — В кн.: Проблемы общей и региональной геологии. Новосибирск: Наука, 1971, с. 3—10.
- Соколов Б. С.* О поездке в Марокко и заключительном заседании Международного комитета по силурийско-девонской границе. — Геология и геофизика, 1972, № 6, с. 145—150.
- Соколов Б. С.* Периодичность (этапность) развития органического мира и биостратиграфические границы. — Геология и геофизика, № 1, с. 3—10.
- Соколов Б. С.* Этапность развития органического мира и биостратиграфические границы. — В кн.: Тр. XVIII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: Наука, 1978, с. 5—11.
- Соколов Б. С.* Современные проблемы стратиграфии. — Изв. АН КазССР. Сер. геол., 1979, № 4/5, с. 3—6.
- Соколов Б. С., Елкин Е. А.* Новые проблемы в изучении стратиграфии девона. — Геология и геофизика, 1979, № 4, с. 34—43.
- Степанов Д. Л.* Диморфизм и неотения у палеозойских брахиопод. — Ежегодник Всесоюз. палеонтол. о-ва, 1957, т. 16, с. 3—10.
- Степанов Д. Л.* Принципы и методы биостратиграфических исследований. Л.: Гостоптехиздат, 1958. 180 с.
- Степанов С. А., Миронова Н. В., Асташкина В. Ф.* и др. Девонские отложения окрестностей с. Сибирячихи (бассейн р. Ануй, Горный Алтай). — В кн.: Материалы по палеонтологии и стратиграфии Сибири. Новосибирск: СНИИГГИМС, 1972, с. 93—103.
- Стратиграфический кодекс СССР: Временный свод правил и рекомендаций / Отв. ред. А. И. Жамойда. Л.: ВСЕГЕИ, 1977, 79 с.
- Стратиграфия нижнего и среднего девона: (Тр. III Междунар. симпози. по границе силура и девона и стратиграфии нижнего и среднего девона. Ленинград, 1968 г.). Л.: Наука, 1973. Т. 2. 312 с.
- Стратиграфия и фауна силурийских отложений Вайгача: (Сб. ст.). Л.: НИИГА, 1970. 237 с. Ротапр.
- Суворова Н. П.* Трилобиты кембрия востока Сибирской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1956. Вып. 1. Протолениды. 158 с.
- Тимофеева О. Б.* Распространение конодонтов в пограничных ниже-среднедевонских отложениях Салаира. — В кн.: Вопросы стратиграфии палеозоя (девон, карбон). Л.: Наука, 1978, с. 96—99.
- Халфин Л. Л.* Фауна и стратиграфия девонских отложений Горного Алтая. Томск; Политехн. ин-т, 1948. 468 с.
- Халфин Л. Л., Миронова Н. В., Степанов С. А.* и др. О нижнем девоне Горного Алтая. — В кн.: Материалы по региональной геологии Сибири. Новосибирск: СНИИГГИМС, 1968, с. 17—29.
- Харин Г. С.* Новые данные по стратиграфии девона восточного склона Салаира. — В кн.: Материалы по геологии Западной Сибири. М.: Госгеолтехиздат, 1958, вып. 61, с. 74—85.
- Харин Г. С.* Стратиграфия девонских отложений Саяно-Алтайской области. Салаир. — В кн.: Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской Горной области. Новосибирск: СНИИГГИМС, 1960, т. 2. Средний палеозой, с. 191—200.
- Холланд Ч.* Хроностратиграфия и другие аспекты стратиграфической классификации. — Изв. КазССР. Сер. геол., 1979, № 4/5, с. 6—11.
- Черкесова С. В., Патрунов Д. К., Смирнова М. А.* и др. Тарейский среднедевонский опорный разрез (Центральный Таймыр). — Учен. зап. НИИГА. Палеонтология и биостратиграфия, 1968, вып. 22, с. 5—35.
- Чернышев Ф., Яковлев Н.* Фауна известняков мыса Гребени на Вайгаче и р. Нехватовой на Новой Земле. — Изв. Геол. ком., 1898, т. 17, № 8, с. 337—377.
- Чернышева Н. Е.* Верхнесилурийские и девонские трилобиты Кузнецкого бассейна. М.: Госгеолтехиздат, 1951. 72 с.
- Чернышева Н. Е.* Класс Trilobita Walch, 1771. Трилобиты. — В кн.: Основы палеонтологии: Членистоногие, трилобитообразные и ракообразные. М.: Госгеолтехиздат, 1960, с. 17—54.
- Чугаева М. И.* Трилобиты ордовика Чу-Илийских гор. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 138 с.
- Шиндewolf О.* Стратиграфия и стратотип. М.: Мир, 1975. 135 с.
- Шмальгаузен И. И.* Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
- A field trip guidebook. Barrandien 1977: Field conference of the International subcommission on Devonian stratigraphy. Pr., 1977. 23 p.

- Alberti G. K. B.* Unterdevonische Trilobiten aus dem Frankenwald und Rheinischen Schiefergebirge (Ebbe — und Remischeider Sattel). — *Geol. Jb.*, 1962, Bd. 81, S. 135—156.
- Alberti G. K. B.* Zur Kenntnis rheinischherzynischer Mischfaunen (Trilobiten) im Unterdevon. — *Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg*, 1963a, H. 32, S. 148—159.
- Alberti G.* Etude Paleontologique. — In: *Alberti G., H. Hollard.* *Warburgella rugulosa* (Alth 1878) (Trilobita, Proetidae) dans le Gedinien inferieur du Sud marocain. — *Notes Serv. Geol. Maroc.*, 1963b, t. 23, N 172, p. 128—130.
- Alberti G. K. B.* Neue obersilurische sowie unter- und mitteldevonische Trilobiten aus Marokko, Deutschland und einigen anderen europäischen Gebieten. 2. — *Senckenberg. lethaea*, 1967, Bd. 48, N 6, S. 481—509.
- Alberti G. K. B.* Trilobiten des jüngeren Siluriums sowie des Unter- und Mitteldevons. I. Mit Beitr. zur Silur — Devon Stratigraphie einiger Gebieten Marokkos und Oberfrankens. Frankfurt a. M., 1969. 692 S. (Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges.; N 520).
- Alberti G. K. B.* Trilobiten des jüngeren Siluriums sowie des Unter- und Mitteldevons. II. Frankfurt a. M., 1970. 233 S. (Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges.; N 525).
- Alberti G. K. B.* Zur paläozoogeographischen Verbreitung von *Warburgella rugulosa* (Alth 1874) (Trilobitae, Devon-Basis). — *Mitt. Geol.-paläontol. Inst. Univ. Hamburg*, 1975, H. 44, S. 1—10.
- Alberti G. K. B., Haas W., Ormiston A. R.* Discovery of the trilobite *Warburgella rugulosa* (Alth 1874) in Gedinian strata of Central Nevada. — *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh.*, 1971, H. 4, S. 193—194.
- Alberti G. K. B., Haas W., Ormiston A. R.* *Warburgella rugulosa* eureka n. ssp. (Trilobita, Proetidae) aus dem Unter-Gedinian von Zentral-Nevada (USA). — *Senckenberg. lethaea*, 1972, Bd. 53, N 1/2, S. 123—133.
- Alberti G., Hollard H.* *Warburgella rugulosa* (Alth 1878) (Trilobita, Proetidae) dans le Gedinien inferieur du Sud marocain. — *Notes Serv. geol. Maroc.*, 1963, t. 23, N 172, p. 125—130.
- Alth A.* Über die Raläozoischen Gebilde Podoliens und deren Versteinerungen. — *Abh. Geol. Reichsanst.*, Bd. 7, S. 1—78.
- Barrande J.* Systeme silurien du centre de la Boheme. Pt 1. Recherches Paleontologiques.: Texte. Crustaces; Trilobites. P., 1852. T. 1. 955 p.
- Bassett M. G., Cocks L. R. M., Holland C. H.* et al. The type Wenlock Series. — *Rep. Inst. Geol. Sci.*, 1975, N 75/13, p. 1—19.
- Beecher Ch.* The origin and significance of spines: a study in Evolution. — *Amer. J. Sci.*, 1898, vol. 6, p. 1—20, 125—136, 249—268, 329—358.
- Begg J. L.* Some new species of Proetidae and Otariionidae from the Ashgillian of Girvan. — *Geol. Mag.*, 1939, vol. 76, N 8 (902), p. 372—382.
- Bergström J.* Remarks on the appendages of trilobites. — *Lethaia*, 1969, vol. 2, N 4, p. 395—414.
- Bergström J.* Appendage morphology of the trilobite *Cryptolithus* and its implications. — *Lethaia*, 1972, vol. 5, N 1, p. 85—94.
- Bergström J.* Palaeoecologic aspects of an Ordovician Tretaspis fauna. — *Acta geol. pol.*, 1973a, vol. 23, N 2, p. 179—206.
- Bergström J.* Organization, life and systematics of trilobites. — *Fossils a. Strata*, 1973b, № 2, p. 1—69.
- Bouček B.* On some further new trilobites from the Gotlandian of Boheme. — *Bull. Intern. Acad. Tchèque de Boheme*, 1934, vol. 44, N 34, p. 200—206.
- Campbell K. S. W.* The functional anatomy of Phacopid trilobites: Musculature and eyes. — *J. et Proc. Roy. Soc. N. S. W.*, 1975, vol. 108, p. 168—188.
- Campbell K. S. W.* Trilobites of the Haragan, Bois d'Arc and Frisco Formation (Early Devonian) Arbuckle Mountains Region, Oklahoma. — *Bull. Okla. Geol. Surv.*, 1977, N 123, p. 1—227.
- Capellini J.* Résolutions concernant la nomenclature et les couleurs. — In: *Congr. Geol. Intern.: C. r. de la 2^e sess.*, Bologne, 1881. Bologne, 1882, p. 196—198.
- Cayeix L., von Arthaber.* Section de stratigraphie et de paléontologie. — In: *Congr. Geol. Intern.: C. r. de la 8^e sess.*, France. Paris, 1901, p. 152—160.
- Chatterton B. D. E., Perry D. G.* Lochkovian trilobites and conodonts from northwestern Canada. — *J. Paleontol.*, 1977, vol. 51, N 4, p. 772—798.
- Chlupač I.* Revision of the Middle Devonian trilobites from Horni Benešov in the Nizký Jeseník Mts. (Moravia). — *Sb. geol. ved. P.*, 1969, sv. 10, s. 67—103.
- Chlupač I.* Some trilobites from the Silurian-Devonian boundary beds of Czechoslovakia. — *Paleontology*, 1971, vol. 14, pt. 1, p. 159—177.
- Chlupač I.* Současný stav základního stratigrafického dělení devonského útvaru. — *Věstn. Ústřed. ústavů geol.*, 1979, řoc. 54, č. 5, s. 257—266.
- Cisne J. L.* Anatomy of Triarthrus and relationships of the Trilobita. — *Fossils a. Strata*, 1975, N 4, p. 45—63.
- Clarkson E. N. K.* The visual system of trilobites. — *Palaeontology*, 1979, vol. 22, pt 1, p. 1—22.
- Clarkson E. N. K., Henry J.-L.* Structures coapatives et enroulement chez quelques Trilobites ordoviciens et siluriens. — *Lethaia*, 1973, vol. 6, N 2, p. 105—132.
- Clarkson E. N. K., Levi-Setti R.* Trilobite eyes and the optics of Des Cartes and Huygens. — *Nature*, 1975, vol. 254, N 5502, p. 663—667.
- Cocks L. R. M., Holland C. H., Rickards R. B., Strachan I.* A correlation of Silurian rocks in the British Isles. — *J. Geol. Soc.*, 1971, vol. 127, N 2, p. 103—136.
- Cocks L. R. M., Toghil P., Ziegler A. M.* Stage names within the Llandovery Series. — *Geol. Mag.*, 1970, vol. 107, N 1, p. 79—87.
- Curlis M. L. K.* The upper Llandovery trilobites of the Tortworth Inlier, Gloucestershire. — *Palaeontology*, 1958, vol. 1, pt. 2, p. 139—147.
- Dalingwater J. E., Miller J.* The laminae and cuticular organization of the trilobite *Asaphus* ranceps. — *Paleontology*, 1977, vol. 20, pt 1, p. 21—32.
- Dalman J. W.* Om Palaeadernä eller de sa kallade Trilobiterna. — *Kgl. sven. vetenskapskad. handl.*, 1827, p. 226—294.
- Elles G. L., Wood E. M. R.* British Graptolites. Pt X. L., 1913. 39 p. (*Palaeontogr. Soc.*, Monogr.; Vol. 67).
- Erben H. K.* Dissenting comments on the basis philosophy so far adopted by the International subcommission on stratigraphic classification.

- cation. — *Newslett. Stratigr.*, 1972a, vol. 2, N 2, p. 77—78.
- Erben H. K.* Replies to opposing statements. — *Newslett. Stratigr.*, 1972b, vol. 2, N 2, p. 79—95.
- Evolution and morphology of the Trilobita, Trilobitoidea and Merostomata / Ed. by A. Martinsson. Oslo: Universitetsforlaget, 1975. 468 p. (Fossils a. Strata; N 4).
- Fåhraeus L. E.* Lower Devonian conodonts from the Mitchell and Prongs Creek Formation, Yukon Territory. — *J. Paleontol.*, 1971, vol. 45, N 4, p. 665—683.
- Fortey R. A., Clarkson E. N. K.* The funktion of the glabellar "tubercle" in Nileus and other trilobites. — *Lethaia*, 1976, vol. 9, N 1, p. 101—106.
- Fortey R. A., Owens R. M.* Proetida — a new order of trilobites. — *Fossils a. Strata*, 1975, N 4, p. 227—239.
- Candl J.* Die Trilobiten im Unterkarbon des Frankenwaldes. — *Senckenberg. lethaea*, 1968, Bd. 49, N 1, S. 39—117.
- Gürich G.* Das Palaeozoicum im Polnischen Mittelgebirge. — *Verh. Russ.-Kais. Miner. Ges.*, Ser. II, 1896, Bd. 32. S. 1—490.
- Harland W. B., Ager D. V., Ball H. W.* et al. A concise guide to stratigraphical procedure. — *J. Geol. Soc.*, 1972, vol. 128, N 3, p. 295—305.
- Harrington H. J.* General description of Trilobita. — In: *Treatise on invertebrate paleontology*. Pt. O. Arthropoda 1 / Ed. by R. C. Moore. Kansas, 1959, p. 038—0117.
- Harrington H. J., Henningsmoen G., Howell B. F.* Arthropoda 1 (Arthropoda — General Features, Protarthropoda, Earthropoda — General Features, Trilobitomorpha). — In: *Treatise on invertebrate paleontology*. Pt O / Ed. by R. C. Moore. Kansas, 1959. 560 p.
- Holland C. H.* Silurian series and stages: decision concerning chronostratigraphy. — *Lethaia*, 1980, vol. 13, N 3, p. 238.
- Holland C. H., Lawson J. D., Walmsley V. G.* A revised classification of the Ludlovian succession at Ludlow. — *Nature*, 1959, vol. 184, N 4693, p. 1037—1039.
- Holland C. H., Lawson J. D., Walmsley V. G.* The Silurian rocks of the Ludlow District, Schropshire. — *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.)*. Geol., 1963, vol. 8, N 3, p. 95—171.
- Holland C. H., Lawson J. D., Walmsley V. G., White D. E.* Ludlow stages. — *Lethaia*, 1980, vol. 13, N 3, p. 268.
- House M. R., Richardson J. B., Chaloner W. G.* et al. A correlation of Devonian rocks in the British Isles. — *Geol. Soc. Lond., Spec. rep.*, 1977, N 8. 110 p.
- Hucke K.* Einführung in die Geschiebeforschung/ Hrsgb. u. erw. E. Voigt. Oldenzaal, 1967. 132 S.
- Hupé P.* Classification des trilobites. — *Ann. Paleontol.*, 1953, t. 39, p. 59—168 (1—110).
- Hupé P.* Classification des trilobites. — *Ann. Paleontol.*, 1955, t. 41, p. 91—325 (111—345).
- Inostranzeff A., Schmidt T., Moller W.* et al. Rapport de la sous-commission Russe sur l'uniformite de la nomenclature geologique. — In: *Congr. geol. intern.: C. r. de la 2^e sess.*, Bologne, 1881. Bologne, 1882, p. 529—530.
- International symposium on the Devonian System / Ed. by D. H. Oswald. Calgary, 1967.
- Jackson D. E., Lenz A. S., Pedder A. E. H.* Late Silurian and early Devonian Graptolite, Brachiopod and Coral faunas from Northwestern and Arctic Canada. — *Geol. Assoc. Canad., Spec. Pap.*, 1978, N 17, p. 1—159.
- Jaeger H.* Devonian Graptolithina. — In: *The Devonian system*. L., 1979, p. 335—339. (Spec. Pap. in Paleontol.; N 23).
- Jell P. A.* Trilobite respiration and genal caesa. — *Alcheringa*, 1978, vol. 2, N 4, p. 251—260.
- Kaljo D. L.* The Downtonian or Pridolian from the point of view of the Baltic Silurian. — *Изв. АН ЭССР*, 1978. Сер. Геология, № 1, с. 5—10.
- Kayser E.* Dechenella, eine devonische gruppe der Cattung Phillipsia. — *Ztschr. Dtsch. geol. Ges.*, 1880, Bd. 32, S. 703—707.
- Kegel W.* Ueber obersilurische Trilobite aus dem Harz und dem Rheinischen Schiefergebirge. — *Jb. Preuss. Geol. Landesanst.*, 1927, Bd. 48, S. 616—647.
- Klapper G.* Sequence within the conodont genus Polygnathus in the New York lower Middle Devonian. — *Geologica et Palaeontologica*, 1971, Bd. 5, S. 59—79.
- Klapper G.* Lower and Middle Devonian sequence in Central Nevada. — In: *Western North America: Devonian*. San Francisco: Riverside Campus; Univ. Cal.; Mus. Contrib., 1977a, N 4, p. 33—54.
- Klapper G.* Lower-Middle Devonian boundary conodont sequence in the Barrandien area of Czechoslovakia. — *Čas. miner. a geol.*, 1977b, roč. 22, č. 4, s. 401—406.
- Klapper G., Ziegler W., Mashkova T. V.* Conodonts and correlation of Lower — Middle Devonian boundary beds in the Barrandien area of Czechoslovakia. — *Geologica et Paleontologica*, 1978, Bd. 12, S. 103—116.
- Koren T. N.* The Silurian and Lower Devonian graptolite-bearing strata in the USSR (a review). — *Geol. Mag.*, 1973, N 1, p. 1—17.
- Kummerow E.* Beiträge zur Kenntnis der Fauna und der Herkunft der Diluvialgeschiebe. — *Jb. Dtsch. Preuss. Geol. Landesanst.*, 1927, Bd. 48, S. 1—59.
- Laffitte R., Harland W. B., Erben H. K.* et al. Some international agreement on the essentials of stratigraphy. — *Akad. Wiss. Lit. Abh. Mat.-Naturwiss. Kl. Jb.*, 1972, N 1, p. 6—24.
- Landrum R. S., Sherwin L.* Warburgella from central New South Wales. — *Rec. Geol. Surv. N. S. W.*, 1976, vol. 17, pt. 2, p. 135—146.
- Lane P. D.* British Cheiruridae (Trilobita). L., 1971. 95 p. (Palaeontogr. Soc., Monogr.; Vol. 25, N 530).
- Lane P. D.* New trilobites from the Silurian of north-east Greenland, with a note on trilobite faunas in pure limestones. — *Palaeontology*, 1972, vol. 15, pt 2, p. 336—365.
- Lapworth C.* On the tripartite classification of the Lower Palaeozoic Rocks. — *Geol. Mag.*, New Ser., 1879a, vol. 6, N 1, p. 1—15.
- Lapworth C.* On the geological distribution of the Rhabdophora. — *Ann. et Mag. Nat. Hist. Ser. 5*, 1879b, vol. 3, p. 245—257, p. 449—455; vol. 4, p. 333—341, p. 423—431.
- Lapworth C.* On the geological distribution of the Rhabdophora. — *Ann. et Mag. Nat. Hist.*, Ser. 5, 1880, vol. 5, p. 45—62, p. 273—285, p. 358—369; vol. 6, p. 16—29, 185—207.
- Lexique stratigraphique international: Europe, Fasc. 3a V. Silurien. P., 1961, t. 1. 273 p.
- Lindström G.* Förteckning på Götlands Siluriska Crustacéer — Kl. Vetenskapsakad. Förhandl. Öfvers., 1885, vol. 42, N 6, p. 37—100.
- Martinsson A., Bassett M. G., Holland C. H.* Ratification of Standard chronostratigraph-

- hical divisions and stratotypes for the Silurian system. — *Lethaia*, 1981, vol. 14, p. 168.
- McLaren D. J.* Report from the Committee on the Silurian — Devonian boundary and stratigraphy to the president of the Commission on stratigraphy. — *Geol. Newslett.*, 1969, N 1, p. 24—34.
- McLaren D. J.* Presidential address: time, life and boundaries. — *J. Paleontol.*, 1970, vol. 44, p. 801—815.
- McLaren D. J.* The Silurian-Devonian Boundary committee: A final rep. — In: *The Silurian-Devonian Boundary* / Ed. by A. Martinsson. Stuttgart, 1977, p. 1—34. (IUGS, ser. A; N 5).
- Murchison R. I.* On the Silurian system of rocks. — *Phil. Mag.*, 1835, ser. 3, vol. 7, N 48.
- Murchison R. I.* The Silurian system. Pt II. Organic remains. L., 1839. 189 p.
- Ormiston A. R.* Lower and Middle Devonian trilobites of the Canadian Arctic Islands. — *Bull. Geol. Surv. Canad.*, 1967, N 153, p. 1—148.
- Ormiston A. R.* Silicified specimens of the Gedinian trilobite, *Warburgella rugulosa canadensis* Ormiston, from the Northwest territories, Canada. — *Paläontol. Ztschr.*, 1971, Bd. 45, N 3/4, S. 173—180.
- Ormiston A. R.* *Fusciniopyge*, new Middle Devonian Trilobite genus from the Northwest territories, Canada. — *J. Paleontol.*, 1972a, vol. 46, N 5, p. 666—674.
- Ormiston A. R.* Lower and Middle Devonian Trilobite zoogeography in northern North America. — In: 24 Sess. Intern. Geol. Congr., Sect. 7. Montreal, 1972b, p. 594—604.
- Ormiston A. R.* *Humeia*, new Middle Devonian trilobite from western Canada. — *J. Paleontol.*, 1975a, vol. 49, N 3, p. 494—500.
- Ormiston A. R.* Siegenian trilobite zoogeography in Arctic North America. — *Fossils a. Strata*, 1975b, N 4, p. 391—398.
- Ormiston A. R.* New Middle Devonian trilobites from northwestern Canada. — *J. Paleontol.*, 1976, vol. 50, N 6, p. 1162—1174.
- Owens R. M.* British Ordovician and Silurian Proetidae (Trilobita). L., 1973. 98 p. (Palaeontogr. Soc., Monogr.; Vol. 127; N 535).
- Owens R. M., Thomas A. T.* *Radnorina*, a new Silurian proetacean trilobite, and the origins of the Brachymetopidae. — *Palaeontology*, 1975, vol. 18, pt. 4, p. 809—822.
- Pillet J.* Les Trilobites du Devonien inferieur et du Devonien moyen du Sud-Est du Massif armoricain. — *Soc. etud. Sci. de l'Anjou*, 1972, mem. 1, p. 1—307.
- Prager Arbeitstagung über die Stratigraphie des Silurs und des Devons 1958 / Ed. by J. Svoboda. Pr., 1960. 513 S.
- Příbyl A.* O nekolika nových trilobitových rodech z českého siluri a devonu. — *Příroda*, 1946a, vol. 38, N 5—6.
- Příbyl A.* Notes on the recognition of the Bohemian Proetidae (Trilobitae). — *Bull. intern. Acad. Tchéqu Sci.*, 1946b, an. 46, N 10, p. 1—41.
- Reed F. R. C.* The Lower Palaeozoic Trilobites of the Girvan District, Ayrshire. Pt 2. — *Palaeontogr. Soc.*, 1904, vol. 58, p. 49—96.
- Reed F. R. C.* Palaeontological appendix. — In: *Gardiner C. I.* The Silurian Indier of Usk. — *Cotteswold: Proc. Nat. Fld Club*, 1916, vol. 19, p. 160—172.
- Reed F. R. C.* The Lower Paleozoic Trilobites of Girvan. Suppl. 2. Being. A revision of some species previously described. L., 1931. 30 p. (Palaeontogr. Soc., Monogr.; Suppl.; N 2).
- Renevier E.* Rapport du comité Suisse sur l'unification de la nomenclature. — In: *Congr. Geol. Intern.*; C. r. de la 2^e sess., Bologne, 1881. Bologne, 1882, p. 535—548.
- Renevier E.* Chronographe geologique. — In: *Congr. Geol. Intern.*; C. r. de la 6^e sess., Suisse, Aout 1894. Zurich; Lausanne, 1897, p. 523—695.
- Renevier E.* Commission internationale de classification stratigraphique: Rapp. — In: *Congr. Geol. Intern.*; C. r. de la 8^e sess., France. P., 1901, p. 192—203.
- Richter R.* Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten aus dem Rheinischen Schiefergebirge. Marburg a. d. L., 1909. 90 S.
- Richter R.* Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten. 1. Die Gattung *Dechenella* und einige verwandte Formen. — *Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges.*, 1912, N 31, S. 239—240.
- Richter R.* Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten. 2. Oberdevonische Proetiden. — *Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges.*, 1913, N 31, S. 341—423.
- Richter R. et E.* Proetiden aus neueren Aufsammlungen im fogtländischen und Sudetischen Oberdevon. — *Senckenbergiana*, 1919, Bd. 1, N 4, S. 97—130.
- Richter R. et E.* Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten. 4. Die Trilobiten des Oberdevons. — *Abh. Preuss. Geol. Landesanst.*, N. F., 1926, N 99, S. 1—314.
- Richter R. et E.* Unterlagen zum Fossilium Catalogus, Trilobitae 4. — *Senckenbergiana*, 1927, Bd. 9, N 2, S. 248—252.
- Richter R. et E.* Arten der Dechenellinae. — *Senckenbergiana*, 1950a, Bd. 31, N 3/4, S. 151—184.
- Richter R. et E.* Unterlagen zum Fossilium Catalogus, Trilobitae. 10. Die Genotypen von *Dechenella*, *Proetus*, *Aeonia* und *Gerasstos* — *Senckenbergiana*, 1950b, Bd. 31, N 5/6, S. 285—286.
- Richter R. et E.* Die Trilobiten des Ebbe-Sattels und zu vergleichende Arten (Ordovizium, Gotlandium, Devon). — *Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges.*, 1954, N 488, S. 1—74.
- Richter R. et E. Struwe W.* Family Proetidae Salter, 1864. — In: *Treatise on invertebrate paleontology*, Pt O, Arthropoda 1 / Ed. by R. C. Moore. Kansas, 1959, p. 0382—0398.
- Robison R. A.* Origin, taxonomy and homeomorphs of *Doryagnostus* (Cambrian trilobite). — *Uriv. Kans. Paleontol. Contribs.*, 1978, Pap. 91, p. 1—10.
- Rudwick M. J. S.* The Devonian: a System born from conflict. — In: *The Devonian system*. L., 1979, p. 9—21. (Spec. Pap. in Palaeontol.; N 23).
- Schindewolf O. H.* Grundfragen der Paläontologie. Stuttgart 1950. 506 S.
- Schränk E.* Proetacea, Encrinuridae und Phacopina (Trilobita) aus Silurischen Geschieben. — *Geologie*, 1972, Bd. 21. N 876, S. 1—117.
- Steininger J.* Observation sur les fossiles du calcaire intermédiaire de l'Eifel. — *Mém. Soc. Geol. France*, 1831, vol. 1.
- Struwe W.* Die Zeliszkeellinae. — *Senckenberg. lethaea*, 1958, Bd. 39, N 3/4, S. 165—219.
- Struwe W.* Einige Trilobiten aus dem Ordovizium von Hessen und Thüringen (Phacopina, Asaphina). — *Senckenberg. lethaea*, 1962, Bd. 43, N 2, S. 151—180.

- Stumm E. C.* Trilobites of the Devonian Traverse group of Michigan. — *Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Mich.*, 1953, vol. 10, N 6, p. 101—157.
- Stürmer W., Bergström J.* New discoveries on trilobites by X-rays. — *Paläontol. Ztschr.*, 1973, Bd. 47, N 1—2, S. 104—141.
- Stürmer W., Bergström J.* The arthropod Cheloniellon from the Devonian Hunsrück Shale. — *Paläontol. Ztschr.*, 1978, Bd. 52, N 1—2, S. 57—81.
- Symposium-Band: 2. International Arbeitstagung über die Silur/Devon-Grenze und die Stratigraphie von Silur und Devon. Bonn; Bruxelles, 1960 / Ed. by N. K. Erben. Stuttgart, 1962. 315 S.
- The Silurian—Devonian boundary / Ed. by A. Martinsson. Stuttgart, 1977. 347 p. (IUGS; Ser. A; N 5).
- Thomas A. T.* British Wenlock trilobites. Pt. 1. L., 1978. 56 p. (*Palaeontogr. Soc., Monogr.*; Vol. 132; N 552).
- Thomas A. T., Narbonne G. M.* Silurian trilobites from arctic Canada. — *Geol. Mag.*, 1979, vol. 116, N 1, p. 1—19.
- Traité de paléontologie / Ed. by J. Piveteau. P.: Masson, 1953, t. 3. 1063 p.
- Treatise on invertebrate paleontology. Pt O, Arthropoda 1. / Ed. by R. C. Moore. Kansas, 1959. 560 (+i—XIX) p.
- Warburg E.* The Trilobites of the Laptaena Limestone in Dalarna with a discussion of the zoological position and the classification of the Trilobita. — *Bull. Geol. Inst. Uppsala*, 1925, vol. 17, p. 1—446.
- Weddige K.* Die Conodonten der Eifel-Stufe im Typusgebiet und in benachbarten Faziesgebieten. — *Senckenberg. lethaea*, 1977, Bd. 58, N 4—5, S. 271—419.
- Weddige K., Ziegler W.* Correlation of Lower/Middle Devonian boundary beds. — *Newslett. Stratigr.*, 1977, vol. 6, N 2, p. 67—84.
- White D. E., Lawson J. D.* The stratigraphy of new sections in the Ludlow Series of the type area, Ludlow, Salop, England. — *Rep. Inst. Geol. Sci.*, 1978, N 78/30, p. 1—10.
- Whittard W. F.* The Upper Valentin trilobite fauna of Shropshire. — *Ann. Mag., Nat. Hist., Ser. 2*, 1938, vol. 2, p. 85—140.
- Whittington H. W.* Trilobites. — In: A late Silurian fauna from the Sutherland, River formation, Devon Island, Canadian Arctic Archipelago / A. J. Boucot, A. Martinsson, R. Thorsteinsson. et al. 1960, N 65, p. 40. (*Bull. Geol. Surv. Canad.*).
- Whittington H. B.* Redescription of *Marrella splendens* (Trilobitoides) from the Burgess Shale, Middle Cambrian, British Columbia. — *Bull. Geol. Surv. Canad.*, 1971, N 209, p. 1—24.
- Whittington H. B.* Exoskeleton, moult stage, appendage morphology, and habits of the Middle Cambrian trilobite *Olenoides serratus*. — *Palaeontology*, 1980, vol. 23, pt. 1, p. 171—204.
- Williams B. P. J.* The Old Red Sandstone of the Welsh Borderland and South Wales. — In: Intern. symp. on the Devonian system, September 1978; A field guide to selected outcrop areas of the Devonian of Scotland, the Welsh Borderland and South Wales. Bristol, 1978, p. 55—106.
- Yolkin E. A.* Trilobites and the Lower-Middle Devonian boundary in southern West Siberia. — In: Proc. Intern. Symp. on the Devonian System, Calgary, Calgary, 1967, vol. 2, p. 981—989.
- Ziegler W.* Historical subdivision of the Devonian. — In: The Devonian System. L., 1979, p. 23—47. (*Spec. Pap. in Palaeontol.*; N 23).

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
Глава I	
История изучения дехенеллид	10
Глава II	
Некоторые вопросы морфологии и терминологии	14
Общие замечания	15
Тергум (панцирь)	16
Цефалон	17
Торакс	20
Пигидий	21
Глава III	
Систематическое описание	21
Класс Trilobita Walch, 1771	23
Отряд Proetida Fortey et Owens, 1975	23
Семейство Dechenellidae Přibyl, 1946	23
Подсемейство Dechenellinae Přibyl, 1946	23
Род Dechenella Kayser, 1880	23
Подсемейство Warburgellinae Owens, 1973	25
Род Warburgella Reed, 1931	27
Род Khalfinella Yolkin, 1968	44
Подсемейство Schizoproetinae Yolkin, 1968	47
Род Ganinella Yolkin, 1968	48
Глава IV	
Закономерности в историческом развитии дехенеллид	52
Корреляция, масштабность и направление изменений признаков	52
Последовательность видов рода Warburgella	53
Последовательность видов рода Khalfinella	62
Последовательность видов рода Ganinella	65
Последовательность видов рода Dechenella	67
Этапность и периодичность. Общие замечания	69
Иерархическая соподчиненность этапов	70
К установлению родственных отношений у дехенеллид и некоторые общие вопросы их эволюции	73
Глава V	
Геохронологическая интерпретация этапности и периодичности в эволюции дехенеллид	76
Общие замечания	76
Современное состояние вопроса о расчленении силура и девона	78
Вопросы корреляции силурийских отложений	81
Вопросы корреляции ниже- и среднедевонских отложений	84
Соотношение подразделений силура и ранней половины девона в Общей геохронологической шкале	96
Заключение	104
Литература	106
Объяснение к палеонтологическим таблицам	114

CONTENTS

Introduction	5
Chapter I	
Previous investigations of dechenellids	10
Chapter II	
Morphology and terminology: some considerations	14
General remarks	15
Tergum (exoskeleton)	16
Cephalon	17
Thorax	20
Pygidium	21
Chapter III	
Systematic palaeontology	21
Class Trilobita Walch, 1771	23
Order Proetida Fortey et Owens, 1975	23
Family Dechenellidae Přibyl, 1946	23
Subfamily Dechenellinae Přibyl, 1946	23
Genus Dechenella Kayser, 1880	23
Subfamily Warburgellinae Owens, 1973	25
Genus Warburgella Reed, 1931	27
Genus Khalfinella Yolkin, 1968	44
Subfamily Schizoproetinae Yolkin, 1968	47
Genus Ganinella Yolkin, 1968	48
Chapter IV	
Regular patterns in historical development of Dechenellids	52
Correlations of change in characters, including scale and direction of change	52
Species succession in the genus Warburgella	53
Species succession in the genus Khalfinella	62
Species succession in the genus Ganinella	65
Species succession in the genus Dechenella	67
Etapes ("stages") and periodicity. General remarks	69
Hierarchy of etapes	70
Concerning relations within the Dechenellids, and their evolution	73
Chapter V	
Chronostratigraphical interpretation of etapes and periodicity in Dechenellid evolution	76
General remarks	76
Contemporary position on subdivision of the Silurian and the Devonian	78
Silurian correlations	88
Lower and Middle Devonian correlations	84
Relations between subdivisions of the Silurian and the first half of the Devonian in the Standard chronostratigraphical scale	96
Conclusions	104
References	106
Palaeontological plates	114

Евгений Александрович Е л к и
ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ
ДЕХЕНЕЛЛИД И БИОХРОНОЛОГИЯ
СИЛУРА И ДЕВОНА

Т р у д ы, в ы п. 571

*Утверждено к печати
Институтом геологии
и геофизики Сибирского отделения
Академии наук СССР*

Редактор *В.Х. Марусич*
Художник *Н.Н. Якубовская*
Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*
Технический редактор *Г.И. Астахова*
Корректоры *М.А. Марченко, С.В. Дельвиг*

ИБ № 27473

Подписано к печати 01.08.83 Т-10492
Формат 70X108¹/₁₆. Бумага офсетная № 1
Гарнитура литературная (фотонабор)
Печать офсетная. Усл. печ. л. 10,5+1,8 вкл.
Усл. кр.-отт. 12,6. Уч.-изд. л. 14,6.
Тираж 700 экз. Тип. зак. 306
Цена 2 р. 20 к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7,
Москва, В-485, Профсоюзная ул., д. 90
Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12

ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"

готовит к печати книги

Атлас фауны и флоры неогеновых отложений Дальнего Востока. Точилинский разрез Западной Камчатки. 54 л. — 8 р. 40 к. 1000 экз.

Текстовая часть атласа является обобщающей сводкой по верхнепалеогеновым—неогеновым отложениям Дальнего Востока на примере Точилинского опорного разреза Западной Камчатки. Приводится его литологическая характеристика, дан детальный биостратиграфический анализ. Иллюстративная часть атласа сопровождается подробным монографическим описанием изображенных палеонтологических остатков — фораминифер, моллюсков, диатомей, морских ежей, брахиопод, спор и пыльцы листовой флоры.

Для геологов-стратиграфов и палеонтологов.

Ископаемые рептилии Монголии. 12 л. 700 экз.

Сборник содержит статьи, посвященные описаниям новых видов и родов черепаш, хампсозавров, крокодилов и динозавров из меловых отложений Монгольской Народной Республики.

Для палеонтологов, морфологов и всех интересующихся вопросами эволюции низших позвоночных.

*Заказы просим направлять по одному из перечисленных адресов
магазинов "Книга — почтой" "Академкнига"*

480091 Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97
370005 Баку, ул. Джапаридзе, 13
374001 Душанбе, проспект Ленина, 95
252030 Киев, ул. Ленина, 42
443002 Куйбышев, проспект Ленина, 2
197110 Ленинград, П-110, Петрозаводская
ул., 7
117192 Москва, Мичуринский проспект, 12

630090 Новосибирск, Академгородок, Мор-
ской проспект, 22
620151 Свердловск, ул. Мамина-Сибиря-
ка, 137
700029 Ташкент, ул. Ленина, 73
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10
720001 Фрунзе, бульвар Дзержинского, 42
310078 Харьков, ул. Чернышевского, 37