

УДК 564.8.575.2

ВИДЫ РАЗМЕРНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАКОВИН СОВРЕМЕННЫХ И ИСКОПАЕМЫХ БРАХИОПОД

© 2005 г. А.В. Пахневич

Палеонтологический институт РАН

На примере современного вида брахиопод *Macandrevia cranium* (Müller, 1776) прослежены особенности размерной изменчивости раковин разных возрастных групп в пределах одной и нескольких популяций. Проведено сравнение с ископаемыми брахиоподами. Выявлено, что степень изменчивости зависит от плотности поселения, преград для роста, преобладающего направления роста раковины на различных стадиях онтогенеза, темпов роста раковины в разных частях ареала. Показано, что размерные параметры и форма раковины являются второстепенными для описания видов.

ВВЕДЕНИЕ

Наиболее важным критерием вида, на который опирается палеонтологическая систематика, является морфологический. Но для каждого морфологического признака существует диапазон изменчивости, который наиболее хорошо прослеживается у современных животных. Обычно достаточно небольшой выборки из одной или нескольких популяций современного вида, чтобы иметь некоторые представления о характере изменчивости различных его признаков.

Другое дело – ископаемые организмы. Описание некоторых вымерших видов проводится по единичным экземплярам, хотя за тысячи лет существования вида диапазон изменчивости того или иного признака мог быть значительным. Если же все-таки удастся собрать выборку, например, раковин брахиопод, то и в ней характер изменчивости будет искажен. Часть раковин не сохранится в ископаемом состоянии. В выборке палеонтологических объектов могут присутствовать и средние, и крайние члены вариаци-

онных рядов, но накопившиеся в течение некоторого интервала времени. Может оказаться, что в одном слое малой мощности будут присутствовать экземпляры, время обитания которых отличается на тысячи лет. Помимо этого, существует посмертная транспортировка, в результате которой смешиваются представители из разных популяций. В итоге получается размытая картина изменчивости, а попадающиеся в ориктоценозах крайние члены вариационных рядов могут быть причислены к отдельным видам. Чтобы лучше представить всю важность затронутой тематики, достаточно вспомнить брахиопод рода *Choristites*, видовой состав которого до сих пор вызывает споры.

Именно недооценка степени изменчивости видов приводит к ошибочным описаниям новых таксонов. Ревизия некоторых групп брахиопод, основанная на статистической обработке репрезентативных выборок, выявляет такие таксоны. Тому пример – исследования Н.В. Оленевой (2003), которая, используя методы статистики, усомнилась в валидности ряда видов рода *Uchtospirifer*.

Наиболее полную картину размерной изменчивости брахиопод могут дать только исследования современных популяций, для которых изменчивость может быть изучена в определенный момент времени.

Настоящая работа направлена на выявление общих закономерностей размерной изменчивости раковин ископаемых и современных брахиопод. В качестве модельной формы использован вид современных замковых брахиопод *Masandrevia cranium* (Müller, 1776).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В исследовании использованы массовые выборки из популяций брахиопод *M. cranium* из коллекций (табл. 1) Зоологического института РАН (*), Зоологического музея МГУ (**), Института океанологии РАН (без значка). Также использовался материал по ископаемым брахиоподам *Spinulicosta spinulicosta* (Hall, 1857) из отложений нижнего – среднего девона (верхний эмс – эйфель, цаганхалгинский горизонт) Гобийского Алтая (р-н колодца Цахирын-Худук), хранящийся в Палеонтологическом институте РАН (ПИН), coll. № 4396 (22 экз. различной сохранности).

Раковины *M. cranium* измерялись с точностью 0.1 мм при помощи штангенциркуля по четырем параметрам: L_p – длина педальной створки (= длина раковины), L_b – длина брахиальной створки, B – ширина раковины, H – высота раковины. Подсчитывались соотношения параметров раковины: B/L_p , H/L_p , H/B и B/L_b . По кольцам замедленного роста подсчитывался возраст животных, учитывая, что за один год образуется одно кольцо. По результатам замеров были построены точечные графики при помощи программы Microsoft Graph. Фотографии выполнены В.Т. Антоновой. Автор выражает сердечную благодарность за консуль-

тации и помощь в проведении исследования М.С. Никольской, О.Н. Зезиной, С.В. Рожнову, В.Т. Антоновой.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Внутрипопуляционная изменчивость

В популяциях брахиопод *M. cranium* сильно варьируют соотношения параметров раковин. В одной выборке присутствуют как широкие низкие раковины (типичная форма), так и узкие высокие раковины (табл. X, фиг. 3, 4, см. вклейку). Особенно яркий контраст наблюдается на раковинах одинаковой длины, но разной формы. Эти выклинивающиеся особи хорошо видны на точечных графиках (рис. 1, 2) в области, где точки, маркирующие зависимость роста раковины в ширину от роста в длину, совпадают с точками, обозначающими зависимость роста раковины в высоту от роста в длину.

Диапазон варьирования соотношения параметров раковин наилучшим образом отражен в виде отношений B/L_p , H/L_p и H/B , значения которых указаны в табл. 2.

В выборках ископаемых брахиопод неоднократно отмечалось присутствие изменчивых по форме раковин, принадлежащих одному виду (Иванова, 1962; Безносова, 1994; Комаров, 1997). В крайних случаях, например, в работе Дж. Харрингтона (Harrington, 1969) по девонским ринхонеллидам *Leiorhynchus*, высказана гипотеза о наличии полового диморфизма у этих брахиопод, так как вытянутых высоких и широких низких раковин в выборке было почти поровну. Чаще среди ископаемых брахиопод соотношение раковин различной формы совсем иное. Раковины «необычной» формы встречаются гораздо реже. Например, среди 22 исследованных раковин девонских продуктид

Таблица 1. Материал по *Masandrevia cranium* (Müller, 1776), использованный в исследовании. Сокращения: п.р. – пустые раковины, п.с.о. – прижизненно собранные особи, с. – створки, ст. – станция.

Экспедиция, место и время сбора материалов	Глубина, орудие лова	Количество экземпляров
Э/с «Андрей Первозванный», станция (далее «ст.»). 3, около берегов Шпицбергена, 71°21'N, 17°32'E, 17.06.1899 г. *	278 м, трал Сигсби	1 п.с.о.
Э/с «Персей», рейс 16, ст. 947, Баренцево море, севернее п-ова Варангер, 71°N, 30°E, 14.06.1928 г. *	304 м, трал Сигсби	68 п.с.о., 74 п.р. и с.
Э/с «Персей», рейс 16, ст. 949, Баренцево море, севернее п-ова Варангер, 71°28'30"N, 30°08'E, 14.06.1928 г. **	295 м, трал Сигсби	173 п.с.о., 55 п.р.
Э/с «Персей», рейс 54, ст. 3323, Баренцево море, севернее п-ова Варангер, восточнее м. Нордкин, 70°59'1"N, 30°21'8"E, 05.09.1935 г. **	Трал Сигсби, глубина 270 м	22 п.с.о., 4 п.р.
СРТ-440 «А. Откупщиков», рейс 47, ст. 7803, северное побережье Норвегии, бухта Челоши, 18.06.1957 г. **	310 м, трал Сигсби, дночерпатель «Океан» 0.25 м ²	391 п.с.о., 68 п.р. и с.
Э/с «Персей», рейс 54, ст. 3204, северо-западнее о. Сёрёйя, 70°58'N, 21°05'E, 31.07.1935 г. **	157 м, дночерпатель Петерсена 0.1 м ²	26 п.с.о., 86 п.р. и с.
Э/с «Севастополь», рейс 15, ст. 2502, юг Лофотенских островов, 67°30'N, 11°30'E, 16.11.1959 г.	125 м, трал Сигсби	688 п.с.о., 43 п.р. и с.
Э/с «Севастополь», рейс 10, ст. 1754, севернее Шетландских о-вов, 61°33'N, 01°07'E, 13.10.1958 г. **	176 м, трал Сигсби	119 п.с.о., 12 п.р. и с.
Э/с «Севастополь», рейс 10, ст. 1795, у Фарерских о-вов, восточное побережье (Фарерско-Шетландский желоб), 61°42'N, 04°50'W, 24.10.1958 г. **	320 м, трал Сигсби	30 п.с.о., 11 п.р. и с.
Э/с «Севастополь», рейс 8, ст. 1472, северо-западнее Бергена, 60°36'N, 04°36'E, 19.04.1958 г. **	372 м, трал Сигсби	23 п.с.о., 71 п.р. и с.
Э/с «Севастополь», рейс 15, ст. 2572, восточнее Шетландских о-вов, 60°35'N, 02°00'E, 10.12.1959 г. **	150 м, трал Сигсби	53 п.с.о.
Э/с «Севастополь», рейс 15, ст. 2584, у Фарерских о-вов, восточное побережье, 12.12.1959 г.	220 м, трал Сигсби	411 п.с.о., 68 п.р. и с.
Э/с «Севастополь», рейс 5, ст. 1076, восточнее Исландии, 64°08'2N, 14°00'W, 15.07.1957 г. **	110 м, трал Сигсби	41 п.с.о., 13 п.р. и с.
Э/с «Севастополь», рейс 5, ст. 1170, в Датском проливе, южнее Гренландско-Исландского порога, 66°29'N, 32°55'W, 01.08.1957 г. **	300 м, трал Сигсби	182 п.с.о., 78 п.р. и с.

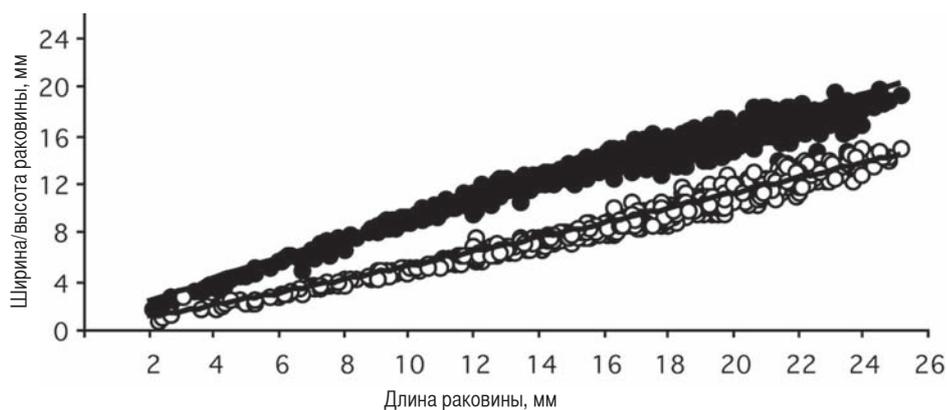


Рис. 1. Зависимость роста в ширину и высоту от длины раковины (ст. 2502, южнее Лофотенских островов).

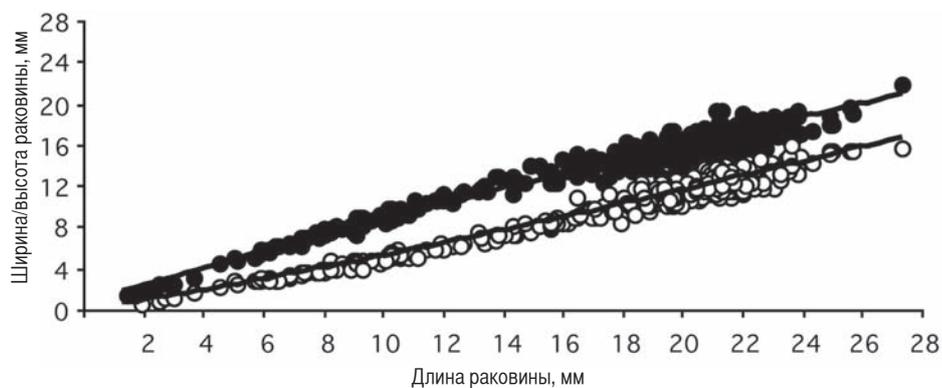


Рис. 2. Зависимость роста в ширину и высоту от длины раковины (ст. 2584, у Фарерских о-вов, восточное побережье).

S. spinulicosta были встречены две узкие продольно-вытянутые (табл. X, фиг. 2). Остальные раковины были поперечно-вытянутыми (табл. X, фиг. 1). Что же касается современных брахиопод, то в наиболее крупных выборках, собранных у Фарерских и Лофотенских островов, было посчитано количество узких высоких раковин, у которых разница между шириной и высотой раковины не превышала 3 мм. В первом случае из 408 прижизненно собранных особей такие раковины были у 17.7 % экземпляров, во втором из 678 особей – у 3.4 %. То есть какой-либо закономерности обнаружено не было. Причиной такой изменчивости формы раковины могут быть случайно сложившиеся локальные условия, например, особенности рельефа дна, не

позволяющие расти раковинам в ширину. Не исключено, что количество узких высоких раковин увеличивается из-за высокой плотности поселения в популяции (Пахневич, 1998), тем более, что брахиоподы, в том числе и макандреви, образуют друзы, наиболее крупные из которых состоят в исследованном материале из 12 особей.

2. Травматическая изменчивость

Этот тип изменчивости очень редко учитывается в исследованиях. Он описан Э. Майром (1971) в качестве вида внутривидовой изменчивости, которая не наследуется организмом. Мною обнаружены макандреви с асимметричной раковинкой, имеющие на ра-

ковинах вмятины, уступы нарастания (табл. X, фиг. 5). Среди *M. stanium*, обитающих у берегов Бергена, доля особей, раковины которых были асимметричными или имели перечисленные повреждения – 17,4 %. Обычно же доля таких раковин не более 4–6 %.

Происхождение вматин на раковинах может быть различным. Такие повреждения остаются после нападения хищников, или же возникают из-за появившихся преград для роста, упомянутых при рассмотрении внутривидовой изменчивости.

Уступы нарастания, описанные для ряда ископаемых брахиопод (Иванова, 1971), образуются под действием целого ряда внешних факторов. Изначально раковина брахиоподы растет относительно равномерно. Затем формируется высокое кольцо, край которого нависает над поверхностью раковины. Далее нарастание раковины продолжается ниже уровня кольца. Затем образуются частые многочисленные ступенчатые кольца. Чаще всего это явление встречается на высоких и узких раковинах. Данные кольца не являются годовыми. По мнению О.Н. Зезиной (устн. сообщ.), образование такого уступа может быть вызвано поселением на краю смыкания створок обрастателей, которые могут мешать захлопыванию створок. Действительно, на краю смыкания створок некоторых брахиопод, которые имеют подобные уступы, были обнаружены демоспонгиальные губки или мшанки (*Lichenopora* sp., *Diplosolen* sp., *Retepora* sp. – определения Р.В. Горюновой и Л.А. Висковой, ПИН). В качестве причин возникновения уступов нарастания на раковинах ископаемых брахиопод назывались: наличие преград для роста (в частности, тесноты поселения), взмучивание осадка, приводившее к измененному росту, замедление темпов роста у старческих особей (Иванова, 1949, 1962, 1971; Безносова, 1994).

Асимметричные раковины, вероятно, также образуются при наличии преград для роста, крупных обрастателей, после нападения хищников. В данном случае неясно, насколько влияет асимметрия на жизнедеятельность брахиопод и можно ли ее считать флуктуирующей.

Как правило, повреждение раковины заметно и не может повлиять на определение и описание вида. Но оно приводит к изменению формы раковины, ее скульптуры, которые могут быть очень важны для систематики. На раковине исчезают ребра, появляется синус и седло (табл. X, фиг. 7). Подобные изменения были отмечены на ребристых раковинах современных брахиопод *Terebratulina retusa* (Linnaeus, 1758), не имеющих седла и синуса. Для нижнекаменноугольных гигантопродуктид *Latiproductus coartarus* (Einor, 1936) отмечалось, что в результате повреждения створок на переднем крае происходило изменение скульптуры створок (ребер) (Литвинович, Воронцова, 1991). В настоящее время скульптуре створок брахиопод семейства *Gigantoproductidae* уделяется особое внимание, поскольку некоторые особенности расположения игл и положение относительно них ребер считаются наиболее перспективными для систематики этих брахиопод и надсемейства *Linoproductoidea* в целом (Лазарев, 2003). Изменение скульптуры на поврежденных раковинах отмечалось также Т.Г. Сарычевой (1949) для продуктид и Е.А. Ивановой (1971) для спириферид.

3. Онтогенетическая изменчивость

При изучении популяций брахиопод *Macandrevia stanium* была обнаружена интересная особенность (Пахневич, 1999). В некоторых популяциях всех животных можно разделить на две группы: 1) брахиоподы, у которых ширина раковины больше или равна длине брахиальной створки, а иногда больше или равна длине раковины; 2) брахиоподы, у кото-

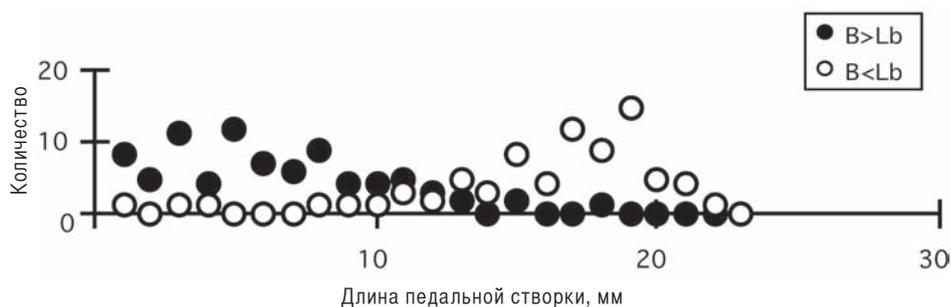


Рис. 3. Соотношение ширины и длины брахиальной створки у брахиопод *Macandrevia cranium* (ст. 949, севернее п-ова Варангер).

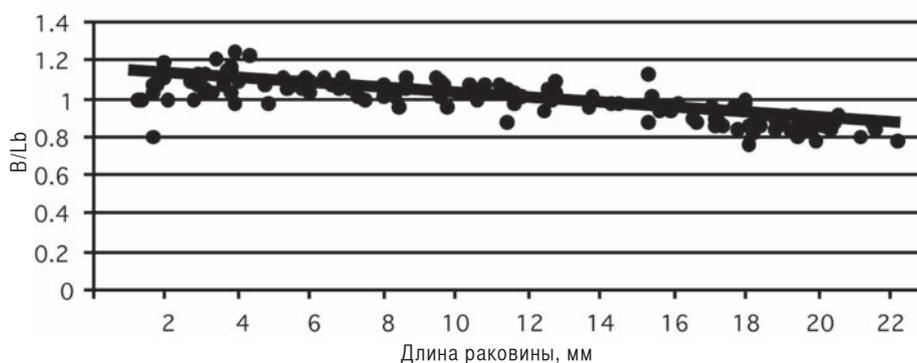


Рис. 4. Изменение значений коэффициента B/Lb с увеличением длины раковины у брахиопод *Macandrevia cranium* (ст. 949, севернее п-ова Варангер).

рых ширина меньше длины брахиальной створки. Появление двух групп оказалось неслучайным. К первой группе, судя по количеству колец нарастания, принадлежали ювенильные особи, ко второй – взрослые (табл. X, фиг. 8). Если изобразить эту закономерность графически, откладывая по оси x длину раковины, а по оси y количество особей принадлежащих той или иной группе (рис. 3), то можно сделать следующее заключение. У ювенильных макандревий рост раковины в ширину преобладает над скоростью роста раковины в длину и высоту. На рубеже, когда раковина достигает в длину 12–14 мм, тенденция роста меняется. Теперь рост в ширину притормаживается и раковина начинает активнее расти в длину и высоту. Это также можно проследить по изменениям отношений B/Lb (рис. 4) и B/Lp (табл. 2). Смена на-

правления роста происходит на уровне, когда значение B/Lb становятся меньше единицы. Среднее значение B/Lp меняется от 0.84 (2 мм) – 0.96 (7–9 мм) – 0.88–0.92 (13–14 мм) – 0.86–0.89 (14–15 мм) – до 0.72 (25–26 мм). Увеличение высоты раковины происходит до конца жизни брахиопод.

У взрослых брахиопод может произойти еще одна смена направления роста. Передние края обеих створок начинают расти не вперед, а навстречу друг другу, сильно увеличивая высоту раковины. Так образуется высокий, или выпрямленный, передний край (табл. X, фиг. 6).

Следует отметить, что упомянутые закономерности не являются абсолютными. Так, среди ювенильных особей встречаются животные с узкой раковиной и далеко не все взрослые брахиоподы образуют высокий передний край.

Таблица 2. Значения коэффициентов соотношения параметров раковины брахиопод *Masandrevia cranium* (Müller, 1776)

Длина раковины, мм	В/Lp	Н/Lp	Н/В
0 – 1	0.71 – 1.0	-	-
1 – 2	0.5 – 0.94	0.29 – 0.47	0.31 – 0.75
2 – 3	0.7 – 1.0	0.28 – 0.55	0.32 – 0.64
3 – 4	0.76 – 1.0	0.32 – 0.92	0.32 – 0.67
4 – 5	0.8 – 0.98	0.35 – 0.535	0.38 – 0.625
5 – 6	0.815 – 1.02	0.42 – 0.585	0.44 – 0.72
6 – 7	0.75 – 1.0	0.43 – 0.65	0.45 – 0.9
7 – 8	0.78 – 1.01	0.39 – 0.54	0.45 – 0.67
8 – 9	0.785 – 1.0	0.44 – 0.59	0.45 – 0.71
9 – 10	0.8 – 1.0	0.425 – 0.61	0.45 – 0.87
10 – 11	0.81 – 0.96	0.45 – 0.6	0.495 – 0.74
11 – 12	0.76 – 1.0	0.45 – 0.595	0.47 – 0.77
12 – 13	0.74 – 0.975	0.43 – 0.65	0.36 – 0.75
13 – 14	0.75 – 0.985	0.47 – 0.635	0.48 – 0.835
14 – 15	0.69 – 0.94	0.47 – 0.65	0.52 – 0.84
15 – 16	0.75 – 0.99	0.47 – 0.67	0.54 – 0.85
16 – 17	0.67 – 0.93	0.43 – 0.69	0.52 – 0.98
17 – 18	0.67 – 0.92	0.41 – 0.71	0.53 – 0.96
18 – 19	0.68 – 0.92	0.48 – 0.67	0.56 – 0.91
19 – 20	0.675 – 0.94	0.49 – 0.65	0.57 – 0.93
20 – 21	0.65 – 0.91	0.49 – 0.69	0.585 – 0.96
21 – 22	0.65 – 0.92	0.5 – 0.69	0.59 – 0.92
22 – 23	0.65 – 0.88	0.51 – 0.65	0.6 – 1.0
23 – 24	0.69 – 0.92	0.51 – 0.68	0.63 – 0.92
24 – 25	0.62 – 0.83	0.52 – 0.65	0.67 – 0.9
25 – 26	0.72 – 0.84	0.55 – 0.62	0.66 – 0.88
26 – 27	0.7 – 0.78	0.58 – 0.6	0.745 – 0.85
27 – 28	0.8	0.58	0.725



Рис. 5. Размерная изменчивость брахиопод *Masandrevia cranium*, Баренцево море. Указана максимальная длина раковины, в скобках – максимальный возраст.

Эти особенности роста по-разному проявляются в различных популяциях, в зависимости от влияния каких-либо факторов. Возможно, упомянутые особенности роста закреплены на генетическом уровне, но для их проявления необходимы определенные условия. Я полагаю, что на появление высокого переднего края влияет высокая плотность поселения в популяции (Пахневич, 1998).

На палеонтологическом материале подобные особенности роста раковин будут выглядеть иначе. Это связано, прежде всего, с неполнотой палеонтологической летописи, из-за которой очень трудно проследить онтогенез животных, особенно на ранних этапах развития. В выборке будут присутствовать две группы раковин, которые соответствуют брахиоподам с преобладанием различных направлений роста. А это уже можно свести к проявлению диморфизма или присутствию двух разных видов: с маленькими широкими раковинами и с большими вытянутыми и выпуклыми раковинами. Задача палеонтолога в таких случаях – соединить различные участки онтогенеза для получения ясной картины возрастных изменений формы раковины. Подобная работа была проделана на примере франкских спириферид (Оленева, 2003), для которых показано, что вид *Uchtospirifer*

kruglovi (Ljaschenko, 1973) является стадией онтогенеза вида *Uchtospirifer timanicus* Ljaschenko, 1958.

4. Межпопуляционная изменчивость

В случае географической изменчивости размерные параметры наиболее вариабельны (Майр, 1968), поэтому я обратился к анализу темпов роста *M. cranium* в различных частях ареала вида (рис. 5, 6).

Максимальная длина раковины *M. cranium* (из акватории Великобритании) составляет 30 мм (Brunton, Curry, 1980). Хотя чаще указывается иное значение: 27–28 мм (Sars, 1878; Davidson, 1886, 1887, 1888; Соорет, 1981; Зезина, 1997). Этой длины достигают брахиоподы, обитающие у Шетландских островов и у побережья Норвегии. Но более подробное рассмотрение размерно-возрастной изменчивости раковин брахиопод этих районов выявляет значительную вариабельность максимальных размеров. В акватории Норвежского моря (около Шетландских, Лофотенских и Фарерских островов) эти брахиоподы достигают максимальных размеров 24.5–27.3 мм при максималь-

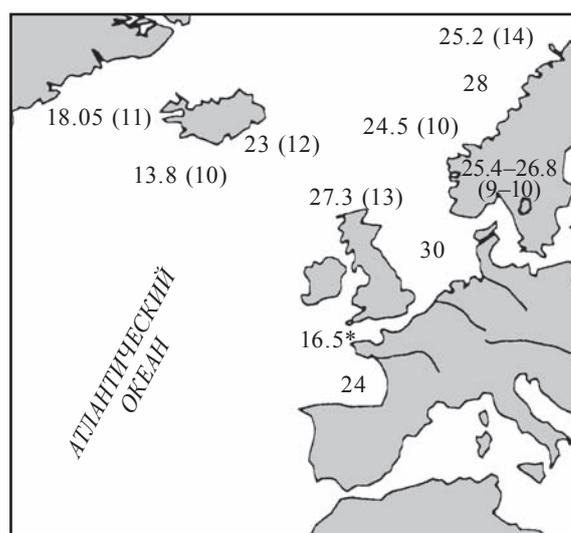


Рис. 6. Размерная изменчивость брахиопод *Masandrevia cranium*, Норвежское и Гренландское моря (* – подвид *M. s. novangliae*). Обозначения как на рис. 5.

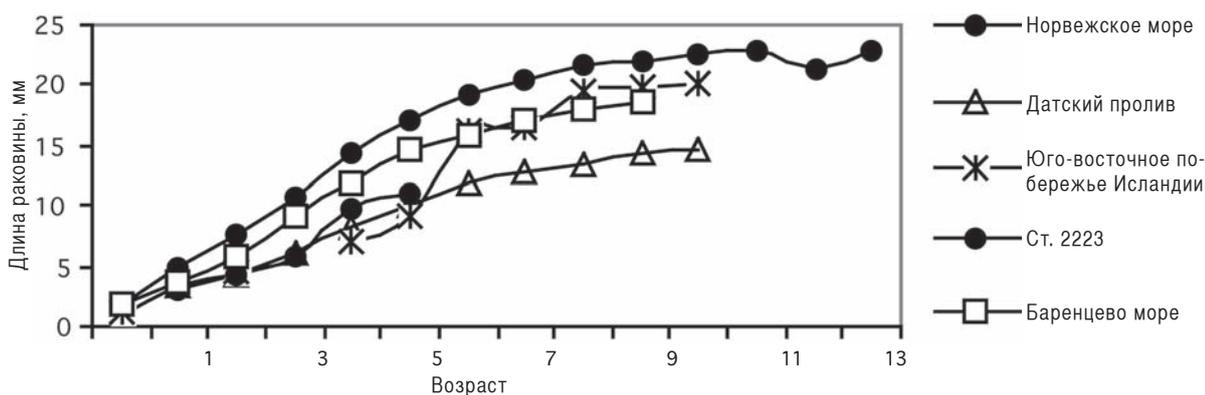


Рис. 7. Графики роста брахиопод *Macandrevia cranium*.

ном возрасте 9–14 лет. По направлению к побережью Гренландии темпы роста раковины у макандревий снижаются. У юго-восточного побережья Исландии эти брахиоподы вырастают к 12 годам до 23 мм. Еще более тугорослые особи получены из Датского пролива, они достигают длины 18.05 мм при возрасте 11 лет. Однако самые низкие темпы роста *M. cranium* в данной акватории обнаружены О.Н. Зезиной (1985, 2001). Макандревии длиной 13.8 мм и возрастом 10 лет указываются с горы Грейт-Метеор хребта Рейкьянес. Сходное снижение темпов роста макандревий происходит и в восточном направлении. Уже на границе Баренцевого и Норвежского морей раковины брахиопод становятся мельче: максимальная длина раковины в данном случае – 20.4–21.7 мм при возрасте 9–13 лет. Севернее полуострова Варангер в диапазоне глубин 270–304 м максимальная длина колеблется от 11.8 до 22.15 мм при возрасте 6–12 лет. Первая цифра размерного диапазона соответствует нижней границе варибельности максимальной длины. Это значение длины не отражает тенденцию изменения темпов роста и является аномальной. Аномальная тугорослость, возможно, связана с дефицитом субстрата, поскольку брахиоподы, собранные на станции 3323, прикреплялись только к фораминиферам

Rhabdammina abyssorum. На восточной границе ареала, у полуострова Рыбачий максимальная длина раковины варьирует от 20.4 мм до 23 мм, а возраст – от 9 до 11 лет. В Северной Атлантике известен также глубоководный подвид (Dall, 1920) *M. cranium novangliae*. В Гасконском заливе эти брахиоподы достигают длины 16.5 мм (Cooper, 1981), в то время как *M. cranium cranium* вырастает здесь до 24 мм. Кривые роста *M. cranium* продемонстрированы на рис. 7.

Из перечисленных данных можно сделать вывод, что акватория Норвежского моря и Гасконский залив являются наиболее благоприятными районами обитания для *M. cranium*. Уменьшение скорости роста особей происходит в ряду Норвежское море → юго-восточное побережье Исландии → Баренцево море → Датский пролив (рис. 7). Два района обитания макандревий на хребте Рейкьянес и севернее п-ова Варангер на глубине 270 м отличаются аномальным ростом раковин брахиопод.

Изменение темпов роста раковин можно проследить и на ископаемом материале, сравнивая одновозрастные брахиоподы из разных районов или разновозрастные формы. Например, максимальная длина девонского вида атрипид *Carinata arimaspa* (Eichwald, 1840) из эйфеля Закавказья – 19.9 мм (Комаров,

1997), а на Северо-Востоке России эти же брахиоподы из отложений раннего девона эмского яруса достигали длины 26 мм (Алексеева, Комаров, 1996). Анализируя максимальную длину и предельный возраст ископаемых брахиопод одного геологического возраста, можно сделать вывод о темпах роста животных на определенном временном отрезке существования вида и, следовательно, восстановить его возможный ареал, охарактеризовать некоторые условия обитания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, размерная изменчивость и определяющие ее факторы – повреждения на раковинах, темпы роста раковин, смены направлений роста, специфические условия обитания особей, могут стать причиной ошибочного описания вида и рода или неверного отнесе-

ния материала к тому или иному таксону. Размерная изменчивость значительно обесценивает для систематики такие признаки как размер и форма раковины. Это одинаково важно как для современных брахиопод, так и для ископаемых. Использование этих признаков для описания ископаемого вида без изучения диапазона изменчивости в полной мере невозможно, поскольку новые экземпляры, выходящие за границы нормы реакции, могут ошибочно оказаться за пределами исследуемого вида.

С другой стороны, исследование размерной изменчивости в пределах одной ископаемой популяции, в отложениях разного геологического возраста и в различных географических точках, может открыть источник интереснейшей информации о внутривидовой и внутрипопуляционной структуре, условиях обитания животных и биологии вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Р.Е., Комаров В.Н. Подсемейство Spinatrupinae / Атлас девонских брахиопод Северо-Востока России (Восточная Якутия, Магаданская обл.). М.: Наука, 1996. С. 138–166 (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 266).
- Безносова Т.М. Биостратиграфия и брахиоподы силура Европейского Северо-Востока России. СПб: Наука, 1994. 127 с.
- Зезина О.Н. Об использовании донных сестонофагов для оценки продукционной обстановки на срединно-океанических поднятиях // Донная фауна открыто-океанических поднятий (Северная Атлантика). М.: Наука, 1985. С. 65–69 (Тр. ИОАН СССР. Т. 120).
- Зезина О.Н. Современные брахиоподы в составе естественного донного биофильтра морей России. М.: Изд-во ПИН РАН, 1997. 85 с.
- Зезина О.Н. Некоторые эколого-географические характеристики брахиопод, обитающих на подводных поднятиях и у островов Северной Атлантики // Состав и структура морского донного населения / Ред. А.П. Кузнецова, О.Н. Зезина. М.: Изд-во ВНИРО, 2001. С. 58–62.
- Иванова Е.А. Условия существования, образ жизни и условия развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 152 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 21).
- Иванова Е.А. Экология и развитие брахиопод силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейна. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 150 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 88).
- Иванова Е.А. Введение в изучение спириферид. М.: Наука, 1971. 10 с.
- Комаров В.Н. Девонские атрипиды Закавказья. М.: Наука, 1997. 200 с.
- Лазарев С.С. Брахиоподы надсемейства Linoproductoidea Stehli, 1954: новый взгляд на морфогенез и таксономическую структуру // Палеонтол. журн. 2003. № 5. С. 43–51.
- Литвинович Н.В., Воронцова Т.Н. Гигантоидные брахиоподы СССР, их распространение и стратиграфическое значение. М.: Наука, 1991. 61 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Оленева Н.В. Нижнефранские брахиоподы (Uchtospirifer) Южного Тимана // Франские брахиоподы и споры Южного Тимана. М.: ВНИГНИ, 2003. С. 4–50 (Бюлл. КФ ВНИГНИ. № 6).
- Пахневич А.В. О плотности поселения современных и ископаемых брахиопод // Сборн. студ. науч. работ по биол. М.: Прометей, 1998. С. 17–24.

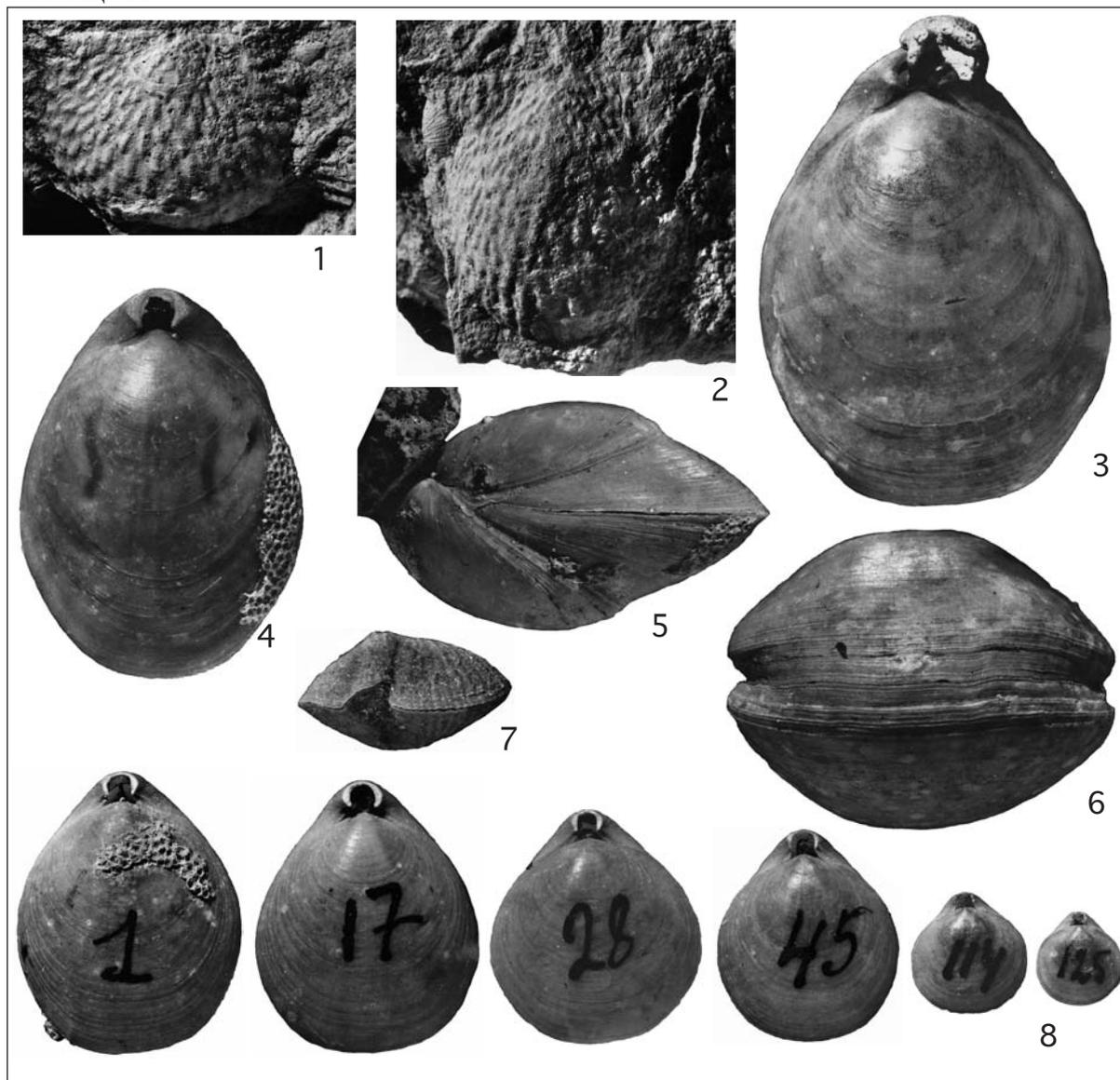
- Пахневич А.В.* Некоторые проблемы возрастной изменчивости замковых брахиопод *Macandrevia cranium* (Müller) // Науч. тр. МПГУ. Сер. Естеств. наук. М.: Прометей, 1999. С. 298–305.
- Сарычева Т.Г.* О прижизненных повреждениях раковин каменноугольных продуктид. М.: Наука, 1949. С. 280–292 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 20.).
- Brunton C.H.C., Curry G.B.* British brachiopods // Synopses of the British Fauna (new series). № 17 / Eds. D.M. Kermak, R.S.K. Barnes. N.Y.: Acad. Press, 1980. P. 1–64.
- Cooper G.A.* Brachiopoda from the Gulf of Gascogne, France (recent) // Smiths. Contrib. Paleobiol. № 44. 1981. P. 4–28.
- Dall W.H.* Annotated list of the recent brachiopods in collection of US Natural Museum, with descriptions of thirty-three new forms // Proc. US Nation. Museum. Washington. 1920. V. 57. № 2314. P. 261–377.
- Davidson T.* A monograph of recent Brachiopoda // Trans. Linn. Soc. London. Ser. 2. 1886. V. 4. Pt 1. P. 1–73.
- Davidson T.* A monograph of recent Brachiopoda // Trans. Linn. Soc. London. Ser. 2. 1887. V. 4. Pt 2. P. 75–182.
- Davidson T.* A monograph of recent Brachiopoda // Trans. Linn. Soc. London. Ser. 2. 1888. V. 4. Pt 3. P. 183–248.
- Harrington J.W.* Probable sexual dimorphism in *Leiorhynchus* Hall [Rhynchonellida] from the Upper Devonian of New York // Sexual dimorphism in fossil Metazoa and taxonomic implications/Ed. G.E.G. Westermann. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1969. S. 52–57.
- Sars G.O.* Mollusca regionis arcticae norvegiae. Bidrag til Kundskaben om Norges Arctiske fauna. Christiania: Trykt Hos A.W. Broger, 1878. P. 8–13.

Types of size variability of shells in recent and fossil brachiopods

A.V. Pakhnevich

The peculiarities of size variability of different age groups of the recent brachiopod species *Macandrevia cranium* (Müller, 1776) are considered within one and several populations. The comparison with fossil brachiopods is made. It has revealed that degree of variability depends on the settling density, limits for growth, main directions of the growth of the shell on different stages of ontogeny, growth rate of the shell in different parts of areal. It is shown that size parameters and shell proportions have minor importance for a species description.

Таблица X



Объяснение к таблице X

Фиг. 1, 2. *Spinulicosta spinulicosta* (Hall, 1857): 1 – экз. ПИН, № 4396/1100, ядро спинной створки (× 3); 2 – экз. ПИН № 4396/1102, ядро спинной створки (× 3); Гобийский Алтай, Цахирин-Худук, обн. 1; нижний-средний девон, верхи эмского – низы эйфельского ярусов.

Фиг. 3–6, 8. *Macandrevia granium* (Müller, 1776), колл. Института океанологии РАН: 3 – широкая низкая раковина (× 3); 4 – узкая высокая раковина (× 3); сборы э/с «Севастополь», ст. 2502, южнее Лофотенских о-вов, гл. 125 м, 16.11.1959 г.; 5 – раковина с уступом нарастания (× 3); 6 – раковина с высоким передним краем (× 3); сборы э/с «Севастополь», ст. 2584, восточнее Фарерских о-вов, гл. 220 м, 12.12.1959 г.; 8 – колл. Зоологического музея МГУ, размерная серия: длина самой большой раковины 16.7 мм, самой маленькой – 5.5 мм; сборы э/с «Севастополь», ст. 1170 в Датском проливе, южнее Гренландско-Исландского порога, гл. 300 м, 01.08.1957 г.

Фиг. 7. *Terebratulina retusa* (Linnaeus, 1758), колл. Зоологического музея МГУ; раковина с ложным седлом и синусом (× 3); сборы э/с «Севастополь», ст. 2584, восточнее Фарерских о-вов, гл. 220 м, 12.12.1959 г.