

Академия
наук
СССР

ISSN 0031-031X

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



1990
2

Москва
• Наука •

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ЖУРНАЛ ОСНОВАН В ИЮЛЕ 1959 г.
ВЫХОДИТ 4 РАЗА В ГОД

№ 2

АПРЕЛЬ, МАЙ, ИЮНЬ

1990

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

PALAEONTOLOGICAL
JOURNAL

No. 2

APRIL, MAY, JUNE

1990

УДК 561.47:551.736(470.5)

© 1990 г.

МЕЙЕН С. В.**BARDOSPERMUM — НОВЫЙ РОД ХВОЙНЫХ
ИЗ КУНГУРА ПРИУРАЛЬЯ И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ
РАННИХ ХВОЙНЫХ**

Описывается новый род хвойных — *Bardospermum* из кунгурских отложений Среднего Приуралья. У *Bardospermum* главная ось вегетативно-го побега несет располагающиеся по спирали линейные листья и перисто (или менее упорядоченно) расположенные ветки последнего порядка с более мелкими листьями. Листья амфистомные, со смолой в виде тяжей и округлых телец. Устьица с сильно погруженными замыкающими клетками не образуют рядов или полос. Сложный полисперм, состоящий из собрания расположенных по спирали компактных изометричного очертания простых полиспермов, сидящих в пазухах брактеей, образует фертильную зону в верхней части ветки последнего порядка. По наличию пазушных комплексов со свободными семяножками, не образующими семенной чешуи, и апикальному прикреплению семян *Bardospermum* относится к подсемейству *Kungurodendroideae* семейства *Lebachiaceae*. Обсуждаются вопросы систематики и эволюции ранних хвойных.

Описанные ниже растения нового рода *Bardospermum* были первоначально отнесены к хвойным. Однако они не попали в сводную монографию по пермским хвойным Западной Ангариды [2] по следующим причинам. При мацерации фитолейм листьев в мезофилле были обнаружены округлые смоляные тельца. В коре побегов при их препарировке обнаружили смоляные каналы. Для пермских хвойных смоляные тельца и каналы не характерны, но они обычны у пельтаспермовых голосеменных [9]. Наружная препарировка фруктификаций, завершающих облиственные побеги, вскрыла розеткообразные структуры, напоминающие плохой сохранности пельтоиды *Peltaspermales* [3, с. 22, рис. 13, 14]. Однако ряд признаков противоречил и такому предположению. Прежде всего, это закономерное изменение размера листьев от более толстых веток к прикрепленным к ним более тонким веткам. Кроме того, в фертильной части побега были видны стерильные листья. Такая перемежаемость пельтоидов и стерильных листьев в сложных полиспермах пельтаспермовых неизвестна. Наконец, строго перистое расположение веток у *Peltaspermales* и вообще *Ginkgoopsida* пока не отмечалось и характерно для многих примитивных хвойных [2].

Ответ на вопрос о систематическом положении рассматриваемых голосеменных могло дать лишь более полное изучение фруктификаций, но они на единственном образце были выполнены сильно перекристаллизованным кальцитом. Казалось рискованным изготавливать трансфер-препарат, так как фруктификации могли вообще разрушиться. Тем не менее без изготовления трансфер-препарата решить вопрос было нельзя. Поэтому попытка перенести фитолейму на пластик была сделана и неожиданно оказалась довольно удачной. На тыльной стороне, обращенной ранее к породе, открылись две ветки, венчаемые фруктификациями. Фитолейма с этой стороны была слабо повреждена. Правда, порода отделялась от фитолеймы с большим трудом и в конце концов ее пришлось удалять механически (деревянными и металлическими иглами, сильной струей воды из тонкой пипетки). В ходе очистки приходилось отделять

фрагменты листьев и фруктификаций. Общий вид полученного трансфер-препарата показан на табл. I, фиг. 1, а некоторые детали — на рис. 1.

На трансфер-препарате хорошо видна группировка элементов фруктификаций, так что сходство с собранием плотно соприкасающихся пельтоидов несомненно. Однако на лучше сохранившихся группах элементов видно, что они состоят из расположенных розеткой и черепитчато перекрывающихся независимых округлых тел и венчаются таким же телом. Таким образом, отдельные вздутия в группах — не рельефные лопасти пельтоида, а независимо прикрепляющиеся тела. Возможны две морфологические интерпретации этих округлых тел. Они могут быть семенами, но с поверхности фруктификации ни у одного из них не видно отверстия микропиле. Можно предположить, впрочем, что семена были обращенными, причем обращение происходило не за счет изгиба семяножки, как это наблюдается у *Kungurodendron S. Meyen* [2], поскольку в этом случае были бы видны изогнутые верхние части семяножек, а за счет смещения микропиле ближе к основанию семени. Иными словами, семена в таком случае должны быть анатропными. Таких семян у палеозойских хвойных мы не знаем. Лишь у *Lebachia S. Meyen* (= *Lebachia piniformis sensu Florin*), *Sashinia S. Meyen* и *Ortiseia Florin* место прикрепления семени смещается на одну его сторону.

Вторая возможная интерпретация округлых тел — это их сопоставление с семяножками, загнутая верхушка которых разрослась в округлую подушку и скрывает под собой семезачаток целиком, как это наблюдается у *Sashinia* [2, 9].

К сожалению, внутренние части фруктификаций, занятые до приготовления трансфер-препарата перекристаллизованным кальцитом, нельзя изучить в деталях, так как здесь остались лишь полости с фрагментами раздробленной фитолеймы. Фитолейма фруктификации с поверхности ее была мацерирована, но при комнатной температуре не поддавалась окислению. При подогреве она распадалась на куски, которые сразу скручивались. Дальнейшее дробление фитолеймы происходило при ее обработке щелочью. В продуктах мацерации были фрагменты мегаспоровых мембран, кутикулы интегумента, нуцеллуса и микропиле. Пыльцы, проникшей в семезачатки, найдено не было. Иными словами, и мацерация не дала определенного ответа на вопрос о морфологической принадлежности округлых тел. Стало лишь ясно, что семена с ними как-то связаны.

Более определенный ответ был получен благодаря изучению фруктификаций под люминесцентным микроскопом. Некоторые округлые тела были повреждены при удалении породы, и под внешним слоем фитолеймы открылись участки довольно толстого темно-желтого слоя, который ярко светится под люминесцентным микроскопом и соответствие которого мегаспоровой мембране несомненно. Мегаспоровая мембрана (вероятно, с прилегающими кутикулярными мембранами нуцеллуса и интегумента) отделена от наружной кутикулы округлого тела слоем несветящегося угля. В нем нет слоя кутикулы, который мог бы соответствовать абаксиальной кутикуле повернутой части ножки. Наружная кутикула округлого тела также светится, на ней видна система полигональных клеток без устьиц. В то же время на семяножках *Sashinia*, *Kungurodendron* и других примитивных хвойных устьица всегда есть в большем или меньшем количестве.

Таким образом, можно остановиться на интерпретации округлых тел как семян (семезачатков). То, что у них не видно отверстия микропиле, вероятно, связано или с тем, что семена были анатропными, так что микропиле располагалось вблизи места прикрепления к семяножке, или тем, что семена были зрелыми, причем разрастание интегумента в ходе созревания привело к закрытию микропилярного отверстия. Такое закрытие микропиле вполне вероятно и наблюдается у современных голосеменных. Выбора из этих альтернатив пока нельзя сделать.

Так или иначе, общая конструкция фертильного побега оказывается следующей. Оба сложных полисперма лежат на трансфер-препарате параллельно. На штуде до приготовления трансфер-препарата были видны

еще два фрагмента побегов, ориентированных таким же образом. Очевидно, что это четыре ветки, отходившие от одной главной оси в одной плоскости. Ось сложного полисперма в нижней части облиственна и не отличается от обычной вегетативной ветки. Завершается она также облиственной частью. Таким образом, перед нами одна протяженная фертильная зона, а не дистально расположенный полисперм. Такую же структуру имели фертильные побеги и некоторых других примитивных хвойных, например *Pseudovoltzia? cornuta* S. Meyen [2]. Особенно характерно для палеозойских хвойных расположение сложного полисперма на продолжении облиственной оси. Хорошо обособленные шишки со специализированной ножкой, тем более несущей мелкие катафиллы,— признак достаточно высокой специализации, вероятно, отсутствовавшей у палеозойских хвойных.

Брактеи ничем не отличаются от вегетативных листьев, но если у других хвойных они той же величины, что и вегетативные листья, или крупнее их, то здесь они, наоборот, меньше. Ось пазушного комплекса и семяножки, судя по ширине фруктификации, были сильно редуцированы, а сами пазушные комплексы расположены очень тесно. Поэтому сложный полисперм был компактным и относительно узким, лишь в 2—2,5 раза шире, чем несущая его ось фертильного побега. Из-за компактного расположения семян на образце трудно провести границы между отдельными пазушными комплексами. Группировка семян по пазушным комплексам слабо намечается лишь при общем взгляде на фертильный побег с расстояния.

Принадлежность *Bardospermum* семейству *Lebachiaceae* (о признаках и объеме этого семейства см. [2]) несомненна. В прежних классификациях данный род был бы отнесен к семейству *Lebachiaceae*. Однако названия рода *Lebachia Florin* и семейства *Lebachiaceae* номенклатурно незаконны [5] и должны быть изменены на приоритетные названия *Walchia Sternberg* и *Walchiaceae*. В то же время относить к роду *Walchia* фруктификации нецелесообразно, так как типовой вид *W. piniformis* (Schlotheim) Sternberg имеет в протологе лишь вегетативные побеги, у которых не может быть изучена даже кутикула [6]. Точное видовое отождествление с этим материалом каких-либо фертильных побегов в принципе невозможно. Поэтому автор [2] предложил выделить фертильные побеги, описанные под непригодным названием *Lebachia piniformis* (Schlotheim) Florin, в особый род *Lebachiella* (и вид *Lebachiella florinii* S. Meyen) и именно на этом роде основывать семейство, которое получило название *Lebachiaceae*. При этом во избежание синонимии род *Walchia* не включается в данное семейство и трактуется как его сателлитный род. Соответственно семейство *Walchiaceae* выводится из естественной системы и рассматривается как формальная группировка родов вегетативных побегов.

Для семейства *Lebachiaceae* характерны пазушные комплексы с одной или несколькими свободными семяножками, не образующими семенной чешуи. В семействе выделены подсемейства *Lebachielloideae* и *Kungurodendroideae*. У первого из них семяножки несут семена на абаксиальной стороне. Подсемейство *Kungurodendroideae* считается более примитивным, так как здесь семена еще прикрепляются к семяножкам апикально, т. е. как у кордаитантовых. При столь компактном расположении семян *Bardospermum* маловероятно, что они прикреплялись к семяножкам абаксиально. По-видимому, они прикреплялись к верхушкам очень коротких семяножек, и, следовательно, *Bardospermum* можно отнести к *Kungurodendroideae*.

К этому же подсемейству относятся *Kungurodendron*, *Timanostrobis* S. Meyen и хвойные, описанные Дж. Мэйпс и Г. У. Ротуэллом [8] под названием *Lebachia lockardii* Mapes et Rothwell и заслуживающие выделения в особый род [2]. Кроме того, сателлитным родом *Kungurodendroideae* можно считать *Lasiostrobis* Taylor, известный лишь по микростробилам. Все это хвойные, довольно сильно отличающиеся друг от друга по ряду существенных признаков. У «*L.*» *lockardii* и *Kungurodendron*

боковые полиспермы короткие и уплощенные, с загнутыми семяножками, а у *Timanostrobos* — вытянутые и неуплощенные, с короткими прямыми семяножками. У «L.» *lockardii* брактя вильчатая, крупная, у *Kungurodendron* простая, но тоже крупная, а у *Timanostrobos* брактей не было вообще или они были сильно редуцированы. У *Kungurodendron* и «L.» *lockardii* листья с довольно компактными устьичными полосами, а у *Timanostrobos* устьица разбросаны по всему листу. Если бы речь шла о кайнозойских или мезозойских хвойных, то этих отличий было бы достаточно для выделения разных семейств. Правда, тогда было бы неясно, как группировать роды в семейства, поскольку признаки этих хвойных «конфликтуют». Так, по строению пыльцы *Kungurodendron* ближе к *Timanostrobos*, а по эпидермальным признакам листьев и строению пазушного полисперма — к «L.» *lockardii*. Род *Bardospermum* дополняет эту комбинативность в распределении признаков. По расположению семян и топографии эпидермы листьев он ближе к *Timanostrobos*, а по количеству семян и строению устьиц — к *Kungurodendron*.

Такая же несогласованность признаков наблюдается и между подсемействами. По эпидермальным признакам *Bardospermum* ближе к *Sashinia* (подсемейство *Lebachielloideae*), чем к родам своего подсемейства. То же касается «L.» *lockardii*, эпидермальные признаки которой те же, что и у *Lebachiella*. Если группировать роды в подсемейства по эпидермальным признакам, то мы получим иной объем подсемейств, чем принято по строению фруктификаций.

К решению этих таксономических вопросов можно было бы подойти методами кладистики, составив список признаков и их состояний, взяв в качестве внешней группы кордаитантовых и произведя подсчеты согласующихся и конфликтующих признаков в терминальных группах, как это недавно было сделано для мараттиевых папоротников [7]. При этом пришлось бы уравнивать в весе используемые признаки. Однако если учесть всю систему ранних хвойных и длительные тенденции в семофилогенетических преобразованиях органов, то обнаруживаются более или менее устойчивые состояния некоторых признаков и соответственно их разный вес в филогенетических и, следовательно, таксономических построениях. Так, апикальное положение семян на семяножках, унаследованное от кордаитантовых, свойственно более древним хвойным (в частности, всем карбоновым хвойным, у которых известен способ прикрепления семян). Такое положение семян почти исчезает со второй половины казанского яруса. Несколько раньше исчезает тип эпидермальной структуры с четкими устьичными полосами и папиллигерами (характерными мелкими клетками с крупными папиллами [2]). Такая эпидерма известна у хвойных до нижней перми включительно. У *Kungurodendron* (кунгур) количество папиллигеров сильно уменьшается, у *Ortiseia* (верхняя пермь) они сохраняются, но нет четких устьичных полос. Эпидерма без устьичных полос, но с устьичными рядами (как у *Ernestiodendron Florin*) появляется в верхнем карбоне, у нижнепермского *Bardospermum* нет и рядов, устьица свободно разбросаны по всему листу, что характерно и для *Quadrocladus Mädlger* из верхней перми и триаса.

Иными словами, в эволюции палеозойских хвойных намечается несколько основных тенденций, развивающихся в обоих подсемействах. Это именно тенденции, а не отчетливые семофилогенетические ряды форм. Для филогенетической и таксономической оценки этих тенденций надо учитывать их соотношение с возможными морфогенетическими процессами. Для растений характерна блочная («модулярная») структура, причем в эволюции отдельные блоки довольно легко меняются местами [1, 4, 9, 10], нарушая «критерий положения» в гомологизации. Перестановка блоков может происходить за счет регуляторных механизмов, не затрагивая общих морфогенетических потенций, заложенных в геноме. Учет этого обстоятельства помогает понять распределение среди таксонов хвойных некоторых признаков. Например, у *Kungurodendron* отчетливые устьичные полосы приурочены к средней и верхушечной частям верхней эпидермы, а в основании листа устьица расположены без

особого порядка. Распространение эпидермальной структуры базальной части листа на весь лист может дать топографию эпидермы, наблюдающуюся у более поздних хвойных, причем вполне можно ожидать повторения такой перестройки в разных филогенетических линиях. У *Lebachia* и «*Lebachia*» *lockardii* брактей вильчатые, а у остальных родов семейства *Lebachiaceae* простые, т. е. такие же, как вегетативные листья. Листья на ветках последнего порядка *Lebachia* тоже простые. Развитие брактей по морфогенетической программе таких листьев приведет к исчезновению вильчатости. Однако в геноме способность образовывать вильчатую брактею сохраняется. Неудивительно, что у триасового рода *Voltziopsis Potonié* мы снова встречаем вильчатую брактею. Трудно предполагать, что этот род принадлежит к какой-то неизвестной нам линии хвойных, в которой сохранялась с начала перми вильчатая брактея. Более вероятно, что здесь произошла реактивация потенции, долго остававшейся в «спящем» (латентном) состоянии.

Для других признаков труднее предположить подобные морфогенетические регуляторные перестройки. Например, после того как семена перешли на абаксиальную сторону семяножки, а сами семяножки срослись в примитивную лопастную семенную чешую (как у *Walchiostrobus Florin*), трудно предполагать восстановление примитивного неуплощенного пазушного комплекса со свободными спирально расположенными семяножками, несущими семена на верхушке. И действительно, мы не видим у более молодых хвойных возвращения примитивного апикального положения семян на свободных семяножках. Правда, вторичное исчезновение дорсовентрального уплощения пазушного комплекса (бокового полисперма) вполне вероятно, что мы скорее всего и видим у *Sashinia*. Очень примитивные боковые полиспермы свойственны *Timanostrobus*, хронологически довольно позднему роду (казанский ярус). Боковые полиспермы нижнепермского *Kungurodendron* выглядят гораздо более продвинутыми. Однако открытие *Bardospermum* сглаживает это противоречие, так как по общему уровню продвинутости этот род примитивнее *Kungurodendron* и *Timanostrobus*.

В целом мы видим в эволюции позднепалеозойских хвойных комплексов родов, в котором прихотливо переплетаются признаки, различающиеся по уровню примитивности и продвинутости. Как бы мы ни группировали эти роды, будут получаться и параллелизмы, и реверсии примитивных состояний. Карбоновые хвойные довольно гомогенны, и лишь немногие из них демонстрируют отдельные вырывающиеся вперед продвинутые признаки. В перми, особенно в ее середине, разнотипных признаков достигает максимума, в начале триаса примитивных признаков у хвойных остается немного, и к середине триаса у анзийских вольциевых картина снова в общем уравнивается. Эти хвойные снова образуют довольно гомогенную группу. Но определенный полиморфизм (в типах листовой пластинки, строения мужских фруктификаций, пыльцы) сохраняется, и в нем заложена дальнейшая дивергенция хвойных на семейства, которые будут формироваться уже в конце триаса и юре.

Описанные ниже образцы хранятся в Геологическом институте АН СССР (ГИН). Они происходят из следующих местонахождений, которым для сокращения последующих ссылок на них присвоены условные названия.

1. «Красная Глинка» — Пермская область, Кунгурский район, правый берег р. Барды в 1,3 км выше моста в д. Матвеево.
2. «Крутая Катужка» — там же, левый берег в 2 км выше моста.
3. «Матвеево» — там же, левый берег в 1,3 км ниже моста.

Вмещающие породы относятся к верхам крыловской свиты, относимой к верхам нижнего кунгура (см. подробнее [2]).

Автор благодарен Е. И. Костиной за изготовление некоторых фотографий.



Рис. 1. Строение фертильных побегов *Bardospermum rigidum* sp. nov.: слева — общий вид двух сложных полиспермов и еще двух фрагментов веток последнего порядка, вероятно, отходивших от одной оси в одной плоскости; стрелкой показан сложный полисперм, выбранный голотипом, и его участок, изображенный справа с разной степенью схематизации, чтобы показать строение пазушных комплексов; экз. № 3773/413; местонахождение «Крутая Кагушка»; длина линейки 1 см

Род *Bardospermum* S. Meyen, gen. nov.

Название рода — от р. Барда и *sperma* греч. — семя.

Типовой вид — *Bardospermum rigidum* sp. nov.; верхи нижнего кунгура Среднего Приуралья.

Диагноз. Главная ось вегетативного побега несет спирально расположенные листья и перисто (или менее упорядоченно) расположенные ветки последнего порядка с более мелкими листьями. Листья линейные или лопатчатые, амфистомные. Смола в листьях в виде тяжей и округлых телец. Устьица не образуют рядов и полос. Замыкающие клетки сильно погружены. Сложный полисперм образует фертильную зону в верхней части ветки последнего порядка. Брактеи подобны вегетативным листьям. Семена в пазушном комплексе собраны в изометричные простые полиспермы.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Новый род отличается от *Kungurodendron* отсутствием устьичных полос, изометричным пазушным комплексом, отсутствием стерилизованных семяножек в пазушном комплексе. От *Timanostrobis* он отличается развитыми брактеями, сильно укороченными боковыми по-

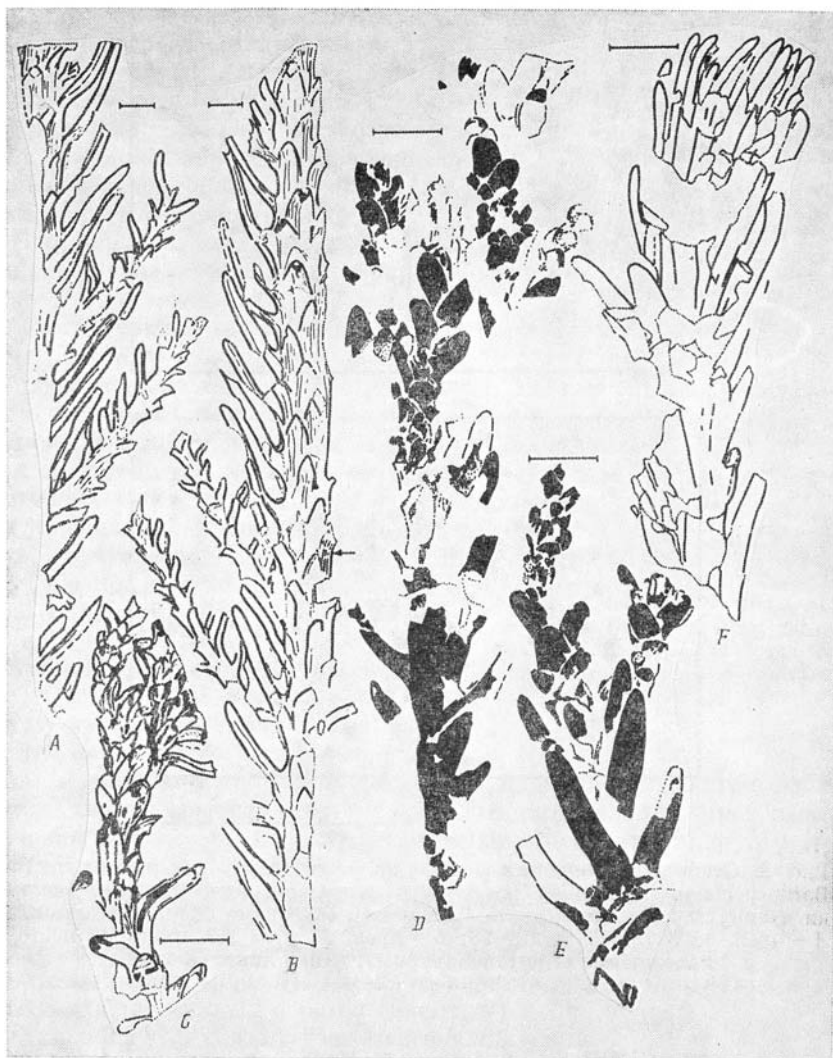


Рис. 2. Строение вегетативных побегов *Bardospermum rigidum* sp. nov.; размер листьев резко меняется в зависимости от порядка ветвления побега: А — экз. № 3773/546; В — его противоотпечаток № 3773/546а, стрелкой показаны смоляные тяжи в коре побега; С — экз. № 3773/426-2; D — экз. № 3773/347; E — трансфер-препарат с его противоотпечатка № 3773/347а; F — экз. № 2009/34; местонахождения: «Матвеево» (А, В), «Крутая Катупшка» (С — E), «Красная Глинка» (F); длина линейки 1 см

лиспермами, совершенно иной листвой и большей упорядоченностью ветвления вегетативных побегов. По форме листьев *Bardospermum* несколько напоминает *Culmitschia* Ullrich и *Ortiseia* (о характеристике и соотношении этих родов см. [5]), но резко отличается эпидермальным строением, а от *Ortiseia*, кроме того, совершенно иными полиспермами.

М. Д. Залесский [11, 12] описал из кунгура Приуралья несколько видов, отнесенных к хвойным и несколько напоминающих *Bardospermum*. Это *Bardella splendida* Zalessky, *Ammatopsis mira* Zalessky, *Ullmannia bardeana* Zalessky [11], *Voltzia principalis* Zalessky и *V. prisca* Zalessky [12]. Детально сравнить *Bardospermum* с этими таксонами нельзя, так как их типовой материал утрачен, а эпидермальное строение не изучалось. Отпечатки веток *Bardospermum* с основаниями входящих в поруку листьев похожи на *Tylodendron obscurum* Zalessky [12]. Это родовое определение ошибочно, так как род *Tylodendron* Weiss установлен для сердцевинных отливов.

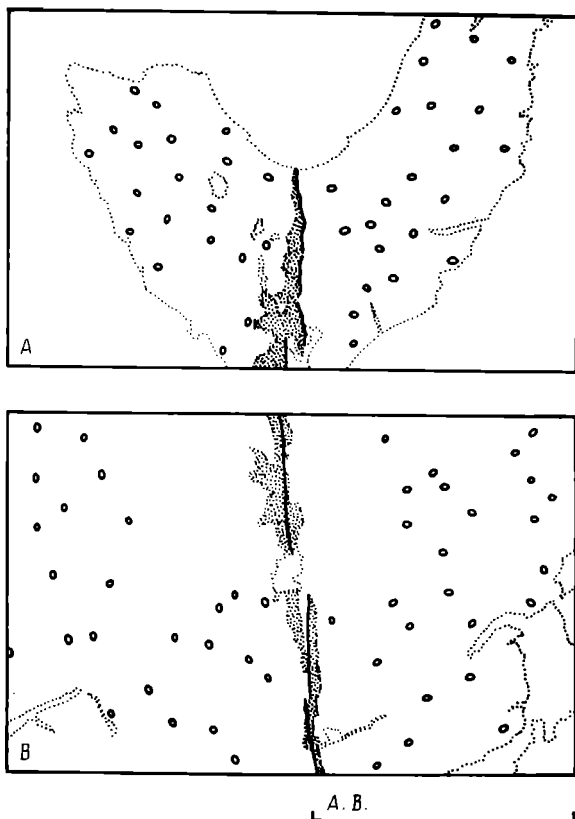


Рис. 3. Схема расположения устьиц на разных сторонах одного листа *Bardospermum rigidum* sp. nov.; точкой показаны неразделенные участки кутикулы вдоль края листа (изображен отрезками сплошной линии); А — преп. № 3773/413, пункт 18; В — преп. № 3773/347, пункт 1; местонахождение «Крутая Катущка»; длина линейки 1 мм

***Bardospermum rigidum* S. Meyen, sp. nov.**

Табл. I, фиг. 1–6 (см. вклейку)

Название вида от *rigidus* лат. — жесткий, негнувшийся.

Голотип — ГИН, № 3773/413; местонахождение «Крутая Катущка»; табл. I, фиг. 1; рис. 1.

Описание (рис. 1–4). Голотипом выбран фертильный экземпляр, с которого сделан трансфер-препарат. Общий вид штуфа до изготовления препарата показан на рис. 1. На нем видны два фертильных побега и фрагменты еще двух побегов. Как уже говорилось, все четыре побега, вероятно, отходили от одной оси, но так как соединения нет, то во избежание недоразумений голотипом считается побег, помеченный стрелкой. На трансфер-препарате он расположен справа (табл. I, фиг. 1). У этой ветки нижняя часть несет листья длиной до 20 мм и шириной при основании 5–6 мм, с тупыми верхушками. Листья, отходящие по бокам ветки, продольно сложены, и получившаяся складка имитирует среднюю жилку. Верхушка ветки облиствена, причем листья по величине идентичны брактеем, т. е. мелче листьев в нижней части ветки. Семена в фертильной зоне расположены так плотно, что выделить отдельные пазушные комплексы удается лишь в немногих местах. Вероятно, в пазушном комплексе было не меньше 10 семян.

Остальные экземпляры стерильные. Самый крупный из них (рис. 2, А, В) состоит из оси шириной 13–14 мм с продольной штриховкой.

На обращенной к наблюдателю поверхности оси хорошо видны основания уходящих в породу листьев. С одной стороны оси под острым углом отходят длинные сильно избегающие листья и несколько веток последнего порядка с вдвое более короткими листьями. Один из паратипов (рис. 2, D, E) демонстрирует верхнюю часть ветки, порядок ветвления которой не вполне ясен даже на трансфер-препарате. Самые тонкие короткие ветки покрыты мелкими тесно сидящими чешуевидными листьями, более сильно прижатыми к оси, чем у остальных экземпляров вида. К тому же виду по общей морфологии листьев отнесены экземпляры без фитолеймы. Это одна ветка последнего порядка с оборванной верхушкой (рис. 2, F) и небольшая ветка предпоследнего порядка, ветвящаяся в верхней части и здесь оборванная (рис. 2, C).

Кутикула получена с двух экземпляров. Обе стороны листа имеют одинаковую кутикулу (табл. I, фиг. 2, 3). Клетки округло-многоугольные, 25–40 мкм в поперечнике. Какой либо упорядоченности клеток не видно. Устьица хорошо выделяются по сильной кутинизации проксимального края побочных клеток и толстому кутиновому кольцу вокруг устьичной ямки (табл. I, фиг. 4). У некоторых устьиц от этого кутинового кольца отходят небольшие проксимальные папиллы (табл. I, фиг. 5). Побочные клетки в числе 6–8. Устьица не образуют рядов и полос (рис. 3). В мезофилле встречаются округлые смоляные тельца (табл. I, фиг. 6) и смоляные тяжи (рис. 4). Смола в виде тяжей наблюдается и в коре некоторых облиственных побегов (рис. 2, B).

М а т е р и а л. 5 экз. из трех местонахождений.



Рис. 4. Смоляные тяжи в мезофилле листа *Bardospermum rigidum* sp. nov.; преп. № 3773/413-1a; местонахождение «Крутая Катущка»; длина линейки 1 мм

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Мейен С. В. Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным) // Журн. общ. биологии. 1982. Т. XLIII. № 3. С. 303–323.
2. Мейен С. В. Пермские хвойные Западной Ангариды. М., 1986. 140 с. – Деп. в ВИНТИ 21.03.86. № 3405-B86.
3. Мейен С. В. Голосеменные ангарской флоры. М., 1986. 53 с. – Деп. в ВИНТИ 21.05.86. № 4080-B86.
4. Мейен С. В. Общая палеоботаника (Депонированное приложение к книге «Основы палеоботаники». М.: Недра, 1987). М., 1987. 201 с. – Деп. в ВИНТИ 25.11.87, № 8673-B87.
5. Clement-Westerhof J. A. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. IV. The conifer *Ortiseia Florin* from the Val Gardena Formation of the Dolomites and the Vicentinian Alps (Italy) with special reference to a revised concept of the Walchiaceae (Göppert) Schimper // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1984. V. 41. № 1. P. 51–166.
6. Florin R. Die Koniferen des Oberkarbons und des Unteren Perms. 1 Heft // Palaeontographica. 1938. B. LXXXV. Abt. B. S. 1–62.
7. Hill C. R., Camus J. M. Evolutionary cladistics of marattialean ferns // Bull. Brit. Museum Natur. History. Bot. Ser. 1986. V. 14. № 4. P. 219–300.
8. Mapes G., Rothwell G. W. Permineralized ovulate cones of *Lebachia* from Late Palaeozoic limestones of Kansas // Palaeontology. 1984. V. 27. Pt 1. P. 69–94.
9. Meyen S. V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record // Bot. Rev. 1984. V. 50. № 1. P. 1–111.
10. Sattler R. Biophilosophy. Analytical holistic perspective. Berlin; Heidelberg; New York: Springer Verlag, 1986. 284 p.

11. *Zalesky M. D.* Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile // Probl. Paleontol. 1937. V. 2-3. P. 37-101.
12. *Zalesky M. D.* Végétaux permien du Bardien de l'Oural // Probl. Paleontol. 1939. V. 5. P. 329-374.

Геологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
26.XII.1988

Объяснение к таблице I

Фиг. 1-6. *Bardospermum rigidum* sp. nov.; 1 - экз. № 3773/413, общий вид двух сложных полиспермов, прикреплявшихся, вероятно, к одной ветке; правый сложный полисперм - голотип ($\times 1$); 2, 3 - преп. № 3773/347, пункт 1, кутикула с разных сторон одного листа ($\times 100$); 4 - преп. № 3773/413, пункт 4, устье; видно толстое кутиновое кольцо вокруг устьичной ямки ($\times 300$); 5 - тот же препарат, пункт 10, устье; видны небольшие проксимальные папиллы, отходящие от кутинового кольца, окружающего устьичную ямку ($\times 500$); 6 - преп. № 3773/347, пункт 2, смоляное тельце ($\times 100$); местонахождение «Крутая Катущка».

УДК 563.12:551.736

©1990 г.

ДАВЫДОВ В. И.

К УТОЧНЕНИЮ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ФИЛОГЕНИИ ТРИТИЦИТЕСОВ И ГРАНИЦЫ СРЕДНЕГО И ВЕРХНЕГО ОТДЕЛОВ КАРБОНА

На основе изучения конкретных филогенезов *Obsoletes*, *Triticites* (s. str.), *Protriticites*, *Montiparus*, *Rauserites* смоделирована схема их филогенетических взаимоотношений. Показано, что *Triticites* и *Rauserites* возникают независимо и параллельно, но эволюируют с разной скоростью. Доказывается, что члены филогенетической ветви — *Obsoletes*, *Ferganites* и *Triticites* (s. str.) — образуют самостоятельное семейство *Triticidae* fam. nov. Считается целесообразным оставить границу между средним и верхним отделами карбона на существующем уровне — в основании слоев с *Obsoletes*.

В настоящее время в вопросе о происхождении тритицитесов большинство исследователей разделяют представления, выдвинутые Г. Д. Киреевой [3, 4] и Чэнь-Цзиньши [17]. На большом фактическом материале с использованием популяционного анализа смоделирована филогенетическая линия *Fusulinella* → *Obsoletes* → *Triticites*. Существование намеченных филогенетических связей доказывалось сходством онтогенеза членов этой линии и подкреплялось фактическим материалом: рядом постепенно сменяющихся в реальных разрезах морфологически близких раковин, т. е. конкретным филогенезом. Морфологические переходы от фузулинелл к обсолетесам наблюдались многими исследователями, изучающими пограничные отложения среднего — верхнего карбона [3, 9, 14], так что реальность таких филогенетических взаимоотношений сомнений ни у кого не вызывает. Монтипарусы в схеме этих исследователей рассматривались как слепое ответвление, не давшее продолжения.

Ранее, до работ Киреевой и Чэнь-Цзиньши, преобладала другая точка зрения, в соответствии с которой происхождение тритицитесов связывали с протритицитесами непосредственно или через *Montiparus*, т. е. в виде филогенетической линии *Fusulinella* → *Protriticites* → *Montiparus* → *Triticites* [7, 11, 13]. Доказательства такой филогении видели в сходстве строения стенки и общей морфологии раковины протритицитесов и монтипарусов и соответственно монтипарусов и тритицитесов. Эти представления частично подкреплялись данными реальных филогенезов. Обсолетесы при этом относились к тупиковой ветви эволюции швагеринид. Аргументы в пользу существования филогенетических связей протритицитесов и тритицитесов также были очень весомы. Представляется, что отказались от них не столько из-за необоснованности или противоречивости фактического материала, сколько в связи с теоретическими предпосылками о монофилетичности происхождения тритицитов. При этом же надо учесть, что некоторые микропалеонтологи разделяли тритицитесов на две четкие морфологические группы: со складчатыми септами (*Rauserites*, *Grabauina*) и с нескладчатыми септами (*Triticites* s. str.) [7, 13], однако эти предложения не получили распространения в практике микропалеонтологических исследований.

Следует отметить еще одно обстоятельство. Киреева филогению тритицитесов изучала по материалам западнодонецких разрезов, где монтипарусы встречаются редко либо совсем отсутствуют. Чэнь-Цзиньши также использовал данные по разрезам Подмоскovie, где полно представлена именно линия *Fusulinella* → *Obsoletes* → *Triticites* (s. str.), а монтипарусы встречаются спорадично [3, 17]. Представляется, что исследовате-

ли, выстраивавшие линию *Fusulinella* → *Protriticites* → *Montiparus* → «*Triticites*» (= *Rauserites*), не располагали материалом по эволюции обсолетесов и их производных, что отмечала и Киреева [4, с. 55].

Детальное изучение фузулинид из пограничных отложений среднего и верхнего карбона Дарваза, Южного Урала, Подмоскovie показывает, что процесс формирования и последующего развития тритицитесов проходил независимо в двух параллельных филогенетических линиях и привел в итоге к образованию самостоятельных, независимо и параллельно сформировавшихся таксонов: тритицитесов с нескладчатыми или слабоскладчатыми септами (*Triticites* s. str.) и «тритицитесов» со складчатыми септами (*Rauserites*). Кроме этого признака они отличаются еще рядом своеобразных элементов в морфологии. Такой подход позволяет объединить обе, казалось бы взаимоисключающие, точки зрения на происхождение тритицитесов. В работе рассматривается также материал о характере формирования и эволюции еще одной группы тритицитесов, ранее выделенных как род *Ferganites* [7].

Перечисленные выводы можно было сделать, изучая процесс образования обсолетесов и монтипарусов в конкретных разрезах, выявляя последовательность возникновения тех или иных элементов в строении стенки и раковины в разных группах фузулинид. Наилучшим образом это можно было осуществить в разрезах Дарваза, где интересующий нас интервал представлен единой карбонатной толщей, равномерно насыщенной разнообразными органическими остатками, в первую очередь фузулинидами (рис. 1). В этих разрезах можно наблюдать каждую из генетических линий формирования *Triticites* (s. str.) и *Rauserites*¹, восстанавливая их конкретные филогенезы. При этом применялась та же методика, что и при изучении «псевдофузулин» [19]. Сначала выявлялись отдельные филогенетические линии, члены которых представляют собой группу особей, связанных друг с другом во времени постепенными морфологическими переходами. При этом намечаются основные закономерности и направления эволюции в каждой линии. Сравнивая и сопоставляя особенности развития в этих линиях, можно обосновать самостоятельность каждой из них, провести таксономическую идентификацию.

Рассмотрим теперь фактический материал, который получен при изучении разреза Сафетгыр [1, 2] и откуда происходит большинство изображенных раковин тритицитесов и раузеритесов (рис. 1—3). В слоях 35—43 разреза Сафетгыр [2] распространены виды, характеризующие мячковский горизонт Подмоскovie: *Neostaffella sphaeroidea* (Ehr.), *N. aff. paradoxa* (Dutk.), *Taitzehoella librovitchi perseverata* (Saf.), *Fusulina consobrina* Saf., *F. kirovi* Saf., *F. samarica* Raus. et Bl., *F. nytvica* Saf., *Fusulinella pseudobocki* Lee et Chen, *F. bocki timanica* Raus., *G. helenae* Raus., *Quasifusulinoides parafusiformis* Mensh. Здесь же встречаются протритицитесы *Protriticites variabilis* Bensch, *Pr. turkestanensis* Bensch, *Pr. ovatus* Put., *Pr. pseudomontiparus* Put., *Pr. inflatus* Bensch, у которых в последнем обороте или полутора оборотах стенка утолщается и состоит из тектума, внутреннего и внешнего текториумов, пронизанных простыми порами (рис. 2, а, б), что типично для протритицитесов.

Среди «фузулиnell» при этом присутствуют особи с утончающейся обсолетесовой стенкой, у которых в слоях 43—47 она состоит из тектума и тусклой бесструктурной приматеки. У одной из этих форм фрагментарно отмечена грубая пористость (рис. 3, а). Однако этот признак у них еще неустойчив.

Прослеживая развитие протритицитов вверх по разрезу, можно видеть, что у раковин происходит постепенное смещение во внутренние обороты протритицитесовой стенки (рис. 2, в, в'), более заметной становится пористость. В слое 66 у протритицитов во внешнем обороте стенка имеет альвеолярную пористость (рис. 2, г), в слое 69 раковины имеют отчетливо керитекальную стенку в одном-полутора оборотах (рис. 2, д, е)

¹ Хотя род *Rauserites* Rosovskaja выделен позже рода *Grabauina* Lee [20], в связи с плохой сохранностью генотипа последнего следует считать его *invalid name* [5].

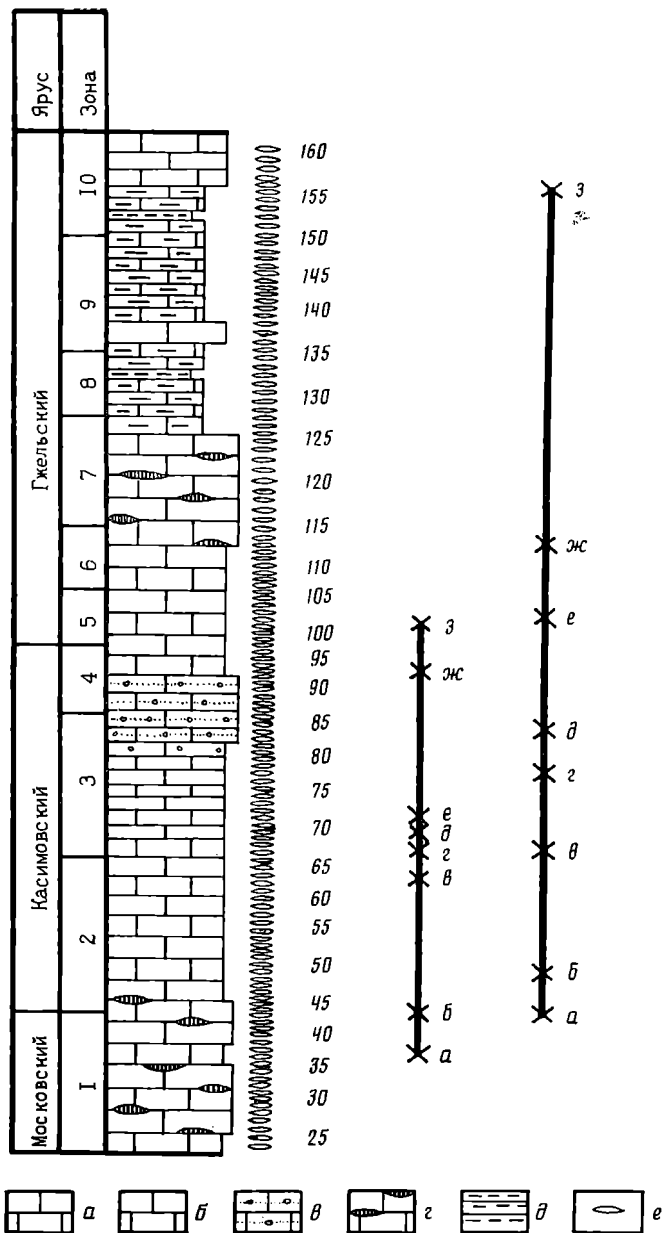
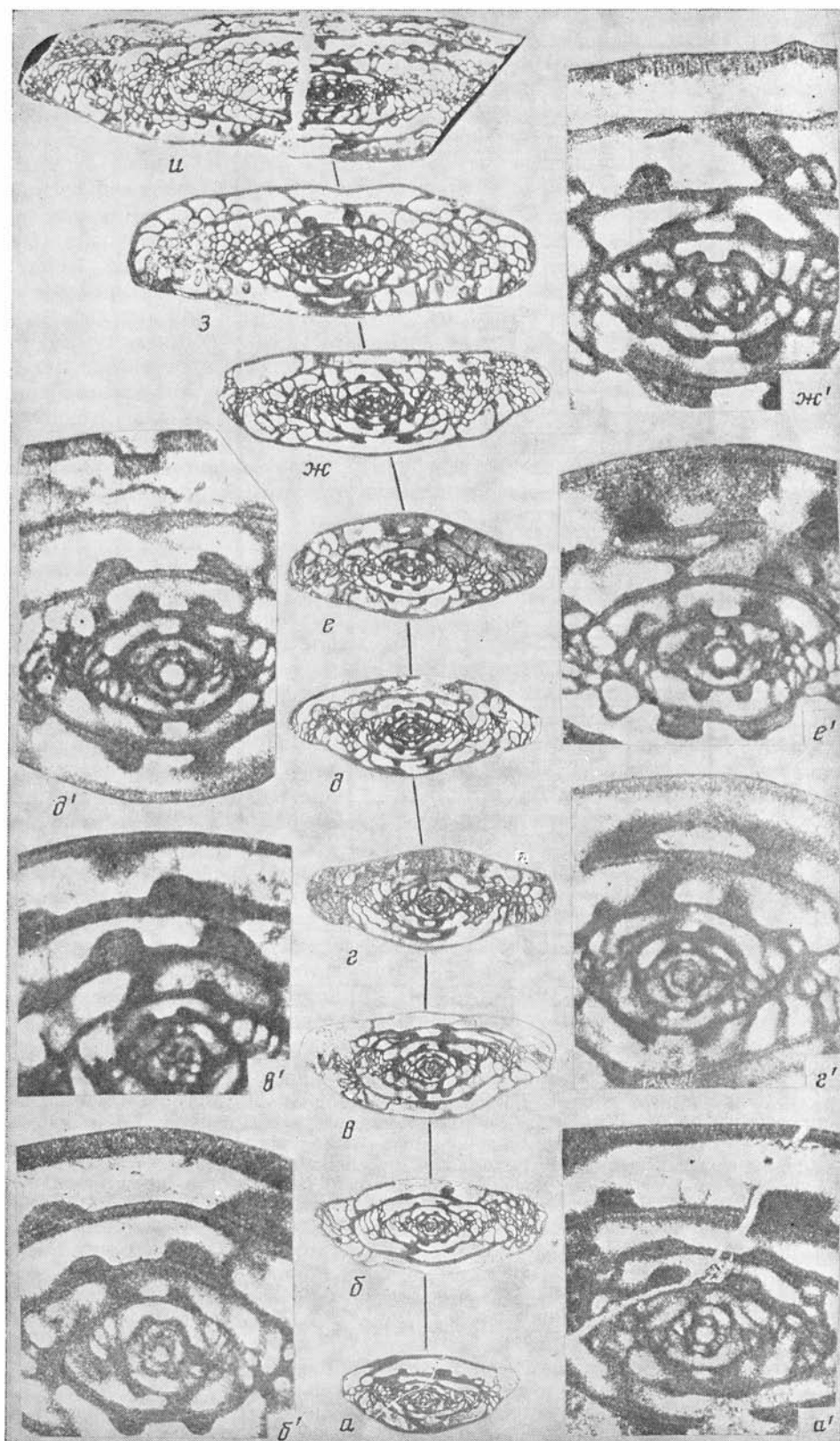


Рис. 1. Распределение и соотношение изображенных на рис. 2 и 3 видов в разрезе Сафетгыр; 1-10 - зоны фузулинид: 1 - *Fusulinella bocki* - *F. eopulchra* - *Fusulina cylindrica*; 2 - *Protriticites pseudomontiparus* - *Obsoletes obsoletus*; 3 - *Montiparus montiparus*; 4 - *Rauserites quasiarcticus* - *R. acutus*; 5 - *R. rossicus*; 6 - *Jigulites altus* - *Daixina minima*; 7 - *Schagonella minor* - *Sch. proimplexa*; 8 - *Sch. implexa*; 9 - *Dutkevitchia dastarensis* - *D. bimorpha*; 10 - *Schellwienia bififormis* - *Sch. krushiensis*; литологические разности пород: а - органогенно-детритусовые известняки; б - глинистые известняки; в - песчаные, гравийные известняки; г - известняки с желваками черных кремней; д - аргиллиты, алевролиты; е - места сборов фузулинид

и, таким образом, относятся уже к роду *Montiparus*. Одновременно с формированием кернотеки происходит усложнение складчатости септ, некоторое увеличение массивности хомат. Внутренний текториум, который считается характерным признаком монтипарусов, присутствует только во внутренних оборотах, где стенка не кернотекальная.

В более высоких частях разреза (слои 84-94) у таких же раковин стенка постепенно становится кернотекальной повсеместно (рис. 2, з, и), что позволяет относить их уже к роду *Rauserites*. В дальнейшем у раузе-



ритесов интенсивность складчатости септ еще больше возрастает, хоматы постепенно смещаются во внутренние обороты (рис. 2, *u*).

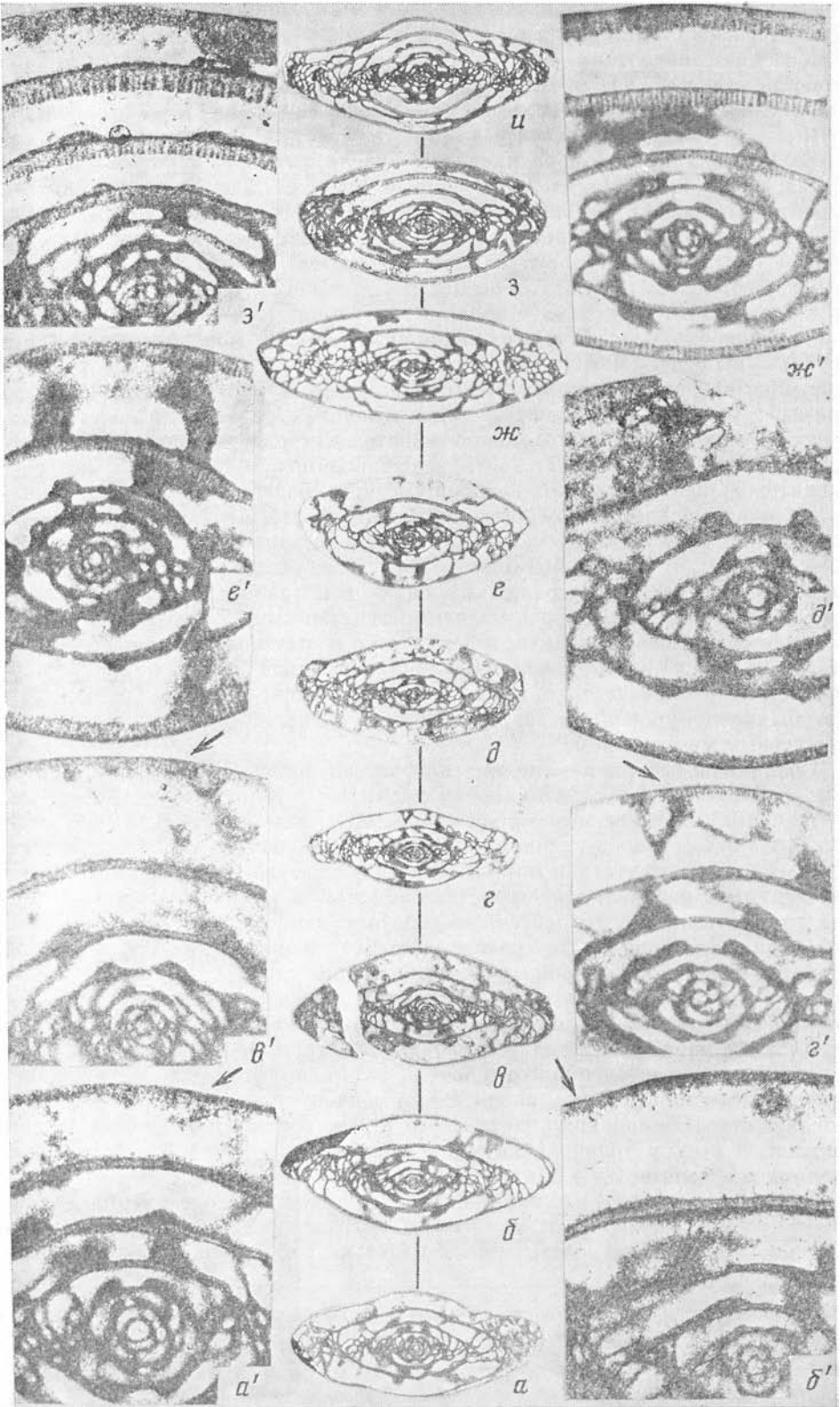
Раковины с утончающейся обсолетесовой стенкой в последнем обороте за это время претерпевают следующие изменения. В слоях 65—67 обсолетесовая стенка заметна в двух внешних оборотах, в слоях 75—77 в последнем обороте у них намечается устойчивое тонкоальвеолярное строение (рис. 3, *z'*), что позволяет относить эти формы уже к роду *Triticites* (s. str.). В 10 м выше по разрезу в слоях 75—77 раковины *Triticites* в последнем обороте имеют отчетливую керитекальность, но во внутренних при этом сохраняется фузулиnellовая или обсолетесовая стенка (рис. 3, *z*). На этом же уровне у существующих монтипарусов керитекальность имеется по крайней мере в двух оборотах. В слоях 80—102 керитека у тритицитесов различима уже в двух оборотах (рис. 3, *д, e*), однако у параллельно существующих в это же время раузеритесов керитека развита повсеместно. В нижней половине гжельского яруса, слое 113, керитека у тритицитесов присутствует уже на трех-четырех оборотах (рис. 3, *ж*), и, наконец, в верхней половине гжельского яруса и вышележащих отложениях керитека у тритицитесов развита повсеместно, раковина навита компактно, равномерно, септы совершенно прямые (рис. 3, *з, u*). Если же теперь оценить развитие обсолетесов и тритицитесов в целом, то можно видеть, что они объединяют группу видов, примыкающих к *Triticites schwageriniformis* Raus., для которых характерны тесно навитый ювенариум, чуть более свободно, но равномерно навитые внешние обороты, слабоскладчатые септы, незначительно развитые хоматы, компактная, небольших размеров раковина. Отклоняющиеся формы, типа *Triticites laxus* Sheng, *Tr. gusanicus* Bensch, *Tr. expressus* Apos., с отчетливо выраженным скачком в навивании спирали, имеющие более крупные размеры, являются тупиковыми и короткоживущими.

В экологическом аспекте тритицитесы и раузеритесы также имеют различия. Раузеритесы доминировали в нормально соленых, прибрежно-морских условиях чисто карбонатного осадконакопления. Тритицитесы же обычно приурочены к терригенно-карбонатным осадкам и реже к детритусовым известнякам.

Сравнивая теперь изменения морфологии раковин в двух выстроенных линиях: I — *Fusulinella* → *Protriticites* → *Montiparus* → *Rauserites*; II — *Fusulinella* → *Obsoletes* → *Triticites* (s. str.), можно отметить, что каждая из них отражает постепенный ход эволюции рассматриваемых фузулинид при отсутствии морфологических хиатусов. Фузулиниды в этих двух группах развиваются с разной скоростью и направленностью. В первой группе стенка утолщается, ее строение изменяется от четырехслойной с диафанотеккой через трехслойную без диафанотеки к двухслойной керитекальной. Во второй группе изменение структуры стенки сопрягается с ее утончением, а затем сразу же с образованием керитекальной стенки. Но в первой группе керитека формируется раньше, уже с основания зоны *montiparus* она быстрее распространяется во всех оборотах раковины. Во второй группе керитека возникает только во второй половине времени *montiparus* и значительно медленнее смещается во внутренние обороты. В основании гжельского яруса тритицитесы имеют керитекальную стенку только в двух-полтора внешних оборотах, а во внутренних — обсолетесовую или даже фузулиnellового типа.

В первой группе отчетливо проявляется тенденция к усилению складчатости септ. Раузеритесы, а затем жигулитесы и даиксины имеют интенсивно складчатые септы (рис. 5). Во второй группе сначала септы

Рис. 2. Схема конкретного филогенеза *Protriticites*, *Montiparus* и *Rauserites* в разрезе Сафетгыр; виды фузулинид: *a, a'* — *P. pseudomontiparus* Putrja; слой 37, ЦГМ, № 1; *б, б'* — *P. subovatus* Bensch; слой 43, ЦГМ, № 2; *в, в'* — *P. subovatus* Putrja; слой 63, ЦГМ, № 3; *г, г'* — *P. globus* Putrja; слой 66, ЦГМ, № 4; *д, д'* — *Montiparus* sp. 1; слой 69, ЦГМ, № 5; *е, е'* — *M. umbonoplicatus* (Rauser et Beljaev); слой 69, ЦГМ, № 6; *ж, ж'* — *M. sinuosus alicus* Bensch; слой 70, ЦГМ, № 7; *з* — *R. henbesti* (Igo); слой 94, ЦГМ, № 8; *u* — *R. rossicus* (Schellwien); слой 97, ЦГМ, № 9. Все сечения даны в увеличении 10, внутренние обороты увеличены в 50 раз



слабо изогнуты, складчаты только вдоль оси раковины, во второй половине гжельского века они становятся практически прямыми.

У монтипарусов и большинства раузеритесов заметны большие субквадратные хоматы. У тритицитесов хоматы малюпкие бугорковидные, распространены только во внутренних оборотах. Наконец, в эволюции монтипарусов и раузеритесов ярко выражена закономерность увеличения размеров раковин во времени. Для обсолетесов и тритицитесов более характерны постоянные размеры. Резкое увеличение общих размеров раковин у некоторых видов (*Tr. laxus Sheng*, *Tr. gusanicus Bensch*) является скорее исключением, чем правилом.

Оценивая особенности эволюции этих двух групп, можно констатировать, что первая из них относится к прогрессивной ветви развития швагеринид, дающей начало основным таксонам гжельского века. Вторая группа является консервативной, что подтверждается длительностью существования многих видов тритицитесов, неизменностью размеров и общей архитектуры их раковины.

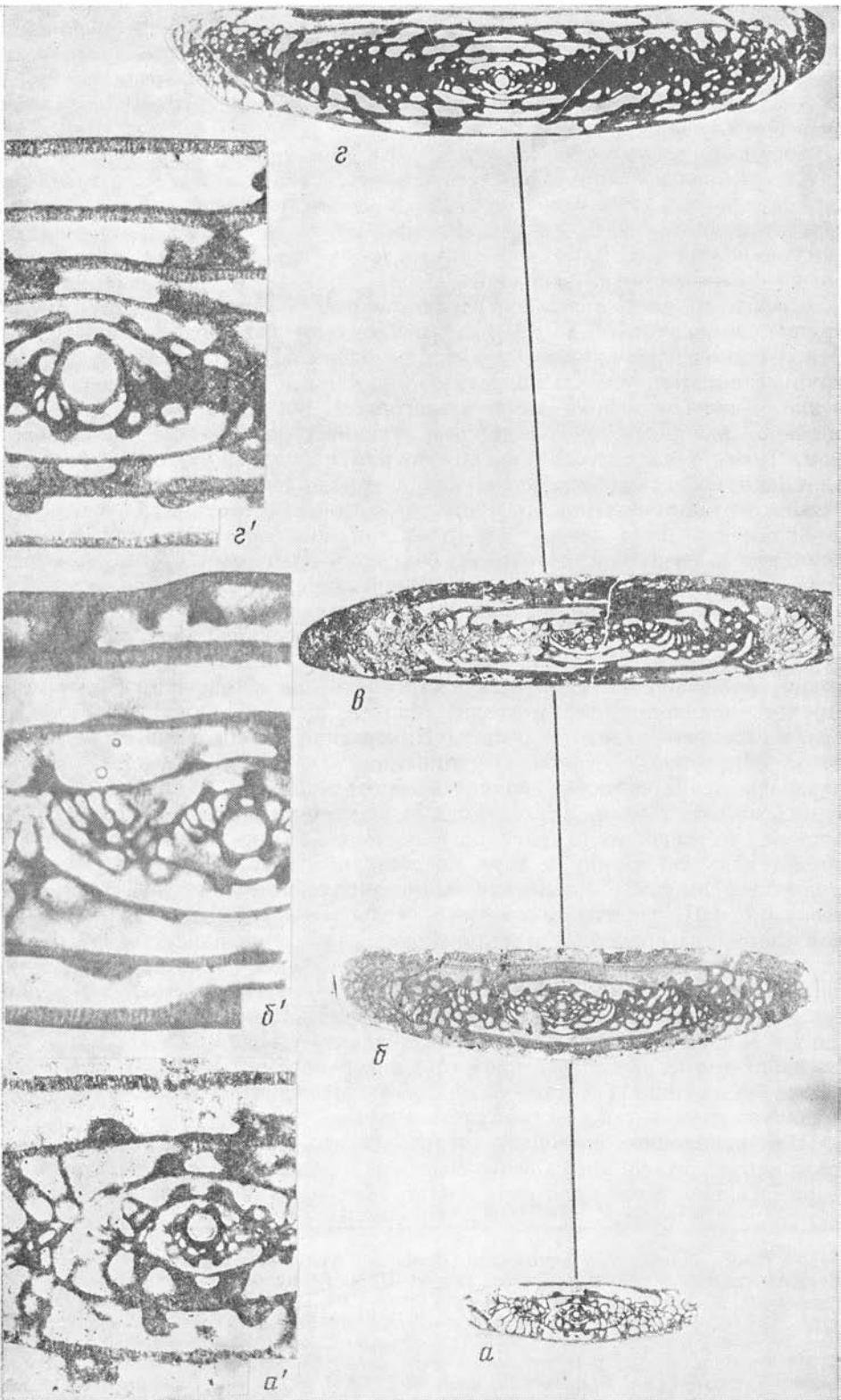
Несколько особняком от рассмотренных фузулинид стоит другая группа, выделенная А. Д. Миклухо-Маклаем как род *Ferganites* [7]. Эти очень специфичные фузулиниды обычно приурочены к средне-, крупнозернистым известковистым песчаникам и песчаным известнякам, редко к чистым органогенным известнякам. Вероятнее всего, местом их обитания были участки бассейнов с активным гидродинамическим режимом. Такие условия обитания обусловили и специфику их морфологии: удлиненную компактную раковинку с плотно навитой спиралью, узким устьем и многочисленными прямыми септами. Строение их раковины, по-видимому, было очень удачным, так как все ферганитесы имеют одинаковую ее форму, отличающуюся лишь размерами. Несомненно, что ферганитесы были крайне специализированной группой [7] и быстро вымерли при изменении условий в конце гжельского века [10].

Обособление ферганитесов происходит довольно рано, независимо от тритицитесов и параллельно с ними. В отличие от предыдущих групп, филогения ферганитесов построена не на конкретном филогенезе. Процесс появления ферганитесов удалось выяснить благодаря южноуральским материалам. В разрезе Никольский в зоне *Montiparus montiparus* обнаружены формы с удлиненной раковинкой, имеющие стенку переходного обсолетесово-тритицитесового типа, т. е. в первых оборотах у них стенка тонкая, двухслойная, с едва намечающейся керитотекальностью, по мере роста раковины постепенно переходящая в типично керитотекальную стенку в двух внешних оборотах (рис. 4, а, а'). Уже в позднекасимовское время, как это установлено по среднеазиатским разрезам [1, 10], формирование типа раковины и полностью керитотекальной стенки завершено и в дальнейшем идет лишь наращивание общих размеров, появляются осевые уплотнения, идет некоторое усиление складчатости септ (рис. 4, б-г). Интересно отметить, что даже у наиболее развитых ферганитесов во внутренних одном-двух оборотах сохраняется тонкая двухслойная не керитотекальная стенка (рис. 4, г').

Эволюция ферганитесов протекает довольно быстро. Наибольшего расцвета эта группа достигает в середине гжельского века, со второй его половины начинается угасание этого таксона [10] (рис. 5).

Все изложенное позволяет сделать ряд выводов по систематике рассмотренных фузулинид и стратиграфии верхнего карбона. Независимое формирование и развитие двух филогенетических линий позволяет пред-

Рис. 3. Схема конкретного филогенеза *Obsoletes* и *Triticites* в разрезе Сафергыр; виды фузулинид: а, а' — *Obsoletes* sp. 1; слой 43, ЦГМ, № 10; б, б' — *O. fusiformis* Bensch; слой 49, ЦГМ, № 11; в, в' — *Obsoletes* sp. 2; слой 67, ЦГМ, № 12; г, г' — *Triticites* sp.; слой 77, ЦГМ, № 13; д, д' — *T. baisunensis* Bensch; слой 83, ЦГМ, № 14; е, е' — *T. perstabilis* Scherbovich; слой 102, ЦГМ, № 15; ж, ж' — *T. turkestanensis* Bensch; слой 113, ЦГМ, № 16; з, з' — *T. pseudorhodes* Bensch; слой 157, ЦГМ, № 17; и — *T. convexus* Bensch; Южный Урал, Никольский, слой 48-2, ЦГМ № 18. Все сечения даны в увеличении 10, внутренние обороты увеличены в 50 раз. Стрелками показано появление альвеолярного строения стенки



полагать их одинаковый таксономический статус. Первая группа относится к семейству Schwagerinidae Dunbar et Henbest. Поскольку члены второй линии образуют значительную филогенетическую ветвь фузулинид с керриотекальной стенкой, возникшей независимо от швагеринид, можно было бы ставить вопрос об ее таксономической самостоятельности и выделении в качестве отдельного подсемейства или даже семейства. Однако от такого шага удерживает пока недостаточная изученность филогенетических связей американских *Triticites* и близких к нему родов (*Girtyna*, *Leptotriticites*, *Oketaella*) [21] с рассмотренными *Obsoletes*, *Triticites* и *Ferganites*. Только после того как эти связи будут определены, возможна оценка таксономического ранга данной группы.

Остановимся еще на проблеме разграничения смежных родов единой филогенетической линии. В такой линии разделение на родовые таксоны в определенной степени носит условный характер, поскольку даже теоретически невозможно предсказать, в каком именно поколении предков-потомков происходит смена одного рода другим. Неполнота геологической летописи и эмпирические данные Дж. Симпсона о малочисленности переходных особей [16] снимают лишь остроту проблемы. Выход, видимо, пужно искать во введении вероятностных понятий определения таксономических единиц [6]. Пока же, решая эти вопросы практически и используя опыт, накопленный при разработке систематики высших фузулинид [8], можно считать, что более поздний род отличается от исходного устойчивостью характерных признаков во взрослой стадии (в нашем случае в последнем обороте), т. е. в первой филогенетической линии протритицитесы отчлениваются от фузулинелл при наличии у них в последнем обороте устойчиво трехслойной стенки без диафанотеки, мантипарусы — когда во внешнем обороте существует отчетливая трехслойная керриотекальная стенка, раузеритесы — при двухслойной керриотекальной стенке. В другой линии обсолетесы отделяются от фузулинелл при появлении в последнем обороте тонкой двухслойной стенки без диафанотеки. Тритицитесы обособляются от обсолетесов по признаку постоянной двухслойной керриотекальной стенки в последнем обороте. Используя эти выводы, следует внести некоторые уточнения в таксономию видов обсолетесов, описанных Г. Д. Киреевой [3]. Среди них можно наметить две группы, одна из которых (*Obsoletes elongatus* Kir., *O. confusus* Kir., *O. biconicus* Kir., *O. gareevi* Kir.) объединяет виды, имеющие в последнем обороте тонкую двухслойную стенку и участками намечающуюся керриотекку.

У представителей второй группы («*Obsoletes*» *dagmarae* Kir., «*O.*» *rossovskajae* Kir., «*O.*» *magnus* Kir., «*O.*» *praemontiparus* Kir.) в последних одном-двух оборотах стенка имеет отчетливо керриотекальное строение, что позволяет относить их уже к *Triticites*. Важно подчеркнуть и то, что эти две группы характеризуют разный стратиграфический уровень. Первые приурочены в основном к известняку O_1 , единично отмечаются в известняке N_5 , вторые — преимущественно в известняке O_2 , реже O_1 или O_3 [3]. Оценивая распределение этих фузулинид относительно подмосковных и дарвазских разрезов, можно предположить, что известняки N_5 — O_1 относятся к зоне *Obsoletes obsoletus*, а известняки O_{2-3} — к зоне *Montiparus montiparus*.

Смоделированные филогенетические построения дают основания пересмотреть представления об этапности эволюции швагеринид. Поскольку протритицитесы являются родоначальниками основного ствола швагеринид, логично с моментом их появления связывать границу среднего и верхнего отделов каменноугольной системы. При этом она должна быть

Рис. 4. Схема возможного филогенеза *Ferganites*; виды фузулинид: *a*, *a'* — *F. exortis* Davydov, sp. nov.; Южный Урал, Никольский, основание слоя 2, ЦГМ, № 19; *b*, *b'* — *F. praeferganensis* Davydov; Южная Фергана, Карачатыр, Учбулак; слой 6, ЦГМ, № 32/12304; *c* — *F. ferganensis* M.-Maclay; Южная Фергана, Карачатыр, Учбулак; слой 12а, ЦГМ, № 62/12304; *e*, *e'* — *F. ferganensis* *conspissatus* Davydov; Южная Фергана, Карачатыр, Учбулак; слой 19, ЦГМ, № 83/12304. Все увеличения 10, внутренние обороты — $\times 50$

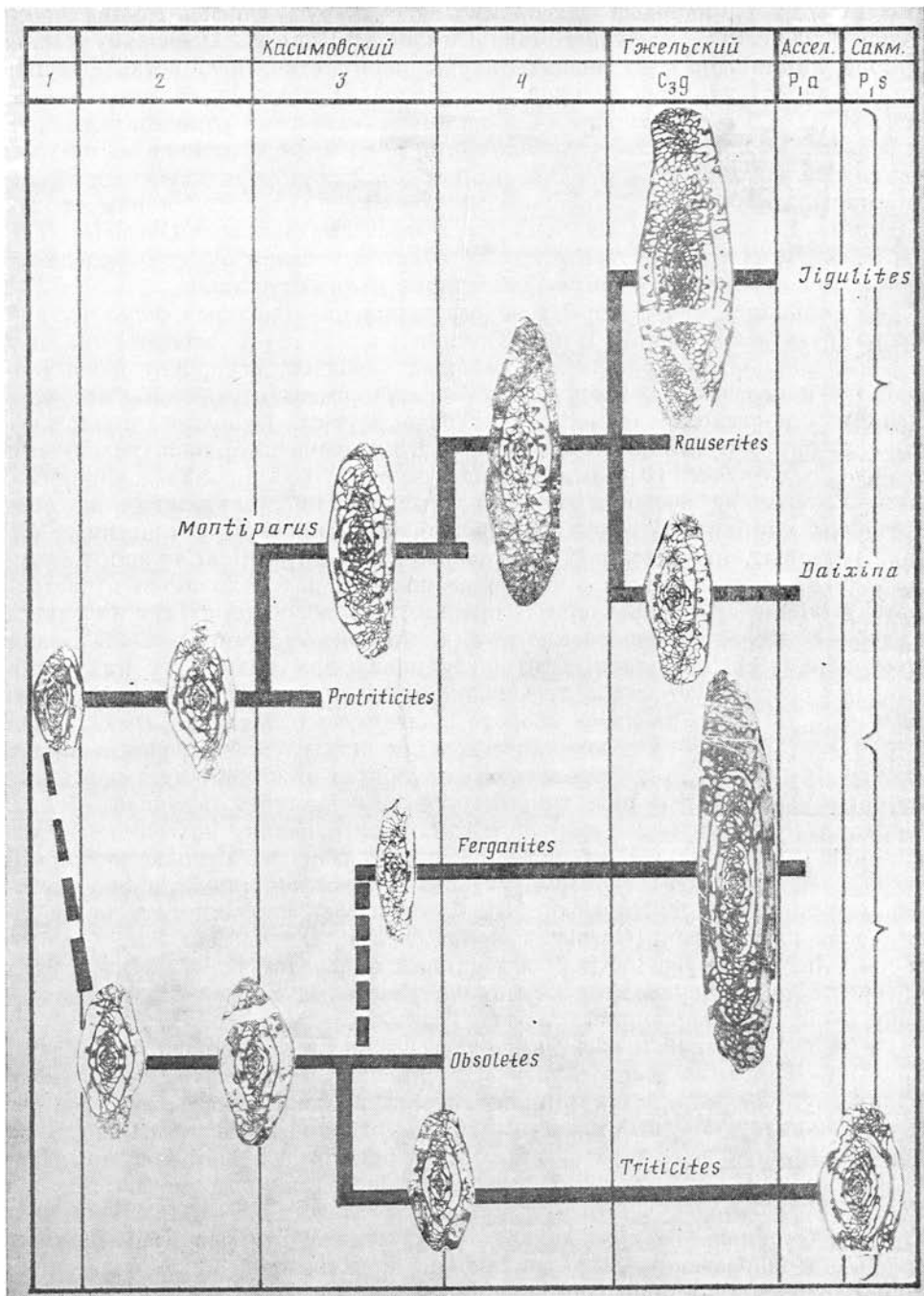


Рис. 5. Общая филогенетическая схема начальных стадий Schwagerinidae; зоны фузулинид: 1 – *Fusulinella bocki* – *F. eorulchra* – *Fusulina cylindrica*; 2 – *Protriticités pseudomontiparus* – *Obsoleteles obsoleteles*; 3 – *Montiparus montiparus*; 4 – *Rauserites quasiarcticus* – *R. acutus*

понижена до уровня слоев с первыми протритицитесами. В Подмосковье в этом случае к верхнему карбону отойдет часть или вся песковская свита, в которой наряду с многочисленными фузулинеллами известны протритицитесы и квазифузулиноидесы [12], в Донбассе – часть разрезов, вплоть до известняка N₂ [3]. Такое положение границы имеет ряд преимуществ. Во-первых, зональная шкала касимовского яруса будет построена на основе единой филогенетической линии *Protriticités* – *Monti-*

parus — Rauserites и приобретает логичный завершенный вид. Выделяемые зональные подразделения: *Protriticites pseudomontiparus*; *Montiparus montiparus*; *Rauserites quasiarcticus* — *R. acutus* отражает последовательные ступени филогенеза основного ствола позднекаменноугольных фузулинид (швагерипид). Во-вторых, на этом же уровне появляется четко диагностируемый и довольно широко распространенный род *Quasifusulinoides*. И наконец, в этом случае основание верхнего карбона приближается к южной границе тенозоны аммопоидей *Dunbarites*—*Paraschumardites* жигулевского биохропотида [15].

Однако такие, казалось бы, эффективные преимущества могут оцениваться и иначе. Рассмотренные филогенетические построения, как и любые филогенетические построения в палеонтологии вообще, представляют собой схему, отражающую субъективные взгляды автора. Даже в том случае, когда такая схема основана на конкретных филогенезах, аспект субъективности полностью исключить нельзя. Предлагаемый перенос границы не имеет больших преимуществ в плане точности проведения и латеральной прослеживаемости. И наконец, граница в основании слоев с *Protriticites pseudomontiparus* удаляется от выдвигаемого А. К. Щеголевым [18] уровня флористической смены среднекаменноугольных сообществ растений позднекаменноугольными.

Не проводя всесторонней оценки каждого из возможных вариантов, что может составить предмет специального исследования, следует обратить внимание, что проблема положения границы среднего и верхнего карбона требует углубленной проработки. Ее решение по-прежнему остается актуальным.

Изученная коллекция хранится в Центральном геологическом музее им. Ф. Н. Чернышева (ЦГМ) под № 12503.

СЕМЕЙСТВО SCHWAGERINIDAE DUNBAR ET HENBEST, 1930

Род *Obsoletes* Kireeva, 1950

Obsoletes: Киреева, 1950, с. 20 (pars); Миклухо-Маклай, Раузер-Червоусова, Розовская, 1959, с. 209—210; Розовская, 1975, с. 83, 154 (pars).

Типовой вид — *Fusulina obsoleta* Schellwien, 1908; верхний карбон; Донбасс.

Диагноз. Раковина от вздуто-веретеновидной до субцилиндрической. Спираль в первых оборотах навита теснее, чем во внешних. Стенка тонкая, двухслойная, состоит из тектума и приматеки, иногда слабо развитого наружного текторнума. В последнем обороте местами появляется кернотекальная строение. Септы прямые или слабо волнистые, складчатые вдоль оси. Хоматы постоянны.

Сравнение. Отличается от фузулипелл двухслойной топкой стенкой во внешних одном-двух оборотах, от трицитесов — отсутствием устойчивой кернотекальной стенки в последнем обороте.

Распространение. Верхний карбон, касимовский ярус; СССР, Китай, Индокитай, Япония, Альпы, Шпицберген.

Род *Triticites* Girty, 1904

Triticites: Girty, 1904, с. 234; Dunbar and Condra, 1927, с. 53 (pars); Розовская, 1950, с. 21 (pars); Thompson, 1964, с. 425 (pars); Гроздилова, 1966, с. 270 (pars).

Типовой вид — *Miliolites secalicus* Say, 1823; верхний карбон; Северная Америка, Небраска.

Диагноз. Раковина от удлиненной вздуто-веретеновидной, небольшая. Спираль в первых двух-трех оборотах навита теснее, чем в последующих. Стенка двухслойная, состоящая из тектума и кернотеки, во внутренних оборотах может не иметь кернотекального строения. Септы прямые или слабо волнистые, складчатые только в осевых концах. Хоматы маленькие, постоянны только во внутренних оборотах.

Сравнение. От *Obsoletes* отличается устойчиво кернотекальной стенкой во взрослой стадии (последнем обороте). От *Rauserites* — мень-

шими размерами, нескладчатыми септами, маленькими хоматами, неравномерно навитой спиралью.

Распространение. Верхний карбон — нижняя пермь, ассельский и сакмарский ярусы; СССР, Северная Америка, Китай, Индокитай, Альпы, Шпицберген.

Род *Ferganites* Miklucho-Maclay, 1959

Ferganites: Миклухо-Маклай, 1959, с. 16; Миклухо-Маклай, 1963, с. 236.

Типовой вид — *Triticites ferganensis* М.-Маклай, 1950; верхний карбон; Южная Фергана, Карачатыр.

Диагноз. Раковина средних и крупных размеров, одна из самых крупных среди «тритицитесов», субцилиндрической формы. Первые обороты веретенovidные. Удлинение раковины в онтогенезе происходит быстро, но без резких скачков. Индекс формы не менее 4—5, иногда до 6,5. Начальная камера средних и крупных размеров. Обороты навиты плотно, равномерно. Септы тонкие, прямые, складчатость имеется только в осевых концах, иногда приближается к устью. Хоматы маленькие, четкие, постоянны во всех оборотах, кроме двух внешних. Устье низкое, разной ширины. Аксиальные уплотнения непостоянны.

Видовой состав. Кроме видов, указанных автором рода при первоописании [7], к ферганитесам относятся *Ferganites shortangensis* (Bensh), *F. isfarensis* (Bensh), *F. orysiformis* (Newell sensu Bench), *F. praeferganensis* Davydov, *F. gravis* Davydov, *F. annae* Davydov, а также *E. exortis* sp. nov., распространенные в касимовском и гжельском ярусах Южной Ферганы, Дарваза и Южного Урала.

Сравнение. От гомеоморфных швагеринид — жигулитесов отличается субцилиндрической компактной раковиной, слабоскладчатыми септами, постоянными хоматами почти во всех оборотах, крупной раковиной. От *Ruzhenzevites*, обитавших в фацциально сходных условиях и обладавших соответственно похожей архитектурой раковины, отличается слабой складчатостью септ, присутствием хомат.

Распространение. Занимает относительно узкий стратиграфический интервал. Первые представители ферганитесов появляются в зоне *Montiparus montiparus* касимовского яруса, наиболее поздние — в верхней части гжельского яруса [10]; Средняя Азия, Южный Урал.

Ferganites exortis Davydov, sp. nov.

Название вида — от ехоглог *лат.* — брать начало.

Голотип — ЦГМ, № 19а/125003, Южный Урал, Никольское; верхний карбон, зона *Montiparus montiparus*, слой 2.

Описание (рис. 4, а, а'). Раковина удлиненная, субцилиндрическая, с округлыми осевыми концами, первый оборот овоидной формы. Удлинение раковины в онтогенезе происходит быстро, но равномерно. Длина 3,2—5,0, диаметр 0,8—1,3 мм. Индекс формы 3,2—4,8. Число оборотов 4—4,5, редко 5. Диаметры раковин по оборотам (в мм): $D_1=0,19-0,3$; $D_2=0,27-0,65$; $D_3=0,46-0,90$; $D_4=0,67-1,25$. Начальная камера небольшая, с диаметром 110—180 мкм. Спираль умеренная, навита равномерно. Стенка во внутренних оборотах тонкая (10—15 мкм), двух-, трехслойная, состоящая из тектума и двух текториумов. В третьем-четвертом оборотах она приобретает двухслойное керитотекальное строение и заметно утолщается, достигая во внешнем обороте 50—60 мкм. Септы складчатые только в осевых концах. В аксиальных сечениях они образуют густую сеть мелкоячеистых сплетений, распределенных вдоль оси.

Хоматы присутствуют в трех оборотах, где имеют четкую субквадратную форму, крупные размеры. В последнем обороте они непостоянны. Устье низкое, узкое в первых оборотах, постепенно расширяется к внешним.

Размеры голотипа по оборотам в мкм:

	1	2	3	4
L	300	700	1700	3200
D	190	310	550	850
I	1,58	2,26	3,10	3,76
Толщина стенки	15	30	40	55

Диаметр начальной камеры голотипа 140 мкм.

С р а в н е н и е. Описываемый вид является наиболее ранним представителем ферганитесов и отличается от всех известных видов небольшими размерами, трехслойной некериотекальной стенкой во внутренних оборотах, отчетливыми хоматами, слабой складчатостью септ.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний карбон, касимовский ярус, зона *Montiparus montiparus*; Южный Урал.

М а т е р и а л. Шесть аксиальных сечений из разреза Никольский, слой 2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Давыдов В. И. Зональные подразделения верхнего карбона Юго-Западного Дарваза // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1984. Т. 59. Вып. 3. С. 41–57.
2. Дорощева Л. А., Давыдов В. И., Кашик Д. С. Характер изменения палеотемператур в позднепалеозойском морском бассейне Юго-Западного Дарваза // Докл. АН СССР. 1982. Т. 263. № 4. С. 952–956.
3. Киреева Г. Д. Новые виды фузулинид из известняка свит S_3^1 и S_3^2 Донецкого бассейна // Геологический сборник. Матер. по стратигр. и палеонтол. Донецкого бас. Углетехиздат, 1950. С. 193–218.
4. Киреева Г. Д. К таксономическому анализу строения стенки некоторых родов фузулинид на рубеже среднего и позднего карбона // Вопр. микропалеонтологии. 1964. Вып. 8. С. 53–56.
5. Международный кодекс зоологической номенклатуры. М.; Л.: Наука, 1966. 100 с.
6. Мейен С. В., Налимов В. В. Вероятностный мир и вероятностный язык // Химия и жизнь. 1979. № 6. С. 22–27.
7. Миклухо-Маклай А. Д. Систематика и филогения фузулинид (род *Triticites* и близкие к нему роды) // Вестн. ЛГУ. Сер. геол. и геогр. 1959. № 6. Вып. 1. С. 6–21.
8. Миклухо-Маклай А. Д., Раузер-Черноусова Д. М., Розовская С. Е. Отряд *Fusulinida* // Основы палеонтологии. Т. 1. Простейшие. М.: Изд-во АН СССР. 1959. С. 201–215.
9. Никитина Г. П. Обоснование границы между средним и верхним карбоном с учетом развития родов *Fusulinella* – *Obsoletes* // Уч. зап. Саратовск. ун-та. 1960. Т. 74. С. 139–145.
10. Попов А. В., Давыдов В. И., Коссовая О. Л. Стратотипы и фауна унифицированных горизонтов верхнего карбона и нижней перми Средней Азии. М., 1987. 221 с. – Деп. в ВИНТИ. № 2434-B-87.
11. Путря Ф. С. *Protriticites* – новый род фузулинид // Тр. Львовск. геол. о-ва при ун-те. Сер. палеонтол. 1948. Вып. 1. С. 89–96.
12. Раузер-Черноусова Д. М., Киреева Г. Д., Леонтович Г. Е. и др. Среднекаменноугольные фузулиниды Русской платформы и сопредельных областей. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 380 с.
13. Розовская С. Е. Род *Triticites*, его развитие и стратиграфическое значение // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1950. Т. 26. С. 5–78.
14. Розовская С. Е. Состав, система и филогения отряда фузулинида // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1975. Т. 149. 267 с.
15. Руженцев В. Е. Биохронотип или стратотип? // Палеонтол. журн. 1977. № 2. С. 23–34.
16. Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1948. 358 с.
17. Чэнь-Цзиньши. К морфологии и систематике *Protriticites*, *Quasifusulinoides* и *Obsoletes* из пограничных отложений среднего и верхнего карбона // Вопр. микропалеонтологии. 1963. Вып. 7. С. 71–84.
18. Щеголева А. К., Козицкая Р. И. Палеонтологическое обоснование проекта стандартной шкалы верхнего карбона Европы и Средней Азии // Верхний карбон СССР/Тр. МСК. Т. 13. 1984. С. 107–113.
19. Davydov V. I. About a phylogenetic criterion of weighing specific features in foraminifer systematics (exemplified by fusulinids) // Rev. paleobiol. 1988. V. Spec. № 2. P. 47–55.
20. Lee J. *Grabauina*, a transitional form between *Fusulinella* and *Fusulina* // Bull. Geol. China. 1924. V. 3. P. 51–54.
21. Thompson M. L. Suborder *Fusulinida* // Treatise on Invertebrate Paleontology/Ed. Moore R. C. Pt C. Protista 2. Geol. Soc. America and Univ. Kansas. 1964. V. 1. P. 358–436.

УДК 551.73(575)

© 1990 г.

ЛЕЛЕШУС В. Л.

ОРГАНИЧЕСКИЙ МИР ДЕВОНА СРЕДНЕЙ АЗИИ

Приведена общая характеристика органического мира девона Средней Азии. Рассмотрены наиболее широко развитые ориктокомплексы. Подтвержден вывод, что появление девонской фауны и флоры произошло в начале девона, а исчезновение — в начале карбона. Девонский период соответствует единому крупному этапу эволюции органического мира.

В девоне Средней Азии обнаружено около 1000 родов морских беспозвоночных, 10 родов рыб, 40 родов водорослей, 30 родов наземных растений и десятки родов хитинозоа, миоспор и остатков неясного систематического положения. По численности особей и суммарной биомассе резко преобладают строматопораты, кораллы (в раннем и среднем девоне), тентакулиты (в раннем девоне), брахиоподы, криноидеи, конодонты, остракоды. Реже встречаются фораминиферы, радиолярии, гастроподы, водоросли, еще реже — граптолиты (только в раннем девоне), мшанки, цефалоподы, трилобиты, наземные растения, очень редко — двустворки, и десятками находок представлены рыбы. Перечисленные организмы встречаются в нескольких ориктокомплексах, характерных для девонского периода.

Хотя на значительной части территории Средней Азии в течение силура и девона непрерывно существовало мелководное море с превосходными условиями для обитания многочисленных и разнообразных беспозвоночных, в начале девонского периода органический мир изменился весьма существенно. Процветавшие в ордовике и силуре граптолиты в раннем девоне стали в сотни раз более редкими и в конце раннего девона в Средней Азии исчезли [5]. Среди ордовикских и силурийских табулятов и гелиолитоидей Тянь-Шаня около 50% родов, видов и особей составляют палеофавозитиды, хализитиды и пропориды. Все они, а также часть родов и семейств других кораллов в конце лудлова исчезли. В позднем силуре и раннем девоне перестала существовать значительная часть родов и семейств других групп беспозвоночных. В раннем девоне возникло много новых крупных таксонов. Появились аммоноидеи, которые в Средней Азии начиная со злиховского века [2] встречаются во всех отделах и почти во всех ярусах палеозоя и мезозоя. Тентакулиты в ордовике и силуре Средней Азии очень редки и найдены только в единичных местонахождениях, тогда как в нижнем девоне они встречаются здесь в колоссальном количестве. В раннем девоне начался новый крупный этап эволюции табулятов, ругоз, мшанок, брахиопод, трилобитов и конодонтов. Позвоночные в ордовике и силуре Средней Азии неизвестны, а начиная с зигенского века встречаются во всех отделах девонской системы. Остатки наземных растений в силуре Средней Азии очень редки и проблематичны, а начиная с раннего девона широко распространены во всех системах фанерозоя [8]. Таким образом, в конце силура — начале девона произошло одно из крупнейших событий в развитии органического мира.

В раннем девоне Южного Тянь-Шаня имеются богатейшие в мире (по обилию и таксономическому разнообразию) комплексы строматопорат, табулятов, ругоз, брахиопод, остракод, криноидей, тентакулитов, конодонтов и других морских беспозвоночных. Крупнейшие в Средней Азии

местонахождения раннедевонской фауны находятся в бассейне р. Зеравшан и в приподножной части северного склона Туркестанского и Алайского хребтов. На месте современного Туркестанского хребта в конце силура возник маленький остров, наличие которого хорошо фиксируется в девоне. В приосевой части Туркестанского хребта позднесилурийские и девонские отложения неизвестны, но поблизости от нее к северу и югу широко распространены прибрежные раннедевонские карбонатно-терригенные органогенно-детритовые отложения с остатками очень разнообразных и многочисленных теплолюбивых мелководных бентосных организмов. При отдалении от Туркестанского хребта (особенно к югу) количество органогенно-детритового материала, а также численность и разнообразие бентоса заметно уменьшаются. На территории Памира, Дарваза, Гиссарского хребта, Кокшаальской горной системы, Северной Ферганы, Кызылкумов морские нижнедевонские отложения развиты широко, однако органических остатков в них намного меньше и они более однообразны, нежели в нижнедевонских отложениях, находящихся близко от Туркестанского хребта. Так, в нижнем девоне, обнажающемся в левом борту сая Шишкат (бассейн р. Зеравшан), установлено около 400 родов ископаемых организмов, представленных фораминиферами (10 родов), строматопоратами (10), табулятами (25), гелиолитоидеями (2), ругозами (24), двустворками, гастроподами (10), цефалоподами (более 10), мшанками (11), брахиоподами (100), трилобитами (не более 30), остракодами (более 20), криноидеями (40), тентакулитами (10), граптолитами (2), конодонтами (15), рыбами (6), водорослями и другими группами, а также органическими остатками неясного систематического положения. В одном только Шишкатском местонахождении количество родов раннедевонских морских беспозвоночных больше, чем во всем нижнем девоне Русской платформы, где имеются классические разрезы нижнего девона Подолии, в которых известны одни из крупнейших комплексов нижнедевонских окаменелостей Европы. В нижнем девоне Подолии обнаружено около 200 родов морских беспозвоночных [6], а в левом борту сая Шишкат — в два раза больше. Видимо, по обилию и разнообразию морских раннедевонских беспозвоночных Шишкатское местонахождение занимает первое место в мире. В органогенно-детритовых песчанисто-глинистых известняках Шишката в одних местах очень много брахиопод, криноидей, составляющих до 10—50% общего объема вмещающих пород. В других местах преобладают кораллы. Местами табуляты и ругозы в большем количестве встречаются совместно, а местами резко преобладают отдельные роды или табулят, или ругоз. В прослоях карбонатно-глинистых пород, содержащих мало детрита, и в согласно их подстилающих криноидных известняках в очень большом количестве встречаются тентакулиты, составляющие до 20—50% общего объема вмещающих пород. В некоторых прослоях песчанисто-глинистых органогенно-детритовых известняков очень много мелких трилобитов. Вместе с трилобитами, обычно в подчиненном количестве, встречаются остракоды, мелкие тонкостворчатые брахиоподы, тентакулиты, обломки стеблей криноидей, водоросли. В прослоях карбонатных аргиллитов, не содержащих или содержащих очень мало детрита, наблюдается обилие конодонтов (по данным И. А. Бардашева, до 1000 экземпляров в одной пробе) [4]. Местонахождения с обильными и очень разнообразными раннедевонскими окаменелостями, близкими к шишкатским, спорадически встречаются в периферийных (в приподножных) частях Туркестанского хребта и в приподножной части северного склона Зеравшанского хребта.

В конце злиховского века раннего девона в Средней Азии исчезли последние граптолиты, однако уже в раннедевонской фауне они занимали ничтожное место (менее 1% родов и видов и менее 0,01% особей и биомассы) [5]. В целом в конце раннего — начале среднего девона крупных биособытий не было.

Почти все широко распространенные в раннем девоне отряды и семейства (кроме граптолитов) продолжали существовать и в эйфеле. В среднем девоне уменьшились численность и таксономическое разнооб-

Возраст	Форами-ниферы	Радио-лярии	Строма-топораты	Табуля-ты	Гелиоли-тоидеи	Руго-зы	Гастро-поды	Цефало-поды
C ₁	100	30	3	20	—	60	30	100
D ₃ ²	40	30	10	—	—	—	15	20
D ₃ ¹	35	30	17	7	—	10	14	15
D ₂ ²	24	26	25	20	2	25	10	14
D ₂ ¹	21	23	30	30	5	37	10	20
D ₁	20	20	36	50	6	50	16	40
S ₂	11	15	20	40	24	30	10	50

Примечание. В графе «другие группы» объединены хететиды, двустворки, остракоды, граптолиты, рыбы, некоторые другие таксоны, а также органические остатки неясного систематического положения.

разие кораллов, мшанок, брахиопод, трилобитов, тентакулитов и несколько возросла численность фораминифер и радиолярий. Новых крупных таксонов (семейство и выше) в среднем девоне Средней Азии среди беспозвоночных, по-видимому, почти не появилось. В целом среднедевонская фауна Средней Азии близка к раннедевонской.

В позднем девоне органический мир Средней Азии стал беднее и однообразнее, нежели в раннем и среднем. В конце среднего девона исчезли гелиолитоидеи и значительная часть родов табулят и ругоз. Кораллов в франском веке стало в десятки раз меньше, чем в раннем и среднем девоне, а в фамене Средней Азии они практически отсутствуют (табл. 1). Также уменьшились численность и таксономическое разнообразие строматопорат, криноидей, трилобитов, остракод, тентакулитов. Последние в конце фамена исчезли. Строматопораты в фране продолжают быть многочисленными, в фамене встречаются редко, а в турне очень редко. В более молодых отложениях палеозоя Средней Азии они неизвестны. Однако, по данным Э. В. Бойко, строматопораты или сходные с ними организмы в большом количестве встречаются в верхнем триасе и юре Памира. В позднем девоне увеличилась численность и таксономическое разнообразие фораминифер, брахиопод, конодонтов. В фамене местами много мшанок, однако они играли лишь очень небольшую роль в девонской фауне Средней Азии. По своей численности и суммарной биомассе их остатки составляют менее 0,1% девонских организмов этого региона. А брахиоподы и конодонты в позднем девоне стали доминирующими группами. По данным И. А. Бардашева, во многих пробах из верхнедевонских карбонато-кремнистых пелитоморфных пород конодонты обнаружены тысячами экземпляров [1]. Вместе с ними местами много радиолярий.

В живетской и в позднедевонской фаунах Средней Азии резко преобладают космополитные виды, в то время как среди раннедевонских — эйфельских табулят, ругоз, мшанок, криноидей и некоторых других групп сравнительно много видов (10—30%) и родов (5—20%), которые за пределами Средней Азии неизвестны.

В конце девона — начале карбона органический мир как в Средней Азии, так и во всем мире изменился весьма существенно. Эти изменения проявились глобально и охватили очень многие таксономические группы, обитавшие в разнообразных экологических условиях. Процветавшие в девонском периоде строматопораты, тентакулиты, а также многие семейства и отряды других групп исчезли. Появилось много новых родов, семейств, отрядов. В начале карбона начался очень большой расцвет фораминифер, который продолжался до середины поздней перми. В каменноугольных и пермских отложениях как в Средней Азии, так и за ее пределами фораминифер в сотни раз больше, и они в несколько раз более крупные и более таксономически разнообразные, нежели в девоне. Если в докаменноугольных отложениях фораминиферы встречаются изредка и обычно не имеют существенного стратиграфического значения, то в карбоне и перми они встречаются в колоссальном количестве, иногда

организмов в девоне Средней Азии

Мшанки	Брахиоподы	Трилобиты	Криноиды	Тентакулиты	Конодонты	Водоросли	Наземные растения	Другие группы	Всего
40	120	3	40	—	25	50	60	120	801
20	110	4	10	3	15	20	25	80	402
2	120	4	10	6	18	15	20	80	403
5	100	5	25	7	13	20	?	80	401
11	100	15	30	10	14	20	15	90	481
30	170	60	60	20	22	30	15	90	735
17	100	18	22	2	5	20	2	100	486

составляя до 10—50% от общего объема вмещающих пород, и имеют ведущее стратиграфическое значение. Очень сильно изменился таксономический состав кораллов, мшанок, брахиопод, цефалопод, конодонтов и других групп. Более 90% родов кораллов, процветавших в раннем девоне — фране, исчезли до начала фамеянского века. В фамеяне наступил большой кризис в эволюции кораллов, после которого их таксономический состав очень сильно изменился. В карбоне Средней Азии кораллов очень много. Среди них значительная часть родов табулят и почти все роды ругоз возникли в камешпоугольном периоде, в основном в начале карбона. Аналогичная картина наблюдается и в планетарном масштабе. В начале карбона начались новые крупные этапы в эволюции мшанок, брахиопод, цефалопод и других групп, а также органического мира в целом. Таким образом, крупнейшие события в эволюции органического мира девона произошли в начале девонского периода и в начале карбона.

ОСНОВНЫЕ ОРИКТОКОМПЛЕКСЫ

Органические остатки в девоне Средней Азии распределены весьма неравномерно. Большая часть (~60%) девонских отложений настолько бедна макрокаменелостями, что они либо не обнаружены, либо найдены только в малом количестве после длительных и внимательных поисков. В других толщах или слоях органические макроостатки встречаются изредка или в умеренном количестве, в третьих (их ~3%) макрокаменелостей так много, что они в некоторых слоях составляют до 30% и более от общего объема вмещающих пород. Наряду с количественной неравномерностью очень четко выражена и таксономическая дифференциация. Например, амфипоры и тентакулиты в девоне Средней Азии очень обильны. Те и другие обнаружены в тысячах местонахождений. В некоторых слоях остатки амфипор или тентакулитов составляют до 50—70% от общего объема вмещающих пород. Однако в Средней Азии ни в одном местонахождении амфипоры и тентакулиты не были обнаружены совместно (табл. 2). Существенными таксономическими особенностями обладают и другие ориктоценозы. В одних толщах ориктоценозы очень однообразны и состоят в основном из многочисленных остатков какого-либо одного рода, семейства, отряда или класса, в других представлены многими крупными таксонами. Ориктоценозы, имеющие между собой существенное таксономическое сходство, образуют ориктокомплексы. В девоне Средней Азии наиболее широко распространены следующие ориктокомплексы: строматопоровый, амфипоровый, кораллово-строматопоровый, коралловый, тамнопоровый, криноидный, криноидно-целентеровый, брахиоподовый, тентакулитовый, граптолитовый, коподонтовый, мшанково-тентакулитовый, псилофитовый, плауново-папоротниковый и др. Остановимся на каждом из них подробнее.

Строматопоровый. Строматопораты в девоне Средней Азии очень многочисленны, но встречаются только в карбонатных породах, содержащих менее 10% терригенного материала. В слоистых органогенно-детри-

Совместная встречаемость разных групп окаменелостей в девоне
Средней Азии

Таксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Амфипоры	100	25	7	8	0	1	0	1	0	?	0	3
Массивные стромато- пораты	25	100	40	40	2	10	0,2	30	0	10	0,5	10
Табуляты	7	40	100	75	4	20	1	60	0	10	0,5	10
Ругозы	8	40	75	100	3	20	1	56	0	10	0	10
Мшанки	0	10	20	14	100	40	10	30	15	20	10	30
Брахиоподы	1	10	15	15	4	100	3	40	4	15	10	40
Цефалоподы	0	2	5	4	10	30	100	30	15	20	25	100
Криноидеи	0,5	15	25	20	5	20	1	100	1	5	10	30
Трилобиты	0	0	0	0	30	40	30	40	100	30	40	70
Остракоды	?	20	20	20	10	30	3	20	5	100	20	80
Тентакулиты	0	0,5	0,5	0	2	10	5	30	4	10	100	90
Кодоныты	1	2	2	2	1	3	1	5	1	5	6	100

Примечание. Цифрами в таблице обозначено процентное отношение местонахождений, в которых встречены представители двух групп, общему числу местонахождений рассматриваемой группы.

товых известняках они паходятся обычно в подчиненном количестве вместе с табулятами, криноидеями и представлены только массивными колониями. Гораздо больше строматопорат в грубослоистых доломитовых известняках и в доломитах, содержащих менее 1% терригенного материала и почти не содержащих или содержащих очень мало детрита. В таких доломитовых породах строматопораты резко доминируют над другими группами и образуют собственный строматопоровый ориктоценоз. Местами в нем строматопорат так много, что их колонии составляют до 10–20% от общего объема вмещающих пород. В одних слоях или участках преобладают небольшие желвакообразные и более крупные неправильно полушаровидные колонии (диаметром 5–20, реже до 40 см) массивных строматопорат, в других прослоях (мощностью 10–30 см, реже до 1 м и более) в большом количестве встречаются мелкие и однообразные амфипоры диаметром 3–5, длиной 20–30 мм. В некоторых прослоях амфипор так много, что они составляют до 40–50% от общего объема вмещающих пород. Во многих местах массивные строматопораты и амфипоры паходятся совместно. Представители других групп в строматопоровом ориктокомплексе встречаются значительно реже и представлены относительно тонкими (диаметром 5–15 мм) и длинными (от 30 до 100 мм) одиночными ругозами, ветвистыми, реже желвакообразными (обычно мелкими) колониями табулят, мелкими брахиоподами и местами очень мелкими (длиной 5–15, шириной 3–7 мм), но весьма многочисленными гастроподами. Местами встречаются обломки стеблей криноидей, водоросли. Колониальные ругозы и гелиолитоидеи не обнаружены. В целом таксономический состав в строматопоровом ориктокомплексе однообразный. В одном слое совместно паходятся обычно от 1 до 4, реже до 5–10 видов и родов. Из них 1–2 резко доминируют.

Значительная часть органических остатков в строматопоровом ориктокомплексе лишена механического повреждения. Однообразие органических остатков, мелкие их размеры (кроме колоний массивных строматопорат), очень малое количество детрита и терригенного материала, преобладание доломитов — все указывает на то, что строматопоровое сообщество обитало в условиях повышенной глубины (вероятно, первые сотни метров) и повышенной солености.

В Средней Азии массивные строматопораты также встречаются в позднем ордовике и силуре, однако в ордовике и раннем силуре они всегда паходятся вместе с кораллами (обычно в подчиненном количестве) и не образуют собственного сообщества. Строматопоровое сообщество

в Средней Азии появилось в позднем силуре и достигло очень широкого развития в девоне до франского века включительно.

Амфиоровый ориктокомплекс. Близок к строматопоровому, с ним тесно ассоциирует и связан постепенным переходом. Амфиоры в Средней Азии известны от нижнего силура до турнейского яруса, однако в нижнем силуре, фамене и в нижнем карбоне они редки, а с верхнего силура по фран встречаются в колоссальном количестве. В девоне Средней Азии широко развиты темно-серые грубослоистые доломиты, почти лишенные детрита и содержащие менее 1% терригенного материала. В них в очень большом количестве встречаются мелкие (диаметром 3—5, длиной 10—20, реже до 30 мм) и однообразные амфиоры. В некоторых слоях (мощностью от 20 см до 5 м и более) амфиор так много, что их остатки составляют от 10 до 60% от общего объема вмещающих пород. Как правило, все амфиоры лишены механического повреждения. Характерно, что почти во всех просмотренных местонахождениях (их более 100) никакой четко выраженной азимутальной ориентировки амфиор не отмечалось. Другие фаунистические группы в амфиоровом ориктокомплексе в одних местах не встречаются, в других встречаются в резко подчиненном количестве и представлены желвакообразными и неправильно шаровидными колониями строматопорат, реже — одиночными ругозами, ветвистыми и желвакообразными колониями табулят, брахиоподами, очень редкими криноидеями, водорослями. В этом заключается его сходство со строматопоровым ориктокомплексом. Большинство окаменелостей (кроме криноидей) лишено механического повреждения. В одном местонахождении встречаются от 1 до 3, реже до 6 родов. Один из них (из числа амфиор) доминирует.

Амфиоровый ориктокомплекс характеризуется наибольшей численностью и наибольшим однообразием органических макроостатков девона Средней Азии. Амфиоры, как и массивные строматопораты, обитали в условиях повышенной глубины и повышенной солености, только условия обитания амфиор были более специфичными. Доломиты и доломитовые известняки с обильными амфиорами в Средней Азии очень широко распространены с верхнего силура по фран, для фамена не характерны, а в карбоне и перми отсутствуют. Во многих разрезах отложения с амфиоровым ориктокомплексом чередуются с отложениями со строматопоровым, или тамнопоровым, или строматопорово-амфиоровым ориктокомплексами. Мощности карбонатных толщ с амфиоровыми и строматопоровыми ориктокомплексами в Южном Тянь-Шане от 100 до 1000 м.

Кораллово-строматопоровый ориктокомплекс. В нижнем девоне Зеравшано-Гиссарской горной области очень широко распространены темно-серые средне- и толстослоистые, местами доломитовые известняки общей мощностью от 200 до 1000 м. В одних прослоях встречаются в колоссальном количестве и доминируют над другими группами одиночные ругозы. В подчиненном количестве встречаются амфиоры, массивные строматопораты, желвакообразные, желвакообразно-цилиндрические, цилиндрические и ветвистые колонии фавозитид, брахиоподы, остракоды, обломки стеблей криноидей. В других прослоях доминируют амфиоры, в третьих — желвакообразные и цилиндрические колонии фавозитид, в четвертых — строматопораты. Местами много брахиопод, остракод. В некоторых прослоях строматопораты, одиночные ругозы и табуляты находятся совместно и составляют до 90—99% особей и суммарной биомассы всех макроорганизмов. В подчиненном количестве встречаются фораминиферы, водоросли, остракоды, обломки стеблей криноидей, брахиоподы, тентакулиты, конодонты, реже — гастроподы, трилобиты [3]. В одном местонахождении обычно встречается от 3 до 10, редко до 20 родов макроорганизмов. Обычно 1—2 рода доминируют. Всего в этом ориктокомплексе до 60 родов. Подавляющее большинство ругоз (>95% экз.) представлено одиночными формами. Численность и суммарная биомасса строматопорат и особенно кораллов очень большая. Их остатки в некоторых слоях (мощностью до 2—5 м) составляют до 30% от общего объема вмещающих пород.

Коралловый ориктокомплекс. В нижнем и среднем девоне, реже во фране, имеется много пачек с обильными кораллами. В большинстве местонахождений доминируют табуляты, в основном фавозитиды. В других (более редко) преобладают колониальные ругозы, в третьих — колониальные и одиночные ругозы, в четвертых — табуляты и ругозы и т. д. Например, в нижнем девоне Центрального Таджикистана в большом количестве встречаются табуляты. В слоистых песчанисто-глинистых известняках местами очень много мелких желвакообразных, полусферических и комковатых колоний фавозитид. В некоторых прослоях фавозитид так много, что их полипняки составляют до 20% от общего объема вмещающих пород. В резко подчиненном количестве вместе встречаются одиночные ругозы, обломки стеблей криноидей, брахиоподы. В Шишкатском разрезе в одних прослоях карбонатно-терригенных пород очень много табулят, другие прослои переполнены крупными (диаметром 10—60, высотой 5—30 см) дискоидальными массивными колониями ругоз, в третьих — обилие мелких одиночных ругоз, в четвертых — табуляты, одиночные и колониальные ругозы в большом количестве и разнообразии встречаются совместно. Часто встречаются обломки стеблей криноидей, реже — массивные строматопоры, обломки раковин брахиопод, мшанки. Таксономический состав богат, от 3 до 40 родов в одном слое и до 100—150 родов в ориктокомплексе. В коралловом ориктокомплексе полипняки табулят и некоторых ругоз обычно встречаются целыми или имеют незначительные механические повреждения, в то время как в криноидно-целентератовых ориктоценозах значительная часть кораллов и строматопорат механически повреждена или встречается в виде обломков.

Тамнопоровый ориктокомплекс. Широко распространен в нижнем и среднем девоне и во франском ярусе верхнего девона. Сообщества ветвистых табулят изредка встречаются в силуре. В других стратиграфических подразделениях палеозоя Средней Азии неизвестны. Вмещающие отложения представлены средне- и грубослоистыми известняками, доломитовыми известняками и доломитами, практически не содержащими или содержащими очень мало детрита и менее 1% терригенного материала. Таксономический состав невелик: от 1 до 4, реже до 10 родов в одном местонахождении. Из них 1—2 резко доминируют. Около 30 родов во всем девонском тамнопоровом ориктокомплексе. Доминируют цилиндрические и ветвистые колонии табулят (роды *Thamnopora*, *Striatopora*, *Cladopora* и др.), местами много амфипор.

В некоторых слоях органических остатков очень много и они составляют до 10—40% от общего объема вмещающих пород. В резко подчиненном количестве встречаются мелкие (диаметром 3—10 см) желвакообразные колонии фавозитид, амфипоры, желвакообразные, цилиндрические и неправильно шаровидные колонии строматопорат диаметром от 1 до 20, реже до 30 см, одиночные ругозы и значительно реже — обломки стеблей криноидей, гастроподы, брахиоподы, остракоды. Большинство фаунистических остатков (кроме криноидей) лишено механического повреждения. Обычно тесно ассоциируется с амфипоровым и строматопоровым ориктокомплексами.

Криноидный ориктокомплекс. Девонские криноидеи были мелководными теплолюбивыми организмными и обитали на твердом скалистом дне. Соленость моря была нормальной, подвижность воды сильная. В девоне (главным образом в нижнем) Средней Азии очень широко развиты органогенно-детритовые криноидные известняки, в которых обломки стеблей криноидей составляют обычно от 3 до 30, а местами до 70% от общего объема вмещающих пород. В тех пластах, где наиболее обильны криноидеи, представители других групп почти не встречаются или встречаются редко (в сотни раз реже криноидей) и представлены обломками массивных строматопорат, табулят, ругоз, брахиопод, тентакулитов. В пластах, где обломков стеблей криноидей несколько меньше (до 5—20% от общего объема вмещающих пород), в одних местах органические остатки также в основном состоят из одних обломков стеблей криноидей, в других местах вместе с криноидеями и иногда в большом коли-

честве и разнообразии встречаются массивные строматопораты, табуляты, одиночные и колониальные ругозы, брахиоподы (обычно представленные ребристыми раковинами), тентакулиты, реже мшанки, трилобиты. Большинство органических остатков, находящихся вместе с криноидеями, механически повреждены или встречаются в виде обломков. В терригенных породах, а также в известняках, лишенных детрита, в грубослоистых доломитовых известняках и доломитах с амфипорами криноидеи, как правило, не встречаются. Таксономический состав в криноидном ориктокомплексе различный. Обычно от 3 до 20, реже до 30—40 родов в одном местонахождении и около 150 родов в ориктокомплексе. Наибольшее обилие и разнообразие криноидей Средней Азии обнаружено в нижнем — среднем девоне и особенно в нижнем девоне сая Шишкат, где наряду с обильными обломками стеблей встречаются разнообразные чашечки. Так, Т. В. Шевченко за три полевых сезона было собрано более 1000 чашечек, отнесенных ею к 20 родам. К сожалению, этот великолепный палеонтологический материал в связи с плохой организацией научно-исследовательских работ остался почти необработанным и неопубликованным.

Криноидно-целентератовый ориктокомплекс. Близок к криноидному и связан с ним постепенным переходом. Отличается обилием кораллов и строматопорат. Очень широко распространен в нижнем и среднем девоне Южного Тянь-Шаня. Вмещающие породы представлены тонко- и средне-слоистыми органогенно-детритовыми, слегка глинистыми, иногда незначительно кремнистыми известняками, местами с желваками кремней. Количество кремнистого материала в отдельных слоях колеблется от 0 до 5%, терригенного — от 0,1 до 10% (по данным С. В. Щипанова). В таких породах в колоссальном количестве встречаются обломки стеблей криноидей, массивные колонии табулят и строматопорат, реже — фораминиферы, водоросли, одиночные и колониальные ругозы, гелиолитоидеи, брахиоподы, остракоды, тентакулиты, конодонты. Амфипоры, как правило, отсутствуют. Таксономический состав очень разнообразный. В одном местонахождении совместно встречаются до 20—30 родов. А в целом в ориктокомплексе определено около 200 родов. Фаунистических остатков местами так много, что в некоторых прослоях они составляют до 30—60% от общего объема вмещающих пород (обычно от 3 до 30%). Около 95% суммарной биомассы составляют криноидеи, строматопораты и табуляты. Органические остатки распределены неравномерно. В одних прослоях доминируют криноидеи, в других — криноидеи и строматопораты, в третьих — криноидеи и табуляты. В некоторых прослоях много криноидей, брахиопод и остракод. Одиночные ругозы встречаются как в рассеянном виде, так и незначительными скоплениями. Гелиолитоидеи и колониальные ругозы в одних местах встречаются в рассеянном виде, в других образуют незначительные группировки — банки. Колонии строматопорат и гелиолитоидей обычно шаровидные и полушаровидные (диаметром 3—20 см), фавозитидшаровидные, полушаровидные и желвакообразные. Брахиоподы представлены толстостворчатыми ребристыми раковинами. Фаунистические остатки сильно механически повреждены. Большинство из них превращено в детрит. Криноидеи всегда встречаются в виде обломков стеблей и рук. В разных местах от 5 до 95% колоний строматопорат, табулят, гелиолитоидей, колониальных ругоз, а также скелетов одиночных ругоз, брахиопод, тентакулитов имеют механические повреждения или встречаются в виде обломков. В более редких случаях колонии табулят, ругоз, гелиолитоидей бывают захоронены в прижизненном положении и образуют небольшие банки, в которых доминируют 1—2 вида кораллов.

Наиболее обильные и таксономически разнообразные целентератово-криноидные ориктоценозы обнаружены в разрезах Шишката, Хаузиэр-ма, Ходжакур-гана и др.

Брахиоподовый ориктокомплекс. В Средней Азии во всех ярусах девонской системы есть много местонахождений, в которых брахиоподы встречаются в колоссальном количестве и доминируют над другими группами. Вмещающие отложения представлены слоистыми, местами ор-

ганогенно-детритовыми известняками и карбонатно-терригенными породами, содержащими от 5 до 80% терригенного материала. Вместе с брахиоподами встречаются обломки стеблей криноидей, реже — водоросли, остракоды, конодонты, еще реже — гастроподы, тентакулиты (преимущественно в нижнем девоне), мшанки, мелкие одиночные ругозы, мелкие колонии табуляты. Таксономический состав от 3 до 20, реже до 40 родов в одном местонахождении, а во всем брахиоподовом ориктокомплексе около 200—250 родов. Наибольшее обилие и разнообразие в нижнем девоне Шишката. В среднем и верхнем девоне таксономический состав более однообразен.

Тентакулитовый ориктокомплекс. Очень широко распространен в нижнем девоне, реже — в среднем и верхнем (табл. 1). Вмещающие породы представлены карбонатными аргиллитами, алевролитами и глинистыми известняками, обычно переслаивающимися с органогенно-детритовыми криноидными известняками и пелитоморфными аргиллитами без тентакулитов. Характерно, что в органогенно-детритовых известняках тентакулиты встречаются изредка, а в прослоях аргиллитов, алевролитов и глинистых известняках — в очень большом количестве. В таких прослоях (мощностью 10—30 см) местами тентакулитов так много, что их раковины составляют до 30—40% от общего объема вмещающих пород. Большинство раковин захоронено целыми, без существенного механического повреждения. В Южном Тянь-Шане в местонахождениях с обильными тентакулитами никакой сколько-нибудь четко выраженной азимутальной ориентировки их раковин не отмечалось, однако почти все раковины захоронены в лежащем положении, т. е. параллельно или субпараллельно к поверхности пластов.

Характерно, что в органогенно-детритовых известняках (где тентакулитов в сотни раз меньше) такая горизонтальная ориентировка не наблюдается. Тентакулиты в них захоронены под различными углами к поверхности пласта и часто бывают механически повреждены или раздроблены. В прослоях с обильными тентакулитами нет или очень мало детрита. Вместе с тентакулитами почти всегда встречаются конодонты (табл. 2). Остатки макроорганизмов в тентакулитовом ориктокомплексе в одних местонахождениях не наблюдаются, в других встречаются в резко подчиненном количестве и представлены остракодами, мелкими тонкостворчатыми и обычно гладкими брахиоподами, наутилоидеями, мелкими обломками стеблей и рук криноидей (табл. 2). В нижнем девоне встречаются граптолиты. Таксономический состав невелик, от 2 до 15 родов в одном местонахождении и около 30—40 родов в ориктокомплексе.

Граптолитовый ориктокомплекс. В ордовике и силуре Средней Азии песчано-сланцевые граптолитовые толщи развиты очень широко, имеют большие мощности (до 1—3 км) и составляют около 30—40% суммарного объема пород этих систем. В нижнем девоне встречаются они редко, имеют малые мощности (от 1 до 40 м) и составляют менее 0,1% от общего объема раннедевонских пород. Так, в раннем девоне Шишката, Димворы и в других местах изредка встречаются маломощные пачки тонкозернистых (сланцы, алевролиты, песчаники) терригенных пород, в которых часто встречаются граптолиты, а другие макроорганизмы наблюдаются редко или не встречаются.

Конодонтовый ориктокомплекс. В силуре Средней Азии конодонты встречаются изредка, а начиная с жединского века — в очень большом количестве во всех ярусах девонской системы [4]. В одних местонахождениях они находятся вместе с цефалоподами, остракодами, тентакулитами, реже с брахиоподами, гастроподами, мшанками, трилобитами, граптолитами, еще реже со строматопоратами, кораллами, криноидеями. Кроме того, очень много конодонтов в слонистых пелитоморфных карбонатных и карбонатно-кремнистых алевролитах и аргиллитах, в которых остатки макроорганизмов встречаются очень редко или не наблюдаются. Из микроорганизмов вместе с конодонтами местами находятся радиолярии. В таких пелитоморфных породах конодонты в некоторых пробах представлены тысячами экземпляров.

Мшанково-тентакулитовый ориктокомплекс. В большинстве разрезов девона Средней Азии мшанки встречаются редко или совсем не встречаются. Однако в фаменских отложениях Восточного Памира находятся пачки (1—10 м) тонкослоистых песчанисто-глинистых известняков, которые содержат большое количество мшанок вместе с обильными тентакулитами, брахиоподами и более редкими обломками стеблей криноидей. В некоторых прослоях (2—20 см) эти окаменелости составляют до 30—70% от общего объема вмещающих пород [7]. Колонии мшанок и тентакулиты в большинстве случаев лишены механического повреждения, а большинство раковин брахиопод и все криноидеи находятся в раздробленном виде.

Псилофитовый ориктокомплекс. В раннем — среднем девоне (в основном в зигене — эйфеле) Тянь-Шаня широко развит псилофитовый ориктокомплекс. Известно несколько десятков пунктов, где в терригенных толщах нижнего девона и эйфеля собраны остатки наземных растений, среди которых преобладают псилофиты.

В Туркестанском хребте и поблизости от него фрагментарные остатки псилофитов также изредка встречаются в морских нижнедевонских и эйфельских отложениях вместе с брахиоподами, граптолитами, тентакулитами, криноидеями и другими морскими организмами. Вероятно, девонские псилофиты росли на Туркестанском острове, а затем частично попадали и захоронялись в окружающем его море.

Плауново-пропапоротниковый ориктокомплекс. В верхнем девоне Северного (и Среднего) Тянь-Шаня известны терригенные толщи (сланцы, алевролиты, песчаники, конгломераты) с остатками наземных растений, среди которых преобладают плауновые, пропапоротниковые и др.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ

1. Девонская фауна Средней Азии — одна из богатейших в мире. Она представлена в основном многочисленными и разнообразными морскими беспозвоночными, таксономический состав которых менялся в течение всего девонского периода. Наибольшее обилие и разнообразие строматопорат, кораллов, брахиопод, тентакулитов, криноидей и водорослей приходилось на ранний девон.

2. Девонская фауна соответствует единому крупному этапу эволюции органического мира. Появление девонской фауны приурочено к началу девонского периода, а исчезновение — к началу карбона.

3. Хотя значение биотических факторов в эволюции таксонов бесспорно, большую роль в расцвете и исчезновении многих таксономических групп играли абиотические условия. Эти условия можно разделить на региональные и глобальные. К первым относятся изменения глубины морского дна, солености воды, температуры, характера осадконакопления, а ко вторым — космическая радиация. Изменения первых сильно влияло на таксономический состав организмов, однако эти влияния были в основном местными. Наряду с региональными происходили глобальные биособытия, почти независимые от влияния местных факторов. Например, среди морских беспозвоночных наиболее чувствительными к абиотическим изменениям были кораллы и аммоноидеи. Представители этих двух групп с девона до конца палеозоя и в мезозое были очень обильными и разнообразными, но обитали в разных экологических условиях, в разных биотопах и эволюционировали с различной скоростью. Однако крупнейшие кризисы в их эволюции и крупнейшие смены их таксономического состава происходили глобально и были приурочены к одним и тем же геохронологическим уровням: к границе между силуром и девонем (крупная смена таксономического состава кораллов, возникновение аммоноидей), между девонем и карбоном, между пермью и триасом, между триасом и юрой, между мелом и палеогеном. К этим же геохронологическим рубежам приурочены глобальные смены таксономического состава и большинства других групп.

4. Появление новых таксонов-конкурентов существенно не влияло на исчезновение ранее возникших и обитавших в аналогичных условиях. Например, появление среди кораллов в венлоке — раннем девоне большого количества (более 100) новых видов и родов значительно не повлияло на существование возникших ранее родов, таких как *Favosites*, *Heliolites*, *Tryplasma* и др., процветавших в силуре — среднем девоне. Во второй половине среднего девона началось и продолжалось до фаменского века вымирание подавляющего большинства видов, родов и семейств кораллов в глобальном масштабе, а сколько-нибудь заметного возникновение новых таксонов кораллов для этого времени не отмечено. В фаменском веке наступил крупнейший в палеозое кризис в эволюции кораллов глобального масштаба. В фамене Средней Азии морские мелководные карбонатные и карбонатно-терригенные отложения с обильными фораминиферами, мшанками, брахиоподами, криноидеями, тентакулитами, конодонтами широко распространены, однако кораллы в них не обнаружены. В то же время в аналогичных отложениях позднего ордовика — среднего девона и карбона — перми остатки кораллов встречаются в большом количестве и разнообразии, составляя иногда до 10–20% от общего объема вмещающих пород.

5. Никаких признаков кратковременных глобальных или региональных катастроф в развитии девонской фауны Средней Азии не отмечено. В разрезах девона Средней Азии следы процветания морских беспозвоночных можно наблюдать на всех геохронологических уровнях и интервалах. Исчезновение крупных таксонов не было внезапным, а предвлялось морфологическими, таксономическими и экологическими их изменениями.

Автор благодарит Б. С. Соколова, И. С. Барскова, А. Ю. Розанова, И. А. Бардашева, Г. Н. Менакову, Д. А. Старшинина за консультации и замечания, которые учтены при подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бардашев И. А. Комплексы конодонтов в нижнем девоне Центрального Таджикистана // Сов. геология. 1980. № 10. С. 60–66.
2. Богословский Б. И. Раннедевонские амmonoидеи Зеравшанского хребта // Палеонтол. журн. 1980. № 4. С. 51–66.
3. Ким А. И., Ерина М. В., Апекина Л. С., Лесовая А. И. Биостратиграфия девона Зеравшано-Гиссарской горной области. Ташкент: Фан, 1984. С. 1–93.
4. Машкова Т. В., Апекина Л. С. Конодонтовые зоны и граница нижнего и среднего девона СССР // Докл. АН СССР. 1978. Т. 241. № 2. С. 449–452.
5. Обуг А. М. Самые поздние монограпиды девона Средней Азии // Докл. АН СССР. 1972. Т. 206. № 5. С. 1215–1218.
6. Опорный разрез силура и нижнего девона Подолии. Л.: Наука, 1972. 262 с.
7. Орловский М. Б. Родовые комплексы мшанок из среднепалеозойских отложений Тянь-Шаня // Материалы по палеогеографии и тектонике Тянь-Шаня. Фрунзе: Илим, 1966. С. 126–133.
8. Сикстель Т. А., Худайбердыев Р. О флорах прошлого Средней Азии // Палеоботаника Узбекистана. Т. 1. Ташкент: Фан, 1968. С. 3–86.

Институт геологии АН ТаджССР
Душанбе

Поступила в редакцию
14.II.1988

УДК 564.52 : 551.73(517.3)

ЖУРАВЛЕВА Ф. А.

НОВЫЕ ПАЛЕЗОЙСКИЕ ЦЕФАЛОПОДЫ МОНГОЛИИ

Из ордовика, силура, девона и карбона Монголии описаны новые роды и виды: *Apatoceras* (*A. inauditum*), *Paranothoceras* (*P. disertum*) (Nautiloidea, Oncoceratida), *Tinacoceras* (*T. khutsinense*, *T. inusitatum*) (Actinoceratoidea, Actinoceratida), *Euloxoceras manlayense*, *Buchanoceras frequens*, *Ulmioceras* (типовой вид – *Baykonuroceras accomodatum* Zhuravleva, 1978), *Orthodochmioceras placatum* (Orthoceratoidea, Pseudorthoceratida).

Палеозойские неаммоноидные цефалоподы Монголии изучены еще весьма слабо. Специальных сборов остатков этих моллюсков там не проводилось. Однако изучение даже небольшого материала, собранного попутно с другими группами, показывает, что головоногие моллюски в ордовикских, силурийских и девонских морях, существовавших на территории Монголии, были многочисленны и разнообразны по таксономическому составу. Ранее автором было описано девять видов, принадлежащих восьми родам, семи семействами и четырьмя отрядами наутилоидей, ортоцератоидей и актиноцератоидей [2, 3]. При этом надо отметить, что систематическая принадлежность примерно половины форм, полученных тогда для изучения, из-за плохой сохранности определить точно не удалось. Позднее разными лицами нам было передано еще около двух десятков раковин цефалопод из силура, девона и карбона МНР, среди которых выявлено семь новых видов. Они принадлежат к шести родам разных семейств из трех вышеупомянутых надотрядов, причем три рода установлены впервые.

Наиболее примечателен из описанных видов венлокский *Orthodochmioceras placatum* с характерными внутрисифонными отложениями на вентральной стороне сифона, имеющими вид прута, который постепенно выклинивается по направлению к устью. Многочисленные виды рода *Orthodochmioceras* Chen, 1981 описаны его автором из венлокских отложений центрального и Юго-Западного Китая [4]. Этот род вместе с близким к нему родом *Actinodochmioceras* выделен им в самостоятельное семейство *Orthodochmioceratidae*, характеризующееся внутрисифонными отложениями, состоящими из непрерывных наклонных пластин на вентральной стороне сифонной полости, черепицеобразно налегающих одна на другую и показывающих в поперечном сечении радиальную структуру. Семейство *Orthodochmioceratidae* вместе с *Troedssonellidae* Kobayashi, 1935 и *Narthecoceratidae* Flower, 1958 Ю. Чен объединил в надсемейство *Orthodochmiocerataceae*. Согласно Международному кодексу зоологической номенклатуры, это надсемейство должно получить название *Troedssonellaceae* Kobayashi, 1935.

Интересна также находка в шаргатинских слоях, считающихся аналогом таштыпской свиты Минусинской котловины [1], рода *Paranothoceras* близкого к роду *Nothoceras* Barrande, 1856 из далей (? эйфеля) Баррандиена [5]. Новый вид рода *Buchanoceras* Teichert et Glenister, 1952, известного из злихова Австралии и лохкова Подолии, обнаружен в бортегских слоях лохковского яруса Восточной Гоби.

При более тщательном изучении голотипа вида, описанного как *Baykonuroceras accomodatum* Zhuravleva, 1978, выявлены весьма существенные отличия его от видов *Baykonuroceras*, в особенности от типового,

свидетельствующие о принадлежности его к другому, новому роду, которого описан ниже под названием *Ulmiosceras*.

Изученный материал собран сотрудниками Палеонтологического института АН СССР Р. Е. Алексеевой и Л. М. Улитиной и сотрудником НПО «Аэрогеология» А. Б. Цукерник, которым автор выражает свою искреннюю признательность.

ОТ Р Я Д ONCOCERATIDA FLOWER IN FLOWER ET KUMMEL, 1950

СЕМЕЙСТВО TRIPLEUROCERATIDAE FOERSTE, 1926

Род *Apatoceras* Zhuravleva, gen. nov.

Название рода от *apate* греч. — заблуждение.

Типовой вид — *A. inauditum* sp. nov.

Диагноз. Раковина ортоцераконовая или, возможно, субциртоцераконовая, длиноконическая, в поперечном сечении округло-треугольная, с уплощенными дорсальной и вентролатеральными сторонами. Поверхность гладкая. Газовые камеры короткие. Перегородочная линия с едва различимыми дорсальной и вентролатеральной лопастями и дорсолатеральным седлом. Сифон расположен в середине между центром и уплощенной дорсальной стороной. Сегменты его слабовыпуклые, удлиненные, к концу фрагмокона становятся изомерными, цилиндрическими. Перегородочные трубки короткие, субортохоанитовые, в конце фрагмокона удлиняются. Соединительные кольца тонкие. Внутрисифонные отложения неизвестны.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Mixosiphonoceras* отличается гладкой раковиной с более узким сифоном, расположенным посередине между дорсальной стенкой и центром, а не у стенки. От *Tripleuroceras* — более узким сифоном из удлиненных, а не уширенных сегментов, расположенным на значительном расстоянии от дорсальной стенки, а не прилегающим к ней. От *Balashovia* — отсутствием поверхностной скульптуры, сифоном, расположенным далеко от центра, и относительно короткой, быстро суживающейся к устью жилой камерой. От *Atomoceras* и *Rugamidoceras* — отсутствием скульптуры и сифоном из выпуклых сегментов, расположенным далеко от дорсальной стенки фрагмокона.

З а м е ч а н и я. Малыми размерами раковины и гладкой поверхностью этот род напоминает представителей семейства *Aktjubocheilidae*, известных пока только из фаменских отложений Южного Урала. Однако сифон у последних состоит из вогнутых, а не из выпуклых сегментов.

Apatoceras inauditum Zhuravleva, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида от *inauditus* лат. — необычный.

Голотип — ПИН, № 3746/7; Монголия, северное побережье озера Хара-Ус-Нур, район гор Шаргат-Ула и Ургат-Ула; средний девон, эйфельский ярус, шаргатинские слои.

О п и с а н и е. Раковина в адоральной части прямая, с короткой жилой камерой, быстро суживающейся к устью во всех направлениях. Устье на дорсальной стороне имеет прямой край, на вентральной — не известно. В основании жилой камеры отношение диаметров ~1. Поверхность гладкая. Газовые камеры короткие: на диаметр приходится 3,5—4,5 камеры. Перегородки вогнуты менее чем на длину одной камеры (последние четыре-пять перегородок приобрели форму воронок, вероятно, в результате травмы на этом участке раковины). Перегородочная линия образует слабовыраженные дорсальную и вентролатеральные лопасти и небольшое дорсолатеральное седло; вентральная сторона не сохранилась.

Сифон с диаметром 0,08—0,1 диаметра фрагмокона расположен на 0,23 последнего от дорсальной стенки раковины. Сегменты сифона слегка выпуклые, удлиненные, с отношением длины к ширине 1,5; у жилой

камеры они становятся изомерными, цилиндроидными. Перегородочные трубки очень короткие, субортохоанитовые, к жилой камере удлиняются и составляют ~0,5 длины камеры. Соединительные кольца тонкие.

Внутрисифонные отложения неизвестны.

М а т е р и а л. Голотип (сборы Р. Е. Алексеевой, 1974 г.).

СЕМЕЙСТВО NOTHOCERATIDAE FISCHER, 1882

Род *Paranothoceras* Zhuravleva, gen. nov.

Типовой вид — *P. disertum* sp. nov.

Д и а г н о з. Раковина наутиликоновая, эволютная, состоящая не менее чем из четырех оборотов с почковидным поперечным сечением. Поверхность ядра гладкая. Камеры короткие. Перегородочная линия с вентральным и дорсолатеральным седлами и с дорсальной лопастью. Сифон узкий, вентральный, расположен на значительном расстоянии от стенки раковины и состоит из удлиненных сегментов. Он содержит продольные пластины, тянущиеся через весь сегмент и сливающиеся с таковыми соседних сегментов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. От наиболее близкого рода *Nothoceras* отличается сифоном, расположенным на значительном расстоянии от стенки раковины, а не прилегающим к ней. Кроме того, у нашего рода раковинная трубка расширяется вдвое медленнее, чем у *Nothoceras*, как в латеральном, так и в дорсовентральном направлении и менее сжата дорсовентрально.

З а м е ч а н и е. Вид, описанный как *Nothoceras obikhundense* Barskov, Kisselev et Starshinin, 1986, из нижнего силура Зеравшанского хребта, имеющий тарфицераконовую, а не наутиликоновую раковину с оборотами округлотрехугольного, а не почковидного поперечного сечения, и с сифоном, далеко отстоящим от вентральной стенки раковины, представляет, по-видимому, самостоятельный род семейства *Nothoceratidae*.

Paranothoceras disertum Zhuravleva, sp. nov.

Табл. II, фиг. 2

Название вида от *disertus* лат. — ясный, определенный.

Голотип — ПИН, № 3746/50; Северная Монголия, гора Чигертай в 20 км к северу от озера Хара-Ус-Нур; средний девон, эйфельский ярус, шаргатинские слои.

О п и с а н и е. Раковина из существенно охватывающих оборотов, в поперечном сечении сжатых дорсовентрально. Форма сечения оборота почковидная, с плавно округленными выпуклыми вентральной и латеральными сторонами, с четко изогнутой, но не угловатой дорсолатеральной стороной и сравнительно узкой вогнутой дорсальной стороной. Отношение высоты оборота к его ширине 0,75. Срединный угол расширения раковинной трубки 4–5°, боковой — 10°. Жилая камера не известна. Поверхность без крупной скульптуры. Газовые камеры короткие. На третьем обороте на его высоту приходится 2,5–3,0 камеры. Перегородки вогнуты примерно на половину длины камеры. Перегородочная линия образует низкое широкое вентральное седло, едва различимую вентролатеральную лопасть, узкое, относительно высокое дорсолатеральное седло и относительно глубокую четкую дорсальную лопасть в области контактового желобка.

Сифон вентральный, узкий. Диаметр его составляет 0,15 высоты оборота, а расстояние от вентральной стенки раковины — 0,11 этой высоты. Сегменты сифона удлиненные, с отношением длины к ширине 1,6–2,0, слегка выпуклые, более широкие на своем заднем конце. Перегородочные трубки довольно длинные ($\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{4}$ длины сегмента), субортохоанитовые с дорсальной стороны и анеухоанитовые с вентральной. Соединительные кольца, по-видимому, неоднослойные, образующие многочисленные продольные пластины, тянущиеся через всю длину сегмента и сли-

вающиеся с таковыми соседних сегментов, так что свободной остается только срединная часть сифонной полости.

Материал. Голотип (сборы А. Б. Цукерник, 1979 г.).

О Т Р Я Д АСТINOCERATIDA TEICHERT, 1933

СЕМЕЙСТВО АСТINOCERATIDAE SAEMANN, 1853

Род *Tinacoceras* Zhuravleva, gen. nov.

Название рода — анаграмма от *Actinoceras*.

Типовой вид — *T. khutsinense* sp. nov.

Диагноз. Раковина ортоцераконовая, в поперечном сечении почти круглая, лишь слегка шире округленная с вентральной стороны, чем с дорсальной. Поверхность без скульптуры, отражающейся на ядре. Перегородочная линия в целом наклонена к вентральной стороне и образует дорсальное и вентральное седла, из которых последнее хотя и ниже первого, однако вполне отчетливое и довольно высокое. Сифон широкий, вентральный, пристенный или расположен близко к стенке фрагмокона. Сегменты сифона широкие, короткие, сильновыпуклые. Перегородочные трубки циртохоанитовые, свободные, без четкого брима. Внутрисифонные отложения пендептные, развивающиеся только или преимущественно на вентральной стороне сифонной полости. Камерные отложения плохо сохранились.

Видовой состав. Два вида из венлока Монголии.

Сравнение. От *Actinoceras* отличается перегородочной линией, образующей на вентральной стороне седло, а не лопасть, и почти круглым поперечным сечением раковины.

Tinacoceras khutsinense Zhuravleva, sp. nov.

Табл. II, фиг. 3

Название вида от родника Хуцин-Булак.

Голотип — ПИН, № 3821/56; Монголия, юго-западное подножье хребта Тохтогийн-Шиль, в 2,5 км к югу от родника Хуцин-Булак; нижний силур, венлокский ярус, верхи хуцинбулакских слоев.

Описание (рис. 1, а). Раковина прямая, умеренно расширяющаяся, слегка сжатая в поперечном сечении. Поверхность ядра гладкая. Ка-

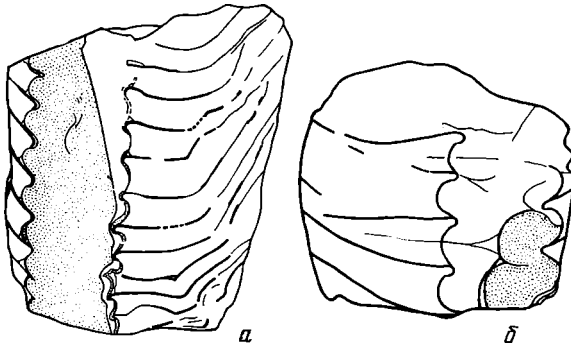


Рис. 1. Виды рода *Tinacoceras* gen. nov.: а — *T. khutsinense* sp. nov.; голотип № 3821/56, дорсовентральный разрез части фрагмокона ($\times 1,0$); б — *T. inusitatum* sp. nov.; голотип № 3821/55, дорсовентральный разрез ($\times 1,2$)

меры очень короткие. На диаметр фрагмокона приходится 9—10 камер. Перегородки наклонены к вентральной стороне и вогнуты не менее чем на длину одной камеры. Перегородочная линия также наклонена к вентральной стороне и образует высокое дорсальное и довольно высокое и широкое вентральное седла. Сифон расположен близко к вентральной

стенке раковины, диаметр его составляет не более 0,4 диаметра фрагмокона. Сегменты сифона короткие, широкие, выпуклые, наклонены к дорсальной стороне. Отношение их длины к ширине 0,3, диаметр перегородочного отверстия составляет 0,8 диаметра сегмента. Перегородочные трубки довольно длинные, брим нечетко отграничен. Соединительные кольца на вентральной стороне более выпуклые, чем на дорсальной, и образуют здесь широкую заднюю зону контакта с перегородкой. Между соединительным кольцом и перегородкой на вентральной стороне хорошо сохранился контактовый слой.

Внутрисифонные отложения на изученном участке фрагмокона на вентральной стороне толстые и занимают почти всю полость сифона, оставляя лишь узкое свободное пространство, с дорсальной стороны. Структура их не сохранилась. На дорсальной стороне сифонной полости отложения очень тонкие, по форме напоминающие париетальные.

Материал. Вместе с голотипом найдены еще 3 экз. (сборы Л. М. Улитиной, 1977 г.).

***Tinacoceras inusitatum* Zhuravleva, sp. nov.**

Табл. II, фиг. 4

Название вида от *inusitatus* лат. — необыкновенный.

Голотип — ПИН, № 3821/55; Монголия, юго-западное подножье хребта Тохтогийн-Шиль, в 2,5 км к югу от родника Хуцин-Булак; нижний силур, венлокский ярус, верхи хуцинбулакских слоев.

Описание (рис. 1, б). Раковина, вероятно, прямая, в поперечном сечении слегка сжатая дорсовентрально, едва заметно шире округленная с вентральной стороны. Отношение срединного диаметра к боковому $>0,9$. Поверхность ядра гладкая. Камеры короткие, на диаметр приходится шесть-семь камер. Перегородки вогнуты на длину одной камеры и слегка наклонены к вентральной стороне. Перегородочная линия в целом наклонена к вентральной стороне и образует высокое дорсальное седло, асимметричную вентролатеральную лопасть и небольшое, но вполне отчетливое вентральное седло.

Сифон почти примыкает к вентральной стенке фрагмокона. Диаметр его на изученном отрезке фрагмокона составляет 0,46 диаметра последнего. Сегменты сифона широкие, короткие, сильно выпуклые, с отношением длины к ширине 0,35—0,40 и с диаметром перегородочного отверстия 0,70 диаметра сегмента. Перегородочные трубки циртохоанитовые, свободные. Соединительные кольца более выпуклые с вентральной стороны, где имеется задняя зона контакта их с перегородкой.

Внутрисифонные отложения пендентные, на изученном отрезке фрагмокона занимающие почти половину внутрисифонной полости с вентральной стороны.

Сравнение. От типового вида отличается относительно низким вентральным седлом перегородочной линии, расположенным на фоне вентральной лопасти, а также более широким сифоном с менее короткими сегментами, не наклонными к дорсальной стороне, и более длинными камерами.

Материал. Голотип (сборы Л. М. Улитиной 1977 г.).

ОТ Р Я Д PSEUDORTHOCERATIDA BARKOV, 1963

НА Д С Е М Е Й С Т В О PSEUDORTHOCERATACEAE FLOWER ET CASTER, 1935

СЕМЕЙСТВО PSEUDORTHOCERATIDAE FLOWER ET CASTER, 1935

Род *Euloxoceras* Miller, Dunbar et Condra, 1933

***Euloxoceras manlayense* Zhuravleva, sp. nov.**

Табл. II, фиг. 5

Название вида — от сомона Манлай.

Голотип — ПИН, № 3746/57; Юго-Восточная Монголия, в 30 км к северо-востоку от сомона Манлай, в 0,6 км к юго-западу от колодца Бильгеху-Худук; нижний карбон, сайншандахудукская свита.

Описание (рис. 2, а). Раковина прямая, длинноконическая, расширяющаяся в дорсовентральном направлении под углом 5–6°, в поперечном сечении сжатая латерально, овальная, с отношением диаметров 1,2. Поверхность гладкая. Камеры короткие. На дорсовентральный диаметр приходится 3,5 камеры. Перегородки вогнуты на 0,8–1,0 длины камеры и практически перпендикулярны продольной оси фрагмокона. Перегородочная линия сохранилась не полностью: видны только часть латеральной лопасти и часть дорсального седла.

Сифон узкий, с диаметром 0,17 диаметра фрагмокона. На изученном отрезке фрагмокона он почти центральный и лишь слегка смещен дорсально на адоральном его конце. Сегменты сифона удлиненные, с отно-

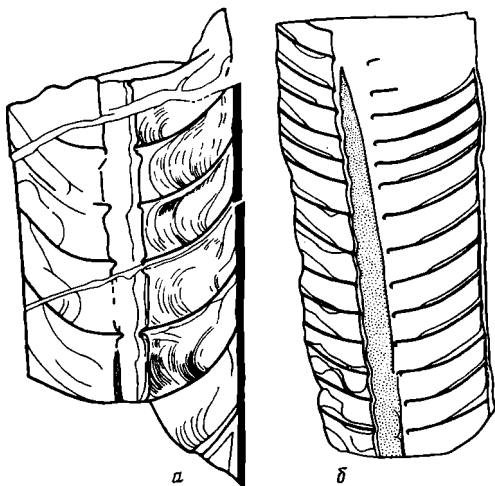


Рис. 2. Представители отряда Pseudorthoceratida; а — *Euloxoceras manlayense* sp. nov.; голотип № 3746/57, дорсовентральный разрез фрагмента фрагмокона ($\times 2,0$); б — *Orthodochmocereras placatum* sp. nov.; голотип № 3821/11, дорсовентральный разрез фрагмента фрагмокона ($\times 1,2$)

шением длины к ширине 1,5–2,0, цилиндрические или слегка вогнутые в своей срединной части. Перегородочные трубки циртхоанитовые с узким бримом. Соединительные кольца резко суживаются на концах, образуя плечики.

Внутрисифонные отложения парietальные, немного более толстые на вентральной стороне.

Камерные отложения муральноэписептальные, заполняющие с вентральной стороны полость камеры; в последнюю очередь при этом заполняется узкая щель в передней части камеры и около сифона. Гипосептальные отложения отсутствуют, и «псевдосепта» не образуется. На дорсальной стороне камерные отложения формируются так же, но с некоторым отставанием.

Сравнение. От типового вида *E. greenei* Miller, Dunbar et Condra, 1933 отличается более узким сифоном (0,17 диаметра фрагмокона против 0,21), почти центральным по положению, слабовогнутыми сегментами и узким бримом. От *E. milleri* Flower, 1939 — отсутствием продольнорребристой скульптуры, менее вогнутыми сегментами сифона и камерными отложениями, состоящими только из плавно переходящих друг в друга муральных и эписептальных частей. От *E. angustius* Gordon, 1960 — также слабовогнутыми сегментами сифона, расположенного очень близко к центру раковины, и отсутствием гипосептальных отложений (у *E. angustius* камерные отложения муральные, эписептальные и гипосептальные четко разграничены).

З а м е ч а н и я. Голотип представляет собой, по-видимому, фрагмент срединной части фрагмокона относительно крупной раковины, где внутрисифонные и камерные отложения развиты уже довольно хорошо, но еще не целиком заполняют полости сифона и камер. Можно думать, что в адоральной части раковины, ближе к жилой камере, сифон заметнее был смещен дорсально, а его сегменты имели большую вогнутость в своей срединной части. В таком случае взрослая раковина по своим морфо-

логическим признакам была бы больше сходна с раковиной типового вида. Однако отсутствие сведений о камерных отложениях у последнего и большие размеры раковины у нашей формы не позволяют с уверенностью отнести ее к типовому виду.

М а т е р и а л. Голотип (сборы В. И. Гольденберга 1974 г.).

СЕМЕЙСТВО САУТОСЕРАТИДАЕ FLOWER, 1950

Род *Buchanoceras* Teichert et Glenister, 1952

Buchanoceras frequens Zhuravleva, sp. nov.

Табл. II, фиг. 6

На з в а н и е вида *frequens* лат.— обыкновенный.

Г о л о т и п — ПИН, № 3746/56; Восточная Гоби, Бортегский массив, восточный склон горы с отметкой 1420,1; нижний девон, лохковский ярус, бортегские слои.

О п и с а н и е. Раковина прямая, медленно расширяющаяся адорально, по-видимому, круглая в поперечном сечении. Поверхность ядра гладкая. Газовые камеры короткие. На диаметр приходится 5—5,5 камер. Перегородки равномерно вогнуты на длину одной камеры. Перегородочная линия образует вентральное седло и, наверное, латеральную лопасть, дорсальная сторона ее неизвестна.

Сифон с диаметром $\sim 1/4$ диаметра раковины заметно смещен из центра к вентральной стороне. Сегменты сифона выпуклые, уширенные, с отношением длины к ширине 0,73—0,87. Перегородочные трубки очень короткие, циртохоанитовые, с нечетко отграниченным бримом. Соединительные кольца с вентральной стороны равномерно выпуклые, с дорсальной — не сохранились. Диаметр перегородочного отверстия составляет $\sim 0,7$ диаметра сегмента. Имеется небольшая задняя зона контакта соединительного кольца с перегородкой.

Внутрисифонные отложения состоят из светлоокрашенных, слоистых пендентных колец в перегородочном отверстии, перекрывающихся темноокрашенными отложениями, имеющими тенденцию к продвижению по соединительному кольцу вперед и несколько медленнее назад. На вентральной стороне внутрисифонные отложения массивнее, чем на дорсальной.

Камерные отложения, также более массивные на вентральной стороне, состоят из эпи- и гипосептальных частей, причем последние, против обыкновения, появляются, по-видимому, раньше эписептальных. Муральные отложения, вероятно, были относительно мало развиты, так как стенка раковины и поверхность ядра, не укрепленные ими, плохо сохранились, в особенности с дорсальной стороны.

С р а в н е н и е. От типового вида отличается главным образом внутрисифонными отложениями, которые смыкаются на дорсальной стороне, образуя кольцо в перегородочном отверстии, раньше, чем сливаются на вентральной стороне с отложениями соседних сегментов (у типового вида внутрисифонные отложения на вентральной стороне достигают такой степени развития, что занимают более половины сифонной полости, в то время как на дорсальную проникают лишь в виде очень тонкого слоя на перегородочной трубке). Кроме того, у нашего вида перегородочная линия не прямопоперечная, а образует вентральное седло, латеральную лопасть (а возможно, и дорсальное седло). Сифон у него несколько шире, чем у типового вида ($1/4$ диаметра раковины против $1/5$).

М а т е р и а л. Голотип (сборы Р. Е. Алексеевой 1980 г.).

СЕМЕЙСТВО ПРОТЕОСЕРАТИДАЕ FLOWER, 1962

Род *Ulmioceras* Zhuravleva, gen. nov.

На з в а н и е рода в честь палеонтолога Улитиной Лидии Михайловны.

Т и п о в о й вид — *Baykonuroceras accomdatum* Zhuravleva, 1978; верхний ордовик, ашгильский ярус, сайринская свита; Гобийский Алтай.

Д и а г н о з. Раковина ортоцераконовая или, возможно, субциртоцераконовая, умеренно расширяющаяся, в поперечном сечении слегка сжатая дорсовентрально. Поверхность с поперечными лирами. Камеры короткие. Перегородки очень слабо вогнуты, постепенно становятся совсем плоскими. Сифон шириной $\sim 1/4$ диаметра фрагмокона смещен к вентральной стороне. Сегменты его в апикальной части удлиненные, слегка выпуклые с вентральной стороны и довольно сильно с дорсальной, становятся в онтогенезе уширенными, более выпуклыми, грушевидными, с наибольшей

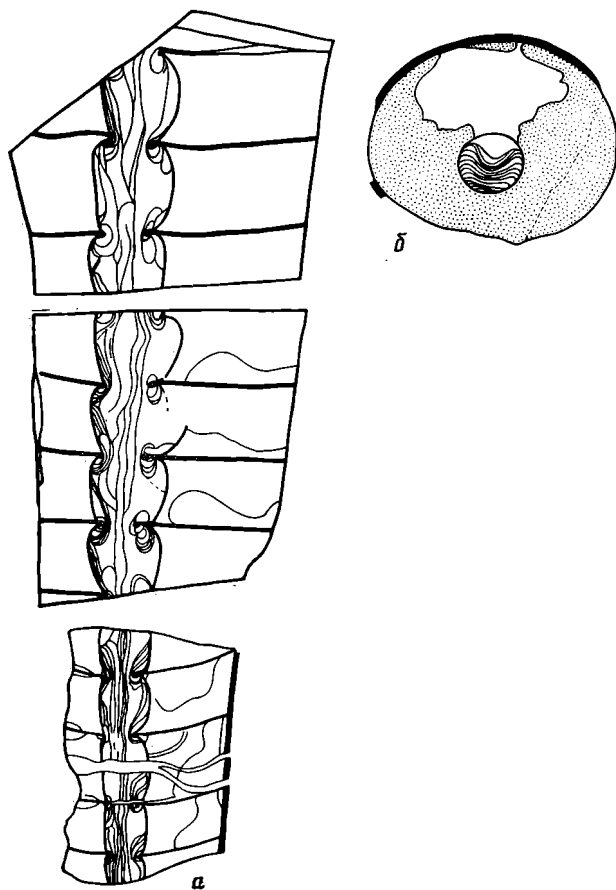


Рис. 3. *Ulmioceras accomodatum* (Zhuravleva, 1978); голотип № 3746/16: *a* – дорсовентральный разрез трех последовательных фрагментов фрагмокона ($\times 3,6$), *б* – поперечный разрез фрагмокона ($\times 3$), точками отмечены камерные отложения; Гобийский Алтай, хребет Джинсэту-Ула в 4,6 км к югу от колодца Чахирин-Худук; верхний ордовик, ашгильский ярус, сайринская свита

выпуклостью в своей передней половине, и далее снова удлиненными. Перегородочные трубки очень короткие, циртохоанитовые, с дорсальной стороны прижатые к перегородке. На дорсальной стороне имеются передняя и задняя зоны контакта соединительного кольца с перегородкой, из которых первая значительно шире. Внутрисифонные отложения билочкальные, парietальные, растущие больше вперед, чем назад, и несравненно более толстые на вентральной стороне, где они, сливаясь в единые слои, тянутся через многие сегменты и занимают половину сифонной полости, в то время как на дорсальной стороне остаются еще дискретными. Камерные отложения мурально-эписептальные, как видно в поперечном сечении фрагмокона (рис. 3, б), также более массивные на вентральной стороне.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Отличается от *Ваукопуросерас* раковиной, быстрее расширяющейся к устью (под углом $9-10^\circ$ против $1-3^\circ$), в поперечном сечении не круглой, а сжатой дорсовентрально, асимметричными сегментами сифона, более выпуклыми с вентральной стороны, а также внутрисифонными отложениями, развитыми преимущественно на вентральной стороне. От среднеордовикского *Proteoceras* отличается меньшими размерами раковины, положением сифона, смещенного от центра к противоположной, вентральной стороне (к вогнутой, а не к выпуклой, если раковина была слегка согнута), перегородками, которые из слабовыпуклых адорально становятся плоскими, и сегментами сифона, образующими переднюю, а иногда и заднюю зоны контакта (рис. 3).

З а м е ч а н и е. Единственный экземпляр типового вида, фрагмент из адапикальной части фрагмокона, с вентральной стороны несколько стерт, что не позволяет точно установить, была ли раковина на этом участке прямой или согнутой.

НА Д С Е М Е Й С Т В О TROEDSSONELLACEAE КОБАЯШИ, 1935

СЕМЕЙСТВО ORTHODOCHMIOCERATIDAE CHEN IN CHEN, LIU ET CHEN, 1981

Под *Orthodochmioceras* Chen in Chen, Liu et Chen, 1981

Orthodochmioceras placatum Zhuravleva, sp. nov.

Табл. II, фиг. 7

Название вида от *placatus* лат. — тихий, спокойный.

Голотип — ПИН, № 3821/11; Монголия, юго-западное подножье хребта Тохтогини-Шиль, в 2,5 км к югу от родника Хуцин-Булак; нижний силур, венлокский ярус, верхи хуцинбулакских слоев.

Описание (рис. 2, б). Раковина ортоцераконовая, длинноконическая, в срединной части фрагмокона расширяющаяся под углом 7° , в поперечном сечении сжатая дорсовентрально, с отношением диаметров $\sim 0,9$. Поверхность ядра без следов скульптуры. Камеры короткие, на диаметр приходится шесть-семь камер. Перегородки вогнуты равномерно, приблизительно на длину одной камеры и, по-видимому, перпендикулярны продольной оси раковины. Перегородочная линия на вентральной стороне приподнята по сравнению с латеральной, на дорсальной стороне она неясна.

Сифон узкий, с диаметром $< 0,2$ диаметра фрагмокона, расположенный на расстоянии $\frac{1}{3}$ диаметра фрагмокона от вентральной его стенки. Сегменты его слегка уширенные, немного выпуклые с вентральной стороны, с дорсальной — их очертания неизвестны. Отношение длины сегмента к его ширине $\sim 0,7-0,8$. Перегородочные трубки очень короткие, субортохоанитовые. Соединительные кольца очень тонкие.

Внутрисифонные отложения, первоначальная структура которых не сохранилась, имеют вид прута на вентральной стороне сифонной полости, постепенно выклинивающегося адорально. Поверхность «прута» с вентральной стороны волнистая, повторяющая конфигурацию стенки сифона, с дорсальной — прямая (в продольном разрезе сифона). На вентральной стороне между стенкой сифона и внутрисифонными отложениями имеется тонкий слой вмещающей породы.

Камерные отложения более массивны на вентральной стороне, где на изученном участке фрагмокона имеются эпи- и гипосептальные части; на дорсальной стороне развиты лишь эписептальные отложения и очень тонкие муральные.

Сравнение. От типового вида *O. radium* Chen отличается, в соизмерной части фрагмокона, более узким сифоном ($< 0,20$ диаметра фрагмокона против $0,26$), выпуклыми сегментами с вентральной стороны и камерными отложениями со слабо развитой муральной частью. От других видов этого рода — сочетанием более узкого сифона, выпуклых сегментов и меньшего угла расширения раковины.

М а т е р и а л. Голотип (сборы Л. М. Улитиной 1977 г.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеева Р. Е. Биостратиграфия и палеозоогеография девона Монгольской Народной Республики: Автореф. дис. д-ра геол.-мин. наук. М.: Наука, 1988. 46 с.
2. Журавлева Ф. А. Некоторые ранне- и среднепалеозойские цефалоподы Монголии // Палеонтол. журн. 1978. № 4. С. 67–76.
3. Журавлева Ф. А. О строении сифона актиноцератоидей (Cephalopoda) // Палеонтол. журн. 1986. № 4. С. 36–48.
4. Chen J., Liu G., Chen T. E. Silurian nautiloid faunas of central and southwestern China // Mem Nanjing Inst. Geol. and Palaeontol. Acad. Sinica. 1981. № 13. P. 1–104.
5. Chlupáč I., Lukeš P., Zikmundová J. The Lower/Middle Devonian boundary beds in the Barrandian area, Czechoslovakia // Geol. et palaeontol. 1979. V. 13. S. 125–156.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
4.VII.1988

Объяснение к таблице II

Фиг. 1. *Apatoceras inauditum* sp. nov.; голотип № 3746/7: 1а – жилая и одна газовая камеры с дорсальной стороны, 1б – перегородка ($\times 2,7$); 1в – дорсовентральный разрез адоральной части фрагмокона ($\times 3,6$).

Фиг. 2. *Paranothoceras disertum* sp. nov.; голотип № 3746/50: 2а – латеральная сторона, 2б – вентральная сторона ($\times 1$), 2в – перегородка ($\times 1,4$), 2г – поперечное сечение сифона ($\times 6$), 2д – дорсовентральное сечение фрагмента фрагмокона ($\times 6$).

Фиг. 3. *Tinacoceras khutsinense* sp. nov.; голотип № 3821/56: 3а – вентральная сторона (половина), 3б – дорсовентральный разрез ($\times 1,3$).

Фиг. 4. *Tinacoceras inusitatum* sp. nov.; голотип № 3821/55: 4а – вентральная сторона, 4б – перегородка ($\times 1,4$), 4в – дорсовентральный разрез фрагмокона ($\times 2,7$).

Фиг. 5. *Euloxoceras manlayense* sp. nov.; голотип № 3746/57, дорсовентральный разрез фрагмента фрагмокона ($\times 2$).

Фиг. 6. *Buchanoceras frequens* sp. nov.; голотип № 3746/56, дорсовентральный разрез фрагмента фрагмокона ($\times 2$).

Фиг. 7. *Orthodochmioceras placatum* sp. nov.; голотип № 3821/11, дорсовентральный разрез части фрагмокона ($\times 1$).

УДК 564.853.763.12:574.13

© 1990 г.

СМИРНОВА Т. Н.

ВАЛАНЖИНСКИЕ БРАХИПОДЫ ПРИКАСПИЙСКОЙ ВПАДИНЫ

Брахиоподы впервые встречены в валанжинских отложениях Актюбинской области. Описано девять новых видов, относящихся к пяти родам, из которых два рода новые: *Akorovorhynchia* и *Narpotothyris*. Выделено новое семейство теребратулид — *Narpotothyrididae*. Большую часть комплекса брахиопод составляют бореальные формы.

Раннемеловые брахиоподы многочисленны и разнообразны в южных районах нашей страны: в Крыму, на Кавказе, в Западной Туркмении. Отдельные местонахождения брахиопод этого возрастного интервала известны с территории Русской плиты: из нижнеготеривских отложений Ульяновской обл. [1], берриаса Московской и Рязанской обл. [2], берриаса и нижнего готерива Ярославской обл. [2–5]. В результате детальных геологических работ, проводимых геологическими партиями ПГО «ЗапКазгеология», геологами Т. Р. Акоповым и В. Н. Беньямовским, впервые обнаружены раннемеловые брахиоподы в Актюбинской обл. близ границы с Оренбургской обл. Брахиоподы приурочены к 3-х метровому слою нижневаланжинских оолитовых железных руд с прослоями и линзами известняков и песчаников. Все брахиоподы найдены в одном местонахождении и представлены смешанным комплексом, основная роль в котором принадлежит бореальным формам. Род *Taimurothyris* Dagys, 1968 известен из ранневожжских — валанжинских отложений севера Сибири, род *Atelithyris* Smirnova, 1975 распространен в готериве Верхнего Поволжья, новый род *Narpotothyris* принадлежит семейству *Narpotothyrididae* fam. nov., характерному для Русской плиты. Влияние южных широт сказалось на ринхонеллидах, принадлежащих семейству *Cyclothyrididae* Makridin, 1964, широко распространенному в морях Тетиса.

Ранневаланжинский возраст отложений в рассматриваемом районе датируется, по определениям П. А. Герасимова, находками аммонитов: *Polyptychites* ex gr. *keyserlingi* Neum. et Uhl., *Polyptychites* sp., и двустворок: *Buchia uncioides* (Pavl.), *Buchia inflata* (Lam.), а также по определениям А. Ф. Вейс белемнитов: *Acroteuthis pseudorussiensis* Pompek, *Acroteuthis* (*Acroteuthis*) *explantoides* polaris Saks et Nalnjaeva.

Оригиналы хранятся на кафедре палеонтологии Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (МГУ), колл. № 139.

ОТ Р Я Д RHYNCHONELLIDA KUHN, 1949

СЕМЕЙСТВО CYCLOTHYRIDIDAE MAKRIDIN, 1964

Род *Akorovorhynchia* Smirnova, gen. nov.

Название рода в честь геолога Т. Р. Акопова.

Типовой вид — *Akorovorhynchia akorovi* Smirnova, sp. nov., чижиний валанжин Актюбинской обл.

Диагноз. Раковина от умеренно до сильновыпуклой, с широким и глубоким синусом на брюшной створке. Передний край изогнут в виде

высокой трапеции. Макушка массивная, загнутая. Ребра многочислен-
ные, обычно более 30, грубые, заостренные, могут сливаться попарно и
по три ребра в передней трети раковины. Зубы массивные, вертикально
ориентированные, имеют в основании тонкую насечку. Развиты один
или два дополнительных зубчика. Зубные пластины длинные, расходя-
щиеся в апикальной части, слабо сходящиеся впереди. Макушечные по-
лости меньше дельтириальной полости. Ножной воротничок отчетливый.
Замочные пластины узкие, вентрально выпуклые в средней части, коле-
нообразно изогнутые в передней части. Круральные основания имеют
четко выраженные в рельефе вентральные и дорсальные окончания.
Плоскость круральных оснований наклонена под углом, близким 45° ,
к плоскости симметрии. Дорсальная септа в виде тонкой пластины в апи-
кальной части и в виде одного или трех валиков, выраженных в различ-
ной степени на расстоянии трети длины створки. Круры радулиферовые.
Все элементы внутреннего строения покрыты толстым слоем дополни-
тельного известкового вещества.

С о с т а в р о д а. Два вида: типовой и *A. compacta* sp. nov.

С р а в н е н и е. От рода *Cyclothyris* McCoy, 1844 отличается сливаю-
щимися близ переднего края ребрами, развитием вентральных окончаний
круральных оснований, узкими, сильноизогнутыми замочными пластина-
ми, четким ножным воротничком, септальной платформой, состоящей из
трех валиков. От рода *Sulcirhynchia* Burri, 1953 отличается значительно
выпуклыми раковинами, ребрами, сливающимися у переднего края, за-
гнутой макушкой, иной ориентировкой зубных пластин, характером кру-
ральных оснований.

Akopovorhynchia akopovi Smirnova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1—4 (см. вклейку)

Н а з в а н и е в и д а в ч е с т ь г е о л о г а Т. Р. А к о п о в а.

Г о л о т и п — МГУ, № 139/1230; Актюбинская обл., р. Карахабда,
59 км по шоссе Актюбинск — Уральск; нижний валанжин.

О п и с а н и е (рис. 1). Раковина широкая, округло-треугольная или
овально-вытянутая в ширину, реже крыловидная. Спинная створка зна-
чительно более выпуклая, чем брюшная. Синус начинается на рассто-
янии трети длины от макушки. Близ переднего края синус становится
широким, трапециевидным в поперечном сечении. Наибольшие ширина и
толщина находятся в передней трети раковины, реже посередине. Комис-
суры острозубчатые. Передняя комиссура перпендикулярна к боковой
комиссуре.

Брюшная створка незначительно выпуклая в макушечной части,
имеет уплощенные края. Плоскость дна синуса направлена под углом
 $100-120^\circ$ к поверхности створки. Синус широкий, обычно с четырьмя,
реже пятью-шестью основными ребрами и двумя-тремя невысокими бо-
ковыми ребрами, выполаживающимися у переднего края. Число ребер в
макушечной части 32—34, близ переднего края 12—14. Макушка невы-
сокая, слегка нависающая над спинной створкой. Апикальный угол $105-115^\circ$.
Форамен ограничен низкими дельтидальными пластинками.

Спинная створка сильновыпуклая. Возвышение, округленное в попе-
речном сечении, выражено в различной степени, обычно четко отделено
от боковой поверхности створки. Несет пять-семь основных ребер посере-
дине и по два-три сглаженных ребра по бокам. Число ребер в макушеч-
ной части створки 33—35, у переднего края 13—15.

Р а з м е р ы в м м и о т н о ш е н и я:

Экз. № Голотип	Д	Ш	Т	Ш : Д	Т : Д
139/1230	18,0	23,8	15,7	1,31	0,87
139/1237	21,0	24,6	18,0	1,17	0,85
139/1241	19,5	23,3	16,0	1,19	0,82

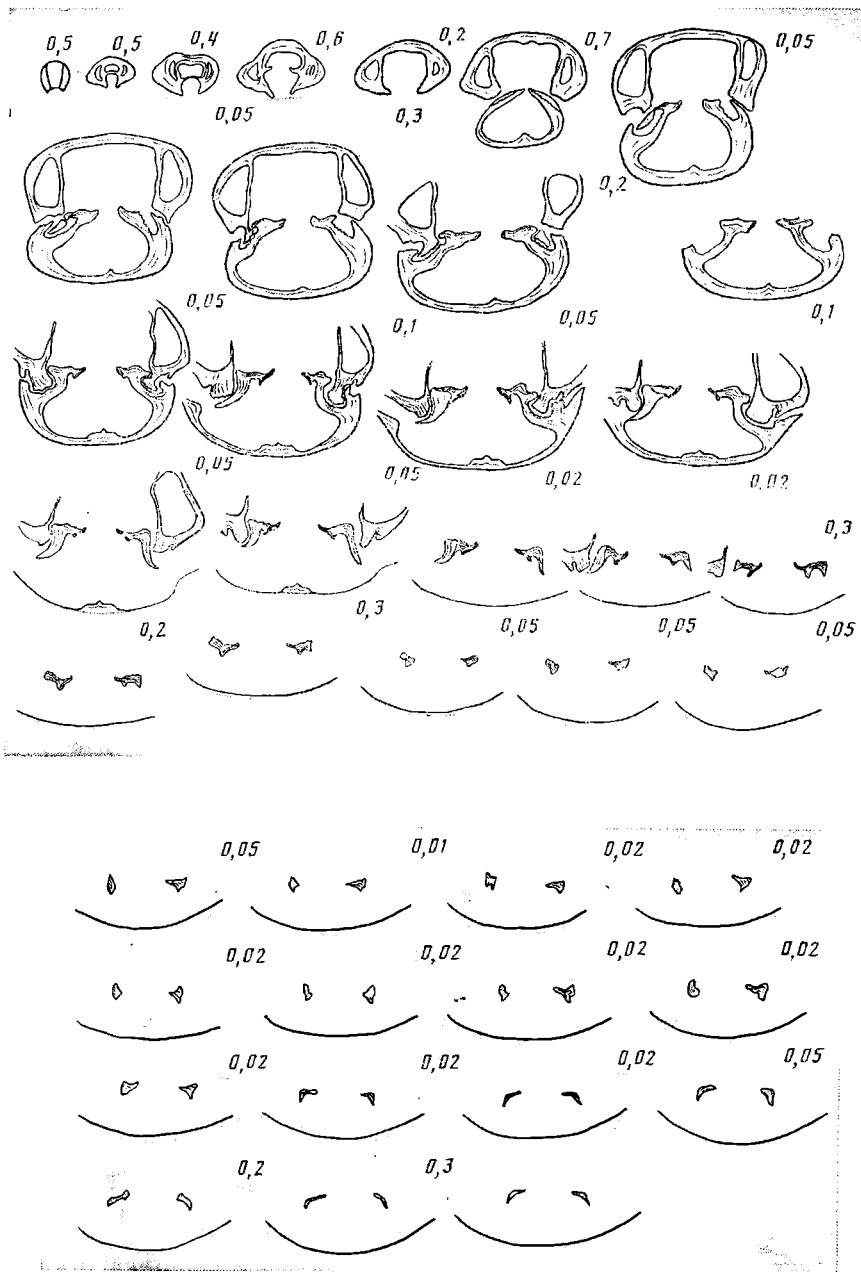


Рис. 1. *Akorovohynchia akorovi* sp. nov.; экз. № 139/1240, серия поперечных срезов

Внутреннее строение. Срединная септа брюшной створки не выражена, срединная дорсальная платформа в виде тройного валика. Ножной воротничок четкий. Зубные пластины слабоизогнутые, субпараллельные. Зубы с насечкой, с наружной стороны каждого зуба развиты по два дополнительных зубчика, ориентированных перпендикулярно к плоскости смыкания створок. Дельтириальная полость в 2 раза больше, чем боковая примакушечная. Внутренняя поверхность круральных оснований незначительно вогнутая. В передней половине вентральные окончания становятся выпуклыми к плоскости симметрии, а дорсальные окончания — вогнутыми. Круры слабоизогнутые, в виде желобов (рис. 1).

Материал. 83 экз. (из них большая часть с хорошо сохранившейся раковиной, 10 целых экз.) из одного местонахождения.

Akorovorhynchia compacta Smirnova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 5, 6

Название вида от *compactus* лат. — компактный.

Голотип — МГУ, № 139/1201; Актюбинская обл., р. Карахабда, 59 км по шоссе Актюбинск—Уральск; нижний валанжин.

Описание. Раковина округло-треугольная или округло-четырёхугольная, с шириной, близкой длине, реже широкая. Спинная створка немного более выпуклая, чем брюшная. Широкий синус начинается на половине расстояния от макушки. Наибольшая ширина приближена к переднему краю, наибольшая толщина находится посередине. Боковые комиссуры плавно изогнутые, зубчатые. Передняя комиссура в виде высокой трапеции с двумя-тремя резкими заостренными зубцами. На каждой створке по 30—40 тонких ребер, в задней половине 10—15 ребер.

Брюшная створка сильно изогнута в передней половине. Боковые края выпуклые, высоко приподнятые над синусом. В середине синуса присутствуют два-три грубых основных ребра и по бокам обычно по одному-два низких ребра, выполаживающихся к переднему краю. Макушка низкая, заостренная, загнутая, ограничена резкими примакущечными киллями. Ложная арка вогнутая, хорошо отделена от поверхности макушки. Апикальный угол 95—108°. Форамен средних размеров, круглый, макушечный. Развита наружная ножная воронка.

Спинная створка от сильновыпуклой до вздутой, равномерно изогнутая по всей поверхности. Возвышение округлое или округло-трапециевидное в поперечном сечении, отделенное от боков створки высокими склонами или плавно переходящее в них. На возвышении три-четыре основных высоких ребра и по два-три низких боковых ребра с каждой стороны, не достигающих до переднего края.

На каждой створке по 30—40 тонких ребер в задней половине раковины и 10—15 грубых заостренных ребер в передней половине. Исчезновение ребер происходит путем выполаживания по несколько штук на бортах синуса и возвышения, утоньшения и исчезновения отдельных ребер по всему переднему краю, слиянию по два-три ребра с преобразованием тонких многочисленных ребер в редкие грубые, заостренные ребра. После резкой остановки роста происходит смена характера ребристости одновременно на одном возрастном уровне.

Размеры в мм и отношения:

Экз. № Голотип	д	ш	т	ш : д	т : д
139/1201	19,6	21,0	16,0	1,07	0,81
139/1212	22,5	23,0	17,0	1,02	0,76
139/1207	21,0	25,5	14,7	1,21	0,70

Внутреннее строение. В брюшной створке срединная септальная платформа в виде простого одинарного валика. Тонкая игловидная септа прослеживается в крайней апикальной части спинной створки. В спинной створке септальная платформа впереди быстро приобретает форму высокого тройного валика, отчетливо выраженного в рельефе. Круральные основания ориентированы перпендикулярно к замочным пластинам.

Сравнение. От *A. akorovi* sp. nov. отличается менее широкой, менее выпуклой раковиной, меньшим количеством ребер в синусе, меньшим апикальным углом, очертанием раковины.

Материал. 21 экз. (из них 5 целых раковин, у остальных обломаны края или кончики макушки) из одного местонахождения.

Род *Cyclothyris* McCoy, 1844

Cyclothyris variabilis Smirnova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 7—9

Название вида *variabilis* лат. — изменчивый.

Голотип — МГУ, № 139/1325; Актюбинская обл., р. Карахабда, 59 км по шоссе Актюбинск — Уральск; нижний валанжин.

Описание. Раковина округленно-треугольная с вытянутой маку-

шечной частью и глубоким синусом. Ширина близка длине. Створки умеренно, реже значительно выпуклые. Бока раковины выпуклые в различной степени. Наибольшая ширина и толщина находятся в передней трети раковины. Передняя комиссура дугообразно изогнутая. Угол сочленения боковых и передней комиссур близок к прямому. На каждой створке 15—16 высоких, заостренных ребер.

Брюшная створка менее выпуклая, чем спинная, может иметь крыловидные уплощенные или сильновыпуклые, закругленные бока. Четко выраженный синус начинается близ макушки, быстро углубляется по направлению вперед. В синусе развиты обычно три-четыре ребра. Синус плавно переходит в бока створки. Макушка высокая, загнутая, заостренная, с резкими примакушечными киями. Ложная арка вогнутая, высокая. Апикальный угол от 80 до 103°. Форамен маленький, подмакушечный. Спинная створка обычно умеренно выпуклая, реже сильновыпуклая. Возвышение с четырьмя-пятью ребрами, округленное, без резкого перегиба переходит в бока створки.

Размеры в мм и отношения:

Экз. № Голотип	д	ш	т	ш : д	т : д
139/1325	17,0	18,5	11,3	1,09	0,66
139/1330	17,8	18,8	12,8	1,06	0,72
139/1327	15,4	15,2	11,3	0,98	0,73

Внутреннее строение. Зубные пластины расходящиеся до субпараллельных, слабовыпуклые, к середине макушечной полости. Вертикально входящие зубы осложнены зубчиком, также вертикально ориентированным. Дорсальная септальная платформа в виде невысокого тройного валика. Круральные основания имеют заостренные копьевидные окончания. Замочные пластины широкие, слабо вентрально выпуклые, направленные под острым углом к плоскости симметрии. Круры радулиферовые, слабоизогнутые.

Сравнение. От *S. adducta* (Smirnova, 1972) отличается большими размерами раковины, меньшим числом ребер на створках и в синусе, более глубоким синусом. От *S. renngarteni* (Smirnova, 1966) отличается более широким синусом, грубыми немногочисленными ребрами, более широкими замочными пластинами, наличием тройного септального валика на спинной створке.

Материал. 30 экз. удовлетворительной сохранности из одного местонахождения.

ОТ Р Я Д TEREBRATULIDA WAAGEN, 1883

НА Д С Е М Е Й С Т В О LOVOIDOTHYROIDEA MAKRIDIN, 1964

СЕМЕЙСТВО BOREIOTHYRIDIDAE DAGYS, 1968

Род *Taimyrothyris* Dagys, 1968

Taimyrothyris ovalis Smirnova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 10, 11

Название вида *ovalis* лат.— овалный.

Голотип — МГУ, № 139/951; Актыбинская обл., р. Карахаба, 59 км по шоссе Актыбинск — Уральск; нижний валанжин.

Описание (рис. 2). Небольшие округлые или округло-пятиугольные раковины с уплощенными краями, нескладчатые. Передняя и боковые комиссуры прямые. Задняя комиссура длинная, незначительно изогнутая. Наибольшая ширина находится посередине или смещена по направлению к макушке.

Брюшная створка значительно более выпуклая, чем спинная. Наибольшая выпуклость находится в макушечной части. Макушка невысокая, загнутая, с четкими макушечными киями. Ложная арка низкая, хорошо обособленная. Апикальный угол 110—120°. Форамен сохранился плохо, можно предполагать, что он имеет поперечно-овальную форму. Симфитий

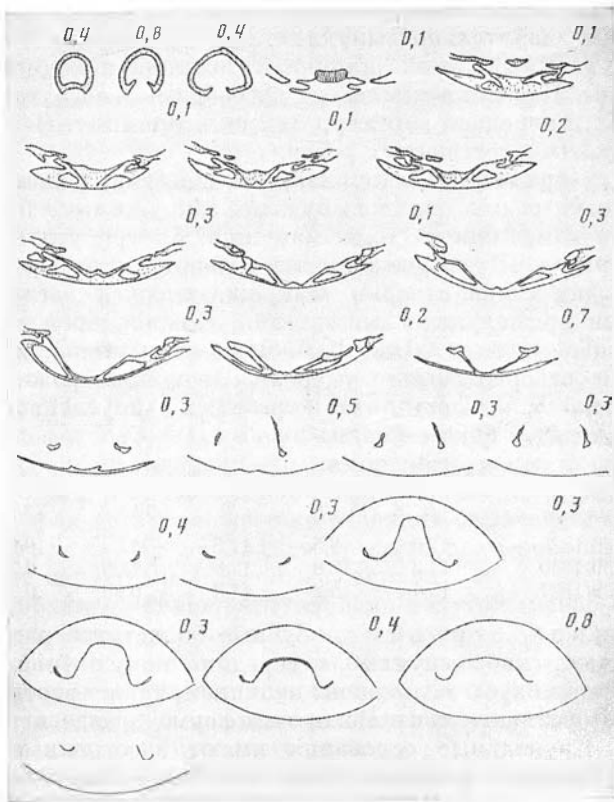


Рис. 2. *Taimyrothyris ovalis* sp. nov.; экз. № 139/954, серия поперечных срезов

широкий, низкий. Спинная створка слабовыпуклая, значительно уплощена по краям.

Размеры в мм и отношения:

Экз. № Голотип	Д	Ш	Т	Ш : Д	Т : Д
139/951	19,2	16,3	7,7	0,83	0,40
139/952	20,0	19,5	8,4	0,97	0,42
139/953	15,0	13,0	7,0	0,81	0,47

Внутреннее строение. Ножной воротничок короткий. Зубы узкие, закругленные, может быть развит дополнительный зубчик на вентральной стороне зуба. Замочный отросток низкий, узкий, слабоогнутый с глубокой насечкой. Замочные пластины слабоогнутые, широкие. Круральные основания слабо выражены. Септальные пластины опираются о дно спинной створки около септального валика. Круральные отростки слабоизогнутые. Поперечная пластина петли от узкодуговидной в сечении близ заднего края до широкодуговидной на переднем крае (рис. 2).

Сравнение. От внешне сходных раковин *T. humilis* Dagys, 1968 отличается меньшим размером, срединным положением наибольшей ширины, заостренными макушечными киями, невыступающими в рельефе круральными основаниями, более широкими замочными пластинами.

Материал. 12 экз. с обломанными краями и 4 целых раковины из одного местонахождения.

Род *Atelithyris* Smirnova, 1975

Atelithyris benjamovskii Smirnova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

Название вида в честь геолога В. Н. Беньямовского.

Голотип — МГУ, № 139/625; Актюбинская обл., р. Карахабда, 59 км по шоссе Актюбинск — Уральск; нижний валанжин.

Описание. Раковина удлиненно-овальная, с узкой макушкой. Створки равновыпуклые, либо брюшная створка немного более выпуклая, чем спинная. Наибольшая ширина находится посередине или смещена к передней трети. Наибольшая толщина расположена посередине. Передняя комиссура незначительно язычковидно изогнутая. Боковые комиссуры прямые. Линия замочного края сильноизогнутая.

Брюшная створка равномерно выпуклая по всей поверхности, гладкая, суженная близ макушки. Макушка высокая, массивная, сильно загнутая, с большим круглым фораменом. Макушечные кили закругленные. Апикальный угол 80–90°.

Спинная створка умеренно выпуклая в средней части и уплощенная по краям. Слабое возвышение намечено близ переднего края.

Размеры в мм и отношения:

Экз. № Голотип	д	ш	т	ш : д	т : д
139/625	33,6	22,5	17,6	0,67	0,52
139/626	34,7	20,7	17,0	0,59	0,46
139/632	32,3	21,0	15,3	0,65	0,47

Внутреннее строение. Ножной воротничок отчетливый. Замочный отросток небольшой, выпуклый. Замочные пластины широкие, вогнутые, могут быть незначительно выпуклыми посередине, плавно переходят во внутренние приямочные гребни. Круральные основания расположены под углом 100–120° к замочным пластинам близ макушки и почти под прямым углом по направлению вперед. Круральные отростки слабозагнутые. Поперечная пластина петли высоко трапецевидная. Длина флагов 7 мм.

Сравнение. От *A. crestensis* Smirnova, 1975 отличается удлиненной раковиной, равновыпуклыми створками, высокой макушкой, выпуклым замочным отростком.

Материал. 76 раковин, из них 22 — хорошей сохранности из одного местонахождения.

СЕМЕЙСТВО HARPOTOTHYRIDIDAE SMIRNOVA, FAM. NOV.

Диагноз. Раковины овальные или округленно-треугольные, гладкие или односкладчатые. Обе створки умеренно выпуклые. Замочный отросток небольшой. Круральные основания в виде широких вогнутых пластин, наклонены к замочным пластинам под углом, близким к прямому. Могут присутствовать короткие дорсальные окончания круральных оснований.

Состав. Три рода: *Harpotothyris* gen. nov., *Okathyris* Smirnova, 1975 из берриаса — готерива Русской плиты, *Lissothyris* Smirnova, 1987 из нижнего готерива Русской плиты.

Сравнение. От семейства *Spasskothyrididae* Smirnova, 1984 отличается вогнутыми круральными основаниями, слабым развитием дорсальных концов круральных оснований, ориентировкой замочных пластин, отсутствием внутренних замочных пластин.

Род *Harpotothyris* Smirnova, gen. nov.

Название рода от *harpe* — греч. — серп.

Типовой вид — *H. karakhabdaensis* sp. nov.

Диагноз. Раковины от удлиненно-овальных до округленно-треугольных, гладкие или слабоодноскладчатые, с умеренно выпуклыми створками. Боковые края округленные или уплощенные. Передняя комиссура прямая или слабо трапецевидно изогнутая. Макушка высокая, значительно загнутая. Апикальный угол близок прямому. Ножной воротничок присутствует. Зубы ланцетовидные, косо входящие, развит зубчик. Замочный отросток небольшой, вогнутый, часто со срединной выпуклостью. Замочные пластины неширокие, уплощенные. Сочленение замочной пластины с круральными основаниями осуществляется с по-

мощью коленоизогнутой пластины, ориентированной почти перпендикулярно к этим элементам. Круральные основания высокие, в поперечном сечении серповидноизогнутые, с заостренными концами. Дорсальная платформа в виде срединного валика. Петля имеет узкую поперечную пластину, округленно-трапециевидную в поперечном сечении. Фланги петли длинные, узкие.

Видовой состав. Пять видов: *H. karakhabdaensis* sp. nov., *H. asopovi* sp. nov., *H. rudiplicata* sp. nov., *H. vulgaris* sp. nov., *H. distinctus* sp. nov.

С р а в н е н и е. Отличается от рода *Okathyris* Smirnova, 1975 более узкой макушкой, отсутствием ребристости на ядрах, более высокими круральными основаниями, заостренными с вентральной стороны, не имеющими килевидных дорсальных окончаний, узкой поперечной пластиной петли, четкой тройной дорсальной септальной платформой. От рода *Lissothyris* Smirnova, 1987 отличается отсутствием копьевидно заостренных вентральных концов круральных оснований, более узкими замочными пластинами, наличием коленообразного перегиба между замочными пластинами и круральными основаниями.

Harpothyris karakhabdaensis Smirnova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 3, 4

Название вида от р. Карахабда.

Голотип — МГУ, № 139/700; Актюбинская обл., р. Карахабда, 59 км по шоссе Актюбинск — Уральск; нижний валанжин.

О п и с а н и е (рис. 3). Раковина округлая, незначительно вытянута в длину. Передний край чаще округленный, иногда слегка выпрямленный. Бока раковины уплощенные. Наибольшая ширина находится в передней трети раковины. Наибольшая толщина расположена посередине или несколько приближена к макушке. Передняя комиссура прямая или слабо трапециевидно изогнутая. Боковые комиссуры прямые. Замочный край изогнутый.

Брюшная створка более выпуклая, чем спинная, округло-килевидная в макушечной части. Середина переднего края язычковидно вытянутая. Макушка высокая, сильнозагнутая, с заостренными макушечными киями. Ложная арка четкая, низкая, слабовогнутая. Форамен круглый, большой, макушечный. Симфитий низкий, широкий. Апикальный угол 87—92°.

Спинная створка незначительно выпуклая, равномерно по всей поверхности, сильно уплощена близ переднего края. В передней части может быть развито невысокое возвышение.

Р а з м е р ы в мм и отношения:

Экз. № Голотип	Д	Ш	Т	Ш : Д	Т : Д
139/700	31,0	23,0	14,6	0,74	0,47
139/709	34,0	25,3	15,8	0,74	0,47
139/813	32,3	25,4	15,6	0,78	0,48

Внутреннее строение. Ножной воротничок короткий. Зубы наклоненные, иногда с утолщением на конце. Закругленные зубчики могут быть выражены с внутренней и наружной стороны зуба. Замочный отросток низкий, слабовогнутый, с небольшим бугорком посередине. Пористые дополнительные известковые образования развиты в районе замочных пластин. Замочные пластины узкие, плоские или слабовогнутые, плавно переходят в наружные приямочные гребни. Круральные основания высокие, серповидные, ориентированы перпендикулярно к замочным пластинам. Круральные отростки параллельны плоскости симметрии. Поперечная пластина петли округленная, высокая. Фланги широкие. На

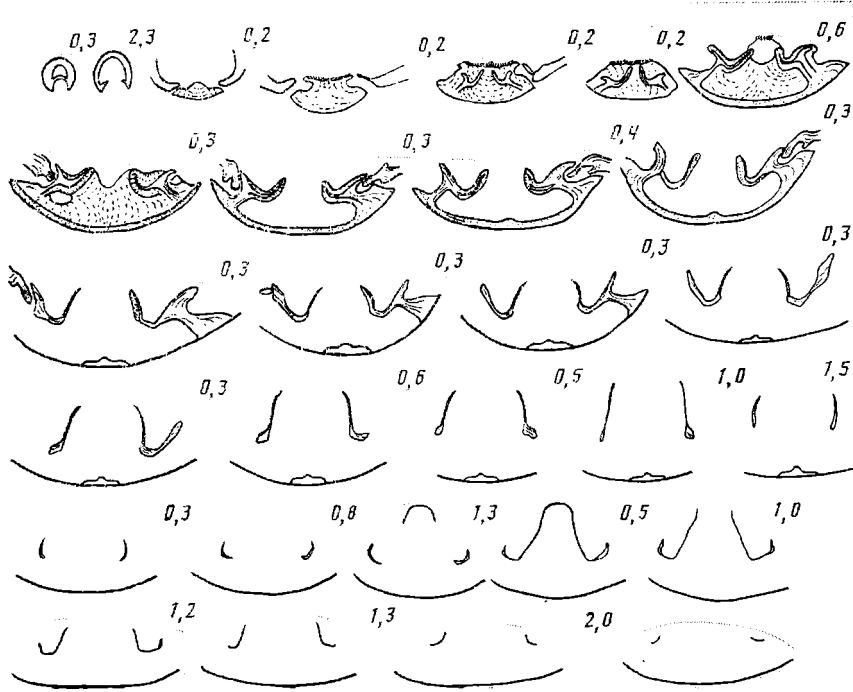


Рис. 3. *Harpotothyris karakhabdaensis* sp. nov.; экз. № 139/865, серия поперечных срезов

спинной створке широкая септальная платформа, состоящая из трех слившихся валиков: высокого среднего и более низких боковых (рис. 3).
 М а т е р и а л. 236 экз. (из них 30 целых) из одного местонахождения.

Harpotothyris rudiplicatus Smirnova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 5

Название вида от *rudis* лат.—грубый и *plicatus* лат.—складчатый.

Голотип — МГУ, № 139/985; Актюбинская обл., р. Карахабда, 59 км по шоссе Актюбинск—Уральск; нижний валаджин.

О п и с а н и е. Раковина округло-ромбовидной или округлой формы, с равновыпуклыми створками. Глубокий синус развит на брюшной створке. Наибольшая ширина находится посередине или в передней трети раковины. Наибольшая толщина приурочена к середине и немного смещена к макушке. Боковые комиссуры резко дуговидно изогнутые. Передняя комиссура высоко трапецевидная. Замочный край длинный, слабоизогнутый.

Брюшная створка сильноизогнутая в продольном и поперечном направлениях. Синус протягивается почти от самой макушки, незначительно расширяется к переднему краю. Трапецевидный в поперечном сечении синус имеет уплощенную среднюю часть, резко отделен от боковых краев довольно высокими округленными перегибами, выступает далеко вперед в виде притупленного язычка. Бока створки закругленные. Макушка массивная, широкая, с закругленными макушечными киями. Форамен большой, круглый, замакушечный. Апикальный угол от 95 до 110°.

Спинная створка с высоким седлом, уплощенным, отделенным от боков раковины углублениями, выраженными в различной степени. Бока створки крыловидные, уплощенные по краям.

Размеры в мм и отношения:

Экз. № Голотип	Д	Ш	Т	Ш : Д	Т : Д
139/985	37,8	34,4	18,4	0,91	0,48
139/987	33,6	30,2	18,0	0,89	0,53
139/1011	35,2	30,3	19,0	0,86	0,54

Внутреннее строение. Ножной воротничок короткий. Зубы с булавовидным расширением на конце, присутствует четкий закругленный зубчик. Замочный отросток маленький, вогнутый. Замочные пластины широкие, вогнутые, плавно переходят во внутренние приямочные гребни. Круральные основания расположены под углом 110–120° к замочной пластине, слабовогнутые к середине, имеют коленообразный перегиб в месте сочленения с замочной пластиной. Септальная платформа состоит из трех слившихся валиков. Круральные отростки сильнозагнутые, широкие. Поперечная пластина петли широко трапецевидная в сечении.

Сравнение. От *H. karakhabdaensis* sp. nov. отличается резко выраженной складчатостью створок, дуговидно изогнутыми боковыми комиссурами, высокотрапецевидной передней комиссурой, большим апикальным углом.

Материал. 215 экз. из них 25 — хорошей сохранности из одного местонахождения.

Harpotothyris distinktus Smirnova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 6

Название вида *distinktus* лат.—четкий.

Голотип — МГУ, кафедра палеонтологии, № 139/600; Актюбинская обл., р. Карахабда, 59 км по шоссе Актюбинск—Уральск; нижний галанжин.

Описание (рис. 4). Раковина грушевидная, сжатая с боков в примакушечной части, с равновыпуклыми створками. Наибольшая ширина находится в передней трети раковины, наибольшая толщина расположена посередине. Передняя комиссура в виде слабовыраженной трапеции. Боковые комиссуры прямые или слабо дуговидно изогнутые. Задняя комиссура сильноизогнутая, короткая.

Брюшная створка сильновыпуклая в задней половине, может быть почти килевидной в поперечном сечении в районе макушки. В передней половине раковина становится уплощенной. Бока створки круто изогнуты почти на всем протяжении, кроме переднего края. Середина переднего края вытянута в виде языка. Макушка массивная, сильнозагнутая с большим круглым фораменом. Края палинтропа угловатые. На некоторых экземплярах виден четкий перегиб между палинтропом и боковыми краями раковины. Апикальный угол 80–90°.

Спивная створка немного более выпуклая в задней половине и уплощенная в передней части. Слабое возвышение на переднем крае прослеживается на всех экземплярах.

Размеры в мм и отношения:

Экз. № Голотип	Д	Ш	Т	Ш : Д	Т : Д
139/600	37,0	29,0	18,0	0,78	0,48
139/604	35,5	26,8	19,2	0,75	0,54
139/605	28,8	23,0	12,6	0,80	0,43

Внутреннее строение. Ножной воротничок отчетливый. Зубы узкие с расширением на конце, осложнены округленным внутренним зубчиком. Макушечная полость заполнена раковинным веществом. Замочный отросток слабо трехраздельный с выступающей средней частью. Замочные пластины узкие, параллельные дну створки. Внутренние приямочные гребни высокие, расположены под углом к замочным пластинам. Вентральные окончания круральных оснований очень высокие, со слабовогнутыми внутренними поверхностями и с утолщениями на

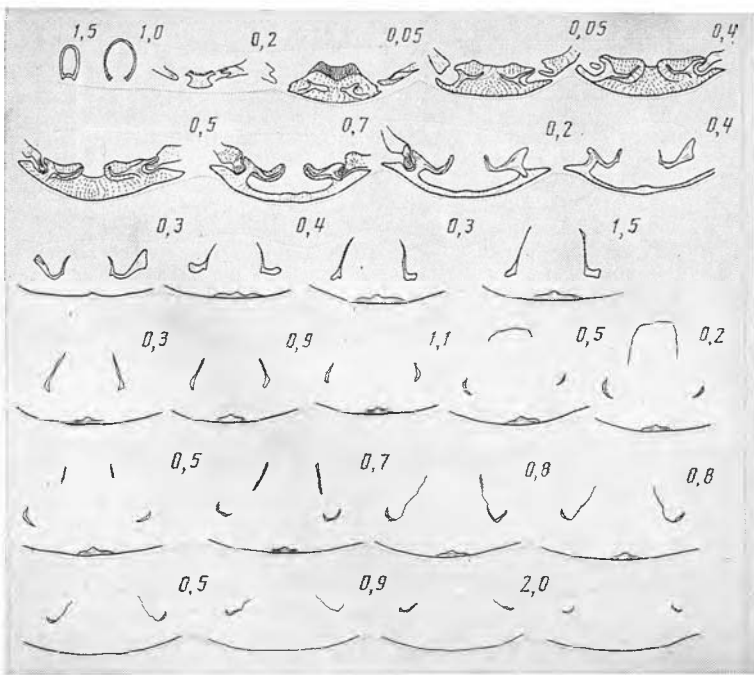


Рис. 4. *Harpotothyris distinctus* sp. nov.; экз. № 139/603, серия поперечных срезов

концах. Круральные отростки наклонены к плоскости симметрии. Поперечная пластина петли прямоугольная в поперечном сечении. Фланги длинные, широко расходящиеся (рис. 4).

С р а в н е н и е. От *H. rudiplicatus* sp. nov. отличается грушевидными очертаниями раковины, створками, изогнутыми в меньшей степени, менее изогнутыми передней и боковыми комиссурами, меньшим апикальным углом.

М а т е р и а л. 20 экз. (из них 10 экз. в виде хорошо сохранившихся ядер с остатками раковины, у 8 экз. обломаны края створок) из одного местонахождения.

Harpotothyris vulgaris Smirnova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 7

Н а з в а н и е вида *vulgaris* лат.— обыкновенный.

Г о л о т и п — МГУ, № 139/2001; Актыбинская обл., р. Карахабада, 59 км по шоссе Актыбинск—Уральск; нижний валанжин.

О п и с а н и е (рис. 5). Раковина нескладчатая или слабодвускладчатая, овального или округло-треугольного очертания, с уплощенной спинной створкой. Наибольшая ширина находится в передней половине раковины. Наибольшая толщина расположена в примакушечной части или посередине. Боковые комиссуры прямые или слабоволнообразно изогнутые близ переднего края. Передняя комиссура от прямой до резко двускладчатой. Замочный край длинный, сильноизогнутый.

Брюшная створка умеренно выпуклая, наибольшая выпуклость находится в макушечной части. От середины раковины начинается возвышение, округленное, невысокое, ограниченное слабовыраженными узкими бороздками. Боковые части створки и передний край уплощены. Макушка высокая, сильно загнутая, с большим круглым фораменом. Ложная арча высокая, вогнутая с широким симфитием. Апикальный угол $90-96^\circ$.

Спинная створка незначительно и равномерно выпуклая по всей по-

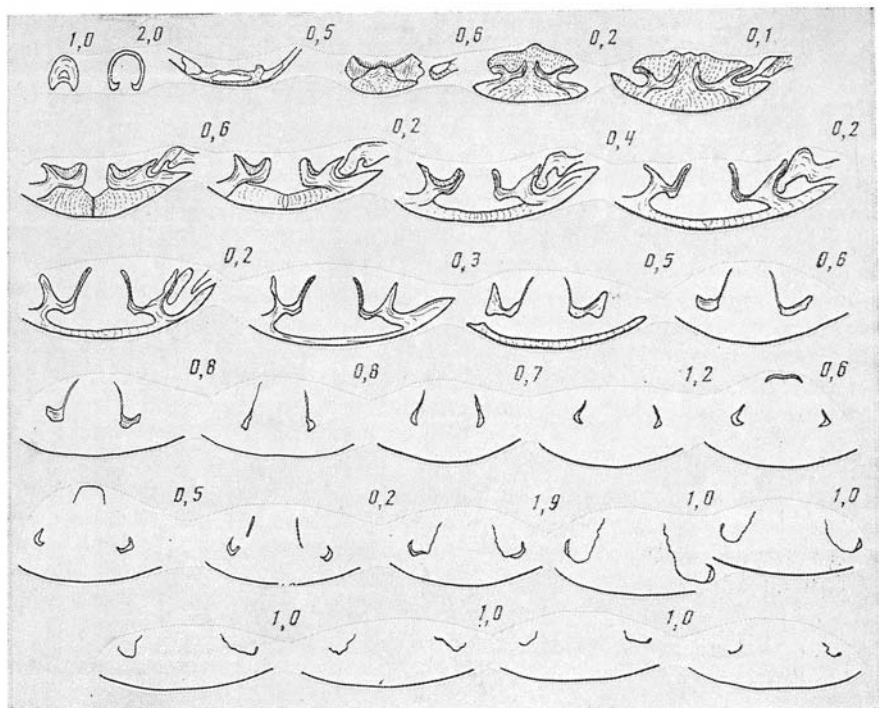


Рис. 5. *Harpotothyris vulgaris* sp. nov.; экз. № 139/2008, серия поперечных срезов

верхности. В передней половине может присутствовать слабонамеченный синус, ограниченный двумя пологими складками.

Размеры в мм и отношения:

Экз. № Голотип	Д	Ш	Т	Ш : Д	Т : Д
139/2001	29,3	24,6	12,4	0,84	0,42
139/2002	30,3	25,5	14,0	0,84	0,45
139/2005	29,5	23,8	13,8	0,81	0,46

Внутреннее строение. Ножной воротничок очень узкий. Зубы языковидные. Замочный отросток вогнутый, небольшой. На месте сочленения замочных пластин и круральных оснований есть коленообразное сочленение, ориентированное под углом к обоим элементам кардиналия. Серповидные круральные основания имеют небольшие дорсальные продольные. В макушечной части септа одинарная, в передней половине переходит в платформу со средним выступом. Поперечная пластина петли широкая, округленно-квадратная. Фланги петли длинные (рис. 5).

Сравнение. От *H. rudiplicatus* sp. nov. отличается очертаниями раковины, уплощенной спинной створкой, слабо выраженной складчатостью створок, незначительно изогнутыми комиссурами, меньшим апикальным углом, характером септальной платформы, более узкой поперечной пластиной петли, нечетко выраженным зубчиком с наружной стороны зуба. От *H. karakhabdaensis* sp. nov. отличается уплощенной спинной створкой, возможной двускладчатостью переднего края, наличием повышения на брюшной створке и синуса на спинной.

Материал. 12 экз. различной степени сохранности (из них две целых раковины) из одного местонахождения.

1. Смирнова Т. Н. К изучению онтогенетических изменений ринхонеллид (Brachiopoda) // Палеонтол. журн. 1973. № 4. С. 40–46.
2. Смирнова Т. Н. Новые теребратулиды берриаса и нижнего готерива Русской платформы // Палеонтол. журн. 1975. № 3. С. 70–81.
3. Смирнова Т. Н. Новые ринхонеллиды из берриаса и готерива Русской платформы // Палеонтол. журн. 1978. № 2. С. 51–61.
4. Смирнова Т. Н. Раннемеловые брахиоподы (морфология, систематика, филогения, значение для биостратиграфии и палеозоогеографии). М.: Наука, 1984. 200 с.
5. Смирнова Т. Н. Новые таксоны поздневожских и раннеготеривских брахиопод Русской плиты // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 30–40.

Московский государственный
университет

Поступила в редакцию
30.VIII.1988

Объяснение к таблице III

Во всех случаях (кроме фиг. 4) размеры натуральные.

Фиг. 1–4. *Akorovorhynchia akorovi* sp. nov.; 1 – голотип № 139/1230: 1а – брюшная створка, 1б – спинная створка, 1в – вид сбоку, 1г – вид спереди; 2 – экз. № 139/1241: 2а – брюшная створка, 2б – спинная створка, 2в – вид сбоку, 2г – вид спереди; 3 – экз. № 139/1303; 3а – брюшная створка, 3б – спинная створка, 3в – вид сбоку, 3г – вид спереди; 4 – экз. № 139/1304 ($\times 2,5$): 4а – брюшная створка, 4б – спинная створка, 4в – вид сбоку, 4г – вид спереди.

Фиг. 5, 6. *Akorovorhynchia compacta* sp. nov.; 5 – голотип № 139/1201: 5а – брюшная створка, 5б – спинная створка, 5в – вид сбоку, 5г – вид спереди; 6 – экз. № 139/1212: 6а – брюшная створка, 6б – спинная створка, 6в – вид сбоку, 6г – вид спереди.

Фиг. 7–9. *Cyclothyris variabilis* sp. nov.; 7 – голотип № 139/1325: 7а – брюшная створка, 7б – спинная створка, 7в – вид сбоку, 7г – вид спереди; 8 – экз. № 139/1313: 8а – брюшная створка, 8б – спинная створка, 8в – вид сбоку, 8г – вид спереди; 9 – экз. № 139/1327: 9а – брюшная створка; 9б – спинная створка, 9в – вид сбоку, 9г – вид спереди.

Фиг. 10, 11. *Taimyrothyris ovalis* sp. nov.; 10 – голотип № 139/952: 10а – брюшная створка, 10б – спинная створка, 10в – вид сбоку, 10г – вид спереди; 11 – экз. № 139/951: 11а – брюшная створка, 11б – спинная створка, 11в – вид сбоку, 11г – вид спереди.

Объяснение к таблице IV

Во всех случаях размеры натуральные.

Фиг. 1, 2. *Atelithyris benjamovskii* sp. nov.; 1 – голотип № 139/625: 1а – брюшная створка, 1б – спинная створка, 1в – вид сбоку, 1г – вид спереди; 2 – экз. № 139/626: 2а – брюшная створка, 2б – спинная створка, 2в – вид сбоку, 2г – вид спереди.

Фиг. 3, 4. *Narpotothyris karakhabdaensis* sp. nov.; 3 – голотип № 139/700: 3а – брюшная створка, 3б – спинная створка, 3в – вид сбоку, 3г – вид спереди; 4 – экз. № 139/709: 4а – брюшная створка, 4б – спинная створка, 4в – вид сбоку, 4г – вид спереди.

Фиг. 5. *Narpotothyris rudiplicatus* sp. nov.; 5 – голотип № 139/985: 5а – брюшная створка, 5б – спинная створка, 5в – вид сбоку, 5г – вид спереди.

Фиг. 6. *Narpotothyris distinctus* sp. nov.; голотип № 139/600: 6а – брюшная створка, 6б – спинная створка, 6в – вид сбоку, 6г – вид спереди.

Фиг. 7. *Narpotothyris vulgaris* sp. nov.; голотип № 139/2001: 7а – брюшная створка, 7б – спинная створка, 7в – вид сбоку, 7г – вид спереди.

УДК 563.954.22 : 591.3

© 1990 г.

МАРКОВ А. В., КУШЛИНА В. Б.

ПОСТЛАРВАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ НЕКОТОРЫХ МОРСКИХ
ЕЖЕЙ-СПАТАНГОИДОВ

Исследован морфогенез трех видов морских ежей из отряда *Spatangoida*, из них два современные (*Brisaster latifrons* и *B. fragilis*) и один ископаемый (*Hemiaster akkaptshigensis*). Выявлен ряд общих закономерностей постларвального развития.

Морские ежи-спатангоиды — весьма интересный объект для изучения постларвального развития. Образующийся в результате метаморфоза ювенильный спатангоидный морской еж морфологически близок к предковой группе — правильным морским ежам. В ходе постларвального развития происходит глубокая морфологическая перестройка, в результате которой ювенильный «правильный» морской еж превращается в «неправильного». Этот процесс в общих чертах повторяет ряд этапов эволюции группы. Поэтому изучение постларвального развития спатангоидных морских ежей представляет большой интерес для исследований в области филогении и систематики.

В настоящей работе рассматривается постларвальное развитие трех видов: ископаемого *Hemiaster akkaptshigensis* Schmidt (сем. *Hemiasteridae*) и современных *Brisaster latifrons* (Agassiz) и *B. fragilis* (Duben et Koren) (сем. *Schizasteridae*). Постларвальное развитие морских ежей отряда *Spatangoida* изучено сравнительно слабо. Среди современных представителей детально исследовались лишь самые ранние стадии у *Echinocardium cordatum* (Pennant) [6], *Abatus cavernosus Philippii* [9] и *Brisaster fragilis* [8]. Во всех этих работах, однако, рассмотрены лишь признаки качественного характера, а размерные (морфометрические) параметры исследованы не были. Кроме того, поздние стадии морфогенеза современных спатангоидов практически не изучены. Среди ископаемых форм этого отряда наиболее подробно описаны стадии индивидуального развития *Toxaster granosus kiliani* (Lambert) [3], есть сведения об онтогенезе *Micraster leskei* (Des Moulins) [4]; в работе А. Деврие [5] исследован морфогенез *Heteraster peroni* Ficheur, *Toxaster neocomiensis* d'Orbigny, *Hemiaster africanus* Coquand, *H. fourneli* Desh., *H. brivesi* Dalloni et Lambert, *Tithonia convexa* Cotteau, однако при этом учитывалось лишь несколько параметров панциря. В данной работе сделана попытка анализа изменения различных параметров современных и ископаемых представителей отряда *Spatangoida* путем сопоставления экземпляров, находящихся на разных стадиях постларвального развития. Отдельные аспекты постларвального развития *Brisaster latifrons* приведены в работе А. В. Маркова [1]. В настоящей статье эти данные существенно дополняются и уточняются.

В качестве материала были использованы представители *Brisaster latifrons* и *B. fragilis* из коллекции Института океанологии АН СССР и *Hemiaster akkaptshigensis* из сборов В. Б. Кушлиной (табл. 1). Для исследования наиболее ранних стадий развития были дополнительно привлечены ювенильные особи из выводковых камер антарктических морских ежей из семейства *Schizasteridae*, относящихся к видам *Schizocosmus abatoides* (Clark) и *Abatus agassizi* (Pfeffer). Этот материал был собран на НИС «Академик Курчатов», ст. 888 (57°06' ю. ш., 26°45' з. д., гл. 330 м).

Видовая принадлежность, местонахождение и численность использованного материала

Вид	Геологический возраст	Местонахождение	Число экземпляров с длиной панциря, мм				
			1,5—5,0	5,1—10,0	10,1—15,0	15,1—20,0	>20
<i>Brisaster latifrons</i>	Соврем.	Северная часть Тихого океана, глубина 130—1780 м	3	8	6	8	41
<i>B. fragilis</i>	»	Баренцево море, глубина 390—470 м	—	—	—	—	11
<i>Hemiaster akkaptschigensis</i>	Верхний мел, коньякский ярус	Таджикская депрессия, хребет Ходжа-Казии	—	10	6	7	7

В работе использована стандартная система измерений морфометрических признаков, применявшаяся ранее в ряде исследований [1, 2]. Длина панциря (tl) выражается в миллиметрах, все остальные размерные признаки — в процентах к tl . Измерения, используемые в работе, показаны на рис. 1. Семь размерных признаков не показаны на этом рисунке: h — высота панциря, ah — высота перипрокта, aw — ширина перипрокта, ps — расстояние от переднего края лабрума до переднего края перистомы, apd — наибольшая глубина передних лепестков, ppd — наибольшая глубина задних лепестков, $dIII$ — глубина третьего амбулакра посередине между апикальной системой и перилепестальной фасциолой. Для исследования возрастных изменений материал разбивался на возрастные группы. В качестве показателя возраста использовалась tl . Поскольку основные морфологические изменения происходят на ранних стадиях, целесообразно материал по молодости делить более дробно, чем материал по взрослым стадиям. Поэтому группы выбирались таким образом, чтобы интервал tl в них составлял 3—6 мм для ранних стадий и 5—10 мм для поздних. В каждой возрастной группе вычислялось среднее значение признака. Результаты представлялись в виде графиков, в которых по горизонтальной оси откладывалось среднее значение tl (в мм), а по вертикальной — средние значения признака (в % к tl) в данной возрастной группе (рис. 4, 5). Такие графики дают достаточно наглядную картину возрастных изменений, поэтому построение математических моделей возрастной динамики признаков было сочтено излишним и не проводилось. Следует, однако, отметить, что динамику всех исследованных 24 признаков невозможно описать какой-либо одной зависимостью. Так, динамика изменений длины передних лепестков достаточно хорошо описывается функцией типа $ap = A + B \cdot \ln tl$ (например, для *Hemiaster akkaptschigensis* возрастная динамика ap описывается формулой $ap = 5,7 + 10,3 \cdot \ln tl$ с коэффициентом корреляции 0,97). В то же время динамика аналогичного признака (длины задних лепестков) описывается подобной функцией (при оптимальном подборе параметров A и B) с коэффициентом корреляции не более 0,2—0,3).

Стадия правильного морского ежа. В нашем распоряжении имеются ювенильные, только что закончившие метаморфоз особи, относящиеся к трем видам: *Schizocosmus abatoides*, *Abatus agassizi* (лецитотрофное развитие) и *Brisaster latifrons* (планктотрофное развитие). Морфология этих особей, относящихся к трем различным родам, весьма сходна. Приводим описание этих ювенильных особей.

Панцирь полусферический или немного вытянутый продольно, диаметр 1,5—2,2 мм. Симметрия почти правильная пятилучевая (рис. 2, а, б). Апикальная система эндоциклическая, с инсертными окулярами I и V и выраженной пятой генитальной пластинкой, располагается в центре аборальной

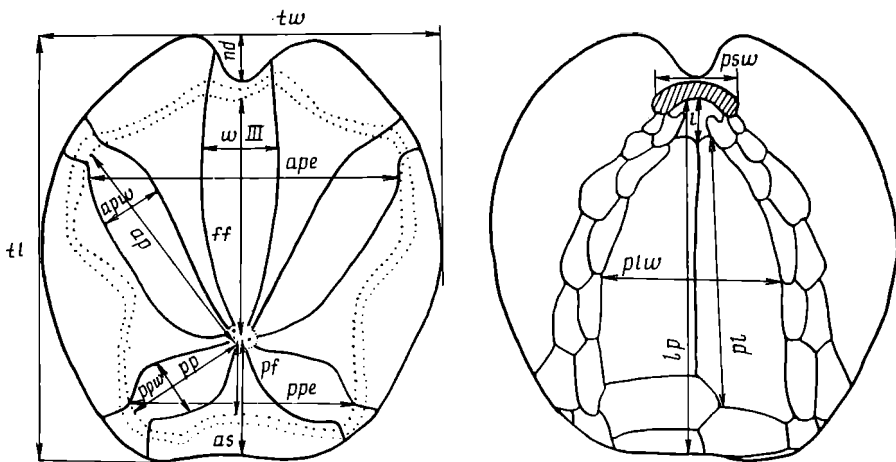


Рис. 1. Морфометрические признаки и их условные обозначения: tl — длина панциря, tw — ширина панциря, as — расстояние от апикального поля до заднего края панциря, ap — длина передних петалей, apw — ширина передних петалей, $apre$ — расстояние между концами передних петалей, pp — длина задних петалей, ppw — ширина задних петалей, ppe — расстояние между концами задних петалей, w III — ширина непарного амбулакра, nd — глубина передней выемки, ff — расстояние от апикального поля до переднего края перипетальной фасциолы, psw — ширина перистома, lp — расстояние от переднего края лабрума до заднего края панциря, l — длина лабрума, pl — длина стеральной пластинки 2а, plw — ширина пластрона. Длина панциря — в мм, остальные признаки — в % к длине панциря

стороны, очень крупная, с одной гидropорой на madreporite. Иптерамбулакры имеют одинаковое строение. Лабрум и стерральные пластинки по форме неотличимы от соответствующих пластинок других полей. Амбулакры одинакового строения. Две-три адапикальные пластинки каждого ряда передних парных амбулакров впоследствии войдут в состав передних петалей. Пластинки задних петалей еще не сформированы. Одиарные амбулакральные поры заметны только на двух — четырех адоральных пластинках каждого ряда. Перистом в центре оральной стороны, округлый или пятиугольный, крупный; губа не выражена. Перипрокт неправильно овальный или округлый, небольшого размера, окружен пластинками апикального поля. Имеется фасциола, окружающая апикальное поле и состоящая из двух-трех рядов клавул. Эта фасциола, по-видимому, гомологична маргинальной фасциоле *Pericosmidae*. Все иглы, кроме клавул, одинакового строения.

Таким образом, морфология особей семейства *Schizasteridae*, только что закончивших метаморфоз, очень близка к морфологии правильных морских ежей. Вероятно, стадия правильного морского ежа имеется в развитии всех спатагонидов. В пользу этого свидетельствует наличие весьма похожих стадий у *Echinocardium cordatum* [6], *Abatus cavernosus* (Philippi) [9], *Brisaster fragilis* [8] и *Pourtalesia* sp. [7].

Постларвальное развитие V. latifrons. Этот вид наиболее полно представлен в материале. В процессе постларвального развития длина панциря увеличивается от 1,5 до 70–75 мм. При этом tw немного возрастает (до достижения tl 10–12 мм). Относительная высота панциря (h) сначала растет (до $tl=9-11$ мм), затем начинает уменьшаться. Панцирь из пятилучевого становится билатерально-симметричным. После выхода перипрокта из апикального поля (при $tl=2,5-3$ мм) последнее становится экзоциклическим и этмолитическим, madreporit разрастается. При $tl=4,5-5,5$ мм апикальное поле начинает смещаться назад и занимает окончательное положение при $tl=25-27$ мм. Относительный размер апикального поля уменьшается (рис. 2). Генитальные поры появляются при $tl=13,5-19$ мм. Число гидropор на madreporite быстро возрастает. Происходит дифференциация иптерамбулакров и амбулакров. Относительная длина стеральных пластинок возрастает до $tl=25-30$ мм, а относительная ширина их уменьшается (до $tl=7-8$ мм). Относительная длина лабру-

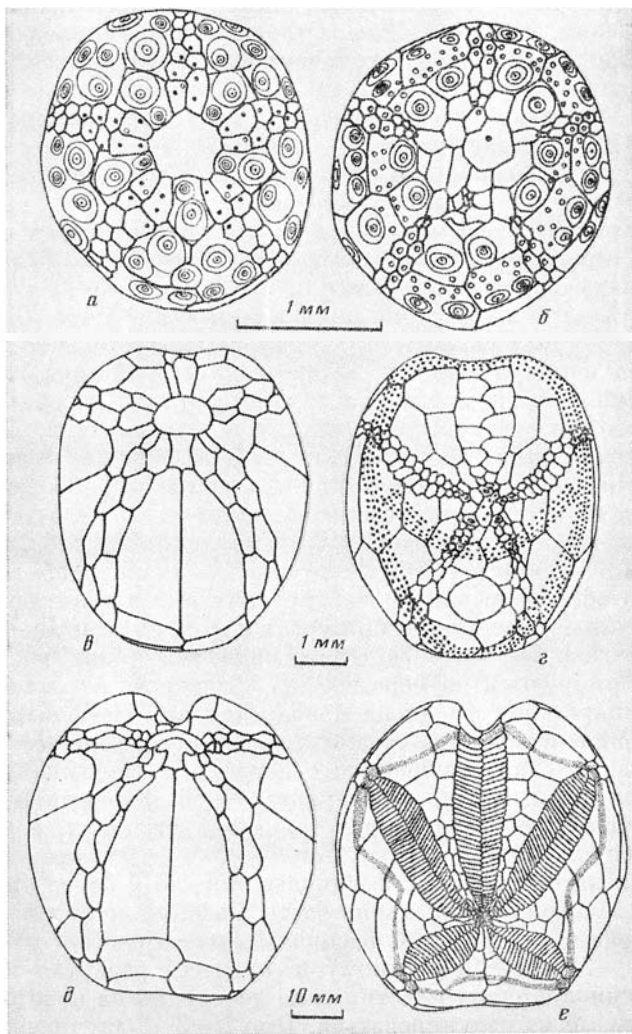


Рис. 2. Различные возрастные стадии схизастерид: а, б — *Abatus agasizi*; в-е — *Brisaster latifrons*; а, в, д — вид снизу; б, г, е — вид сверху

ма (l) уменьшается до $tl=3,5-4$ мм. После окончания метаморфоза образуется по пяти-восемь новых интерамбулакальных пластинок в каждом ряду (почти все интерамбулакральные пластинки, располагающиеся выше маргинальной фасциолы). Происходит быстрое развитие передних петалей: ap возрастает до $tl=30-40$ мм, ape — до $tl=10-15$ мм. Относительная ширина передних амбулакров (apw) увеличивается до $tl=10-15$ мм, в дальнейшем уменьшается. Задние ряды пластинок передних петалей развиваются быстрее, чем передние (рис. 2, г). При $tl=5-6$ мм начинается углубление передних петалей, apd растет до $tl=30-35$ мм.

Задние петали появляются при $tl=2,5-3$ мм одновременно с выходом перипрокта из апикального поля. Все пластинки задних петалей образуются уже после завершения метаморфоза. Относительная длина задних петалей (pp) возрастает в течение всей жизни, ppe — до $tl=30-40$ мм. Относительная ширина задних петалей (ppw) увеличивается до $tl=19-22$ мм, затем начинает уменьшаться. Углубление задних петалей начинается при $tl=5-6$ мм, ppd возрастает до $tl=30-35$ мм. Все амбулакральные поры сначала одинарные, затем в петалоидах, аборальной части переднего амбулакра и иногда в филлодиях поры становятся двойными. В петалоидах они постепенно приобретают щелевидную форму.

Передний амбулакр на начальных этапах развития претерпевает более резкие изменения, чем петалоиды. Относительная ширина (w_{III}) интенсивно растет до $tl=10-15$ мм, затем начинает уменьшаться. Передняя выемка появляется при $tl=2,5-3,5$ мм, nd увеличивается до $tl=30-35$ мм. Углубление аборальной части переднего амбулакра начинается при $tl=5-6$ мм, d_{III} возрастает до $tl=25-28$ мм.

За время после окончания метаморфоза в каждом амбулакральном ряду образуется по 30-45 новых пластинок.

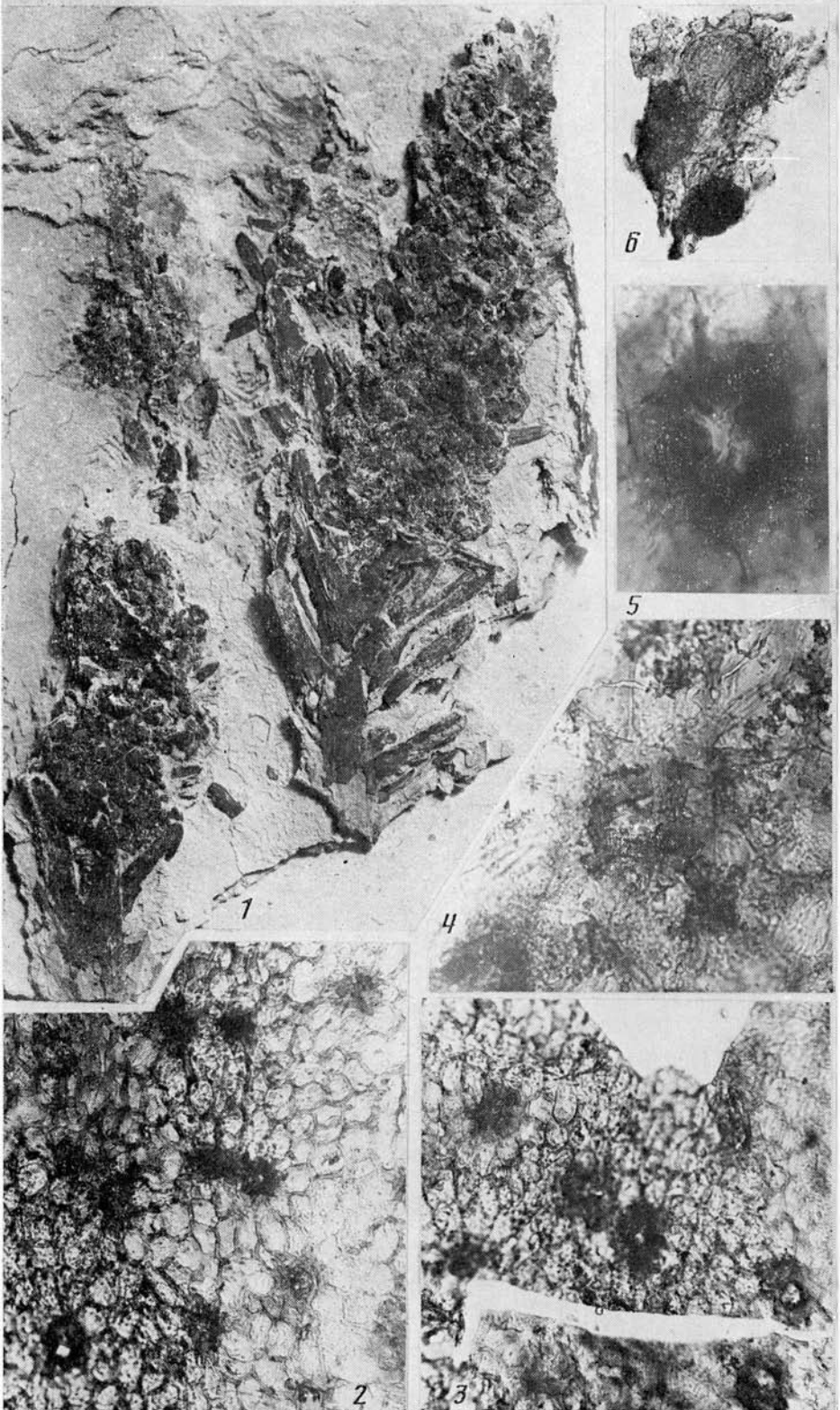
Перистом при $tl=5-6$ мм начинает смещаться вперед и при $tl=14-16$ мм занимает окончательное положение. Относительные размеры перистоста уменьшаются, из округлого или пятиугольного он становится поперечно вытянутым. Губа появляется при $tl=13-15$ мм. Перипрокт смещается назад и при tl около 10 мм занимает окончательное положение на заднем конце панциря, немного выше амбитуса. Задний конец панциря к этому времени из округлого становится вертикально срезанным. Перипрокт немного вытягивается в продольном направлении. Относительная высота перипрокта (ah) возрастает до $tl=5-8$ мм, затем при $tl=15-20$ мм начинает уменьшаться и стабилизируется при $tl=30-35$ мм. Относительная ширина перипрокта (aw) возрастает до $tl=4-6$ мм и уменьшается до $tl=30-35$ мм. Пластинки пятого интерамбулакра 4а и 5в, граничащие с нижним краем перипрокта, имеются уже на стадии правильного морского ежа. На этой стадии они контактируют с пятой генитальной пластинкой, которая впоследствии преобразуется в одну из пластинок перипрокта. Пластинки 5а, 6а, 7а, 6в и 7в, образующие верхний и боковые края перипрокта, формируются по мере выхода последнего из апикального поля.

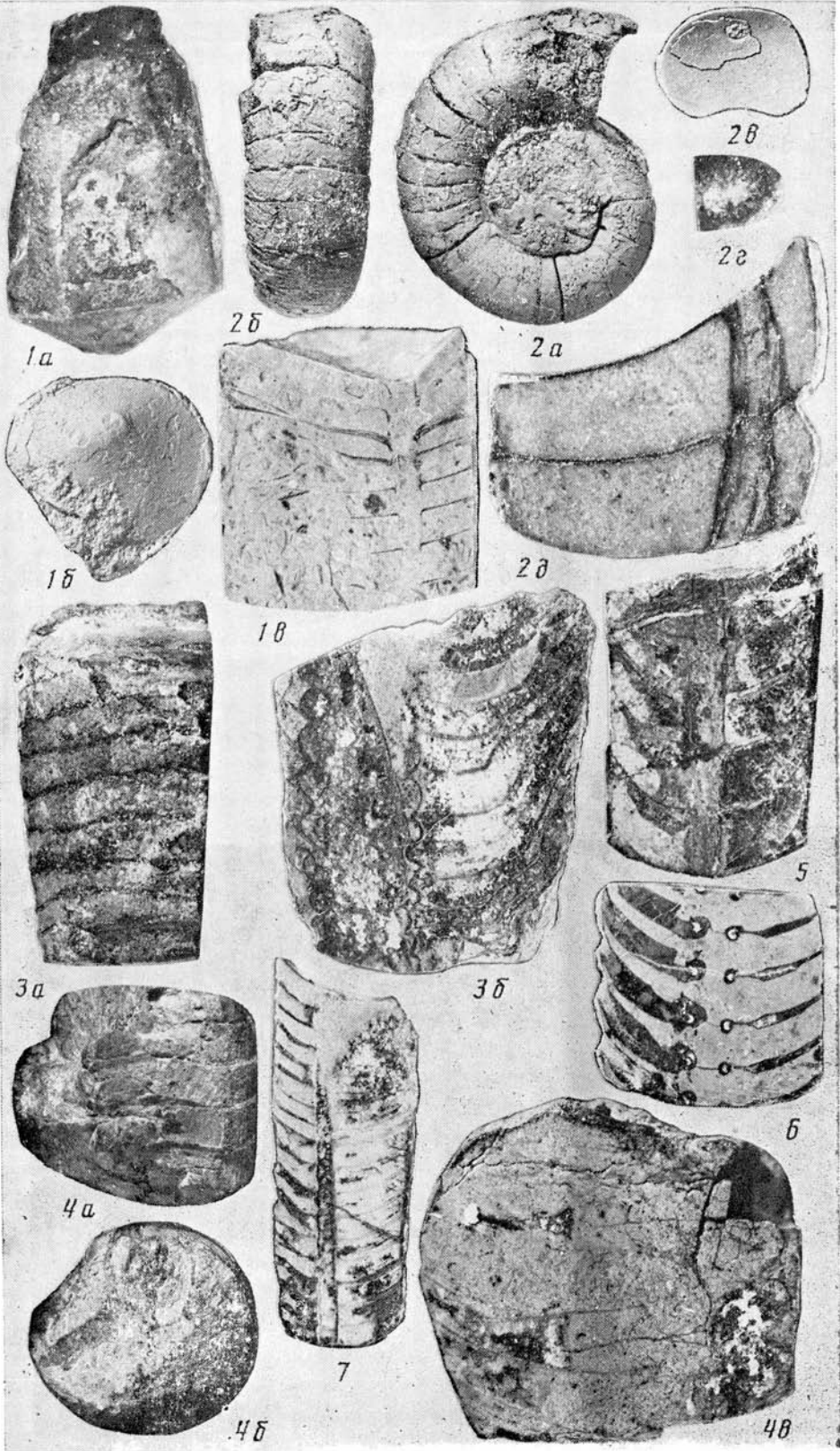
Семиперипетальная фасциола появляется при $tl=3-4$ мм, т. е. сразу после отделения перипрокта от апикального поля. При $tl=5-6$ мм семиперипетальная фасциола сливается с первичной «маргинальной» (рис. 2, г, е), причем объединение семиперипетальной и передней части маргинальной фасциолы образует перипетальную фасциолу, а задняя часть маргинальной — латероанальную. При $tl=10-15$ мм происходит частичная редукция латероанальной фасциолы, так что у более крупных особей сохраняется только ее субанальная часть. Расстояние от апикального поля до заднего края перипетальной фасциолы (pf) возрастает до $tl=10-15$ мм, ff — до $tl=20-25$ мм. По-видимому, в процессе развития не происходит перехода фасциол с одних пластинок на другие, но на некоторых пластинках фасциолы могут редуцироваться. При $tl=3-5$ мм происходит дифференциация игл.

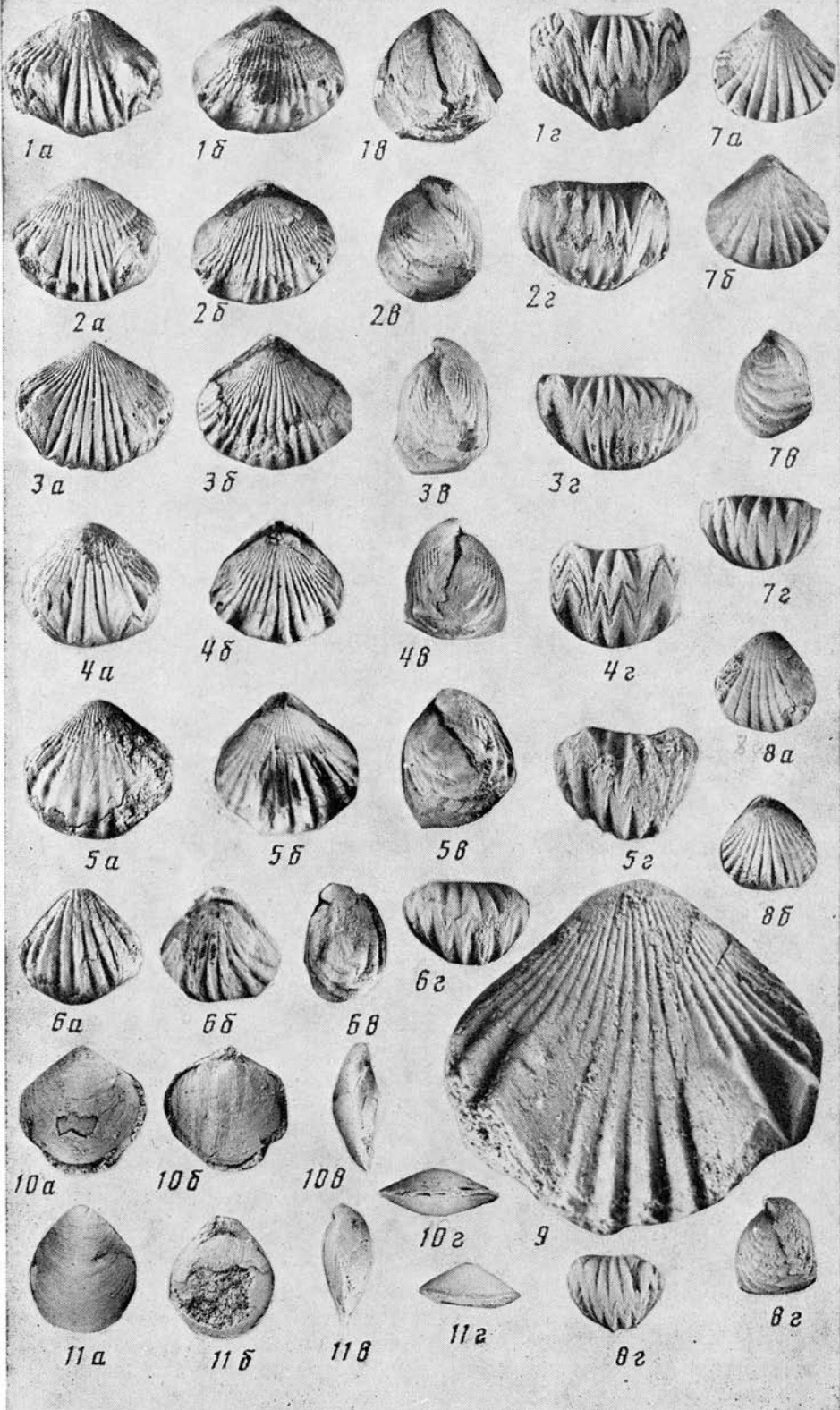
Постларвальное развитие V. fragilis. Ранние стадии развития представителей этого вида описаны Т. Мортенсенем [8]. Из этого описания видно, что принципиальных отличий между ранними стадиями *V. fragilis* и *V. latifrons* нет. Имеющийся в нашем распоряжении материал позволяет исследовать развитие *V. fragilis* только в интервале tl от 24 до 52 мм.

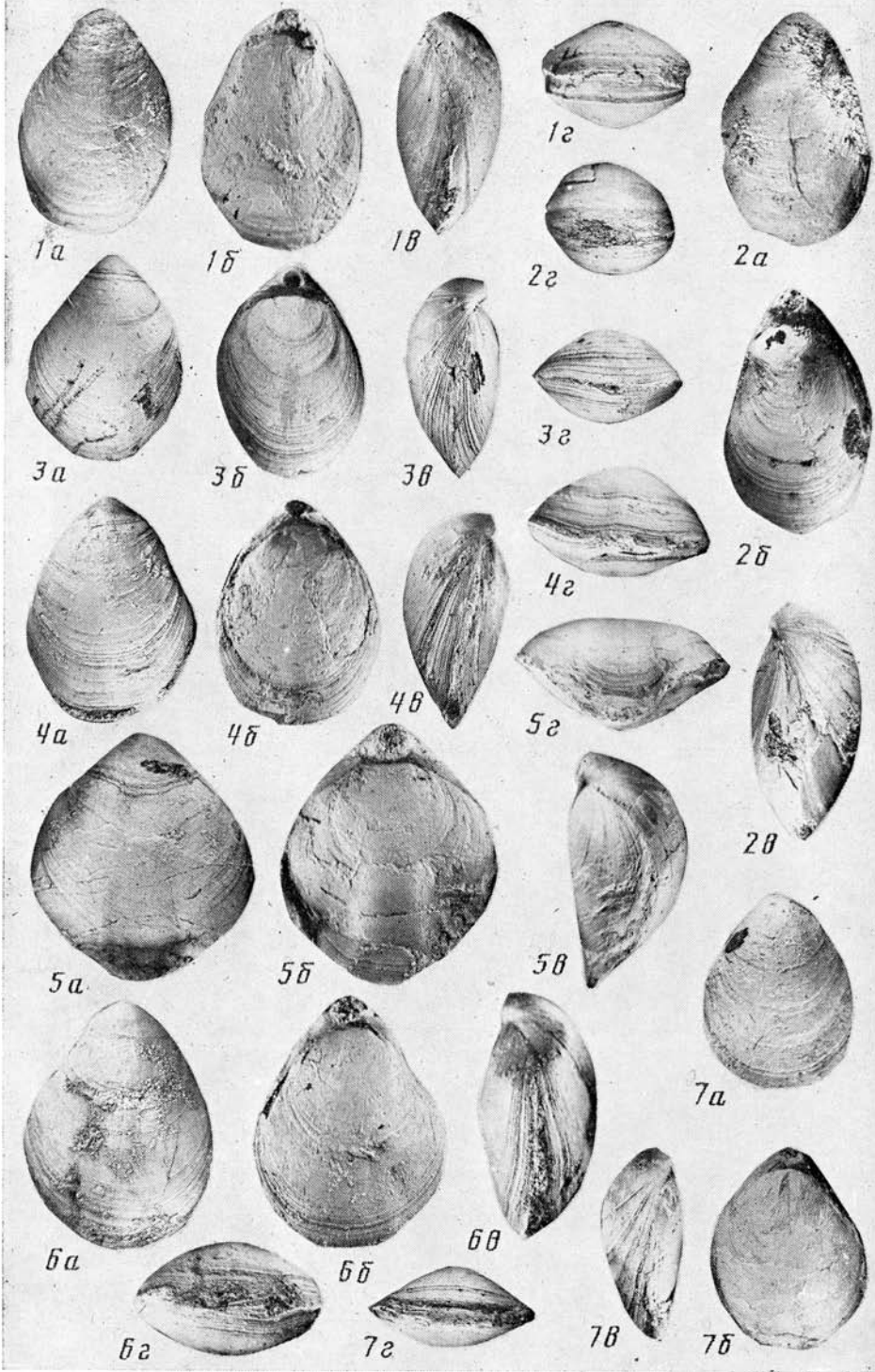
Большинство признаков в этом интервале у *V. fragilis* развивается точно так же, как у *V. latifrons*. Удалось выявить лишь несколько различий. Во-первых, у *V. fragilis* латероанальная фасциола не редуцируется, а сохраняется всю жизнь. Во-вторых, относительная глубина передней выемки (nd) на исследованном возрастном интервале практически не меняется. Это означает, что формирование передней выемки у *V. fragilis* завершается раньше, чем у *V. latifrons*. По развитию трех признаков отмечено отставание *V. fragilis* от *V. latifrons*: ppw у *V. fragilis* возрастает в исследованном интервале, apd перестает увеличиваться при tl около 35-40 мм, а углубление передних петалей начинается, по-видимому, при tl около 15-20 мм, apw достигает максимума при $tl=35-40$ мм. Все это означает, что у *V. fragilis* формирование петалей сдвинуто на немного более поздние стадии развития по сравнению с *V. latifrons*.

Постларвальное развитие Nemiaster akkapschigensis (рис. 3). Развитие вида исследовалось в интервале tl от 7,1 до 24,5 мм. Большинство признаков в этом интервале меняется так же, как у *Brisaster latifrons*, однако имеются и некоторые отличия. h на исследованном интервале не









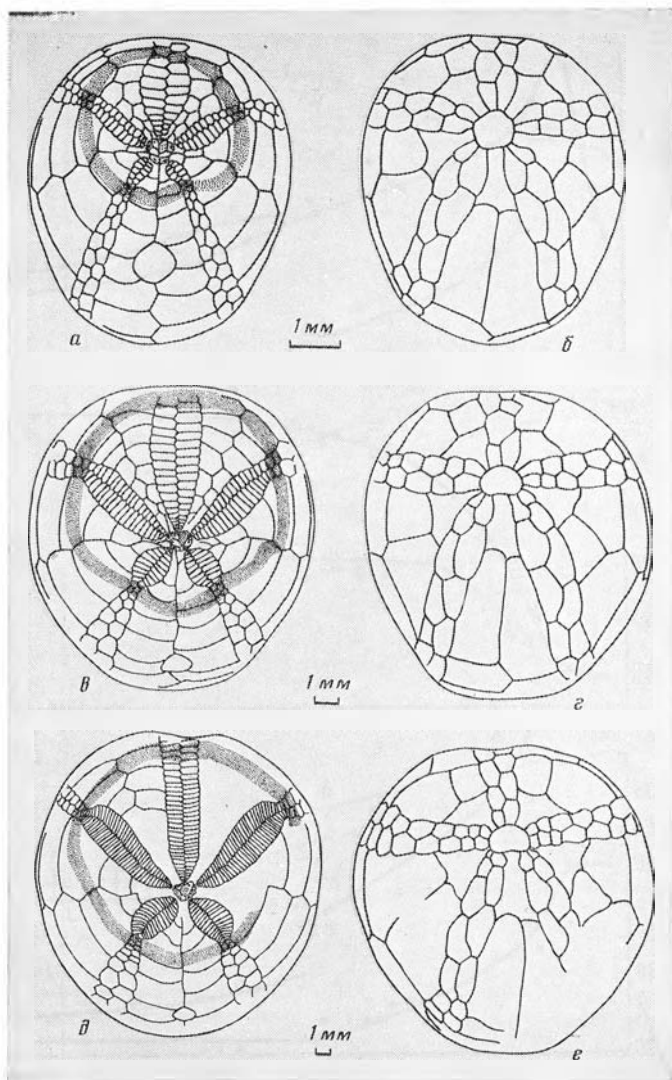


Рис. 3. Различные возрастные стадии *Hemiaster akkaptschigensis*; а, в, д — вид сверху; б, г, е — вид снизу

уменьшается, а растет, l уменьшается; apw увеличивается до $tl=15-16$ мм, после не изменяется. У *H. akkaptschigensis* лепестки остаются поверхностными в течение всей жизни и отсутствует передняя выемка, поэтому apd , ppd и nd равны нулю и не меняются. ppe стабилизируется раньше, чем у *B. latifrons*, — при $tl=17-18$ мм, $dIII$ раньше начинает уменьшаться (при $tl=13-14$ мм). Перистом немного раньше занимает окончательное положение (lp растет до $tl=13-14$ мм). ah уменьшается на всем исследованном интервале. В развитии всех остальных признаков существующих отличий от *B. latifrons* выявить не удалось. Вместе с тем необходимо учитывать, что максимальный размер *B. latifrons* составляет 75–80 мм, а *H. akkaptschigensis* — всего 24–25 мм. Следовательно, если у первого вида основные морфологические преобразования заканчиваются при достижении $\frac{1}{3} - \frac{1}{2}$ максимальной длины панциря, то у второго они продолжают практически в течение всей жизни организма.

Закладка перилепетальной фасциолы у *H. akkaptschigensis*, как и у всех хемиастерид, по-видимому, происходит сразу после выхода перипрокта из апикального поля. Никаких следов маргинальной фасциолы у хемиастерид не обнаружено, что, вероятно, говорит о том, что перилепетальная фасциола у хемиастерид закладывается в виде единого зачатка. Различные

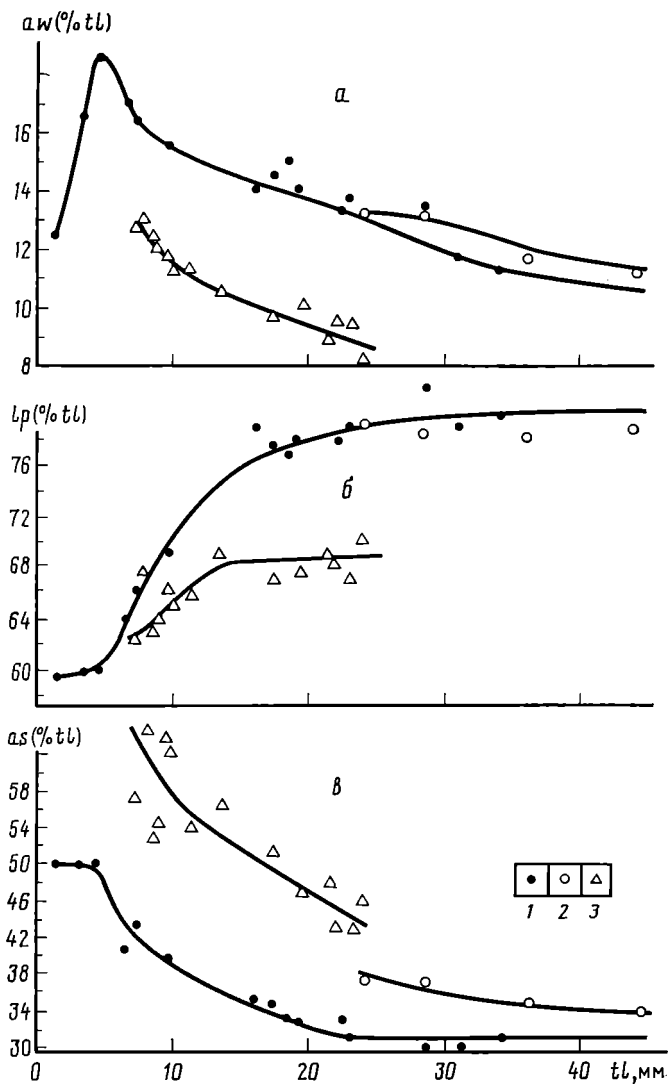


Рис. 4. Характер изменения различных признаков с возрастом. 1 — *Brisaster latifrons*; 2 — *B. fragilis*; 3 — *Hemiaster akkaptschigensis*. Для удобства точки соединены линиями

способы формирования перипетальных фасциол в семействах *Hemiasteridae* и *Schizasteridae* свидетельствуют о негомологичности этих фасциол [10].

Обсуждение. Проведенное исследование показало, что общий характер морфологических изменений, происходящих в процессе постларвального развития у трех изученных видов, практически одинаков (рис. 4, 5). Это позволяет предположить, что в онтогенезе морских ежей семейств *Hemiasteridae* и *Schizasteridae* имеются следующие закономерности, общие для всех представителей этих семейств. Постларвальное развитие начинается со стадии правильного морского ежа. В дальнейшем увеличивается относительная высота панциря. Пятилучевая симметрия сменяется билатеральной. Апикальное поле из эндоциклического становится экзодическим, уменьшается его относительный размер, пятая генитальная пластинка переходит на перипроктельную мембрану. Перемещение перипрокта на задний конец панциря происходит за счет образования и роста интерамбулакальных пластинок, окружающих его. Относительная длина стерпальных пластинок растет, а ширина уменьшается. Уменьшается и относительная длина лабрума. Относительная длина и ширина петалей

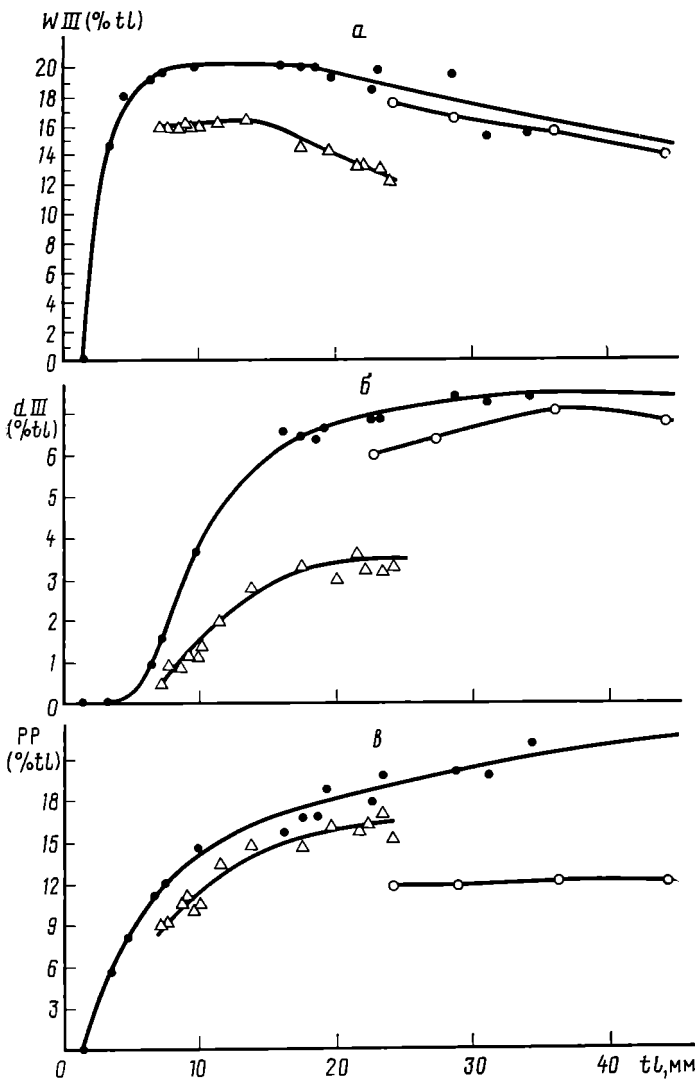


Рис. 5. Характер изменения различных признаков с возрастом. 1 — *Brisaster latifrons*; 2 — *B. fragilis*; 3 — *Hemiaster akkaptshigensis*. Для удобства точки соединены линиями. Обозначения см. на рис. 4

увеличиваются. Зачатки передних петалей имеются уже на стадии правильного морского ежа, а задние петали закладываются лишь после выхода перипрокта из апикального поля. Поэтому задние петали претерпевают в ходе постларвального развития более существенные изменения, чем передние. Отношение ap/pp уменьшается. У видов с углубленными амбулакрами растут относительные глубины петалей, переднего амбулакра и передней выемки. Амбулакральные поры петалоидов, изначально одинарные, становятся двойными и щелевидными. Относительная ширина переднего амбулакра сначала растет, затем уменьшается. Перистом смещается вперед, его форма меняется от округлой или пятиугольной до полулунной. Относительные размеры перистома и перипрокта уменьшаются.

Маргинальная фасциола, если имеется, формируется на стадии правильного морского ежа. Следует отметить, что субапальная фасциола (у родов *Pourtalesia*, *Echinisigra* и *Echinocardium*) закладывается, как и маргинальная фасциола схизастерид, очень рано: сразу после окончания метаморфоза [6, 7]. По-видимому, у этих морских ежей фасциолы уже на ранних стадиях являются жизненно важными органами. Перипетальная

и семиперипетальная фасциолы формируются после выхода перипрокта из апикального поля, т. е. сразу после формирования пластинок, по которым эти фасциолы проходят. Фасциолы не перемещаются с пластинки на пластинку, но могут редуцироваться на одних пластинках и сохраняться на других.

Следует отметить, что многие из перечисленных закономерностей наблюдаются и в развитии других представителей Spatangoida. Так, в развитии *Echinocardium cordatum* имеется стадия правильного морского ежа, причем смещение перипрокта и преобразование апикального поля из эндоциклического в экзоциклическое, а также преобразование оральной поверхности происходят в точности так же, как у *B. latifrons*. Ранние стадии постларвального развития *Abatus cavernosus* и *Brisaster fragilis* также весьма сходны с таковыми *B. latifrons*. По-видимому, большинство приведенных выше закономерностей являются общими для всех спатагондидных морских ежей.

Знание перечисленных закономерностей имеет большое значение для систематики, так как дает возможность определять видовую принадлежность ювенильных особей, реконструировать морфологию взрослых особей по ювенильным и наоборот.

Различия, имеющиеся в ходе постларвального развития трех исследованных видов, в основном касаются не направленности морфогенетических процессов, а сроков их начала и завершения. Эти различия, очевидно, можно использовать в систематике наряду с традиционно применяемыми морфологическими признаками.

Авторы благодарят А. Н. Миронсу и А. Н. Соловьева за предоставленный материал и ценные рекомендации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Марков А. В. Видовой состав рода *Brisaster* (Echinoidea) // Зоол. журн. 1989. Т. 68. № 11. С. 86–93.
2. Chesher R. H. The systematics of sympatric species in West Indian spatangoids: a revision of the genera *Brissopsis*, *Plethotaenia*, *Paleopneustes* and *Savinia* // Inst. Marine Sci. Univ. Miami. Stud. trop. Oceanogr. № 7. Coral Gables, Florida, 1968. 238 p.
3. David B. Un modele d'ontogenese: la croissance de *Toxaster granosus kiliani* (Lambert), echinide spatangoide du Valanginien // Geobios. 1980. № 6. P. 903–926.
4. David B., Fouray M. Variabilite de disjonction evolutive des caracteres dans les populations de *Micraster* (Echinoidea, Spatangoida) du Cretace superieur de Picardie // Geobios. 1984. V. 17. № 4. P. 447–476.
5. Devriès A. Contribution a l'étude de l'ontogénie de quelques formes d'échinides fossiles // Service carte géol. l'Algérie. Nouv. sér. 1960. Mem. 5. P. 55–105.
6. Gordon I. The development of the calcareous test of the *Echinocardium cordatum* // Philos. Trans. Roy. Soc. London. B. 1927. V. 215. P. 255–313.
7. Harvey R., Gage J. Observations on the reproduction and postlarval morphology of pourtalesiid sea urchins in the Rockall Trough area (N. E. Atlantic Ocean) // Marine Biol. 1984. V. 82. P. 181–190.
8. Mortensen T. Echinoidea // The Danish Ingolf Expedition. V. 2. Copenhagen, 1907. 200 p.
9. Mortensen T. The Echinoidea of the Swedish South Polar Expedition. V. 4. Stockholm, 1910. 114 p.
10. Mortensen T. A Monograph of the Echinoidea. V. 5. Pt 2. Copenhagen, 1951. 593 p.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
29.III.1989

УДК 565.33:591.4(551.734.2)

© 1990 г.

МИХАЙЛОВА Е. Д.

НОВЫЕ ВИДЫ ОСТРАКОД ХОДЖА-КУРГАНСКОЙ СВИТЫ (ЭМСКИЙ ЯРУС) ЗАПАДА ЗЕРАВШАНСКОГО ХРЕБТА

Описаны семь новых видов остракод из эмских отложений Зеравшанского хребта: *Aechmina kitabiana*, *A. ovata*, *Berdanopsis mutabilis*, *Tricornina (Tricornina) advena*, *T. (Groosina) ambigens*, *Cryptophyllus dzhausensis*, *Eridonocha venusta*. Выявлены детали внутреннего строения створок. В роде *Tricornina* установлен новый подрод *Groosina*.

Описываемые остракоды происходят из стратотипических разрезов джаусских и обисафитских слоев ходжа-курганской свиты kitabского горизонта, расположенных на левобережье р. Джипдыдаря (Кашкадарьинская обл.). Разрезы сложены слоистыми детритовыми известняками с пачками известняковых брекчий и тонкими прослоями черных кремней и с циклическим повторением слоев известняка с плитчатой отдельностью. Находки остракод приурочены к слоистым и плитчатым известнякам, залегающим в верхней части циклов. Литология и стратиграфическое положение ходжа-курганской свиты приведены в работе А. И. Кима и др. [1]. Возраст слоев, содержащих описываемые остракоды, определяется коподонтовыми зонами в последовательности от *Polygnathus inversus* до *P. kimi* (=зона *costatus patulus*), что соответствует эмскому ярусу нижнего девона международной стратиграфической шкалы.

Изученные остракоды извлечены из породы растворением ее в уксусной кислоте. Отпрепарированные створки остракод позволили выявить важные таксономические признаки. У новых видов рода *Aechmina* Jones et Holl — *A. kitabiana* и *A. ovata* были обнаружены обызвествленная внутренняя пластинка и узкое маргинальное ребро. Это дополняет характеристику рода: присутствие обызвествленной внутренней пластинки у его представителей описывается впервые, однако не исключено, что она присутствует и у ранее известных эхмин, но не отмечалась исследователями. Так, например, она была обнаружена автором у *A. bovina* Jones, 1887 (коллекция Л. И. Сарва, о. Готланд, венлок), близкого к типовому виду рода. Присутствие маргинальных шипов или бугорков характерно для некоторых видов эхмин и включено в родовой диагноз. У среднеазиатских видов эти образования превратились в узкое ребро. Впервые в среднеазиатском регионе найдены представители рода *Tricornina*, новый вид *Tricornina ambigens*, отнесенный к новому подроду *Groosina*, увеличивает число трикорниц, обладающих маргинальными ребрами.

Изученный материал хранится в музее Ленинградского горного института (ЛГИ), кол. № 300; собран автором, а также частично извлечен из образцов Т. В. Машковой.

СЕМЕЙСТВО AECHEMINIDAE ВОУЇЕК, 1936

Род *Aechmina* Jones et Holl, 1869

Aechmina kitabiana Michailova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1–5 (см. вклейку)

Aechmina sp.: Михайлова, 1978, табл. 14, фиг. 14.

Название вида от нахождения в kitabском горизонте.

Голотип — ЛГИ, № 100/300, правая створка; Зеравшанский хребет, левобережье р. Джипдыдаря, водораздел ручьев Ходжа-Курган и Норбонак; верхний эмс, ходжа-курганская свита, обисафитские слои.

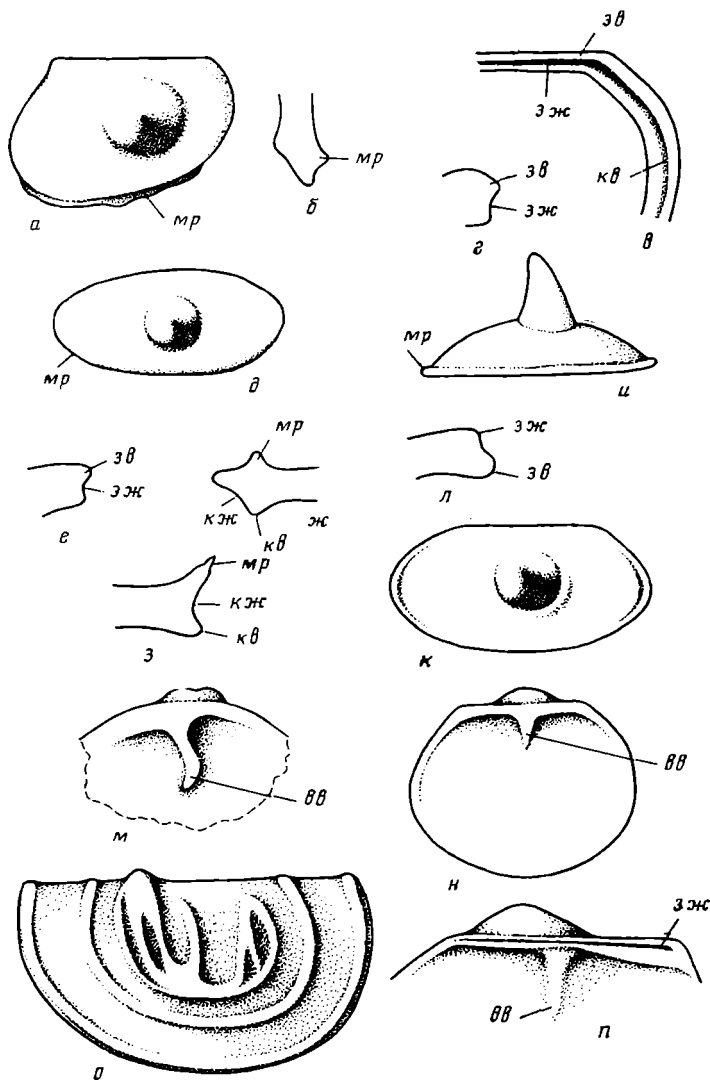


Рис. 1. Морфологические структуры остракод из ходжа-курганской свиты: а-г — *Aechmina kitabiana* sp. nov., левая створка: а — створка снаружи; б — поперечное сечение створки на брюшном крае; в — переддесничная часть створки изнутри; г — поперечное сечение створки на замочном крае; д-л — *Aechmina ovata* sp. nov.: д — правая створка сбоку; е-з — поперечные сечения правой створки; е — на замочном крае, ж — на переднем конце, з — на заднем конце; и-л — левая створка: и — с брюшной стороны, к — сбоку, л — поперечное сечение на замочном крае; м, н — *Scyrtophyllus dzhausensis* sp. nov.; м — спинная область правой створки взрослой особи изнутри; н — правая створка крупной личинки изнутри; о — *Berdanopsis mutabilis* sp. nov.; правая створка текноморфы; п — *Eridococoncha venusta* sp. nov., правая створка изнутри. Обозначения: ВВ — внутренний валик, ЗВ — замочный валик, ЗЖ — замочный желобок, КВ — контактный валик, КЖ — контактный желобок, МР — маргинальное ребро

Описание (рис. 1, а-г). Раковина маленькая, преплетная, с четкими спинными углами и довольно крупным шипом в центральной части створок. Концы круто изогнуты, брюшной край близок к прямому; передний конец значительно выше заднего. Раковина умеренно выпуклая, неправильно липзовидная, с очень слабым уплощением вдоль спинного и брюшного краев. В центральной части створок часто развиты концентрические ребровидные складки. Шип прямой, полый, тупоконечный, с небольшим пережимом в проксимальной части; может немного смещаться от центра назад. Обычно отходит перпендикулярно к створке и направлен немного вверх. Поверхность створок ячеистая. Вдоль свободного

края присутствует узкое маргинальное ребро. Левая створка больше правой и перекрывает ее. Спинные углы более развитые на левой створке, передний часто образует ушковидный выступ. Задний угол на правой створке иногда сглажен. Замок состоит из валика на левой створке и желобка на правой, которые у спинных углов немного расширяются (рис. 1, в, з). Вдоль свободного края на левой створке проходит желобок, продолжающийся на замочном крае ниже замочного валика. Обыкновенная внутренняя пластинка присутствует на обеих створках, почти равной ширины вдоль свободного края. Вестибюль отсутствует.

Р а з м е р ы в мм:

	l	h
Голотип № 100/300	0,53	0,33

И з м е н ч и в о с т ь. Выделяются две группы раковин: относительно более высокие и короткие (табл. V, фиг. 5), низкие и длинные (табл. V, фиг. 1). Изменчивость проявляется также в степени развитости спинных углов у разных экземпляров. Проксимальная часть шипа у некоторых экземпляров загнута назад.

С р а в н е н и е. Характер скульптуры, положение шипа в центральной части створок, присутствие маргинального ребра и внутренней пластинки отличают описываемый вид от известных эхмий.

З а м е ч а н и е. Ячеистая скульптура сохранилась только на отдельных участках створок нескольких экземпляров (табл. V, фиг. 4). Большинство створок имеет неясно бугорчатую скульптуру, что, возможно, вызвано растворением ячеек при извлечении створок из породы.

Присутствие внутренней пластинки почти одинаковой ширины известно у других эхмий. Автор наблюдал ее у *Aechmina bovina* Jones, 1887, из слоев мурье (венлок) о. Готланд (коллекция Л. И. Сарва).

Узкое маргинальное ребро присутствует у сходной с описываемым видом формы, обозначенной как *Ostracode Indeterminate 1* из верхнего силура (пржидол) Центральной Невады [10]. Среднеазиатский вид отличается от этой формы более высоким расположением шипа и ячеистой скульптурой.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний девон, эмский ярус, конодонтовые зоны *Polygnathus serotinus*, *P. kimi*, обисафитские слои ходжа-курганской свиты; Зеравшанский хребет.

М а т е р и а л 47 экз., преимущественно разрозненные створки из 17 местонахождений на левобережье ручья Ходжа-Курган.

Aechmina ovata Michailova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

Monoceratina sp.: Михайлова, 1978, табл. 64, фиг. 2.

Н а з в а н и е вида от *ovatus* лат. — овальный.

Г о л о т и п — ЛГИ, № 110/300, целая раковина; Зеравшанский хребет, левобережье р. Джиндыдаря, левый борт ручья Ходжа-Курган; верхний эмс, ходжа-курганская свита, обисафитские слои; 26 м от основания.

О п и с а н и е (рис. 1, д-л). Раковина маленькая, преплетная, удлиненно-овальная, с крупным шипом в центральной части створок. Замочный край прямой, слегка наклонен назад. Переднеспинной угол слабо выражен; заднеспинной угол часто неразвит. Передний конец значительно выше и длиннее заднего; переднеспинной и брюшной участки спрямлены; концы круто округлены. Ракска умеренно выпуклая, неправильно линзовидная. Шип полый, массивный, тупоконечный, расположен в центре или немного позади середины створок. Обычно отходит от створки под прямым углом и направлен вверх. Проксимальная часть шипа загнута назад. Поверхность створок неяснобугорчатая. Вдоль свободного края развито небольшое маргинальное ребро. Левая створка больше правой, имеет более отчетливые спинные углы. Разница в высоте концов у правой створки меньше, чем у левой. Замок на левой створке представлен

валиком. Вдоль свободного края правой створки развит желобок. Наблюдается обызвествленная внутренняя пластинка.

Размеры в мм:

	l	h	w
Голотип № 110/300	0,60	0,30	0,25 (без шипов)

Изменчивость. Проявляется в степени асимметрии концов, сглаженности углов, длине и загнутиости шипов.

Сравнение. По присутствию маргинального ребра и внутренней пластинки описываемый вид близок к *A. kitabiana* sp. nov. Отличается более вытянутой раковиной, плохо развитыми спинными углами и загнутиями назад шипами.

Распространение. Нижний девон, эмский ярус, конодонтовые зоны *Polygnathus serotinus*, *P. kimi*, обисафитские слои ходжа-курганской свиты; Зеравшанский хребет.

Материал. 31 экз., преимущественно разрозненные створки из 15 местонахождений на левобережье ручья Ходжа-Курган и правобережье ручья Янтаклык. Возможно, к этому виду относится экземпляр из норбонакских слоев на правом борту ручья Ходжа-Курган, конодонтовая зона *Polygnathus dehiscens*.

СЕМЕЙСТВО CRASPEDOBOLBINIDAE MARTINSSON. 1962

Род *Berdanopsis* Copeland, 1977

Berdanopsis mutabilis Michailova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 6-9

Названию вида *mutabilis* лат. — меняющийся.

Голотип — ЛГИ, № 115/300, левая створка; Зеравшанский хребет, левобережье р. Джицдыдаря, левый борт ручья Ходжа-Курган; верхний эмс, ходжа-курганская свита, обисафитские слои, 26 м от основания слоев.

Описание (рис. 1, о). Раковина средних размеров, преплетная, с двумя расчлененными ланцетовидными лопастями L2 и L3 и узкой зигальной перемычкой. Спинной край почти равен длине раковины; свободный край плавно округленный, немного скошен с заднебрюшной стороны; переднеспинной угол иногда ушковидно приподнят. Видоизмененная лопасть L1 образует переднюю часть внутреннего орнаментального ребра, полностью окружающего лопасти L2 и L3 и доходящего до спинного края. Преадулкториальная лопасть более низкая и узкая, чем силлобиальная L3; вершина последней образует невысокий куст. Адулкториальная борозда S2 довольно глубокая. Лопастей L2 и L3 имеют соответственно три и четыре вертикальных орнаментальных ребра, сходящихся у спинной части лопастей. Велярное ребро низкое, довольно широкое, проходит вдоль всего свободного края; маргинальное ребро широкое, гладкое. Между велярным и внутренним орнаментальным ребрами развита велярная борозда. Поверхность створок гладкая.

Размеры в мм:

	l	h
Голотип № 115/300	0,73	0,50

Возрастные изменения. У личинок ранних стадий отсутствуют ребра на лопастях; велярное ребро более широкое и тонкое по сравнению со взрослыми особями. Расчлененность лопастей увеличивается по мере роста раковины; полное количество лопастей (три на L2 и три на L3) наблюдается только у взрослых особей.

Сравнение. Среди немногочисленных берданопсисов новый вид выделяется ланцетовидной формой лопастей со своеобразно расположенными ребрами и замкнутой формой внутреннего орнаментального ребра.

Замечание. Родовая принадлежность нового вида устанавливается по близкому сходству с текноморфами известных берданопсисов — развитию орнаментального внутреннего ребра и вертикальной ребристости лопастей [6, 10].

Распространение. Нижний девон, эмский ярус, коподонтовые зоны *Polygnathus inversus*, *P. serotinus*, *P. kimi*, джаусские и обисафитские слои ходжа-курганской свиты; Зеравшанский хребет.

Материал. 35 экз. (створки текноморф) из 15 местонахождений на правом (джаусские слои) и левом (обисафитские слои) бортах ручья Ходжа-Курган и его водоразделе с ручьем Норбонак.

СЕМЕЙСТВО TRICORNINIDAE BLUMENSTENGEL, 1965

Род *Tricornina* Bouček, 1936

Подрод *tricornina* bouček, 1936

Tricornina (Tricornina) advena Michailova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 9, 10

Название вида от *adventus* лат. — пришлый.

Голотип — ЛГИ, № 120/300, левая створка; Зеравшанский хребет, левобережье р. Джиндыдаря, левый борт ручья Ходжа-Курган, ходжа-курганская свита, обисафитские слои, 67 м от основания слоев.

Описание. Раковина средних размеров, длинная, неправильно треугольная, с высоким передним концом и шипообразным задним. Спинной край прямой, равен длине раковины. Переднеспинной угол близок к прямому; передний конец скошен и очень слабо закруглен к брюшному краю. Последний — длинный, слегка вогнутый. Заднеспинной угол около 45°. Наибольшая высота створок находится у переднего конца. Раковина слабовыпуклая и немного уплощена с брюшной стороны. На каждой створке немного позади и ниже центра расположен крупный полый шип, отходящий под прямым углом от створки, но в проксимальной части немного изогнутый назад. Основание шипа широкое, остальная его часть представляет собой узкую заостренную трубку. Длина шипа может превышать длину раковины. На левой створке в переднеспинном углу развит длинный узкий вертикальный шип, а заднеспинной угол переходит в узкий относительно короткий шип. Поверхность створок гладкая. Левая створка охватывает правую наиболее широко на брюшной стороне, где развит дугообразный выгиб (*bow shape projection*, по терминологии Ф. Адамчака). На переднем конце хват узкий, на правой створке развит рубчик упора, а край створки загнут внутрь; на брюшном крае рубчик упора выражен слабо.

Размеры в мм:

	l	h
Голотип № 120/300	1,00	0,53 (без шипов)

Изменчивость. Наблюдаются небольшие колебания в соотношениях длины и высоты раковины; более значительная изменчивость отмечается в величине шипов.

Сравнение. Описываемый вид наиболее близок к *T. (T.) navicula* Bouček, 1936 [5]. Отличается вертикальным положением переднего шипа, менее развитым задним шипом и более широким основанием у центрального шипа.

Распространение. Нижний девон, эмский ярус, джаусские и обисафитские слои ходжа-курганской свиты; Зеравшанский хребет.

Материал. 31 экз. (целые и неполные створки) из 16 местонахождений на левобережье ручья Ширдаг (джаусские слои) и на левом борту ручья Ходжа-Курган и его водоразделе с ручьем Норбонак (обисафитские слои, коподонтовая зона *P. kimi*).

Подрод *Groosina* Michailova, subgen. nov.

Название подрода в честь палеонтолога Х. Грос-Уфенорде.

Типовой вид — *T. (Groosina) ambigens* Michailova, sp. nov.

Диагноз. Вытянутая неправильно округленная раковина с асимметричными концами. В центральной части каждой створки развит отхо-

дящий назад крупный, широкий в основании полый шип. На передне-спинном углу левой створки имеется различной величины шип, направленный вверх или вперед. Задний конец округленный или обрубленный. На переднем и заднем участках брюшного края присутствуют маргинальные ребра.

Видовой состав. Кроме типового вида *T. (G.) jahnkei* Groos-Uffenorde, 1979, нижний девон Рейнских Сланцевых Гор, Карнийских Альп, Южной Франции, Аляски.

Сравнение. Отличается от других подродов присутствием хорошо развитых маргинальных ребер. Кроме того, от подрода *T. (Tricornina)* Grunzel, 1966 — отсутствием заднеспинного шипа, от *T. (Bicornina)* Grunzel, 1966 — развитием переднеспинного шипа только на одной левой створке.

Замечания. Х. Грос-Уффенорде [7] указала на подродовой ранг отличий описанного ею вида *Tricornina jahnkei*, но не предложила названия для подрода. От наиболее близких трикорнинид с развитыми маргинальными ребрами подрода *Bohemina (Pocornina)* Grunzel, 1963 представители нового подрода отличаются округленной или обрубленной формой заднего конца, а не вытянутой шипообразно.

Tricornina (Groosina) ambigens Michailova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 3–5

Acronotella sp. A: Михайлова, 1978, табл. 14, фиг. 1.

Название вида *ambigens* лат. — спорный.

Голотип — ЛГИ, № 123/300, левая створка; Зеравшанский хребет, левобережье р. Джиндыдаря, левый борт ручья Ходжа-Курган; верхний эмс, ходжа-курганская свита, обисафитские слои, 174 м от основания слоев.

Описание. Раковина средних размеров, неправильно удлиненно-овальная. Спинной край прямой, длинный; концы короткие, круто закругленные; передний имеет симметричные брюшной и спинной участки, задний значительно ниже, с очень коротким спинным участком. Брюшной край длинный, очень слабо выгнутый, плавно переходит в брюшной участок заднего конца. Раковина расширена в средней части и сужена у концов. Немного позади и ниже середины створок развит крупный, полый внутри и направленный назад шип, основание которого составляет больше половины высоты раковины, а боковая поверхность плавно переходит в переднюю часть створки. Проксимальная часть шипа направлена немного вверх и протягивается дальше заднего конца. На передне-спинном углу левой створки развит плоский, направленный вверх и назад полый внутри шип, основание которого плавно переходит в передний конец створки. Шип открыт во внутреннюю полость раковины. Передне-спинной угол правой створки тупой, без шипа. Поверхность створок гладкая. Левая створка перекрывает правую, наибольшее перекрытие расположено немного впереди середины брюшного края, где на обеих створках развит дугообразный выгиб. Вдоль переднего конца и заднебрюшного участка створок присутствует узкое маргинальное ребро, слегка расширенное на переднебрюшном участке. Замок состоит на левой створке из желобка, а на правой — валика, протягивающихся вдоль замочного края.

Размеры в мм:

	l	h
Голотип № 123/300	0,65	0,38 (без шипа)

Изменчивость. Варьирует величина и степень отогнутости проксимальной части шипа.

Возрастные изменения. Личинки имеют относительно более короткие раковины.

Сравнение. От второго вида подрода среднеазиатский вид отличается более удлиненной раковиной и направленным вверх переднеспинным шипом.

Замечания. Форма раковины приближает новый вид к представителям семейства Rorolopellidae Coryell et Malkin, 1936. Наиболее близкими и обладающими маргинальными ребрами являются *Loquitzella mesodevonica* K. Zagora [4, 11] и *Rudocerina mutaspina* McClellan [9]. От первого вида *T. (G.) ambigens* отличается более короткой раковинной, отсутствием скульптуры и наличием бокового шипа. Отличием от второго вида является развитие переднеспиного шипа на левой створке, более округленный и низкий задний конец и отсутствие выгнутости у спинного края.

Распространение. Нижний девон, эмский ярус, конодонтовые зоны *Polygnathus serotinus*, *P. kimi*, обисафитские слои ходжа-курганской свиты; Зеравшанский хребет.

Материал. 39 экз., целые и неполные створки из 16 местонахождений на левом борту ручья Ходжа-Курган и его водоразделе с ручьем Норбопак.

СЕМЕЙСТВО CRYPTOPHYLLIDAE ADAMCZAK, 1961

Род *Cryptophyllus* Levinson, 1951

Cryptophyllus dzhausensis Michailova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 7, 8

Название вида от кишлака Джаус.

Голотип — ЛГИ, № 127/300, левая створка; Зеравшанский хребет, левобережье р. Джиндыдаря, левый борт ручья Ходжа-Курган; верхний эмс, ходжа-курганская свита, обисафитские слои, 87 м от подошвы слоев.

Описание (рис. 1, м, н). Раковина довольно крупная, с семью пластинами и незначительным превышением длины над высотой створок. Замочный край почти прямой, составляет около половины длины раковины; спинные углы слабо выражены. Свободный край плавно округлен. Очертание переднего и заднего краев почти симметрично; передний очень незначительно длиннее заднего, что проявляется наиболее четко у личинки. Макушка низкая, с широким основанием, иногда по ее середине проходит слабая поперечная депрессия. Краевые концентрические ребра пластин гладкие, широкие, низкие; пространства между ними узкие.

На внутренней стороне в примакушечной части створок развита высокая изогнутая перегородка. В верхней части она расположена косо к поверхности створки с наклоном к переднему концу; в нижней части перегородка становится вертикальной и проходит перпендикулярно замочному краю. Таким образом, внутримакушечное пространство разделено на две неравные части: заднюю — более обширную, занимающую значительную часть макушки, и переднюю — меньшего размера.

Размеры в мм:

	h	l
Голотип № 127/300	1,20	0,95

Возрастные изменения. Личинки имеют более выраженные спинные углы и длинный замочный край; макушки у створок личинок выше, чем у взрослых особей; внутренняя подмакушечная перегородка менее развитая. У взрослых экземпляров заметно расширяется замочный край.

Сравнение. От очень сходного по очертанию створок *Cryptophyllus* sp. A. [4] из эмса Северной Испании описываемый вид отличается присутствием внутримакушечной перегородки и семью, а не восемью пластинами у створок.

Распространение. Нижний девон, эмский ярус, конодонтовая зона *Polygnathus kimi*, обисафитские слои ходжа-курганской свиты; Зеравшанский хребет.

Материал. 32 створки из 12 местонахождений на левом борту ручья Ходжа-Курган, его водоразделе с ручьем Норбопак и правом борту ручья Янгаклык.

Род *Eridoconcha* Ulrich et Bassler, 1923*Eridoconcha venusta* Michailova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 6

Eridoconcha venusta: Михайлова, 1978, табл. 14, фиг. 6 (nom. nudum).Название вида от *venustus* лат. — красивый.

Голотип — ЛГИ, 130/300, правая створка; Зеравшанский хребет, левобережье р. Джипдыдаря, левый борт ручья Ходжа-Курган; верхний эмс, ходжа-курганская свита, обисафитские слои, 74 м от основания слоев.

Описание (рис. 1, n). Раковина маленькая, постплетная, с девятью пластинами. Замочный край прямой, составляет около двух третей длины раковины, спинные углы тупые, задний более отчетливый. Свободный край плавно округленный, скошенный с переднебрюшной стороны. Задний конец выше и длиннее переднего. Макушка средних размеров, с нешироким основанием. Плоские гладкие адмаргинальные концентрические ребра на пластинах относительно высокие и немного более узкие, чем межреберные пространства.

На внутренней стороне в примакушечной части створок иногда присутствует слабо развитый вертикальный валик. Задняя половина замочного края расширена.

Размеры в мм:

	l	h
Голотип № 130/300	0,63	0,55

Изменчивость. Присутствуют особи с более длинными, чем у голотипа, створками и слабо выраженными спинными углами.

Возрастные изменения. Личинки средних стадий (четыре-пять пластин) относительно ниже взрослых особей, имеют почти симметричные концы и очень длинный замочный край, составляющий более трех четвертей длины створки.

Сравнение. Новый вид отличается от известных эридоконх значительной асимметрией концов и плоскими концентрическими ребрами.

Замечание. Сохранность материала не позволила сделать шлифовки створок и применить принципы систематики, предложенные Адамчаком [3] для эридоконх; использованы предложения С. Левинсона [8].

Распространение. Нижний девон, эмский ярус, конодоптовые зоны *Polygnathus inversus*, *P. serotinus*, *P. kimi*, джаусские и обисафитские слои ходжа-курганской свиты; Зеравшанский хребет.

Материал. 40 экз., преимущественно створки взрослых особей из 19 местонахождений на правом (джаусские слои) и левом бортах ручья Ходжа-Курган и на правом борту ручья Япгаклык (обисафитские слои).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ким А. И., Елкин Е. А., Ерина М. В. и др. Экскурсия 100 // Сводный путеводитель экскурсий. Ташкент: Фан, 1984. С. 138–165.
2. Михайлова Е. Д. Табл. LXI–LXIV // Атлас палеонтологических таблиц. Приложение к путеводителю экскурсий. Ташкент: Фан, 1978.
3. Adamczak F. Eridostraca — a new suborder of ostracod and its phylogenetic significance // Acta paleont. Polon. 1961. V. 6. S. 29–104.
4. Becker G., Sanchez de Posada J. C. Ostracoda aus der Moniello-Formation Asturiens (Devon, N — Spanien) // Paleontographica. 1977. Abt. A. B. 158. S. 115–203.
5. Bouček B. Die Ostracoden des böhmischen Ludlows // Neues Jahrb. Mineral., Geol. und Paläontol. 1936. B. 76. Abt. B. S. 31–98.
6. Copeland M. J. Early Paleozoic Ostracoda from southwest District of Mackenzie and Yukon Territory // Bull. Geol. Surv. Canada. 1977. B. 175. P. 88.
7. Feist R., Groos-Uffenorde H. Die «Calcaires a polypiers siliceux» und ihre Ostracoden Faunen // Senckenberg. lethaea. 1979. B. 60. S. 83–187.
8. Levinson S. H. Thin section of Paleozoic Ostracoda and their bearing on taphonomy and morphology // J. Paleontol. 1951. V. 25. № 5. P. 553–560.

9. *McClellan W. A.* Siluro-Devonian microfaunal biostratigraphy in Nevada // *Bull. Amer. Paleontologist.* 1971. V. 62. № 274. P. 231-375.
10. *Stone S. M., Berdan J. M.* Some late Silurian (Pfidolian) ostracodes from the Roberts Mountains, Central Nevada // *J. Paleontol.* 1984. V. 58. № 4. P. 977-1009.
11. *Zagora K.* Ostracoden aus dem Grenzberkisch Unter/Mitteldevon von Ostthüringen // *Geol. Jahrb.* 1968. B. 17. № 62. S. 91.

Ленинградский горный
институт

Поступила в редакцию
23.VI.1988

Объяснение к таблице V

Фиг. 1-5. *Aechmina kitabiana* sp. nov. 1 - голотип № 100/300, правая створка; 1а - сбоку (×110), 1б - с внутренней стороны (×80); 2 - экз. № 103/300, левая створка с внутренней стороны (×65); 3 - экз. № 104/300, раковина с брюшной стороны (×65); 4 - экз. № 105/300, левая створка сбоку (×65); 5 - экз. № 102/300, правая створка с внутренней стороны (×65).

Фиг. 6. *Egidosoncha venusta* sp. nov. голотип № 130/300, правая створка (×100).

Фиг. 7, 8. *Cryptophyllus dzhausensis* sp. nov.: 7 - экз. № 128/300, правая створка (×50); 8 - голотип № 127/300, левая створка (×50).

Фиг. 9, 10. *Tricornina (Tricornina) advena* sp. nov.: 9 - голотип № 120/300, левая створка (×45); 10 - экз. № 121/300, правая створка (×65); 10а - сбоку, 10б - брюшная сторона створки.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1-2. *Aechmina ovata* sp. nov.: 1 - экз. № 111/300, правая створка с внутренней стороны (×90); 2 - голотип № 110/300, раковина; 2а - справа (×90), 2б - со спинной стороны (×65).

Фиг. 3-5. *Tricornina (Groosina) ambigens* sp. nov.: 3 - голотип № 123/300, левая створка (×80); 3а - сбоку, 3б - внутри со стороны брюшного края; 4 - экз. № 125/300, левая створка внутри (×70); 5 - экз. № 124/300, правая створка (×70); 5а - сбоку, 5б - внутри.

Фиг. 6-9. *Berdanopsis mutabilis* sp. nov.: 6 - голотип № 115/300, левая створка (×80); 7 - экз. № 117/300, левая створка внутри (×60); 8 - экз. № 116/300, правая створка личинки среднего возраста (×90); 9 - экз. № 118/300, ядро раковины справа (×80).

УДК 565.76:551.762+551.763(5)

© 1990 г.

КИРЕЙЧУК А. Г., ПОНОМАРЕНКО А. Г.

ИСКОПАЕМЫЕ ЖУКИ СЕМЕЙСТВ PELTIDAE И NITIDULIDAE (COLEOPTERA)

Описаны два новых рода и четыре новых вида пельтид из юры и нижнего мела, два новых рода и пять новых видов блестянок из мела и миоцена. Мезозойские жуки, ранее помещавшиеся в эти семейства, исключены из их состава.

Определение систематического положения мезозойских жуков встречает значительные трудности как из-за сложности интерпретации структур, видимых на их ископаемых остатках, так и из-за их значительного отличия от кайнозойских форм. Прежние авторы помещали мезозойских жуков в те или иные семейства часто только на основании поверхностного сходства, и более внимательное изучение показывает, что оно оказывается или недостаточно обоснованным, или вообще ошибочным. Так, было показано [5], что позднелурские *Lithostoma* и *Nitidulina* не могут принадлежать к семействам *Ostomatidae* (= *Peltidae*) и *Nitidulidae*, куда они были помещены при оригинальном описании [3]. Раннемеловой род *Meligethiella*, описанный как блестянка [4] и признававшийся таковой одним из авторов [1, 9], оказался не принадлежащим к этому семейству, ниже дан его исправленный диагноз. В коллекциях Палеонтологического института АН СССР было найдено еще несколько близких к *Meligethiella* мезозойских жуков, которые были сочтены клероидами и с некоторыми сомнениями помещены в семейство *Peltidae*, образуя там особое вымершее подсемейство. Мезозойские клероиды весьма разнообразны, и большинство из них лишь с трудом могут быть помещены в семейства дробной системы клероидов, предложенной Р. Кроусоном [6–8]. Жуки, помещенные в клероидов, описаны авторами совместно, нитидулиды описаны первым автором. Настоящая работа не исчерпывает всех материалов Палеонтологического института по этим семействам, ряд форм предполагается изучить и описать в будущем.

Остатки, интерпретированные как принадлежащие нитидулидам, являются с нижнего мела, причем наиболее древние принадлежат к *Carpophilinae* (триба *Epuraeini*), а более поздние — к *Nitidulinae* (комплекс родов, близких к *Cyllodes* Erichson, 1843), что хорошо согласуется с разработанной ранее на сравнительном материале по современным формам предварительной схемой филогенетических отношений в семействе *Nitidulidae* [2]. Большинство рецентных представителей трибы *Epuraeini* развиваются под корой, в древесине на ранних стадиях разложения, в ходах различных ксилобионтных насекомых, в забродившем древесном соке и другой разлагающейся, но не сильно переувлажненной растительной органике, но иногда даже в разлагающихся фруктах. Многие пыле живущие формы комплекса *Cyllodes* трофически и в своем развитии связаны с плодовыми телами высших грибов.

Следует отметить, что внешнее сходство мезозойских представителей рассмотренных семейств, вероятно, объясняется не столько прямым родством, сколько сходством образа жизни, приводящим к параллельному появлению сходных структур. Некоторые современные группы обоих семейств сохранили это, как теперь выясняется, довольно древнее внешнее сходство, по-видимому, вследствие их экологического консерватизма (осо-

белно среди ныне живущих южных форм Восточного полушария). По аналогии с рецентными формами можно интерпретировать образ жизни сходных с ними вымерших форм. Таким образом, весьма вероятно, что рассмотренные ниже представители семейств *Peltidae* и *Nitidulidae* были мицето- и ксиломицетофагами (возможно, во всех активных фазах жизненного цикла), приуроченными к лесным, не сильно увлажненным местам обитания.

СЕМЕЙСТВО PELTIDAE LATREILLE, 1807

ПОДСЕМЕЙСТВО MELIGETHIELLINAЕ KIREJTSHUK ET PONOMARENKO, SUBFAM. NOV.

Д и а г н о з. Тело овальное, слабо- или умеренно выпуклое сверху и плоское снизу, с широко распластанными боками. Голова с развитым прямым фронто-клипеальным швом, не сближенными вперед гулярными швами и бороздами для вкладывания антенн на нижней стороне. Антенны булавовидные, булава трехчлениковая, симметричная, последний членик не поперечный. Мандибулы умеренно развитые, не торчащие. Бока переднеспинки уплощены в кант, равномерно округленные, углы не торчащие. Переднегрудка посередине крышевидно приподнята, возвышение продолжено назад в узкий заостренный межтазиковый отросток. Передние тазики поперечные, не торчащие, назад открытые. Среднегрудка короткая, обычно спереди с ямкой для выступа межтазикового отростка и выемками для передних тазиков. Среднегрудной межтазиковый отросток широкий и короткий. Заднегрудка обычно с косыми бедренными линиями, с средним и паракоксальным швами. Задние тазики поперечные, скошенные к середине, соприкасающиеся или почти соприкасающиеся, их задний край более или менее выемчатый. Надкрылья гладкие или с тонкими бороздками, на их ископаемых остатках часто видны внутренние структуры надкрылий — колумеллы в виде рядов крупных точек. Ноги короткие, вертлуги кукуйоидного типа, зубчики или шиши по бокам голени не видны.

С о с т а в. *Meligethiella* L. Medvedev, 1969 из нижнего мела Забайкалья и описанные ниже два рода из верхней юры Казахстана и нижнего мела Забайкалья.

С р а в н е н и е. Из четырех предложенных в семействе подсемейств [8] ближе всего по узкому интеркоксальному отростку, широкому и короткому отростку среднегрудки, не сходящимся вперед гулярным швам, открытым впадинам передних тазиков к подсемейству *Protopeltinae* Crompton, 1970, отличается передним краем среднегрудки с выемками, переднегрудкой с крышевидным возвышением.

Определительная таблица родов подсемейства *Meligethiellinae*

1. Средние тазиковые впадины сильно сближены; переднеспинка значительно уже надкрылий; бедренные линии средних тазиковых впадин не выражены; первый видимый стернит брюшка намного короче последнего (гипопигидия), примерно равен по длине каждому из следующих трех стернитов брюшка *Juralithinus* gen. nov.
- Средние тазиковые впадины умеренно расставлены; переднеспинка не уже или едва уже надкрылий; бедренные линии средних тазиковых впадин обычно выражены; первый видимый стернит брюшка чаще значительно длиннее каждого из следующих трех ²
2. Переднеспинка в 3—4 раза короче надкрылий; поверхность надкрылий в разбросанной, почти равномерной пунктировке или без выраженной пунктировки *Meligethiella* L. Medvedev, 1969
- Переднеспинка не менее чем в 5 раз короче надкрылий; поверхность надкрылий с продольными, параллельными шву бороздками, на дне которых заметны продольные ряды точек *Ostomalynus* gen. nov.

Род *Juralithinus* Kirejtshuk et Ponomarenko, gen. nov.

Название рода — от юры и *lithos* греч. — камень.
Типовой вид — *J. gracilidorsum* sp. nov.

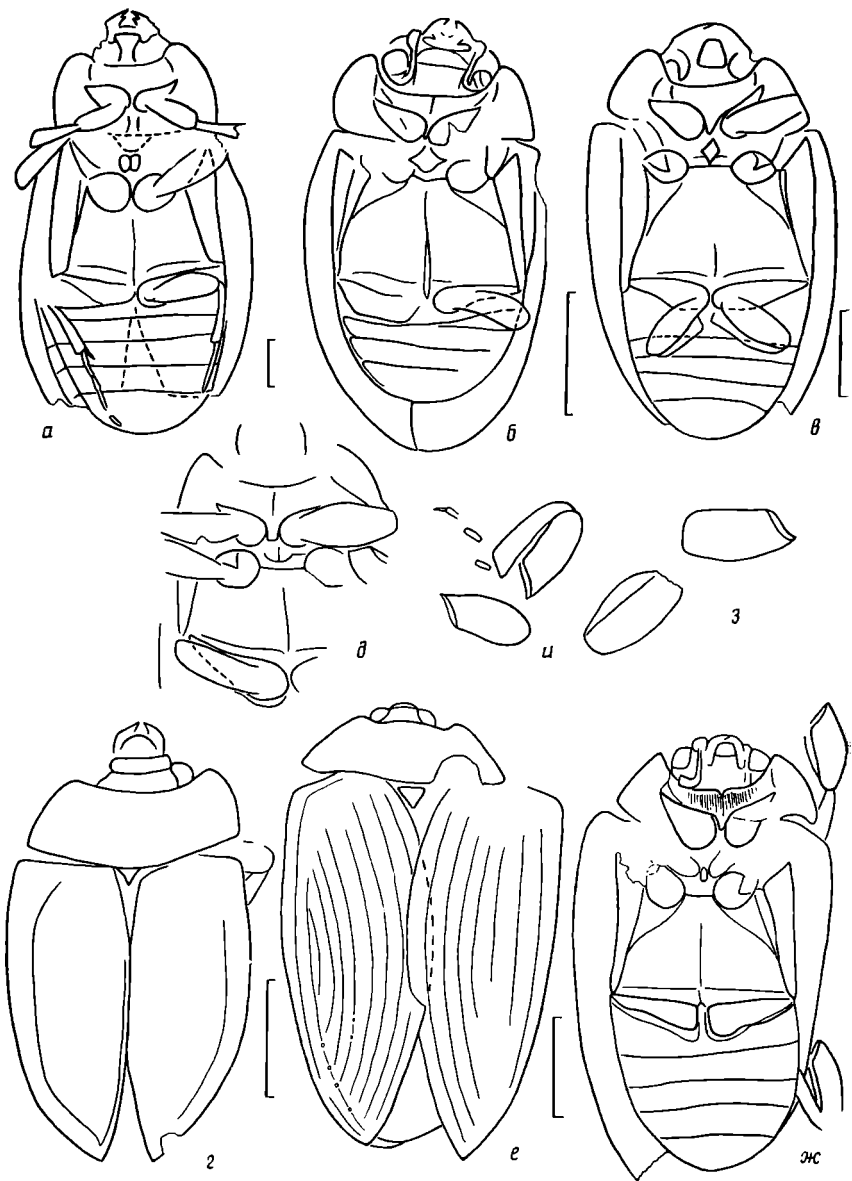


Рис. 1. Жуки семейства Peltidae: а — *Juralithinus gracilidorsum* sp. nov.; голотип ПИН, № 2554/624; б — *Meligethiella soroniiformis* L. Medvedev; голотип ПИН, № 1989/2630; Забайкалье, местонахождение Байса; нижний мел; в — *Meligethiella kovalevi* sp. nov.; голотип ПИН, № 2239/1276; г, д — *Meligethiella glabra* sp. nov.; голотип ПИН, № 1742/157; з — сверху, д — снизу; е-и — *Ostomalynus ovalis* sp. nov.; голотип ПИН, № 1846/210; е — сверху, ж — снизу, з — средние ноги, и — задние ноги. На всех рисунках длина масштабной линейки 1 мм

Диагноз. Тело заметно вытянутое, со сравнительно длинной и узкой переднегрудью, сближенными тазиками всех пар ног; заднегрудка без бедренных линий; надкрылья заметно шире переднегрудки; первый видимый стернит брюшка примерно равен второму — четвертому, последний длиннее.

Видовой состав. Типовой вид.

***Juralithinus gracilidorsum* Kirejtshuk et Ponomarenko, sp. nov.**

Табл. VII, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида — от *gracilis* лат. — стройный и *dorsum* лат. — спина.

Голотип — ПИН, № 2554/624, позитивный отпечаток почти полного жука; Южный Казахстан, Чимкентская обл., урочище Аулиэ близ д. Михайловка (местонахождение Каратау-Михайловка); верхняя юра, карабастауская свита.

Описание (рис. 1, а). Продолговато-овальный жук. Голова с умеренно выступающими, двузубыми на вершине мандибулами, очень маленьким поперечным ментумом и раздвинутыми гулярными швами. Переднеспинка с широко выемчатым передним краем и широко закругленными, умеренно выступающими передними углами. Поперечные передние тазики сильно сближены, отросток переднегруди между ними не заметен. Среднегрудь крышевидно выпуклая посередине, средние тазики соприкасающиеся. Щиток широкий, с широко закругленной вершиной. Заднегрудь с отчетливыми медиальным и паракосальными швами, метэпистерны далеко заходят вперед своими наружными углами. Задние тазики с овальными очертаниями сильно сближены и скошены к середине. Надкрылья с умеренно широкими эпилевами кажутся не полностью покрывающими брюшко, возможно, с укороченными вершинами. Бедря умеренно расширены, все с плавными овальными очертаниями. Голени немного расширены к вершинам, а посередине, по-видимому, довольно узкие, с длинными шипами на вершине. Задние лапки довольно длинные, состоят из простых члеников.

Размеры, мм: длина — 9,3; ширина — 4,6; длина надкрылий — 2,3.

Материал. Голотип.

Род *Meligethiella* L. Medvedev, 1969

Диагноз. Тело широкоовальное, голова немного втянута под переднеспинку, переднеспинка едва уже надкрылий, в 3—4 раза короче их, средние тазики расставленные; среднегрудка спереди с ямкой для вклидывания выступа на переднегрудном отростке; надкрылья заходят за вершину брюшка, гладкие или в разбросанной пунктировке; бедренные линии на заднегрудке обычно хорошо выражены; первый видимый стернит брюшка длиннее последующего.

Видовой состав. Типовой вид *M. soroniiformis* L. Medvedev, 1969 (рис. 1, б) из нижнего мела Забайкалья и два описываемых ниже вида.

Определительная таблица видов рода *Meligethiella*

1. Бедренные линии средних тазиковых впадин слабо выражены; переднеспинка резко сужена от заостренных задних углов, ее длина менее трети ширины; длина заднегруди примерно равна длине передне- и среднегруди, взятых вместе

. *M. glabra* sp. nov.
Бедренные линии средних тазиковых впадин отчетливо выражены; переднеспинка округло сужена как впереди, так и к задним углам, имеющим более или менее закругленные вершины, длина переднеспинки больше трети ее ширины; заднегрудь длиннее передне- и среднегруди вместе 2

2. Средние тазики расставлены на ширину тазиков, а передние — сильно сближены; переднегрудь с медиальным килем, переднеспинка сильнее сужена вперед и назад; бедренная линия заднегруди едва достигает середины метэпистерна

. *M. soroniiformis* L. Medvedev, 1969
Расстояние между средними тазиками превышает их ширину; передние тазики слегка расставлены; переднегрудь без заметного медиального кила, бока переднеспинки слабо закруглены; бедренная линия заднегрудки заходит за середину метэпистерна *M. kovalevi* sp. nov.

Meligethiella kovalevi Kirejtshuk et Ponomarenko, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 2

Названию вида — в память выдающегося палеоэнтомолога В. Г. Ковалева.

Голотип — ПИН, № 2239/1276, позитивный отпечаток почти полного жука; Южный Казахстан, Чимкентская обл., урочище Аулиэ близ д. Михайловка (местонахождение Каратау-Михайловка); верхняя юра, карабастауская свита.

Описание (рис. 1, в). Продолговато-овальный жук, несильно выпуклый сверху. Голова с едва выступающими мандибулами, крупным трапецевидным ментумом почти равной длины и ширины и со сравнительно крупными глазами. Переднегрудь без заметного медиального кила, с широко- и глубоковыемчатым передним краем, широко закругленными, выступающими передними углами и широко закругленными задними; отросток переднегруды более или менее выражен между несильно сближенными передними тазиками, длина переднегруды в 2,8 раза меньше ширины. Среднегрудь с отчетливой медиальной ямкой, имеющей ромбовидное очертание. Средние тазики расставлены на ширину тазиков. Заднегрудь с коротким медиальным швом и поперечными складками вдоль переднего края задних тазиков. Бедренные линии на заднегрудке образуют широкий треугольник. Метэпистерны умеренно узкие. Надкрылья, по-видимому, полные, с широкими, отчетливо выраженными эпиплеврами. Задние тазики сильно сближены друг с другом. Бедра с плавными овальными очертаниями, умеренно широкие. Задние голени узкие, едва расширенные к вершинам. Скульптурированность поверхности не выражена.

Размеры, мм: длина — 4,7, ширина — 2,7; длина надкрылий — 3,5.

Материал. Голотип.

Meligethiella glabra Kirejtshuk et Ponomarenko, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 3

Названии вида — от *glaber* лат. — голый, гладкий.

Голотип — ПИН, № 1742/157, позитивный и негативный отпечатки почти полного жука; Забайкалье, Читинская обл., Оловянинский р-н, правый берег р. Турги, в 1,5 км ниже устья пади Бырки (местонахождение Турга); нижний мел, тургинская свита.

Описание (рис. 1, г, д). Жук продолговато-овальный, довольно выпуклый сверху. Голова поперечная, с сильно выступающими заостренными вершинами мандибул, резкими лавро-клипеальным и фронтклипеальным швами. Лабрум крупный, с плавно закругленным передним краем. Переднеспинка слабо выемчатая по переднему краю, со слегка выступающими передними и узко закругленными задними углами; ее длина чуть меньше трети ширины, поверхность, по-видимому, мелко зернисто скульптурирована, без пунктировки. Переднегрудь с медиальным килем и заметным, сравнительно широким интеркоксальным отростком с поперечной вершиной. Среднегрудь посередине широко углублена, с медиальной линией; средние тазики широко расставленные. Заднегрудь короткая, примерно равна передне- и среднегруды вместе, со слабо выраженными бедренными линиями, отчетливыми медиальным швом и паракоксальными швами вдоль переднего края задних тазиков. Задние тазики сильно скошены к довольно расширенным частям и сильно сближены. Бедра умеренно широкие, с овальными очертаниями. Передняя голень кажется довольно широкой. Надкрылья полные, с резкими эпиплеврами, которые достигают вершин надкрылий; их поверхность скорее всего так же была скульптурирована, как и переднеспинка.

Размеры, мм: длина — 3,7; ширина — 2,0; длина надкрылий — 2,5.

Материал. Голотип.

Род *Ostomalynus* Kirejtshuk et Ponomarenko, gen. nov.

Названии рода — от родовых названий *Ostoma* и *Thymalus*.

Типовой вид — *O. ovalis* sp. nov.

Диагноз. Тело яйцевидное, сильнее суженное назад. Переднеспинка короткая, впятеро короче надкрылий, переднегрудка очень короткая, почти лентовидная, с сильным продольным килем посередине, средние тазики расставленные, среднегрудка спереди с ямкой для вкладывания

выступа на узком переднегрудном отростке, надкрылья заходят за вершину брюшка, сверху с тонкими линиями, вдоль которых могут быть видны продольные ряды точек.

Видовой состав. Типовой вид.

З а м е ч а н и е. Точки, которые можно видеть в бороздках надкрылий, скорее всего представляют собой их внутренние структуры, колумеллы. На живом жуке они скорее всего снаружи видны не были, на ископаемых остатках могут быть видны или отсутствовать.

Ostomalynus ovalis Kirejtshuk et Ponomarenko, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 4

Название вида от *ovalis* лат. — овалный.

Голотип — ПИН, № 1846/210, позитивный и негативный отпечатки почти полного жука; Забайкалье, Читинская обл., Нерчинско-Заводский р-н, с. Павловка (местонахождение Павловка); нижний мел, гитаринская свита.

Описание (рис. 1, *e — u*). Продолговато-овальный жук; вероятно, довольно выпуклый сверху. Голова короткая, довольно сильно скошена книзу, с невыступающими мандибулами, умеренно длинным ментумом, резко выраженными усиковыми бороздками и умеренно развитыми глазами. Усики с немного вздутым скапусом. Переднегрудь продольно исчерчена и с узким отростком между умеренно сближенными поперечными тазиками с выступающим наружу трохантином. Переднеспинка с покатыми боками, едва выступающими передними и с отчетливыми задними углами. Среднегрудь медиально выпуклая в дистальной части и с глубокой выемкой между передней, углубленной и выпуклой частями; средние тазики несильно расставлены. Заднегрудь с отчетливыми бедренными линиями, хорошо выраженным медиальным швом и паракоксальными швами вдоль переднего края задних тазиков; задние тазики сильно скошены. Надкрылья полные, с резко выраженными эпиплеврами, на которых находятся отчетливые подольные ряды точек; поверхность надкрылий с продольными бороздками, на дне которых находятся умеренно расставленные точки. Бедря довольно широкие, с выемками для вкливания голеней и с очень короткими, но сильно расширенными вертлугами. Голени узкие, едва расширены к вершинам. Задние лапки, по-видимому, состоят из простых члеников с умеренно длинными коготками.

Размеры, мм: длина — 5,3, ширина — 2,8, длина надкрылья — 3,9.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО NITIDULIDAE LATREILLE, 1802

ПОДСЕМЕЙСТВО CARPHILINAE ERICHSON, 1843

Род *Crepuraea* Kirejtshuk, gen. nov.

Название рода — от *cretaceus* лат. — меловой и родового названия *Erupaea*.

Типовой вид — *C. archaica* sp. nov.

Диагноз. Тело широкоовальное. Голова с фронто-клипеальным швом, переднеспинка поперечная, сужена вперед; переднегрудной отросток довольно широкий, к вершине расширенный; средние тазики сближенные, надкрылья гладкие.

Видовой состав. Три описанных ниже вида из нижнего мела Забайкалья.

Сравнение. По большинству черт, в том числе, по-видимому, и по строению гениталий самца (насколько можно судить по форме анального склерита самца *C. archaica*) очень близок к современному роду *Erupaea* Erichson, 1843, отличается от него присутствием фронто-клипеального шва.

Определительная таблица видов рода *Crepuraea*

1. Переднеспинка с широко отогнутыми боками, ее передние углы сравнительно далеко выступающие; голова с очень крупными глазами, ее ширина составляет 0,6 ширины переднеспинки *C. explanata* sp. nov.
- Переднеспинка с покатыми, как кажется, равномерно ниспадающими боками, ее передние углы почти не выступают; голова с умеренно крупными глазами, ее ширина едва достигает половины ширины переднеспинки 2
2. Стройнее; переднеспинка с равномерно закругленными как впереди, так и сзади боками; средние тазики сильнее сближены; внутренние края метэпистернов почти прямые *C. zherichini* sp. nov.
- Более коренастый; переднеспинка наиболее широкая у основания, от которого она округло сужена к вершине; средние тазики более расставлены; внутренние края метэпистернов сильно дуговидно изогнуты *C. archaica* sp. nov.

Crepuraea archaica Kirejtshuk, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 5

Название вида — от *archaicus* лат. — архаичный.

Голотип — ПИН, № 3064/7189, позитивный и негативный отпечатки почти полного жука, самец; Забайкалье, Бурятская АССР, Еравненский р-н, левый берег р. Витим, ниже устья р. Байса (местонахождение Байса); нижний мел, зазинская свита.

Описание (рис. 2, а, б). Жук продолговато-овальный; по-видимому, слабовыпуклый сверху и снизу. Голова крупная, вдвое уже переднеспинки, с умеренно крупными глазами, умеренно выступающими мандибулами, без заметных усиковых бороздок. Переднеспинка с покатыми, плавно ниспадающими боками, едва выемчатым передним краем и несильно оттянутыми назад задними углами, имеющими почти отчетливые вершины, шире всего у основания. Поверхность в разбросанной пунктировке, точки небольшие, весьма отчетливые, промежутки между ними много больше точек. Переднегрудь с умеренно широким, притупленным на вершине ингеркоксальным отростком, поперечно-морщинистая посередине, а по бокам — с крупными поверхностными точками. Среднегрудь слегка углублена, с умеренно расставленными тазиками, расстояние между ними около четверти ширины тазика. Заднегрудь с приближенными к заднему краю средних тазиковых впадин бедренными линиями, почти угловидно выемчатым задним краем между задними тазиками, сравнительно широкими округло выступающими внутрь метэпистернами и небольшой паракоксальной складкой у внутреннего края каждого заднего тазика; ее поверхность сходно пунктирована с таковой по бокам переднегруды, с интервалами между точками, примерно равными диаметру точки. Надкрылья укороченные, с косо обрезанными вершинами, но почти покрывают вершину брюшка. Последний стернит брюшка (гипопигидий) сильно выемчатый на вершине, с выступающим за вершины поперечного пигидия и выемчатого гипопигидия анальным склеритом. Бедря умеренно расширены. Голени довольно узкие.

Размеры, мм: длина — 4,2; ширина — 2,4; длина надкрылий — 2,7.

Материал. Голотип.

Crepuraea zherichini Kirejtshuk, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 6

Название вида — в честь палеоэнтомолога В. В. Жерихина.

Голотип — ПИН, № 3064/7190, позитивный отпечаток жука без антенн и ног, самка, Забайкалье, Бурятская АССР, Еравненский р-н, левый берег р. Витим ниже устья р. Байса (местонахождение Байса); нижний мел, зазинская свита.

Описание (рис. 2, в). Жук овальной формы, заметно вытянутый. Голова вдвое уже переднеспинки с заметным рудиментом фронтально-клипеального шва и сравнительно небольшими глазами. Переднеспинка с не-



Рис. 2. Жуки рода *Crepuraca*: а, б — *C. archaica* sp. nov.; голотип ПИН, № 3064/7189, а — сверху, б — снизу; в — *C. zherichini* sp. nov.; голотип ПИН, № 3064/7190; з, д — *C. explanata* sp. nov.; голотип ПИН, № 4210/720, з — сверху, д — снизу

выступающими передними углами, равномерно закруглена по бокам и с почти неоттянутыми назад задними углами. Расстояние между средними тазиками составляет около шестой части их ширины, вдвое меньше расстояния между задними. Надкрылья укорочены, оставляют непокрытой вершину шгидия, их вершины, по-видимому, косо обрезаны. Бока заднегрудки почти прямые. Пигидий с очень широко закругленной, почти поперечной вершиной. Поверхность пунктирована крупными неглубокими точками, промежутки между точками не превышают половины их диаметра.

Размеры, мм: длина — 4,5; ширина — 1,9; длина надкрылий — 2,5.

Материал. Голотип.

Crepuraca explanata Kirejtshuk, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 7

Название вида — от *explanatus* лат. — ясный.

Голотип — ПИН, № 4210/720, позитивный и негативный отпечатки жука без антенн и большей части ног, самка (?); Забайкалье, Бурятская АССР, Еравненский р-н, левый берег р. Витим, ниже устья р. Байса (местонахождение Байса); нижний мел, заинская свита.

Описание (рис. 2, з, д). Голова сравнительно крупная, ее ширина составляет 0,6 ширины переднеспинки, с очень крупными глазами, умеренно развитыми мандибулами. Переднеспинка сравнительно глубоко выемчатая, с выступающими передними и оттянутыми назад задними углами, ее бока широко отогнуты. Средние и задние тазики, по-видимому, попарно сближены. Бедра сравнительно широкие, а голени, по крайней мере средние, — довольно узкие. Надкрылья укорочены, с косо

закругленными вершинами, полностью покрывают брюшко, их эпиплевры очень широкие. Поверхность кажется тонко и неотчетливо скульптурированной. Вершина пигидия не видна снизу и поэтому, вероятно, с полукруглым очертанием, как у последнего стернита (гипопигидия).

Размеры, мм: длина — 2,5; ширина — 1,5; длина надкрылий — 1,7.
Материал. Голотип.

Род *Cyllolithus* Kirejtshuk, gen. nov.

Название рода — от родового названия *Cyllodes* и *lithos* греч. — камень.

Типовой вид — *C. mirandus* sp. nov.

Диагноз. Овальный жук, довольно сильно выпуклый сверху. Голова с заметными следами фронто-клипеального шва. Усики 11-члениковые, с 3-члениковой булавой. Переднегрудь с резким медиальным килем и довольно широким интеркоксальным отростком с почти ромбовидной вершиной. Переднеспинка с равномерно ниспадающими боками, почти прямолинейно сужена от основания к горловине. Среднегрудь крышевидно приподнята по средней линии. Заднегрудь с заметной бедренной линией, огибающей передний край заднегруди между средними тазиками и слегка дуговидно отходящей от задних краев средних тазиковых впадин. Надкрылья полные, с резкими, сравнительно широкими эпиплевами. Ноги, вероятно, умеренно длинные.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Формой тела сходен с рецентными видами индо-малайского подрода *Coxollodes* Kirejtshuk, 1987 (под *Pallodes* Erichson, 1843) и центральноамериканских родов *Eusphaerius* Sharp, 1891 и *Mecyllodes* Sharp, 1891, но отросток переднегруди нового рода значительно шире; от *Eusphaerius*, кроме того, отличается заметными следами фронто-клипеального шва. От всех рецентных блестянок комплекса родов, близких к *Cyllodes* Erichson, 1843, отличается также формой переднего края переднегрудного сегмента в виде овала, без выступающих передних углов.

Cyllolithus mirandus Kirejtshuk, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 8

Название вида *mirandus* лат. — удивительный.

Голотип — ПИН, № 3901/190, позитивный и негативный отпечатки жука без ног; Магаданская обл., Тенькинский р-н, среднее течение ручья Обещающего, правого притока р. Нил (местонахождение Обещающий); верхний мел, сеноман, ольская свита.

Описание (рис. 3, а, б). Жук овальный, сверху довольно сильно и, вероятно, почти равномерно выпуклый. Голова поперечная, с умеренно развитыми глазами, невыступающими мандибулами, хорошо заметными следами фронто-клипеального шва. Усики со слабовздутым скапусом и 3-члениковой булавой из слегка разобщенных члеников. Переднегрудь с довольно резким медиальным килем. Передние тазики поперечные, с выступающим наружу трохантином, а их впадины кажутся полностью замкнутыми сзади. Переднеспинка с сильно выпуклым основанием и отчетливыми задними углами. Средние тазики довольно сильно расставленные. Заднегрудь без заметного медиального шва, со слабыми параккоксальными складками, внутренние края метэпистернов более или менее прямые. Задние голени довольно сильно сближены, а параллельно задним краям их впадин проходят едва заметные бедренные линии. Первый видимый стернит брюшка и гипопигидий примерно равны по длине, но каждый из них немного длиннее второго — четвертого стернитов, взятых отдельно. Надкрылья с широкими эпиплевами, возможно, почти доходящими до их вершин. Сохранившееся бедро умеренно широкое, а голень очень широкая и, по-видимому, сильно уплощенная. Скульптурированность поверхности не выражена.

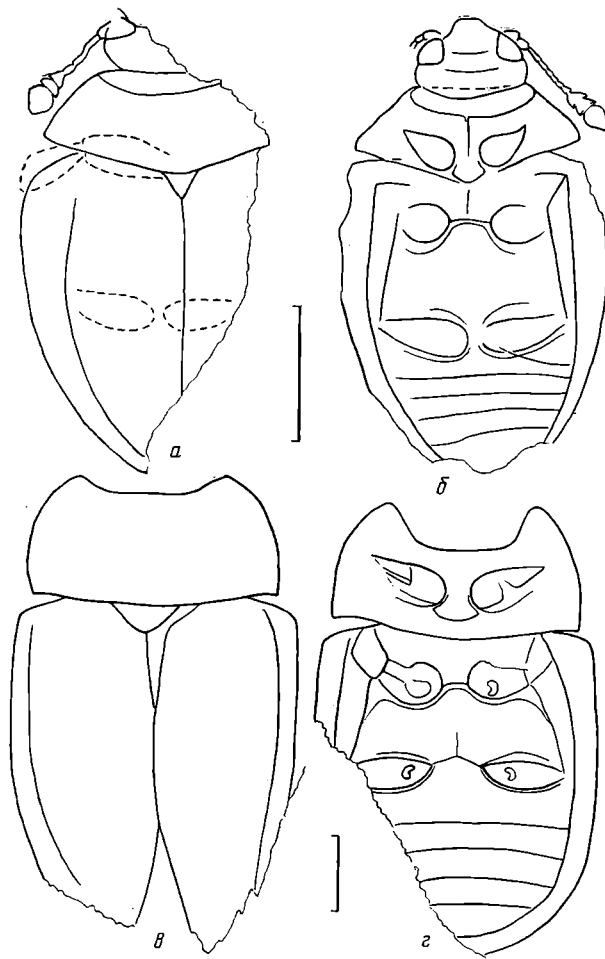


Рис. 3. Жукки семейства Nitidulidae: а, б — *Cyllololithus mirandus* sp. nov.; голотип ПИН, № 3901/190; а — сверху, б — снизу; в, з — *Lasiodactylus caucasicus* sp. nov.; голотип ПИН, № 254/1794; в — сверху, з — снизу

Размеры, мм: длина — 3,4; ширина — 1,9; длина надкрылий — 2,4.

Материал. Голотип.

Под *Lasiodactylus* Perty, 1830

Lasiodactylus caucasicus Kirejtshuk, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 9

Голотип — ПИН, № 254/1794, Ставропольский край, Вишневая балка, западный берег оз. Сенгилевского; средний миоцен, караганский ярус.

Описание (рис. 3, в, з). Продолговато-овальный жук; вероятно, умеренно выпуклый сверху и слабо — снизу. Переднеспинка с плавно ниспадающими боками, округло суженными как к довольно выступающим и закругленным передним углам, так и к задним, которые имеют отчетливые вершины, но почти не оттянуты назад. Щиток полукруглый. Надкрылья полные, с отчетливыми, умеренно широкими эпиплеврами, а их бока умеренно широко отогнуты. Верх с крупными (особенно на надкрыльях) неглубокими точками, промежутки между которыми около $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ диаметра точки, на надкрыльях точки, по всей вероятности, образовывали неясные продольные ряды. Переднегрудь с широким интеркоксальным отростком, несущим очень широко закругленную, почти по-

перечную вершину. Расстояние между средними тазиками примерно равно, а расстояние между задними — почти вдвое больше расстояния между передними. Заднегрудь сравнительно короткая, с хорошо заметным в дистальной половине медиальным швом, приближенными к задним тазикам паракоккальными складками и отчетливыми бедренными линиями средних тазиковых впадин; внутренние края метэпистернов прямые. Бедренные линии задних тазиковых впадин по всей длине параллельны заднему краю впадин. Первый стернит брюшка самый длинный. Низ пунктирован сходно с поверхностью переднеспинки, но интервалы между точками больше — на стернитах брюшка до диаметра точки, а на переднегрудь пунктировка кажется вовсе невыраженной, лишь со слабо очерченными углублениями вместо точек.

Размеры, мм: длина (без головы) — 6,6; ширина — 4,0; длина надкрылий — 4,7.

Сравнение. По характеру пунктировки сходен с *L. coccinelloides* Grouvelle, 1916, от которого отличается очень редкой, по крайней мере среди рецентных видов рода, формой, переднеспинки. Сходные очертания тела и сходный характер пунктировки обнаруживают лишь немногие афротропические представители рода и *L. monticola* Grouvelle, 1910, из Индо-Малайской области, но у последнего тело заметно стройнее, переднеспинка круче сужена к задним углам, отросток переднегрудь с намного более широкой вершиной, а верх реже пунктирован; африканские виды с круглой и редкой пунктировкой имеют иные очертания переднеспинки и надкрылий.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кирейчук А. Г. Систематическое положение рода *Calonecrus* J. Thomson и замечания по филогении семейства жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) // Энтомолог. обозр. 1982. Т. 62. Вып. 1. С. 117—130.
2. Кирейчук А. Г. Анализ строения гениталий для реконструкции филогении и обоснования системы сем. Nitidulidae (Coleoptera) // Общая энтомология. Л., 1986. С. 22—28. (Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва: Т. 68).
3. Мартынов А. В. К познанию ископаемых насекомых юрских сланцев Туркестана. 5. О некоторых формах жуков (Coleoptera) // Ежегодник Русск. палеонтол. о-ва. 1926. Т. 5. Вып. 1. С. 1—38.
4. Медведев Л. Н. Новые мезозойские жесткокрылые (Cucujoida) Азии // Палеонтол. журн. 1969. № 1. С. 119—125.
5. Пономаренко А. Г. Предварительный обзор юрских жуков Каратау // Юрские насекомые Каратау. М.: Наука, 1968. С. 114—117.
6. Crownson R. A. A review of the classification of Cleroidea (Coleoptera), with descriptions of two new genera of Peltidae and of several new larval types // Trans. Roy. Entomol. Soc. L., 1964. V. 116. Pt 12. P. 275—327.
7. Crownson R. A. Further observations on Peltidae (Coleoptera: Cleroidea), with definitions of a new subfamily and of four new genera // Proc. Roy. Entomol. Soc. London, B. 1966. V. 35. Pt 9—10. P. 119—127.
8. Crownson R. A. Further observations on Cleroidea (Coleoptera) // Proc. Roy. Entomol. Soc. London, B. 1970. V. 39. Pt 1—2. P. 1—20.
9. Kirejtshuk A. G. On polyphyly of the Carpophilinae with description of a new subfamily, Cillacinae (Coleoptera, Nitidulidae) // Coleopt. Bull. 1986. V. 40. № 3. P. 217—221.

Зоологический институт АН СССР, Ленинград
Палеонтологический институт АН СССР

Поступила в редакцию
15.VII.1988

Объяснение к таблице VII

- Фиг. 1. *Juralithinus gracilidorsum* sp. nov.; голотип ПИН, № 2554/624 (×7,0).
 Фиг. 2. *Meligethiella kovalevi* sp. nov.; голотип ПИН, № 2239/1276 (×12,8).
 Фиг. 3. *Meligethiella glabra* sp. nov.; голотип ПИН, № 1742/157 (×15,0).
 Фиг. 4. *Ostomalynus ovalis* sp. nov.; голотип ПИН, № 1846/210 (×10,0).
 Фиг. 5. *Crepuraea archaica* sp. nov.; голотип ПИН, № 3064/7189 (×14,8).
 Фиг. 6. *Crepuraea zherichini* sp. nov.; голотип ПИН, № 3064/7190 (×14,8).
 Фиг. 7. *Crepuraea explanata* sp. nov.; голотип ПИН, № 4210/720 (×26,0).
 Фиг. 8. *Cyllolithus mirandus* sp. nov.; голотип ПИН, № 3901/190 (×17,9).
 Фиг. 9. *Lasiodactylus caucasicus* sp. nov.; голотип ПИН, № 254/1794 (×7,9).

УДК 567.4:551.736.3

© 1990 г.

ЕСИН Д. Н.

**ЧЕШУЙНЫЙ ПОКРОВ AMBLYPTERINA COSTATA (EICHWALD)
И ТАКСОНОМИЯ ПАЛЕОНИСЦИД ПО ИЗОЛИРОВАННЫМ ЧЕШУЯМ**

Обсуждается вопрос о таксономической ценности чешуйных покровов и изолированных чешуй палеонисцид, о возможности их использования для определения систематической принадлежности остатков рыб и о различной степени пригодности чешуй разных участков тела для этих целей. Рассматриваются характерные особенности чешуйного покрова палеонисков и закономерности изменения различных морфологических признаков чешуй. Приводится описание чешуйного покрова *Amblypterina costata* (Eichwald).

К настоящему времени большинство родов и видов палеонисцид описано по целым скелетам. Отдельные, разрозненные чешуи собираются и изучаются редко. Вместе с тем изучение изолированных чешуй палеонисцид и вообще древних актиноптеригий имеет большое значение.

В отличие от целых скелетов, встречающихся преимущественно в озерных и лагунных отложениях, изолированные чешуи часты в русловых фациях, в отложениях дельтовых рукавов, конусов выноса временных потоков, а также в прибрежно-морских отложениях, что значительно расширяет возможности корреляции разнофациальных отложений. Изучение изолированных чешуй существенно дополняет сведения о составе и численности ихтиофаун, полученные по целым скелетам. Например, в местонахождении Шихово-Чирки [5] по целым скелетам известно четыре вида рыб, а судя по обнаруженным вместе с ними многочисленным изолированным чешуям, здесь присутствуют еще по меньшей мере четыре вида.

Недостаточное внимание к изучению чешуйного покрова палеонисцид обусловлено в первую очередь тем, что достоверное определение таксонов по изолированным чешуям затруднено из-за существенной топографической изменчивости чешуй на теле рыб, хотя некоторые группы рыб и бесчелюстных (акантоды, телодонты) давно уже изучаются по изолированным чешуям и полученные на основе этого данные играют немаловажную роль в расчленении морских отложений палеозоя.

Первая заслуживающая внимания попытка использования изолированных чешуй палеонисков в систематике была предпринята Б. П. Кротовым [6]. Им описано 22 вида рыб из пермских отложений России, восемь из них описано по отдельным чешуям, в том числе два новых вида.

Со времени выхода этой работы до настоящего момента чешуи как предмет таксономического исследования использовались крайне редко. Наиболее крупными работами по этим вопросам явились работы Х.-П. Шульце [17–19], Б. Гардинера [14], В. Гросса [16], Ж. Бло [13], Г. Альдингера [11], А. В. Хабаковым [7–9] впервые отмечены некоторые особенности топографического изменения чешуй на теле палеонисцид, приведены детальные описания чешуйных покровов. По мнению Хабакова, чешуйный покров и его отдельные элементы достаточно диагностичны и могут служить для точного систематического определения.

Определенный интерес представляет ряд статей В. Д. Бурдак [1–4],

посвященных морфофункциональному анализу чешуйного покрова некоторых ископаемых и современных рыб.

Новые широкие возможности для изучения фрагментарных остатков рыб открывает электронная микроскопия. С помощью этого метода установлено, что характер микрорельефа эмалевой поверхности чешуй может служить важным таксономическим признаком [15].

Хотя описания видов палеонисцид по разрозненным фрагментам чешуйного покрова проводятся достаточно давно, как правило, большинство выделенных таким образом видов носят формальный характер и к ним неприменимо понятие биологического вида. Для выявления таксономического значения разрозненных чешуй необходимо детальное сравнительное изучение чешуйных покровов целых скелетов с фиксацией изменений морфологических признаков чешуй в зависимости от их положения на теле. Введение этих признаков в диагностику родов и видов позволит избежать формальности описаний и даст возможность определения таксономической принадлежности изолированных чешуй. При этом также необходимо учитывать онтогенетические изменения форм и параллелизмы, наблюдаемые в различных отрядах палеонисцид.

На теле палеонисцид можно выделить пять основных разновидностей чешуйного покрова: ромбические чешуи боковой поверхности тела; непарный ряд чешуй вдоль спины и иногда парный вдоль брюха; мелкие квадратные или удлиненные чешуи, покрывающие с обеих сторон кожные лучи — лепидотрихии; одна или несколько характерных чешуй, окружающих анальное отверстие; фулькры на передних краях плавников.

Наиболее информативны для систематики чешуи боковой поверхности тела, к тому же они встречаются значительно чаще остальных. Форма этих чешуй определяется в основном отношением высоты чешуи к ее длине. У некоторых палеонисцид высота боковых чешуй значительно превышает длину (*Platysomus*, *Chirodus*). Обычно же разница длины и высоты чешуй невелика. На теле одной рыбы эти пропорции не остаются постоянными.

За головой и в средней части тела высота, как правило, превышает длину, но по направлению к хвосту, спине и брюху наблюдается обратное соотношение этих величин.

Наружная поверхность чешуй подразделяется на свободное поле, покрытое эмалью, и погруженное поле или сочленовную поверхность, на которой слой эмали отсутствует.

Свободное поле обычно несет скульптуру в виде различных ребер, валиков, зубцов или гребней, которые в свою очередь могут быть покрыты более тонкими ребрышками. Иногда поверхность свободного поля гладкая. На всех ганоидных чешуях имеется микроскульптура в виде туберкул, имеющих размеры от 5 до 10 мк и покрывающих всю поверхность свободного поля (рис. 1).

Передний край свободного поля, как правило, неровный, часто он различным образом рассечен.

Задний край свободного поля (задний край чешуи) гладкий или зазубренный. По характеру зазубренности выделяют: серратный (зубцы короткие несимметричные), пектинатный (зубцы длинные несимметричные), дентикулятный (зубцы короткие симметричные) края [17].

На внутренней поверхности чешуи присутствуют три основные морфологические структуры: киль, выступ и ямка. Киль параллелен переднему краю чешуи. В верхней части он образует выступ, в нижней части имеется ямка. Выступ нижней чешуи вдавливается в ямку верхней, и таким образом чешуи сочленяются между собой в вертикальные ряды.

Определенные отличия имеют чешуи боковой линии. Этих чешуй на теле рыбы немного, и они отличаются от остальных несколько более вздутой формой и наличием ряда отверстий, связанных с органом боковой линии. На заднем крае таких чешуй обычно имеется довольно глубокая вырезка, в результате чего образуется «ложный» зубец.

При исследовании чешуйных покровов целых скелетов рыб и изолированных чешуй было установлено, что некоторые признаки качественно

не изменяются на чешуях различных участков тела рыбы. Такими признаками являются форма и характер рассеченности переднего края свободного поля, тип зазубренности заднего края чешуи, особенности скульптуры свободного поля. Остальные морфологические признаки (форма чешуи, величина погруженного поля, размеры выступа, кля и ямки, величина переднего верхнего угла чешуи) топографически сильно изменчивы, однако у некоторых групп рыб эти элементы имеют характерные особенности, которые не изменяются в зависимости от положения чешуи или изменяются незначительно.

Изменение морфологических признаков чешуй на теле палеонисцид подчиняется некоторым закономерностям и зависит от функции участка

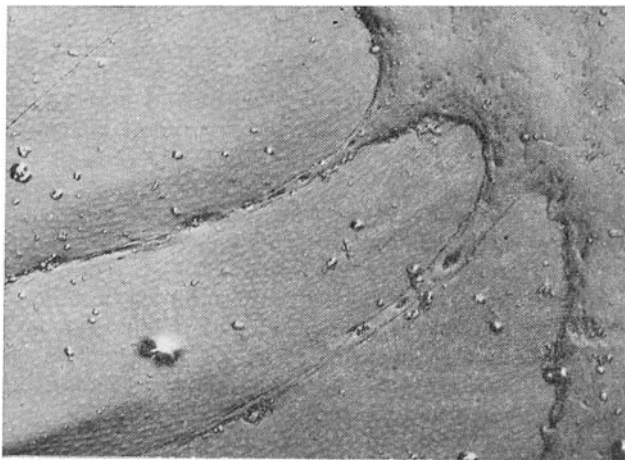


Рис. 1. Микроскульптура на поверхности свободного поля чешуи участка В *Amblypterygia costata* (Eichwald) ($\times 154$); Кичкас

тела рыбы, на котором расположена данная чешуя. Для чешуй боковой поверхности тела выявлены следующие закономерности изменения отдельных морфологических признаков.

Ф о р м а ч е ш у й. Отношение высоты к длине чешуи остается более или менее постоянным лишь в средней части тела рыбы. К хвосту, спине и брюху длина чешуй увеличивается, а высота уменьшается. Изменение этого отношения в указанных направлениях у разных родов и видов различно и в большинстве случаев зависит от формы тела.

Очертания чешуй также неодинаковы на различных участках тела. Чешуи средней части боковой поверхности обычно имеют четырехугольную форму или форму слабовытянутого ромба. Ближе к хвосту они вытянуты сильнее (по большой диагонали ромба; от переднего верхнего к заднему нижнему углу чешуи). Форма чешуй, расположенных в дорсальной части тела вблизи головы, почти каплевидная: передний край округлен, задний заострен. Чешуи у основания плавников значительно меньше остальных и имеют округлую или округло-четырёхугольную форму. Чешуи вентральной части тела обычно узкие и сильно вытянуты в длину за счет значительного развития погруженного поля.

Величина кля, ямки и погруженного поля чешуи зависит от степени подвижности того или иного участка тела рыбы. Киль, выступ, ямка, а также передний верхний угол чешуи наиболее хорошо развиты на наименее подвижных участках тела. Чешуи на более подвижных участках (хвостовая часть, участки вокруг основания плавников) не имеют прочного сочленения между собой. Вследствие этого величина кля, выступа, ямки и переднего верхнего угла чешуи по мере приближения к хвосту уменьшается, а у чешуй, расположенных в непосредственной близости к хвостовой лопасти, они совсем исчезают.

Погруженное поле у них узкое, в виде тонкой полоски вдоль переднего и отчасти верхнего края чешуи. Здесь чешуи не налегают друг на друга, а образуют подобие паркета.

У мелких чешуй, расположенных у основания плавников, погруженное поле имеет, как правило, серповидную форму и захватывает и верхнюю, и нижнюю сторону чешуи. У большинства палеонисцид брюшные чешуи имеют сильно вытянутое вперед и вверх саблевидное погруженное поле при незначительном развитии киля, выступа и ямки. По мнению некоторых исследователей [2, 4], у придонных форм это связано с тем, что здесь чешуи подвергаются сильному механическому воздействию в связи с постоянным контактом брюшной части тела с дном. Наличие большого погруженного поля и слабое развитие выступа и ямки обеспечивает их относительную подвижность и в то же время позволяет прочно держаться на теле.

Скульптура свободного поля чешуи в виде продольных или, реже, поперечных валиков, гребешков или зубцов служит для уменьшения турбулентных пульсаций на границе поверхности тела с водой [3, 4].

Скульптура наиболее развита на покровных костях черепа и на чешуях, расположенных непосредственно за головой, и в меньшей степени на чешуях дорсальной и вентральной стороны тела. К хвосту скульптура постепенно исчезает. Однако встречаются виды, у которых скульптура сохраняется почти на всех участках чешуйного покрова (*Platysomus*, *Acrolepis rhombifera* Eichw., *A. macroderma* Eichw. и др.). Все чешуи боковой поверхности тела асимметричны. Двусторонней симметрией обладают лишь коньковые чешуи, фулькры, чешуи у основания плавников, а также центральный ряд чешуй вентральной стороны.

Чешуи лепидотрихий имеют характерную четырехугольную форму, с узким свободным и сильно развитым погруженным полем. Задний край этих чешуй может нести один или несколько зубчиков, отогнутых вверх. За редким исключением, эти чешуи не диагностичны ввиду слабой выраженности у них многих важных морфологических признаков.

Таким образом, по совокупности топографически изменяющихся признаков можно достаточно точно определить положение чешуи на теле рыбы. При соблюдении этого условия можно проводить адекватные сравнения чешуй и характеризовать таксоны различного ранга.

В связи с тем что для изолированных чешуй не имеется единой схемы описания, предлагается пользоваться для этих целей следующей схемой.

1. Указание местоположения чешуи на теле рыбы.

2. Описание топографически изменяющихся признаков (форма, размеры, величина погруженного поля и его очертания, форма и размеры выступа, киля и ямки и пр.).

3. Описание топографически не изменяющихся признаков: характер переднего края свободного поля; тип зазубренности заднего края; скульптура свободного поля чешуи.

Нецелесообразно основывать диагностику вида и тем более выбирать в качестве голотипа чешуи хвостового отдела, коньковые чешуи, фулькры, чешуи лепидотрихий и анальные чешуи. Наиболее информативны для описания чешуи передней и средней части боковой поверхности тела (участки А и В, см. ниже) на которых большинство морфологических признаков хорошо выражены. Сравнить необходимо только чешуи с одинаковых участков тела. При наличии комплекса чешуй нужно указывать их изменчивость, как топографическую (на разных участках тела), так и индивидуальную (среди чешуй одного участка).

К сожалению, в большинстве родовых и видовых описаний палеонисцид их чешуйный покров охарактеризован неполно или вообще не охарактеризован. Это не позволяет с достоверностью идентифицировать эти формы в отложениях, где встречаются только изолированные чешуи. Поэтому одной из актуальных задач является переописание уже известных таксонов с детальной характеристикой чешуйного покрова. Ниже

приводится пример такого описания для *Amblypterina costata* (Eichwald), широко распространенной в пермских отложениях различных регионов СССР.

При описании чешуйного покрова палеонисков удобно подразделять боковую поверхность тела рыбы на девять участков, каждый из которых характеризуется различной степенью проявления того или иного при-

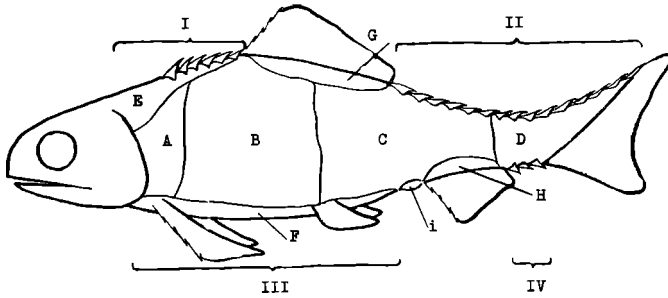


Рис. 2. Схема расположения различных участков чешуйного покрова на теле палеонискида. А, В, С, D, E, F, G, H — участки чешуйного покрова боковой поверхности тела. I, II, III, IV — ряды коньковых чешуй; i — анальная чешуя

знака. Участки обозначены буквами латинского алфавита от А до Н (i — анальная чешуя). Отдельно описываются коньковые чешуи. Их ряды обозначаются римскими цифрами от I до IV (рис. 2).

СЕМЕЙСТВО AMBLYPTERIDAE ROMER, 1954

Род *Amblypterina* Berg, 1940

Amblypterina costata (Eichwald, 1860)

Табл. VIII, фиг. 1–11 (см. вклейку)

Palaeoniscus costatus: Эйхвальд, 1861, с. 484, табл. 34, фиг. 10.

Paramblypterina costata: Хабаков, 1939, с. 213, табл. 51, фиг. 3.

Amblypterina costata: Berg, 1940, с. 416, фиг. 5.

Голотип — № 93/107, музей Горного института, Ленинград; рыба без головы с сохранившимся чешуйным покровом; Каргалинские медные рудники, окрестности г. Оренбурга, верхнее течение р. Сакмары, притока р. Урал; верхняя пермь, нижнетатарский подъярус.

Д и а г н о з. Передний край свободного поля рассечен тонкими прямыми или слабонаклоненными бороздками, не доходящими до заднего края чешуи. Задняя треть свободного поля гладкая или несет едва различимые плоские треугольные гребешки (участок А). Зубцы многочисленные, серратные.

О п и с а н и е. Чешуи боковой поверхности тела.

Участок А. Чешуи, высота которых в 1,5 раза превышает длину. Имеют почти прямоугольную форму. Передний край прямой. Передний верхний угол высокий, направлен вертикально вверх. Нижний край прямой. Передний нижний угол скошен.

Выступ высокий, с узким основанием и заостренной вершиной. Ямка глубокая и длинная. Киль хорошо развит. Погруженное поле составляет примерно $\frac{1}{3}$ длины чешуи.

Передний край свободного поля рассечен неширокими бороздками, как правило параллельными нижнему краю чешуи. Языковидные выступы эмалевой поверхности, образованные пересекающими ее бороздками, имеют округлые и расширенные окончания. В поперечном сечении плоскоокругленные. На окончаниях языковидных выступов могут иметь место тонкие гребешки.

Скульптура эмалевой поверхности наиболее сильно выражена на чешуях, расположенных ближе к вентральной стороне тела, где она

имеет вид плоских треугольных гребешков, налегающих друг на друга расширенными основаниями. Их окончания направлены к заднему краю чешуи, но до него не доходят и оканчиваются на задней трети свободного поля. Количество зубцов на заднем крае до 20.

Наблюдается некоторое изменение соотношения высоты и длины чешуи в зависимости от удаления от боковой линии. В связи с этим количество бороздок, рассекающих передний край свободного поля, а также количество зубцов на заднем крае может изменяться.

Участок В. Чешуи почти квадратной формы, высота которых равна или превышает длину. Выступ, киль и ямка развиты хорошо. По форме переднего и нижнего края близки к чешуям участка А. Передний край свободного поля рассечен тонкими бороздками. Языковидные выступы эмалевой поверхности плоские, их окончания округлены и расположены на одной прямой, образуя ровный передний край свободного поля. Скульптура на чешуях отсутствует. Количество зубцов на заднем крае 8—12.

Соотношение высоты и длины чешуй различно. Высота чешуй ближе к участку А превышает длину, а по направлению к хвосту это соотношение изменяется, и на границе с участком С высота меньше длины. Соответственно количество бороздок на свободном поле и количество зубцов на заднем крае чешуи не остается постоянным.

Подобное изменение наблюдается в изменении размеров выступа, ямки и переднего верхнего угла чешуи. Они наиболее развиты в передней части тела и практически отсутствуют у задней границы участка. Погруженное поле в передней части участка составляет $\frac{1}{3}$ длины чешуи, а на задней границе — только $\frac{1}{5}$.

Участок С. Чешуи, длина которых превышает высоту (на задней границе участка в 2 раза). Передний край прямой. Передний верхний угол невысокий, с округленной вершиной. Передний нижний угол полого скошен. Выступ и ямка развиты слабо или отсутствуют. Выступ низкий, с широким основанием и округленной вершиной. Киль развит хорошо. Бороздки, рассекающие передний край свободного поля, слегка наклонены к заднему нижнему углу чешуи и доходят до середины свободного поля. Задний край несет три — пять зубцов.

Изменчивость подобна участкам А и В. Кроме того, изменяется величина выступа и ямки, которые на чешуях, расположенных вблизи участка D, отсутствуют.

Участок D. Чешуи ромбической формы, длина которых превышает высоту. Погруженное поле в виде узкой полосы вдоль переднего и верхнего края чешуи. Выступ, ямка и киль отсутствуют. Передний край свободного поля рассечен одной или двумя бороздками. Чешуи гладкие. Задний край чешуи несет от одного до четырех зубцов.

По направлению к хвосту чешуи сильно вытягиваются вдоль большей диагонали чешуи.

Участок Е. Чешуи каплевидной формы, более длинные, чем высокие. Погруженное поле широкое. Передний верхний угол слабо оттянут вперед и вверх. Выступ невысокий, но широкий, с округленной вершиной. Киль не развит или развит слабо. Задний край чешуи заострен. Бороздки, рассекающие передний край свободного поля, широкие. Рельеф языковидных выступов высокий. Их передние окончания заостренные или округленные. В сечении языковидные выступы округло-треугольные. Задний край несет один-три зубца.

Вдоль спины по направлению к спинному плавнику величина чешуй несколько уменьшается. Количество зубцов на заднем крае становится меньшим. До начала коньковых чешуй на середине спины имеется две-три чешуи, сильно вытянутые, эллипсовидной формы и несущие тонкие продольные бороздки от переднего до заднего края, который не несет зубцов.

Участок F. Сильно удлиненные чешуи. Длина в 2—3 раза превышает высоту. Погруженное поле большое за счет увеличенного переднего верхнего угла чешуи и по величине в 2 раза превышает свободное поле. Киль развит очень слабо. Выступ низкий, с округленной вершиной, но

может и отсутствовать. Передний и верхний край свободного поля рассечены тонкими бороздками, идущими слегка вниз в направлении заднего нижнего угла чешуи. Поверхность свободного поля гладкая. Задний край несет один-два зубца.

Участки G и H. Чешуи очень мелкие, округлой или округло-квадратной формы. Погруженное поле занимает передний, верхний и нижний края чешуи и имеет вид узкой полоски. Киль, ямка и выступ отсутствуют. Свободное поле слегка приподнято над погруженным и представлено одним или несколькими зубцами с общим основанием.

Передний край свободного поля прямой или несколько округленный, может нести тонкие ребрышки. К этому же типу чешуй можно отнести и чешуи, покрывающие мясистые основания грудных плавников и не выделяемые в отдельный участок. Они имеют округлую форму. Их размеры еще более мелкие (1—2 мм). Над погруженным полем возвышается один, реже два зубца. Чешуи могут иметь квадратную, округлую и ромбическую форму. Количество зубцов меняется от одного до четырех. Коньковые чешуи у описываемого вида находятся перед спинным плавником и продолжаютя за ним по верхнему краю хвостовой лопасти.

Участок I. Перед спинным плавником имеется пять коньковых чешуй. Первая из них слабо вытянута в переднезаднем направлении. По центральной оси имеется отчетливый перегиб, на котором, возможно, находился некрупный шип. Края этой чешуи ровные и не имеют зубцов. Следующие за ней коньковые чешуи по боковым краям свободного поля несут зубцы. Третья от начала ряда чешуя имеет пять зубцов (вторая чешуя разрушена, и количество зубцов на ней неизвестно). У четвертой и пятой чешуй по три зубца. Поверхность свободного поля у всех чешуй гладкая. Передний край свободного поля сильно рассечен тонкими короткими бороздками, направленными назад. Языковидные выступы уплощенные, их передние окончания округленные.

Участок II. За спинным плавником находятся 12 коньковых чешуй. Первая из них широкая, гладкая, с прямым задним краем, несущим около 10 мелких зубцов. У следующих за ней чешуй количество зубцов постепенно убывает. У 12-й чешуи насчитывается всего три зубца на заднем крае, и она сильно вытянута в длину. Свободное поле чешуй гладкое и рассечено короткими, тонкими бороздками. Погруженное поле у чешуй, расположенных сразу за спинным плавником, имеет вид широкой полосы, слабо выгнутой назад. У чешуй же, расположенных на хвостовой лопасти, оно узкое, V-образно выгнутое назад.

На каждом участке по направлению к хвосту все коньковые чешуи становятся уже и длиннее. Количество зубцов на их краях в этом направлении убывает. Уменьшается также и количество бороздок на переднем крае свободного поля.

Чешуи лепидотрихий имеют четырехугольную форму. Погруженное поле большое, на переднем крае образует сильно утолщенный поперечный валик. Свободное поле гладкое, прямоугольно-овальной формы, короткое и высокое. Его длина составляет $\frac{1}{3}$ длины чешуи. Задний верхний угол оканчивается зубцом, направленным вверх, но может и не иметь зубца. Передний край свободного поля ровный, не рассеченный.

Чешуи, окружающие анальное отверстие, на образцах не обнаружены.

Распространение. Верхняя пермь, нижнетатарский подъярус Оренбургской обл. (местонахождение Кичкасс, Кузьминовский рудник), верхнетатарский подъярус Оренбургской обл. (местонахождение Донгуз VI) и Вологодской обл. (р. Сухона).

Материал. 3 целых скелета, 78 различной степени сохранности изолированных чешуй.

Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам НИИГеологии СГУ А. В. Миних и М. Г. Миниху за любезно предоставленные для изучения целые скелеты рыб, а также ценные советы при выполнении и написании работы.

1. Бурдак В. Д. О соотношении гидродинамических функций циклоидной и ктеноидной чешуи у рыб // Зоол. журн. 1970. Т. 49. № 6. С. 869—871.
2. Бурдак В. Д. О гидродинамической функции циклоидной чешуи рыб // Зоол. журн. 1972. Т. 51. № 7. С. 1086—1089.
3. Бурдак В. Д. Типы чешуи как этапы исторического развития гидродинамической функции кожного покрова рыб // Зоол. журн. 1973. Т. 52. № 8. С. 1208—1213.
4. Бурдак В. Д. Функциональная морфология чешуйного покрова рыб. Киев: Наук. думка, 1979. 164 с.
5. Ефремов И. А., Вьюшков Б. П. Каталог местонахождений пермских и триасовых позвоночных на территории СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1955. Т. 46. 77 с.
6. Кротов Б. П. Рыбы пермских отложений России // Тр. О-ва естествоисп. при Имп. Каз. ун-те. Казань, 1904. Т. 38. Вып. 3. 40 с.
7. Хабаков А. В. К диагностике видов *Acrolepis munchisonii* Fish. и *Acrolepis rhombifera* Eichwald // Изв. Геол. ком-та. 1926. Т. 43. № 9. С. 1057—1064.
8. Хабаков А. В. О присутствии рода *Atherstonia* в пермских отложениях европейской части СССР // Изв. Геол. ком-та. 1928. Т. 46. № 10. С. 1281—1292.
9. Хабаков А. В. Класс Pisces // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. VI (пермская система). М.; Л. 1939. С. 206—216.
10. Эйхвальд Э. Палеонтология России (древний период). Т. II. Фауна граувакковой, горноизвестковой и медносланцевой формаций России. СПб., 1861. С. 484.
11. Aldinger H. Permische Ganoidfische aus Ostrgrönland // Medd. Grönland. 1937. V. 102. № 3. 392 p.
12. Berg L. S. Two new palaeoniscoid genera, *Eurynotoides* and *Amblypterina*, from the Upper Permian of Kargala (basin of the Ural r.) // Bull. Acad. Sci. USSR. Cl. Sci. Biol. 1940. № 3. P. 414—419.
13. Blot J. Etude des palaeonisciformes du bassin houiller de commentry (Allier, France). P.: CNRS. 1966. 99 p.
14. Gardiner B. G. The relationships of the palaeoniscoid fishes, a review based on new specimens of *Mimia* and *Moythomasia* from the Upper Devonian of Western Australia // Bull. Brit. Museum Natur. History. Geol. 1984. V. 37. № 4. P. 173—440.
15. Gayet M., Meunier F. J. Apport de l'étude de l'ornamentation microscopique de la ganoine dans la détermination de l'appartenance générique et/ou spécifique des écailles isolées // C. r. Acad. sci. 1986. T. 303. Ser. II. № 13. P. 1259—1262.
16. Gross W. Devonische Palaeonisciden-Reste in Mittel- und Osteuropa // Paläontol. Z. 1953. V. 27. № 1/2. S. 85—112.
17. Schultze H.-P. Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier // Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. 1966. Abh. 126. B. 3. S. 232—314.
18. Schultze H.-P. Ausgangsform und Entwicklung der rhombischen Schuppen der Osteichthyes (Pisces) // Paläontol. Z. 1977. B. 51. № 3/4. S. 152—168.
19. Schultze H.-P. Palaeoniscoidea-Schuppen aus dem Unterdevon Australiens und Kanadas und aus dem Mitteldevon Spitzbergens // Bull. Brit. Museum (Natur. History). Geol. 1968. V. 16. № 7. P. 341—368.

Московский государственный
университет

Поступила в редакцию
16.XI.1988

Объяснение к таблице VIII

Чешуя различных участков тела *Amblypterina costata* (Eichwald); татарский ярус; Приуралье.

Фиг. 1. Чешуя участка D (×15); Кичкасс.

Фиг. 2. Чешуя участка G (×30); Донгуз VI.

Фиг. 3. Чешуя участка E (×15); Кичкасс.

Фиг. 4. Чешуя у основания грудного плавника (×30); Донгуз VI.

Фиг. 5. Чешуя участка F (×15); Кичкасс.

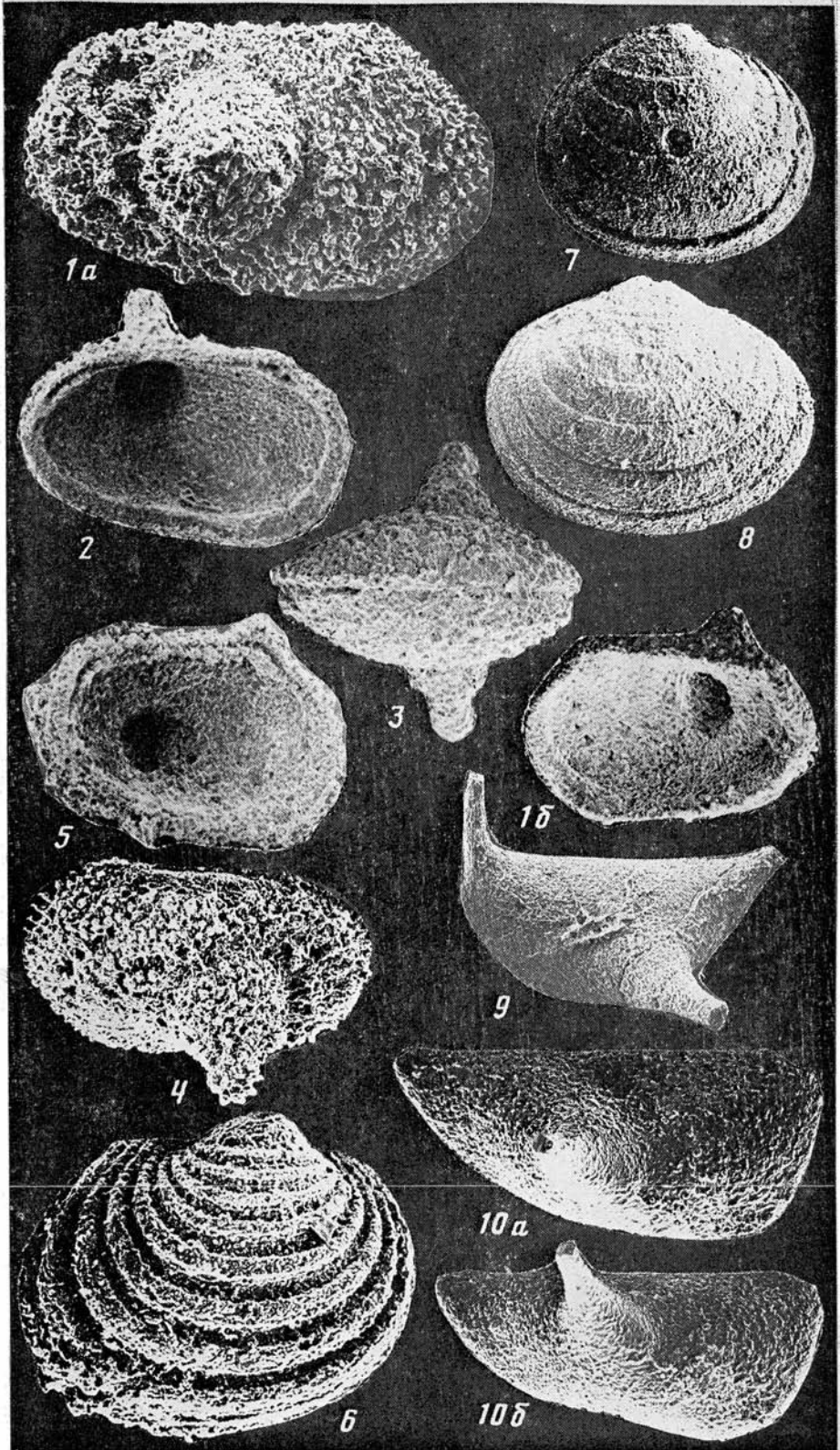
Фиг. 6. Чешуя участка B (×15); Кичкасс.

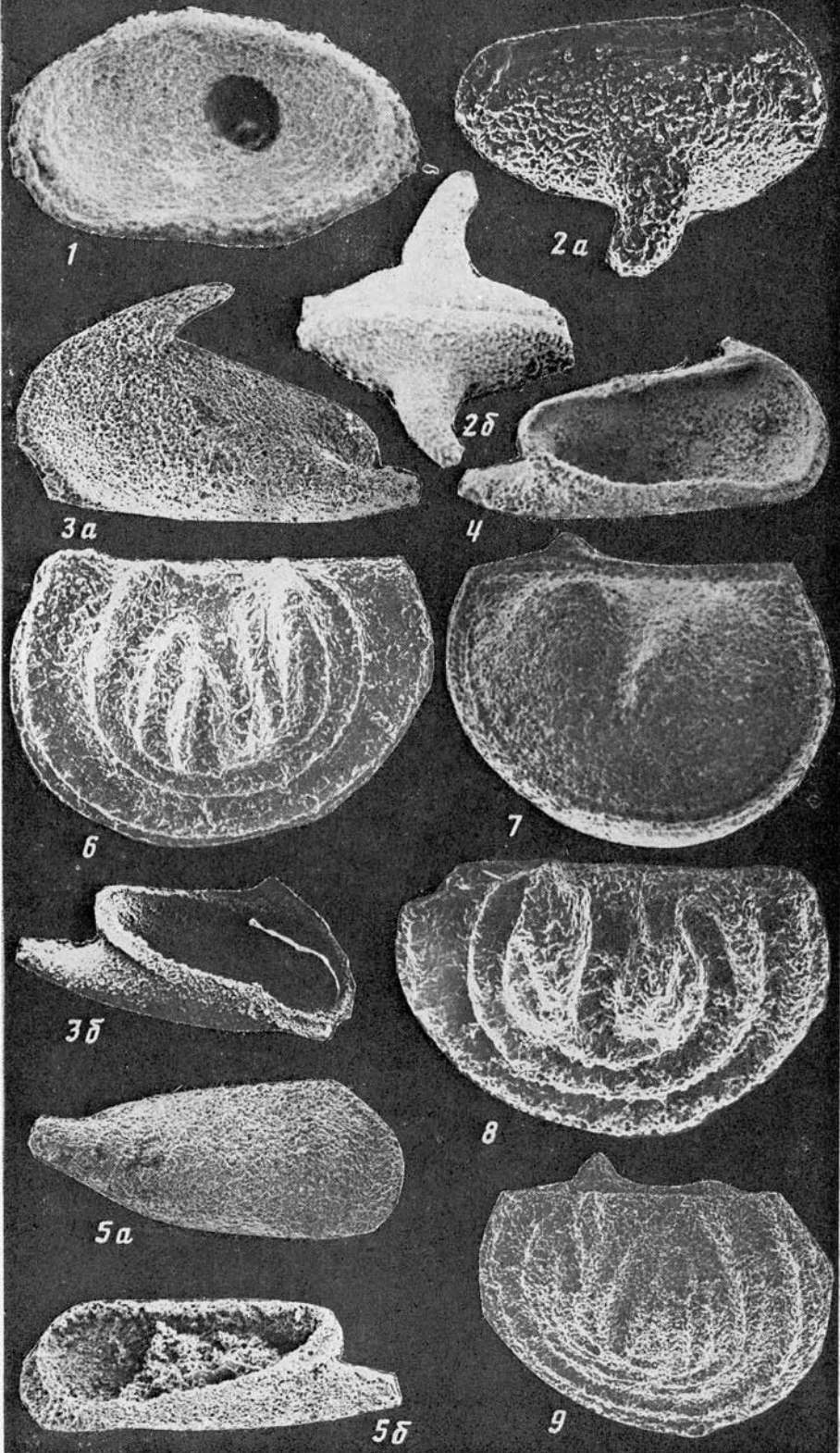
Фиг. 7. Чешуя участка C, вблизи границы с участком B (×15); Кичкасс.

Фиг. 8. Чешуя участка A (×15); Кичкасс.

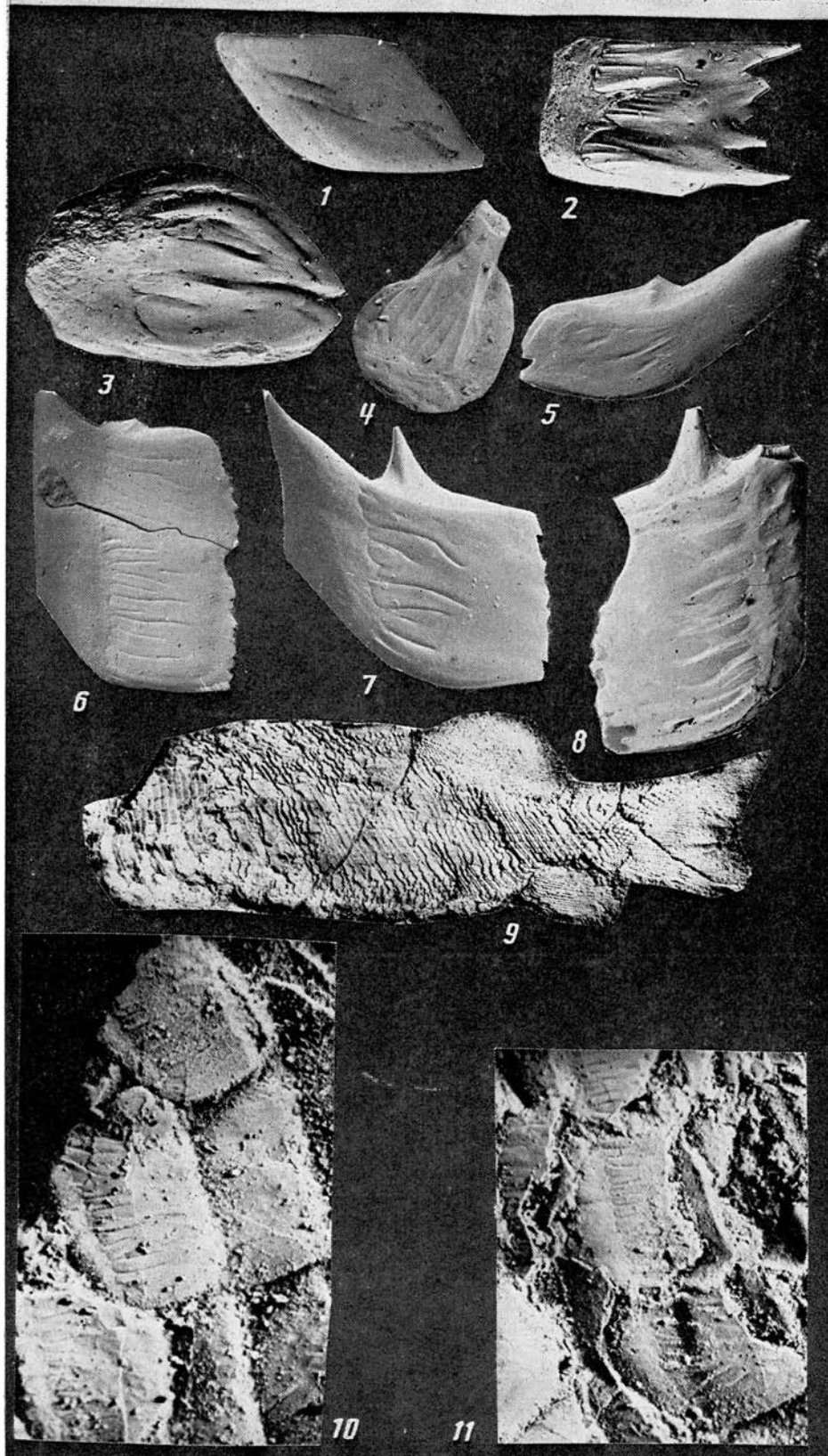
Фиг. 9. *Amblypterina costata* (Eichwald), голотип, музей Горного института, Ленинград, № 93/107 (×0,5); Каргалинские рудники.

Фиг. 10, 11. Чешуи участка B, голотип № 93/107 (×25); Каргалинские рудники.









УДК 567.58:551.782.13(478.9)

© 1990 г.

БАННИКОВ А. Ф.

НОВАЯ СМАРИДОВАЯ РЫБА (PERCIFORMES, CENTRACANTHIDAE) ИЗ САРМАТА МОЛДАВИИ

Из нижнего сармата Северной Молдавии по четырем отпечаткам скелета описан новый вид смаридовых рыб *Spicara fundata*. Это первая находка ископаемых Centracanthidae на территории СССР. Приведен обзор находок смаридовых рыб из палеогена и неогена зарубежной Европы и Африки.

Окунеобразные рыбы семейства Centracanthidae¹ довольно редко встречаются в ископаемом состоянии. До настоящего времени была известна всего одна находка скелетных остатков ископаемых смаридовых: из верхнего миоцена Орана (Алжир) К. Арамбур описал вид *Maena* (= *Spicara*) *dionysii* [4].

Значительно чаще исследователи отмечали находки отолитов ископаемых Centracanthidae, преимущественно из лондонских глин (эоцен Англии). Отсюда Дж. Фростом описаны *Otolithus* (*Serranidarum*) *minsterensis* [6, 18] (вид, отнесенный позже [11, 19] к роду *Spicara*); *O.* (*S.*) *rectangulus* [7], отнесенный Ф. Стинтоном [19] к *Maena* (= *Spicara*); *O.* (*Sargus*) *eocenicus* [6], который Стинтон [20] помещает в состав рода *Spicara*: *O.* (*Smaris*) *eocenicus* [7] (этот вид Стинтон [19] упразднил как не имеющий отличительных особенностей). В свою очередь Стинтоном [20] из лондонских глин описаны отолиты 11 новых видов смаридовых (два отнесены к *Centracanthus*, два к *Pterosmaris* и семь — к *Spicara*). Все перечисленные выше установленные по отолитам виды (кроме *Spicara minsterensis*) Д. Нольф [14] либо упразднил как сомнительные, либо отнес в синонимию *Spicara minsterensis* (Frost), либо вынес из состава Centracanthidae. Об отолитах еще одного вида Нольф [14] заключил, что ни их описание, ни изображение не позволяют оценить валидность этого вида. Речь идет об *Otolithus* (*Sparidarum*) *elegans* Procházka [15] из миоцена Центральной Европы, отнесенном Т. Смигельской [16] к *Smaris* (= *Spicara*).

Из палеогена Бельгии Нольфом по отолитам описано два вида *Spicara*: *S. arambourgi* [12] (эоцен) и *S. kugleri* [13] (олигоцен). Еще один вид — *S. gosseii* Steurbaut — известен из нижнего миоцена Франции [17]. Наконец, в ископаемом состоянии найдены отолиты и двух современных видов *Spicara*: в среднем миоцене Франции — *S. smarisi* (L.) [17], а в антропогене Англии — *S. maena* (L.) [21].

С территории СССР до настоящего времени ископаемые смаридовые отмечены не были. Однако в сборах раннесарматских рыб из местонахождения у с. Паславча (Северная Молдавия), находящихся в коллекциях Палеонтологического института АН СССР (ПИИ) и Музея природоведения Кишиневского государственного университета им. В. И. Ленина (КГУ), обнаружено несколько отпечатков скелетов рыб, определенно принадлежащих к Centracanthidae. Osteологические и мерлстические признаки позволяют отнести находки к роду *Spicara* Rafinesque. Несколько видов этого рода населяют ныне Средиземноморье, восточную часть

¹ Иногда семейство Centracanthidae помещают в состав Emmelichthyidae (см., например, [8, 10, 14]).

Атлантического океана и прилегающую часть Индийского; три вида обитают в Черном море [3].

Раннесарматская форма *Spicara* представляет собой новый вид, его описание приводится ниже. Сравнение молдавского вида с таковыми, описанными по отолитам, невозможно, поскольку на нашем материале почти не сохранились отолиты *in situ* (плохой сохранности отолит имеется в черепе лишь одного скелета — экз. ПИН, № 1306—56).

СЕМЕЙСТВО CENTRACANTHIDAE GILL, 1891

Род *Spicara Rafinesque, 1810*

Spicara fundata Bannikov, sp. nov.

Название вида от *fundatus lat.* — прочный, крепкий.

Голотип — ПИН, № 1306-55, отпечаток полного скелета; Молдавская ССР, с. Наславча, Карпов Яр; верхний миоцен, нижний сармат.

Описание (рис. 1, 2). Тело удлинненное, веретеновидное, с умеренно высоким хвостовым стеблем. Максимальная высота тела составляет менее трети его длины (до конца *hypuralia*), приходится на начало спинного плавника. Голова коническая, умеренно крупная, ее длина немного уступает высоте тела или превосходит ее и соответствует длине 10-11 передних позвонков. Глаз довольно крупный, его диаметр равен предглазничному расстоянию или превышает его. Рот выдвижной, конечный, довольно крупный, сочленение нижней челюсти заходит за вертикаль передней трети орбиты. Нейрокраний умеренно высокий, гребень *supraoccipitale* треугольный. Верхний и постеродорсальный края орбит образуют *frontalia*. Узкое прямое *parasphenoideum* проецируется в нижней четверти глазницы. *Hyomandibulare* очень слабо наклонено вперед. *Quadratum* округло-треугольное, с небольшим сочленовным мыщелком, его длина превышает его высоту. *Entopterygoideum* — тонкая пластинчатая кость, выстилает дно глазницы. *Praemaxillare* с очень длинным тонким восходящим отростком, простирающимся до затылка (из-за чего рот сильно выдвижной). *Dentale* с вырезкой на заднем крае, невысокое в симфизе, с подбородочным выступом. Зубы в челюстях и на сошнике почти не сохранились. *Radii branchiostegi* тонкие, заостренные. Жаберная крышка неширокая. *Praeoperculum* довольно сильно изогнуто, в месте перегиба наиболее широкое, свободный его край без зубцов. *Operculum*, по-видимому, с подобием слабого шипа на заднем крае. *Suboperculum* и *interoperculum* тонкие, с закругленными свободными краями. Глоточные зубы (они видны на экз. № 1306-56) довольно крупные, конические, притупленные, немного изогнутые.

Posttemporale вильчатое. *Cleithrum* с довольно широким постеродорсальным выступом, расположен ниже линии позвоночника, его верхний конец загнут вперед. *Coracoideum* узкое, *scapula* несет округлое отверстие. *Radialia* катушковидно пережаты посередине. Нижнее *postcleithrum* небольшое, направлено постероventрально. *Pelvis* длинное, узкое, выклинивается вперед, достигая *cleithrum* выше нижнего конца последнего.

На экз. 1306-56 *in situ* имеется плохо сохранившийся правый отолит *sagitta* овальной формы. На его выпуклой внутренней поверхности немного выше середины отолита имеется продольное *sulcus acusticus*, большую часть которого составляет *cauda*. В целом *sagitta* имеет строение, достаточно типичное для *Spicara* (см. [20, рис. 36, с, d]).

В осевом скелете 24 позвонка, 10 из них туловищные. Линия позвоночника почти прямая. Длина туловищной части позвоночника равна 64—67% длины хвостовой его части. Позвонки слабоудлиненные, немного пережаты посередине, со слабыми продольными медиальными гребнями по бокам. Остистые отростки не длинные, заостренные, довольно тонкие, умеренно наклонены назад, прямые (в средней части позвоночника их дистальные концы немного загнуты назад). Около трех передних неуропофизов расширены в основании. Гемальный отросток третьего хвостового позвонка самый длинный. Остистые отростки в районе хвостового

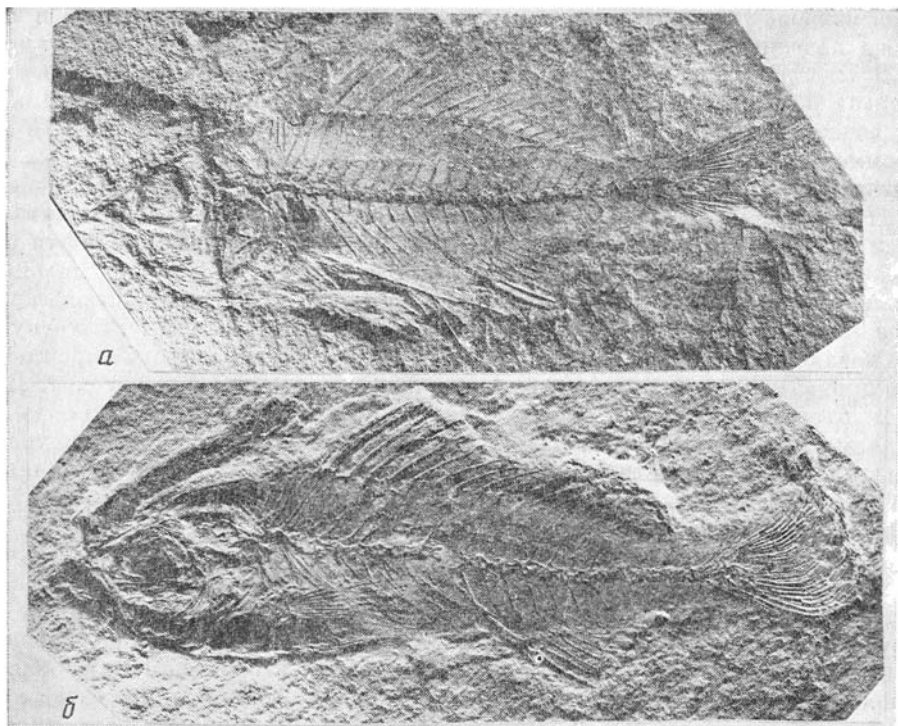


Рис. 1. *Spicara fundata* sp. nov.: а — голотип ПИН, № 1306—55 ($\times 1,8$); б — экз. КГУ б/н ($\times 2,2$)

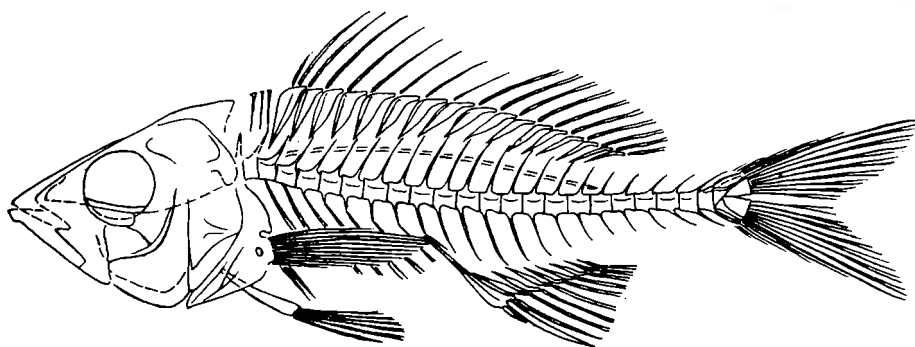


Рис. 2. *Spicara fundata* sp. nov., реконструкция скелета

стебля укорачиваются не сильно. Foramina inferiora нет. Туловищные позвонки (возможно, кроме самых передних) несут удлиняющиеся назад тонкие парапофизы. К парапофизам прикрепляется восемь пар умеренно длинных ребер. Ребра тонкие, довольно сильно наклонены назад и не доходят до вентрального профиля тела. В районе туловищной части позвоночника наблюдаются тонкие короткие epipleuralia.

В хвостовом скелете гипуральная пластинка (связанная с телом первого преурального позвонка) подразделяется на гипаксальную (сросшиеся $hypuralia_{1,2}$) и эпаксальную (слитые $hypuralia_{3,4}$) части, с глубокой диастемой между ними. Имеется и небольшое узкое автогенное пятое $hypurale$. Parhypurale отделено от гипаксальной гипуральной пластинки щелью. Второй преуральный позвонок слабо укорочен, с невысоким невральным гребнем. Район $epuralia$ сохранился плохо и неясно, имеется ли два $epuralia$, или три, как у современных видов (см. [9]). Столь же плохо сохранился и район $ugoneuralia$.

Три небольшие, узкие, звездчатой формы предорсальные кости расположены между задним углом гребня $supraoccipitale$ и первым $interneu-$

gale, которое помещается между невральными отростками второго и третьего позвонков. Спинной плавник единый, состоит из 9-10 жестких и 9-10 мягких² лучей, начинается на вертикали четвертого позвонка. Первая колючка самая короткая, а третья и четвертая — самые длинные. От четвертого кзади шипы постепенно укорачиваются; первый мягкий луч спинного плавника длиннее последнего жесткого — таким образом, на стыке жесткой и мягкой частей плавника обозначается небольшая выемка. Первые мягкие лучи примерно равной длины, последние укорачиваются, так что задний край плавника округлый. Последний жесткий луч расположен против первого хвостового позвонка, а последний мягкий — на вертикали восьмого-девятого хвостового позвонка. *Interneuralia* крупные, числом 17, немного укорачиваются назад, ланцетовидные, с отогнутыми назад основаниями; в жесткой части плавника они широкие, с сильными продольными гребнями, в мягкой части лученосцы более узкие. Первый птеригиофор несет два шипа, а третий шип примыкает к его заднему краю. Второе и третье *interneuralia* помещаются между неуропофизами третьего и четвертого позвонков, далее назад по одному лученосцу жесткого луча входят в интервалы между невральными отростками; *interneuralia* мягких лучей расположены чаще.

Анальный плавник состоит из трех колючих и восьми мягких лучей, начинается против третьего-четвертого, а заканчивается на вертикали восьмого хвостового позвонка. Первая колючка очень короткая, втрое короче второй, самой толстой и покрытой слабыми продольными ребрышками. Третья колючка по длине примерно равна второй или чуть короче. Первый мягкий луч самый длинный, не короче второго шипа, назад лучи постепенно укорачиваются. Первое *interhaemale* крупное, клиновидное, усиленное продольным латеральным гребнем, несет все три анальные колючки, направлено антеродорсально, его верхний конец помещается впереди гемального отростка первого каудального позвонка. *Interhaemalia* мягких лучей значительно более слабые, укорачиваются назад, сходны по форме с противлежащими *interneuralia*, по одному-два входят в промежутки между гемапофизами позвонков.

Грудные плавники умеренно широкие в основании, расположены довольно низко, посередине между линией позвоночника и вентральным краем тела или чуть ниже, состоят из порядка 15 лучей. Прикрепляются плавники на вертикали третьего-четвертого позвонка, дистальные концы их лучей доходят до начала хвостовой части позвоночника.

Брюшные плавники довольно крупные, состоят из шипа и пяти ветвящихся лучей каждый, прикрепляются позади грудных, на вертикали пятого позвонка.

Хвостовой плавник вильчатый, состоит из 17 главных лучей, 15 из которых ветвящиеся (1+8-7+1). Длина наибольших лучей равна длине восьми последних позвонков.

Чешуя довольно крупная, с несколькими базальными бороздками. Боковая линия полная, субпараллельна дорсальному профилю рыбы.

Размеры. Длина тела без хвостового плавника до 4,5 см.

В % к длине тела

Длина головы	30-31
Максимальная высота тела	27-33
Минимальная » »	9-10
Первое преддорсальное расстояние	39-40
Второе » »	64-65
Преанальное расстояние	66-68
Вентроанальное »	27-30
Длина основания жесткой части спинного плавника	22-24
» » мягкой » »	19-21
» » анального плавника	15-16
Высота жесткой части спинного плавника	15-16
» мягкой » »	13-15
» анального плавника	13-14
Длина грудного плавника	24-25

² Если у экземпляра имеется 10 жестких лучей, то 9 мягких и наоборот; общее число лучей спинного плавника равно 19.

» брюшного »	15—16
Длина пяти позвонков из средней части позвоночника	15—16
Высота головы у затылка	В % к длине головы
	85—89
Предглазничное расстояние	30—31
Заглазничное »	39—42
Горизонтальный диаметр орбиты	30—38
Длина нижней челюсти	49—50

С р а в н е н и е. В современной фауне рыб известно три [1, 2, 5] или четыре [3] вида *Spicara* s. str. От них новый вид отличается меньшим числом колючек в спинном плавнике: 9-10 против 11-12 у современных (для черноморских видов *Spicara* А. Н. Световидов указывает 10 дорсальных шинов лишь как редкую вариацию [3]). Кроме того, у сарматского вида меньше, чем у современных, кроме *S. alta* (Gosio) (*-Smaris macrophthalmus* Cadenat), мягких лучей в анальном плавнике (8 против 9-10 у современных, кроме *S. alta* [5]). Современные виды *Spicara* различаются главным образом степенью озубления vomer [1] — особенностью, неизвестной у ископаемых. От единственного ископаемого вида *Spicara*, известного по скелетным находкам, — *S. dionysii* (Aramb.) — новый вид отличается, как и от современных меньшим числом шинов в спинном (9-10 против 12 у *S. dionysii*) и лучей в анальном (8 против 9) плавниках.

М а т е р и а л. 2 полных и 2 неполных скелета из типового местонахождения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Васильева Е. Д., Салехова Л. П. Уточнение диагнозов вида рода *Spicara* (Perciformes, Centriscanthidae) на основе исследования остеологических признаков // Зоол. журн. 1983. Т. 62. Вып. 7. С. 1044—1056.
2. Салехова Л. П. Смаридовые рыбы морей средиземноморского бассейна. Киев: Наук. думка, 1979. 169 с.
3. Световидов А. Н. Рыбы Черного моря. М., Л.: Наука, 1964. 551 с.
4. Arambourg C. Les poissons fossiles d'Oran // Mat. Carte géol. Algérie (paléontol.). 1927. № 6. 298 p.
5. FAO species identification sheets for fishery purposes. Eastern Central Atlantic; fishing areas 34, 47 (in part)/Ed. Fischer W., Bianchi G., Scott W. B. Ottawa: Dep. Fish. Oceans Canada — FAO, 1981. V. 1. P. var.
6. Frost G. A. Otoliths of fishes from the Lower Tertiary Formations of Southern England. II. Percomorphi // Ann. Mag. Natur. History. 10 ser. 1934. V. 13. P. 380—386.
7. Frost G. A. Otoliths of fishes from the Lower Tertiary Formations of Southern England. III. Percomorphi, Scleroparei // Ann. Mag. Natur. History. 10 ser. 1934. V. 13. P. 426—433.
8. Greenwood P. H., Rosen D. E., Weitzman S. H., Myers G. S. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms // Bull. Amer. Museum Natur. History. 1966. V. 131. P. 339—456.
9. Monod T. Le complexe urophore des poissons téléostéens // Mém. Inst. fr. Afr. Noire. 1968. № 81. 705 p.
10. Nelson J. S. Fishes of the World. N. Y., L., Sydney, Toronto: J. Wiley & Sons, 1976. 416 p.
11. Nolf D. Sur la faune ichthyologique d'un Falun dans l'argile des Flandres, près de Courtrai (Belgique) // Bull. Soc. belge Géol., Paléontol., Hydrol. 1970. V. 79. P. 11—24.
12. Nolf D. Deuxième note sur les téléostéens des Sables de Lede (Eocene belge) // Bull. Soc. belge Géol., Paléontol., Hydrol. 1972. V. 81. P. 95—109.
13. Nolf D. Les otolithes des téléostéens de l'Oligo — Miocène belge // Ann. Soc. r. zool. Belg. 1976. V. 106. № 1. P. 3—119.
14. Nolf D. Otolithi piscium // Handbook of paleoichthyology, v. 10. Stuttgart, N. Y.: Gustav Fischer Verlag, 1985. 145 n.
15. Procházka V. J. Miocæn Židlochovický na Moravě a jeho zvířena // Rozpr. České Akad. Fr. Josefa věd. slov. umění. 1893. V. 2. P. 1—90.
16. Smigielska T. Fish otoliths from the Korytnica Clays (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Central Poland) // Acta Geol. Pol. 1979. V. 29. № 3. P. 295—336.
17. Steurbaut E. Les otolithes de téléostéens de l'Oligo — Miocène d'Aquitaine (Sud — Ouest de la France) // Palaeontogr. A. 1984. B. 186. P. 1—162.
18. Stinton F. C. Fish otoliths from the London Clay of Bognor Regis, Sussex // Proc. Geol. Assoc. London. 1957. V. 67. P. 15—31.
19. Stinton F. C. Fish otoliths from the London Clay // Casier E. Faune ichthyologique du London Clay. L.: Brit. Museum (Natur. History), 1966. P. 404—464.
20. Stinton F. C. Fish otoliths from the English Eocene. Pt 4 // Palaeontogr. Soc. Monogr. 1980. V. 133. № 558. P. 191—258.
21. Stinton F. British Quaternary fish otoliths // Proc. Geol. Assoc. 1985. V. 96. № 3. P. 199—245.

УДК 56:551.736.1(470)

© 1990 г.

ИВАХНЕНКО М. Ф.

**РАННЕПЕРМСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ ФАУНИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ
ТЕТРАПОД ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ**

Анализ состава фаун тетрапод перми Восточной Европы позволяет выделить первичный, самый древний комплекс, включающий представителей эриопид, архегозаврид, диссорофид, антракозавров, дискозаврицид, капторинид, казеид и болозавроморфов. Описаны капторинид *Riabinius gen. nov.* (его типовой вид – *Naosaurus uralensis Riab.*) и болозавр *Davletkulia gigantea gen. et sp. nov.*

До настоящего времени достоверные нижнепермские отложения на территории Восточной Европы, содержащие остатки тетрапод, практически неизвестны. Ранее в качестве раннепермской описывалась [16, 17] интиская фауна, однако сейчас эти отложения относят к низам верхней перми (например, [25]). Но наличие фаунистических элементов, имеющих непосредственную связь с раннепермскими формами других регионов, отмечалось неоднократно [1, 2, 12, 20, 22, 26]. Это прежде всего представители таких групп, как *Eryopidae*, *Archegosauridae*, *Dissorophidae*, *Eogyrinidae*, *Captorhinidae*, *Caseidae*, *Bolosauridae*, *Discosauriscidae*, широко известных из нижнепермских отложений Северной Америки и Центральной Европы. Появление представителей этих семейств на территории Восточной Европы связано со сложным процессом формирования обширной низменности между Фенно-Сарматским поднятием и Палеоуралом [18]. По мере регрессии восточноевропейского морского бассейна первично, видимо, освобождалась узкая полоса суши вдоль западного склона Палеоурала, несколько расширенная к северу. Именно вдоль этой полосы расположены в основном местонахождения, содержащие остатки тетрапод раннепермских комплексов (Инта, Печора, Усьва, Кузьминский рудник [13], Мылва [22]). Кроме того, представители названных выше групп встречаются в местонахождениях с фауной преимущественно «позднепермского» состава. Разумеется, разграничение на «ранне-» и «позднепермские» группы более чем условно, корни многих «позднепермских» явно уходят в раннюю пермь. Однако перечисленные выше семейства составляют существенный элемент в раннепермских фаунах других регионов, тогда как «позднепермские» пока не известны из более древних отложений. Это позволяет в какой-то мере рассматривать представителей перечисленных семейств как наиболее древний фаунистический пласт тетрапод Восточной Европы. Появление здесь «позднепермских» групп (диасид, тероморфов, никтеролетероморфов), видимо, связано с более поздними стадиями эволюции физико-географической обстановки региона. Изучение фаунистических комплексов пермских тетрапод Восточной Европы в целом позволяет прийти к заключению о наличии многократных фаунистических инвазий в истории этого региона [32]. При каждой инвазии элементы предыдущей формации частично элиминировались, частично продолжали существовать в составе новых комплексов, иногда значительно изменяясь.

Безусловно, наиболее интересно было бы проследить судьбу отдельных групп соответственно стратиграфической схеме, если бы она была сколько-нибудь убедительно разработана для континентальных отложений региона. Поэтому в практической работе приходится говорить лишь о

фаунистических группировках, объединяемых в синхронные комплексы по сходству составляющих элементов, не забывая об условности таких сооставлений. В первом приближении комплексы были выделены И. А. Ефремовым [10,11] и подверглись некоторой переработке [27], однако критического анализа современных данных по составу комплексов до сих пор нет, несмотря на появление значительного количества работ по описанию новых форм и ревизии многих групп тетрапод палеозоя. Вероятно, на нынешнем этапе можно рассматривать следующие фаунистические комплексы позднермских тетрапод Восточной Европы, обозначаемые по реперным местонахождениям: Интинский (Инта, Печора, Усьва, Мыльва — содержат небольшой комплекс эриопид, капторинид, антракозавров и болозавров), Очерский (Озер, Белебей, Шихово-Чирки и другие точки с комплексом архегозавроидов, диссорофид, никтеролетерид, эотитанозухид и эстемменозухид), Ишеевский (Ишеево, Кичкасс и другие точки с комплексом архегозавроидов, лантанозухид, титанофонеид и тапиноцефалид), Северодвинский (Соколки и многочисленные другие местонахождения с комплексом двинозаврид, сеймурид, хроннозухид, дицинодонтид, горгонопий и парейзаврид). В комплексах перечислены только преобладающие элементы.

Основу Интинского комплекса составляют эриопиды; видимо, этот комплекс должен был включать также архегозаврин и диссорофид, остатки которых известны пока только из Очерского комплекса. Эриопиды (*Intasuchus*, *Syndyodosuchus*, *Clamogosaurus* [4, 5]) близки к раннепермским североамериканским формам и, по имеющимся пока данным, распространены на северо-востоке региона, в отложениях уфимского яруса; в казанских отложениях их явно замещают своеобразные плоскоголовые диссорофиды (*Samacops*, *Iratusaurus* [3]). Небезынтересно, что известны и североамериканского облика высокочеренные формы (*Zygosaurus*), но широкого распространения они не получают — остатки зигозавра найдены только в одном местонахождении (Ключевский рудник). Здесь же обнаружен и *Samacops* [8], а также остатки дейноцефалов, но для сборов прошлого века из медистых песчаников Приуралья нет уверенности в точной привязке находок, так что фаунистический комплекс зигозавра неясен. В Ишеевском комплексе нет остатков диссорофид, однако здесь довольно многочисленны их возможные относительные эоаналоги — лантанозухиды.

Архегозаврин *Collidosuchus* [7] из Очерского комплекса близок к типичным архегозаврам Центральной Европы, но при описании был сделан вывод о морфологической переходности его от настоящих архегозаврин к платипозавринам и мелозавридам и, исходя из широкого распространения представителей *Platyrosaurinae* и *Melosauridae* в казанских отложениях Восточной Европы, о реликтовости архегозаврин для Очерского комплекса.

Из антракозавров из пермских отложений Восточной Европы описан пока только *Aversor* [6] — лептофрактин из Интинского комплекса. По общему габитусу черепа и строению зубной системы аверзор схож с эриопидами и, видимо, занимал близкую экологическую нишу водного хищника, питавшегося как позвоночными, так и крупными членистоногими. Можно предпологать, что в дальнейшем происходила экологическая дифференциация, в результате которой постепенно расходились ниши инвертебратофагов и рыбаядов: сначала обособились плоскоголовые диссорофиды с нёбом, закрытым специальными костными пластинами, несущими шагрелевые зубы (по сохранявшие еще пёбные клыки), и более длинномордые рыбаядные архегозавры; затем диссорофид сменили склерофаги — лантанозухи с закрытым нёбом и лишённые пёбных клыков — любопытно, что некоторые диссорофиды (*Iratusaurus*) приобретают скульптурные выросты на костях крыши черепа, делающие их даже внешне похожими на лантанозухов. Ниша рыбаядов подразделяется еще раз — выделяются пассивные, подстерегавшие добычу сохразяры и активные очень длинномордые платипозавры, и эти группы сохраняют свое значение в Ишеевском комплексе.

Часть позвоночника антракозавра, однако из группы гефиростегоидов найдена также в Кузьминовском руднике [9] совместно с остатками дискозаврисков [19]. Дискозаврискиды в принципе могут рассматриваться в качестве группы, морфологически пеходной для широко представленных на территории региона в Очерском, Ишеевском и Северодвинском комплексах парарептилий, тогда как антракозавры в этих комплексах пока не обнаружены, а их возможные дериваты — хронпозухи, эндемики региона, широко распространены в Северодвинском комплексе. Нельзя исключить предположение о том, что какие-то потомки иптинских антракозавров пережили время господства архегозавроидов (Очерский и Ишеевский комплексы) в рефугиумах и дали начало хронпозухам, видимо, заместившим архегозавроидов в Северодвинском комплексе.

Кроме перечисленных групп в Иптинском комплексе присутствуют также капториниды. Впервые фрагмент зубной кости капторинида под названием *Naosaurus uralensis* описал А. Н. Рябинин [20] (экз. ЦНИГР-

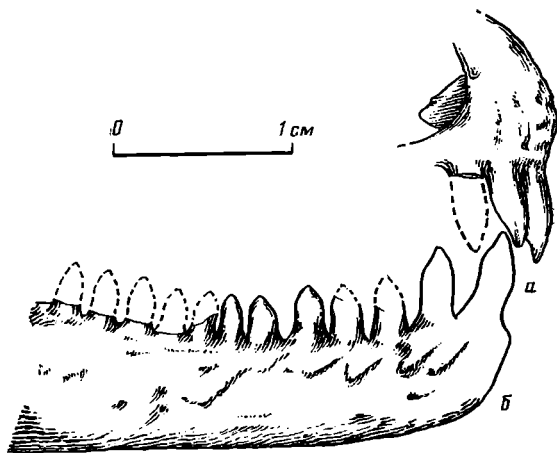


Рис. 1. *Riabininus uralensis* (Riabinin, 1915) а — предчелюстная кость, экз. ПИН, № 570/39; б — зубная кость, экз. № 570/38, контур симфиза по экз. № 570/12; Коми АССР, р. Печора; уфимский ярус

музей, № 1/348) из окрестностей станции Усьва Пермской обл. Поиски в этом районе (Н. Н. Каландадзе, О. А. Лебедев, 1986, устн. сообщ.) не дали результатов, не были обнаружены и соответствующие образцы песчаники. Позже [17] были описаны неназванные челюсти «лабидозавроидных котилозавров» из Иптинского местонахождения (экз. ПИН, № 570/12, 38, 39). Сравнение этих материалов показало, что челюсти из обоих местонахождений очень схожи по строению, принадлежат, возможно, одной форме, как схожа и заключающая их порода. Не исключена возможность переноса блока породы с костью в район р. Усьвы из более северных областей в четвертичное время. Поскольку название *Naosaurus* является младшим синонимом *Edaphosaurus*, представляется необходимым привести формальный диагноз (см. ниже) нового рода *Riabininus*, а также привести рисунки зубной и предчелюстной костей (рис. 1).

С территории Восточной Европы известен также капторинид с многорядными зубами в челюстях — *Gekatogomphius* [2]. Голотип (зубная кость, ПИН, № 1156/1) найден на берегу р. Вятки у д. Горка, а выше по течению реки у д. Березовые Полянки Кировской обл. найдена в коренном залегании верхнечелюстная кость той же формы совместно с остатками *Melosaurus* sp. Комплекс может быть определен как Очерский. Гекатогомфиус имеет по пять рядов зубов в верхней и нижней челюстях. Многорядность зубов вообще характерна для капторинид. Такие формы известны из ранней перми Северной Америки (*Kahneria* Olson, 1962; *Rothianiscus* Olson et Beerbower, 1953; *Labidosaurikos* Stovall, 1950; *Cap-*

torhinikos Olson, 1954) и поздней перми Нигера [39], а также неопи- санная форма из Индии [33], т. е. они были достаточно широко рас- пространены в перми различных материков. Морфологически группа прак- тически не изучена, родственные связи внутри нее неясны [30]. Возможно, тенденция к увеличению числа рядов зубов реализовалась независимо в различных ветвях, экологический смысл этого пока не ясен. Видимо, при широком ее распространении, группа никогда не играла значительной роли в биоценозах.

Особого внимания заслуживают болозавриды Восточной Европы. Представитель типичного рода *Bolosaurus* (из ранней перми Северной Америки известен один вид этого рода) найден в раннепермских отложе- ниях (ассельский ярус) р. Южная Мыльва [22]. Пока это наиболее дре- вняя находка в перми региона. Болозавр являлся, видимо, мелким примитивным растительноядом с высокими коническими зубами (рис. 2, а, б).

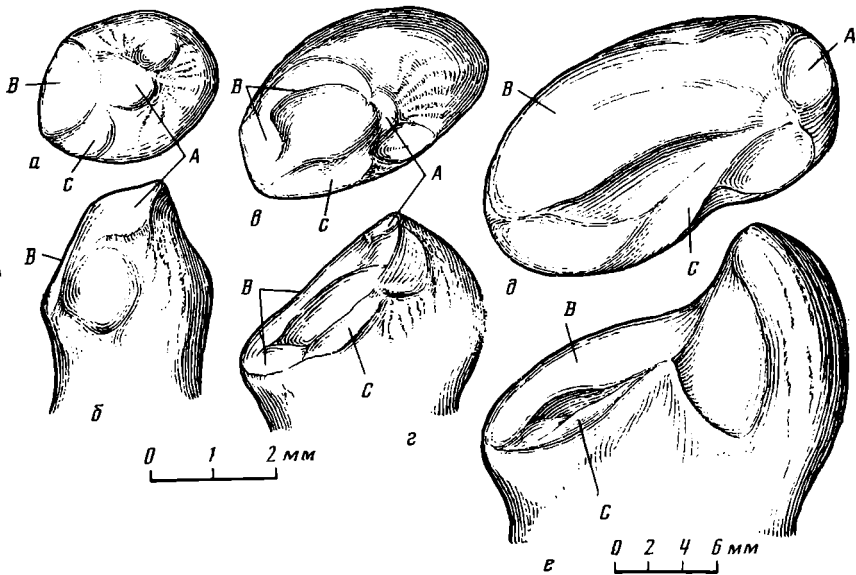
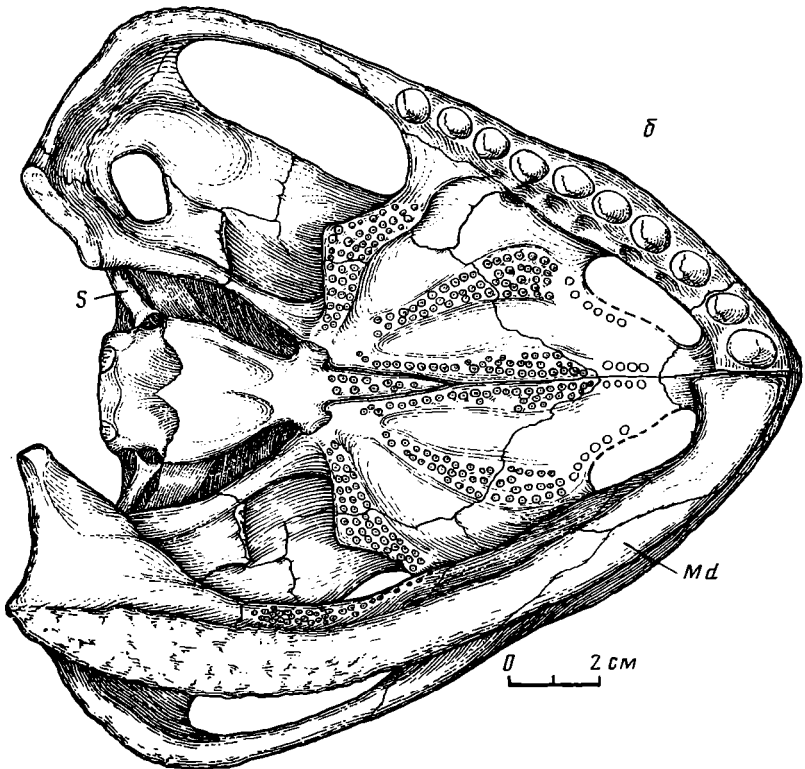
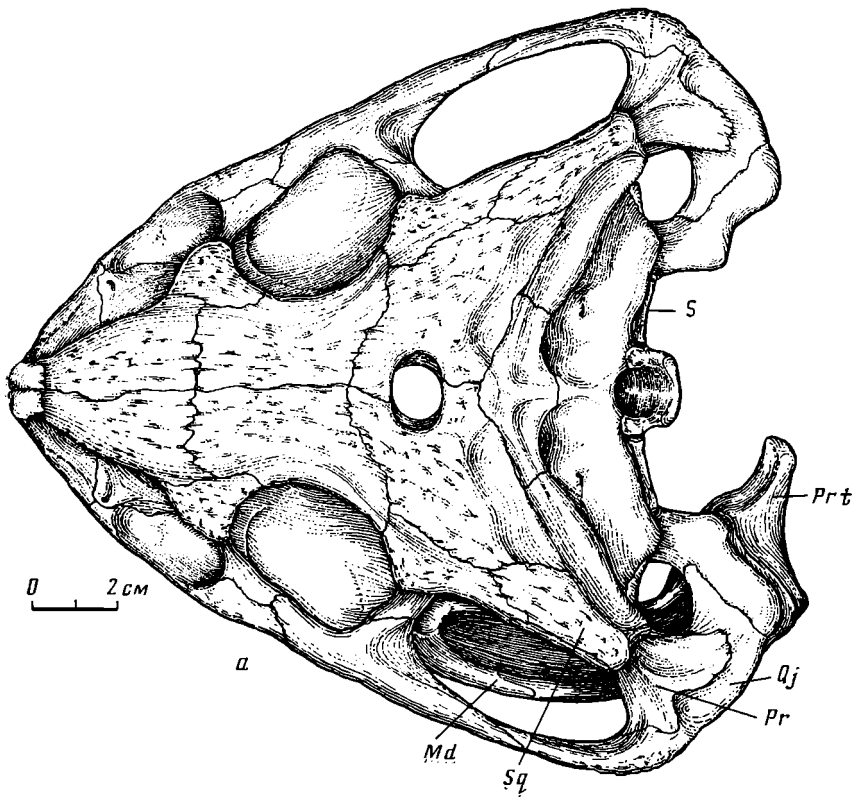


Рис. 2. Зубы болозавроморфов: а, б — *Bolosaurus traati* Tatarinov, 1974, голотип ПИН, № 3318/1, левый верхнечелюстной сверху и сзади; в, г — *Belebeu vegrandis* Ivachenko, 1973, экз. СГУ, № 104В/2022, правый нижнечелюстной сверху и спереди; д, е — *Davletkulia gigantea* sp. nov., голотип ПИН, № 4311/1, левый верхнечелюстной (?) сверху и спереди. А, В, С — аналогичные площадки стирания

Более специализированная, но также некрупная форма *Belebeu* обнару- жена в ряде местонахождений Очерского комплекса [14], где, видимо, эти животные были широко распространены. В отличие от болозавра у белебея резко увеличены пятки на коронках зубов, боковой край их несет режущий полукруглый гребень, так что зубы могли действовать по прин- ципу ножниц, мелко настригая растительность (рис. 2, в, г). Возможно, что эти своеобразные мелкие растительнояды существовали и в Ишеев- ском комплексе — есть основания полагать, что челюсть, описанная под названием *Permotriturus* из Ишеевского местонахождения [21], принад- лежит болозавриду, близкому к белебею. Гораздо более редки находки крупных болозавроморфов. В местонахождении Яман-Юшатырь [24, с. 15] вместе с зубом *Estemmenosuchidae* gen. indet. найден зуб *Dav- letkulia* gen. nov. (описание см. ниже). Ширина коронки зуба давлетку- лии 22 мм (рис. 2, д, е), и если предположить, что соотношение раз- меров зубов у давлеткулии и белебея было примерно одинаково, то дли- на черепа этого животного достигала 30 см (у белебея не более 5 см). При этом режущий гребень на зубе отсутствует — зуб стирается так, что пятка оказывается уплощенной, а следовательно, произошла значитель- ная смена способа питания — животное перетирало твердую раститель-



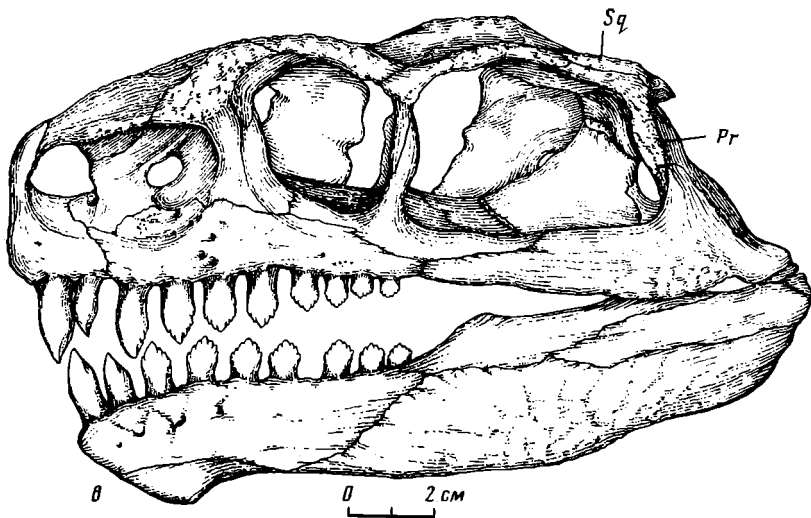


Рис. 3. *Ennatosaurus tecton* Efremov, 1956; реконструкция черепа по лектотипу ПИН, № 1580/17, экз. № 1580/14 (размер лектотипа): а — сверху, б — снизу, в — сбоку; Архангельская обл., р. Пинега; нижнетатарский подъярус. Обозначения: *Md* — mandibulare, *Pr* — paraquadratum, *Prt* — processus retroarticularis, *Qj* — quadratojugale, *S* — stapes, *Sq* — squamosum

ную пищу. Других форм с подобной адаптацией из Очерского комплекса пока не известно, тогда как в Ишеевском широко распространяются крупные тапиноцефалиды типа мосхопса. Несмотря на иную морфологическую конструкцию зубного аппарата (у тапиноцефалов перетирающими были предчелюстные зубы), видимо, экологические ниши этих форм близки. Если подтвердится предположение об экологическом замещении болозаврид типа давлеткилии тапиноцефалидами, то искать причину этого придется, видимо, не в строении зубного аппарата, поскольку давлеткилии, как и белебен, скорее всего имели костное нёбо и «рабочие» буккальные зубы, тогда как у тапиноцефалов костные хоаны расположены в передней части нёба и «работали» предчелюстные зубы, что представляется менее рациональной конструкцией.

Наконец, последняя из известных нам групп «раннепермского» происхождения в регионе — казеиды представлена одним родом и видом *Ennatosaurus tecton* Efremov, 1956. Большое количество остатков этих животных (пять черепов, части скелетов) найдено в местонахождении Морозница на р. Пинега [26]. Поскольку при наиболее полном описании этой формы [35] приведены лишь очень схематические рисунки, необходимо дать детальное изображение черепа этого своеобразного животного (рис. 3). Основная масса казеид известна из ранней перми Северной Америки: *Casea* Williston, 1910; *Cotylorhynchus* Stovall, 1937; *Caseoides* Olson et Beerbower, 1953; *Caseopsis* Olson, 1962; *Angelosaurus* Olson et Beerbower, 1953; *Trichasaurus* Williston, 1913. Один вид рода *Casea* описан из перми Франции [38]. Морфологически группа очень однообразна, отличия касаются в основном небольших вариаций в строении челюстных зубов, расположении нёбных зубов, степени развития зубов на парасфеноиде, иногда в степени развития вдавления латеральной носовой железы около поздрии. Наиболее близки к эннатозавру представители рода *Casea*, в том числе и французский вид (*C. rutena* Sigogneau-Russel et Russel), отличающийся, видимо, главным образом несколько укороченной предглазничной частью черепа. Вероятно, эта раннепермская по времени формирования группа была спорадически распространена на большой территории, хотя сформировалась, скорее всего, в Северной Америке, где известна, видимо, исходная группа офнакоднтов. Единственное восточно-европейское местонахождение (Морозница) достаточно позднего возраста (видимо, раннетатарского — нижеустиинские слои) и, видимо, являлось

реликтовым ареалом, свидетельством более ранних связей с территорией Северной Америки. Насколько можно судить, в районе местонахождения широко распространены морские и прибрежно-морские отложения, что в принципе согласуется с локальностью распространения эппатозавра, монофаунистическим составом местонахождения и скоплением большого числа особей на маленьком участке — возможно, сохранение этого реликта связано с его островным ареалом. Можно предположить, что животные вели прибрежный образ жизни, питаясь какими-то водными растениями, для срывания которых использовали укрупненные предчелюстные зубы, тогда как не несущие следов стирания щечные зубы предназначались лишь для удержания массы водорослей во рту. С прибрежно-морским образом жизни может быть связано наличие крупных латеральных носовых желез, располагавшихся в больших вдавлениях позади ноздри, для которых не исключена солевыводящая функция [23].

Описанный из медистых песчаников под названием *Phreatophasma Efremov*, 1954 слепок небольшой бедренной кости вряд ли имеет отношение к казендам.

Вышеизложенное дает возможность предположительно реконструировать наиболее древний фаунистический комплекс тетрапод перми Восточной Европы, обозначенный нами как «Интинский». В северной части региона представлены водные хищники — антракозавры и эриопиды, мелкие наземные капторипиды, видимо, слабоспециализированные растительноядные или всеядные болозавры и в каких-то специфических условиях — казенды. В центральной и южной областях — крупные гефиростегоидные антракозавры, дискозаврисциды и, видимо, архегозавры. Возможно, с севера сюда могли проникать примитивные диссорофиды типа зигозавра. Такое распределение фаунистических элементов могло быть связано с особенностями заселения территории к началу поздней перми. Узкая полоса суши, образовавшаяся первично вдоль западного склона Палеоурала, была отделена морским бассейном от поднятой, западной части Фенно-Сарматии, и фаунистическая связь с другими регионами могла осуществляться только с севера и юга (соответственно палеогеографическим реконструкциям для этого времени, например [15]), т. е. из Северной Америки и Центральной Европы. Это достаточно согласуется с полученными данными: на севере региона обнаружены преимущественно группы, связанные с североамериканскими: эриопиды, антракозавры-лептофрактинны, капторипиды, болозавры, тогда как для более южных областей известны дискозаврисциды и антракозавры-гефиростегоиды, характерные для центральноевропейской и азиатской ранней перми. Наличие в поздних комплексах «североамериканских» элементов, как уже говорилось, связано скорее всего с сохранением на территории Восточной Европы реликтов прежних связей (казенды), либо с более поздними связями с другими регионами (гекатогомфиды), либо со своеобразной эволюцией исходных примитивных «североамериканских» форм в направлениях, не имеющих аналогий на территории Северной Америки (болозавридиды-белебен, плоскоголовые диссорофиды, антракозавроморфы-хрипозухи). Об очень ранних связях с Северной Америкой говорит и полное отсутствие там элементов своеобразной лабиринтодоптово-дейноцефаловой фауны Очерского комплекса. Здесь надо отметить, что «хрипозухиды», «бритоподиды» и «венюковиды» Северной Америки [34, 36] описаны по крайне фрагментарным и малодиагностичным остаткам; скорее всего эти остатки принадлежат сфенакодонтдам и не могут приниматься во внимание при обсуждении проблемы связей фауны этих регионов.

Лишь одна группа в поздних фаунах Восточной Европы имеет представителей, близких к североамериканским, — сеймуриды. Однако поздние восточноевропейские фауны в целом имеют ярко выраженный «гондванский» облик, сеймуриды здесь представлены многочисленными, разнообразно адаптированными формами (в противовес единственному роду Северной Америки — *Seymouria*), а морфологически группа мало отличается от исходной — раннепермских дискозаврисцид. В этом случае проще предположить независимую эволюцию дериватов дискозаврисцид (извест-

ных с конца карбона) на территории обоих регионов; потомки дискозаврисид могли попадать в Северную Америку либо в момент наличия фаунистических контактов Западной Европы и Северной Америки, либо через территорию Восточной Европы.

СЕМЕЙСТВО CAPTORHINIDAE CASE, 1911

Род *Riabininus* Ivachnenko, gen. nov.

Название рода по фамилии А. Н. Рябинина.

Типовой вид — *Naosaurus uralensis* Riabinin, 1915; низы верхней перми; северо-восток европейской части СССР.

Диагноз. Некрупный капторинид (длина черепа не более 5 см); предчелюстная кость массивная, но выдается вперед и вниз слабо, несет не более трех зубов. На зубной кости не более 15 расположенных в один ряд зубов, два передних укрупненные. Судя по площадкам причленения на зубной кости, пластинчатая кость достигает симфиза, есть второй короноид. На поверхности зубной кости характерная скульптура из расположенных в ряд отверстий с расходящимися желобками, направленными вверх.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Limnoscelis* Williston, 1911 [37] отличается большими размерами, слабо выдвинутой вперед предчелюстной костью; от *Captorhinus* Cope, 1895 [29] — упорядоченным расположением нижнечелюстных зубов; от *Protocaptorhinus* Clark et Carroll, 1973 [31] — тремя, а не четырьмя предчелюстными зубами и более массивной передней частью предчелюстной кости; от *Labidosaurus* Cope, 1896 [31] — отсутствием нависания предчелюстной кости; от *Rhodonticulus* Bergman et Reisz, 1986 [28] — увеличенными передними зубами и большим числом более мелких зубов нижней челюсти. Остальные рода семейства имеют многочисленные зубы нижней челюсти.

Замечания. Отнесение рода к примитивным капторинидам сем. *Protorothyridae* Price, 1937 [31] представляется менее вероятным, так как эти формы отличаются более грацильными зубной и предчелюстной костями с невыраженным укрупнением передних зубов и большим числом зубов нижней челюсти, обычно относительно мелких.

СЕМЕЙСТВО BOLOSOURIDAE COPE, 1878

Род *Davletkulia* Ivachnenko, gen. nov.

Название рода по с. Давлеткулово Башкирской АССР — месту находки.

Типовой вид — *D. gigantea* sp. nov.: верхнеказанский подъярус; Башкирская АССР.

Диагноз. Буккальные зубы резко расширены поперечно, имеют вздутую коронку с широкой пяткой и краевым бугром. Пятка несет фasetку стирания, уничтожающую ее боковой гребень, вследствие чего поверхность пятки уплощена.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От родов *Bolosaurus* Cope, 1878 и *Beleby* Ivachnenko, 1973 [14] отличается строением зубов: у первого рода зубы высококонические, у второго имеют режущий гребень по краю коронки.

Davletkulia gigantea Ivachnenko, sp. nov.

Название вида *gigantea* lat. — гигантская.

Голотип — ПИН, № 4311/1, челюстной зуб; Башкирская АССР, с. Давлеткулово, правый берег р. Яман-Юшатырь; верхняя часть верхнеказанского подъяруса.

Описание (рис. 2, д, е). Буккальный зуб челюсти имеет уплощенную шейку и резко расширенную поперечно, вздутую коронку (ширина 22 м) с широкой пяткой и высоким краевым бугром, слегка выделенным

боковыми вдавлениями. Поверхность эмали зуба тонкоструйная, с мелкими варикозными валиками. Пятка несет по длинным краям площадку стирания — широкую плоскую с одной стороны и более узкую и углубленную с другой. Сопоставление зубов различных родов семейства (см. рис. 2) позволяет установить, что более длинная площадка (В) образуется при взаимодействии пяток противостоящих зубов, а площадка С — в результате воздействия краевого бугра предыдущего зуба (на вершинке бугра при этом образуется площадка А). Верхне- и нижнечелюстные зубы болозавров зеркально-симметричны, однако некоторая удлинненность и слабая продольная изогнутость единственной известной коронки нового вида в плане позволяет предположить, по аналогии со строением зубов *Belebey vegrandis Ivachn.*, что этот зуб — из левой ветви верхней челюсти.

М а т е р и а л. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Вьюшков Б. П.* Открытие североамериканских элементов в фаунах верхнепермских позвоночных СССР // *Природа*. 1958. № 11. С. 107.
2. *Вьюшков Б. П., Чудинов П. К.* Открытие капторинид в верхней перми СССР // *Докл. АН СССР*. 1957. Т. 112. № 3. С. 523—526.
3. *Губин Ю. М.* Новые пермские диссорофиды Приуралья // *Палеонтол. журн.* 1980. № 3. С. 82—90.
4. *Губин Ю. М.* Первые эриопиды из перми Восточно-Европейской платформы // *Палеонтол. журн.* 1983. № 4. С. 110—114.
5. *Губин Ю. М.* О систематическом положении интазухид // *Палеонтол. журн.* 1984. № 2. С. 118—120.
6. *Губин Ю. М.* Первый представитель антракозавров из перми Восточно-Европейской платформы // *Палеонтол. журн.* 1985. № 3. С. 118—122.
7. *Губин Ю. М.* Новые данные об архегозавроидах Восточно-Европейской платформы // *Палеонтол. журн.* 1986. № 2. С. 75—80.
8. *Губин Ю. М.* О систематическом положении и возрасте некоторых лабиринтодонтов из верхнепермских отложений Западного Приуралья // *Палеонтол. журн.* 1987. № 1. С. 94—99.
9. *Губин Ю. М.* О фауне наземных позвоночных медистых песчаников (Оренбургская область, Каргалинские рудники) // *Палеонтол. журн.* 1988. № 3. С. 116—119.
10. *Ефремов И. А.* О развитии пермской фауны тетрапод СССР и разделении континентальной перми на стратиграфические зоны // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* 1939. № 2. С. 272—289.
11. *Ефремов И. А.* О стратиграфии пермских красноцветов СССР по наземным позвоночным // *Изв. АН СССР. Сер. геол.* 1952. № 6. С. 49—75.
12. *Ефремов И. А.* Американские элементы в фауне пермских пресмыкающихся СССР // *Докл. АН СССР*. 1956. Т. 111. № 5. С. 1091—1094.
13. *Ефремов И. А., Вьюшков Б. П.* Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР // *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР*. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. Т. 46. 185 с.
14. *Иващенко М. Ф., Твердохлебова Г. И.* Ревизия пермских болозавроморфов Восточной Европы // *Палеонтол. журн.* 1987. № 2. С. 98—106.
15. *Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С.* Межконтинентальные связи наземных тетрапод и решение проблемы шотландской фауны Элгин // *Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие*. Тр. XXIII сес. Всес. палеонтол. о-ва. Л.: Наука, 1981. С. 124—133.
16. *Конжукова Е. Д.* Нижнепермская фауна наземных позвоночных Северного Приуралья (басс. р. Инты) // *Докл. АН СССР*. 1953. Т. 89. № 4. С. 723—726.
17. *Конжукова Е. Д.* Интинская фауна нижней перми Северного Приуралья // *Материалы по земноводным и пресмыкающимся*. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Изд-во АН СССР. 1956. Т. 62. С. 5—50.
18. *Миклухо-Маклай А. Д.* Палеогеография пермского периода территории СССР // *Стратиграфия СССР. Пермская система*/Ред. Лихарев Б. К. М.: Недра, 1966. С. 470—471.
19. *Рябинин А. Н.* Об остатках стегоцефалов из каргалинских рудников Оренбургской губернии // *Изв. Главн. геол. ком-та*. 1911. Т. 30. № 1. С. 25—35.
20. *Рябинин А. Н.* Целикозавр из пермокарбона Урала // *Изв. Глав. геол. ком-та*. 1915. Т. 34. № 13. С. 385—397.
21. *Татаринов Л. П.* Находка примитивного хвостатого земноводного в верхней перми Поволжья // *Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР*. М.: Наука, 1968. С. 7—10.
22. *Татаринов Л. П.* Находка болозавра в нижней перми СССР // *Палеонтол. журн.* 1974. № 2. С. 144—146.
23. *Татаринов Л. П., Еремينا И. В.* Новые данные о морфологии эннатозавра (*Pelycosauria, Caseomorpha*) из нижнетатарских отложений на р. Пинеге // *Палеонтол. журн.* 1975. № 4. С. 91—97.

24. *Твердохлебова Г. И.* Каталог местонахождений тетрапод верхней перми Южного Приуралья и юго-востока Русской платформы. Саратов: Изд-во Саратовск. ун-та, 1976. 88 с.
25. *Чалышев В. И., Варюхина Л. М.* Биостратиграфия верхней перми северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1968. 244 с.
26. *Чудинов П. К.* Захоронение пеликозавров на р. Пинеге // Докл. АН СССР. 1957. Т. 116. № 5. С. 859–862.
27. *Чудинов П. К.* Ранние терапсиды // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука, 1983. Т. 202. 228 с.
28. *Berman D. S., Reisz R. R.* Captorhinid reptiles from the early Permian of New Mexico, with description of a new genus and species // Ann. Carnegie Museum. 1986. V. 55. Art. 1. P. 1–28.
29. *Fox R. C., Bowman M. C.* Osteology and relationships of Captorhinus aguti (Cope) (Reptilia: Captorhinomorpha) // Univ. Kansas Palcontol. Contrib. 1966. № 11. P. 1–79.
30. *Gaffney E. S., McKenna M. C.* A late permian Captorhinid from Rhodesia // Amer. Museum Novit. 1979. № 2688. P. 1–15.
31. *Heaton M. J., Reisz R. R.* Phylogenetic relationships of Captorhinomorph reptiles // Canad. J. Earth Sci. 1986. V. 23. № 3. P. 402–418.
32. *Ivachnenko M. F.* Stages of evolution of Paleozoic tetrapod faunas on the Territory of Eastern Europe // Sympos. Results Research Permocarboneous fauna. Hradec Králové: Reg. Museum East. Bohemia, 1988. P. 19.
33. *Kuttly T. S.* Permian fauna from India // Nature. 1972. V. 237. № 5. P. 462–463.
34. *Olson E. C.* Late permian terrestrial vertebrates. U. S. A. and U. S. S. R. // Trans. Amer. Philos. Soc. 1962. V. 25. Pt 2. 224 p.
35. *Olson E. C.* The family Caseidae // Fieldiana. Geol. 1968. V. 17. № 3. P. 225–331.
36. *Olson E. C., Beerbower J. R.* The San Angelo formation, Permian of Texas, and its vertebrates // J. Geol. 1953. № 61. P. 398–423.
37. *Romer A. S.* The primitive reptile Limnoscelis restudied // Amer. J. Sci. 1946. V. 244. P. 149–188.
38. *Sigogneau-Russel D., Russel D. E.* Présence de Pélycosaures caséidès dans le permien Français // Probl. actuels de paléontologie (évolution des vertébrès). P., 1975. (Coll. internat CNRS, № 218). P. 365–370.
39. *Taquet Ph.* Découvertes paléontologiques récentes dans le nord du Niger // Ibid. 1967. № 163. P. 415–418.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
3.XI.1988.

МЕТОДИКА НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 51:267.953

© 1990 г.

ОРЛОВ А. Н.

МАТЕМАТИЧЕСКИЙ МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Предлагается математический метод, позволяющий изучать взаиморасположение костей и отверстий на материале черепов, нижних челюстей и панцирей позвоночных животных. Метод применен на черепном материале лабиринтодонтов (*Amphibia*).

Предлагаемый метод позволяет объективно учитывать такую характеристику, как взаиморасположение костей и отверстий, и применим на таком палеонтологическом материале, который представляет собой конструкцию неподвижно скрепленных костей (череп, панцирь, нижняя челюсть), не поврежденную деформацией. В идеале метод должен использоваться для изучения этих конструкций в объеме, но ввиду большой сложности объемных построений и измерений метод проще применять на плоских проекциях (фотографиях).

Методология заключается в следующем. На объекте исследования (череп, панцирь или нижняя челюсть) определяются местоположения центров окостенений и отверстий. Центр окостенения любой кости связан с пучком кровеносных сосудов, которые расходятся радиально из одного места. Поэтому сформировавшаяся кость имеет часто радиальную скульптуру поверхности — радиально расположенные ребрышки, ячейки, отпечатки каналов кровеносных сосудов, по которым можно определить место центра окостенения. Отверстия являются таким же структурным элементом объекта, как и кости. Центр отверстия определяется точкой пересечения линии максимальной длины и перпендикулярной к ней линии, соединяющей края отверстия в месте их наибольшего удаления друг от друга. Найденные на объекте центры переносятся на его проекцию (фотографию). Центры окостенения костей, имеющих непосредственный контакт, соединяются прямой линией. Центры отверстий соединяются с центрами костей, образующих края этих отверстий. В результате получается геометрическая сетка, состоящая из треугольников (для лабиринтодонтов такая сетка изображена на рис. 2, б, в; 3). Все углы в треугольниках измеряются и используются в дальнейшем как признаки. Значение угла в градусах есть количественная характеристика признака (а).

Такая сетка (тип описания) является основой для последующего парного сравнения объектов. Степень морфологической близости двух сравниваемых объектов выражается коэффициентом различия (сходства) T . Для определения величины T предварительно вычисляются коэффициенты различия (K) между значениями углов одного объекта (a_1) и таковыми же другого (a_2) по формуле

$$K_1 = \frac{|a_1 - a_2| \cdot 100\%}{Z},$$

где Z — диапазон изменений угла между его экстремальными значениями во всем изучаемом материале, а K_1 — коэффициент различия признаков № 1 сравниваемых форм (о нумерации признаков см. ниже).

Вычислив коэффициенты различия для каждого угла сравниваемых объектов, высчитывается общий коэффициент их различия T . Это среднее арифметическое от всех коэффициентов различия углов (K):

$$T = \frac{K_1 + K_2 + K_3 + \dots + K_n}{n},$$

где n — количество признаков (углов). Следовательно, чем меньше коэффициент T , тем аналогичнее взаиморасположение центров окостенения и отверстий у сравниваемых объектов.

Соответственно полученным коэффициентам T все изучаемые объекты следует расположить в пространстве относительно друг друга. Полученная таким образом модель наглядно отразит сходство и различие объектов по признаку — взаиморасположение костей и отверстий. Если такая модель будет соответствовать современным представлениям, это будет основанием считать, что определенные величины коэффициентов могут быть показателями сродства на таксономическом уровне. Однонаправленные изменения определенного набора углов, прослеженные в ряду разновозрастных видов, укажут на их филогенетическую связь.

При работе следует выбрать эталонный тип сетки, который имеет двойную функцию. Первая: поскольку сетка состоит из треугольников, то важно, чтобы их набор (а следовательно, и набор углов) был постоянным в сетках всех объектов в изучаемом материале. И поэтому, когда в материале имеется объект, где отмечается иное контактирование костей (значит, и иной набор треугольников), центры окостенений и отверстий следует соединять по типу эталонной сетки. При этом набор треугольников останется тем же, что благоприятствует сравнению форм. Вторая: все углы этой сетки пронумеровываются. Таким образом, каждому углу (признаку) присваивается свой номер.

До сих пор шла речь лишь об учете центров окостенений и отверстий. Однако метод можно значительно конкретизировать и усложнить применительно к какой-либо группе позвоночных. Кроме наличия у любой группы позвоночных каких-то характерных морфологических особенностей в рассмотрение можно ввести и такие параметры, как точки контакта трех костей. В этом случае количество углов возрастет приблизительно в 2,5–3 раза. Такой вариант метода будет иметь несколько иное «поле деятельности». Увеличение используемой информации повысит надежность результатов исследования, особенно на фрагментарном материале. Однако количество исследуемого материала уменьшится. Это связано с тем, что одинаковое контактирование костей обычно хорошо повторяется в пределах рода, но в пределах семейства, как правило, варьирует. Последнее создает серьезные технические трудности учета признаков. Комплекс центров окостенений и отверстий хорошо выдерживается не только в пределах семейства, но и в более высоких таксономических единицах. Поэтому вариант метода с учетом лишь центров окостенений и отверстий будет охватывать большее количество таксонов. При введении в работу метода прочих характеристик следует обращать внимание на их генезис. Так, закладка костей и органов, занимающих отверстия, происходит в эмбриональную стадию развития организма. По отношению к этому форма костей, их контакты, участие костей в обрамлении отверстий — явления вторичные, что обуславливает их более значительную вариабильность.

«Основу систематики представляет задача сравнения объектов, состоящая из двух самостоятельных вопросов — выбор меры сходства между двумя объектами и определение веса каждого признака, по которому это сходство устанавливается» [3, с. 44]. Выбор меры сходства (коэффициент различия) достаточно подробно изложен выше. Следует отметить, что в данной методике в зависимости от объема исследуемого материала меру сходства можно изменить, что приведет к изменению абсолютных

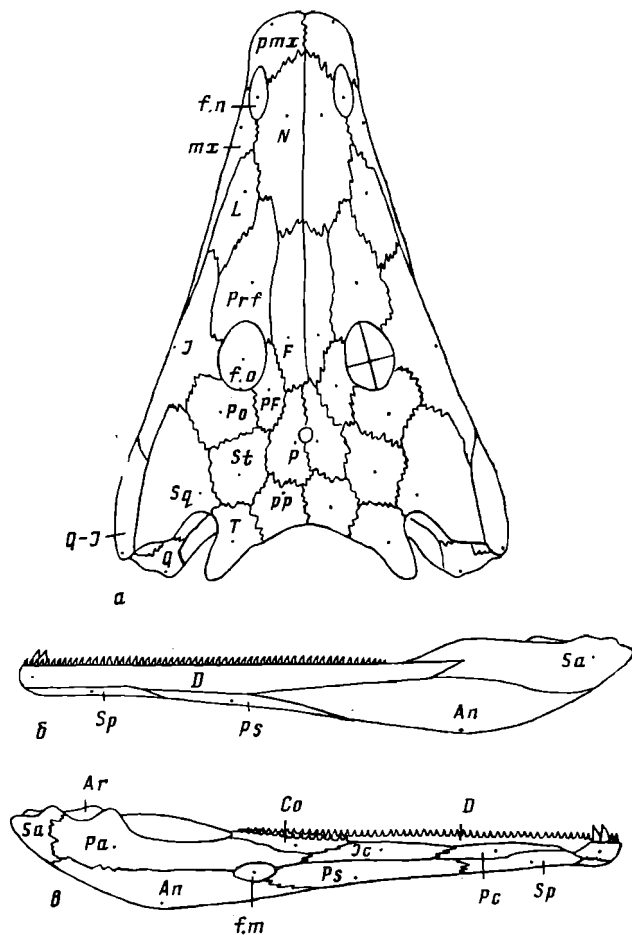


Рис. 1. *Benthosuchus sushkini* Efremov; а – схема черепа сверху; б – схема нижней челюсти с латеральной стороны; в – с медиальной стороны. Обозначения: An – angulare; Ar – articulare; Co – coronoideum; D – dentale; F – frontale; fm – foramen meckelianum posterius; fn – foramen nasale; fo – foramen orbitale; J – jugale; Ic – intercoronoideum; L – lacrimale; mx – maxillare; N – nasale; P – parietale; Pa – praearticulare; Pc – praecoronoideum; Pf – postfrontale; PMx – praemaxillare; Po – postorbitale; PP – postparietale; PrF – prae frontale; Ps – postspleniale; Q – quadratum; Q-J – quadrate-jugale; Sa – suprangular; Sp – spleniale; Sq – squamosum; St – supratemporale; T – tabulare. Точками обозначены центры окостенений и отверстий

значений коэффициентов различий, но не изменит их пропорциональных соотношений.

Попытка решить задачу определения веса каждого признака идет по пути достижения равенства весовых значений признаков. Это достигается переводом абсолютного значения разницы сравниваемых углов в изучаемой пары форм в пропорциональное соотношение относительно 100%-ного диапазона изменений угла в исследуемом материале (см. формулу вычисления K). Таким образом, все признаки имеют диапазон 100% (весовое равновесие), хотя каждый признак за этими 100% имеет свои, присущие только ему абсолютные значения.

Так как обычно все кости и отверстия объектов являются парными, то, следовательно, и углы в сетках тоже парные и, как правило, имеющие несколько отличные друг от друга значения. При вычислении коэффициентов пользоваться следует их усредненными значениями.

Анализ только углов, без учета расстояний между центрами окостенений и отверстий позволяет сравнивать объекты взрослых и ювенильных форм, виды относительно крупные и мелкие. Идея использовать центры окостенения для построения сеток и изучения углов как признаков при-

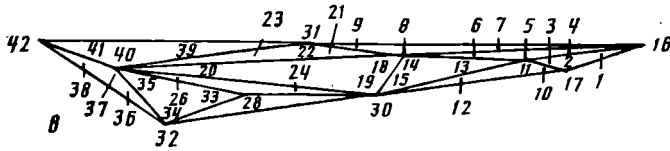
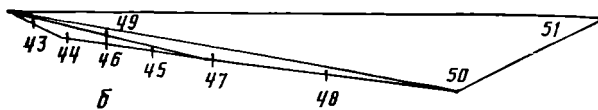
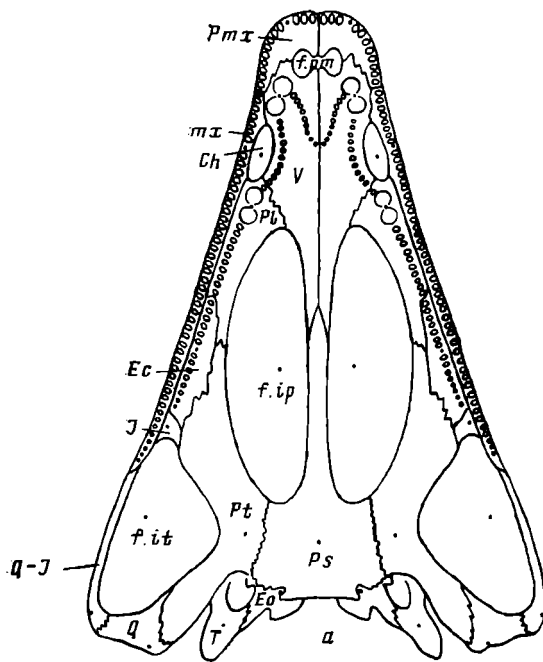


Рис. 2. *Venthosuchus sushkini* Efremov: *a* — схема черепа снизу; *б* — эталонный тип сетки нижней челюсти с латеральной стороны; *в* — с медиальной стороны. Обозначения: *Ch* — choana; *Ec* — ectopterygoideum; *Eo* — exoccipitale; *fip* — fenestra interpterygoidea; *fit* — fenestra infratemporalis; *fpmx* — fenestra praemaxillaris; *Pl* — palatinum; *V* — vomer

надлежит А. С. Раутиану (Палеонтологический институт АН СССР). По его предложению автор статьи занимается этой темой с 1980 г.

Анализ литературы показывает, что наиболее схожим по методике, объектам исследования и задачам является метод Д. Томпсона [5]. Однако предлагаемый в данной статье метод имеет свои существенные и выгодные отличия. Томпсон пользовался координатными сетками. На проекцию черепа (объектом работы были рыбы, крокодилы, летающие ящеры, млекопитающие и др.) накладывалась условная координатная сетка. На другом черепе, филогенетически или онтогенетически отличном от предыдущего, восстанавливалась эта сетка соответственно наблюдаемым изменениям. Сетка получалась искаженной, в связи с чем составлялись выводы об онтогенетических и филогенетических преобразованиях, о промежуточных формах. При этом возникал ряд трудностей: вопрос ориентировки координатной сетки относительно объекта, привязка такой сетки к гомологичным признакам, отсутствие оценки веса признаков. Всего этого предлагаемый метод лишен.

Круг вопросов, анализируемых с помощью предлагаемого метода, традиционен: диагностика, филогения, индивидуальная изменчивость, онтогенез. Разработанный метод (вариант учета только центров костей и

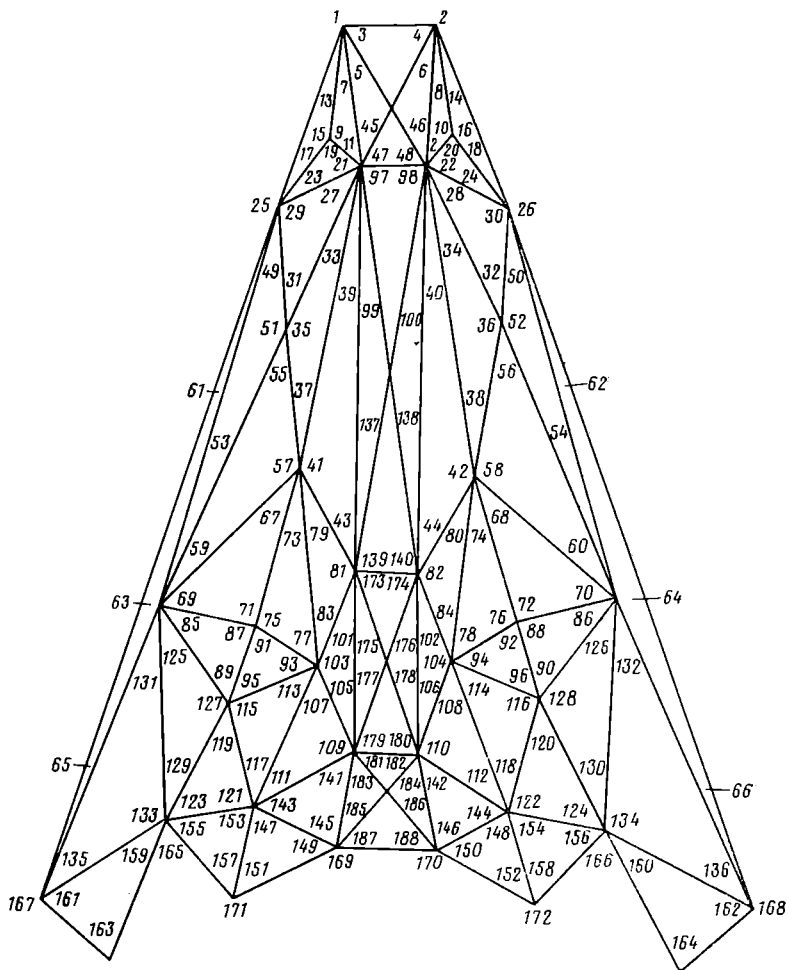


Рис. 3 (а)

отверстий) был опробован на черепном материале лабиринтодонтов (*Amphibia*). Применительно к последним он имеет некоторую специфику. Следует отметить, что лабиринтодонты являются удобным объектом для такой работы. Их черепа в большинстве случаев уплощены, что облегчает работу с плоскими проекциями. Кости черепа несут на себе характерную скульптуру, которая позволяет легко определять центры окостенений. На рис. 1 и 2, а точками обозначены местоположения центров окостенений и отверстий на черепе и нижней челюсти рода *Benthosuchus*. В качестве эталонной сетки была выбрана сетка, созданная на представителях рода *Benthosuchus* (рис. 2, б, в; 3). Причина такого выбора в том, что этот род не обладает высокой степенью специализации. Другая причина — наличие большого материала по данному роду в коллекции Палеонтологического института АН СССР. Номера углов в эталонной сетке проставлены так, что все нечетные соответствуют левой стороне черепа, парные им четные — правой (левый № 1, правый № 2). Исключением являются углы, связанные с непарным *parasphenoideum*. По рисункам эталонных сеток видно, что в них учтены не все кости и отверстия. Не учитываются все кости эндокrania, кроме *exoccipitale*, так как они окостеневают не всегда и не у всех форм, и в связи с расположением этих костей под покровными окостенениями, что сильно усложняет проецирование их центров окостенений на плоскость проекции. Пинеальное отверстие не учитывается потому, что по условиям метода центр отверстия должен образовывать треугольник вместе с центрами окостенения парной *parietale*. Треугольник этот по своей абсолютной величине очень мал, что сильно увеличивает ошибку при измерениях его углов.

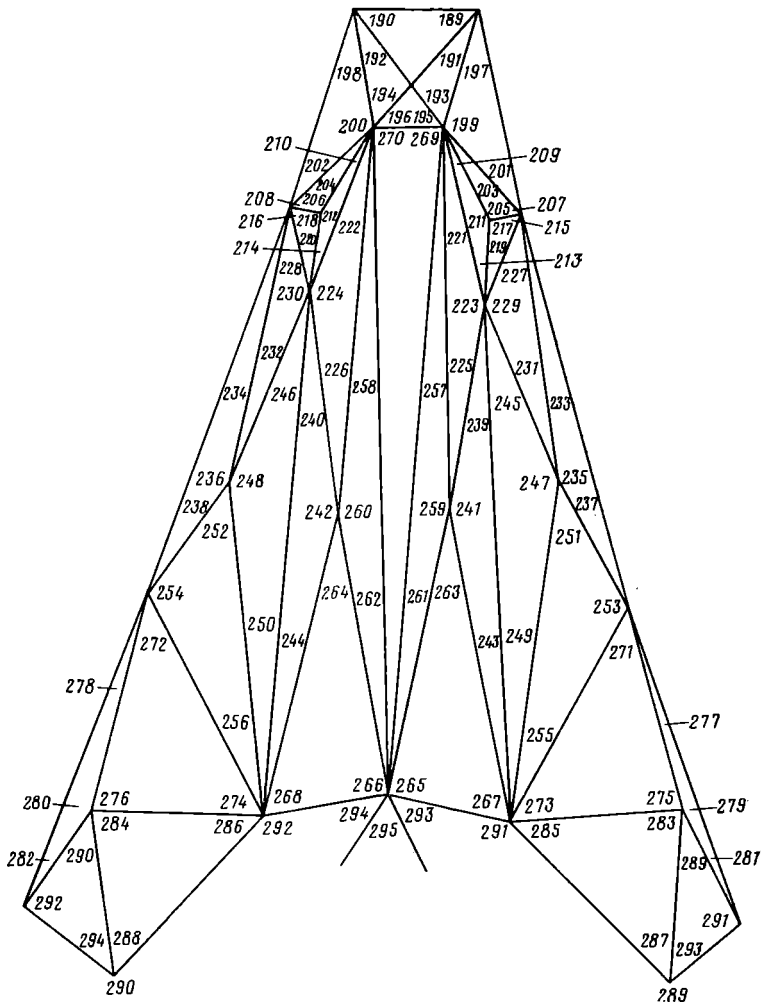


Рис. 3. *Benthosuchus sushkini* Efremov: а – эталонный тип сетки верхней поверхности черепа с нумерацией углов; б – эталонный тип сетки нижней поверхности черепа с нумерацией углов

Это заставляет отказаться от учета pineального отверстия. Переднее небное отверстие не учитывается потому, что в разных филогенетических ветвях оно бывает единым, парным и промежуточным между предыдущими вариантами. Частично учитывается exoccipitale, а именно его центр окостенения соединяется с центром окостенения parasphenoideum. Наиболее полное соотношение exoccipitale с окружающими костями проявилось бы на проекции затылочной поверхности черепа, которую мы не рассматривали.

С учетом всего сказанного сетка, полученная с проекции верхней поверхности черепа (рис. 3, а), состоит из 94 углов, сетка с нижней поверхности (рис. 3, б) — из 58 углов, сетки с внутренней и внешней поверхностями нижней челюсти (рис. 2, б, в) содержат 51 угол. Таким образом, количество углов, определяемое числом костей и отверстий, равняется 203, и, следовательно, мы вводим в рассмотрение 203 признака.

В заключение следует отметить, что метод ни в коем случае не подменяет работу палеонтолога, а составляет лишь часть исследовательской работы с материалом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Гетманов С. Н.* Бентозухиды Восточно-Европейской платформы, рост и морфогенез черепа у бентозухид: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ПИН АН СССР, 1982. 20 с.
2. *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.
3. *Негадаев-Никонов К. Н., Печерский Ю. П., Ванчуров И. А., Мейен С. В.* Математика и ЭВМ в палеонтологии. Кишинев: Штиинца, 1983. 72 с.
4. *Татаринов Л. П.* Общая часть // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М., 1964. С. 25–59.
5. *Thompson D' A. W.* On growth and form. N. Y.: Cambr. Univ. Press. 1942. 1116 p.

Всесоюзный нефтяной научно-исследовательский
геологоразведочный институт, Ленинград

Поступила в редакцию
4.IV.1988

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 563.12:551.736.3 (479.25)

© 1990 г.

ПРОНИНА Г. П., ГУБЕНКО Т. А.

ПЛАНОАРХЕДИСЦИДЫ ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ ЗАКАВКАЗЬЯ

Среди мелких фораминифер, относимых к миллиолидам, из верхнепермских отложений Закавказья, Южного Приморья, Турции и Ирана встречаются раковины с радиально-лучистой структурой стенки, эволютным и инволютным типом навивания. Фораминиферы, обладающие указанными признаками, из отложений чандалазского горизонта верхней перми Южного Приморья выделены М. И. Сосниной [3] в род *Pseudovidalina*. Ею были описаны два вида — *P. ornata* и *P. attenuata*. На основании строения раковины Соснина отнесла псевдовидалин к сем. *Cornuspiridae*, сравнивая выделенный род с *Cornuspira* и *Vidalina* этого же семейства. Отличие рода *Pseudovidalina* от двух последних она видела в различном строении стенки. У *cornuspira* стенка микрогранулярная; у псевдовидалин «стенка однослойная, радиально-лучистая. С внутренней стороны трубчатой камеры стенка выстилается темным, тонкозернистым известковистым материалом, который ошибочно можно принять за темный внутренний слой стенки» [3, с. 28].

Позднее Л. Цанинетти и Д. Алтинером [5] был описан новый вид *Pseudovidalina involuta* из верхней перми Турции, отнесенный (вместе с видами Сосниной) условно к сем. *Archaeodiscidae*. Они считали, что род *Pseudovidalina* обладает сходным с «*Amarchaedis*» (*Rectodiscus*) Conil et Pirlet, 1974 и *Viseidiscus* Mamef, 1975 из нижнего карбона морфологическим типом строения раковины, но отмечали некоторое различие в типе навивания у этих форм. На этом основании Цанинетти и Алтинер сохранили родовое название *Pseudovidalina* для форм из верхнепермских отложений СССР, Турции и Ирана. Отнесение рода *Pseudovidalina* к сем. *Archaeodiscidae* они считали весьма сомнительным и предполагали, что он может принадлежать к группе, гомеоморфной сем. *Archaeodiscidae*, которая развивалась независимо от него уже в пермском периоде.

В настоящее время Алтинером [4] выделено сем. *Pseudovidalinidae*, объединяющее *Pseudovidalina Sospina*, 1978 и вновь выделенный род *Angelina*. Обоснование выделения этого семейства автором не дано. Объем рода *Pseudovidalina* Алтинер ограничивает инволютными и псевдоинволютными формами, а эволютные выделяет в род *Angelina*.

Изучение псевдовидалин и ангелин Закавказья показало, что среди них наблюдаются все три типа раковин. Для установления таксономической принадлежности более высокого ранга у имеющихся форм Т. А. Губенко исследовалось строение стенки раковин при помощи СЭМ JSM-U3. Срезы раковин в прозрачных шлифах изучались по специальной методике [1].

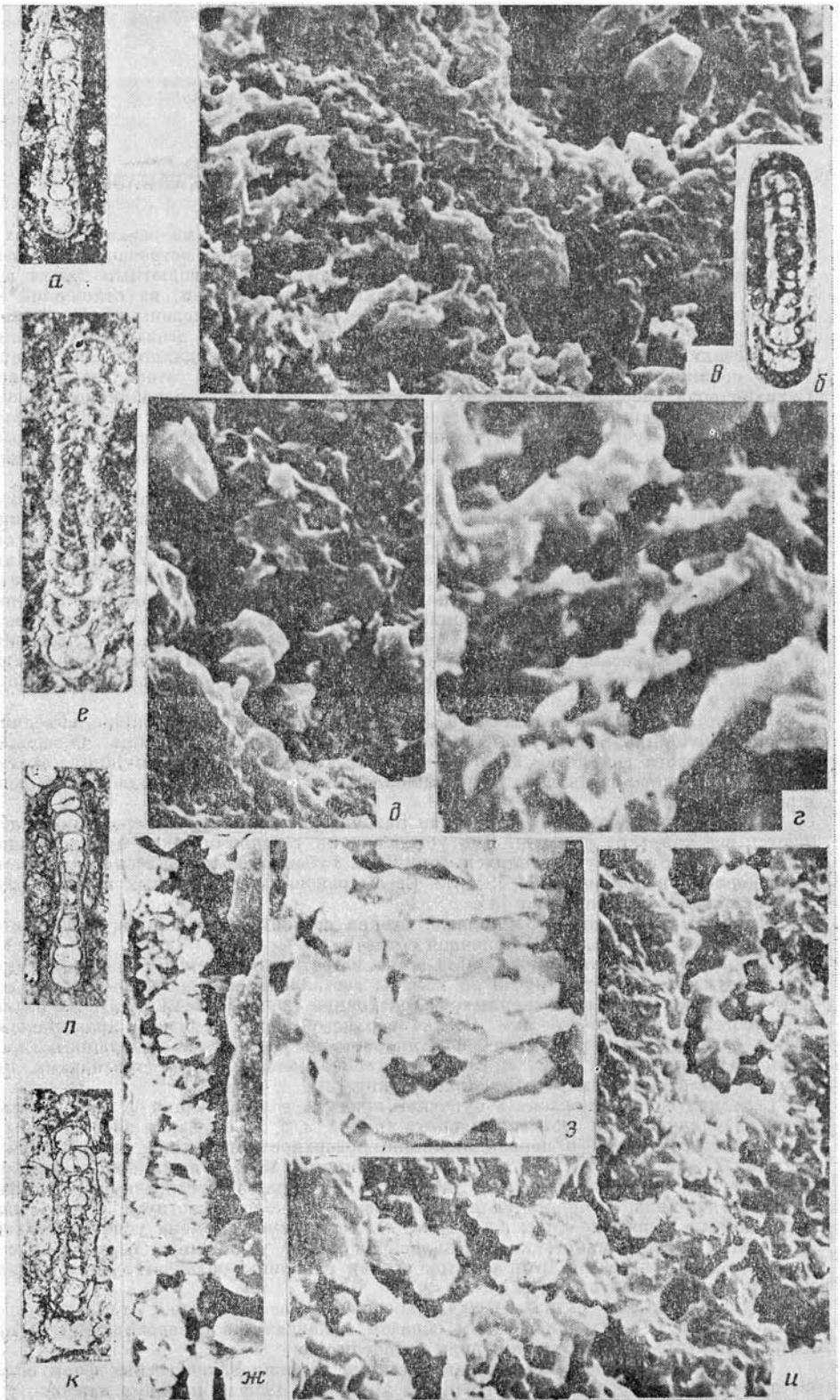
Микроструктура стенки в шлифе: стенка светлая, однослойная, радиально-лучистая, тонкая, утолщается в пупочной области.

Микроструктура стенки в СЭМ. Стенка известковая. Стенка начальной камеры и последующие обороты трубчатой камеры составлены из однородных зерен кальцита, беспорядочно расположенных, изометричной формы (рис. 1, а, и). Их размеры колеблются в пределах 3 мкм. Стенка верхнего периферического края раковины также сложена изометричными мелкими зернами кальцита с небольшими промежутками между ними (рис. 1, и). Стенка, обладающая такими признаками, относится к изометрично-микрогранулярному типу [2].

Середина бокового склона в пупочной впадине, составляющая $\frac{1}{3}$ всей раковины, сложена удлиненными зернами кальцита (рис. 1, в, г, ж, з). Зерна расположены параллельно друг другу и перпендикулярно поверхности раковины, их размеры достигают 7 мкм в длину и 0,8–1,0 мкм в ширину. Между ними небольшие узкие пространства, выполняющие роль пор. Они и создают своеобразную радиальную лучистость в шлифе. Форма удлиненных зерен несколько изогнута, с небольшими колебаниями в ширине (рис. 1, в, г, ж, з). По-видимому, смена условий обитания в процессе построения стенки отразилась на форме удлиненных зерен в виде неравномерных пульсаций. Этот участок стенки раковины обладает зубчато-радиальным типом микроструктуры [2].

Радиальный или радиально-лучистый тип строения стенки характерен для архедисцид, а не миллиолид. Таким образом, закавказские псевдовидалины и ангелины должны быть отнесены к отряду *Archaeodiscida*.

Наиболее сходным типом строения стенки раковин закавказских форм обладают представители рода *Planoarchaediscus* M-Maclay, 1955 из нижнего карбона, у которых в строении бокового склона также появляется участок радиальной стенки. Однако сем. *Archaeodiscidae* является сборным, так как представлено двумя группа-



мл, резко отличающимися по типу строения стенки. К первой группе относятся представители, обладающие радиальным типом микроструктуры стенки на протяжении всей трубчатой камеры (само сем. Archaeodiscidae). Вторая группа имеет стенку микрогранулярного типа микроструктуры и небольшой участок стенки в пупочной области, сложенный кристаллами радиального типа. Эту группу предлагается отнести к сем. Planoarchaeodiscidae.

На основании общих признаков в строении микроструктуры стенки раннекаменноугольных и позднепермских форм мы относим роды *Pseudovidalina* и *Angelina* к сем. Planoarchaeodiscidae.

Ниже приводится описание четырех новых видов родов *Pseudovidalina* и *Angelina*. Оригиналы коллекции хранятся в ЦНИГМузее в Ленинграде, под № 12516; в Биолого-почвенном институте ДВНЦ АН СССР, лаборатории палеобиологии, г. Владивосток, № П-1 и П-2.

О Т Р Я Д А R C H A E D I S C I D A

СЕМЕЙСТВО PLANOARCHAEDISCIDAE MAMET, 1975

[NOM. TRANSL. NIS GUBENKO (EX PLANOARCHAEDISCINAE MAMET, 1975)]

Род *Pseudovidalina* Sosnina, 1978

Pseudovidalina gracilis G. Pronina et Gubenko, sp. nov.

Название вида *gracilis* лат. — стройный.

Голотип — ЦНИГМузей, № 3/12516; Закавказье, Джагадзур; мидийский ярус, хачикский горизонт, зона *Baisalina pulchra*, сл. 15.

Описание (рис. 1, ж—к). Раковина маленькая, дисковидная, сжатая по оси навивания, слабоогнутая с боковых сторон, с округлым периферическим краем. Первые обороты (3–5) инволютные, последующие — эволютные, навитые в одной плоскости. Умбональные отложения развиты по всей длине раковины. Начальная камера сферическая, диаметр 0,011–0,03 мм; вторая трубчатая, образует шесть-девять оборотов спирали, медленно расширяющихся по мере роста раковины. Высота полости первых трех оборотов 0,009–0,011, последующих — до 0,017–0,022 мм. Просветы оборотов в продольных сечениях от уплощенно-овальных в начальных оборотах до овальных в последних. Стенка в шлифах известковая, светлая, однослойная, неясно радиально-лучистая, толщиной до 0,011 мм. Стенка в СЭМ: стенка раковины трубчатой камеры сложена зернами изометрично-микрогранулярного типа размером 1–3 мкм. Зерна беспорядочно ориентированы, плотно прилегают одно к другому (рис. 1, и). Участок бокового склона в пупочной области стенки трубчатой камеры сложен кристаллами кальцита зубчато-радиальной микроструктуры. Длина кристаллов 7–8, толщина 0,8–1 мкм. Кристаллы расположены перпендикулярно стенке раковины. Величина участка радиальной микроструктуры составляет $\frac{1}{3}$ бокового склона (рис. 1, ж, з).

Размеры раковин в мм: диаметр — 0,21–0,49; толщина — 0,05–0,011; у голотипа соответственно 0,35; 0,09.

Сравнение. По инволютным первым оборотам и эволютным последним *Pseudovidalina gracilis* sp. nov. сходна с *P. ornata* Sosnina [3, с. 27, табл. 1, фиг. 11–12], но отличается узкой, сжатой по оси навивания раковиной, меньшими развитыми по всей длине раковины умбональными отложениями, более медленным ростом оборотов, овальной формой просветов оборотов. По развитым по всей длине раковины умбональным отложениям *P. gracilis* sp. nov. близка к *P. involuta* Zaninetti et Altiner [5, с. 5, табл. 1, фиг. 4–6, 8–14], от которой отличается удлиненной формой раковины, крупными размерами, структурой стенки.

Материал. Более 6 различно ориентированных сечений удовлетворительной сохранности из типового местонахождения.

Рис. 1. Псевдовидалины и ангелины поздней перми Закавказья: а–д — *Angelina bacilliformis* sp. nov.: а — голотип № 4/12516, осевое сечение (×100); разрез Геранос, сл. 32, мургабский ярус, гвишицкий горизонт, зона *Geinitzina lata*; б–д — экз. № П-2/10/63F: б — осевое сечение в шлифе (×100); в–д — в СЭМ: в — участок радиальной микроструктуры стенки бокового склона у начальной камеры (×3000), г — то же (×6000), д — участок изометрично-микрогранулярной микроструктуры стенки последнего оборота (×3000); разрез Геранос, сл. 52, мидийский ярус, армянский горизонт, зона *Cornuspira baissalensis* — *Reitlingeria vediensis*; е — *Angelina magna* sp. nov. (×100), голотип № 2/12516, осевое сечение; разрез Карабагляр-4, сл. 19, мидийский ярус, армянский горизонт, зона *Cornuspira baissalensis* — *Reitlingeria vediensis*; ж–к — *Pseudovidalina gracilis* sp. nov.; ж–и — экз. № П-1/31/38, вид в СЭМ: ж — участок стенки бокового склона раковины радиальной микроструктуры (×1000), з — то же (×3000), и — участок изометрично-микрогранулярной микроструктуры стенки раковины периферического края (×3000); к — голотип № 3/12516, осевое сечение (×100); разрез Джагадзур, сл. 15; мидийский ярус, хачикский горизонт, зона *Baisalina pulchra*; л — *Angelina graepensis* sp. nov., голотип № 4/12516, близкое к осевому сечение (×100); разрез Байсал, сл. 12; мидийский ярус, армянский горизонт, зона *Cornuspira baissalensis* — *Reitlingeria vediensis*

Angelina magna G. Pronina, sp. nov.

Название вида от *magnus* лат. — крупный.

Голотип — ЦНИГРмузей, № 2/12516; Закавказье, Карабагляр-4; мидийский ярус, арпинский горизонт, зона *Cornuspira baissalensis* — *Reitlingeria vediensis*, сл. 19.

Описание (рис. 1, е). Раковина средних размеров, дисковидная, эволютная, с вогнутыми боковыми сторонами, с округлой периферией. Начальная камера сферическая, крупная, диаметром 0,04 мм. Вторая камера образует шесть-семь оборотов, навитых плоскоспирально. С ростом раковины трубчатая камера быстро увеличивается как в ширину, так и в высоту. Высота полости первых двух оборотов 0,02, шестого — 0,03—0,05 мм. Просветы оборотов в продольном сечении имеют округлую форму. Стенка в шлифах известковая, светлая, однослойная, радиально-лучистая, толщиной 0,01—0,02 мм.

Размеры раковин в мм: диаметр — 0,38—0,64; толщина — 0,07—0,13; у голотипа соответственно 0,47; 0,1.

Сравнение. Крупными размерами раковины, быстрым увеличением осевых высот полостей оборотов и толстой стенкой *Angelina magna* sp. nov. отличается от *A. bacillaeformis* sp. nov., с которой ее сближают размеры начальной камеры, количество оборотов, строение стенки.

Распространение. Поздняя пермь, мургабский — мидийский ярусы, гнишицкий и арпинский горизонты; Закавказье.

Материал. Более девяти различно ориентированных сечений удовлетворительной сохранности из трех местонахождений (Джагадзур, Геранос, Карабагляр-4).

Angelina bacillaeformis G. Pronina et Gubenko, sp. nov.

Название вида от *bacillum* лат. — палочка.

Голотип — ЦНИГРмузей, № 1/12516; Закавказье, Геранос; мургабский ярус, гнишицкий горизонт, зона *Geinitzina lata*, сл. 30.

Описание (рис. 1, а—д). Раковина маленькая, дисковидная, эволютная, с округленной периферией. Начальная камера крупная, сферическая, диаметром 0,03—0,05 мм, отчетливо выделяется благодаря более крупным размерам по сравнению с толщиной первых оборотов трубчатой камеры. Вторая камера образует шесть-семь оборотов спирали, равномерно расширяющихся в ширину и высоту. В продольном сечении просветы оборотов имеют округлую форму. Высота полости первых оборотов 0,016—0,02, последних — 0,02—0,03 мм. Первые три оборота объемлющие, последующие прилегающие. Стенка в шлифах известковая, светлая, однослойная, радиально-лучистая, толщиной 0,01 мм. С внутренней стороны стенка выстлана темным зернистым кальцитом, создающим впечатление о внутреннем слое. Стенка в СЭМ: стенка раковины трубчатой камеры изометрично-микрогранулярного типа сложена зернами кальцита размером 1—3 мкм, беспорядочно ориентированных (рис. 1, б). 1/3 стенки бокового склона в районе пупочных впадин сложена кристаллами кальцита зубчато-радиальной микроструктуры размером 7—8 мкм в длину, толщиной 0,8—1 мкм (рис. 1, в, г).

Размеры раковин в мм: диаметр — 0,26—0,34; толщина — 0,06; у голотипа соответственно 0,34; 0,06.

Сравнение. Дано при описании вида *Angelina arpaensis* sp. nov.

Распространение. Поздняя пермь, мургабский — мидийский ярусы, гнишицкий и арпинский горизонты; Закавказье.

Материал. Более 10 различно ориентированных сечений удовлетворительной сохранности из трех местонахождений (Геранос, Джагадзур, Карабагляр-4).

Angelina arpaensis G. Pronina, sp. nov.

Название вида по реке Арпа.

Голотип — ЦНИГРмузей, № 4/12516; Закавказье, Байсал; мидийский ярус, арпинский горизонт, зона *Cornuspira baissalensis* — *Reitlingeria vediensis*, сл. 12.

Описание (рис. 1, ж). Раковина маленькая, дисковидная, эволютная, со слабо-вогнутыми боковыми сторонами, с округленной периферией. Начальная камера крупная, шаровидная, диаметром 0,03—0,038 мм. Вторая трубчатая камера образует четыре-шесть оборотов, навитых в одной плоскости. У некоторых экземпляров первый оборот немного смещен от оси навивания раковины. Высота оборотов увеличивается равномерно по мере роста раковины с 0,01 мм в начале онтогенеза до 0,02—0,04 мм в конце. Просветы оборотов в продольных сечениях от уплощенно-овальных до овальных. Стенка в шлифе известковая, светлая, однослойная, неясно радиально-лучистая, толщиной 0,008 мм.

Размеры раковин в мм: диаметр — 0,18—0,33; толщина — 0,05—0,06; у голотипа соответственно 0,33; 0,06.

Сравнение. По форме раковины и крупной начальной камере *A. arpaensis* sp. nov. близка к *A. bacillaeformis* sp. nov., но отличается от последней меньшим количеством оборотов, равномерным возрастанием осевых высот оборотов, прилегающими оборотами, структурой стенки.

Распространение. Поздняя пермь, мидийский ярус, арпинский горизонт, зона *Cornuspira baissalensis* — *Reitlingeria vediensis*, Закавказье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Губенко Т. А. Методика использования прозрачных шлифов в электронно-микроскопических исследованиях ископаемых фораминифер // Пермотриасовые события в развитии органического мира. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 98–102.
2. Губенко Т. А. Строение стенки раковины мелких фораминифер // Современные проблемы микропалеонтологии. Тез. докл. XXXIV сес. ВПО. Баку, 1988. С. 25–26.
3. Соснина М. И. О фораминиферах чандалазского горизонта поздней перми Южного Приморья // Верхний палеозой северо-восточной Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 24–43.
4. Altiner D. Pseudovidalinidae n. fam. and Angelina n. gen. from the Upper Permian of South and Southeast Turkey // Benthos'86: III Internat. Sympos. Benthic Foraminifera. Geneva, Abstr. 1986. P. 25.
5. Zaninetti L., Altiner D., Catal E. Foraminiferes et biostratigraphie dans le Permian superieur du Taurus oriental, Turquie // Not. Lab. Paleontol. Univ. Geneve. 1981. F. 7. № 1, P. 1–13.

Всесоюзный научно-исследовательский
геологический институт
Биолого-почвенный институт ДВНЦ
АН СССР, Владивосток

Поступила в редакцию
8.VII.1988

УДК 564.3:551.732.2(571.56)

© 1990 г.

БОКОВА А. Р.

НОВЫЕ НИЖНЕКЕМБРИЙСКИЕ ГАСТРОПОДЫ СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

В биостратиграфии древнейших горизонтов кембрия Сибирской платформы значительная роль отводится гастроподам как одной из наиболее распространенных групп. В настоящее время первостепенным является детальное исследование гастропод; установление четкого диапозона стратиграфического распространения и объема видов, что необходимо для разработки зональной шкалы кембрия по этой группе организмов.

В процессе изучения фауны пестроцветной свиты Алданской антеклизы автором было встречено несколько новых форм гастропод, описание которых приведено ниже. Геологический возраст объектов указан в соответствии со схемой, принятой в «Постановлениях...», 1983 [6], где нижний кембрий ограничивается снизу томмотским ярусом, а в скобках приведен возраст по схеме А. К. Валькова [1], в которой объем нижнего кембрия увеличен за счет выделения дотоммотского подразделения — хаялахского яруса. Коллекция хранится в Геологическом музее ИГ ЯНЦ СО АН СССР, № 169, 170.

СЕМЕЙСТВО ARCHAEOspiridae Yu, 1979

Род *Pseudoyangtzespira* Bokova, gen. nov.

Типовой вид — *P. selindeica* sp. nov.

Диагноз. Раковины свернутые, спиральные, правозавитые, уплощенные, имеющие от одного до двух оборотов. Устье неправильной формы, с внутренним краем, в той или иной степени заостренным.

Видовой состав. Род монотипный.

Сравнение. Новый род отличается от *Latouchella* Cobbold асимметричной раковинной, от *Archaeospira* Yu — асимметричной раковинной и строением устья, а от *Yangtzespira* Yu — направлением завивания.

Pseudoyangtzespira selindeica Bokova, sp. nov.

Название вида от р. Сэлиндэ.

Голотип — ЯНЦ, экз. № 170/1а; истоки р. Сэлиндэ вблизи пос. Мар-Кюэль, верхняя часть устьевой свиты; верхи венда (нижняя часть нижнего кембрия, хаялахский ярус, низы зоны *Spinulithesa rotunda* — *Anabarella plana* [1, с. 39]).

Описание (рис. 1, а–з). Мелкие малооборотные (чуть больше одного оборота) раковины с сильно уплощенной верхней поверхностью. Завиток очень низкий,

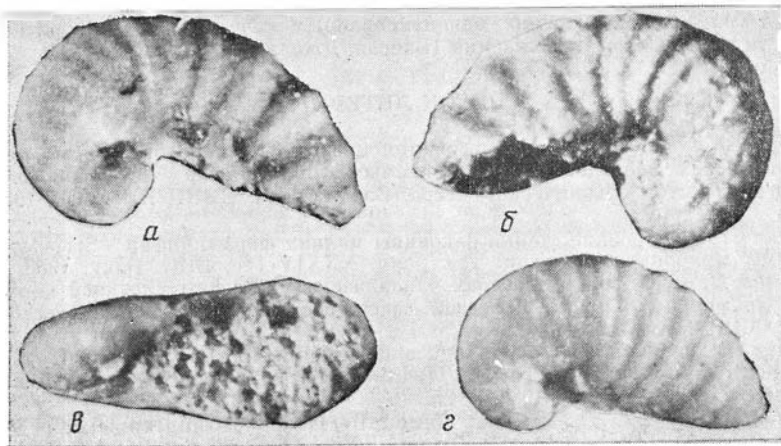


Рис. 1. *Pseudoyangtzespira selindica* sp. nov.; а-в — голотип № 170/1а: а — вид сверху, б — снизу, в — сбоку; г — экз. № 170/1б, сверху ($\times 35$)

находится в одной плоскости с верхней частью последнего оборота. Устье неправильно овальное, слегка приостренный внутренний край его достигает пупка и, возможно, перекрывает его. Стенки раковины орнаментированы поперечными более или менее равномерными складками, отчетливо сохраняющимися на ядрах.

Размеры, мм	170/1а (голотип)	170/1б
Высота раковины (ширина устья)	0,50	0,50
Ширина раковины	0,85	0,75
Длина раковины ¹	1,30	1,15
Длина устья	0,80	0,60

З а м е ч а н и я. Описываемый вид близок общей формой к *Yangtzespira multicosata* He [9, с. 167]. Отличается от него кроме направления завивания и более мелкими размерами.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Как у голотипа.

М а т е р и а л. Около 60 ядер различной сохранности из верхов устьюдомской и низов пестроцветной свиты истоков р. Сэлиндэ.

СЕМЕЙСТВО PELAGIELLIDAE KNIGHT, 1956

Род *Aldanella* Vostokova, 1962

Aldanella patelliforma Bokova, sp. nov.

Н а з в а н и е в и д а от *patelliformis*, лат. — тарелковидный.

Г о л о т и п — ЯНЦ, экз. № 170/23а; истоки р. Сэлиндэ вблизи пос. Мар-Кюзль, низы пестроцветной свиты; нижняя часть нижнего кембрия, томмотский ярус, зона *Aldanocyathus sunnaginicus* (хаялахский ярус, зона *Spinulitheca rotunda* — *Anabarella plana* [1, с. 39]).

О п и с а н и е (рис. 2, а, б). Раковины мелкие, правозавитые, малооборотные (2–3 оборота узколинзовидного сечения). Навивание спирально-коническое, очень низкое. Обороты равномерно нарастают по направлению к устью, оставаясь уплощенными сверху и снизу на протяжении всей спирали. В результате этого уплощения раковины имеют дискоидальную форму. Устье линзовидное. Внешняя поверхность орнаментирована мелкими, частыми, почти равномерно распределенными поперечными складками, одинаково отчетливо видными на верхней и нижней частях раковины. Выражен антиспиральный синус.

Размеры, мм	170/23а (голотип)	169/72
Высота раковины	0,50	0,55
Диаметр раковины	1,25	1,25
Длина устья	0,65	0,70
Ширина устья	0,20	0,25

С р а в н е н и е. Наиболее близок типовому виду [4, с. 66–67]. Отличается от него уплощением обеих поверхностей раковины и, следовательно, общей формой.

¹ Ввиду того, что описываемые формы несколько отличаются от тех, для которых были разработаны измерения в «Палеонтологическом словаре» (1965), автор вынужден использовать дополнительно термин «длина раковины» для обозначения расстояния между двумя крайними точками внешнего контура раковины.

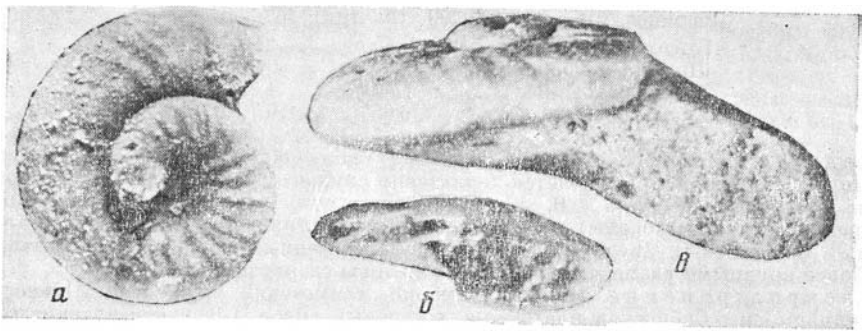


Рис. 2. Ядра гастропод: а, б — *Aldanella patelliforma* sp. nov.: голотип № 170/23а: а — сверху, б — сбоку; в — *Aldanella attleborensis* (Shaler et Foerste); экз. № 169/17—21а, сбоку (×~35)

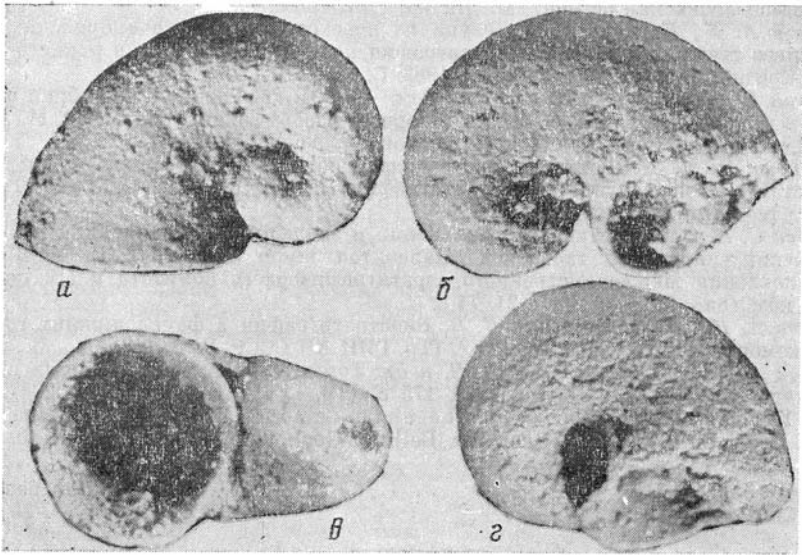


Рис. 3. *Barskovia jucunda* sp. nov.; а-в — голотип № 169/200; а — сверху, б — снизу, в — сбоку; г — экз. № 169/308, снизу (×~35)

У *A. attleborensis* (Shaler et Foerste) (рис. 2, в) верхняя часть оборотов выпуклая, нижняя уплощенная, поэтому нижняя поверхность имеет воронкообразную форму [8, с. 146]. Кроме того, раковины описываемого вида орнаментированы мелкими частыми складками, тогда как у типового вида скульптура в виде линий нарастания и параллельных им складок. От всех остальных видов рода [7, с. 104–106; 8, с. 145–147] отличается общей формой раковин и формой поперечного сечения оборотов.

Распространение. Нижний кембрий, томмотский ярус (хаялахский и томмотский ярусы [1, с. 39]); северо-восточный склон Алданской антеклизы, Сибирская платформа

М а т е р и а л. 30 раковин и ядер различной сохранности из пестроцветной свиты истоков р. Сэллиндэ; около 20 экз. из низов пестроцветной свиты рск Алдан и Лена.

Род *Barskovia* Golubev, 1976

Barskovia jucunda Bokova, sp. nov.

Название вида от *jucundus*, лат. — привлекательный.

Голотип — ЯНЦ, экз. № 169/200; обнажение «Дворцы» левого берега р. Алдан, пизы пестроцветной свиты; нижний кембрий, томмотский ярус, зона *Aldanocyathus sunnaginicus*.

Описание (рис. 3, а–г). Раковины мелкие, развернутые, левоспиральные, имеющие два оборота, круглые в сечении. Навивание спирально-коническое, завиток низкий. Обороты быстро нарастают по направлению к устью. Устье округлое, с плавной выемкой на внутренней губе. Внешняя поверхность орнаментирована тонкими поперечными ребрами, параллельными устьевому краю.

Размеры, мм	169/200 (голотип)	169/308
Высота раковины	0,85	1,00
Ширина раковины	0,95	0,95
Длина раковины	1,40	1,25
Диаметр устья	0,85	0,70

Сравнение. Наиболее близок *V. sulcata* Valkov et Karlova [2, с. 31–32] размерами и общей формой. Отличается характером скульптуры (у описываемого вида — тонкие поперечные ребра, а у *V. sulcata* — пологая спиральная борозда, проходящая по середине спинной стороны) и строением устья. От типового вида [5, с. 40], а также от *V. mongolica* H. Zhegallo [3, с. 46] кроме указанных выше признаков отличается более крупными размерами, большей степенью свернутости раковин.

Распространение. Нижний кембрий, томмотский ярус, зона *Aldanocyathus sunnaginicus*; Сибирская платформа, восточный склон Алданской антеклизы.

Материал. 3 экз. с сохранившейся стенкой и 4 ядра из низов пестроцветной свиты рек Алдан и Гонам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вальков А. К. Биостратиграфия нижнего кембрия востока Сибирской платформы (Юдомо-Оленекский регион). М.: Наука, 1987. 136 с.
2. Вальков А. К., Карлова Г. А. Фауна из переходных вендскокембрийских слоев нижнего течения р. Гонам // Стратиграфия позднего докембрия и раннего палеозоя. Средняя Сибирь. Новосибирск, 1982. С. 12–42.
3. Воронин Ю. И., Воронова Л. Г., Григорьева Н. В. и др. Граница докембрия и кембрия в геосинклинальных областях (опорный разрез Саланы-Гол, МНР). М.: Наука, 1982. 152 с. (Тр. Совм. Сов-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 18).
4. Востокова В. А. Кембрийские гастроподы Сибирской платформы и Таймыра // Сб. статей по палеонтологии и стратиграфии. Л.: НИИГА, 1962. С. 51–74 (Тр. н.-и. ин-та геологии Арктики. Вып. 28).
5. Голубев С. Н. Онтогенетические изменения и эволюционные тенденции раннекембрийских спиральных гастропод // Палеонтол. журн. 1976. № 2. С. 34–40.
6. Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий, Л., 1983. Вып. 21. 74 с.
7. Розанов А. Ю., Миссаржевский В. В. Биостратиграфия и фауна нижних горизонтов кембрия. М.: Наука, 1966. 127 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 148).
8. Розанов А. Ю., Миссаржевский В. В. и др. Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. М.: Наука, 1969. 175 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 206).
9. Xing Yusheng, Ding Qixiu, et al. The Sinian-Cambrian Boundary of China // Bull. Inst. Geol., Chinese, Acad. Geol. Sci. Beijing: Geol. Publ. House, 1983. N 10. 262 p.

Институт геологии ЯНЦ
СО АН СССР, Якутск

Поступила в редакцию
25.V.1988.

УДК 564.53.01

© 1990 г.

БЕЗНОСОВ Н. В.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ АММОНИТОВ ВИДА *PARKINSONIA DONEZIANA* *BORISSJAK*, 1908

В унифицированных стратиграфических схемах юры Русской плиты [4] видоиндексом верхней зоны байосского яруса является *Parkinsonia doneziana* Borissjak. А. А. Борисьяк [3] установил этот вид без указания голотипа, в основном на фрагментарном материале. В. Вегдель [9] показал, что изображенные Борисьяком фрагменты ядер аммонитов принадлежат разным видам и в качестве лектотипа выбрал аммонит, изображенный в работе Борисьяка на табл. 4, фиг. 2. Этот аммонит, диаметром 15 мм, представляет собой микроконх с длинными боковыми ушками, покрытый простыми и двуветвистыми ребрами, несущими в точке ветвления бугорки, и чередующимися по краям гладкой вентральной полосы. По этим признакам этот аммонит однозначно принадлежит роду *Caumontisphinctes* 1920, подроду *Infraparkinsonia* Westermann, 1956 (см. [2]).

Другие изображенные Борисьяком экземпляры (кроме фиг. 1, на табл. 4, представляющей неидентифицируемые начальные обороты) принадлежат роду *Rarecostites* Besnosov et Kutuzova, 1982, видам, близким к *R. rarecostatus* (Buckman, 1881). Отождествление фиг. 3 на табл. 4 из работы Борисьяка с *R. rarecostatus* ранее произвел К. О. Ростовцев [5], а фиг. 1 на табл. 7 с *R. mutabilis* (Nicolesco) К. Николеско [8].

Род *Caumontisphinctes* и его микроконковый подрод *Infraparkinsonia* в своем стратиграфическом распространении ограничен интервалом от подзоны *blagdeni* зоны *himpriesianum* нижнего байоса до подзоны *polygyralis* зоны *subfurcatum* верхнего байоса. Род *Rarecostites* появляется в верхней части зоны *subfurcatum*, имеет основное распространение в зоне *garantiana* и исчезает в низах зоны *parkinsoni* верхнего байоса. Таким образом, «зона *Parkinsonia doneziana*» не может быть возрастным аналогом хронозоны *parkinsoni*, а является более древней.

Несмотря на то что лектотип *S. (J.) doneziana* и его отличия от других изображенных Борисяком экземпляров были установлены спустя 3 года после публикации монографии Борисяка, в отечественной геологической и палеонтологической литературе под этим названием описываются не формы близкие к лектотипу, а разнообразие паркинсониды, принадлежащие роду *Rarecostites* [1, 6, 7]. Поэтому зона *doneziana* байоса Русской плиты должна коррелироваться с хронозоной *garantiana*. В качестве индекса местной зоны Русской плиты вместо «*Parkinsonia doneziana*» целесообразно использовать вид *Rarecostites rarecostatus*, уровень распространения которого примерно соответствует зоне *garantiana*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аманниязов К. Паркинсонии Средней Азии. Ашхабад: Туркм. гос. ун-т – Геол. упр. СМ СССР, 1972. 58 с.
2. Безносов Н. В., Кугузова В. В. Систематика паркинсонид (*Ammonitida*) // Палеонтол. журн. 1982. № 3. С. 41–51.
3. Борисяк А. А. Фауна донецкой юры // Тр. Геол. ком-та. Нов. сер. 1908. № 37. 96 с.
4. Решения Всесоюзного совещания по уточнению унифицированной схемы стратиграфии мезозойских отложений Русской платформы. Л.: Гостоптехиздат, 1982. 89 с.
5. Ростовцев К. О. Аммоноидеи // Юрские отложения южной части Закавказья. Л.: Наука, 1982. С. 117–179.
6. Саонов Н. Т. Юрские отложения центральных областей Русской платформы. М.: Гостоптехиздат, 1957. 155 с.
7. Сибирякова Л. В. Среднеюрская фауна моллюсков Большого Балхана и ее стратиграфическое значение // Проблема нефтегазоносности Средней Азии. Л.: Гостоптехиздат, 1961. Вып. 5. 171 с. (Тр. Всесоюз. геол. ин-та. Нов. сер. Вып. 47).
8. Nicolesco C. P. Etude monographique du genre *Parkinsonia* // Mem. Soc. geol. France. 1928. Nouv. ser. V. 4. № 2. 84 p.
9. Wetzel W. Faunistische und stratigraphische Untersuchungen der Parkinsonien-schichten des Teutoburger Waldes der Bielefeld // Palaeontographica. 1911. R. 58. S. 139–277.

Всесоюзный научно-исследовательский
геологоразведочный нефтяной институт

Поступила в редакцию
28.IX 1988

УДК 564.7:551.734

© 1990 г.

ЛАВРЕНТЬЕВА В. Д.

НОВЫЙ РОД КРИПТОСТОМИДНЫХ МШАНОК

В биогермных известняках среднего ордовика (карьер Вазалемма Эстонской ССР) были обнаружены широкие, но очень тонкие пластинчатые колонии двусторонне-симметричных мшанок. По наличию срединной зоны в колонии с продольным расположением зооциев, разделенных на поверхности прямыми гребнями, а также развитию псевдомезозооциев эти мшанки, несомненно, относятся к семейству *Rhaenoporidae* отряда *Cryptostomida*. Морфологически они наиболее близки родам *Rhaenopora* и *Pteropora*, но не тождественны им. Фенопорам свойственны парные псевдомезозооциев под каждым устьем в местах с продольным расположением их и многочисленные псевдомезозооциев в краевых участках колоний, где они порой образуют продольные ряды, разделенные гребнями. Описываемые мшанки отличаются от фенопор эпизодическим развитием парных псевдомезозооциев под устьями в местах с продольным их расположением и одиночных псевдомезозооциев в краевых участках колоний. От птеропор, также имеющих срединную зону колонии с продольными рядами устьев и эпизодически появляющимися под устьями парными псевдомезозооциями, новые находки отличаются отсутствием закономерно чередующихся полос из скоплений зооциев и псевдомезозооциев в краевых участках колоний. Указанные отличия изученных мшанок позволяют выделить их в новый род *Eichwaldictya* с типовым видом *E. laminata* sp. nov. К новому роду автором отнесены *E. folium* (Bassler, 1914), рассматривавшийся

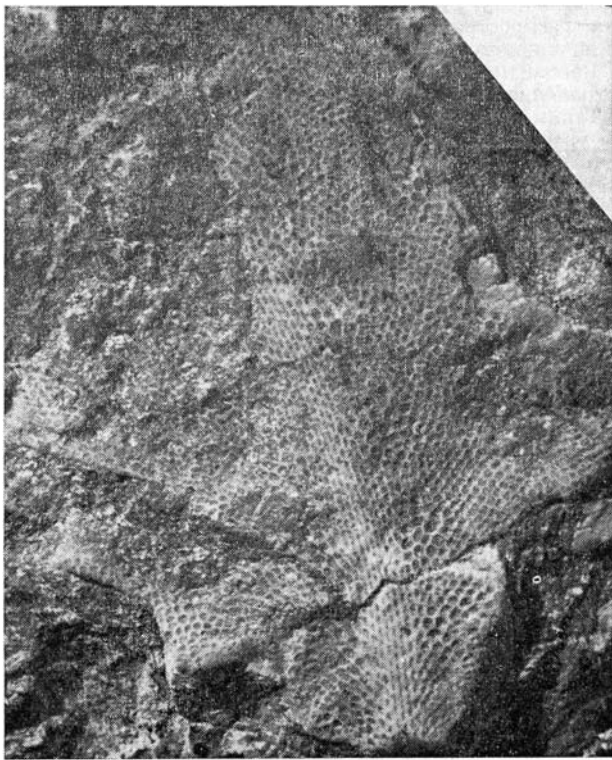


Рис. 1. *Eichwaldictya laminata* sp. nov.; топотип – ПИН, № 3535/1174; внешний вид колонии, видна срединная зона с продольными рядами зооциев и краевые участки с беспорядочным расположением их, а также пятна с укрупненными устьями, $\times 4$; Эстонская ССР, карьер Вазалемма; средний ордовик, карадокский ярус, кейлаский горизонт, нижняя часть вазалеммской пачки

ранее в составе рода *Petalotrypa* отряда *Trepostomida*, и семь видов, входивших прежде в состав рода *Ptilodictya* отряда *Cryptostomida*.

Описанные коллекции мишанок под № 3535 хранятся в Палеонтологическом институте АН СССР (ПИН).

ОТ Р Я Д CRYPTOSTOMIDA

ПОДОТ Р Я Д P T I L O D I C T Y I N A

СЕМЕЙСТВО P H A E N O P O R I D A E A S T R O V A, 1965

Род *Eichwaldictya* Lavrentjeva, gen. nov.

Название рода в память Э. Эйхвальда.

Типовой вид – *E. laminata* Lavrentjeva, sp. nov.; средний ордовик, карадок, кейлаский горизонт, нижняя часть вазалеммской пачки.

Диагноз. Колонии двуслойно-симметричные, пластинчатые (листовидные, веерообразные), зауженные проксимально и расширенные дистально. В них различается узкая срединная зона с продольными рядами устьев зооциев и широкие краевые участки – с неправильным расположением устьев. Диафрагмы единичные, верхняя гемисепта слабо развита. Мезотека прямая. Устья в срединной зоне округло-прямоугольные, в краевых – округло-многоугольные, ромбические или овальные. Псевдомезозооциев беспорядочные, в срединной зоне колонии местами располагаются попарно, по краям они одиночны. Мельчайшие капилляры развиты или отсутствуют. В краевых участках колоний имеются закономерно располагающиеся пятна, состоящие из более крупных устьев зооциев, иногда с единичными псевдомезозооциевыми.

Видовой состав. 9 видов: *E. folium* (Bassler, 1911) [2] и *E. laminata* Lavrentjeva sp. nov. из среднего ордовика (кейла) Эстонской ССР; *E. nodosa* (James, 1878) и *E. plumaria* (James, 1878) из верхнего ордовика (уайтватер) США [4]; *E. labellata* (Eichwald, 1860) из верхнего ордовика (пабала-поркунни) Эстонской, Латвийской, Литовской и Белорусской ССР [3]; *E. whiteavesi* (Ulrich, 1889) [6]

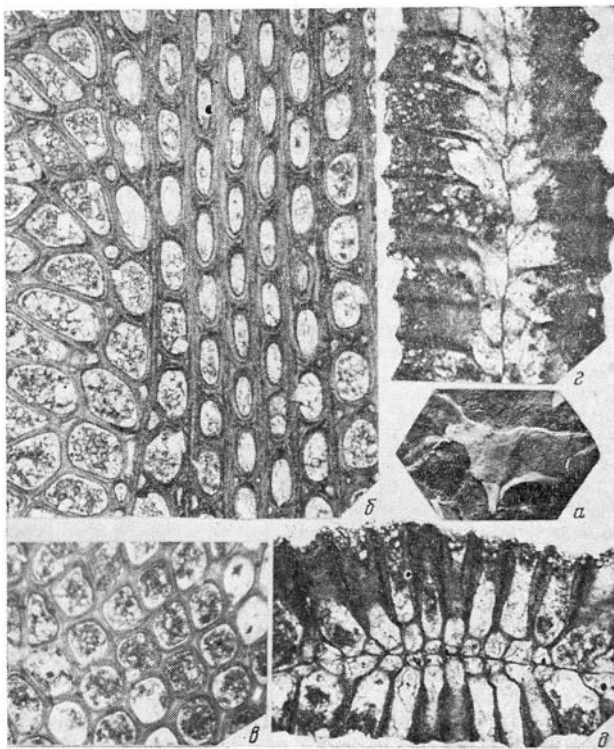


Рис. 2. *Eichwaldictya laminata* sp. nov. голотип – ПИН, № 3535/1040: а – внешний вид суженной проксимально и расширенной дистально колонии, $\times 2/3$; б – тангенциальное сечение срединного и краевого участков колонии, $\times 27$; в – тангенциальное сечение краевого участка колонии, $\times 27$; г – продольное сечение и д – поперечное сечение участка колонии с продольно расположенными устьями, $\times 27$, Эстонская ССР, карьер Вазалемма; средний ордовик, карадокский ярус, кейлаский горизонт, нижняя часть вазалеммской пачки

и *E. magnifica* (Miller, 1878) [5] из верхнего ордовика Канады; *E. foliacea* (Коражевич, 1975) и *E. dissecta* (Коражевич, 1975) из нижнего силура (Лландовери, юру, о-в Хийумаа), *E. flabelliformis* (Коражевич, 1975) из нижнего силура (венлок, яни, о-в Сааремаа) Эстонской ССР [1].

Сравнение. От *Phaeopora* новый род отличается эпизодическим развитием парных псевдомезозооциев в срединной части колонии и единичными псевдомезозооциями в их краевых участках. От *Pteropora* – беспорядочным расположением устьев зооциев и наличием редких единичных псевдомезозооциев в краевых участках колоний, а также развитием в автозооциях верхней гемисепты.

Eichwaldictya laminata Lavrentjeva, sp. nov.

Название вида от лат. *laminatus* – пластинчатый.

Голотип – ПИН, № 3535/1040; Эстонская ССР, карьер Вазалемма; средний ордовик, карадокский ярус, кейлаский горизонт, нижняя часть вазалеммской пачки.

Описание (рис. 1, 2). Тонкие пластинчатые двуслойно-симметричные колонии, суженные проксимально и сильно расширенные дистально. Ширина сравнительно узкой срединной зоны колоний с продольно расположенными рядами зооциев колеблется в пределах 0,9–1,7 мм, толщина – 1,1–1,2. Краевые участки колоний могут достигать ширины до 8/0 см, при толщине 0,60–0,75 мм. Зооциии трубчатые, коленчато-изогнутые, со слабо выраженной верхней гемисептой, максимально выступающей на 0,03 мм. Диафрагмы редки и единичны. Ширина эндозоны – 0,26, экзозоны – 0,40–0,47 мм. Мезотека тонкая, не более 0,017 мм толщины, изгибающаяся в продольном срезе и прямая в поперечном сечении. Число четких продольных рядов зооциев, разделенных прямыми гребнями, у основания – 3, выше – 5 и более. Краевые участки колоний характеризуются отсутствием гребней, беспорядочным, порой диагональным расположением устьев зооциев. Форма устьев узкой срединной зоны округло-прямоугольная, размеры их: 0,05–0,09 \times 0,17–0,22 мм (ближе к проксимальному концу они мельче и более узкие). На 2 мм вдоль колонии их насчитывается 6–6,5, отстоящих на 0,07–0,10 мм, а у основания – на 0,14 мм. Ширина гребней, разделяющих продольные ряды зооциев, составляет 0,09–0,10 мм.

На продольных краевых частях срединной зоны колоний отмечается постепенное увеличение размера устьев, достигающих здесь 0,15–0,17×0,28–0,29 мм, а на 2 мм вдоль рядов их насчитывается 5,5–6. В краевых частях колоний форма и размеры устьев сильно варьируют, особенно в пятнах. Размеры мелких устьев между пятнами равны: 0,14–0,19×0,19–0,22 мм. На 2 мм в разных направлениях приходится 7–9 устьев зооциев, разделенных промежутками 0,030–0,035 мм. В пятнах размеры устьев укрупняются, достигая 0,24–0,37 мм. Перистом наблюдается лишь у устьев, находящихся ближе к основанию колонии. Псевдомезозооциев развиты незакономерно. В срединной зоне колонии с продольным расположением устьев парные псевдомезозооциев под каждым устьем встречаются местами. Форма их сечений округлая, округло-треугольная, размеры: 0,02–0,03 мм или 0,03–0,04×0,05–0,07 мм. В краевых частях колоний псевдомезозооциев редки и одиночны. Их размеры: 0,07–0,09×0,10–0,11. Пятна, состоящие из более крупных устьев зооциев и порой с редкими псевдомезозооциевыми, не превышают по площади 2 мм. Центры их отстоят друг от друга на 3–4 мм, в рельефе пятна либо плоские, либо слабо возвышены. Капилляры в стенках не наблюдались.

Сравнение. От *E. flabellata* (Eichwald, 1860), описанной под родовым названием *Ptilodictya* из верхнего ордовика Прибалтики [3], новый вид отличается более мелкими устьями зооциев в срединной зоне (0,05–0,09×0,17–0,22 мм вместо 0,09–0,12×0,21–0,26), а также меньшим числом их на 2 мм как в срединной зоне, так и в краевых участках колоний (5,5–6 вместо 7,5–8 и 7–9 вместо 6–8).

Распространение. Средний ордовик, карадокский ярус, кейлаский и оандуский горизонты Эстонии.

Материал. Пять колоний происходят из того же местонахождения, что и голотип и две колонии из Раквере (оандуский горизонт).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Конаевич Г. В.* Силурийские мшанки Эстонии и Подолии // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1975. Т. 151. 155 с.
2. *Bassler R. S.* The Early Paleozoic Bryozoa of the Baltic Provinces // Bull. Smithsonian U. S. Nat. Mus. 1911. № 77. P. 1–382.
3. *Eichwald E.* Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie, I. Ancienne Period. Stuttgart, 1860. P. 355–494.
4. *James U. P.* The Paleontologist. Cincinnati, 1878. № 1, 2. P. 1–16.
5. *Miller S. A., Dyer C. B.* Contributions to paleontology. Cincinnati // J. Soc. Nat. Hist. 1878. V. 2. P. 1–11.
6. *Ulrich E. O.* Contribution to the micro-paleontol. of the Cambro-Silur rocks of Canada. Pt. II // Geol. Nat. Hist. Surv. Canada. Montreal. 1889. P. 27–57.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
4.I.1988

УДК 565.32:551.732(571.5)

© 1990 г.

ИВАНЦОВ А. Ю.

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ ФИЛЛОКАРИД В НИЖНЕМ КЕМБРИИ ЯКУТИИ

В 1987 г. в пизнекембрийских отложениях среднего течения р. Лены (обнажение Журицкий мыс на правом берегу реки [1, с. 38, разрез 4]) были обнаружены двустворчатые раковины, принадлежащие ракообразным – филлокаридам. Ископаемые найдены в слое серого известняка (подошва слоя 6 [1]), относящегося примерно к средней части зоны *Profallotaspis jakutensis* – первой зоны атдабанского яруса. Несколько образцов из отложений основания той же зоны [1, с. 37, разрез 3а] автору были переданы Л. Н. Релиной.

Низкекембрийские филлокариды известны из Австралии (сланцы Эму-Бей) [3], Испании («археоциатовые» слои близ Лас-Эрмитас, Кордова), США (группа Чилхоуп, Теннесси) [2], Китая (восток провинции Юньнань) [4]. Возраст этих местонахождений не древнее второй половины атдабанского яруса. Таким образом, обнаруженные в Якутии филлокариды являются наиболее ранними представителями этой группы членистоногих.

Оригиналы хранятся в Палеонтологическом институте АН СССР, кол. № 4349.

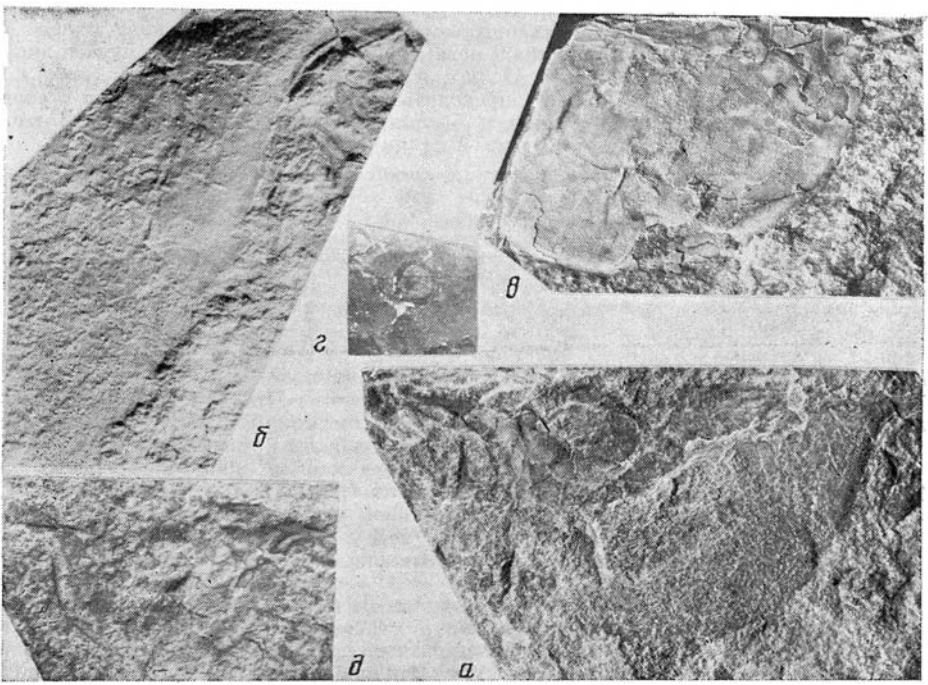
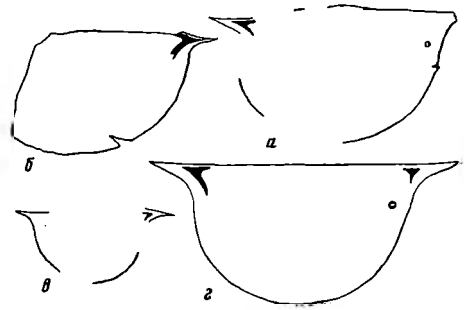


Рис. 1. *Isoxys zhurensis* sp. nov.: а-б — голотип № 4349/4, правая створка: а — $\times 5$; б — $\times 12$; в — экз. № 4349/2, фрагмент левой створки, $\times 3$; г — экз. № 4349/1, дисковидный выступ на наружной поверхности панциря, $\times 8$; д — экз. № 4349/3, левая створка ($\times 3$). Якутская АССР, среднее течение р. Лены, обнажение Журинский мыс; нижний кембрий, атдабанский ярус, зона *Profallotaspis jakutensis*

Рис. 2. *Isoxys zhurensis* sp. nov.: а-в — прорисовка по фотографиям (рис. 1); а — голотип № 4349/4, рис. 1, а; б — экз. № 4349/2, рис. 1, в; в — экз. № 4349/3, рис. 1, д; г — реконструкция правой створки



НАДОТРЯД PHYLLOCARIDA PACKARD, 1879

Род *Isoxys* Walcott, 1890

Isoxys zhurensis Ivantsov, sp. nov.

Название вида по местонахождению Журинский мыс.

Голотип. ПИН. № 4349/4; среднее течение р. Лены, разрез 4 [1, с. 38] (Жури́нский мыс); нижний кембрий, атдабанский ярус, зона *Profallotaspis jakutensis*.

Описание (рис. 1, а-д; 2, а-г). Карапакс двустворчатый, небольших размеров. Передний и задний концы оттянуты в шипы. Створки короткие и высокие, линия их смыкания видна только на шипах, на других участках спинного края переход створок друг в друга незаметный. Брюшной край створки круто закругленный на заднем конце и несколько более пологий на переднем (рис. 1, в, д; 2, б, в). Угол между ним и смычным краем в первом случае достигает 90° (рис. 1, в). Шипы средних размеров, тонкие, несколько загнутые вверх на концах. Панцирь очень тонкий и легко сминается при уплотнении породы, поэтому собственные морфологические элементы его внешней поверхности обычно замаскированы вторичными складками. Лишь около основания задних шипов всегда заметны небольшие углубления треугольной формы. Подобные, по менее ясно выраженные углубления наблюдаются и около передних шипов. Вдоль свободного края створок проходит очень тонкий, нитевидный валик, более ясный на шипах и почти совсем невидимый на брюшном

крае. На отдельных фрагментах панциря наблюдаются следы скульптуры в виде мелких, беспорядочно разбросанных бугорков, наиболее заметные около шипов. На 2 экз. был обнаружен выступ наружной поверхности панциря, в одном случае дисковидной формы (рис. 1, б, обр. № 4349/4), в другом — кольцеобразной (рис. 1, г, обр. № 4349/1). На голотипе можно определить положение диска на правой створке, недалеко от переднего шипа, ближе к брюшному краю, диаметр его — 0,3 мм.

Кроме раковин, остатков других частей панциря не обнаружено.

Р а з м е р ы, м м:

	экз. №	Длина раковины ниже основания шипов (Д)	Высота раковины (В)	В/Д	Длина шипов
Голотип	4349/4	11	7	0,64	2
	4349/5	16	10	0,63	3

С р а в н е н и е. Ближе всего новый вид к *I. auritus* (Jiang, 1982); *I. chillhoweanus* Walcott, 1890; *I. communis* Glaessner, 1979; *I. acutangulus* (Walcott, 1908) и отличается: от *I. communis* меньшей длиной шипов и более крутым изгибом брюшного края; от *I. chillhoweanus* и *I. acutangulus* — более длинными шипами и более резким перегибом заднебрюшного края. Наиболее близок *I. zhurensis* к *I. auritus*, особенно к его мелким (ювенильным?) экземплярам длиной около 10 мм [4, Pl. II, fig. 6–7], но имеет несколько большую высоту створок (В/Д у *I. auritus* равно 0,4–0,56). Кроме того, есть различие и в скульптуре, представленной ямками у *I. auritus* и бугорками у *I. zhurensis*.

З а м е ч а н и е. При ориентировке раковины мы принимаем, вслед за Глесснером [3, с. 25], за передний конец раковины место с несколько более пологим брюшным краем. Здесь же на голотипе расположен дисковидный выступ. Происхождение его не ясно: то ли это след прикрепления мускула или глазной бугорок, то ли остаток какого-то скульптурного элемента.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Якутская АССР, среднее течение р. Лены; нижний кембрий, атдабанский ярус, зона *Profallotaspis jakulensis*.

М а т е р и а л. Около 50 фрагментов и неполных створок — среднее течение р. Лены, правый берег против ручья Негюрчуне; 15 фрагментов раковин — правый берег у устья ручья Быдьянгайя.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ярусное расчленение нижнего кембрия. М.: Наука, 1984. 184 с.
2. Conway Morris S. Cambrian Lagerstätten: their distribution and significance // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. B.* 1985. V. 311. P. 49–65.
3. Glaessner M. F. Lower Cambrian Crustacea and annelid worms Kangaroo Island, South Australia // *Alcheringa*. 1979. V. 3. № 1. P. 21–31.
4. Hou Xian-guang. Early Cambrian Large Bivalved Arthropods from Chengjland, Eastern Yunnan // *Acta palaeontol. Sin.* 1987. V. 26. № 3. P. 286–298.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
8.IX.1988

УДК 551.583.7

© 1990 г.

САВИНЕЦКИЙ А. Б., КНЯЗЕВ А. В.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИСКОПАЕМОЙ СКОРЛУПЫ ЯИЦ ПТИЦ ДЛЯ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВЕКОВЫХ КОЛЕБАНИЙ КЛИМАТА

Обитание птиц и млекопитающих в пещерах и нишах нередко приводит к образованию там отложений помета и кормовых остатков животных. Часто сохраняются в них и обломки скорлупы яиц гнездящихся там птиц. Такие зоогенные отложения представляют собой своеобразные памятники истории экосистем [3, 12].

Исследование зоогенных отложений проводится радиоуглеродным, палинологическим, геохимическим, остеологическим и рядом других методов, однако одновре-

менное использование более чем двух каких-либо методов практикуется крайне редко. Дополнительным объектом изучения может стать скорлупа яиц птиц. До сих пор ее использовали для определения видовой принадлежности скорлупы в археологических памятниках [9] и в качестве объекта радиоуглеродного датирования [11].

Мы предлагаем использовать сохранившуюся в отложениях скорлупу яиц птиц для характеристики вековых изменений климата.

Известно, что в период инкубации яйца различных видов птиц теряют около 15% исходной массы в виде паров воды [6, 13]. Испарение воды не зависит от интенсивности метаболизма зародыша и протекает равномерно в течение всего периода инкубации; потеря воды является необходимым условием нормального вылупления. Газообмен через скорлупу протекает путем диффузии. Количество газа, диффундирующее в единицу времени в скорлупу, прямо пропорционально площади пор и разности концентраций паров воды по обе стороны скорлупы и обратно пропорционально толщине скорлупы [5]. Отмечалось, что величина проводимости скорлупы меняется с изменением количества пор в скорлупе [6-8]. Эффективность механизма, регулирующего изменчивость поровых характеристик, такова, что изменение градиента диффузии через скорлупу компенсируется соответствующим изменением проводимости скорлупы только в течение нескольких поколений [6]. Такое изменение проводимости скорлупы отмечено у интродуцированных около 400 лет назад кастильских кур в Анды [10]. Механизм этого явления не исследован.

Цитированные работы позволили предположить, что при вековых изменениях относительной влажности воздуха количество пор в скорлупе яиц птиц будет соответственно изменяться. Для проверки этого предположения были выбраны отложения, обнаруженные в одной из скальных ниш хребта Дзолен-Ула, расположенного южнее горного массива Гурван-Сайхан, в зоне опустыненных степей Северной Гоби. Эта ниша в течение последних 1,5 тыс. лет служила убежищем многим поколениям филинов. Их кормовые остатки вместе с пометом птиц (и, вероятно, хомлячка) и обломками скорлупы птичьих яиц образовали слой мощностью 30 см [4].

Достаточное для подсчетов количество скорлупы яиц птиц было обнаружено во всех, кроме самого нижнего, горизонтах отложений. Размеры признаки и результаты изучения структуры скорлупы на сканирующем электронном микроскопе показали, что скорлупа принадлежит филину. Определение скорлупы проведено К. Е. Михайловым, которому мы приносим искреннюю благодарность за постоянную помощь при выполнении исследований, просмотр рукописи и критические замечания по ней.

Предварительная подготовка скорлупы проводилась по несколько измененной методике С. Тайлера [14]. Образцы скорлупы кипятили в течение 10 мин в 10%-ном растворе едкого кали, затем каждую скорлупку опускали пинцетом на 15-20 с. в 6%-ную азотную кислоту. Образцы промывали в дистиллированной воде и сушили. Внутренняя поверхность скорлупы окрашивалась с помощью фломастера. После такой прокраски поры, выходящие на наружную поверхность, хорошо заметны и легко подсчитываются под биноклем.

Результаты исследования показали (табл. 1), что количество пор в скорлупе из разных слоев отложений изменяется в пределах от 0,640 до 0,816 на 1 мм², в среднем 0,726. Показатель количества пор в скорлупе в каждом слое отличается от аналогичного показателя в соседних слоях с достаточно высокой степенью надежности.

Для сравнения полученных данных с данными по изменению климата мы привлекли материалы по Баян-Сайрскому торфянику, расположенному в высокогорных степях восточной части Монгольского Алтая, на высоте около 2800 м над ур. м. между горной вершиной Бурхан-Буда-ула и перевалом Хара-Шудин-Даба; мощность торфяника - 180 см [2].

В табл. 1 приведены показатели степени разложения и неконституционной зольности торфа для тех же временных промежутков, что и слои в нише хребта Дзолен-Ула. Для горных торфяников первый из этих показателей изменяется пря-

Таблица 1

Вековые изменения количества пор в скорлупе филина, показателей степени разложения и неконституционной зольности Баян-Сайрского торфяника за последние 1500 лет

Период образования слоев, по радиоуглеродным датировкам [4], лет назад	Количество образцов	Среднее количество пор на 1 мм ²	Разность средних	Достоверность разницы средних по критерию t Стьюдента	Степень разложения торфа, %	Неконституционная зольность торфа, %
0-300	39	0,694±0,023	0,080	>0,95	28,2	67,6
300-700	80	0,774±0,022	0,070	>0,95	18,8	55,2
700-900	40	0,704±0,024	0,112	>0,99	25,0	63,5
900-1100	40	0,816±0,028	0,176	>0,999	19,0	65,5
1100-1300	40	0,640±0,026			28,0	61,8

мо пропорционально изменению температуры воздуха, а второй коррелирует с количеством осадков [2].

Расчеты показали, что количество пор в скорлупе отрицательно коррелирует со степенью разложения торфа ($r=-0,90$; $p\leq 0,05$). Корреляционная связь между количеством пор в скорлупе и неконституционной зольностью отсутствует ($r=-0,16$). Известно, что при повышении температуры [1] относительная влажность уменьшается. Таким образом, количество пор в скорлупе яиц птиц меняется в соответствии с изменением относительной влажности и тех климатических показателей, которые с ней тесно связаны. Количество пор в скорлупе яиц птиц может достоверно меняться с вековыми изменениями климата за 200–250 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреева Е. В., Кладо Т. Н. Атмосфера и жизнь. Л.: Гидрометеиздат, 1963. 266 с.
2. Динесман Л. Г. Баян-Сайрский торфяник на востоке Монгольского Алтая // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1988. № 6. С. 113–120.
3. Князев А. В. Исследование зоогенных отложений пещер для выяснения истории биоценозов // Общие методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 129–141.
4. Князев А. В., Савинецкий А. Б., Соколовская В. Т. и др. Население мелких млекопитающих песков Хонгорын-Элс (южная Монголия) в последние 1,5 тысячи лет // Зоол. журн. 1989. Т. 68. Вып. 1. С. 100–110.
5. Ран Г., Ар А., Паганелли Ч. Как дышат яйца птиц // Птицы/Ред. Степанян Л. С., Хаютия С. Н. М.: Мир, 1983. С. 231–242.
6. Carey C. Structure and function of avian eggs // Current Ornitol. 1983. V. 1. P. 69–103.
7. Carey C., Leon-Velarde F., Castro G., Monge C. Shell conductance, daily water loss, and water content of Andean gull and puna lark eggs // J. Exper. Zool. 1987. Suppl. № 1. P. 247–252.
8. Grant G. S., Pettit T. N., Rahn H. et al. Regulation of water loss from bonin petrel (*Pterodroma hypoleuca*) eggs // Auk. 1982. V. 99. № 2. P. 236–242.
9. Keepez C. A. Avian egg-shell from archeological sites // J. Archaeol. Sci. 1981. V. 8. № 4. P. 315–355.
10. Leon-Velarde F., Whittembury J., Cary C., Monge C. Permeability of eggshells of native chickens in the Peruvian Andes // Respiration and metabolism of embryonic vertebrates. Dordrecht; Boston. L.: Dr. W. Junk. Publ., 1984. P. 245–257.
11. Long A., Hendershott R. B., Martin P. S. Radiocarbon, dating of fossil eggshell // Radiocarbon. 1983. V. 25. № 2. P. 533–539.
12. Martin P. S., Sabels B. E., Shutler D. Rampart cave coprolite and ecology of the Shasta Ground Sloth // Amer. J. Sci. 1961. V. 259. P. 102–107.
13. Rahn H., Ar A. The Avian egg: incubation time and water loss // The Condor. 1974. V. 76. № 2. P. 147–152.
14. Tyler C. C. Studies on egg shells. II. A method for marking and counting pores // J. Sci. Food Agric. 1953. V. 4. № 6. P. 266–272.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных АН СССР

Поступила в редакцию
24.V.1988.

УДК 569.73:551.782

© 1990 г.

ВИСЛОБОВА И. А.

О ПАРНОПАЛЫХ ИЗ НИЖНЕГО МИОЦЕНА БУХТЫ ТАГАЙ О. ОЛЬХОН (БАЙКАЛ)

Первые находки третичных позвоночных на о. Ольхон в северо-восточной части бухты Тагай (в 6 км юго-западнее пос. Хушир) сделаны в 1955 г. А. Ф. Китайником и В. С. Ткалич. Остатки позвоночных найдены в отложениях, вскрытых 20-метровым абразионным уступом. В 1957–1958 гг. здесь проводились раскопки под руководством Н. А. Логачева. В озерно-болотных зеленых глинах халагайской свиты (слоях 3, 5, 7 Логачева), чередующихся с прослоями песков и известняков, собраны остатки рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих [3]. Пачка зеленых глин, имеющих мощность около 12 м, залегает на кристаллических породах архея и перекрывается черными известковистыми глинами. Фаунистические остатки накапливались на дне мелкого, временно пересыхавшего озера [3]. Насыщенность карбонатами и слабая гипсоносность отложений свидетельствуют об относительной аридности климата времени их накопления. В глинах халагайской свиты установлен спорово-пыльцевой комплекс широколиственно-хвойного леса [2]. По данным В. А. Беловой [2], низы

халагайской свиты содержат пыльцу и споры следующих растений: *Alnus* sp., *Tsuga* sp., *Picea* sp., *Carya* sp., *Juglans* sp., *Betula* sp., *Taxodium* sp., *Picea* sect. *Omorica* *Pinus* sp., *Carpinus* sp., *Castanea* sp., *Celtis* sp., *Liquidambar* sp., *Tilia* sp., *Acer* sp., *Gramineae*, *Cyperaceae*, *Chenopodiaceae*, *Compositae*. Разнообразие пыльцы травянистой и кустарниковой растительности свидетельствует и о распространении в это время открытых степных пространств.

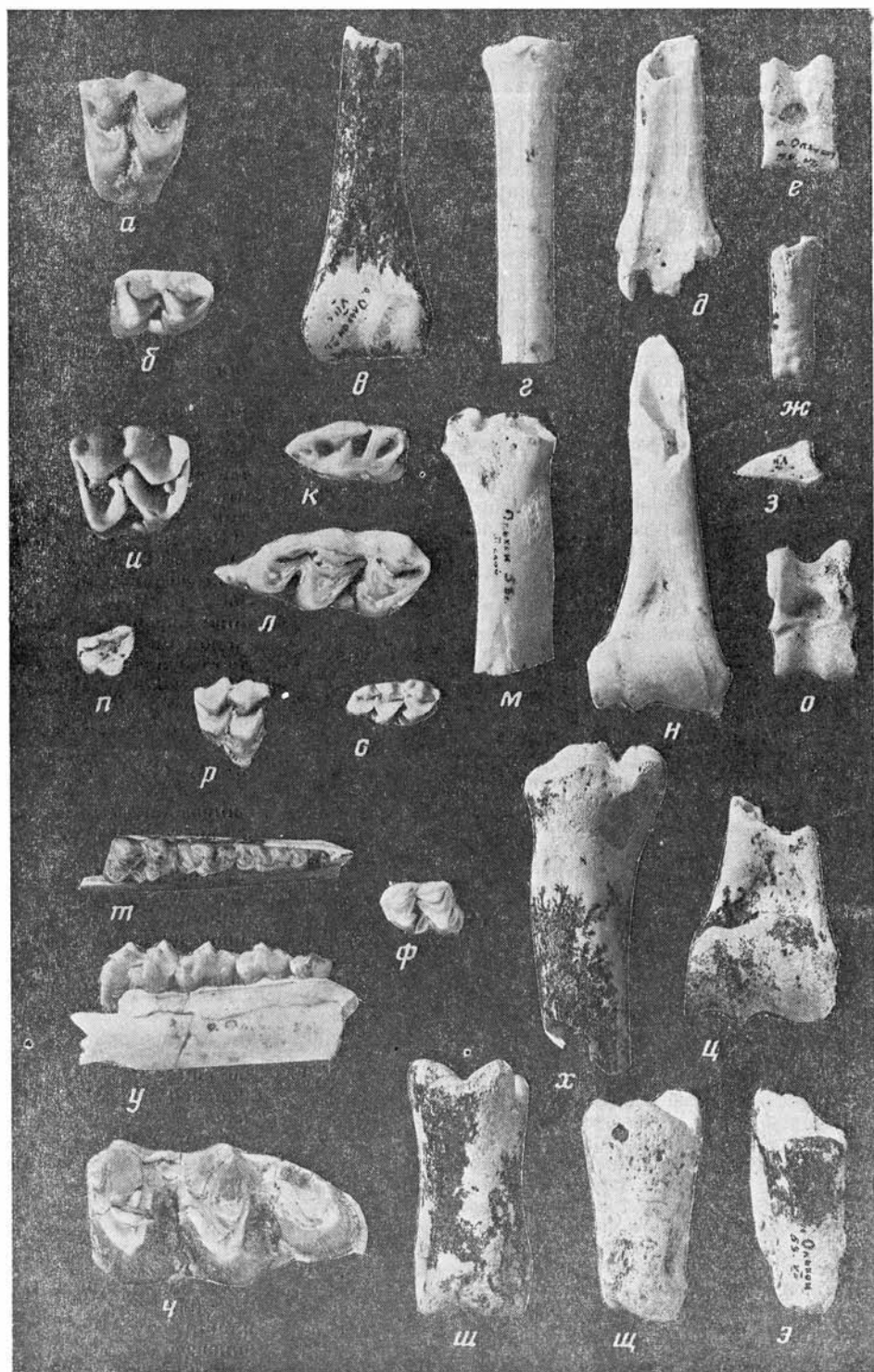
Определением остатков млекопитающих занимались И. М. Громов (грызуны), В. И. Громова (лошадиные и хищники), Е. И. Беляева (халикотериевые и носороги), Б. А. Трофимов (парнопалые). В составе тагайской фауны были установлены *Insectivora*: *Proscalops* sp., *Talpa* sp.; *Lagomorpha*: *Procacrolagus* sp.; *Rodentia*: *Monosaulax* sp. nov., *Cricetodon* cf. *sansaniense*; *Carnivora*: *Mustelidae*, *Felidae*; *Perissodactyla*: *Anchitherium* sp., *Metaschizotherium* (?) sp., *Dicerorhinus* sp.; *Artiodactyla*: *Palaeomerux* sp., *Bovidae* [3]. Предполагалось, что возраст этой фауны — средний или средний — поздний миоцен [3, 4]. Громов считал наиболее вероятным среднемиоценовый возраст тагайской фауны на основании присутствия в ее составе *Procacrolagus* sp., *Monosaulax* sp. и *Cricetodon* cf. *sansaniense*. По мнению Беляевой, наличие в составе тагайской фауны *Metaschizotherium* (?) исключало ее олигоценовый и раннемиоценовый возраст [3]. Опираясь на эти определения и геологические данные, халагайскую свиту относят либо к среднему миоцену — нижнему плиоцену [3, 5], либо к среднему миоцену — среднему плиоцену [1].

Определение переданных мне Трофимовым остатков парнопалых из коллекции Логачева, хранящихся в Палеонтологическом институте АН СССР, позволило установить в составе тагайской фауны четыре вида парнопалых: *Ruminantia*, *Cervidae* — *Amphitragulus boulangeri* Pomel, 1853, *Lagomerux parvulus* (Roger, 1898); fam. indet. — *Orygotherium* aff. *escheri* Meyer, 1838; *Suiformes*, *Antracotheridae* — *Brachyodus intermedius* Mayet, 1908 (рис. 1).

Остатки *Amphitragulus boulangeri* немногочисленны — это коренные зубы (два M^2 , три M_1) и кости конечностей (рис. 1, а—э). Коренные зубы брахиодонтные. Верхний коренной M^2 с хорошо развитыми парастилем, мезостилем и столбиком паракона, имеющим на жевательной поверхности вид загнутой вперед складки, и слабыми столбиком метакона и метастилем. Цингулум и палеомериксовая складка хорошо выражены. Эктостилид небольшой, столбикообразный. Разница высот лингвальных и лабиальных полулуний и между лингвальными полулуниями на верхних и лабиальными на нижних коренных значительная. Размеры в мм: ширина коронки M^2 7,8—8, ее поперечник 9,—9,5; ширина коронки M_1 7,5—8,7, ее поперечник 5,3—5,7; ширина проксимального конца пястной кости 14, его поперечник 10,8; ширина дистального конца большой берцовой кости 15,5—16,5, его поперечник 12—12,4; ширина дистального конца плуэневой кости 15, его поперечник 9,7; ширина таранной кости 12—12,6, ее высота 18,5—20, ее поперечник 11,5; ширина ладьевидно-кубовидной кости 15,7, ее высота 16,2, ее поперечник 15; длина первой фаланги 22,5; длина второй фаланги 14,5—16,2; длина третьей фаланги 13,8.

Lagomerux parvulus принадлежит отдельные зубы, фрагмент нижней челюсти и кости конечностей (рис. 1, и—о). Нижняя челюсть с длинной диастемой. Коренные зубы брахиодонтные. Индекс гипсодонтности P_4 0,604. Коронка P^3 асимметричная, с резкой срединной бороздой на лингвальной стороне, расположенной ближе к переднему краю коронки. M^1 с небольшими округленными парастилем, мезостилем и столбиком паракона и с хорошо развитым, загibaющимся вперед метастилем. Палеомериксовая складка сильная. Моляризация P_4 достигает IV стадии (метаконид расширен и спереди сливается с параконидом). Крыло параконида на P_4 длиннее крыла парастилида, образует выгнутую по направлению к метакониду дугу. Лингвальная стенка талонида на M_3 полностью развита. Размеры в мм: ширина коронки P^3 7,8, ее поперечник 7; ширина коронки M^1 9, ее поперечник 9,8; ширина коронки P_4 9, ее поперечник 4,6; ширина коронки M_1 10, ее поперечник 7,9; ширина коронки M_3 13,2, ее поперечник 6,9; ширина дистального блока плечевой кости 17,8—17,9; ширина проксимального конца лучевой кости 17,8—17,9; ширина дистального конца бедренной кости 28,2; ширина дистального конца большой берцовой кости 20,4—20,5, его поперечник 15; ширина таранной кости 13,5—14,2, ее высота 22—22,4, ее поперечник 13,5; ширина ладьевидно-кубовидной кости 16,9, ее высота 17,4, ее поперечник 17,1.

Наибольшее число ископаемых остатков принадлежит ориготерию, отличающемуся от типичного *Orygotherium escheri* более низкими коронками и более короткой складкой, образующей столбиком паракона на жевательной поверхности. В коллекции это парнопалое представлено фрагментами челюстей, зубами, костями конечностей (рис. 1, п—ц). Род и вид установлены Г. Мейером в 1838 г. по фрагменту челюсти из Капфбаха, Швейцария. По данным Э. Тениуса [13], ориготерий известен лишь из двух европейских местонахождений: кроме типового местонахождения его остатки встречены также в Гориахе Штирии, Австрия. Систематическое положение этого рода не ясно, его относят либо к *Palaeomerucidae* [7, 13], либо к *Lagomerucinae* [6]. Своеобразное строение зубов *Orygotherium* отличает его от представителей обеих этих групп. У ориготерия из бухты Тагай коронки верхних коренных зубов очень низкие, сильно сужающиеся к жевательной поверхности и расширяющиеся лабиально, с мощным цингулумом и уплощенным эпостилем. Столбик паракона на жевательной поверхности образует загнутую вперед складку, а парастиль и мезостиль отгибаются назад. На M^3 мезостиль имеет вид небольшой, слегка отогнутой вперед складочки. Моляризация P_4 соответствует III стадии (метаконид слегка расширен). На нижних кулисообразно расположенных коренных столбиках метаконида и энтоконнида, палеомериксовая складка к цингулуму мощные. Цингулум на задней поверхности коронки



образует карманообразную складку, примерно параллельную уплощенному эктости-
лиду. Парастилид слабый. М₃ с полностью развитой внутренней стенкой талонида и
дингулулом по внешнему краю гипоконида. Блок плечевой кости с относительно ко-
роткой и вздутой медиальной частью. Поперечник латеральной части проксимальной
суставной поверхности лучевой кости значительно уже поперечника медиальной
части. Плюсовая кость с дистально замкнутым средним сосудистым желобом.
Первая фаланга длинная, стройная. Размеры в мм: ширина коронки P² 9,1, ее попе-
речник 7,8; ширина коронки M¹ 11, ее поперечник 12,2; ширина коронки M² 11, ее
поперечник 13,8; ширина коронки M³ 12, ее поперечник 13; ширина коронки P₂ 6,7,
ее поперечник 3,5; ширина коронки P₃ 8,3, ее поперечник 4,3; ширина коронки P₄
9,3–9,4, ее поперечник 5,6–6; ширина коронки M₁ 9,2–10,7, ее поперечник 6–7,6; ши-
рина коронки M₂ 10–11,8, ее поперечник 7,5–10; ширина коронки M₃ 13,9, ее попе-
речник 7,4; ширина дистального блока плечевой кости 23,5, его поперечник 18,2; ши-
рина проксимального конца лучевой кости 21,8, его поперечник 15,2; ширина таранной
кости 16,9–18,1, ее высота 29,1–29,8, ее поперечник 17,3–17,4.

Brachyodus intermedius представлен коренным зубом M₃ и костями конечностей
(рис. 1, ч–э). M₃ брахиодонтный, лунчатый. Передний внутренний бугор конической,
со слабо выраженной лунчатостью. Присутствует брахиодусовая складка. Талонид
широкий, удлинённый, с одним бугром. Размеры в мм: ширина коронки M₃ 43,3, ее попе-
речник 21,4; ширина талонида 14,8, его поперечник 13,9.

Эти виды парнопалях были широко распространены в европейских фаунах первой
половины миоцена. Три из них (*L. parvulus*, *O. aff. escheri* и *B. intermedius*) в фауне
СССР встречены впервые. Присутствие этих видов в составе тагайской фауны сви-
детельствует об ее более древнем возрасте, чем считалось ранее. Стратиграфическое
распространение видов *A. boulangeri* и *B. intermedius* в Европе ограничено нижним
миоценом [6, 8, 13]. *A. boulangeri* известен из местонахождений, сопоставляемых с зо-
нами MN 2–4, а *B. intermedius* – с зоной MN 3. Стратиграфическое распространение
L. parvulus – нижний – средний миоцен (бурдигал – торгон), зоны MN 3–6 [10].
O. escheri известен из среднего миоцена (верхнего виנדобона) Австрии и Швейца-
рии (зона MN 6), но так как тагайский ориготерий отличается от типичного большей
примитивностью зубной системы, то можно предположить, что он более древний.

Стратиграфический диапазон других видов млекопитающих, известных из этого
местонахождения, не противоречит раннемиоценовому возрасту фауны. *Procarprolagus*
известен с олигоцена, *Monosaulax* и *Anchitherium* – с раннего миоцена. Ассоциация
Anchitherium – *Brachyodus*, по данным П. Мэна [9], в Европе была характерна для
зон MN 3. *Cricetodon sansaniense* известен из нижнего и среднего миоцена. При-
сутствие *Metaschizotherium* в составе фауны сомнительно.

Сходство тагайской фауны с фаунами Европы позволяет предполагать существо-
вание в пределах Палеарктики во второй половине раннего миоцена единой Евро-
пейско-Сибирской зоогеографической подобласти.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Адаменко О. М., Белова В. А., Ендризинский А. С. Саяно-Байкальское становое поднятие // Неогеновая система. Т. 2. М.: Недра, 1986. С. 98–105.
2. Белова В. А. История развития растительности котловин Байкальской рифтовой зоны в позднем кайнозое. М.: Наука, 1975. 142 с.
3. Лозачев Н. А., Ломоносова Т. К., Климанова В. М. Кайнозойские отложения Иркутского амфитеатра. М.: Наука, 1964. 195 с.
4. Мац В. Д. и др. Плиоцен и плейстоцен Среднего Байкала. Новосибирск: Наука, 1982. 192 с.
5. Мац В. Д. Кайнозой Байкальской впадины: Автореф. дис. ... докт. геол.-мин. наук. Иркутск: Ин-т земной коры СО АН СССР, 1987. 42 с.
6. Ginsburg L. Une faune de mammifères dans l'Helvetion marin de Sos (Lot-et-Garonne) et de Rimbez (Landes) // Bull. Soc. géol. France. 7 sér. 1967. V. 9. P. 5–18.
7. Hofmann A. Die Fauna von Göriach // Abhandl. geol. Reichsanst. 1893. B. 15. H. 6. S. 1–87.
8. Mayet L. Étude de mammifères miocènes de l'Orléanais et des faluns de la Touraine // Ann. Univ. Lyon. Nouv. sér. 1908. Fasc. 24. P. 1–336.

Рис. 1. Парнопалях из нижнего миоцена бухты Тагай: а–э – *Amphitragulus boulangeri* Romel, 1853: а – экз. № 4338/1, M²; б – экз. № 4338/2, M₁ (×2); в – экз. № 4338/3, фрагмент плечевой кости; г – экз. № 4338/4, фрагмент пястной кости; д – экз. № 4338/4, фрагмент большой берцовой кости; е – экз. № 4338/6, таранная кость; ж – экз. № 4338/11, первая фаланга; з – экз. № 4338/17, третья фаланга (×1); и–о – *Lagomeryx parvulus* (Roger, 1898): и – экз. № 4338/28, M¹; к – экз. № 4338/112, P₄; л – экз. № 4338/29, M₃ (×2); м – экз. № 4338/36, фрагмент лучевой кости; н – экз. № 4338/33, фрагмент плечевой кости; о – экз. № 4338/48, таранная кость (×1); п–ц – *Orygotherium aff. escheri* Meyer, 1838 (×1): п – экз. № 4338/56, P²; р – экз. № 4338/57, M³; с – экз. № 4338/60, M₃; т, у – экз. № 4338/61, фрагмент нижней челюсти с P₂–M₁ (т – сверху, у – сзади); ф – экз. № 4338/79, M₁; х – экз. № 4338/86, фрагмент лучевой кости; ц – экз. № 4338/81, фрагмент плечевой кости; ч–э – *Brachyodus intermedius* Mayet, 1908 (×1): ч – экз. № 4338/104, M₃; ш – экз. № 4338/105, первая фаланга; щ – экз. № 4338/106, вторая фаланга; э – экз. № 4338/107, третья фаланга

9. *Mein P.* Rapport d'activité du groupe de travail vertébrés mise a jour de la biostratigraphie du Neogène basée sur les mammifères // Ann. geol. Pays Hellén. Hors sér. 1979. № 3. P. 1367–1372.
10. *Obergfell F.* Vergleichende Untersuchungen an Dentitionen und dentale altburdigaler Cerviden von Wintershof-West in Bayern und rezenter Cerviden (eine phylogenetische Studie) // Palaeontographica. A. 1957. B. 109. № 3. S. 71–166.
11. *Roger O.* Wierbeltierreste aus dem Obermiocän der bayerisch-schwabischen Hochebene // Ber. Naturwiss. Vereins. 1904. B. 63. S. 1–21.
12. *Stehlin H.* Bemerkungen über die miocaenene Hirschgenera *Stephanocemas* und *Lagomeryx* // Verhandl. naturforsch. Ges. Basel. 1937. B. 48. S. 193–214.
13. *Thenius E.* Die tertiären *Lagomeryciden* und *Cerviden* der Steiermark // Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. 1950. Abt. 1. B. 159. H. 6–10. S. 219–254.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
4.VII.1988

УДК 552.552+551.763.13(477.46)

© 1990 г.

ДОЛУДЕНКО М. П., МУРАВЬЕВ В. И.

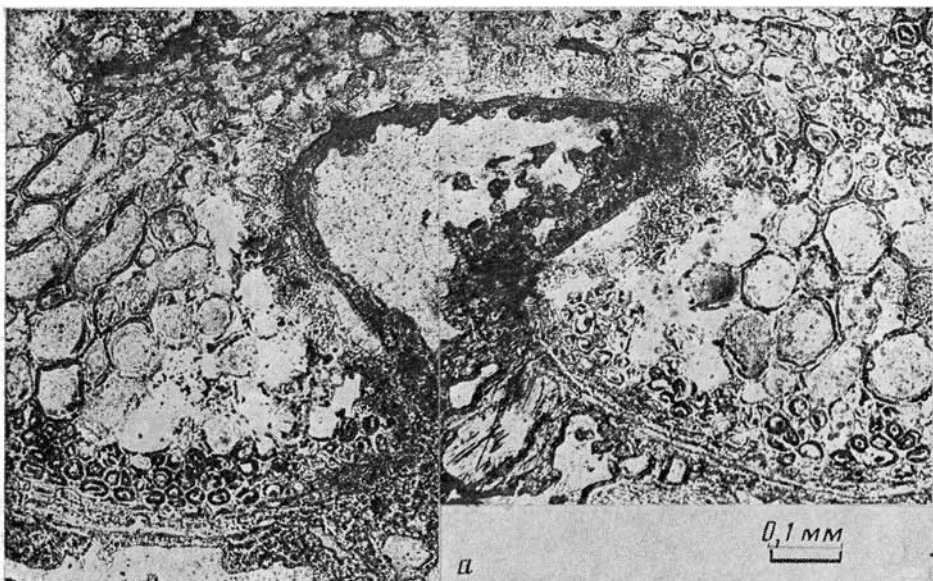
О МИНЕРАЛИЗАЦИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ ИЗ ПОЗДНЕГО АЛЬБА УКРАИНЫ

В нескольких статьях, посвященных описанию хвойных семейств *Taxodiaceae* и *Cheilepteridiaceae* из окрестностей г. Канева [1, 2, 6, 7, 9], была показана удивительная сохранность ископаемых растений. Последние представляют собой петрификации, или истинные окаменелости [3]. Так называют остатки, ткани которых полностью или частично замещаются минеральным веществом (кварцем, кальцитом, пиритом и др.) с сохранением клеточной структуры («клеточная минерализация» рис. 1, *a–e*; 2, *d, e*). Ископаемые растения из позднего альба Канева представляют собой псевдоморфозы опала по растительной ткани, а в некоторых случаях – частичные псевдоморфозы, так как только часть органического вещества замещена минеральным, часть сохранилась в виде фитолеймы, а часть отпечатков представляет собой полости, в которых вещество растения уже исчезло.

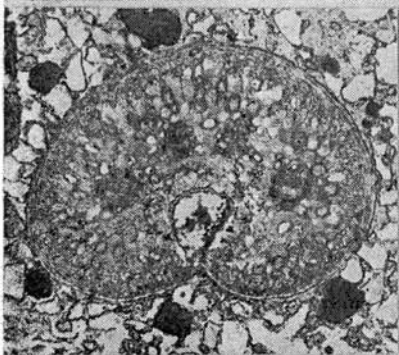
Напомним, что растительные остатки собраны в кварцево-глауконитовых песках верхнего альба на восточном склоне Украинского кристаллического щита в районе Каневских дислокаций. Морские альбские отложения представлены здесь верхним подъярусом с характерной фауной, среди которой отмечен зональный вид средней зоны верхнего альба *Mortonicerias inflata* Sowerby. Эти отложения сложены песками серовато-зелеными глауконитовыми разнозернистыми со стратифицированными прослоями и стяжениями сливного глауконитового песчаника зеленовато-серого цвета с остатками растений, обломками древесины и морской фауной. Пески и песчаники позднеальбского возраста лучше выражены в южной части Каневских дислокаций. Они залегают на размытой поверхности келловейских глин или на гравийно-галечном слое нижнего мела и связаны постепенным переходом с вышележащими отложениями сеноманского яруса.

Г. А. Радкевич [5], собравший большую коллекцию фауны из глауконитовых песчаников окрестностей г. Канева, указывал, что в ней преобладают пластинчато-жаберные моллюски (~70% всего числа беспозвоночных, известных из этих отложений) не только по числу видов, но и по количеству экземпляров. Некоторые из них образуют настоящие колонии. По мнению Радкевича, общий характер этой фауны, нахождение в глауконитовых песках рода *Lingula*, обилие устриц и буравящих моллюсков, а также песчаный состав пород, частые прослойки крупнозернистого материала – все указывает на мелководно-прибрежные условия формирования осадков. Обилие растительных остатков, в частности кусков древесины, источенной буравящими моллюсками, также свидетельствует в пользу такого предположения. Как полагают Н. В. Пименова [4], местом произрастания древних растений являлся, очевидно-

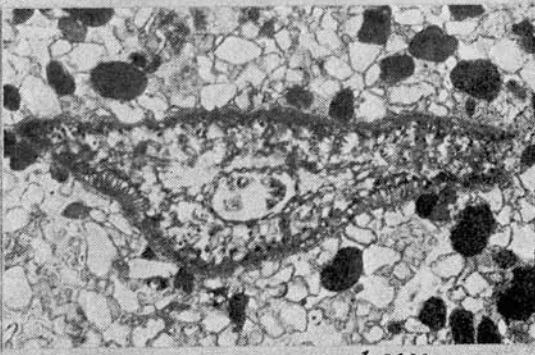
Рис. 1. Окремненные растительные остатки в гезе; *a* – экз. 4729/370, поперечный срез сегмента цикадофита с подвернутыми краями; по контуру сегмента видны леписферы опала-СТ, в полости, окаймленной нижней поверхностью сегмента, и внутри ткани сегмента – халцедон; клетка представляет собой лучистый агрегат халцедона; *b*, *в* – экз. 4729/340, контакт обломочных зерен с сегментом цикадофита и листом хвойного *Canevia*; отсутствуют деформация растительной ткани и внедрение в нее обломочных зерен; *г*, *д* – экз. № 4729/89, гнездо опоки (*o*) или порцелланита в песчаной массе геза; *з* – в проходящем свете, *д* – николи скрещены; Украина, окрестности г. Канева, Малый пекарский овраг (обр. 370, 340), Холодный овраг (обр. 89); поздний альб



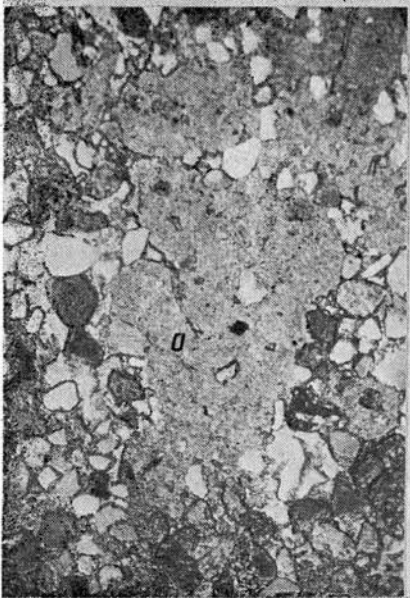
а



б



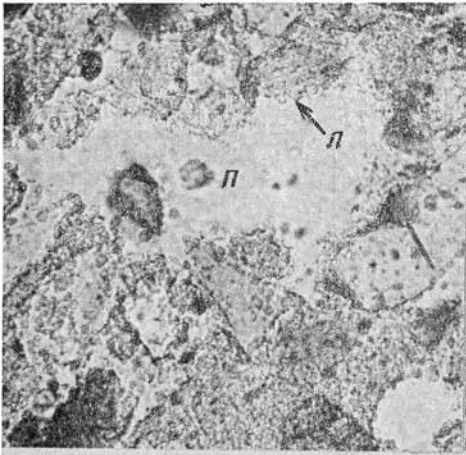
в



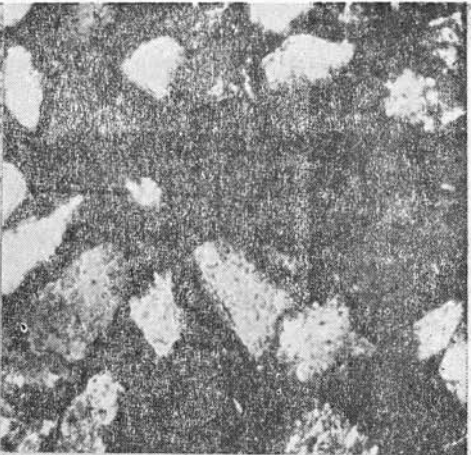
г



д

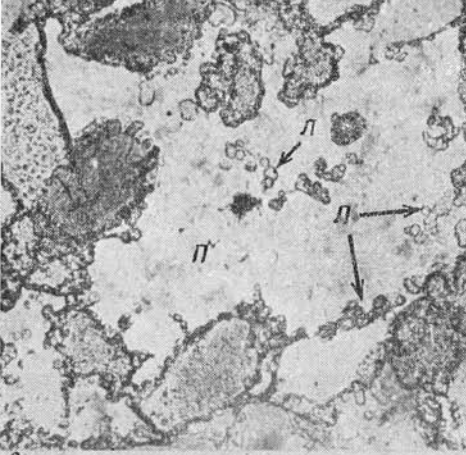


а

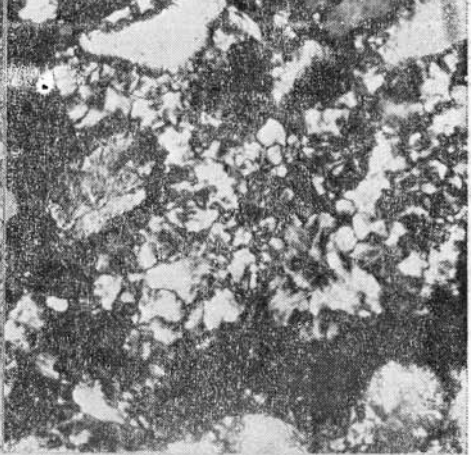


б

0,1 мм

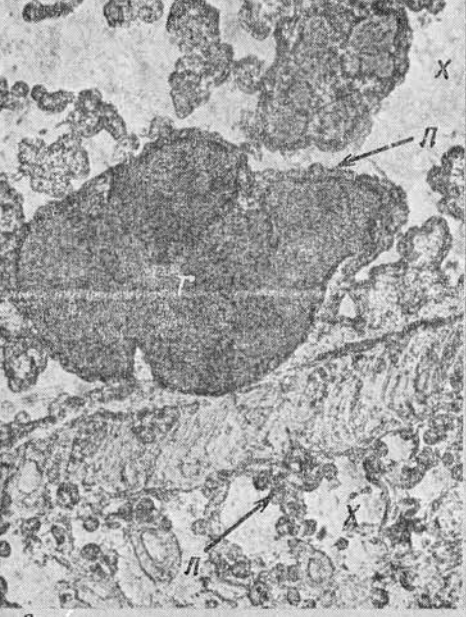


в

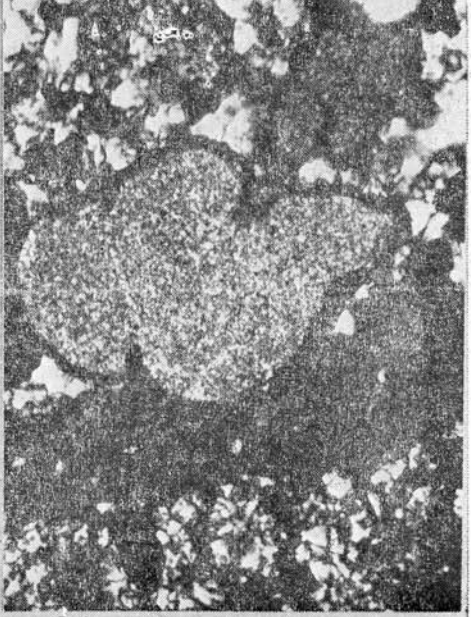


г

0,1 мм



д



е

0,1 мм

но, небольшой остров в мелком море. Судя по составу растительных остатков, имеющих в нашей коллекции, побережье острова было покрыто зарослями хвойных *Frenelopsis kaneviensis* Barale et Doludenko (сем. Cheirolepidiaceae) и *Kanevia pime-noviae* Doludenko et Shilkina (сем. Taxodiaceae).

Состав флоры свидетельствует о том, что климат был теплым, а данные по древесинам указывают на его достаточную увлажненность [1, 6]. У древесины *Kanevia pime-noviae* слой прироста выражены отчетливо, переход от ранней древесины к поздней резкий. Большую часть слоя прироста составляет ранняя древесина, а поздняя представлена только двумя-тремя слоями сплюснутых трахеид. Это свидетельствует о том, что условия роста были благоприятными, а период покоя непродуктивным.

Как уже отмечалось, листья, побеги, шишки сохранились как бы в прижизненном состоянии, они имеют форму и объем, а их внутреннее строение сохранилось благодаря минерализации совокупностью субмикроскопических кристаллов. Поражительная сохранность растений, при которой можно изучать клеточное строение эпидермиса и других тканей листа, древесины так, как это делают на живом материале, вызвала вполне естественный вопрос о том, в каких условиях и каким образом происходил процесс окремнения растительных остатков, как быстро он проходил и каковы источники кремнезема.

Нам представляется, что процесс минерализации растительных остатков происходил следующим образом.

Породы верхнего альба, содержащие растительные остатки, представлены гезами. В понимании Л. Кайе [8], гезы — это песчаная порода, включающая в состав обломков помимо кварца (и полевых шпатов) соизмеримые количества обломков спикул губок и глаукопита и цементированная базальной опоквой (порцелланитовой) массой, люссатитом и халцедоном. Прочность гезов, обусловленная их вторичной цементацией, неравномерна внутри слоя. В общем случае в пласте гезов отмечаются более уплотненные стратифицированные линзы или желвачки размером 5–20 см, поровые пространства в которых выполнены халцедоном. На периферии желвачков видна каемка разуплотнения (шириной 2–5 см), в пределах которой плотность (и прочность) пород плавно убывает, сравниваясь в конечном счете с плотностью (прочностью) пластовых гезов. Наилучшей сохранностью обладают растительные остатки, запечатанные внутри полнотью цементированных желвачков. В массе пористого геза они не целиком замещены кремнистым веществом, а представлены как бы прерывистыми псевдоморфозами кремнезема по растительным остаткам. Кремнистый цемент гезов зафиксировал произвольное положение растительных остатков по отношению к плоскости наложения. Наряду с этим отсутствует деформация растительной ткани на контакте с обломочными зернами (рис. 1, *a–e*; 2, *e*). Такое положение растительных остатков и их сохранность свидетельствуют о крайне быстрой их литификации, происшедшей до (или без) естественного гравитационного уплотнения пород. Об этом же свидетельствует и структура гезов, представленных зернами кварца, глаукопита, обломками произвольно ориентированных спикул губок, находящихся в массе базального кремнистого цемента.

Кремнистая масса пород поликомпонентна. В породах присутствуют блоки и изогнутые фрагменты порцелланита (опоки) (рис. 1, *z*, *d*) размерами до 5–6 мм. Такие фрагменты могут рассматриваться в ранге фрагментов обломочного костяка пород наряду с обломочными зернами или остатками растений. Седиментационно гелевая природа порцелланитов обусловила и их высокую гидравлическую крупность, на порядок и более превосходящую гидравлическую крупность кварца или глаукопита. Наряду с блоками гомогенного порцелланита присутствуют поля, выполненные опалом (Т) и пространства, сложенные халцедоном. В массе халцедона повсеместно отмечаются частично халцедонизированные шаровидные тельца опала-СТ (трепельные частицы). Скопления леписфер (опал-СТ) и натечные полусферичные образования опала-СТ одновременно являются и внешней оторочкой на обломочных зернах, зернах глаукопита и на спикулах губок (рис. 2, *a*, *b*). Лишь в ядрах желваков и линз крупные поры отсутствуют, а позиции крупных пор выполняются сплошными массами аутигенного кварца (халцедона) (рис. 2, *d*, *e*).

Текстурные и структурные особенности гезов свидетельствуют об их формировании в обстановке пятнистого гелевого заполнения наддонной части осадка, т. е. в условиях дискретного поступления геля кремнезема в бассейн седиментации. Именно разбавление гелем SiO_2 обеспечило седиментационную разобщенность обломочных фрагментов пород. Геологические моменты импульсов поступления геля SiO_2 (кремнезема) маркируются уровнями стратификации максимально окремнелых желваков и

Рис. 2. Структурные особенности гезов; *a*, *b* — экз. 4729/340, пора (*n*), многократно превышающая по размерам зерна песчаной массы геза; на зернах видны цепочки леписфер люссатита (*л*): *a* — проходящий свет, *b* — николи скрещены; *в*, *г* — экз. 4729/340, поровое пространство (*n*), многократно превышающее по размерам обломочные зерна песчаной массы геза, выполнено халцедоном: *в* — проходящий свет, видно обрамление люссатитовыми леписферами (*лн*) контура поры и реликты леписфер внутри поры; *г* — николи скрещены; *д*, *e* — экз. № 4729/400, растительная ткань листа хвойного, замещенная опалом; каемка натечного люссатита (*л*) на примыкающем зерне глаукопита (*г*) и во внутренней части клеток; поля халцедона заполняют пустоты (поровые пространства) в песчаной массе геза и внутренние (выгоревшие) участки растительной ткани: *д* — проходящий свет, *e* — николи скрещены; Украина, окрестности г. Канева; поздний альб

ллиз. Диагенетическая цементация пласта в целом была сопряжена с частичным осмотическим перераспределением SiO_2 в пределах пласта, уплотнением кремневого геля за счет дегидратации и последующей кристаллизации люссатита (опал-СТ). Стигивание и раскристаллизация кремневого геля обусловили появление относительно жесткого каркаса пород и одновременное увеличение размеров поровых промежутков. Последние либо заполнялись халцедоном, либо, при недостаточности резерва SiO_2 , оставались пустыми (пористые, поздреватые гезы). Лишь подобный процесс мог создать все сочетание структурных особенностей пород (натечные формы цементации, полости и поры более крупные, чем обломочные зерна) и достаточную прочность каркаса пород, обеспечившую сохранение их без диагенетического гравитационного уплотнения. Высокая активность SiO_2 и одновременное присутствие как насыщенного раствора мономера кремнезема (H_4SiO_4), так и кремневого геля обусловили замещение растительных остатков различными формами SiO_2 в зависимости от их петрографической позиции. На контакте с гелем или насыщенным раствором мономера кремнезема всегда возникает опаловое замещение органических остатков, в деталях копирующее скульптуру поверхности. При этом не исключено и частичное сохранение органической ткани (рис. 2, *д*, *е*). Затрудненное проникновение раствора H_4SiO_4 во внутренние части органических остатков по мере их окисления («выгорания») обусловило, с одной стороны, трассирование опалом и опалом-СТ капалов проникновения растворов внутрь гетерогенной растительной ткани и, с другой — кварцевое (халцедоновое) выполнение внутренних зон листьев и стеблей (рис. 1, *а-в*; 2, *д*, *е*). При недостатке SiO_2 псевдоморфозы оказались пустотелыми. Таким образом, при замещении растительных остатков срабатывал тот же механизм перераспределения SiO_2 , что и при замещении порового пространства гезов. Последовательность выпадения различных минеральных форм свободного кремнезема при замещении растительных остатков также идентична последовательности заполнения порового пространства. На первых стадиях происходило формирование опала, затем опала-СТ, и на последней стадии образования псевдоморфоз внутренние зоны «выгоревшей» органики либо замещались кварцем (халцедоном), либо при отсутствии резерва подвижного SiO_2 оставались пустыми.

В заключение авторы выражают признательность Е. И. Костиной за выполненные ею фотографии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Долуденко М. П., Костина Е. И., Шилкина И. А. Новый род хвойного *Kanevia* (Taxodiaceae) из позднего альба Украины // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 4. С. 465–476.
2. Долуденко М. П., Тесленко Ю. В. О позднеальбской флоре Украины // Палеонтол. журн. 1987. № 3. С. 114–118.
3. Мейен С. В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.
4. Пименова Н. В. Сеноманская флора окрестностей г. Канева // Геологичний журн. 1939. Т. 6. Вып. 1–2. С. 229–243.
5. Радкевич Г. А. О фауне меловых отложений Каневского и Черкасского уезда Киевской губернии // Зап. Киев. о-ва естествоиспыт. Киев, 1895. Т. 14. Вып. 1. С. 95–105.
6. Шилкина И. А., Долуденко М. П. *Frenelopsis* и *Cryptomeria* — доминанты позднеальбской флоры Украины // Ботан. журн. 1985. Т. 70. № 8. С. 1019–1030.
7. Barale G., Doludenko M. P. Une nouvelle espèce de *Cheirolepidiaceae* de l'Albien supérieur d'URSS: *Frenelopsis kaneviensis* nov. sp. // Actes 110° Cong. nat. soc. savantes (Montpellier). Sec. sci. 1985. Fasc. 5. P. 99–114.
8. Cayeux L. Les roches sédimentaires de France. Roches siliceuses. P., 1929.
9. Doludenko M. P., Pons D. Silification remarquable chez une *Cheirolepidiaceae* d'Ukraine (URSS) a l'Albien supérieur // Actes 111° Congr. nat. soc. savantes (Poitiers). Sec. sci. 1987. Fasc. 2. P. 23–35.

Геологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
17.XI.1988

СОДЕРЖАНИЕ

Мейен С. В. <i>Bardospermum</i> – новый род хвойных из кунгура Приуралья и некоторые вопросы эволюции ранних хвойных	3
Давыдов В. И. К уточнению происхождения и филогении тритицетесов и гра- ницы среднего и верхнего отделов карбона	13
Лелешус В. Л. Органический мир девона Средней Азии	26
Журавлева Ф. А. Новые палеозойские цефалоподы Монголии	37
Смирнова Т. Н. Валанжинские брахиоподы Прикаспийской впадины	47
Марков А. В., Кушлина В. Б. Постларвальное развитие некоторых морских ежей- спатангоидов	60
Михайлова Е. Д. Новые виды остракод ходжакурганской свиты (эмский ярус) запада Зеравшанского хребта	69
Кирейчук А. Г., Пономаренко А. Г. Ископаемые жуки семейств <i>Peltidae</i> и <i>Nu- tidulidae</i> (Coleoptera)	78
Есин Д. Н. Чешуйный покров <i>Amblypteria costata</i> (Eichwald) и таксономия палеонисцид по изолированным чешуям	89
Банников А. Ф. Новая смаридовая рыба (<i>Perciformes, Centracanthidae</i>) из сар- мата Молдавии	97
Ивахненко М. Ф. Раннепермские элементы фаунистических комплексов тетра- под Восточной Европы	102
МЕТОДИКА НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ	
Орлов А. Н. Математический метод исследования позвоночных	112
КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ	
Пронина Г. П., Губенко Т. А. Платоархедисциды поздней перми Закавказья	119
Бокова А. Р. Новые нижнекембрийские гастроподы Сибирской платформы	123
Безносов Н. В. Систематическое и стратиграфическое положение аммопитов вида <i>Parkinsonia doneziana</i> Borissjak, 1908	126
Лаврентьева В. Д. Новый род криптостомидных мшанок	127
Иванцов А. Ю. Первые находки филлокарид в нижнем кембрии Якутии	130
Савинецкий А. Б., Князев А. В. Использование ископаемой скорлупы яиц птиц для характеристики вековых колебаний климата	132
Вислобокова И. А. О парнопалых из нижнего миоцена бухты Тагай о. Ольхон (Байкал)	134
Долуденко М. П., Муравьев В. И. О минерализации растительных остатков из позднего альба Украины	138

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

И. С. БАРСКОВ (главный редактор), Г. А. АФАНАСЬЕВА, Л. Ю. БУДАНЦЕВ,
Л. К. ГАБУНИЯ, Т. Н. ГОРБАЧИК, М. Ф. ИВАХНЕНКО, Д. Л. КАЛЬО,
А. Г. ПОНОМАРЕНКО, А. Ю. РОЗАНОВ (зам. главного редактора),
Л. П. ТАТАРИНОВ, А. Ф. БАННИКОВ (ответственный секретарь)

EDITORIAL BOARD:

I. S. BARSKOV (Editor-in-Chief), G. A. AFANASJEVA, L. Y. BUDANTSEV,
L. K. GABUNIA, T. N. GORBATCHIK, M. F. IVACHNENKO, D. L. KALJO,
A. G. PONOMARENKO, A. Yu. ROZANOV (Deputy Editor-in-Chief),
L. P. TATARINOV, A. F. BANNIKOV (Secretary)

Зав. редакцией Я. М. Кузьмина

Технический редактор *Т. Н. Смоляникова*

Сдано в набор 10.03.90	Подписано к печати 03.05.90	Т-03892	Формат бумаги 70×108 ^{1/16}	
Высокая печать	Усл. печ. л. 12,6	Усл. кр.-отт. 18,4 тыс.	Уч.-изд. л. 14,8	Бум. л. 4,5
	Тираж 1354 экз.	Зак. 4202	Цена 1 р. 80 к.	

Адрес редакции: 117868, Москва, В-321, ГСП-7, Профсоюзная ул., д. 123. ПИН АН СССР:
тел. 339-66-00

2-я типография издательства «Наука», 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 6