

Пржидольские брахиоподы Северо-Востока Азии и их палеобиогеографическое значение

В.В.БАРАНОВ, Т.С.АЛЬХОВИК

Пржидольские брахиоподы Северо-Востока Азии представлены двумя видами: *Atrypoidea phoca* (Salter) и *Collaroothyris canaliculata* (Wenjukow). В позднем силуре представители рода *Atrypoidea* Mitchel et Dun были распространены в морских бассейнах севера Евразиатского и Американского континентов; рода *Collaroothyris* T. Modzalevskaya найдены только на севере Евразии (рис. 1). Объем, палеоэкология, географическое и стратиграфическое распространение рода *Atrypoidea* рассматривались в работах [6, 14, 24], систематический состав рода *Collaroothyris* [10, 11].

На территории Северо-Востока Азии *Atrypoidea phoca* и *Collaroothyris canaliculata* были описаны из пржидольских отложений Омулевских гор [13] и обнаружены авторами

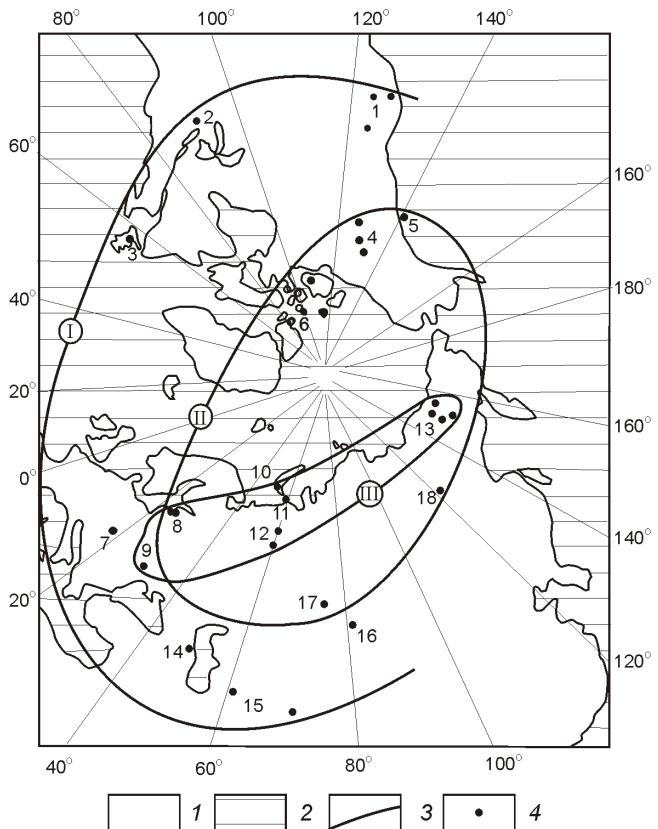


Рис. 1. Ареалы распространения пржидольских брахиопод в позднем силуре северного полушария (стереографическая полярная проекция). По [14] с дополнениями авторов:

1 — суша; 2 — море; 3 — ареалы: I — рода *Atrypoidea*, II — вида *Atrypoidea phoca*, III — рода *Collaroothyris* и вида *Collaroothyris canaliculata*; 4 — местонахождения: 1 — Невада, Калифорния, Айдахо, 2 — Индиана, 3 — Ньюфаундленд, 4 — Юкон, 5 — Аляска, 6 — Арктическая Канада, 7 — Чехия, 8 — Эстония, Литва, 9 — Подолия (Украина), 10 — о.Новая Земля, 11 — о.Вайгач, 12 — Урал, 13 — Северо-Восток Азии, 14 — Кавказ, 15 — Средняя Азия, 16 — Горный Алтай, 17 — юго-восток Западно-Сибирской плиты, 18 — Монголия

на территории хребтов Тас-Хаяхтах и Улахан-Сис и кряже Селенняхский. Находки брахиопод приурочены к отложениям отмельной зоны и мелкого шельфа, представленным темно-серыми комковатыми глинистыми известняками нижней части талынджинской свиты (рис. 2). Вместе с ними собран комплекс пржидольских конодонтов: *Acodina plicata* Carls et Gndl, *Oulodus antis* Mashkova, *O. sibiricus* (Branson et Mehl), *O. greilingi greilingi* Walliser, *O. salopia* Rhodes, *O. swetlana* Mashkova, *Ozarkodina ortuformis* Walliser, *Oz. typica* (Branson et Mehl), *Pelekysgnathus index* Klapper et Mehl, *Spathognathodus primus geniatus* Baranov [3, 4].

Представители родов *Atrypoidea* и *Collaroothyris* легко диагностируются: гладкая раковина и одинаковое внутреннее строение сохраняются в филолиниях родов на протяжении всего времени их существования. Видовые признаки у представителей этих родов основаны на комбинации признаков внешнего строения раковин (размеры и форма раковины, удлиненность и вздутость). Кроме того, у представителей *Atrypoidea* к видовым признакам относятся апикальный угол, форма и степень выраженности язычка, наличие продольной бороздки в синусе и угол смыкания створок на переднем крае. Лектотипы видов *Atrypoidea phoca* (Salter) и *Atrypoidea scheii* (Holtedhal) изображены в работе [24]. В разрезах формации Read Bay они встречены на разных стратиграфических уровнях. По мнению Р.Смита и Д.Джонсона, *A. phoca* отличается от *A. scheii* удлиненно-ovalной раковиной, меньшим апикальным углом, наличием продольной бороздки в синусе. В нижней части гребенского горизонта о.Вайгач представители этих видов появляются синхронно и характеризуются максимальным морфологическим разнообразием [12]. О.И.Никифорова описала вайгачские *A. phoca* и *A. scheii*, но предположила, что они могут являться крайними формами одного морфологического ряда. В 1977 г. В.Джонс изучил топотипический материал из островных территорий Арктической Канады [17]. Серия репрезентативных выборок позволила ему в полной мере использовать методы математической статистики. Используя те же методы, В.Джонс проанализировал и материалы О.И.Никифоровой по *A. phoca* и *A. scheii* из гребенского горизонта о.Вайгач [12]. Полученные им результаты убедительно показали, что *A. phoca* и *A. scheii* — крайние формы одного морфологического ряда: *A. scheii* является младшим синонимом вида *A. phoca*. Тем не менее, большинство палеонтологов описывают два самостоятельных вида *A. phoca* и *A. scheii* с большим количеством форм [5, 12, 23, 24]. Кроме этих видов в пржидолии разных регионов северного полушария было выделено еще два вида и один подвид рода *Atrypoidea*: *A. globa* (Tscherneychev), *A. foxi* Jones, *A. camelina karpovensis* (Nikiforova), которые входят в ряд морфологической изменчивости *A. phoca*—*A. scheii*. Вид *Collaroothyris canaliculata* (Wenjukow) также характеризуется значительной изменчивостью внешнего строения раковины. В его составе Т.Л.Модзальевская выделяет три стратиграфических подвида [9—11].

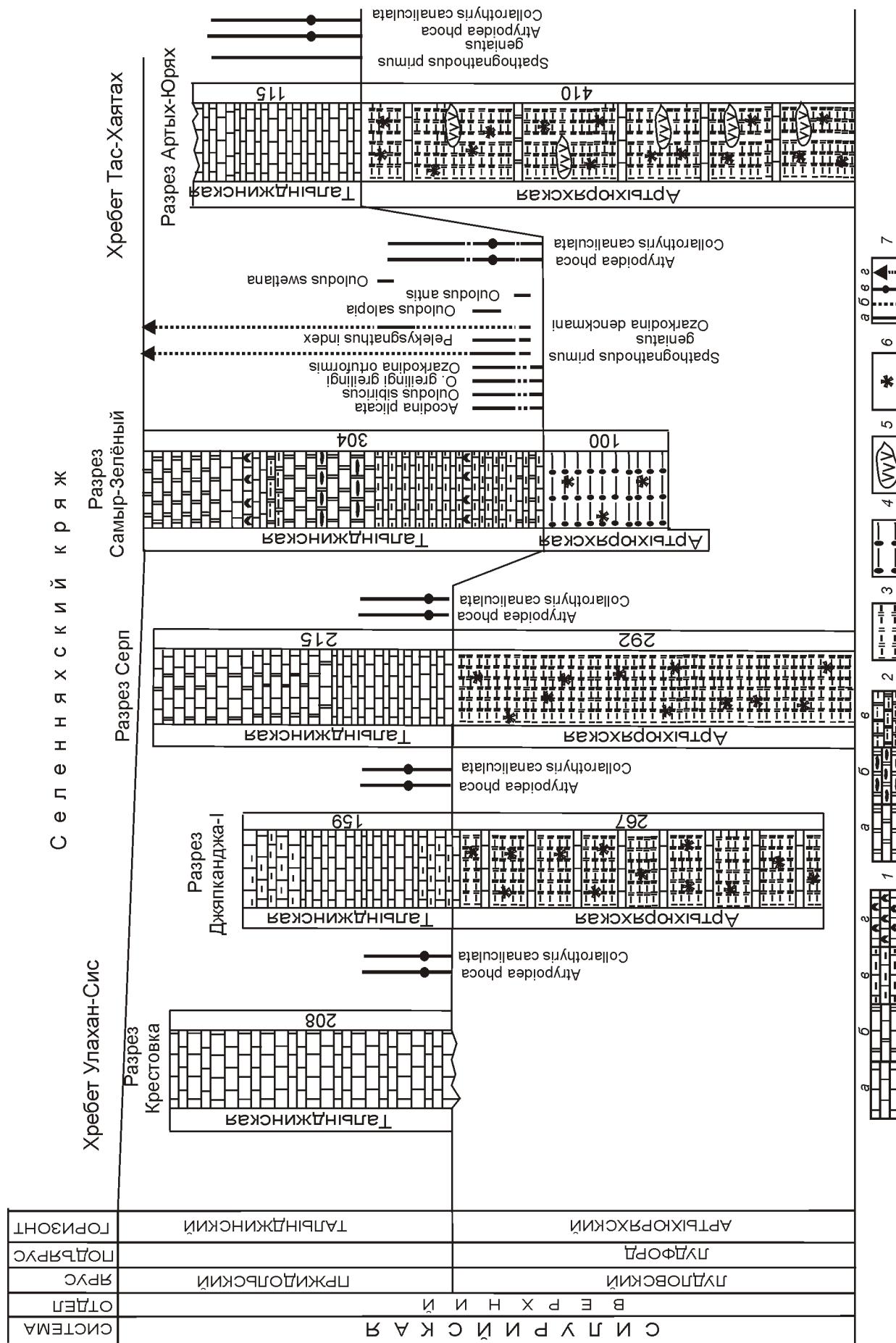


Рис. 2. Разрезы верхнеселурийских отложений Северо-Востока Азии, в которых найдены *Atrypoidea phoca* (Salter) и *Collarothyris canaliculata* (Wenjukow):

I: а — известняки: *б* — доломитистые, *в* — глинистые, *г* — строматолитовые; *2* — доломиты; *3* — кремней, *8* — алвертистый; *3* — мергели; *4* — алверлиты; *5* — гипсы и андидриты; *6* — пестроцветность; *7* — интервал растворения вида: *а* — установленный, *б* — предполагаемый; *8* — точка отбора образца; *2* — вилья, проходящие в выпуклые отложения

Авторами статьи для решения вопроса об объеме, составе и структуре видов *A. phoca*, *A. scheii* и *C. canaliculata* проведен популяционный анализ с применением методов математической статистики. Материалом для исследований послужили серии репрезентативных выборок из разрезов приодольских отложений Северо-Востока Азии. Используемые методы математической статистики изложены авторами ранее [2]. В тексте статьи приняты следующие обозначения статистик и показателей: r_p — внутрипопуляционный показатель разнообразия Животовского, $r_{\text{общ}}$ — показатель общей изменчивости популяции, r — коэффициент парной корреляции признаков, M — средняя арифметическая признака, $M_{\text{общ}}$ — средняя арифметическая разных количественных признаков.

На территории Северо-Востока Азии популяционные ареалы *Atrypoidea phoca* прослежены на 1300 км от левых притоков р.Алазея на севере до левых притоков р.Колыма — на юге. Они приурочены к отмельной зоне и по классификации А.Буко [6, с. 19] входят в состав бентосного комплекса 2. Популяции вида обнаружены в отложениях хр.Улахан-Сис (бассейн р.Алазея), Селенняхского кряжа (бассейн рек Талынджи, Сакынджи и Джяпканджи-І) и восточного склона хр.Тас-Хаяхтах (бассейн рек Тэбетэя, Нахатты и Борыллах). Кроме того, они известны в Омулевских горах, бассейне р.Таскан [13]. За пределами территории представители вида установлены на островах Канадского Арктического архипелага, Новая Земля, Вайгач и Долгий, на Аляске, Приполярном Урале, юго-востоке Западно-Сибирской плиты, в Монголии и Литве.

Авторы рассмотрели три географически разобщенных подсерии: улаханская (выборки 1, 2), селенняхская (вы-

борки 2—7) и тасхаяхтакская (выборки 8—10). В селенняхской подсерии расстояние между отдельными выборками составляет от 0,7 до 15 км, в улахансской выборка 1 расположена в 12 км западнее выборки 2, в тасхаяхтакской выборка 8 находится в 15 км к западу от выборки 10 и в 45 км к югу от выборки 9. Статистический анализ удалось провести по шести выборкам из десяти: 1, 3—6 и 8. Популяционные наборы фенов везде идентичны, поэтому они исключаются из числа анализируемых признаков. Количественные признаки изменяются во всех выборках (рис. 3, А). Коэффициент $r_{z/ay}$ (z — толщина раковины, ay — апикальный угол) варьирует в различных популяциях. После нормирования он включается в $r_{\text{общ}}$. Сравнение средних величин показало, что выборки 1 и 8, 4 и 5, 4 и 6, 5 и 6 отличаются по одному количественному параметру, выборки 3 и 5 — по четырем. Все перечисленные выборки, вероятно, принадлежали разным популяциям. Остальные пары выборок по количественным параметрам одинаковы. В то же время выборки 1 и 5, 1 и 3, 1 и 4, 3 и 4, 3 и 8, 4 и 8, 6 и 8 существенно отличаются по значениям $r_{\text{общ}}$ (рис. 4, А) и, возможно, принадлежали к разным популяциям.

Перекрытие популяционных адаптивных норм по всем признакам свидетельствует о том, что все популяции входили в состав одного вида. По качественным и количественным признакам экземпляры малых выборок 2, 7, 9 и 10 находятся в пределах изменчивости изученных выборок. Формы, описанные под названиями *A. scheii*, *A. globa*, *A. camelina karpovensis*, *A. foxi*, не выходят за пределы изменчивости изученных выборок, поэтому их следует считать младшими синонимами вида *A. phoca*. Популяции 3 и 4 существовали в оптимальных условиях и являлись централь-

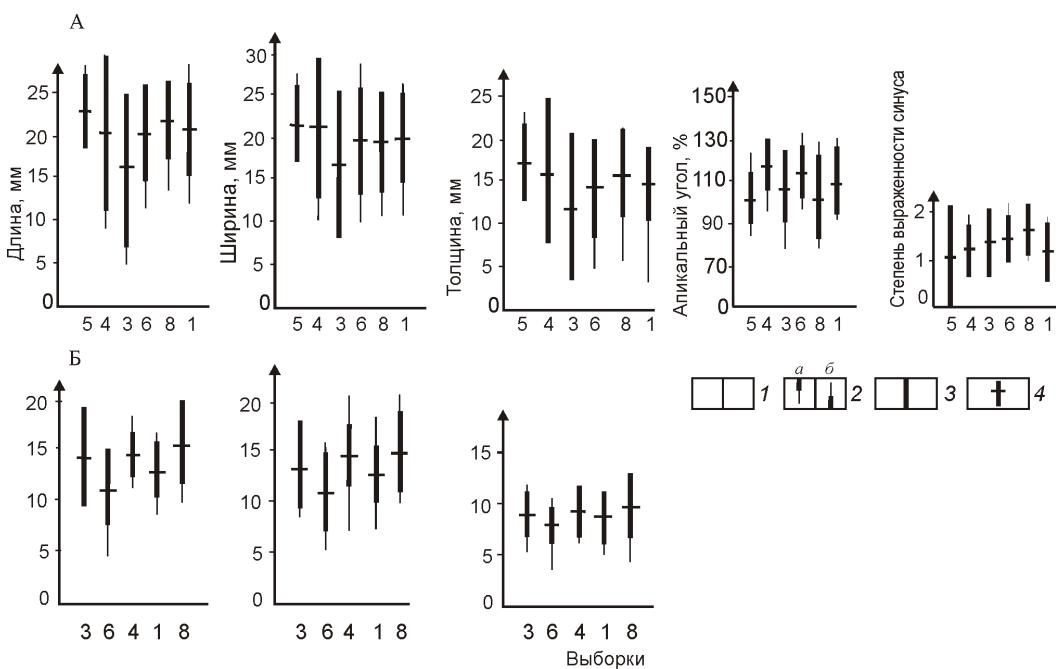


Рис. 3. Графические изображения статистик выборок, иллюстрирующие внутри- и межпопуляционную изменчивость количественных признаков:

А — *Atrypoidea phoca* (Salter); Б — *Collaroathyris canaliculata* (Wenjukow); 1 — фактическая амплитуда варьирования признака; 2 — фактический интервал распространения популяционных размежевых девиантов: a — минимальных, b — максимальных; 3 — адаптивная популяционная норма; 4 — среднее арифметическое признака; выборки: А — 1 — обр. 542, 3 — обр. 501(6), 4 — обр. 505(2), 5 — обр. 506, 6 — обр. 510(1), 8 — обр. 710(1); Б — 1 — обр. 542, 3 — обр. 505(2), 4 — обр. 501(6), 6 — обр. 510(3), 8 — обр. 508(3); все выборки из зоны *Atrypoidea phoca*, *Collaroathyris canaliculata*

ными (рис. 5, А). Об этом свидетельствуют их большая численность и высокая плотность, высокие и средние показатели межпопуляционной изменчивости $M_{общ}$, различные показатели $M_{общ}$. Для переходных популяций 2, 5, 6 и 8, существовавших в условиях слабого стресса, характерны средняя численность и плотность, средние значения

$\mu_{общ}$ и высокие значения $M_{общ}$. Перекрытие показателей популяционной адаптивной нормы всех популяций указывает на их слабую изоляцию.

На Северо-Востоке Азии популяционные ареалы *Collarothyris canaliculata* протягиваются на 1300 км от бассейна р.Алазея на севере до левых притоков р.Колымы —

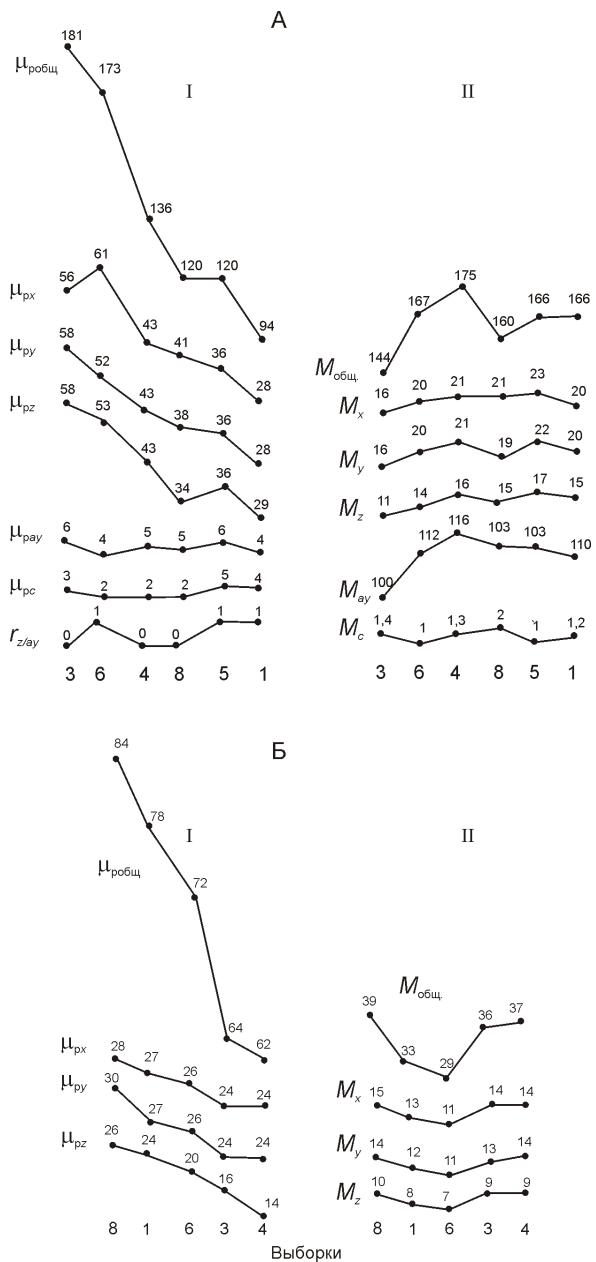


Рис. 4. Графики внутри- и межпопуляционной изменчивости:

А — *Atrypoidea phoca* (Salter); Б — *Collarothyris canaliculata* (Wenjukow); I — изменчивость нормированных популяционных показателей разнообразия μ разных количественных признаков, нормированного показателя общей изменчивости $\mu_{общ}$, коэффициентов корреляции r в популяционном ряду, построенном по уменьшению $M_{общ}$; II — нормированные средние арифметические M разных количественных признаков и $M_{общ}$ в том же ряду; параметры раковины: x — длина, y — ширина, z — толщина, ay — апикальный угол, c — степень выраженности синуса; выборки: А — 1 — обр. 542, 3 — обр. 501(6), 4 — обр. 505(2), 5 — обр. 506, 6 — обр. 510(1), 8 — обр. 710(1); Б — 1 — обр. 542, 3 — обр. 505(2), 4 — обр. 501(6), 6 — обр. 510(3), 8 — обр. 508(3)

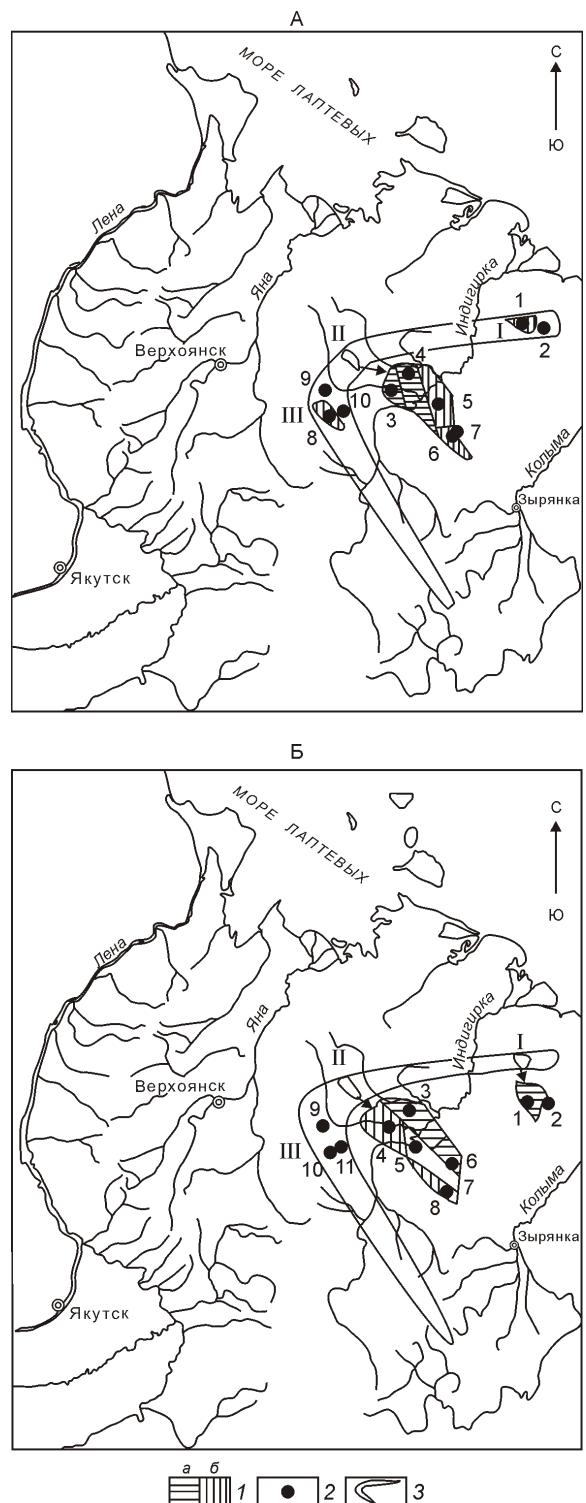
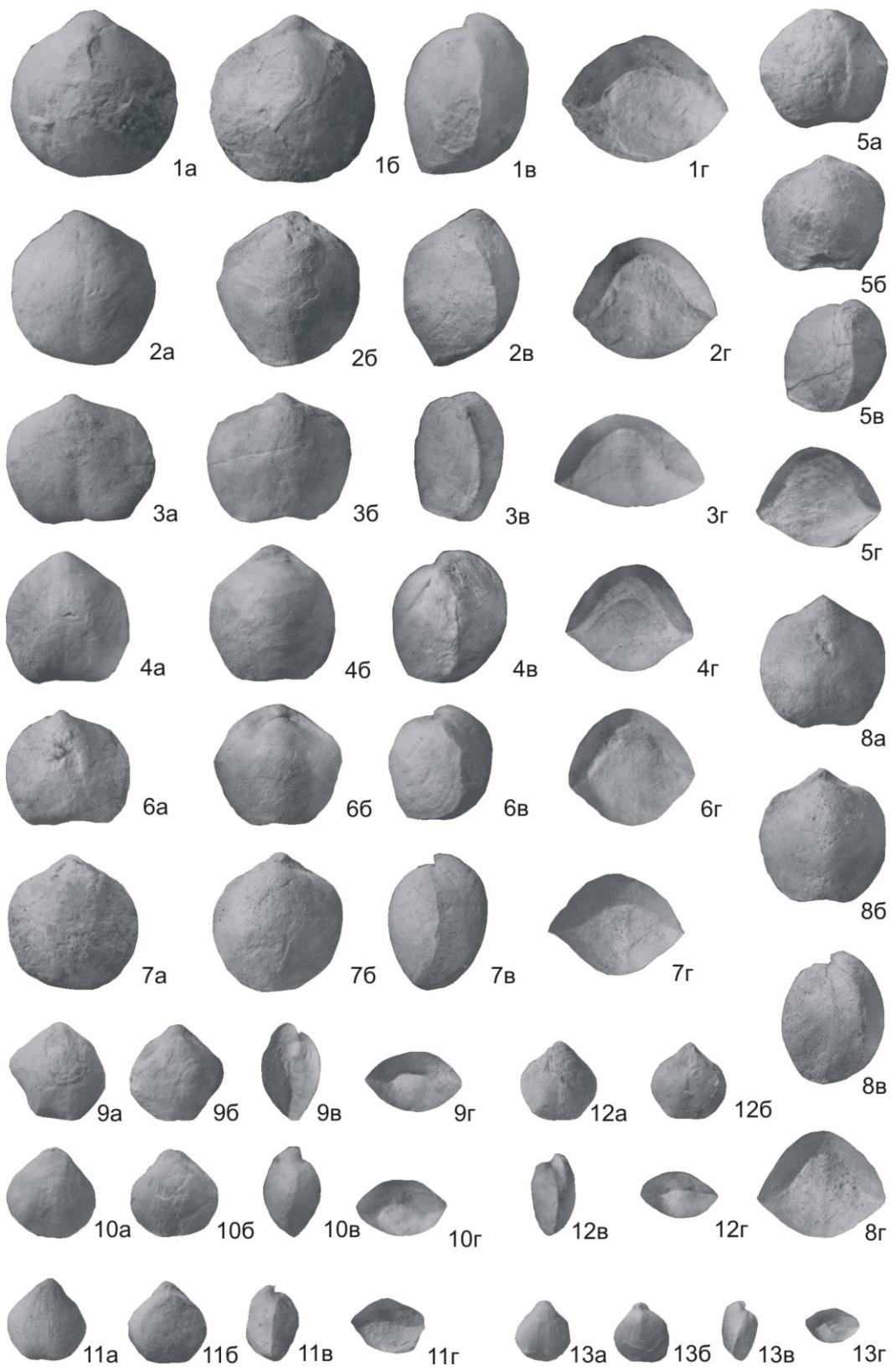


Рис. 5. Состав и структура популяций:

А — *Atrypoidea phoca* (Salter); Б — *Collarothyris canaliculata* (Wenjukow); 1 — популяции: а — центральная, б — переходная; 2 — выборка; 3 — границы ареала; подсерии: I — улахансисская, II — селенняхская, III — тасхаяхтахская



Фототаблица:

для всех фигур: а — брюшная створка, б — спинная створка, в — вид сбоку, г — вид спереди. Все фигуры изображены в натуральную величину.

Фиг. 1—8. *Atrypoidea phoca* (Salter): 1 — экз. 186/1, 2 — экз. 186/2, 3 — экз. 186/3, 4 — экз. 186/4, 5 — экз. 186/5, 6 — экз. 186/6, 7 — экз. 186/7, 8 — экз. 186/8; Селенняхский кряж, водораздел рек Сеймчана и Джяпканджи-I; пржидолий, талынджинский горизонт, нижнеталынджинская подсвита. Фиг. 9—13. *Collarothyris canaliculata* (Wenjukow): 9 — экз. 186/18, 10 — экз. 186/19, 11 — экз. 186/20, 12 — экз. 186/21, 13 — экз. 186/22; местонахождение и возраст те же

на юге. Они приурочены к отложениям отмельной зоны и верхней части мелкого шельфа и входят в состав бентосных комплексов 2 и 3. За пределами региона представители вида обнаружены в Подолии (Украина), Литве, на западном склоне Приполярного и Северного Урала, островах Новая Земля, Вайгач и Долгий. Авторы рассмотрели три географически разобщенных подсерии: улахансисская (выборки 1, 2), селенняхская (выборки 3—8) и тасхаяхтаская (выборки 9—11). В Селенняхском кряже расстояние между крайними выборками 3 и 8 составляет 22 км, а в хр. Тас-Хаяхтах выборка 10 расположена в 15 км западнее выборки 9 и в 45 км южнее выборки 11. Из одиннадцати выборок методы статистического анализа удалось применить только для пяти: 1, 3, 4, 6, 8. Популяционные наборы фенов и коэффициенты корреляции везде идентичны, поэтому они исключаются из числа анализируемых признаков. Количественные признаки изменяются во всех выборках (см. рис. 3, Б). Сравнение средних величин показало, что выборки 4 и 6, 3 и 6, отличаются по одному количественному параметру, выборки 6 и 8, 3 и 6 — по трем.

Остальные пары выборок по количественным параметрам одинаковы. В то же время выборки 1 и 6, 3 и 8 существенно отличаются по значениям $\rho_{общ}$ (см. рис. 4, Б) и, возможно, принадлежали к разным популяциям. Значения $\rho_{общ}$ выборок 3 и 4, 1 и 8 идентичны. По-видимому, каждая из этих пар выборок входила в состав одной популяции. Перекрытие популяционных адаптивных норм по всем признакам не позволяет выделить внутри вида подвиды. По качественным и количественным признакам экземпляры малых выборок 2, 5, 7, 9—11 находятся в пределах изменчивости изученных выборок. Популяции 1 и 2 существовали в оптимальных условиях и являлись центральными (см. рис. 5, Б). Об этом свидетельствует их большая численность и высокая плотность, высокие и средние показатели популяционной изменчивости $\rho_{общ}$, различные показатели $M_{общ}$. Для переходных популяций 3, 4 и 6, существовавших в условиях слабого стресса, характерны средняя численность и плотность, низкие значения $\rho_{общ}$ и различные значения $M_{общ}$. Перекрытие показателей популяционной адаптивной нормы всех популяций указывает на их слабую изоляцию.

Изученная коллекция брахиопод хранится в геологическом музее Института геологии алмаза и благородных металлов (ИГАБМ СО РАН) в г. Якутск (№ 186).

Семейство Cyclospiridae Schuchert, 1913

Подсемейство Lissatrypinae Twenhofel, 1914

Род *Atrypoidea* Mitchell et Dun, 1920

***Atrypoidea phoca* (Salter, 1852)**

Фототаблица, фиг. 1—8

Rhynchonella phoca: Salter, 1852, с. 226, фиг. 1—3; *Lissatrypa phoca*: Holtedahl, 1914, табл. 7, фиг. 13; *Lissatrypa scheii*: Holtedahl, 1914, табл. 7, фиг. 10—12; Kirk and Amsden, 1952, с. 60, табл. 7, фиг. 12—22. *Atrypella phoca*: Никифорова, 1970, с. 111, табл. II, фиг. 21—26; табл. III, фиг. 1—8, 10, 17; табл. IV, фиг. 8—10; табл. V, фиг. 11—13; Jones, 1977, с. 460, табл. 1, фиг. 1—8; Smith, Johnson, 1977, табл. 1, фиг. 1—15; Модзалевская, 1980, с. 87, табл. I, фиг. 12, 13. *Atrypella camelina karpovensis*: Никифорова, 1970, с. 123, табл. V, фиг. 5, 6; *Atrypella scheii*: Никифорова, 1970, с. 116, табл. III, фиг. 9, 11—13; табл. IV, фиг. 3—17, 12. Николаев и др., 1975, с. 113, табл. 91, фиг. 1—3, табл. 92, фиг. 4, 5; Smith, Johnson, 1977, табл. 1, фиг. 16—20; Модзалевская, 1980, с. 87, табл. I, фиг. 14; с. 88;

Безносова, Мизенс, 1980, с. 58, табл. I, фиг. 6—8; табл. II, фиг. 1—7. *Atrypella foxi*: Jones, 1974, с. 968, табл. 1, фиг. 1—8. *Atrypoidea globa*: Безносова, Мизенс, 1980, с. 55, табл. I, фиг. 1—5. *Atrypoidea camelina karpovensis*: Безносова, Мизенс, 1980, с. 61, табл. III, фиг. 10. *Atrypoidea phoca*: Алексеева и др., 2003, табл. XLIX, фиг. 15.

Л е к т о т и п — BM 69152, изображен в работе Р. Смита и Д. Джонсона [24, табл. 1, фиг. 1—15]; Британский музей естественной истории, Лондон; формация Douro; о. Девон Канадского Арктического архипелага.

О п и с а н и е. Длина 3,5—29 мм, ширина 3,5—29 мм, толщина 1,5—22 мм, апикальный угол 80—135°. Раковина среднего размера овальной формы, двояковыпуклая, гладкая с апикальным углом и углом смыкания створок на переднем крае от острого до тупого. Наибольшие ширина и толщина наблюдаются посередине. Поверхность створок гладкая с концентрическими линиями нарастания. Брюшная створка сильно выпуклая с наибольшей толщиной посередине. Макушка низкая загнутая. Синус и язычок развиты в различной степени. Спинная створка такая же выпуклая, как и брюшная. Седло не обособлено от боковых склонов.

В н у т р е н н е е с т р о е н и е. В брюшной створке зубные пластины отсутствуют. Зубы язычковидные. В спинной створке наблюдаются субгоризонтальные замочные пластины. Югальные пластины разъединенные. Спиральные конусы брахиодия направлены к спинной створке и насчитывают двенадцать оборотов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний силур, приидольский ярус Канадского Арктического архипелага, Аляски, Литвы, островов Новая Земля, Вайгач и Долгий, Приполярного Урала, юго-востока Сибирской плиты, Монголии и Северо-Востока Азии (талындинский горизонт, лона *Atrypoidea phoca*, *Collarothyridis canaliculata*).

М а т е р и а л. 658 целых раковин найдены в следующих местонахождениях: Селенняхский кряж, водораздел рек Джяпканджи-І и Сеймчана, разрез Джяпканджа-І, обр. 505(2) — 212 экз., правобережье р. Талынджи (Сакынджи), руч. Серп, разрез Серп, обр. 501(6) — 162 экз., истоки р. Талынджи, разрез Талынджи, обр. 510(1) — 19 экз., обр. 510(3) — 13 экз., водораздел ручьев Самыр и Зеленый, разрез Самыр—Зеленый, обр. 506 — 116 экз., хр. Улахан-Сис, левый водораздел руч. Крестовки, разрез Крестовка, обр. 542 — 39 экз., левый берег р. Кусаган-Юрях, разрез Кусаган-Юрях, обр. 540(1) — 1 экз., хр. Тас-Хаяхтах, правый приток р. Артых-Юрях, разрез Артых-Юрях, обр. 710(1) — 81 экз., верховье р. Солончан, обр. 2177а — 14 экз., истоки р. Борыллах, обр. М-85 — 1 экз.

Семейство Didymothyrididae T. Modzalevskaya, 1979

Род *Collarothyridis* T. Modzalevskaya, 1970

***Collarothyridis canaliculata* (Wenjukow, 1899)**

Фототаблица, фиг. 9—13

Meristella canaliculata: Венюков, 1899, с. 143, табл. 7, фиг. 21. *Collarothyridis canaliculata*: Модзалевская, 1970, табл. I, с. 156, фиг. 10—14, с. 157, табл. II, фиг. 1—16 (см. здесь полную синонимику); Орадовская, 1975, с. 120, табл. 92, фиг. 1—3; Модзалевская, 1980, табл. II, с. 94, фиг. 6, с. 95, табл. II, фиг. 8; Nikiforova, Modzalevskaya, Bassett, 1985, с. 54; Модзалевская, 1985, с. 77, табл. 16, фиг. 18, 19; Modzalevskaya, 1994, с. 685, фиг. 1; 1997, с. 49, табл. 11, фиг. 5; Musteikis, Modzalevskaya, 2002, с. 617, табл. 5, фиг. 8—16.

Л е к т о т и п — ГМ 367/165, изображен в работе Т.Л. Модзалевской [21, с. 685, фиг. 1]; Геологический музей Института геологических наук Украинской НАН;

Киев; прижидолий, рашковские слои скальского горизонта; Украина, Подолия, дер. Завалье.

О п и с а н и е. Длина 4—20 мм, ширина 5—20 мм, толщина 4,5—13,5 мм. Раковина среднего размера, округленно-пятиугольной формы с равновыпуклыми створками и сулькатным передним краем. Наибольшие ширина и толщина расположены посередине. Синус на брюшной створке развит в различной степени. На переднем крае спинной створки иногда наблюдается продольная вдавленность. Поверхность створок гладкая с концентрическими линиями нарастания. Макушка брюшной створки высокая, слабо загнутая с округлым фораменом. Дельтидиальные пластины узкие.

В н у т р е н н е е с т р о е н и е. Зубные пластины тонкие, зубы язычковидные. Замочная пластина прободена висцеральным фораменом. Внешние замочные пластины наклонены к плоскости симметрии. Внутренняя замочная пластина выпуклая. Югальное седло узкое с длинным югальным шипом, ориентированным вентрально. Югальные ветви протягиваются до середины первичных лент. Число оборотов спиралей брахиадии достигает двенадцати.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний силур, прижидольский ярус Подолии (Украина), Литвы, островов Новая Земля, Вайгач и Долгий, западного склона Приполярного и Северного Урала, юго-востока Сибирской плиты и Северо-Востока Азии (тальяндинский горизонт, лона *Atrypoidea phoca*, *Collarothyris canaliculata*).

М а т е р и а л. 419 раковин найдены в следующих местонахождениях: Селенняхский кряж, водораздел рек Сеймчана и Джяпканджи-I, разрез Джяпканджа-I, обр. 505(2) — 97 экз., правобережье р. Талынджи, руч. Серп, разрез Серп, обр. 501(6) — 23 экз., водораздел ручьев Самыра и Зеленого, разрез Самыр—Зеленый, обр. 510(3) — 174 экз., обр. С-57/1 — 3 экз., правый борт р. Талынджи, разрез Талындра, обр. 508(3) — 19 экз., нижнее течение руч. Первого, обр. С-101 — 2 экз., хр. Тас-Хаяхтах, правый приток р. Артых-Юрях, разрез Артых-Юрях, обр. 710(1) — 5 экз., верховые р. Борыллах, обр. М-85 — 5 экз., верховые р. Солончан, обр. 2177 — 5 экз., хр. Улахан-Сис, левый приток р. Кrestы, руч. Крестовка, разрез Крестовка, обр. 542 — 75 экз.

На основании приведенных материалов можно сделать следующие выводы. Исследования показали, что северо-восточные представители видов *Atrypoidea phoca* и *Collarothyris canaliculata* характеризуются широким спектром морфологической изменчивости признаков внешнего строения раковин. У представителей вида *Atrypoidea phoca* значительно изменяются размеры и форма раковин, апикальный угол и угол смыкания створок на переднем крае, характер выраженности синуса и форма язычка, бороздки в синусе, вздутость и удлиненность раковины — признаки, по которым описываемый вид отличается от *A. globa*, *A. scheii*, *A. camelina karpovensis*, *A. foxi*. По этим параметрам раковины перечисленных видов находятся в пределах популяционной адаптивной нормы *Atrypoidea phoca*. Поэтому все эти таксоны можно считать младшими синонимами вида *Atrypoidea phoca*. У *Collarothyris canaliculata* для всех количественных параметров числовое значение коэффициента подвидового различия Майра [8], ниже допустимого для выделения подвидов. Северо-восточные популяции *Atrypoidea phoca* и *Collarothyris canaliculata* состояли из серии центральных и переходных слабо изолированных популяций. Распространение вида *Atrypoidea phoca* в пределах северного полушария свидетельствует о свободной миграции его представителей в прижидольском веке в морских бассейнах

севера Евразиатского и Американского континентов. Отсутствие находок *Collarothyris canaliculata* в прижидольских отложениях северных территорий Америки предполагает или недостаточную изученность этого интервала разреза, или наличие каких-то барьеров.

Авторы статьи приносят благодарность Т.Л. Модзальевской (ВСЕГЕИ) за просмотр рукописи статьи и критические замечания к ней.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеева Р.Е., Розман Х.С., Комаров В.Н. Отряд Atrypida // Палеонтология Монголии. Брахиоподы. —М.: Наука, 2003. С. 126—138.
2. Альховик Т.С., Баранов В.В. Популяционный анализ табулят // Отечественная геология. 2000. № 5. С. 26—33.
3. Альховик Т.С., Баранов В.В. Стратиграфия нижнего девона Восточной Якутии (Северо-Восток России). —Якутск, 2001.
4. Альховик Т.С., Баранов В.В. Стратиграфия силура и девона Восточной Якутии (Северо-Восток России). —М.: ВИНТИ, № 41-В2002. Деп., 2002.
5. Безносова Т.М., Мизенс Л.И. Lissatrypidae гребенского горизонта (прижидолий) Печорского Урала // Палеонтология и биостратиграфия среднего палеозоя Урала. —Свердловск, 1980. С. 55—72.
6. Буко А. Эволюция и темпы вымирания. —М.: Мир, 1979.
7. Венюков П.Н. Фауна силурийских отложений Подольской губернии // Материалы по геологии России. 1899. Т. XIX. С. 21—226.
8. Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. —М.: Изд-во иностр. лит., 1956.
9. Модзальевская Т.Л. Силурийские и раннедевонские атирииды (брахиоподы) Вайгача // Стратиграфия и фауна силурийских отложений Вайгача. —Л., 1970. С. 150—164.
10. Модзальевская Т.Л. Брахиоподы силура и нижнего девона и их стратиграфическое значение // Силурийские и нижнедевонские отложения острова Долгого. —Свердловск, 1980. С. 82—106.
11. Модзальевская Т.Л. Брахиоподы силура и раннего девона европейской части СССР. —М.: Наука, 1985.
12. Никифорова О.И. Брахиоподы гребенского горизонта Вайгача (поздний силур) // Стратиграфия и фауна силурийских отложений Вайгача. —Л., 1970. С. 97—149.
13. Николаев А.А., Орадовская М.М., Преображенский Б.В. Полевой атлас силурийской фауны Северо-Востока СССР. —Магадан, 1975.
14. Copper P. The late brachiopod genus *Atrypoidea* // Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar. 1977. Vol. 99. P. 10—26.
15. Holtedahl O. On the fossil faunas of Per Schei's Series B in South Western Ellesmereland. Videnskabs-Selskabet i Kristiania. 1914. № 32.
16. Jones B. A biometrical analysis of *Atrypella foxi* n. sp. from the Canadian Arctic // J. Paleontol. 1974. Vol. 48. № 5. P. 963—977.
17. Jones B. Variation in the Upper Silurian Brachiopod *Atrypella phoca* (Salter) from Somerset and Prince of Wales Islands, Arctic Canada // J. Paleontol. 1977. Vol. 51. № 3. P. 459—479.
18. Kirk E., Amsden Th.W. Upper Silurian Brachiopods from Southeastern Alaska // U.S.G.S. Prof. Paper. 1952.
19. Modzalevskaya T.L. The lectotype of *Collarothyris canaliculata* (Wenjukow) // J. Paleontol. 1994. Vol. 68. P. 685.
20. Mustekis P., Modzalevskaya T.L. Some Silurian brachiopods from Lithuania and their palaeobiogeographical significance // Palaeontology. 2002. Vol. 45. Part. 3. P. 595—626.
21. Nikiforova O.I., Modzalevskaya T.L., Bassett M.G. Review of the Upper Silurian and Lower Devonian articulate brachiopods of Podolia // Palaeontology. 1985. Vol. 34. P. 1—66.
22. Salter J.W. Geology // Sutherland's Journal of a Voyage in Baffin's Bay and Barrow Strait in the years 1850—1851. —London, 1852.
23. Smith R.E. Biostratigraphy and paleoecology of the *Atrypella* Community, Upper Silurian Douro Formation, Devon Island, District of Franklin // Geol. Surv. Can. Bull. 1976. Vol. 256. P. 13—37.
24. Smith R.E., Johnson J.G. *Atrypella scheii* (Holtedahl) and *Atrypella phoca* (Salter), (Silurian brachiopoda) // J. Paleontol. 1977. Vol. 51. № 2. P. 350—356.