

0307

AKADEMIJA NAUK USSR

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОЛОГИИ И ГЕОФИЗИКИ

Trudy instituta geologii i geofiziki

Выпуск 169

Vypusk

sreda i žizn

СРЕДА И ЖИЗНЬ

В ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ПРОШЛОМ

v Geologičeskom Prošlom

(ПОЗДНИЙ ДОКЕМБРИЙ
И ПАЛЕОЗОЙ СИБИРИ)

Pozdnij Dokembrii i Paleozo: Sibiri

(Отдельный оттиск)

Izdatel'stvo "Nauka" Sibirskoe otdelenie

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» · СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

НОВОСИБИРСК · 1973

Novosibirsk.

morfologia i ek

МОРФОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

*Au M^{eur} le Docteur Florentin Paris avec tous mes
amitiés et vives remerciements pour les tirés-
à-part des travaux (1971, 1972, 1973), qui sont très
excellents et importants*

А. М. ОБУТ

Adobutz

О ГЕОГРАФИЧЕСКОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ, СРАВНИТЕЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ, ЭКОЛОГИИ, ФИЛОГЕНИИ И СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ ХИТИНОЗОА

В течение последнего десятилетия особенно увеличилось число работ, посвященных ископаемым органическим остаткам, открытым А. Эйзенком (A. Eisenack, 1930) и названным им *Chitinozoa* (A. Eisenack, 1931). Это находится в непосредственной связи с перспективностью их для стратиграфии ордовикских, силурийских и девонских отложений, где они известны, морфологически разнообразны и географически широко распространены. Однако экология, филогения и систематическое положение организмов, которым принадлежали эти микроскопические остатки, до сих пор остаются неопределенными.

Еще в 1931 г. А. Эйзенак указал на возможность отнесения хитинозоа либо к одноклеточным — фораминиферам или ризоподам, либо к многоклеточным — гидрозоа, кампануляридам, он сравнивал их даже с гонофорами аннелид. Но уже в 1932 г. А. Эйзенак (стр. 267—270) провел сравнение между хитинозоа (*Lagenochitinidae: Lagenochitina baltica, L. cylindrica, Conochitinidae, Acanthochitina barbata, Desmochitinidae: Desmochitina erinacea, D. minor*, а также *Angochitina elongata*) с ныне живущими флагеллятами, в частности с оболочками некоторых пресноводных видов рода *Trachelomonas* (табл. X, фиг. 1—4). На основании общности их морфологии он пришел к выводу, что хитинозоа могут быть причислены к *Protozoa — Flagellata*. Однако позже А. Эйзенак (1939, стр. 150) снова отметил, что они, вполне вероятно, относятся либо к вымершей группе протозоа, либо к остаткам метазоа (капсулы яиц гастропод или полихет).

Г. Дефландр (Deflandre, 1944) допускал, что хитинозоа могут быть представителями вымершего типа многоклеточных животных или протистов. Ч. Коллинсон и Швальб (Collinson, Schwald, 1955), имея данные химических анализов вещества хитинозоа и рассматривая его природу как псевдохитиновую, на основании морфологии этих органических остатков считали возможным отнести их к раковинным ризоподам. Е. Джонс (Jones, 1956) предположил, что есть основание отнести их к фораминиферам и целентератам. Р. Хедли (Hedley, 1962) также сравнивал их с ризоподами, а Ф. Ван Ойен и Ф. Каландра (Van Oyen, F. Calandra, 1963) пришли к выводу, что хитинозоа составляют отряд *Chitinozoida* неизвестного вымершего класса типа *Protozoa Goldfuss*, 1818.

В 1963 г. в Польше вышла статья Р. Козловского «О природе *Chitinozoa*». Р. Козловский обнаружил скопления хитинозоа, покрытых общей оболочкой, которые получили название коконов (Kozlowski, 1963) или капсул (Eisenack, 1968). Изучая хитинозоа, образующие цепочки, отдельные их формы, имеющие приспособления для закрывания камер, и наблюдая элементы их прикрепления, Р. Козловский пришел к выводу, что хитинозоа не являются целыми организмами. Независимо

от
при
сво
чер

лов
авт
шел
леш
ног

Тог
loig

196
счит
пиг
кол
пит

тем
дел

ли
дево
и д
в С
сан
нин
нови
не
в М
верс
горс
юге;

ии

исло
гым
ise-
лив-
от-
фи-
ма-
эти
ми.
ти-
ибо
да-
70)
ina-
chi-
ta)
ых
но-
зоа
ize-
ят-
ап-

ыть
ро-
ан-
ри-
че-
ам.
х к
ав-
еп,
яд
ld-

зде
ых
ski.
це-
ния
пел
имо

от А. Эйзенака (1939), он предположил, что хитинозоа представляют приспособления для кладки яиц некоторых прикрепленных или ведущих свободный образ жизни бентосных животных, которыми могли быть черви — полихеты или же гастроподы.

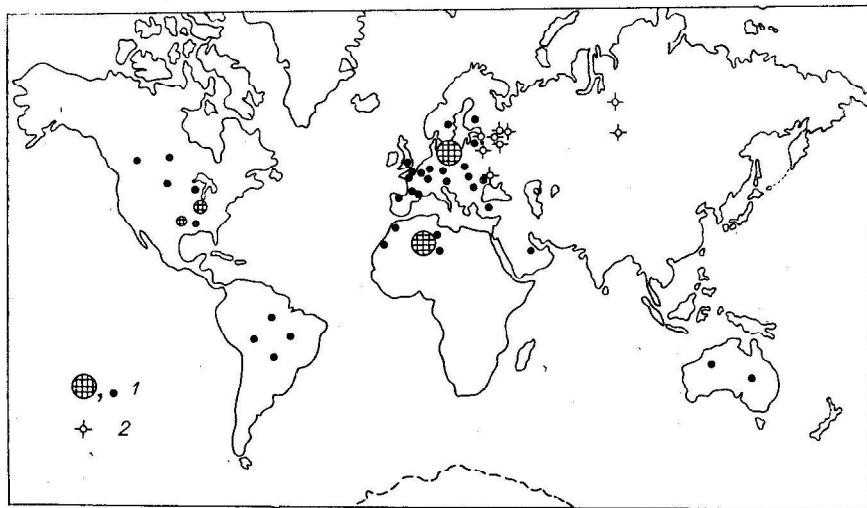
Дж. Янсониус (Jansonius, 1964, стр. 901) приводит мнение Р. Козловского и отмечает, что невозможно придерживаться представлений авторов, относящих хитинозоа к *Protozoa*. Однако в одновременно вышедшей работе Ф. Крамера (Cramer, 1964) хитинозоа все же причислены к типу *Protozoa* в качестве самостоятельного отряда неопределенного класса.

Все эти представления объективно констатируются в работах Тугурдо и др. (Taugourdeau, 1966; Taugourdeau, Bouché, Combaz, Magloire, Millepied, 1967) без добавления каких-либо новых выводов.

Наконец, в своей крупной новой монографии А. Эйзенак (Eisenack, 1968) отмечает, что он склонен еще в большей степени, чем раньше, считать, что хитинозоа являются вместилищами для икры («Laichschpüge», стр. 152), тем более что их цепочечные формы не могут быть колониями, так как, не сообщаясь с внешней средой, не обеспечивают питания организмов.

Таким образом, можно сделать только один вывод: вопрос о систематическом положении хитинозоа пока не нашел какого-нибудь определенного ответа.

Во всяком случае, совершенно ясно, что эти микрофоссилии имели всесветное распространение в ордовике (с тремадока), силуре и девоне. На прилагаемой карте (рисунок), взятой из работы Тугурдо и др. (Taugourdeau и др., 1967), указаны находки хитинозоа также и в СССР. Н. И. Умновой (1969), Е. К. Дицевичус (1969, 1970) они описаны из ордовикских осадков в кернах скважин в Ярославской и Калининской областях на севере Русской платформы. Кроме того, отмечены новые находки по материалам автора из ордовикских отложений в керне скважины Пестово и Крестцы в Новгородской области, скв. 1569 в Междуречье — Ленинградской, Гнильно — Псковской областей на северо-западе Русской платформы; из силура и нижнего девона, от китайского до чортковского горизонтов включительно — в Подолии на юге; из лландоверийских отложений норильских скважин и в обнажениях



Географическое распространение хитинозоа:

1 — по Р. Taugourdeau, Р. Bouché, А. Combaz, L. Magloire, Р. Millepied, 1967; 2 — новые находки в СССР.

на Подкаменной Тунгуске — на западе Сибирской платформы (табл. X, XI, XII).

С. Лауфелд (Laufeld, 1967, стр. 279—281) дает региональный обзор географического распространения хитинозоа в Европе, Африке, Австралии, Северной и Южной Америке и отмечает особенно широкое распространение в разновозрастных отложениях некоторых видов, например, *Angochitina devonica* Eis., *Ancyrochitina ancyrea* Eis. (стр. 282).

Многие исследователи констатируют, что хитинозоа одинаково встречаются в различных фациях — в известняках, оолитовых известняках, мергелях, глинистых и граптолитовых сланцах, красных слюдястых сланцах, аргиллитах, песчаниках и даже доломитах. Но оказывается, что рифовые известняки, например, средне- и верхнеордовикские известняки в Даларне (Laufeld, 1967) и силурийские крупные рифовые тела известняков геосинклинали на Тянь-Шане, лишены хитинозоа. В этом отношении как раз примечательно то, что массовые их находки сделаны в ордовикских — девонских осадках платформенных областей или на их окраинах. Речь идет о севере, северо-западе и юге Русской платформы, западе Сибирской платформы, платформенной структуре Аравийского п-ова, северо-западной части Африканской платформы, об Австралийской и Южно-Американской платформах, о Северо-Американской платформе вместе с Миссисипской плитой. В эвгеосинклинальных частях Южной и Северной Америки от Огненной Земли до Аляски хитинозоа не обнаружены. В СССР их не удалось пока обнаружить также на Кавказе, Тянь-Шане, Алатае, Урале, Таймыре, Северо-Востоке СССР и Чукотском п-ове. Нет указаний на их присутствие в Апеннинах и Альпах. Однако они найдены на территории Пиренейского п-ова и Турции, т. е. в пределах Средиземноморской геосинклинали. Но эти регионы относятся к альпийским структурам, где в девоне и додевонское время были другие условия. Во всяком случае, складывается впечатление, что хитинозоа избирательно относились к структурной обстановке в зависимости от ее мобильности: ареалами их жизни были мелководные эпиконтинентальные моря главным образом платформ или их окраин.

Такое палеогеографическое распространение хитинозоа связано, по всей вероятности, только с их экологией. Но и здесь исследователи предлагают различные гипотезы.

Уже отмечалось, что А. Эйзенак (Eisenack, 1939, 1968) и Р. Козловский (Kozłowski, 1963), учитывая, что хитинозоа могут быть приспособлениями для кладки яиц, полагали, что они принадлежат прикрепленной или ведущей свободный образ жизни бентосной фауне. Ф. Крамер (Cramer, 1964), наоборот, считает, что хитинозоа являются микропланктоном. Дж. Янсопиус (Jansonius, 1964, стр. 902) и С. Лауфелд (Laufeld, 1967, стр. 282) полагают, что все хитинозоа, имеющие шиповидные отростки, были если не планктоном, то псевдопланктоном, прикреплявшимся этими приспособлениями к плавающим организмам. С. Лауфелд обращает внимание на широкие полые основания отростков у *Ancyrochitina* cf. *fragilis* Eis., описанные А. Комбазом и Ц. Пумо (Combaz et Poumot, 1962) или у *Spinochitina multiradiata* (Eis.) (табл. XII, фиг. 10) и считает их приспособлением для пассивного плавания, но не закоривания, в противоположность тем, кто относит эти виды к прикрепленной бентосной фауне. Ему представляется, что некоторые виды *Plectochitina*, камеры которых лишены базальных отростков, были наполнены воздухом или другим газом, что газовые вместилища могли быть расположены также в ячейках сети у *Clathrochitina* (табл. XI, фиг. 9), служащих, таким образом, поплавками, например, у дихрограпид. Такие различные толкования образа жизни и систематического положения хитинозоа являются в основном результатом отсут-

ствия положительных морфологических сравнений их с филогенетически близкими, одновременно существовавшими и современными, известными и в большей степени изученными организмами. В настоящее время определено большое количество вымерших в различные геологические времена крупных групп фауны и флоры, но все они так или иначе находят свое место в общей системе животных или растений.

Уже на современном уровне изученности хитинозоа эта группа остатков вымерших организмов представляется достаточно однородной. Она вполне, естественно, составляет таксономическое подразделение, равное целому порядку, включающему в себя определенные семейства, роды и виды, закономерно сменявшиеся во времени. Более того, организмы, к которым должны относиться эти микрофоссилии, завоевали обширные ареалы ордовикских — девонских морей земного шара и предполагаемое отсутствие одновременно существовавших с ними, также вымерших или продолжавших развиваться доныне, филогенетически близких ветвей представляется совершенно невероятным. Примером могут служить граптолиты, которые получили определенное место в типе гемихордовых только после их детального сравнения с ныне живущими птеробранхиями (Schepotieff, 1905, 1907; Kozłowski, 1938, 1949).

Предположение, что хитинозоа не являются остатками целостных организмов, а представляют собой только вместилища яиц полихет или каких-либо других многоклеточных животных, на самом деле не имеет серьезных оснований. Единственное общее с полихетами качество — это черный цвет хитинозоа и ископаемых остатков челюстного аппарата червей — сколекодонтов. Эти остатки, как и челюсти современных полихет, состоят из вещества, близкого хитину. Черная субстанция хитинозоа — не хитиновая. Это было установлено уже А. Эйзенаком (Eisenack, 1931, стр. 94—97) путем сравнительного качественного химического анализа при воздействии на вещество хитинозоа и на хитин современных насекомых кислотами и щелочами.

40%-ная HCl, 96%-ная H₂SO₄ при нагревании до 100°С, 90%-ная серная кислота при нагревании до 200°С, а также концентрированная КОН при нагревании до 100°С, в противоположность воздействию на хитин, нисколько не изменяли состояния везикул хитинозоа. Соответствующей устойчивостью к этим сильным реагентам при таких же температурах как раз отличаются оболочки ископаемых и современных гистрихосфер, имеющих относительно гомогенную микроструктуру (Jux, 1968) и кутиновый химический состав (Wall, Dale, 1970, стр. 53).

У некоторых современных полихет имеются так называемые оофоры — вместилища, которые служат для хранения яиц. Однако эти слизистые мешки ничего общего не имеют ни с субстанцией, ни со сложной морфологией хитинозоа. В этом отношении сами хитинозоа и в особенности наружные морфологические элементы их везикул имеют очень много общего прежде всего с гистрихосферидами (табл. XII, фиг. 10—12; табл. XIII, фиг. 1—9, 13—15). Представлялось, что эти последние отличаются значительно меньшими размерами. Но описания современных морских гистрихосфер — динофлагеллят доказывают, что для них обычны размеры до 50—60 мк. Скорлупки живых цист *Histrichosphaera* (= *Spiniferites*) *bentori* Rossignol, добытые у берегов Пуэрто-Рико, имеют длину 59 мк и 51—55 мк в поперечнике (Wall, Dale, 1970, стр. 52), что соответствует размерам большей части десмохитинид. Динофлагелляты *Wetzeliiella clathrata* Eis. достигают длины 165 мк и ширины 154 мк (Rozen, 1964, стр. 295). Такая величина обычна для многих хитинозоа.

Очень большой интерес представляют элементы морфологии на поверхности везикул хитинозоа. Они бывают гладкими (табл. X,

фиг. 5—8, табл. XI, фиг. 1—15), имеющими, однако, гранулярную микроструктуру стенок, как у балтисферидий (табл. XI, фиг. 16—18), либо усеяны короткими или длинными шипообразными отростками (табл. XI, фиг. 19—21; табл. XII, фиг. 1—11; табл. XV, фиг. 9—15; табл. XVII, фиг. 1—4; табл. XVIII, фиг. 1).

Некоторые роды характеризуются длинными, полыми внутри, заостренными дихотомирующими или многократно разветвляющимися на концах отростками, расположенными на округлых базальных частях везикул (табл. XII, фиг. 1—11). Эти отростки у *Ancyrochitina multiradiata* Eis. (табл. XII, фиг. 10) имеют внутри полости, не соединенные с внутренней камерой везикула, и С. Лауфелд (1967, стр. 283) рассматривает их как приспособления для парения в водной среде. Эти приспособления имеют большое сходство с таковыми у гистрихосферид (табл. XIII, фиг. 1—8). Оно проявляется в особенности у хитинозоа, имеющих, как и последние, отростки, внутренние полости которых посредством пор (lumen) в везикулярной стенке соединены с камерами (табл. XVIII, фиг. 1). Это было установлено А. Эйзенаком (1955, стр. 164) у *Ancyrochitina ancyrea* Eis., причем его наблюдения подтвердились и для другого вида *Ancyrochitina* cf. *fragilis* Eis. (Combaz et Poumont, 1962). Такие приспособления типичны для многих гистрихосферид палеозоя, начиная с кембрия (табл. XIII, фиг. 8), ордовика (табл. XIII, фиг. 1, 14, 15), силура (табл. XIII, фиг. 5), мезозоя (Deflandre, 1937, 1938), третичных (табл. XIII, фиг. 9, а, в, с) и современных (табл. XIII, фиг. 11, 12).

Для сравнения особенно характерными в этом отношении представляются роды *Baltisphaeridium*, *Hystrichosphaeridium* и типовой для всего семейства род *Hystrichosphaera*. У *Baltisphaeridium*, как и у *Ancyrochitina*, отростки закрыты на дистальном конце, у *Hystrichosphaeridium* они открыты (Rozen, 1964), а у *Hystrichosphaera* имеются открытые, так называемые гональные отростки, и закрытые на дистальных концах — интергональные отростки (Wall, Dale, 1970, Gonial and intergonal process).

В. Сэрджент (W. A. Sarjeant, 1961) пришел к выводу, что между двумя первыми родами существует настолько близкое родство, что *Hystrichosphaeridium stimulierum* как раз и является переходной формой к роду *Baltisphaeridium*.

Еще недавно (например, Rozen, 1964) семейство *Hystrichosphaeridae* Wetzel, 1933, рассматривалось в рамках самостоятельного порядка *Hystrichosphaeridea* Eis., 1954, но после работ В. Эвитта (Evitt, 1961), М. Россиньоля (Rossignol, 1963, 1964), Д. Уолла и Б. Дэйла (Wall, Dale, 1970) приходится признать, что гистрихосфериды должны быть отнесены к порядку *Dinoflagellata* Bütschli, 1873. В результате этих работ выяснилось, что субфоссильные (табл. XIII, фиг. 11, а — f) и ныне живущие гистрихосферы (Wall, Dale, 1970) в соответствующие сезоны при изменении состава воды (приток Нильских вод) или при понижении ее температуры в открытом море (Пуэрто-Рико) могли находиться в состоянии цист с образованием прочной, жесткой скорлупки с отростками, продуцированными протоплазматическими выростками, и крышечкой (operculum).

Д. Уоллу и Б. Дэйлу удалось провести, *in vitro*, наблюдение и фотографирование эксцистации живых цист *Hystrichosphaera ramosa* (Ehrenberg, 1838), взятых у Бермудских о-вов (Harrington Sound), и *Hystrichosphaera bentori* Rossignol, 1961, из Пуэрто-Рико (Phosphorescent Bay).

По правилу приоритета авторы использовали забытое родовое название *Spheniferites* Mantell, 1850 вместо *Hystrichosphaera* O. Wetzel, 1933. Однако, учитывая широко известное и уже укрепившееся название

О. Ветцеля, предпринявшего переописание рода на новом уровне изучения, при том, что им было совершенно основательно выделено теперь также широко известное семейство *Hystriospheraidae*, следовало бы оставить его родовое название как *poenon conservandum*.

Инкубация цист производилась в термостате при температуре 23—26° С, причем были получены фотографии стадий эксцистации от момента раскрытия крышечки до того, когда жгутиковая клетка покидает скорлупку, оставшуюся пустой и сохранившую сдвинутую после раскрытия крышечку (табл. XIII, фиг. 12, а, f). Эти пустые скорлупки *Hystriosphera ramosa* (Ehrenb.) имеют большое сходство с оболочками многих других динофлагеллят, в частности с оболочками различных видов *Hystriospheridium* (табл. XIII, фиг. 5), *Baltisphaeridium* (табл. XIII, фиг. 6, а, в, 7) и *Chitinozoa*. В этом отношении привлекают внимание такие виды, как *Angochitina milanensis* (табл. XIII, фиг. 13), *A. echinata* Eis. (табл. XI, фиг. 19—21), *A. devonica* Eis. (табл. XI, фиг. 22—25; табл. XII, фиг. 1), *Ancyrochitina multiradiata* Eis. (табл. XII, фиг. 10), *A. primitiva* (Eis.) (табл. XII, фиг. 11), *A. fragilis* (Eis.) (табл. XII, фиг. 6—9) и др.

Визуально гладкие *Desmochitina erinacea* Eis., *D. nodosa* Eis. имеют такую же гранулярную микроструктуру наружных стенок везикул, как и *Baltisphaeridium microspinatum* Eis. (табл. XI, фиг. 16—18).

Устройство и способ раскрытия крышечек (operculum) археопилля сходны у гистрихосферид — *Hystriosphera*, *Baltisphaeridium*, *Cymatiogalea* и лейосферид (табл. XIII, фиг. 5, 8, 14, 15; табл. XIV, фиг. 1, 2). То же наблюдается у некоторых *Desmochitina* (табл. XIII, фиг. 16, 17) и *Conochitina* (табл. XIII, фиг. 18), хотя в большинстве случаев у хитинозоа крышечки массивнее и нередко достигают размеров основательной пробки (табл. XIV, фиг. 3—9). Но надо иметь в виду, что и стенки везикул у них отличаются значительной толщиной по сравнению с таковыми у гистрихосферид. К тому же развитие дополнительных элементов аппарата отростков у хитинозоа имеет большее сходство с тем, что наблюдается у фоссилизированных и современных панцирных жгутиконосцев *Dinoflagellata* или *Peridinea*. Например, у *Hercochitina downiei* Jenkins (табл. XIV, фиг. 10, 11), *H. crickmayi* Jansonius (табл. XIV, фиг. 13) и *Conochitina robusta* Eis. (табл. XIV, фиг. 12) отростки, приобретая форму молоточков, дают сплошное соединение — так же, как это происходит у олигоценовой *Wetzelietta clathrata* Eis. (табл. XIV, фиг. 14). У *Plectochitina carminae* Cramer (табл. XV, фиг. 1) на основе этих отростков возникает клатрия с тонкими мембранами — так же, как у ордовикского *Peteinosphaeridium trifurcatum* Górga (табл. XV, фиг. 3) и ныне живущего *Ornithocercus magnificus* (табл. XV, фиг. 2), который по своей морфологии сходен с формой везикул *Desmochitina*, а разветвление и соединение отростков у него происходит как у некоторых *Angochitina*, *Ancyrochitina* и *Plectochitina*.

Для хитинозоа очень характерно образование цепочек (табл. XV, фиг. 4—13; табл. XVI, фиг. 1—6). Они встречаются у различных семейств и, по-видимому, все находящиеся в разрозненном состоянии *Lagenochitina* (табл. X, фиг. 6, 9), *Conochitina* (табл. XI, фиг. 1—8), *Desmochitina* и другие, у которых в основании везикул есть каллумы — мозолистые утолщения или сосочковидно оттянутые мукроны, составляли элементы цепочечных соединений (табл. XV, фиг. 4—10).

Лучше всего цепочки сохраняются у родов *Desmochitina* и *Margochitina*, потому что они в этом отношении, видимо, наиболее специализированы. Базальная часть везикул *Margochitina margaritana* Eis. (табл. XV, фиг. 11—13; табл. XVI, фиг. 1—6) оттянута, образуя копулу (cupula) со своеобразным каблучком, который служит крышечкой

(operculum) для соседней везикулы. У *Desmochitina nodosa* Eis. везикулы имеют массивную пробку, закрывающую устье соседней камеры; устье имеет широкий воротничок (табл. XIV, фиг. 7). Такое устройство, вероятно, укрепляло соединение в цепочках.

Копула может, сильно изменяясь в длине, сокращаться до минимума. У *Margochitina elliptica* sp. n. (табл. XVII, фиг. 10, 11) она настолько коротка, что остается только крышечка. Цепочка у этой формы состоит из вплотную прилегающих друг к другу везикул. Такие цепочки хорошо известны и у различных динофлагеллят. У *Hystriosphera* они могут возникать посредством соединения отростков (табл. XVI, фиг. 8).

Ныне живущий *Gonyaulax* (табл. XVI, фиг. 7) путем вегетативного размножения образует цепочки, имеющие большое сходство с цепочками *Desmochitina minor* Eis. (Jenkins, 1967, табл. 72, фиг. 1) и *Desmochitina streptococca* sp. n. (табл. XVI, фиг. 11, а, в). У этого вида, при наличии небольшого коллума и слабого мукрона, как и у *Gonyaulax catenata*, есть короткие базальные шипы, способствующие, вероятно, соединению везикул. Интересно отметить, что Д. Уолл и Б. Дэйл (1970) пришли к выводу, что вид *Gonyaulax spinifera* является лишь одной из планктонных стадий жизненного цикла *Hystriosphera ramosa*.

Формы *Desmochitina streptococca* sp. n. так же, как и гистриосферы, имеют много вариантов. Представляется, что у этого вида есть три различные экологические формы: *D. streptococca* f. *typica*, которая, видимо, в большой степени отличается упроченными цепочками (табл. XVI, фиг. 9—14), *D. streptococca* f. *brevispinosa* (табл. XVII, фиг. 1—4, табл. XVIII, фиг. 1) с очень короткими шипиками и *D. streptococca* f. *levitatus* (табл. XVII, фиг. 5) с гладкой поверхностью везикулы.

Аналогичная вариабельность характерна и для других морфологически сходных форм, например для силурийского вида *Conochitina*? cf. *filifera* (Eisenack, 1934, S. 68, Taf. 5, Fig. 18—24, Abb. 33) и ордовикских *Desmochitina minor* f. *cocca*, *D. minor* f. *erinacea* (Eisenack, 1962, Taf. 16, Fig. 14—15, Taf. 17, Fig. 1—2). Возможно, что и вид *Conochitina filifera* Eis. (табл. XVI, фиг. 15) с тонкими, крючковатыми отростками у основания везикулы — эпипланктонная форма *C. lagenomorpha* Eis., имеющего гладкие везикулы (Eisenack, 1968, S. 164).

Цепочки *Desmochitina elegans* (Taugourdeau et de Jekhowsky, 1960, Pl. VII, fig. 92, 93) сходны с цепочками современного вида динофлагеллят *Ceratium voltur*, у которого проксимальные удлинения напоминают копулы (табл. XVI, фиг. 16).

В 1963 г. Р. Козловский обнаружил у хитинозоа образование коконов. Скопления везикул *Desmochitina minor*, закономерно ориентированные, заключены в плотную оболочку. Сходные образования у этого вида были найдены В. Дженкинсом (табл. XVII, фиг. 8). Однако в этом случае скопления везикул склеены и не имеют капсулы, как у кокона, находка которого была повторена, описана и изображена А. Эйзенаком (Eisenack, 1968, S. 151, Abb. 5, стр. 151). Р. Гольдштейн, Ф. Крамер и Н. Андреэс обнаружили склеенные скопления везикул у *Desmochitina acollare* Eis. (табл. XVII, фиг. 9).

Цепочечные формы, такие как *Margochitina elliptica* sp. n. (табл. XVII, фиг. 11), также могут образовывать коконы или капсулы. В обр. № 12/2, 1965 г., из митковских слоев борщевского горизонта нижнего девона у с. Горошево в Подолии был обнаружен кокон длиной в 392 мк и максимальной шириной 220 мк (табл. XVII, фиг. 10). В нем заключены цепочки везикул, прилегающих друг к другу и имеющих высоту от 42 до 52 мк и ширину в поперечнике от 70 до 83 мк. Две отдельные везикулы были извлечены из кокона. Высота одной из них равна 50 мк, а ширина в поперечнике 70 мк. Размеры везикул и форма

составленных ими цепочек соответствуют элементам морфологии *Margochitina elliptica* sp. n. из обр. № 4/1, 1965 г., из тех же слоев у с. Худяковцы.

Как уже было сказано, такие цепочки и скопления соединенных вместе скорлупок хорошо известны и у гистрихосферид. Среди них пока не обнаружены формы, образующие капсулы или коконы. Однако для лейосферид это явление, по всей вероятности, довольно обычное. Во всяком случае, скопления склеенных друг с другом скорлупок достаточно часты. Они были встречены вместе с хитинозоа в рашковских слоях скальского горизонта лудлова в Подолии (обр. № 8/5, 1965, № 97, 1941, табл. XVII, фиг. 7).

Б. В. Тимофеев (1966) приводит изображение *Symplassosphaeridium incrustatum* Tim. из лудлова Прибалтики (табл. XXXVII, фиг. 3). Эти стратиграфически широко распространенные, по Б. В. Тимофееву, формы встречаются в венде Ленинградской области (1966, табл. XVIII, фиг. 6) и Подолии (1966, табл. XIV, фиг. 9), а *Synsphaeridium sordiforme* Tim. найден в верхнем рифее Сибири. В их скоплениях, судя по изображениям, и в особенности у таких, как *Symplassosphaeridium timidulum* Tim. из нижнекембрийских отложений Приазовья (1966, табл. LI, фиг. 20), вероятно, присутствовала общая тонкая оболочка, которая у хитинозоа образовывала кокон или капсулу. У хитинозоа капсула была толще и основательнее, чем у лейосферид, потому что и сами везикулы имели значительно более утолщенные мембраны.

Приведенные материалы позволяют полагать, что гистрихосфериды-динофлагелляты и хитинозоа — филогенетически близкие таксоны, относящиеся к классу *Dinoflagellatophycidae* Pascher, 1931, одноклеточных микроскопических водорослей. Сравнение показывает, что большое количество общих для них морфологических признаков — конфигурация и строение отростков, устройство устьевых аппаратов (pylome) и крышечек (operculum), образование цепочек, являющихся результатом инцистации колоний, возникших вследствие вегетативного размножения, склеенных скоплений скорлупок и везикул, — невозможно отнести только к конвергенции. И раньше было известно, что современные динофлагелляты-перидиней, подобно многим другим организмам, обладают способностью при наступлении определенных условий инцистироваться (Возженникова, 1965). Однако после работ Д. Уолла и Б. Дэйла приходится считать доказанным, что именно гистрихосфериды в результате инцистации могут давать, с одной стороны, — устойчивые гибернакулярные образования, а с другой — после эксцистации оставлять массу пустых скорлупок, которые в дальнейшем могут быть фоссилизированы. В их работе 1970 г. даны сведения о сезонных колебаниях температуры воды в лагуне у Бермуд от минимума в 15,5°С и 16,5 в феврале до 28,5°С в августе. Несмотря на то, что этот морской бассейн находится в тропической зоне, там в течение трех месяцев температура воды ниже 18°С и только семь месяцев превышает 20°С, т. е. достигает 23—26°, при которых может происходить эксцистация.

Таким образом, надо полагать, что и везикулы хитинозоа — также результат эксцистации жгутиковых протоплазматов. При обычных сезонных понижениях температуры воды и массовой инцистации хитинозоа, их цисты, по всей вероятности, распределялись в пространстве более или менее равномерно. Относительная редкость находок склеенных скоплений везикулов и коконов, возможно, объясняется тем, что резкое понижение температур, способствовавшее скоплению цист, происходило спорадически. При этом часть жгутиковых клеток, по-видимому, отмирала и покрывала скопления цист протоплазматическим гелем, который, консолидируясь, образовывал вокруг них дополнительную мембрану хитинозной капсулы или кокона.

Гибернакулярное состояние цист хитинозоа подтверждается тем, что их везикулы, т. е. пустые скорлупки после эксцистации, встречаются в осадках с хорошо выраженной сезонностью. Это было установлено уже при изучении мергелей и глинистых сланцев с граптолитами в ряде разрезов ордовикских и силурийских отложений (Обут, 1953, стр. 832; 1964, стр. 292), из которых теперь путем растворения пород извлекаются и хитинозоа. При изучении керна норильских скважин (Обут, Соболевская, Меркурьева, 1968), откуда происходят конохитины (табл. XI), удалось выяснить, что они, как и граптолиты, встречаются в больших количествах в тонких микрослоях, отвечающих сезонному отложению осадка.

Современные и древние динофлагелляты-перидинии являются главным образом планктонными организмами открытых морских бассейнов (Возженникова, 1965, 1967). Но находки их цист в донных илах на глубине 82 футов у Бермудских островов и в мелких бухтах, окруженных мангровыми зарослями, на глубине 3,5 м (Wall, Dale, 1970), а также в планктоне внутренних водоемов пресных и соленых (Киселев, 1969) указывают на то, что они приспосабливаются к разнообразным экологическим нишам. В соответствии с этим они отличаются и большим морфологическим разнообразием. Почти все динофлагелляты-перидинии округлой или яйцевидной формы, с большим или меньшим сжатием в дорзо-вентральном направлении. Очень часто они имеют шипы, разветвленные отростки и перепонки между ними, способствующие парению в воде. Они бывают голыми, но обычно с более или менее плотной оболочкой, состоящей из сочлененных друг с другом полигональных щитков. Для них характерно наличие двух борозд — поперечной и продольной, в которых помещаются жгутики.

Хитинозоа представляют более специализированную группу одноклеточных водорослей. Находки их везикул известны только из мелководных отложений, расположенных, по всей вероятности, главным образом вблизи берега. На везикулах не обнаружены следы, указывающие на то, что их стенки состоят из сросшихся и ранее сочлененных щитков, за исключением устья, закрывающегося крышечкой. Но надо сказать, что и гибернакулярные цисты современных динофлагеллят в значительной мере утрачивают первоначальный порядок и количество щитков, характерных, например, для *Gonyaulax spinifera*, эксцистированного после инкубации (Wall, Dale, 1970, p. 49, text — fig. 19—22; табл. I, фиг. 1—20). Жгутиковые бороздки у цист также отсутствуют. Кроме того, динофлагелляты при удивительном разнообразии панцирных устройств могут иметь только одну поперечную или одну продольную жгутиковую бороздку или сплошной панцирь.

Приспособления для парения в воде свойственны также и хитинозоа. Отростки с большими внутренними полостями и крючками на концах облегчали общий вес везикула, служили для пассивного плавания и одновременно прикрепления к планктону (табл. XII). Однако большинство форм с отростками, вероятно, были эпипланктонными. Типичными приспособлениями для парения в водной среде представляются базальные мембраны циатохитин и клатрохитин (табл. XI, фиг. 9), в особенности перфорированные мембраны последних (Taugourdeau et al., 1967, pt. V, fig. 169—175) и клатрии с натянутыми на них мембранами плектохитин (табл. XV, фиг. 1).

Цепочечные формы, по всей вероятности, были эпипланктонными, а различные десмохитины, запечатанные в коконах, образующихся во время резкого понижения температуры воды, покоились на дне мелководного бассейна.

При всем морфологическом сходстве и большой филогенетической близости динофлагеллят и хитинозоа, эти последние все же имеют спе-

цифические признаки. Их везикулы, как правило, значительно крупнее и у некоторых форм имеют 1000—1500 мк длины. Стенки везикул сравнительно толстые и сплошные; устьевая часть и шейка (collum) бывают сильно оттянутыми. Скопления везикул могут образовывать характерные коконы или капсулы.

Все это заставляет полагать, что хитинозоа можно рассматривать как хотя и очень близкую к динофлагеллятам группу, но все же самостоятельную в систематическом отношении, т. е. равную отдельному порядку. Они, конечно, являются слепой специализированной ветвью, отходящей от динофлагеллят, потому что последние, будучи им наиболее филогенетически близки, имеют значительно более древнее, допалеозойское происхождение (Тимофеев, 1966). Нельзя исключить и того, что лейосферы также составляют одну из ветвей, отходящую непосредственно от динофлагеллят или происходящую от общего с ними предка, если они — не наиболее просто устроенные скорлупки цист или одна из стадий жизненного цикла жгутиконосцев, близких гистрихосферам.

Итак, надо заметить, что название *Chitinozoa* в смысловом отношении оказывается довольно неподходящим. Этот вымерший порядок жгутиковой микрофлоры скорее заслуживал бы названия *Cutinophyta*. Однако, согласно Кодексу ботанической номенклатуры, принятому 8-м Международным ботаническим конгрессом в 1954 г. (Изд-во АН СССР, 1959), предложенное в 1931 г. А. Эйзенаком и укрепившееся название *Chitinozoa* терминологически изменению не подлежит.

В настоящее время классификация хитинозоа основывается на изучении морфологии везикул, т. е. пустых скорлупок гибернакулярных цист. Другие стадии жизненного цикла этих организмов — жгутиковые, мобильные или текальные, — пока не известны. Возможно, к ним относятся формы, которые могут быть обнаружены в состоянии сохранности, близкой к *Geron guerillieri*, описанным Ф. Крамером в 1969 г. (табл. XVII, фиг. 6). Этот вид имеет очень тонкую округлую оболочку с разветвляющимися отростками, на которых, судя по рисунку, есть мембрана. Устьевая часть цилиндрически вытянута, с округлым устьем, как у многих хитинозоа. Через устье изнутри выходят многочисленные жгутики. Род *Geron* рассматривается Ф. Крамером как представитель акритарх.

В последние годы в палеонтологической литературе стало принятым обозначать крупную в таксономическом отношении группу *Acritarcha* Evitt, 1963, вместе с так называемым *parafamilia* Acanthomorphitae. В диагнозе последнего, разработанном Г. и М. Дефландами (G. et M. Deflandre, 1964, стр. 112), указываются все признаки динофлагеллят, включая и образование цепочек. Этот диагноз убеждает, что так называемые «акантоморфитные акритархи» — искусственное таксономическое объединение, в которое целиком входят гистрихосфериды (Górka, 1969, стр. 22, «*Parafamilie* Acanthomorphitae Downie, Ewitt et Sarjeant, 1963 (= *Hystrichosphaeridae* O. Wetzel, 1933, emend. Deflandre, 1937)»).

В монографии Г. Горки в рамках этого таксона большое место отведено описаниям ордовикских видов рода *Baltisphaeridium* Eisenack, эоценовые представители которого в 1964 г. были описаны Б. Розеном в семействе *Hystrichosphaeridae* O. Wetzel, 1933, т. е. совершенно основательно помещены в естественную систему вместе с *Hystrichosphaeridium* Deflandre, 1937, emend. Eisenack, 1958, *Hystrichosphaera* O. Wetzel, 1933, и др.

Надо полагать, что ввиду действительной филогенетической близости этих трех родов *Baltisphaeridium* и другие морфологически близкие к нему роды при современном состоянии систематики должны быть помещены в семейство *Hystrichosphaeridae* порядка *Dinoflagellata*. Представители этого порядка, относящиеся главным образом к планктону и эпипланктону, оказались более приспособленными к изменению

палеогеографических условий, чем хитинозоа. Они существуют от докембрия доныне. В раннем ордовике, по всей вероятности, от них отделилась ветвь хитинозоа. Эта микрофлора развивалась в мелководных условиях. И в процессе такого развития, особенно вблизи берегов, ее представители приобрели в стадии гибернакулярных цист прочный утяжеленный панцирь. Помимо обычных эпипланктонных приспособлений, микрофлора обладала способностью образования прочно сочлененных цепочек и коконов. Находки цепочек *Desmochitina* свидетельствуют о том, что эксцистация во многих случаях по каким-то причинам не происходила. О том же свидетельствуют и формы, относящиеся к другим родам, часто обнаруживаемые с устьями, закрытыми массивными пробками.

Большая часть конохитин имеет мукроны, а это значит, что их носители принадлежат формам, образующим цепочки, однако в таком состоянии они обнаруживаются крайне редко. Видимо, в этом направлении и действовали конкуренция и естественный отбор.

Вместе с тем в позднем девоне все специализированные формы были вытеснены более простыми, возможно, донными, если они не имели внутренних газовыхместилищ, как предполагает С. Лауфелд. К ним относятся главным образом роды *Lagenochitina*, *Sphaerochitina* и некоторые *Conochitina*. Кроме того, до конца девона дожили легкие эпипланктонные *Angochitina* и *Ancyrochitina* с длинными отростками, как у *Baltisphaeridium* или *Hystrichosphaera*. И все-таки весь порядок *Chitinozoa*, видимо, закончил свое развитие в конце девона.

В это время широко распространились гониатиты. Появление и распространение этой группы головоногих моллюсков приходится связывать с приспособленностью к возникшей в это время значительной дифференциации морских бассейнов по их глубинам в результате варисских тектонических процессов, с образованием крупных декомпенсированных прогибов и больших морских глубин. Этот процесс особенно усугубился в мезозое, о чем свидетельствуют аммониты, которые вследствие максимального усложнения перегородочного аппарата воздушных камер применились к резкому возрастанию наружного давления в условиях быстрого перемещения с малых глубин на большие при относительно медленном поднятии в них давления газа, вырабатываемого сифонным приспособлением.

Таким образом, если изменение физико-географических условий в конце девона резко прогрессировало, то специализированная группа микрофлоры *Chitinozoa* должна была быть вытесненной более приспособленными к этой среде динофлагеллятами, составившими массу морского микропланктона в мезозое и в кайнозое до настоящего времени.

ЛИТЕРАТУРА

- Возженникова Т. Ф., 1965. Введение в изучение ископаемых перидинеевых водорослей. М., «Наука».
- Возженникова Т. Ф., 1967. Ископаемые перидинии юрских, меловых и палеогеновых отложений СССР. М., «Наука».
- Дидевичюс Е. К., 1969. Изменчивость, геологическое и географическое распространение *Desmochitina* (*Chitinozoa*).— Матер. II научн. конф. молодых ученых геологов Литвы. Вильнюс.
- Дидевичюс Е. К., 1969. К вопросу о распространении *Lagenochitina* (*Chitinozoa*) в ордовикских и силурийских отложениях.— Матер. II научн. конф. молодых ученых геологов Литвы. Вильнюс.
- Дидевичюс Е. К., 1970. Новые виды хитинозоа из ордовикских и силурийских отложений Южной Прибалтики и Северо-Западной Белоруссии. I. *Acanthochitina* и некоторые *Conochitina*.— Палеонтол. и стратигр. Прибалтики и Белоруссии. Вильнюс.
- Киселев И. А., 1969. Планктон морей и континентальных водоемов, I. М.—Л., «Наука».

- Обут А. М., 1953. Граптолиты. Докл. АН СССР, ХСII, № 4.
- Обут А. М., 1964. Гемихордовые. Основы палеонтологии, X, М., Изд-во АН СССР.
- Обут А. М., Соболевская Р. Ф., Меркурьева А. П., 1968. Граптолиты лландовери в кернах буровых скважин Порильского района. М., «Наука».
- Полянский Ю. И., 1968. *Protozoa*. Жизнь животных, I, М., «Просвещение».
- Тимофеев Б. В., 1966. Микропалеонтологическое исследование древних свит. М.—Л., «Наука».
- Умнова Н. И., 1969. Распространение *Chitinozoa* в ордовике Русской платформы.— Палеонтологич. журн., № 3.
- Collinson Ch., Schwaib H., 1955. North American Paleozoic Chitinozoa.— Ill. State Geol. Surv. Rept., № 186.
- Collinson Ch., Scott A., 1958. Chitinozoan Faunule of the Devonian Cedar Valley Formation.— Division Ill. State Geol. Surv., c. 247, Urbana.
- Combaz A., Calandra F., Jansonius J., Millepied P., Poumot C., Van Oyen F. H., 1967. Chitinozoaires 2, Microfossiles organiques du Paleozoique. Paris.
- Combaz A., Poumot C., 1962. Observation sur la structure des Chitinozoaires.— Revue de Micropal., 5, № 3, Paris.
- Cramer F. H., 1964. Microplankton from three paleozoic formations in the province of Leon (NW-Spain).— Leidse. Geol. Med., vol. 30.
- Cramer F. H., 1967. Chitinozoans of a composite section of Upper Llandoveryan to basal Lower Gedinian sediments in Northern León, Spain. A. preliminary report.— Bull. Soc. Belge, Geol. Pal. Hydr., t. LXXV, fasc. 1, Bruxelles.
- Cramer F. H., 1969a. Possible implications for Silurian Paleogeography from Phytoplankton assemblages of the Rose Hill and Tuscarora formations of Pensilvania.— J. Pal., vol. 43, № 2.
- Cramer F. H., 1969b. Geron, an Acritarch genus from the Silurian.— Bull. Soc. Belge Géol. Pal. Hydr., t. LXXVII, fasc. 2, 3, Bruxelles.
- Deflandre G., 1937. Microfossiles des silex crétacés. Deuxième partie. Flagellés Incertae Sedis, Hystrichosphaeridés, Sarcodinés, organismes divers.— Ann. Paléont., t. 26.
- Deflandre G., 1938. Microplankton des mers jurassique conservés dans les marnes de Villers-sur-Mer (Calvados). Étude liminaire et considerations générales.— Trav. Stat. Zool. Wimer, t. XIII.
- Deflandre G., 1944. Hystrichosphaeridés. I.— Fichier Micropaléont., ser. 3, Arch. Orig. Serv. Doc. C. N. R. S., 159, Paris.
- Deflandre G. et M., 1964. Notes sur les Acritarches.— Rev. Micropaléont., t. 7, fasc. 2.
- Eisenack A., 1930. Neue Mikrofossilien des baltischen Silurs (vorläufige Mitteilung).— Die Naturwissenschaften, H. 18, Berlin.
- Eisenack A., 1931. Neue Mikrofossilien des baltischen Silurs I.— Paläont. Z., Bd. 13, Berlin.
- Eisenack A., 1932. Neue Mikrofossilien des baltischen Silurs II.— Paläont. Z., Bd. 14, Berlin.
- Eisenack A., 1934. Neue Mikrofossilien des baltischen Silurs III. Neue Mikrofossilien des baltischen Silurs I.— Paläont. Z., Bd. 16, Berlin.
- Eisenack A., 1939. Chitinozoen und Hystrichosphaerideen im Ordovizium des rheinischen Schiefergebirges.— Senckenbergiana, Bd. 21.
- Eisenack A., 1955. Neue Chitinozoen aus dem Silur des Baltikums und dem Devon der Eifel.— Senckenbergiana, Bd. 36.
- Eisenack A., 1962. Neotypen baltischer Silur-Chitinozoen und neue Arten.— N. Jb. geol. Paläont. Abh. 114, Nr. 3, Stuttgart.
- Eisenack A., 1968. Über Chitinozoen des baltischen Gebietes Paleontographica, Abt. A., Bd. 131, Leif. 5—6.
- Evitt W. R., 1961. Observations on the morphology of dinoflagellates.— Micropal. № 7, N.-Y.
- Evitt W. R., 1963. A discussion and proposals concerning fossils Dinoflagellates, Hystrichospheres and Acritarchs, II.— Proc. Nat. Acad. Sc., vol. 49, № 2, 3, Chicago.
- Goldstein R. F., Cramer F. H., Andress N. E., 1969. Silurian Chitinozoans from Florida well Samples. Transact.— Gult. Coast Ass. Geol. Soc., vol. XIX.
- Górka H., 1969. Microorganismes de l'ordovicien de Pologne.— Paleont. Polonica, Warszawa.
- Hedley R. H., 1962. Gromia oviformis (Rhizopoda) from New-Zealand, with comments on the fossil Chitinozoa.— New-Zealand J., Sci., vol. 5, № 2, Wellington.
- Jansonius J., 1964. Morphology and classification of some Chitinozoa.— Bull. Canad. Petrol. Geol., № 12.
- Jenkins W. A. M., 1967. Ordovician Chitinozoa from Shropshire Paleontology, vol. 10, pt. 3, London.
- Jenkins W. A. M., 1969. Chitinozoa from the Ordovician Viola and Fernvale limestones of the Arbuckle mountains Oklahoma.— Pal. Ass., № 5, London.
- Jones E.—S., 1956. Introduction to microfossils. Harper and Brother, N.-Y.
- Jux U., 1968. Über den Feinbau der Wandung bei Hystrichosphaera bentori Ros-signol. 1961.— Paleontographica, vol. 123, pt. B, № 1—6.

Kozłowski R., 1938. Information préliminaires sur les Graptolithes du Tremadoc de la Pologne et sur leur portée theorique.— Ann. Mus. Zool. Polonici, t. XIII, № 16, Warszawa.

Kozłowski R., 1949. Les graptolithes et quelques nouveaux groupes d'animaux du tremadoc de la Pologne.— Palaent. Polonica, t. III.

Kozłowski R., 1963. Sur la nature des Chitinozoaires.— Acta Paleont. Polonica, t. VIII, № 4, Warszawa.

Laufeld S., 1967. Caradocian Chitinozoa from Dalarna, Sweden. Geol. Förl. i Stockholm Förl., vol. 89.

Lejeune-Carpentier M., 1937. L'étude microscopique des silex. Une intéressante préparation d'Ehrenberg.— Soc. Geol. de Belgique, t. 61, № 2, 3.

Rossignol M., 1963. Aperçus sur le développement des Hystrichosphères.— Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat., 2^e ser., t. 35, № 2.

Rossignol M., 1964. Hystrichosphères du Quaternaire en Méditerranée orientale, dans les sédiments pléistocènes et les boues marines actuelles.— Rev. Micropal., t. 7, № 2, Paris.

Rozen B., 1964. Contribution à l'étude des Hystrichosphères et Dinoflagellates du Bartonien Belge.— Bull. Soc. belge de Geol., t. 73, № 3.

Sarjeant W. A. S., 1961. Microplankton from the Kelloways Rock and Oxford Clay of Yorkshire.— Paleontology, vol. 4, pt. 1.

Schepotieff A., 1905. Über die Stellung der Graptolithen im zoologischen System.— Neues J. für Miner., Bd. 11, Stuttgart.

Schepotieff A., 1907. Die Pterobranchies.— Zool. Jahrb. Anat. und Ontog., Bd. 23, 24, Jena.

Taugourdeau Ph., 1966. Les Chitinozoaires, Techniques d'études, morphologie et classification.— Mém. Soc. Géol. France, n. sér., 45, fasc. 1, Mém. № 104, Paris.

Taugourdeau Ph., Bouché P., Combaz A., Magloire L., Millepiéd P., 1967. Chitinozoaires, I. Microfossiles organiques du Paléozoïque. Paris.

Taugourdeau Ph., de Jekhovskij B., 1960. Répartition et description des Chitinozoaires Siluro-devoniens de quelques sondages de la C. R. E. P. S., de la C. E. P. A. et de la S. N. Repal au Sahara.— Inst. Franc. Pétrole, t. 15, № 9, Paris.

Van Oyen F.-H., Calandra F., 1963. Note sur les Chitinozoaires. Rev. Micropal., t. 6, № 1, Paris.

Wall D., Dale B., 1970. Living Hystrichosphaerid, Dinoflagellate spores from Bermuda and Puerto Rico.— Micropaleontology, vol. 16, № 1, N.-Y.

Ю. И. ТЕСАКОВ

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДИАМЕТРА КОРАЛЛИТОВ И ПОР у *Favosites gothlandicus* И ЕЕ СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ ОБИТАНИЯ

Широкая фенотипическая изменчивость *Favosites gothlandicus* уже неоднократно привлекала к себе внимание исследователей. К. Трипп (Tripp, 1933) показал значительные колебания количественных признаков в пределах вида, однако его выводы до сих пор не получили поддержки. Саттон (Sutton, 1966) на основании изучения колоний и отдельных выборок пришел к заключению о самых широких вариациях у вида таких количественных показателей, как длина септальных шипов и толщина стенки кораллитов. Исследования силурийских популяций этого вида в Подольском бассейне (Тесаков, 1968) также подтверждают значительные вариации всех его количественных признаков.

Для установления изменчивости отдельных признаков *Favosites gothlandicus* большой интерес представляет материал, послойно собранный автором в лlandoверийских отложениях Сибирской платформы. Характерно, что здесь колонии вида обладают постоянством всех количественных признаков (за исключением диаметра кораллитов и поперечника пор): колонии полусферические; кораллиты призматические, средне-