ISSN 0031-031X

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

2

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
1986

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ЖУРНАЛ ОСНОВАН в 1959 г.
ВЫХОДИТ 4 РАЗА В ГОД

№ 2

АПРЕЛЬ, МАЙ, ИЮНЬ

1986

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

PALAEONTOLOGICAL JOURNAL

No. 2

APRIL, MAY, JUNE

1986

© Издательство «Наука»,
«Палеонтологический журнал», 1986 г.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1986 № 2

УДК 564.5:551.763.1

ШИМАНСКИЙ В. Н.

РИНХОЛИТЫ ПОДРОДОВ ARCUATOBECCUS И DENTATOBECCUS ИЗ МЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ КРЫМА

В статье кратко сообщается о современной систематике ринхолитов, принципах выделения родов, подродов и видов, а также о приблизительном числе видов по родам и периодам. Описаны новые виды рода Hadrocheilus, принадлежащие к подродам Arcuatobeccus и Dentatobeccus: A. nerodenkoi, A. menneri, A. sultanovkensis, A. zakharovi, A. xenium, D. latissimus, D. compositus.

Ринхолиты изучаются уже около 150 лет, но до настоящего времени не удалось окончательно выяснить вопрос о точной принадлежности этих остатков. В настоящее время достаточно ясно, что это обызвествленные кончики верхней челюсти цефалопод. Все согласны с тем, что часть ринхолитов, внешне очень напоминающая соответствующий элемент челюсти современного наутилуса, принадлежит вымершим наутилоидеям. Большая часть ринхолитов, по мнению большинства исследователей, принадлежит аммоноидеям. Однако на этом точные сопоставления и кончаются. Доказать принадлежность той или иной группы ринхолитов определенной группе головоногих пока не удается.

В настоящее время ринхолиты подразделяются на 13 так называемых родов и 10 подродов: Rhyncolite Biguet, 1819; Rhynchoteuthis Orbigny, 1847; Palaeoteuthis Orbigny, 1849; Scaptorrhynchus Bellardi, 1971; Hadrocheilus Till, 1907 (с подродами Hadrocheilus, Arcuatobeccus, Dentatobeccus, Convexiterbeccus, Globosobeccus, Microbeccus); Leptocheilus Till, 1907 (с подродами Leptocheilus и Mesocheilus); Akidocheilus Till, 1907 (с подродами Akidocheilus и Planecapula); Gonatocheilus Till, 1907; Tillicheilus Shimansky, 1947; Erlangericheilus Shimansky, 1947; Acutobeccus Teichert et Spinosa, 1971; Najborhyncholites Zakharov, 1979; Eurycheilus Septfontaine, 1980 [1, 2, 5—8].

Первый из названных родов включает все формы, сравнимые с такого же рода образованием в верхней челюсти современного наутилуса. Систематика остальных ринхолитов искусственная, основанная на (теоретически допустимом) функционально-экологическом подходе. Группы легко отличаются по строению передней части ринхолита, выступавшей из роговой части челюсти — капюшона и задней его части, как бы крепившей ринхолит к челюсти — рукоятки. У одних групп капюшон солидный, толстый, видимо, приспособленный к раздавливанию захваченной добычи, у других он очень легкий, тонкий, листовидный, пригодный только для ее захвата. Рукоятка первых, как правило, также более широкая и солидная, вторых — небольшая. Видимо, строение ринхолитов в какой-то степени отражало образ жизни их носителей. К первой группе относятся Hadrocheilus, Rhynchoteuthis, Eurycheilus, ко второй — Akidocheilus, Palaeoteuthis, Scaptorrhynchus, Leptocheilus, Gonatocheilus, Acutobeccus. Особое положение занимают Erlangericheilus, Tillicheilus, Najborhyncholites, значительно отличающиеся от той и другой группы.

Необходимо отметить, что, опять-таки безусловно в связи с экологией животных, которым принадлежали ринхолиты, имеются случаи конвергентного сходства некоторых групп. Так, в роде Hadrocheilus представители подрода Arcuatobeccus имеют капюшон с несколько вогнутой нижней стороной, приближающийся к таковому Akidocheilus, а у форм, относи-

мых к подроду Dentatobeccus, развит зубовидный вырост на нижней стороне капюшона, чем они отдаленно напоминают ринхолитов из рода Gonatocheilus.

В настоящее время известно около 200 видов и форм, описанных по правилам открытой номенклатуры, большая часть которых происходит из меловых отложений Западной Европы и была установлена в начале нашего века А. Тиллем [8—10], впервые создавшим достаточно стройную систематику группы.

Распределение «видов» по «родам» и «подродам» весьма неравномерное. Наиболее крупным является «род» Hadrocheilus, включающий не менее 100 различных форм. За ним следует Rhyncolite, в котором насчитывается около 40 таксонов низшего ранга. Далее — Akidocheilus, насчитывающий около 25 «видов», Leptocheilus — около 15 «видов» и Gonatocheilus — примерно 11 «видов». Известно несколько «родов», пока представленных только одним видом каждый (Erlangericheilus, Palaeoteuthis, Eurycheilus, Najborhyncholites, Acutobeccus, Scaptorrhynchus, Tillicheilus).

Различны по объему и «подроды». Так, в роде Hadrocheilus, только один (Hadrocheilus) состоит более чем из 40 видов, остальные же значительно меньше (Convexiterbeccus и Arcuatobeccus не более 15 и 20, Dentatobeccus — 10, Microbeccus и Globosobeccus и того менее).

Представляет известный интерес и подсчет видов разных родов по периодам. Из триаса пока установлено только три вида, принадлежащих к одному роду Rhyncolite. В юре их насчитывается уже свыше 50, более или менее равномерно распределяющихся между родами Hadrocheilus, Akidocheilus, Leptocheilus и Gonatocheilus. К меловому периоду относится максимальное разнообразие форм ринхолитов, так как из отложений этого периода их описано (считая и формы, установленные по правилам открытой номенклатуры) не менее 125. Абсолютное доминирование принадлежит Hadrocheilus, к которому относится более 80 форм. Вызывает удивление исключительно резкое уменьшение числа «видов» ринхолитов на рубеже раннего и позднего мела — в настоящее время из сеномана описано не более 10 форм, из более поздних отложений и того меньше. В кайнозое из ранее известных родов достоверно сохраняется только Rhyncolite (около 10 видов) и появляются два новых, представленных каждый одним видом — Scaptorrhynchus и Acutobeccus.

Виды выделяются еще более искусственно, чем роды и подроды. За основу берутся детали строения капюшона, рукоятки, пропорции разных частей ринхолита. Нет никакой гарантии, что часть «видов» не является только формой изменчивости, ибо таковая у ринхолитов имеется. Только при наличии группы очень сходных экземпляров можно достаточно уверенно говорить о виде. При описании единичных экземпляров такой уверенности нет, если, конечно, ринхолит не отличается резко от всех ближайших к нему по возрасту форм того же «рода».

К сожалению, при изучении ринхолитов приходится описывать виды и по единственным экземплярам, а не включать их в ближайшие виды, так как это ведет к расплывчатости характеристики последних.

Ниже описываются новые представители подродов Arcuatobeccus и Dentatobeccus из меловых отложений Крыма, любезно переданные автору рядом лиц, фамилии которых указаны при описании вида. Автор выражает им за это искреннюю благодарность. Коллекция ринхолитов хранится в Палеонтологическом ин-те АН СССР.

Род Hadrocheilus Till, 1907

Подрод Hadrocheilus (Arcuatobeccus) Shimansky, 1947

Hadrocheilus (Arcuatobeccus): Шиманский, 1947, с. 1476; Teichert, Moore, Nodine Zeller, 1964, с. 459; Teichert, Spinosa, 1971, с. 6.

Типовой вид — H. procerus Till, 1907; мел, неоком; Франция.

Диагноз. Капюшон стреловидной формы, заостренный или слегка закругленный спереди, с глубоким субтреугольным или широким и очень

Таблица I

Вид	Стратиграфическое положение	Географическое распространение
H.(A.) atlanticus Teichert et Spinosa, 1971	Баррем – готерив	Район о-ва Сан-Сальвадор
H.(A.) asper Till, 1909	Нижний мел	Западная Европа
H.(A.) berriasensis Till, 1909	Берриас	»
H.(A.) bevousensis Till, 1909	Апт	»
H.(A.) cellensis (Dumortier, 1971)	Средняя – верхняя юра	»
H.(A.) krasnovi (Ju. Zakharov, 1979)	Титон – берриас	Крым
H.(A.) kuturkajensis sp. nov.	Титон – валанжин	»
H.(A.) longohasta Till, 1907	Оксфорд	Западная Европа
H.(A.) menneri sp. nov.	Баррем	Крым
H.(A.) nerodenkoi sp. nov.	Альб	»
H.(A.) proceriformis Till, 1907	Валанжин	Западная Европа
H.(A.) procerus Till, 1907	Неоком	»
H.(A.) ratus Shimansky, 1973	Сеноман	Крым
H.(A.) sultanovkensis sp. nov.	Валанжин	»
H.(A.) shimanskyi Ju. Zakharov, 1979	Титон – берриас	»
H.(A.) tauriensis Till, 1909	Валанжин	Западная Европа
H.(A.) teschenensis (Hoheneg-ger, 1864)	Неоком	»
H.(A.) zakharovi sp. nov.	Валанжин	Крым
H.(A.) xenium sp. nov.	»	»

плавным вырезом сзади, почти равный по размерам рукоятке или значительно уступающий ей по длине. Вершина капюшона чаще плавно переходит в вершину рукоятки, лишь очень незначительно выступая над ней. В редких случаях переход в рукоятку бывает резким, почти коленообразным.

Крылья капюшона хорошо обособлены, треугольной формы, как правило, довольно большие.

Рукоятка с хорошо обособленной верхней и боковыми сторонами. Средняя часть верхней стороны плавно или резко прогнута, образуя так называемую борозду полукруглого или субтреугольного сечения.

Нижняя сторона ринхолита под капюшоном вогнутая то более, то менее равномерно, реже с небольшим вздутием под центральной частью капюшона. Достаточно хорошо развит продольный валик, может присутствовать срединное ребро.

Видовой состав. В настоящее время достаточно достоверно к подроду можно отнести 19 видов (табл. 1).

Сравнение. От других подродов отличается отчетливо вогнутой поверхностью нижней стороны под капюшоном.

Замечания. Не вполне ясно систематическое положение трех видов: A. krasnovi, A. shimanskyi, A. zakharovi, у которых нижняя сторона отчетливо вогнута под капюшоном, далее следует порогообразное повышение поверхности и почти плоская поверхность под рукояткой. В какой-то степени эти виды являются переходными к подроду Dentatobeccus. Однако у последнего имеется отчетливый зубовидный выступ, а у указанных видов его нет.

Hadrocheilus (Arcuatobeccus) nerodenkoi Shimansky, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1

Название вида в честь В. М. Нероденко.

Голотип – ПИН, № 3911/22; Крым, с. Мелихово; верхний альб у границы с сеноманом.

Описание. Капюшон стреловидный, ширина и длина его примерно равны. Боковой и режущий края прямые. Дорсальный кант равномерно выпуклый. Форму крыльев и заднего края капюшона точно установить не удалось. Носик капюшона тупой.

Рукоятка почти в 1,5 раза длиннее капюшона, быстро расширяющаяся к заднему краю. На верхней стороне рукоятки имеется широкая, очень мелкая борозда с почти плоским дном, ограниченная чуть приостренными кантами.

Нижняя сторона очень слабо вогнутая под капюшоном и почти плоская под рукояткой. Продольный валик широкий, развит только под капюшоном, под рукояткой от него сохраняются только два продольных ребрышка. Срединное ребро едва заметно. Боковые стороны рукоятки плоские, расходятся от верхней стороны рукоятки под углом, близким к прямому. Задний край рукоятки слабовыпуклый.

Дать промеры ринхолита трудно в связи с довольно большой разрушенностью капюшона у единственного имеющегося экземпляра. Общая длина ринхолита 18 мм, длина рукоятки 12, ее ширина 10, длина капюшона 6,5 мм.

Сравнение. От большинства представителей подрода отличается длинной рукояткой, длина которой значительно более длины капюшона; от A. xenium отличается мелкой бороздой рукоятки.

Материал. Голотип (сборы В. М. Нероденко).

Hadrocheilus (Arcuatobeccus) menneri Shimansky, sp. nov.

Табл. I, фиг. 2

Название вида в честь В. В. Меннера.

Голотип — ПИН, № 3911/21; Крым, р. Кача; верхний баррем.

Описание. Капюшон стреловидный, ширина его незначительно менее длины. Боковые и режущий края едва заметно изогнутые. Срединный кант продольно слабо и равномерно выпуклый. Боковые стороны капюшона также незначительно выпуклые. Крылья большие, широкие, треугольные. Задний край широко вырезан. Носик капюшона тупой.

Рукоятка короче капюшона и несколько уже его, незначительно расширяющаяся к заднему краю. Капюшон переходит в рукоятку без резкого перегиба. Продольный профиль рукоятки очень слабо выпуклый. Борозда широкая, очень мелкая, округлая в поперечном сечении, ограничена округлыми, не слишком выступающими кантами. Боковые стороны рукоятки плоские, образующие с ее дорсальной стороной почти прямой угол. Задний край рукоятки фестончатый.

Профиль нижней стороны отчетливо вогнутый под капюшоном, слегка выпуклый под большей частью рукоятки и отчетливо наклонный к ее заднему краю. Продольный валик широкий, хорошо развит под капюшоном и почти отсутствует под рукояткой. Срединное ребро отчетливо видно под всем ринхолитом от носика до заднего края.

Размеры в мм:

Экз. №	L	l_1	b_1	l_2	b_2	H	l_1/l_2	b_1/b_2	H/b_1	H/L
Голотип 3911/21	22	14,5	–	12	11	10	1,21	–	–	0,45

Сравнение. От похожей формы A. sultanovkensis из валанжина Крыма описываемый вид отличается более длинной рукояткой и большей высотой ринхолита.

Материал. Два экземпляра из одного местонахождения (сборы В. М. Нероденко).

Hadrocheilus (Arcuatobeccus) kuturkajensis Shimansky, sp. nov.

Табл. I, фиг. 4

Название вида по горе Кутур-Кая в Крыму.

Голотип — ПИН, № 1265/105; Крым, Байдарская долина, гора Кутур-Кая; верхний титон или нижний валанжин.

Описание. Капюшон стреловидный, ширина его равна длине или незначительно менее ее. Боковые и режущий края капюшона довольно

значительно изогнутые. Боковые стороны капюшона плоские. Задний край широко вырезан. Крылья изучить не удалось. Носик острый.

Рукоятка равна по длине капюшону, но у́же его, почти не расширяющаяся к заднему краю. Перегиб капюшона в рукоятку резкий. Продольный профиль ее верхней стороны прямой. На верхней стороне имеется глубокая и узкая борозда треугольного поперечного сечения. Канты, ограничивающие борозду, отчетливые, более узкие в верхней части и расширяющиеся к заднему краю рукоятки. Боковые стороны рукоятки плоские, почти отвесные.

Нижняя сторона ринхолита слабоволнистая, слабовогнутая под капюшоном и почти плоская под рукояткой. Под капюшоном довольно отчетлива «пятигранная скульптура» и очень низкий и широкий продольный валик. Срединное ребро отчетливо видно от носика до заднего конца рукоятки.

Размеры в мм:

Экз. №	L	l_1	b_1	l_2	b_2	H	l_1/l_2	b_1/b_2	H/b_1	H/L
Голотип 1265/105	16,2	10	9	10	6,5	7	1,0	1,4	0,8	0,43

Сравнение. От A. sultanovkensis отличается широкой рукояткой и треугольным поперечным сечением борозды; от A. asper наиболее отчетливым отличием следует считать более резкий перегиб между капюшоном и рукояткой; от A. procerus отличается хорошо развитым срединным ребрышком, от A. berriasensis и A. xenium — очень узкой рукояткой.

Распространение. Верхний титон (?) — нижний валанжин; Крым.

Материал. 4 экз.: голотип (сборы А. М. Попова); овраг Манестер, нижний валанжин — 1 экз. (сборы Ю. А. Арендта); окрестности г. Феодосия, берриас — валанжин — 1 экз.; там же, нижний валанжин — 1 экз. (сборы В. М. Нероденко). Возможно, что к этому же виду относятся два экземпляра из валанжина Феодосии, отличающиеся несколько более широкой рукояткой.

Hadrocheilus (Arcuatobeccus) sultanovkensis Shimansky, sp. nov.

Табл. I, фиг. 6

Название вида по поселку Султановка.

Голотип — ПИН, № 1265/104; Восточный Крым, пос. Султановка; валанжин.

Описание. Капюшон стреловидный, его ширина равна длине. Боковые и режущий края отчетливо вогнуты. Срединный кант продольно, значительно и равномерно выпуклый. Боковые стороны капюшона незначительно выпуклые в передней части и более уплощены в части, прилегающей к крыльям. Крылья широкие треугольные. Задний край широко вырезан. Носик капюшона тупой.

Рукоятка незначительно длиннее капюшона, почти равной с ним ширины, довольно быстро расширяющаяся к заднему краю. Переход капюшона в рукоятку плавный, без резкого перегиба. Продольный профиль рукоятки очень слабо выпуклый. Борозда широкая, очень мелкая, с округленным дном. Канты, ограничивающие борозду, округлые, очень отчетливые, несколько тупоугольные. Боковые стороны рукоятки уплощенные, образуют с ее дорсальной стороной почти прямой угол. Задний край рукоятки весьма незначительно и не очень правильно изогнутый.

Нижняя сторона слабоволнистая — незначительно вогнутая под капюшоном, едва заметно выпуклая под вершиной рукоятки и наклонная к заднему краю. У более мелких экземпляров выпуклость под вершиной рукоятки практически отсутствует. Продольный валик выражен то сильнее, то слабее. Имеется отчетливое срединное ребро, тянущееся от носика до заднего края рукоятки.

Размеры в мм:

Экз. №	L	l_1	b_1	l_2	b_2	H	l_1/l_2	b_1/b_2	H/b_1	H/L
Голотип 1265/104	22,5	12,5	–	14	12.5	8,5	0,89	–	–	0,38

Сравнение. От A. kuturkajensis отличается широкой рукояткой и округлой бороздой рукоятки, от A. procerus — округлым сечением борозды рукоятки, от A. proceriformis — хорошо развитой бороздой. Достаточно близки к описываемому виду A. tauriensis и A. berriasensis. Однако от первого крымская форма отличается более коротким капюшоном (у сравниваемого вида он длиннее рукоятки), а от второго — меньшей высотой ринхолита и мелкой бороздой рукоятки.

Распространение. Валанжин; Крым.

Материал. 11 экз. из района пос. Султановка, два из них происходят из осыпи берриаса — валанжина (сборы В. В. Друщица и В. М. Нероденко). Видимо, к этому же виду принадлежит один экземпляр из валанжина оврага Манестер (сборы Ю. А. Арендта).

Hadrocheilus (Arcuatobeccus) zakharovi Shimansky, sp. nov.

Табл. I, фиг. 5

Название вида в честь Ю. Д. Захарова.

Голотип — ПИН, № 3911/19; Крым, балка Янтым; верхний валанжин.

Описание. Капюшон стреловидный, ширина его равна длине или несколько менее ее. Боковой край капюшона прямой, режущий — довольно значительно изогнутый. Боковые стороны капюшона очень слабо выпуклые. Задний край узко вырезан. Крылья изучить не удалось. Носик тупой.

Рукоятка почти равна по длине капюшону и несколько уже его, слабо расширяющаяся к заднему краю. Перегиб капюшона в рукоятку очень сильный, почти коленообразный. Продольный профиль рукоятки почти прямой. На верхней ее стороне развита глубокая и довольно широкая борозда, более или менее округлого поперечного сечения, ограниченная очень отчетливыми округлыми кантами. Боковые стороны рукоятки плоские, почти отвесные. Задний край рукоятки фестончатый.

Нижняя сторона отчетливо вогнутая под капюшоном и плоская под рукояткой. На границе капюшона и рукоятки ясно выражена поперечная порогообразная приподнятость. Под капюшоном имеется широкий продольный валик, исчезающий под рукояткой в связи с выравниванием всего профиля. Срединное ребро отчетливо развито как под капюшоном, так и под рукояткой.

Размеры в мм:

Экз. №	L	l_1	b_1	l_2	b_2	H	l_1/l_2	b_1/b_2	H/b_1	H/L
Голотип 3911/19	14	10	–	9	8	8,5	1,1	–	–	**0,6**
3911/23	16	11,5	–	10	10	8,2	1,05	–	–	0,51

Сравнение. От наиболее близкого A. tauriensis отличается значительно сильнее вогнутой нижней стороной; от A. krasnovi, а также и от большинства других представителей подрода — почти коленообразным перегибом капюшона в рукоятку и значительно большей относительной высотой ринхолита.

Распространение. Мел, верхний валанжин; Крым.

Материал. Голотип. Вероятно, к этому же виду следует относить экземпляры из берриаса г. Феодосии, валанжина пос. Султановка и из пограничных отложений верхнего валанжина и готерива г. Феодосии, отличающиеся несколько меньшей относительной высотой (сборы В. М. Нероденко).

Hadrocheilus (Arcuatobeccus) xenium Shimansky, sp. nov.

Табл. I, фиг. 3

Название вида xenium *греч.*— подарок.

Голотип — ПИН, № 3911/31; Крым, пос. Султановка; нижний валанжин.

Описание. Капюшон стреловидный, ширина его немногим менее длины. Боковой край капюшона прямой, режущий — едва заметно изогнутый. Срединный кант продольно выпуклый. Боковые стороны капюшона едва заметно выпуклые. Задний край узко и глубоко вырезан. Крылья не сохранились. Носик капюшона тупой.

Рукоятка значительно длиннее капюшона и почти равной с ним ширины, незначительно расходящаяся к заднему краю. Перегиб капюшона в рукоятку почти коленообразный. Продольный профиль рукоятки прямой. Борозда рукоятки довольно узкая, V-образного сечения, ограничена совершенно острыми кантами. Боковые стороны рукоятки плоские, образуют с верхней стороной угол, приближающийся к прямому. Задний край рукоятки фестончатый.

Нижняя сторона отчетливо вогнутая под капюшоном и почти плоская под рукояткой. Переход вогнутой части в плоскую очень плавный. Под капюшоном имеется широкий продольный валик, исчезающий под рукояткой. Срединное ребро менее отчетливо под капюшоном и значительно лучше развито под рукояткой.

Размеры в мм:

Экз. №	L	l_1	b_1	l_2	b_2	H	l_1/l_2	b_1/b_2	H/b_1	H/L
Голотип 3911/31	24	13,2	–	17	13	11,2	0,78	–	–	0,47

Сравнение. От наиболее близких видов A. zakharovi, и A. tauriensis отличается длинной рукояткой. От A. longohasta, с которым наш вид сходен по длине рукоятки, достаточно отчетливо отличается более узкой бороздой рукоятки, ограниченной острыми кантами; от A. sultanovkensis — более длинной рукояткой и узкой бороздой.

Материал. Голотип (сборы В. М. Нероденко).

Подрод Hadrocheilus (Dentatobeccus) Shimansky, 1947

Hadrocheilus (Dentatobeccus): Шиманский, 1947, с. 1476; Teichert, Moore, Nodine Zeller, 1964. c. 480.

Типовой вид — H. gibber Till, 1907; мел, неоком; Франция.

Диагноз. Капюшон стреловидной формы, заостренный спереди и глубоко вырезанный сзади, с равномерно выпуклой верхней поверхностью. Вершина капюшона плавно переходит в вершину рукоятки не образуя резкого коленообразного перегиба верхней поверхности ринхолита. Крылья капюшона треугольные, как правило, довольно длинные, заостренные.

Рукоятка равной с капюшоном длины или довольно резко от него отличающаяся, с хорошо обособленными верхней и боковыми сторонами. На верхней стороне, как правило, имеется отчетливая борозда, округлого или субтреугольного поперечного сечения.

Нижняя сторона ринхолита под передней частью капюшона почти плоская, под серединой капюшона или его вершиной имеется зубовидный выступ, после чего поверхность, как правило, постепенно понижается к заднему краю рукоятки. Обычно хорошо развито срединное ребро.

Видовой состав. В настоящее время к подроду можно отнести около 10 видов (табл. 2).

Сравнение. От других подродов отличается зубовидным выростом на нижней стороне.

Замечания. Безусловно, в дальнейшем удастся выявить и еще некоторое число видов, принадлежащих к этому подроду. В частности, вероятно, новым видом следует считать форму из верхнего баррема р. Ку-

Таблица 2

Вид	Стратиграфическое положение	Географическое распространение
H.(D.) asulcatus Shimansky, 1985	Валанжин	Крым
H.(D.) compositus sp. nov.	Берриас – валанжин	»
H.(D.) gibber Till, 1907	Неоком	Западная Европа
H.(D.) gibberiformis Till, 1907	»	»
H.(D.) gibberlongus Till, 1909	Валанжин	»
H.(D.) gibberoides Till, 1907	Неоком	»
H.(D.) duplogibber Till, 1909	Валанжин	»
H.(D.) latus Till, 1907	Оксфорд	»
H.(D.) latissimus sp. nov.	Берриас – валанжин	Крым
H.(D.) punctatus Till, 1908	Валанжин	»
H.(D.) triangulatus Till, 1909	Титон – валанжин	Крым, Кавказ

бани [3], указанную нами под именем Rhynchotenthis gibberiformis Till. Она довольно заметно отличается от типичного представителя этого вида из Западной Европы, но, к сожалению, имеет очень поврежденный капюшон. Вероятнее всего, к новому виду в дальнейшем будет отнесен и небольшой ринхолит из Верхоречья (№ 1265/60), отличающийся от большинства известных форм очень узким зубовидным выростом нижней стороны. В настоящее время окончательно судить о самостоятельности этой формы все же нельзя, так как небольшие размеры затрудняют сравнение данного экземпляра с более крупными представителями разных видов.

Hadrocheilus (Dentatobeccus) compositus Shimansky, sp. nov.

Табл. I, фиг. 7

Название вида compositus *лат.*— хорошо сложенный.

Голотип — ПИН № 3911/25; Восточный Крым, пос. Султановка; пограничные отложения берриаса и валанжина.

Описание. Капюшон стреловидный, длина его примерно равна ширине. Боковые края прямые, режущий — прямой или у крупных экземпляров чуть изогнутый. Срединный кант очень слабо выпуклый или прямой, иногда явственно оттянутый в виде складочки. Боковые стороны практически плоские. Задний край широкий и довольно глубоко вырезан. Крылья большие, не очень широкие. Носик острый.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1. Hadrocheilus (Arcuatobeccus) nerodenkoi sp. nov.: голотип ПИН, № 3911/22; 1а – сверху (×2); 1б – снизу (×1,8); Крым, с. Мелихово; верхний альб у границы с сеноманом.

Фиг. 2. Hadrocheilus (Arcuatobeccus) menneri sp. nov.; голотип ПИН, № 3911/21; 2а – сверху (×2), 2б – спизу (×1,8); Крым, р. Кача; верхний баррем.

Фиг. 3. Hadrocheilus (Arcuatobeccus) xenium sp. nov.; голотип ПИН, № 3911/31; 3а – сверху (×2), 3б – сбоку (×1,4), 3в – снизу (×1,8); Крым, пос. Султановка; нижний валанжин.

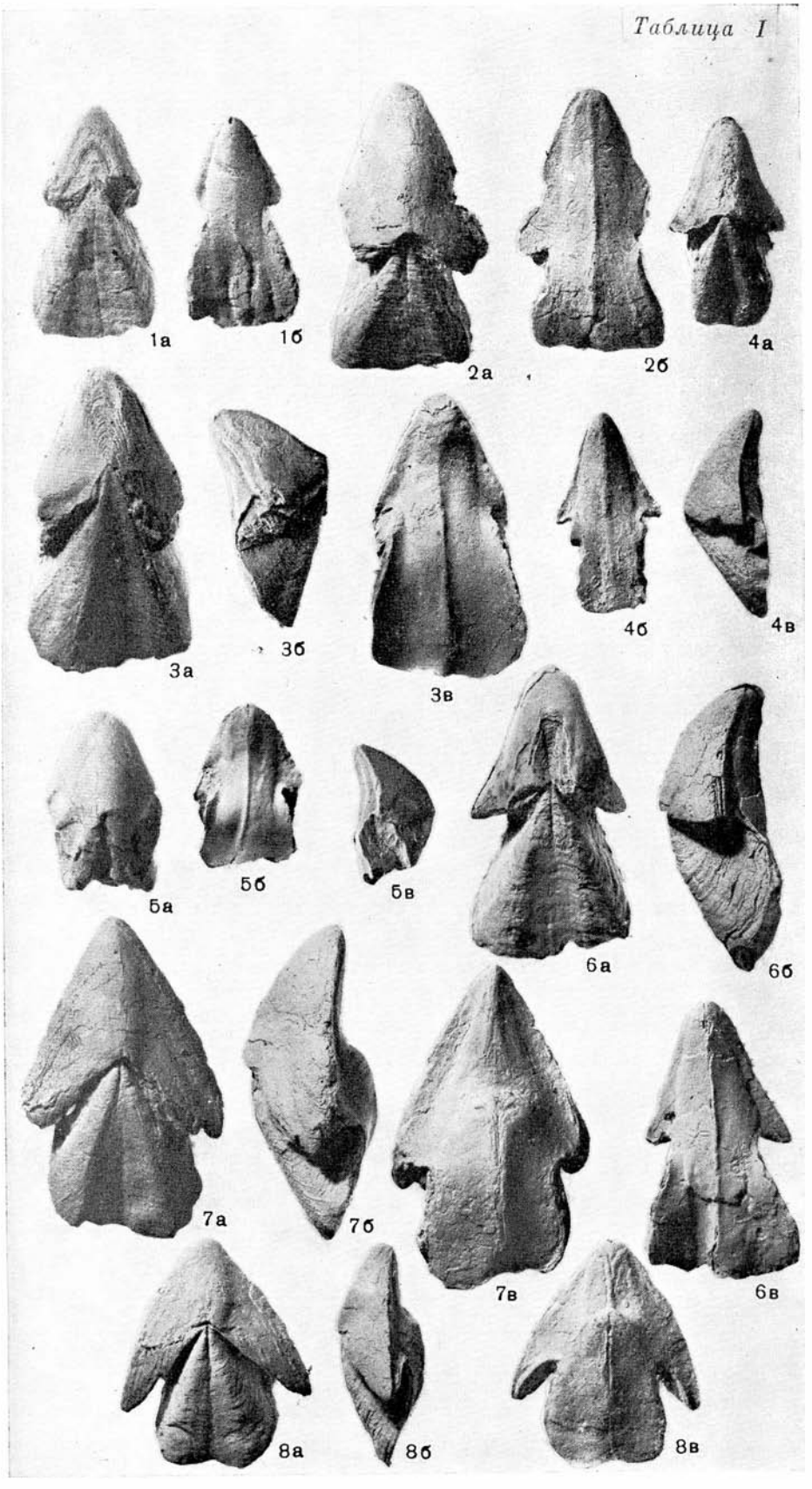
Фиг. 4. Hadrocheilus (Arcuatobeccus) kuturkajensis sp. nov.; голотип ПИН, № 1265/105; 4а – сверху (×2), 4б – снизу (×2), 4в – сбоку (×2); Крым, Байдарская долина, гора Кутур-Кая; верхний титон или нижний валанжин.

Фиг. 5. Hadrocheilus (Arcuatobeccus) zakharovi sp. nov.; голотип ПИН, 3911/19; 5а – сверху (×2), 5б – спизу (×1,8), 5в – сбоку (×1,5); Крым, балка Янтым; верхний валанжин.

Фиг. 6. Hadrocheilus (Arcuatobeccus) sultanovkensis sp. nov.; голотип ПИН, № 1265/104; 6а – сверху (×2), 6б – сбоку (×1,8), 6в – снизу (×1,8); Крым, пос. Султановка; валанжин.

Фиг. 7. Hadrocheilus (Dentatobeccus) compositus sp. nov.; голотип ПИН, № 3911/25; 7а – сверху (×2), 7б – сбоку (×2), 7в – снизу (×2); Крым, пос. Султановка; пограничные отложения берриаса и валанжина.

Фиг. 8. Hadrocheilus (Dentatobeccus) latissimus sp. nov.; голотип ПИН, № 3911/26; 8а – сверху (×2), 8б – сбоку (×1,8), 8в – снизу (×2); Крым, пос. Султановка; нижний валанжин.


1а
1б
2а
2б
4а
3а
3б
3в
4б
4в
5а
5б
5в
6а
6б
7а
7б
7в
6в
8а
8б
8в

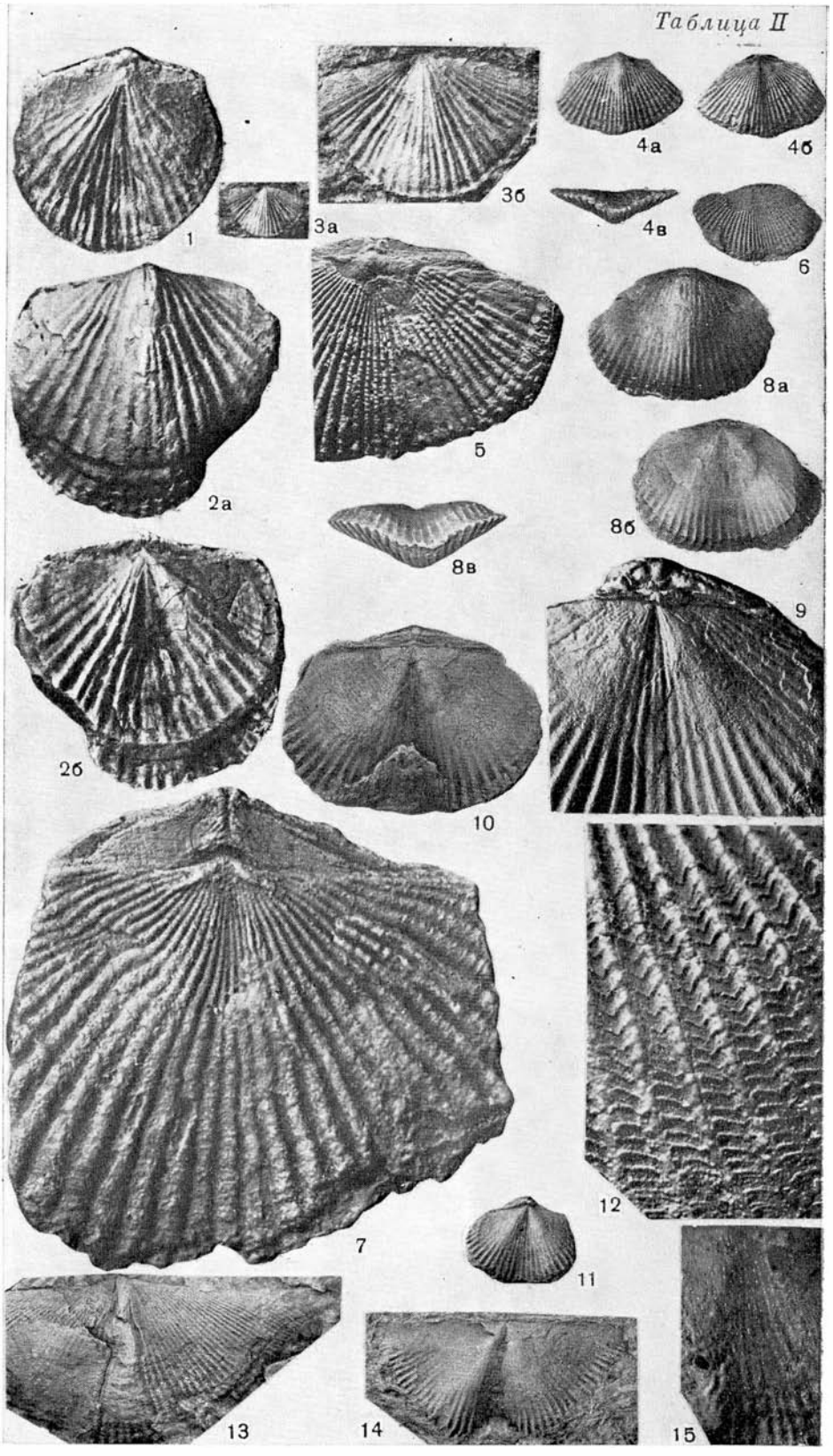


Таблица II
1
3а
3б
4а
4б
4в
6
2а
5
8а
8б
8в
2б
9
10
7
12
11
13
14
15

Рукоятка длиннее капюшона и незначительно уже его, довольно медленно расширяющаяся к заднему краю. Ее верхняя сторона продольно слегка выпуклая или прямая. Борозда рукоятки хорошо развита, умеренно глубокая, округлая в поперечном сечении, ограниченная широкими, чуть уплощенными кантами. Боковые стороны рукоятки плоские, образуют с верхней стороной тупой угол, приближающийся к прямому. Задний край рукоятки фестончатый.

Нижняя сторона едва заметно вогнутая или плоская под большей частью капюшона с высоким зубовидным выростом под вершиной капюшона и большей частью рукоятки, резко снижающаяся к задней части рукоятки. Продольный валик почти не выражен, срединное ребро достаточно отчетливое, особенно под рукояткой.

Размеры в мм:

Экз. №	L	l_1	b_1	l_2	b_2	H	l_1/l_2	b_1/b_2	H/b_1	H/L
Голотип 3911/25	25	13,5	–	15	12	11	0,90	–	–	0,44

Сравнение. От D. latissimus из того же местонахождения отличается значительно более длинным и более узким капюшоном. От D. triangulatus отличается широкими кантами, ограничивающими борозду, и несколько иным профилем нижней стороны.

Распространение. Берриас — валанжин Крыма.

Материал. 7 экз. из окрестностей пос. Султановка; из них два экз. из пограничных отложений берриаса и валанжина и пять экз. из валанжина (сборы В. М. Нероденко).

Hadrocheilus (Dentatobeccus) latissimus Shimansky, sp. nov.

Табл. I, фиг. 8

Название вида от latus *лат.*— широкий.

Голотип — ПИН, № 3911/26; Крым, пос. Султановка; нижний валанжин.

Описание. Капюшон стреловидный, его длина значительно меньше ширины. Боковые края едва заметно выпуклые, режущий край прямой. Срединный кант почти прямой, едва заметно выступающий в виде складочки. Боковые стороны почти плоские. Задний край широко и глубоко вырезан. Крылья большие, узкие. Носик тупой.

Объяснение к таблице II

К статье Розман Х. С.

Фиг. 1–3. Tuvaella dichotomians sp. nov.; 1 – экз. № 3890/680, спинная створка (×4); 2 – голотип, № 3980/676 (×4,25): 2а – брюшная, 2б – спинная створки; 3 – экз. № 3980/681, наружный отпечаток спинной створки: 3а – ×1, 3б – ×3; Южная Монголия, южное предгорье хребта Джинсэту-Ула, 3,3 км юго-западнее родника Цаган-Булак; нижний? – средний лландовери (гобийские слои).

Фиг. 4–7. Tuvaella plana sp. nov.; 4 – экз. № 3980/866, почти целая раковина (×1); 4а – брюшная, 4б – спинная створки, 4в – с переднего края; 5 – экз. № 3980/867, спинная створка (×3); Западная Монголия, Озерная зона, севернее оз. Хара-Ус-Нур, район г. Ургату-Ула, в 2,0 км западнее высоты 1811.2; верхний лландовери – ?нижний венлок (хуцинбулакские слои); 6 – экз. 3980/868, спинная створка (×1); Озерная зона, р. Бургастайнгол; 7 – голотип № 3890/851, спинная створка (×5); Озерная зона, западное предгорье хребта Тохтоген-Шили (севернее оз. Хиргиз-Нур), 4,5 км к юго-юго-востоку от родника Хуцин-Булак; верхний лландовери – ?нижний венлок (хуцинбулакские слои).

Фиг. 8–12. Tuvaella rackovskii Tchernychev; 8 – экз. № 3980/363, целая раковина (×1): 8а – брюшная, 8б – спинная створки, 8в – с переднего края; 9 – экз. 3980/869, макушечная часть спинной створки (×3); 10 – экз. № 3980/706, спинная створка (×1); 11 – экз. № 3980/362, спинная створка (×1); 12 – экз. № 3980/721, поверхность брюшной створки (×6); Монгольский Алтай, правобережье Их-Ойгурингол, г. Кызыл-Джар-Чокусу; венлок (верхи ойгурингских слоев).

Фиг. 13–15. Tuvaella gigantea Tchernychev: 13 – экз. № 3980/864, брюшная створка (×1); 14 – экз. № 3980/861, спинная створка (×1); 15 – экз. № 3980/858, отпечаток спинной створки (×7); Монгольский Алтай; правобережье р. Их-Ойгурингол, г. Кызыл-Джар-Чокусу; лудлов (верхи чокусинских слоев).

Рукоятка длиннее капюшона и значительно уже его, довольно быстро расширяющаяся к заднему краю. Ее верхняя сторона продольно незначительно выпуклая. Борозда рукоятки узкая, довольно глубокая, более или менее округлая в поперечном сечении, ограничена широкими округлыми кантами. Боковые стороны рукоятки небольшие, плоские, образуют с верхней стороной тупой угол. Задний край округлый с небольшой выемкой у заднего края борозды.

Нижняя сторона чуть заметно вогнутая под передней частью капюшона, образует под его вершиной отчетливый, но не очень высокий зубовидный вырост. Этот выступ захватывает и значительную часть нижней стороны под рукояткой и только в задней ее половине резко понижается к заднему краю. Достаточно отчетливо срединное ребро.

Размеры в мм:

Экз. №	L	l_1	b_1	l_2	b_2	H	l_1/l_2	b_1/b_2	H/b_1	H/L
Голотип 3911/26	17,5	8	15	11	9,5	7	0,73	1,57	0,48	0,4

Сравнение. От подавляющего большинства других видов отличается исключительной шириной капюшона. От D. latus, также отличающегося от других форм исключительной шириной, наш вид отличается значительно более узкой рукояткой и более узкой бороздой.

Материал. Голотип (сборы В. М. Нероденко).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Захаров Ю. Д.* Новые находки ринхолитов, анаптихов, аптихов и остатков радулы цефалопод на территории СССР.– В кн.: Ископаемые беспозвоночные Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 80–81.
2. *Шиманский В. Н.* К вопросу о систематике ринхолитов.– Докл. АН СССР, 1947, т. 58, № 7, с. 1475–1478.
3. *Шиманский В. Н.* Наутилиды.– В кн.: Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. М.: Гостоптехиздат, 1960, с. 239–248.
4. *Шиманский В. Н.* Новый ринхолит из сеномана Крыма.– Палеонтол. журн., 1973, № 3, с. 132–133.
5. *Шиманский В. Н.* Историческая смена ринхолитов.– В кн.: Головоногие моллюски. М.: Наука, 1985, с. 155–167.
6. *Teichert C., Moore R. C., Nodine Zeller D. E.* Rhyncholites.– In: Treatise on invertebrate paleontology, Pt k. Geol. Soc. Amer.– Univ. Kansas Press, 1964, p. 467–484.
7. *Teichert C., Spinosa C.* Cretaceous and Tertiary Rhyncholites from the Western Atlantic ocean and from Mississippi.– Univ. Kansas Paleontol. Contribs, 1971, Pap. 58, p. 110.
8. *Till A.* Die fossilen Cephalopodengebisse.– Jahrb. k.-k. geol. Reichsanst., 1907, B. 57, H. 3, S. 535–682.
9. *Till A.* Die fossilen Cephalopodengebisse.– Jahrb. k-k geol. Reichsanst. 1908, B. 58, H. 4, S. 573–608.
10. *Till A.* Die fossilen Cephalopodengebisse.– Jahrb. k.-k. geol. Reichsanst., 1909, B. 59, H. 2, S. 407–921.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
3.VII.1984

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1986 № 2

УДК 564.1.551

АСТАФЬЕВА М. М.

ПЕРВАЯ НАХОДКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА TRABECULATIA (BIVALVIA) В ПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ СЕВЕРО-ВОСТОКА СССР

Уточняется систематика пермских иноцерамоподобных двустворчатых моллюсков. Описывается новый подвид рода Trabeculatia – T. trabeculum gibberosa, впервые встреченного на территории СССР.

Группа пермских иноцерамоподобных двустворчатых моллюсков, к которой относится род Trabeculatia Waterhouse, 1979, долгое время считалась характерной только для Гондваны [12, 15]. Находимые на территории Северо-Востока Азии аналогичные ископаемые плохой сохранности относились к иноцерамам, а вмещающие их породы считались мезозойскими. И, как отмечает Ю. Н. Попов [9], только после того, как Н. С. Воронец [2] обнаружила совместно с иноцерамоподобными двустворчатыми моллюсками ядра беллерофонтид, возраст этих отложений был определен как палеозойский.

К настоящему времени из пермских отложений Биармийской палеогеографической области, выделенной Г. В. Котляр и В. Г. Ганелиным [8], описаны следующие роды: Kolymia Licharew, 1941, доминирующий в комплексе иноцерамоподобных двустворчатых моллюсков указанной области; Intomodesma Popow, 1958; Evenia Kusnezov, 1973; Atomodesma Beyrich, 1864 и Varvaria Astafieva, 1985. Род Atomodesma широко распространен в перми Гондваны, откуда наряду с ним описаны Aphanaia Koninck, 1877; Maitaia Marwick, 1934; Mytilidesmatella Waterhouse, 1979; Trabeculatia Waterhouse, 1979 и Permoceramus Waterhouse, 1970.

Однако родовой ранг перечисленных таксонов признается не всеми исследователями. Дж. Дикинс [14] объединил все описанные к 1963 г. таксономические группировки в один род — Atomodesma, выделяя внутри него три подрода — номинативный, Aphanaia и Kolymia. Maitaia и Intomodesma этот автор не считает даже подродами и включает их в подрод Aphanaia. Близкого мнения придерживаются Б. Раннегар и Е. Кауффман [16], с той лишь разницей, что Aphanaia и Intomodesma рассматриваются ими как подроды Atomodesma, а за Kolymia сохраняется ранг рода. Что же касается рода Evenia, то его австралийские палеонтологи считают синонимом Atomodesma (Aphanaia). В. А. Муромцева [7] всех иноцерамоподобных двустворчатых моллюсков северных регионов СССР относит к двум родам — Kolymia и Atomodesma, включая все остальные вышеупомянутые таксоны в состав последнего рода и не выделяя их даже на подродовом уровне.

Само название «иноцерамоподобные» говорит о близости этих двустворчатых моллюсков к мезозойским иноцерамам, и к настоящему времени считается практически общепринятым рассматривать их в составе семейства Inoceramidae Giebel, 1852. Причем пермские представители этого семейства относятся к двум подсемействам. Номинативное, объединяющее роды с мультивинкулярным лигаментом, включает Permoceramus и Varvaria [1]. Ко второму подсемейству Atomodesminae Waterhouse, 1976 принадлежат все остальные перечисленные выше роды. Однако следует отметить, что Дж. Уотерхауз, выделяя подсемейство Atomodesminae, по-видимому, не имел возможности ознакомиться с работой В. В. Кузнецова [5], вышедшей несколько ранее, в которой было выделено новое

семейство — Kolymiidae, объединявшее роды Kolymia, Evenia и Intomodesma. Ни Atomodesma, ни другие широко распространенные в перми Гондваны таксоны (Aphanaia, Maitaia) автор в это семейство не включил. Сходство их с родами нового семейства Кузнецов считал чисто внешним. Колымииды, по его мнению, генетически единая группа, роды которой образуют «эволюционную цепь Kolymia — Evenia — Intomodesma» [5, с. 24]. Таким образом, колымииды, по Кузнецову, эндемичны и распространение их, по всей видимости, ограничено Верхояньем.

Семейство Kolymiidae, по представлениям Кузнецова, объединяет формы с неравносторонней, равно- и неравностворчатой раковиной, имеющей терминальные и субтерминальные макушки, задние, а иногда и передние ушки. У представителей семейства отмечается сильное развитие призматического слоя. Характеризуя внутреннее строение колымиид, его автор отметил отсутствие замочных зубов и наличие двух аддукторов, но не указал местонахождение отпечатков этих мускулов. Кстати, анизомиарность свойственна лишь роду Kolymia, а интомодесмы и эвении, по-видимому, имеют только один задний аддуктор, т. е., вероятно, были мономиарными формами. Характер лигамента в диагнозе не был указан, хотя именно строение лигамента — один из ведущих признаков, определяющих семейственную принадлежность в рассматриваемой группе двустворчатых моллюсков отряда Pterioida. Отсутствие этого признака в диагнозе делает практически невозможным сравнение колымиид с иноцерамидами. Сам автор не провел такого сопоставления и не определил надсемейственное положение колымиид.

К этому следует добавить, что роды Intomodesma и Evenia несомненно близки к Aphanaia, причем представители последнего не только широко распространены в перми Гондваны, но известны и в Биармийской палеогеографической области. Они встречены на территории СССР в пермских отложениях Верхоянья и Северо-Востока [7, с. 137]. А формы, близкие эвениям, судя по изображениям Уотерхауза [21], найдены в пермских отложениях Новой Зеландии. В последнее время и интомодесмы были обнаружены за пределами Биармийской области — в перми Северной Америки [16]. Таким образом, говорить об эндемичности евразиатских иноцерамоподобных двустворок вряд ли возможно, а генетическая близость интомодесм и эвений с афанайями сомнений не вызывает. Что же касается колымий, то на континентах Гондваны их, по-видимому, нет, а виды, относимые австралийскими палеонтологами к этому роду [21], в действительности принадлежат другим родам.

Принимая во внимание все вышесказанное, представляется наиболее рациональным в настоящее время объединить иноцерамоподобных двустворок с дупливинкулярным лигаментом в один крупный таксон ранга подсемейства, признав за ним по закону приоритета название, предложенное Кузнецовым. Мы полагаем, что это подсемейство, вероятно, следует рассматривать в составе семейства Inoceramidae. Однако диагноз Kolymiinae должен быть дополнен, состав его расширен за счет включения «гондванских» родов — Atomodesma, Aphanaia, Maitaia, Mytilidesmatella и Trabeculatia. Первый из этих родов в Биармийской области распространен достаточно широко, афанайи и майтайи довольно редки. Найдены в верхнепермских отложениях и трабекулятии, впервые описываемые в данной статье. Лишь род Mytilidesmatella известен пока только в перми Новой Зеландии.

Следует сказать, что и систематическое положение семейства Inoceramidae дискуссионно. Разные авторы относят его к различным надсемействам отряда Pterioida: Ambonychioidea Miller, 1877 [16, 20], Inoceramoidea Giebel, 1852 [21], Pterioidea Gray, 1847 [13]. Уточнение этого вопроса нуждается в дальнейших исследованиях.

Что же касается впервые найденного подвида, то как в Новой Зеландии, так и в Новой Каледонии остатки Trabeculatia встречаются в песчаниках, причем в Новой Зеландии это крупнозернистые песчаники, а в Новой Каледонии — голубые граувакки [18, 19, 21], которые большинство исследователей относят к крупнозернистым обломочным песчаникам не-

ясного происхождения [3]. Наши находки трабекулятий на Охотском побережье также приурочены к среднезернистым песчаникам. Во всех случаях эти довольно грубые терригенные отложения, по-видимому, возникли за счет осадков мелководной, возможно прибрежной, зоны шельфа. Толстостенная, значительно выпуклая, грубоскульптированная раковина трабекулятий также скорее всего свидетельствует о приспособленности этих моллюсков к жизни в зоне подвижных вод. Наличие биссусной щели и уплощенной площадки, образованной крутыми передними склонами створок, говорит о прикрепленном, малоподвижном образе жизни. Вероятно, моллюск лежал на плоской передней части раковины и прикреплялся биссусом к плотным участкам субстрата.

По мнению автора рода [21], Trabeculatia очень близка роду Kolymia. В описании рода Trabeculatia Уотерхауз отмечает, что иногда ядра их раковин напоминают Kolymia, поскольку утолщенность передней стенки при растворении раковины создает впечатление присутствия слабого переднего ушка благодаря переднему расположению септы. Уотерхауз предполагает, что описываемый род мог произойти от Kolymia. В этом случае в ходе исторического развития переднее ушко Kolymia «вдвинулось» в раковину, а ее передняя стенка стала более толстой. Второй предполагаемый предок описываемого рода — Maitaia. В этом случае отделение Trabeculatia произошло в результате сдвига вперед умбональной септы по отношению к макушке, уменьшения размеров септы, утолщения раковины у переднего и замочного краев. Такие изменения могли быть обусловлены приспособлением к обитанию в условиях более активной гидродинамики. Последний путь развития нам кажется более вероятным.

Среди близких к Trabeculatia форм Уотерхауз [21] отмечает один вид из перми Биармийской области — это Kolymia irregularis Licharew [6], к которому часто относят многочисленные формы, не принадлежащие роду Kolymia. Вид охарактеризован недостаточно, нуждается в переизучении и ревизии, до проведения которых невозможно уточнить его родовую принадлежность. Поэтому на данном этапе род Trabeculatia рассматривается как монотипный. T. trabeculum описан из свиты Литл Бен, которая относится к пурухауанскому ярусу новозеландской схемы, сопоставляемому с гваделупским ярусом [19]. Уотерхауз коррелирует эти отложения с уруштенским подъярусом джульфинского яруса области Тетис [20, 22]. Что касается сопоставления со стандартной шкалой Восточно-Европейской платформы, то оно может быть только условным [17].

Встреченный нами представитель рода Trabeculatia найден в верховьях р. Иня (побережье Охотского моря) в кулинской свите. Кулинская свита сопоставляется с хивачским горизонтом региональной шкалы Таймыро-Колымского региона, который был в свою очередь сопоставлен с казанским и татарским ярусами [10]. Позднее объем этого горизонта был сокращен, он стал коррелироваться лишь с нижней [11] или средней [4, 8] частью татарского яруса. Не противоречат такому заключению о возрасте кулинской свиты и данные по двустворкам. Выявленный нами в свите комплекс двустворчатых моллюсков определяется как позднеказанский — татарский.

СЕМЕЙСТВО INOCERAMIDAE GIEBEL, 1852
ПОДСЕМЕЙСТВО KOLYMIINAE KUSNEZOV, 1973

Диагноз. Раковина от мелкой до очень крупной; иноцерамоподобная, неравносторонняя. Макушки терминальные или субтерминальные. Имеется заднее крыло, а иногда и переднее ушко. Створки состоят в основном из призматического кальцита. Наружная скульптура концентрическая. Замочный край прямой; замок без зубов; дупливинкулярный лигамент располагается в удлиненной бороздке обычно позади макушек. Умбональная септа лежит между лигаментом и передним краем — при отсутствии переднего ушка; у форм, обладающих ушком, септа отсутствует. Отпечаток заднего аддуктора большой; передний аддуктор у большинства форм отсутствует. Мантийная линия без синуса, прерывистая.

Состав. Семь родов: Kolymia Licharew, 1941; Atomodesma Beyrich, 1864; Aphanaia Koninck, 1877; Maitaia Marwick, 1934; Intomodesma Popow, 1958; Mytilidesmatella Waterhouse, 1979; Trabeculatia Waterhouse, 1979.

Сравнение. От номинативного подсемейства отличается дупливинкулярным строением лигамента (у иноцерамин лигамент мультивинкулярный).

Замечания. Следует отметить, что род Kolymia существенно отличается от других родов, входящих в состав описываемого подсемейства. Наиболее характерная особенность колымий — наличие переднего ушка. На ушке располагается отпечаток небольшого переднего аддуктора, вероятно, отсутствующий у остальных родов подсемейства. Умбональная

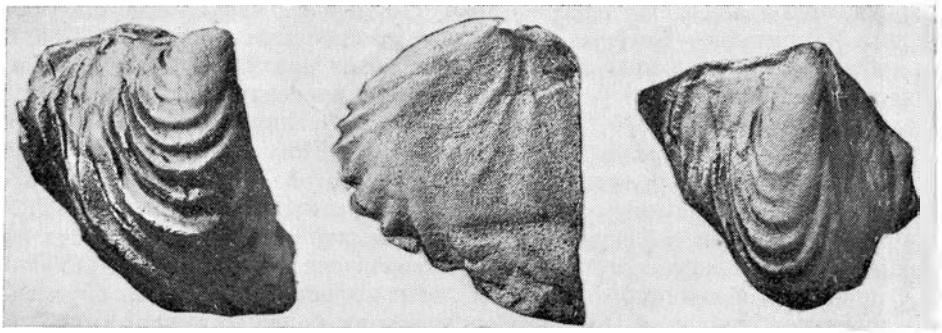


Рис. 1. Trabeculatia trabeculum gibberosa subsp. nov.; голотип № 4150/1 (×1); ядро правой створки в разных положениях

септа, развитая у других родов, по-видимому, отсутствует. Кроме того, строение лигамента Kolymia также несколько отлично. Он располагается на удлиненной плоской площадке, начинающейся перед макушками над ушком, в то время как у других членов подсемейства лигаментная площадка вогнутая (каналовидная) и начинается сразу же за макушками.

Род Trabeculatia Waterhouse, 1979

Trabeculatia trabeculum Waterhouse, 1979

Trabeculatia trabeculum gibberosa Astafieva, subsp. nov.

Название подвида от gibberosus *лат.*— горбатый.

Голотип — ПИН № 4150/1, ядро правой створки; Охотское побережье, левобережье верхнего течения р. Иня; верхняя пермь, кулинская свита.

Описание (рис. 1). Раковина высокая (Д : В — 0,62), слабоопистоклинная, вздутая (вып: В—0,57). Апикальный угол ~70°. Замочный край прямой, его длина составляет 0,8 от длины створки; уплощенное крыло довольно большое, отчетливое, при соединении с замочным краем слегка заостренное, отделено перегибом створки. Передний край длинный, прямой, почти равный высоте створки, слабо вогнут в примакушечной области, с замочным краем соединяется под углом 100°; круто закругляясь, он переходит в короткий, сильно выпуклый брюшной край. Последний спокойно соединяется с длинным, слабовыпуклым задним краем, почти параллельным переднему, по образующим небольшой синусный изгиб у замочного края. Заднезамочный угол около 80°. Макушка невысокая, узкая, заостренная, терминальная, резко прозогирная. Раковина наиболее выпукла в примакушечной области, максимальная выпуклость — вдоль переднего края, где образует килевидный перегиб, вертикально падает к переднему краю, более спокойно уменьшается к заднему и замочному краям.

Наружная концентрическая скульптура представлена гребневыми ободками нарастания, правильными на начальных стадиях роста, затем скульптура становится менее правильной. Ободки нарастания менее высоки, расплывчатые, неправильные. На поздних стадиях роста появляются вставные ободки.

Внутренняя поверхность створки, судя по ядру, помимо концентрической несет тонкую радиальную струйчатость, наиболее четкую в области киля. Замочный край утолщен. Сохранность не позволила наблюдать характер связочного аппарата, мускульных отпечатков и мантийной линии. Структура раковины не изучена.

Возрастные изменения. Голотип представлен ядром с обломанными краями, поэтому измерить основные характеристики для взрослой формы не удалось. На основании измерений, проведенных по линиям роста раковины (см. ниже), составлен график, показывающий изменения отношений длины и выпуклости к высоте по мере роста (рис. 2).

	Д	В	Вып	Вып : В	Д : В	Переднезамочный угол, град
1	10	15	–	–	0,67	74
2	15	27	7	0,26	0,56	87
3	18	30	9	0,30	0,60	90
4	24	32	22	0,69	0,75	–
5	30	38	32	0,84	0,79	–
6	37	60	34	0,57	0,62	106

Явственно выделяются три этапа роста моллюска. На первом, начальном этапе раковина прозоклинна (переднезамочный угол 74–87°), рост ее происходил в основном в высоту без существенного увеличения ее выпуклости; концентрическая скульптура в виде ободков, расширяющихся на килевидном перегибе, идущем от макушки к переднебрюшному соединению. На втором этапе рост раковины характеризовался резким увеличением выпуклости, при этом рост раковины в высоту замедлялся, раковина становилась аклинной, концентрическая скульптура резкой. Третий, последний из наблюдаемых этапов роста в общих чертах повторяет первый, так как раковина вновь росла преимущественно в высоту, но становилась слабоопистоклинной (переднезамочный угол 106°), а скульптура — менее рельефной, неправильной. Эта неравномерность роста придавала раковине своеобразную горбатую форму, которая обусловливается приуроченностью максимальной выпуклости к ранним стадиям развития.

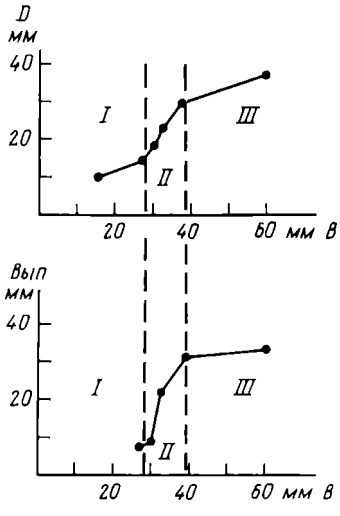


Рис. 2. Онтогенетические изменения трех параметров голотипа Trabeculatia trabeculum gibberosa subsp. nov.

Сравнение. От номинативного подвида отличается бо́льшим средним значением Д: В — 0,62 (у номинативного подвида среднее значение — 0,86), сильнее выпуклой раковиной (Вып: В — 0,57, против 0,30 у номинативного подвида) и слабоопистоклинной раковиной на взрослых стадиях роста.

Материал. Ядро и отпечаток правой створки с обломанной нижней частью из одного местонахождения.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Астафьева-Урбайтис К. А., Астафьева М. М.* Новый род пермских иноцерамид (Bivalvia).– Палеонтол. журн., 1985, № 4, с. 112–115.
2. *Воронец Н. С.* Некоторые представители пластинчатожаберных из среднеюрских и нижнемеловых отложений Хараулахских гор.– В кн.: Сборник статей по геологии Арктики, вып. 4. Тр. Ин-та геол. Арктики, 1933, т. 72, с. 190–197.
3. Геологический словарь. М.: Госгеолтехиздат, 1955, т. 1, с. 402.

4. *Котляр Г. В., Ганелин В. Г.* Основные достижения и проблемы в изучении пермской системы СССР.– В кн.: Стратиграфия фанерозоя СССР. Тр. ВСЕГЕИ, 1983, т. 322, с. 53–68.
5. *Кузнецов В. В.* Новый род пермских иноцерамоподобных двустворок.– В кн.: Новости геологии Якутии. Вып. 3. Якутск, 1973, с. 23–27.
6. *Лихарев Б. К.* Фауна пермских отложений Колымского края. Колымская геологическая экспедиция 1929–1930 гг., т. 1, ч. 2.– Тр. Совета по изуч. производит. сил. Сер. якутская, вып. 14, 1934. 148 с.
7. *Муромцева В. А., Гуськов В. А.* Пермские морские отложения и двустворчатые моллюски. Л.: Недра, 1984. 154 с.
8. Основные черты стратиграфии пермской системы СССР. Л.: Недра, 1984. 280 с.
9. *Попов Ю. Н.* Некоторые пермские пелециподы, гастроподы и аммониты Верхоянья.– В сб.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Вып. 12. Магаданское кн. изд-во, 1958, с. 137–150.
10. Решения II Межведомственного стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою Северо-Востока СССР (Магадан, 1974–1975 гг.). Т. 3. Докембрий и палеозой Северо-Востока СССР. Магадан, 1978. 192 с.
11. *Степанов Д. Л.* Яруская шкала перми СССР в свете современных данных. 27 МГК. Доклады, т. 1. М.: Наука, 1984, с. 140–147.
12. *Beyrich E.* Über eine Kohlenkalk Fauna von Timor.– Abhandl. Acad. Wiss. Berl., 1864, S. 61–98.
13. *Campbell H. J.* New records and taxa of Permian and Triassic fossils from New Caledonia and New Zealand.– Alcheringa, 1984, v. 8, p. 151–167.
14. *Dickins J. M.* Permian Pelecypods and Gastropods from Western Australia.– Commonwealth Australia. Dep. Nat. Developm. Bur. Min. Resources, Geol. and Geophys., 1963. Bull. № 63. 203 p.
15. *Marwick J.* Some new genera of the Myalinidae and Pteriidae of New Zealand.– Trans. Roy. Soc. N. Z. Geol., 1935, v. 65, p. 295–303.
16. *Kauffman E. G., Runnegar B.* Atomodesma (Bivalvia) and Permian species of the United States.– J. Paleontol., 1975, v. 49, № 1, p. 23–51.
17. *Runnegar B., Armstrong J.* Comments on Series and Stages in the New Zealand.– Trans. Roy. Soc. N. Z. Geol., 1969, v. 6 (15), p. 209–212.
18. *Waterhouse J. B.* New Zealand species of the Permian bivalve Atomodesma Beyrich.– Palaeontology, 1963, v. 6, pt 4, p. 699–717.
19. *Waterhouse J. B.* A New Permian Fauna from New Caledonia and its Relationships to Gondwana and the Tethys.– Gondwana Stratigraphy, JUGS, 1970, Sympos. Buenos-Aires UNESCO, p. 249–272.
20. *Waterhouse J. B.* New Occurences of Brachiopod and Bivalve Species from the Arthuron Group of South Otago and Southland New Zealand with comments on Structure and Stratigraphy.– J. Roy. Soc. N. Z., 1976, v. 6, № 2, p. 227–252.
21. *Waterhouse J. B.* New Members of the Atomodesminae (Bivalvia) from the Permian of Australia and New Zeland.– Pap. Dep. Geol. Univ. Queensland, 1979, v. 9 (1), p. 1–22.
22. *Waterhouse J. B.* Permian Bivalvia from New Zealand.– J. Roy. Soc. N. Z., 1980, v. 10, № 1, p. 97–133.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
28.III.1985

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1986 № 2

УДК 564.832 : 551.733.31

РОЗМАН Х. С.

РАННЕСИЛУРИЙСКИЕ БРАХИОПОДЫ TUVAELLA МОНГОЛИИ

Выявлены ранние стадии формирования рода Tuvaella в силуре Монголии, связанные со среднелландоверийской миграцией T. dichotomians из фации известковистых илов внешнего шельфа в терригенные отмельные фации внутреннего шельфа. Длительное существование тувелловой фации Центрально-Азиатской провинции представляется важным биогеографическим фактором для палеореконструкций этой части Азии.

Среди силурийских разнотипных брахиоподовых ассоциаций Центральной Азии, связанных с различными фациями [3—7, 9—11, 16, 19—21], выделяются тувелловые ассоциации. Тувелловая фауна, характерная для прибрежно-отмельных терригенных фаций, известна в пределах СССР в Приамурье, Туве, Горном Алтае, Рудном Алтае, в Тарбагатае и широко распространена в Монголии и Китае.

Наиболее характерный род этой фауны — Tuvaella Tchernychev, 1937 получил таксономическое обоснование в детальном исследовании Е. В. Владимирской [4], которая отнесла Tuvaella к семейству Zygospiridae Waagen, 1883.

Позже П. Коппером [18] при изучении связей родов этого семейства была предложена схема с линией развития: Zygospira Hall, 1862 — Zygatrypa Copper, 1977 — Tuvaella Tchernychev, 1937. Несмотря на то что в строении спиралей и югума этих трех родов Коппером выявлены элементы сходства и постепенного перехода, трудно согласиться с его выводом о положении Zygatrypa в качестве предшественника Tuvaella. Так, Коппер считает, что Zygatrypa отвечает стратиграфическому интервалу между ашгиллским родом Zygospira и силурийским Tuvaella. Представители Zygatrypa — Z. paupera (Bill.) и Z. mica (Bill.) — описаны из формации Юпитер верхнего лландовери о. Антикости (Квебек).

Однако наиболее ранние известные в литературе Tuvaella описаны из среднего лландовери (аналога чинеткинских слоев) Горного Алтая [8], а в верхнем лландовери Центральной Азии Tuvaella уже был широко распространенным родом.

В последние годы в пределах Монголии (в Южно-Монгольском поясе герцинид) нами был обнаружен и изучен своеобразный древний (?ранне-, среднелландоверский) представитель Tuvaella, описанный ниже как новый вид — T. dichotomians.

Сравнительное изучение тувелл из силурийских разрезов Монголии позволило выявить четыре последовательные стадии в развитии этого рода. Особое значение в выявлении тренда Tuvaella принадлежит выделенному древнему виду — T. dichotomians. Этот вид связан с карбонатной фацией открытого шельфа ранне-, среднелландоверийского Палеоджунгарского бассейна. T. dichotomians принадлежит сообществу, в котором обнаружены брахиоподы: Dolerorthis? llandoveriensis Lop., Isorthis sp., Clifthonia ex gr. tabulistriata (Savage), Sowerbyella sp., Strophodonta sp., Leptaena aeqialis Amsd., Alispira cf. gracilis Nikif., Eospirifer cf. parvus Kulk., Howellella tapsaensis Tchern., а также трилобиты и остракоды. Новый вид (табл. II, фиг. 1—3) несет характерные признаки рода, но в отличие от более поздних Tuvaella у него выявлен своеобразный план расположения ребер (табл. II, фиг. 1—2): в срединном секторе мелкого синуса спинной створки первичное срединное ребро раздваивается с после-

дующим вклиниванием центрального ребра, на склонах синуса вставляются дополнительные ребра, а на боках створок отмечено раздваивание и вклинивание отдельных ребер. Кроме этого, для древнего вида Tuvaella характерно развитие двухлопастного замочного отростка и малочисленных (до трех-четырех) оборотов спиральных конусов, что сближает этот вид с Zygatrypa, но резко отличительным для первого остаются длинный замочный край и арея, интенсивное раздваивание и вставление ребер, характер изогнутых массивных лопастей замочного отростка и строение югума (см. вкл. к стр. 22).

Следующая стадия развития монгольских Tuvaella изучена из ассоциаций, распространенных в разрезах верхнего лландовери Озерной зоны Западной Монголии. Эти ассоциации связаны с терригенными отмельными фациями позднелландоверского — ранневенлокского бассейна. Здесь Tuvaella образуют прослои ракушняков, нацело состоящих из разрозненных створок, либо встречаются в известковистых песчаниках вместе с обильными ринхонеллидами из родов Stegerhynchus и Lenatoechia. Tuvaella этой стадии развития (табл. II, фиг. 4—7) крайне близка к T. rackovskii Tchern. из чинеткинских слоев среднего лландовери Горного Алтая [9] и резко отличается от типичных T. rackovskii из Тувы [4, 16], в связи с чем формы рассматриваемой стадии выделяются здесь в самостоятельный вид — T. plana. Для этого вида в синусе выявлено унаследованное от T. dichotomians раздвоение срединного первичного ребрышка с последующим вклиниванием центрального ребрышка, но в отличие от T. dichotomians отсутствуют бифуркация и вклинивание ребрышек на склонах синуса и на боках створок, замочный край сравнительно удлинен, ребра более узкие, их ширина почти равна ширине межреберных интервалов. Внутри раковин T. plana выявлены более длинный и массивный трехлопастной замочный отросток с низкой срединной лопастью и пять оборотов спиральных конусов; последнее более сближает этот вид с T. dichotomians, чем с T. rackovskii.

Третья стадия развития — типичные T. rackovskii, обильно представленные в терригенных отмельных тиховодных фациях венлокского палеобассейна северной части Монгольского Алтая. Здесь в переслаивающихся тонкозернистых песчаниках, алевролитах и аргиллитах T. rackovskii обнаружена в ассоциации с обильными пелециподами и брахиоподами — беззамковыми и замковыми — Eopholidostrophia ex gr. sefinensis Will. и Howellella tapsaensis (Tchern.). У типичных T. rackovskii (табл. II, фиг. 8—12) в срединном секторе синуса выявлено только раздвоение срединного ребра, остальные ребра простые, относительно широкие, округленно-угловатые, разделенные более широкими межреберными интервалами. Для типичных T. rackovskii характерны сравнительное увеличение высоты раковины и соотношения Д : Ш, а также очертания раковин с полуокругленными следами нарастания без оттянутости замочных углов. Для этого вида изучена четкая пластинчатая скульптура нарастания со сближением пластин к переднему краю и игольчатая микроскульптура (табл. II, фиг. 12).

Следующая стадия развития монгольских тувелл — T. gigantea (табл. II, фиг. 13—15) отмечена в верхах венлокского яруса вместе с типичными T. rackovskii, при этом оба вида обнаружены вместе с Isorthis ex gr. markovskii (Tchern.) и Tannuspirifer ex gr. pedaschenkoi Tchern.; выше по разрезу, в отложениях лудловского яруса, T. gigantea известна в комплексе, близком к изученному из пичишуйских слоев Тувы [5]: с Isorthis ex gr. slitensis Walms., I. ex gr. clivosa Walms., I. ex gr. amplificata Walms., Leptostrophia fillosa (Sow.), Sulcatina cumurtukensis (Tchern.), Tannuspirifer pedaschenkoi и др.

У T. gigantea в срединном секторе синуса, как и у T. rackovskii, отмечено только раздвоение первичного срединного ребра (табл. II, фиг. 15), но ребра у T. gigantea узкие и более многочисленные (до 62 в передней трети), соотношение Д : Ш меньше, чем у T. rackovskii, а замочные углы сильно оттянуты по длине замочного края, что отражает иной план роста раковины. По типу узких ребрышек и плану роста раковин T. gigantea

сближается с T. plana, а не с непосредственным предшественником — T. rackovskii.

Изучение стадий развития Tuvaella, обитавших в силурийских бассейнах Монголии, позволяет раскрыть связи с близкими родами Zygospiridae, а также оценить стратиграфическое и палеозоогеографическое значение этого рода.

Так, схема расположения срединных ребер у наиболее древнего известного вида — Tuvaella dichotomians близка к таковой у Zygospira, от которых древний вид тувелл отличается отсутствием зубных пластин, развитием замочного отростка и иным типом югума. Представляется, что ашгиллские Zygospira дали начало как древним Tuvaella, так и Zygatrypa, которые отличались от исходной ветви редукцией зубных пластин, развитием замочного отростка и изменением югума: Коппер [18] отметил W-образный югум Zygospira и U-образный у Zygatrypa и Tuvaella. В связи с выявлением древнего своеобразного представителя тувелл — T. dichotomians роды Zygatrypa и Tuvaella представляются близкими и частично — в позднем лландовери — одновозрастными, но с разными ареалами обитания: Tuvaella — в Центральной Азии, Zygatrypa — в Северной Америке. Таким образом, Zygatrypa не является предшественником Tuvaella [18]. По последовательным стадиям исторического развития тувелл (взрослые особи) прослежены следующие изменения: увеличение основных параметров раковин (длины, ширины, высоты), увеличение выпуклости примакушечной части, изгиба макушки и ареи брюшной створки, упрощение плана расположения срединных ребрышек и изменение очертаний нарастания, последнее особенно характерно для T. gigantea. Изменения внутреннего строения шли по возрастанию числа оборотов спиральных конусов (у T. dichotomians — до трех-четырех, у T. plana — до пяти, у T. rackovskii — до пяти — восьми, а у T. gigantea — до семи — десяти [4]), а также по усложнению замочного отростка, двухлопастного у T. dichotomians, трехлопастного с более низкой срединной лопастью у T. plana и более высокого трехлопастного на последующих стадиях. Наблюдаемые изменения основных параметров раковин монгольских Tuvaella не согласуются с выводами китайских палеонтологов [20] о том, что маленькие раковины, характеризующие T. rackovskii, встречаются в основном в тонкозернистых отложениях, а крупные T. gigantea — в грубозернистых. В разрезах силура северной части Монгольского Алтая оба эти вида обнаружены и совместно, и в очень близких терригенных фациях; при этом раковины T. rackovskii также достигают больших размеров (Д — 30 мм, Ш — 38 мм), уступая T. gigantea лишь по длине замочного края (табл. II, фиг. 10).

Стадии развития рода Tuvaella можно использовать для стратиграфического расчленения соответствующих отложений силура Монголии, рассматриваемых в ранге слоев: ?нижне-, среднелландоверские (гобийские) слои с T. dichotomians, позднелландоверские — ?ранневенлокские (хуцинбулакские) слои с T. plana, венлокские (ойгуринские) с T. rackovskii и ранними T. gigantea, раннелудловские (чокусинские) с T. gigantea.

Значение фациального контроля было, по-видимому, значительным, но наиболее отчетливо он проявился только в середине лландовери, когда произошла резкая смена ареала обитания тувелл: из карбонатной фации открытого шельфа Палеоджунгарского бассейна (с T. dichotomians) тувеллы мигрировали в терригенные отмельные фации обрамления Ангарской суши, к которым приурочены три последующие стадии развития Tuvaella. Эта среднелландоверийская миграция древних тувелл с резким изменением фациальных условий обусловила их адаптивные изменения и широкое расселение на обрамлении Ангарской суши. Отдельные местонахождения Tuvaella (в основном T. gigantea), сравнительно удаленные от Ангарской суши, известные в Южно-Монгольском поясе герцинид Монголии и в смежных районах Китая [19, 21], связаны с отмельными фациями участков обмеления.

Общий ареал распространения тувелл определяет силурийскую Центрально-Азиатскую (Монголо-Охотскую) палеозоогеографическую про-

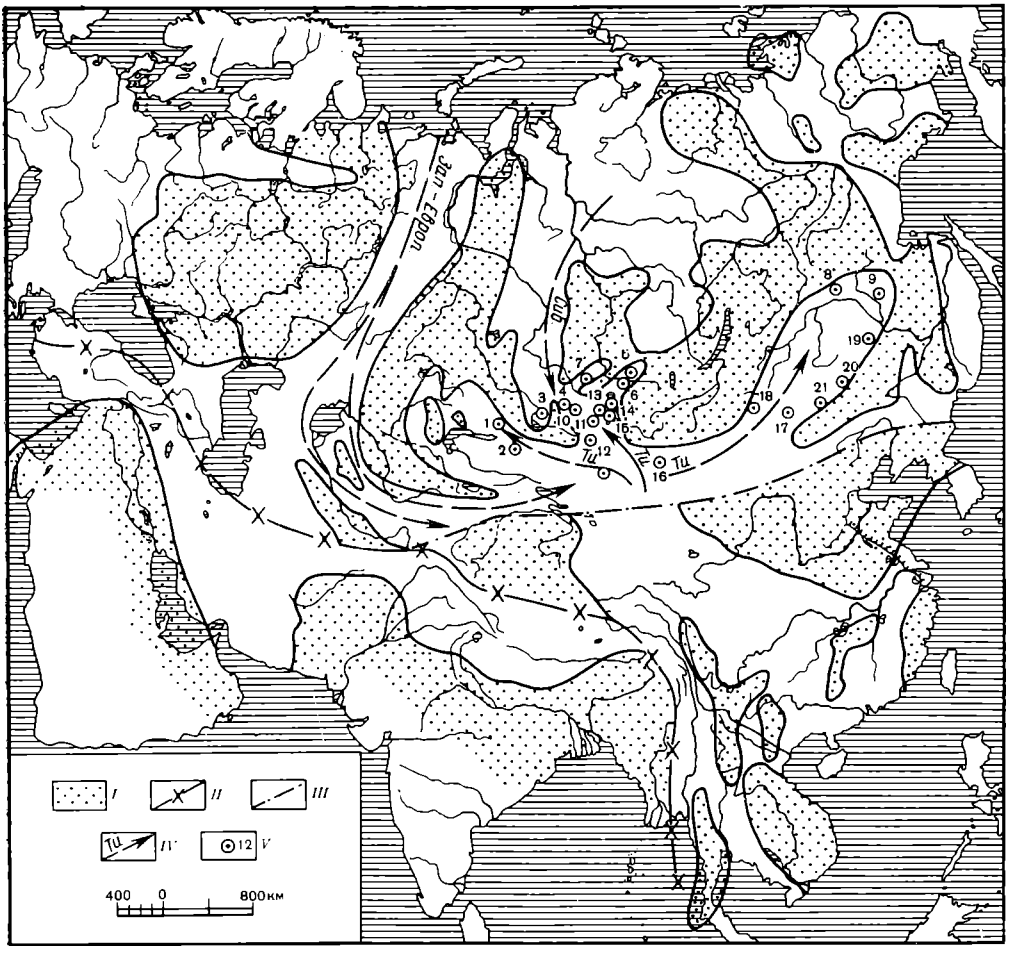


Рис. 1. Схема палеозоогеографии раннего силура Центральной Азии. Обозначения: I – суша; II – северная граница Гондваны в современной структуре; III – северокитайский разлом [17]; IV – предполагаемые пути миграции брахиопод раннего силура (тувелловой, сибирской и западноевропейской фаун); V – местонахождения тувелловой фауны: СССР: *1* – хребет Чингиз [1], *2* – хребет Тарбагатай [13], *3* – Рудный Алтай [12], *4* – Горный Алтай [8, 9], *5*, *6* – Тува [4], *7* – Западный Саян [3], *8* – Верхнеамурский бассейн, *9* – Зейский бассейн [15]; Монголия: *10* – р. Их-Ойгурингол, *11* – Буянтугол, *12* – р. Уэнчигол [14], *13* – р. Бургастайнгол, *14* – Тохтоген-Шили, *15* – хребет Шэргэту-Ула, *16* – южное предгорье хребта Джинсэту-Ула, *17* – район г. Барун-Урт, *18* – бассейн р. Керулен; Китай: *19–21* – хребет Хинган [19, 20], *22* – Восточная Джунгария, район оз. Барколь [19, 21]

винцию [2]. Эта провинция отвечала в основном шельфам бассейнов, омывающих Ангарскую, Восточно-Казахстанскую и Северо-Китайскую суши силура (рис. 1). Длительное существование своеобразной тувелловой фауны отмельных фаций Центрально-Азиатской провинции служит «зоогеографической связкой» силурийских бассейнов и свидетельствует о сближенном положении Ангарского, Восточно-Казахстанского и Северо-Китайского палеоконтинентов. Таким образом, длительное развитие тувелловой фауны может быть использовано в качестве биогеографического фактора в палеореконструкциях силура этой части Азии.

Ниже описываются два новых вида Tuvaella из коллекции, собранной автором и Ч. Минжином в Монголии в 1975–1983 гг. и хранящейся в Палеонтологическом институте АН СССР (ПИН), колл. № 3980. При описании приняты условные обозначения: Д – длина раковины (мм), Ш – ширина, Т – высота, Р – общее число ребер (сп – на спинной, бр – на брюшной створке), р – число срединных ребер (в синусе или на возвышении). Фотоизображения выполнены А. В. Окуневым (Геологический институт АН СССР).

СЕМЕЙСТВО ZYGOSPIRIDAE WAAGEN, 1883
ПОДСЕМЕЙСТВО TUVAELLINAE ALIKHOVA, 1960
Род tuvaella tchernychev, 1937

Tuvaella dichotomians Rozman, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1–3

Название вида от dichotomos *греч.*— разделенный пополам, относится к характеру ребристости.

Голотип — ПИН, № 3980/676, целая раковина; Южная Монголия, южное предгорье хребта Джинсэту-Ула, 3,3 км юго-западнее родника Цаган-Булак; нижний силур, ?нижний — средний лландовери (гобийские слои).

Описание (рис. 2). Раковина маленькая (до 9,0 мм длиной), очень низкая, уплощенно-выпуклая, с очертаниями от полуокругленных до полуовальных. Замочный край прямой, равен или немного меньше наибольшей ширины, замочные углы округленно-тупые. Брюшная створка выпуклая, со срединным низким возвышением, возникающим от макушки и плавно переходящим в бока створки. Макушка маленькая заостренная. Арея низкая, линейная, уплощенная, анаклинная. Дельтирий закрыт дельтидиальными пластинками, в его вершине — еле заметный форамен. Спинная створка уплощенная, со срединной мелкой ложбиной — синусом, который расширяется к переднему краю, занимая его бóльшую часть. Язычок синуса очень низкий дугообразный, незагнутый. Ребра тонкие, округленно-угловатые, дихотомирующие и вклинивающиеся. Промежутки между ними узкие. В синусе первичное срединное ребрышко раздваивается у макушки, во второй трети длины створки вклинивается центральное ребрышко, а на склонах синуса возникают два дополнительных ребрышка, между которыми в передней четверти створки иногда вставляются единичные короткие ребрышки. Общая схема расположения срединных ребрышек в синусе 5 : 1 : 5 или 6 : 1 : 6. На боках створки отдельные ребрышки раздваиваются. Всего имеется до 37 ребрышек, покрытых сближенными тонкими концентрами нарастания.

Внутри брюшной створки (рис. 2) короткие, относительно массивные зубы, зубные поддержки отсутствуют; внутри спинной — относительно массивная замочная пластина и двухлопастный замочный отросток с крючковидно изогнутыми окончаниями лопастей, вдающихся в стенки брюшной створки. Зубные ямки хорошо развиты. Спиральные конусы направлены к центру спинной створки, состоят из трех-четырех оборотов, югум U-образный, с шиповидным отростком, направленным к брюшной створке.

Изменчивость проявляется в очертаниях раковин: Д : Ш изменяется от 1,0 до 0,6, что отвечает полуокругленным или полуовальным очертаниям. Изменяется число ветвящихся боковых ребрышек и вклинивающихся срединных ребрышек третьего порядка.

Размеры в мм, отношения и число ребер:

Экз.	Д	Ш	Т	Д : Ш	Р	р
Голотип						
№ 3980/676	9,0	9,3	3,5	0,9	37	11
№ 3980/677	8,5	10,0	3,1	0,85	34	–
№ 3980/679	8,5	8,5	–	1,0	30	–
№ 3980/682	8,0	12,0	–	0,6	36	–
№ 3980/680	7,5	11,0	–	0,7	37	13
№ 3980/681	6,8	7,2	–	0,9	27	13

Сравнение. По размерам раковин, их очертаниям и ветвлению ребер рассматриваемый вид наиболее близок к Tuvaella cf. rackovskii из позднего лландовери Тарбагатая [13, с. 239, табл. 51, фиг. 23 (только)]. Раковины монгольских форм отличаются в 1,5 раза большими размерами, хорошо заметными ареями и схемой расположения ребер в синусе: у тарбагатайских форм срединные ребра более многочисленные — до 16, при этом срединное ребро, как и у монгольских, раздваивается близ макуш-

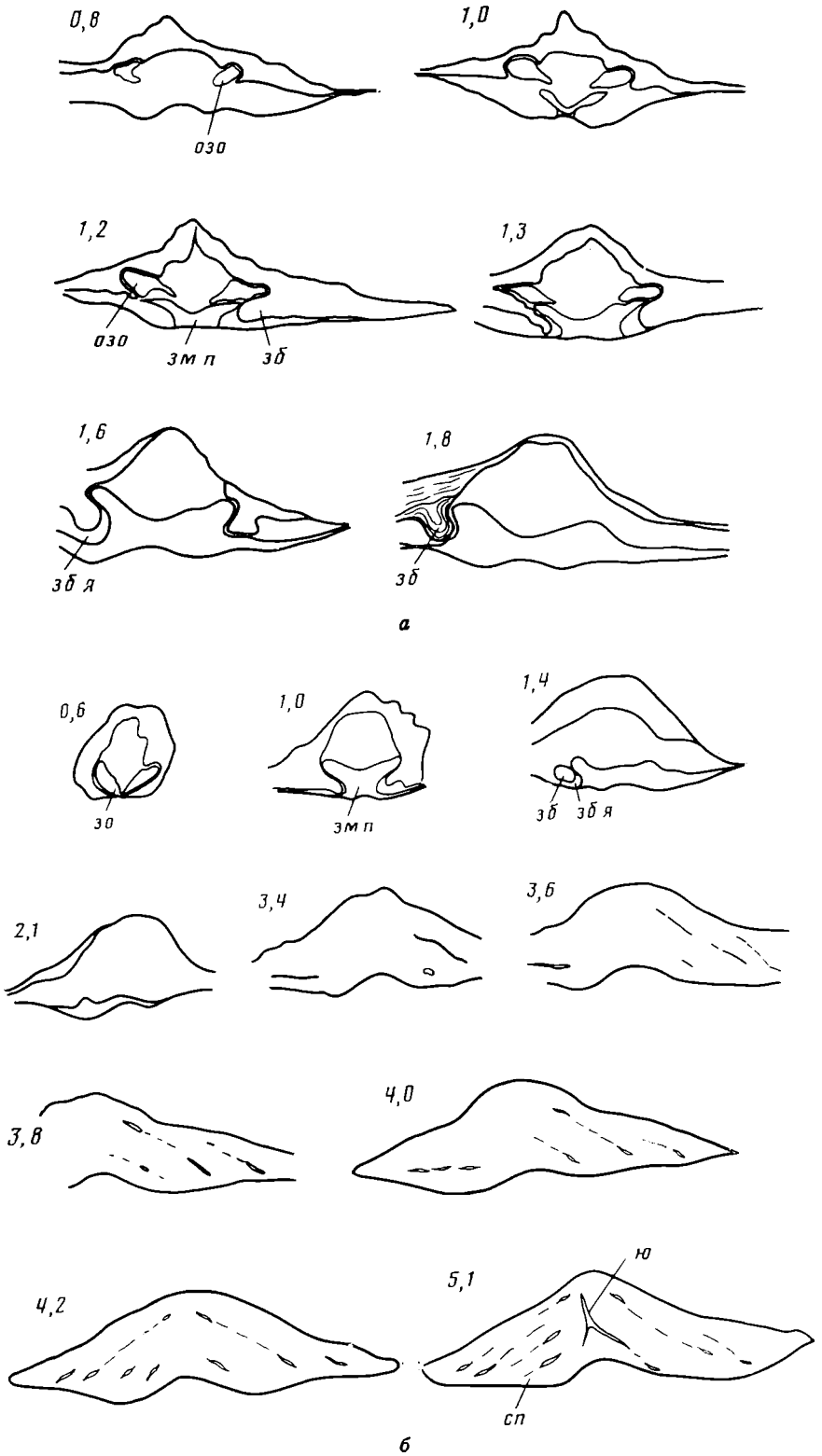


Рис. 2 *а, б*

ки, но без последующего вклинивания центрального ребра; боковые ребра у тарбагатайских форм ветвятся в меньшей степени.

Материал. 8 целых раковин и более 100 створок из одного местонахождения.

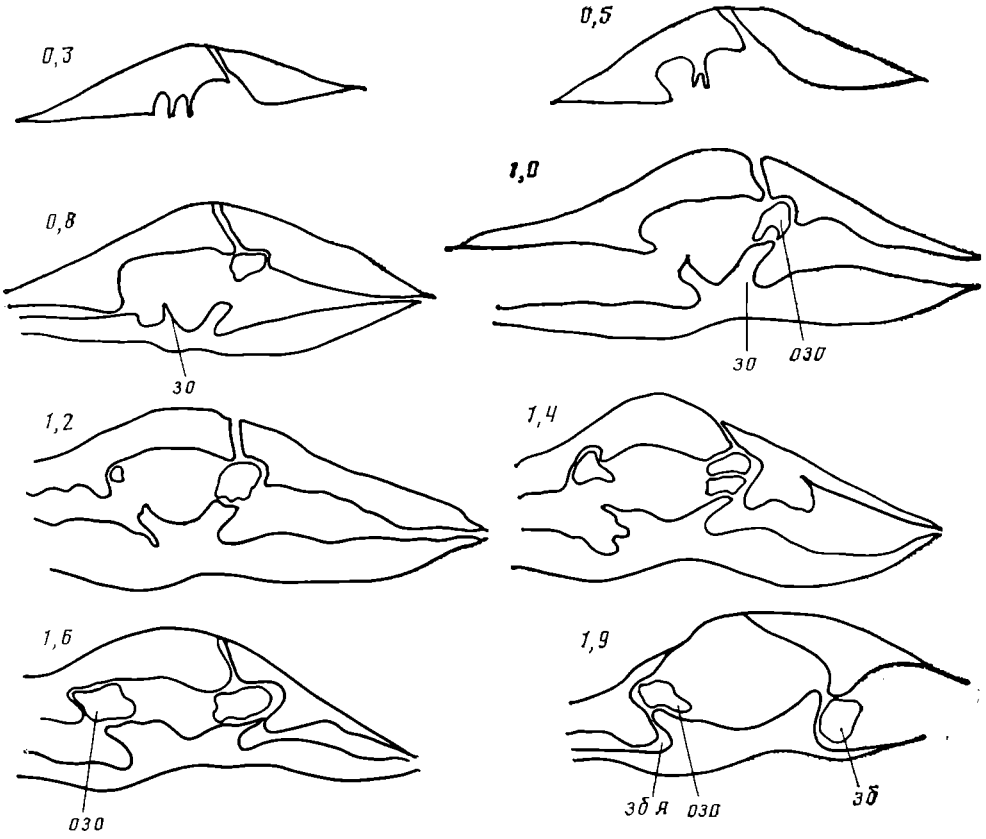


Рис. 2. Tuvaella dichotomians sp. nov., зарисовки срезов примакушечных частей раковин: *а* – экз. № 3980/683а, длина 8,2 мм (×9); *б* – экз. № 3980/678, длина 6,8 мм (×11, ×7); *в* – экз. № 3980/986, длина 5,5 мм (×12). Обозначения: *зб* – зубы, *збя* – зубные ямки, *зо* – замочный отросток, *змп* – замочная пластина, *озо* – окончания лопастей замочного отростка, *сп* – обороты спиральных конусов, *ю* – югальный отросток; цифрами обозначены расстояния в мм от кончика макушки; Южная Монголия, южное предгорье хребта Джинсэту-Ула; лландовери (гобийские слои)

Tuvaella plana Rozman, sp. nov.

Табл. II, фиг. 4–7

Tuvaella rackovskii: Кульков, 1967, с. 35, табл. 2, фиг. 4.

Название вида от planus *лат.*— плоский.

Голотип – ПИН, № 3980/851, почти целая раковина с обломанными замочными краями; Западная Монголия, Озерная зона, хребет Тохтоген-Шили, 4,5 км к юго-юго-востоку от родника Хуцин-Булак; нижний силур, поздний лландовери – ранний венлок, хуцинбулакские слои.

Описание (рис. 3). Раковина небольшая – до 14 мм длиной, очень низкая (до 5 мм), уплощенно-выпуклая, полуовальных очертаний (Д : Ш – 0,6). Замочный край прямой, отвечает наибольшей ширине, замочные углы заостренные, слабооттянутые. Брюшная створка выпуклая, со срединным уплощенно-округлым возвышением, возникающим от макушки. Макушка маленькая заостренная, с точечным фораменом. Арея линейная, низкая, анаклинная. Относительно широкий дельтирий закрыт дельтидиальными пластинками с четким срединным швом (табл. II, фиг. 7). Спинная створка уплощенная, с мелким синусом, возникающим у макушки; синус постепенно углубляется и расширяется к переднему краю; язычок синуса очень низкий, дугообразный, незагнутый. Боковые части

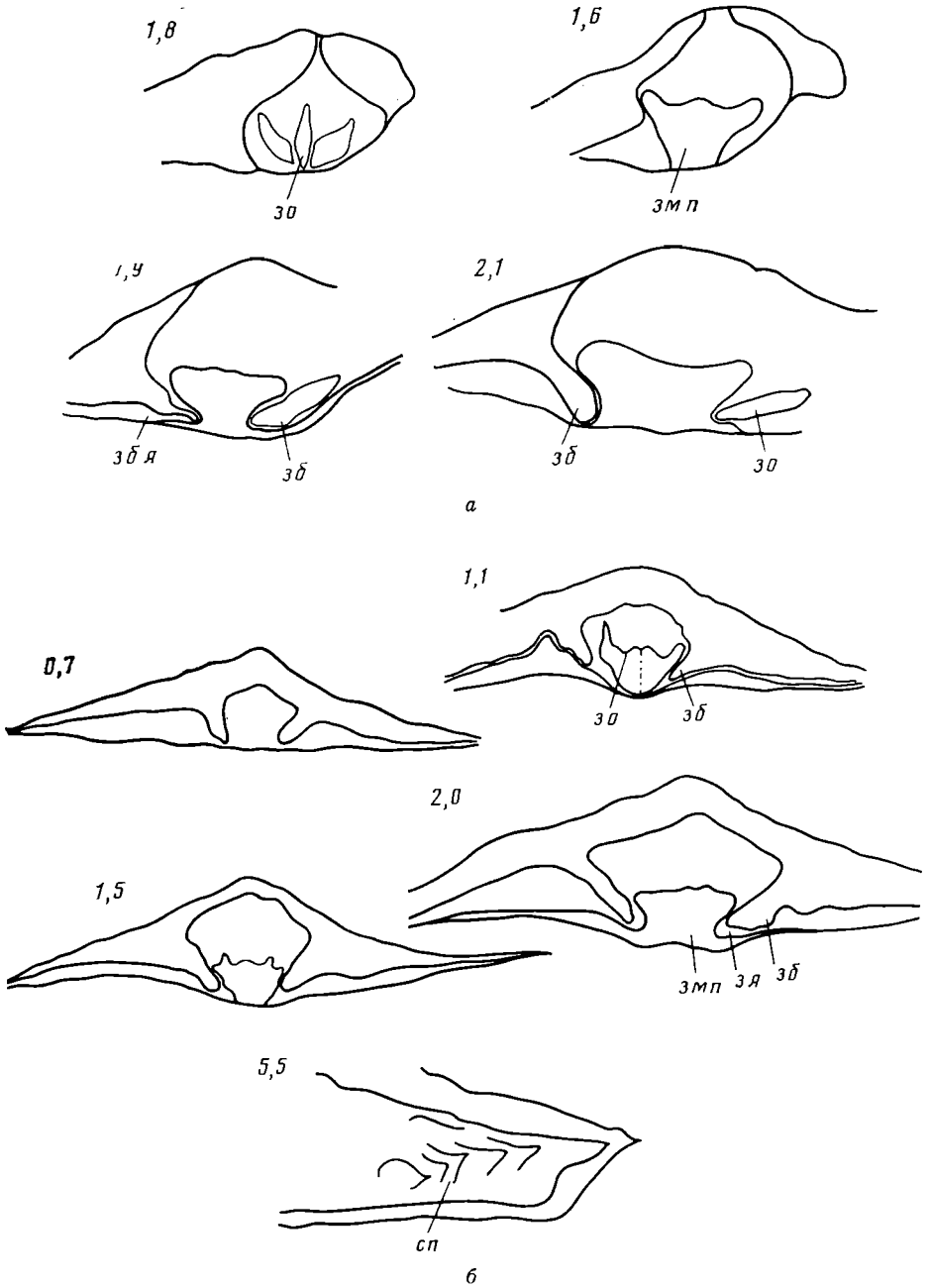


Рис. 3. Tuvaella plana sp. nov., зарисовки срезов примакушечных частей раковин: *а* – экз. № 3980/852, длина 12,2 мм (×8); *б* – экз. 3980/880, длина 11,0 мм (×9). Обозначения те же, что на рис. 2; Западная Монголия, Озерная зона, хребет Ургату-Ула (севернее оз. Хара-Ус-Нур); верхний лландовери – ?нижний венлок (хуцинбулакские слои)

створки уплощенные. Ребра узкие, простые, округленно-угловатые, многочисленные (до 37), из них в срединном секторе синуса выделяются срединное раздваивающееся и центральное вклинивающееся. Схема расположения срединных ребер 3:1:3, реже 4:1:4. Межреберные промежутки у́же ребер. Линии нарастания тесно сближенные, образующие тонкочерепитчатые пластинки (табл. II, фиг. 5).

Внутри брюшной створки очень короткие зубные поддержки и зубы, внутри спинной створки толстый короткий трехлопастный замочный отросток с более низкой срединной лопастью, высокая замочная пластина, зубные ямки. Число оборотов спиральных конусов достигает пяти.

Изменчивость крайне незначительная: количество ребер на створке — 30—37, изредка в синусе наблюдается до 9 ребер (4:1:4). Удивительно выдержано отношение Д : Ш — 0,6. Изменения с ростом касаются незначительного возрастания высоты раковины — до 4,8 мм.

Размеры в мм, отношения и число ребер:

Экз.	Материал	Д	Ш	Т	Д : Ш	Р	р
№ 3980/382	Раковины	13,3	22,5	4,0	0,6	37	7
№ 3980/383	»	12,7	21,0	4,8	0,6	33	7
№ 3980/868	»	12,0	19,0	4,0	0,6	37	7
Голотип							
№ 3980/851	»	12,0	18,0	3,6	0,6	33	7
№ 3980/867	»	11,3	18,0	3,5	0,6	35	7
№ 3980/866	Брюшная створка	12,0	19,0	–	0,7	30	–
№ 3980/867а	Спинная створка	8,0	12,4	–	0,6	30	8

Сравнение. Вид близок к T. dichotomians по развитию очень низких уплощенно-выпуклых раковин с анаклинной ареей и заостренной незагнутой макушкой брюшной створки, по общему количеству ребер — до 37 на створке, по плану расположения ребер в срединном секторе синуса: раздвоение первичного срединного ребра и последующее вклинивание центрального. Отличается от T. dichotomians относительно большими размерами раковин (по длине в 1,5 раза, по ширине вдвое) с относительно более длинным замочным краем и устойчивыми полуовальными очертаниями, тогда как у T. dichotomians Д : Ш изменяется от 0,6 до 1,0. Отличительным является развитие правильных ребер (кроме ребер в среднем секторе синуса), более узких и более малочисленных в синусе (7 против 10—12). У описываемого вида отмечена тонкочерепитчатая скульптура поверхности, незаметная у T. dichotomians. Внутри раковин в отличие от T. dichotomians отмечен хорошо развитый трехлопастный замочный отросток без крючковидно изогнутых окончаний лопастей и большее число оборотов спиралей — пять.

При сравнении с типичными T. rackovskii Tchern. (табл. II, фиг. 8—12) выявлено сходное развитие простых ребер на боках раковин и склонах синуса; сходны черепитчатая скульптура поверхности и развитие трехлопастного замочного отростка. Отличается от T. rackovskii небольшими размерами и очертаниями раковин (у T. rackovskii Д : Ш — 0,8), уплощенностью спинных створок (у T. rackovskii плоско-выпуклая или выпуклая), анаклинной ареей и незагнутой макушкой брюшной створки (у T. rackovskii более выпуклая примакушечная часть с загнутой клювовидной макушкой). Отличия отмечены в скульптуре раковин: у описываемого вида более узкие, менее многочисленные и более сближенные ребра (у T. rackovskii до 49), а в синусе отмечено вклинивание центрального ребра, тогда как у T. rackovskii обычно только раздваивание срединного (табл. II, фиг. 9, 11). Кроме этого, у T. rackovskii выявлена игольчатая микроскульптура: в более широких межреберных промежутках резкие концентрические пластины нарастания несут иголочки (табл. II, фиг. 12). Внутри раковин описываемого вида в отличие от T. rackovskii замочный отросток более низкий, а обороты спиралей малочисленны — до пяти.

Распространение. Западная Монголия, поздний лландовери — ранний венлок, хуцинбулакские слои; Горный Алтай, средний лландовери, чинеткинские слои чинетинской свиты.

Материал. Ракушняки и отдельные створки, реже целые раковины найдены в Западной Монголии (Озерная зона): западное предгорье хребта Тохтоген-Шили (севернее оз. Хиргиз-Нур), 4,5 км юго-юго-восточнее и 3 км южнее родника Хуцин-Булак; р. Бургастайнгол (впадающая в оз. Хиргиз-Нур); хребет Шэргэту-Ула (севернее оз. Хара-Ус-Нур); хребет Ургату — периклинальное северное замыкание синклинальной структуры (севернее оз. Хара-Ус-Нур), 2,5—3,0 км севернее высоты 1811.2; хребет Хогийн-Ула, 2,0 км северо-восточнее родника Талаин-Булак (северо-северо-западнее оз. Хара-Ус-Нур).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Борисяк М. А.* Стратиграфия и брахиоподы силурийских отложений района хребта Чингиз.– Материалы Всес. н.-и. геол. ин-та (ВСЕГЕИ), нов. сер., 1955, вып. 5, № 2. 106 с.
2. *Буко А. А.* Эволюция и темпы вымирания. М.: Мир, 1979. 318 с.
3. *Владимирская Е. В.* Силурийская система в Западном Саяне и Туве.– В кн.: Силурийская система СССР. М.: Недра, 1965, с. 319–339.
4. *Владимирская Е. В.* О систематическом положении и геологическом распространении рода Tuvaella (брахиоподы).– Палеонтол. журн., 1972, № 1, с. 37–44.
5. *Владимирская Е. В.* Силурийские отложения крайнего юго-запада Тувы.– Зап. Ленингр. горн. ин-та, 1972, т. 63, вып. 2, с. 21–29.
6. *Владимирская Е. В.* Брахиоподы силура Тувы.– Ежегодник Всес. палеонтол. о-ва, 1978, т. 21, с. 148–167.
7. *Иванова Е. А.* Экология и развитие брахиопод силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейнов.– Тр. Палеонтол. ин-та. М., 1962, т. 88. 159 с.
8. *Ивановский А. Б., Кульков Н. П.* Ругозы, брахиоподы и стратиграфия силура Алтае-Саянской горной области.– Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. М., 1974, вып. 231. 121 с.
9. *Кульков Н. П.* Брахиоподы и стратиграфия силура Горного Алтая.– Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. М.: Наука, 1967. 146 с.
10. *Кульков Н. П.* Космополитные таксоны в эндемичном комплексе силурийских брахиопод Тувы.– Геол. и геофиз., 1979, № 8, с. 144–148.
11. *Кульков Н. П.* Эколого-биогеографическое исследование лландоверийских брахиопод Алтая.– Сб. научн. тр. Сиб. н.-и. ин-та геол., геофиз. и минеральн. сырья. Новосибирск, 1980, вып. 279, с. 32–37.
12. *Кульков Н. П., Козлов М. С.* О стратиграфии и брахиоподах силура Рудного Алтая.– Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. М., 1978, вып. 405, с. 57–84.
13. *Литвинович Н. В., Бондаренко О. Б., Смеловская М. М., Троицкая Т. В.* Стратиграфия и фауна палеозойских отложений хребта Тарбагатай. М.: Госгеолтехиздат, 1963. 469 с.
14. *Маркова Н. Г.* Стратиграфия нижнего и среднего палеозоя Западной Монголии. М.: Наука, 1975. 119 с.
15. *Модзалевская Е. А.* Полевой атлас силурийской, девонской и раннекаменноугольной фауны Дальнего Востока. М.: Недра, 1969. 327 с.
16. *Чернышев Б. Б.* Силурийские брахиоподы Монголии и Тувы.– Тр. Монгольской комис. АН СССР. М.– Л., 1937, № 29, вып. 5. 94 с.
17. *Chen Xu.* The Silurian graptolite zonation of China.– Canad. J. Earth Sci., 1984, v. 21, № 2, p. 241–257.
18. *Copper P.* Zygospira and some related Ordovician and Silurian atrypoid brachiopods.– Palaeontology, 1977, v. 20, pt 2, p. 295–335.
19. *Rong Jia-yu, Zhang Zi-xin.* A southward extension of the Silurian Tuvaella brachiopod fauna.– Lethaia, 1982, v. 15, № 2, p. 133–147.
20. *Su Yang-zheg.* On the Geological and Geographical Distribution of Tuvaella with Reference to its Habitat.– Acta palaeontol. sinica, 1981, v. 20, № 6, p. 567–576.
21. *Zhang Zi-xin, Rong Jia-yu, Di Qiao-ling.* Silurian Tuvaella gigantea faunula (Brachiopoda) of the Barkol area, Northeastern Xinjang.– Acta palaeontol. sinica, 1983, v. 22, № 3, p. 278–294.

Геологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
16.VIII.1984

Объяснение к таблице II

Фиг. 1–3. Tuvaella dichotomians sp. nov.; 1 – экз. № 3890/680, спинная створка (×4); 2 – голотип, № 3980/676 (×4,25): 2а – брюшная, 2б – спинная створки; 3 – экз. № 3980/681, наружный отпечаток спинной створки: 3а – ×1, 3б – ×3; Южная Монголия, южное предгорье хребта Джинсэту-Ула, 3,3 км юго-западнее родника Цаган-Булак; нижний? – средний лландовери (гобийские слои).

Фиг. 4–7. Tuvaella plana sp. nov.; 4 – экз. № 3980/866, почти целая раковина (×1); 4а – брюшная, 4б – спинная створки, 4в – с переднего края; 5 – экз. № 3980/867, спинная створка (×3); Западная Монголия, Озерная зона, севернее оз. Хара-Ус-Нур, район г. Ургату-Ула, в 2,0 км западнее высоты 1811.2; верхний лландовери – ?нижний венлок (хуцинбулакские слои); 6 – экз. 3980/868, спинная створка (×1); Озерная зона, р. Бургастайнгол; 7 – голотип № 3890/851, спинная створка (×5); Озерная зона, западное предгорье хребта Тохтоген-Шили (севернее оз. Хиргиз-Нур), 4,5 км к юго-юго-востоку от родника Хуцин-Булак; верхний лландовери – ?нижний венлок (хуцинбулакские слои).

Фиг. 8–12. Tuvaella rackovskii Tchernychev; 8 – экз. № 3980/363, целая раковина (×1): 8а – брюшная, 8б – спинная створки, 8в – с переднего края; 9 – экз. 3980/869, макушечная часть спинной створки (×3); 10 – экз. № 3980/706, спинная створка (×1); 11 – экз. № 3980/362, спинная створка (×1); 12 – экз. № 3980/721, поверхность брюшной створки (×6); Монгольский Алтай, правобережье Их-Ойгуринтол, г. Кызыл-Джар-Чокусу; венлок (верхи ойгуринских слоев).

Фиг. 13–15. Tuvaella gigantea Tchernychev: 13 – экз. № 3980/864, брюшная створка (×1); 14 – экз. № 3980/861, спинная створка (×1); 15 – экз. № 3980/858, отпечаток спинной створки (×7); Монгольский Алтай; правобережье р. Их-Ойгуринтол, г. Кызыл-Джар-Чокусу; лудлов (верхи чокусинских слоев).

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1986 № 2

УДК 564.822

МОРОЗОВ П. Е., БЕЛЯЕВА Н. Г.

РЕВИЗИЯ РОДА SEMIPLANUS (BRACHIOPODA)

Обобщены новые данные по морфологии и систематике визейско-серпуховских продуктид родов Semiplanus Sarytscheva, 1952, и Latiproductus Sarytscheva et Legrands-Blain, 1977. Эти данные позволяют внести существенные поправки в диагноз рода Semiplanus и расширить его объем, включив в него часть представителей рода Latiproductus, в том числе типовой вид последнего.

Материал, происходящий из различных районов Московской синеклизы, частично был собран нами в разные годы, частично передан нам А. И. Осиповой, Т. Н. Бельской (Палеонтологический ин-т АН СССР — ПИН), В. В. Алексашиной (ПГО «Центргеология»), В. Л. Карчевским (студент Московского геологоразведочного ин-та — МГРИ). Для сравнения просматривался материал с Урала, присланный Н. В. Калашниковым (Ин-т геологии Коми филиала АН СССР). Этим лицам мы искренне благодарны. Мы также благодарим Н. В. Литвинович (геологический факультет Московского государственного университета — МГУ) за полезные консультации.

Нами просматривались коллекции оригиналов к работам Т. Г. Сарычевой [7, 8] в музее МГРИ и в ПИНе в Москве, Т. Г. Сарычевой и М. Легран-Блэн [10] в ПИНе, М. Э. Янишевского [11] на кафедре исторической геологии Ленинградского государственного университета (ЛГУ), Д. В. Наливкина и Н. Н. Фотиевой [6] в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее (ЦНИГРмузей) в Ленинграде.

Оригиналы к статье хранятся в Палеонтологическом институте АН СССР.

Современные систематические построения для брахиопод невозможны без изучения внутреннего строения створок. Поскольку внутреннее строение семипланид удается наблюдать весьма редко, единственно правильный подход к пониманию их систематики отсутствует в большинстве работ. Ниже мы приводим обзор лишь тех немногочисленных работ, в которых приводится описание внутреннего строения.

Первое изображение внутреннего строения семипланид сделано Т. Давидсоном [12] для Productus latissimus Sow., 1822 (ныне это типовой вид рода Latiproductus). На этом изображении хорошо видны, в частности, ветвистые (дендритовые) отпечатки аддукторов и трехлопастный кардинальный отросток. В той же работе дано аналогичное изображение для P. giganteus Sow. (ныне относится к Gigantoproductus). По внутренним элементам оба вида не обнаруживали различий, и, так как впоследствии у P. giganteus эти элементы были хорошо изучены, а у P. latissimus они изучены не были, последний вид, вероятно на основе изображения Давидсона, традиционно относили к Gigantoproductus. Productus giganteus и P. latissimus были отнесены Сарычевой в 1928 г. [7] к новому роду Gigantella (ныне Gigantoproductus).

В 1952 г. Сарычевой [8] был выделен род Semiplanus, включающий два вида, внешне похожие на Gigantoproductus latissimus, но отличающиеся мелкими частыми иглами на ребрах. Внутреннее строение типового вида нового рода P. semiplanus Schwetzov, 1922 было изучено Сарычевой еще в 1928 г. [7]. Кардинальный отросток Semiplanus состоит из двух петлевидных лопастей (если считать лопастью одну сторону такой

Вид, подвид	Размер взрослых раковин	Форма	Изгиб
Semiplanus semiplanus (Schwetzov, 1922)	Средние – крупные	Обычно широкая	Равномерный
S. mikhailovensis Sarytscheva, 1928	Мелкие	Узкая	»
S. latipriscus (Sarytscheva, 1928)	Средние – крупные	Широкая	Коленчатый
S. latissimus volgensis (Sarytscheva et Legrand-Blain, 1977)	»	Обычно широкая	Равномерный
S. latissimus latissimus (Sowerby, 1822)	»	»	»

петли, то получится как бы четыре лопасти, что отражено у Сарычевой; на самом деле отросток двулопастный). Отпечатки аддукторов представляют, по Сарычевой, «пучок радиально расходящихся ребер» [7, с. 59]. Как видно из оригиналов (музей МГРИ, № 30/37, 30/38), в качестве скульптуры отпечатков аддукторов была описана наружная скульптура, отражающаяся на внутренней поверхности спинной створки из-за того, что створка очень тонкая. Настоящие отпечатки аддукторов на обоих экземплярах практически не развиты по той же причине. В работе Сарычевой [8] описаны близкие виды Gigantoproductus latissimus и G. latipriscus, которые внешне сходны с представителями Semiplanus, но отличаются главным образом крупными редкими иглами.

В 1971 г. Беляева [1] опубликовала результаты детального изучения внутренних элементов G. latipriscus и G. latissimus, у которых оказался не трехлопастный кардинальный отросток со сплошными лопастями, свойственный Gigantoproductus, а типичный «семипланусовый» — из двух петлевидных лопастей. Оба вида были отнесены к роду Semiplanus. Беляева предположила, что в ходе онтогенеза у всех представителей Semiplanus на старческой стадии образуется центральная лопасть кардинального отростка за счет срастания соприкасающихся сторон петлевидных лопастей, а скульптура отпечатков аддукторов изменяется от струйчатой к ветвистой. Это предположение основывалось главным образом на старческом экземпляре S. semiplanus (рис. 1, *ж—и*), у которого наблюдается кардинальный отросток с центральной лопастью между боковыми петлевидными лопастями и ветвистые отпечатки аддукторов. Такой онтогенез может объяснить сходство внутренних элементов Productus latissimus и P. giganteus у Давидсона. Его P. latissimus мог быть старческим экземпляром. Соответственно Беляева изменила диагноз Semiplanus. Если раньше этот род объединял только виды с частыми тонкими иглами на ребрах, то в новом понимании к нему присоединялись виды с редкими крупными иглами, нарушающими правильность ребристости. В диагнозе был отражен и предполагаемый онтогенез внутренних элементов.

Предположение об онтогенезе кардинального отростка Semiplanus было окончательно подтверждено работой Сарычевой и Легран-Блэн [10]. В материале этих авторов по внутреннему строению S. latissimus присутствовали как старческие экземпляры с мощной центральной лопастью (экз. ПИН, № 198/2052, 198/2055, 198/2056), так и один ювенильный, с плохо различимым невооруженным глазом двулопастным отростком (экз. ПИН, № 198/2050). К сожалению, авторами не был учтен материал к работе Беляевой [1] по другим семипланусам (S. semiplanus, S. latipriscus). Поэтому они пришли к выводу, что S. latissimus и S. lati-

подвидов рода Semiplanus

Ребра (число на 1 см в 1 см от макушки)	Иглы	Центральная лопасть замочного отростка	Кардинальный валик
Тонкие (15–21)	Частые		Есть
Тонкие (16–20)	Частые или редкие	Появляется лишь на поздней стадии	»
Тонкие (15–20)	Редкие		»
Относительно тонкие, редко грубые (10–17)	»	На всех стадиях, кроме ранней (на ранней стадии ее нет)	Нет
Обычно грубые (8–15)	»		»

priscus помимо известного ранее внешнего отличия от S. semiplanus по характеру и частоте игл отличаются от типичных Semiplanus и рядом других признаков: 1) наличием игл только на брюшной створке; 2) образованием на взрослой стадии центральной лопасти кардинального отростка (хотя в описании S. semiplanus оно тоже указывается; вероятно, имелось в виду, что этот процесс у S. latissimus раньше начинается и дальше заходит); 3) отсутствием кардинального валика на взрослой стадии.

Исходя из этих отличий, авторы выделили новый род Latiproductus[1] с типовым видом Productus latissimus. В этот род помимо Semiplanus latissimus и S. latipriscus вошел новый вид S. volgensis, ранее принимавшийся за «нетипичные, более тонкоребристые формы» S. latissimus [8, с. 129], а также предположительно Gigantoproductus edelburgensis (Phill.), видимо, по сходству его груборебристой, местами неправильной скульптуры со скульптурой S. latissimus. Сравнивая материал по Semiplanus и Latiproductus, нетрудно убедиться, что признаки, которые должны отличать Latiproductus от Semiplanus, в разных сочетаниях проявляются и у Semiplanus, являясь, таким образом, скорее видовыми, нежели родовыми признаками (см. табл. 1).

1. *Иглы.* Существует высокая вероятность того, что частота игл может сильно варьировать у S. mikhailovensis Sar. В этом случае данный признак не имел бы для рассматриваемой группы не только родового, но и видового значения. В материале к докладу Беляевой [1] имеется шесть экземпляров из с. Горенки Рязанской обл., которые по очертанию раковины соответствуют голотипу S. mikhailovensis Sar. [8, табл. 23, фиг. 158], но имеют редкие, относительно крупные иглы, нарушающие правильность ребристости, что отличает их от голотипа, у которого иглы частые и тонкие, расположенные на ребрах. Один из этих экземпляров с хорошо видным и типичным для Semiplanus кардинальным отростком (рис. 1, *к—м*) изображен нами. Вряд ли это самостоятельный вид, так как отличий от голотипа по форме и характеру ребристости он не имеет, а найден, как и голотип, в михайловском горизонте верхнего визе. К тому же один экземпляр из нашего нового материала, определенный нами как S. mikhailovensis и происходящий из михайловских отложений, вскрытых карьером цементного завода «Спартак» в Рязанской обл., по частоте игл представляет как бы переходную форму между голотипом и экземплярами из Горенок. Видимо, последние относятся к S. mikhailovensis как внутривидовая категория (подвид или морфа). Ранее данные экземпляры были

[1] На с. 81 в рубрике «Сравнение» вместо Latiproductus написано Schwetzovia. То же родовое название использовано в этикетках оригиналов; это, следовательно, первоначальный вариант названия, а не другой род, как может показаться.

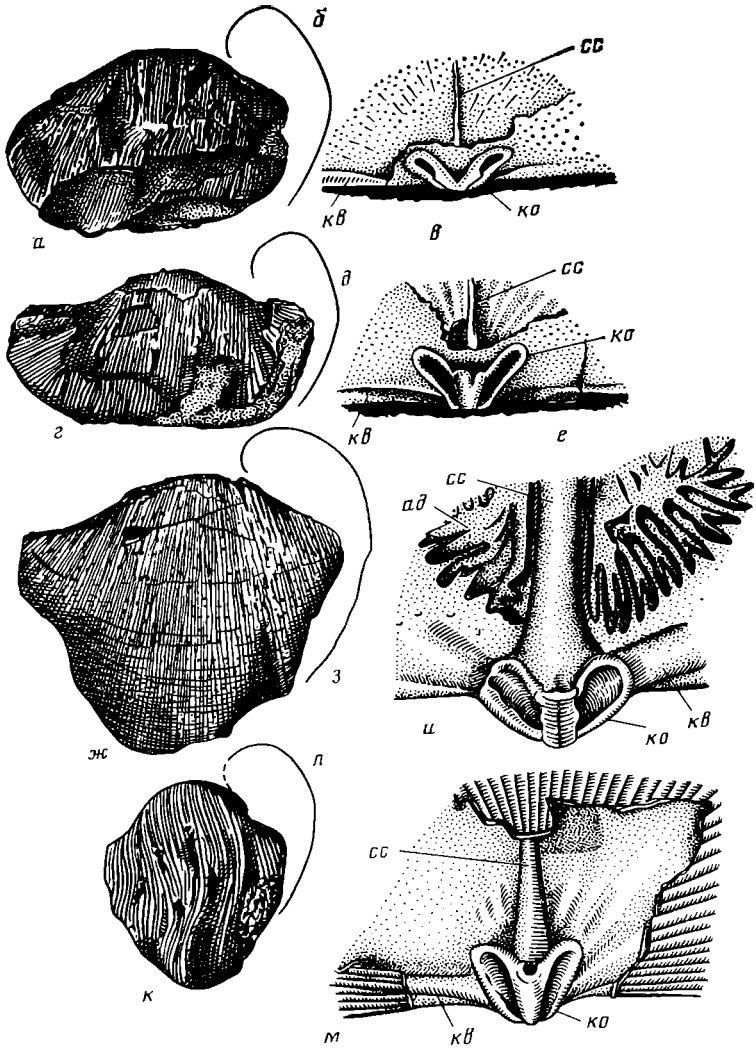


Рис. 1. Некоторые представители рода Semiplanus: *а–е* – S. latipriscus (Sar): *а–в* – экз. № 3037/207, фрагментарная раковина; карьер Заборье у г. Серпухова: серпуховский ярус, тарусский горизонт; *г–е* – экз. № 3037/208, спинная створка, карьер Заборье у г. Серпухова; серпуховский ярус, тарусский горизонт; *ж–и* – Semiplanus semiplanus (Schwetzov); экз. № 3037/1, целая раковина, карьер у с. Горенки Рязанской обл.; визейский ярус, михайловский горизонт; *к–м* – Semiplanus mikhailovensis (Sar.), экз. № 3037/95, целая раковина; карьер у с. Горенки; визейский ярус, михайловский горизонт. Для каждого экземпляра изображены слева направо: общий вид (немного уменьшен), продольный профиль и увеличенные элементы внутреннего строения со стороны смычного края спинной створки. Обозначения: *ко* – кардинальный отросток, *кв* – кардинальный валик, *сс* – срединная септа, *ад* – отпечатки аддукторов

неверно отождествлены Беляевой [1] с S. semiplanus var. rarispina (Janischevsky), так как у этого вариетета тоже имеются редкие иглы. Именно на основе материала из с. Горенки S. semiplanus var. rarispina был переведен ею в ранг вида S. rarispinus, который, как сейчас представляется, не обоснован. Что касается выделенного Янишевским [11] вариетета, то он, судя по экземпляру, принятому автором за голотип (ЛГУ, № 232), представляет, видимо, аберрантную форму S. semiplanus с четко видными редкими иглами даже на макушке. Внешне он неотличим от серпуховского L. latissimus volgensis, о котором сказано ниже, но происходит из отложений окского надгоризонта верхнего визе (р. Мста, ниже д. Егла Новгородской обл.). Второй оригинал Янишевского, относимый им к вариетету rarispina,— обычный S. semiplanus с потертой поверхностью раковины; при этом иглы стерты, но на макушке они сохранились и доста-

точно часты. Таким образом, есть экземпляр, демонстрирующий редкие иглы как результат изменчивости еще одного (кроме S. mikhailovensis) вида — S. semiplanus.

Об отличии Latiproductus от Semiplanus по отсутствию игл на спинной створке можно сказать лишь следующее. На одном нашем экземпляре L. latipriscus из карьера у г. Полотняный Завод Калужской обл., у которого присутствуют две створки, полностью видна их скульптура. Игл на спинной створке нет; есть углубления, соответствующие иглам брюшной створки и точно так же нарушающие правильность ребристости. Никаких следов того, что от этих углублений начинались иглы, не наблюдалось. Вместе с тем у L. latissimus на спинной створке иглы, по-видимому, есть. Рисунок спинной створки у Давидсона [12] сильно стилизован, и трудно определить, иглы это или углубления. Данное изображение не может служить хорошей основой для выводов, но его можно сопоставить с имеющимся у нас фрагментом раковины L. cf. latissimus volgensis (экз. ПИН, № 3037/170), где можно видеть мелкие редкие иглы на спинной створке. Таким образом, этот признак скорее видового, а не родового ранга.

2. *Центральная лопасть кардинального отростка*, как указывалось выше, присутствует на поздних стадиях как у S. semiplanus, так и у L. latissimus, т. е. у типовых видов двух родов. Насколько далеко этот процесс заходит и насколько раньше начинается у L. latissimus, пока неизвестно, но на имеющемся материале видно, что по этому диагностическому признаку между ними имеется существенное сходство.

3. *Кардинальный валик* наблюдался нами у Latiproductus latipriscus (рис. 1, *а—е*) — типичного представителя группы видов с редкими иглами (экземпляры без кардинального валика неизвестны). Получается, что этот вид совмещает признаки двух родов: кардинальный валик и редкие иглы. Лучше всего придавать им лишь видовое значение. У L. latissimus кардинальный валик, как правило, не наблюдается, но на одном экземпляре (экз. ПИН, № 198/2052) виден намечающийся узкий кардинальный валик, как у старческого S. semiplanus.

Теперь коснемся вопроса об отпечатках аддукторов. С 1928 г. считается, что у Semiplanus они, как правило, несут струйчатую скульптуру, хотя эта скульптура имеет другое происхождение, как указывалось выше. Вот почему необходимо уточнить положение Беляевой об онтогенетических изменениях этих отпечатков от струйчатых к ветвистым [1], а также Сарычевой и Легран-Блэн [10, с. 74, 76], когда они отметили, что у Semiplanus отпечатки аддукторов «слегка выпуклые, с продольными штрихами, у старческих особей со следами ветвистости», а у Latiproductus они «гладкие или продольно-штриховатые, иногда неясно ветвистые в передней половине». Более правильную интерпретацию фактов дает Янишевский, описывая S. semiplanus. «Отпечатки аддукторов древовидные, как и у Gigantella, при неполной сохранности они только кажутся неветвистыми» [11, с. 88]. К сожалению, указанный автор на основе этого верного вывода ошибочно относит описываемый вид к Gigantoproductus (=Gigantella).

Действительно, почти на всех известных экземплярах Semiplanus или Latiproductus, где видно внутреннее строение, отпечатки аддукторов слабо выражены или не видны, но не только из-за плохой сохранности, но и по причине очень тонкой спинной створки. В последнем случае эти отпечатки пересекает и делает неясными внешняя скульптура, отражающаяся на ее внутренней поверхности. Хорошо видны отпечатки аддукторов только на одном развитом экземпляре S. semiplanus (экз. ПИН, № 3037/1), где они выпуклые и ветвистые, а спинная створка относительно толстая, и наружная скульптура на ней не отражается. Есть и другие экземпляры, где наблюдаются фрагменты менее ясно ветвистых отпечатков аддукторов, например L. latissimus volgensis (экз. ПИН, № 2223/253). Перечисленный материал не позволяет уверенно говорить о каком-либо онтогенезе этих отпечатков. Ясно лишь, что когда спинная створка относительно толстая, они выражены и нормально ветвисты, как у прочих гигантопродуктид, а когда она более тонкая, то судить о них невозможно.

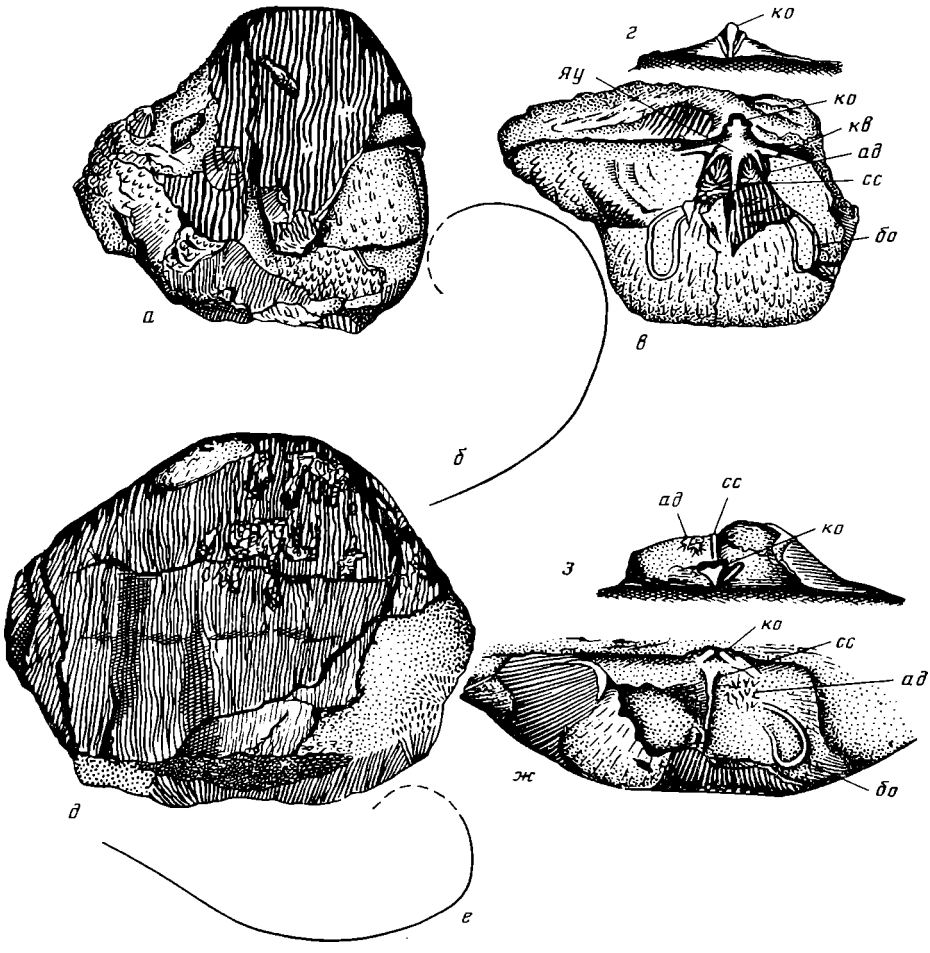


Рис. 2. Представители рода Gigantoproductus, сходные с Semiplanus по наружной скульптуре: *а—г* — Gigantoproductus irregularis экз. № 3037/202, спинная створка со снимающимся фрагментом брюшной; карьер у ст. Угловка Новгородской обл., серпуховский ярус, протвинский горизонт; *д—з* — Gigantoproductus (?)edelburgensis (Phill.); экз. № 3037/206, фрагментарная раковина; Подмосковье (точное местонахождение неизвестно); серпуховский ярус, протвинский горизонт. Для каждого экземпляра изображены в алфавитном порядке: общий вид (уменьшен), продольный профиль, элементы внутреннего строения со стороны смычного края спинной створки и со стороны ее задней части. Обозначения: *бо* — брахиальные отпечатки, *яу* — якоревидные утолщения, остальные — те же, что и на рис. 1

Толщина спинной створки зависит не только от онтогенеза, но и от изменчивости, а также от экологических условий. Во всяком случае на одном экземпляре спинной створки S. semiplanus (музей МГРИ, № 30/38) уже начинает закладываться центральная лопасть кардинального отростка (признак старения), но створка еще тонкая и отпечатков аддукторов почти не видно.

Хотя, как видно из изложенного, род Latiproductus не имел полноценного обоснования, он был использован для дальнейших систематических построений. Н. В. Литвинович и Т. Н. Воронцова [5] относят в настоящее время к этому роду некоторые виды, относимые раньше к Gigantoproductus, но имеющие сходную груборебристую скульптуру, как у L. latissimus. Это, в частности, G. edelburgensis, ранее относимый к Latiproductus предположительно [10], и G. irregularis. Авторы основывались как на сходстве скульптуры, так и на характере кардинального отростка. Сделанное ими изображение G. edelburgensis на табл. 2 представляет собой несколько схематичную реконструкцию экземпляра из Казахстана, который сейчас хранится на кафедре исторической геологии МГУ и рассмат-

ривался нами. Боковые лопасти кардинального отростка на рисунке выглядят петлевидными, как у Latiproductus. На самом деле единственная сохранившаяся на экземпляре боковая лопасть производит впечатление сплошной, как у Gigantoproductus, хотя она несколько длиннее центральной (что для Gigantoproductus нетипично). Такие боковые лопасти наблюдались нами у одного вида — G. glabratus (Janischevsky), вероятно, тождественного ранее описанному G. okensis (Sar.). В нашем материале имеется еще один экземпляр G. edelburgensis из Подмосковья, любезно переданный В. В. Алексашиной с аналогичным, правда, несколько менее массивным кардинальным отростком (рис. 2, *д—з*). К сожалению, его местонахождение, указанное на этикетке, вызывает большие сомнения. У нас не было экземпляров этого вида с достаточно хорошо сохранившимися внутренними элементами, но очень сильное развитие центральной лопасти и сплошные боковые, а также указание Сарычевой [7], что кардинальный отросток данного вида имеет типичную форму для Gigantoproductus, свидетельствуют в пользу того, что этот вид относится скорее всего к Gigantoproductus. К сожалению, экземпляр с кардинальным отростком отсутствует среди оригиналов к упомянутой работе [7].

Значительно лучше нам удалось изучить внутреннее строение G. irregularis (рис. 2, *а—г*). Нами была полностью отпрепарирована внутренняя поверхность спинной створки одного экземпляра. Удачная сохранность позволила наблюдать трехлопастный кардинальный отросток с короткими боковыми лопастями и более длинной центральной (все лопасти сплошные), срединную септу с характерным якоревидным утолщением в основании кардинального отростка, а также дендритовые отпечатки аддукторов и обычные для гигантопродуктид брахиальные отпечатки. По всем признакам принадлежность этого вида к роду Gigantoproductus не вызывает сомнений. Отсюда следует, что большое сходство скульптуры G. irregularis и L. latissimus есть результат параллелизма. Таким образом, можно полагать, что род Latiproductus в понимании Литвинович и Воронцовой сделался сборным. К тому же из статьи не вполне ясно, у каких видов, впервые относимых к Latiproductus внутренние элементы изучены, а у каких нет, и их действительная родовая принадлежность представляется неустановленной. По нашему мнению, некоторые из этих видов принадлежат к Gigantoproductus (для G. irregularis это доказано), а некоторые к другим ранее описанным родам. Так, Latiproductus rectestrius (Groeber) ранее относился Сарычевой и Легран-Блэн [10] к Semiplanella. Возможно, некоторые виды относятся и к Semiplanus (в нашем широком понимании), но это маловероятно ввиду иной формы их раковины и больших размеров.

В заключение приводим сводную таблицу родовой принадлежности некоторых видов в понимании различных авторов (табл. 2) и описание рода Semiplanus в нашем понимании.

СЕМЕЙСТВО SEMIPLANIDAE SARYTSCHEVA, 1960

РОД SEMIPLANUS SARYTSCHEVA, 1952

Semiplanus: Сарычева, 1952, с. 119, 120; Сарычева, Лихарев, Сокольская, 1960, с. 231, 232; Muir-Wood and Cooper, 1960, p. 330; Muir-Wood, 1965, p. 510; Сарычева и Легран-Блэн, 1977, с. 73, 74.

Latiproductus: Сарычева и Легран-Блэн, 1977, с. 75, 76 (pars.); Литвинович и Воронцова, 1983, с. 90—92 (pars.).

Типовой вид — Productus semiplanus Schwetzov, 1922; визейский ярус; Подмосковный бассейн.

Описание. Раковина от небольшого до крупного размера, свернутая в макушечной части равномерно и спирально, реже с перегибом, и более слабо в передней половине. Обе створки тонкие на всем протяжении. Скульптура из выпуклых ребер и линий нарастания, равномерно покрывающих всю поверхность раковины. Ширина ребер, как правило, несколько больше, чем ширина промежутков между ними. Иглы могут быть

Таблица 2

Сарычева Т. Г., 1952	Беляева Н. Г., 1971	Сарычева Т. Г., Легран-Блэн М., 1977	Литвинович Н.В., Воронцова Т. П., 1983	Здесь
Gigantoproductus latipriscus	Semiplanus latipriscus	Latiproductus latipriscus	–	Semiplanus latipriscus
Gigantoproductus latissimus	Semiplanus latissimus	Latiproductus latissimus	Latiproductus latissimus	Semiplanus latissimus latissimus
Gigantoproductus latissimus, нетипичные формы	–	Latiproductus volgensis	–	Semiplanus latissimus volgensis
Gigantoproductus edelburgensis	–	Latiproductus (?) edelburgensis	Latiproductus edelburgensis	Gigantoproductus (?) edelburgensis
Gigantoproductus irregularis	–	–	Latiproductus irregularis	Gigantoproductus irregularis

многочисленны; в этом случае они мелкие и располагаются на ребрах в порядке, близком к шахматному. Бывают, кроме того, иглы редкие и крупные; в этом случае они местами нарушают правильность ребристости. На ушках могут быть косые иглы, не влияющие на ребристость. На спинной створке могут наблюдаться основания игл, или углубления, соответствующие иглам на брюшной створке. Внутри спинной створки сидячий кардинальный отросток, который на ранних стадиях онтогенеза состоит из двух петлевидных лопастей, а на поздних — к ним добавляется сплошная центральная лопасть, покрытая иногда поперечной штриховкой. Эта центральная лопасть образуется за счет утолщения и срастания соприкасающихся сторон петлевидных лопастей. Срединная септа массивная, несущая неглубокую продольную бороздку; кпереди она суживается. Брахиальные отпечатки слабо развиты или отсутствуют. Отпечатки аддукторов ветвистые, но их часто практически не удается наблюдать из-за того, что спинная створка очень тонкая, и на ее внутренней поверхности отражается наружная скульптура в виде ребер, в том числе и на тех местах, где должны быть отпечатки аддукторов. В последнем случае внутренняя поверхность спинной створки часто бывает густо усеяна заостренными шипиками. Вдоль смычного края спинной створки часто развит более или менее хорошо выраженный кардинальный валик, который может и отсутствовать.

Видовой состав. Достоверно к данному роду относятся виды и подвиды, приведенные в табл. 3.

Сравнение. От Semiplanella Sarytscheva et Legrand-Blain, 1977 отличается меньшим развитием боковых лопастей кардинального отростка и образованием центральной лопасти, а также тем, что основание кардинального отростка не замуровано вторичными отложениями раковины; часто также наличием кардинального валика. От Bagrasia Nalivkin, 1960 отличается присутствием септы и развитием центральной лопасти кардинального отростка.

Замечания. 1. Помимо видов, перечисленных в табл. 3, разные авторы отнесли к этому роду ряд видов, родовую принадлежность или обоснованность выделения которых пока нельзя считать до конца установленными. Ниже следует их перечень с замечаниями.

S. belgorodensis Bogunova, 1971. Вид имеет частые иглы и достоверно относится к роду Semiplanus, но не исключено, что он описан на основе уклонившихся экземпляров S. semiplanus, так как его автор приводит в качестве отличительных весьма изменчивые признаки (пропорции раковины, толщину створок, бо́льшее количество игл), а изображения этого вида [2, табл. VIII, фиг. 5—9] обнаруживают большое сходство

Таблица 3

Вид, подвид	Район распространения	Возраст
S. semiplanus (Schwetzov, 1922)	Европа, Урал	Визе
S. mikhailovensis Sarytscheva, 1952	Русская платформа	Верхний визе
S. latipriscus (Sarytscheva, 1928)	Русская платформа, Урал	Серпуховский ярус
S. latissimus latissimus (Sowerby, 1822)	Европа, Азия, Северная Африка, Северная Америка	Верхний визе – серпуховский ярус
S. latissimus volgengis (Sarytscheva, 1977)	Северо-запад Русской платформы	Серпуховский ярус, верхи стешевского и низы протвинского горизонтов

с S. semiplanus. По тем же соображениям можно полагать, что S. venevianus Bogunova, 1971 является синонимом S. semiplanus.

S. tulensis Kalaschnikov, 1966. Существует вероятность, что этот вид с редкими иглами и неизученным внутренним строением относится на самом деле к линопродуктидам Ovatia ovata (Hall). Мы не имели возможности видеть его голотип, а изображения Калашникова [3, табл. IX, фиг. 3—6; 4, табл. XVIII, фиг. 4, 5] не дают полного представления о скульптуре. Но нам удалось просмотреть оригиналы к работе Наливкина и Фотиевой [6], происходящие из тех же отложений, что и голотип (тульский горизонт Урала). Указанные авторы отождествляют S. tulensis с ранее описанным S. mikhailovensis. Но их оригиналы (экз. ЦНИГРмузея, № 157/10124, 158/10124) едва ли можно вообще относить к роду Semiplanus, так как у них принципиально иная скульптура — ребра очень тонкие, а промежутки между ними шире, чем сами ребра; к тому же у них развиты, особенно на макушке, тонкие концентрические морщинки, отличные от рубчиков (линий нарастания) на ребрах представителей рода Semiplanus. Вместе с тем эти экземпляры практически не несут никаких отличий от экземпляров из той же коллекции, описанных теми же авторами как Ovatia ovata (Hall.) (экз. ЦНИГРмузей, № 134/10124, 135/10124). Аналогично выглядят многочисленные дублеты S. tulensis Калашникова, любезно присланные им Беляевой. Правда, среди этих экземпляров есть большая примесь таких, которые можно интерпретировать как Semiplanus, возможно, молодые и плохо сохранившиеся S. semiplanus (последний вид в материале Калашникова представлен хорошо).

S. (?) hemisphaeriformis (Einor, 1946). Судя по изображениям брюшных створок в работах Калашникова [3, табл. XI, фиг. 7, 8; 4, табл. XVIII, фиг. 1, 2, табл. XIX, фиг. 1], а также по имеющимся у нас его дублетам, этот вид, скорее всего относится не к Semiplanus, а к Ovatia. Калашников, относящий его к Semiplanus [3, с. 47], не описывает подробно внутреннего строения, а указывает только на наличие кардинальных валиков, которые имеются, в частности, у Ovatia и других линопродуктид.

S. eliseevi Kalaschnikov, 1974. Внутреннее строение вида не изучено, а изображение голотипа [4, табл. XX, фиг. 13] не обнаруживает признаков, однозначно указывающих на верно установленную родовую принадлежность.

S. fragilis Prentice, 1956. Вид, изображенный Дж. Прентисом [15, табл. 21, фиг. 1, 2], по внешней форме и скульптуре напоминает Gigantoproductus edelburgensis или крупный Semiplanus latissimus. Внутреннее строение спинной створки, показанное на рис. 7 и 8 [15], напоминает Semiplanus, так как присутствуют двураздельный кардинальный отросток (форму его лопастей по пришлифовкам трудно уста-

новить) и кардинальный валик; к тому же створки очень тонкие и наблюдаются струйки на месте отпечатков аддукторов. Вместе с тем сравнение с S. latissimus этим автором не приводится, и отличия S. fragilis от последнего остаются неясными.

2. S. volgensis Sarytscheva, 1977 мы переводим в ранг подвида S. latissimus, так как он отличается от последнего только более тонкими и часто расположенными ребрами, но этот признак не вполне выдержан, как видно из имеющихся у нас 17 топотипов этого подвида с р. Волги у с. Стешево Калининской обл. Иными словами, мы наблюдаем обособленную по времени (см. табл. 3) группу в пределах S. latissimus, в которой относительно более тонкоребристые формы, будучи связаны переходами с более груборебристыми, количественно преобладают над последними, а не наоборот, как в случае S. latissimus latissimus. Выдержанного качественного различия между S. latissimus latissimus и S. latissimus volgensis нет. Подробные замечания о виде S. rarispinus (Janischevsky) см. выше.

3. По всей вероятности, заложение центральной лопасти кардинального отростка Semiplanus есть следствие увеличения с возрастом размеров раковины, что требует более мощных мускулов-дидукторов, а отсюда — увеличения поверхности их прикрепления. У крупных Gigantoproductus три лопасти отростка — закрепившийся стабильный признак, а у Semiplanus размеры в среднем меньше, и могут быть две лопасти. То есть можно ожидать, что крупные и небольшие раковины, хотя и со сходной скульптурой, по внутренним элементам обнаружат различие на родовом уровне. Это дает возможность отличать Gigantoproductus от Semiplanus при предварительном определении в тех случаях, когда внутреннее строение не наблюдается, а скульптура сходна.

4. Некоторые виды Semiplanus Московской синеклизы обнаруживают филогенетические изменения во времени. Практически не вызывает сомнений филогенетический ряд серпуховских форм: S. latipriscus (тарусский горизонт) → S. latissimus volgensis (верхи стешевского и низы протвинского горизонтов) → S. latissimus latissimus (протвинский горизонт) [2]. Не исключено, что предком первого из них является S. mikhailovensis, четко проявивший тенденцию к сокращению числа игл. У наиболее рано появившихся в Московской синеклизе S. semiplanus и S. mikhailovensis иглы тонкие и частые, хотя этот признак не выдержан. У S. latipriscus редкие иглы — признак уже стабильный, причем кардинальный валик выражен на взрослой стадии. Этот элемент развит слабо или пропадает совсем у обоих подвидов S. semiplanus. Характера кардинального отростка и отпечатков аддукторов филогенетические изменения практически не затрагивают.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Беляева Н. Г.* Новые данные по систематике брахиопод – семипланид. Автореф. докл. Бюл. МОИП. Отд. геол., 1971, т. 10 (2), с. 152, 153.
2. *Богунова Л. С.* Атлас и описание брахиопод карбона юго-западного склона Воронежской антеклизы. Белгород, 1971. 172 с.
3. *Калашников Н. В.* Брахиоподы нижнего карбона Верхней Печоры на Северном Урале.– В сб.: Стратиграфия и палеонтология Северо-Востока Европейской части СССР. М.– Л.: Наука, 1966, с. 28–61.
4. *Калашников Н. В.* Раннекаменноугольные брахиоподы Печорского Урала. Л.: Наука, 1974. 220 с.
5. *Литвинович Н. В., Воронцова Т. Н.* К вопросу о ревизии рода Gigantoproductus Prentice. Бюл. МОИП. Отд. геол., 1983, т. 58, вып. 1, с. 81–94.
6. *Наливкин Д. В., Фотиева Н. Н.* Брахиоподы пограничных отложений турнейского и визейского ярусов западного склона Урала. М.: Наука, 1973. 119 с.
7. *Сарычева Т. Г.* Подмосковные продуктиды группы Productus giganteus Mart. (Gigantella gen. nov.). Тр. Геол. н.-и. ин-та физ.-мат. фак. 1-го МГУ, вып. 1. М.: Изд-во МГУ, 1928. 71 с.

---

[2] Данные на табл. 3 о распространении номинативного подвида также и в верхнем визе сомнительны, так как эти данные из статьи Сарычевой и Легран-Блэн [10] основаны, по-видимому, на очень широком определении возраста их топотипического материала, сделанном по фораминиферам (верхнее визе – намюр).

8. *Сарычева Т. Г.* Семейство Productidae.— В кн.: Сарычева Т. Г., Сокольская А. Н. Определитель палеозойских брахиопод Подмосковной котловины.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1952, т. 38, с. 72—160.
9. *Сарычева Т. Г., Лихарев Б. К., Сокольская А. Н.* Отряд Productida.— В кн.: Основы палеонтологии. Т. 7. Мшанки, брахиоподы. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 221—238.
10. *Сарычева Т. Г., Легран-Блэн М.* Семейство Semiplanidae (Brachiopoda), его состав и развитие.— Палеонтол. журн., 1977, № 2, с. 70—82.
11. *Янишевский М. Э.* Фауна брахиопод нижнего карбона Ленинградской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 279 с.
12. *Davidson Th.* British Fossil Brachiopoda. V. II. Permian and Carboniferous Species. London: Paleontol. Soc., 1858—1863, 280 p.
13. *Muir-Wood H., Cooper A.* Morphology, Classification and Life Habits of the Productoidea (Brachiopoda). Mem. Geol. Soc. America., 1960, № 81. 447 p.
14. *Muir-Wood H.* Productidina.— In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda. V. 1. Lawrence: Geol. Soc. America — Univ. Kansas Press, 1965, p. 439—521.
15. *Prentice J. E.* Gigantoproductus edelburgensis (Phillips) and Related Species.— Proc. Yorksh. Geol. Soc., 1956, v. 30, pt 3, № 13, p. 229—258.

Всесоюзный научно-исследовательский
геологоразведочный нефтяной институт
Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
4.VI.1984

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1986 № 2

УДК 565.33

ГРАММ М. Н., ЕГОРОВ Г. И.

НИЖНЕКАМЕННОУГОЛЬНЫЕ EDITIIDAE (OSTRACODA) И ЗАМЕЧАНИЯ К ФИЛОГЕНЕЗУ CYTHERACEA

Из отложений визейского яруса Новгородской обл. описаны новые представители палеозойских Cytheracea – Editia zaninae, E. schweyeri, E. samoilovae и новые род и вид Adeditia jugata. Приводится характеристика центрального мускульного поля, дупликатуры, замка, нормальных поровых каналов (включая ситовидные), глазных бугорков. Editia и Adeditia отделены от семейства Bythocytheridae и рассматриваются как самостоятельное семейство Editiidae Knüpfer, 1967. Отклоняется взгляд о возможном бифилетическом происхождении Cytheracea. Editiidae, по-видимому, дали начало продвинутым мезозойско-кайнозойским Cytheracea.

В отложениях алексинского горизонта визейского яруса нижнего карбона Новгородской обл. одним из авторов (Г. И. Егоров) в кернах скважин были обнаружены немногочисленные раковины и створки остракод надсемейства Cytheracea Baird, 1850, относящиеся, согласно существующим представлениям, к трибе Editiini подсемейства Editiinae Knüpfer, 1967 семейства Bythocytheridae Sars, 1926. Найденные формы представлены новыми видами рода Editia Brayer, 1952 (E. zaninae, E. schweyeri, E. samoilovae) и близким к нему новым родом Adeditia с видом A. jugata sp. nov. Сохранность материала удовлетворительная и хорошая, благодаря чему удалось получить новые сведения о важнейших структурах раковины — центральном мускульном поле, дупликатуре, замке и др. Полученные данные несколько расширяют имеющиеся скудные сведения о палеозойском этапе истории Cytheracea, этой наиболее высокоразвитой группы остракод, обильно представленной в морских отложениях мезозоя и кайнозоя и широко распространенной в современных морях и океанах. Новые находки позволяют пересмотреть существующие взгляды о взаимоотношениях Editia с Bythocytheridae и коснуться вопросов происхождения надсемейства Cytheracea и связи его палеозойских и мезозойско-кайнозойских представителей.

Род Editia с единственным видом E. elegantis был установлен в известняках мерамекского яруса (штат Миссури, США) и на основании внешнего облика раковины включен в семейство Kirkbyidae [11]; внутренние признаки оставались неизвестными. В 1958 г. Р. Б. Самойлова и Р. Ф. Смирнова описали вид E. tulensis из нижнего визе Калужской обл., у которого они обнаружили меродонтный замок [6]. В 1960 г. в турнейских и визейских отложениях Пермской, Ульяновской и Куйбышевской областей был установлен вид E. kiselensis (Posner in Tschigova) [7]. В 1965 г. Л. С. Бушмина описала вид E. tichtensis из нижнего карбона Кузбасса [1]. Все эти формы также относили к Kirkbyidae. В 1967 г. важное открытие сделал Ю. Кнюпфер: у описанного им вида E. germanica из верхнетурнейских — нижневизейских отложений ГДР он обнаружил отпечаток аддуктора из пяти расположенных друг над другом стигм[1] и обызвествленную внутреннюю пластинку [19]. Это свидетельствовало о принадлежности Editia не к Kirkbyidae, а к Cytheracea. На основании отпечатка аддуктора Кнюпфер включил Editia в семейство

[1] Стигма (stigma *греч.*– знак, печать) – место прикрепления мышечного пучка, известное так же, как бугорок, пятно.

Bythocytheridae, в составе которого было учреждено подсемейство Editiinae Knüpfer, 1967; в последнее кроме Editia вошли роды Vallumoceratina Knüpfer, 1967 (пермь) и под вопросом Triceratina Upson, 1933 (карбон — пермь) [19]. Согласно Кнюпферу, основным стволом битоцитерид в палеозое было подсемейство Monoceratininae Szczechura, 1964, от которого, по-видимому, в девоне, ответвились Editiinae, вымершие в перми.

В серии важных работ И. Грюндель и Г. Коцур интенсивно обсуждали вопросы систематики надсемейства Cytheracea, его происхождения и развития [14—16]. Много внимания ими было уделено семейству Bythocytheridae и подсемейству Editiinae. Как будет видно из последующего изложения, ряд положений этих авторов нами оспаривается.

Грюндель и Коцур расширили объем Editiinae, включив в него девонский род Pseudomonoceratina Gründel et Kozur, 1971 и триасовый род Triebacythere Gründel et Kozur 1971, и выделили две трибы: Editiini Knüpfer, 1967 (нижний карбон) с родом Editia и Triebacytherini Gründel et Kozur, 1971 (средний девон — средний триас) с родами Pseudomonoceratina, Triceratina, Triebacythere, Vallumoceratina [14]. Разделение на трибы подчеркнуло условность отнесения к Editiinae всей группы Triebacytherini, для которой внутренние структуры плохо известны. Сказанное относится и к среднетриасовым родам Racvetina Gramm, Acvocaria Gramm и Covracythere Gramm, включенным в Editiinae [12]; они обладают однорядным отпечатком аддуктора из пяти стигм, но замок и внутренняя пластинка неизвестны, внешний же облик их далек от Editia.

Грюндель и Коцур упразднили подсемейство Monoceratininae, заменив его подсемейством Bythocytherinae Sars, 1926, палеозойские представители которого были ими разделены на трибы: Berounellini Sohn et Berdan, 1960 (силур — карбон), Bythocytherini Sars, 1926 (девон — ныне), Bythoceratinini Gründel et Kozur, 1971 (девон — ныне) [14]. Каждая из этих триб, как и Editiini и Triebacytherini, в силуре — девоне, по мнению обоих авторов, ответвилась от Tricorninidae Blumenstengel, 1965 [14, 15].

В настоящей работе подсемейство Editiinae повышается до ранга семейства, включающего только роды Editia и Adeditia. Интервал распространения Editiidae — турне — визе; несмотря на редкую встречаемость, представители семейства известны из разных удаленных друг от друга пунктов северного полушария [1—3, 6, 7, 11, 19].

Исследование проводилось при помощи СЭМ (JSM-U3) в Биолого-почвенном институте ДВНЦ АН СССР (Владивосток). Авторы выражают благодарность Б. В. Дакусу (старший оператор СЭМ), Л. П. Чибиряк и Е. А. Ефимовой (фотоработы), Г. Ю. Ластовкиной (оформление рукописи).

Коллекция за № 1147 хранится в Лаборатории палеозоологии Биолого-почвенного института (БПИ).

ПОДОТРЯД PODOCOPINA SARS, 1866

НАДСЕМЕЙСТВО CYTHERACEA BAIRD, 1850
СЕМЕЙСТВО EDITIIDAE KNÜPFER, 1967

Диагноз. Раковины удлиненные, овальные и субпрямоугольные с прямым спинным краем и слабовыраженной спинной депрессией, умеренно выпуклые. Орнаментация из ребер и ячеек. Отпечаток аддуктора однорядный, из пяти бугорчатых стигм; имеются одна-две мандибулярные стигмы и одна фронтальная стигма. Замок меродонтный, насеченный, правоваликовый (и левоваликовый?). Глазные бугорки внутри полые. Дупликатура с мезостенной (срединно-узкой) внутренней пластинкой с вестибюлем. Нормальные поровые каналы простые, звездчатые и ситовидные.

Состав. Editia Brayer, 1952, нижний карбон, турнейский и визейский ярусы, США, СССР, ГДР. Adeditia gen. nov., нижний карбон, визейский ярус; Новгородская обл.

Род Editia Brayer, 1952

Editia zaninae Gramm et G. Egorov, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1, 2

Название вида в честь И. Е. Запиной.

Голотип — БПИ, № 1147/48, раковина; Новгородская обл., Любытинский р-н, с. Жуково, скв. 6360, глубина 80,65 м; нижний карбон, визейский ярус, алексинский горизонт.

Описание. Раковина удлиненно-овальная, суживающаяся к заднему концу. Со спинной стороны удлиненно-шестиугольная с почти параллельными боковыми сторонами и приостренными концами; левая створка слегка больше правой и перекрывает ее вдоль спинного и брюшного краев. Близ переднего кардинального угла круглый глазной бугорок, изнутри полый, сзади бугорка неясно выраженная спинная депрессия. Передний конец выше заднего, округленный; задний — усеченный. Спинной край прямой; брюшной в средней части слегка вогнутый. Скульптура из окаймляющего, спинного и двух внутренних ребер и крупных ячеек. Окаймляющее ребро проходит вдоль переднего конца, затем протягивается параллельно брюшному краю и, закругляясь, доходит до заднеспинного угла. Переднее внутреннее ребро косое, под аддукторным пятном сливается с окаймляющим ребром. Спинное ребро переходит в заднее внутреннее ребро. Все ребра приостренные. Между ребрами крупные округло-угловатые ячейки. На дне каждой ячейки ситовидная пора типа С.

Замок наблюдался частично на правой и левой створках. На правой створке видны мелкие насечки, на концах по одной круглой зубоприемной ямке. На левой створке мелко насеченный желобок и на концах по одному зубу, передний зуб более длинный. Отпечаток аддуктора находится впереди и ниже середины створки, с внутренней стороны приурочен к поперечному поднятию, прямостоящий, состоит из пяти продольно вытянутых бугорчатых стигм, впереди круглая фронтальная бугорчатая стигма. Дупликатура более широкая на концах, где заметны вестибюли.

Размеры в мкм:

Экз. №	Д	В	Т
Голотип 1147/48, раковина	575	300	225
1147/51-1, раковина	560	300	225

Сравнение. От E. elegantis отличается большей удлиненностью, менее высоким задним концом и слабее выгнутым вперед косым ребром. От E. tulensis, E. kiselensis и E. germanica отличие в более крупной ячеистой скульптуре. E. schweyeri и E. samoilovae отличаются тем, что у них переднее внутреннее ребро не сливается в брюшной части с окаймляющим ребром.

Материал. Две раковины и две створки из одного местонахождения.

Editia schweyeri Gramm et G. Egorov, sp. nov.

Табл. III, фиг. 3

Название вида в честь А. В. Швейера.

Голотип — БПИ, № 1147/100, левая створка; Новгородская обл., Любытинский р-н, с. Жуково, скв. 6360, глубина 80,65 м; нижний карбон, визейский ярус, алексинский горизонт.

Описание. Створка удлиненная, округленно-прямоугольная, слегка суживающаяся к заднему концу. Умеренно выпуклая; наибольшая толщина в конце третьей четверти. Передний конец широко округленный; задний конец чуть ниже переднего, с каудальным отростком, занимающим срединное положение. Спинной край прямой, брюшной слегка вогнут впереди середины раковины. У переднеспинного угла глазной бугорок, изнутри полый. Сзади бугорка неясная спинная депрессия. Скульптура

из окаймляющего, спинного и двух внутренних ребер и крупных ячеек. На дне ячеек по одной ситовидной поре типа С. Замочный край прямой, с мелко насеченным желобком, слегка расширяющимся на концах, с числом насечек около 30, средняя часть желобка слабо насечена. На концах желобка имеется по одному косо расположенному зубу, передний зуб более длинный и низкий с четырьмя зубчиками, задний короткий, более высокий, состоит из трех частей, средняя выше. Отпечаток аддуктора располагается впереди и несколько ниже середины створки, прямостоящий, состоит из пяти продольно вытянутых бугорчатых стигм; впереди круглая бугорчатая фронтальная стигма. Дупликатура с мезостенной внутренней пластинкой, на концах полулунная, лучше выражена на переднем конце; вопрос о вестибюле неясен. Краевые поровые каналы не обнаружены. Дистально от внутренней пластинки вдоль всего свободного края протягивается контактная депрессия.

Размеры в мкм:

Голотип № 1147/100, левая створка – Д=625, В=325, Т=125.

Сравнение. От E. zaninae отличается почти параллельными спинным и брюшным краями; переднее внутреннее ребро, гомологичное косому у E. zaninae, в брюшной части не сливается с окаймляющим, а тянется параллельно ему, проявляя тенденцию слиться с задним внутренним ребром.

Материал. Голотип.

Editia samoilovae Gramm et G. Egorov, sp. nov.

Табл. III, фиг. 4–6

Название вида в честь Р. Б. Самойловой.

Голотип – БПИ, № 1147/102, раковина; Новгородская обл., Любытинский р-н, с. Жуково, скв. 6360, глубина 80,65 м; нижний карбон, визейский ярус, алексинский горизонт.

Описание. Раковина удлиненно-овальная с длинным спинным краем, суживающаяся к заднему концу. У переднеспинного угла глазной бугорок изнутри полый. Спинная депрессия неясная. Скульптура из окаймляющего, спинного и двух внутренних ребер и крупных ячеек. На дне ячеек ситовидные поры. Замочный край на правых створках неясно насечен, на концах круглые зубоприемные ямки. Отпечаток аддуктора прямостоящий из пяти стигм, впереди круглая фронтальная стигма. На концах узкая дупликатура с вестибюлем.

Размеры в мкм:

Экз. №	Д	В	Т
Голотип 1147/102, раковина	560	285	225
1147/103-1, правая створка	575	300	125
1147/103-2, правая створка	550	280	120

Сравнение. От E. zaninae отличается тем, что переднее внутреннее ребро в брюшной части не сливается с окаймляющим. От E. schweyeri отличается суженностью в заднем направлении и усеченным задним концом.

Распространение. Нижний карбон, визейский ярус; Новгородская обл.

Материал. Кроме голотипа три правые стьорки; из них: две створки – Окуловский р-н, скв. 121, одна створка – Тихвинский р-н, скв. 195.

Род Adeditia Gramm et G. Egorov, gen. nov.

Типовой вид – A. jugata sp. nov.

Диагноз. Раковина удлиненно-прямоугольная с трубчатым каудальным отростком, глазным бугорком и неясной депрессией в среднеспин-

ной части; скульптура из окаймляющего, спинного и полукольцевидного (с перемычкой) ребер и ячеек. Замочный край прямой, замок правоваликовый, насеченный, на концах по одной зубоприемной ямке. Отпечаток аддуктора однорядный из пяти длинных стигм; две мандибулярные и одна фронтальная стигма. Обызвествленная внутренняя пластинка мезостенная с вестибюлем; дистально от нее широкая оторочка.

Состав. Типовой вид.

Сравнение. Новый род близок к Editia, но в отличие от него у Adeditia окаймляющее ребро в заднебрюшном углу не закругляется, а приостряется и крыловидно расширяется, превращаясь таким образом в брюшное ребро. Полукольцевидное ребро, которое в передней и задней частях гомологично внутренним ребрам Editia, отличается прочным соединением внизу и появлением нового элемента — продольного ребра-перемычки. Отличия заключаются и в присутствии трубковидного каудального отростка, почти круглых очертаниях отпечатка аддуктора, наличии двух мандибулярных стигм и широкой оторочке.

Adeditia jugata Gramm et G. Egorov, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1

Название вида от jugatus *лат.*— ребристый.

Голотип — БПИ, № 1147/50, правая створка; Новгородская обл., Окуловский р-н, скв. 121, глубина 40,20 м; нижний карбон, визейский ярус, алексинский горизонт.

Описание. Створка удлиненно-прямоугольная с прямым и длинным спинным краем, умеренно выпуклая с широкой неясно выраженной депрессией в среднеспинной части. Спинной и брюшной края параллельны друг другу. Передний конец широко закругленный. Задний конец в виде каудального отростка, приуроченного к верхней половине. Скульптура из ребер и крупных ячеек. Окаймляющее ребро приобретает характер брюшного ребра, во второй половине крыловидного. Полукольцевидное ребро отходит от глазного бугорка, огибает снизу аддукторное поле, плавно закругляясь доходит до спинного края, где переходит в спинное ребро. Место соединения полукольцевидного и спинного ребер имеет крыловидный характер. Выше аддукторного поля имеется соединительная перемычка. Все ребра приостренные.

Замок правоваликовый, меродонтный. Замочный край насеченный; близ переднего конца шесть круглых зубчиков; в задней половине не менее 20; возможно, средняя часть не насечена. На концах по одной круглой зубоприемной ямке. Отпечаток аддуктора располагается впереди и ниже середины створки, однорядный, крупный, круглых очертаний, диаметром около 70 мкм, состоит из пяти стигм, из них средняя самая длинная. Присутствуют две мандибулярные косонаправленные стигмы, фронтальная стигма квадратная (прямоугольная?). Центральное мускульное поле различимо и снаружи в сегменте полукольцевидного ребра. Дупликатура с мезостенной внутренней пластинкой, на заднем конце более узкая и с вестибюлем. Передний конец, брюшной край и нижняя часть заднего конца окаймлены оторочкой с радиально-лучистой штриховатостью; снаружи оторочка не видна.

Размеры в мкм:

Голотип № 1147/50, правая створка – Д=775, В=375, Т=160.

Материал. Голотип.

Изученный материал пополняет и уточняет имеющиеся сведения о строении раковин Editiidae — их внешней морфологии и внутренних структурах.

Внешняя морфология характеризуется присутствием приостренных продольных ребер (спинного у Editia, спинного и брюшного у Adeditia), зачатком краевого дугообразного ребра, поперечными ребрами и ячеистостью. Различаются мелкоячеистые формы с числом ячеек не менее 170

(E. kiselensis) и крупноячеистые, у которых не более 70 (E. zaninae) — 110 (E. schweyeri) ячеек.

Центральное мускульное поле. В литературе оно известно только у Editia germanica [19]. Сходное центральное мускульное поле наблюдается у E. sp. [3], E. zaninae, E. schweyeri, E. samoilovae, однако отпечаток аддуктора у них не наклонный, а прямостоящий (табл. III, фиг. 3в, 6; рис. 1, *а*) и приурочен к поперечному валиковидному поднятию. Серьезные отличия имеются у Adeditia: отпечаток аддуктора почти круглый с пятью длинными стигмами; перед ним две косо направленные мандибулярные овальные стигмы и квадратная (прямоугольная?) фронтальная стигма (табл. IV, фиг. 1е; рис. 1, *б*). Эти данные расширяют наши знания об отпечатках аддуктора палеозойских (допермских) цитерацей. Первые сведения о строении отпечатка палеозойских Monoceratina появились в 1961 г. [30]; к сожалению, изображение этой структуры не опубликовано. Благодаря новым фактам выявляется морфологическое разнообразие структур — отпечатки аддуктора у Editiidae были наклоненные и прямостоящие, овальные и круглые, фронтальные стигмы круглые или квадратные, мандибулярные стигмы двойные или вовсе отсутствуют. Вместе с упомянутыми данными о Monoceratina (см. также [4, рис. 2, 9]) это свидетельствует, что в раннем карбоне структуры центрального мускульного поля цитерацей достигли достаточно высокого уровня развития, и делает допустимым предположение, что время их появления относится к более ранним периодам палеозоя.

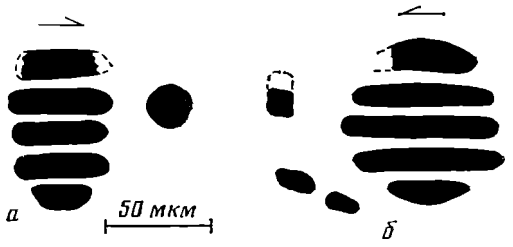


Рис. 1. Центральное мускульное поле представителей семейства Editiidae Knüpfer, 1967: *а* — Editia schweyeri sp. nov.; голотип № 1147/100, левая створка с внутренней стороны; Новгородская обл., Любытинский р-н, с. Жуково, скв. 6360, глубина 80.65 м; визейский ярус; *б* — Adeditia jugata sp. nov., экз. № 1147/50, правая створка с внутренней стороны; Новгородская обл., Окуловский р-н, скв. 121, глубина 40,20 м; визейский ярус

Замок. Трехчленный замок Editia был впервые описан Самойловой и Смирновой [6], указавшими, что у E. tulensis на правой (меньшей) створке имеется валик и по одной зубной ямке на концах; на левой (большей) створке присутствует насеченный желобок с зубовидными выступами. По М. И. Мандельштаму [5], это правоваликовый замок. Кнюпфер описал и изобразил заднюю половину замка правой створки E. germanica с насеченным желобком и зубом, охарактеризовав этот замок как мередонтный (модифицированный лофодонтный) и энтомодонтный [19]. Из данных Кнюпфера следует, что замок левоваликовый. Наши наблюдения подтверждают данные Самойловой и Смирновой. В правых створках Editia zaninae, E. samoilovae, E. sp. и A. jugata (табл. III, фиг. 5б; табл. IV, фиг. 1г, 2б) замочный край преимущественно на концах насечен и на переднем и заднем концах имеется по одной круглой зубоприемной ямке. В левых створках E. schweyeri, E. zaninae и E. sp. на замочном крае присутствует желобок, расширяющийся на концах, где он лучше насечен с числом насечек до 30 (табл. III, фиг. 3в, 3г; табл. IV, фиг. 3в, 3г); на концах имеется по одному косо расположенному зубу, из которых передний длиннее и ниже, с четырьмя зубчиками, задний короче и выше, состоит из трех частей (табл. III, фиг. 3г; табл. IV,

фиг. 3г). Замок Editiidae мы вслед за Кнюпфером характеризуем как меродонтный. В наших материалах, как и у Самойловой и Смирновой [6] замок правоваликовый и левая створка больше правой. Причины несовпадения с данными Кнюпфера, указавшего левоваликовый замок, неясны. Обращает внимание, что строение замка у изученных нами Editiidae не соответствует таковому у подавляющего большинства Cytheracea, обладающих обычно левоваликовыми замками. Можно ли считать, что в наших материалах мы имеем случай инверсии [9, 17, 22]? При инверсии правая створка становится большей и соответственно изменяется положение зубных элементов, т. е. замок превращается в правоваликовый. У изученных Editiidae соотношение створок остается нормальным. Отмеченное у них правоваликовое строение замка оказывается весьма устойчивым и наблюдается в шести разрозненных местонахождениях.

Дупликатура. Внутреннюю пластинку впервые описал Кнюпфер [19] у Editia germanica по обломкам створок. Она характеризуется им как отчетливая, с очень широкой зоной сращения и узким вестибюлем на переднем конце, и более узкая, без вестибюля на заднем конце. На переднем конце неясно различимы краевые поровые каналы. Согласно нашим наблюдениям, внутренняя пластинка у Editiidae типично мезостенная, более широкая на концах и узкая на брюшном крае (табл. III, фиг. 3в; табл. IV, фиг. 1г). У изученных Editia узкий вестибюль имеется не только на переднем, но и на заднем конце. Особенно отчетливо внутренняя пластинка выражена у Adeditia jugata (табл. IV, фиг. 1г); узкий вестибюль имеется на заднем конце. У A. jugata дистально от внутренней пластинки вдоль переднего конца и всего брюшного края протягивается относительно широкая, радиально исштрихованная оторочка (табл. IV, фиг. 1г, 1д). Возможно, узкие оторочки имеются и у представителей Editia. Краевые поровые каналы у изученных форм не обнаружены.

У девонских и карбоновых Cytheracea дупликатура плохо изучена. Она достоверно известна у Monoceratina simakovi из турне Северо-Востока СССР [10], M. sp.— из визе Новгородской обл. [4] и M. aff. macoupeni — из верхнего карбона США [29]; у всех этих форм дупликатура с мезостепной внутренней пластинкой. Дупликатура указывается также у некоторых битоцитерид из верхнего девона и нижнего карбона ГДР [13].

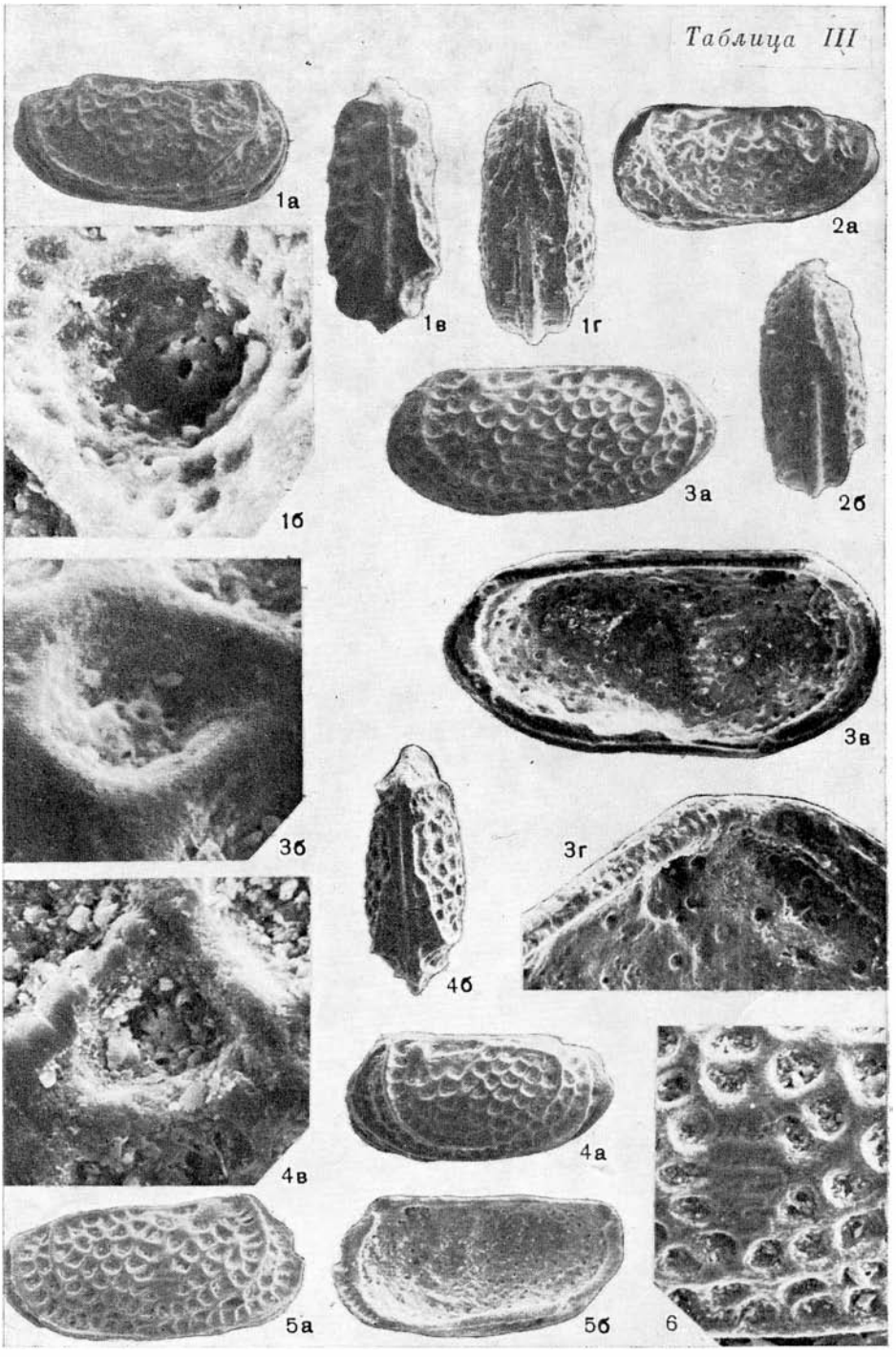
Нормальные поровые каналы. Наблюдались простые, звездчатые и ситовидные поры. Простые поры встречены у Editia sp. и Adeditia jugata между ячейками (табл. IV, фиг. 1в, 3б). Своеобразные звездчатые поры обнаружены у E. kiselensis [4]. Ситовидные поры впервые наблюдались у E. sp. [3]. В описываемом материале они обнаружены у E. zaninae, E. schweyeri, E. samoilovae и E. sp. (табл. III, фиг. 1б, 3б, 4в; табл. IV, фиг. 3б); поры находятся на дне ячеек и, согласно классификации Г. Пюри и Б. Дико [24], принадлежат к типу C — вокруг крупной центральной поры, расположенной на вершине округлого бугорка, имеется кольцо из 9—12 мелких пор. При несомненном сходстве эти ситовидные поры имеют и некоторые различия, выражающиеся в большей или меньшей выпуклости

Объяснение к таблице III

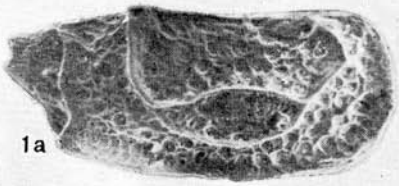
Фиг. 1, 2. Editia zaninae sp. nov.; 1 — голотип № 1147/48, раковина: 1а — с правой стороны (×67), 1б — с левой стороны, ситовидная пора (×1540), 1в — со спинной стороны (×61), 1г — с брюшной стороны (×64); 2 — экз. № 1147/51, раковина: 2а — с левой стороны (×66), 2б — с брюшной стороны (×60); Новгородская обл., Любытинский р-н, с. Жуково, скв. 6360, глубина 80,65 м; визейский ярус.

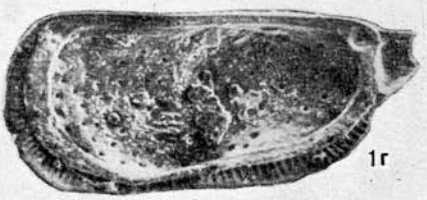
Фиг. 3. Editia schweyeri sp. nov.; голотип № 1147/100, левая створка: 3а, 3б — с наружной стороны, 3а — ×73, 3б — ситовидная пора (×1100); 3в, 3г — с внутренней стороны, 3в — ×96, 3г — передний зуб (×250); Новгородская обл., Любытинский р-н, с. Жуково, скв. 6360, глубина 80,65 м; визейский ярус.

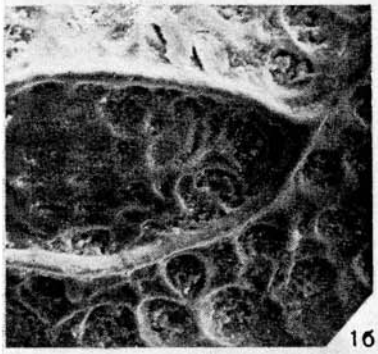
Фиг. 4–6. Editia samoilovae sp. nov.; 4 — голотип № 1147/102, раковина: 4а — с левой стороны (×68), 4б — со спинной стороны (×62), 4в — ситовидная пора (×520); Новгородская обл., Любытинский р-н, с. Жуково, скв. 6360, глубина 80,65 м; 5 — экз. № 1147/103-1, правая створка: 5а — с наружной стороны (×70), 5б — с внутренней стороны (×70); 6 — экз. № 1147/103-2; правая створка с наружной стороны (×180); Новгородская обл., Окуловский р-н, скв. 121, глубина 40,20 м; визейский ярус.

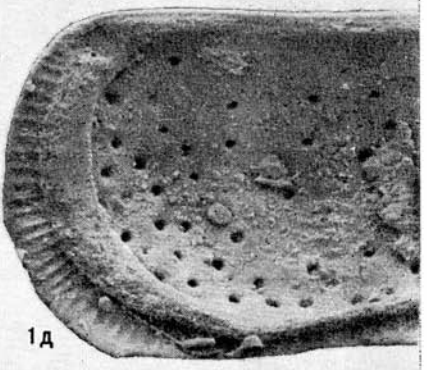


Палеонтологический журнал, № 2 (ст. Грамма М. Н.)

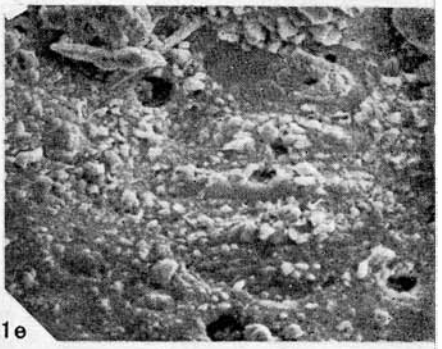

1а

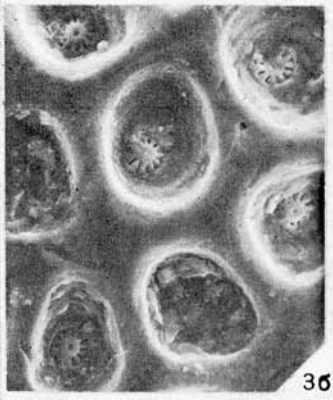

1г

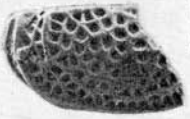

1б

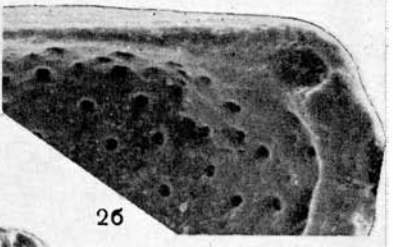

1д

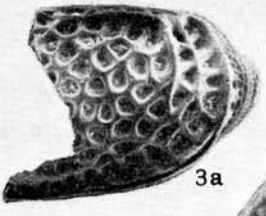
1в

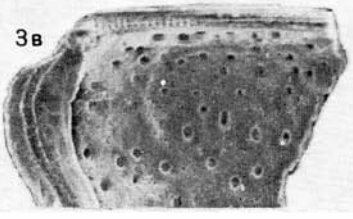

1е

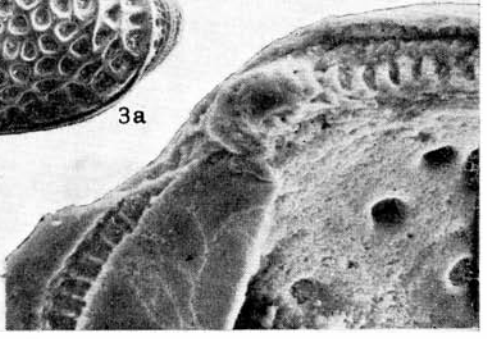

3б


2а


2б


3а


3в


3г

бугорков, а иногда и в форме окаймляющих пор; у E. sp. последние не круглые, а радиально вытянутые (табл. IV, фиг. 3б). Присутствие только одного кольца мелких пор, возможно, указывает на некоторую примитивность, поскольку, согласно Пюри [23], одно кольцо соответствует начальной стадии образования ситовидных пор типа C в ходе эволюции. Вероятно, ситовидные поры имеются и у Adeditia jugata (табл. IV, фиг. 1б, 1в). Считалось, что ситовидные поры присутствуют преимущественно у представителей Cytheracea (крайне редко у Cypridacea) и появляются только с юрского периода [23]; у мезозойско-кайнозойских Bythocytheridae они до настоящего времени не обнаружены [23]. Ситовидные поры особого типа сейчас известны у Miehlkella Schallreuter (? Aparchitidae; средний ордовик [27]). По-видимому, ситовидные поры не являются новообразованием, возникшим в мезозое и свойственным только Podocopida. Они существовали уже в палеозое и встречались как среди подокопид (Editia), так и у остракод, относимых к палеокопидам. У последних, однако, они резко отличны.

Глазные бугорки. Их присутствие у Editia отмечается в ряде работ [1, 2, 7, 11, 19]. Обычно бугорки находятся несколько позади переднеспинного угла; сзади располагается неясно выраженная спинная депрессия. У изученных Editia бугорки гладкие, диаметр их может достигать 45 мкм (E. zaninae). С внутренней стороны им соответствуют ямки, представляющие полости для помещения глаз (табл. III, фиг. 3в, 3г, 5б). Бугорок Adeditia jugata замаскирован ребром; о глазной ямке трудно что-либо сказать. Среди карбоновых и позднедевонских цитерацей Editia являются единственным родом, у которого в данный момент достоверно известны глазные ямки.

ВОПРОСЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ CYTHERACEA[2]

Изложенные данные о строении раковины свидетельствуют, что раннекарбоновые Editiidae являются наиболее древними и вместе с тем наиболее высокоразвитыми среди известных в настоящее время бесспорных палеозойских Cytheracea, чья принадлежность к этому надсемейству подтверждается наличием характерных отпечатков аддуктора и дупликатуры с мезостенной внутренней пластинкой. К таким бесспорным палеозойским Cytheracea мы относим кроме Editiidae только Monoceratina, у которых также имеются указанные структуры [4, 30]. Вероятно, к ним относятся и позднедевонские — раннекарбоновые битоцитериды Paraberounella lobella, P. gattendorfia, Nemoceratina nasuta, Bythoceratina (Praebythoceratina) brueggei и др. из ГДР [13], у которых известна мезостенная внутренняя пластинка, но отпечаток аддуктора пока не обнаружен. Высокий уровень организации Editiidae, выражающийся также в характере орнаментации, меродонтном насеченном замке, присутствии глазных бугорков и ситовидных пор, свидетельствует, что среди палеозойских морских Cytheracea они занимают особое место. Высокую специализацию Editia отметили Грюндель и Коцур [15]. Обращает внимание орнамен-

---

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1. Adeditia jugata sp. nov.; голотип № 1147/50, правая створка: 1а – 1в – с наружной стороны, 1а – ×67, 1б – ячейки с порами и отпечаток аддуктора (×210), 1в – простая пора и ситовидные (?) поры в ячейках (×630); 1г–1е – с внутренней стороны, 1г – ×71, 1д – передняя часть с оторочкой, дупликатурой и отпечатком аддуктора (×142), 1е – центральное мускульное поле (×430); Новгородская обл., Окуловский р-н, скв. 121, глубина 40,20 м; визейский ярус.

Фиг. 2, 3. Editia sp.; экз. № 1117/93, обломок правой створки: 2а – с наружной стороны (×53), 2б – с внутренней стороны (×220); Новгородская обл., Боровичский р-н, с. Волгино, скв. 22а, глубина 4,45 м; визейский ярус; экз. № 1147/105, обломок левой створки: 3а, 3б – с наружной стороны, 3а – ×82, 3б – поры простые и ситовидные (×450); 3в, 3г – с внутренней стороны, 3в – ×110, 3г – ×400; Новгородская обл., Любытинский р-н, с. Жуково, скв. 6360, глубина 80,65 м; визейский ярус.

[2] Автор этого раздела М. Н. Грамм.

тация эдициид, в которой заметны некоторые главные элементы, характерные для многих мезозойско-кайнозойских Cytheracea. Эдициидам свойственны также умеренная выпуклость створок, параллельность боковых поверхностей и отсутствие поперечной борозды; брюшная часть не вздута и не оттянута мешковидно книзу.

Указанные черты сближают Editiidae с продвинутыми мезозойско-кайнозойскими Cytheracea, в качестве примера которых (но не более!) назовем группы Trachyleberididae и Hemicytheridae.

Отсюда следует, что Editia и Adeditia ни по своему облику, ни по совокупности внутренних структур, не могут принадлежать к семейству Bythocytheridae; отпечаток аддуктора из пяти стигм не является основанием для включения их в данное семейство. В настоящей работе оба рода рассматриваются в составе отдельного самостоятельного таксона — Editiidae Knüpfer, 1967, представляющего повышенное до семейственного ранга подсемейство Editiinae Knüpfer, 1967; из последнего исключена триба Triebacytherini, а также формы из среднего триаса [12]. Этим самым признается, что отпечаток аддуктора из пяти стигм может присутствовать не только у битоцитерид, но и в других группах цитерацей. Эта мысль не нова и в достаточной мере дискуссионна. Достаточно указать на роды Sclerochilus [8, 17] и Cytheralison [8, 17, 18, 21], об отношении которых к битоцитеридам нет однозначного мнения. Вопрос этот, конечно, нуждается в дальнейшем изучении.

Находки Editia germanica и E. kiselensis в турнейском ярусе позволяют предполагать, что не только в раннем карбоне, но, вероятно, и в девоне наряду с примитивными формами, такими, как Monoceratina и вышеупомянутые Paraberounella lobella и другие битоцитериды [13], существовали и эдициидоподобные формы, т. е. более высокоразвитые. Именно с ними, а не с примитивными, лишенными дупликатуры Tricorninidae, связано происхождение Editiidae. Мы исходим из взгляда, что у Cytheracea дупликатура с мезостенной пластинкой представляет весьма древнее образование. Присутствие в позднем ордовике представителей Podocopida, обладающих такой пластинкой (Dornbuschia, Aviacypris; возможно, Sylthere vonhachti [25, 26, 28]), делает это предположение правдоподобным. По-видимому, древним образованием был и однорядный отпечаток аддуктора с небольшим числом стигм, хотя пока никаких доказательств этого нет, что не удивительно, если учесть, что для палеозоя наши знания об этой структуре крайне скудны. Мы полагаем, что докарбоновые Cytheracea уже должны были обладать дупликатурой с мезостенной пластинкой и однорядным отпечатком аддуктора. При таком понимании «примитивных» форм у Cytheracea включение Tricorninidae как одной из предковых групп в состав этого надсемейства [15, 16, 20] представляется излишним, на что уже указывал Р. Шальройтер [28].

Приведенные данные об Editiidae проливают некоторый свет на происхождение Cytheracea. В последние годы этому вопросу много внимания уделяют Грюндель и Коцур. Согласно их гипотезе [16], Cytheracea s. l. (=Cytherocopina Gründel, 1967) состоят из двух стволов. Один ствол образует Tricorninidae (ордовик—карбон—триас (?)), от которых в силуре произошли Bythocytheridae, существующие и поныне. Другой ствол включает Permianidae (поздняя пермь — ? юра), Cytheridae (=Cytheracea s. str., поздняя пермь — ранний триас — ныне), Cytherideidae (пермь? — ранний триас — ныне), Trachyleberididae (ранний триас — ныне). Представители этого ствола, по-видимому, в той или иной степени были связаны с Kirkbyacea. Отсюда, по мнению обоих авторов, допустимо предположение о бифилетическом происхождении Cytheracea. Важнейшим признаком Cytheracea считается цитеридное мускульное поле, которое могло возникнуть путем преобразования мускульного поля киркбиацей, например Scrobicula [16, 20].

Грюндель и Коцур [16] развивают взгляд, что в течение почти всего палеозоя (допермское время) основными представителями Cytheracea s. l. были Tricorninidae (?) и Bythocytheridae. В поздней перми, возможно, от Bythocytheridae, но, вероятнее, от Kirkbyacea произошли своеобразные

Tscherdynzeviana Kashevarova, 1958, Netschajewiana Kotschetkova, 1968, Nuguschia Kotschetkova, 1968, давшие (через Glorianellinae Schneider, 1960) начало семействам Cytheridae (от них произошли Trachyleberididae) и Cytherideidae (через Speluncellinae Schneider, 1960). В перми от Kirkbyacea произошли также Permianidae. Таким образом, поздняя пермь и ранний триас являются рубежом, с которым, по мнению этих авторов, связано появление второго, главного ствола цитерацей.

Наши данные противоречат взглядам Грюнделя и Коцура. Сам факт существования Editiidae говорит о том, что уже в раннем карбоне, а возможно, и раньше, существовали по крайней мере два самостоятельных ствола цитерацей: битоцитеридный и эдициидный, из которых второй был более высоко развитый. Мы придаем этому обстоятельству весьма важное значение. Эволюция цитерацей в течение палеозоя, очевидно, заключалась не в постепенном усложнении каких-то примитивных форм, якобы достигших высокого уровня развития лишь в самом конце палеозоя — начале триаса. В действительности, относительно высокий уровень развития был достигнут уже в раннем карбоне, а может быть, и раньше. Это делает излишним привлечение киркбиацей — совершенно чуждой группы — в качестве предков главного ствола цитерацей, в связи с чем отпадает идея о бифилетическом происхождении. В палеозое цитерацеи состояли из родственных стволов, возникших в ордовике (?) и в дальнейшем развивавшихся независимо и параллельно; следовательно, можно говорить о более или менее монофилетическом происхождении. Также излишним становится предположение о том, что Tscherdynzeviana, Netschajewiana и Nuguschia являются важным звеном в эволюции цитерацей; вероятнее, это примитивная ветвь, лежавшая, как и Tomiellinae, Sinusuellinae, Iniellinae, в стороне от магистрального пути развития цитерацей. Сомнение вызывает и значение Glorianellinae и Speluncellinae как исходных групп для продвинутых Cytheracea. Предками продвинутых Cytheracea скорее могли быть раннекарбоновые Editiidae и подобные еще неизвестные нам группы. Неясным при этом остается вопрос о переходе к отпечатку аддуктора из четырех стигм и к левоваликовым замкам.

При нынешнем состоянии наших знаний о развитии цитерацей в палеозое Editiidae являются важной, но пока одинокой, вехой. Вряд ли это слепая ветвь. Вполне вероятно, что огромный промежуток времени, отделяющий их от начала мезозоя, будет заполнен новыми находками. Вопрос о происхождении Cytheracea является одним из острейших. По существу мы находимся лишь у порога этой проблемы. Действительно ли это полифилетическая группа? Для выяснения этого первостепенное значение приобретает образование однорядного отпечатка и дупликатуры с мезостенной внутренней пластинкой — этих важнейших признаков Cytheracea: появились ли они путем преобразования в течение палеозоя различных типов отпечатков и различных типов свободного края разных групп остракод (полифилия), или же возникли в начале палеозоя (ордовик?) в изначально обособленной группе (монофилия)? Такая постановка вопроса означает, что происхождение Cytheracea не может рассматриваться изолированно от других групп палеозойских остракод и в том числе таких далеких, как так называемые палеокопиды. Особую важность приобретают поиски новых фактов, число которых сегодня крайне невелико.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бушмина Л. С.* Остракоды абышевского горизонта (нижний карбон) Кузбасса.— В кн.: Стратиграфия и палеонтология палеозоя азиатской части СССР. М.: Наука, 1965, с. 64–98.
2. *Бушмина Л. С.* Каменноугольные остракоды низовьев р. Лены.— Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. М., 1970, вып. 125. 80 с.
3. *Грамм М. Н.* Ситовидные поры у палеозойских остракод Editia.— Палеонтол. журн., 1977, № 1, с. 151–154.
4. *Грамм М. Н.* Внутренние структуры раковин палеозойских остракод. Л.: Наука, 1984. 71 с.
5. *Мандельштам М. И., Шнейдер Г. Ф.* Ископаемые остракоды СССР. Семейство Cyprididae.— Тр. Всес. нефт. н.-и. геологоразв. ин-та. Л., 1963, вып. 203. 331 с.

6. *Самойлова Р. Б., Смирнова Р. Ф.* Семейство Kirkbyidae Ulrich et Basser, 1923. В кн.: Микрофауна СССР, т. 9. Тр. Всес. нефт. н.-и. геологоразв. ин-та. Л., 1958, вып. 115, с. 255, 256.
7. *Чижова В. А.* Возрастное соотношение раковских и нижнемалиновских отложений Камско-Кинельской впадины по данным изучения остракод.— В кн.: Вопросы нефтепромысловой геологии. Тр. Всес. нефтегаз. н.-и. ин-та. М., 1960, вып. 30, с. 169–233.
8. *Шорников Е. И.* Остракоды Bythocytheridae дальневосточных морей. М.: Наука, 1981. 200 с.
9. *Alexander C. I., Alexander C. W.* Reversal of valve size and hinge structure in a species of the genus Cytheridea.— Amer. Midland Naturalist, 1933, v. 14, № 3, p. 280–283.
10. *Bless M. J. M.* Ostracodes.— In: Sedimentological and paleontological Atlas of the Late Famenian and Tournaisian deposits in the Omolon region (NE — USSR). Ann. Soc. géol. Belgique, 1984, t. 107, p. 234–247.
11. *Brayer R. C.* Salem ostracoda of Missouri.— J. Paleontol., 1952, v. 26, № 2, p. 162–174.
12. *Gramm M. N.* Marine Triassic Cytheracea (Ostracoda) from South Primorye (Soviet Far East).— Palaeontographica A, 1975, B. 151, № 1–3, S. 102–110.
13. *Gründel J.* Bythocytheridae (Ostracoda) aus dem Oberdevon/Dinant des Thüringer Schiefergebirges.— Z. geol. Wiss., 1973, B. 1, № 1, S. 329–340.
14. *Gründel J., Kozur H.* Zur Taxonomie der Bythocytheridae (Podocopida, Ostracoda).— Monatsber. Dtsch. Akad. Wiss. B., 1971, B. 13, № 10–12, S. 907–937.
15. *Gründel J., Kozur H.* Zur Phylogenie der Tricorninidae und Bythocytheridae (Podocopida, Ostracoda).— Freiberger Forschungsh, 1973, C 282, S. 99–111.
16. *Gründel J., Kozur H.* Systematische Gliederung und phylogenetische Beziehungen der triassischen und jurassischen Cytherocopina.— Freiberger Forschungsh, 1975, C 309, S. 135–160.
17. *Hartmann G.* Ostracoda.— In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig, B. 5, 1966, 1 Lfg., S. 1–216; 1975, 4 Lfg., S. 569–786.
18. *Hornibrook N. de B.* Tertiary and Recent marine Ostracoda of New Zealand. Their Origin, Affinities and Distribution. Palaeont. Bull. N. Z. Geol. Surv., 1952, № 18. 82 p.
19. *Knüpfer J.* Editia germanica sp. n., eine neue Ostracodenart aus dem Unterkarbon in Norden der DDR und zur Taxonomie der Familie Bythocytheridae Sars 1926.— Ber. Dtsch. Ges. geol. Wiss. A, Geol. Paläont, 1967, B. 12, № 3/4, B., S. 193–200.
20. *Kozur H.* Einige Bemerkungen zur Systematik der Ostracoden und Beschreibung neuer Platycopida aus der Trias Ungarns und der Slowakei.— Paläont. Mitt. Innsbruck, 1972, B. 2, № 10, S. 1–27.
21. *McKenzie K. G.* Cenozoic Ostracoda of Southeastern Australia with the description of Hanaiceratina new genus.— Geosci. and Man, 1974, v. 6, p. 153–182.
22. *Morkhoven F. P. C. M.* Post-Palaeozoic Ostracoda. Their morphology, taxonomy and economic use. V. 1. General. 1962. 204 p. V 2. Generic descriptions. Amsterdam: Elsevier, 1963. 478 p.
23. *Puri H. S.* Normal pores and phylogeny of Ostracoda.— Geosci. and Man, 1974, v. 6, p. 137–151.
24. *Puri H. S., Dickau B. E.* Use of normal pores in taxonomy of Ostracoda.— Trans. Gulf Coast Assoc. Geol. Soc., 1969, v. 19, p. 353–367.
25. *Schallreuter R.* Ostracoden aus Öjlemyrgeschieben (Ordoviz) II.— Neues Jahrb. Geol. und Paläont. Abhandl., 1975, № 3, S. 270–293.
26. *Schallreuter R.* Zwei neue ordovizische Podocopida (Ostracoda) und Bemerkungen zur Herkunft der Cytheracea und Cypridacea.— Neues Jahrb. Geol. und Paläont. Monatsh., 1977, H. 12, S. 720–734.
27. *Schallreuter R. E.* On Miehlkella cribroporata Schallreuter gen. et sp. nov.— In: A Stereo — Atlas of Ostracod Shells, L.: Brit. Micropalaeontol. Soc., 1977, v. 4, № 2, p. 9–16.
28. *Schallreuter R. E.* Zwei weitere ordovizische Cytheracea (Ostracoda, Podocopida).— Neues Jahrb. Geol. und Paläont. Monatsh., 1978, H. 9, S. 567–576.
29. *Sohn J. G.* Ostracodes of the «Winifrede Limestone» (Middle Pennsylvanian) in the region of the proposed Pennsylvanian system Stratotype, West Wirginia.— Bull. Amer. Paleontol., 1983, v. 84, № 316. 53 p.
30. Treatise of Invertebrate Paleontology. P. Q, Arthropoda 3, Crustacea, Ostracoda. Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas Press, 1961. 442 p.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ
АН СССР
Владивосток

Северо-западное геологическое
управление
Ленинград

Поступила в редакцию
8.I.1985

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1986 № 2

УДК 56.01.016(575.3)(045)

БАРДАШЕВ И. А.

ЭМССКИЕ КОНОДОНТЫ РОДА POLYGNATHUS ИЗ ЦЕНТРАЛЬНОГО ТАДЖИКИСТАНА

Рассмотрены линии развития эмсских полигнатид. Переописан вид Polygnathus laticostatus Klapper et Johnson и описаны три новых вида Polygnathus.

Конодонты рода Polygnathus Hinde характеризуются быстрыми темпами эволюции, глобальным распространением и в этой связи имеют очень важное значение для биостратиграфического расчленения девонских отложений. На основе эволюционного ряда полигнатид построена принятая почти повсеместно схема конодонтовой зональности для эмсского яруса. Участники создания этой схемы, американские ученые Г. Клаппер и Д. Джонсон, провели в 1975 г. ревизию эмсских полигнатид [5] и на основании изменения морфологических признаков платформенных элементов предположили, что от одного из их ранних представителей — P. dehiscens эволюционное развитие продолжалось по двум линиям: 1) dehiscens→perbonus→aff. perbonus→inversus→sp. D (=serotinus); 2) dehiscens→gronbergi→laticostatus→?→costatus.

Изучение имеющегося в нашей коллекции материала и многочисленных литературных источников позволило нам сделать вывод о том, что развитие конодонтов рода Polygnathus в эмсском веке шло более сложным путем. Во время gronbergi наряду с видом-индексом и P. perbonus установлены формы, отнесенные нами к P. mashkovae sp. nov. Таким образом, существовали три параллельные ветви полигнатид. Во время laticostatus этих ветвей стало по меньшей мере четыре, так как одновременно с P. laticostatus и P. inversus появились формы, которые мы считаем потомками P. mashkovae sp. nov. и описали как P. apekinae sp. nov. и P. gilberti sp. nov. Линии развития эмсских полигнатид, по нашему мнению, выглядят следующим образом: 1) dehiscens→perbonus→inversus→linguiformis; 2) dehiscens→gronbergi→laticostatus→kimi→cooperi→costatus; 3) dehiscens→mashkovae→apekinae→serotinus; 4) dehiscens→mashkovae→→gilberti→cracens.

Одними из главных отличительных признаков для видов эмсских конодонтов Клаппер и Джонсон считали форму базальной полости и степень ее инверсии. Для определения P. perbonus и P. gronbergi они использовали в качестве других характерных признаков степень достижения кариной заднего конца платформы и характер ребристости на нем. Однако при описании P. inversus и P. laticostatus последние два признака учитывались не всегда. Так, к P. laticostatus были отнесены не только конодонты с кариной, достигающей заднего конца или с прерывистыми ребрами на нем, но и те, у которых задняя треть платформы покрыта непрерывными ребрами. Последние формы мы выделили в новый вид — P. gilberti, тем самым изменив и сделав более узким понимание P. laticostatus. В соответствии со всеми вышеперечисленными признаками выделены и остальные новые виды — P. maskovae и P. apekinae.

Палеонтологический материал собран в разнофациальных отложениях Туркестано-Зеравшанской и Зеравшано-Гиссарской структурно-фациальных зон на территории Центрального Таджикистана. В первой зоне конодонты происходят из карбонатных пород шишкатской свиты в кштут-урметанском типе разрезов, во второй — из карбонатных отложений ма-

гианской свиты в чимтаргинском и обисафитском типах и из карбонатно-глинисто-кремнистых образований акбасайской свиты в чакылкалянском фациальном типе разрезов. Отложения всех типов расчленены на пять стандартных конодонтовых зон. Установленные в них полигнатиды представлены в зоне dehiscens: P. dehiscens Philip et Jackson, P. pireneae Boersma, P. hindei Mashkova et Apekina; в зоне gronbergi: P. gronbergi Klapper et Johnson, P. perbonus (Philip), P. mashkovae sp. nov.; в зоне laticostatus: P. laticostatus Klapper et Johnson, P. inversus Klapper et Johnson, P. apekinae sp. nov., P. gilberti sp. nov.; в зоне serotinus: P. serotinus Telford, P. foliformis Snigireva, P. kimi Mashkova et Apekina, P. cracens Klapper, Ziegler et Mashkova, P. linguiformis bultyncki Weddige, P. cooperi secus Klapper, Ziegler et Mashkova, P. cooperi cooperi Klapper; в зоне patulus: P. costatus patulus Klapper, P. kimi Mashkova et Apekina, P. serotinus Telford, P. foliformis Snigireva, P. lingiformis bultyncki Weddige.

Использованные при описании конодонтов термины объяснены в первом томе «Catalogue of conodonts» [11]. Описанные виды сравнивались только с наиболее близкими.

Коллекция хранится в геологическом музее Управления геологии Таджикской ССР в г. Душанбе (ГМ), под № 1316.

Род Polygnathus Hinde, 1879

Polygnathus mashkovae Bardashev, sp. nov.

Табл. V, фиг. 4–11

Название вида в честь Т. В. Машковой.

Голотип — ГМ, № 1316/229; Зеравшанский хр., р. Кштут, сай Шишкат; нижний девон, эмсский ярус, зона gronbergi.

Описание. Платформа сильно изогнута в задней трети. Ее внутренний и внешний края узкие и почти параллельные в передней трети, сильно расширяются к концу средней трети, особенно внешний край, который изгибается здесь под прямым углом. Затем края платформы постепенно сходятся к заднему концу, образуя длинный язык, пересеченный непрерывными поперечными ребрами, нередко загибающимися по краям. Карина доходит только до линии перегиба платформы и ограничивается адкаринальными желобами. Из них внешний желоб длиннее и перед изгибом в 2 раза шире внутреннего. Желоба отделяют карину от коротких ребер, орнаментирующих приподнятые края платформы. Внеш-

---

Объяснение к таблице V

Во всех случаях, кроме фиг. 17б, увеличение 40; фиг. 17б – ×35; а – сверху, б – снизу.

Фиг. 1, 2. Polygnathus gronbergi Klapper et Johnson; 1 – экз. № 1316/215; 2 – экз. № 1316/223; сай Шишкат; эмсский ярус, зона gronbergi, шишкатская свита.

Фиг. 3. Polygnathus perbonus (Philip); экз. № 1316/241; сай Шишкат; эмсский ярус, зона gronbergi, шишкатская свита.

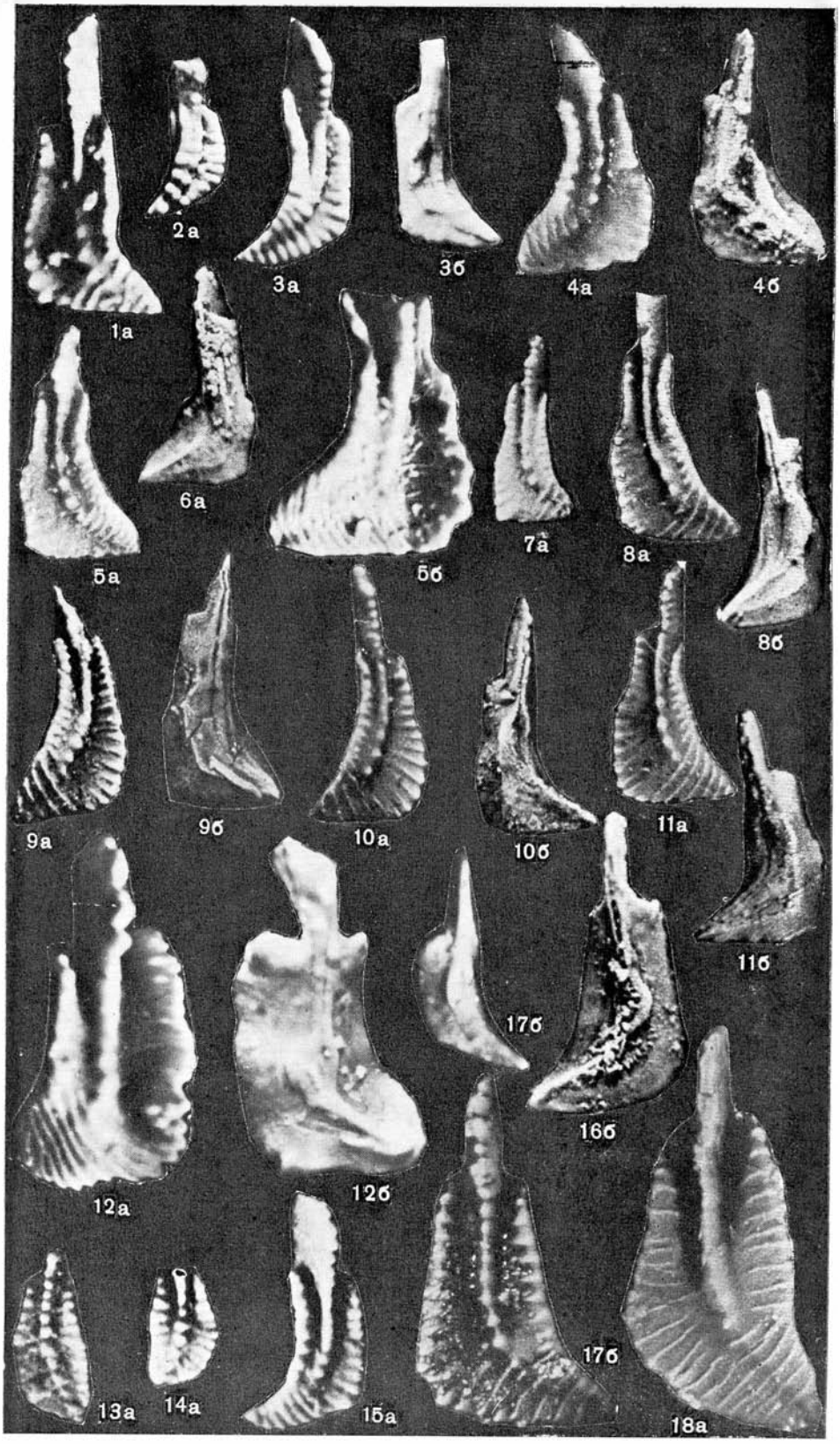
Фиг. 4–11. Polygnathus mashkovae sp. nov.; 4 – голотип № 1316/229; 5 – экз. № 1316/231; 6 – экз. № 1316/246; сай Шишкат; эмсский ярус, зона gronbergi, шишкатская свита; 7 – экз. № 1316/230; 8 – экз. № 1316/427; 9 – экз. № 1316/431; 10 – экз. № 1316/426; 11 – экз. № 1316/428; р. Арг; эмсский ярус, зона gronbergi, акбасайская свита (в табл. вместо фиг. 6а читать 5б и наоборот).

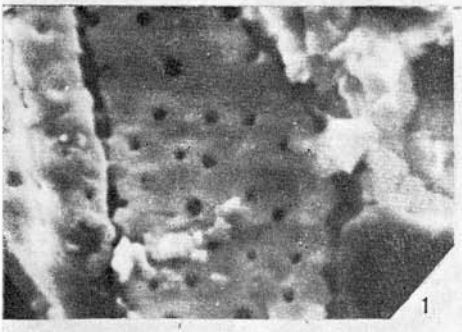
Фиг. 12. Polygnathus apekinae sp. nov.; голотип № 1316/245; сай Шишкат; эмсский ярус, зона laticostatus, шишкатская свита.

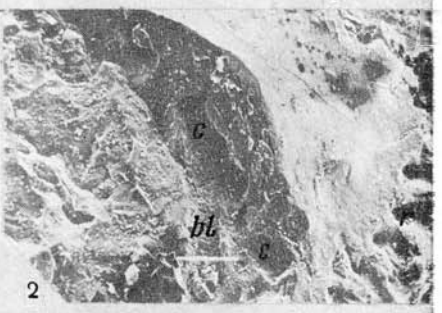
Фиг. 13, 14. Polygnathus laticostatus Klapper et Johnson; 13 – экз. № 1316/254; 14 – экз. № 1316/255; сай Шишкат; эмсский ярус, зона laticostatus, шишкатская свита.

Фиг. 15, 16. Polygnathus inversus Klapper et Johnson; 15 – экз. № 1316/253; 16 – экз. № 1316/252; сай Шишкат; эмсский ярус, зона laticostatus, шишкатская свита (вместо фиг. 17б читать 16б и наоборот).

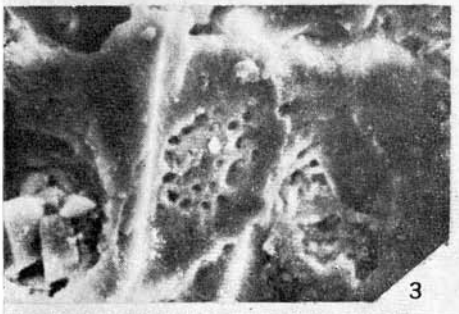
Фиг. 17, 18. Polygnathus gilberti sp. nov.; 17 – экз. № 1316/429; р. Кум; эмсский ярус, зона laticostatus, акбасайская свита; 18 – голотип № 1316/430; гора Ерамко; эмсский ярус, зона laticostatus, магианская свита (17б нижняя соотв. 17а).

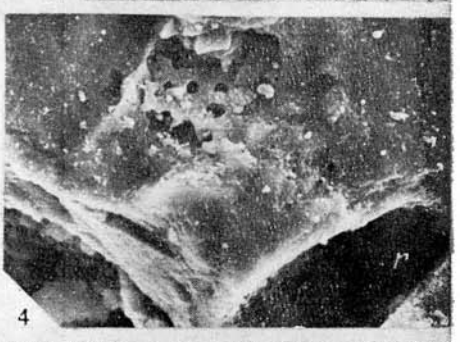

1а
2а
3а
3б
4а
4б
5а
5б
6а
7а
8а
8б
9а
9б
10а
10б
11а
11б
12а
12б
13а
14а
15а
16б
17б
17б
18а


1



2

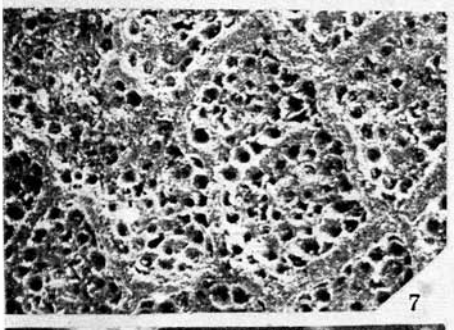

3

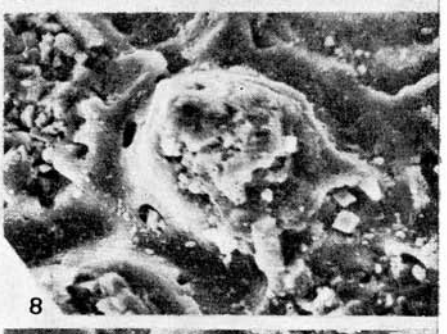


4

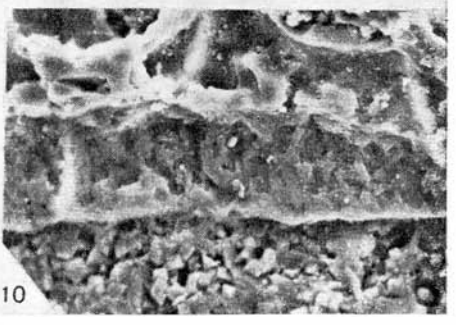
5

6


7


8

9


10

ний край в средней трети выше внутреннего. Его ребра здесь у некоторых взрослых экземпляров имеют разную длину, и более длинные ребра, выступая за пределы платформы, делают ее край острозубчатым. Короткий свободный лист составляет около четверти всей длины конодонта. В средней трети располагается базальная полость, наиболее широкая посредине. Ее задний конец инвертирован.

Изменчивость проявляется в длине языка и количестве ребер на нем. Зубчатость внешнего края появляется у поздних представителей нового вида.

Сравнение. От P. perbonus (Philip), близкого по степени инверсии базальной полости и поперечным непрерывным ребрам на языке, описываемый вид отличается непараллельными, разной высоты краями платформы; от P. gronbergi Klapper et Johnson — присутствием непрерывных ребер на заднем конце, разной высотой краев платформы и резким сужением передней трети платформы.

Распространение. Нижний девон, эмсский ярус, зона gronbergi; Южный Тянь-Шань.

Материал. 50 экз. хорошей и удовлетворительной сохранности: Зеравшанский хр., р. Кштут, сай Шишкат, шишкатская свита — 10 экз.; р. Аксу, гора Ерамко, магианская свита — 6 экз.; Ганза-Чимтаргинский горный массив, р. Арг, урочище Аспроха, акбасайская свита — 34 экз.

Polygnathus gilberti Bardashev, sp. nov.

Табл. V, фиг. 17, 18

Polygnathus linguiformis: Clark, Ethington, 1966, с. 383, табл. 84, фиг. 7.
Polygnathus foveolatus: Lütke, 1974, с. 203, фиг. 1, 2.
Polygnathus laticostatus: Klapper, Johnson, 1975, с. 74, табл. 1, фиг. 29–32; Bultynck, Morzadec, 1979, с. 68, табл. 1, фиг. 22; Lane, Ormiston, 1979, с. 62, табл. 7, фиг. 5, 6.
Polygnathus inversus: Lane, Müller, Ziegler, 1979, с. 219, табл. 1, фиг. 1, 2.

Название вида в честь Гилберта Клаппера.

Голотип — ГМ, № 1316/430; Зеравшанский хр., р. Аксу, гора Ерамко; нижний девон, эмсский ярус, зона laticostatus.

Описание. Платформа, изогнутая в задней трети, слегка асимметричная, расширяется в средней части, немного сильнее с внешней стороны, и плавно сужается к переднему и заднему концам. Она орнаментирована длинными поперечными ребрами. Карина отделена от ребер узкими, мелкими, слегка углубляющимися на переднем конце адкариальными желобами. Она находится на одном уровне с краями платформы и доходит до переднего края языка, который пересечен непрерывными ребрами. Свободный лист, высокий и короткий, составляет четверть и ме-

---

Объяснение к таблице VI

К статье Афанасьевой О. Б.

Фиг. 1. Trematapsis milleri Patten; экз. № 4219/3, перфорированная перегородка в полигональном канале (вид сверху) (×510).

Фиг. 2–6. Dartmuthia gemmifera Patten; экз. № 3256/520: 2 – разлом, проходящий через бугорок, видны отходящие от бугорка радиальные каналы (r), каналы, проходящие внутри бугорка (c), и след канала на базальном слое (bl) (×80); 3 – поровое поле, образованное отверстиями перфорированной септы (вид сверху) (×400); 4 – разлом, проходящий вдоль края бугорка, наверху расположена перфорированная септа, закрывающая отверстие радиального канала, внизу слева – радиальный канал (r), уходящий в глубь бугорка (вид сверху) (×480); 5 – борозда с поперечной исчерченностью, огибающая основание бугорка (вид сверху), видны полости остеоцитов (os) (×240); 6 – базальный слой (вид сверху) (×210).

Фиг. 7–10. Witaaspis schrenkii (Pander): 7 – экз. № 1628/25, бугорки экзоскелета, разбитые бороздами на полигональные поля (вид с внутренней стороны экзоскелета, часть ткани среднего слоя и базальный слой отсутствуют) (×30); 8 – экз. № 1628/13, бугорок, расположенный на поверхности скелета (вид с наружной стороны экзоскелета) (×530); 9 – экз. № 1628/25, переплетение трабекул внутри бугорка (вид с внутренней стороны экзоскелета, часть ткани среднего слоя и базальный слой отсутствуют) (×580); 10 – экз. № 1628/13, борозда с поперечной исчерченностью, образующая полигональные поля (вид сверху) (×220).

нее всей длины конодонта. Передние края платформы примыкают к нему плавно, округло. Базальная полость полностью инвертирована в задней половине платформы. Базальная ямка относительно крупная, с чуть приподнятыми флангами, из которых внешний может быть шире, образуя выступающий козырек. Ямка располагается чуть впереди середины платформы, перед изгибом четкого киля внутрь. К переднему концу конодонта от нее отходит узкая бороздка.

Изменчивость проявляется в степени изгиба платформы, ширине межреберных бороздок, длине языка и количестве ребер на нем.

Сравнение. От P. laticostatus Klapper et Johnson описываемый вид отличается непрерывными ребрами в задней трети платформы; от P. inversus Klapper et Johnson — большей шириной платформы и непараллельными краями в ее передних двух третях.

Замечание. К P. gilberti, возможно, следует отнести экземпляры, которые Ф. Лютке считает переходными между P. foveolatus и P. linguiformis [9, фиг. 4, 5, 7, 16].

Распространение. Нижний девон, эмсский ярус: Аляска, известняки Салмонтраут; Невада, формация Мак-Колли Каньон, пачка Койлз Крик; ФРГ, горы Гарц, известняк Лаутерберг; Испания, горы Гвадаррама; Малайзия, р. Перак; Южный Тянь-Шань, зона laticostatus.

Материал. 20 экз. хорошей и удовлетворительной сохранности: Зеравшанский хр., р. Кштут, сай Шишкат, шишкатская свита — 8 экз.; р. Кум, акбасайская свита — 3 экз.; р. Аксу, гора Ерамко, магианская свита — 5 экз.; Ганза-Чимтаргинский горный массив, р. Арг; р. Серима, акбасайская свита — 4 экз.

Polygnathus apekinae Bardashev, sp. nov.

Табл. V, фиг. 12

Название вида в честь Л. А. Апекиной.

Голотип — ГМ, № 1316/245; Зеравшанский хр., р. Кштут, сай Шишкат; нижний девон, эмсский ярус, зона laticostatus.

Описание. Платформа широкая, асимметричная, с более широкой внешней стороной. Края платформы приподняты, субпараллельны друг другу в передних двух третях; внешний край немного выше внутреннего. В задней трети края платформы изгибаются под углом, близким к прямому или меньше, и, постепенно выпукло сходясь, образуют широкий, округлый на заднем конце язык. Он пересечен непрерывными, нередко извилистыми поперечными ребрами, которые в передних двух третях платформы имеют разную длину и разделены более короткими межреберными бороздками, из-за чего края платформы извилистые, остроузубчатые. Карина отделена от ребер глубокими адкаринальными желобами, из которых внешний шире и длиннее внутреннего; она доходит до переднего конца языка, расположенного на линии перегиба платформы. Короткий высокий свободный лист составляет около четверти всей длины конодонта. Передние края платформы примыкают к нему под прямым углом. Базальная полость полностью инвертирована в задней половине платформы. Посредине платформы перед изгибом четкого киля внутрь располагается небольшая базальная ямка. Ее фланги чуть приподняты, из них внешний немного шире внутреннего. В переднем направлении от ямки тянется узкая бороздка, достигающая переднего конца свободного листа. Кайма широкая, слабо наклонена к краям платформы.

Изменчивость проявляется в степени изгиба задней трети платформы, высоте ее краев, длине языка и количестве ребер на нем.

Сравнение. По орнаментации платформы сходен с поздними представителями P. mashkovae. Отличается отсутствием резкого сужения передней трети платформы и полностью инвертированной в задней половине базальной полостью. От P. gilberti отличается менее симметричной, с краями разной высоты платформой, не сужающейся на переднем конце, а также прямыми передними краями, примыкающими к свободному листу под прямым углом.

Замечание. Апекина и Машкова [1] изобразили экземпляр конодонта, отнесенный нами к P. apekinae, определив его как P. sp. nov. B Klapper. Однако новый вид отличается от изображенного Клаппером [6] более широкой, сильнее изогнутой платформой, разной высоты краями, непрерывными ребрами в задней трети языка и большего размера базальной ямкой.

Распространение. Нижний девон, эмсский ярус, зона laticostatus; Южный Тянь-Шань.

Материал. 9 экз. хорошей сохранности: Зеравшанский хр., р. Кштут, сай Шишкат, шишкатская свита — 7 экз.; Ганза-Чимтаргинский горный массив, р. Арг, урочище Аспроха, акбасайская свита — 2 экз.

Polygnathus laticostatus Klapper et Johnson, 1975

Табл. V, фиг. 13, 14

Polygnathus webbi: Ziegler, 1956, с. 104, табл. 7, фиг. 13, 14, 22, 23.
Polygnathus cf. «webbi»: Lütke, 1974, с. 203, фиг. 14, 15.
Polygnathus laticostatus: Klapper, Johnson, 1975, с. 74, табл. 2, фиг. 20–33; Ziegler, 1977, с. 455, табл. 8, фиг. 2; Апекина, Машкова, 1978, табл. 76, фиг. 8; Bultynck, Morzadec, 1979, с. 681, табл. 1, фиг. 23, 24.
?Polygnathus foveolatus: Bultynck, 1976, с. 62, табл. 11, фиг. 16–20.

Голотип — музей университета Айовы, № 38025; США, Невада; нижний девон, формация Мак-Колли Каньон, пачка Койлз Крик.

Описание. Платформа слабо изогнута, слегка расширяется в средней части и плавно округло сужается на переднем и заднем концах. Она орнаментирована широкими поперечными ребрами, которые отделены от карины узкими, мелкими, слегка углубляющимися на переднем конце адкаринальными желобами. Карина достигает заднего конца или может немного не достигать его. В последнем случае задний конец покрыт прерывистыми поперечными ребрами. Края платформы и карина находятся на одном уровне. Лист составляет четверть всей длины конодонта. Относительно крупная базальная ямка с приподнятыми флангами расположена на нижней стороне, близко к середине или впереди нее, перед изгибом киля внутрь.

Изменчивость проявляется в том, что карина не всегда достигает заднего конца и в соответствии с этим изменчива скульптура.

Сравнение. От P. costatus Klapper отличается большими размерами базальной ямки и более задним ее расположением; от P. gilberti — отсутствием непрерывных ребер в задней трети платформы.

Распространение. Нижний девон, эмсский ярус: Невада, формация Мак-Колли Каньон, пачка Койлз Крик; ФРГ, местность Келлервальд, «герцинские» известняки; горы Гарц, известняки Лаутерберг; Испания, горы Гвадаррама; Южный Тянь-Шань, зона laticostatus.

Материал. 40 экз. хорошей и удовлетворительной сохранности: Зеравшанский хр., р. Кштут, сай Шишкат, шишкатская свита — 20 экз.; р. Кум, акбасайская свита — 5 экз.; р. Аксу, гора Ерамко, магианская свита — 8 экз.; Ганза-Чимтаргинский горный массив, оз. Куликалон, урочище Сарыобихунук, магианская свита — 2 экз.; р. Серима; р. Арг, урочище Аспроха, водораздел саев Пушневат и Акбасай, акбасайская свита — 5 экз.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Апекина Л. С., Машкова Т. В.* Конодонты.— В кн.: Полевая сессия Международной подкомиссии по стратиграфии девона, Самарканд, СССР, 1978. Атлас палеонтологических таблиц. Приложение к путеводителю экскурсий. Ташкент: Мингео УзССР, 1978, с. 44–48.
2. *Bultynck P.* Le Silurien superieur et le Devonien inferieur de la Sierra de Guadarrama (Espagne centrale). Troisième partie: clements icriodiformes, pelekysgnathiformes et polygnathiformes.— Bull. Inst. roy. sci. natur. Belgique (Sci. Terre), 1976, v. 49. 74 p.
3. *Bultynck P., Morzadec P.* Conodonts de la Coupe de Renn Arc' Hrank et Lanveoc (rade de Brest). Emsien du Massif Armoricain (France). Correlations biostratigraphiques.— Geobios., 1979, v. 12, № 5, p. 675–685.

4. *Clark D. L., Ethington B. L.* Conodonts and biostratigraphy of the lower and middle Devonian of Nevada and Utah.— J. Paleontol., 1966, v. 40, № 3, p. 659–689.
5. *Klapper G., Johnson D. B.* Sequence in conodont genus Polygnathus in Lower Devonian at Lone Mountain, Nevada.— Geol. et palaeontol., 1975, v. 9, p. 65–83.
6. *Klapper G., Johnson D. B.* Endemism and dispersal of Devonian conodonts.— J. Paleontol., 1980, v. 54, № 2, p. 400–455.
7. *Lane H. R., Ormiston L. R.* Siluro-Devonian biostratigraphy of the Salmontrout River area, east-central Alaska.— Geol. et palaeontol., 1979, v. 13, p. 39–96.
8. *Lane H. R., Müller K. L., Ziegler W.* Devonian and Carboniferous conodonts from Perak, Malaysia.— Geol. et palaeontol., 1979, v. 13, p. 213–226.
9. *Lütke F.* Die Forbereitung von Tentakuliten (Dacryoconarida) aus dem Unterdevon des SW-Harzes und ihre Korrelation mit der Conodonten Parachronologie.— Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl., 1974, B. 145, № 2, S. 183–206.
10. *Ziegler W.* Unterdevonische Conodonten, insbesondere aus dem Schönauer und dem Zorgensis Kalk.— Notizbl. Hessisch. Landesamt. Bodenforsch., 1956, B. 4, S. 93–106.
11. Ziegler W., ed. Catalogue of conodonts. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1973, v. 1. 504 p.
12. Ziegler W., ed. Catalogue of conodonts. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1977, v. 3. 574 p.

Таджикская геологосъемочная экспедиция, Душанбе

Поступила в редакцию 24.VIII.1984

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1986 № 2

УДК 567.2

АФАНАСЬЕВА О. Б.

СТРОЕНИЕ ЭКЗОСКЕЛЕТА ЦЕФАЛАСПИД ИЗ СИЛУРА ЭСТОНИИ

В сканирующем электронном микроскопе исследован наружный скелет цефаласпид (Agnatha) – Trematapsis Schmidt, Dartmuthia Patten, Witaaspis Robertson, Thyestes Eichwald из силура ЭССР. Сделано подробное описание экзоскелета, сложенного костной тканью. Установлены определенные различия между родами не только в наличии или отсутствии некоторых структур, но и по характеристикам костной ткани (форма, размеры, концентрация полостей остеоцитов и др.).

Исследование экзоскелета древнейших позвоночных дает ценный фактический материал для разработки их систематики. Не только теоретическое, но и непосредственное практическое значение приобретает изучение стратиграфически важных групп, в том числе цефаласпид. Объектом нашего исследования послужили ископаемые остатки древнейших цефаласпид (Osteostraci), принадлежащие родам Trematapsis, Dartmuthia, Witaaspis, Thyestes, распространенным в отложениях роотсикюлаского и паадлаского горизонтов о. Сааремаа (силур, верхний венлок – лудлов, ЭССР). Изучены коллекции Ф. Б. Шмидта, хранящиеся в Палеонтологическом институте АН СССР (ПИН) под № 1628, 3256, 3257, а также несколько панцирей Trematapsis (T. milleri Patten, T. mammillata Patten), любезно переданные автору сотрудником Геологического института АН ЭССР Т. Мярсс.

Наша задача состояла в изучении тонких структур наружного скелета указанных родов цефаласпид. В силу специфики сохранности материала основное внимание было уделено слоям экзоскелета, сложенным костной тканью. В процессе работы была использована редко применяемая к этой группе [1, 10] методика исследования в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ). Этот метод дает возможность получения объемного изображения тех структур, которые могут быть реконструированы лишь на основании изучения в световом микроскопе большого количества различно ориентированных срезов панциря. Исследования выполнены на микроскопах Hitachi Akashi MSM-9 и Tesla BS-300.

Характерной особенностью костной ткани экзоскелета цефаласпид является наличие в ней полостей, интерпретируемых как полости остеоцитов. Эти полости хорошо просматриваются в шлифах экзоскелета в световом микроскопе, но до сих пор не были идентифицированы в СЭМ. Попыткой такого рода стала работа В. Гросса по изучению в СЭМ «ситовидных пластин» (Siebplatten) и изопедина в экзоскелете дорсального щита Dartmuthia gemmifera Patten [10]. Однако, поместив фотографии соответствующих участков панциря, Гросс отметил, что «вероятные лакуны костных клеток на предлагаемых фотографиях не распознаются» [10, с. 80]. Таким образом, при исследовании экзоскелета цефаласпид в СЭМ перед нами прежде всего стояла задача идентификации лакун костных клеток на нашем материале. С этой целью исследованы фрагменты панциря Trematapsis Schmidt, экзоскелет которого хорошо развит и наиболее полно изучен [4, 6–8]. Сопоставление данных, полученных этими исследователями при изучении Trematapsis в световом микроскопе, с данными, полученными в СЭМ, позволило нам идентифицировать полости костных клеток в экзоскелете Trematapsis и в какой-то мере ис-

В отличие от Trematаspis, дорсальная и вентральная пластины щита которого имеют практически одинаковое строение, у Dartmuthia gemmifera они значительно различаются. Вентральная сторона панциря Dartmuthia своим строением напоминает щит Trematаspis: экзоскелет сложен тремя слоями, которые хорошо развиты, верхний слой образует гладкую и блестящую поверхность щита. Дорсальный щит имеет своеобразное строение. На его поверхности расположены блестящие невысокие бугорки, между которыми имеются уплощенные полигональные пластины. Бугорки, овальные, небольшие (длина 0,7—1 мм), расположены упорядоченно продольными рядами, имеют пологозакругленную вершину, сдвинутую к заднему краю бугорка. Полигональные пластины (0,5—0,8 мм) отделены друг от друга и от бугорков глубокими щелями и соединяются с глубже расположенными частями экзоскелета с помощью узкого основания.

Сведения о строении панциря Dartmuthia gemmifera приводятся многими авторами [6, 9, 14]. Изучение разломов задней части дорсального щита Dartmuthia gemmifera в СЭМ (экз. № 3256/520) показало, что значительная часть экзоскелета сложена костной тканью, относительно плотной в бугорках и более рыхлой между ними (табл. VI, фиг. 2). Полости костных клеток имеют характерную неправильную форму. В ткани бугорков они расположены более редко, чем у Trematаspis.

Вокруг бугорков и полигональных пластин имеется сеть относительно широких каналов. Их стенки образованы узкими основаниями и расширяющимися кверху уплощенными частями полигональных пластин, а также широкими основаниями бугорков. Эти каналы идентифицированы Гроссом как циркумареальные каналы сенсорной системы [9, 10]. Каналы открываются на поверхность панциря узкими щелями. Их диаметр составляет около 90 мк, каналы, проходящие вокруг бугорков, более широкие (120—170 мк). В их нижнюю часть открываются отверстия более узких каналов (50—60 мк), расположенных радиально вокруг бугорков и пластин. Отверстия радиальных каналов в месте их соединения с циркумареальным каналом закрыты перфорированной септой (табл. VI, фиг. 4). Перфорированные септы в виде поровых полей (табл. VI, фиг. 3) закрывают также выходы радиальных каналов, открывающиеся между основаниями полигональных пластинок. Диаметр пор перфорированных перегородок Dartmuthia несколько меньше (2—3 мк), чем у Trematаspis.

У Dartmuthia gemmifera основные сенсорные линии образуют рисунок, сходный с наблюдаемыми у других эстонских цефаласпид. Однако у этого вида линии заметны на поверхности щита не так четко, как у некоторых других цефаласпид. Это связано с тем, что в скульптуре Dartmuthia отсутствуют элементы, характерные лишь для боковой линии и облегчающие ее идентификацию (широкие желобки у Trematаspis, удлиненные парные бугорки у Thyestes). Каналы, в которых могли располагаться органы боковой линии Dartmuthia, отличаются от циркумареальных каналов, скрытых под пластинами, лишь своим линейным расположением и несколько большей шириной открывающейся на поверхность щели.

Во внутренней части бугорков и полигональных пластин Dartmuthia располагаются немногочисленные каналы, имеющие диаметр 70—90 мк. В бугорках сплетение каналов развито лучше, их стенки уплотнены. Эти каналы сообщаются со сплетением каналов, расположенным в нижних частях экзоскелета. Часть каналов проходит насквозь через слой изопедина. Данное сплетение каналов по основным характеристикам соответствует сосудистому сплетению Trematаspis и, по-видимому, как и у него, вмещало сосуды кровеносной системы.

Базальный слой у Dartmuthia хорошо развит, имеет строение, характерное для изопедина (табл. VI, фиг. 6). В верхней части базального слоя нами обнаружены борозды с пучками волокон, упорядоченными определенным образом. Каждый пучок имеет такую же толщину, как и в других частях этого слоя (5—10 мк), однако ориентирован перпендикулярно краю борозды (точнее, перпендикулярно касательной, приложенной в любой точке к кривой, образованной краем борозды) (табл. VI, фиг. 5). Ширина

борозд, а также их расположение относительно других частей экзоскелета позволяют предположить, что эти борозды представляют собой следы размещения циркумареальных и радиальных каналов, расположенных в нижней части среднего слоя. Борозды циркумареальных каналов имеют ширину 90—170 мк и располагаются кольцеобразно под бугорком. Борозды радиальных каналов меньшей ширины (50—60 мк), отходят от основания бугорка по направлению к соседним пластинам и бугоркам. Эти данные приводят к заключению, что волокнистые пучки базального слоя закладывались при уже достаточно полном развитии каналов сосудистой и сенсорной систем.

В отличие от предыдущих родов экзоскелет относительно редкого Witaaspis schrenkii (Pander) практически не изучен. Схематическое описание внутренних структур его панциря сделал Денисон [6].

Поверхность щита Witaaspis schrenkii покрыта мелкими бугорками (диаметр основания 60—120 мк), разделенными относительно широкими бороздами (50—80 мк) на полигональные поля (табл. VI, фиг. 7). Бугорки, имеющие круглую вершину и пологие скаты, сложены костной тканью, более разрыхленной внутри бугорка и уплотняющейся к его наружным стенкам. При исследовании скелета изнутри было обнаружено, что во внутренней части бугорков переплетение костных перекладин может образовывать ажурную сеть (табл. VI, фиг. 9). При этом бóльшая часть костных балок обычно сосредоточена в верхней части бугорка, тогда как в нижней обычно имеется полая камера. Многие полости костной ткани сообщаются с поверхностью бугорка, так что на его поверхности иногда присутствует большое количество разноразмерных отверстий (2—11 мк). Отверстия приблизительно такого же диаметра можно наблюдать в бороздках между бугорками (табл. VI, фиг. 8). Как было отмечено выше, бугорки имеют довольно плотные стенки, толщина которых (около 10 мк в основании бугорка) обычно уменьшается к вершине. Если при этом увеличивается количество отверстий, то верхняя часть бугорка может представлять собой лишь переплетение костных перекладин. Вместе с тем многие бугорки имеют стенки, лишь кое-где пронизанные отверстиями (табл. VI, фиг. 8).

Ширина борозд, разбивающих поверхность панциря на полигоны, составляет 50—80 мк, что приблизительно соответствует ширине каналов, определяемых как сенсорные циркумареальные у некоторых других видов цефаласпид. Эти данные, а также расположение борозд относительно других частей экзоскелета (в частности, относительно верхней части базального слоя) позволяют предположить, что борозды, образующие полигональный узор, могли вмещать у Witaaspis циркумареальные каналы сенсорной системы. Между бугорками внутри полигонов, как предположил Денисон [6], возможно, располагались тонкие петли интраареальных каналов. С нашей точки зрения, ширина бороздок (около 10 мк у основания бугорков, более 20 мк немного выше), а также положение их относительно циркумареальных каналов не противоречат этому предположению.

Обилие разноразмерных полостей в губчатой ткани среднего слоя затрудняет идентификацию каналов, в которых могли располагаться сосуды кровеносной системы и нервы. Вероятно, сосудистое сплетение размещалось в относительно крупных полостях внутри бугорков и через многочисленные отверстия сообщалось с сосудами, расположенными в мягких тканях на поверхности экзоскелета.

Борозды боковой линии Witaaspis образуют рисунок, характерный и для других эстонских цефаласпид. Как и у Dartmuthia, они отличаются от циркумареальных борозд лишь линейным расположением и несколько большей шириной.

Базальный слой у Witaaspis присутствует, имеет характерное ламинарное строение, но в отличие от Trematáspis и Dartmuthia он очень тонкий.

Следует отметить, что для полигональных борозд Witaaspis характерна поперечная исчерченность, сравнимая с исчерченностью борозд, располо-

женных в верхней части базального слоя у Dartmuthia. Однако волокнистые пучки у Witaaspis выражены менее четко (табл. VI, фиг. 10).

Никаких структур, напоминающих перфорированные перегородки и поровые поля, у Witaaspis schrenkii не обнаружено.

Скульптура и микростроение дорсальной стороны щита Thyestes verrucosus Eichwald подробно описаны [1]. Здесь мы ограничимся краткой характеристикой его скульптуры, остановившись более подробно на некоторых деталях внутреннего строения. На поверхности экзоскелета Thyestes verrucosus располагается большое количество разноразмерных бугорков с острыми кончиками. Бугорки сложены губчатой костной тканью, напоминающей ткань Trematapis. В отличие от этого рода кост-

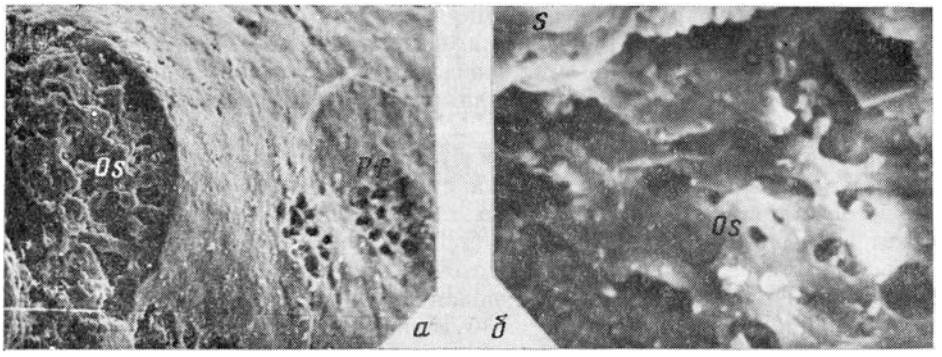


Рис. 2. Thyestes verrucosus Eichwald, экз. № 1628/30; *а* – бугорок с разрушенной апикальной частью (вид сверху) (×460); *б* – разлом щита между бугорками, открывающий губчатую ткань среднего слоя (вид сбоку) (×540). Обозначения: *os* – полости остеоцитов, *pf* – поровое поле, *s* – поверхностная часть экзоскелета

пая ткань Thyestes verrucosus более рыхлая, т. е. содержит большее количество разноразмерных полостей (рис. 2, *а, б*). К наружным скатам бугорков, а также к наружной поверхности скелета между бугорками костная ткань уплотняется, включенные в нее полости становятся мелкими и редкими (рис. 2, *а*).

Характерной особенностью экзоскелета Thyestes является наличие на его поверхности многочисленных мелких отверстий, расположенных в виде поровых полей [1]. Впервые такие поля у Thyestes были обнаружены Гроссом («ситовидные пластины», по Гроссу) на мелких фрагментах панцирей, отнесенных им к Thyestes sp. (о. Готланд, слои Halla) [11]. Данные, полученные нами в СЭМ, показывают, что под перфорированной перегородкой у Thyestes verrucosus может присутствовать полость, сообщающаяся со сплетением каналов, расположенных в бугорках и под ними. В известной мере это подтверждает предположение Гросса для Thyestes sp. Следует отметить, что костная ткань стенок полости, а также стенки сообщающихся с ней каналов не уплотнены. Это отличает их от состояния, характерного, например, для стенок многих каналов Trematapis и Dartmuthia. Толщина перфорированной септы может варьировать на разных участках щита: от относительно большой (более 10 мк) на скатах бугорков, так что внутри нее проходят довольно длинные канальцы, до малой (1,5—2 мк) на некоторых уплощенных участках панциря. В экзоскелете Thyestes verrucosus нами не обнаружены линейные или полигональные каналы, характерные для скелета Trematapis и Dartmuthia [1, 6, 13].

Итак, исследование экзоскелета эстонских цефаласпид показало, что в деталях строения наружного скелета между родами существуют определенные различия. Эти различия выражены не только в наличии или отсутствии характерных структур (например, перфорированных септ), но и в таких характеристиках костной ткани, как концентрация, размеры, форма полостей остеоцитов, плотность стенок каналов сенсорной и сосу-

дистой систем и др. Эти признаки могут быть использованы при определении мелкого фрагментарного материала.

Исследованные роды цефаласпид характеризуются следующими признаками. Для Trematraspis характерно присутствие всех трех слоев экзоскелета, наличие хорошо развитой системы крупных полигональных каналов, открывающихся на поверхности порами. Каналы сенсорной системы (линейные и полигональные) разделены перфорированными септами на верхнюю и нижнюю части. Микроотверстия септы распределены в ней равномерно. Каналы сенсорной системы имеют плотные гладкие стенки. Лакуны остеоцитов в довольно плотной костной ткани среднего слоя хорошо выражены, имеют характерную неправильную форму, распределены в костной ткани относительно равномерно.

В дорсальном щите Dartmuthia все три слоя развиты лишь в бугорках, система полигональных (циркумареальных) каналов открывается на поверхности щита щелями. Сенсорные и сосудистые каналы имеют плотные стенки лишь внутри бугорков или у их основания. Перфорированные септы закрывают отверстия радиальных каналов, сообщающихся с каналами, расположенными вокруг бугорков и открывающихся между бугорками и уплощенными пластинками. Микроотверстия перфорированных септ обычно располагаются в виде поровых полей. Полости остеоцитов внутри бугорка относительно редкие, костная ткань между бугорками более рыхлая, лакуны остеоцитов и каналы встречаются здесь чаще, чем в бугорках.

У Thyestes поверхностный слой представлен лишь в вершинах относительно крупных бугорков. Полигональные каналы в экзоскелете отсутствуют. На поверхности наружного скелета расположено большое число поровых полей. Стенки полостей и небольших каналов обычно не уплотнены (T. verrucosus). Экзоскелет сложен в основном довольно рыхлой костной тканью среднего слоя. Полости остеоцитов относительно крупные, многочисленные.

Для Witaaspis характерен слаборазвитый наружный скелет, лишенный поверхностного слоя и имеющий очень тонкий слой изопедина. Полигональная система представлена бороздами на его поверхности. Перфорированные перегородки в скелете отсутствуют. Экзоскелет состоит в основном из переплетающихся в различных направлениях трабекул, между которыми имеются разноразмерные полости. Эти полости, вероятно, вмещали остеоциты и (более крупные) сосуды.

Полученные данные показывают, что Thyestes verrucosus, относимый некоторыми авторами к сем. Cephalaspididae [2, 5], имеет большее сходство с представителями семейства Trematraspididae (Trematraspis, Dartmuthia), чем предполагалось ранее. На это указывает наличие поровых полей, по-видимому, соответствующих перфорированным септам в сенсорных каналах, развитие (хотя и слабое) поверхностного слоя, представленного на вершинах бугорков. Witaaspis schrenkii, до сих пор занимающий неясное положение в системе цефаласпид, отличается от Trematraspididae не только многими макроморфологическими характеристиками, но и многими признаками в строении экзоскелета (прежде всего отсутствием перфорированных септ, а также очень слабым развитием базального слоя, отсутствием поверхностного слоя).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Афанасьева О. Б.* Особенности наружного скелета тяжестин (Agnatha).— Палеонтол. журн., 1985, № 4, с. 70–75.
2. *Обручев Д. В.* Подкласс Osteostraci (Cephalaspides). Костнопанцирные (цефаласпиды).— В кн.: Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. М.: Наука, 1964, с. 84–107.
3. *Румянцев А. В.* Опыт исследования эволюции хрящевой и костной ткани. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 375 с.
4. *Denison R. H.* The exoskeleton of Trematraspis.— Amer. J. Sci., 1947, v. 245, № 6, p. 337–365.
5. *Denison R. H.* Evolution and classification of the Osteostraci.— Fieldiana, Geol., 1951, v. 11, № 3, p. 155–196.

6. *Denison R. H.* The exoskeleton of early Osteostraci.— Fieldiana, Geol., 1951, v. 11, № 4, p. 197–218.
7. *Denison R. H.* The early history of the vertebrate calcified skeleton.— Clin. Orthopaedies, 1963, № 31, p. 141–152.
8. *Gross W.* Über Crossopterygier und Dipnoer aus dem baltischen Oberdevon im Zusammenhang einer vergleichenden Untersuchung des Porenkanalsystems paläozoischer Agnathen und Fische.— Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., Fjärde Ser., 1956, B. 5, № 6, p. 97–112.
9. *Gross W.* Aufbau des Panzers obersilurischer Heterostraci und Osteostraci Norddeutschlands (Ceschiete) und Oesels.— Acta zool., 1961, v. 42, p. 73–150.
10. *Gross W.* Beobachtungen mit dem Elektronenraster — Auflichtmikroskop an den Siebplatten und dem Isopedin von Dartmuthia (Osteostraci).— Paläontol. Z., 1968, v. 42, № 1/2, p. 73–82.
11. *Gross W.* Die Agnathen — Fauna der silurischen Halla-Schichten Gotlands.— Geol. Fören. Stockholm Förh, 1968, v. 90, p. 369–400.
12. *Ørvig T.* Phylogeny of tooth tissues: evolution of some calcified tissues in early vertebrates.— In: Structural and Chemical Organization of Teeth. N. Y.: Acad. Press, 1967, v. 1, p. 45–110.
13. *Stensiö E. A.* The Cephalaspids of Great Britain. L.: Brit. Museum. Natur. History, 1932. 220 p.
14. *Wängsjö G.* On the genus Dartmuthia Patten, with special reference to the minute structure of the exoskeleton.— Bull. Geol. Inst., Univ. Uppsala, 1946, v. 31, p. 349–362.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
30.VIII.1985

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. Trematapsis milleri Patten; экз. № 4219/3, перфорированная перегородка в полигональном канале (вид сверху) (×510).

Фиг. 2–6. Dartmuthia gemmifera Patten; экз. № 3256/520: 2 — разлом, проходящий через бугорок, видны отходящие от бугорка радиальные каналы (r), каналы, проходящие внутри бугорка (c), и след канала на базальном слое (bl) (×80); 3 — поровое поле, образованное отверстиями перфорированной септы (вид сверху) (×400); 4 — разлом, проходящий вдоль края бугорка, наверху расположена перфорированная септа, закрывающая отверстие радиального канала, внизу слева — радиальный канал (r), уходящий в глубь бугорка (вид сверху) (×480); 5 — борозда с поперечной исчерченностью, огибающая основание бугорка (вид сверху), видны полости остеоцитов (os) (×240); 6 — базальный слой (вид сверху) (×210).

Фиг. 7–10. Witaaspis schrenkii (Pander): 7 — экз. № 1628/25, бугорки экзоскелета, разбитые бороздами на полигональные поля (вид с внутренней стороны экзоскелета, часть ткани среднего слоя и базальный слой отсутствуют) (×30); 8 — экз. № 1628/13, бугорок, расположенный на поверхности скелета (вид с наружной стороны экзоскелета) (×530); 9 — экз. № 1628/25, переплетение трабекул внутри бугорка (вид с внутренней стороны экзоскелета, часть ткани среднего слоя и базальный слой отсутствуют) (×580); 10 — экз. № 1628/13, борозда с поперечной исчерченностью, образующая полигональные поля (вид сверху) (×220).

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1986 № 2

УДК 567.953 : 551.736(234.85)

ГУБИН Ю. М.

НОВЫЕ ДАННЫЕ ОБ АРХЕГОЗАВРОИДАХ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Как новый компонент очерской фауны описан Collidosuchus tchudinovi gen. et sp. nov., являющийся представителем группы, давшей в доказанское время начало позднепермским архегозавроидам Восточно-Европейской платформы. Показаны основные направления морфологических изменений архегозавроидов.

В коллекциях из верхнепермского местонахождения Ежово Очерского района Пермской области, собранных в 1958—1960 гг. экспедицией ПИН АН СССР под руководством П. К. Чудинова, долгое время оставались необработанными несколько фрагментов черепа, которые считались принадлежащими известным отсюда мелозавридам. После дополнительного препарирования, проведенного автором, выяснилось, что череп в действительности принадлежит архегозавроиду, близкому к типичным нижнепермским архегозаврипам Центральной Европы и отчасти к верхнепермским платиопинам Восточной Европы.

До настоящего времени с территории Восточно-Европейской платформы достоверных остатков архегозаврин не отмечалось. Левая ветвь челюсти «архегозаврида» из уфимских отложений Печорской депрессии, описанная Е. Д. Конжуковой [5], на самом деле принадлежит представителю эриопид, широко представленных в интинской фауне [2, 5]. Принадлежность указанной челюсти (ПИН, № 570/15) к эриопидам доказывается ее пропорциями и наличием продольного изгиба в вертикальной плоскости, не свойственного архегозавроидам.

В систематическом плане архегозаврины представляют уже третью группу лабиринтодонтов, выявленную в Ежовском местонахождении наряду с диссорофидами и мелозавридами.

В работе мы вслед за И. А. Ефремовым [10] придерживаемся мнения о самостоятельности надсемейства Archegosauroidea, противопоставленного нами надсемейству Eryopoidea. В состав надсемейства мы включаем семейство Archegosauridae с подсемействами Archegosaurinae и Platyopinae и семейство Melosauridae.

Рисунки к статье выполнены художником В. Д. Колгановым.

ПОДСЕМЕЙСТВО ARCHEGOSAURINAE MEYER, 1857

Род Collidosuchus Gubin, gen. nov.

Название рода col—lido *лат.*— смять, раздавить и suchus *греч.*— крокодил.

Типовой вид — Collidosuchus tchudinovi sp. nov.; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус; Пермская область, Очерский район, д. Ежово.

Диагноз. Череп сравнительно высокий, длина до 300 мм и более. Ноздри сдвинуты назад, их длина в 2,7 раза меньше длины пренариального отдела, немного вытянуты. Пинеальное отверстие удалено от глазниц на четверть расстояния между глазницами и затылочным краем заднетеменных костей, окаймлено невысоким валиком. Хоаны удлиненно-каплевидные, с сужением назад. Проекция заднего края ноздри почти совпадает с началом хоаны.

Сравнение. Новый род отличается от Archegosaurus более высоким черепом, далеко отодвинутыми назад ноздрями (отношение длины ноздри

дый валик образует более явственное продольное возвышение, совпадающее со швом надвисочной и чешуйчатой костей. Похожее образование у архегозавроидов описывалось для платиопозавра [4], но в виде нескольких близко расположенных бугорков, протягивающихся также в продольном направлении. У остальных архегозавроидов таких возвышений или бугорков не отмечалось.

Интересно окружение пинеального отверстия костным валиком. Сходная структура описывалась нами у крупных массивных диссорофид [1] и связывалась с увеличением мощности кожного покрова при переходе к наземному образу жизни. Вероятно, возникновение валика происходило также и у более водных форм при достижении ими достаточных размеров и соответственном утолщении покровов. Это подтверждается и тем, что у старческой особи Melosaurus uralensis [6] также развито небольшое возвышение вокруг пинеального отверстия, отсутствующее у более молодых форм.

Приосевая зона крыши черепа коллидозуха плоская и начинает поперечно прогибаться только на уровне переднего края глазниц. Далее назад прогиб незначительно уменьшается перед пинеальным отверстием, а затем усиливается и резко расширяется, образуя характерную для всех архегозавроидов чашеобразную структуру. Задняя часть этого прогиба ограничена приподнятыми затылочными краями postparietalia.

Ноздри удлиненно-овальные, с соотношением длин осей 1,5 : 1, располагаются на перегибах морды у ее боковых краев.

Глазницы вытянутой формы, их длинные оси направлены слегка медиально, расстояние между ними на треть больше их поперечной ширины. Несмотря на то, что плоскость глазницы в целом расположена дорсально, ее внешний край находится на латеральной, резко уходящей вниз стороне черепа, тем самым несколько увеличивая угол обзора.

Швы между костями там, где они сохранились, хорошо заметны и расположены типично для архегозавроидов.

Интересны структуры в передней части предчелюстных костей (рис. 1, *б*). Практически всю их вентральную поверхность занимают выполаживающиеся назад каплеобразной формы премаксиллярные ямы (fossa praemaxillaris, рис. 1, *б*), разделенные высоким барьером на шве между костями. Сзади края впадин доходят до уровня предхоанных клыков. Эти ямы имеют высокую, почти вертикальную внешнюю стенку, ограничивающую полость, куда при полном закрытии пасти входил симфизный отдел нижней челюсти. Наиболее ярко эту картину можно наблюдать у Melosaurus uralensis (экз. № 683/1). Как у коллидозуха, у мелозавра череп сильно сужается вперед в предглазничной области, а на уровне хоан его боковые стенки становятся почти параллельными, в то время как ветви нижней челюсти слабовыпуклы наружу. При полном закрытии челюстей симфизный отдел нижней челюсти ложится на премаксиллярные ямы, а краевые премаксиллярные зубы охватывают нижнюю челюсть снаружи. Наиболее мощные зубы, развитые на границе челюстной и предчелюстной костей, почти вплотную примыкают к внешней поверхности dentale и тем самым фиксируют нижнюю челюсть в горизонтальной плоскости. Вплоть до уровня заднего края хоан несколько снаружи оказываются и максиллярные зубы. Очевидно, что все эти особенности были свойственны и Collidosuchus.

На шве praemaxillaria непосредственно впереди премаксиллярных ям находится отчетливо выраженная, выступающая круглая площадка, очевидно, аналогичная tuberculum subrostrale medium [8] брахиопид (рис. 1, *б*), покрытая поперечными морщинками. При жизни животного она, вероятно, облекалась мягкими тканями и служила для амортизации при закрывании пасти. Такие же площадки развиты у платиопозавров, мелозавров, брахиопид [8], некоторых триасовых форм (например, у Parotosuchus, экз. № 915/42). У мелозаврид, кроме того, на прилегающем участке нижней челюсти образуется встречное возвышение, очевидно, выполняющее ту же функцию (между симфизными клыками и немного впереди их — экз. № 683/1).

В 25 мм от переднего конца морды, в наиболее глубоких частях премаксиллярных ям, на каждой кости располагаются круглые (диаметром 14 мм) отверстия, пропускавшие симфизные клыки нижней челюсти и выводы протоков межчелюстной железы [13].

Хоаны очень длинные и узкие, сужаются назад. Их задний край находится на уровне начала расширения черепа.

Зубной ряд на верхней челюсти постепенно уменьшается в размерах спереди назад вплоть до аддукторных ям, за исключением резко увеличенных зубов у задней границы praemaxillaria. Ребристость зубов заметна только в основании, вершинки зубов загнуты лингвально. Пре- и постхоанные клыки хорошо развиты, хотя и не в такой степени, как краевые премаксиллярные зубы. Межхоанные и околохоанные ряды представлены лишь одиночными зубами, расположенными соответственно на уровне начала хоан у контакта сошников и посредине медиального края хоан. Поверхность сошников полностью покрыта редкой шагренью, переходящей затем на palatinum.

Как и у мелозаврид (Melosaurus uralensis, экз. № 683/1), альвеолы между верхнечелюстными зубами на переднем краю морды коллидозуха сильно удлинены поперечно и при закрытии пасти вмещали в своих медиальных участках вершинки краевых зубов нижней челюсти. Загнутые назад зубы верхней челюсти и направленные вперед зубы нижней челюсти архегозавроидов образовывали своего рода решетку (это наиболее хорошо заметно у платиопозавра [10]). Вполне возможно, что по периметру морды зубы защищались свисающей кожной складкой, как это предполагается для капитозавров [12].

Между предхоанными клыками на сошниках имеется несколько небольших отверстий, пропускавших веточки нёбной артерии и сопутствующего нерва.

По аналогии со строением нижней челюсти остальных архегозавроидов [4, 10, 14, 18] можно предположить, что у коллидозуха передний конец нижней челюсти имеет ложкообразное расширение, ограниченное сзади уровнем последних премаксиллярных зубов. Длина симфиза нижней челюсти у коллидозуха, в связи с образованием пренариальной зоны интенсивного роста, должна быть больше, чем у архегозавра, но меньше, чем у платиопозавра.

Материал. Голотип.

* * *

Находка коллидозуха дает возможность в значительной мере уточнить филогенетические отношения внутри надсемейства Archegosauroidea.

По сравнению с Archegosaurus у нового рода имеется ряд особенностей, позволяющих рассматривать Collidosuchus как морфологически переходную форму между архегозаврinами и остальными группами надсемейства. Среди известных представителей архегозаврин коллидозух выделяется вытянутой мордой (т. е. более сильным развитием преорбитальной зоны интенсивного роста), бóльшим сужением морды относительно заглазничного отдела, развитием препариальной зоны роста, вследствие чего ноздри отодвигаются назад. При рассмотрении платиопин заметно, что тенденции, намеченные в линии Archegosaurus — Collidosuchus, у них еще более усиливаются. Если у архегозавра соотношение длин предглазничной и заглазничной частей черепа у наиболее длиннорылых особей равно 2,5, то у коллидозуха — уже более 2,8, а у платиопозавра (экз. №161/28) оно равно 3,0. Сходная картина наблюдается в развитии пренариальной зоны роста, но уже в сторону уменьшения: соотношение постнариальной длины черепа к пренариальной у архегозавра более 6,0, у коллидозуха 3,7, у платиопозавра только 3,1. На стадии коллидозуха начинает формироваться заметный скуловой изгиб, разделяющий череп на две неравные части: переднюю, заканчивающуюся на уровне постхоанных клыков и имеющую почти параллельные боковые стороны, и значительно более широкую заднюю. У Platyoposaurus наиболее ярко изгиб выражен у Pl. stuckenbergi, а у Pl. watsoni он остается таким же, как у коллидозуха. Таким образом, намечается определенная преемст-

венность в цепи Archegosaurus — Collidosuchus — Platyoposaurus, отражающая одно из филогенетических направлений в развитии архегозавроидов. Вторая ветвь архегозавроидов — семейство Melosauridae — возникла, вероятно, из архегозавроидов, близких по эволюционному уровню к Collidosuchus, и шла в сторону увеличения массивности черепа по сравнению с архегозавроидами, ослабления преорбитальной и пренариальной зон роста, исчезновения (вслед за Collidosuchus) посторбитальной зоны роста, сдвигания скулового изгиба вперед в постнариальную часть черепа. В пользу близости коллидозуха предковым формам мелозаврид указывают некоторые черты их строения: одинаковая степень развития ушных вырезок (у архегозаврин и мелозаврид ее длина составляет 30—33% от длины заглазничного отдела, в то время как у платиопозавра этот показатель — только 20%), одинаковый уровень развития околохоанных и межхоанных рядов зубов, образование премаксиллярных отверстий.

Наиболее древние находки Platyopinae и Melosauridae сделаны в местонахождениях раннеказанского возраста (Голюшерма, Сантагулово и др.), а Ежовское местонахождение сформировалось в позднеказанское время [7]. К этому времени и платиопины, и мелозавриды уже существовали в качестве самостоятельных групп и получили большое распространение на территории Восточно-Европейской платформы. Поэтому, очевидно, коллидозух представляет собой реликтового представителя архегозаврин, существовавших в доказанское время и давших начало восточноевропейским архегозавроидам. Подтверждением этого вывода может служить также то, что среди достаточно многочисленных остатков земноводных из Ежово (диссорофиды, мелозавриды), имеющих примерно одинаковую сохранность, встречен только один череп коллидозуха, что может говорить о его редкости в биоценозах верхнеказанского времени.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Губин Ю. М.* Новые пермские диссорофиды Приуралья.— Палеонтол. журн., 1980, № 3, с. 82–90.
2. *Губин Ю. М.* О систематическом положении интазухид.— Палеонтол. журн., 1984, № 2, с. 118–120.
3. *Конжукова Е. Д.* Пермские и триасовые лабиринтодонты Поволжья и Приуралья.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1955, т. 49, с. 5—88.
4. *Конжукова Е. Д.* Platyops stuckenbergi Trautsch.— архегозавроидный лабиринтодонт нижних зон верхней перми Приуралья.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1955, т. 49, с. 89–127.
5. *Конжукова Е. Д.* Интинская фауна нижней перми Приуралья.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1956, т. 62, с. 5–50.
6. *Конжукова Е. Д.* Старческая особь мелозавра из верхней перми р. Вятки.— Палеонтол. журн., 1964, № 4, с. 122–126.
7. *Чудинов П. К.* Ранние терапсиды.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1983, т. 202. 229 с.
8. *Шишкин М. А.* Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1973, т. 137. 260 с.
9. *Bystrow A. P.* Hydrophilous and xerophilous labyrinthodonts.— Acta zool., 1947. B. 28, p. 137–164.
10. *Efremov I. A.* Über die Labyrinthodonten der Ud. S. S. R. II. Permische Labyrinthodonten des früheren Gouvernements Wjatka.— Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, 1933, т. 2, с. 117–164.
11. *Goldfuss G. S.* Beiträge zur vorweltlichen Fauna des Steinkohlengebirges. Bonn, 1847. 28 S.
12. *Howie A. A.* A new Capitosaurid Labyrinthodont from East Africa.— Palaeontology, 1970, v. 13, pt. 2, p. 210–253.
13. *Jarvik E.* On the structure of the snout of crossopterygians and lower gnathostomes, in general.— Zool. bidr. Uppsala, 1942, v. 21, p. 234–675.
14. *Meyer H. V.* Reptilien aus der Steinkohlen — Formation in Deutschland.— Paläontographica, 1856–1858, S. 59–219.
15. *Price L. I.* Um anfibio labirinthodonte da formaçào Pedra de Fogo, Estado do Maranhào.— Bol. Divisào geol. e mineral., Rio de Janeiro, 1948, № 124, p. 1–32.
16. *Romer A. S.* Review of the Labyrinthodontia.— Bull. Museum Compar. Zool., 1947, v. 99. 368 p.
17. *Sawin H. J.* The cranial anatomy of Eryops megacephalus.— Bull. Museum Compar. Zool., 1941, v. 88, p. 407–463.
18. *Whittard W. F.* On the structure of the palate and mandible of Archegosaurus decheni Goldfuss.— Ann. and Mag. Natur. History, 1928, Ser. 10, v. 1, p. 255–264.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
28.XI.1984

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1986 № 2

УДК 567.953:551.761

ГЕТМАНОВ С. Н.

О ХАРАКТЕРЕ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЧЕРЕПА У БЕНТОЗУХИД В СВЯЗИ С РАЗВИТИЕМ ТРЕМАТОЗАВРОВОГО ПЛАНА ОРГАНИЗАЦИИ

Наиболее часто встречающиеся варианты изменчивости черепных структур у бентозухид – группы форм, переходных между Capitosauroidea и Trematosauroidea – относятся к признакам, разделяющим эти надсемейства; они иллюстрируют пути становления плана организации трематозаврид. Характер изменчивости «нормальной» для данного вида организации так же исторически обусловлен и специфичен для рассматриваемого вида, как и сама «нормальная» организация. Изменчивость выступает как потенциальное средство определения направления и последовательности эволюционных изменений.

Занимаясь проблемами границ между таксонами бентозухид, мы обратили внимание на вполне закономерный характер вариабельности черепных структур. В целом относительно вариабельными оказываются признаки, отличающие бентозухид от родственных групп, причем степень изменчивости разных структур закономерно меняется от одного их таксона к другому. Эти наблюдения побудили нас провести специальный анализ филетических преобразований, а также связанных с ними аспектов проблемы изменчивости. Автор выражает глубокую признательность академику АН СССР Л. П. Татаринову и доктору биологических наук М. А. Шишкину за ряд ценных замечаний и помощь в подготовке работы.

При изучении древних амфибий и рептилий анализу индивидуальной изменчивости уделяется недостаточно внимания, нередко даже в тех случаях, когда исследуемая форма представлена массовыми находками. Факты изменчивости рассматриваются обычно лишь с точки зрения надежного выявления устойчивых диагностических различий. Но изучение вариаций важно не только в систематическом плане. Изменчивость составляет материал эволюции и потому всегда отражает ее тенденцию, т. е. включает варианты, указывающие как на предшествующие нормальные черты организации (атавизмы), так и на направление потенциальных преобразований в будущем. Этот аспект проблемы изменчивости представляется особенно существенным для палеонтологического исследования, ориентированного на изучение филогении. По словам Н. П. Дубинина [5, с. 621]: «Для развития новой палеонтологии исключительно важное значение имеет то зарождающееся направление, которое пытается изучать изменчивость внутри популяций ископаемых форм, рассматривая ее как основу последовательной смены признаков во времени... Изучение изменчивости в популяциях показало, что многие признаки, прежде чем стать особенностями родов, зарождаются в качестве полиморфных индивидуальных отклонений».

С этих позиций мы и подошли к анализу краниальной морфологии раннетриасовых рахитомных лабиринтодонтов — бентозухид, известных по массовым сборам из ряда местонахождений. Совершенно уникальным является местонахождение Тихвинское в Ярославском Поволжье [6], откуда известно (не считая фрагментарного материала) более 100 черепов двух видов бентозухид — Benthosuchus korobkovi Ivachnenko и Thoosuchus jakovlevi (Riabinin). Обе формы хорошо определяются и при совместном захоронении отличимы друг от друга даже по небольшим фрагментам. Численное соотношение находок Benthosuchus и Thoosuchus в Тихвинском со-

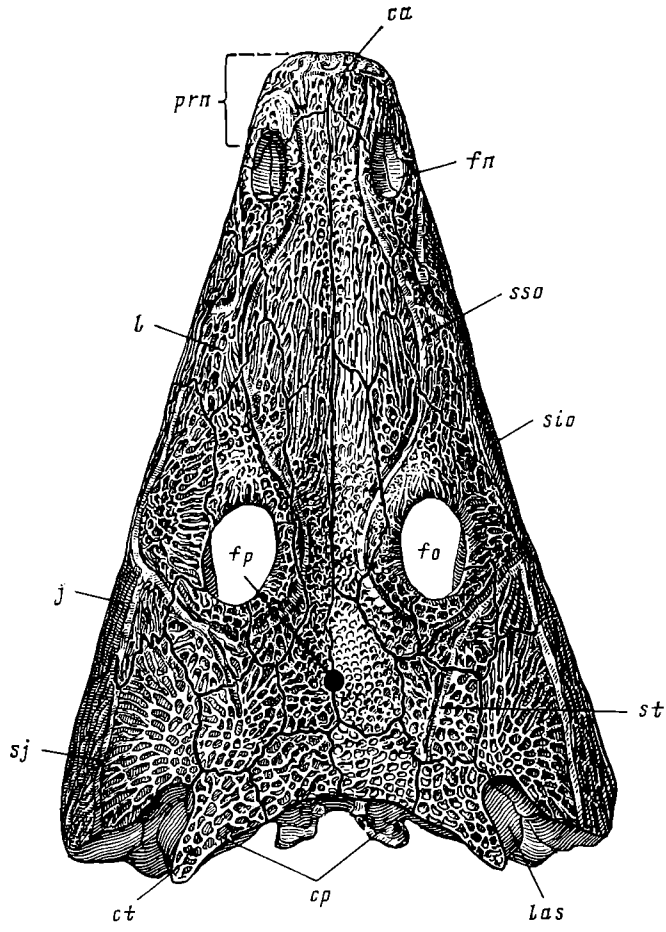


Рис. 1, *а*

ставляет примерно 2 к 3. В массовом количестве остатки Benthosuchus известны также из местонахождений Вахнево [6] и Мечетинское [1].

Морфологически и филогенетически бентозухиды образуют промежуточное звено между надсемействами Capitosauroidea и Trematosauroidea [8, 9], характеризуя, очевидно, ранний этап становления второго из них. У Benthosuchus черты трематозавроидной специализации выражены в целом еще слабо и довольно специфически, в силу чего он ближе к исходному надсемейству, в особенности к формам капитозаврид, объединяемым в группу Wetlugasaurus. Относительная морфологическая близость Benthosuchus и Wetlugasaurus нашла отражение в разнообразии мнений, высказанных как по поводу степени их родства, так и систематического положения (обзор см. [8]). Поэтому исторический анализ изменчивости черепа, вероятно, следует начать со сравнения типичной организации родов Wetlugasaurus и Benthosuchus с целью выяснения главных начальных тенденций формирования группы трематозавроидов.

BENTHOSUCHUS

Самые характерные отличия Benthosuchus (рис. 1, *а*, *б*) от Wetlugasaurus следующие: клиновидной формы суженный череп с удлиненной нариально-пренариальной зоной (и носовыми отверстиями) и относительно удлиненной посторбитальной зоной, резко притупленным концом морды, более пологим контуром затылочного края, более короткими, плоскими, латерально направленными выростами таблитчатых костей, наличием передней, а часто также задней комиссур в системе желобков боковой линии; мечевидный отросток парасфеноида узкий, сошники образуют на-

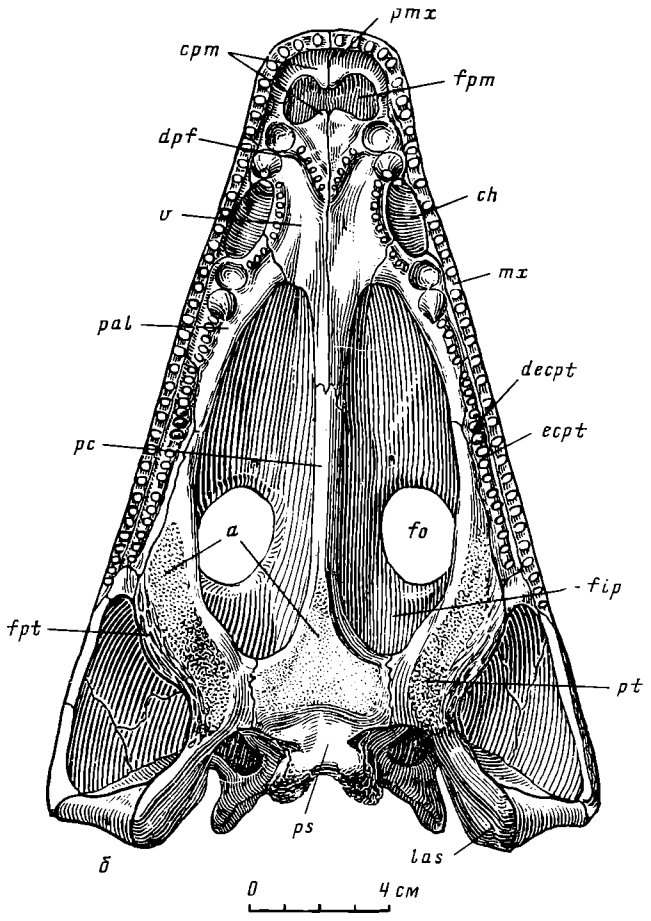


Рис. 1. Benthosuchus korobkovi Ivachnenko, реконструкция черепа: *а* – сверху, *б* – снизу. Обозначения, *a* – шагреневое поле на вентральной поверхности парасфеноида и крыловидной кости, *ca* – передняя комиссура системы боковой линии, *ch* – хоана, *cp* – место расположения задней комиссуры боковой линии, *cpm* – перегородка переднего нёбного отверстия, *ct* – отросток таблитчатой кости (cornu tabulare), *decpt* – укрупненные зубы (клыки), *dpf* – зубные ряды переднего нёбного отверстия, *ecpt* – наружные крыловидные кости, *fip* – межптеригоидное окно, *fn* – носовые отверстия, *fo* – орбиты, *fp* – пинеальное отверстие, *fpm* – переднее нёбное отверстие, *fpt* – птеригоидные фланги, *j* – скуловая кость, *l* – слезная кость, *las* – восходящая пластина крыловидной кости, *mx* – челюстная кость, *pal* – нёбная кость, *pc* – мечевидный отросток парасфеноида, *pmx* – предчелюстная кость, *prn* – препаринальная зона, *ps* – парасфеноид, *pt* – крыловидная кость, *sio* – подглазничный желобок системы боковой линии, *sj* – скуловой желобок, *sso* – надглазничный желобок, *st* – височный желобок, *v* – сошник

правленные вперед отростки, участвующие в разделении переднего нёбного отверстия, птериго-парасфеноидный контакт относительно удлиненный, шагрень на парасфеноиде и крыловидных костях развита в общем сильнее, чем у Wetlugasaurus, зубные ряды на сошниках позади переднего нёбного отверстия соединяются под острым углом и могут быть почти параллельны; вблизи центров окостенения эктоптеригоидов выделяются укрупненные зубы. Характерно строение крыловидной кости у Benthosuchus. Восходящая пластина крыловидной кости не разделяется косым гребнем (crista obliqua) отчетливо на дистальную (депрессорную) и проксимальную (тимпанальную) части, как это имеет место у Wetlugasaurus. Угол между этими отделами почти не выражен. Уплощение lamina ascendens у Benthosuchus, как и у позднейших трематозавроидов, связано с сужением верхней части полости среднего уха и сопровождается развитием костного дна этой полости (за счет разрастания назад птериго-парасфеноидных швов); у Benthosuchus это преобразование выражено еще слабо. Перечисленные отличия от ветлугазаврового типа строения сбли-

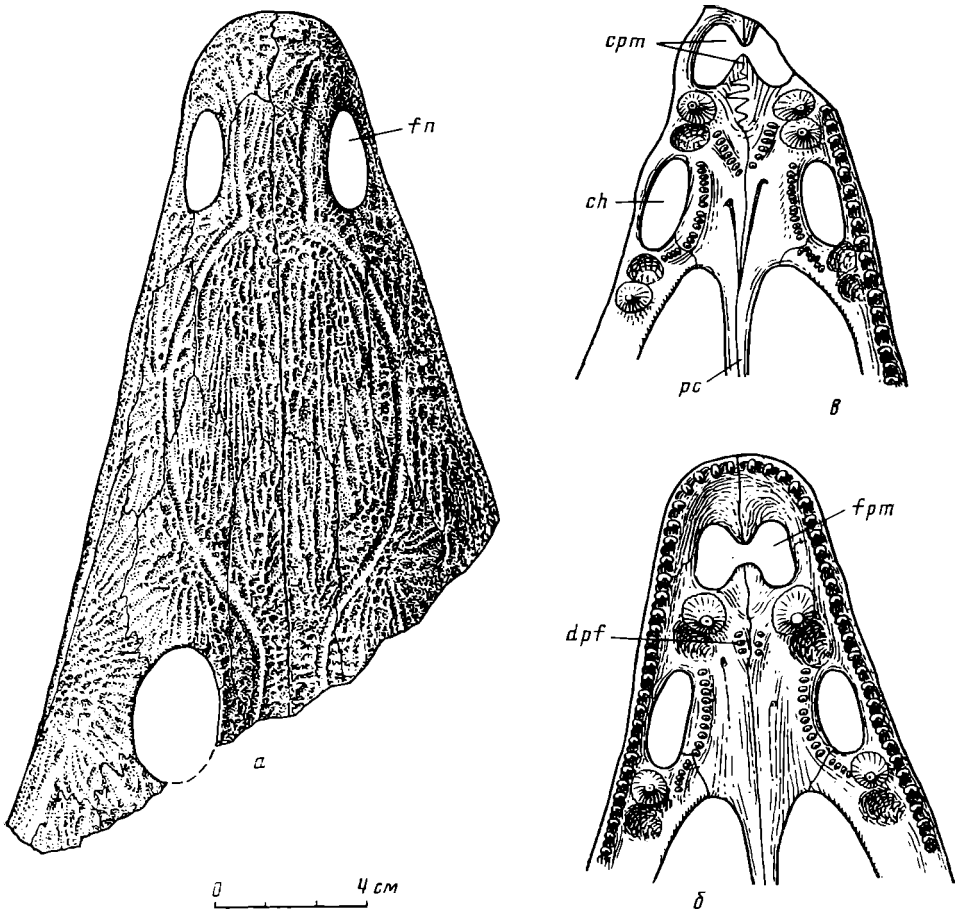


Рис. 2. Benthosuchus korobkovi Ivachnenko, варианты строения предглазничной области черепа: *а* — экз. № 3200/66, череп сверху; *б* — экз. № 3200/66, фрагмент нёба. Обозначения, как на рис. 1

жают Benthosuchus с типичными трематозавридами. Кроме того, следует отметить для Benthosuchus относительно более крупные по сравнению с Wetlugasaurus размеры.

Эти особенности сильнее проявляются у типового вида Benthosuchus sushkini, и, таким образом, отличия B. korobkovi от типового вида следующие (рис. 1, *а*, *б*): меньшие в среднем размеры, более широкий, уплощенный череп с умеренно развитой пренариальной и посторбитальной областями, слабее удлиненными ноздрями, узкими, направленными назад отростками таблитчатых костей, более глубоким врезом затылочного контура крыши черепа, широким мечевидным отростком, коротким птериго-парасфеноидным контактом; постфенестральные зубные ряды у B. korobkovi сходятся под более тупым углом. Все это признаки, в которых данный вид остается близким к исходному ветлугазавровому типу, и именно в этих признаках обнаруживается наибольшая изменчивость у B. korobkovi. Крайние варианты изменчивости приближаются, с одной стороны, к особенностям Wetlugasaurus, а с другой — B. sushkini. Особенно показательны изменения структур передней части черепа. Обычно вытянутая, угловатая форма морды с несколько вытянутыми носовыми отверстиями и видимой передней комиссурой системы боковой линии (ср. рис. 1, *а* и 2, *б*) у отдельных особей приобретает более расширенные, плавные очертания, с широкими овальными ноздрями, несколько изменчивой формой предноздревой области (рис. 3, *а*). Переднее небное отверстие, как правило, подразделено выступающими навстречу друг другу отростками сошников и предчелюстных костей (рис. 2, *б*, *в*); причем изредка они, вероятно, могут срастаться, и тогда отверстие становится парным, что уже отмеча-

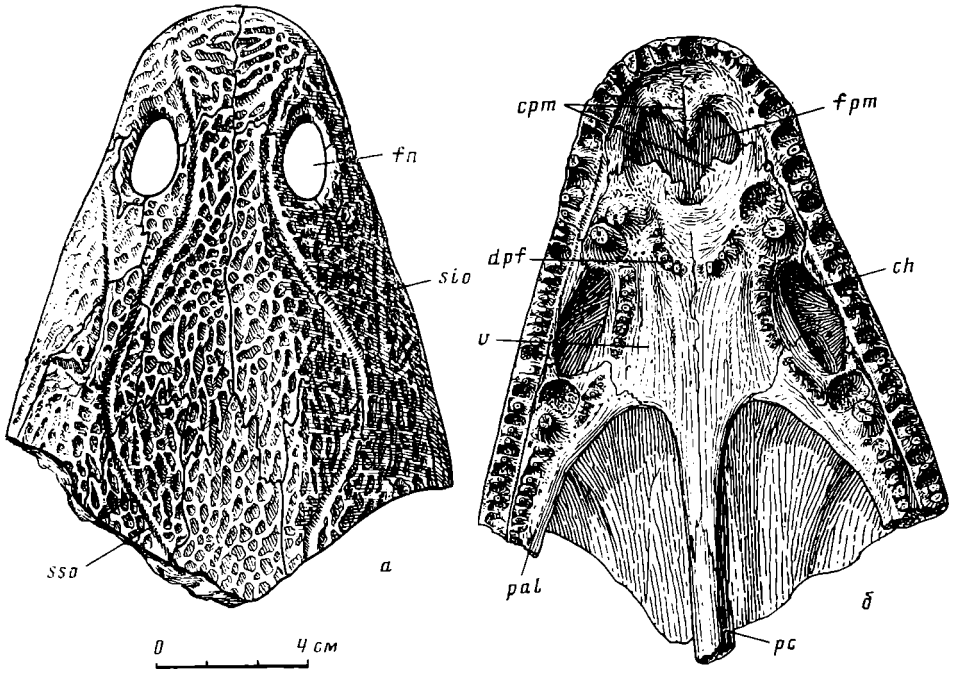


Рис. 3. Benthosuchus korobkovi Ivachnenko, экз. № 3200/197; фрагмент передней части черепа: *а* – сверху, *б* – снизу. Обозначения, как на рис. 1

лось для B. sushkini [3]. Но у отдельных экземпляров B. korobkovi (рис. 3, *б*, экз. № 3200/197) отверстие широко слитое вследствие недоразвития передних сошниковых отростков, приближаясь по форме к тому, что наблюдается у капитозаврид. Постфенестральные зубные ряды, в норме образующие клин, могут иметь вид глубокой дуги, в центре которой зубы расположены поперечно (ср. рис. 1, *б*; 2 *б, в*; 3, *б*). Последнее соответствует измененной форме переднего небного отверстия (рис. 3, *б*). Параллельное расположение постфенестральных зубных рядов у B. korobkovi составляет в отличие от B. sushkini крайне редкие вариации. У ряда особей B. korobkovi отмечено расширение костей нёба, мечевидного отростка парасфеноида (рис. 3, *б*), а также крайняя степень прогнутости межорбитального участка крыши черепа, типичная для Wetlugasaurus.

У Benthosuchus sushkini список вариабельных структур включает признаки [1], вариабельные и у B. korobkovi, в первую очередь строение перегородки переднего нёбного отверстия и ориентировку зубных рядов. Однако размах изменчивости у B. sushkini не столь велик, а взаимозависимости вариаций по отдельным признакам выражены значительно слабее. Кроме того, изменчивость у B. sushkini отчасти предваряет дальнейшую специализацию в направлении трематозаврид. Достаточно упомянуть вариации в сторону относительно полного развития передних сошниковых отростков, удлинения пренариальной зоны черепа и притупления его морды, отклонения скулового желобка боковой линии вверх от шва squamosum — quadratojugale (экз. № 2252/5), а также (по наблюдениям М. А. Шишкина) случаи частичного врастания видиевого канала в парасфеноид. Обнаруживаются и анцестральные вариации, где особого внимания заслуживает изменчивость в степени удлинения птеригопарасфеноидных контактов. Определенное удлинение этих швов отмечается в норме для Benthosuchus, и в крайнем выражении оно типично для трематозаврид. Необыкновенно короткий птеригопарасфеноидный шов у B. sushkini имеется на черепе

[1] Анализу изменчивости у этой формы посвящен специальный раздел монографии А. П. Быстрова и И. А. Ефремова [3], хотя большее внимание уделяется там возрастной изменчивости.

экз. № 2424/1. Наконец, следует отметить свойственные обоим видам Benthosuchus вариации вхождения лобных костей в края глазниц, указанные еще Быстровым и Ефремовым [3] и повторяющие соотношения у типичных капитозаврид. В целом у типового вида Benthosuchus родовой архетип представляется в большей мере сложившимся и стабилизированным, чем у B. korobkovi.

Среди аберрантов с более или менее выраженными капитозавридными — трематозавридными отклонениями от нормы по отдельным признакам встречаются экземпляры с очень типичными (хотя и ограниченными) изменениями всего плана строения.

Изучение Benthosuchus приводит к следующим выводам: 1) виды Benthosuchus показывают разную степень выраженности одних и тех же трематозавридных признаков; 2) эти находящиеся в становлении трематозавридные признаки более типично выражены у Benthosuchus в переднем отделе черепа («региональность» преобразования) и именно они подвержены значительной вариабельности; 3) изученные виды показывают разную степень стабилизации типа строения Benthosuchus, отличающегося своеобразным соотношением капито- и трематозавридных признаков. B. sushkini характеризуется более типично выраженными особенностями Benthosuchus и, видимо, менее вариабелен, чем B. korobkovi.

Здесь естественно возникает вопрос о специфике морфологического типа Benthosuchus как «вехи» на пути преобразования архетипов более общего порядка (Capitosauridae — Trematosauridae), для чего следует рассмотреть у него соотношение особенностей этих двух типов строения. Один из наиболее типично выраженных трематозавридных признаков Benthosuchus — вытянутость нариально-пренариальной области — относится к весьма распространенным, но не самым характерным диагностическим особенностям трематозаврид. У типового рода трематозаврид — Trematosaurus упомянутая область может быть удлинена значительно меньше при том, что более существенные архетипические признаки (к которым здесь следует отнести в первую очередь вытянутость посторбитальной-предпинеальной зоны) у него выражены, конечно, несравнимо лучше, чем у Benthosuchus. В этой неравномерности развития трематозавридных признаков проявляется своего рода мозаичность типа строения Benthosuchus. По-видимому, Benthosuchus остается несколько в стороне от магистрального пути становления трематозавридного типа строения, но тем не менее в целом достаточно полно отражает вполне закономерный начальный этап этого процесса. Benthosuchus korobkovi во всех отношениях менее специализирован, чем B. sushkini. Характерное для Benthosuchus предварение по отдельным признакам более высокого склада морфологической организации (пренариальное удлинение) представляет аналогию с известными случаями «инадаптивной» специализации.

Сравнение разновозрастных особей показывает, что обсуждаемые варьирующие признаки Benthosuchus обычно претерпевают заметные изменения на поздних онтогенетических стадиях. Многие из этих изменений, вероятно, можно истолковать как рекапитуляции филетических преобразований исходного ветлугазаврового типа строения (ср. [3]). К этой категории относятся признаки строения предглазничной области у наиболее молодых особей (форма морды, размеры и относительное положение носовых и премаксиллярного отверстий). В частности, это касается «ветлугазаврового» строения восходящей пластины птеригоида у юной особи B. sushkini. Иллюстрацию удивительного сходства молодых особей B. sushkini и ветлугазавроподобных форм дает сравнение юной особи B. sushkini [2, 3] и близкого к ветлугазавру «Benthosuchus» madagascarensis Lehman [10].

THOOSUCHUS

Другой представитель бентозухид из Тихвинского — Thoosuchus jakovlevi принадлежит к группе более специализированных форм, показывающих разные стадии морфологического приближения к типично трематозавровой организации [4]. Эта группа включает в настоящее время че-

тыре-пять родов и около десятка видов, известных главным образом с территории Общего Сырта (Куйбышевская и Оренбургская обл.). Отдельные формы имеют широкое распространение на Восточно-Европейской платформе. Отчасти к ним примыкают трематозавроиды из нижнего олепёка Шпицбергена (Aphaneramma, Lyrocephaliscus), имеющие некоторые особенности «бентозухидного» уровня и являющиеся несколько более древними по сравнению с типичным Trematosaurus. Так, у Aphaneramma наружные крыловидные кости еще отделены от межптеригоидной ямы контактом нёбных и крыловидных костей; сохраняется контакт эпиптеригоида и базисфеноида. У Lyrocephaliscus сохраняется нижнеушной отросток боковой затылочной кости и, по-видимому, также контакт эпиптеригоида и базисфеноида [11].

Основные черты типично трематозавровой организации, наиболее полно выраженные у рода Trematosaurus, сводятся к следующему: череп, вытянутый в длину в значительной мере за счет посторбитальной (предпинеальной) зоны; как правило, резко сужающаяся морда; выровненный контур сагиттального профиля черепной крыши (без выраженного предглазничного перегиба); короткие отростки таблитчатых костей и неглубокие ушные вырезки; формирование полной и широкой перегородки переднего нёбного отверстия; небольшие расставленные глазницы; уплощенная межорбитальная область; сглаженность изгибов подглазничного желобка на скуловой и слезной костях; иногда сдвоенность височного желобка; редукция постфенестральных зубных рядов; усиление эктоптеригоидных клыков; отсутствие птеригоидных флангов; уменьшение числа палатинных зубов с приближением их размеров к клыкам; резкое преобладание радиальной покровной скульптуры на наружной поверхности костей крыши черепа; удлиненная, трапециевидная форма тела парасфеноида с суженным мечевидным отростком и удлиненным птериго-парасфеноидным контактом; сильно развитая шагрень на нёбе; заостренные вершины межптеригоидных окон; видиев канал полностью замкнут в парасфеноиде; восходящая пластина крыловидной кости формирует специальный отросток (lamina interna), отделяющий эпиптеригоид от базисфеноида, нижнеушный отросток боковой затылочной кости не выражен.

По сравнению с Benthosuchus наиболее важные отличия Thoosuchus по указанным параметрам состоят не только в степени их выраженности, но и во всесторонности преобразования. Последнее касается у Thoosuchus почти всех перечисленных выше признаков трематозавридной организации, хотя в несколько различной степени. На этом фоне сохраняется определенная региональность морфологических изменений, указанная выше для Benthosuchus. Преорбитальная область в целом быстрее посторбитальной «набирает» трематозавридные отличия, так что уже у Thoosuchus очертания морды, форма и положение носовых отверстий, способ формирования (полной) перегородки переднего нёбного отверстия (рис. 4) в норме, почти как у настоящих трематозаврид (Trematosaurus). Среди отличительных (по сравнению с Benthosuchus) трематозавровых признаков Thoosuchus особенно следует выделить относительное развитие посторбитальной (предпинеальной) «зоны роста», укорочение таблитчатых костей, усиление эктоптеригоидных клыков и редукцию постфенестральных зубных рядов; вытянутую форму тела парасфеноида с суженным мечевидным отростком и удлиненным птериго-парасфеноидным контактом.

Вариации захватывают здесь пропорции различных отделов черепа: относительную длину посторбитальной (предпинеальной), преорбитальной и в меньшей мере препариальной «зон»; степень сужения черепа, и в особенности его предглазничного отдела; степень относительного уплощения предглазничной области. Весьма изменчивы также структуры нёба, расположение сосудов и нервов в парасфеноиде (т. е. соответствующих желобков и отверстий), степень выраженности флексур желобков боковой линии и специфика разветвления желобков (образование дополнительных желобков в области флексур и местах соединения главных желобков). Вариации нёба включают различия положения и состава зубных рядов

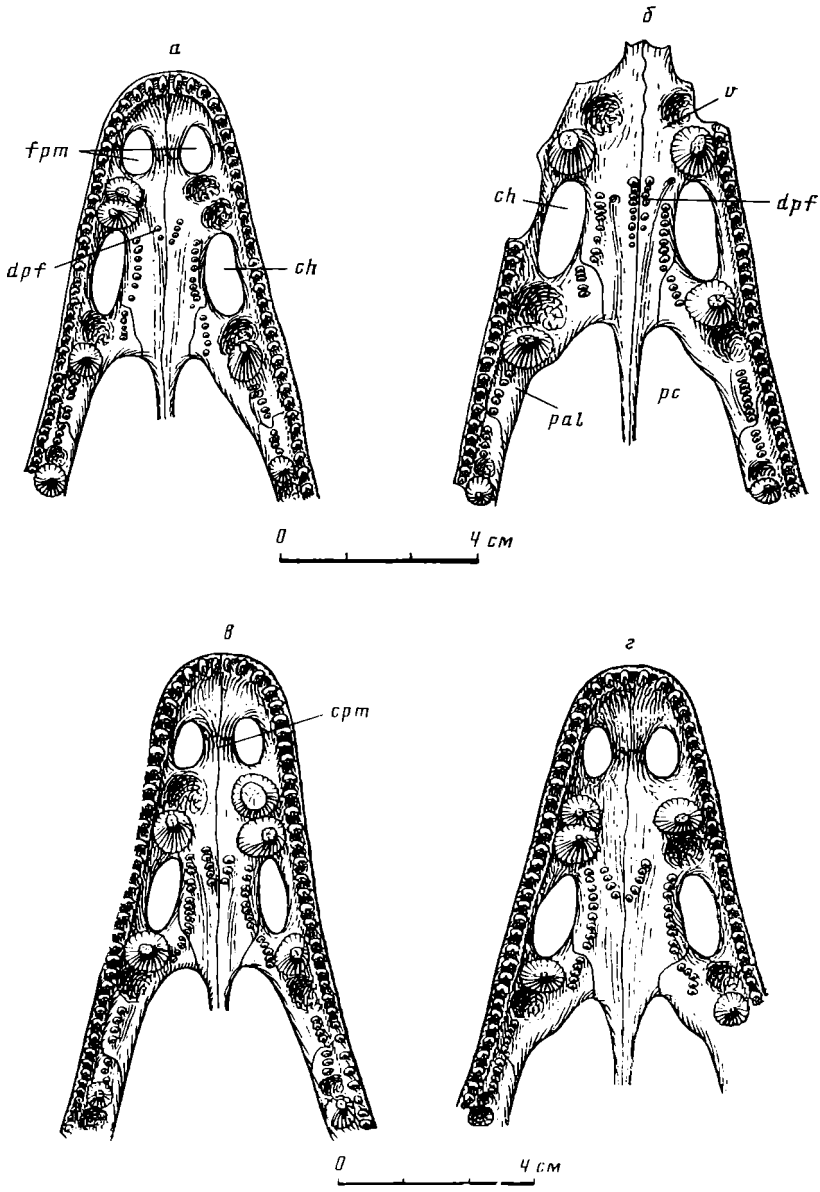


Рис. 4 (*а*, *б*, *в*, *г*)

позади передних нёбных отверстий (рис. 4, *а—е*), степени налегания парасфеноида на основания боковых затылочных костей и длины костного дна cavum tympani (экз. № 3200/114, 204, 81). Вершины межптеригоидных окон против базиптеригоидного сочленения обычно широкоокруглые, так что суженные основания нёбных ветвей крыловидных костей параллельны друг другу; основание мечевидного отростка расширено, нёбные и наружные крыловидные кости довольно широкие; эктоптеригоидные клыки небольшие. У особей с трематозавридными уклонениями соотношения обратные (ср., например, экз. № 3200/114 и 81, 83, 127). Изменчиво развитие птеригоидных флангов. Особенно широк спектр вариаций формы таблитчатых костей, показывающий, что их укорочение в филогенезе, вероятно, осуществляется путем редукции вершин cornua tabularia (ср. экз. № 3200/187, 81, 158).

Указанные соотношения становятся понятными при их сравнении с более примитивным морфологическим типом, рассмотренным выше у Benthosuchus. У последнего мы видели сохранение в значительной степени стабилизированной ветлугазавровой конструкции посторбиталь-

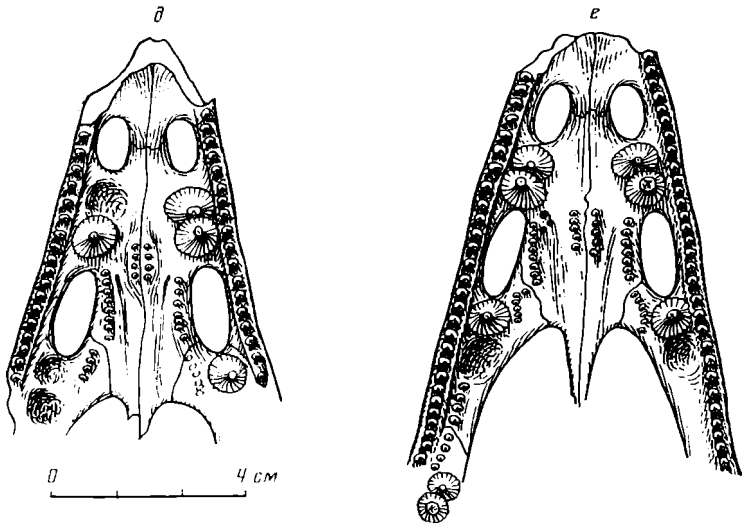


Рис. 4. Thoosuchus jakovlevi (Riabinin), варианты строения предглазничной области черепа с нёбной стороны: *а* – экз. № 3200/165; *б* – экз. № 3200/6; *в* – экз. № 3200/16; *г* – экз. № 3200/81; *д* – экз. № 3200/112; *е* – экз. № 3200/160. Обозначения, как на рис. 1

ного отдела и начальные преобразования в сторону трематозаврового типа в преорбитальном отделе, сопровождаемые повышенной изменчивостью соответствующих признаков (перегородка переднего нёбного отверстия, постфенестральные зубные ряды и др.). У Thoosuchus, составляющего как бы следующее звено в процессе становления трематозавровой организации, преорбитальный отдел уже достиг более продвинутого и относительно стабилизированного состояния, тогда как посторбитальная область еще только начинает изменяться в трематозавровом направлении и обнаруживает значительную изменчивость. Этот процесс нарастания изменчивости посторбитальных структур одновременно с ее затуханием в более продвинутых передних ведет к выравниванию амплитуды изменчивости двух рассмотренных категорий преобразуемых признаков.

К проявлениям стабилизации структур преорбитальной области у Thoosuchus относится в первую очередь появление устойчиво широкой перегородки между передними нёбными отверстиями в противоположность значительной вариабельности ее выражения у взрослого Benthosuchus. У Thoosuchus эта стадия изменчивости, по-видимому, выступает лишь у ювенильных особей как рекапитуляция прежнего состояния. То же можно сказать о форме лезвиеобразно-суженного «мечевидного» отростка парасфеноида, разделяющего межптеригоидное окно. Стабилизированное состояние признака указывает на завершенность определенного этапа эволюционных изменений в данной морфологической последовательности.

Итак, реконструкция динамики изменчивости позволяет перейти к выяснению конкретных путей преобразования одного типа строения в другой. При переходе от капитозаврового структурного плана к трематозавровому в эволюции стабилизируются различные переходные типы, разные и по степени приближения к трематозавридам, и по сочетанию продвинутости признаков. Каждый стабильный тип обуславливает и характер изменчивости (атавистические и профетические отклонения). Признаки, быстро эволюирующие (судя по их «нормальному» выражению), как правило, более изменчивы. Отличительные признаки трематозаврид возникали в эволюции группы последовательно как в отношении дестабилизации их прежнего состояния, так и фиксации нового. По мере эволюции из спектра вариаций все больше выпадают наиболее атавистические отклонения (становятся редкими) и возрастает частота профетических, постепенно переходящих в норму. Наоборот, по мере возврата

к исходному архетипу мы все более ясно представляем себе его по характеру изменчивости близких к нему форм.

Данные по изменчивости, очевидно, могут быть использованы как дополнительные критерии оценки степени близости форм, так как мы наглядно наблюдаем преемственность изменчивости и изменений нормального состояния. На нашем материале это особенно актуально по отношению к Benthosuchus, у которого характер изменчивости ясно указывает на раннюю стадию формирования трематозавридной организации из капитозавридного структурного типа.

Прослеживаемая в нашем морфологическом ряду тенденция последовательной дестабилизации, преобразования и стабилизации черепных структур в соответствии со складывающимся новым типом строения обнаруживает тесную зависимость от общего хода формообразовательных процессов в онтогенезе лабиринтодонтов, у которых особенности преорбитальной области черепа в целом формируются позднее, чем посторбитальной [2, 3]. Аналогичная последовательность эволюционных изменений у Benthosuchus и Thoosuchus, очевидно, вытекает из особенностей их морфогенеза, унаследованных еще от капитозаврид и эриопоидов. Известно, что чем позднее развивается признак в онтогенезе, тем более он изменчив и легче эволюирует. Это следует из закона Бэра, указывающего на консерватизм ранних стадий [7]. Понятно поэтому, что на ранних этапах эволюционных преобразований (у Benthosuchus) изменяются преимущественно пренариальные и преорбитальные структуры, и лишь по мере нарастания глубины перестройки (онтогенеза) форм все более явственно изменяются и заглазничные структуры (Thoosuchus). Таким образом, древний онтогенетический механизм в известной мере направляет процесс описанного эволюционного преобразования. В конечном счете эти данные отражают также обусловленность характера изменчивости событиями предшествующей эволюционной истории.

Вышеизложенное показывает, что данные по изменчивости представляют собой неотъемлемое дополнение нормальной морфологической характеристики видов. Наши данные лишний раз свидетельствуют о том, что изменчивость в совокупности вариантов не случайна, а составляет специфическое для данного вида и сложившееся в ходе его эволюции «пространство возможностей», которое служит материалом для дальнейших эволюционных преобразований. Специфика изменчивости вида представляет такую же обусловленную его эволюционной историей наследственную черту, как и порождающая эту изменчивость нормальная организация.

Проведенное выше исследование перехода от капитозаврид к трематозавридам позволяет наметить некоторые стадии процедуры анализа изменчивости, необходимой для восстановления конкретного хода эволюционного процесса. Исследуя вариабельность исходной формы в направлении ее производных, мы устанавливаем характерный для нее спектр вариаций, причем с тем большей полнотой, чем представительнее выборка. На следующем этапе можно провести сравнение полученного набора вариаций с тем набором, который характерен для следующего известного нам эволюционного звена. Здесь мы обнаруживаем большее или меньшее соответствие между наблюдаемыми вариациями исходной формы и диагностическими признаками ее вероятного потомка, а также нащупываем другие пути изменения. Для тех вариаций примитивной формы, у которых соответствие с будущей нормой наименее полно, мы можем предположить более медленное преобразование в эволюции (в сравнении с остальными). Этот вывод поддается проверке в случае обнаружения переходных филетических звеньев между двумя сравниваемыми формами. Так, в нашем случае сравнение вариаций у Benthosuchus с организационными признаками трематозаврид показывает, например, явно профетический характер вариаций перегородки переднего нёбного отверстия, но отсутствие выраженных трематозавровых тенденций в типе озубления palatinum. В соответствии с этим мы действительно обнаруживаем, что у промежуточного Thoosuchus достигается вполне трематозавровое состояние пере-

городки, тогда как преобразования в озублении palatinum отстают в развитии. Анализируя таким же образом изменчивость у промежуточной формы, мы устанавливаем динамику последующих изменений. В итоге мы можем выстроить всю последовательность преобразований по тем признакам, для которых анализировалась изменчивость.

Изложенные здесь представления относятся к наиболее массовым случаям изменчивости, между которыми существует множество переходов. Наряду с этим имеется группа более редких, как правило некомплексных, изменений, не поддающихся прямому истолкованию с точки зрения капитозавридного — трематозавридного перехода, хотя частично подтверждающих сам принцип исторического истолкования. Сюда относятся варианты фрагментации покровных костей (фрагментация теменной кости у Thoosuchus — экз. № 3200/220; frontale у B. korobkovi — экз. № 3200/197), ряд особенностей прохождения желобков боковой линии (например, сложные разветвления в районах флексур), некоторые варианты морфологии покровной скульптуры и, вероятно, другие признаки. Часть из них также может быть обусловлена предшествующими эволюционными событиями, например отделение от frontale самостоятельной кости internasofrontale у B. korobkovi (встречающейся в норме у эриопид), возможно, также фрагментация теменной кости у Thoosuchus (сходные вариации наблюдаются у кистеперых рыб). Другие вариации могут относиться к нарушениям развития, не отражающим прямо анцестральные состояния.

Нам представляется очень существенной задача определения на широком материале таксоноспецифических особенностей варьирования (по всем тем признакам, которые их характеризуют) и исследование этих особенностей под углом зрения истории возникновения соответствующих морфологических типов. Это открывает возможность для использования данных по изменчивости для филогенетических реконструкций, поскольку в них содержится информация об эволюционных событиях, относящихся к исследуемым формам заведомо. Задача состоит в том, чтобы научиться по возможности лучше расшифровывать и использовать эту информацию. Филетическое значение явлений изменчивости должно быть особенно велико для организмов со сложной эпигенетической надстройкой, имеющей глубокие корни в их эволюционной истории.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Блом Г. И.* Каталог местонахождений фаунистических остатков в нижнетриасовых отложениях Среднего Поволжья и Прикамья. Изд-во Казанск. ун-та, 1968, 375 с.
2. *Быстров А. П.* Некоторые данные о структуре и росте накладных костей стегоцефалов.— Арх. анатомии, гистол. и эмбриол., 1935, т. 14, вып. 4, с. 583—610.
3. *Быстров А. П., Ефремов И. А.* Benthosuchus sushkini Efr.— лабиринтодонт из эотриаса р. Шарженги.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1940, т. 10, вып. 1, с. 1—152.
4. *Гетманов С. Н.* Лабиринтодонт из нижнего триаса Общего сырта.— Палеонтол. журн., 1982, № 2, с. 98—104.
5. *Дубинин Н. П.* Эволюция популяций и радиация. М.: Атомиздат, 1966. с. 742.
6. *Ефремов И. А., Вьюшков Б. П.* Каталог местонахождений пермских и триасовых тетрапод на территории СССР.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1955, т. 46, вып. 1. 185 с.
7. *Шишкин М. А.* Закономерности эволюции онтогенеза.— Журн. общей биол., 1981, № 1, с. 38—54.
8. *Шишкин М. А.* Новое семейство триасовых лабиринтодонтов Luzocephalidae.— Палеонтол. журн., 1980, № 1, с. 104—119.
9. *Шишкин М. А., Очев В. Г.* Фауна наземных позвоночных как основа стратификации континентальных триасовых отложений СССР.— В сб.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. Л.: Наука, 1967, с. 74—82.
10. *Lehman J. P.* Les stégocéphales du Trias de Madagascar.— Ann. paléontol., 1961, t. 47, p. 91—108.
11. *Mazin J. M., Janvier P.* L'anatomie de Lyrocephaliscus euri (Wiman), Trématosaure du Trias inferieur du Spitsberg: arriére — crâne, squelette axial et ceinture scapulaire.— Palaeovertebrata, Montpellier, 1983, v. 13, p. 13—31.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
20.VII.1984

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1986 № 2

УДК 561 : 551.72 571.56

ГОЛОВЁНОК В. К., БЕЛОВА М. Ю.

РИФЕЙСКАЯ МИКРОФЛОРА В КРЕМНЯХ ИЗ МАЛГИНСКОЙ СВИТЫ ЮДОМО-МАЙСКОГО ПРОГИБА

Приведено систематическое описание впервые установленных авторами остатков микроорганизмов в кремнях из среднерифейских отложений малгинской свиты Юдомо-Майского прогиба. В составе малгинской ассоциации установлено пять родов и семь видов микроорганизмов, из которых три вида являются новыми – Eomicrocystis minima, E. malgica и Cyanothrixoides inordinatus. Показано сходство этой ассоциации с докембрийской микробиотой формации Барни Крик Северной Австралии.

В 1983 г. сотрудник ВСЕГЕИ А. Е. Соболев передал нам для микропалеонтологического изучения несколько образцов кремней из рифейских карбонатных отложений южной части Юдомо-Майского прогиба (бассейн верхнего течения р. Ингили — правого притока р. Маи). В шлифах из двух образцов, отобранных им в малгинской свите на левобережье ручья Арагастах (правый приток р. Ингили), были обнаружены многочисленные и разнообразные фоссилизированные остатки микроорганизмов. Малгинская микробиота является новой для докембрия Восточной Сибири и по систематическому составу резко отличается от комплекса одиночных сфероморфных акритарх, установленного ранее Б. В. Тимофеевым [6] в карбонатно-терригенных отложениях этой свиты.

Малгинская свита в бассейне р. Ингили и по р. Мае ниже устья Ингили сложена мергелями, глинистыми известняками и известняками. Мощность ее по ручью Арагастах достигает 200—210 м. В нижней части разреза породы тонкозернисты и тонкослоисты, имеют пеструю, вишневую и зеленую окраску, выше сменяются зеленовато-серыми, палевыми, а затем коричневато-серыми битуминозными известняками с подчиненным количеством доломитов в кровле. Возраст свиты, в соответствии с решениями Всесоюзного стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и четвертичной системе Средней Сибири (Новосибирск, 1979), определяется как среднерифейский. В разрезе по ручью Арагастах А. Е. Соболев отмечает четыре маломощных (первые сантиметры) линзовидно выклинивающихся прослоя кремней, расположенных в 90, 100, 120 и 160 м от основания свиты. Образцы кремней, в которых установлены микрофоссилии, были отобраны из третьего прослоя.

Кремни залегают среди тонкозернистых темно-серых известняков, характеризуются серой, коричневато-серой, в отдельных участках почти черной окраской. В них видна очень неровная, прерывистая слоистость, намечаемая чередованием светлых и более темных слойков мощностью до 5—6 мм. Кремни сложены тонкозернистым кварцем и волокнистым халцедоном с радиально-лучистым строением, который образует «розетки» диаметром от 0,1—0,2 до 0,8—0,9 мм или выполняет неправильные пустоты. На фоне тонкозернистой кремневой массы видны крупные ромбоидальные кристаллы окисленного сидерита с зональным строением и менее правильные кристаллы прозрачного кальцита. И те и другие в разной мере замещены более поздними генерациями кремнезема.

Микрофоссилии в кремнях малгинской свиты характеризуются довольно хорошей сохранностью. Представлены они сфероидальными клетками и их колониями, трубчатыми и нитевидными формами. Отсутствие

внутри клеток каких-либо структур, которые можно было бы рассматривать как реликты ядер или пиреноидов, присущих эукариотам, позволяет считать, что все изученные нами микрофоссилии представляют собой прокариотические микроорганизмы. Сравнение их с уже известными таксонами докембрийских микробиот в кремнях, а также с современными синезелеными водорослями и бактериями позволило нам выделить в кремнях малгинской свиты пять родов и семь видов микроорганизмов, из которых три вида являются новыми.

По систематическому составу и количественному соотношению отдельных таксонов малгинская микробиота резко отличается от других описанных ранее докембрийских микробиот в кремнях как на территории СССР, так и за рубежом. В ее составе резко преобладают изометричные, почти шаровидные колонии до 30—60 мкм в поперечнике, состоящие из многих десятков до сотен мелких буроватых круглых клеток от 1 до 5 мкм в диаметре. В пределах каждой отдельной колонии клетки имеют одинаковый размер, но среди колоний резко преобладают две группы — с клетками 1—2 и 3—4 мкм в диаметре (рис. 1), которые мы рассматриваем как два новых вида рода Eomicrocystis [2].

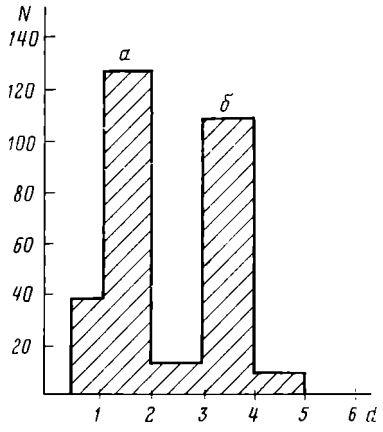


Рис. 1. Распределение диаметров клеток в колониях рода Eomicrocystis из малгинской свиты: *а* — E. minima sp. nov.; *б* — E. malgica sp. nov. Обозначения: *N* — количество колоний, *d* — диаметр клеток в мкм

В четырех изученных шлифах указанные выше колонии мелких клеток составляют около 43% всех микропалеонтологических объектов. Вторая доминирующая группа микрофоссилий (около 42% всех объектов) представлена трубчатыми цилиндрическими нитями, одиночными или в скоплениях до нескольких десятков, 2,0—3,5 мкм в диаметре (в среднем 2,8 мкм, по замерам 164 нитей). По морфологии и диаметру эти нити близко сопоставимы с видом Eomycetopsis robusta Schopf из верхнедокембрийской формации Биттер Спрингс Центральной Австралии [11]. В двух шлифах в кремнях устанавливаются мелкие (до 0,1—0,3 мм), ориентированные в одну сторону бугорковые выступы с тонкой дугообразной параллельной слоистостью, несколько напоминающие микростроматолиты. В одном из них видны многочисленные трубчатые нити E. robusta, расположенные беспорядочно и пересекающие серию слойков данного выступа (табл. VII, фиг. 1, 2).

Доля всех остальных таксонов, установленных в кремнях малгинской свиты, составляет всего лишь около 15% от общего количества микрофоссилий. Среди них выделяются шаровидные колонии из шести — восьми клеток сфероидальной формы с плотными бурыми стенками около 1 мкм толщиной (табл. VII, фиг. 3). Диаметр клеток колеблется от 14 до 21 мкм (в среднем 16,6 мкм, по замерам 49 клеток). Структура поверхности клеток зернистая или сетчатая, в отдельных случаях видны реликты слизистого чехла, окружающего колонию. Эти микрофоссилии сопоставимы с представителями Myxococcoides reticulata Schopf из формации Биттер Спрингс Австралии, имеющей возраст 740—950 млн лет [8], но не образуют таких крупных колоний. Видны также сферические, одиночные или в группах из трех — четырех и более, прозрачные или светло-бурые клетки диаметром от 10 до 20 мкм (в среднем 12,6 мкм, по замерам 25 клеток) с тонкими гладкими стенками (табл. VII, фиг. 4). Эти микрофоссилии отнесены нами к Myxococcoides inornata Schopf [11], хотя от типового материала они отличаются более широким диапазоном размеров и несколько меньшим средним диаметром клеток (у Дж. Шопфа было измерено всего три клетки).

Среди нитевидных форм в трех шлифах из кремней малгинской свиты, кроме Eomycetopsis robusta, было встречено несколько десятков однорядных неветвящихся прямых или изогнутых нитей, состоящих из коротких клеткоподобных цилиндрических сегментов, прямоугольных в продольном сечении, расположенных равномерно и разделенных небольшими светлыми промежутками (табл. VII, фиг. 9—11). Клеткоподобные сегменты имеют длину 4—6 и ширину 3—5 мкм, ширина промежутков между ними — 1—2 мкм. В некоторых случаях видны остатки слизистого чехла 1,5—2,0 мкм толщиной (табл. VII, фиг. 10). По прямоугольному сечению и фрагментарному расположению в нити клеткоподобных сегментов описанные микрофоссилии наиболее сходны с Oscillatoriopsis awramikii Wang, Zhang et Guo из формации Мейшукун Китая с возрастом 610 млн. лет [12]. Этот вид отличается от других видов рода Oscillatoriopsis Schopf [11] и, возможно, заслуживает обособления в качестве самостоятельного рода. По прямоугольной форме клеток, у которых длина больше ширины, а также присутствию неотчетливых чехлов указанные микрофоссилии сходны с представителями современных синезеленых водорослей рода Phormidium Kützing.

В одном из шлифов была обнаружена очень специфическая псевдонитевидная колония эллипсоидальных клеток, выделенная нами в новый вид — Cyanothrixoides inordinatus.

В известной мере малгинский комплекс микрофоссилий можно сравнить с микробиотой в кремнях из пачки пиритовых сланцев формации Барни Крик (около 1500 млн. лет) Северной Австралии, описанной Дж. Ойлером [10]. По систематическому составу эта микробиота более разнообразна, чем малгинская: среди присутствующих в ней микрофоссилий Ойлер выделил 21 вид, отнесенный к 16 родам. Однако он отмечает, что нитевидные остатки Biocatenoides incrustata и хроококковые водоросли Nanococcus vulgaris составляют вместе 80—90% всей ассоциации микрофоссилий, а остальные таксоны находятся в резко подчиненном количестве. Ойлер сравнивает выделенный им род Nanococcus с современным родом Aphanocapsa Nägeli, который А. А. Еленкин [4] рассматривает как секцию рода Microcystis. Присутствующий в малгинской микробиоте род Eomicrocystis [2] сходен с Nanococcus J. Oehler, но отличается характерным колониальным габитусом и одинаковым размером клеток в пределах одной колонии, что свойственно многим современным представителям рода Microcystis (Kützing) Elenkin [1]. Микрофоссилии рода Eomycetopsis Schopf в настоящее время рассматриваются как чехлы осциллаториевых синезеленых водорослей [8, 9]. Род Biocatenoides Schopf Ойлер вслед за Шопфом [11] сопоставляет с нитчатыми бактериями, однако Г. Гофманн [7] высказал предположение, что представители этого рода могут быть деградированными трихомами синезеленых водорослей.

Ойлер [10] отмечает, что отложения пачки пиритовых сланцев формации Барни Крик накапливались в восстановительной обстановке. Верхняя часть малгинской свиты также, по-видимому, отлагалась в условиях, близких к восстановительным. Об этом свидетельствует коричневато-серый цвет пород, их битуминозность и присутствие в них сидерита.

Объяснение к таблице VII

Все экземпляры происходят с ручья Арагастах, малгинская свита среднего рифея, 120 м от основания.

Фиг. 1, 2. Eomycetopsis robusta Schopf в «микростроматолите»; шлиф № С-5-Б-I; 1 — ×100, 2 — ×200.

Фиг. 3. Myxococcoides reticulata Schopf; шлиф № С-5-Б-I (×500).

Фиг. 4. Myxococcoides inornata Schopf; шлиф № С-5-Б-I (×400).

Фиг. 5—7. Eomicrocystis malgica sp. nov.; шлиф № С-5-Б-I; 5 — голотип (×300); 6 — ×200; 7 — ×150.

Фиг. 8. Eomicrocystis minima sp. nov.; шлиф № С-5-Б-I; голотип (×300).

Рис. 9—11. Oscillatoriopsis awramikii Wang, Zhang et Guo; 9 — шлиф № С-5-Е (×500); 10 — шлиф № С-5-Б-I (×500); 11 — шлиф № С-5-Б-II (×300).

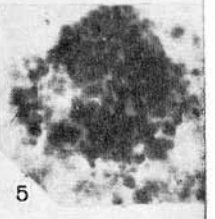
Фиг. 12. Cyanothrixoides inordinatus sp. nov.; шлиф № С-5-А, голотип 12а — ×300; 12б — ×500.

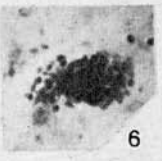
1

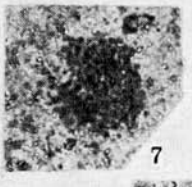
2

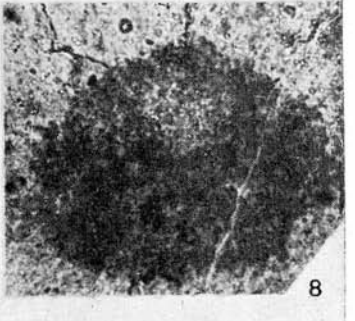
3

4


5


6


7


8

9а

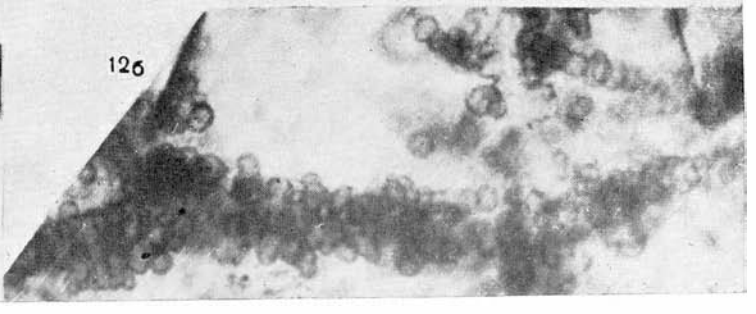
9б

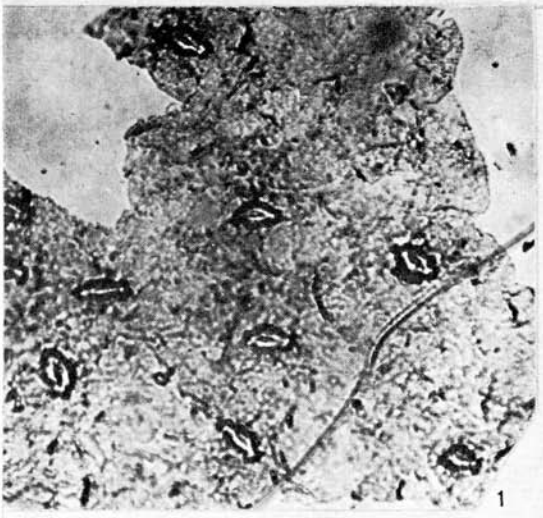
12а

11

10а

10б

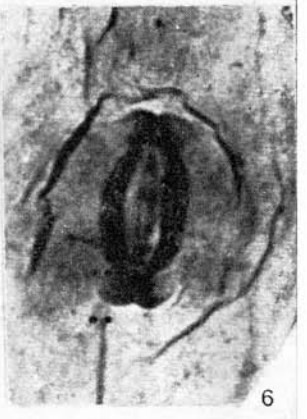

12б


1

2

3

4


6

5

Ниже приводится систематическое описание выделенных нами в малгинской свите новых таксонов. Шлифы с оригиналами хранятся в секторе геологии докембрия (СГД) Всесоюзного научно-исследовательского геологического института в Ленинграде.

СЕМЕЙСТВО CHROOCOCCACEAE NÄGELI, 1849

Род Eomicrocystis V. Golovenoc et M. Belova, 1984

Eomicrocystis minima V. Golovenoc et M. Belova, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 8

Название вида от minimus *лат.*— наименьший.

Голотип — СГД, шлиф № С-5-Б-I; Восточная Сибирь, Юдомо-Майский район, бассейн р. Ингили, ручей Арагастах; средний рифей, малгинская свита, 120 м от основания.

Описание. Колонии шаровидные, реже овальные или неправильные, от 15 до 140 мкм в поперечнике (в среднем 47,5 мкм, замерено 125 колоний), содержат от многих десятков до нескольких сотен клеток. Клетки 0,6—2,0 мкм в диаметре (в среднем 1,32 мкм, замерено 419 клеток), округлые, окраска бурая до темно-бурой. Расположение клеток в колонии может быть плотным, когда клетки соприкасаются друг с другом, или свободным, когда между клетками остается расстояние 0,5—1,0 мкм. В большинстве случаев наблюдается аморфный коричневатый матрикс, в который погружены клетки.

Сравнение. Отличается от E. irregularis V. Gol. et M. Bel. и E. elegans V. Gol. et M. Bel. значительно более мелкими (в 3—4 раза) размерами клеток и большим количеством их в колонии.

Материал. Более 120 колоний, содержащих несколько тысяч клеток, в четырех шлифах из трех образцов.

Eomicrocystis malgica V. Golovenoc et M. Belova, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 5–7

Название вида от скал Малгина на р. Мае.

Голотип — СГД, шлиф С-5-Б-I; Восточная Сибирь, Юдомо-Майский район, бассейн р. Ингили, ручей Арагастах; средний рифей, малгинская свита, 120 м от основания.

Описание. Колонии шаровидные, реже неправильные или овальные, от 20 до 100 мкм в поперечнике (в среднем 45,7 мкм, замерено 108 колоний). Клетки сферические, полуугловатые или овальные, диаметром 3,0—5,0 мкм (в среднем 3,4 мкм, замерено 456 клеток). Количество клеток в колонии достигает нескольких десятков, а в относительно редких крупных колониях (около 100 мкм в диаметре) — 100 и более клеток. Клетки в колонии расположены свободно и погружены в аморфный коричневатый матрикс.

Сравнение. От E. irregularis отличается правильной формой колоний, несколько меньшими размерами клеток и значительно бо́льшим

Объяснение к таблице VIII

К статье Самылиной В. А. и Челебаевой А. И.

Фиг. 1–5. Ginkgo tatjanae sp. nov., голотип № 8101–1: 1, 2 — участок устьичной полосы, 1 — ×110, 2 — ×240; 3, 4 — устьица (×450); 5 — участки верхней (слева) и нижней (справа) эпидермы нижней части листа (×110); Северо-Западная Камчатка, устье р. Подкагерной; верхний эоцен, иргингинская свита.

Фиг. 6. Ginkgo biloba L., устьице (×450); Батумский ботанический сад.

Основные признаки эпидермального строения листьев позднемеловых и третичных

Вид	Время существования	Географическое распространение	Верхняя	
			основные клетки	
			характер клеточных стенок	трихомные образования
G. biloba L. [10]	Современный	Юго-Восточная Азия; в культуре – тепло-умеренные зоны Евразии и Северной Америки	Извилистые, складки низкие, длинные	Нет
G. florinii Samyl. [6, 10]	Плиоцен	ФРГ	Извилистые, складки низкие, короткие	Редкие волоски
G. gardneri Florin [10]	Эоцен	Англия, о-в Мюль	Ровные	Папиллы
G. kamtschatica Budants. [1]	Палеоцен – нижний эоцен	Северо-Западная Камчатка	»	Нет
G. occidentalis Samyl. [2, 6]	Миоцен	Закарпатье, Западный и Северный Кавказ	Извилистые, складки низкие, длинные	»
G. oishii comb. et nom. nov.	Эоцен	Япония, о-в Хонсю	Извилистые, складки низкие, короткие	»
G. orientalis Samyl. [4, 5, 6]	Палеоген – ранний миоцен	Приморье, о-в Сахалин	Извилистые, складки низкие, длинные	»
G. pilifera Samyl. [6]	Сеноман – сенон	Восточная Сибирь	Извилистые, складки низкие, короткие	Бородавочки, волоски
G. spitsbergensis Manum [12]	Палеоцен	О-в Шпицберген	Ровные до извилистых, складки низкие, длинные	Нет
G. tatjanae sp. nov.	Эоцен	Северо-Западная Камчатка	Ровные до слабоизвилистых	»
G. transsenonica (Krassil.) Samyl. comb. nov. (=Ginkgoites transsenonicus Krassilov. [3], с. 96, табл. XII, фиг. 3–6; табл. XIII, фиг. 1–6)	Сенон	О-в Сахалин	Извилистые, складки низкие, длинные	?
G. tzagajnica Samyl. [6]	Датский	р. Бурея	То же	Нет
G. wyomingensis Manum [12]	Палеоцен	США, шт. Вайоминг	»	Нет или небольшие бородавочки

Таблица 1

видов Ginkgo и современного G. biloba L.

эпидерма	Нижняя эпидерма				
	основные клетки		устьичные комплексы		
наличие устьиц	характер клеточных стенок	трихомные образования	кол-во побочных клеток	степень защищенности	трихомные образования побочных клеток
Нет или нерегулярно единичные	Извилистые, складки низкие, длинные	Нет	4–7	Слабая	Оконтуривающий кутикулярный валик
Нет	Ровные?	Редкие волоски	4–8	»	То же
»	Ровные	Папиллы	4–7	Хорошая	Папиллы
»	»	»	5–6	»	»
»	Почти ровные или извилистые, складки низкие, длинные	Бородавочки или низкие папиллы	5–7	Слабая	Низкие папиллы или краевые кутикулярные утолщения
Редкие, только по краю	Почти ровные	Папиллы	5–7	Умеренная	Низкие папиллы
Нет	Ровные, у края листа извилистые	Нет	5–7	Слабая	То же
Нет или нерегулярно единичные	Ровные	Папиллы, волоски	5–7	Хорошая	Папиллы
Нет	Почти ровные до извилистых, складки низкие, длинные	Папиллы	5–6	»	»
»	Ровные до слабоизвилистых	Нет	5–7	Слабая	Оконтуривающий кутикулярный валик
Единичные	Извилистые, складки низкие, короткие	Папиллы	5	Умеренная	Папиллы
Нет	Ровные, у края листа извилистые	Папиллы, бородавочки	5–7	Хорошая	»
»	Извилистые, складки низкие, длинные	Папиллы	5–7	»	»

неоднородность цельных и малорассеченных листьев гинкго, встречающихся в меловых и третичных отложениях Евразии. По существу Оиси не имел материала для сравнения эпидермального строения листьев такого типа. Поскольку сейчас есть основания считать описанные Оиси листья принадлежащими самостоятельному виду, мы предлагаем новую комбинацию и новый видовой эпитет — Ginkgo oishii comb. et nom. nov. (=Ginkgoites cf. adiantoides auct. nov Unger: Oishi, 1938 [13], с. 104, табл. XIII, фиг. 1—6; рис. А—С). В качестве лектотипа предлагается экземпляр, изображенный [13] на табл. XIII, фиг. 2 (см. вкл. к стр. 95).

При изучении позднемеловых и третичных гинкго Евразии выявляется общая тенденция постепенного сокращения количества трихомных образований и уменьшения их объема. Соответственно устьица у известных к настоящему времени позднетретичных видов, как и у современного G. biloba, характеризуются умеренной или даже слабой защищенностью. Поскольку этот процесс наблюдается на огромной территории, можно думать, что он обусловлен не случайным совпадением местных экологических факторов, а какими-то общими глобальными причинами. Из них наиболее вероятной нам представляется прогрессивное похолодание климата на протяжении кайнофита и, очевидно, связанное с ним повышение влажности воздуха.

Ниже приведено описание нового вида гинкго из эоцена Северо-Западной Камчатки. При описании эпидермы использованы термины, специально разработанные для листьев гинкговых и чекановскиевых [7, 8]. Рисунки листьев выполнены А. И. Челебаевой, микрофотографии — Б. Т. Шапковым.

Род Ginkgo Linné, 1771

Ginkgo tatjanae Samylina et Chelebaeva, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1—5

Название вида в честь Т. Н. Байковской.

Голотип. Институт вулканологии ДВНЦ АН СССР, № 8101-1; Северо-Западная Камчатка, бухта Подкагерная, в 1,5 км западнее устья р. Подкагерной; нижняя треть стратотипического разреза иргирнинской свиты, верхний эоцен.

Описание (рис. 1). Листья как крупные, так и небольшие, цельные, почковидные, округлые, яйцевидные, или обратнояйцевидные, по верхнему краю округлые или треугольно-туповатые, с широко выемчатым, срезанным или клиновидным основанием и длинным черешком; верхний край листа волнистый, редко слегка надрезанный. Жилкование веерovидное, жилки 3—4 раза дихотомирующие. Густота жилок 6—8 на 5 мм.

Листья гипостоматные. Устьица собраны в полосы между жилками на нижней стороне листа. В пределах полосы устьица расположены беспорядочно, не образуя правильных рядов, и умеренно густо; смежные устьица не встречены. Замыкающие клетки устьиц погруженные, ориентированы беспорядочно, окружены пятью-семью побочными клетками, две из которых обычно полярные. Стенки побочных клеток, обращенные в сторону замыкающих клеток, несут хорошо развитое кутикулярное утолщение (валик). Кутикулярные валики соседних клеток, сливаясь друг с другом, оконтуривают вход в устьичную ямку. При этом значительная часть замыкающих клеток остается открытой. Основные клетки эпидермы в пределах устьичной полосы многоугольные, более или менее изодиаметрические, рядов не образуют. Из-за плохой сохранности кутикулы характер клеточных стенок не всегда различим; по отдельным, лучше сохранившимся участкам можно судить, что стенки клеток были ровные или слабоизвилистые. Над жилками основные клетки нижней эпидермы продолговатые, косочетырех- и пятиугольные, с ровными прямыми стенками, образуют полосы из шести-девяти рядов. Основные клетки эпидермы верхней поверхности листа аналогичны таковым нижней поверхности. В основании листа бóльшая часть эпидермальных клеток становится продолговатой, ориентированной по вертикальной оси листа; значительная часть устьиц также ориентирована преимущественно вдоль жилок. Какие-либо

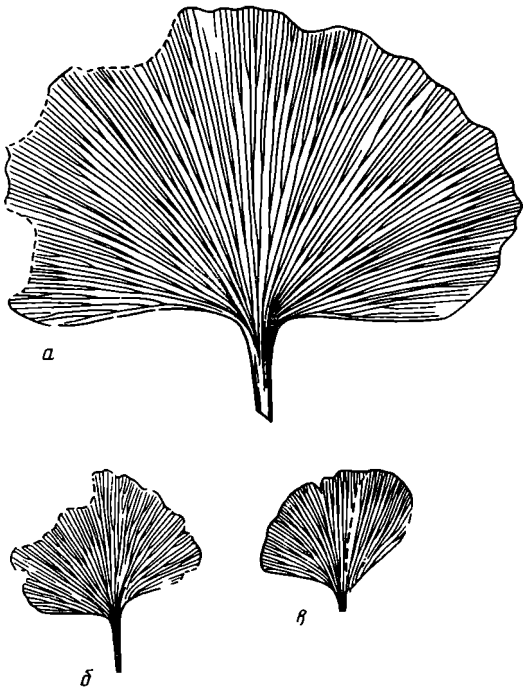


Рис. 1. Ginkgo tatjanae sp. nov.: *а* – экз. № 8101–1, голотип; *б* – экз. № 8101–14; *в* – экз. № 7362–2; Северо-Западная Камчатка, устье р. Подкагерной; верхний эоцен, иргирнинская свита (×0,65)

трихомные образования на основных клетках эпидермы отсутствуют. Между жилками видны секреторные тельца.

Сравнение. Листья несколько более древнего камчатского же вида G. kamtschatica Budants. отличаются от G. tatjanae ровными стенками эпидермальных клеток, хорошей защищенностью устьиц и присутствием папилл на основных клетках нижней эпидермы. Следует отметить также меньшую вариабельность листьев G. kamtschatica. От другого дальневосточного третичного вида G. orientalis Samyl. новый вид отличается большей спрямленностью клеток и отсутствием папилл на побочных клетках устьиц. Наибольшее сходство G. tatjanae обнаруживает с самым молодым из известных ископаемых гинкго – G. florinii Samyl., первоначально описанным Флорином [10] под названием G. adiantoides (Ung.) Heer из плиоценовых отложений близ Франкфурта-на-Майне. Из признаков, отличающих G. florinii от G. tatjanae, можно назвать наличие волосков на обеих поверхностях листа и бóльшую извилистость клеток верхней эпидермы первого из них. По строению устьичных комплексов G. florinii и G. tatjanae очень похожи на современный G. biloba.

Распространение. Верхний эоцен; Северо-Западная Камчатка, по всему разрезу иргирнинской свиты в р-не бухты Подкагерной и бассейна р. Подкагерной.

Материал. Около 20 отпечатков листьев хорошей сохранности.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Буданцев Л. Ю.* История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л.: Наука, 1983. 156 с.
2. Каталог ископаемых растений Кавказа. Т. II. Тбилиси: Мецниереба, 1973. 322 с.
3. *Красилов В. А.* Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 183 с.
4. *Медюлянов В. И.* Ginkgoites ex gr. adiantoides из нижнего палеогена Южного Сахалина.– В сб.: Ископаемая фауна и флора Дальнего Востока. Владивосток, 1969, с. 139–152.
5. *Полищук Л. В.* Изменчивость эпидермальных признаков листьев из палеогена и неогена Приморья в связи с изменениями климата.– Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР. Нов. сер., 1975, т. 27(130), с. 76–83.

6. *Самылина В. А.* О заключительных этапах истории рода Ginkgo в Евразии.– Ботан. журн., 1967, № 3, с. 303–316.
7. *Самылина В. А.* Систематика рода Phoenicopsis.– Тр. Геол. ин-та АН СССР, 1972, вып. 230, с. 44–81.
8. *Самылина В. А., Киричкова В. А.* Строение эпидермы листьев чекановскиевых и гинкговых и вопросы терминологии.– Палеонтол. журн., 1973, № 4, с. 95–101.
9. *Florin R.* Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land. I. Spezieller Teil.– Palaeontographica, 1936, B. 81, Abt. B, Lief 3–6, S. 71–173.
10. *Florin R.* Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land. II. Allgemeiner Teil.– Palaeontographica, 1937, B. 82, Abt. B, Lief. 1–4, S. 1–72.
11. *Huzioka K., Takahasi E.* The Eocene flora of the Ube coal-field, southwest Honshu, Japan.– J. Min. Coll. Akita Univ., 1970, ser. A, v. 4, № 5, p. 1–88.
12. *Manum S.* Ginkgo spitsbergensis n. sp. from the Paleocene of Spitsbergen and a discussion of certain Tertiary species of Ginkgo from Europe and North America.– Norsk Polarinst., 1966, p. 49–58.
13. *Oishi S.* On the cuticules of Tertiary Ginkgoites leaves from Kuzi, Iwate Prefecture.– J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., 1938, ser. IV, v. 4, № 1–2, p. 103–106.

Ботанический институт АН СССР
Ленинград
Институт вулканологии ДВНЦ АН СССР
Петропавловск-Камчатский

Поступила в редакцию
31.VII.1984

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1–5. Ginkgo tatjanae sp. nov., голотип № 8101–1: 1, 2 – участок устьичной полосы, 1 – ×110, 2 – ×240; 3, 4 – устьица (×450); 5 – участки верхней (слева) и нижней (справа) эпидермы нижней части листа (×110); Северо-Западная Камчатка, устье р. Подкагерной; верхний эоцен, иргирчинская свита.

Фиг. 6. Ginkgo biloba L., устьице (×450); Батумский ботанический сад.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1986 № 2

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 56.016.3:551.732(571.5)

ВАСИЛЬЕВА Н. И.

НОВЫЙ РОД АНАБАРИТИД ИЗ НИЖНЕГО КЕМБРИЯ СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Семейство Anabaritidae привлекает внимание палеонтологов в связи с проблемой нижней границы кембрия, так как они являются первыми скелетными организмами. Систематическое положение анабаритид, несмотря на более чем десятилетние исследования, остается не определенным. Большинство авторов [1, 2] склонны относить это семейство к Coelenterata, другие считают их группой неясного систематического положения [3–5], что нам кажется правильным.

Из эмяксинской свиты нижнего кембрия р. Уджа (северо-восточная часть Сибирской платформы) методом химического препарирования были выделены: хиолиты Ladatheca annae (Sys.), Nikatheca kengedeica Valkov, Tchuranitheca sp., Laratheca nana Miss, Extentitheca cf. savitskii Miss.; гастроподы Sekuriconus sp.,

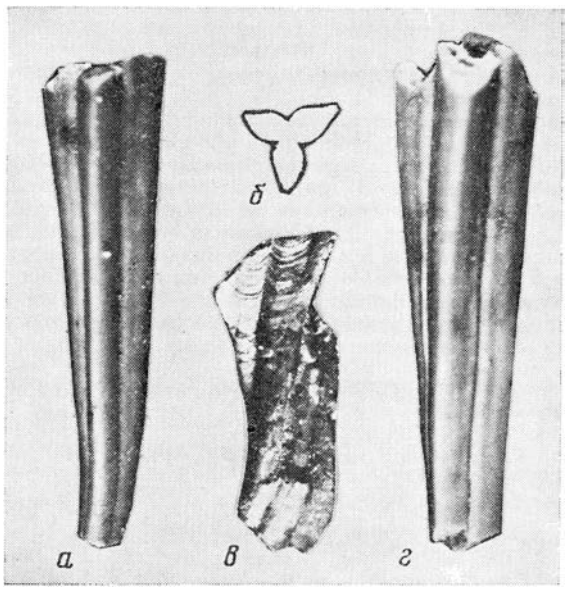


Рис. 1. Udzhaites missarzhevskyi sp. nov. (×20): *а*, *б* – голотип № 732/14; *а* – общий вид, *б* – поперечное сечение; *в* – экз. № 732/15, обломок раковины со скульптурой наружной поверхности; *г* – экз. № 732/16, общий вид

Bozhenovia sp. Aldanella cf. operosa Miss., A. rozanovi Miss, A. utchurica Miss., Bemella malycanica Miss.; анабаритиды Tiksitheca korobovi (Miss.), Anabarites compositus Miss., A. isiticus Miss., A. tripartitus Miss., A. ternarius Miss., A. signatus Mamb. Совместно с этим комплексом было найдено 30 раковин и ядер анабаритид нового рода Udzhaites. Ниже приводится описание нового рода, материал хранится во Всесоюзном нефтяном научно-исследовательском геологоразведочном институте (ВНИГРИ), колл. № 732.

Род Udzhaites Vassiljeva, gen. nov.

Типовой вид – U. missarzhevskyi sp. nov.

Диагноз. Раковина пирамидальной формы, прямая или винтообразно закрученная вдоль вертикальной оси. Апикальная часть неизвестна. Грани пирамиды слабо вогнуты, вдоль их продольной оси по всей длине ядра прослеживается узкая и глубокая V-образная борозда (менее глубокая в апикальной части). Поперечное сечение раковины близко к правильному треугольнику с четким следом борозд в центре граней и слегка округлыми вершинами. Наружная поверхность ядер гладкая, раковины несут линии нарастания.

Видовой состав. Род монотипный.

Сравнение. Новый род отличается от Selindeochrea Valkov отсутствием площадки между продольными ребрами, более прямолинейными очертаниями сторон поперечного сечения и четко выраженной V-образной бороздой в центре граней.

Udzhaites missarzhevskyi Vassiljeva, sp. nov.

Название вида в честь В. В. Миссаржевского.

Голотип – ВНИГРИ, № 732/14, ядро; р. Уджа, правый берег в 12,6 км ниже устья р. Токур-Уджа; томмотский ярус, эмяксинская свита, лона Anabarella plana – Nikatheca kengedeica.

Описание (рис. 1, *а–г*). Ядра раковин пирамидальной формы, прямые или винтообразно закрученные вдоль вертикальной оси. Грани слабо вогнуты, в центре каждой грани по всей длине ядра прослеживается узкая и глубокая V-образная борозда, менее глубокая в апикальной части. Параллельно ребрам раковины проходит слабозаметная бороздка. На обломках раковин видны карины на ребрах. Поперечное сечение раковины напоминает правильный треугольник с углублениями по середине сторон – следом борозд в центре граней. Наружная поверхность ядер гладкая, у раковин – с линиями нарастания.

Размеры в мм: длина обломков – 3,0–3,5; расстояние между соседними вершинами в устьевой части – 1,0–1,5; угол расхождения – 10°.

Материал. Более 30 ядер удовлетворительной сохранности и 3 обломка раковин из одного местонахождения.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Вальков А. К.* Биостратиграфия нижнего кембрия востока Сибирской платформы. М.: Наука, 1982. 92 с.
2. *Миссаржевский В. В.* Новые данные о древнейших окаменелостях раннего кембрия Сибирской платформы.– В кн.: Биостратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Европы и Северной Азии. М.: Наука, 1974, с. 185–187.
3. *Миссаржевский В. В., Мамбетов А. М.* Стратиграфия и фауна пограничных слоев кембрия и докембрия Малого Каратау. М.: Наука, 1981. 90 с.
4. *Миссаржевский В. В., Розанов А. Ю. и др.* Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. М.: Наука, 1969. 175 с.
5. Ярусное расчленение нижнего кембрия Сибири. Атлас окаменелостей. М.: Наука, 1983. 216 с.

Всесоюзный нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный институт
Ленинград

Поступила в редакцию
27.VI.1984

УДК 563.12:551.763.1/479.24/

ПОРОШИНА Л. А.

НОВЫЙ РОД ФОРАМИНИФЕР ИЗ ВЕРХНЕЙ ЮРЫ – НИЖНЕГО МЕЛА АЗЕРБАЙДЖАНА И КРЫМА

В отложениях титона – берриаса Крыма Т. Н. Горбачик были встречены своеобразные фораминиферы, по внешнему виду напоминающие представителей рода Siphoninella. По имеющимся же в литературе данным [4–6], сифониннеллы не встречаются ниже эоцена, а потому нахождение в титон-берриасских отложениях возможных представителей этого рода вызывало некоторые сомнения. Тем не менее анализ внешних признаков и внутреннего строения встреченных форм не позволил Горбачик выделить их в новый род, а заставил отождествить с родом Siphoninella и описать в качестве нового вида Siphoninella antiqua Gorbatchik [1].

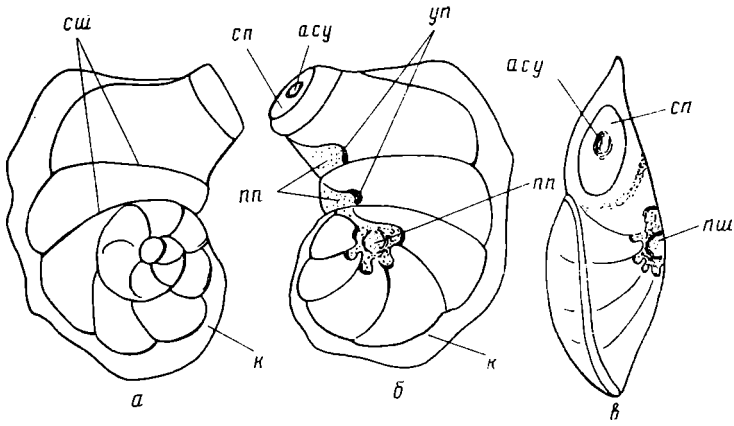


Рис. 1. Схема строения раковины Pseudosiphoninella: *а* – со спинной стороны, *б* – с брюшной стороны, *в* – с периферического края; обозначения: *асу* – ареальное септальное устье, *уп* – устьевая пластинка (внешний контур), *пп* – пористая пластинка, *к* – киль, *пш* – пупочная шишка, *сп* – септальная поверхность, *сш* – септальный шов

Позднее сходные по облику фораминиферы были обнаружены и в берриас-валанжинских отложениях азербайджанской части Большого Кавказа. Хорошая сохранность материала позволила тщательно изучить морфологию раковин и получить новые весьма существенные сведения об их внутреннем строении, позволяющие уточнить их систематическое положение (рис. 1).

Поскольку в распоряжении автора имелись раковины Siphoninella antiqua, любезно присланные Горбачик, был проведен сравнительный анализ крымских и азербайджанских форм, который подтвердил идентичность их внутреннего строения. Выявленные же между ними различия могут быть только видовыми.

Эти исследования показали, что рассматривать указанные фораминиферы как представителей сифониелл нет оснований, поскольку их внутреннее строение осложнено несвойственными этому роду устьевыми пластинками (синонимы – зубная пластинка, внутрикамерная пластинка). В то же время форма и расположение устьевых пластинок сближает их с группой родов, объединяемых, по современным представлениям [2, 3], подсемейство Reinholdellinae семейства Ceratobuliminidae. К общим с рейнхолделлинами признакам относятся также закрытый пупок и «пористые пластинки» (слои нарастания по Л. Г. Данну [3]), закрывающие петлевидно-щелевидную часть устья на брюшной стороне. Однако, тип строения раковины (плотносвернутая на ранней стадии развития и разворачивающаяся или развернутая на поздней), наличие «пористой пластинки» и на последней камере, ведущей к обособлению ареального септального устья, существенно отличают изученные формы от всех известных рейнхолделлин и дают основание выделить новый род Pseudosiphoninella с типовым видом P. antiqua (Gorbatchik), а представителей из берриас-валанжинских отложений Азербайджана описать в качестве нового вида P. spinae.

Изученная коллекция хранится в Институте геологии АН Азербайджанской ССР под № 67.

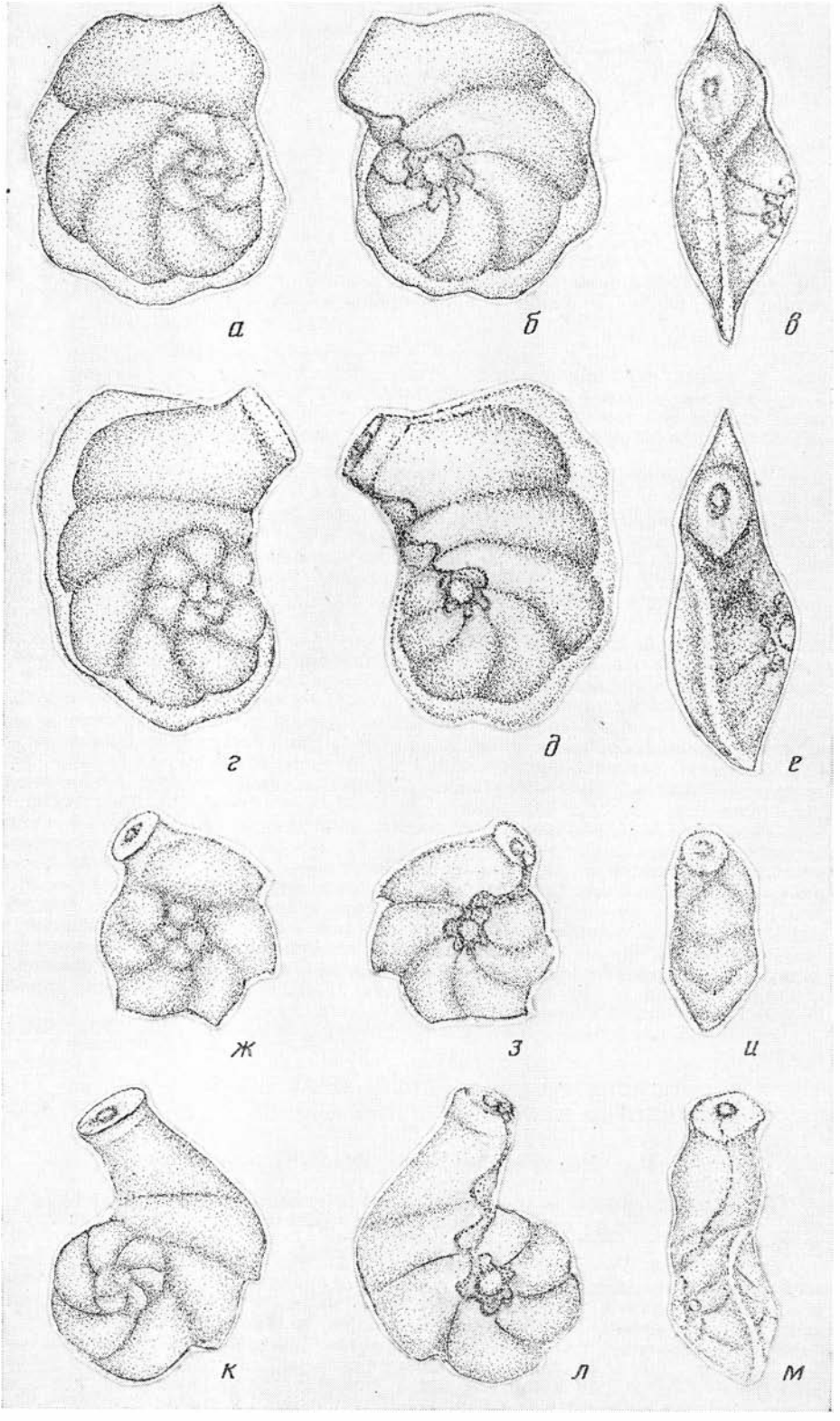
СЕМЕЙСТВО CERATOBULIMINIDAE CUSHMAN, 1927
ПОДСЕМЕЙСТВО REINHOLDELLINAE SEIGLIE ET BERMUDEZ, 1965

Род Pseudosiphoninella Poroschina, gen. nov.

Название рода от pseudo *греч.* – лже-, мнимый и рода Siphoninella.

Типовой вид – Siphoninella antiqua Gorbatchik, 1966; берриас; Крым, р. Тонас.

Описание. Раковина трохоидная, на поздней стадии иногда с тенденцией к разворачиванию или развернутая с развитым однорядным отделом, двояковыпуклая. Периферический край приостренный до килеватого, иногда с короткими шиповатыми выростами. Камеры многочисленные, на спинной стороне имеют четырехугольно-изогнутое, на брюшной – серповидное очертание, в однорядной развернутой части – в виде неправильных четырехугольников. Септальные швы дуговидно изогнутые в спирально свернутой части раковины до слабоизогнутых или почти прямых в развернутой однорядной. Пупок закрытый. Устье на брюшной стороне начинается небольшой петлевидной выемкой вблизи пупочного конца предыдущего септального шва и далее в виде щели, протягиваясь вдоль пупочного края камеры, заходит на септальную поверхность. Бо́льшая часть устья закрывается «пористой пластинкой», что приводит к обособлению небольшого круглого или овального отверстия почти в середине септальной поверхности – ареального устья, часто на более или менее оттянутой толстой шейке с губой. При нарастании


а
б
в
г
д
е
ж
з
и
к
л
м

следующей камеры ареальное септальное устье становится фораменом. Устьевые пластинки имеются во всех камерах. Они узкие, короткие, со слегка изогнутым свободным краем, расположены почти параллельно оси навивания. Устьевые пластинки имеют вид небольших крючков на брюшной стенке камер, отходящих от предыдущего септального шва и окаймляющих устьевую выемку (протофорамен по Гофкеру). «Пористые пластинки» имеются на всех камерах, образуя так называемые «дополнительные камерки» вокруг пупочной шишки.

Видовой состав. Кроме типового вида – P. spinae sp. nov. из берриаса – валанжина азербайджанской части Большого Кавказа.

Сравнение. От других родов рейнхолделлин отличается характером навивания раковины, наличием «пористой пластинки» и на последней камере, обособлением ареального септального устья.

Pseudosiphoninella antiqua (Gorbatchik)

Siphoninella antiqua: Горбачик, 1966, с. 134, рис. *а–к*.

Голотип – МГУ, № VI–104; Крым, р. Тонас; берриас.

Описание (рис. 2, *а–е*). Раковина равнодвояковыпуклая или с более выпуклой спинной стороной, округлая или слегка овальная у плотносвернутых форм до сильно вытянутой у форм с развернутой частью. Периферический край с тонким пластинчатым неровным или зазубренным килем. Состоит из 11–17 камер, образующих два оборота спирали. В последнем обороте от 5 до 8 камер, в развернутой части 1–3 камеры. Камеры в спиральной части раковины уплощенные со спинной и слабовыпуклые с брюшной стороны, довольно быстро увеличивающиеся в ширину. Камеры в развернутой части раковины имеют вид низких неправильных четырехугольников, ширина которых почти равна диаметру спиральной части раковины. Пупочная область закрыта шишкой из раковинного вещества, занимающей около $^1/_6$ части меньшего диаметра раковины. Устье, устьевые пластинки, форамен и «пористые пластинки» характерные для рода. Поверхность гладкая, стенка известковая, радиально-лучистая, тонкопористая. Раковина преимущественно правозавернутая.

Размеры в мм: наибольший диаметр раковины, включая однорядную часть, 0,27–0,49 (у голотипа 0,38); наименьший диаметр раковины 0,22–0,36 (у голотипа – 0,34); толщина раковины 0,10–0,15 (у голотипа – 0,13).

Изменчивость. Проявляется в размерах раковин, в степени свернутости раковин и в их очертаниях. Имеются плотносвернутые почти округлые формы до развернутых овальных и сильновытянутых. Варьирует степень выпуклости брюшной стороны, форма ареального септального устья от круглого до овального с более или менее развитой шейкой и губой.

Сравнение. Дается при описании P. spinae sp. nov.

Распространение. Титон – берриас; Крым.

Материал. Шесть экз. из разреза Кучук-Карасу (колл. Т. И. Горбачик).

Pseudosiphoninella spinae Poroschina, sp. nov.

Название вида от spina *лат.*– шип.

Голотип – ИГ АН АзербССР, № 67/881; Азербайджан, с. Угах; берриас.

Описание (рис. 2, *ж–м*). Раковина плотносвернутая до развернутой, слабоовальная или вытянутая у форм с развернутой однорядной частью, неравнодвояковыпуклая, обычно с более выпуклой брюшной стороной. Периферический край от ровного тупоприостренного до шиповатого в спиральной части и закругленный в развернутой части. Раковина состоит из двух оборотов спирали и содержит 9–11 камер. В последнем обороте 5–7 камер, в развернутой части раковины 1–2 камеры. На спинной стороне в последнем обороте камеры вначале имеют округло-четырехугольное, затем неправильно-четырехугольное очертание, они менее выпуклые, чем на брюшной стороне. Камеры в развернутой части раковины сильновздутые, разделенные тонкими углубленными швами. В области пупка развита маленькая шишка, которая с окружающими ее пористыми пластинками образует наиболее выпуклую часть брюшной стороны. Устье, устьевые пластинки, форамен и «пористые пластинки» характерные для рода. Поверхность камер гладкая, стенка тонкопористая.

Размеры в мм: наибольший диаметр раковины, включая однорядную часть, 0,13–0,24 (у голотипа – 0,21), наименьший диаметр раковины 0,12–0,22 (у голотипа – 0,21); толщина раковины 0,09–0,13 (у голотипа 0,10).

Изменчивость. Проявляется в размерах раковины, степени их развернутости, выпуклости брюшной стороны и характере периферического края, который

Рис. 2. Виды рода Pseudosiphoninella (×87): *а–е* – P. antiqua (Gorbatchik); *а–в* – экз. № 67/2: *а* – со спинной стороны, *б* – с брюшной стороны, *в* – с периферического края; *г–е* – экз. № 67/5: *г* – со спинной стороны, *д* – с брюшной стороны, *е* – с периферического края; Крым, р. Кучук-Карасу; берриас; *ж–м* – P. spinae sp. nov.; *ж–и* – голотип № 67/881: *ж* – со спинной стороны, *з* – с брюшной стороны, *и* – с периферического края; *к–м* – экз. № 67/882; *к* – со спинной стороны, *л* – с брюшной стороны, *м* – с периферического края; Азербайджан, с. Угах; берриас

может быть вначале ровным или слегка волнистым, а на последних трех-четырех камерах шиповатым. Встречаются экземпляры с редуцированными к концу оборота шипами и с более или менее закругленным периферическим краем в развернутой части раковины.

Сравнение. От типового вида отличается меньшими размерами раковин, меньшим числом камер в однорядной части, большей вздутостью камер и характером периферического края – приостренного и шиповатого.

Распространение. Берриас – валанжин; Азербайджан.

Материал. Более 40 экз. найдены в разрезах: с. Конахкенд (6 экз.), с. Гюлех (5 экз.), с. Угах (22 экз.), на площади Кешчай-Тегчай (6 экз.), г. Бегимдаг (4 экз.).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Горбачик Т. Н.* Первая находка фораминифер рода Siphoninella в валанжине Крыма.– Палеонтол. журн., 1966, № 3, с. 133–135.
2. *Григялис А. А.* К морфологии и систематике надсемейства Ceratobuliminacea (Foraminifera).– Вопр. микропалеонтол., 1977, вып. 20, с. 142–156.
3. *Дain Л. Г.* Надсемейство Ceratobuliminacea.– В кн.: Введение в изучение фораминифер. Л.: Недра, 1981, с. 92–95.
4. *Мятлюк Е. В.* Отряд Rotaliidae.– Основы палеонтологии. Общая часть. Простейшие. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 265–307.
5. *Сигаль Ж.* Фораминиферы. Гостоптехиздат, 1956. 222 с.
6. *Loeblich A., Tappan H.* Treatise on invertebrate paleontology. Pt. C, Protista 2, Sarcodina, Chiefly «Thecamobians» and «Foraminiferidae». Geol. Soc. America – Univ. Kansas Press, 1964, v. 2, p. 511–782.

Институт геологии АН АзербССР
Баку

Поступила в редакцию
22.X.1984

УДК 564.3+551.763(234.9)

АЛИЕВ О. Б., АЛИЕВ Г. А.

НОВЫЕ ВИДЫ ГАСТРОПОД ИЗ САНТОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ МАЛОГО КАВКАЗА

Распределение гастропод по ярусам верхнего мела Малого Кавказа неравномерно. Ими богаты сеноманский, туронский, коньякский и сантонский (нижний подъярус) ярусы, в которых наблюдается пышное развитие этих моллюсков. В верхнем сантоне и в последующих ярусах верхнего мела на Малом Кавказе остатки гастропод встречаются реже.

В 1980 г. при палеонтолого-стратиграфических исследованиях верхнего мела Малого Кавказа в нижнесантонских отложениях северо-восточной части его на горе Кемердаг (Таузский район) О. Б. Алиевым была обнаружена и определена богатая моллюсковая фауна: Simploptyxis ampla (Münster), S. gigantica Hacobjan, Haploptyxis unica Hacobjan, Parasimploptyxis buchi (Keferstein), Glauconia coqundiana (Orbigny), Acteonella crassa (Dujardin), Neotrochactaeon burkhardti (Böse), Spiractaeon obtusus (Zekeli), S. conicus (Münster), Pycnodonta vesicularis clavata Nilsson.

Этот комплекс указывает на нижнесантонский возраст вмещающих их отложений. Изучение гастропод показало, что среди них четко выделяются два новых вида: Acteonella najdini A. praeuchauxensis. Они, как и вышеприведенная фауна, приурочены к известковистым песчаникам и песчанистым известнякам слоев с Simploptyxis ampla. Эти слои покрывают мощную вулканогенную толщу, что позволяет датировать возраст вулканогенов данного региона.

Оригиналы хранятся в Институте геологии АН АзербССР (ИГАНА), колл. № 12.

СЕМЕЙСТВО ACTEONELLIDAE PČELINCEV, 1954

Род Acteonella Orbigny, 1842

Acteonella najdini O. Aliev et K. Aliev, sp. nov.

Название вида в честь палеонтолога Д. П. Найдина.

Голотип – ИГАНА, № 70/12; АзербССР, Таузский район, гора Кемердаг; нижний сантон, слои с Simploptyxis ampla.

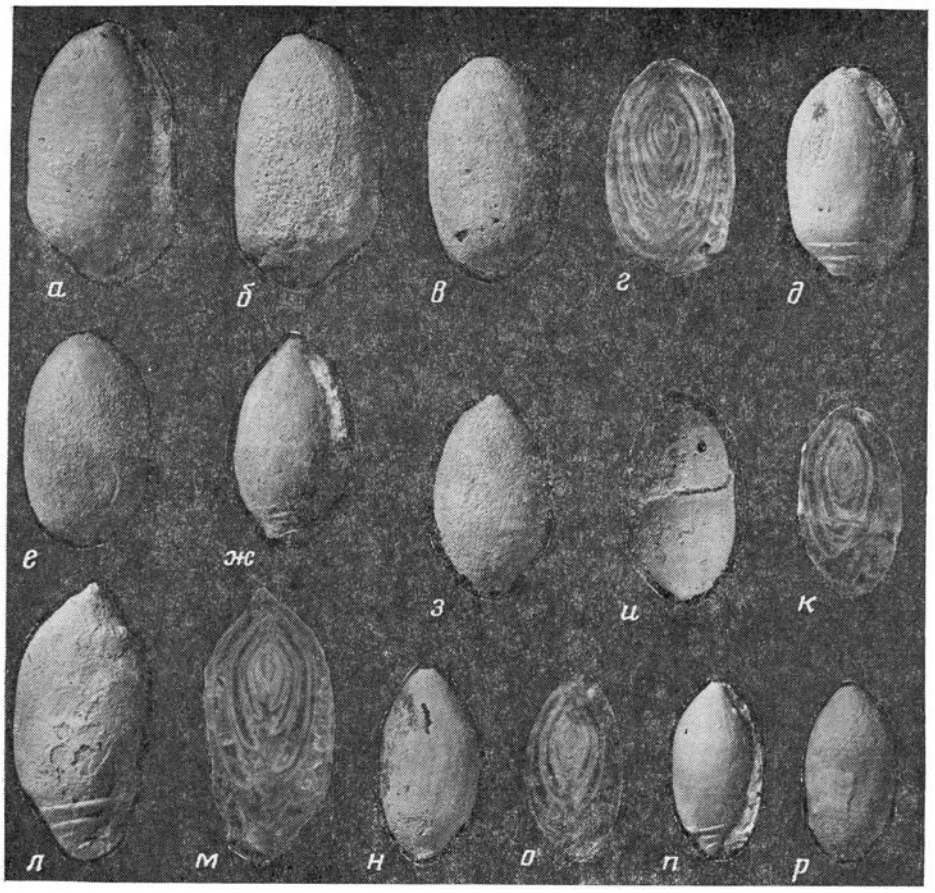


Рис. 1. Представители рода Acteonella (×1); *а–е* – A. najdini; *а*, *б* – голотип № 70/12: *а* – со стороны устья, *б* – с обратной от устья стороны; *в*, *г* – экз. № 71/12: *в* – с обратной от устья стороны, *г* – продольный срез; *д*, *е* – экз. № 72/12: *д* – со стороны устья, *е* – с обратной от устья стороны; *ж–р* – A. praeuchauxensis; *ж*, *з* – голотип № 73/12: *ж* – со стороны устья, *з* – с обратной от устья стороны; *и*, *к* – экз. № 74/12: *и* – с обратной от устья стороны, *к* – продольный срез; *н*, *о* – экз. № 75/12: *н* – с обратной стороны устья, *о* – продольный срез, *л*, *м* – экз. № 76/12: *л* – с обратной от устья стороны; *м* – продольный срез; *п*, *р* – экз. № 77: *п* – со стороны устья, *р* – с обратной от устья стороны

Описание (рис. 1, *а–е*). Раковина до 35 мм, удлиненно-овальных, почти цилиндрических очертаний, состоит из 8–10 слабовыпуклых оборотов. Ширина раковины несколько превышает половину высоты (Ш : В=0,57–0,59), при этом наибольшая ширина занимает срединное положение. Завиток предыдущих оборотов находится на верхней трети высоты раковины. На ранних стадиях роста обороты имеют почти овальное очертание, с резким суживанием к задней части. Боковые стенки первоначальных оборотов выпуклые, но по мере роста раковины имеют тенденцию к уплощению и в зрелой стадии становятся слабовыпуклыми. С верхней трети оборотов происходит неравномерное сужение к переднему и заднему краю – сравнительно медленно к переднему, вследствие чего передний край более широкий и закругленный. Устье узкое, дугообразно изогнутое, с тремя складками на столбике. В своей передней и задней частях устье слегка расширенное, а в средней части заметно суженное. Скульптура на последнем обороте представлена морщинами нарастания, которые четко выражены в основании раковины.

Размеры в мм и отношения:

	Экз. №	В	Ш	Ш : В
Голотип	70/12	34,3	19,55	0,57
	71/12	29,80	17,40	0,58
	72/12	28,45	17,00	0,59

Сравнение. От A. praesupernata Djal. [2] отличается большей коренастостью раковины, более узким устьем в передней части и заметным сужением на заднем конце в ранних стадиях роста.

Более коренастая раковина, а также возрастной диморфизм, выраженный в изменчивости формы раковины отличают новый вид от сеноманского вида A. khalilovi K. Aliev [1].

Материал. 4 экз. хорошей сохранности из одного местонахождения.

Actaeonella praeuchauxensis O. Aliev et K. Aliev, sp. nov.

Название вида отражает сходство с A. uchauxensis Gossmann.

Голотип — ИГАНА, № 73/12; АзербССР, Таузский район, гора Кемердаг; нижний сантон, слои с Simploptyxis ampla.

Описание (рис. 1, *ж—р*). Раковина до 37 мм, удлиненно-овальная. Ширина раковины у зрелых особей слегка превышает, а у молодых составляет половину высоты (Ш : В—0,52—53). Следовательно, для нового вида характерно изменение с возрастом, выраженное в изменении соотношения ширины к высоте. Линия наибольшей выпуклости оборотов расположена на средней части их высоты. Центр завивания оборотов расположен в верхней трети раковины. С этого уровня происходит резкое сужение оборотов и заострение заднего конца раковины. Сужение оборотов к передней части происходит сравнительно медленно, и передний край закругленный. Устье высокое, узкое, дугообразно изогнутое, слаборасширенное в передней части. Столбик с тремя складками, из которых верхняя наиболее развита. Скульптура выражена в виде продольных линий и морщин нарастания.

Размеры в мм и отношения:

	Экз. №	В	Ш	Ш : В
Голотип	73/12	26,6	15,2	0,53
	74/12	26,25	13,65	0,52
	75/12	37.0	18	0,50
	76/12	25,70	13,80	0.50
	77/12	23,0	11,60	0,50

Сравнение. От близкого A. uchauxensis Cossmann [3] отличается большей выпуклостью оборотов, быстрым сужением к задней части, сравнительно округленным передним концом раковины и большей относительной шириной оборотов.

Материал. 5 экз. хорошей сохранности из одного местонахождения.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Алиев Г. А.* Брюхоногие меловых отложений азербайджанской части Малого Кавказа и их стратиграфическое значение. Баку: Изд-во АН АзербССР, 1963. 86 с.
2. *Джалилов М. Р.* Позднемеловые брюхоногие юго-западного Дарваза.— В сб.: Палеонтология Таджикистана. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР, 1964, с. 36—142.
3. *Cossmann M.* Observation sur quelques coquilles cretaciques recueillies en France. Assoc. France. Avanc. Sci. Caryhage, 1896. 166 p.

Институт геологии АН АзербССР
Баку

Поступила в редакцию
27.XI.1984

УДК 595.734.565.734:551.781.5(261.24)

КЛЮГЕ Н. Ю.

СОВРЕМЕННЫЙ ВИД ПОДЕНОК (EPHEMEROPTERA, HEPTAGENIIDAE) В БАЛТИЙСКОМ ЯНТАРЕ

По крылатым стадиям из балтийского янтаря Дж. Демулен описал восемь видов, отнесенных им к семейству Heptageniidae [1–3]. Семь из этих видов отнесены к современным родам Heptagenia Walsh, 1863, Rhithrogena Eaton, 1881 и Cinygma Eaton, 1885 и один вид выделен в особый род Electrogenia Demoulin, 1956. В действительности родовая принадлежность этих видов нуждается в пересмотре, так как в качестве родовых признаков Демулен [2] использовал только пропорции ног; у современных видов пропорции ног сильно варьируют внутри каждого рода и могут быть одинаковыми у видов из разных родов. Для построения системы современных поденок, в частности для выделения родов семейства Heptageniidae, используются преимущественно признаки личинок: строение ротового аппарата, жабр и др. В большинстве случаев эти признаки недоступны для изучения на ископаемом материале. Особенно это относится к фауне янтаря, известной в основном по крылатым насекомым. Наиболее надежными признаками для определения родов семейства Heptageniidae по имаго являются особенности строения груди.

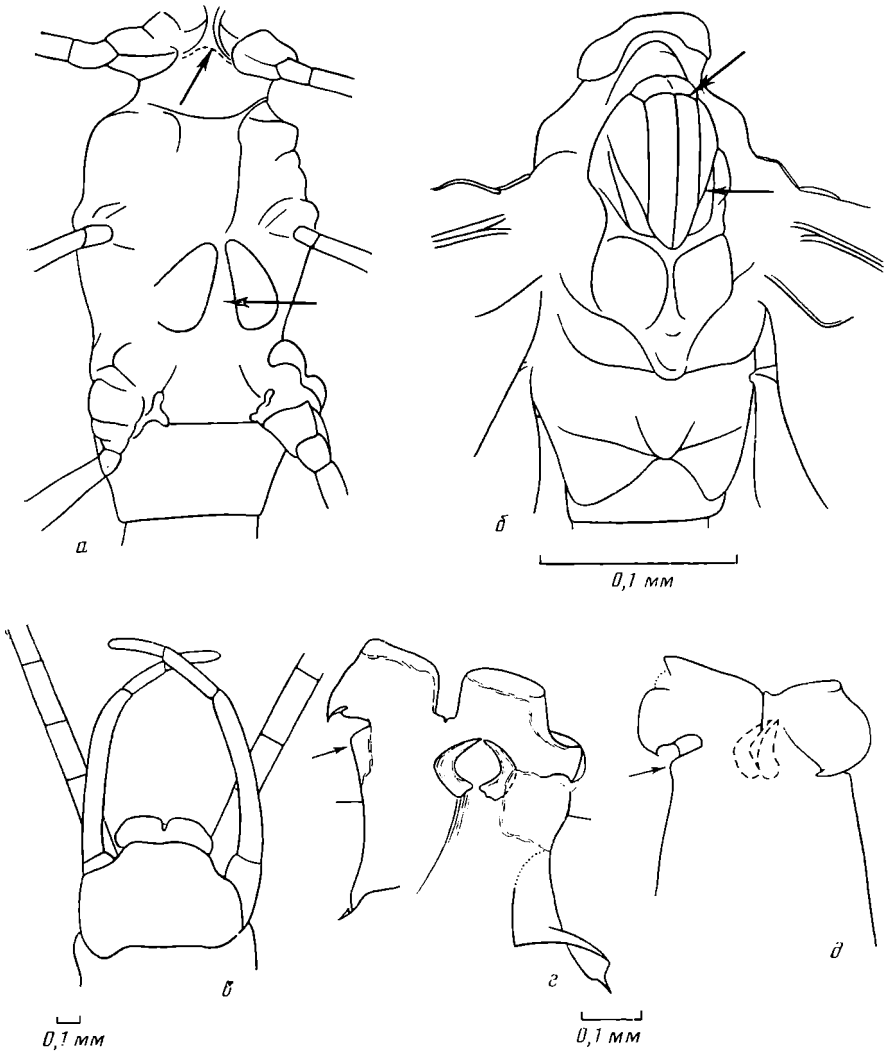


Рис. 1. Heptagenia (Kageronia) fuscogrisea (Retzius); *а – г* – экз. № Ar. 8984, *а* – грудь вентрально; *б* – грудь дорсально (стрелками отмечены признаки, указанные в диагнозе рода); *в* – гениталии вентрально; *г* – пенис дорсально (большая часть дорсальной стенки разрушена, видны титилляторы); Калининград; верхний эоцен; *д* – пенис дорсально; Ленинградская обл.; современный

Благодаря любезности д-ра Т. Крунестедта (Kronestedt, Стокгольм) автор получил возможность изучить почти полный остаток самца имаго поденки из верхнеэоценового балтийского янтаря (экз. № Ar. 8984, Палеозоологический отдел Королевского музея естественной истории), который по всем доступным для изучения признакам, включая строение гениталий (рисунок 1, *в*, *г*), оказался неотличимым на видовом уровне от представителей современного вида Heptagenia (Kageronia) fuscogrisea (Retzius, 1783), распространенного ныне по всей Европе и в Сибири. В частности, признаки строения груди (рисунок 1, *а*, *б*) однозначно указывают на принадлежность ископаемого к роду Heptagenia Walsh, 1963, для которого характерно: 1) в передней части мезонотума имеется явственная поперечная борозда, сильноизогнутая в местах, где она соединяется с медиальными парапсидными бороздами; 2) в задней части мезонотума латеральные парапсидные борозды не изогнуты наружу, оканчиваются вплотную к медиальным парапсидным бороздам; 3) простернум с явственным поперечным гребнем, отделяющим выпуклый базистернум от вогнутого фуркастернума; 4) медиальная ложбинка фуркастернума среднегруди очень узкая спереди и расширяется сзади. Среди признаков, используемых для различения видов Heptagenia и хорошо видных на данном экземпляре, наиболее важны следующие. Первый членик передней лапки значительно длиннее половины второго членика. Первый членик задней лапки немного длиннее второго. Поперечные жилки в птеростигме переднего крыла могут ветвиться и анастомозировать (у современных экземпляров не всегда). Гениталии, как на рисунке 1, *г*, *д*, нераздвоенная часть пениса с латеральными выступами (отмечены стрелками), дорсолатеральные шипы хорошо развиты, титилляторы массивные, изогнутые. Длина тела 9 мм (у современных экземпляров 9–14 мм). Из этих признаков длина первого членика передней лапки надежно отличает ископаемое от всех современных палеарктических видов Heptagenia, кроме H. (K.) fuscogrisea, а описанное строение гениталий – вообще от всех прочих современных видов рода. Отличия от современных экземпляров H. (K.) fuscogrisea по другим признакам также не обнаружены.

Что касается видов, описанных из балтийского янтаря, то все они, за исключением «Heptagenia» ligata Demoulin, 1968, имеют четкие отличия от H. (K.) fuscogrisea. «Heptagenia» sinex Demoulin, 1968, «H.» atypica Demoulin, 1968, «H.» gleissi Demoulin, 1968 и «Rhithrogena» sepulta Demoulin, 1968 отличаются более коротким первым члеником передней лапки самца (значительно короче половины длины второго членика). «H.» bachofeni Demoulin, 1968 отличается тем, что первый членик задней лапки короче второго. «Cinygma» baltica Demoulin, 1968 и «Rhithrogena» sepulta Demoulin, 1968 отличаются узкими лопастями пениса. «H.» ligata описана только по самке имаго и в описании отсутствуют признаки, позволяющие отделить ее от H. (K.) fuscogrisea.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Demoulin G.* Electrogenia dewalshei n. gen., n. sp. Ephéméroptère fossile de l'ambre.– Bull. et ann. Soc. roy. entomol. Belgique, 1956, v. 92, p. 95–100.
2. *Demoulin G.* Deuxième contribution à la connaissance des Ephéméroptères de l'ambre oligocène de la baltique.– Dtsch. entomol. Z., 1968, B. 15, H. I–III, S. 233–276.
3. *Demoulin G.* Troisieme contribution a la connaissance des Ephéméroptères de l'ambre oligocène de la baltique.– Bull. Inst. roy. sci. natur. Belgique, 1970, v. 46, № 2, p. 2–11.

Ленинградский государственный университет

Поступила в редакцию 9.IV.1984

УДК 56(116.1):597.5(470.118)

СЕЛЕЗНЕВА А. А., ЛОЗОВСКИЙ В. Р.

ПЕРВАЯ НАХОДКА PERLEIDIDAE В НИЖНЕМ ТРИАСЕ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

До последнего времени наши знания о триасовых костных и хрящевых рыбах в континентальных триасовых отложениях Восточно-Европейской платформы ограничивались лишь сведениями о двоякодышащих, акуловых (гибодонтидах) и хрящевых ганоидах (заурихтидах). Присутствие палеонискоидных рыб в виде разрозненных чешуй и зубов отмечалось неоднократно, однако целые формы практически отсутствовали [1, 3, 4, 6 и др.].

В 1963 г. Г. И. Блом в местонахождении Великорецкое, расположенном на левом склоне долины реки Великая у с. Великорецкое, в линзовидных прослоях зеленовато-серо-красного песчаника, в 2 м выше подошвы нижнего триаса (рябинского горизонта его стратиграфической схемы) нашел несколько скелетов ганоидных рыб Palaeonisci [2].

Позднее В. Р. Лозовский в местонахождении Знаменское, расположенном на правом берегу реки Ветлуги у с. Знаменское в конгломератах, относимых к тому же стратиграфическому уровню [1], обнаружил эндокраний и остатки чешуйного покрова той же [5] палеонискоидной рыбы. В обоих местонахождениях рыбы найдены в ассоциации с батрахоморфными лабиринтодонтами Tupilakosaurus, находки которых известны в Восточной Гренландии совместно с аммонитами индского яруса.

Изучение находок остатков рыб дало возможность выделить и значительно полнее описать новую форму палеониска и уточнить систематическое положение нового рода.

ОТРЯД PERLEIDIFORMES

СЕМЕЙСТВО PERLEIDIDAE BROUGH, 1931

Диагноз. Мелкие и средних размеров рыбы с короткой и высокой головой, малоуплощенным латерально телом. Operculum обычно меньше suboperculum, редко равно ему. Praeoperculum треугольное, почти вертикальное, есть dermohyale. Maxillare с мало развитой посторбитальной пластинкой. Бранхиостегальная серия имеется, может быть немногочисленной. Спинной плавник далеко позади середины тела, грудные – косо на теле рыбы. Чешуйный покров тонкий; скульптура нежная, почти исчезающая; задний край чешуй гладкий или слегка зазубрен. Вдоль боковой части тела может быть несколько рядов высоких чешуй. На спине и брюхе чешуя мелкая. Экстраскапулярная серия из одной или нескольких пар костей. Глаза большие, сдвинуты вперед, задняя вертикаль глаза чуть впереди середины головы. Задний ротовой край за задней вертикалью глазницы. Чешуйчатая лопасть хвостового плавника мало развита.

Родовой состав. Crenolepis Carus, 1888 (=Crenilepis Dames, 1888 = Crenilepoides Strand 1929); Meridensia Stensiö, 1916; Perleidus Alessandri, 1910; ?Thoracopterus Bronn, 1858; Meidichthys Brough, 1931; Mendocinichthys Whitley, 1953 (=Mendocinia Bordas, 1944); Tripelta Wade, 1940; Chrotichthys Wade, 1940; Zeuthiscus Wade, 1940; Pristisomus Woodward, 1890; Manlietta Wade, 1935; Procheirichthys Wade, 1935; Dimopholebis Teixeira, 1947; Engycolobodus Oertle, 1927.

Замечания. Семейство Perleididae выделено А. Ж. Брафом в 1931 г., причем Colobodus включен в состав семейства условно. В [7] это семейство стало синонимом семейства Colobodontidae Stensiö 1916. Б. Г. Гардинер [9] считал типичным членом семейства Colobodontidae род Perleidus, подчеркивал своеобразное строение зубной системы Colobodus. Морфологически очень отличаются и Dollopterus Abel, Thoracopterus Broom, Gigantopterus Abel, Albertonia Gardiner.

Мы считаем необходимым сохранить разделение семейства Colobodontidae на два. Оба семейства различаются строением щечной области и главным образом различием пропорций костей жаберной крышки. Характерной особенностью колободонтид является строение зубной системы, в то время как перляйдиды не имеют никакого своеобразия в этой области. Чешуйчатая лопасть хвостового плавника развита лучше у Colobodus, чем у Perleidus. У последнего она едва достигает $^1/_3$ расстояния до вершины хвостового плавника.

Род Blomolepis Selezneva. gen. nov.

Название рода в честь Г. И. Блома.

Типовой вид – Blomolepis vetlugensis sp. nov.; нижний триас, вохминский горизонт; бассейн р. Великой, местонахождение Великорецкое, бассейн р. Ветлуги, местонахождение Знаменское.

[1] Согласно принятой в настоящее время стратиграфической схеме [8], нижняя часть триасовых отложений Московской синеклизы выделена в вохминский горизонт, которому в бассейне р. Ветлуги соответствует одноименная свита, подразделяемая на две подсвиты. Нижняя из них отвечает рябинскому горизонту схемы Блома. Недавно выяснилось, что ниже этого горизонта может быть выделена еще одна подсвита (асташихинская), занимающая наиболее низкое положение в разрезе нижнего триаса.

Диагноз. Небольшие (до 70 мм длины) рыбы. Тело веретенообразное. Голова небольшая, короткая и высокая. Operculum меньше suboperculum. Подвесок почти вертикальный. Dermohyale вентральным концом достигает середины передней стороны operculum. Maxillare с малоразвитой, укороченно-треугольной посторбитальной пластинкой. Шов между frontalia сложный, cleitbrum мощное и толстое.

Вдоль тела, в середине боковой части чешуйного покрова, проходит два ряда высоких чешуй. Чешуя тонкая, почти бесскульптурная. Кости крыши черепа и жаберной крышки также почти бесскульптурные. Скульптура очень нежная, еле заметная, не по всей поверхности кости. Парасфеноид с длинной передней и почти неразвитой задней частью кости. Задние восходящие отростки очень длинные. Парасфеноид несет шагрень. Зубы на челюстях конические. Слой ганоина очень тонок.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От остальных родов семейства отличается наличием двух рядов очень высоких чешуй вдоль боковой части тела, более вертикальным положением подвеска, высотой dermohyale. Новый род наиболее близок роду Perleidus, однако у него посторбитальная пластинка maxillare меньше развита и округлотреугольной, а не трапециевидной формы, более сложный шов между frontalia, менее мощное и толстое cleithrum.

Blomolepis vetlugensis Selezneva, sp. nov.

Название вида по местонахождению на р. Ветлуге.

Голотип – ПИН. № 4068/1, абдоминальная часть чешуйного покрова и палатоквадрато-максиллярный комплекс с жаберной крышкой; бассейн р. Великой, местонахождение Великорецкое; нижний триас, вохминский горизонт, средняя (рябинская) подсвита.

Описание (рис. 1). Мелкие (до 10 см длины) рыбы с вальковатым телом и широкой спиной. Голова короткая, ее длина чуть больше высоты, а высота немного больше или равна ширине крыши черепа.

Длина крыши черепа почти в 1,5 раза больше ширины в ушной области. Frontalia узкие, длинные, их длина втрое больше ширины. Передний латеральный угол чуть выступает вперед за передний медиальный. Передние стороны образуют почти прямую линию. Наибольшая ширина кости в ее середине, в области задней вертикали глаза. Шов между frontalia сложный. Надглазничный сенсорный канал проходит вдоль латеральной стороны кости, очень близко к краю кости. Кость практически гладкая, бесскульптурная (экз. № 4068/2, 3, 5). Parietalia почти квадратные, ширина чуть больше длины. Кость бесскульптурная. В заднем латеральном углу кости три короткие pit-lines. Надглазничный сенсорный канал отклоняется от латерального края к середине кости, оканчивается в первой половине parietale. Задний край parietalia несет скошенную короткую сочленовную поверхность. Боковая часть крыши черепа состоит из двух костей: большого dermosphenoticum, которое граничит как с frontale, так и с parietale; и очень короткой треугольной dermopteroticum. Латеральная часть этой кости шире медиальной. Подглазничный сенсорный канал проходит очень близко к латеральной стороне dermosphenoticum и dermopteroticum. Dermopteroticum далеко не достигает frontale и граничит только на коротком расстоянии с parietale. Надглазничный канал проходит вдоль латерального края frontale и parietale.

Экстраскапулярная серия состоит из парных костей треугольной формы, обращенных к середине крыши черепа основаниями. Передняя и задняя стороны кости округлые, выпуклые. Задняя сторона более выпукла в сравнении с передней. Экстраскапулярная комиссура проходит очень близко к переднему краю и вдоль него. Остальные кости не сохранились. Parasphenoideum удлиненно-округлотреугольной формы, заострено кпереди и закруглено сзади. Задние восходящие отростки хорошо развиты, их длина в 1,5 раза меньше длины самого тела парасфеноида. Вентральная часть парасфеноида покрыта мелкими коническими зубчиками.

Кроме крыши черепа сохранилось еще несколько образцов с остатками чешуйного покрова. На некоторых экземплярах видна форма тела, имеются два отпечатка жаберной крышки и палатоквадрато-максиллярного комплекса (экз. № 4068/1).

Maxillare с мало развитой посторбитальной пластинкой, небольшой, с округлыми углами. Заднениижний угол не развит, ротовой край прямой. Зубы мелкие, конические. Скульптура из нежных, плоских, малозаметных бугорков и коротких гребешков. Верхний край посторбитальной части maxillare налегает на praeoperculum, образуя короткий, но высокий палатоквадрато-максиллярный комплекс.

Praeoperculum почти вертикальное, мало изогнутое, очень сильно суженное вентрально и расширенное дорсально. Горизонтальная ветвь очень короткая, передний край с двумя выемками. Дорсальный угол кости отодвинут далеко назад и располагается почти на уровне заднечелюстного сочленения. Преоперкулярный сенсорный канал проходит очень близко к заднему краю кости.

Треугольное dermohyale вентральным концом достигает середины operculum. Operculum меньше suboperculum, дорсально узкое, расширяется к вентральному краю кости. Вентральный край почти прямой, передний вогнут и дорсально срезан, задний край выпуклый и наибольший по протяженности.

Suboperculum – большая четырехугольная кость с сильно закругленным заднениижним углом, длина кости немного (на $^1/_5$) меньше ее высоты. Вентральный

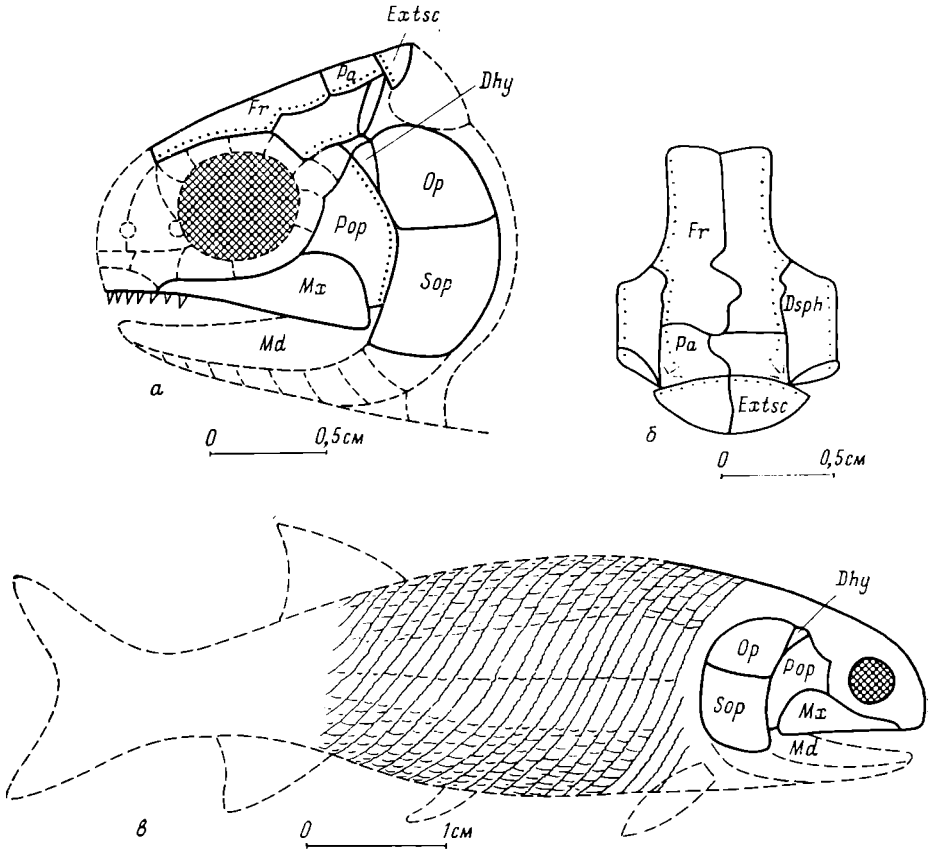


Рис. 1. Blomolepis vetlugensis sp. nov. реконструкция скелета: *а* – череп сбоку; *б* – часть крыши черепа сверху; *в* – скелет сбоку (по голотипу № 4068/1 и экз. № 4068/2, 3, 5). Обозначения: *Dhy* – dermohyale, *Dpt* – dermopteroticum, *Dsph* – dermosphenoticum, *Extsc* – extrascapulare, *Fr* – frontale, *Md* – mandibulare, *Mx* – maxillare, *Op* – operculum, *Pa* – parietale, *Pop* – praeoperculum, *Sop* – suboperculum

и задний края кости выпуклые, дорсальный вогнут, передний прямой. Остальные кости черепа не сохранились. Посткраниальный материал представлен в основном отдельными фрагментами. Тело вальковатое, ширина спины достигает почти половины высоты боковой части тела. Чешуйный покров тонкий, вдоль середины бока тянутся два ряда очень высоких чешуй. Высота чешуй резко уменьшается к спине и к брюху, обе эти части тела покрыты мелкими чешуями. Коньковые чешуи до спинного плавника отсутствуют. Задний край чешуй гладкий или слабо зазубрен (экз. № 4068/4).

Материал. 10 экз. из местонахождения Знаменское на р. Ветлуге; три образца из Великорецкого местонахождения, бассейн р. Великая.

* * *

Первые находки палеонискоидных рыб семейства Perleididae в триасовых отложениях Московской синеклизы представляют несомненный интерес для корреляции с другими регионами, особенно с Тунгусской синеклизой. В пределах последней в вулканогенно-осадочных образованиях бугариктинской свиты встречается род Tungusichthys Berg 1941, который, по полученным вновь материалам, относится к тому же отряду Perleidiformes, что и Blomolepis vetlugensis.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Берг Л. С.* Нижнетриасовые рыбы Тунгусского бассейна. 1941.– В кн.: Избранные труды, М.: Наука, 1962, т. 5, с. 379–393.
2. *Блом Г. И.* Каталог местонахождений фаунистических остатков в нижнетриасовых отложениях Среднего Поволжья и Прикамья. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1968. 376 с.

3. *Блом Г. И.* Нижний триас востока Русской платформы. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1969. 242 с.
4. *Лозовский В. Р.* Стратиграфия нижнетриасовых отложений бассейнов рек Унжи, Ветлуги и Юга.– В сб. статей по геол. и гидрогеол., вып. 4. М.: Недра, 1965, с. 5–18.
5. *Лозовский В. Р.* О возрасте слоев с Lystrosaurus в Московской синеклизе.– Докл. АН СССР, 1983, т. 272, № 6, с. 1433–1437.
6. *Люткевич Е. М.* Общая геологическая карта европейской части СССР. Лист. 70.– Тр. Северн. геол. упр., вып. 1, 1939. 116 с.
7. Основы палеонтологии. Рыбы и рыбообразные/Ред. Орлов Ю. А. М.: Наука, 1964, с. 336–370.
8. Решение Межведомственного стратиграфического совещания по триасу Восточно-Европейской платформы (г. Саратов, 1979 г.). Л., 1982. 64 с.
9. *Gardiner B. G.* Futher notes on palaeoniscoid fishes with a classification of the Chondrostei.– Bull. Brit. Museum Natur. History. Geol., 1967, v. 14, № 5. 206 p.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
4.VI.1984

УДК 56.012.4:566:551.736.3

ТВЕРДОХЛЕБОВА Г. И.

КОПРОЛИТЫ ПОЗДНЕПЕРМСКИХ ТЕТРАПОД КАК ВОЗМОЖНЫЕ ИНДИКАТОРЫ ПАЛЕОСРЕДЫ

Копролиты наземных позвоночных из континентальных красноцветных отложений верхней перми нашей страны практически не изучены, хотя наряду с остатками самих животных могут дать ценную информацию для палеогеографических реконструкций.

В распоряжении автора имеется коллекция копролитов из 10 местонахождений позднепермских тетрапод. Здесь рассматриваются наиболее информативные и интересные из них. Изучение этих копролитов включало, кроме визуальных наблюдений, изучение их содержимого в шлифах под микроскопом, спектральный анализ копролитов и окружающей породы и по мере необходимости – спорово-пыльцевой и микрофаунистический анализы.

Местонахождение Крымский Оренбургской области [2] приурочено к отложениям верхнеказанского подъяруса. Остатки тетрапод здесь представлены практически полным скелетом, несколькими крупными фрагментами посткраниального скелета и тремя отдельными черепами болозавроморфов рода Belebey. Вместе с остатками животных было обнаружено большое количество копролитов, располагавшихся на одном уровне с костями или на 2–3 см ниже их. Размеры копролитов – от 8–10 до 22–25 мм (СГУ 104/В № 2020). Они содержат большое количество чешуй сравнительно хорошей сохранности, обломки костей рыб, близких к роду Acrolepis (определения А. В. Миних). В одном из копролитов обнаружен очень маленький зуб болозавра, мелкие ребра и другие косточки, возможно этого же животного.

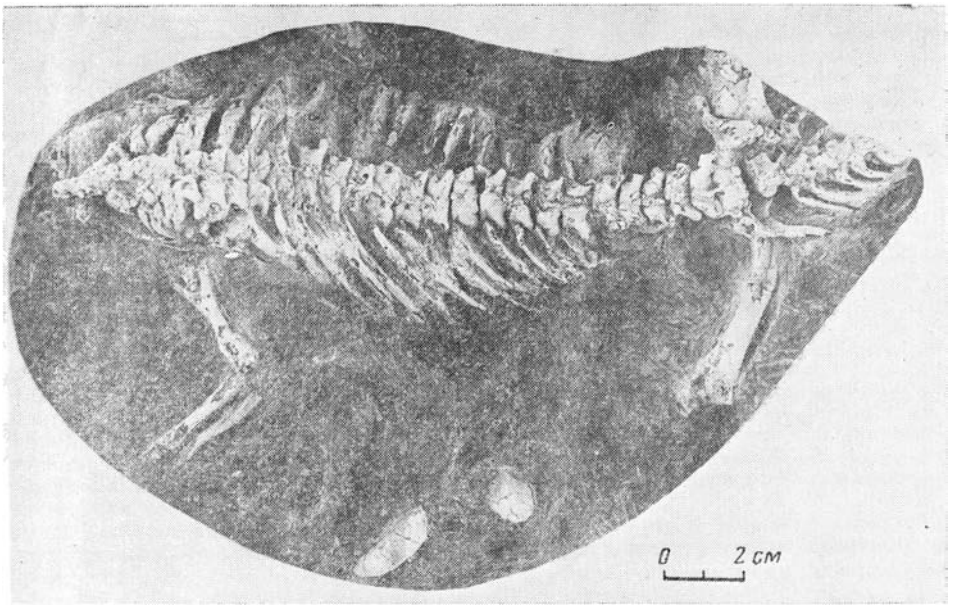
В основе своей копролит сложен не реагирующей на поляризованный свет опализованной массой, в которую погружены остатки рыб размером 1–2 мм, а также обломки косточек тетрапод (2–4 мм). Как правило, костные остатки несут явные следы воздействия пищеварительного тракта: их контуры сглажены, поверхность корродирована. Чешуя и костные остатки составляют до 25% площади шлифа. Каких-либо растительных остатков не обнаружено (описание шлифа сделано В. А. Гуцаки).

Спектральный анализ показал, что по сравнению с окружающей породой в копролитах наблюдается несколько повышенное содержание меди, кобальта, висмута, бора, бария.

Интересен тот факт, что в породе непосредственно под скелетами встречается большое количество раздавленных на мелкие комочки копролитов. Не исключено, что они могли быть раздавлены самими животными.

Кости и копролиты приурочены к известковистым алевролитам с характерной для болотистых почв и подпочв пятнистой, брекчиевидной текстурой.

Седиментация, по всей вероятности, происходила в остаточном водоеме дельтового разлива, в завершающую фазу его существования. В этих же условиях гибли и захоронялись животные. Высокая концентрация их на ограниченном участке пересыхающего водоема, видимо, была вызвана значительной засухой и общим сокращением зон водопоя и питания. Хорошая сохранность даже весьма тонких костей, наличие полного нерасчлененного скелета и нескольких крупных сочлененных фрагментов посткраниального скелета, а также обилие копролитов позволяют предполагать совпадение области обитания, гибели и захоронения болозавроморфов.



Скелет белебейи с копролитами (вид сверху, экз. СГУ 104/В № 2020)

В группе местонахождений Нижняя Мезень Архангельской области (верхнетатарские отложения) были найдены многочисленные остатки мелких котилозавров и мезенозавров в виде полных скелетов или взаимосвязанных их фрагментов [1].

Содержащие кости алевролиты характеризуются тонкой пологоволнистой слоистостью, близкой к слоистости ряби зоны слабых донных течений. Обильные извилистые поры, вокруг которых порода обесцвечена за счет разложившейся органики, по всей вероятности, следы корневой системы растений. Копролиты обычно встречаются рядом с остатками животных. Они небольшого размера – 20–26 мм (СГУ 104/В № 2022–2023).

В шлифе копролита под микроскопом различается микросгустковая основная масса, сложенная темно-бурыми гидроокислами железа, в которую погружены обломочные зерна кварца, кальцита, доломита и др. Обломочный материал по составу и форме зерен идентичен материалу вмещающей копролит породы, отмечается лишь некоторое увеличение количества зерен более крупной размерности. В основной массе отмечаются окремнелые участки неправильной формы. Каких-либо остатков животного или растительного происхождения в шлифе не обнаружено (описание шлифа В. А. Гуцаки).

Спектральный анализ показал некоторое преобладание в копролитах таких элементов, как марганец, хром, кобальт, титан, по сравнению с окружающей породой.

В бассейне р. Мезень пермские отложения зафиксированы на большой площади. Кости тетрапод найдены практически во всех районах, где выходят на поверхность породы краснощельской пачки верхнекимженских слоев. Кости встречаются отдельными скоплениями диаметром приблизительно 30–50 см, удаленными друг от друга на самые различные расстояния. Цвет породы вокруг костей изменен, что связано с взаимодействием органического вещества и осадка и свидетельствует о захоронении скелетных остатков с неразложившимися мягкими тканями.

Практически для каждого местонахождения характерна ассоциация трех форм: котилозавров никтеролетера и никтифрурета и эозукии мезенозавра. Все три были небольшими ящерицеподобными животными. Скорее всего, они питались насекомыми без твердого хитинового покрова, или какими-то личинками, или слизняками, заглатывая при этом изрядное количество ила, как это видно в шлифах.

В остальных местонахождениях копролиты встречаются раздельно от остатков костей тетрапод. Среди них следует отметить местонахождение Самбуллак Оренбургской области (верхнетатарский подъярус). Здесь остатки наземных позвоночных принадлежат хониозухам и котлассии. Они приурочены к глинистым образованиям, обогащенным плохо сортированным песчано-алевритовым материалом, обильным растительным детритом и чешуей рыб. В местонахождении наблюдается значительная концентрация разрозненных костей, хотя наряду с этим присутствуют нерасчлененные части скелета. Весьма часто встречаются копролиты, как правило, сравнительно крупные. Они содержат большое количество массивных чешуй, в большинстве случаев принадлежащих лучеперым рыбам (определения А. В. Миних).

Если предположить, что копролиты принадлежат батрахозаврам, то в этом случае они должны быть рыбоядными.

Любопытным фактом является совместное присутствие остракод и рыбьей чешуи в копролите позвоночного из местонахождения Блюменталь Оренбургской области (вятский горизонт верхнетатарского подъяруса, СГУ 104/В № 2024). Во вмещающей породе остракоды редки, распределены сравнительно равномерно. Преобладают целые раковины коричневого цвета, реже встречаются плохо сохранившиеся разрозненные створки серого цвета. Почти все раковины ориентированы параллельно плоскости напластования. В копролите остракоды многочисленны, расположены беспорядочно. Они представлены раковинами и их обломками коричневого цвета. Кроме того, встречаются сгустки, буквально переполненные целыми раковинками и их обломками.

Встреченные в образце остракоды принадлежат дарвинулациям (определения И. И. Молостовской), а рыбы – семейству платисомид (определения А. В. Миних). Вероятно, остракоды попадали в пищеварительный тракт животного вместе с илом при поедании трупов рыб.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ефремов И. А., Вьюшков Б. П.* Каталог местонахождения пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР.– Тр. палеонтол. ин-та АН СССР, 1955, т. 46. 75 с.
2. *Твердохлебова Г. И.* Каталог местонахождений тетрапод верхней перми Южного Приуралья и юго-востока Русской платформы. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1976. 11 с.

НИИгеологии
Саратовского государственного университета

Поступила в редакцию
22.V.1984

УДК 561.21(113.4)(470.5)

ШУЙСКИЙ В. П.

НОВЫЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЬ ДАЗИКЛАДИЕВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ИЗ НИЖНЕГО ДЕВОНА УРАЛА

В статье описывается новый род и вид мутовчатых сифоновых водорослей, а также новая трипа в составе семейства Acetabulariaceae. Материал собран Б. П. Шатровым в скв. 1644, пробуренной на междуречье Большой Люльи и Ятрии южнее пос. Саранпауль Берёзовского района Тюменской области. Район приурочен к Хулгинскому синклинорию, являющемуся связующим звеном между Тагильским и Щучьинским синклинориями.

Скважиной вскрыт следующий разрез. В основании его залегают миндалекаменные базальтовые порфириты люльинской свиты предположительно силурийского возраста. Их перекрывает пачка переслаивания темно-серых гравелитистых туфопесчаников и серых известняков мощностью 25—30 м, а выше, с глубины 461,6 м, следуют массивные, иногда брекчиевые рифогенные известняки с фауной брахиопод: Karpinskia vagranensis Khod., Atrypinella losvensis (Khod.), Quadrithyris minuens (Barr.), Q. tenuisinuosus (Khod.), Janius secans (Barr.), Carinatina comata Barr., Merista solita I. et M. Breiv., Strophonella sp. и др. Приведенный комплекс, по заключению А. И. Першиной, характеризует лохковский ярус нижнего девона. В верхней части разреза лохкова в интервале 102,7—218,0 м среди рифовых брекчий отмечаются горизонты с дендроидными строматопоратами («амфипоровые известняки»), а также пачки сургучно-красных ожелезненных известняков с примесью туфогенного материала. Выше располагаются рифовые известняки пражского яруса, относящиеся к новому седиментационному циклу.

Водоросли обнаружены на глубине 273,0 м, т. е. в верхней половине лохковского яруса. Они слагают здесь почти нацело характерный тип массивного биоморфного известняка. Ассоциация люлипор имеет явно прижизненный характер. Нет признаков существенного переноса и переотложения материала. Это позволяет трактовать ее как автохтонное монодоминантное палеосообщество или фитоценоз – один из многочисленных составных элементов-парцелл рифового биоценотического комплекса. В сообщество люлипор в качестве второстепенных членов входят также ренальцисы и гирванеллы. Весь комплекс в целом может служить примером водорослевой синузии.

Изученный материал хранится в Уральском геологическом музее (Свердловск), колл. № п-216а.

КЛАСС SIPHONOPHYCEAE SCHUSSNIG, 1935

ПОРЯДОК DASYCLADALES (PASCHER, 1931) FELDMANN, 1958

СЕМЕЙСТВО ACETABULARIACEAE (ENDLICHER) HAUCK, 1884

Триба Luliporeae Schuysky, triba nov.

Диагноз. Мутовки из радиально расходящихся ответвлений, покрытых известковыми оболочками; сгруппированы по несколько штук в пояски, которые более или менее равномерно распределяются вдоль центральной оси слоевища.

Состав. Один род Lulipora, gen. nov.

Сравнение. Люлипоровые сходны с клипеиновыми дазикладиевыми водорослями [4]. Отдельно взятая мутовка фертильных ветвей представителей рода Clypeina Mich. [5] по внешнему облику близка, хотя и не идентична мутовке люлипор. Главным и существенным отличием люлипор от клипеин является своеобразное мутовчато-поясковое расположение ответвлений, которое до настоящего времени не было известно не только у представителей ацетабулярневых, но и вообще у дазикладиевых водорослей, что и служит основным аргументом в пользу выделения новой трибы.

Замечания. В системе Dasycladales, недавно предложенной группой французских авторов [4], данный порядок сифоновых водорослей подразделен на три семейства и большое количество триб. Все формы с беспорядочным или равномерным не мутовчатым (аспондильным) распределением боковых ответвлений включены в семейство Seletonellaceae Korde. Водоросли истинно мутовчатого (аэроспондильного) и сложномутовчатого (метаспондильного) строения объединены в семейство Dasycladaceae (Kützing) Stizenberg. Наконец, водоросли со своеобразными зонтовидными мутовками ответвлений отнесены к семейству Acetabulariaceae (Endlicher) Hauck. Описываемая новая триба, вероятнее всего, относится именно к ацетабулярневым, и, таким образом, начало развитие этого семейства должно быть отнесено к раннему девону.

У ацетабулярневых боковые ответвления могут быть стерильными и фертильными. Нередко наблюдается чередование стерильных и фертильных стадий развития. Так, у современного рода Acetabularia в стерильных поколениях веточки выполняют только ассимиляционную функцию. Через определенные промежутки времени эти же веточки становятся фертильными, т. е. превращаются в гаметангии. В палеоальгологической литературе такой тип размножения называют кладоспоровым [1, 6]. Не исключено, что у люлипор также была развита репродуктивная система кладоспорового типа. Во всяком случае, необычное мутовчато-поясковое распределение ответвлений должно было иметь какое-то функциональное назначение.

Род Lulipora Schuysky, gen. nov.

Название рода от р. Люльи.

Типовой вид – Lulipora schatrovii sp. nov.; нижний девон, лохковский ярус; восточный склон Приполярного Урала.

Диагноз. Слоевище субцилиндрическое, прямое или изгибающееся, неветвящееся. Осевая часть слоевища снабжена периодическими поперечными пережимами, которые на внутренней поверхности известковой оболочки выражены сильнее, чем на внешней. Боковые ответвления многочисленные, свободные, неразветвленные, цилиндрической, булавовидной или веретеновидной формы, в дистальной части заостренные, реже закругленные. Ветви отходят радиально во все стороны от центральной оси, образуя мутовки. Мутовки развиваются не изолированно друг от друга, а группируются по несколько штук в своеобразные пояски, которые через более или менее равные интервалы распределяются вдоль оси слоевища, тяготея к участкам пережимов. Известковая оболочка покрывает осевую часть слоевища и каждое ответвление в отдельности. Предполагается кладоспоровый тип размножения.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От единственного известного палеозойского представителя ацетабулярневых рода Masloviporella Kulik [3, 4] описываемый род существенно отличается формой боковых ответвлений, а также мутовчато-поясковым их распределением. По этим же признакам он отчетливо отделяется от Clypeina Michelin и других кайнозойских и современных форм [5].

Замечания. Формы дазикладиевых с трубчатыми боковыми ответвлениями, покрытыми известковой оболочкой, появились еще в раннем палеозое. Все они характеризовались аспондильным строением. Среди девонских дазикладиевых такое строение, например, имели Maksimovia Korde [1] и Thibia Schuysky [2]. Рассматриваемый материал показывает, что уже в самом начале девона параллельно с аспондильными дазикладиевыми существовали водоросли истинно мутовчатого строения. К этому времени относится и появление метаспондильных форм.

а
б
в
г
д
е
ж

Название вида в честь В. П. Шатрова.

Голотип – УГМ, № п-216а/102; восточный склон Приполярного Урала, бассейн р. Большая Люлья; нижний девон, лохковский ярус.

Описание (рис. 1, 2). Наиболее полные экземпляры имеют длину 10–12 мм и насчитывают до 12 поясков мутовок. Диаметр всего слоевища вместе с ответвлениями 1,4–1,8 мм, а осевой обызвествленной части 0,45–0,6 мм. Ширина осевой части без оболочки 0,35–0,45 мм, а в местах пережимов 0,3–0,35 мм. Толщина известковой оболочки, покрывающей осевую часть слоевища, непостоянна и варьирует в пределах 0,05–0,15 мм. Пережимы обычно слабые, нерегулярные, расстояние между ними 0,3–0,9 мм, меняется по длине слоевища.

Индивидуальные боковые веточки в поперечных сечениях округлые, а в продольных – веретеновидные, к дистальной части сильно сужающиеся, иногда заостренные. В шлифах можно видеть самые различные формы ответвлений: овальные, субконические, булавовидные, цилиндрические и т. д. Вероятнее всего, это связано со случайностью сечений. Основной формой является веретеновидная, т. е. ветвь, отходя от центральной оси, постепенно утолщается, а затем также равномерно утоняется к дистальной части. Длина ответвлений 0,7–0,9 мм, наибольший диаметр в средней части 0,13–0,2 мм, толщина известковой оболочки 0,04–0,05 мм. Известковая оболочка равномерно покрывает всю веточку от основания до дистального окончания, которое нередко остается открытым наружу.

Боковые ответвления отходят радиально во все стороны от оси слоевища в горизонтальной плоскости или под некоторым углом. В каждой мутовке насчитывается 12–16 веточек. Обычно в мутовке они распределяются не совсем равномерно, группируясь попарно или по три-четыре, но всегда сохраняют свою индивидуальность, т. е. ветвление никогда не приобретает пучковое (метаспондильное) строение. Основная морфологическая особенность описываемых водорослей, как уже говорилось выше, заключается в том, что мутовки располагаются не изолированно друг от друга, а собраны в пояски. Каждый поясок объединяет три-четыре мутовки. Пояски тяготеют к участкам пережимов осевой части слоевища, но в отличие от них располагаются более или менее равномерно через 0,5–0,6 мм. Дело в том, что пережимы по отношению к пояскам не имеют четкого, одинакового во всех случаях положения. Чаще всего они находятся на уровне центра пояска, но нередко бывают смещены и книзу и кверху. Высота поясков у разных экземпляров варьирует в пределах от 0,7–0,8 до 1,5–1,6 мм.

Пояски характеризуются закономерным и достаточно сложным строением. Если смотреть на отдельный поясок снизу, со стороны ризоидной части, то каждая последующая мутовка по отношению к предыдущей несколько повернута против часовой стрелки. Поэтому в тангенциальных сечениях боковые ответвления расположены правильными диагональными рядами под углом около 45° к оси слоевища. В начальных стадиях роста смежные мутовки тесно примыкали друг к другу, но тут же начинали расходиться в стороны. В средней части поясков мутовки (или одна мутовка) состоят из прямых веточек, перпендикулярных слоевищу, в верхней – дистальные концы ответвлений отгибаются кверху, а в нижней, наоборот, книзу. Вследствие этого мутовчатое распределение боковых ответвлений хорошо проявляется только в продольных осевых или близосевых сечениях слоевища. Ближе к периферии картина мутовчатого строения затушевывается и распределение ответвлений кажется совершенно равномерным.

Рис. 1. Девонские водоросли из Приполярного Урала: *а* – общий вид биоморфного водорослевого известняка, почти нацело сложенного слоевищами Lulipora schatrovii; в промежутках находятся синезеленые водоросли Renalcis devonicus Johns. и Girvanella ducii Wether.; шлиф 1644/273–16(×5); *б–ж* – Lulipora schatrovii sp. nov.; *б*, *в* – продольные сечения слоевища водоросли; *б* – голотип № п-216 а/102, шлиф; общий вид слоевища в продольном сечении, видны перегулярные пережимы осевой части и три пояска мутовок; вблизи центральной оси смежные мутовки в поясках тесно сближены друг с другом и в результате перекристаллизации кажутся слившимися воедино (×33); *в* – экз. № п-216а/103, шлиф; видна осевая часть слоевища с пережимами и пять поясков мутовок (×33); *г* – экз. № п-216а/130, шлиф, косое сечение слоевища, видна осевая часть и боковые ответвления в случайных срезах (×20); *д–ж* – поперечные сечения слоевища; *д* – экз. № п-216а/131, шлиф, хорошо видна известковая оболочка, покрывающая центральную часть слоевища и каждое боковое ответвление (×20); *е* – экз. № п-216а/125, шлиф, вид отдельной мутовки, видно неравномерное размещение веточек в плоскости мутовки (×20); *ж* – экз. № п-216а/104, шлиф, часть отдельной мутовки, видна осевая часть слоевища и косые сечения веточек, покрытых индивидуальными известковыми оболочками (×30)

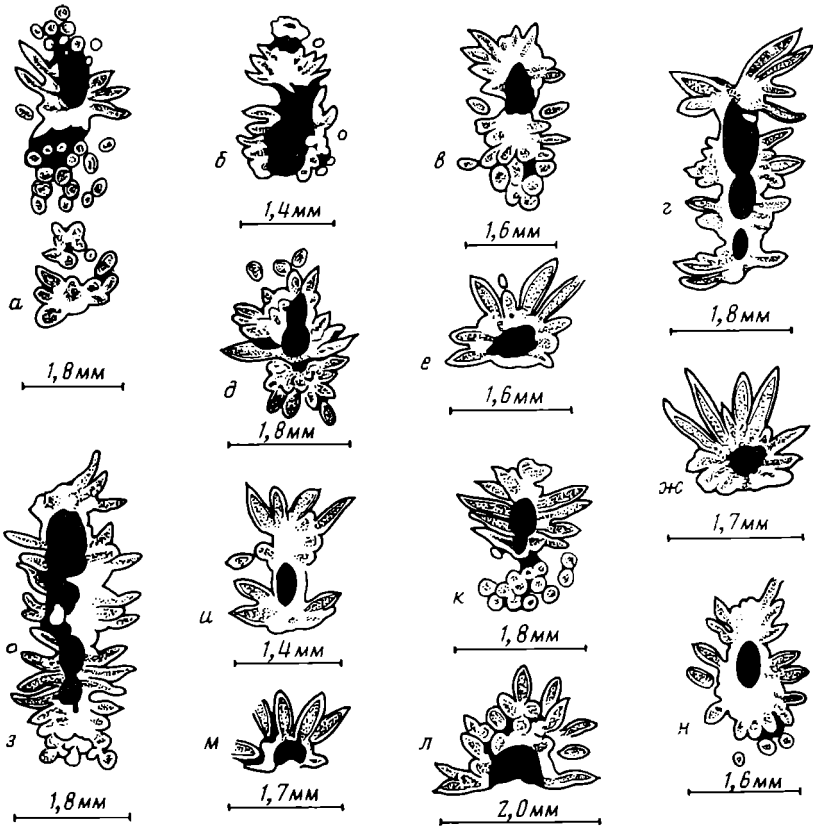


Рис. 2. Lulipora schatrovii sp. nov., зарисовки различных сечений слоевища (по фотографиям); черное – осевая часть, точки – боковые ответвления, не закрашены известковые оболочки осевой части и ответвлений; *а* – экз. № п-216а/100, продольное сечение, видны два пояска мутовок и между ними участок с поперечными сечениями ответвлений; *б* – экз. № п-216а/99, продольное сечение; *в* – экз. № п-216а/101, косое сечение двух поясков мутовок; *г* – голотип № п-216а/102, продольное сечение, в котором хорошо видны перешимы осевой части слоевища и соответствующие им четыре пояска мутовок боковых ответвлений; *д* – экз. № п-216а/98, косое сечение, проходящее через два пояска мутовок; *е* – экз. № п-216а/120, поперечное сечение слоевища, несколько скошенное по отношению к плоскости мутовки (поэтому она кажется асимметричной); *ж* – экз. № п-216а/121, поперечное сечение, аналогичное предыдущему; *з* – экз. № п-216а/103, продольное сечение, близкое к осевому; *и* – экз. № п-216а/123, продольное сечение через два пояска мутовок; *к* – экз. № п-216а/122, косое сечение, вверху разрез пояска из четырех мутовок, внизу поперечные срезы боковых ответвлений в средней их части; *л* – экз. № п-216а/124, поперечное сечение обломка слоевища; *м* – экз. № п-216а/131, сечение обломка слоевища в плоскости одной мутовки; *н* – экз. № п-216а/130, косое сечение

Материал. 187 экз. в 26 шлифах, из них 134 в поперечных, 53 в продольных и косых сечениях. Сохранность хорошая.

В заключение автор выражает свою признательность К. Б. Кордэ, ценные замечания которой помогли расшифровке описанных водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Кордэ К. Б., Максимова С. В.* Новый род и вид сифонокладиевых водорослей из верхнего девона Среднего Урала.– Палеонтол. журн., 1980, № 1, с. 120–124.
2. *Шуйский В. П.* Известковые рифообразующие водоросли нижнего девона Урала. М.: Наука, 1973. 155 с.
3. *Эйнор О. Л. (ред.)* Стратиграфия и фауна каменноугольных отложений реки Шартым. Львов: Вища школа, 1973. 184 с.
4. *Bassoullett J. P., Bernier P., Deloffre R., Génot Y., Jaffrezo M., Vachard D.* Essai de classification des Dasycladales en tribus.– Bull. Cent. rech. explor.-prod. Elf-Aquitaine, 1979, v. 3, № 2, p. 429–442.
5. *Deloffre R., Genot P.* Les Algues Dasycladales du Cénozoique.– Bull. Cent. rech. explor.-prod. Elf-Aquitaine, 1982, Mém. 4, 247 p.
6. *Elliott G. F.* Lower Palaeozoic green Algae from Souther Scotland, and their evolutionary significance.– Bull. Brit. Museum, (Natur. History). Geol., 1972, v. 22, № 4, L., p. 355–376.

Институт геологии и геохимии
УНЦ АН СССР, Свердловск

Поступила в редакцию
19.IX.1984

ХРОНИКА

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ СЕКЦИЯ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ в 1985 г.

В прошедшем году секция провела 16 заседаний, было прослушано 67 докладов. Преобладали большие тематические заседания и совещания. Два их них были юбилейными и три – мемориальными. Многие заседания проводились совместно с другими организациями – с Палеонтологическим и Геологическим институтами АН СССР, ВНИГНИ, Научным советом по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов», Ассоциацией московских микропалеонтологов (бывший Московский микропалеонтологический кружок), Московским отделением Всесоюзного энтомологического общества, с геологической секцией МОИП.

Фундаментальные вопросы биостратиграфии рассматривались на стратиграфическом семинаре, посвященном двум темам: «Оценка точности и регламентированности стратиграфических шкал. Принципы построения шкал» и «Использование различных групп ископаемых организмов в стратиграфии, оценка трудностей и оснований для их решения. Проблема достоверности при интерпретации палеонтологических данных». Определения основных понятий с попытками по-новому систематизировать их были даны в обобщающих докладах Н. В. Безносова «Типы стратиграфических подразделений и их классификация. Биостратиграфические подразделения», И. С. Барскова «О некоторых понятиях стратиграфии», В. А. Чиликина «Логико-структурный анализ стратиграфической классификации», Б. В. Пояркова и З. Н. Поярковой «Палеонтологический метод стратиграфии». Оригинальный способ выявления водно-солевого режима бассейнов и его смен во времени по немногим исходным признакам был предложен в докладе В. К. Иванова «Одно из решений проблемы стратиграфического синтеза палеоэкологических данных». По второй теме семинара были сделаны доклады М. С. Афанасьевой и Т. К. Замилацкой «Соотношение радиолярий и фораминифер в разрезе верхнепалеозойских отложений (на примере Прикаспийской впадины)», И. В. Долицкой «Оценка трудностей сопоставления комплексов микрофауны разнофациальных карбонатных пород (на примере поздней юры юго-западного Узбекистана» (в обоих докладах говорилось о резких различиях одновозрастных комплексов в разных зонах моря), Н. Ю. Брагина «Оценка возможностей использования микрофауны при решении проблемы границы норийского и рэтского ярусов», Г. Г. Кургалимовой и Н. В. Авербург «Трудности однозначного проведения границ в разнофациальных типах разрезов (на примере границ палеогена юго-западного Казахстана)», И. Е. Левыкиной, Н. Г. Музылева, Т. В. Орешкиной и Э. П. Радионовой «Зональные шкалы позднего кайнозоя по планктону и их корреляция: современное состояние проблемы».

На текущих заседаниях секции, как и на этом семинаре, преобладали доклады, целиком или частично основанные на данных по разным группам микроорганизмов, в частности, доклады тех же авторов Т. В. Орешкиной, Э. П. Радионовой, Н. Г. Музылева «Диатомеи и нанопланктон неогена Северной Пацифики: стратиграфия и климатическая зональность», Н. Г. Музылева и Л. А. Головниной «О характере связи Восточного Паратетиса и океана в раннем – среднем миоцене (тарханское – сарматское время) по нанопланктону». Состоялись также доклады М. Я. Серовой «Развитие комплексов фораминифер на рубеже эоцена и олигоцена», Л. И. Фотьяновой и М. Я. Серовой «Позднемиоценовый климатический оптимум северо-запада Тихоокеанской провинции» (освещались микрофаунистические и флористические данные) и большой доклад Т. К. Замилацкой, М. С. Афанасьевой, Г. Д. Ефремовой, И. Н. Маслова, Н. С. Овнатановой, Г. А. Рукиной и Н. Н. Старожиловой «Комплексное биостратиграфическое изучение верхнепалеозойских отложений северо-восточной части Прикаспийской впадины».

Специально одной из групп простейших была посвящена конференция «Значение тинтиннид для стратиграфии и реконструкции обстановок осадконакопления карбонатных отложений юры и нижнего мела юга СССР» с докладами И. В. Долицкой «Состояние изученности тинтиннид Тетического пояса», С. Ф. Макарьевой «Стратиграфия пограничных отложений юры и мела Северного Кавказа по тинтиннидам и их корреляция с синхронными образованиями Тетиса», В. А. Тодрия «Верхнеюрско-нижнемеловые тинтинниды южного склона Боль-

шого Кавказа в пределах Грузии», Р. Б. Вронской, Г. Г. Мирзоева и Г. С. Ким «Тинтинниды из пограничных отложений юры и мела Средней Азии», Г. С. Ким и С. Ф. Макарьевой «Тинтинниды келловей-оксфордских отложений из разрезов скважин площадей Кирпичли и Култак Восточной Туркмении и Западного Узбекистана».

На заседании к 90-летию Д. М. Раузер-Черноусовой после сообщения Е. А. Рейтлингер «Основные направления научной и организационной деятельности Дагмары Максимилиановны Раузер-Черноусовой» состоялись доклады М. Н. Соловьевой «Состояние изученности палеозойских фораминифер Советского Союза», М. В. Вдовенко «Роль экологии раннекаменноугольных фораминифер для стратиграфических и палеобиогеографических построений», Э. Я. Левена «Некоторые вопросы филогенетической систематики пермских фузулинид», К. И. Кузнецовой и Т. Н. Горбачик «Фораминиферы карбонатных фаций юры и мела; проблемы и перспективы», С. П. Яковлевой «Развитие характерных групп фораминифер в волжских отложениях Русской плиты», А. И. Жамойды и Л. И. Казинцовой «Новейшие достижения в изучении древних радиолярий», Е. Н. Поленовой и В. А. Чижовой «Основные результаты изучения девонских остракод Советского Союза».

85-летию Романа Федоровича Геккера было посвящено совещание «Проблемы изучения древних иглокожих» с докладами С. В. Рожнова «Сравнение планов строения хомалозой и радиально-симметричных иглокожих», Р. М. Мянниля и Л. М. Хинтс «Географическое, стратиграфическое и фациальное распространение морских ежей – ботриоцидароидов», А. Н. Соловьева «Особенности организации ордовикских морских ежей», А. С. Алексеева и Л. Г. Эндельмана «Симбиоз, обрастания и повреждения панциря у морских ежей», В. А. Гинды «Новые данные о цистоидеях ордовика юго-запада Восточно-Европейской платформы», Н. Г. Беляевой «Экология и конструктивное разнообразие морских звезд», В. Г. Кликушина «Диагенетические изменения вещества скелета иглокожих», Т. В. Шевченко «Кроталокринитиды Гиссаро-Алая» и Е. В. Дубатоловой «Морские лилии полипорокриниды (систематический состав, распространение, морфология)».

На заседании к 80-летию со дня рождения Б. Б. Родендорфа были прослушаны доклады А. П. Расницына «Борис Борисович Родендорф и развитие палеоэнтомологии», В. В. Жерихина «Палеобиоценологические исследования в лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР» и В. Г. Ковалева «Значение работ Б. Б. Родендорфа для изучения ископаемых и современных двукрылых».

Памяти Е. И. Беляевой (1894–1983) было посвящено заседание с докладами Б. А. Трофимова «Научное творчество Елизаветы Ивановны Беляевой» и В. Ю. Решетова «О происхождении гигантских носорогов».

Совещание памяти Л. П. Горбач (1924–1980) имело тему «Вопросы геологии и палеонтологии верхнего мела и палеогена юга СССР». После сообщения В. Н. Дублянского «Жизненный путь Любови Прохоровны Горбач» состоялись доклады по проблемам и группам, которыми она интересовалась; все они, кроме доклада Л. А. Висковой «Особенности размножения колоний морских мшанок», имели стратиграфическое или палеофаунистическое направление: Л. П. Горбач и В. В. Шехоткин «Положение границы мела и палеогена в Крыму по биостратиграфическим и литологическим данным», Д. П. Найдин «Разрезы пограничных маастрихт-датских отложений Мангышлака», М. Я. Бланк «Верхнемеловые гастроподы Крыма», О. В. Амитров «Гастроподы и биогеография палеогеновых морей запада Евразии», Е. К. Сычевская «Новые данные об ихтиофауне менилитовой свиты Карпат».

В отличие от других совещаний, XXV конференция молодых палеонтологов не имела ограниченной тематики и отличалась разнообразием рассмотренных вопросов. Состоялись доклады Г. А. Рукиной «Распределение фораминифер в нижнекаменноугольных биогермах северо-востока Восточно-Европейской платформы», В. Е. Жулитовой «К характеристике комплексов фораминифер подразделений нижнего карбона центра Московской синеклизы», И. Н. Маслова «Рабдомезониды (мшанки) верхнего девона – нижнего карбона Закавказья», П. Е. Морозова «Семейство Semiplanidae (брахиоподы) в нижнем карбоне Московской синеклизы», М. М. Урбайтис «Систематическое положение и объем рода Kolymia (двустворки)», Л. В. Титовой «Верхнекайнозойские букциниды (гастроподы) Камчатки», С. В. Яцкова «О новых родах гефуроцератид (аммоноидеи)», В. В. Митты «Аммониты рода Michalskia», Е. С. Муравина «Систематический состав и биостратиграфическое значение волжских аммоноидей Ярославского Поволжья», С. А. Кузьминой «Голоценовые насекомые из местонахождения в среднем течении р. Алазея (Колымская низменность)», А. А. Хамзиной «Новые данные о млекопитающих средней толщи горы Тологой (антропоген, Западное Забайкалье)», В. С. Терещенко «К вопросу об антиклинии у низших тетрапод».

Низшим тетраподам были посвящены и некоторые доклады на текущих заседаниях: Ю. М. Губина «Морфологическая эволюция архегозавроидов», С. Н. Гетманова «Характер индивидуальной изменчивости у бентозухид как отражение тенденций становления трематозавридной организации», М. А. Шишкина «Плагиозавры триаса СССР» и А. Г. Сенникова «Новые данные по систематике и филогении текодонтов».

А. А. Эрлангер сделал доклад «Палеонтология в марках» и отчет «О работе школьного геологического кружка за 1984 г.».

Некоторые докладчики представили авторефераты докладов в «Бюллетень МОИП, отдел геологический». К сожалению, журнал не опубликовал материалов 1983 года; на следующие годы установлен максимальный объем реферата в 25 строк и лимит на число рефератов в год от каждой секции; с помощью этих мер редакция «Бюллетеня» надеется добиться публикации рефератов в короткие сроки.

Амитров О. В.

II МЕЖДУНАРОДНЫЙ ЦЕФАЛОПОДОВЫЙ СИМПОЗИУМ

С 16 по 23 июля 1985 г. в г. Тюбингене (ФРГ) состоялся II Международный симпозиум по современным и ископаемым головоногим моллюскам, посвященный памяти известного палеонтолога О. Шиндевольфа. Симпозиум был организован Институтом и музеем геологии палеонтологии Тюбингенского университета. Оргкомитетом руководили И. Кулльманн, Й. Видманн и А. Зейлахер. В работе симпозиума приняли участие более 100 специалистов из 26 стран. На симпозиуме работало шесть секций, было представлено 70 докладов (в том числе пять – делегатами СССР) по различным аспектам биологии и геологической истории цефалопод.

На секции «Основные направления эволюции» (куратор М. Хаузе) было заслушано 11 докладов, посвященных вопросам морфогенеза и эволюции ископаемых цефалопод. В докладе М. Хаузе (Англия) рассмотрено происхождение цефалопод от моноплакофор (в результате возникновения воздушных камер и приобретения плавучести), основные черты морфологической эволюции (изменение раковины, гидростатического аппарата, органов движения, челюстного аппарата и т. д.) и экогенез цефалопод. Ряд докладов был посвящен морфогенезу палеозойских аммоноидей. Необходимо отметить доклады В. Гленистера (США), показавшего большое значение орогенеза в макроэволюции позднепалеозойских аммоноидей; Р. Канта и Й. Кулльманна (ФРГ) об аллометрическом росте раковин аммоноидей в девоне – перми с закономерной сменой различных типов развития раковин. Формы и темпы эволюции низших таксонов юрских аммоноидей освещены в докладах французских палеонтологов Ж. Гейсан и Д. Маршан. Новые данные о вампироморфах были приведены японскими исследователями Я. Канне и др., обнаружившими остатки нового рода в желудке плезиозавра из меловых отложений Японии. Тафонимический и экологический анализ находки позволяет полагать, что древние вампироморфы населяли прибрежные зоны шельфа. Т. Энгезером и К. Банделем (ФРГ) рассмотрена схема филогении и систематики колеоидных цефалопод. Наиболее близкой группой к колеоидеям являются аммоноидеи. Белемниты и колеоидеи разошлись на ранней стадии радиации и развивались независимо. Среди колеоидей различается ветвь палеотеутоморф, вампироморф и октапод и ветвь спирулид, сепиид и теутид.

На секции «Эволюция ранних стадий развития» (кураторы К. Бандель и С. Болецки) было заслушано девять докладов. Доклад С. Болецкого (Франция) был посвящен проблеме происхождения цефалопод и установлению родственных связей на основе данных по раннему эмбриогенезу. И. Райтнер (ФРГ) охарактеризовал эмбриональное развитие некоторых белемноидей, акцентируя внимание на особенностях минерального состава ростра и стенок начальных камер фрагмокона. Доклад Ю. Д. Захарова (Биол.-почв. ин-т, Владивосток) был посвящен проблеме параллельного развития и онтогенетического ускорения в эволюции аммоноидей. В. Блинд (ФРГ) сообщил о структурных и функциональных различиях просепты и примасепты аммоноидей. Доклад К. Банделя, К. Спэта (ФРГ) и Ц. Кулицкого (Польша) содержал данные о структуре и минеральном составе скелета наружнораковинных и внутреннераковинных цефалопод. Дж. Арнольд (США) посвятил свое выступление проблеме эмбриогенеза современного наутилуса и показал фильм о выходе Nautilus из яйца.

На секции «Способы питания и передвижения» (куратор У. Леман) было прочитано восемь докладов. У. Леман (ФРГ) проанализировал способы питания цефалопод на основании эволюции челюстного аппарата и радулы и рассмотрел основные направления совершенствования аппарата локомоции. Основные на секции доклады Ц. Кулицкого, И. Дзика и др. (Польша) были посвящены челюстному аппарату ископаемых цефалопод.

Секция «Миграция и глобальное распространение» (кураторы И. Кулльманн и Й. Видманн, ФРГ) работала двумя подсекциями: А – палеозой – юра; Б – поздняя юра – мел. На секции рассмотрены вопросы прикладного значения ископаемых цефалопод для геологических построений и в первую очередь биостратиграфии и палеогеографии. Было заслушано 28 докладов, ряд из них затрагивал стратиграфическое распространение аммоноидей. Здесь может быть отмечен доклад Лианг (Китай), в котором дано обоснование 10 зонам в каменноугольных отложениях Северо-Западного Китая; сообщение З. Васичека (Чехословакия) о результатах геологической экспедиции в Курдистане, где были обнаружены пермские аммоноидеи, близкие к сицилийскому комплексу формации Сосио. Распространение раннемеловых комплексов аммоноидей Румынии и Мексики показано в докладах Е. Аврама (Румыния) и К. Янга (Англия). Общие вопросы палеобиогеографии

и принципы выделения биохорий различного ранга рассмотрены в докладе Ж. Доммерге (Франция). Основные закономерности географической дифференциации триасовых аммоноидей и обоснование биохорий первого ранга приведены А. С. Дагисом (Ин-т геол. и геофиз., Новосибирск).

Подавляющее большинство докладов секции было посвящено вопросам географических связей ископаемых цефалопод и их палеогеографической интерпретации. Х. Брага и др. (Испания) проследили пути миграции некоторых среднелейасовых аммоноидей из Северо-Западной Европы в суббетическую зону Испании. Я. Кришна (Индия) показал, что юрская фауна Высоких Гималаев является типично гондванской. Г. Мелендес и др. (Испания), проведя анализ географической и фациальной приуроченности оксфордских аммоноидей, пришли к выводу, что отдельные группы аммоноидей (оппелиды, пельтоцератиды) распространены равномерно, тогда как другие (перисфинктиды) представлены разными родами в относительно глубоководных и прибрежных фациях. К. Сэд-Эмани (Иран) показал, что юрские и раннемеловые аммоноидеи Северного и Центрального Ирана близки к европейским и эти регионы находились на южном краю Евразии. Фауна Юго-Восточного Ирана (Загроса) сходна только с таковой Аравии, Мадагаскара и Юго-Восточной Африки, и этот регион представлял северную окраину Гондваны. Географические связи и глобальное распространение раннемеловых аммоноидей Кавказа были освещены в докладе Э. В. Котетишвили (Ин-т геол., Тбилиси). Г. Клингер (ЮАР) ревизовал подсемейство лабецератин и показал, что оно в мелу являлось индикатором гондванской части Тетиса. Т. Л. Обата и М. Матсукава (Япония) показали, что среди типично тетических фаун аммоноидей раннего мела Японии в барреме имелись инвазии бореальных родов. Их проникновение они связывают с существованием холодных течений.

На этой же секции были рассмотрены некоторые вопросы экологии аммоноидей. Т. Ломинадзе (Ин-т палеобиол., Тбилиси) привел новые данные по предполагаемому образу жизни келловейских аммоноидей Кавказа. М. В. Какабадзе (Ин-т геол., Тбилиси) предложил схему эколого-морфологической классификации гетероморфных аммоноидей.

На секции «Плавучесть, вертикальная миграция и распространение в толще воды» (куратор П. Уорд, США) прочитано шесть докладов. Е. Вестермани (Канада) и Я. Хевит (Англия) на основании экспериментальных исследований раковины наутилуса пришли к выводу, что индекс силы перегородки может быть использован для выявления глубин существования ископаемых форм с ортоконической раковиной. В докладе А. Свена (Англия) на основании изучения намюрских аммоноидей было показано, что плавучесть раковины определяется тремя показателями: изменением ширины оборота, толщиной стенки и длиной жилой камеры. Почти все намюрские аммониты были свободноплавающими. Для исследования образа жизни аммонитов большое значение имеет установление естественного положения апертуры. По этому признаку можно отличить друг от друга бентосные и пелагические формы.

В. Сандер и Е. Шапиро (США) продемонстрировали возможность использования микрокомпьютеров при обработке основных параметров раковины свернутых цефалопод для выявления характера их плавучести. Данные, полученные на ископаемых каменноугольных формах, были проверены на модели современного наутилуса.

В восьми докладах секции «Посмертные процессы» (куратор А. Зейлахер, ФРГ) были освещены вопросы экологии и условий захоронения конкретных групп аммоноидей, а также общие вопросы диагенетических изменений раковин.

Доклад Г. Стивенса (Новая Зеландия) был посвящен экологии и тафономии гигантских мезозойских аммоноидей. По его мнению, гигантские аммоноидеи жили в абиссальной зоне. После гибели животного большинство раковин растворялось, и лишь редкие формы, попавшие некропланктонным путем в прибрежные зоны и избежавшие разрушительного действия волн, захоронялись в осадках.

В. Дулло и К. Бандель (ФРГ) показали, что ранний диагенез раковин цефалопод в морских условиях проявляется в биогенных изменениях, цементации и растворении. Наиболее важным процессом являются неоморфные изменения, приводящие к возникновению новых структур. Оригинальные структуры могут быть восстановлены в случае, если изменения карбонатов являются аллохимическими. В докладах Д. Шуманна (Мексика), К. Банделя и Г. Степли (США) были рассмотрены конкретные примеры диагенетических изменений раковин мезозойских цефалопод и показана возможность их использования для палеоэкологических и палеогеографических реконструкций.

Симпозиум сопровождался рядом геологических экскурсий, на которых были просмотрены разрезы нижней и средней юры Швабского Альба, мела Северных Альп, а также девона и нижнего карбона Рейнских Сланцевых Гор.

Симпозиум был превосходно организован, подвел итоги исследований современных и ископаемых цефалопод за время, прошедшее после первого симпозиума, состоявшегося в Йорке в 1979 г. Следующий симпозиум будет проведен в Лионе в 1990 г.

Дагис А. С., Захаров Ю. Д.

СОДЕРЖАНИЕ

Татаринов Л. П. Некоторые аспекты теории видообразования 3
Шиманский В. Н. Ринхолиты подродов Arcuatobeccus и Dentatobeccus из меловых отложений Крыма 13
Астафьева М. М. Первая находка представителей рода Trabeculatia (Bivalvia) в пермских отложениях Северо-Востока СССР 23
Розман Х. С. Раннесилурийские брахиоподы Тувиеллы Монголии 29
Морозов Н. Е., Беляева Н. Г. Ревизия рода Semiplanus (Brachiopoda) 39
Грамм М. Н., Егоров Г. И. Нижнекаменноугольные Editiidae (Ostracoda) и замечания к филогенезу Cytheracea 50
Бардашев И. А. Эмсские конодонты рода Polygnathus из Центрального Таджикистана 61
Афанасьева О. Б. Строение экзоскелета цефаласпид из силура Эстонии . . . 67
Губин Ю. М. Новые данные об архегозавроидах Восточно-Европейской платформы 75
Гетманов С. Н. О характере индивидуальной изменчивости черепа у бентозухид в связи с развитием трематозаврового плана организации 81
Головёнок В. К., Белова М. Ю. Рифейская микрофлора в кремнях из малгинской свиты Юдомо-Майского прогиба 92
Самылина В. А., Челебаева А. И. Новые данные о третичных видах гинкго Восточной Азии 97

Краткие сообщения

Васильева Н. И. Новый род анабаритид из нижнего кембрия Сибирской платформы 103
Порошина Л. А. Новый род фораминифер из верхней юры — нижнего мела Азербайджана и Крыма 104
Алиев О. Б., Алиев Г. А. Новые виды гастропод из сантонских отложений Малого Кавказа 108
Клюге Н. Ю. Современный вид поденок (Ephemeroptera, Heptageniidae) в балтийском янтаре 111
Селезнева А. А., Лозовский В. Р. Первая находка Perleididae в нижнем триасе Восточно-Европейской платформы 113
Твердохлебова Г. И. Копролиты позднепермских тетрапод как возможные индикаторы палеосреды 116
Шуйский В. П. Новый представитель дазикладиевых водорослей из нижнего девона Урала 118

Хроника

Амитров О. В. Палеонтологическая секция Московского общества испытателей природы в 1985 г. 123
Дагис А. С., Захаров Ю. Д. II Международный цефалоподовый симпозиум 125

ВНИМАНИЮ АВТОРОВ!

Доводим до Вашего сведения, что прием справок — заявлений на выплату гонорара по журналу 1980 г. издания будет прекращен 1 сентября, 1981 г.— 1 декабря 1986 г., 1982 г.— 1 января 1987 г. (справку для авторов см. в № 4 за 1985 г.).

ОПЕЧАТКА

В № 4 журнала за 1985 г. на стр. 68 в подрисуночной подписи буквенные значения, а, б, в, г, д, е, ж, з, и, к, л, соответствуют значениям л, к, и, з, ж, е, д, г, в, б, а. Рисунок опубликован в перевернутом положении.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Л. П. ТАТАРИНОВ (главный редактор), И. С. БАРСКОВ, В. А. ВАХРАМЕЕВ,
Л. К. ГАБУНИЯ, Д. Л. КАЛЬО, И. П. МОРОЗОВА,
А. Ю. РОЗАНОВ (зам. главного редактора), Б. С. СОКОЛОВ, Д. Л. СТЕПАНОВ,
А. Ф. БАННИКОВ (ответственный секретарь)

EDITORIAL BOARD:

L. P. TATARINOV (Editor-in-Chief), I. S. BARSKOV, L. K. GABUNIA,
D. L. KALJO, I. P. MOROZOVA, A. Yu. ROZANOV (Deputy Editor-in-Chief),
B. S. SOKOLOV, D. L. STEPANOV, V. A. VACHRAMEEV,
A. F. BANNIKOV (Secretary)

Зав. редакцией Я. М. Кузьмина

Адрес редакции: 117868, Москва, В-321, ГСП-7, Профсоюзная ул., д. 113,
ПИН АН СССР; тел. 339-66-00

Технический редактор *Т. Н. Смолянникова*

Сдано в набор 05.03.86 Подписано к печати 25.04.86 Т-00119 Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$
Высокая печать Усл. печ. л. 11,2+4 вкл. Усл. кр.-отт. 17,3 тыс. Уч.-изд. л. 14,3 Бум. л. 4,0
Тираж 1431 экз. Зак. 2335

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука»,
103717 ГСП, Москва, К-62, Подсосенский пер., 21
2-я типография издательства «Наука». 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 6