

# ЭКОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА И БИОФАЦИАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ

В. А. ЗАХАРОВ

## ЗНАЧЕНИЕ ПОЛЕВЫХ ЛИТОЛОГО-ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ НАБЛЮДЕНИЙ ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО СИСТЕМАТИКЕ

### ТРЕБОВАНИЯ К ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОМУ МАТЕРИАЛУ

Ни один палеонтолог не станет отрицать, что успех его исследований по систематике в значительной степени зависит от качества имеющегося материала. К выборке вида предъявляется ряд требований: 1) хорошая сохранность материала. 2) точная привязка к стратиграфическому разрезу — биостратиграфическому уровню или слою, 3) достаточное для биометрического изучения количество экземпляров. Сведения о географическом местонахождении палеонтолог, разумеется, получает вместе с коллекцией окаменелостей.

Значительная часть, если не все палеонтологи, ограничивается по отношению к исходному материалу указанными требованиями. Однако все возрастающее стремление проникнуть в генетическую сущность вымершего вида повышает требования к элементарному палеонтологическому материалу. Появляется необходимость в работе над выборками, состоящими из генетически однородных экземпляров. В этом отношении методы работы палеонтолога приближаются к методам работы неонтолога. Работа систематика-неонтолога основана на изучении популяций. Не приходится сомневаться в существовании популяций вымерших видов. Многие палеонтологи понимают ископаемую популяцию вида как локальную — демнеонтологов — во времени (George, 1956; Thomas, 1956; Захаров, 1969; Böger, 1970). Дем — это элементарная единица эволюции, обеспечивающая таксономическое разнообразие как в пространстве, так и во времени (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969). Для палеонтологов удобство работы с локальной популяцией заключается в возможности изучения ее в сравнительно небольших выходах (даже в кернах буровых скважин), что упрощает опознавание популяции в разрезе и позволяет оконтурить ее ареал на площади.

Опознавание ископаемой популяции и оконтуривание ее ареала — наиболее ответственный этап работы палеонтолога. В публикациях, посвященных характеристике ископаемых популяций, основной упор делается на лабораторную стадию исследований: анализ смертности (построение размерно-частотных кривых) и биометрическое изучение изменчивости (построение кривых распределения) (Boucot, 1953; Kurten, 1954; Olson, 1957; Sylvester-Bradley, 1958; Hallam, 1967). Полевым наблюдениям уделяется меньше внимания (Boucot, 1953; Newell, 1956; Fagerstrom, 1954; Захаров, 1969). Между тем полевые тафономические, палеоэкологические и седиментологические наблюдения дают ценнейшую информацию об ископаемых популяциях видов. Эта информация тем более важна, что она поступает на начальном этапе исследования — перед производством выборки. В случае опознавания популяции в разрезе генетическая однородность материала выборки может быть установлена уже в поле. Популяционный полевой анализ позволяет, во-первых, оценить достоинство выборки: только популяция дает однородную и адекватную выборку, которая является наиболее ценным материалом для систематических наблюдений (Майр

1971). Во-вторых, популяционный анализ помогает в решении чрезвычайно важного вопроса совместной встречаемости близкородственных видов в едином палеоценозе.

Для опознавания и ограничения популяции в разрезе и оконтуривания ее ареала на площади мы предложили следующее определение ископаемой популяции. Локальная популяция вида в ископаемом состоянии представлена совокупностью экземпляров последовательных поколений вида, входящих в единый автохтонный танатоценоз, сформированный в условиях непрерывного накопления осадков (Захаров, 1969).

Ниже рассмотрены главные аспекты полевых наблюдений, позволяющих оценить природу ископаемых ценозов.

## УСЛОВИЯ ПОСТАНОВКИ РАБОТЫ

Детальное биостратиграфическое расчленение отложений — необходимое условие для постановки любых детальных систематических работ. Переход к популяционной систематике в палеонтологии требует дальнейшей детализации стратиграфических подразделений: расчленения разрезов на слои и послышной корреляции выходов (Геккер, 1940; Осипова, 1955; Захаров, Юдовный, 1967). Выполнение этого условия необходимо в связи с прослеживанием типов захоронения окаменелостей и состава ориктоценозов для определения ареала ископаемых популяций и сообществ на площади. Наблюдения над ориктоценозами по разрезу слоя в разных его выходах имеют целью оконтуривание нижней и верхней границ ареалов ископаемых популяций и сообществ в стратиграфическом разрезе.<sup>5</sup>

## ТАФОНОМИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Тафономические наблюдения — важнейший элемент полевых исследований при опознавании ископаемых популяций. Они начинаются с установления типа захоронения. При этом могут быть выделены следующие типы: I) ракушниковые скопления отдельных створок — гнездовидные, линзовидные, пластообразные, а также захоронения типа «ракушниковая мостовая» — скопления отдельных тесно расположенных створок, ориентированных параллельно напластованию и обращенных выпуклостью вверх (Максимова, 1949), и типа «роза» — скопления определенным образом ориентированных вертикально стоящих створок (Захаров, 1966б); II) редко рассеянные по слою целые раковины или отдельные створки (у двустворок, брахиопод и др.); III) групповые скопления, приуроченные к определенному слою или уровню слоя, состоящие из разнообразно ориентированных, преимущественно целых экземпляров (IIIа) и целых, одинаково ориентированных экземпляров (IIIб) (рис. 1)\*. Тип захоронения зависит от динамики среды и темпов осадконакопления, а при постоянстве этих условий определяется, во-первых, экологией, точнее этологией вида — отношением к субстрату, и, во-вторых, формой, размерами и прочностью скелета (раковины). Поэтому при одинаковых условиях типы захоронения для различных видов могут оказаться разными. Например, донное сообщество песчаной сублиторали после смерти может образовать захоронения разного типа: эцифауна — I или II, а инффауна — IIIб. Популяции характеризуются захоронениями преимущественно третьего типа.

\* В органогенных постройках преобладают захоронения третьего типа.

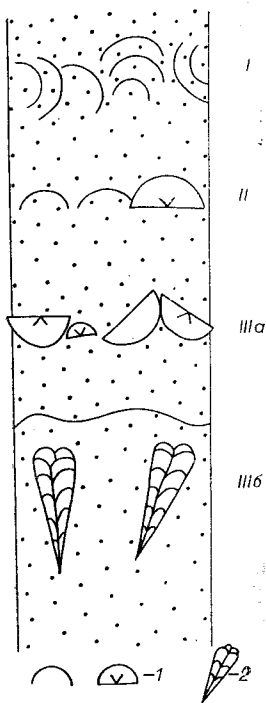


Рис. 1. Типы захоронения раковин двустворок в мелкозернистых песках валанжина (нижний мел) Хатангской впадины (север Средней Сибири).

1 — отдельные створки и целые раковины нектинид (бореионектесов); 2 — прижизненно захороненные раковины пинн.

Наряду с типами захоронения фиксируется ориентировка окаменелостей, которая бывает закономерной или неопределенной. Закономерная ориентировка обусловлена направленным движением воды во время захоронения (динамическая ориентировка) или захоронением в прижизненном положении (прижизненная ориентировка). Динамическая ориентировка устанавливается либо непосредственным наблюдением, например, в случае захоронения экземпляров в устойчивом положении на поверхности напластования (разрозненных створок выпуклостью вверх, перевернутых колоний и пр.), либо с помощью многочисленных замеров направления длинных осей окаменелостей и последующего построения «розы» направлений, например, для прямых наутилоидей, тентакулитов, скафопод, ростров белемнитов и др. Прижизненная ориентировка определяется исходя из этиологии вида, устанавливаемой с помощью морфофункционального или актуалистического метода. Популяцию вида будут характеризовать экземпляры, одинаково ориентированные в результате прижизненного захоронения, и в некоторых случаях экземпляры, неопределенно ориентированные.

Сохранность окаменелостей также различна: они могут быть окатаны или не окатаны, сохранять природные неровности скелета или утратить их. Многочленные скелеты могут быть дезинтегрированы или захоронены полностью (яглокожие, членистоногие, фрагмонки и ростры белемнитов), двустворчатые раковины захоронены целыми или створки разрознены (двустворки, брахиоподы, остракоды). Сохранность окаменелостей контролируется как прочностью скелета, так и динамикой среды, темпами и стабильностью осадконакопления. Для ископаемых популяций характерна хорошая сохранность окаменелостей, присутствие выростов и разнообразных украшений, ненарушенный скелет, целые неокатанные экземпляры.

Наблюдения над сортировкой окаменелостей ведутся параллельно с другими тафономическими исследованиями. В ориктоценозах экземпляры иногда сортируются по весу и форме, на правые и левые, брюшные и спинные створки, отдельные элементы скелета. Наличие сортировки устанавливается окончательно во время выборки из ориктоценоза. Если выборку составляют (или резко преобладают в ней), например, только крупные или только мелкие, шаровидные или плоские, сильно скульптурированные или гладкие экземпляры, левые или правые, спинные или брюшные створки, отдельные элементы скелета, то есть основание интерпретировать эти особенности выборки сортировкой перед захоронением или после захоронения (перемывом). Ископаемая популяция вида характеризуется отсутствием сортировки: в выборке должны быть экземпляры на разных стадиях индивидуального развития и всего разнообразия фенотипов, число разноименных створок — одинаковым, скелеты — целыми либо все или почти все их части — совместно захороненными.

Последнее, на что следует обратить внимание при тафономических наблюдениях — это признаки преобразования раковин до и

после захоронения. Может случиться, что перед захоронением (например, в глубоководных фациях) тонкие мелкие (молодые) раковинки, нежные украшения будут растворены. То же может случиться при выщелачивании окаменелостей из слоя. Следы диагенеза в этом случае наблюдаются и на крупных экземплярах с толстым скелетом: их поверхность обычно корродирована. Отсутствие мелких раковинок (молоди) в таких слоях может объясняться диагенетическими изменениями. Следствием ошибочного представления о послесмертных изменениях в ценозе иногда является неверное заключение о его природе.

## ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Палеоэкологические выводы — это синтез всего комплекса полевых и лабораторных исследований. Однако опытный палеоэколог уже в полевых условиях может дать палеоэкологическое толкование отдельным наблюдениям и, в частности, сделать заключение о природе ископаемого ценоза.

Одна из важнейших палеоэкологических характеристик при изучении популяций — размерно-частотные распределения. Выводы базируются на том факте, что максимально высокая смертность в популяциях имеет место среди молоди. Затем темпы смертности постепенно падают. На этом основании были построены «кривые выживания»\*, которые используются палеонтологами для опознавания ископаемых популяций (Boucot, 1953; Fagerstrom, 1964). Для многих групп морских беспозвоночных размер раковины (тверлого скелета) служит показателем индивидуального возраста. В произвольно сделанной выборке легко установить преобладание той или иной возрастной группы среди экземпляров без предварительной биометрической обработки. Размерно-частотная кривая популяции, захороненной на месте жизни, смещена влево, так как в выборках преобладают экземпляры, находящиеся на ранних стадиях индивидуального развития.

Более сложным палеоэкологическим исследованием будет выявление прижизненных биоценологических ассоциаций. В слое чаще всего заключены представители популяций нескольких видов (разных родов), занимавших при жизни одни и те же площади, но различные экологические ниши. Совместно с ними могли быть захоронены экземпляры из других биоценозов. Для суждения о возможных биоценологических ассоциациях проводят палеоэкологический анализ ископаемых сообществ. При этом исходят из известного факта обязательной экологической совместимости разных организмов в едином биоценозе, а также из сходства экологического облика у представителей разных групп, составляющих единый биоценоз. Виды группируются по этологии и по отношению их к различным факторам среды: пище, солености, температуре, гидродинамике, газовому режиму, грунту и др. Экземпляры экологически несовместимого вида не могут рассматриваться в качестве ископаемой популяции.

## СЕДИМЕНТОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Непрерывность осадконакопления на участке, занятом популяцией, — одно из неперемных условий ее захоронения на месте жизни. Внутри слоя (или части слоя), заключающего популяцию,

\* Теоретические модели размерно-частотных кривых, показывающих динамику смертности в популяциях, разработаны Э. Олсоном (Olson, 1937).

не должно быть перерывов в осадконакоплении. Обычно плоскости перерыва в осадконакоплении являются границей популяций. Признаки перерывов различны внутри толщ, сформированных в разных структурно-фациальных зонах. Для ритмичных терригенных отложений мелководных прибрежных фаций могут быть указаны следующие признаки размывов: неровная граница между слоями; различная зернистость и цвет породы по обе стороны от границы; линзы и прослои ракушника на границе; мелкие гальки; срезанные вертикальные трубки пескожилов нижележащего слоя; присутствие углублений (карманов) в нижележащем слое, заполненных породой, раковинным и растительным детритом из вышележащего слоя; избыток в основании вышележащего слоя лентохлорита и окаменелостей и т. д. (Юдовный, Захаров, 1966).

Вторая задача седиментологических наблюдений — выяснение обстановки осадконакопления, позволяющей судить об условиях захоронения популяций. Ископаемые популяции чаще всего встречаются в тонкозернистых, хорошо сортированных кластических или карбонатных породах, бедных косо- и неправильно-слоистыми седиментационными текстурами (Fagerstrom, 1964). Однако при постоянных и высоких темпах осадконакопления популяции видов с крупным тяжелым скелетом могут быть захоронены на месте жизни и в условиях подвижной среды. В этом случае для осадков, заключающих популяции или части популяций, характерны такие седиментационные текстуры, как, например, неправильная или косая слоистость (Захаров, 1966а).

#### О СОВМЕСТНОМ ЗАХОРОНЕНИИ ДВУХ И БОЛЕЕ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ

В силу сходных требований к условиям обитания два близкородственных вида обычно занимают разные экологические ниши. Это правило было установлено в 1934 г. советским ученым Г. Ф. Гаузе в опыте над инфузориями. Э. Майр (1968) назвал его законом конкурентного исключающего. Изложенные ниже результаты анализа современных донных биоценозов с точки зрения совместной встречаемости близкородственных видов показывают, что морские донные организмы также следуют указанному правилу и совместная встречаемость близкородственных видов среди морских беспозвоночных — явление не слишком распространенное.

В 1962 г. группа гидробиологов Зоологического института АН СССР тщательно описала 29 мелководных (от супралиторали до глубины 22,0 м) донных биоценозов в заливе Посьет, Японское море (Скарлато, Голиков, и др., 1967). Были изучены биоценотические группировки в самых разнообразных фациальных обстановках. Экологические наблюдения, качественный и количественный учет фауны и флоры на глубине производились визуально с помощью легководолазной техники (аквалангов). Это значительно повысило достоверность и точность наблюдений по сравнению с методом траления, драгирования или работы с дночерпателем. Анализ систематического состава 29 донных биоценозов с точки зрения совместной встречаемости близкородственных видов показывает, что в семи биоценозах каждый род фауны и флоры представлен только одним видом. Из 19 биоценозов инфавны в 17 (89,5%) не встречается двух или более близкородственных видов, и только в двух биоценозах один род полихет представлен двумя видами. Среди эпифауны процент встречаемости близкородственных видов значительно больше, чем среди инфавны: только в 9 биоценозах (33,3%) из 27 один род представлен одним видом. Однако эту ситуацию в значительной степени создают организмы, лишенные скелета и, как правило, не сохраняющиеся в ископаемом состоянии. Наиболее

массовыми группами, обладающими раковинной, обычно сохраняющейся в ископаемом состоянии, являются моллюски: гастроподы и двустворки. Анализ этих групп с позиций совместной встречаемости близкородственных видов показывает следующее.

Среди 23 биоценозов, в которых присутствуют двустворки, нет ни одного случая совместного поселения хотя бы двух близкородственных видов. Из 28 биоценозов, заселенных гастроподами, в 18 (64,3%) каждый род представлен только одним видом, в четырех биоценозах (14,3%)—тремя видами, в двух (7,1%)—четырьмя (рис. 2, I). Биоценозы, в которых один род представлен тремя или четырьмя видами, имеют место в супралиторальных и литоральных обстановках, исключительно редко сохраняющихся в ископаемом состоянии. Если эти обстановки исключить из рассмотрения, то из оставшихся 17 биоценозов с гастроподами в 13 (76,5%) каждый род представлен только одним видом (рис. 2, II). Из 49 родов гастропод 7 родов (14,3%) представлено в едином биоценозе двумя видами, два рода (4,2%)—тремя, и только один (*Littorina*)—четырьмя видами.

Для палеонтолога большое значение имеет частота встречаемости того или иного рода в биоценозе. В описанных биоценозах 49 родов гастропод встречены 181 раз, причем в 164 случаях (90,6%) один род был представлен одним видом, в 11 случаях (6,1%)—двумя, в четырех (2,2%)—тремя и в двух случаях—четырьмя видами (рис. 2, III).

Итак, совместная встречаемость двух близкородственных видов донных моллюсков — явление, не слишком распространенное в природе, и уже совсем редкий случай — совместная встречаемость трех и более видов. Возможно, что большая (по сравнению с двустворками) частота совместной встречаемости двух близкородственных видов среди гастропод объясняется подвижностью гастропод, их способностью активно выбирать оптимальную экологическую нишу. Следует иметь в виду, что близкородственные виды даже в едином биоценозе занимают, как правило, разные экологические ниши.

Не тоснований полагать, что законы, контролировавшие взаимоотношения между близкородственными видами, в прошлом были иными, чем теперь. Скорее всего, частота совместной встречаемости двух и более близкородственных видов в палеобиоценозе, по крайней мере, была сравнима с таковой в современном биоценозе. В своих рассуждениях мы вплотную подошли к оценке соответствия палеобиоценоза ориктоценозу, памятуя о том, что примерно 2/3 систематического состава современных биоценозов не могут сохраниться в ископаемом состоянии при любых условиях (Johnson, 1964). Два крайних случая формирования ориктоценоза не требуют обсуждения: если ориктоценоз представлен остатками организмов, захороненных в прижизненном положении или на месте жизни, и если ориктоценоз состоит из ракушниковых скоплений, образованных в результате перемещения остатков организма. В первом случае налицо ископаемое сообщество (или часть его), к которому приложимо правило Гаузе о несовместимости в единой экологической нише двух и более близкород-

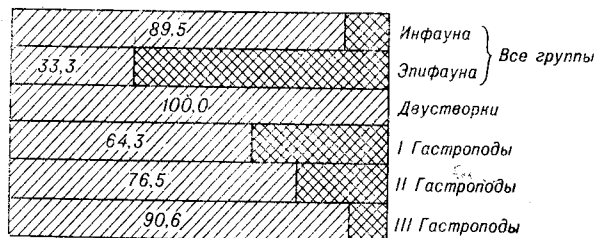


Рис. 2. Диаграмма, отражающая частоту совместной встречаемости близкородственных видов у различных групп морских беспозвоночных в мелководных биоценозах залива Посьет, Японское море (по Голикову и Скарлато, 1967). Цифры показывают процент биоценозов, в которых один род представлен одним видом.

ственных видов. Во втором случае ориктоценоз скорее всего образован в результате смешения палеобиоценозов и правило Гаузе здесь не применимо. Существуют, однако, многочисленные переходы между упомянутыми двумя типами ориктоценозов. С помощью описанных выше тафономических и палеоэкологических критериев можно установить, захоронена ли популяция того или иного вида на месте жизни или же привнесена из других мест обитания. Установление факта автохтонного захоронения вида — основание для применения правила Гаузе, в противном случае допустимы различные варианты совместной встречаемости близкородственных видов.

Становится очевидной необходимость информации о типе ископаемого ценоза, фацциальной приуроченности и экологии вида. Эти разделы следует включать в описание ископаемого вида, как это делается неонтологами: сведения об экологии ныне живущих видов — неотъемлемая часть их характеристики (Скарлато, 1960; Акимушкин, 1963; Голиков, Скарлато, 1967). Систематические работы по позднеюрским и раннемеловым двустворчатым моллюскам севера Сибири, выполненные автором с соблюдением указанных рекомендаций, подтверждают выдвинутое предположение о редкой совместной встречаемости близкородственных видов в едином палеоценозе (Захаров, 1970). Случаи совместной встречаемости близких видов в одном ориктоценозе могут быть объяснены тафономическими особенностями (там же, стр. 85).

Таким образом, полевые тафономические и литолого-палеоэкологические наблюдения чрезвычайно важны для оценки качества палеонтологического материала и суждения о палеоценотических ассоциациях видов. Наиболее ценный материал — выборки из ископаемых популяций. При выявлении ископаемой популяции вида палеонтолог получает выборку из генетически однородного материала. Систематическое изучение таких выборок дает наиболее достоверные результаты, которым следует отдавать предпочтение перед выводами, полученными на основе изучения генетически неоднородного (смешанного) материала.

Выявление популяций в разрезах важно и для установления природы ископаемых сообществ. Каждый вид в современном сообществе представлен популяцией или частью популяции. Это касается и палеоценоза. Следовательно, методы выявления палеоценозов и ископаемых популяций одни и те же. Как показывает изучение морских донных биоценозов, совместная встречаемость близкородственных видов для многих групп животных (в частности, бентосных моллюсков) — явление, не слишком распространенное в природе. Как сказано выше, оно объясняется тем, что близкородственные виды занимают разные экологические ниши в силу одинаковых требований к условиям обитания. Подобные взаимоотношения между близкородственными видами, без сомнения, были и в прошлом. При анализе систематического состава автохтонного ископаемого сообщества следует иметь в виду, что все экземпляры (не только связанные непрерывной изменчивостью, но и диморфные, аберрантные и др.), принадлежащие единой популяции, должны быть отнесены к одному виду.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Акимушкин И. И., 1963. Головоногие моллюски морей СССР. М., Изд-во АН СССР.  
Геккер Р. Ф., 1940. Работы карбоновой палеоэкологической экспедиции в 1934—1936 гг. — «Тр. ПИН АН СССР», т. 9, вып. 4.  
Голиков А. Н., Скарлато О. А., 1967. Моллюски залива Посьета (Японское море) и их экология. — В кн.: Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фауны, (Тр. ЗИН АН СССР, т. XLII). Л., «Наука».

- Захаров В. А., 1966а. Беспозвоночные, прижизненно захороненные в валанжинских песках Хатангской впадины.— В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М., «Наука».
- Захаров В. А., 1966б. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски Сибири и условия их существования (отряд Anisomyaria). М., «Наука».
- Захаров В. А., 1970. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири и условия их существования (сем. Astartidae). М., «Наука».
- Захаров В. А., 1969. Ископаемая популяция: тафномия и вопросы систематики.— «Тез. докл. I Всесоюзн. совещ. по палеобиогеохимии и палеоэкологии». Баку, Изд-во АзГУ.
- Захаров В. А., Юдовный Е. Г., 1967. Принципы послойной корреляции разрезов ритмичных терригенных толщ.— В кн.: Проблемы палеонт. обоснования детальной стратигр. мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Л., «Наука».
- Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир».
- Майр Э., 1971. Принципы зоологической систематики. М., «Мир».
- Максимова С. В., 1949. О некоторых особенностях залегания и сохранности раковин моллюсков.— «Тр. Ин-та океанологии», т. IV. М.
- Осипова А. И., 1955. Палеоэколого-литологический анализ осадочных толщ как основа детальной стратиграфии.— В кн.: Вопр. геологии Азии. Т. II. М., Изд-во АН СССР.
- Скарлато О. А., 1960. Двустворчатые моллюски дальневосточных морей СССР. Отряд *Dysodonta*. Определители по фауне СССР, вып. 71. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Скарлато О. А., Голиков А. Н., Василенко С. В., Цветкова Н. Л., Грузов Е. Н., Несне К. Н., 1967. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посьета (Японское море).— В кн.: Биоценозы залива Посьета Японского моря. Гидробиол. работы с помощью аквалангов. Исслед. морей СССР. Т. V(XIII). Л., «Наука».
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В., 1969. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука».
- Юдовный Е. Г., Захаров В. А., 1966. О ритмичности и следах размывов в отложениях неокома на реке Боярке (Хатангская впадина).— «Геол. и геофиз.», № 4.
- Böger H., 1970. Bildung und Gebrauch von Begriffen in der Paläoökologie.— «Lethaia», vol. 3, N 7.
- Boucot A. J., 1953. Life and death assemblages among fossils.— «Amer. J. Sci.», vol. 251, N 1.
- Fagerstrom J. A., 1964. Fossil communities in paleoecology: their recognition and significance.— «Geol. Soc. Amer. Bull.», vol. 75, N 12.
- George T. N., 1956. Biospecies, chronospecies and morphospecies.— «Species Concept Paleontol.» London, System. Assoc., N 2.
- Hallam A., 1967. The interpretation of size-frequency distributions in molluscan death assemblages.— «Paleontol.», vol. 10, N 1.
- Johnson R. G., 1964. The community approach to paleoecology. App. Paleocol., N. Y.—L.—S.
- Kurten B., 1954. Population dynamics a new method in paleontology.— «J. Paleontol.», vol. 28.
- Newell N. D., 1956. Fossil populations.— «Species Concept Paleontol.» London, System. Assoc., N 2.
- Olson E. C., 1957. Size-frequency distribution in samples of extinct organisms.— «J. Geol.», vol. 65.
- Sylvester-Bradley P. C., 1958. Description of fossil populations.— «J. Paleontol.», vol. 32, N 1.
- Thomas G., 1956. The species conflict-abstractions and their applicability.— «Species Concept Paleontol.» London, System. Assoc., N 2.



# СРЕДА И ЖИЗНЬ В ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ПРОШЛОМ

•  
(ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ)  
•



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
Новосибирск, 1974

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОЛОГИИ И ГЕОФИЗИКИ

Выпуск 84

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR  
SIBERIAN BRANCH

TRANSACTIONS OF THE INSTITUTE  
OF GEOLOGY AND GEOPHYSICS

Issue 84