

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ
ВОПРОСЫ
ПАЛЕОНТОЛОГИИ**

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОЛОГИИ И ГЕОФИЗИКИ
вып. 112

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ
ВОПРОСЫ
ПАЛЕОНТОЛОГИИ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1972

Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии.
1972 г., М., изд-во "Наука"

В сборник включены статьи, касающиеся биологических аспектов палеонтологии. Рассматриваются вопросы морфологии строматопороний, рогов и брахиопод, онтогенез теребратулоидных брахиопод и рогов, вопросы систематики кораллов, мшанок, брахиопод, пеллеципод и конодонтов, а также филогения ряда групп ископаемых беспозвоночных.

Табл. 10, илл. 58, библиогр. назв. 192.

Ответственные редакторы
А.С. Дагис и А.Б. Ивановский

Предисловие

В предлагаемой вниманию читателя книге собраны статьи, в той или иной мере посвященные изучению деталей скелетных структур различных групп палеозойских и мезозойских животных, проблемам их филогенетического развития и систематизации.

В большой работе А.С.Дагиса приведены результаты тщательного исследования онтогенеза ручного аппарата теребратулид, позволившие не только проследить морфогенез брахидия, но также с новых позиций оценить филогению всего отряда и внести ряд уточнений в его систему. Во второй статье того же автора рассмотрена морфология совсем неизученных внутренних скелетных образований мезозойских речей. В отношении этой группы брахиопод А.С.Дагис также коснулся вопросов систематики.

Из неокома севера Сибири В.А.Захаров описал интересные проблематичные остатки следов жизнедеятельности, вероятно, щетинковых червей, выделенных им в особый род.

Три заметки касаются морфологии некоторых палеозойских брахиопод: Р.А.Алексеевой – атрипид, Н.П.Кулькова и В.П.Сапельникова – пентамерид, а Р.Т.Грациановой – строфеодонтид.

В.К.Халфина и В.И.Яворский подвели итог всем известным сведениям о терминологии, принятой в отношении скелета строматопороидей; в настоящее время такая ревизия вполне своевременна.

А.Б.Ивановский описал большую коллекцию позднепермских кораллов и на этом примере показал, насколько сильно проявлялись у рогов внутривидовая и индивидуальная изменчивость.

Эволюция одной из основных генетических ветвей палеозойских табулят – трахипорид – рассмотрена в небольшой статье В.Н.Дубатолова, а история развития и морфология скелета девонских и каменноугольных эридотрипеллид (мшанки) подробно изложена К.Н.Волковой.

Переоценку существующих представлений о таксономическом значении различных особенностей строения раковин палеозойских пресноводных и лагунных пластинчатожаберных моллюсков произвела О.А.Бетехтина, которая предложила также новую схему их классификации.

Т.А.Москаленко, рассмотрев в историческом аспекте различные взгляды на природу *Neurodontiformes*, пришла к выводу об их несомненной близости типичным конодонтам.

Мы надеемся, что этот сборник обратит на себя внимание тем, что он посвящен именно биологическим аспектам палеонтологии.

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ, МОРФОЛОГИЯ
И ОНТОГЕНЕЗ СКЕЛЕТА *CALOPHYLLUM PROFUNDUM*
(RUGOSA)

(по материалам из казанского яруса Русской платформы)

Летом 1967 г. мне удалось посетить разрезы верхнего палеозоя на востоке Русской платформы и собрать из этих отложений обширную коллекцию ругоз (более 1300 экз.). Подавляющее большинство материала было взято из "спириферового горизонта" казанского яруса верхней перми, откуда кораллы до сего дня оставались почти неизученными; на основе очень малочисленных, обычно фрагментарных, сборов лишь несколько форм было описано А.И. Нечаевым (1894), Б.К.Лихаревым (1913) и Е.Д.Сошкиной (Сошкина и др., 1941).

Ругозы были собраны в следующих местах: 1) левый берег руч.Сухой Изяк в с.Гороховка (Башкирия, в 22 км по тракту к юго-западу от д.Федоровки); 2) левый берег р.Дема (в 2 км к востоку от с.Никифорово, стоящего на шоссе Киргиз-Мияки - ст.Аксеново); 3) правый берег р.Черемшан (сплошные солифлюкционные высыпки между селами Карабикулово и Ойкино); 4) овраги в с.Камышла на правом берегу р.Сок; 5) правый берег р.Сок, склоны холмов в с.Татарский Байтуган.

Кроме с.Гороховка, где разрез почти полностью представлен терригенным комплексом осадков (глины, аргиллиты, алевролиты, песчаники с редкими маломощными прослоями известняков), ругозы повсеместно исключительно обильны, хотя, как выяснилось впоследствии, крайне однообразны. В раннеказанских мергелях и глинистых известняках на р.Сок, а особенно на р.Черемшан, остатки кораллов буквально переполняют породу совместно с не менее многочисленными *Cancrinella cancrini* (Vern.), *Productus hemisphaericus* Kut., *Aulosteges horrescens* (Vern.), *A. fragilis* (Vern.), *Licharewia rugulata* (Kut.), *Dielasma elongatum* (Schloth.) и др.

Отобранные кораллы были расшлифованы и изучены. В результате следует совершенно определенный вывод о том, что комплекс раннеказанских ругоз (в более молодых образованиях они неизвестны) содержит здесь только два вида - *Calophyllum profundum* и "*Pterophyllum variabile*" хотя в моей коллекции можно при желании найти все указанные Сошкиной (Сошкина и др., 1941) формы.

Представители обоих видов неоднократно уже описывались, но ни один исследователь до сих пор, не касался вопросов проявления у них внутривидовой изменчивости. Это можно объяснить прежде всего ограниченностью имевшегося в распоряжении предыдущих палеонтологов материала - в основном он был представлен попутными чужими сборами. Кроме того, существенную роль в этом отношении сыграл и характер изучения - как Нечаев, так и Лихарев сравнительно мало внимания уделяли деталям внутреннего строения ругоз.

Я попытался также уточнить некоторые аспекты морфологии скелета кораллов и их онтогенетического развития. Все эти сведения в отношении "*Pterophyllum variabile*" будут изложены в отдельной статье.

Тип COELENTERATA
Класс ANTHOZOA
Подкласс SCLEROCORALLIA
Отряд RUGOSA
Подотряд Streptelasmatina
Надсемейство Polycoeliicae
Семейство Polycoeliidae.
Подсемейство Polycoeliinae

Род *Calophyllum* Dana, 1846

?*Calophyllum* Dana: Ивановский, 1967, стр. 24.

Типовой вид — *Cyathophyllum profundum* Germar in Geinitz, пермь Баварии.

Диагноз. Одиночные диафрагматофорные кораллы с выделяющимися главной, противоположной и обеими боковыми протосептами.

Возраст. Карбон — пермь.

Calophyllum profundum (Germar in Geinitz), 1842

Табл. 1—У

Policoelia (sic) *profunda* Germar: Нечаев, 1894, стр. 104, табл. 1, фиг. 16, 18; табл. II, фиг. 19.

Polycoelia profunda Germar: Лихарев, 1913, стр. 74.

Polycoelia baytuganense sp. nov.: Сошкина и др., 1941, стр. 69, табл. У, фиг. 4, 5; табл. XII, фиг. 15, 16.

Polycoelia rossica sp. nov.: Schindewolf, 1942, S. 80, Taf. 1—1У, Taf. XV 1. Fig. 1; Taf. XX, Fig. 9; Taf. XXI, Fig. 1; Abb. 8, 29.

Голотип неизвестен.

Диагноз. Одиночные диафрагматофорные кораллы с выделяющимися главной, противоположной и обеими боковыми протосептами. В процессе онтогенеза все септы становятся более тонкими. Септы более низких циклов обычно не выделяются. Днища выпуклые, полные, реже неполные.

Материал. Более 500 экземпляров, часто великолепной сохранности, из пяти местонахождений.

Описание. Одиночные, цилиндроконические, реже конические, кораллы, ро-гообразно изогнутые у проксимального конца. Рубцы прикрепления выражены слабо и наблюдаются редко. Глубокая чашка достигает иногда трети-половины полипняка; края ее острые вертикальные, а дно чаще выпуклое (табл. П, фиг. 5в, табл. Ш, фиг. 5б). Иногда видны слабые пережимы и вздутия "омолаживания".

Эпитека двуслойная. Внутренний слой непосредственно облекает краевой ободок; на нем прекрасно видна продольная ребристость, отвечающая межсептальным интервалам. Наружный эпитекальный слой покрыт слабой морщинистостью, которая представляет собой последовательные знаки роста полипняка. Аналогичную картину у пермских полицелиид описал Б.С.Соколов (1960), а М.В.Шурыгина (устное сообщение) такие же явления наблюдала у раннедевонских и силурийских кораллов. Вероятнее всего эпитека ругоз вообще была двуслойной, но в процессе фоссилизации ее тонкий наружный слой часто просто обдирался. По методу Дж.Уэллса (Wells, 1963) и К.Скраттона (Scrutton, 1965), удалось установить, что возраст изученных представителей *C. profundum* в среднем равен 6—8—10 пермским годам.

Высота полипняков обычно равна 20—35 мм, хотя встречаются более низкие до 12—13 мм (экз. 109/7, 109/169, 109/262) и высокие — около 50 мм зрелые формы. Достигнув высоты примерно 20—30 мм, представители этого

вида, как правило, приобретали субцилиндрическую форму; их максимальный диаметр редко превышает 10–12 мм. Таких же размеров достигали и *Pler. variable* (табл. 1, фиг. 9, 10) и лишь изредка – 70–100 мм (табл. 1, фиг. 8; экз. 109/112). Поскольку рубцы прикрепления выражены очень слабо, вероятно эти кораллы обитали в спокойной воде.

Септальный аппарат. Длиной и шириной выделяются главная, противоположная и обе боковые септы, тогда как соседние с противоположной от метасепт неотличимы. Они могут быть равномерными по ширине, ропалоидными (иногда очень сильно – табл. П, фиг. 1б, в), достигают оси коралла, но на старческих стадиях непременно отступают от центра и сохраняют лишь незначительную ширину. В эти моменты развития четыре протосепты значительно длиннее метасепт и располагаются перисто, тогда как в предшествующие периоды роста – почти всегда крестообразно.

Главная септа иногда бывает короче остальных и находится в фоссуле, которая всегда отчетливо различима. Боковые фоссулы выражены реже (табл. Ш, фиг. 5а).

Метасепты широкие длинные; только на самых поздних стадиях роста коралла они сильно сокращаются к периферии и одновременно становятся более тонкими. Часто их внутренние окончания несут булавовидные утолщения (проявление ропалоидности). Закладываться метасепты могут во всех шести секстантах, хотя в смежных с противоположной септой – довольно редко. Их ориентировка зависит от расположения протосепт – то радиальная (если протосепты крестообразны), то перистая ("криптозафрентоидная").

Очень короткие малые септы (третий цикл) появляются редко, не во всех экземплярах и не по всей окружности поперечного сечения.

Из рассмотрения приведенной ниже табл. 1 следует вывод о том, что в данном случае невозможно выявить какую-либо закономерность как в количественном распределении септ по секстантам, так и в отношении изменения их общего числа в зависимости от диаметра коралла – так, при диаметре 20,5 мм развито 27 септ, 9 мм – 29 септ, 7,5 мм – 21, а при диаметре 7 мм – 24 или 27 септ. Поэтому следует осторожнее отнестись к указаниям Е.Д.Сошкиной (Сошкина и др., 1941) и Б.С.Соколова (1960) о том, что у ряда полицелиид якобы постоянно большее или меньшее количество септ в главных или противоположных секстантах ("квадрантах")¹ может служить таксономическим признаком. Действительно, чаще общее число септ около главной протосепты преобладает (табл. 1), но исключений из этого предположения более чем достаточно. Предыдущие исследователи просто имели дело с ограниченным материалом.

Широкий (до одной трети-одной пятой радиуса) краевой ободок сложен слоистой ламеллярной стереоплазмой; в экземплярах высокой степени сохранности на его внутренней поверхности бывает заметна фиброзность – намечается двуслойность маргинальной зоны (Schindewolf, 1942; Kato, 1963).

Структура септальных трабекул (табл. У). В пластинке септы трабекулы в отношении оси коралла ориентированы под крутым углом. Склеродермиты в них перпендикулярны оси трабекулы (фибронормальный тип). Расположение трабекул в септе хорошо видно по местоположению центров их кристаллизации (табл. П, фиг. 2а, 3б, 4, 6; табл. У, фиг. 1, 3 и т.д.; в продольном срезе – табл. У, фиг. 4). Мультитрабекулярные элементы не установлены, т.е. септы всегда однородные. Осевых структур нет.

Основываясь на результатах изучения этих кораллов, можно указать, что протосепты и большинство метасепт и малых септ (первые три цикла) – энтоэлементы; экзоэлементы обнаруживаются редко (табл. Ш, фиг. 5а).

¹ Последний термин в отношении ругоз просто неверен, так как шесть протосепт все же образуют шесть секторов, но ни в коем случае не четыре. Заложение же метасепт происходит почти всегда в четырех из шести секстантов.

Таблица 1

Распределение септ по секстантам у некоторых из изученных экземпляров *C. profundum*

d, мм	п	п/б	б	г	б	п/б	общее количес- тво	d, мм	п	п/б	б	г	б	п/б	общее количес- тво
7	0	5	5	6	5	0	27	9	0	6	3	4	6	0	25
7	0	4	5	5	4	0	24	9	0	5	6	6	6	0	29
7	0	5	4	5	4	0	24	9	2	3	4	4	4	1	24
7,5	0	4	6	5	4	0	25	10	1	4	4	4	5	0	24
7,5	2	3	3	3	3	1	21	10	1	4	5	4	4	1	25
8	0	4	6	5	4	0	25	10	0	7	4	5	6	0	28
8	0	5	3	3	5	0	22	10,5	1	5	5	5	5	1	28
8	1	4	4	4	4	1	24	10,5	1	5	5	5	5	1	28
8,5	0	5	4	5	4	0	24	10,5	0	5	4	4	5	0	24
8,5	0	6	3	3	6	0	24	11	0	6	4	4	6	0	26
8,5	1	4	4	4	4	1	24	11,5	1	5	5	5	5	1	28
9	0	5	5	5	5	0	26	20,5	0	5	5	5	6	0	27
9	1	3	4	4	3	1	22								

d мм – диаметр коралла в мм; п – противоположная септа; п/б – противоположно-боковая; б – боковая; г – главная; общее количество – общее количество септ в данном сечении.

Днища почти всегда полные, круто опущенные на периферии и часто вогнутые у оси коралла, редкие – расстояние между ними равно 1 мм (редко) – 3–4 мм (чаще) – 7 мм (редко). Дополнительные пластинки развиваются далеко не постоянно, диссепиментов нет.

Онтогенетическое развитие скелета. На самых ранних из известных стадиях внутренняя полость коралла выполнена немногими, очень плотно соприкасающимися по всей длине септами, днищ еще нет и "стереоплазма" являлась в эти моменты опорой мягкому телу полипа. В дальнейшем, в краевой зоне появляются просветы между септами и обособляются по ширине (остаются широкими) четыре крестообразно расположенные протосепты (главная, противоположная и обе боковые). В эти моменты роста у оси все септы плотно соединяются, закладывая тем самым основу позднее оформляющейся у многих форм ропалоидности. Тогда же появляются первые днища.

В процессе дальнейшего роста протосепты и многие метасепты приобретают (обычно, но все же не всегда) отчетливые булавовидные внутренние окончания, постепенно укорачиваясь и освобождая центральную зону; иногда закладываются и малые септы. Тогда же боковые протосепты начинают располагаться под углом к главной. Далеко не всегда в эти периоды развития кардинальная фосула выражена так же отчетливо, как это видно на табл. Ш, фиг. 5а. Тонкие днища приобретают уже характерный облик – они круто опущены по краям и слегка вдавлены в осевой зоне. Иногда на них появляются дополнительные пластинки.

Именно на зрелых этапах роста полипняка (непосредственно под чашкой) окончательно проявляются все характерные особенности строения скелета этого вида (я имею в виду, разумеется, взрослые формы), хотя всевозможные комбинации расположения септ, их длины и ширины, распространены достаточно широко.

Старческие стадии представителей этого вида хорошо известны благодаря очень глубокой чашке – многие исследователи, стараясь расшлифовать коралл на зрелой стадии, задавали поэтому сечения через чашку. Здесь ропалоид-

ность септ исчезает (табл. П, фиг. 1б, 1а), сохраняются очень короткие метасепты и несколько более длинные противоположная, главная и перисто ориентированные к ней боковые протосепты, т.е. создается одна из типичных "плерофиллоидных картин".

Внутривидовая и индивидуальная изменчивость в данном случае проявляется очень широко и мы поэтому рассмотрим эти явления в отношении различных частей скелета отдельно.

Внешняя форма, а также степень искривления оси полипняка, количество пережимов и вздутий меняются мало и достаточно близки таковым *Plero-phyllum variabile*, что и естественно, поскольку обе формы везде встречаются совместно. В отношении высоты кораллов можно заключить, что иногда однолетки достигают разных размеров, так же как и кораллы, погибшие на одних и тех же эволюционных стадиях. Почти не меняется в разных экземплярах облик зоны дниш.

Зато можно с уверенностью сказать, что длина, форма и ширина септ, так же как и их количество при близких диаметрах и расположении по секстантам крайне изменчивы. В одном экземпляре на разных стадиях наблюдаются плотно соприкасающиеся ропалоидные и довольно тонкие (табл. П, фиг. 1а, 1б, фиг. 2, а, б), крестообразные (табл. П, фиг. 5б) и расположенные перисто (табл. П, фиг. 5а) септы, которые в процессе роста могут сокращаться, удлиняться и снова сокращаться (табл. Ш, фиг. 3а-г). Различно бывает выражена и ропалоидность — иногда расширенными оказываются только самые окончания септальных пластин (табл. 1У, фиг. 1а), тогда как чаще расширение септы к оси бывает плавным (табл. П, фиг. 1б, 6; табл. Ш, фиг. 2а; табл. 1У, фиг. 6а и др.). Никакой закономерности не подлежат появление и количество малых септ.

Широкая изменчивость представителей вида приводит к тому, что при ограниченном разрозненном материале из одного и того же слоя любого из перечисленных выше районов Русской платформы при желании можно установить сколько угодно "видов", "морф", "форм", "вариететов", а при большей смелости даже подвидов, что в последние годы, к сожалению, начало практиковаться некоторыми палеонтологами в ущерб строгому статусу этого вполне определенного понятия. На приведенных здесь таблицах можно найти "типичных" *Polycoelia baytuganense* (Сошкина и др., 1941) или *P. ex gr. baytuganense* (Фомичев, 1953, табл. П, фиг. 4, 5а; табл. Ш, фиг. 2а; 5а), *Polycoelia rossica* (Schindewolf, 1942, табл. П, фиг. 6) и *Polycoelia negativa* (Сошкина и др., 1941, табл. 1У, фиг. 7). Кстати, "*P. rossica*", описанная по двум экземплярам из старинной коллекции Боннского университета, несомненно происходит из Камышлы (нетрудно увидеть ошибку в написании *Kamisdela* вместо *Kamischla*). Что же касается "*P. negativa*", то я бы назвал выраженное в этом случае скручивание внутренних окончаний септ, не достигая оси, проявлением какого-то уродства, аномальностью в общем развитии, встречающимся только на некоторых стадиях развития у крайне ограниченного количества кораллов (в моей коллекции — только два экземпляра).

Можно с уверенностью утверждать, что в одном слое Байтугана, Камышлы или на р.Черемшан распространены все указанные формы проявления изменчивости. Если идти в данном случае по пути установления новых таксонов видовой или внутривидовой категории, то придется констатировать существование стольких новых "видов", "морф" или "вариететов", сколько имеется в распоряжении полипняков, т.е. следовать порочным путем Р.Ведекинда. Основывать таксоны любого порядка возможно лишь на обширном материале со строгим учетом изменчивости и экологии; для установления видовой принадлежности кораллов необходимо строго изучать общий ход развития скелета в онтогенезе.

Итак, характерные видовые особенности зрелых *S. profundum* можно выразить следующим образом: главная, противоположная и обе боковые протосепты (энтоэлементы) длиннее и несколько шире метасепт (как энто-, так и экзоэлементы); расположение септ криптозафрентоидное; трабекулы фибро-

нормальные, а ободок двуслойный – снаружи ламеллярный, а изнутри фиброзный; на ранних стадиях широкие септы плотно примыкают друг к другу; в процессе роста "стереоплазма" сокращается.

Условия жизни. Представители этого вида повсеместно установлены в сильно глинистых разностях пород совместно со створками раковин продуктид, на которых иногда сохранились длинные иглы. Прикрепительные образования выражены очень слабо, годовые кольца роста – частые и почти равномерно расположенные.

Все перечисленное позволяет предположить, что в начале поздней перми море на востоке Русской платформы было сравнительно холодным, а вода в нем – спокойной. Такие условия были явно неблагоприятными для существования кораллов; поэтому здесь полностью отсутствуют колониальные формы, а одиночные были представлены всего лишь двумя сильно изменчивыми видами.

Местонахождение и возраст вмещающих пород указаны выше.

В заключение необходимо обратить внимание на общий ход онтогенеза скелета изученных полицелиид. Обилие "стереоплазмы" на ранних и средних стадиях существенно отличает их не только от плерофиллид, но и от большинства других филогенетических ветвей одиночных диафрагматофорных ругоз, история которых намечалась в позднем палеозое.

Древнейший план онтогенетического развития скелета, известный у ордовикских представителей отряда, начинается аулопороидной стадией, которая сменяется примитофиллоидной и далее стрептелазматоидной. У большинства молодых – силурийских ругоз рост полипняка начинается стрептелазматоидной стадией (редкие плотно соприкасающиеся септы). В развитии же позднепалеозойских зафрентоидид и плерофиллид эти этапы уже отсутствуют и для таких кораллов в общих чертах может быть принято правило Кунта. Поэтому как анизофиллиды, так и полицелииды в эволюционном отношении несомненно древнее и примитивнее плерофиллид.

Литература

- Ивановский А.Б. 1967. Этюды о раннекаменноугольных ругозах. М., изд-во "Наука".
- Лихарев Б.К. 1913. Фауна пермских отложений окрестностей г.Кириллова Новгородской губернии. – Труды Геол.ком., нов.серия, 85.
- Нечаев А.Н. 1894. Фауна пермских отложений восточной полосы Европейской России. – Труды об-ва естеств. при Казанск. ун-те, т. XXV, 4.
- Соколов Б.С. Пермские кораллы юго-восточной части Оломонского массива (с общим обзором плерофиллоидных ругоз). – Труды ВНИГРИ, вып. 154.
- Сошкина Е.Д., Добролюбова Т.А., Порфирьев Г.С. 1941. Пермские Rugosa Европейской части СССР. – Палеонтология СССР, т. V, ч. 3, вып. 1, 63.
- Фомичев В.Д. 1953. Пермские кораллы Rugosa Дальнего Востока. – Труды ВНИГРИ, вып. 00.
- Kato M. 1963. Fine Skeletal Structure of Permian Rugosa. Hokkaido Univ., ser. IV, XI, N 4.
- Schindewolf O.H. 1942. Zur Kenntnis der Polycoelien und Plerophyllen. (Eine Studie über den Bau der "Tetrakorallen" und ihre Beziehungen zu den "Madreporarien"). – Abh. Reichs. Bodenf., Neue Folge, H.
- Scrutton C.T. 1965. Periodicity in Devonian Coral Growth. – Paleontology, VII, 4.
- Wells J. 1963. Coral Growth and Geochronometry. – Nature, v. 197, London.

ОСНОВНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ МОРФОЛОГИИ СТРОМАТОПОРОИДЕЙ

В пятидесятых годах опубликовано несколько работ, в которых подробно рассмотрены вопросы морфологии строматопороидей (Lecompte, 1951, 1952, 1956; Яворский, 1955, 1957, 1961, 1963; Galloway, 1957; Galloway, St. Jean, 1957; Flugel, 1959). Тем не менее для некоторых деталей строения скелета этих животных следует привести дополнительные данные. Рядом авторов предлагались новые и притом различные классификации строматопороидей. Это обусловлено отсутствием единого мнения о таксономическом значении отдельных морфологических признаков, что приводит к разногласиям в отношении объема и состава родов и семейств.

Важнейшими для классификации строматопороидей являются особенности строения основных скелетных элементов и астрориз; первые разделяются на вертикальные и горизонтальные и имеют различную микроструктуру.

Элементы скелета строматопороидей могут быть сгруппированы следующим образом:

Горизонтальные элементы

1. Ламины:

а) ламины петельчатые: полигональная петельчатость; меандрообразная или цепочкообразная петельчатость; сотообразная петельчатость.

б) ламины с инфлексиями,

в) ламины сплошные, в виде пленки.

2. Табули.

3. Пузырчатая ткань;

а) мелкопузырчатая;

б) плоскопузырчатая.

4. Диссепименты.

Вертикальные элементы

1. Столбики:

а) столбики с мутовками, длинные и короткие;

б) столбики катушкообразные, короткие, без мутовок;

в) столбики длинные без мутовок;

г) столбики неправильные;

д) столбики трубчатые.

2. Ложные столбики.

3. Дентикулы, вилли.

4. Вертикальные пластины.

Ниже приводится краткая характеристика всех этих элементов скелета строматопороидей.

Ламины.

а) Ламины петельчатые (термин Никольсона) образуются в результате срастания отростков (arms – термин Никольсона), периодически отходящих от столбиков на одном или разных уровнях (надсемейство Actinostromacea). Форма петель в разных семействах различается в зависимости от количества отростков в мутовке.

Полигональная петельчатость (Леконт) возникает, когда от длинных или коротких столбиков отходят на одном или разных уровнях горизонтальные отростки (arms), срастающиеся между собой дистальными концами (семейства Actinostromatidae Aculatostromatidae). Количество отростков в каждой мутовке от 4 до 6 (чаще 5); они образуют гексактинеллидную сетку (термин Никольсона), состоящую из трех-четырёхугольных петель. Флюгель (Flugel,

1959) различает правильные и неправильные ламины. Первые образованы отростками, отходящими на одном и том же уровне от всех столбиков и, следовательно, прослеживаются по всему ценостеуму (род *Actinostroma* Nich), вторые – отростками, отходящими на одном уровне от части столбиков и, следовательно, каждая ламина развита лишь в пределах некоторого участка ценостеума (род *Plectostroma* Nest.).

Меандрообразная или цепочкообразная петельчатость (Lecompte, 1951; 1952, 1956) образуется, когда от длинных или коротких столбиков на одном или разных уровнях мутовчато отходит от одного до четырех отростков, срастаясь с соседними, они образуют ламину с круглыми, удлинёнными, изредка полигональными или неправильной формы петлями (семейство *Atelodictyomidae*). Ламины, как и в предыдущем случае, могут быть правильными (род *Atelodictyon* Lecompte) или неправильными (род *Praeactinostroma* V. Khalf.).

Сотообразная петельчатость (семейство *Korovinellidae*) образуется, когда от коротких столбиков на одном уровне (сейчас известен только такой случай) отходят короткие отростки (обычно четыре), которые срастаются в правильные ламины с мельчайшими петлями, округлой или овальной формы.

б) Ламины с инфлексиями (надсемейство *Clathrodityacea*) сплошные ламины, на которых через мельчайшие промежутки возникают инфлексии (вздутия), остроконечные или с округлыми вершинами. Паркс (Parks, 1936) впервые обратил внимание, что роды *Actinostroma* и *Clathrodityon* Nich. et Mur. не могут быть в одном семействе, так как у последнего ламины с инфлексиями и столбиков практически нет. Никольсон (Nicholson, 1886–1892, стр. 162) наложенные инфлексии рода *Lophiostroma* Nich. назвал ложными столбиками; этот же термин может быть применен и к несовмещающимся инфлексиям рода *Clathrodityon*.

в) Сплошные ламины без инфлексий (надсемейства *Tienodityacea* и *Syngostromacea*). Правильные и неправильные, однослойные или со срединной линией ламины без атмс. Срединная линия в ламине или окрашена в иной тон, или имеет иную микроструктуру, чем слои над и под нею. Однослойные ламины могут быть толстыми и тонкими; ламины со срединной линией¹ (термин Никольсона) бывают трех типов: а) верхний и нижний слои одинаковой толщины (род *Hermatostroma* Nich. и др.); б) верхний и нижний слои часто имеют неодинаковую толщину, местами тот или другой исчезают полностью (род *Trupetostroma* Parks) и слои над и под срединной линией расчленяются на отдельные волокна (семейство *Synthetostromatidae*).

Табули – (термин Никольсона; надсемейство *Stromatopora*) – тонкие горизонтально ориентированные пластинки, индивидуально соединяющие соседние вертикальные элементы скелета. Впервые как “индивидуализированные пластинки” этот тип горизонтальных элементов скелета выделил Леконт (Lecompte, 1951, 1952).

Пузырчатая ткань (надсемейство *Labechiacea*) образована цистозными пластинками (термин Гэллоуэя и Сент-Джина). Х.Э.Нестор (1964) основные типы пузырчатой ткани назвал: везикулярный, лентиккулярный и ламинарный. Но первые два названия были уже использованы в ином смысле А.Н.Власовым (1961). Поэтому мы предлагаем различать:

а) мелкие круглые или чечевицеобразные пузырьки, чешуеобразно расположенные – мелкопузырчатый тип (род *Labechia* и др.); б) пузыри, длина которых значительно больше их высоты – плоскопузырчатый тип (род *Rosenella* и др.). По данным Х.Э.Нестора (1964), у *Rosenella dentata* (Ros.) дентикулы (см. ниже) образованы изгибами цистозных пластинок. Таким образом, способность образовывать инфлексии свойственна не только ламинам.

¹ Термином Гэллоуэя и Сент-Джина “микроламина” мы не пользуемся, так как он употребляется в нескольких значениях.

Диссепименты – дополнительные горизонтальные элементы скелета рассмотрены ниже в связи с обзором типов астрориз.

Столбики.

а). Столбики с мутовками, длинные и короткие, обладают способностью периодически мутовчато испускать отростки (amns), образующие петельчатые ламины.

б) Катушкообразные столбики (термин Стирна) – короткие, не выходят за пределы одного межламинарного промежутка, наложенные или несовмещающиеся (надсемейство *Syringostromacea*). Сочетаются со сплошными ламинами. Расширенные части столбиков могут, во-первых, полностью состоять из скелетной ткани и, во-вторых, иметь в этих расширениях более или менее крупные воронкообразные полости. В этом случае окружающая полость стенки может быть или сплошной (в вертикальном сечении Y-образные столбики), или же расщепленной на венчик из отдельных столбиков (Stearn, 1966, род *Anostylostroma* Parks).

в) Длинные столбики без amns известны у некоторых родов надсемейства *Labechiacea*. В других надсемействах они встречаются в сочетании с вертикальными элементами иного типа: наложенные катушкообразные столбики и длинные – род *Syringostroma* Nich.; ложные столбики и длинные – род *Actinodictyon* Parks и др.; вертикальные пластины и длинные столбики – род *Stromatocerium* Hall и др. Длинные столбики могут сочетаться со всеми типами горизонтальных элементов, кроме петельчатых ламин.

г) Неправильные столбики – результат изменения катушкообразных столбиков: в узких межламинарных промежутках столбики катушкообразные, в широких – искривляются, многократно расщепляются и срастаются друг с другом, занимая весь межламинарный промежуток или часть его (надсемейство *Tienodistyuacea*). Сочетаются со сплошными ламинами, в подавляющем большинстве – однослойными.

д) Трубочатые столбики обычно развиты одновременно с катушкообразными (род *Stromatoporella* Nich.) или с неправильными (род *Mirodictyon* Yavor). Внутри трубочатых столбиков имеются тоненькие горизонтально ориентированные днища (Халфина, 1956, 1968). На ложные столбики надсемейства *Clathrodistyuacea* они не похожи, так как открываются в вышележащий межпластинчатый промежуток; по-видимому, их функции были иными, чем у ложных столбиков. Возможно, что в данном случае мы встречаемся с известковой трубчатой оболочкой (theca) вокруг каждого полипа на верхней (перемешающейся) поверхности ценостеума.

Ложные столбики – колпачкообразные или остроконечные изгибы ламин (инфлексии), наложенные или несовмещающиеся.

Дентикулы, ложные дентикулы, вилли. Дентикулы (термин Никольсона) – это короткие зубчикообразные столбики на поверхности цистозных пластинок. Ложные дентикулы – короткие зубчикообразные инфлексии самих цистозных пластинок. Вилли (термин Гэллоуэя и Сент-Джина) – короткие пальцеобразные инфлексии. Дальнейшие исследования должны выяснить, у всех ли видов рода *Rosenella* имеются ложные дентикулы (один ли это род?). В.Н.Рябинин (1937) первым указал на способность цистозных пластинок к образованию инфлексий у представителей вида *Labechia elegestica* Riab.; он назвал их "колпачкообразные изгибы". Нестор (1966) переименовал их в "колпачковые столбики".

Вертикальные пластины (термин Паркса). В большей или меньшей мере изогнутые вертикальные пластины широко распространены у родов надсемейства *Stromatoporeacea* в сочетании с табулями; у *Labechyacea* они встречаются в сочетании с мелкопузырчатым типом ткани.

Х.Э.Нестор (1964) считает, что вертикальные пластины рода *Stromatocerium* являются полыми и имеют самостоятельные стенки. Ни у одного из представителей кишечнополостных мы не знаем подобного или близкого образования, и трудно представить, каковы могли бы быть функции вертикальных пластин такого строения. У многочисленных сибирских *Stromatocerium* вертикальные пластины и столбики как в продольном, так и в поперечном сечении имеют

очень четкую бордюрную линию, а вся внутренняя часть в большинстве случаев окрашена в светлый тон, но местами эти пластины, так же как и столбики, выглядят однообразно темными. Наблюдаются все переходы между первым и вторым состоянием (табл. У1, фиг. 1), что указывает в первом случае на полную или частичную перекристаллизацию ценостеумов.

Форма столбиков в поперечном сечении и их осевая часть

Некоторые важные различия в форме и строении столбиков хорошо выражены в их поперечном сечении (тангенциальный шлиф).

У большинства строматопороидей столбики в поперечном разрезе выглядят как черные мелкие округлые пятнышки с более или менее четким и ровным контуром (Яворский, 1955, табл. 8, фиг. 7). У некоторых родов их контур расплывчатый, не четкий и не ровный (Яворский, 1961, табл. 1У, фиг. 4, 1963, табл. 8, фиг. 6). При наличии сплошных и правильных ламин разрезы столбиков могут быть субтреугольными, субквадратными или субпрямоугольными (Яворский, 1955, табл. 62, фиг. 6; табл. 67, фиг. 6; 1961, табл. 29, фиг. 6-7), аналогичная картина наблюдается и в комбинации столбиков с пузырчатой тканью (Яворский, 1957, табл. 13, фиг. 3-4). Ложные столбики, когда разрез проходит через их основание, вилли и трубчатые столбики дают в разрезе так называемые "полые кольца". Несколько концентрических окружностей можно видеть в поперечном сечении колпачковых столбиков у некоторых представителей рода *Labechia* и т.д. Вероятно, более полное и детальное изучение формы столбиков в поперечном сечении было бы полезно для таксономии строматопороидей.

Вдоль столбиков может присутствовать большего или меньшего диаметра осевая часть (*lumen* - термин Гэллоуея и Сент-Джина), окрашенная в иной тон, чем периферическая (род *Actinostroma* и др.), или имеющая иную микроструктуру (род *Hermatostroma*). Какова бы ни была природа этого признака, у одной группы форм он встречается, у другой - отсутствует, таксономическое значение его остается невыясненным.

Микроструктура скелетных элементов

Вопрос о микроструктуре скелета строматопороидей неоднократно рассматривался в ряде работ (Lecompte, 1951, 1952, и др.). В последнее время специально этому вопросу посвящены работы Стирн и Сент-Джина (Stearns, 1966; St. Jean, 1962, 1964, 1967); которыми выделены новые типы микроструктуры, но значительная их часть возникает лишь в результате фоссилизации. Отсылая читателей к указанным выше работам, мы лишь кратко остановимся на этом вопросе.

Основные типы микроструктуры - компактный и пористый (целлюлярный, по Леконту) - выделены еще Никольсоном. Паркс считал, что пористая ткань может быть правильной (род *Stromatoporella*) и неправильно вакуолярной (род *Trupetostoma*): пустотки в скелетной ткани у представителей последнего рода крупные и расположены неравномерно: иногда почти рядом, а иногда удалены друг от друга на расстояние, равное нескольким их диаметрам. Дж. Гэллоуей (1957) и К. Стирн (1966) вакуолярную ткань рассматривают как один из видов плотной ткани.

Наиболее сложной является микрорешетчатая ткань, впервые отмеченная Никольсоном, а позднее Парксом. Леконт не придавал самостоятельного значения микрорешетчатому строению скелета строматопороидей, считая его частным случаем целлюлярного, - когда целлюли располагаются вертикальными рядами. Этой же точки зрения придерживаются Стирн и Сент-Джин.

Мы присоединяемся к исследователям, выделяющим три основных типа микроструктуры скелетной ткани: плотную, пористую или целлюлярную (к ней мы

относим вакуолярную как ее разновидность) и микрорешетчатую. У рода *Parallellepora* Barg., по Никольсону, микрорешетка напоминает в сильно уменьшенном виде строение рода *Actinostroma*, так как она образована тончайшими, длинными вертикальными и горизонтальными элементами. Первые, вслед за Никольсоном, мы будем называть прутиками (rods), для вторых предлагаем название табелли. По наблюдениям Стирн, в длиннопрутиковой решетке в результате фоссилизации могут быть "редуцированы горизонтальные элементы", и тогда ткань представляется вертикально струйчатой (род *Stachyodes* Barg.), так как видны преимущественно только длинные прутики. У представителей рода *Stromatopora* и *Syringostroma* и всех родов, выделенных из их состава, микрорешетка с короткими прутиками. Она напоминает в сильно уменьшенном виде строение ценостеумов *Simplexodictyon* — длинные табеллы и не выходящие за пределы одного межабеллярного промежутка прутики, обычно несовмещенные, лишь спорадически располагающиеся друг над другом. Этот второй тип микрорешетчатой ткани мы предлагаем называть короткопрутиковым.

Астроризы

Леконт впервые указал на разнообразие астрориз (термин Картера) и астроризных систем, на их связь с общей структурой скелета, на их роль в жизни колонии и на их присутствие у всех изученных им видов (Lecompte, 1951, 1952). Гэллоуей, наоборот, полагал, что астроризы распространены ограниченно: "астроризы не так многочисленны, как дискуссия о них" (Galloway, 1957, стр. 380). В последующем авторы придерживались или первой, или второй точки зрения. По данным Флюгеля (Flügel, 1959), астроризы присутствуют примерно у 65% видов рода *Actinostroma* и в большинстве своем они встречаются как изолированные структуры, а астроризы наложенные, образующие вертикальные системы (термин Никольсона), весьма редки, а Х.Э.Нестор (1964) выделил несколько типов астроризальных систем у силурийских строматопороидей Эстонии. О.В. Богоявленская (1965 а) рассматривает астроризы как родовой признак и т.д.

Мы присоединяемся к мнению Леконта: астроризы обнаружены у подавляющего большинства строматопороидей, обычно они образуют вертикальные системы и только у 10% видов астроризы ясно не наблюдаются. Однако густота расположения астрориз сильно варьирует, иногда они очень удалены друг от друга и потому могут просто не попасть в пределы шлифа.

Известны четыре типа астроризальных систем: 1) астроризы без мамелонс (термин Никольсона) — ламины остаются горизонтальными в местах расположения астроризальных систем; 2) астроризы с мамелонс (ламины волнообразно изгибаются в местах расположения астроризальных систем); 3) боковые ветви астроризальной системы развивались одновременно с осевой ее частью (конгруэнтный тип по Х.Э.Нестору). Эти астроризы известны у форм из силурийских отложений Подолии (Рябинин, 1953; Яворский, 1955), Эстонии (Рябинин, 1951; Нестор, 1966), Западной Сибири и Средней Азии. 4) Одновременно имеются два первых типа астрориз (род *Dualestroma* V. Khalf. — Халфина, 1960, табл. I — 6, фиг. 3, в).

Астроризальные системы без мамелонс: 1) у кембрийских строматопороидей они имеют очень широкий осевой канал и зачаточные, чуть заметные, узенькие и короткие, крайне редкие боковые ответвления. Этот тип наблюдается также у ордовикских представителей родов *Clathrodictyon* и *Ecclimadictyon*. Х.Э.Нестор (1964) предложил называть такие системы "астроризальные цилиндры", но Никольсон впервые использовал этот термин, употребляя его в другом смысле, поэтому астроризы подобного строения мы предлагаем называть примитивными. Частный случай примитивных астрориз (астроризы рода *Ecclimadictyon*) О.В.Богоявленская (1968) называет "фистулярный тип".

2) Боковые каналы на каждом этаже мутовчато отходят от осевого под прямым углом (часто у *Actinostroma*), их можно назвать системы с прямыми боковыми каналами; тип выделен Ленонтом.

3) Вначале каналы располагаются почти параллельно осевому, затем резко или постепенно выполаживаются и совпадают с ориентировкой ламин. Длина вертикальных отрезков боковых каналов варьирует, и они часто рассматриваются, особенно при достаточно большой их длине, как "дополнительные осевые" каналы. Эти системы можно назвать гроздеобразными (Халфина, 1960, табл. D-2, фиг. 2а-б; фиг. 4а-б).

4) Часть боковых каналов гроздеобразна, часть идет под прямым углом к осевому каналу, а часть под углом 45° . Каналы обычно с ориентировкой ламин не совпадают. Могут преобладать каналы того или иного типа (Халфина, 1960, табл. D-4, фиг. 2а; Lecompte, 1951, 1952, табл. 35, фиг. 1, 1а; табл. 41, фиг. 1-2). Это - беспорядочные астроризальные системы.

5) Боковые каналы вначале почти параллельны осевому, но очень быстро отклоняются в стороны под прямым углом, совпадая с ориентировкой ламин, но отходят не на каждом этаже, а чередуясь (Lecompte, 1951, 1952, табл. 58, фиг. 1). Это - чередующиеся астроризальные системы.

6) Все боковые каналы отходят от осевого под острым углом. Это - веерообразные астроризальные системы (табл. У1, фиг. 2).

У типов астроризальных систем 3), 5) и 6) боковые каналы в их проксимальной части непрерывно разрывают скелетные элементы, в частности ламинны. Леконт отмечал подобное расположение, когда с ориентировкой ламин совпадают лишь базальные части боковых каналов. Приведенные примеры не подтверждают мнения О.В.Богоявленской, что "астроризальные каналы располагаются на поверхности ламин и никогда их не пересекают" (1965 а, стр. 34; 1968, стр. 10).

Астроризы с мамелонс:

1) У основания астроризальных систем ламинны почти горизонтальны, кверху их волнообразность возрастает. Затухание волнистости ламин происходит: а) почти сразу над вершиной астроризы (Халфина, 1960, табл. S-4, фиг. 1б; Lecompte, 1951, 1952, табл. 21, фиг. 1в; табл. 37, фиг. 3а-в); б) медленно, на значительном расстоянии над вершиной астроризальной системы (Lecompte, 1951, 1952, табл. 22, фиг. 1). Такие астроризальные системы могут быть названы плоско-выпуклыми.

2) Ламинны волнообразно изгибаются значительно ниже основания астроризальной системы, как бы предвзяв ее, и продолжают волнообразно изгибаться значительно выше ее вершины. В тангенциальном шлифе наблюдаются как разрезы мамелонс, связанные с астроризами, так и разрезы мамелонс без астрориз. В последнем случае плоскость шлифа проходит выше или ниже астроризальных систем, но там, где еще не затухает вызванная ими волнистость ламин (Халфина, 1960, табл. D-10, фиг. 1; Lecompte, 1951, 1952, табл. 19, фиг. 4). Эти астроризальные системы могут быть названы выпуклыми и разделены на два подтипа: а) каналы отходят на каждом этаже и б) каналы отходят мутловато не на каждом этаже, а чередуясь; этот подтип впервые был указан Леконтом, называвшем его переменным (Lecompte, 1951, 1952, табл. 19, фиг. 4; Яворский, 1957, табл. 7, фиг. 5; Халфина, 1960, табл. D-9, фиг. 2в).

3) Под и над астроризальной системой ламинны совершенно прямолинейны; в пределах самой системы - волнообразно изогнуты. Такие астроризальные системы могут быть названы ограниченными (Халфина, 1960, табл. D-8, фиг. 2б).

До сих пор мы говорили об изменении интенсивности изгибов ламин в вертикальном направлении, но заметно различается волнистость ламин и латерально, именно:

а) Большая или меньшая волнообразность ламин начинается вдали от осевого канала; образуются крупные мамелонс; боковые ответвления на каждом этаже. Этот тип астрориз также впервые указан Леконтом. Он может быть назван - широкие мамелонс (Lecompte, 1951, 1952, табл. 45, фиг. 2а).

б) Ламинны вздымаются вверх только вблизи осевого канала астроризальной системы; на поверхности ценостеулов - очень небольшого диаметра мамелонс; ответвления на каждом этаже. Этот тип может быть назван - узкие мамелонс, он также был впервые указан Леконтом (Lecompte, 1951, 1952, табл. 32,

фиг. 1; Халфина, 1960, табл. D -1, фиг. 2а).

Мы привели обзор различных типов вертикальных астроризальных систем. Дополнительно отметим, что астроризы обладают широкими и узкими длинными и короткими, различным образом ветвящимися и прямыми боковыми каналами. Особенности последних (характер ветвления, длина и ширина их) приняты О.В. Богоявленской в основу выделения типов астрориз (см. выше).

По мнению Леконта, диаметр боковых каналов – признак достаточно важный; если он больше высоты межпластинчатых промежутков, каналы четко выделяются, если же ширина тех и других одинакова, боковые каналы мало заметны.

Как сказано выше, Леконт придавал большое значение роли астрориз в развитии колонии, считая, что астроризы появляются на уровне каждой ламины, контролируя развитие очень большой части, если не всего этажа. В основании каждой латиламинарной зоны (см. ниже) астроризы имеют особенное развитие (астроризальный уровень), отмечая возобновление деятельности колонии. Эта точка зрения легко объясняет, почему астроризы у лабехиид очень редки (длительное время считалось, что их совсем нет): у них нет одного пластинчатого уровня, протягивающегося через весь ценостеум; но с точки зрения этой гипотезы неясно, как же у них происходил рост ценостеума. В то же время формы с длинными "псевдозооидными трубками" (род *Syringostromella*) не имеют "одного пластинчатого уровня", но астроризы у них весьма обильны. Это противоречит гипотезе о зависимости роста колонии от астрориз.

В целом астроризы изучены еще далеко не достаточно, и задачей будущих исследований является выяснение закономерности распределения разных типов астрориз, их таксономического значения и т.д. Сейчас астроризы можно рассматривать как очень важный видовой признак. Но намечается преимущественное развитие тех или иных типов астрориз и у различных родов. Дополним примеры Леконта: у *Simplexodictyon* Bog. астроризы обычно редкие, с боковыми каналами, равными по ширине межпластинчатым промежуткам (поэтому они, как говорил Леконт, мало выделяются), а у близкого по структуре скелета, но обладающего пористой тканью рода *Stictostroma*, астроризы обильные и четкие, тогда как веерообразные астроризальные системы без мамелонс наблюдаются у родов из различных надсемейств (табл. 1, фиг. 1д, 2).

В данной работе мы не рассматриваем скелет амфипорид, но по поводу других дендроидных форм нам хотелось бы сказать несколько слов. Как известно, Леконт рассматривал осевой канал этих форм как астроризальный. В.Г.Хромых (1966) описал у представителей рода *Dendrostroma* хорошо развитые обычные астроризы и высказал предположение, что в данном случае, возможно, имеет место развитие двух типов астрориз. Сейчас не ясно, одинаковы ли значение и функции осевых каналов, с одной стороны, у *Aulocera* и других ордовикских родов, а с другой – у родов *Idiostroma*, *Dendrostroma* и т.д., у которых осевые каналы дают обильные и разветвляющиеся боковые ветви. Возможно в данном случае мы имеем эволюционный ряд: широкий канал без боковых ответвлений – с зачаточными боковыми ответвлениями – сужение осевой трубки и развитие боковых ветвей. Решение этого вопроса помогло бы, в частности, выяснению таксономического ранга дендроидных строматопоридей. В данной работе дендроидные строматопоридеи в особое семейство не выделяются.

Диссепименты

В промежутках между ламинами могут быть развиты дополнительные горизонтальные элементы скелета, так называемые диссепименты – термин Е.Ф.Логеля ("тонкие известковые перегородки" ряда авторов). Диссепименты в значительной мере повторяют форму горизонтальных элементов скелета. Они могут быть: а) горизонтально ориентированными, протяженными и непротяженными и в целом быть параллельными ламинам (Рябинин, 1955, табл. 9, фиг. 1; Яворский, 1955, табл. 9, фиг. 3; табл. 76, фиг. 1, 3, 5; 1957, табл. 4, фиг. 3; табл. 8,

фиг. 1-3, 4, часто у рода *Synthetostroma*) ; б) могут иметь вид крупных плоских пузырей (Яворский, 1955, табл. 62, фиг. 3; Fagestrom, , 1961, табл. 2, фиг. 1, 4) или в) вид мелкопузырчатой ткани (часто у рода *Stromatoporella*). Наблюдений в этом направлении еще недостаточно и таксономическое значение этого признака пока оценить нельзя. Можно отметить только, что, как правило, в одном ценостеуме все указанные типы диссепиментов пока неизвестны, но диссепименты пластинчатые и в виде плоских крупных пузырей встречаются довольно часто. У родов *Stromatoporella* и *Stictostroma*, наоборот, чаще распространены мелкопузырчатые диссепименты, а у рода *Ecclimadictyon* — пластинчатые и т.д. Трудно согласиться с мнением Гэллоуэя (Galloway, 1957) что диссепименты и пузырчатая ткань, как тип горизонтальных элементов скелета, являясь синонимами и что ламины с инфлексиями и ложные столбики рода *Clathrodictyon* можно называть аркообразными диссепиментами.

Леконт первым высказал мнение, что диссепименты связаны с астроризами; он назвал их астроризальными пластинками, указал, что они варьируют в числе и форме и что диссепименты обязательно присутствуют в осевом канале астроризальных систем. Они более обильны у форм с крупными астроризами, главным образом в проксимальных частях боковых каналов, редки или отсутствуют у форм с узкими каналами (как у рода *Actinostroma* и др.).

С мнением Леконта об астроризальной природе диссепиментов мы встречаемся далее в работах О.В.Богоявленской (1965 а, 1965 б, 1968). Она не употребляет термина "диссепименты". Все "тонкие перегородки" в межпластинчатых промежутках она называет "астроризальные днища", считая, что наличие последних выражает степень развития астрориз, даже в тех случаях; когда астроризальные каналы слабо развиты и с трудом наблюдаются (Богоявленская, 1965 а, стр. 35).

Обычно астроризальные пластинки, как правило, располагаются поперек боковых астроризальных каналов и лишь изредка в участках, совпадающих с межпластинчатыми промежутками, некоторые пластинки являются параллельными ламинами. Очень часто в промежутках между скелетными элементами, при наличии хорошо развитых астрориз и астроризальных пластинок, диссепименты, при любой степени их распространения, ориентированы иным образом, чем в астроризальных каналах. В целом расположение астроризальных пластинок и диссепиментов можно свести к четырем случаям:

а) В астроризальных каналах астроризальные пластинки редкие, а в межпластинчатых промежутках диссепименты достаточно обильные (Яворский, 1955, табл. 9, фиг. 3-6; табл. 76, фиг. 1-5; 1957, табл. 5, фиг. 6-7).

б) В астроризальных каналах астроризальные пластинки частые, а в межпластинчатых промежутках диссепименты редкие или отсутствуют (Рябинин, 1955, табл. 12, фиг. 1; Яворский, 1950, табл. 1, фиг. 3-4; табл. 2, фиг. 3, 4; табл. 4, фиг. 4; табл. 6, фиг. 3; Lecompte, 1951, 1952, табл. 19, фиг. 4; табл. 32, фиг. 1).

в) Те и другие обильны и в астроризальных каналах и в межпластинчатых промежутках (Lecompte, 1951, 1952, табл. 45, фиг. 2 а; Яворский, 1963, табл. 22, фиг. 1-3; 1950, табл. 1, фиг. 1-2; табл. 2, фиг. 3-5).

г) Астроризальные пластинки почти отсутствуют в астроризальных каналах, а диссепименты — в межпластинчатых промежутках (Яворский, 1955, табл. 8, фиг. 6-7; 1957, табл. 27, фиг. 1-3; 1961, табл. 11, фиг. 3, табл. 12, фиг. 1; Рябинин, 1953, табл. 12, фиг. 3-4; Lecompte, 1951, 1952, табл. 22, фиг. 6а; Халфина, 1961, табл. S -3, фиг. 1).

Последние два случая ("в" и "г") могли бы подтвердить гипотезу об астроризальном происхождении диссепиментов, но первые два сочетания ("а" и "б") этой зависимости не подтверждают. Следовательно, когда астроризы не видны, а в межпластинчатых промежутках имеются диссепименты, совсем не доказано, что они являются астроризальными пластинками.

В некоторых случаях наличие диссепиментов рассматривалось как признак видового значения, но в случае с родом *Pseudactinodictyon* этот признак получил более высокий таксономический ранг. Дальнейшие наблюдения могут уяснить, какое значение будут иметь различные типы диссепиментов, почему в

одних случаях астроризальные пластинки и диссепименты обильны, являясь как бы необходимым атрибутом астрориз, в других – крайне редки, следовательно совсем не необходимы в астроризальных каналах, у одних родов встречаются чаще, у других могут быть очень редкими, а могут и отсутствовать. Но уже сейчас ясно, что “диссепименты” и “астроризальные пластинки” – не синонимы.

Форма ценостеума

Ценостеумы (термин Мосли) строматопоройдей подразделяются на три типа: 1) Ценостеумы пластинчатые (инкрустирующие, коркообразные и др.), нарастающие на субстрат и повторяющие его рельеф. 2) Ценостеумы желвакообразные (полусферические, грушеобразные, караваеобразные и т.д.), форма которых от субстрата не зависит. Эти ценостеумы в ряде работ, особенно в последнее время, называют “массивные ценостеумы”. Массивными, по свидетельству Б.С.Соколова (1962, стр. 195) и Е.Д.Сошкиной (1962, стр. 291), называются полипники у табулят и колонии у ругоз, где кораллиты плотно прилегают друг к другу. В этом смысле термин “массивный ценостеум” к строматопоройдам неприменим. 3) Ценостеумы дендроидные.

До сих пор считалось, что форма ценостеумов первых двух типов никакого таксономического значения не имеет, но третий тип с давних пор возведен в высокий таксономический ранг (семейство *Idiostromatidae*).

Впервые В.Н.Рябинин (1951) очень подробно остановился на вопросе зависимости формы ценостеумов от среды обитания. Леконт отметил, что в некоторых случаях наблюдается преимущественное развитие той или иной формы ценостеума у тех или иных родов (пластинчатая форма очень распространена у родов *Clathrodictyon* и *Stromatoporella*, желвакообразная – у родов *Stromatopora*, *Parallelopora* и др.), но в то же время у представителей одного и того же рода могут быть и та и другая формы ценостеумов. Возможно, с ликвидацией гетерогенности родов это положение изменится.

Леконт обращает внимание также, что каждая дендроидная форма, за исключением рода *Amphipora* Shulz, систематическое положение которого остается неясным, имеет близко родственные по своему строению роды с ценостеумами первых двух типов. Таким образом, по мнению Леконта, только форма ценостеума не является достаточным основанием для разграничения семейств. Мы поддерживаем эту точку зрения, но считаем вопросы, связанные с формой ценостеумов, требующими дальнейших уточнений.

Латиламины, линии роста, параламины

Вопрос о латиламинах (термин Никольсона) и их таксономическом значении сейчас должен быть пересмотрен. Длительное время господствовало мнение, что латиламины отмечают паузы в развитии колонии, связанные, по-видимому, с сезонными изменениями, и таксономического значения не имеют. Латиламины сравнивались с годовыми кольцами и некоторыми исследователями они назывались “линиями роста”.

Еще в 1940 г. Сугияма по поводу “линий роста” у *Actinostroma astroites* Rosen (ныне род *Densastroma* E. Flug.) писал, что они ничего общего с латиламинами не имеют (Sugiyama, 1940, стр. 102). Это справедливое утверждение не привлекло к себе внимания, и во всех последующих работах для вида *A. astroites* считалось характерным наличие четких латиламин, так же как и для *Clathrodictyon savaliense* Riabinin (ныне род *Plexodictyon* Nestor). В.Н.Рябинин (1953, стр. 33), однако, обратил внимание на то, что латиламины у вида *C. savaliense* “выклиниваются и образуют линзы”. Эту же особенность отметил затем в диагнозе рода *Plexodictyon* и Х.Э.Нестор.

Наблюдения над “латиламинами” сибирских представителей рода *Plexodictyon*, весьма обильных в лудлове Алтая, подтвердило мнение Сугиямы и Несто-

ра, что эти четкие протяженные сплошные пластины часто дихотомизируют (выклиниваются и образуют линзы по Рябинину), как ламины, и поэтому они не могут рассматриваться как зоны нарушения ритма роста (латиламины). Нестор (1966) предложил называть эти пластины параламины. Параламины отличаются от сплошных ламин (см. выше) лишь тем, что они всегда значительно удалены друг от друга и всегда являются дополнительными горизонтальными элементами в ценостеуме, так как в межпараламинарных промежутках обязательно присутствуют горизонтальные элементы другого типа (у *Densastroma* — неправильные петельчатые ламины с полигональными петлями, у *Plexodictyon* шевронообразные инфлекссионные ламины и т.д.).

Таким образом, параламины (бывшие латиламины) у двух родов — *Densastroma* и *Plexodictyon* — получили значение родового признака.

Если рассматривать латиламины как зоны, возникающие периодически и последовательно на поверхности ценостеума под влиянием внешних, по-видимому неблагоприятных условий, то эта зона не может иметь линейного выражения, как параламина, так как формирование такой зоны с нарушенным ритмом роста ценостеума — более или менее длительный процесс, во время которого изменяется параллельность и толщина горизонтальных элементов скелета (даже их окраска), постепенно уменьшаются промежутки между ними (вплоть до частичного или полного исчезновения) и не успевают развиваться вертикальные элементы скелета. Х.Э.Нестор (1964, стр. 13) выделил четыре типа зонального строения ценостеумов, связанные, по его мнению, с изменениями климатических условий. Если бы такая зональность в строении ценостеумов проявлялась только в вертикальном направлении (по мере роста ценостеума), эти четыре типа можно было бы рассматривать как разные этапы одного и того же процесса — возникновение латиламины; но сейчас известны формы, у которых зональность проявляется латерально. Это — роды *Pseudolabechia* Yabe et Sug., *Stylodictyon* Nich. et Mur., *Stylostroma* Gorsk., *Flexiostroma* V. Khalf. и др. и ряд видов других родов, например *Plectostroma intertextiforme* (V. Khalf.) (Халфина, 1960, стр. 44, табл. S -1, фиг. 2). Все это показывает, как много нужно еще сделать, чтобы выяснить ряд вопросов, связанных с зональным строением ценостеумов, и уточнить таксономическое значение этого признака.

Форамены

Форамены — крупные, круглые или овальные, отверстия в ламинах. Этот термин предложили Гэллоуей и Джин (Galloway, Jean, 1957). Никакого систематического значения этому признаку они не придавали, хотя и отметили, что форамены более многочисленны у одних родов и видов, чем у других, и что они не являются поперечными сечениями "зооидных трубок", как полагал Никольсон. Сейчас форамены известны у строматопороидей с любым типом горизонтальных элементов скелета, но особенно отчетливы в сплошных ламинах и у рода *Forolinia* Nestor в цистозных пластинках. Х.Э.Нестор рассматривает этот признак как родовой.

Принимая принадлежность *Stromatoporoidea* к классу *Hydrozoa*, можно высказать предположение, что форамены в ламинах, из которых каждая ранее была верхней поверхностью колонии, могут отмечать местонахождение гидрантов, сообщавшихся через форамены с недифференцированной мягкой тканью.

Вопрос о таксономическом значении фораменов должен привлечь к себе внимание; в настоящее время только у рода *Forolinia* этот признак считается родовым. В целом форамены изучены еще очень слабо.

Промежутки между скелетными элементами

Ячейки, камеры, галереи, интерламинарные промежутки — так называют промежутки между скелетными элементами ценостеумов, построенных ламинами и столбиками. Первыми двумя терминами обозначают "клеточку" в "решет-

ке", построенной названными скелетными элементами, которую мы видим в вертикальном сечении. Дж.Гэллоуей правильно заметил (Galloway, 1957), что промежутки внутри цист (термин Е.Флюгеля) у лабехиид могут рассматриваться как камеры, так как это – огороженные промежутки, а в интерламинарных пространствах их нет. Дж.Гэллоуей и Джин предложили новый термин – галерея, которым обозначили интерламинарные промежутки, пересеченные столбиками, т.е. галереей был назван каждый этаж постройки у строматопороидей со всем его внутренним архитектурным строением. Но в дальнейшем, при описании видов, термин "галерея" эти исследователи стали употреблять в смысле "ячейка" и "камера" (ширина галереи – расстояние между соседними столбиками, форма галереи – форма промежутка, заключенного между двумя соседними столбиками и ламинами в радиальном шлифе и т.д.). Нам представляется, что расстояние между столбиками в вертикальных шлифах правильнее так и называть – промежутки между столбиками.

Интерламинарный промежуток (термин Никольсона и Дж.Мэри), – в русской литературе – межпластинчатые, межламинарные промежутки, которым придавалось только видовое значение. Но конфигурация промежутков между столбиками (в тангенциальных шлифах) от этажа к этажу почти не меняется, если столбики располагаются друг над другом (род *Trupetostroma* Parks и др.) или если они длинные (род *Actinostroma* Nich.), но резко изменяется на каждом этаже, если столбики короткие и несовмещающиеся (род *Simplexodictyon* Vog.). В случае, когда столбики располагаются в шахматном порядке, сходная картина тангенциального шлифа должна наблюдаться через этаж (род *Stromatoporella* Nich.). Другое дело, что эти изменения в тангенциальном сечении более трудно уловимы, чем порядок расположения столбиков в вертикальных шлифах. Но приведенные примеры говорят, что различные виды постоянства или непостоянства расположения столбиков отражают соответствующую активность определенных или изменяющихся от этажа к этажу участков мягких тканей. Этот признак имеет значение родового.

Псевдозооидные трубки – так называли Дж.Гэллоуей и Джин промежутки между вертикальными скелетными элементами у представителей семейства *Stromatoporidae*. У подавляющего большинства родов данной группы строматопороидей (надсемейство *Stromatoporacea*) в тангенциальных шлифах никаких трубок нет, там видны поперечные сечения вермикулярно изогнутых вертикальных пластин, и промежутки между ними таким же образом изогнуты. Поэтому термины "трубка", "туба" ("ценотуба" – Нестор, 1966, стр. 42) к этим родам неприменимы. Наиболее удачным мы считаем термин О.В.Богоявленской (1968, стр. 10), предложенный для обозначения этих вермикулярных промежутков, – "меандры". Но с течением геологического времени изгибы вертикальных пластин у ряда родов этого надсемейства все более и более усложняются, образуют замкнутые петли и приводят к образованию настоящих трубок. У некоторых родов, наряду с трубками, сохраняются еще меандры (род *Parallelopora* Barg.), у других – последние полностью отсутствуют (род *Salairella*). Для этих трубок, несмотря на то что это частный случай меандра, может быть, и следует сохранить термин Дж.Гэллоуей – "псевдозооидные трубки" (у нас нет данных, что они являлись местом обитания зооидов). Появление таких трубок соответствует более поздней стадии развития.

Литература

Богоявленская О.В. 1965 а. О таксономическом значении астрориз. – Труды Первого Всесоюз. симпозиума по изуч. ископ. кораллов СССР, вып. 2

Богоявленская О.В. 1965 б. Род *Tienodictyon* из девона Урала. – Палеонтол. журн., № 3.

Богоявленская О.В. 1968. К морфологической терминологии строматопороидей. – Палеонтол. журн. № 2.

Власов А.Н. 1961. Кембрийские строматопороидеи. – Палеонтол. журнал № 3.

- Нестор Х.Э. 1964. Строматопорониды ордовика и лландоверии Эстонии. Изд-во АН ЭССР. Таллин.
- Нестор Х.Э. 1966. Строматопорониды венлока и лудлова Эстонии. Изд-во АН ЭССР. Таллин.
- Рябинин В.Н. 1937. Силурийские строматопорониды Монголии и Тувы. - Труды Монгольск. экспедиции АН СССР, № 37, вып. 7.
- Рябинин В.Н. 1951. Строматопорониды Эстонской ССР. - Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 43.
- Рябинин В.Н. 1953. Силурийские строматопорониды Подолии. - Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 67.
- Рябинин В.Н. 1955. Верхнедевонские строматопорониды Тимана. - Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 90.
- Соколов Б.С. 1962. Табуляты. Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнотолостные, черви, М., Изд-во АН СССР.
- Сошкина Е.Д. 1962. Четырехлучевые кораллы. Общая часть. Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнотолостные, черви. Изд-во АН СССР.
- Халфина В.К. 1956. О фауне девонских строматопоронид и гелиолитид обнажения Белый Камень на р. Кара-Чумыш (юго-западная окраина Кузбасса). - Труды Томск. ун-та, т. 135.
- Халфина В.К. 1960. Строматопорониды. В кн.: Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области, т. 2. Труды СНИИГГИМС, вып. 20.
- Халфина В.К. 1968. О новых родах строматопоронид из девонских отложений Юго-западной окраины Кузбасса и Алтая - Труды Томск. ун-та, т.202, серия геол.
- Хромых В.Г. 1966. О присутствии астрориз у строматопоронид рода *Dendrostoma* Lecompte - Докл. АН СССР, 168, № 6.
- Яворский В.И. 1950. Девонские *Stromatoporella* и их значение для стратиграфии. - Вopr. палеонтол. т. 1.
- Яворский В.И. 1955, 1957, 1961, 1963. Строматопорониды СССР. - Труды ВСЕГЕИ. ч. 1-1955, нов. серия, т. 8; ч. 2-1957, нов. серия, т.18, ч. 3-1961, нов. серия, т. 44; ч. 4-1963, нов. серия, т. 87.
- Fagerstrom J.A. 1961. The fauna of the Middle Devonian Formosa reef ls. Ontario. J.Paleontol., N 1, 35.
- Flügel E. 1959. Die Gattung *Actinostroma* Nich. und ihre Arten. - Ann. Natur. Hist. Mus., 63.
- Galloway J.J. 1957. Structure and classification of the Stromatoporoidea. - Bull. Amer. Paleontol., v. 37, N 164.
- Galloway J.J., St.Jean J.Ir. 1957. Middle Devonian Stromatoporoidea of Indiana, Kentucky, and Ohio. - Bull. Amer. Paleontol., 37, N 162.
- Lecompte M. 1951, 1952. Les stromatoporoides du Dévonien moyen et supérieur du bassin de Dinant. - Inst. Roy. sci., Nat. Belgique. Mem., N 116; Deuxième partie, N 117.
- Lecompte M. 1956. Stromatoporoidea. - In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Geol. Soc. Amer., pt F.
- Nicholson H.A. 1886-1892. A Monograph of the British Stromatoporoides. Paleontol. Soc. London.
- Parks W.A. 1936. A Devonian stromatoporoids of North America. - Univ. Toronto Stud. Geol. serv., N 39.
- St.Jean J.Ir. 1962. Micromorphology of the stromatoporoid genus *Stictostroma* Parks - J.Paleontol., v. 36, N 2.
- St.Jean J.Ir. 1964. Maculate tissue in Stromatoporoidea. - Abstract. Geol. Soc. Amer., Spec. Paper, N 76.
- St.Jean J.Ir. 1967. Maculate tissue in Stromatoporoidea. - Micropaleontology, 13, N 4.
- Stearn C.W. 1966. The microstructure of stromatoporoids. - Paleontology, 9, pt. 1.
- Sugijama T. 1940. Stratigraphical and Palaeontological studies of the Gotlandian deposits of the Kitakami Mountainland. - Sci. Rep. of the Tohoku imp. univ. Japan. second ser. (Geology), 21, N 2.

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ БРАХИДИИ ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ И РАННЕМЕЗОЗОЙСКИХ Terebratulida

Введение

Одним из наиболее важных скелетных образований отряда Terebratulida, имеющим большое значение для систематики этой группы, являются ручные поддержки. Последние тесно связаны с важнейшим органом брахиопод – лофофором, контролирующим питание организма. Лофофор в своем онтогенезе претерпевает сложные видоизменения (Beecher, 1897), в связи с чем поддерживающий его брахийд нередко также проходит сложные стадии метаморфоза. Данные по постэмбриональному развитию ручных поддержек очень важны для систематических построений, особенно для создания филогенетической системы.

Впервые на возможность использования онтогенетических данных длиннопетельчатых теребрателлоидных брахиопод для систематики этой группы указал Е.Делоншам (Deslongchamps, 1884), но первая стройная система, сохраняющая свое значение до настоящего времени, была предложена Бичером (Beecher, 1895). К настоящему времени относительно полные данные имеются по онтогенезу теребрателлоидных брахиопод, основанные большей частью на современном материале (Friele, 1877; Deslongchamps, 1884; Fischer, Oehlert, 1891, 1892; Beecher, 1895; Конжукова, 1948, 1957; Elliott, 1949 и др.) и в значительно меньшей мере на ископаемом (Moore, 1860; Elliott, 1947, 1952; Дагис, 1958, 1968; Смирнова, 1962; Бабанова, 1964; Кац, 1962; Steinich, 1965)¹.

Для короткопетельчатых теребратулоидных форм имеющиеся данные по постэмбриональному развитию ручных поддержек несравненно менее полные. Первые краткие сведения об онтогенезе петли верхнепалеозойского рода *Dielasma* были получены Бичером и Шухертом (Beecher, Schuchert, 1893), которые позднее были повторены Уатсоном (Watson, 1909). Стели (Stehli, 1956) привел краткие сведения об онтогенезе рода *Cranaena*. Центронелловая петля у молодых экземпляров *Cranaena dorsisulcata* описана Картером (Carter, 1967). Среди мезозойских родов онтогенез петли *Rhaetina* описан нами (Дагис, 1958) и рода *Chatwinothyris* Штайнихом (Steinich, 1965). У современных теребратулид постэмбриональное развитие ручных поддержек частично описано у рода *Neothyris* (Douville, 1879; Deslongchamps, 1884) и некоторых Cancellothyridae (Morse, 1873 и др.).

В результате этих исследований было выяснено, что петли теребрателлоидных брахиопод проходят в своем онтогенезе сложные стадии метаморфоза и развиваются как от кардиналия, так и от септального столбика (вторичные элементы петли по Бичеру). Теребратулоидные формы, петля которых состоит исключительно из первичных элементов, растущих только от кардиналия (аналоги нисходящих ветвей теребрателляций), лишены сложных стадий метаморфоза. Небольшие онтогенетические изменения наблюдаются лишь у древних представителей, которые заключаются в постепенном превращении центронелловой петли в петлю теребратулоидную. Мезо-кайнозойские теребратулиды, по единодушному мнению палеонтологов, имеют прямое развитие петли. Центронелловая стадия у этих форм считалась утерянной в результате тахигенезиса (Thomson, 1926).

¹ Полный исторический обзор работ по онтогенезу теребрателляций до 1952 г. имеется в работе Эллиотта (Elliott, 1952).

В предыдущей работе мы показали, что постэмбриональное развитие ручных поддержек у разных представителей Terebratulida является более сложным (Дагис, 1968). Излагаемый ниже материал содержит описание новых типов онтогенетического развития теребратулрид, являющихся, на наш взгляд, одной из наиболее важных цепей в познании сложного процесса эволюции этого отряда.

Методика работ

Крайняя редкость работ по онтогенезу ископаемых теребратулоидных брахиопод прямо пропорциональна трудоемкости процесса изучения. Многие формы претерпевают все модификации на очень ранних стадиях развития, когда исследуемые экземпляры имеют размеры всего в несколько миллиметров, что создает значительные трудности, как при сборе коллекции, так и во время последующей ее обработки.

В связи с тем, что в нашей коллекции нет образцов, пригодных для обработки очень эффективным методом химической препарировки, все исследования проводились по методике разработанной Мюр-Вуд (Muir-Wood, 1934), заключающейся в изготовлении очень частых, ориентированных параллельных срезов. В связи с небольшими размерами исследуемых объектов, фиксирование образцов в форме производилось при помощи гипса, разведенного на жидком декстриновом клее. Самые мелкие особи, менее 3 мм длиной, закреплялись в более твердом и прозрачном материале, каковым были избраны эпоксидные смолы. Шлифование проводилось в одной плоскости, перпендикулярной плоскости смыкания створок, т.е. делались только поперечные срезы. Средняя частота срезов 0,1 мм.

Для шлифования отбирались возрастные ряды одного вида изучаемого рода, собранные в одном местонахождении. Во избежание возможностей путаницы если не в форме, то в темпах онтогенетического развития, молодые особи собирались из тонких прослоев или линз (в массивных породах), содержащих взрослые экземпляры только одного вида исследуемого рода. (Молодые экземпляры разных родов хорошо различаются по строению кардиналия и апикальной части раковины даже среди самых маленьких изученных форм, что исключает смешение возрастных стадий разных родов.) В связи с тем, что значительное количество особей имеет обломанные или частично поврежденные ручные поддержки (хорошей сохранности ручные поддержки обнаруживаются в лучшем случае у каждого третьего исследованного экземпляра), для шлифования отбирались экземпляры, лишенные даже мельчайших повреждений, поскольку такие формы, как правило, имеют дефекты и в строении ручного аппарата.

По сериям зарисовок поперечного сечения раковин изготавливались графические реконструкции в плане смычной плоскости (вид со стороны брюшной створки) и в боковом плане. Для экземпляров, показывающих наиболее существенные модификации ручных поддержек в онтогенезе, наряду с реконструкциями петли, приводится и исходный материал – серии поперечных срезов.

Онтогенезы ручных поддержек

Род *Labaia* Licharew

Онтогенез изучен у единственного вида этого рода – *Labaia muir-woodae* Licharew. Материал собран на северо-западном Кавказе в бассейне р. Малая Лаба (балка Никитина) из верхнепермских отложений (уруштенская свита).

Наиболее молодые исследованные экземпляры *Labaia muir-woodae* длиной 2,8 мм имеют длинную центронелловую петлю, простирающуюся на 2/3–3/4 длины спинной створки. Эхмидий хорошо выраженный, заостренный. Вертикальная пластина высокая и длинная, простирается только в вентральном направлении (рис.1а).

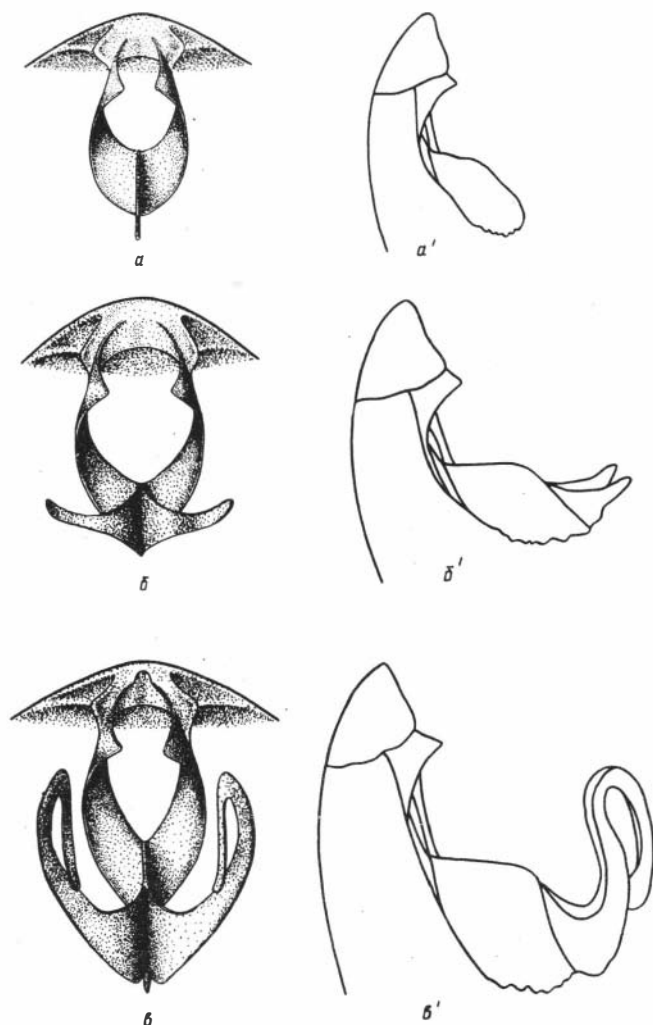


Рис. 1. Постэмбриональное развитие петли у *Labaia muir-woode* Licharew

Реконструкции по сериям срезов;

а - длина 2,8 мм; б - длина 3,5 мм; в - взрослый экземпляр. На этом и последующих рисунках а, б и т.д. обозначают виды со стороны брюшной створки, а, б и т.д. - виды сбоку

Следующая стадия развития ручных поддержек была обнаружена у двух экземпляров длиной 3-3,5 мм. Сама петля на этой стадии в принципе сохраняет центронеелловый облик, но на вентральном крае вертикальной пластины возникают дополнительные ленты, простирающиеся в задне-брюшном направлении. На этой стадии постэмбрионального развития ручные поддержки *Labaia muir-woodae* практически тождественны взрослой петле рода *Timorina* Stehli (рис.16,2).

При дальнейшем росте петли эти дополнительные ленты вытягиваются, что приводит к образованию взрослой петли. Последняя также является по типу центронеелловой, в ней отчетливо различаются нисходящие ветви и вертикальная пластина, но модифицирована сильным развитием дополнительных лент, которые сначала идут от вертикальной пластины в задне-брюшном направлении, а затем резко изгибаются и меняют направление на противоположное (рис.1в). Длина взрослой петли большая, равна примерно 2/3 длины спинной створки.

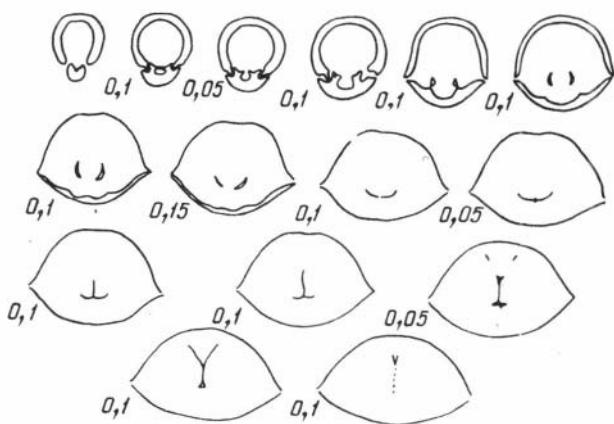


Рис. 2. Серия поперечных срезов через раковину молодого экземпляра *Labaia muir-woodae* Licharew длиной 3,5 мм. Северо-Западный Кавказ, бассейн р.Малой Лабы, балка Никитина. Верхняя пермь

Суммируя приведенные выше данные, следует отметить, что постэмбриональные изменения брахидия у рода *Labaia* невелики и заключаются, кроме увеличения размеров петли, в постепенном появлении своеобразных дополнительных лент. Метаморфоз петли *Labaia muir-woodae* проходит довольно быстро и особи длиной в 4 мм уже имеют взрослую петлю.

Род *Gefonia* Licharew

Онтогенез брахидия рода *Gefonia* изучен у типового вида - *G. cubanica* Licharew. Возраст и местонахождение образцов те же, как и у *Labaia muir-woodae*. Наиболее молодые особи *Gefonia cubanica* (длиной 3,0 мм), имеющиеся в нашей коллекции, сильно перекристаллизованы, но те отрывочные сведения, которые удалось собрать, свидетельствуют скорее о том, что петля у них была длинная, центронелловая по плану построения.

У экземпляра длиной в 3,8 мм (рис.3а, 4а) петля сохраняет в целом центронелловый облик, но от вертикальной пластины, простирающейся в основном в вентральном и лишь в незначительной степени в дорзальном направлении, уже имеются хорошо развитые дополнительные ленты. Эта стадия описана выше для *Labaia muir-woodae* и соответствует взрослой петле рода *Timorina*.

Следующая стадия роста петли изучена у трех экземпляров длиной от 4,4 до 5,5 мм. На этой стадии уже отчетливо заметна резорбция передней части вертикальной пластины и ее превращение в поперечную ленту (рис.3б, 4б). Вертикальная пластина сохраняется лишь вблизи соединения нисходящих ветвей петли. Передний край петли сильно расчленен и намечаются уже правая и левая половины ручного аппарата, которые, однако, еще полностью не разобщены. Петля на этой переходной стадии также длинная, достигает 2/3-3/4 длины спинной створки. Дополнительные ленты петли развиты примерно в такой же степени, как и на предыдущей стадии.

При дальнейшем росте петли происходит полная резорбция вертикальной пластины и ее превращение в поперечную ленту. Взрослая петля у *Gefonia cubanica* имеет вид несколько видоизмененной теребратулоидной, довольно длиннофланговой петли, с очень длинными нисходящими лентами и поперечной лентой, от переднего конца которой по направлению к замочному краю отходят длинные дополнительные ленты (рис.3в). Ручной аппарат в целом длинный, достигает 3/4 длины створки.

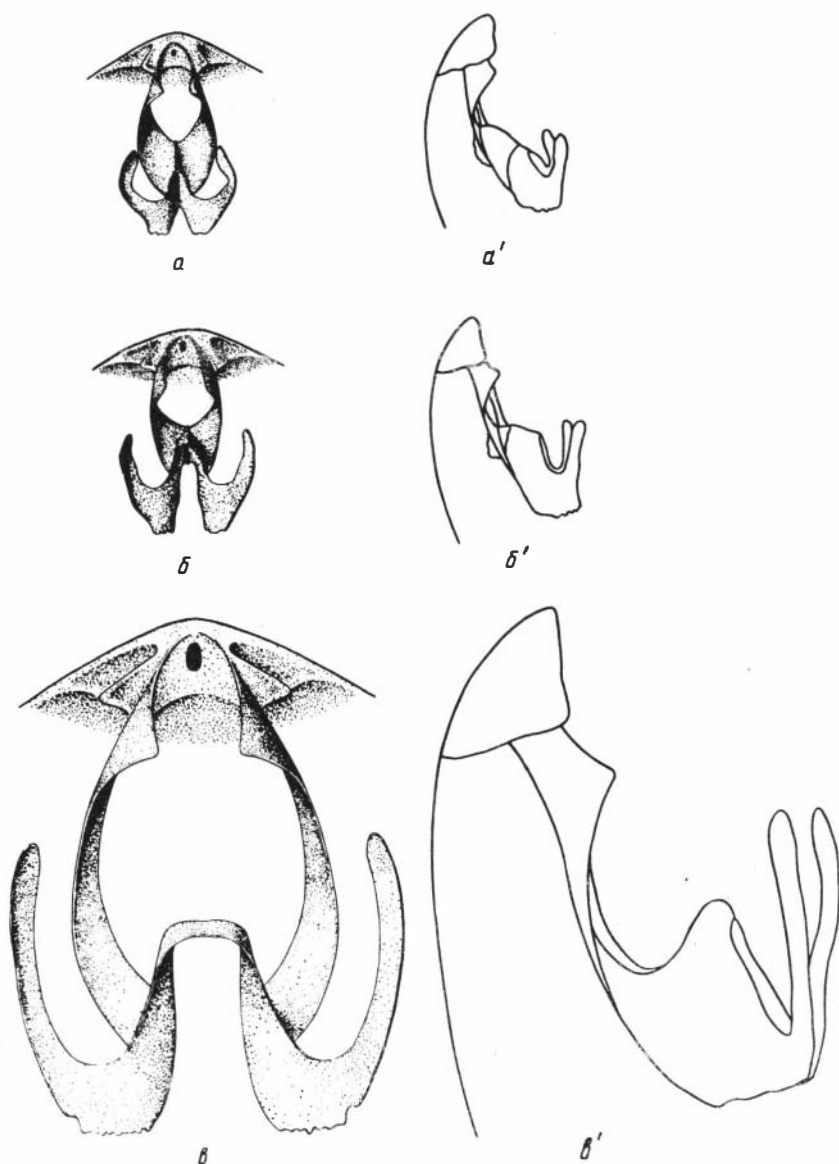


Рис.3. Постэмбриональное развитие петли у *Gefolia cubanica* Licharew. Реконструкция по сериям срезов;

а – длина – 3,8 мм; б – длина 4,4 мм; в – взрослый экземпляр

Род *Plectoconcha* Cooper

Изучалось постэмбриональное развитие нового вида *Plectoconcha variabilis* sp. nov. из анизийских отложений Приморья. Материал собран на побережье Амурского залива Японского моря (мыс Атласова), вблизи Владивостока

Наиболее молодые исследованные экземпляры длиной от 2,5 до 3,5 мм имеют отчетливую центронелловую петлю, достигающую половины длины створки (рис.5а, 6а). Эхмидий у этих форм отчетливо выражен. Вертикальная пластина отходит от линии соединения нисходящих лент только в вентральном направлении. Передний конец вертикальной пластины свободный, т.е. длина пластины больше длины эхмидия.

У более крупных экземпляров длиной в 3,5–4,2 мм начинаются существенные изменения в строении ручных поддержек. Так разобщается эхмидий, из обеих половин которого начинают формироваться фланги петли, и начинается

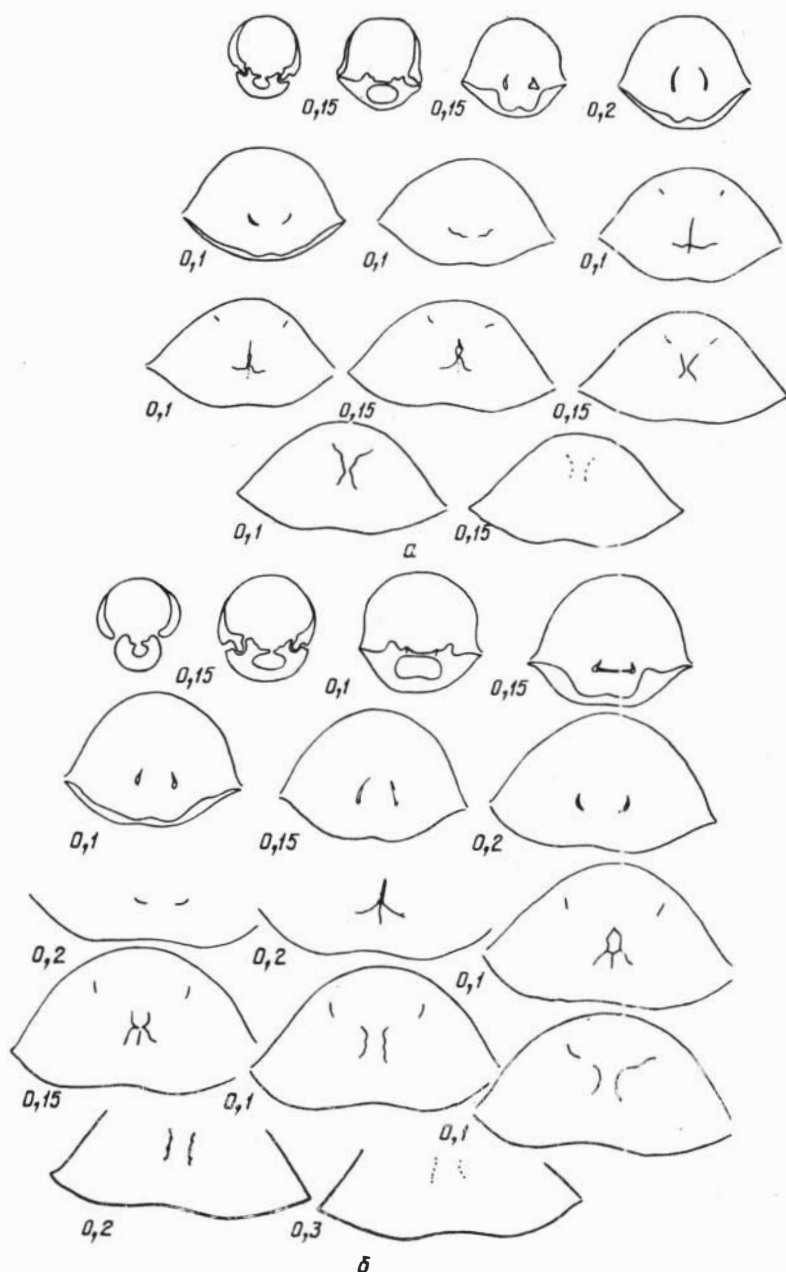


Рис. 4. Серия поперечных срезов через раковины молодых экземпляров *Gefusia cubanica* Licharew

а - длина экземпляра 3,8 мм; б - длина экземпляра 4,4 мм. Северо-Западный Кавказ, бассейн р.Малой Лабы, балка Никитина. Верхняя пермь

разделение петли, идет усиленная резорбция вертикальной пластины, сопровождающаяся появлением и увеличением вентрального изгиба участков нисходящих лент, примыкающих к вертикальной пластине (рис.56, 66). Таким образом, на этой стадии уже заметно начало процесса постепенного превращения центронелловой петли в петлю теребратулоидную.

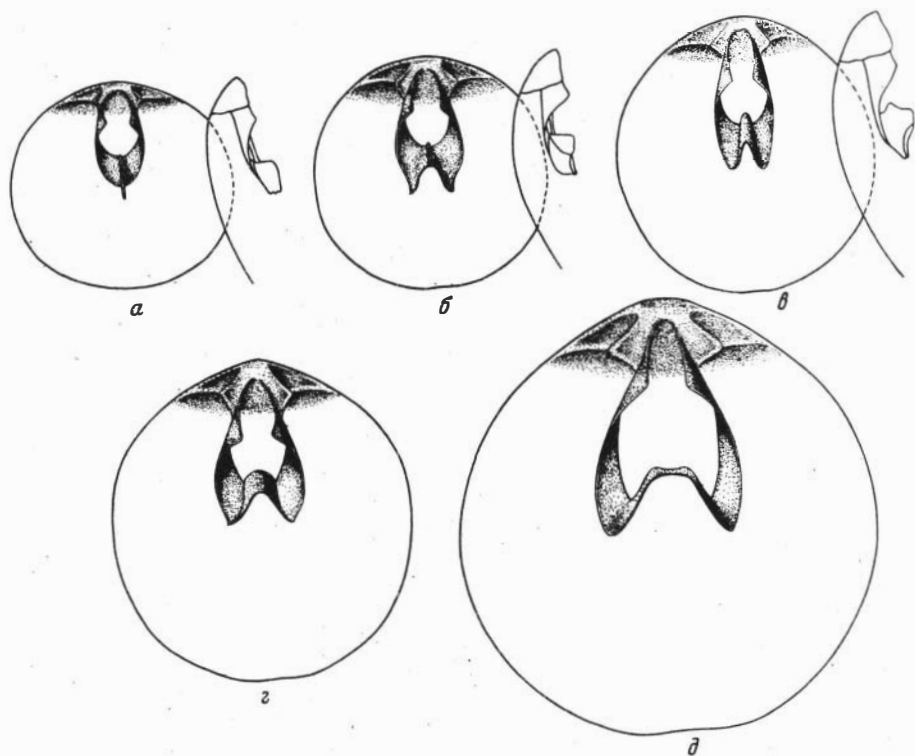


Рис. 5. Постэмбриональное развитие петли у *Plectoconcha variabilis* sp. nov. Реконструкции по сериям срезов
а - длина 3 мм; б - длина 4,1 мм; в - длина 4,7 мм; г - длина 5,2 мм; д - взрослый экземпляр

При дальнейшем росте происходит разделение нисходящих ветвей петли, которое совпадает с полной резорбцией вертикальной пластины и ее превращением в поперечную ленту. Ранние теребратулоидные петли (рис. 5в, 7а) имеют еще сходящиеся нисходящие ветви и очень узкую и высокую поперечную ленту. В дальнейшем происходит постепенное расширение поперечной ленты (рис. 5г, 7б) и взрослая петля имеет уже сильно расходящиеся ветви, соединенные трапецевидной поперечной лентой. Петли, вполне сравнимые со взрослыми (т.е. теребратулоидные), имеются у экземпляров длиной около 5 мм.

В течение онтогенеза у рода *Plectoconcha*, заметно меняется относительная длина петли. Если наиболее молодые, обладающие центронецелловой петлей имеют длину ручных поддержек, равную $2/3$ и более длины спинной створки, то взрослые особи имеют петлю, не превышающую $2/5-1/3$ длины спинной створки.

Род *Fletcherithyris* Campbell

Изучен онтогенез раннетриасового представителя этого рода - *Fletcherithyris margaritovi* (Bittner). Материал собран из оленекских отложений Болгарии, в районе Восточной Старой Планины, бассейн р. Луда Камчия, Каравельово.

Онтогенез петли у *F. margaritovi* очень близок к таковому, описанному для предыдущего рода. Молодые особи длиной от 2,5 до 3 мм имеют центронецелловую петлю с обособленным, но в разной степени развитым эхмидием и

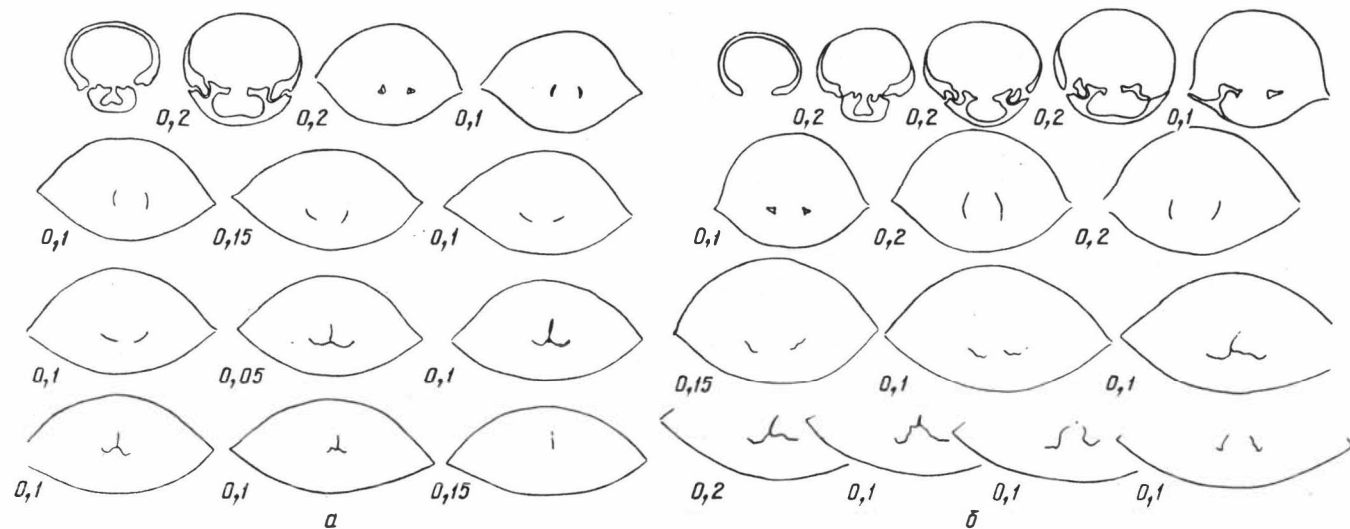


Рис. 6. Серия поперечных срезов через раковины молодых экземпляров *Plectoconcha variabilis* sp. nov. а - длина экземпляра 3 мм; б - длина экземпляра 4,1 мм. Приморский край, Амурский залив Японского моря, мыс Атласова. Средний триас, анизийский ярус

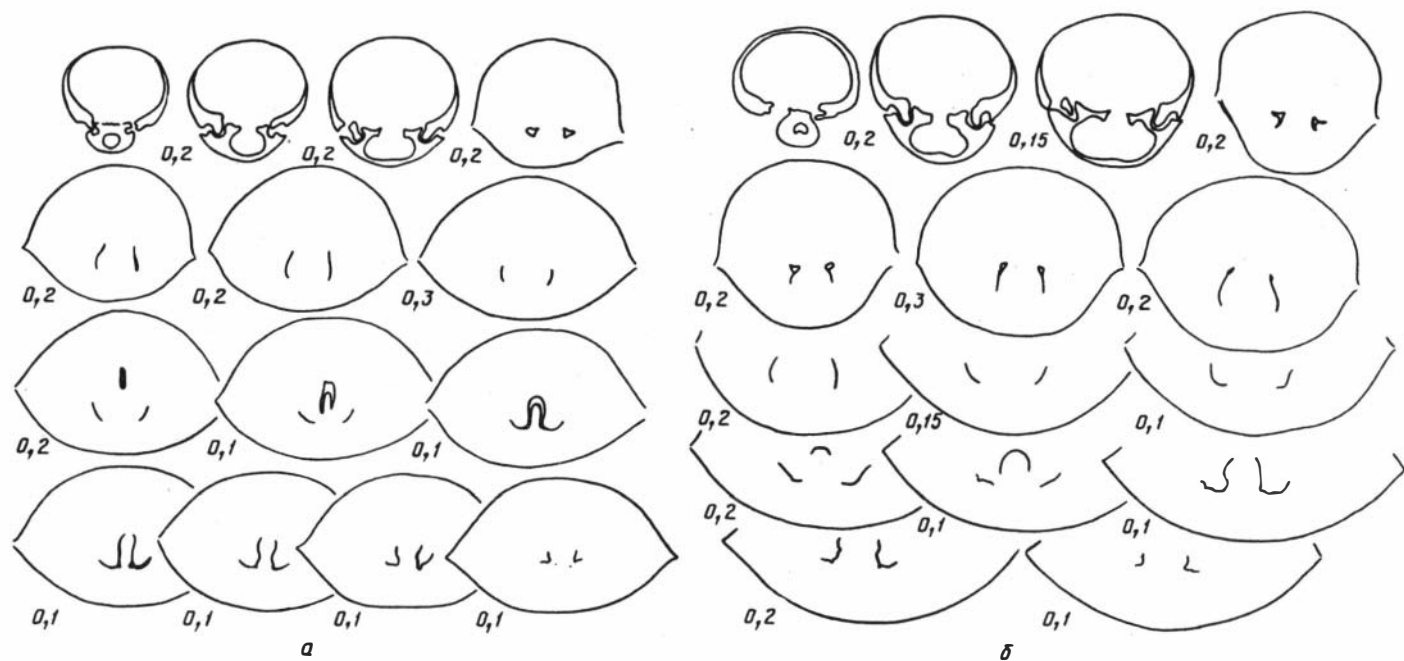


Рис. 7. Серия поперечных срезов через раковины молодых экземпляров *Plectoconcha variabilis* sp. nov.

а - длина экземпляра 4,7 мм; б - длина экземпляра 5,2 мм. Приморский край, Амурский залив Японского моря, мыс Атласова. Средний триас, анизийский ярус

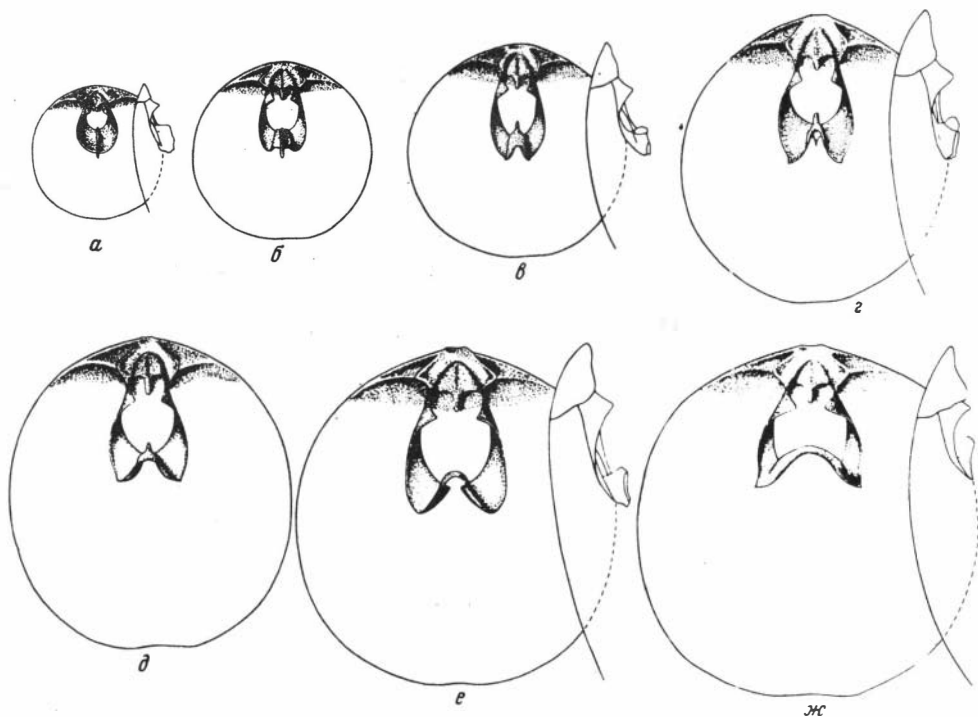


Рис. 8. Постэмбриональное развитие петли у *Flecherithyris margaritovi* (Bittner). Реконструкции по сериям поперечных срезов;

а - длина 2,5 мм; б - длина 3,6 мм; в - длина 4,1 мм; г - длина 5,2 мм; д - длина 5,7 мм; е - длина 6,8 мм; ж - взрослый экземпляр

вертикальной пластиной, простирающейся как в вентральном, так и в дорзальном направлении от места слияния нисходящих лент (рис.8а, 9а). У более крупных экземпляров, длиною в 3–3,8 мм намечается резорбция переднего края эхмидия и уменьшение вертикальной пластины (рис.9б; 9б). В дальнейшем, при длине особей 4,0–6,0 мм, идет прогрессирующая резорбция эхмидия и разобщение нисходящих ветвей, сопровождающихся резорбцией вертикальной пластины, на месте которой постепенно развивается поперечная лента (рис.8в–д; 9в, 10а). Особи длиною в 5,5–6 мм уже имеют в принципе теребратулоидную петлю, с разделанными нисходящими ветвями, которая отличается от взрослой только более узкой поперечной лентой и менее расходящимися нисходящими лентами (рис.8е; 10б). Так же, как и у рода *Plectoconcha*, здесь наблюдается уменьшение относительной длины ручных поддержек с возрастом.

Род *Angustothyris* gen. nov.

Постэмбриональное развитие этого рода описано на основании исследования молодых особей *Angustothyris angustaeformis* (Boeckh.). Материал происходит из анизийских отложений Северо-Западного Кавказа, с р.Сахрай, вблизи впадения последней в р.Дах (бассейн р.Белой).

Наиболее простая центронелловая петля у этого вида была обнаружена у трех экземпляров длиною от 3,5 до 5,5 мм. Характерной особенностью центронелловой стадии *A. angustaeformis* является сильное развитие дорзальной части вертикальной пластины, которая может быть сильнее выражена, чем ее вентральная часть (рис.11а, 12а).

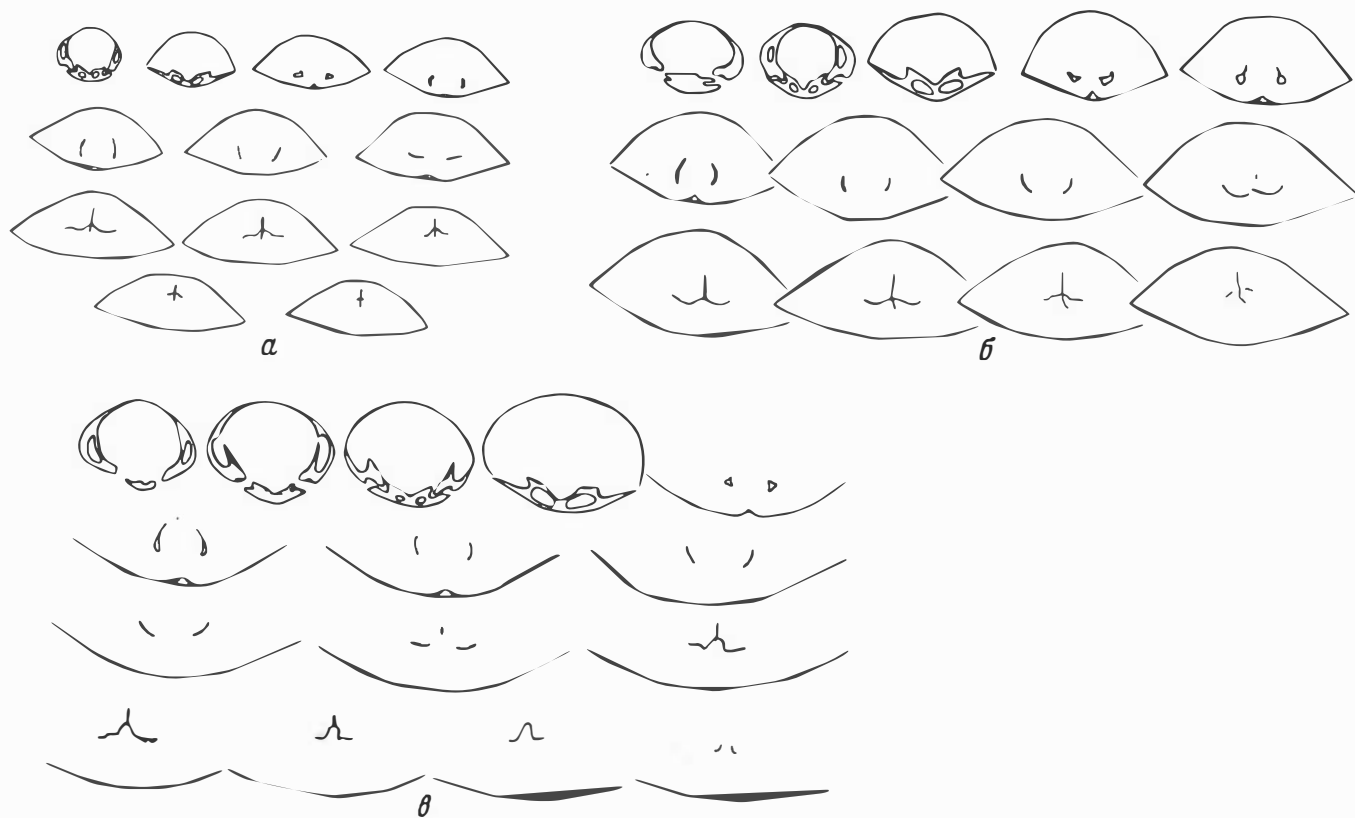


Рис. 9. Серии поперечных срезов через раковины молодых экземпляров *Fletcherithyris margaritovi* (Bittner);

а - длина экземпляра 2,5 мм; б - длина экземпляра 3,6 мм; в - длина экземпляра 4,1 мм. Болгария, Восточная Стара Планина, басс. р.Луда-Камчия, Каравельово. Нижний триас, оленекский ярус

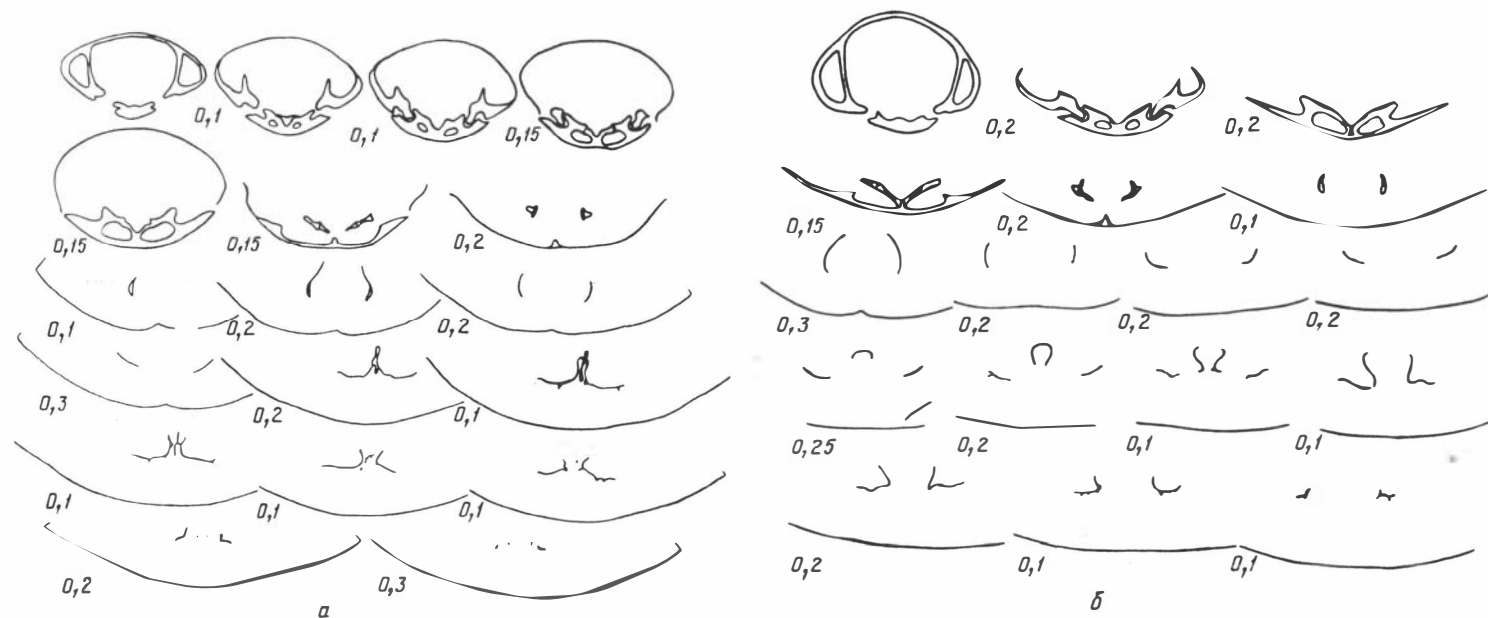


Рис. 10. Серии поперечных срезов через раковины молодых экземпляров *Fletcherithyris margaritovi* (Bittner);

а - длина экземпляра 5,7 мм; б - длина экземпляра 6,8 мм; Болгария, Восточная Стара Планина, басс. р.Луда-Камчия, Каравельово. Нижний триас, оленекский ярус

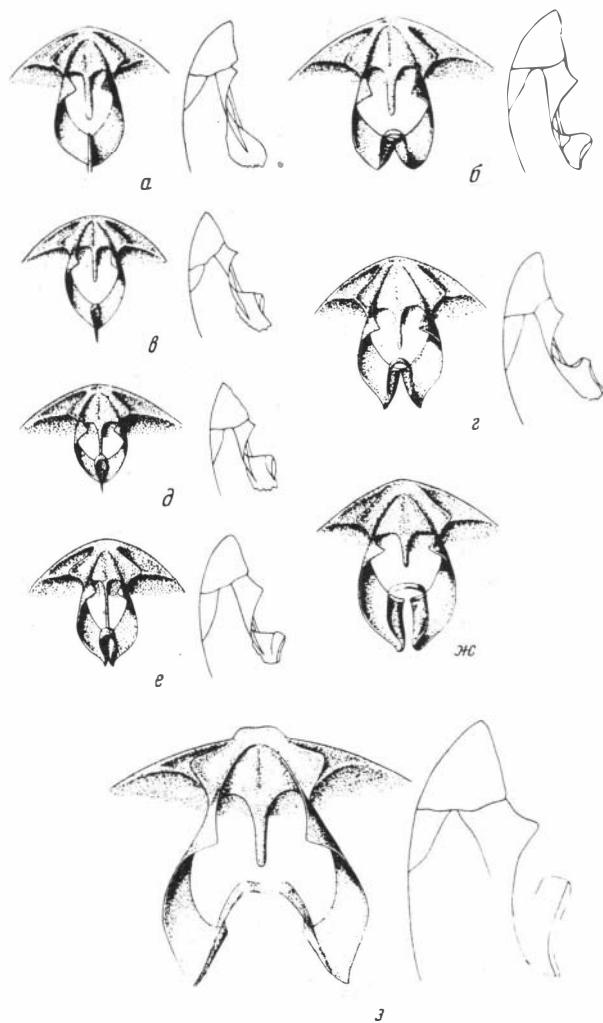


Рис. 11. Постэмбриональное развитие петли у *Angustothyris angustaeformis* (Boeckh.) Реконструкции по сериям поперечных срезов

а - длина 5,5 мм; б - длина 5,3 мм; в - длина 4,5 мм; г - длина 5,4 мм; д - длина 6,8 мм; е - длина 7,0 мм; ж - длина 8,0 мм; з - взрослый экземпляр

Следующая модификация ручных поддержек заключается в появлении на вентральном гребне вертикальной пластины вторичных образований, напоминающих колпачок у даллинидных брахиопод. Первичная петля по-прежнему центронелловая, хорошо развит эхмидий и вертикальная пластина, но последняя уже имеет сокращенные размеры дорзальной части (рис.11б,в; 12б,в). Эта стадия была обнаружена у четырех экземпляров длиной от 4 до 5,5 мм.

При дальнейшем росте петли происходит увеличение вторичных элементов и их миграция по вертикальной пластине к месту соединения нисходящих ветвей. Одновременно начинаются резорбция эхмидия и процесс разделения, ручного аппарата, в связи с чем в передней части брахидия образуется отчетливая вырезка (рис.11г; 13а).

Дальнейший метаморфоз поддержек ручного аппарата заключается в постепенном исчезновении вертикальной пластины и соединении вторичных и первичных элементов петли. Этот процесс сопровождается усиленной резорбцией

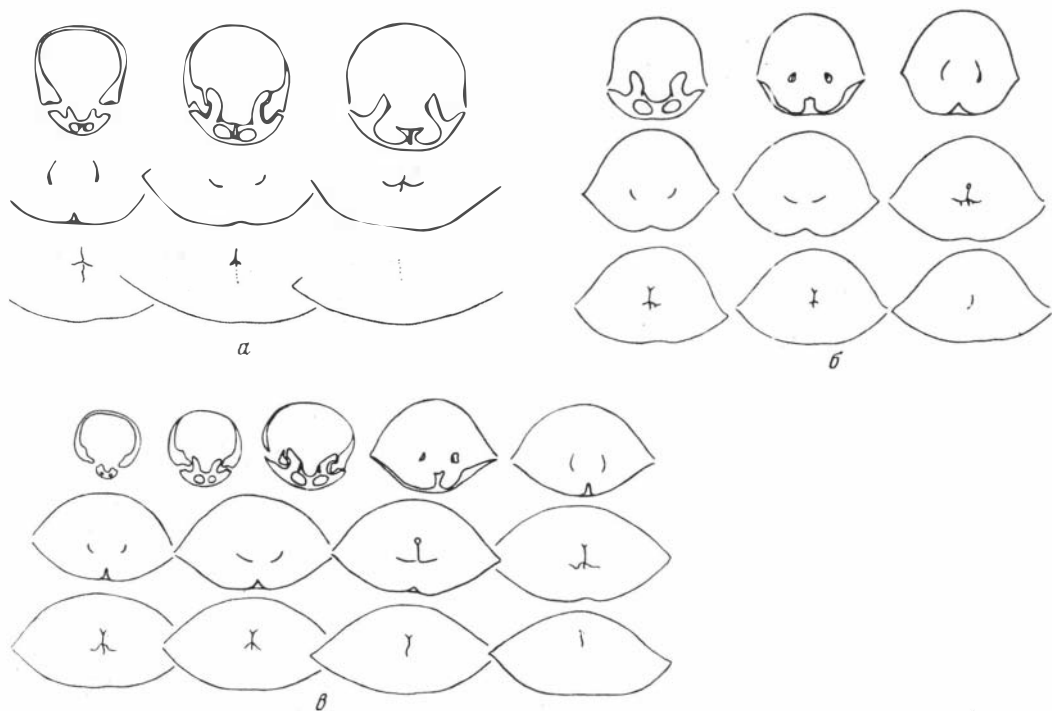


Рис. 12. Серии поперечных срезов через раковины молодых экземпляров *Angustothyris angustaeformis* (Boeckh); а - длина экземпляра 5 мм; б - длина экземпляра - 5,3 мм; в - длина экземпляра - 4,5 мм. Северо-Западный Кавказ, р.Сахрай (басс. р.Белой), Средний триас, анизийский ярус

передней части брахидия, приводящей к разъединению левой и правой половин петли. Несколько последовательных стадий, иллюстрирующих сказанное, приведено на рис.11д,е,ж, рис.13б и рис.14а,б. Они обнаружены у экземпляров длиной в 6-8 мм. Более крупные экземпляры уже имеют петлю, в принципе сходную с таковой взрослых форм. Петля у взрослых экземпляров *Angustothyris angustaeformis* довольно длинная, простирается обычно более чем на половину длины спинной створки, имеет резко оттянутую к замочному краю поперечную ленту, которая, несмотря на большое морфогическое сходство с таковой у описанного выше рода *Plectoconcha*, имеет совершенно иное происхождение. В целом постэмбриональное развитие ручных поддержек рода *Angustothyris* такое же, как и у мезозойских длиннофланговых лобоидотираций (Дагис, 1968).

Род *Aulacothyroides* Dagys

Постэмбриональное развитие петли изучено у нового вида *Aulacothyroides sudzuchensis* sp. nov. Материал происходит из карнийских отложений Приморья (бассейн р.Судзухэ, вблизи пос.Коркаменка).

Самые молодые исследованные экземпляры, длиной 1,9-2,4 мм имеют длинную петлю центронеллового типа с вертикальной пластиной, простирающейся преимущественно в вентральном направлении. Дорзальная часть вертикальной пластины слабо развита или отсутствует. Среди трех исследованных экземпляров, дорзально простирающаяся вертикальная пластина была обнаружена только у одной формы (рис.15а, 16а).

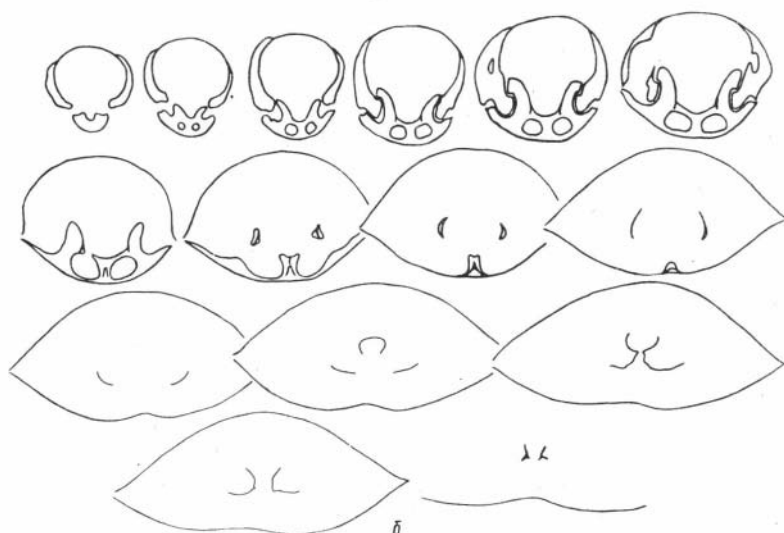
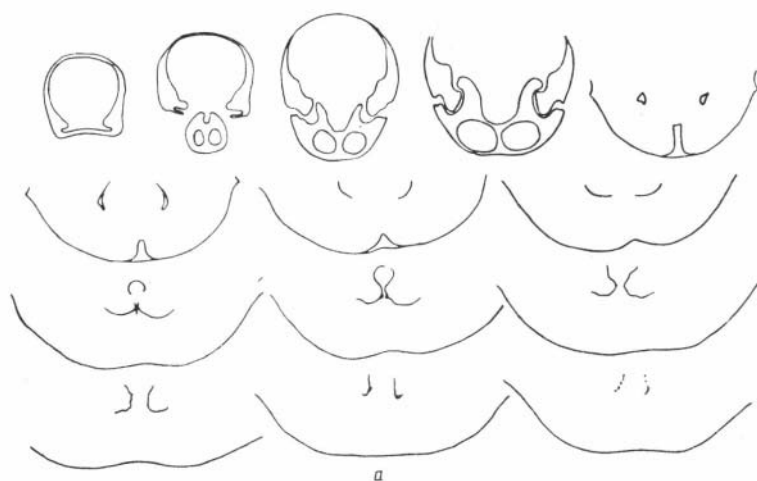
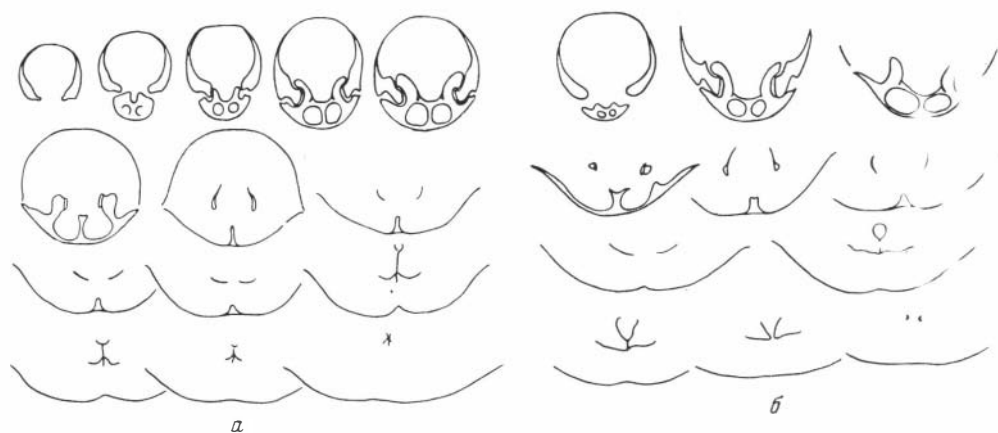


Рис. 13. Серии поперечных срезов через раковины молодых экземпляров *Angustothyris angustaeformis* (Boeckh);
а - длина экземпляра 5,4мм; б - длина экземпляра 6,8 мм; Северо-Западный Кавказ, р. Сахрай (басс. р.Белой). Средний триас, анизийский ярус

Рис.14. Серии поперечных срезов через раковины молодых экземпляров *Angustothyris angustaeformis* (Boeckh)
а - длина экземпляра 7,0 мм; б - длина экземпляра 8,0 мм. Северо-Западный Кавказ, р.Сахрай (басс. р.Белой). Средний триас, анизийский ярус

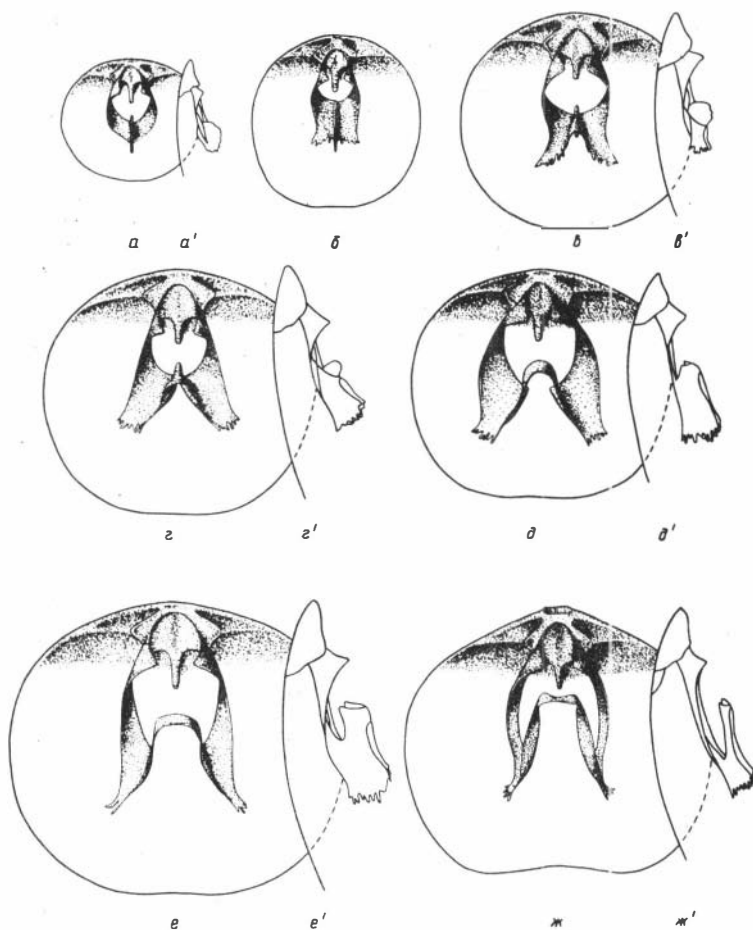


Рис. 15. Постэмбриональное развитие ручных поддержек *Aulacothyroides sudzuchensis* sp. nov. Реконструкции по сериям поперечных срезов; а — длина 1,9 мм; б — длина 2,5 мм; в — длина 3,8 мм; г — длина 4,2 мм; д — длина 4,4 мм; е — длина 5,6 мм; ж — взрослый экземпляр

У более крупных экземпляров, длиной 2,5–3 мм намечается удлинение эхмидия и одновременная резорбция его передней части. В результате передняя часть эхмидия расщепляется и образуются зачатки флангов петли. На этой стадии появляются довольно длинные шипы, приуроченные к передней части петли. Вертикальная пластина по-прежнему хорошо развита, направлена вентрально от места слияния нисходящих ветвей (рис.15б).

При дальнейшем росте происходит довольно сильное изгибание в вентральном направлении участков петли, примыкающих к вентральной пластине. Этот процесс начинается с передней части петли и сопровождается резорбцией вертикальной пластины. Также интенсивно идет растворение передней части петли, приводящее к все большему разъединению левой и правой половин поддержек ручного аппарата. Шипы на передней части петли получают еще большее развитие (рис.15в,г; 16б,в). Подобного типа петля была обнаружена у четырех экземпляров, длиной от 3,5 до 4,5 мм.

Более поздняя стадия постэмбрионального развития петли обнаружена у экземпляра длиной в 4,4 мм (рис.15д; 17а). У него уже полностью резорбирована вертикальная пластина и разъединены обе половины ручных поддержек. Петля на этой стадии имеет длинные и довольно широкие нисходящие ленты, от которых под крутым углом в сторону брюшной створки отходят широкие

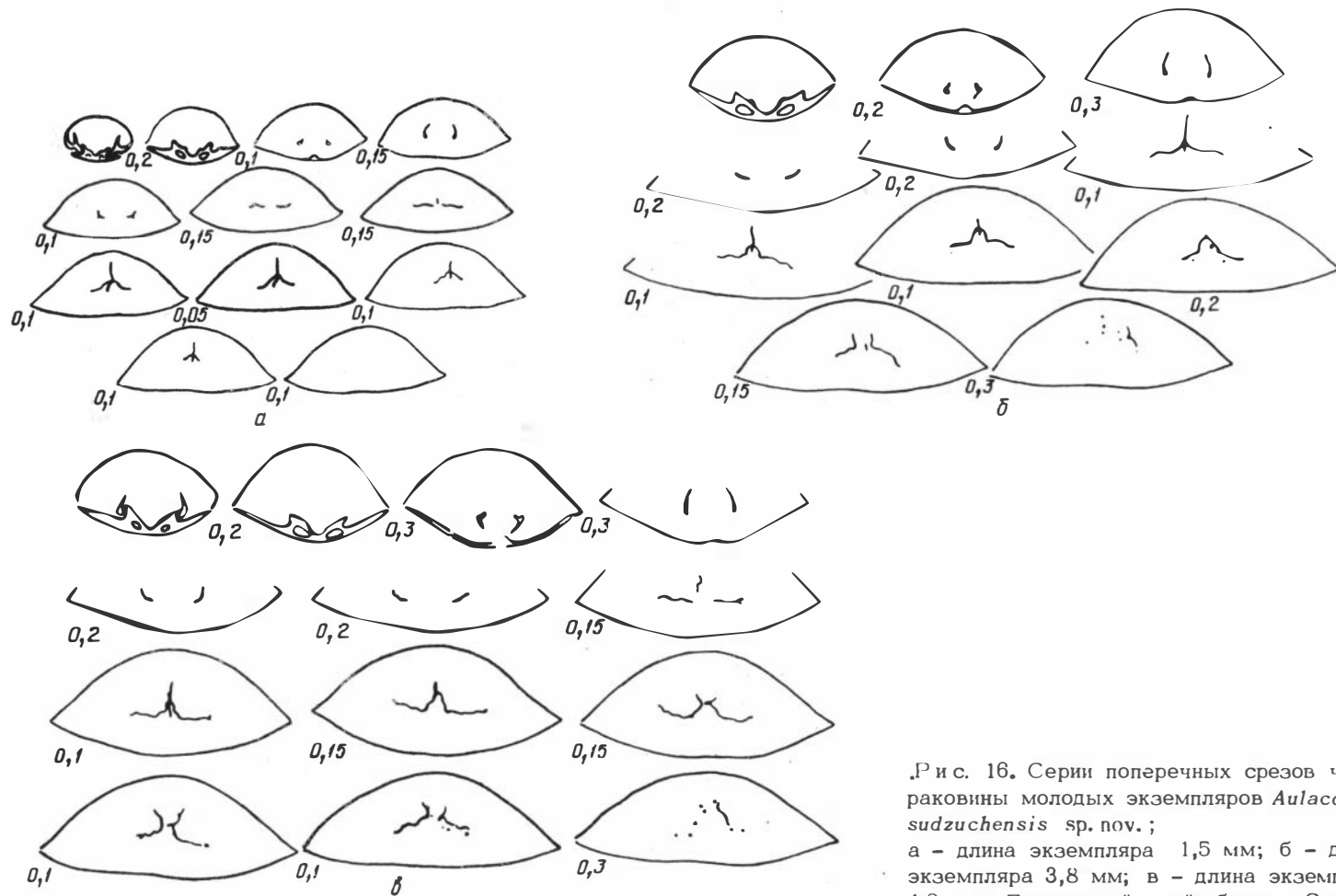


Рис. 16. Серии поперечных срезов через раковины молодых экземпляров *Aulacothyroides sudzuchensis* sp. nov.; а - длина экземпляра 1,5 мм; б - длина экземпляра 3,8 мм; в - длина экземпляра 4,2 мм. Приморский край, басс. р.Судзухэ, вблизи пос.Коркаменка. Верхний триас, карнийский ярус

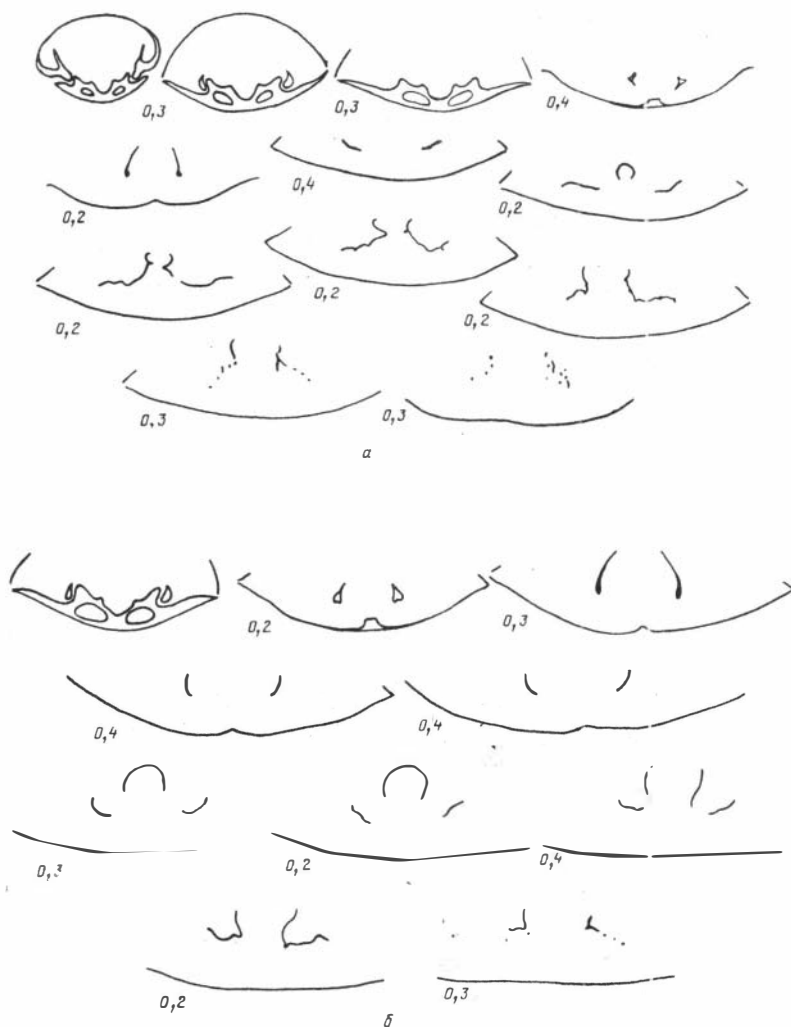


Рис. 17. Серии поперечных срезов через раковины молодых экземпляров *Aulacothyroides sudzuchensis* sp. nov.;

а - длина экземпляра 4,4 мм; б - длина экземпляра 5,6 мм. Приморский край, басс. р.Судзухэ, вблизи пос.Коркаменка

пластины, представляющие собою зачаточные восходящие ветви, почти полностью слитые с нисходящими ветвями. Передний край петли по-прежнему покрыт длинными шипами.

Дальнейшие модификации петли заключаются в постепенном разрастании участков петли, соответствующих восходящим ветвям и отделении последних от нисходящих ветвей (рис.15е, 17б). Отделение нисходящих и восходящих ветвей происходит не в результате образования лакун и их расширения, а путем резорбции со стороны поперечной ленты.

Взрослая петля *Aulacothyroides sudzuchensis* является типичной длиннопетельчатой, вполне сравнимой с таковой у представителей надсемейств *Dallinasea* и *Terebratellacea*. Здесь различаются тонкие нисходящие ветви, более широкие, вполне сопоставимые по длине с последними восходящие ветви и довольно узкая поперечная лента. У взрослых экземпляров описываемого вида в передней части петли сохраняются участки, где нисходящие и восходящие ветви еще полностью не разъединены, но у других видов этого рода, в том числе и у типового - *A. bulkutensis* Dagys, ветви петли разделены полностью.

На всех стадиях постэмбрионального развития петля у рассматриваемого вида длинная, превышает $2/3$ длины спинной створки. В целом онтогенез *Aulacothyroides bulkutensis* очень близок таковому родов *Fletcherithyris*, *Dielasma* и других, но на поздних стадиях постэмбрионального развития происходят резкие изменения, приводящие к усиленному росту восходящих ветвей, которые, несмотря на их большую длину, относятся к первичным элементам брахидия.

Род *Aulacothyropsis* Dagys

Наиболее полно онтогенез ручных поддержек изучен у вида *Aulacothyropsis eminens* Dagys, из норийско-рэтских отложений. Материал происходит из Юго-Восточного Памира (бассейн р.Ак-су, Кунтай-Сай).

Экземпляры меньше 2 мм в нашей коллекции отсутствуют, в связи с чем наиболее молодые стадии не изучены. Самый маленький экземпляр, у которого обнаружена полностью сохранившаяся петля, имеет 2,2 мм (рис. 18а, 19а). Ручные поддержки на этой стадии у *A. eminens* очень напоминают раннюю кампагиформную стадию цейллеройдных и даллинойдных брахиопод. Здесь отчетливо различаются нисходящие ветви, постепенно сужающиеся к переднему краю и крепящиеся к образованию, напоминающему срединную септу даллиаций. Однако у *A. eminens* ясно видно, что срединная септа состоит в действительности из двух самостоятельных элементов: низкой и длинной срединной

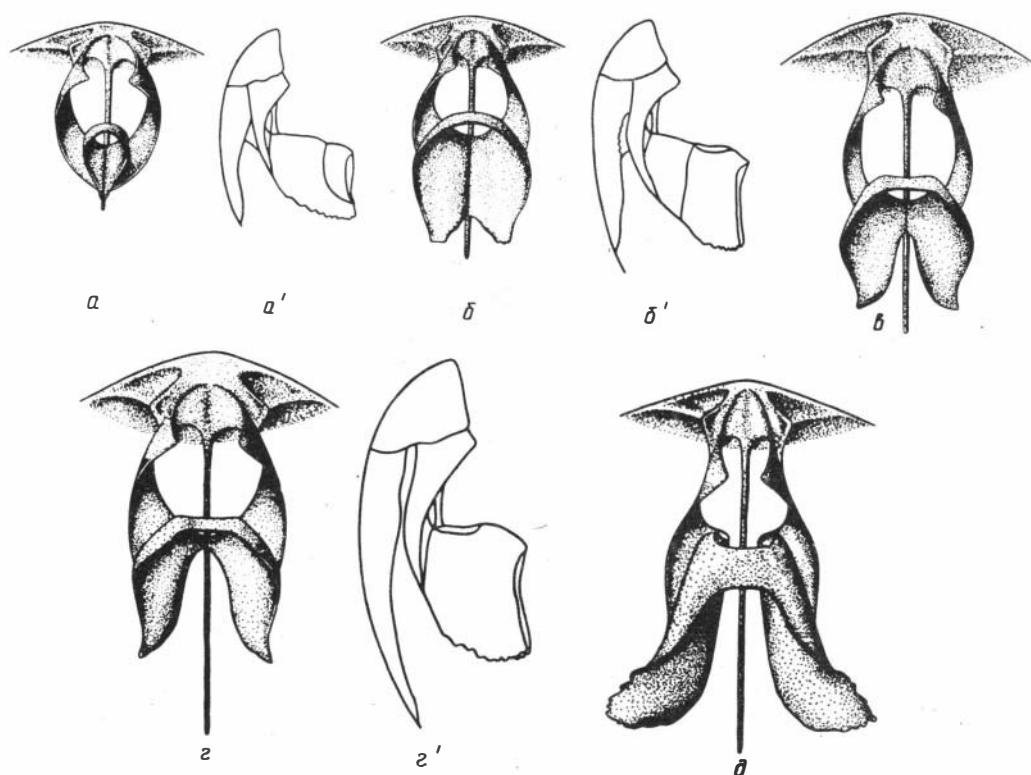
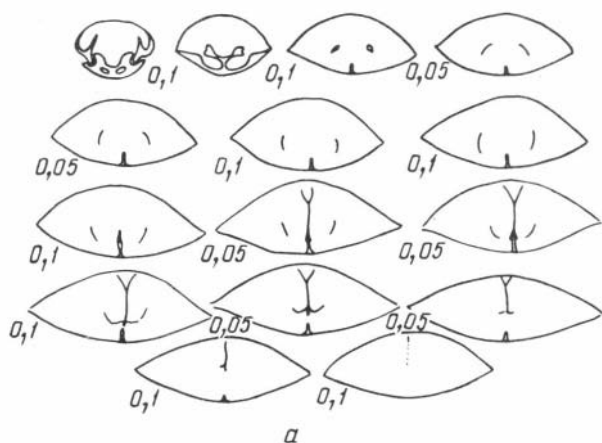
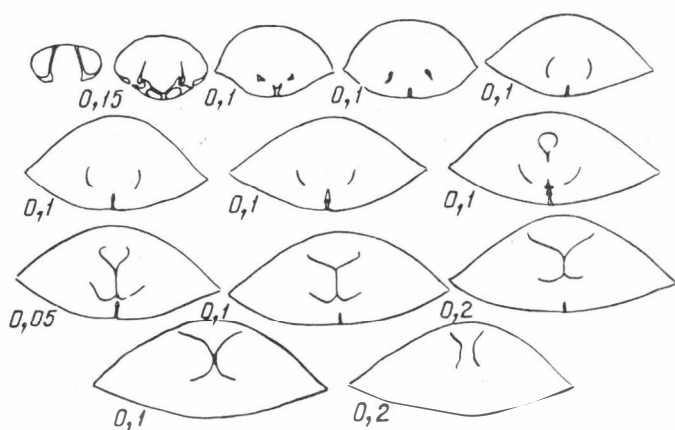


Рис. 18. Постэмбриональное развитие петли у *Aulacothyropsis eminens* Dagys. Реконструкции по сериям поперечных срезов
а - длина 2,2 мм; б - длина 2,7 мм; в - длина 3,8 мм; г - длина 4,2 мм;
д - взрослый экземпляр



а



б

Рис. 19. Серии поперечных срезов через раковины молодых экземпляров *Aulacothyropsis eminens* Dagys.

а - длина экземпляра 2,2 мм;
б - длина экземпляра 2,7 мм.
Юго-Восточный Памир, Кунтай-Сай, басс. р. Ак-Су. Верхний триас, норийско-рэтские отложения

септы собственно и высокой пластины, являющейся аналогом вертикальной пластины, обнаруживаемой на центронелловой стадии развития у всех ранее описанных форм. На вентральном гребне вертикальной пластины этого экземпляра уже имеется отчетливый колпачок, с резорбированной и прободенной передней частью. Сходная петля была обнаружена еще у двух экземпляров *A. eminens* длиной около 2,5 мм, причем у одного из них, несмотря на слабое развитие колпачка, отсутствовали всякие следы соединения петли с септой.

У более крупных экземпляров намечается резкое увеличение колпачка, его миграция по вертикальной пластине к месту соединения нисходящих ветвей и слияние в передней части с последними. Одновременно начинается процесс разделения левой и правой половин ручного аппарата (рис.18б; 19б). Такая петля была обнаружена у трех экземпляров, но только у одного было встречено соединение петли с септой.

Дальнейшие модификации петли заключаются в прогрессирующем увеличении восходящих ветвей (колпачка), соединении последних с нисходящими ветвями и резорбции вертикальной пластины. Наряду с этим происходит постепенное разъединение обеих половин ручного аппарата (рис.18в,г; 20а,б). На этой, равно как и на предыдущих и более поздних стадиях, не обнаружено никаких следов разъединения нисходящих и восходящих ветвей. Связь петли с септой не обнаружена у форм, имеющих более 3 мм длины. Экземпляры крупнее 5 мм имеют брахидий уже в основном сформированный. Взрослые *A. eminens* имеют длинную петлю, с нерасчлененными нисходящими и восходящими ветвями (рис.18д).

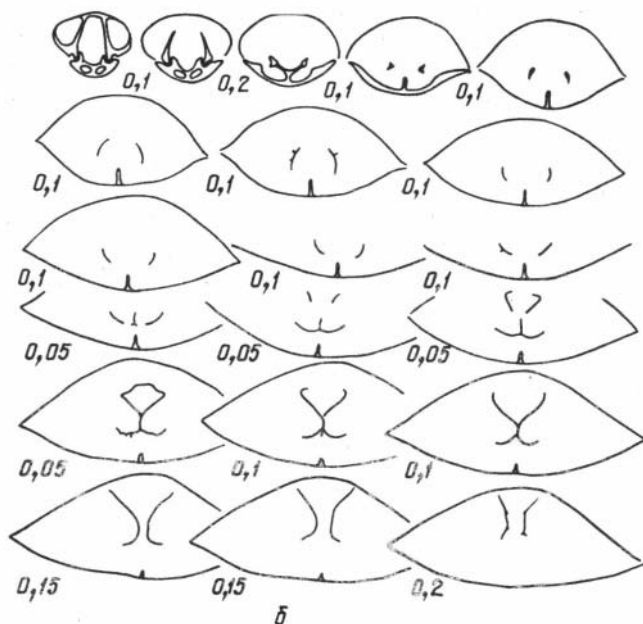
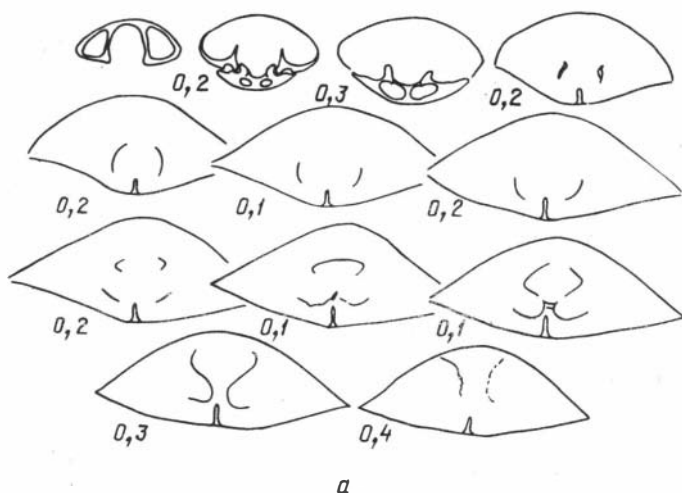


Рис. 20. Серии поперечных срезов через раковины молодых экземпляров *Aulacothyropsis eminens* Dagys.
а - длина экземпляра 3,8 мм; б - длина экземпляра 4,2 мм. Юго-Восточный Памир, Кунтай-Сай, басс.р.Ак-Су. Верхний триас, норийско-рэтские отложения

Морфогенез ручных поддержек теребратулоидных брахиопод

Полученные новые данные по онтогенезу петли ряда родов, позволяют дать новые представления об историческом развитии этих морфологических структур у представителей отряда Terebratulida. Одновременно ниже приводятся вероятные корреляции разных типов ручных поддержек с лофофором. В отличие от подобного обзора, проведенного в свое время Стели (Stehli, 1956), в котором основное внимание было уделено взрослым структурам и их хронологической последовательности, в данном очерке акцентируется характер метаморфоза петли в течение постэмбрионального развития.

Первые теребратулоидные брахиоподы имеют центронелловую петлю¹. Один из древнейших родов — *Mutationella*, происходящий из нижнедевонских отложений, имеет сильно изменчивую по длине и очертаниям петлю, которая у одних особей одного и того же вида (*M. podolica*), может быть типично центронелловой, с ясно выраженным, хотя и коротким эхмидием и высокой вертикальной пластиной, простирающейся в обоих направлениях, тогда как у других намечается сильный вентральный изгиб прилегающих к вертикальной пластине частей петли и резорбция эхмидия (рис. 21, а также Kozłowski, 1929, фиг. 94). Последние модификации петли у взрослых *Mutationella podolica* очень близки к переходным от центронелловой к теребратулоидной петле, описанной выше в онтогенезе брахидия родов *Fletcherina* и *Plectoconcha*, а также известной у ряда родов, не рассматриваемых в данной работе. Очевидно, что короткая теребратулоидная петля, появляющаяся также в девоне (род *Cranaena* и др.), развилась из центронелловой и, насколько можно судить по сходным стадиям постэмбриональных модификаций, не испытала существенных изменений в строении вплоть до раннего мезозоя. Начиная с триаса, в постэмбриональном развитии коротких петель намечаются существенные изменения. Здесь появляются две совершенно разные тенденции в онтогенетическом развитии ручных поддержек. В одной из них в течение онтогенеза на высокой вертикальной пластине появляются вторичные образования, развивающиеся затем в поперечную ленту. Взрослые петли этой группы имеют относительно большую длину, поперечная лента обычно более высокая и сильнее оттянута назад, часто развиваются длинные фланги на концах петли. Подобного типа петля, названная В.П.Макридиным (1964) длиннофланговой, появляется впервые среди *Dielasmatacea* (род *Angustithyris*) и получает широкое развитие среди мезозойских *Lobidothyridae* (роды *Triadithyris*, *Viligothyris* и др.). В другой группе форм идет потеря ранних стадий (центронелловой) в постэмбриональном развитии петли, что приводит к прямому образованию петли, минуя сложные стадии метаморфоза. Так, если у триасового рода *Plectoconcha* еще имеются все стадии метаморфоза, характерные для палеозойских родов, то у рода *Lobothyris* (поздний триас-юра) настоящая центронелловая стадия с хорошо развитым эхмидием уже не обнаруживается (Дагис, 1968), а у мелового рода *Chatwinthyris* поперечная лента появляется как перемишка между нисходящими ветвями и молодая петля отличается от взрослой в основном только размерами (Steinich, 1965). Таким же путем происходит развитие петли и у современных *Terebratulidae* и *Cancellothyridae* (Deslongchamps, 1884; Morse, 1873 и др.).

Представители последней группы известны среди ныне живущих форм и имеют преимущественно плектолофусный лофофор, проходящий все стадии развития, начиная от таксолофусного лофофора. Нет никаких данных, которые исключали возможность существования подобного лофофора среди ископаемых форм, имеющих сходную петлю и проходящих в своем развитии центронелловую стадию. Центронелловая петля, на основании наблюдений над современными педоморфическими формами типа *Argyrotheca*, наиболее вероятно, была связана с шизолофусным лофофором (Elliott, 1953; Stehli, 1956; Williams, Wright, 1961). Резорбция и расщепление эхмидия, а также вентральное изгибание участков петли, примыкающих к вертикальной пластине, возможно, свидетельствует о начинающемся процессе обособления боковых рук и образовании шизолофусного лофофора. Также вполне вероятно, что дальнейшие онтогенетические изменения древней короткой петли у древних представителей привело к образованию плектолофусного лофофора. Однако это лишь одно из возможных предположений, которое не может быть убедительно доказанным

¹Центронелловые петли у верхнепалеозойских и триасовых теребратулид, как совершенно справедливо было отмечено Стели (Stehli, 1956), появляются в результате педоморфоза. Эти роды не имеют прямых филогенетических связей с древними центронеллидами.

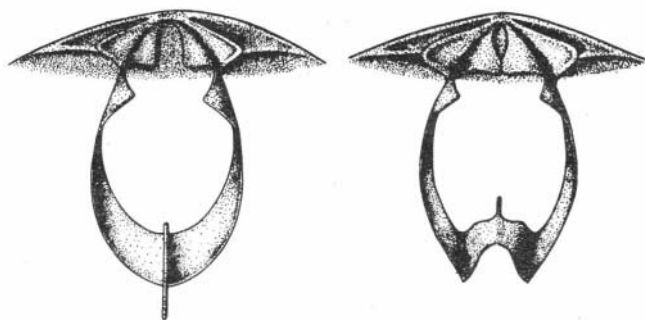


Рис. 21. Изменчивость строения петли взрослых экземпляров *Mutacionella podolica* (Siemiradzki). Подолия, нижний девон.

ввиду того, что современные формы, у которых хорошо известна последовательность модификаций лофофора в онтогенезе, лишены изменений в постэмбриональном развитии ручных поддержек, а онтогенетические изменения петли палеозойских форм не были столь значительными, чтобы по ним можно было бы уверенно восстановить развитие лофофора. Столь же вероятно, что древние формы с теребратулоидной короткой петлей имели иной и, возможно более примитивный лофофор. Подобные формы известны среди современных теребратулид. Здесь в первую очередь следует привести род *Dyscolia*, который наряду с ручными поддержками теребратулоидного типа имеет очень примитивный лофофор, наиболее близкий к трохолофу. Некоторые *Cancellothyridae*, при отсутствии заметных модификаций ручных поддержек, могут наряду с плектолофусным лофофором иметь субплектолофусный (Muir-Wood, 1965) с зачаточными спиральными руками (род *Clidonophora*). Также в этой группе известны формы, лишенные отчетливых боковых лопасти лофофора (род *Eucalathis*).

Другая ветвь теребратулид, у которой поперечная лента в течение онтогенетического развития возникает в результате возрастания вторичных элементов [роды *Angustothyris*, *Tridithyris*, *Viligella*, *Taimyrothyris* и др. (Дагис, 1968)], вымерла в мелу. Несмотря на это, восстановление лофофора этой группы может быть проведено достаточно уверенно. Дело в том, что постэмбриональные модификации ручных поддержек этих форм обнаруживают значительное сходство с таковыми у длиннопетельчатых теребратулоидных форм (Дагис, 1968), а для последних известна достаточно четкая корреляция различных стадий развития петли и лофофора (Elliott, 1953 и др.). Центронелловая петля, как и в предыдущем случае, может быть скоррелирована с шизофофором, в котором вертикальная пластина занимала то же положение, что и септальный столбик современных форм, т.е. располагалась в передней выемке лофофора и разделяла его генеративные зоны. Появление и развитие вторичных элементов и расщепление передней части ручных поддержек, которые в какой-то степени могут быть сопоставлены с кампатоформной или магадиниформной стадией современных длиннопетельчатых форм, позволяет интерпретировать лофофор как циголофусный. Взрослый лофофор у рассматриваемых форм был скорее плектолофусным, но, вероятно, несколько видоизмененным. Вполне возможно, что эти формы имели более короткие боковые лопасти лофофора, поддерживаемые частично передними концами нисходящих ветвей, а также нередко сильно оттянутой назад поперечной лентой и в большей степени флангами петли, которые у отдельных форм достигали значительных размеров (рис.22).

Впервые длиннопетельчатые формы появились в девоне (род *Cryptonella*), но онтогенез ручных поддержек известен только у каменноугольных длиннопетельчатых форм.

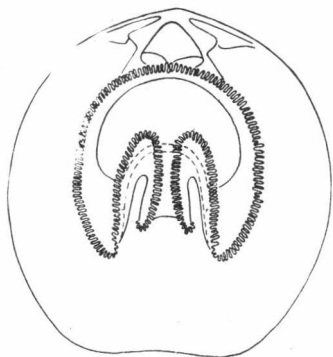


Рис. 22. Схематическая реконструкция лофофора взрослого экземпляра *Angustothyris angustaeformis* (Boeckh)

тельчатых *Cryptacanthia* (Cooper, 1957)¹. Последний род имеет на ранних стадиях центронелловую петлю, лишенную высокой вертикальной пластины и вторичные элементы петли возникают непосредственно на экмидии, от места слияния нисходящих лент. Как отмечал Купер, онтогенез петли *Cryptacanthia* существенно отличается от такового молодых теребрательных форм. Наиболее существенное, на наш взгляд, отличие заключается в отсутствии в онтогенезе петли древних длиннопетельчатых теребратул высокой вертикальной пластины, которая может быть сопоставлена с септальным столбиком мезо-кайнозойских теребрательных брахиопод.

Большинство триасовых длиннопетельчатых теребратул имеет постэмбриональное развитие петли, вполне сопоставимое с онтогенезом современных даллиний. Род *Zeilleria* (Дагис, 1968) проходит те же модификации, как и *Dallinidae*, но у него вторичные элементы петли возникают не от септы, а от высокой вертикальной пластины центронелловой петли. Вполне сопоставимы с даллинидами и ранние стадии развития ручного аппарата *Aulacothyropsidae*. Эти триасовые формы, очевидно, являются родоначальными для обширнейшего мезо-кайнозойского надсемейства *Dallinacea* и лишены прямых генетических связей с палеозойскими длиннопетельчатыми формами, на что указывает не только разный характер постэмбрионального развития петли, но и совершенно иное строение кардиналия у *Aulacothyropsidae* и *Zeilleridae* по сравнению с *Cryptonellidae*. Одновременно следует указать на очень большое сходство ранних стадий онтогенеза петли *Zeilleridae* и диелязматидных *Angustithyridae*. В обоих случаях молодая центронелловая петля имеет высокую вертикальную пластину, на которой возникают вторичные элементы петли. Если учесть большое сходство в построении кардиналия у обеих групп, вполне вероятным следует считать происхождение длинной петли триасовых цейллерий от ручного аппарата ангуститирид в результате усиленного роста восходящих ветвей на поздних стадиях онтогенетического развития.

Другая группа триасовых длиннопетельчатых теребратул, выделяемая в семейство *Aulacothyroideidae*, на ранних и средних стадиях развития ручных поддержек (см. онтогенез рода *Aulacothyroides*) имеет полное сходство с онтогенезом короткопетельчатых диелязматид. Лишь на поздних стадиях происходит резкое увеличение и разрастание поперечной ленты, которая приобретает вид длинных восходящих ветвей. Кардиналий *Aulacothyroideidae*, тождественный таковому *Dielasmatidae*, и развитие длиннопетельчатой петли этой группы от коротких петель диелязматидных форм не вызывает сомнений.

¹ Стели (Stehli, 1965) исключил *Cryptacanthia* из семейства *Cryptonellidae* и отнес к *Mutationellidae*, хотя эти роды имеют тождественное строение кардиналия и однотипную петлю, что, несомненно, свидетельствует о близости этих таксонов.

Таким образом, длинные петли рассмотренных групп имеют независимое происхождение от разных короткопелетчатых форм, и их появление приурочено к небольшим боковым ветвям эволюции, за исключением цейллерид, от которых скорее всего произошло обширнейшее мезо-кайнозойское надсемейство *Dallinasea*. У всех рассмотренных групп взрослые особи имеют длинный ручной аппарат, с ясно выраженными нисходящими и восходящими ветвями (если последние только не слиты), которые не могут быть истолкованы иначе, как поддержки боковых лопастей лофофора. Следовательно, наиболее вероятно, что лофофор у этих форм был в принципе плектолофусный с возможными небольшими вариациями в строении спиральных рук (субплектолофусный).

Разные попытки к удлинению ручных поддержек известны еще у ряда девонских родов. Здесь в первую очередь следует назвать роды *Cimicinella* и *Centronelloidea*, обладающие очень длинными флангами петли. Сходный облик взрослой петли имеют некоторые юрские длиннотеловые *Loboidothyraea*, проходящие в онтогенезе сложные стадии метаморфоза (Дагис, 1968), однако более вероятно, что фланги у палеозойских родов возникают на конечных стадиях постэмбрионального развития и основные возрастные модификации ручных поддержек являются не более сложными, чем у родов *Dielasma*, *Cranaena* и др. Взрослые петли *Centronelloidea* и *Cimicinella*, возможно, были связаны с плектолофом, на что указывают длинные фланги, которые поддерживали боковые лопасти лофофора (Williams, Rowell, 1965), хотя для первого рода не исключен и модифицированный шизолоф, с большой передней вырезкой.

Очень своеобразной петлей характеризуются взрослые *Megantheris*, у которых развиваются длинные отростки, отходящие по направлению к переднему краю раковины от оснований круральных отростков. Стели (Stehli, 1956) и вслед за ним Уильямс и Роуэлл (Williams, Rowell, 1965) предполагали, что лофофор у этого рода был в принципе плектолофусным и отростки слу-

жили для дополнительной поддержки боковых рук. Эти допущения голословны и не опираются на попытки реконструкции мягких частей, которые указывают, что лофофор *Megantheris* не имеет аналогов среди современных форм.

Среди позднепалеозойских и триасовых теребратулид довольно часты роды с центронелловой петлей, характерной для древних представителей отряда. Здесь, в первую очередь, следует указать на пермские нототириды и многочисленные триасовые диелязматиды (роды *Nucleatula*, *Dinarella*, *Cubanot-hyris* и др.). Лихарев (Лихарев и др., 1960) полагал, что нототириды имеют прямые филогенетические связи с древними центронеллидами, но более обоснованным следует считать высказывания Стели (Stehli, 1956 и др.) о пedomорфическом характере пермских и триасовых центронелловых петель. В пользу последнего предположения говорят хронологические данные и анализ строения кардиналия, из которого вытекает, что молодые центронелловые петли появляются в разных филогенетических ветвях и обычно широкое их развитие приурочено к конечным этапам существования крупных таксонов. Соотношение молодых центронелловых петель с лофофором было, по-видимому, такое же, как и у девонских центронеллид, т.е. они поддерживали примитивный шизолоф.

Несмотря на значительное упрощение структур и, казалось бы, большие потенциальные возможности для дальнейшей адаптации, молодые формы с центронелловой петлей в большинстве случаев представляют слепые ветви в эволюции теребратулид. Единственным исключением являются нототириды, от которых, по всей вероятности, появилось семейство *Labaiidae*, обладающее совершенно уникальными ручными поддержками. Уильямс и Роуэлл (Williams, Rowell, 1965) полагали, что эти формы могли иметь спиролофусный лофофор. Стели (Stehli, 1956) отождествлял дополнительные ленты рода *Gefonia* с восходящими ветвями и полагал, что он мог иметь циголофусный или даже плектолофусный лофофор. Однако онтогенез ручных поддержек рода *Gefonia* показывает, что они развиваются по плану, близкому к таковому короткопелетчатых теребратулид, и дополнительные пла-

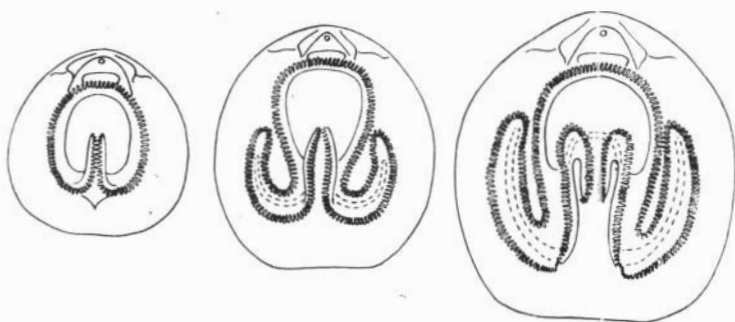


Рис. 23. Схематическая реконструкция онтогенетических изменений лофофора *Gefonia cubanica* Licharew.

стины, появляющиеся на вентральном гребне центронеллозой петли, соответственно не могут быть сопоставленными с восходящими элементами ручных поддержек. Можно полагать, что дополнительные ленты рода *Gefonia* поддерживали сильно водоизмененные и изогнутые в обратном направлении боковые лопасти лофофора. Вероятное развитие лофофора рода *Gefonia* и его соотношение с ручными поддержками показано на рис.23. Исходной для этого рода скорее была центронеллозная петля, поддерживавшая длинный шизо-лоф (рис.23а). Дальнейший рост петли ознаменовался расщеплением передней части петли и началом преобразования вертикальной пластинки в поперечную ленту, что сопровождалось появлением и ростом дополнительных лент (рис. 23а,б). У лофофора соответственно происходило увеличение передней вырезки, начали обособляться боковые руки, которые сразу же приобрели задне-брюшное направление (рис.23б). На более поздних стадиях развития происходило увеличение боковых лопастей и, по всей вероятности, образовались спиральные руки, крепившиеся к вентральной части поперечной ленты (рис.23в). Реконструируемый лофофор не имеет аналогов среди современных брахиопод и представляет собой сочетание плектофора с начальными стадиями дейтеро-лофа. Взрослые лофофоры остальных родов семейства Labalidae имеют сходный облик, но у них не развиты спиральные руки.

Значение онтогенетических данных для филогении и систематики теребратулоидных брахиопод

Первоначально теребратулоидные брахиоподы были сгруппированы в два семейства - Terebratulidae Gray и Terebratellidae King. Бичером (Beecher, 1895) на основании характера петли, ее постэмбрионального развития и соотношения с септой. В принципе идея Бичера была поддержана всеми последующими исследователями (Schuchert, 1893, 1913; Schuchert et Le Vene 1929; Thomson, 1927; Allan, 1940 и др.) и таксономический ранг выделенных им двух основных групп был повышен Мюр-Вуд (Muir-Wood, 1955) до уровня подотрядов Terebratuloidea и Terebratelloidea. В качестве основного признака в этих системах указывалось взаимоотношение петли с септой и длинопетельчатые палеозойские формы (например, Cryptonellidae) были отнесены к теребратулоидной, а не теребрателлоидной группировке, хотя и отмечалась возможность возникновения мезозойских теребрателлоидных и в первую очередь Zeilleridae от палеозойских длинопетельчатых форм (Muir-Wood, 1934, 1955).

Стелли (Stehli, 1956) на основании обзора эволюции петли теребратулид пришел к выводу, что среди этой группы имеются три основных типа петель - центронеллозная, теребратулоидная и теребрателлоидная, зародившиеся в нача-

ле развития отряда и, кроме первого, исчезнувшего в палеозое, известные без существенных изменений до настоящего времени. Эти три типа ручных поддержек им были положены в основу выделения трех подотрядов (Stehli, 1965). Эта система достаточно убедительна при рассмотрении взрослых форм и онтогенеза современных видов, но ее искусственный характер сразу обнаруживается, если привлечь данные по постэмбриональному развитию ручных поддержек ископаемых форм. Как было показано в предыдущих разделах, сходные во взрослом состоянии петли в разных генетических ветвях развивались совершенно разными путями и в ряде случаев независимо. С другой стороны, сходные онтогенетические модификации, благодаря отклонениям на последних стадиях развития, могут привести к принципиально новым типам строения петли. Следовательно, всякое формальное использование только морфологии петель взрослых экземпляров, без учета их онтогенеза и тенденций исторического развития (филогенеза); чревата серьезными ошибками в систематических построениях.

Явная полифилетичность длиннопетельчатых теребратулид не позволяет объединить все группы, имеющие петли с длинными нисходящими и восходящими ветвями в один подотряд, как это было предложено Стели (Stehli, 1965). Также нельзя считать принципиальными отличия в онтогенезе петли у *Terebratulidina* и *Terebratellidina* (Дагис, 1968). В обеих группах известны вторичные элементы петли, возникающие от септального столбика или вертикальной пластины центронелловой петли, которые являются гомологичными образованиями. Соединение петли с септой имеет вторичный характер, может отсутствовать у древних *Terebratellidina* (семейство *Zeileridae*) или иметь эпизодический характер (семейство *Aulacothyrapsidae*). Также далеко не универсальными являются отличия в анатомии мягкого тела, обычно указываемые для теребратулоидных и теребрателлоидных брахиопод (Дагис, 1968). Кроме того, имеется ряд фактов, говорящих в пользу полифилетичности *Terebratellidina* (Дагис, 1968), в связи с чем эта группа была разделена на два надсемейства *Terebratellacea* и *Dallinacea*, первое из которых берет свое начало скорее от мезозойских *Loboidothyraea*, тогда как второе возникло от диелязматаций. В связи с этим мы отказались от традиционного деления теребратулид на две группы, независимо от того, какой taxonomический ранг этим группам придавался. Также, по-видимому, нет необходимости выделять подотряд *Centronellidina*, объединяющий древнейших теребратулид единственного надсемейства *Stringocephalacea*.

Ниже приводится система отряда *Terebratulida*, при построении которой учтены все важнейшие морфологические особенности – кардиналий, строение ручных поддержек и их постэмбриональное развитие. Основные направления развития теребратулид приведены в предыдущем разделе, в связи с чем здесь мы ограничимся лишь краткими объяснениями предлагаемой системы и схемы филогении крупных таксонов отряда *Terebratulida*. (рис.24).

Наиболее древними теребратулидами являются *Mutationellidae*, появившиеся в низах девона. Они характеризуются очень изменчивой петлей и цельной замочной пластиной, которая, однако, может состоять из двух отдельных пластин (*Mutationella podolica*). Висцеральный форамен всегда развит. Это семейство дает начало крупнейшему, исключительно девонскому надсемейству *Stringocephalacea*, с одной стороны, и палеозойским крипто-неллацеям, с другой. *Cryptonellacea* сохраняют тождественное с *Mutationellidae* строение кардиналия, но отличаются более прогрессивной петлей и соответственно лофофором. От мутационеллид берут начало кранениды, что ясно видно по онтогенезу петли этого семейства. В девоне, по всей вероятности от краненид, в результате резких изменений на начальных стадиях онтогенетического развития (появление вторичных элементов) произошли криптонеллиды, характеризующиеся длинной петлей с нисходящими и восходящими ветвями.

В позднем палеозое от краненид, имеющих высокую вертикальную пластину на центронелловой стадии, путем педоморфоза произошли нототириды. Последние, вероятно, дали начало семейству *Labaiidae*, наиболее примитивные

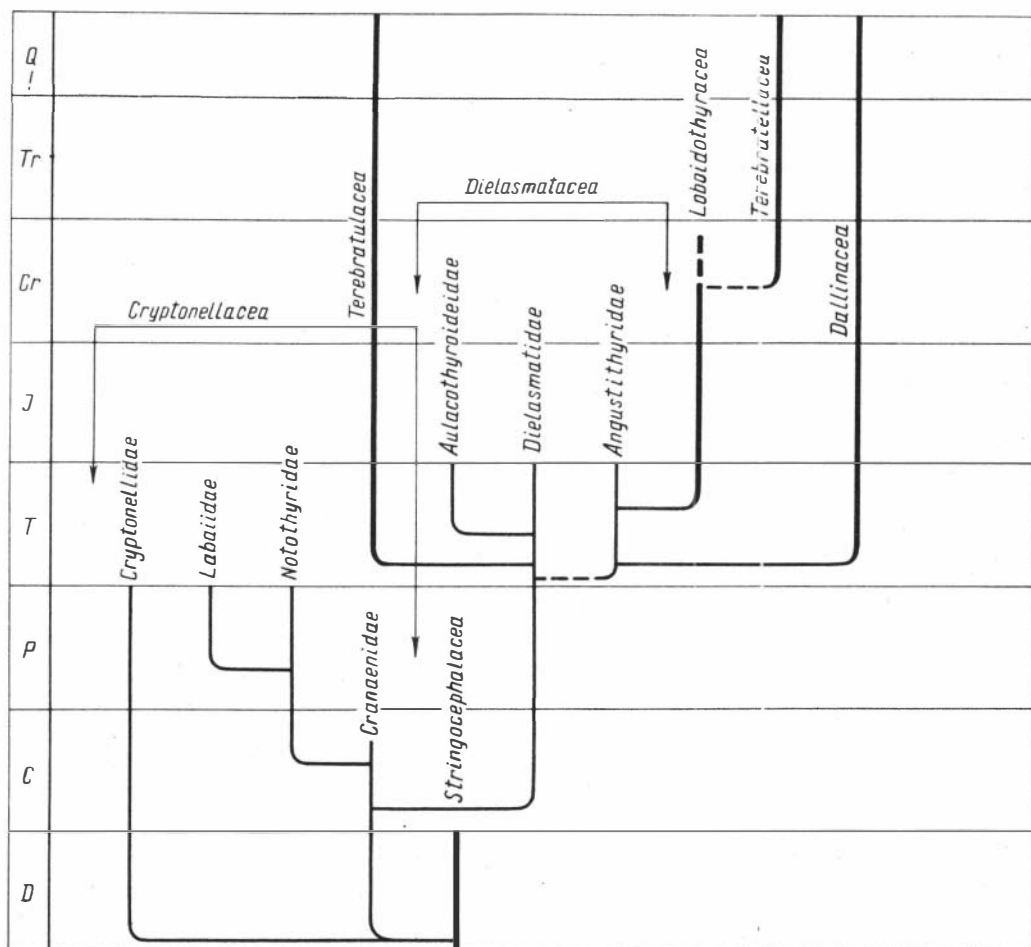


Рис. 24. Филогенетическая схема отряда Terebratulida

представители которого имеют еще в принципе центронелловую петлю, осложненную дополнительными ветвями.

Dielasmatacea произошли от Cryptonellaceae в начале карбона путем разведения замочной пластины, возникновения септальных элементов и также утери висцерального форамена (Cloud, 1942, Campbell, 1965 и др.). Такие резкие изменения в строении кардиналия возможны только на ранних стадиях постэмбрионального развития, когда криптонелляции имеют разобщенные внутренние замочные пластины и лишены висцерального форамена (Cooper, 1957). Непосредственным предком Dielasmatacea следует считать Cranaenidae, которые имеют сходное с палеозойскими диэлязматидами строение ручных поддержек и одинаковый онтогенез. В триасе (возможно и несколько ранее) от основного ствола диэлязматид отходит семейство Angustithyridae, характеризующееся возникновением в онтогенезе вторичных элементов петли, а также небольшое семейство Aulacothyridae с длинной петлей.

От Angustithyridae берет начало большое надсемейство Loboidothyraea, возникшее в результате редукции септальных образований и развития замочного отростка, но сохранившее общий с Angustithyridae план постэмбрионального развития петли. Аналогичным путем, т.е. посредством утери септальных пластин и септы, от диэлязматид произошло надсемейство Terebratulacea, древние представители которого (род *Plectoconcha*) имеют еще хорошо выра-

женную центронелловую петлю на ранних этапах постэмбрионального развития и сходные с диелязматидами последующие стадии онтогенеза.

Длиннопетельчатые Dallinacea, достоверные представители которых известны со среднего триаса, имеют очень сходные начальные стадии онтогенеза петли с семейством Angustithyridae (до стадии, сравниваемой с кампагиформной). Кардиналий рассматриваемых групп также в принципе одинаковый; для обеих характерна септа и септалий. По всей вероятности, Dallinacea произошли от Angustithyridae в результате изменений на средних стадиях онтогенеза, которые привели к образованию лакун на капюшоне кампагиформной петли и последующему развитию длинных восходящих ветвей. Соединение петли с септой, как уже отмечалось, имеет вторичный характер и отсутствует или развито спорадически у древних даллинаций.

Менее уверенно можно говорить о происхождении надсемейства Terebratulacea. Последнее надсемейство лишено зубных пластин и обычно имеет хорошо развитый замочный отросток — признаки, очень характерные для Loboidothyragacea. К тому же лобойдотирации характеризуются очень близким к теребрателляциям онтогенезом петли, если не считать соединения с септой, которое, по-видимому, имеет вторичный характер. Некоторые отличия намечаются на начальных стадиях развития, поскольку вторичные образования, возникающие на вертикальной пластине лобойдотираций скорее напоминают капюшон даллинид, а не кольцо теребрателлид, но сходные явления известны и у современных теребрателляций (*Terebratella inconspicua*; Thomson, 1927). Наиболее вероятно, что предками теребрателляций являются лобойдотирации, от которых первые произошли путем развития дорзальной части вертикальной пластины и соединения ее с дном створки, а также интенсивного разрастания на поздних стадиях развития вторичных элементов петли, приведших к образованию длинных восходящих ветвей.

О Т Р Я Д TEREBRATULIDA

Надсемейство Stringocephalacea King, 1850¹.

Надсемейство Cryptonellacea Thomson, 1926.

(Nom. transl. Stehli, 1965 (ex Cryptonellinae) Thomson, 1926)

Раковины гладкие или складчатые в передней части. Имеется цельная замочная пластина, прободенная висцеральным фораменом. Септа и круральные пластины не развиты. Петля сильно изменчивая. Нижний девон—пермь.

Семейство Cranaenidae Cloud, 1942

(Nom. transl. Stehli, 1965 (ex Cranaeninae Cloud, 1942))

Петля короткая, состоит исключительно из первичных элементов. Поперечная лента образуется в результате постепенной резорбции эхмидия и вертикальной пластины. Зубные пластины развиты. Девон—карбон.

Семейство Cryptonellidae Thomson, 1926

(Nom. transl. Stehli, 1965 (ex Cryptonellinae Thomson, 1926))

Петля длинная, с отчетливо выраженными нисходящими и восходящими ветвями. Последние образованы из вторичных элементов, возникающих в онтогенезе у места слияния нисходящих ветвей. Зубные пластины развиты. Девон—пермь.

¹ Система этого древнего надсемейства в данной работе не рассматривается.

Семейство *Notothyridae* Licharew, 1960

Nom. transl. Stehli, 1965 (ex *Notothyrinae* Licharew, 1960)

Петля центронелловая, с вентрально направленной вертикальной пластиной. Зубные пластины отсутствуют. Пермь.

Семейство *Labaiidae* Licharew, 1960

Петля от центронелловой до близкой к диелязмойдной с своеобразными дополнительными лентами. Зубные пластины отсутствуют. Пермь.

Надсемейство *Dielasmatacea* Schuchert, 1913

Nom. transl. Stehli, 1965 (ex *Dielasmatinae* Schuchert, 1913)

Раковины гладкие или складчатые, зубные пластины развиты в разной степени. Септальные пластины опираются на дно створки или на септу, развитую в разной степени. Петля преимущественно короткая. Нижний карбон — триас.

Семейство *Dielasmatidae* Schuchert, 1913

Nom. transl. Schuchert et Le Vene, 1929 (ex *Dielasmatinae* Schuchert, 1913)

Петля короткая, состоит из первичных элементов. Поперечная лента образуется в результате постепенной резорбции эхмидия и вертикальной пластины. Зубные пластины развиты в разной степени. Карбон — триас.

? Семейство *Heterelasminidae* Licharew, 1956

Петля короткая, онтогенетические изменения неизвестны. Круральные основания прикрепляются к дну створки, септальные пластины редуцированы. Пермь¹.

Семейство *Aulacothyroideidae* fam. nov.

Петля длинная, состоящая из нисходящих и восходящих ветвей. Последние образуются на онтогенезе путем резорбции эхмидия и вертикальной пластины и интенсивного разрастания поперечной ленты. Зубные пластины хорошо развиты. Поздний триас.

Семейство *Angustithyridae* fam. nov.

Петля без ясно дифференцированных нисходящих и восходящих ветвей. Поперечная лента образуется из вторичных элементов, возникающих на онтогенезе на вентральной части вертикальной пластины. Зубные пластины рудиментарны или отсутствуют. Триас.

¹ Морфологическая характеристика семейства и объем не вполне ясны, к *Dielasmatacea* отнесено условно. Стелли (Stehli, 1965) в состав семейства включены все роды с резорбированными внешними замочными пластинами, но это явление известно у многих палеозойских семейств и не является отличительной чертой типового рода.

Надсемейство Terebratulacea Gray, 1849

Nom. transl. Schuchert et Le Vene (ex Terebratulidae Gray, 1849)

Зубные пластины, септа и септальные пластины не развиты. Петля короткая, состоит только из первичных элементов. Поперечная лента образуется путем резорбции эхмидия и вертикальной пластины у древних представителей и в результате простого соединения нисходящих лент у более молодых форм. Триас – ныне.

Семейство Terebratulidae Gray, 1849¹

Семейство Orthotomidae Muir-Wood, 1936

Семейство Cancellothyridae Thomson, 1926

Семейство Nacleatidae Schuchert et Le Vene, 1929
(-Pygopidae Muir-Wood, 1965)

Семейство Gibbithyridae Muir-Wood, 1965

Надсемейство Loboidothyracea Makridin, 1964

Nom. transl. Dagys, 1968 (ex Loboidothyridae, Makridin, 1964)

Петля относительно длинная, нередко с выдающимися флангами. Поперечная лента образуется из вторичных элементов, возникающих в онтогенезе на вентральной части вертикальной пластины. Зубные пластины отсутствуют, замочный отросток хорошо развит. Септальные пластины могут присутствовать. Триас – мел.

Семейство Loboidothyridae Makridin 1964

Семейство Dictyothyridae Makridin, 1964

Семейство Boreiothyridae Dagys, 1968²

Надсемейство Dallinacea Beecher, 1893

Nom. transl. Dagys, 1968 (ex Dallininae Beecher, 1893)

Петля длинная, состоит из нисходящих и восходящих ветвей. В онтогенезе проходит прекампагиформную (или центронелловую), кампагиформную, френулиформную, теребратулиформную и даллиниформную стадии или их модификации. Петля в онтогенезе связана с септой, за исключением древних представителей. Зубные пластины, септа и септалий хорошо развиты. Триас – ныне.

Семейство Zeilleridae Rollier, 1915

Даллиниции, лишенные связи петли с септой на всех стадиях постэмбрионального развития. Исходные в онтогенезе ручные поддержки центронеллового типа. Триас – ныне.

¹ Здесь и далее не приводятся диагнозы семейств, в понимание которых не вносятся никаких изменений.

² Возможно, сюда же относятся юрские семейства Cheniothyridae Muir-Wood и Tegulithyridae Muir-Wood.

Семейство Aulacothyropsidae fam. nov.

Преимущественно сулькатные формы с модифицированной кампагиформной петлей у взрослых особей. Связь петли с септой развита в разной степени. Триас.

Семейство Dallinidae Beecher, 1893

Семейство Laqueidae Hatai, 1965

Надсемейство Terebratellacea King, 1850

Nom. transl. Allan, 1940 (ex Terebratellidae King, 1850)

Длиннопетельчатые теребратулиды, проходящие в онтогенезе полностью или частично премагадиниформную, магадиниформную, магеллиформную, теребрателлиформную и магелланиформную стадии или их модификации. Зубные пластины отсутствуют. Кардиналий изменчив. Мел - ныне.

Семейство Terebratellidae King, 1850

Семейство Krausinidae Dall, 1870

Семейство Platidiidae Thomson, 1927

Семейство Megathyridae Dall, 1870

Описание новых родов и видов

Род *Angustothyris* Dagys, gen. nov.

Типовой вид - *Waldheimia angustaeformis* Boeckh, 1872; средний триас (анизийский ярус) Венгрии.

Диагноз. Небольших размеров раковины с выпуклой брюшной и уплощенной спинной створками. В спинной створке отчетливый желобок, лобная комиссура сулькатная. Макушка низкая, с неотчетливыми гребнями.

Зубные пластины пристенные, обычно слабо развитые или отсутствуют. Ножной воротничок отчетливый. В спинной створке высокие прямочные гребни слиты с внутренними замочными пластинами. Круральные основания не выражены. Септальные пластины опираются на септу и облекают последнюю. Септальный глубокий. Петля достигает около 2/5 длины спинной створки, без ясно выраженных флангов (рис.25).

Видовой состав. Кроме типового вида, в состав рода условно могут быть отнесены *Terebratula aulacothyroidea* Bittner, (Bittner, 1890, стр.62, т.38, фиг.10), *Aulacothyris incurvata* Bittner (Bittner 1902, стр.501, табл.19, фиг.20-22), и *Terebratula suspecta* Bittner (Bittner, 1902, стр.537, табл.18, фиг.10-15).

Сравнение. Сулькатные раковины сходного облика известны только среди других семейств Dielasmatacea, от которых новый род отличается строением петли и ее постэмбриональным развитием.

Возраст и географическое распространение. Средний и верхний (?) триас Южной Европы.

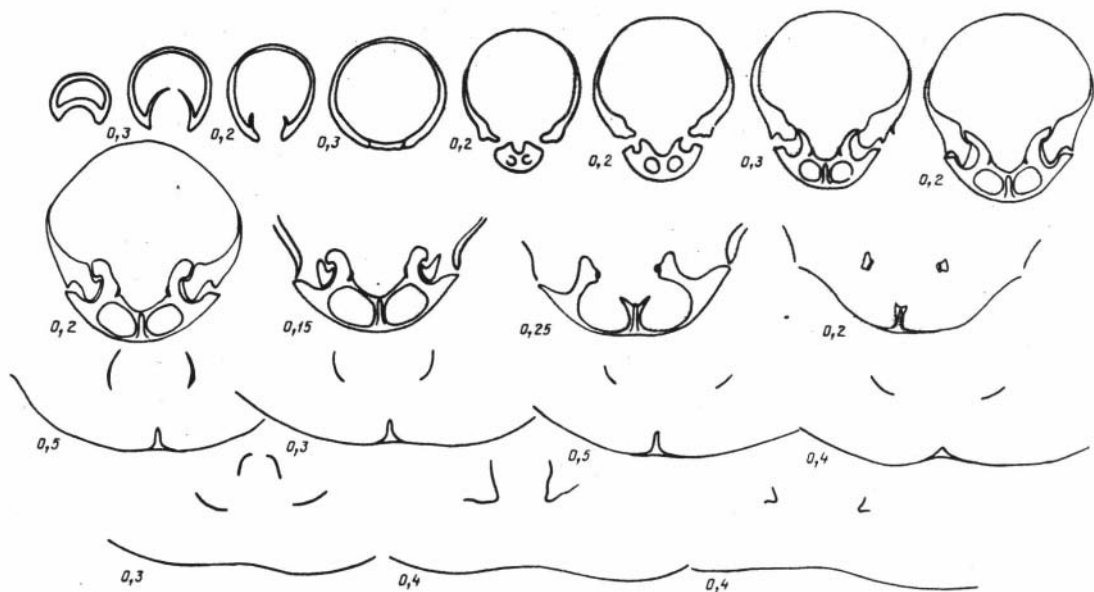


Рис. 25. Серия поперечных срезов через раковину *Angustothyris angustaeformis* (Боеckh). Северо-Западный Кавказ, р.Сахрай (басс.р.Белой). Анизийский ярус.

Род *Aulacothyroides* Dagys, 1965

Aulacothyroides sudzuchensis sp. nov.¹

Рис.28, фиг.1

Голотип – № 1/379, Музей ИГиГ²; карнийские отложения; Приморье, бассейн р.Судзухэ, у пос. Коркаменка (кл.Толингоу).

Диагноз. Лобная комиссура сульципликатная.

Описание. Раковины небольших размеров, округленно-прямоугольных очертаний. Голотип имеет 10 мм в длину, 8,5 мм в ширину и 5,5 мм в толщину, но в коллекции встречаются особи до 14 мм в длину. Брюшная створка выпуклая, с двумя складками, прослеживающимися лишь в передней половине. Макушка короткая, плечики неотчетливые. Спинная створка уплощенная, с желобком в средней части. Лобная комиссура сулькатная у молодых особей и сульципликатная у взрослых.

Зубные пластины короткие, сильно расходящиеся. Замочные пластины ясно отделены от внутренних прямых гребней, круральные основания отчетливые, направленные вентрально. Замочный отросток низкий. Петля взрослых экземпляров достигает 2/3 длины спинной створки, имеет узкие нисходящие и широкие восходящие ветви (рис.26).

Сравнение. От других видов рода описываемый отличается сульципликатной комиссурой переднего края.

Возраст и географическое распространение. Карнийский ярус Приморья.

¹ Видовое название дано по р.Судзухэ.

² Здесь и далее институт геологии и геофизики СО АН СССР.

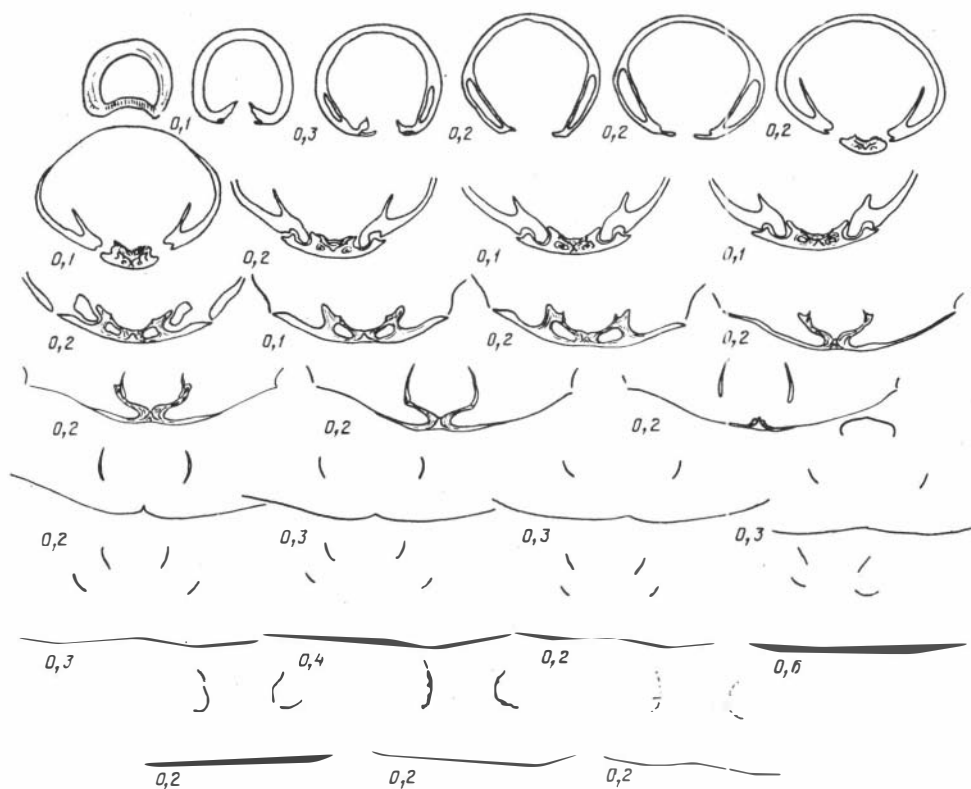


Рис. 26. Серия поперечных срезов через раковину *Aulacothyroides sudzuchensis* sp. nov. Приморский край, басс. р.Судзукхэ, у пос.Коркаменка. Карнийский ярус

Род *Plectoconcha* Cooper, 1942

Plectoconcha variabilis sp. nov.¹

Рис.28, фиг.2-4

Голотип - № 11/379, Музей ИГиГ; анизийский ярус; Приморье, Амурский залив, мыс Атласова.

Диагноз. Маленьких размеров (до 10 мм в длину) раковины изменчивых очертаний. Складки очень частые, угловатые, прослеживаются более чем наполовину длины створок.

Описание. Раковины сильно изменчивых очертаний от округленно-треугольных до удлинённо-овальных, маленькие, обычно 8-10 мм в длину. Обе створки умеренно и в равной степени выпуклые, толщина примерно в два раза меньше длины. Складки угловатые, обычно частые, в количестве 12-20 на каждой створке, прослеживаются на 2/3 и более длины створки. Макушка короткая, умеренно загнутая. Лобная комиссура прямая.

Ножной ворончик короткий. Замочные пластины лежат в смычной плоскости створок, широкие. Круральные основания перпендикулярны замочным пластинам, слегка свисают в умбональную полость. Замочный отросток в рельефе не выражен, и заметен в шлифах в виде небольшой зазубренности примакущечной части спинной створки. Петля короткая, треугольного очертания, с довольно высокой поперечной лентой (рис.27).

¹ Видовое название от *variabilis* (лат.) - изменчивая.

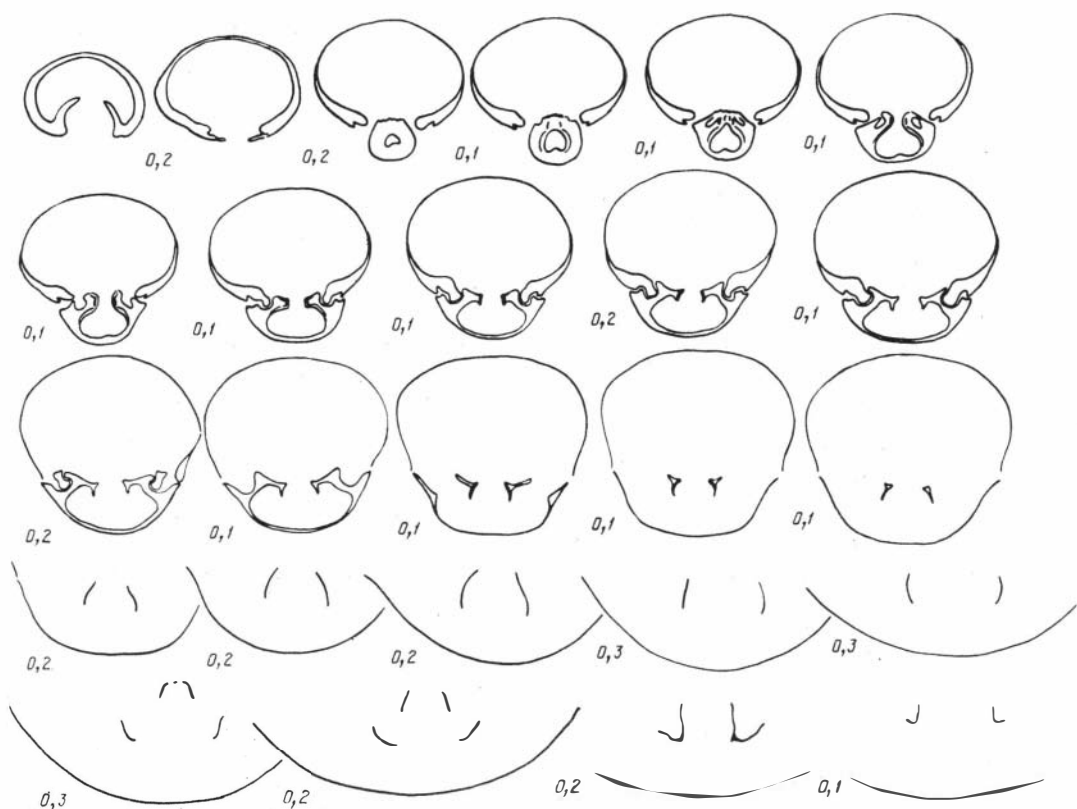


Рис. 27. Серия поперечных срезов через раковину *Plectoconcha variabilis* sp. nov. Приморский край, Амурский залив Японского моря, мыс Атласова. Анизийский ярус

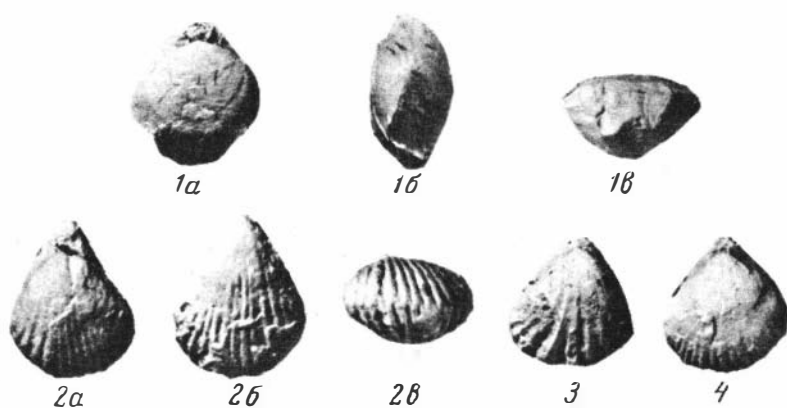


Рис. 28. Фиг. 1. *Aulacothyroides sudzuchensis* sp. nov.

Голотип № 1/379; 1а - вид со стороны спинной створки; 1б - вид сбоку; 1в - вид с лобного края. Приморье, басс.р. Судзукхэ (кл. Толингоу). Карнийский ярус (x2). Фиг. 2-4. *Plectoconcha variabilis* sp. nov. 2 - голотип № 11/379; 2а - вид со стороны спинной створки; 2б - вид со стороны брюшной створки; 2в - вид с лобного края; 3 - экз. № 12/379; 4 - экз. № 13/379. Приморье, Амурский залив Японского моря, мыс Атласова. Анизийский ярус (x2)

Сравнение. От типового вида рода *Plectoconcha lequeiplicata* (Gabb.) новый вид отличается значительно более тонкой скульптурой и меньшими размерами. Размерами, очертаниями раковины, меньшей ее вздутостью и большей длиной складок *P. variabilis* отличается от "*Terebratulula*" *semisimplex* White, которая, по всей вероятности, также относится к роду *Plectoconcha*.

Возраст и географическое распространение. Анизийский ярус Приморья.

Литература

- Бабанова Л.И. 1964. Новые данные о юрских брахиоподах. - Палеонтол. журн. № 1.
- Дагис А.С. 1958. Развитие петли у некоторых триасовых *Terebratulida*. Труды АН Лит.ССР, серия Б, № 3 (15).
- Дагис А.С. 1968. Юрские и раннемеловые брахиоподы севера Сибири. Изд-во "Наука".
- Кац Ю.И. 1962. Новые роды позднемеловых замковых брахиопод Таджикской депрессии и прилежащих к ней регионов. - Зап. геол. отд. Харьковск. ун-та, т.15.
- Конжукова Е.Д. 1948. О постэмбриональном развитии раковин и брахиального аппарата некоторых брахиопод. - Изв. АН СССР, серия биол., № 1.
- Конжукова Е.Д. 1957. Плеченогие (*Brachiopoda*) Дальневосточных морей. - Исследования Дальневосточных морей СССР, вып. 1У.
- Лихарев Б.К. 1956. Надсемейство *Terebratulacea*. - Материалы по палеонтологии, ВСЕГЕИ. Нов. серия, вып. 12.
- Лихарев Б.К., Макридин В.П., Ржонсеницкая М.А. 1960. Отряд *Terebratulida*. В кн.: Основы палеонтологии. Мшанки, брахиоподы.
- Макридин В.П. 1964. Брахиоподы юрских отложений Русской платформы и прилегающих к ней областей. М., Изд-во "Недра".
- Смирнова Т.Н. 1962. Новые данные по нижнемеловым даллинидам (брахиоподы). - Палеонтол. журн. № 2.
- Allan R.S. 1940. A revision of the classification of the terebratuloid Brachiopoda. - Canterbury Mus., Records, 4, N 6.
- Beecher C.E. 1895. Revision of the families of loop-bearing Brachiopoda. - Trans. Conn. Acad. Sci., 9.
- Beecher C.E. 1897. Morphology of brachia. In: C. Schuchert. A Synopsis of American fossils Brachiopoda, including bibliography and Synonymy. - Bull. U.S. Geol. Surv., 87.
- Beecher C., Schuchert C. 1893. Development of Brachial Supports in *Dielasma* and *Zugospira*. - Proc. Biol. Soc. Washington, 8.
- Bittner A. 1890. Brachiopoden der Alpenen Trias. - Abhandl. Geol. Reichsanst., 14.
- Bittner A. 1902. Brachiopoden und lamellibranchiaten aus der Trias von Bosnien, Dalmatien und Venetien. - Jahrb. Geol. Reichsanst., 52.
- Campbell K.S.W. 1965. Australian Permian terebratuloids. Commonwealth of Australia. - Dep. of Nat. Develop., Bureau of Min. Res. Geology and Geophysics, Bull, N 68.
- Carter J.H. 1967. Mississippian brachiopods from the chappel limestone of Central Texas. - Bull. Amer. Paleontol., 53, N 238.
- Cloud P.E. 1942. Terebratuloid brachiopoda of the silurian and devonian. - Geol. Soc. America. Spec. Papers, N 38.
- Cooper G.A. 1957. Loop development of the Pennsylvanian terebratulid Cryptacanthia. - Smithsonian Miscellaneous Collections, 134, N 3.

Deslougchamps E. 1884. Notes sur les modifications á apporter á la classification des Terebratulidae. Etudes critiques sur le brachiopodes nouveaux on peu connus. - Bull. Soc. Linéenne Normandie, ser. 3, 8.

Douvilli H. 1879. Note sur le quelques genres de Brachiopodes (Terebratulidae et. Waldheimiidae). - Bull. Soc. Géol. France, ser. 3, t. VII.

Elliott G.F. 1947. The development of a British Aptian brachiopod. - Proc. Geologists Assoc., 58.

Elliott G.F. 1949. The brachial development of Krausina (Brachiopoda). - Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 12, 2.

Elliott G.F. 1952. The internal structure of some western Australian cretaceous brachiopods. - J. Roy. Soc. West. Australia, 36.

Elliott G.F. 1953. Brachial development and evolution of terebratuloid brachiopods. - Biol. Rev., 28.

Fischer P., Oehlert D. 1891. Expéditions scientifiques du Travailleur et du Talisman pendant les années 1880-1883. Brachiopodes. Paris.

Fischer P., Oehlert D. 1892. Mission scientifique du Cap Horn (1882-1883). Brachiopodes. - Bull. Soc. Hist. Nat. Autun, v. 5.

Friele H. 1877. The development of the skeleton in the genus Waldheimia. - Arch. Math. Naturw., 2.

Kozłowski R. 1929. Les brachiopodes gotlandiens de la Pologne Polonaise. - Paleontol. Polonica, 1.

Moore C. 1860. On new Brachiopoda and on the development of the loop in Terebratella. - Geologist, v. for. 1860.

Morse E.S. 1873. On the early stages of Terebratulina septentrionalis (Conthong). - Mem. Boston. Soc. Nat. Hist., 2.

Muir-Wood H.M. 1934. On the internal structure of some Mesozoic Brachiopoda. - Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, 223.

Muir-Wood H.M. 1955. A history of classification of the phylum Brachiopoda. British Museum (Natural History).

Muir-Wood H.M. 1965. Mesozoic and Cenozoic Terebratulida. In: Treatise of Invertebrate Paleontology, pt. H, Brachiopoda.

Schuchert C. 1893. A classification of the Brachiopoda. - Amer. Geologist, 11, N 3.

Schuchert C. 1913. Class Brachiopoda. In: Zittel K. Textbook of Paleontology, v. 1. London. 2-nd edit.

Schuchert C., Le Vene C. 1929. Brachiopoda (Generum et Generotyporum). - Fossilium catalogus, 1, Animalia, pt. 42.

Stehli F.G. 1956. Evolution of the loop and lophophore in terebratuloid Brachiopoda. - Evolution, 10.

Stehli F.G. 1965. Paleozoic Terebratulida. In: Treatise of Invertebrate Paleontology, pt. H, Brachiopoda.

Steinich G. 1965. Die Artikulaten Brachiopoden des Rugener Schreiekreide (Unter Maastricht). - Paläontol. Abhandl., Abt. A., Bd. 11, Hf. 1.

Thomson J.A. 1926. A revision of the subfamilies of the Terebratulidae (Brachiopoda). - Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 9, 18.

Thomson J.A. 1927. Brachiopod morphology and genera (Recent and Tertiary). - Manual New Zealand Board Sci. Art, N 338.

Watson D.H. 1909. The loop of Dielasma. - Geol. Mag., v. 6.

Williams A., Rowell A.J. 1965. Evolution and phylogeny. In: Treatise of Invertebrate Paleontology, H, Brachiopoda.

Williams A., Wright A.D. 1961. The origin of the loop in articulata Brachiopods. - Paleontology, 4, pt 2.

ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИЗАЦИИ НЕМОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Классификация двустворчатых моллюсков достаточно сложная проблема, которая до настоящего времени не может считаться окончательно решенной. Основные причины затруднений, как считает Ньюэлл (Newell, 1965), заключаются в относительной простоте устройства этих организмов и в их пассивном образе жизни. Именно эти обстоятельства обуславливают очень ограниченное количество "морфологических ключей" к выявлению генетического родства между отдельными группами, что является необходимым условием классификации. К тому же в результате фоссилизации исчезают или становятся очень трудно различимыми некоторые морфологические признаки, которые могли бы быть использованы для установления филогенетических связей. Ньюэлл (Newell, 1965) считает, что для построения системы двустворок необходимы очень глубокие и очень тонкие морфологические исследования, каковых, к сожалению, до последнего времени было очень немного.

Все трудности, которые испытывает исследователь при классификации двустворок, во много раз возрастают при исследовании "неморских" представителей этой группы, т.е. тех родов и видов, которые обитали в бассейнах с неустойчивой, пониженной соленостью или даже совсем пресных. Именно условиями обитания и определяется своеобразие этой группы, которое отличает ее от всех остальных двустворок.

Прежде всего для этой группы характерны простые по морфологии раковины, украшенные однообразной, большей частью тонкой концентрической скульптурой.

Во-вторых, им свойственна большая индивидуальная изменчивость и резкое различие в морфологии одного и того же вида в различных условиях обитания. Это наглядно подтверждается примерами из современных пресноводных моллюсков. Достаточно сказать, как указывает Майр (1968), что более чем 250 "видов" рода *Anadonta* оказались после тщательного исследования только локальными вариантами одного и того же вида. На материалах современных двустворок (Жадин, 1950, и др.) удалось установить определенную зависимость величины раковин, толщины створок, выпуклости их, соотношения длины (L) и высоты (h) и т.д. от пищевого режима, динамики воды, температуры и т.д. В то же время очертания створок и соотношения L/h фигурируют в настоящее время как основные критерии для распознавания родов и видов.

Простая морфология раковин естественно ограничивает количество диагностических признаков, что до последнего времени заставляло исследователей сосредоточивать свое внимание при систематике неморских раковин прежде всего на очертаниях створок. Однако при большой индивидуальной изменчивости это приводило и приводит во многих случаях к условному выделению таксономических единиц или искусственному объединению внешне сходных, но генетически различных форм.

Изучение неморских двустворок затрудняется еще и особенностями захоронения особей. Почти во всех случаях позднепалеозойские неморские двустворки приурочены к бассейнам угленакопления. В этих бассейнах воды имеют более или менее кислую реакцию. Поэтому обычно раковины полностью растворяются и в ископаемом состоянии сохраняется лишь скульптурное (или внешнее) ядро. При этом типе фоссилизации исчезают даже те немногие детали внутреннего строения (зубной аппарат, отпечатки мускулов, тип мантийной линии и т.д.), которые возможно использовать как диагностические признаки, и сохраняются лишь следы скульптуры внешней поверхности, которая, как уже говорилось выше, довольно однообразна. Кроме того, при формировании скульптурного ядра наступает такой момент в состоянии фоссилизации

раковины (Погоревич, 1959), когда вся известковая часть ее уже растворилась и остается только роговой периостракум, заполненный пластическим осадком. Любые подвижки, происходящие в осадке в этот момент, могут изменить форму раковины без разрыва ее роговой оболочки, и, таким образом, основной при современной классификации признак – форма раковины – меняется в значительной степени от случайных причин, не зависящих от эволюции вида, его экологии. Учесть такие деформации можно лишь в том случае, если имеются две неразобщенные створки. Если добавить, что среди неморских двустворок очень сильно развита конвергенция, появление в разное время в сходных условиях морфологически близких, но генетически различных форм, то становится ясной вся сложность вопроса.

Опираясь в диагностике родов и видов главным образом на конфигурацию раковины, абсолютную величину и соотношение отдельных ее параметров, углов и краев, исследователь часто впадал в ошибки двоякого рода: особи одной и той же популяции или другой популяции того же вида относились к разным видам и даже родам, и наоборот – родственные виды или роды объединялись в один. Это объясняется тем обстоятельством, как показывают наблюдения над современными животными, что морфологические различия между особями одного вида в одной популяции и между разными популяциями одного и того же вида часто бывают выражены сильнее, чем между родственными видами и родами (Майр, 1968). Таким образом, очень часто происходило отождествление по морфологическим признакам генетически непосредственно не связанных форм, что приводило в ряде случаев, особенно если материал был из различных районов, к неверным стратиграфическим выводам. Кроме того, использование в систематике указанных выше признаков очень ограничивало возможности выяснения филогении основных таксонов, что необходимо не только для классификации, но и для решения ряда вопросов стратиграфии и палеогеографии. Затруднения, связанные с выделением родовых таксонов по указанным выше признакам, еще более возросли в связи с тем, что в последнее время была установлена интересная закономерность изменчивости раковин двустворок (Бенедиктова, 1950; Захаров, 1963; Бетехтина, 1966). Оказывается, что раковины особей одного рода, как правило, изменяются в трех направлениях: вытягиваются по длине, по главной диагонали или становятся изометричными. В то же время, основным различием таких наиболее многочисленных родов неморских двустворок, как *Anthraconauta* и *Anthraconaia*, является как раз общая форма раковины: у рода *Anthraconaia* раковина вытянута по длине, у рода *Anthraconauta* – по главной диагонали. Если не использовать других, менее заметных, но более важных морфологических признаков, то, естественно, в составе этих родов оказываются генетически совершенно разнородные виды, что служит источником многих ошибок при использовании этой группы фауны для стратиграфии и корреляции.

Филогенетические связи между отдельными таксонами неморских двустворок при указанных принципах классификации тоже очень трудно устанавливать. Не случайно поэтому, из известных 26 родов – 9 описываются как *inceratae sedis*, а остальные распределены главным образом между тремя семействами: *Anthracosiidae*, *Myalinidae*, *Mytilidae*. Положение какого-либо рода в составе одного из перечисленных семейств не решается однозначно, и часто исследователи без достаточных оснований переносят какой-нибудь род из одного семейства в другое. Наглядным примером опять-таки может служить род *Anthraconauta*, который помещается то в состав семейства *Anthracosiidae* (Trueman, Weir, 1940; Халфин, 1950), то *Mytilidae* (Чернышев, 1939; Люткевич и др., 1960), то *Myelinidae* (Бетехтина, 1966).

Из всего вышеизложенного следует, что необходимы поиски новых диагностических признаков для выделения родов и других таксонов. Для выявления новых принципов классификации неморских двустворок как раз и необходимы такие морфологические исследования, о которых упоминал Ньюэлл (1965) и которые, позволят не только более четко различать таксоны, но и восстановить филогению. На основании тщательного анализа большого количества коллекционного материала из различных местонахождений Сибири и Казахстана,

мне удалось установить несколько отчетливых диагностических признаков, более или менее отвечающих изложенным выше условиям.

Первым из них является характер или тип начальной раковины. Под начальной раковинной следует понимать не только диссоконх, но и примакушечную часть раковины, очерченную несколькими первыми концентрическими линиями, отвечающими непнионической или даже неанической стадии роста. Согласно общепринятому положению о повторении в стадиях онтогении особи ее филогении, начальные стадии роста раковины хранят информацию о предковых формах данной особи. Это положение очень наглядно продемонстрировал Ньюэлл (1942) на примере *Myalina corei* (рис. 1): последовательные стадии роста этого вида повторяют филогению рода *Myalina*.

Очень интересным в этом отношении является также характер начальных раковин современных *Anadonta*, у которых во взрослом состоянии раковины тонкостенные с очень тонкой концентрической скульптурой, макушки плоские, широкие, не выступающие над замочным краем. Начальные же раковины имеют высокую приостренную макушку и более или менее отчетливую грубую концентрическую скульптуру типа волнистых валиков, иногда отчетливо расщепляющихся, подобно скульптурному рисунку некоторых представителей семейства *Gramsiidae*. У позднелпалеозойских неморских двустворок удалось установить пока четыре типа начальных раковин: удлинненно-овальная, косоэллиптическая, субтреугольная и округлая. Различия в характере начальных раковин свидетельствует о различных родоначальных формах и, следовательно, о генетическом различии особей, у которых в зрелой стадии створки морфологически очень близки. В то же время по этому принципу удается установить генетическое родство особей, обладающих различной морфологией створок, обусловленной индивидуальной изменчивостью. На рис. 2 схематично изображены разные по очертаниям створок особи рода *Frocopievskia*, которые некоторые исследователи относят к различным родам, и очень близкие по общим очертаниям створок, но различные по типу начальной раковины *Amnigeniella kumsassiana* и *Anthraconauta smirnovae*.

Формы эти разделены значительным временным интервалом и значительно разобщены пространственно. Использование лишь внешнего сходства раковин без учета начальных стадий роста приводит к ошибочным отождествлениям. На этом же рисунке изображены раковины *Amnigeniella* и *Anthraconauta*, которые также обладают большим сходством в очертании створок и поэтому первоначально относились к одному роду. Таким образом, характер начальной раковины является одним из важнейших диагностических признаков, который позволяет не только различать роды, но и проследивать филогенику. Тип начальной раковины следует считать диагностическим признаком высокого ранга, или, вернее, первого порядка. Не исключена возможность, что при более хорошем состоянии материала и более детальных наблюдениях различия между раковинами в стадии диссоконха могут быть использованы и для видовых определений, так как по наблюдениям над современными двустворками у разных видов одного рода диссоконхи различны (Lebour, 1938).

Вторым основным диагностическим признаком высокого ранга следует считать типы сочленения заднего и замочного краев и сочленение заднего и брюшного, которое определяет очертание ниже-заднего конца раковины. Эти признаки, видимо, отражают расположение внутренних органов моллюска и поэтому могут быть более консервативны, чем другие морфологические признаки. Обычно при характеристике типа сочленения учитывалась лишь величина угла, под которым задний конец раковины направлен к замочному ($\angle B$). Однако при детальных исследованиях выяснилось, что наиболее важным является именно тип сочленения заднего и замочного краев, отвечающий характеру нарастания раковины. Иногда тип сопряжения сохраняется у раковин до самой последней стадии, а иногда на конечных стадиях роста он может меняться. Пока удалось установить достаточно точно четыре типа сочленения (Бетехтина, 1966).

Первый тип сочленения (1), возможно наиболее примитивный, наблюдается у представителей рода *Anthraconauta* (рис. 2), причем у наиболее ранних

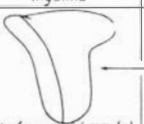

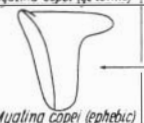
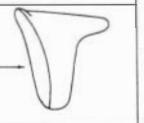

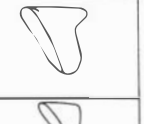
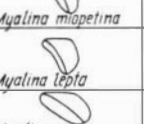
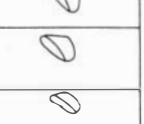
ВПЭРАСТ		ФИЛОГЕНИЯ <i>Myalina</i>	ОНТОГЕНИЯ <i>Myalina copei</i>
ПЕРМЬ			
		<i>Myalina copei (getonic)</i>	
			
		<i>Myalina copei (epibitic)</i>	
ПЕНСИЛЬВАНИАН	ВЕРГИЛИ		
	МИССУРИ	<i>Myalina triquetra</i>	
	ДЕСМОННЕЗИ		
	ЛАМПАЗИ МОРРАВИ	<i>Myalina lepta</i>	
	МИССИССИПИАН	<i>Myalina sp</i>	

Рис 1. Схема онтогении и филогении *Myalina* по Ньюэллу (Newell, 1942)

его видов (*A. williamsoni*, *A. modiolaris*.). Особенность этого сочленения состоит в том, что задний край с брюшным сочленяется почти под прямым углом, так как брюшной край вблизи заднего края спрямлен, так же как и задний в нижней части. Образуется очень характерный перегиб в очертании заднего конца створки, у некоторых видов рода он почти симметричен, так как к замочному краю задний подходит под очень небольшим тупым углом и сопрягается с ним почти прямо, с едва заметной короткой сопрягающей дугой (кривой сопряжения). У некоторых видов верхний перегиб в очертании заднего края выражен менее отчетливо, но тип сопряжения очень короткой касательной остается.

Второй тип (П) наблюдается у *Antraconauta* (типичные представители). Задний конец обычно имеет параболическое очертание. Он сужен и оттянут. Прямая линия заднего края, иногда с неясным синусом, почти прямо, впритык, без достаточно отчетливой кривой сопряжения подходит к замочному краю (рис. 2).

Третий тип (Ш) наиболее четко выражен у рода *Sinomia*. Для него характерен более или менее выраженный изгиб у брюшного и заднего краев, вблизи кривой их сопряжения (тенденция к образованию синусов брюшного и заднего краев, к сужению и оттягиванию нижне-заднего конца) и очень длинная полая кривая сопряжения с замочным краем (рис. 2).

Четвертый тип (IV) наблюдается главным образом у рода *Modiolus* и *Pseudomodiolus*. Характерной его особенностью является очень плавный незаметный переход дуги заднего края к прямому замочному. Так же плавно задний конец сопрягается и с брюшным, который является широкоокругленным (рис. 2).

Эти четыре типа, конечно, не ограничивают всего существующего разнообразия, имеется и еще несколько типов, которые либо могут представлять производные от этих типов, когда имеют место формы из более молодых отложений, либо одновременные производные от общего предка, что придает некоторые черты сходства в этом признаке у различных родов. Примером последнего положения может служить род *Curvirimula* (рис. 2), у которого тип сопряжения близок IV, но отличается более короткой дугой сопряжения. Род *Curvirimula* наиболее древний из известных пока родов неморских двустворок, он появился в конце раннего карбона. Род *Pseudomodiolus* – пермский; считать его производным от *Curvirimula* пока нет оснований, так как они слишком разобщены во времени и в пространстве, скорее это одновременные боковые ветви общей предковой группы.

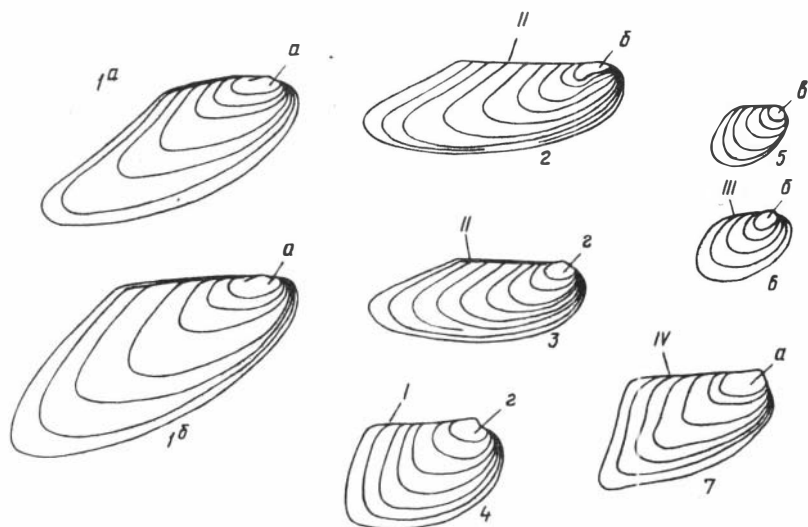


Рис. 1. Близкие по очертаниям раковин, но генетически различные виды неморских позднепалеозойских двустворок с различными типами начальных раковин и типами членения заднего и замочного краев:

1 а, б - *Proscopievskia gigantea* - верхнебалахонская серия (P_1). Кузбасс; 2 - *Anthraconauta smirnovae* - карагандинская свита (C_1^2). Караганда; 3 - *Amnigeniella kumsassiana* - алыкаевская свита (C_3). Кузбасс; 4 - *Anthraconaia vulgaris* - мазуровская свита (C_2). Кузбасс; 5 - *Curvirimula pseudobelgica* каеэзовская подсвита острогской свиты (C_{1-2}), Кузбасс; 6 - *Pseudomodiolus e'la* кендерлыкская свита (P_1), Казахстан; 7 - *Sinomya* cf. *Kriggeri* кузнецкая свита (F_1). Кузбасс. а-г - типы начальных раковин: а - удлинненно-эллиптический, б - косозавальный, в - округлый, г - субтреугольный: 1-1У - типы сочленений

Впервые тип сочленения и очертание заднего края как важный родовой признак были использованы В.В.Погоревичем (1951 in litt.), выделившим на этом основании из числа *Anthraconauta* - и *Anthraconaia* - подобных раковин род *Sinomya* с характерным сопряжением (тип III). Первоначально эти формы были установлены только из пермских отложений Печорского бассейна, а затем обнаружены в отложениях перми на Сибирской платформе и в Кузбассе, что подтверждает устойчивость признака. Уэйер (Wieg, 1960) использовал этот же признак для выделения из состава каменноугольных *Anthraconauta* рода *Curvirimula*. Таким образом, он может быть отнесен к числу признаков первого порядка, пригодных в определенных случаях для таксонов различных рангов (семейства, роды).

Итак, на основании морфологических исследований большого количества материала удалось установить два основных диагностических признака первого порядка, позволяющих использовать для классификации двустворок не только морфологию, но и филогению. В качестве диагностического и филогенетического признаков могут быть использованы также особенности изменений в очертаниях раковин на основных стадиях роста створок. Выделить основные стадии у неморских двустворок довольно трудно, но если удастся их проследить, они могут быть использованы в качестве признаков различного порядка. Это не значит, однако, что все остальные признаки, которые использовались ранее (характер переднего и заднего краев, тип связки, общая форма раковины, соотношение и абсолютная величина отдельных параметров, скульп-

тура раковины) утратили свое значение; они только переведены в ранг второстепенных и используются, главным образом, как вспомогательные для разграничения родов и приобретают особое значение главных при диагностировании видов. Некоторые из этих признаков могут в определенных случаях переходить в ранг первого порядка и становиться главными. Примером может служить тип скульптуры створки. Этот признак пока не может быть использован как главный для различия родов *Curvirimula* и *Anthraconauta*, но при разграничении видов *Palaeonodonta* и *Palaeomutella* он имеет решающее значение.

Развитие всех известных видов неморских двустворок Сибири и Казахстана на основе изложенных выше принципов позволяет сделать следующие выводы: 1) отнесение большей части описанных видов к родам *Anthraconauta* и *Anthraconaia* неверно. Целый ряд форм следует выделить в новые роды. В настоящее время их выделено три: *Abakaniella*, *Amnigeniella*, *Brussiella*. В то же время самостоятельность некоторых родов, как например *Kasankoviella*, *Microdonta*, *Mochovia* недостаточно обоснована. 2) количество видов неморских двустворок, описанных в настоящее время, слишком велико, их следует сократить, так как использование в качестве основного признака очертание створки затрудняло выяснение пределов индивидуальной изменчивости формы раковин и к разным видам и даже родам относились особи одного вида, если раковины их по общим очертаниям отличались от формы голотипа. 3) по той же причине в один род и даже вид объединялись особи генетически различные, но сходные по общей морфологии раковин. Следовательно, очередной задачей в изучении неморских двустворок является систематизация имеющегося материала и составление систематического и библиографического каталога видов этой группы.

На основании изложенных выше признаков, позволяющих наметить некоторые филогенетические связи, предпринята попытка систематизировать основные роды неморских двустворок. Согласно классификации, опубликованной Воуксом (Vokes, 1967), все известные до сих пор роды распределены между четырьмя отрядами и шестью семействами. Эта схема имеет следующий вид: Отряд *Praecordiodia* Newell, 1965, семейство *Edmondiidae* King, 1850, роды *Abiella*, *Pseudedmondia*; отряд *Pteriodia* Newell, 1965, семейство *Myalinidae* Frech, 1891, роды *Anthraconauta*, *Myalinella*, *Naiadites*, *Orthonaiadites*, *Augea*, *Septimyalina*, *Curvirimula*, *Yavorskiella*, *Dictys*, *Anthraconaia*; отряд *Unionida* Stoliczka, 1871, семейство *Anthracosidae* Anial., 1892, роды *Anthracosia*, *Anthracospherium*, *Corbonicola*; семейство *Palaeomutellidae* Weir, роды *Aenigmaconcha*, *Microdonta*, *Opokiella*, *Palaeonodonta*, *Palaeomutella*, *Prilukiella*; семейство *Procopievskiidae* Rogozin, 1962, роды *Augea*, *Kinerkaella*, *Kinerkaellina*, *Mrassiella*, *Neamnigenia*, *Procopievskia* и отряд *Verimoida* Newell, 1957, семейство *Myoconchiidae* Adams, 1853, род *Angarodon*.

Однако, изложенные выше принципы заставляют сомневаться, с точки зрения филогении, в правильности некоторых построений Воукса. Прежде всего, нет никаких оснований для объединения в одно семейство *Myalinidae* родов *Anthraconaia* и *Yavorskiella* или в семейство *Palaeomutellidae* родов *Aenigmaconcha* и *Palaeonodonta*, а также помещать в разные семейства роды *Kinerkaella* и *Angarodon*. Это заставляет предложить несколько иную классификацию, при построении которой были максимально использованы все доступные признаки филогении отдельных групп. Изменение классификации Воукса касается только родов и семейств, высшие таксоны не рассматриваются и оставлены без изменений. При построении системы учтены все известные роды неморских двустворок, за исключением тех, самостоятельность которых вызывает сомнения.

Всего здесь рассмотрено 26 родов, которые распределены между семью семействами следующим образом: семейство *Edmondiidae*, роды *Abiella*, *Pseudedmondia*; семейство *Myalinidae*, роды *Anthraconauta*, *Curvirimula*, *Myalinella*, *Naiadites*, *Septimyalina*, *Orthonaiadites*, *Augea*; семейство *Posidoniidae*, роды *Concinella*, *Pseudomodiolus*; семейство *Palaeomutellidae*, роды *Palaeonodonta*, *Palaeomutella*, *Opokiella*, *Microdontella*, *Neamnigenia*,

Anthraconaia, *Procopievskia*; семейство *Kinerkiellidae*, nov. fam., роды *Kinerkaella*, *Kinerkallina*, *Mrassiella*, *Amnigeniella*, *Angarodon*, *Sinomya*; семейство *Cardiidae*, подсемейство *Anigmocnchidae* Bet., роды *Aenignocncha*, *Yavorskiella*. В классификацию не включены такие роды, как *Modrovia* Rag., *Jniana* Rag., *Dictys* Khalf., *Oligodon* Anial., так как самостоятельность этих родов вызывает сомнения, а ревизия ещё не проведена.

При построении системы были выдержаны следующие условия. Во-первых, такие наиболее распространенные роды, как *Anthraconauta*, *Anthraconaia*, *Palaeomutela* принимаются в новом объеме, какой установлен после ревизии этих родов (Weir, 1960, 1966; Бетехтина, 1966). Во-вторых, при построении принято положение, что роды неморских двустворок возникали неоднократно от одной предковой группы и морфологически близкие, но генетически различные формы могли возникать одновременно.

Литература

Бенедиктова Р.Н. 1950. Пластинчатожаберные моллюски Горловского каменноугольного бассейна. - Труды Горно-геол. ин-та, вып. 10, Новосибирск.

Бетехтина О.А. 1966. Верхнепалеозойские неморские пелециподы Сибири и Восточного Казахстана. М., изд-во "Наука".

Жадин В.И. 1950. Пресноводные моллюски бассейна Аму-Дарьи. - Труды Зоологич. ин-та АН СССР, т. 9, вып. 1.

Захаров В.А. 1963. О позднечуковских и раннемеловых устрицах в Арктических морях Сибири. - Палеонтол. журн., № 4.

Люткевич Е.М., Лобанова О.В. 1960. Пелециподы перми Советского сектора Арктики. - Труды ВСЕГЕИ, вып. 149.

Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М., изд-во "Мир".

Погорев В.В. 1959. Сохранность раковин пелеципод в воркутинской свите Печерского бассейна и факторы диагенеза. - Вopr. палеонтол. и стратигр. - Труды 2-й сессии Всесоюзн. палеонтол. об-ва.

Халфин Л.Л. 1950. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузбасса. - Труды Горно-геол. ин-та Зап.Сиб. филиала АН СССР.

Чернышев Б.И. 1939. Пластинчатожаберные. Атлас руководящих форм и ископаемых фаун СССР. - Труды ИГН АН СССР, серия страт. и палеонтол., вып. 2.

Lebour M. 1938. Notes of the breeding of some Lamellibranchis from Plymouth and their larvae. - J.Mar. Biol. Ass., 33, N 1.

Newell N.D. 1942. Late Paleozoic Pelecypods: Mytilacea. - State Geol. surw. of Kansas 10, pt 2.

Newell N.D. 1965. Classification of the Bivalvia. - Amer. Mus. Novitates, N 2206.

Trueman A.E., Weir J. 1946. A Monograph of British Carboniferous Non-Marine Lamellibranchia. - Palaeontograph. Soc. I, V. London.

Vokes H.E. 1967. Genera of the Bivalvia. A systematic and bibliographic Catalogue. - Bull. of Amer. paleontology, vol. 51, N 232.

Weir J. 1960. Monograph of British Carboniferous Non-Marine Lamellibranchis. Pt X - Palaeontogr. Soc., 1959, London.

Weir J. 1966. Monograph of the British Carboniferous Non-Marine Lamellibranchis. Pt XI. - Palaeontogr. Soc., 1965, London.

О ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЯХ ЭРИДОТРИПЕЛЛИД

Для выяснения возможных филогенетических отношений представителей семейства *Eridotrypellidae* автор использовал литературные данные и личные наблюдения по морфологии, онтогенезу и палеобиогеографии. Генетические взаимоотношения основывались на морфологическом сходстве, онтогенетических наблюдениях и структуре скелетной ткани. При выявлении генетических связей и установлении конвергентного сходства контролирующим фактором явилась геохронологическая последовательность.

Изучены эридотрипеллиды сравнительно неравномерно, поэтому проследить подробно зарождение и формирование групп видов с учетом расселения мшанок пока трудно, но некоторые выводы можно сделать уже сейчас.

Силурийские эридотрипеллиды стали известны недавно, лишь после изучения Г.Г.Астровой (1965) представителей рода *Eridotrypella* из лудловских отложений Подолии. Несколько полнее изучены раннедевонские эридотрипеллиды: *Eostenopora* и *Eridotrypella* в США (Ulrich, Bassler, 1913), *Trachytoechus* в США (Hall, 1876) и *Eostenopora* в СССР (Астрова, 1964). Эти мшанки появились в раннем девоне, наибольшего расцвета достигли в живетском веке.

Среднедевонские *Trachytoechus*, *Eridotrypella*, *Eostenopora*, *Eridocampylus*, *Microcampylus* (Duncan, 1939) и *Petalotrypa* (Ulrich, 1890) изучены в США. Довольно детально исследованы *Eridotrypella* и *Petalotrypa* в СССР (Морозова, 1960, 1961; Нехорошев, 1948), кроме того, первые изучались в Китае (Yang, 1954; Hu, 1965). Многие палеонтологи в СССР изучали позднедевонских эридотрипеллид (Морозова, 1961; Орловский, 1961, 1962, 1966; Троицкая, 1960, 1963, 1968), кроме того, они известны в США (Fritz, 1944).

Автором из девонских отложений Горного Алтая изучены *Eridotrypella*, *Paraamplexoporella*, *Eostenopora*, *Amplexoporella*, *Petalotrypa*. Мшанки трех последних родов до настоящего времени рассматривались в составе других семейств. Сравнительный морфологический анализ эридотрипеллид позволил уточнить состав семейства, для представителей которого характерной особенностью являются многочисленные капилляры, распространенные в стенках ячеек, очень часто локализованные вокруг акантопор.

В составе семейства *Eridotrypellidae* рассмотрены следующие роды: *Eridotrypella*, *Eostenopora*, *Trachytoechus*, *Eridotrypella*, *Microcampylus*, *Amplexoporella*, *Paraamplexoporella*, *Petalotrypa*, *Megacanthopora*, *Ulrichotrypa*, *Ulrichotrypella*, *Hinganella*, *Permopora*, *Neoeridotrypella*.

У силурийских эридотрипеллид, как показало изучение представителей рода *Eridotrypella*, развивались неодинаковые по своим размерам многочисленные акантопоры, при этом мелкие акантопоры группировались в утолщенных участках стенок ячеек. Такая особенность в строении колонии, обычно присущая более поздним эридотрипеллидам, явилась основанием для выделения этого рода. Вместе с тем, у них наблюдаются сравнительно примитивные признаки — обрастающие формы колонии, слабо и неравномерно утолщенные, однородной структуры стенки ячеек. Многочисленные капилляры расположены радиальными рядами от срединной зоны стенки. По-видимому, дифференциация размеров акантопор у силурийских мшанок выражает только конвергентное сходство с пермскими эридотрипеллидами, так как у девонских форм этот признак более не проявлялся.

Раннедевонские виды *Eostenopora* характеризуются еще большим и неравномерным утолщением стенок ячеек, беспорядочно пронизанных многочисленными капиллярами. Развита обильная мелкая акантопоры. Форма колоний обычно обрастающая. Эти особенности *Eostenopora* чрезвычайно сближают их

с силурийскими эридоотрипеллидами. В раннем девоне начали свое развитие и другие эридоотрипеллиды – род *Eridotrypella*. Исследование этих мшанок показывает, что, по-видимому, в мягком теле эридоотрипеллид произошли большие изменения, обусловившие появление новых признаков в их скелете. У *Eridotrypella* стенки равномерно утолщаются в зрелой зоне ветвистых колоний. Структура известкового вещества, слагающего стенки ячеек, неоднородная. Капилляры в глубоких частях зрелой зоны ячеек располагаются в срединном слое стенок, на поверхности колонии они пронизывают всю поверхность стенок, нередко закрывая акантопоры. Количество акантопор изменчиво. Эти мшанки дали начало многим среднедевонским эридоотрипеллидам. Сосредоточенность капилляров в срединном слое ячеек, вероятно, обеспечивала направленность газообмена или осуществление других функций, создающих благоприятные условия развития. Эридоотрипеллиды, обладающие этой особенностью, на определенном этапе имели значительные преимущества по сравнению с мшанками, стенки которых были беспорядочно пронизаны капиллярами. В целом же для раннедевонских эридоотрипеллид характерно значительное или неравномерное утолщение стенок. По-видимому, условия существования в девонском периоде настолько изменились, что вызвали развитие последнего признака не только у эридоотрипеллид.

Развитие гетерофрагм – крючкообразных, изогнутых, пластинчатых выступов стенок ячеек, возможно, также было связано с усиленным неравномерным нарастанием известкового вещества стенки. Вероятно, гетерофрагмы, увеличивая площадь стенки, укрепляли колонию и защищали мягкое тело от внешнего воздействия, прикрывая его сверху или выполняли функции диафрагм.

Мшанки, очень близкие к *Eostenopora* с обильными гетерофрагмами объединены в род *Trachytoechus*, у которых массивные колонии. Структура стенок ячеек аналогична эостенопоридной, но в отличие от *Eostenopora*, у них развиты крупные акантопоры в стенках ячеек, хотя и редкие.

По-видимому, не случайно, что первые гетерофрагмы появились у мшанок с неравномерно утолщенными стенками, что связано с локализацией центров максимального продуцирования известкового вещества. На изображениях как раннедевонских (Hall, 1876, pl. XXX, Y11, fig. 6–8), так и среднедевонских (Duncan, 1939, pl. XIII, fig. 1–9) *Trachytoechus*, гетерофрагмы видны на участках максимального утолщения стенок.

Таким образом, уже в раннедевонскую эпоху обособились две группы эридоотрипеллид с различной структурой стенок.

Изучение среднедевонских *Eostenopora* и *Trachytoechus* показало, что у них развитие шло по пути уменьшения количества аксилпор, акантопор, но увеличения размеров последних. Однако во второй половине среднего девона развивались эридоотрипеллиды с многочисленными аксилпорами и крупными акантопорами. Стенки ячеек сложены однородным известковым веществом и пронизаны капиллярами. У некоторых видов стенки в зрелой зоне утолщены равномерно. По структуре стенок ячеек эти мшанки очень близки видам *Trachytoechus* и *Eostenopora* (род *Microcampylus*). Интересно отметить, что у среднедевонских *Trachytoechus* и *Eostenopora* капилляры максимально локализованы вокруг крупных акантопор. Такая особенность наблюдалась у пермских эридоотрипеллид. Возможно, что группировка капилляров в поверхностных частях усиливала газообмен вокруг органов, выполняющих защитную функцию.

Другая группа эридоотрипеллид особенно пышно развивалась во второй половине среднего девона. Мшанки рода *Eridotrypella* широко распространялись в морях Северной Америки, СССР, Китая. Форма колоний у этих эридоотрипеллид ветвистая. Стенки сильно утолщены в зрелой зоне. Капилляры по-прежнему развивались в срединном слое стенок, обильно пронизывая всю поверхность их на периферии колонии. У некоторых эридоотрипеллид появилась тенденция к развитию гетерофрагм, которые у ряда видов были чрезвычайно редки, слабо развиты и скорее напоминают неравномерные утолщения стенок. Мшанки, у которых гетерофрагмы развиты, были объединены Данкэн (Duncan,

1939) в новый род *Eridocampylus*. Других перестроек в морфологии скелета *Eridocampylus* не произошло.

По-видимому, в живетском веке от *Eridotrypella* отделилась группа мшанок, отличающихся особенностью структуры скелетных тканей и другими признаками. У этих форм наблюдается увеличение количества капилляров в срединном слое, даже в глубоких частях зрелой зоны ячеек. В поверхностных частях капиллярами пронизана иногда вся поверхность стенок без следов локализации их в срединном слое. Поэтому при изучении этих мшанок в тангенциальных срезах создается впечатление слитности и однородности стенок. В некоторых случаях акантопоры варьируют в размерах и в количестве даже в пределах одной колонии. Эти эридотрипеллиды объединены в род *Amplexoporella* (Морозова, 1958).

По общему плану строения колонии к *Amplexoporella* близки эридотрипеллиды, у которых акантопоры не развивались. Строение стенок этих мшанок трехслойное, а структура скрыто-концентрическая. Эти эридотрипеллиды объединены в новый род *Paraamplexoporella*. Вероятно, они отделились в процессе эволюции от *Amplexoporella*, у которых развивались редкие акантопоры.

В живетском веке начали развиваться представители рода *Petalotrypa*, у которых также отсутствовали акантопоры; эти мшанки были известны и в карбоне. Они резко отличаются по своим морфологическим признакам от других эридотрипеллид. Капилляры у них развиты не только в зрелой зоне колонии, но проходят в стенках ячеек по всей их длине. Поскольку *Petalotrypa* имели двуслойно-симметричную колонию, то, видимо, для координирования функций капилляров у таких мшанок развивался в срединной пластине особый канал, от которого капилляры отходили в стенки ячеек.

Таким образом, в процессе эволюции эридотрипеллид постепенно увеличивалось количество капилляров, не только на поверхности колонии, но и в глубине. Постепенно сосредоточиваясь в срединном слое стенки, капилляры некоторых мшанок распространялись на всю длину ячеек. С этим явлением коррелятивно связано уменьшение количества и полное исчезновение акантопор у некоторых эридотрипеллид. Так, у *Eostenopora* и *Trachytoechus* капилляры сгруппированы в стенках ячеек вокруг акантопор. У *Eridotrypella* акантопоры развивались очень неравномерно: у одних — многочисленные, у других — редкие. Некоторые *Amplexoporella* характеризуются дифференциацией размеров и количеством акантопор. Виды *Paraamplexoporella* и *Petalotrypa* акантопор не имели.

По-видимому, начиная со среднего девона, развивались эридотрипеллиды как с акантопорами, так и без них. Можно представить, что такие мшанки существовали и в каменноугольном периоде, поскольку как те, так и другие существовали в конце перми. Представители рода *Hinganella* не имели акантопор, мшанки рода *Permopora* имели многочисленные акантопоры разных размеров, а у *Ulrichotrypella* капилляры сконцентрированы вокруг мелких полостей — стеллятопор, а акантопоры отсутствовали.

Изложенное выше позволяет проследить развитие родов семейства *Eridotrypidae* (рис. 1).

Наиболее ранние эридотрипеллиды известны из верхнего силура Подолии и были представлены родом *Eridotrypella*. Совокупность таких морфологических признаков, как неравномерно утолщенные, изогнутые стенки ячеек, однородная структура стенок и довольно примитивная форма колонии наиболее древних эридотрипеллид позволяет предположить их близость атактотехидам.

В начале раннего девона в Подолии и некоторых районах Америки распространились представители рода *Eostenopora*, отличающиеся еще большей неравномерностью утолщений стенок ячеек, развитием мелких и многочисленных акантопор. В плане строения колонии и структуре стенок изменений у этих мшанок не наблюдается. Предками *Eostenopora*, видимо, были эридотрипеллиды, отделившиеся от *Eridotrypella*, у которых развивались многочисленные мелкие акантопоры и были наиболее неравномерно и сильно утолщенные стенки ячеек.

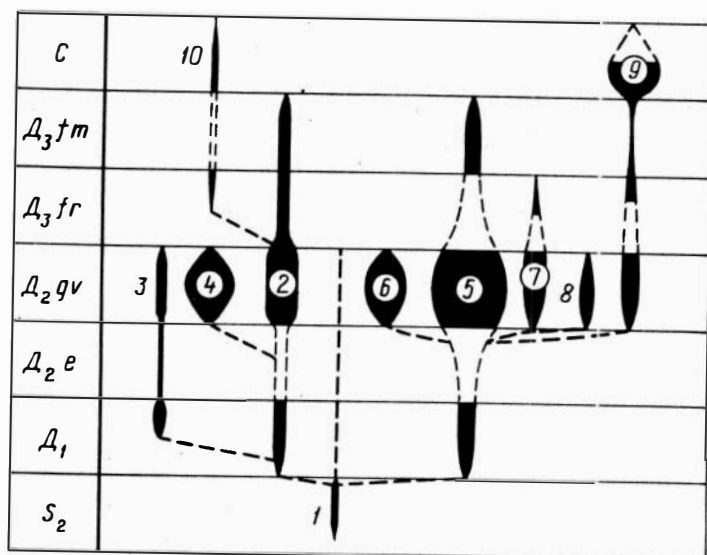


Рис. 1. Схема
филогенетических
отношений родов
семейства *Eridotrypella*

- 1 - *Eridotrypella*;
- 2 - *Eostenopora*;
- 3 - *Trachytoechus*;
- 4 - *Microcampylus*;
- 5 - *Eridotrypella*;
- 6 - *Eridocampylus*;
- 7 - *Amplexoporella*;
- 8 - *Paraamplexoperella*;
- 9 - *Petalotrypa*;
- 10 - *Megacanthopora*;

В раннедевонских морях Северной Америки распространились представители рода *Eridotrypella*. Существование его в ту эпоху в морях восточного полушария пока неизвестно. Эти мшанки отличались значительно более сложной структурой стенок ячеек, более равномерным утолщением стенок и локальным распространением у них капилляров. Эта ветвь, видимо, отделилась от *Eridotrypella* на границе позднего силура и раннего девона. Возможно, что они произошли от эридотрипеллид, у которых стенки ячеек равномерно утолщены и была тенденция к развитию капилляров только в срединном слое. Раннедевонские эридотрипеллиды, у которых стенки ячеек все более утолщались, были широко распространены. В конце раннего девона появились мшанки рода *Trachytoechus*, характеризующиеся развитием многочисленных гетерофрагм. Начиная со второй половины среднего девона, эридотрипеллиды были наиболее распространены во многих морях земного шара.

На территории современных Северной Америки и Алтая в живетском веке развивались *Eostenopora*, характеризующиеся направленностью развития в сторону укрупнения акантопор и локализации вокруг них капилляров. Количество акантопор и эксилляпор уменьшилось. Те же эридотрипеллиды, у которых количество эксилляпор в процессе естественного отбора увеличилось, объединены в род *Microcampylus*, продолжали существовать *Trachytoechus*.

Представители рода *Eridotrypella* в живетском веке были известны по всей Земле. В морях западного полушария от них отделились мшанки, у которых наряду с равномерным утолщением стенок развивались гетерофрагмы

(род *Eridocampylus*). Нет сомнения в том, что представители рода произошли от *Eridotrypella*, у которых гетерофрагмы были слабо развиты.

На территории Горного Алтая, Кузбасса, Минусинских котловин, Китая эридотрипеллиды были весьма разнообразны. В живетском веке от *Eridotrypella* отделился род *Amplexoporella*. Его представители отличаются неравномерным утолщением и структурой стенок ячеек и развитием капилляров в виде длинных полос в глубоких частях колоний.

В живетском веке от *Amplexoporella*, у которых капилляры максимально закрывали акантопоры с поверхности колоний, и, может быть, вытесняли их, подменив функционально, отделились мшанки рода *Paraamplexoporella*, у которых акантопоры не развиты. По-видимому, последние в свою очередь явились предками в отношении *Petalotrypa* также лишенных акантопор, но с вторичными утолщениями стенок ячеек и капиллярами по всей их длине. Эта ветвь, может быть, возникла одновременно с представителями рода *Paraamplexoporella* на территории современного Горного Алтая, так как их близкие связи несомненны. Основное отличие этих двух родов сводится к разнице структур стенок и к появлению у *Petalotrypa* двуслойных колоний. Виды *Petalotrypa* известны и в живетских отложениях Северной Америки. Из верхнего девона они неизвестны, но в каменноугольных бассейнах Кузбасса и Тянь-Шаня они были широко распространены. При несомненной близости другим эридотрипеллидам эти мшанки очень отличаются как планом строения колонии, так и структурой стенок. Это наводит на мысль об особом пути развития *Petalotrypa*, возможно, представляющих собой самостоятельное семейство.

В позднедевонскую эпоху эридотрипеллиды развивались в основном в морях на территории Кузбасса, Горного Алтая, Тянь-Шаня. В Горном Алтае последние из них были представлены только видами *Fostenopora*, а в Кузбассе до конца франского века дожили *Amplexoporella*, *Eridotrypella*, *Megacanthopora*.

Во франском веке эридотрипеллиды, по-видимому, впервые распространились в бассейне Тянь-Шаня и были представлены родами *Fostenopora* и *Eridotrypella*. Можно предположить, что они переселились сюда с территории Кузбасса, Горного Алтая и, возможно, Северной Америки.

Каменноугольных эридотрипеллид известно очень немного — *Megacanthopora* в Америке, *Petalotrypa* — в Тянь-Шане и Кузбассе. По-видимому, к началу карбона большинство родов семейства вымерло. В пермском периоде эридотрипеллиды были представлены родами *Ulrichotrypa*, *Ulrichotrypella*, *Permopora*, *Hinganella*, *Neoeridotrypella*.

Литература

Астрова Г.Г. 1964. Мшанки боршовского и чортковского горизонтов Подолии. — Труды ПИН, 98.

Астрова Г.Г. 1965. Морфология, история развития и система ордовикских и силурийских мшанок. — Труды ПИН, 106.

Морозова И.П. 1958. Некоторые новые мшанки отряда Trepostomata из девона Кузнецкой и Минусинской котловины. — Материалы к "Основам палеонтологии", вып. 2.

Морозова И.П. 1960. Семейство Eridotrypidae. "Основы палеонтологии. Мшанки, брахиоподы". М., Изд-во АН СССР.

Морозова И.П. 1961. Девонские мшанки Минусинской и Кузнецкой котловин. — Труды ПИН, 36.

Нехорошев В.П. 1948. Девонские мшанки Алтая. — Палеонтология СССР, т.Ш, ч.2, вып. 1. М., Изд-во АН СССР.

Орловский М.Б. 1961. О мшанках из терригенных отложений пограничных слоев силура и девона Южной Ферганы. — Изд-во АН Кирг. ССР, серия естеств. и техн.наук, т.3, № 4.

Орловский М.Б. 1962. К вопросу об экологии и формообразовании мша-

нок из позднесилурийских и девонских отложений Киргизии. - Труды управл. геол. и охр. недр при Сов.Мин. Кирг.ССР, сб.2.

Орловский М.Б. 1966. Родовые комплексы мшанок из среднепалеозойских отложений Тянь-Шаня. - Сб. "Материалы по палеогеографии и тектонике Тянь-Шаня". Изд-во "Илим".

Троицкая Т.Д. 1960. Новый фаменский представитель гетеротрипид из Тарбагатая. Сб. "Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР", 1, Госгеолтехиздат.

Троицкая Т.Д. 1963. Мшанки верхнего девона. - Сб. "Стратиграфия и фауна палеозойских отложений хребта Тарбагатай". М., Госгеолтехиздат.

Троицкая Т.Д. 1968. Девонские мшанки Казахстана, М., изд-во "Недра".

Duncan H. 1939. Trepotomatous Bryozoa from the Traverse group of Michigan. - Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Michigan, 5, N 10.

Fritz M.A. 1944. Upper Devonian Bryozoa from New Mexico. - J. Paleontol., 18, N 1.

Hall J. 1876. Illustration of Devonian Fossils... of the Upper Helderberg, Hamilton and Chemung groups. - State Geol. Surv. New York, Paleontol. Albany.

Hu Zhao-Xun. 1965. Additional material of Eryozoa from the Yuniang formation of early middle devonian in Henghsien, Kwangsi. - Acta Paleontol. Sinica, 13, N 2.

Ulrich E.O. 1890. Paleozoic Bryozoa. - Geol. Surv. of Illinois, 8.

Ulrich E.O., Bassler R.S. 1913. Bryozoa. - Maryland Geol. Survey, Lower Devonian.

Yang K.C. 1954. The Early Middle Devonian Bryozoans from Wutsun Shale, Kwangsi. - Acta Paleontol. Sinica, 2, N 2.

О ПОЛОЖЕНИИ NEURODONTIFORMES СРЕДИ КОНОДОНТОВ

Кёрк (Kirk, 1929) открыл в песчаниках свиты Хардинг (средний ордовик) штата Колорадо рассеянные в большом количестве зубовидные блестящие прозрачные образования коричневого цвета размером от долей до 2 мм, которые он отождествил с конодонтами. Находки эти представляют большой интерес в том отношении, что многие из них обнаруживают прикрепление к обломкам твердых скелетных тканей типа костных, сходных, как указывает Кёрк, по своему составу и строению с теми "рыбными" остатками, которые "в обилии рассеяны в различных слоях Хардинг". Именно из этих отложений происходят знаменитые "рыбы" Уолкотта (Walcott, 1892).

Позднее из этих же пород Брансон и Мэл (Branson, Mehl, 1933) собрали и описали дополнительный материал по конодонтам. Они впервые отметили существенное отличие найденных здесь форм по сравнению с ранее известными. "... эти конодонты из Хардинг (там же, стр. 22) составляют очень примитивную группу. Весь комплекс, за очень небольшими исключениями, представляет группу, очень отличающуюся от большинства конодонтов, хотя и дублирующую многие из них по общей форме. Это отличие в настоящее время может быть охарактеризовано лучше всего как "волоконистая" структура при сравнении с очевидным пластинчатым расположением вещества в обычном типе. Простые конусы из Хардинг раскалываются скорее вдоль, чем поперек, как это наблюдается среди большинства дистакоидных".

Таким образом, введя термин "волоконистые конодонты", авторы подчеркнули разницу во внутреннем строении между этими и типичными "ламеллярными" или "пластинчатыми" конодонтами. Пластинчатое строение конодонтов было установлено еще их первооткрывателем Х.Пандером (Pander, 1856) и подтверждалось последующими исследователями. При микроскопическом изучении продольного среза они наблюдали, что каждый зубец состоит из серии тонких конусовидно изогнутых пластин. У конодонтов с волокнистой структурой, по данным Брансона и Мэла, а позднее Родса и Уингарда (Rhodes, Wingard, 1957), тело состоит из удлиненных тонких волокон, расположенных параллельно оси нарастания. Этой особенностью, по их мнению, обусловлен и характер излома у таких конодонтов вдоль оси нарастания наподобие излома древесины. Шваб (Schwab, 1965) также наблюдал у них склонность к продольному расщеплению, но объяснял ее состоянием сохранности.

Брансон и Мэл считали установленное ими различие во внутреннем строении изученных конодонтов настолько фундаментальным признаком, что в 1944 г., касаясь вопроса классификации конодонтов, подразделили установленный в 1930 г. Эйхенбергом отряд *Conodontophorida*, объединяющий все конодонты, на подотряды *Neurodontiformes* и *Conodontiformes*. Характеристика их была предельно лаконичной: подотряд *Neurodontiformes* — конодонты с зубцами, образованными узелками волокон; подотряд *Conodontiformes* — конодонты с пластинчатыми зубцами из фосфата кальция. В составе *Neurodontiformes* указывались выделенные этими же авторами семейства *Coleodontidae* с родами *Coleodus*, *Erismodus*, *Neocoleodus*; *Chirognathidae* с родами *Chirognathus*, *Leptochirognathus*, *Multioistodus*, *Stereoconus*; *Trucherognathidae* с родами *Ambalodus*, *Amorphognathus*, *Cardiodella*, *Curtognathus*, *Polycaulodus*, *Trucherognathus*.

Придерживаясь приведенного систематического деления, но основываясь лишь на внешних морфологических признаках, описал коллекцию конодонтов из тех же песчаников Хардинг штата Колорадо Вальтер Суит (Sweet, 1955). Он указывал на стр. 230: "... многие из волокнистых конодонтов и отдельные из пластинчатых форм обнаруживают базальное прикрепление к просвечивающему голубовато-белому веществу, которое неотлично от фрагментов пластинок, встречающихся в том же самом осадке". Представителей, указанных в составе подотряда *Neurodontiformes*, приводили в своих работах Стоффер (Stauffer,

1935) из слоев Гленвуд штата Миннесота, Янгквист и Каллисон (Youngquist, Cullison, 1946) из свиты Дачтаун штата Миссури, Эндрьюс (Andrews, 1967) из свиты Джоахим штата Миссури. Эти авторы помещали рассмотренные ими роды в алфавитном порядке. В ограниченном количестве и небольшом разнообразии представители *Neurodontiformes* отмечались в некоторых других подразделениях ордовика. Но в общем до последнего времени находки *Neurodontiformes*, за исключением родов *Ambalodus* и *Amorphognathus*, отнесение которых к данному подотряду было поставлено после исследований Родса (Rhodes, 1954) под сомнение, ограничивались, по существу, территорией Северной Америки. Отсутствие или незначительное распространение их на других площадях развития ордовика расценивалось исследователями по-разному. Эндрьюс, например, считал этот факт свидетельством того, что животные, поселившиеся невродонтные элементы, являлись представителями провинциальной фауны. Родс и Уингард видели причину этого в отсутствии широких микрофаунистических исследований пород сопоставимого возраста. Начавшиеся в последние годы исследования конодонтов ордовика на Сибирской платформе полностью подтвердили правильность последнего высказывания.

Коллекции конодонтов из пород, относимых, на основании находок в них ангелл и мойероний, к самой верхней части чуньского яруса (р. Мойеро), а также из отложений криволучного яруса (рр. Мойеро, Лена, Подкаменная Тунгуска) и чортковского горизонта мангазейского яруса (г. Лена) содержат в большом количестве представителей таких характерных родов, как *Coleodus*, *Erismodus*, *Neocoleodus*, *Chirognathus*, *Curtognathus*, *Polycaulodus*. Сибирские находки, таким образом, с очевидностью доказывают, что животные, включавшие невродонтные элементы, имели весьма широкий ареал распространения. В то же время они подтверждают существующую точку зрения, что для этих организмов характерен узкий временной интервал существования: эта группа не выходит за пределы ордовика, и максимум ее развития приходится на первую половину среднего ордовика.

На вопрос, в чем выражается своеобразие *Neurodontiformes*, исследователи пытались ответить неоднократно. Специалисты, которые занимались этой группой, убеждались в ее обособленности, но не всегда могли четко выразить, каковы основные отличия ее членов от остальных конодонтов. Так, Эндрьюс писал (Andrews, 1967, стр. 884): "В целом, хотя различие трудно охарактеризовать, волокнистые конодонты, по-видимому, основательно отличаются от пластинчатых конодонтов". С целью выявления отличительных особенностей исследователи рассматривали в сравнительном плане внешнюю морфологию, микроморфологию, химический состав, характер базальной поверхности; обращали внимание и на особенности стратиграфического распространения.

Особенно много неясного существует сейчас в отношении внутренней структуры, т.е. признака, послужившего Брансону и Мэлу поводом для выделения подотрядов *Neurodontiformes* и *Conodontiformes*. Родс (Rhodes, 1954) поддерживает точку зрения о существенном различии волокнистых и пластинчатых конодонтов, указывая лишь на то, что некоторые формы, включенные Брансоном и Мэлом в подотряд *Neurodontiformes*, по-видимому, более близко связаны с пластинчатыми конодонтами. "После изучения многих экземпляров *Ambalodus* и *Amorphognathus* из ордовика Британии, — пишет Родс на стр. 423, — я не мог найти в них следов предполагаемой волокнистой структуры или характерного способа излома". Детальному исследованию микроструктуры и химического состава *Neurodontiformes* посвящена совместная статья Родса и Уингарда (Rhodes, Wingard, 1957). Изучая микроморфологию, они пришли к выводу, что волокнистая структура в тонких шлифах при высоких увеличениях (до 1000) ясно видна, и что она складывается из большого количества тонких, неправильных, удлиненных элементов, варьирующих по форме и расположению. Авторы утверждают, что эта структура поразительно отличается от пластинчатой структуры типичных конодонтов, что, в свою очередь, заставляет предполагать иной способ ее образования.

Большие сомнения в вопрос об особенностях микроанатомического строения *Neurodontiformes* внес Хасс (Hass, 1962). Он исследовал типичные экзем-

плярны волокнистых конодонтов из коллекции Брансона и Мэла и обнаружил у некоторых из них следы пластинчатого строения. Например, у *Stereoconus robustus* Br. et Mehl им установлена пластинчатая структура cone-in-cone на кончике острия, у одного из экземпляров *Chirognathus varians* Br. et Mehl аналогичная структура прослежена в самом маленьком зубчике, у другого экземпляра этого вида — в дистальной части главного зуба и т.д. У ряда экземпляров действительно структура нацело сложена узелками волокон. Однако Хасс видит причину этого явления во вторичных изменениях; первоначально же, считает он, строение у всех конодонтов было пластинчатым. Подходя с такой точки зрения, Хасс устраняет подотряд *Neurodontiformes*, и соответственно выделение второго подотряда *Conodontiformes* становится излишним.

Линдстрем (Lindström, 1964), рассматривая этот вопрос, заключает, что у всех конодонтов может возникать и пластинчатая и волокнистая структура. "Однако, — утверждает он (стр. 23-24), — это не означает, что "волокнистые" конодонты не отличаются от остальных или что Брансон, Мэл и их последователи ошибались, различая группы. У *Chirognathus* и родственных форм расположение кристаллитов в удлиненные узелки является более явным, чем у других конодонтов. Хорошо сохранившиеся конодонты "волокнистого" типа характеризуются также отсутствием белого вещества или его ограничением у оси нарастания зуба".

Результаты изучения структуры скелета различных родов среднеордовикских конодонтов излагаются в статье Шваба (Schwab, 1965). Среди объектов исследования были также экземпляры *Chirognathus*, *Erismodus*. Автор утверждает, что все конодонты имеют пластинчатую структуру.

Таким образом, вопрос о микроморфологии *Neurodontiformes* не имеет в настоящее время однозначного решения. Такое состояние объясняется очень слабой изученностью этой группы, отсутствием гистологических исследований, подобных проведенным Хассом (Hass, 1941, 1962) и немецкими учеными (Gross, 1954, 1957, 1960; Pietzner и др., 1968) по отношению к пластинчатым конодонтам.

Что касается химического и минералогического состава *Neurodontiformes*, то в этом направлении особенно интересны исследования Фосса (Foss, 1960). Он не затрагивает группу *Conodontiformes*, ссылаясь на данные анализов Эллисона (Ellison, 1944), который сделал заключение, что изученные им пенн-силванские конодонты имели структуру и состав апатита. Кстати, можно упомянуть недавно появившуюся публикацию немецких ученых (Pietzner и др., 1968) с результатами о химическом составе конодонтов ордовика и девона; авторы пришли к выводу, что апатит конодонтов приближается к составу карбонатапатита (франколита).

Объектом изучения Фосса стали конодонты из тех же песчаников Хардинг штата Колорадо. Одновременно и параллельно с *Neurodontiformes* исследовались чешуйки *Astraspis* из того же местонахождения. Для пробы отбиралось около 50 экземпляров конодонтов и одна чешуйка *Astraspis*. Каждая проба истиралась в порошок и изучалась при помощи дифракции рентгеновских лучей. Неоднократно проводившиеся таким же способом исследования разных остатков позвоночных показали, что почти все они попадали в категорию гидроксипатита или фтороапатита. Данные, полученные Фоссом, свидетельствуют о том, что *Neurodontiformes* и *Astraspis* в некоторой степени выпадают из этого ряда и скорее соответствуют карбонатфтороапатиту. Так как установлено, что *Astraspis* — несомненно позвоночное, сам факт нахождения *Neurodontiformes* и *Astraspis* в одной химической группе очень интересен и может служить вероятным свидетельством их генетической взаимосвязи.

Очень важным диагностическим признаком при изучении конодонтов является строение базальной стороны, наличие или отсутствие базальной полости, ее форма, величина и положение. На первостепенное значение этого признака для классификации конодонтов указывал Хасс (Hass, 1941, 1959, 1962). Обосновывая предложенную им систему, он писал: "В классификации, здесь предложенной, пульповая полость используется как точка, влияющая на все другие части структуры конодонта, потому что она представляет участок, вокруг которого

структура строится, а также потому, что она является заметной чертой всех настоящих конодонтов" (Hass, 1959). Ликвидировав подотряды *Neurodontiformes* и *Conodontiformes*, он делит весь отряд *Conodontophorida* на семейства, а внутри некоторых из них выделяет подсемейства. Такая схема системы конодонтов приведена и в "Основах палеонтологии" (Сергеева, 1964).

Однако, знакомясь с характеристикой семейств, можно видеть, что в основу их выделения положена, прежде всего, внешняя морфология. Например, семейство *Distacodontidae* в "Основах палеонтологии" охарактеризовано следующим образом: "Простые, прямые или изогнутые конусовидные конодонты, гладкие, с ребрами или килями, с глубокой, реже мелкой полостью основания" (Сергеева, 1964, стр. 493). В это семейство оказывается включенным и род *Stereoconus* Br. et Mehl, у которого базальная сторона плоская или даже выступающая за края.

Если вновь обратиться к характеристике волокнистых конодонтов, данной Брансоном и Мэлом (1933), то можно прочитать следующее: "Возможно, наиболее характерной чертой примитивной группы является тот факт, что базальная поверхность прикрепляется прямо к поверхности твердой челюстной поддержки . . . , так что большинство экземпляров остаются с припаянной к ним частью челюсти. У них, по-видимому, отсутствует совершенно базальное углубление, обозначенное Пандером как "пульповая полость", которая особенно очевидна у обычных дистакоидных". На эту особенность указывали также Родс и Уингард (Rhodes, Wingard, 1957, стр. 452): "Пластинчатые конодонты характеризуются базальной полостью, которая, хотя и очень изменчива по форме . . . , является диагностическим признаком группы. У *Neurodontiformes*, однако, обычно отсутствует такая полость, хотя у многих родов развивается удлиненная выемка на аборальной стороне . . . Базальное прикрепление пластинчатых конодонтов к фосфатному материалу обычно редко. . . , в то время как у волокнистых форм оно весьма обычно".

В свете только что сказанного вызывает удивление, почему в дальнейшем этот первостепенной важности признак совершенно не учитывался при систематических построениях. Действительно у многих представителей, относимых к *Neurodontiformes*, базальная сторона плоская или лишь очень незначительно вогнутая (*Stereoconus* Br. et Mehl, *Evencodus* Moskal., *Curtognathus* Br. et Mehl, *Polysculodus* Br. et Mehl и др.). У других, хотя и имеется продольная или чашевидная выемка на базальной стороне (*Coleodus* Br. et Mehl, *Neocoleodus* Br. et Mehl, *Erismodus* Br. et Mehl, *Cardiodella* (Br. et Mehl.) *Chirognathus* Br. et Mehl), но она сильно отличается от настоящей базальной полости.

Игнорирование этого признака привело к тому, что близкие роды в системе Хасса оказались оторванными друг от друга и, наоборот, далеко отстоящие помещены в одну систематическую группу. Так, *Erismodus* и *Curtognathus* оказались объединенными вместе с *Trichonodella* в подсемейство *Lonchodiniinae* Hass, входящее в состав семейства *Coleodontidae* Br. et Mehl; *Cardiodella* помещена с *Dichognathus*, *Ozarkodina* и другими родами в подсемейство *Prioniodontinae* Bassler, включенное в семейство *Prioniodontidae* Bassler. Семейство *Coleodontidae* в том виде, в котором приведено Хассом (Hass, 1962), совершенно утратило то значение, которое вкладывали в него Брансон и Мэл.

Неотчетливость, а иногда разноречивость характеристик соподчиненных систематических подразделений усложняют работу специалиста, ведущего определение. Поэтому понятна неудовлетворенность системой, предложенной Хассом, и непризнание ее многими специалистами, изучающими конодонтов. До настоящего времени во многих описательных работах роды помещаются в алфавитном порядке.

Особенности строения базальной стороны у конодонтов, очевидно, были обусловлены способом прикрепления этих элементов в теле животного, носившего их. Как уже указывалось, для элементов *Neurodontiformes* характерно частое нахождение их прикрепленными к обломкам костеобразной ткани. Случаи прикрепления к такой основе нередко наблюдаются и в сибирском материале,

особенно у экземпляров, принадлежащих родам *Coleodus*, *Neocoleodus*, *Erismodus*, реже *Stereoconus*. Иногда опора, к которой прикреплен конодонт, достигает солидных размеров, превышая в несколько раз его самого (табл.УП, фиг. 1), но в большинстве случаев это обломок менее уцелевшие, и поэтому меньшей величины и более бесформенные (табл.УП, фиг. 2-8).

Прикрепление у разных родов может несколько различаться. У *Coleodus*, например, оно довольно прочное, благодаря сильному захвату стенками основания края поддерживающей опоры. У *Neocoleodus* и *Erismodus* оно тоже достаточно крепкое. Представители родов, у которых базальная выемка мало развита или отсутствует, соединены с несущей их костеобразной опорой менее прочно, и соответственно совместные находки их будут более редкими (например, у *Stereoconus*, *Curtoognathus*, *Polycaulodus*). Все же имеющийся в распоряжении автора материал позволяет наблюдать характер прикрепления и у экземпляров такого типа (табл. УП, фиг. 5, 7).

Подводя итог сказанному, следует еще раз подчеркнуть значение для классификации рассматриваемых ископаемых остатков такого признака, как строение базальной поверхности и тип прикрепления. В этом свете необходимость сохранения *Neurodontiformes*, как особого подразделения в составе конодонтов, не вызывает сомнения. Так как данных по микроморфологии еще очень мало, а внешнее морфологическое сходство с типичными конодонтами большое, то кажется нецелесообразным полное исключение *Neurodontiformes* из состава конодонтов.

Учитывая тот факт, что классификация разрозненных, изолированных конодонтов, представляющих собой лишь части скелета неизвестного животного, является искусственной, и, следовательно, обычные таксономические термины естественной классификации утрачивают в данном случае общепринятое понимание, вероятно, надо считать более правильным ограничение употребления этих терминов, хотя бы для подразделений более высоких, чем род, и замену их нейтральными названиями. Можно предложить объединить все конодонты в "надгруппу *Conodonti* - конодонты" и разделить ее по особенностям строения базальной стороны на две группы: А- *Neurodontiformes* и В- *Conodontiformes*. Каждая из групп, в свою очередь, будет состоять из отдельных подгрупп, соответствующих, по-видимому, в системах Брансона, Мэла и Хасса семействам.

Существует множество гипотез и отдельных высказываний по поводу природы и систематического положения конодонтов. Родс (Rhodes, 1954), обсудив степень обоснованности и слабые стороны наиболее распространенных гипотез, пришел к выводу о том, что заслуживают внимания две из них: первая предполагает родство конодонтов с вымершей группой червеобразных организмов; вторая - с вымершей, совершенно неизвестной группой примитивных позвоночных. По отношению к группе *Neurodontiformes* приложима лишь вторая гипотеза. Здесь можно привести высказывание Д.В.Обручева о том, что "уже самый факт прикрепления их к каким-то скелетным образованиям говорит против гипотезы Рогана-Циттеля о принадлежности конодонтов червям-полихетам или гефиреям" (Обручев, 1935, стр. 80).

Литература

- Обручев Д.В. 1935. Еще о природе конодонтов. - Природа, № 9.
Сергеева С.П. 1964. Отряд *Conodonti*. Конодонты. "Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы". М., изд-во "Наука".
Andrews H.E. 1967. Middle Ordovician conodonts from the Joachim Dolomite of Eastern Missouri. - J.paleontol., 41, N 4.
Branson E.B., Mehl M.G. 1933. Conodonts from the Harding Sandstone of Colorado. In: Conodont studies N 1. - Univ. Missouri Studies, 8, N 1.
Branson E.B., Mehl M.G. 1944. Conodonts. In: Index Fossils of North America, by Sener H.W. and Shrock R.R.N.Y.
Ellison S.P. 1944. The composition of conodonts. - J.paleontol., 18, N 2.

Foss T.H. 1960. Structure and composition of associated Neurodontiformes and Astraspis scales from the Harding formation of Colorado. - J.paleontol., 34, N 2.

Gross W. 1954. Zur Conodontenfrage. - Senckenberg. Lethaea, Bd. 35 N 1/2.

Gross W. 1957. Über die Basis der Conodonten. - Palaontol.Z., Bd. 31, N 1/2.

Gross W. 1960. Über die Basis bei den Gattungen Palmatolepis und Polygnathus (Conodontida). - Paläontol. Z., 34, N 1.

Hass W.H. 1941. Morphology of conodonts. - J.paleontol., 15, N 1.

Hass W.H. 1959. Conodonts from the Chappel Limestone of Texas. - U.S.Geol. Survey Prof. Paper, N 294-J.

Hass W.H. 1962. Conodonts. In: Treatise on Invertebrate Paleontology. W.Miscellania.

Kirk S.R. 1929. Conodonts associated with the Ordovician fish fauna of Colorado - a preliminary note. - Amer. J. Sci. ser. 5., 18, N 108.

Lindström M. 1964. Conodonts. - Lund. Elsevier Publish. Co.

Pander C.H. 1856. Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der Russisch-Baltischen Gouvernements. St. Petersburg.

Pietzner H.u.a. 1968. Zur chemischen Zusammensetzung und Mikromorphologie der Conodonten. - Palaeontographica, A 128, N 4-6.

Rhodes F.H.T. 1954. The zoological affinities of the conodonts. - Biol. Rev. Philos. Soc., 29, N 4.

Rhodes F.H.T., Wingard P. 1957. The structure, chemical composition and affinities of the Neurodontiformes. - J.paleontol., 31, N 2.

Schwab K.W. 1965. Microstructure of some Middle Ordovician conodonts. - J.paleontol., 39, N 4.

Stauffer C.R. 1935. Conodonts of the Glenwood Beds. - Bull. Geol. Soc. America, 46.

Sweet W.C. 1955. Conodonts from the Harding Formation (Middle Ordovician) of Colorado. - J.paleontol., 29, N 2.

Walcott C.D. 1892. Preliminary notes on the discovery of a Vertebrate fauna in Silurian (Ordovician) strata. - Bull. Geol. Soc. America, 3.

Youngquist W., Cullison J.S. 1946. The conodont fauna of the Ordovician Dutchtown Formation of Missouri. - L.paleontol., 20, N 6.

ARCTICHNUS - НОВЫЙ "СЛЕД ЖИЗНИ" ИЗ ОТЛОЖЕНИЙ
НЕОКОМА НА СЕВЕРЕ СИБИРИ

Морские отложения неокома широко распространены на севере Сибири. В песчаных породах этого возраста обнаружен новый "след жизни", интерпретируемый как трубка пескожилов. Нижедается его описание.

Автор искренне благодарен крупным знатокам "следов жизни" за помощь в работе: проф. Р.Ф.Геккеру за неоднократные консультации, проф. В.Генцшелю (Häntzschel) из Гамбурга за любезную информацию о трубках и проф. О.С.Вялову за ценные замечания, высказанные при знакомстве с нашей лекцией "следов жизни".

Arctichnus Zakharov, ichogen.nov.

Типовой вид - *Arctichnus arcticus* Zakharov, ichnogen. et ichnosp. nov.
нижний мел, нижний берриас-нижний готерив севера Сибири.

Диагноз. Вертикально стоящее в слое цилиндрическое образование с утолщенной воронкообразной или веретенообразной верхней частью. Длина до 40 см, наибольший диаметр утолщения до 9 см, диаметр цилиндрической части от 0,3 до 1,0 см. Внутри "следа" проходит канал округлого сечения. Стенки канала гладкие. Канал заполнен породой, окружающей трубку. Стенки трубки сложены более мелкозернистой, как правило, глинистой массивной породой. В разрезе слоя трубки обычно размещены на разных уровнях.

Сравнение. Цилиндрической частью и присутствием канала напоминает *Laevicyclus* Quenstedt, 1879 (Häntzschel, 1962, стр. W201, фиг. 123,3) из кембрия Пакистана и мезозойских отложений Западной Европы, но отличается наличием утолщенной верхней части и меньшим диаметром цилиндрической части.

От *Skolithos* Haldeman, 1840 (Häntzschel, 1962, стр. W 215, фиг. 134,4) отличается наличием утолщенной верхней части и канала, а также характером размещения в слое.

От *Sabellarites* Dawson, 1890 из ордовика Канады, сходного по наличию канала, *Arctichnus* отличается более длинной и толстой трубкой, а также наличием утолщения в верхней части.

Наличие утолщенной воронкообразной части сближает новый след со "спиральной воронкой", описанной Д.Говардом (Howard, 1966, стр. 43, фиг. 7) из верхнемелового песчаника Северной Америки. В других отношениях: наличие канала, размеры трубки, строение утолщенной части, строение стенки и др.-следы сильно различаются.

Arctichnus arcticus Zakharov ichnogen. et ichnosp. nov.

Табл. VIII фиг. 1-8; рис. 1а

Голотип - Музей ИГиГ, № 370/1; Хатангская впадина, р.Боярка, обн.11, сл. 1; нижний мел, нижний валанжин, зона *Polyptychites stubendorffi*, слой ХХХП нижнемеловой части опорного разреза¹.

Материал. Несколько десятков экземпляров, преимущественно верхних частей трубок хорошей сохранности. Полевые наблюдения над многими сотнями экземпляров.

¹ Опорный разрез см. Захаров В.А. 1970. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири и условия их существования (сем. *Astartidae*). Изд-во "Наука".

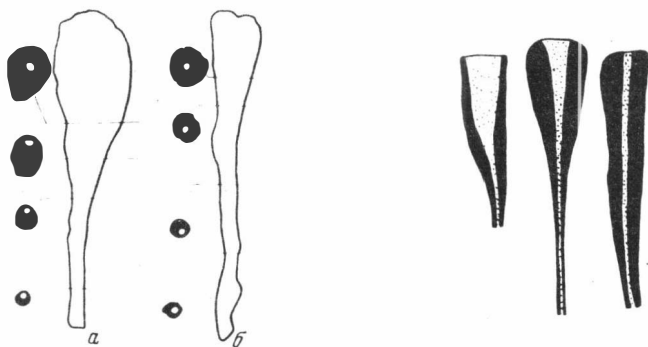


Рис 1. Поперечные сечения трубок пескожилов
а - экз. № 370/1, голотип, Хатангская впадина, р.Боярка¹, обн. 11, сл. 1, нижний валанжин, сл. XXXП опорного разреза; б - экз. № 370/3, местонахождение то же

Рис. 2. Продольное сечение "воронки" трубки пескожила, обн. 2, сл. 6; верхний валанжин, сл. XLVIII опорного разреза

Описание. "След жизни" представляет собой вертикально стоящее в слое цилиндрическое образование, полое внутри. Верхняя часть трубки, составляющая примерно $\frac{1}{10}$ длины, утолщенная. Цилиндрическая часть на всем протяжении имеет почти одинаковый диаметр, лишь иногда слабо сужается книзу (рис. 1). Верхняя утолщенная часть, как правило, воронкообразной, реже веретенообразной формы. Высота трубки различная, по-видимому, достигает 50 см (максимальная высота измеренного в слое не полностью вскрытого "следа" свыше 40 см). Наибольшая измеренная ширина воронки - 9 см, а диаметр цилиндра достигает 1 см (см. размеры).

Поверхность трубки, в особенности утолщенной верхней части, неровная, бугристая, покрытая материалом вмещающей породы, обычно мелкими песчанками. Неровности на поверхности в ряде случаев обязаны жизнедеятельности мелких илоедов. Внутренний канал округлого сечения имеет диаметр от 2 до 8 мм. Стенки канала ровные и гладкие (табл. УШ, фиг. 7). Нередко диаметр канала в утолщенной части больше, чем в цилиндрической (рис. 2).

Канал заполнен породой, вмещающей трубку. Стенки трубки сложены тонкозернистой, обычно глинистой породой. Микроскопическое строение наблюдалось в шлифах. Текстура породы, слагающей стенку: заметны неправильные концентрические полосы темного и несколько более светлого цвета. Структура породы, слагающей стенку: основная масса афанитовая, в ней включения зерен кварца и полевых шпатов. Состав породы, заполняющей канал: песок мелкозернистый, кварц - полевошпатовый с примесью слюды.

Изменчивость формы трубок. Форма верхней утолщенной части сильно изменчива, в то время как цилиндрическая часть однотипна почти у всех экземпляров. Материал позволяет дать характеристику изменчивости трубок по всему разрезу.

Трубки в верхней части верхнего берриаса (слой XXШ нижнемеловой части опорного разреза, обн. 5, сл. 2, интервал 0,0-2,0) захоронены в мелкозернистом хорошо сортированном кварцполевошпатовом песке совместно с многочисленными остатками беспозвоночных, главным образом, двусторча-

¹ Весь материал происходит с р.Боярки, Хатангская впадина, Север Средней Сибири



Рис. 3. Контурсы трубок пескожилов (полевая зарисовка), популяция из верхнего берриаса, обн. 5, сл. 2, интервал 0,0–2,0 м, сл. XXШа опорного разреза

тых моллюсков: бореонектесов (крупных пектинида), ауцелл, танкредий (?), энтолиумов и денталиумов. На 1 м² площади вертикального разреза приходится одна–две трубки. Совместно с *Arctichnus* редко встречается другой тип следа – крупные *Rhizocorallium*. Трубки характеризуются относительно мелкими размерами (измеренная длина трубок не превышала 20 см, максимальная ширина расширенной части менее 20 мм, диаметр цилиндрической части составляет обычно 2–3 мм), правильной формой и сравнительно прямой цилиндрической частью (рис. 3). Индивидуальная изменчивость проявляется в различной форме утолщения и характере его перехода в цилиндрическую часть. Отмечалось постепенное и быстрое сужение "воронки".

Трубки в средней части нижнего валанжина (слой XXXШ нижнемеловой части опорного разреза, обн. 11, сл. 2, интервал 4,0–8,0 м) захоронены в мелкозернистых алевритистых песках совместно с очень часто встречающимися раковинами двустворчатых моллюсков: бореонектесов, циприн, астарт и ауцелл. Весь осадок, кроме того, пронизан тонкими ходами илоедов. Трубки неравномерно рассеяны по слою. На 1 м² разреза насчитывается до 8–10 экземпляров. Трубок много, в особенности, в верхней части интервала. Трубки очень длинные (свыше 40 см) нередко изогнутые, с хорошо оформленной, относительно короткой, обычно воронкообразной, утолщенной частью (рис. 4). Максимальный диаметр измеренных "воронок" не превышал 30 мм, диаметр цилиндрической части в среднем 5–6 мм. Форма "воронок" сравнительно устойчива. У некоторых трубок отмечается слабое сужение в самой верхней части воронок.

Трубки в нижней части нижнего готерива (слой LI нижнемеловой части опорного разреза, обн. 1, сл. 2, интервал 0,0–3,00 м) захоронены в мелкозернистом алевритистом песке с включениями небольших гнезд глин. В этом слое, несмотря на продолжительные поиски, найден только один окатанный ростр белемнита. Местами встречаются также ходы илоедов, заполненные светлым песком. Подсчеты, произведенные на трех различных участках слоя составили соответственно 35, 30, 28 трубок на 1 м² разреза. Популяция характеризуется длинными "трубками" с очень широкими "воронками" (рис. 5). Трубки изогнуты в неопределенных направлениях. "Воронки" обычно асимметричны по отношению к осевой плоскости. Изменчивость формы "воронок" значительная. Как правило, широкая сверху "воронка" быстро сужается книзу и переходит в слабо сужающийся книзу цилиндр.

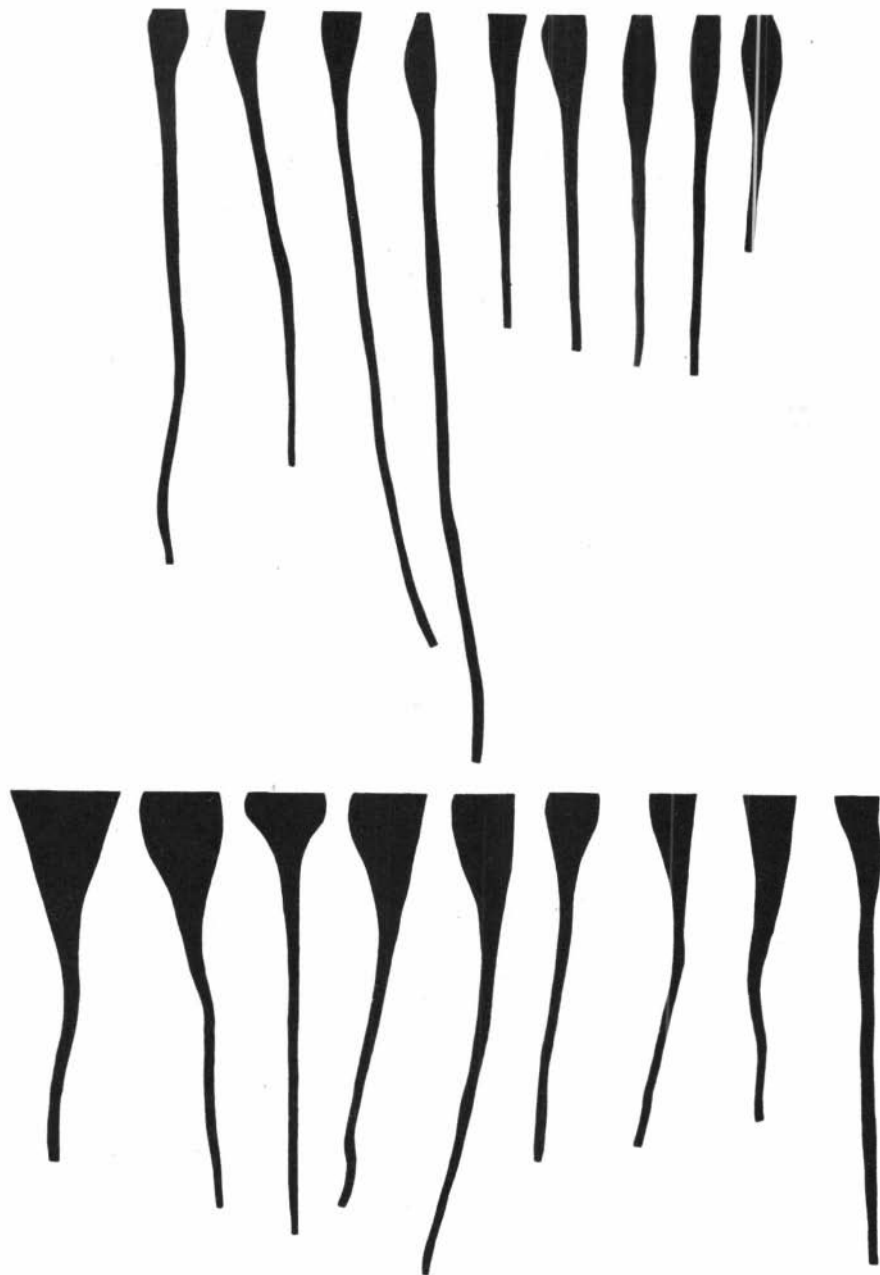


Рис 4. Контуры трубок пескожилов (полевая зарисовка); популяция из нижнего валанжина, обн. 11, сл. 2, интервал 4,0-8,0 м, сл. XXXШ опорного разреза

Рис 5. Контуры трубок пескожилов (полевая зарисовка); популяция из нижнего готерива, обн. 1, сл. 2, интервал 0,0-3,0 м, сл. I опорного разреза

Колл. № п/п	Местонахождение	Высота трубки	Наибольшая ширина "воронки"
370/1	Хатангская впадина	270	25
370/2	р.Боярка, обн.1, сл.2	240	40
370/3	Нижний готерив, зона <i>lomolso- mites bojarkaensis</i>	280	50
370/4	Слой LI опорного разреза	340	33
370/5	То же	310	30
370/6	"	360	70
370/7	"	230	27
370/8	"	290	30
370/9	"	395	37
370/10	"	290	70

Значительный размах индивидуальной изменчивости, проявляющийся прежде всего в форме утолщенной части трубки, не затушевывает существенных различий между трубками по разрезу. Эти различия заключаются, главным образом, в размерах трубок и пропорциях их частей. Более того, отчетливо проявляется тенденция укрупнения трубок вверх по разрезу: трубки из берриаса мелкие, трубки из валанжина средние, а из нижнего готерива крупные. Несмотря на существенные различия между разновозрастными популяциями следов, я отношу их к одному виду следов, предполагая, что строившее их животное принадлежало одному виду, существовавшему от позднего берриаса до раннего готерива. Морфологические различия между популяциями объясняются, на мой взгляд, чисто экологическими причинами, в частности, укрупнение трубок вверх по разрезу – изменением условий существования, а именно постепенным переходом от условий, близких к морским с подвижной водой к условиям лагунным со спокойной водой.

Фациальная характеристика. Отношение к характеру осадка. Для суждения об отношении описываемого следа к осадку были статистически обработаны 116 анализов различных типов пород совместно с частотой встречаемости трубок в каждом исследованном выходе слоя опорного разреза нижнего неокома на р.Боярке. По обобщенным результатам составлен график (рис. 6), показывающий частоту встречаемости трубок в различных типах пород. Как видно на рис. 6, в глинах и алевролитистых глинах трубки не встречаются вообще, находки их очень редки в алевролитах, лишенных песчаных примесей и в мелкозернистых песках, содержащих значительную примесь среднезернистого материала. В алевролитах с примесью песка и в мелкозернистых песках находки трубок часты и больше всего трубок найдено в смешанных типах пород, в которых преобладает мелкопесчаная фракция, в несколько меньшем количестве присутствует алевролит и имеется примесь глины. Эту обобщенную картину часто доводилось наблюдать в обнажениях. Например, в обнажениях 14, слои 5–9; 1, слой 8а, б, в, слои XXUP–XXX и LVI–LVII опорного разреза вверх по разрезу происходит постепенное опесчанивание пород, сопровождающееся возрастанием частоты нахождения трубок. В обнажениях 5, слои 1–3; 9, слои 6–7; 2, слой 6 (слои XX–XXШ; XLUP опорного разреза) сокращение числа трубок вверх по разрезу сопровождается укрупнением зерна осадка. Уменьшение числа трубок в слое LII по сравнению со слоем LI и в слое LIII по сравнению со слоем LII опорного разреза в обнажении 1, слои 2–4, сопровождается увеличением примеси глины.

Распространение по разрезу. Трубки распределены по разрезу неравномерно по причине их избирательного отношения к типу осадка, но они распределены в нем закономерно вследствие закономерности смены одного типа осадка другим – ритмичности осадконакопления – и размывам на границах ритмов. На опорном разрезе неокома на р.Боярке нами установлено, что

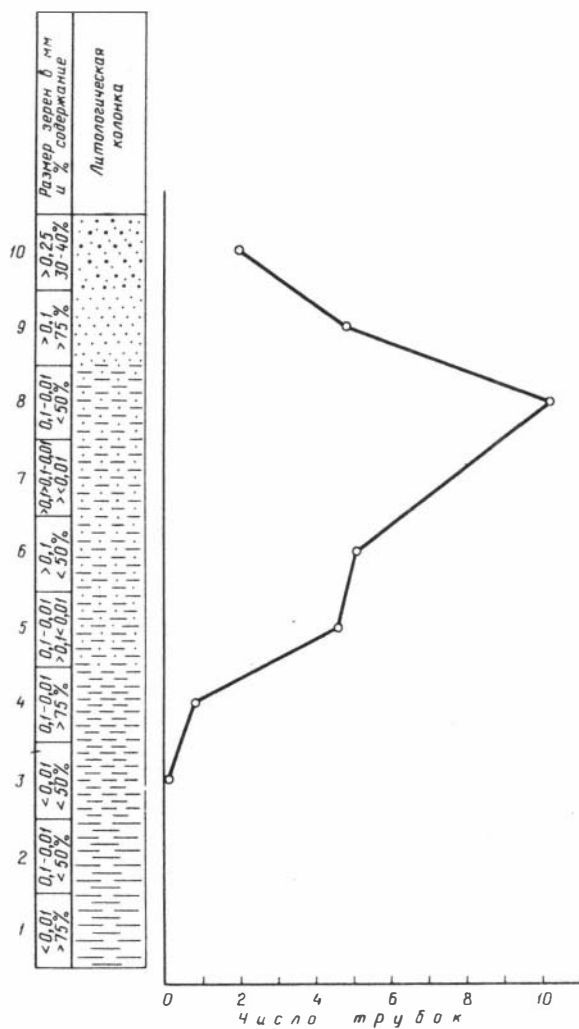


Рис 6. Кривая, отражающая частоту встречаемости трубок пескожилов в различных типах пород
 1 - глина; 2 - глина алевролитовая; 3 - алевролит глинистый; 4 - алевролит; 5 - глино-песчано-алеврит; 6 - алевролит песчаный; 7 - глино-алеврито-песок; 8 - песок алевролитовый; 9 - песок мелкозернистый; 10 - песок средне-мелкозернистый

слои или их части, граничащие с поверхностями размыва, обычно изобилуют трубками пескожилов. Эти же слои обогащены лептохлоритом (Захаров, Юдов- ный, 1967). Другая особенность распределения: большая насыщенность труб- ками некоторых слоев нижнего готерива и постепенное увеличение вверх по разрезу размеров "воронок" трубок объясняется нами изменением условий существования пескожилов: переходом от морского режима Хатангского бас- сейна к лагунному (см. ниже).

Биоценоотические ассоциации. Трубки пескожилов встречены сов- местно со всеми видами беспозвоночных, известными из отложений неокома. Особенно многочисленны в этих слоях двустворчатые моллюски. На южном борту Хатангской впадины обычными являются ассоциации трубок с устрица-

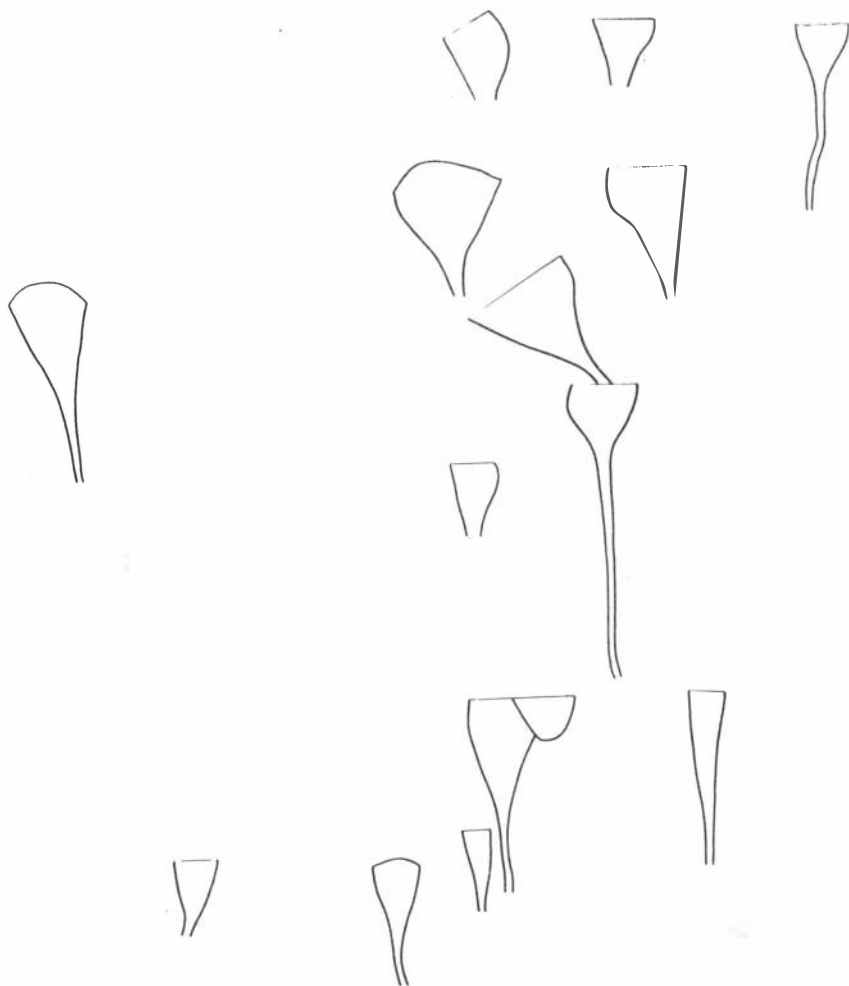


Рис. 7. Размещение трубок пескожилов в слое (полевая контурная зарисовка), обн. 1, сл. 2, интервал 0,0–3,0 м; нижний готерив, сл. LI опорного разреза

ми, бореонектесами, ауцеллами, ципринами, астартами и другими двустворками (Захаров, 1966, стр. 141). Совместно с трубками часто встречаются очень крупные следы типа *Rhizocorallium* и нередко в изобилии присутствуют мелкие следы илоедов, пронизывающие всю толщу осадка (Захаров, Юдовный, 1967, рис. 3). Не установлено какой-либо закономерности в соотношении различных типов следов по разрезу, хотя встречались слои, сильно обогащенные одним или двумя типами следов: следами детритофагов и *Rhizocorallium* (слой XXШа, опорного разреза), трубками пескожилов (слой LI LIII). Постройки *Rhizocorallium* встречаются много реже трубок и далеко не во всех слоях, в которых присутствуют трубки.

Особенности тафономии. Трубки пескожилов повсюду встречены нами захороненными "in situ". Они располагаются на различных уровнях слоя, даже при их массовом нахождении в слое (рис. 7, 8). Но встречались группы трубок, состоящие из нескольких или многих экземпляров, верхние части которых располагались на одном уровне. Причем, как правило, наблюдалась следующая картина: либо непосредственно на "воронках" залегает лента глины (рис. 9), либо трубки ограничены сверху плоскостью размыва

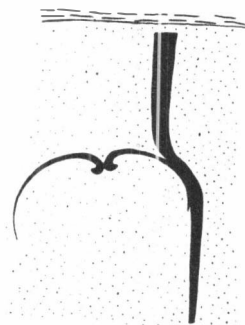
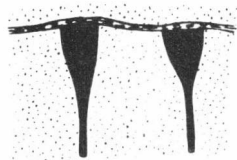
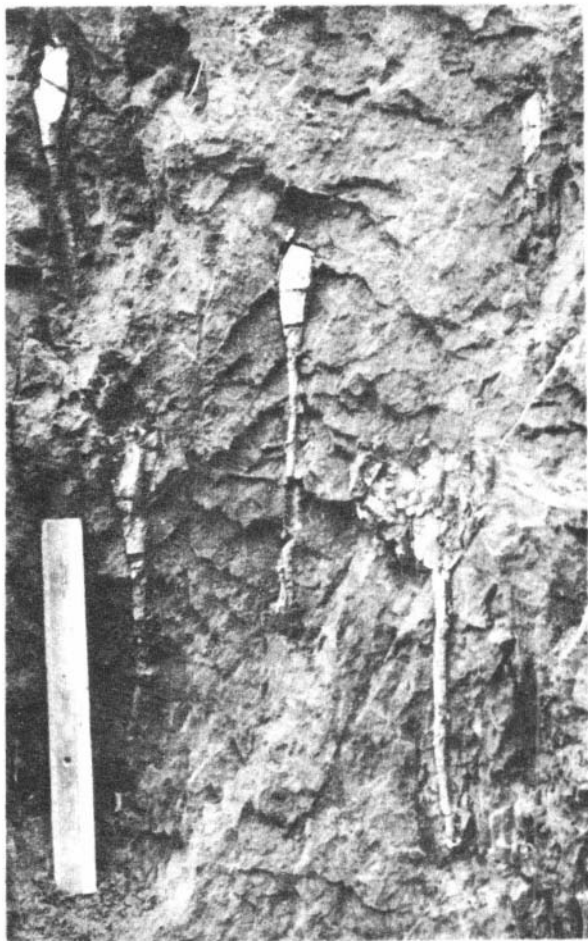


Рис. 8. Трубки пескожилов в мелкозернистых песках нижнего готерива, обн.1, сл. 2, сл.11 опорного разреза

Рис. 9. "Воронки" трубок пескожилов, перекрытые глиной. Результат заиления при жизни (?), обн.3, сл.2, нижний готерив, сл.XLIX опорного разреза

Рис. 10. Трубка пескожила, изогнутая вдоль створки циприны. Верхняя часть трубки срезана в результате размыва, обн. 4, сл.3в. Нижний валанжин, сл. XXXУШ опорного разреза

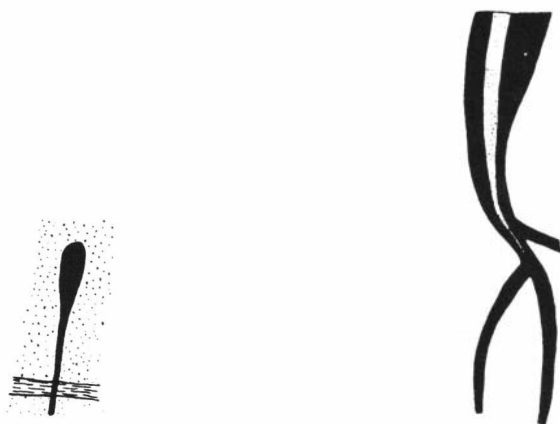


Рис. 11. Трубка пескожила, "протыкающая" ленту глин, обн. 3, сл.2, нижний готерив, сл.XLIX опорного разреза

Рис. 12. Трубка пескожила с разветвленной нижней частью, обн. 2, сл. 1, верхний валанжин, сл. XI.Ш опорного разреза

(рис. 10). Захоронение в первом случае явилось, видимо, результатом заиления трубок, во втором – результатом "срезания" их во время перемыва осадка.

Построение трубки. Этология животного. Трубка представляет постройку-жилище *Cominchnia* (Seilacher, 1953б). Строителем являлось животное неизвестной систематической принадлежности (может быть многощетинковый червь), не сохранившийся в ископаемом состоянии. Построение трубки происходило сверху вниз, путем постепенного ее углубления. Доказательством этому служат наблюдения над "поведением" отдельных трубок. Так, в слое 3в, обн. 4 (слой XXVШ опорного разреза) была встречена трубка, изогнутая вдоль створки циприны (рис. 10); в слое 2, обн. 3 (слой XL X) и в ряде других слоев наблюдались трубки, "протыкающие" нижележащие ленты глин (рис. 11) в слое 1, обн. 2 (слой XLШ) была найдена трубка с разветвленной нижней частью (рис. 12). Такое разветвление могло образоваться лишь в результате повторных построений "канала" для углубления нижней части жилища, из-за невозможности по каким-то причинам воспользоваться "старым" каналом. При жизни животного трубка открывалась на поверхности осадка расширением, которое, возможно, представляло собой ловчую воронку. Стенки трубки и воронки цементировались глинистым материалом. Во время охоты животное находилось в нижней части воронки, а в трубку скрывалось лишь в момент опасности. Если верхнюю расширенную часть трубки рассматривать как ловчую воронку, то напрашивается такое объяснение изменчивости размеров воронок. Количество пищи, попадавшее в воронку, находилось в прямой зависимости от размеров воронки и в обратной от интенсивности перемещения придонных вод. Следовательно, на участках со спокойным гидродинамическим режимом воронки должны были быть более широкими, чем на участках с интенсивным движением воды. В какой-то мере это предположение подтверждается наблюдениями: вблизи размывов и в слоях, богатых раковина-

ми реофильных моллюсков, воронки, как правило, узкие, а в слоях, лишенных или бедных остатками организмов (например, слои LI-LIII опорного разреза неокома на р.Боярке) воронки очень широкие. Укрупнение воронок, установленное нами на опорном разрезе нижнего неокома на р.Боярке, выше объясненное переходом от жизни в морских условиях (активная волновая деятельность) к жизни в лагунных условиях (преобладание спокойных вод), как будто подтверждает высказанное предположение относительно использования животным верхней расширенной части трубок как ловчей воронки. Затруднительно объяснить различную высоту воронок. Быть может, существует прямая зависимость между скоростью осадконакопления и высотой воронки, но для такого вывода необходим большой статистический материал, который нами не собран.

Экология пескожилов. Наблюдения над трубками пескожилов показывают достаточно ясно отношение животного лишь к одному из экологических факторов - грунту. Отношение к остальным факторам может быть определено косвенным образом: а именно, путем сравнительного анализа и седиментолого-палеоэкологических наблюдений. Как было показано выше, животное отдавало предпочтение мягким мелкопесчанистым грунтам с примесью алевритового и глинистого материала. Пескожил, несомненно, являлся обитателем мелководья, но в сильно подвижных водах, очевидно разрушавших его постройки, он не жил. По мере изменения гидродинамического режима Хатангского моря в раннем неокоме от морского в начале периода до лагунного в конце, изменялась и солевая обстановка: от нормально морской до солоноватоводной. Возможно, на прибрежных участках соленость постоянно была несколько ниже нормальной (Грамберг, Спиро, 1965; Захаров, 1966, стр. 142, Seilacher, 1963). Температурный режим северо-сибирских морей этого времени приближался к таковому южной части Японского моря. Поскольку пескожилы заселяли в основном очень мелководные и относительно спокойные участки дна, то вода на этих площадях прогревалась особенно сильно, соответственно сильнее сказывалось и охлаждение вод.

Пескожилы входили в биоценотические ассоциации с другими роющими животными (типа *Rhizocorallium* и мелких детритофагов), с устрицами, бореянектесами и связанными с ними организмами (Захаров, 1966, стр. 141).

Биологическое, седиментологическое и палеогеографическое значение. Искключительно велико значение находок следов жизнедеятельности пескожилов для биоморфической характеристики раннеокомских бассейнов на севере СССР. Наряду с другими многочисленными и обильными представителями беспозвоночных пескожилы являлись характернейшими жителями биоценозов на песчаных биотопах. Иногда находки трубок пескожилов являются единственным свидетельством существования организмов в древнем бассейне (см. также Вялов, 1964, стр. 161; 1966, стр. 11). Находки трубок пескожилов всегда указывают на мелководные условия осадконакопления. В этом отношении наблюдения над вертикальными трубками пескожилов подтверждают гипотезу Зейлахера (Seilacher, 1967) о том, что вертикальные норы характеризуют наиболее мелководные осадки.

Присутствие в слое в изобилии одних лишь трубок пескожилов наводит на мысль об аномалии каких-либо факторов среды. Например, преобладание трубок в верхах разреза морских раннеокомских отложений в Хатангской впадине в слоях, где "телесные" окаменелости очень редки и бедны, подтверждает предположение об изменении гидрохимии бассейна и переходе к лагунным условиям.

Трубки являются хорошим индикатором литологического состава осадка. Появление трубок в слое как будто бы однородного алеврита всегда свидетельствует об опесчанивании алеврита. Прямой подсчет трубок в стенке слоя (среднее из нескольких сечений) позволяет в полевых условиях судить о примерном соотношении терригенных фракций в породе.

Наличие неповрежденных трубок в слое предполагает мягкое дно и характеризует стабильный режим во время накопления осадка. Если трубки срезаемы, то наряду с другими признаками это наблюдение может быть использо-

вано для доказательства существования размывов (Юдовный, Захаров, 1966). Длинные узкие воронки, вероятно, свидетельствуют о значительных темпах осадконакопления. Наоборот, "воронки" широкие низкие наводят на мысль о медленном накоплении осадков в спокойной гидродинамической обстановке.

Arctichnus в настоящее время известны лишь в раннем неокоме, с территории Арктической зоогеографической области. Анализ других групп беспозвоночных: двустворок, головоногих, брахиопод, гастропод и фораминифер привел группу исследователей к заключению о существовании в это время своеобразной фауны на севере СССР, отличной от фауны того же времени собственно бореальной зоогеографической области (Захаров, 1966, 1968; Сакс, Нальняева, 1966; Шульгина, 1966; Дагис, 1968). Пескожилы являются еще одной группой животных, подтверждающих нашу гипотезу.

Стратиграфическое значение. О стратиграфическом значении "следов жизни" написано много у нас и за рубежом (Геккер, 1940, 1954, 1964; Вассоевич, 1948; Вялов, 1966; Iläntzschel, 1955, а, в; Seilacher, 1953 а, б, 1954, 1967). Многие исследователи обращают внимание на большое значение наблюдений за "следами жизни" для детальных стратиграфических расчленений и послойной увязки сравнительно близко расположенных разрезов.

Присутствие трубок пескожилов в слое, их количество и распределение, форма воронок, сохранность и т.д. – все это хорошие признаки слоя, позволяющие расчленить толщу и помогающие при послойной корреляции разрезов. Разумеется, при решении вопросов детальной стратиграфии наблюдения над поведением следов не проводятся в отрыве от изучения других многочисленных признаков слоя. Выполняется весь комплекс работ (Захаров, Юдовный, 1967). Для определения относительного возраста пород "следы" мало пригодны. Поскольку на севере СССР трубки пескожилов известны только из отложений неокома, то находки их позволяют судить о том, являются ли данные отложения юрскими или нижнемеловыми¹. Распределение трубок в разрезе нижнего неокома на р.Боярке (Хатангская впадина) подчиняется общим закономерностям осадконакопления и, следовательно, в какой-то мере отражает тектоническую обстановку на данном участке (Захаров, Юдовный, 1967, стр. 37). Н.Б.Вассоевич (1932, 1935) придавал большое значение наблюдениям за "следами жизни" при определении правильности залегания слоев в тектонически сложных структурах. Трубки нами использовались для определения элементов залегания в неслоистых рыхлых породах (Северный Урал, р.Ятрия, обн. 20, сл. 3, нижний берриас). Исходя из особенности трубки располагаться перпендикулярно поверхности напластования, с их помощью определяли угол падения слоев.

Литература

Вассоевич Н.Б. 1932. О некоторых признаках, позволяющих отличить опрокинутое положение флишевых образований от нормального. – Труды ГИН, 11.

Вассоевич Н.Б. 1935. О малоизвестных признаках для распознавания опрокинутого положения слоев от нормального. – Новости нефтяной геологии, № 7 (17).

Вассоевич Н.Б. 1948. Флиш и методика его изучения. Гостоптехиздат.

Вялов О.С. 1964. О природе *Cylindrites tuberosus* Eichwald из палеогена Приуралья. – Бюлл. МОИП, отд. геол. 39, вып. 1.

¹) Нами наблюдались также вертикальные "следы", напоминающие *Arctichnus* в отложениях волжского яруса на р. Каменной (Северный Таймыр) и на р. Ятрии (Северный Урал). Находки их редки и эти "следы" еще недостаточно изучены.

Вялов О.С. 1966. Следы жизнедеятельности организмов и их палеонтологическое значение. Киев. "Наукова думка". АН СССР.

Геккер Р.Ф. 1940. Работы карбоновой палеоэкологической экспедиции в 1934-1936 гг. - Труды ПИН, 9, вып. 4.

Геккер Р.Ф. 1954. Сопоставление разрезов восточной и западной половин Главного девонского поля и основные черты экологии его фауны и флоры. - Изв. АН СССР, серия геол., № 4.

Геккер Р.Ф. 1964. Современное состояние изучения следов вымерших беспозвоночных (палеоихнология беспозвоночных). В сб.: Вopr. закономерностей и форм развития орган. мира. - Труды П сессии ВПО. Изд-во "Недра".

Грамберг И.С., Спиро Н.С. 1965. Палеогидрохимия севера средней Сибири в позднем палеозое и мезозое. - Труды НИИГА, 142.

Дагис А.С. 1968. Юрские и раннемеловые брахиоподы севера Сибири. - Труды ИГиГ, вып. 41. М., изд-во "Наука".

Захаров В.А. 1966. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски Севера Сибири (отряд *Anisomyaria*) и условия их существования. М., Изд-во "Наука".

Захаров В.А. 1968. Изменение комплексов видов двустворчатых моллюсков на границе юрского и мелового периодов в бореальной и арктической зоогеографической областях. В сб.: "Мезозойские фауны Севера и Дальнего Востока СССР и их стратиграфическое значение." М., изд-во "Наука".

Захаров В.А., Юдовный Е.Г. 1967. Принципы постоянной корреляции разрезов ритмичных терригенных толщ. В сб.: "Проблемы палеонтологического обоснования детальной стратиграфии мезозоя Сибири и Дальнего Востока". М., изд-во "Наука".

Сакс В.Н., Нальняева Т.И. 1966. Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты Севера СССР. Роды *Pachyteuthis* и *Acroteuthis*. М., Изд-во "Наука".

Шульгина Н.И. 1966. Принципы выделения зоогеографических категорий на примере юрских и неокомских морей Северной Сибири. - Геол. и геофиз., № 2.

Юдовный Е.Г., Захаров В.А. 1966. О ритмичности и следах размывов в отложениях неокома на р.Боярке (Хатангская впадина). - Геол. и геофиз., № 4.

Dawson S.W. 1890. On burrows and tracks of invertebrate animals in Palaeozoic rocks, and other markings. - Geol. Soc. London. Quart. J., 46.

Häntzschel W. 1955 a. Lebensspuren als Kennzeichen des Sedimentationsraumes. - Geol. Rundschau, 43, N 2.

Häntzschel W. 1955 b. Rezente und fossile Lebensspuren, ihre Deutung und geologische Auswertung. Experientia, 11, N 10.

Häntzschel W. 1962. Trace fossils and problematica. In: Treatise on Invertebrate Paleontology.

Howard James D. 1966. Characteristic trace fossils in Upper Cretaceous sandstones of the Book Cliffs and Wasatch Plateau. - Bull. Utah Geol. and Mineral. Surv., N 80.

Lessertisseur Jacques. 1955. Traces fossiles d'activité animale et leur signification paléobiologique. - Mém. Soc. Géol. France, n. sér., 34, fasc. 4.

Seilacher A. 1953 a. Die geologische Bedeutung fossiler Lebensspuren. - Zeitschr. Deutsch. Geol. Gesellsch., 105, N 2.

Seilacher A. 1953. Über die Methoden der Palichnologie (Studien zur Palichnologie, 1). - Neues Jahrb. Geol. Paleontol. Abhandl., 96, N 3.

Seilacher A. 1954. Die geologische Bedeutung fossiler Lebensspuren. - Zeitschr. Deutsch. geol. Gesell. Bd. 105.

Seilacher A. 1963. Lebensspuren und Salinitätsfazies. - Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf., Bd. 10.

Seilacher A. 1967. Bathymetry of trace fossils. - Marine Geol., 5, N 5-6.

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ
НЕКОТОРЫХ ВНУТРЕННИХ ПРИЗНАКОВ
У БРАХИОПОД ПОДСЕМЕЙСТВА PENTAMERINAE

Недавно американские палеонтологи Амсден, Буко и Джонсон (Amsden, Beacot and Johnson, 1967), изучив топотипические экземпляры широко известных силурийских видов *Conchidium bilocularis* (Hisinger) и *Conchidium knighti* (Sow.), пришли к выводу о том, что данные виды имеют различие во внутреннем строении спинной створки и поэтому должны быть отнесены к разным родам. Первый вид данные исследователи оставляют типовым для рода *Conchidium*, а второй выбран ими в качестве типового для нового рода *Kirkidium*. Роды *Conchidium* и *Kirkidium*, судя по приведенным для них диагнозам, имеют идентичные внешние морфологические признаки и отличаются друг от друга, по существу, только одним внутренним признаком, а именно: присутствием или отсутствием так называемых гребней (flanges). Гребнями названные палеонтологи именуют отходящие в сторону плоскости симметрии раковины основания брахиальных отростков, иногда поддерживающиеся выступающими краями брахиальных пластин. Эти образования отмечались у представителей рода *Conchidium* и ранее, но они, либо назывались "утолщениями" (Никифорова, 1937), "выступами (cusp)" (Alexander, 1948), "каренами" (Андронов, 1961), либо описывались без особого наименования (Кульков, 1968). Систематического значения данным образованиям не придавалось. Однако в настоящее время этот признак послужил основанием для разделения не только названных выше родов, но и для новой подсемейственной перегруппировки родов внутри семейства Pentameridae. В частности, род *Conchidium*, обладающий гребнями, отнесен к подсемейству Subrianinae,¹ а род *Kirkidium*, не имеющий гребней, — к подсемейству Pentamerinae.

В результате изучения внутреннего строения конхидиумов с Горного Алтая и восточного склона Урала, а также на основании анализа имеющихся сведений о видах *Conchidium biloculare* и *Conchidium knighti* из других регионов, авторами настоящей статьи были получены данные, позволяющие высчитать развитие гребней и переоценить систематическое значение этого признака.

Исследуемый материал с Горного Алтая происходит из одного слоя (обн. К-6352), обогащенного экземплярами одного вида, описанного нами (Кульков, 1967, 1968) как *Conchidium knighti* (Sow.). При изучении внутреннего строения нескольких раковин методом пришлифовок, проведенным на одинаковом расстоянии от макушек, было обнаружено, что гребни или утолщения в области сочленения брахиальных и септальных пластин выражены по-разному. У одних экземпляров они отчетливо наблюдаются и выглядят в виде выступающих краев брахиальных пластин с примыкающими к ним основаниями брахиальных отростков (рис. 1А), у других экземпляров гребни образованы только основаниями брахиальных отростков без участия краев брахиальных пластин (рис. 1Б), у третьих экземпляров они незаметны, практически отсутствуют (рис. 1В). По степени выраженности гребней имеются экземпляры, занимающие промежуточное положение. Следует также отметить случай, когда гребни выражены различно на правой и левой сторонах брахиофория (рис. 1Г). Таким образом, высота гребней варьирует в значительных пределах. При этом наибольшее количество исследуемых экземпляров обладает средним значением высоты гребней. Графически эти изменения изображены на рис. 2.

¹ Его автор В.П.Сапельников не согласен с новым объемом и диагнозом данного подсемейства в трактовке американских авторов. Материалы по этому поводу находятся в печати.

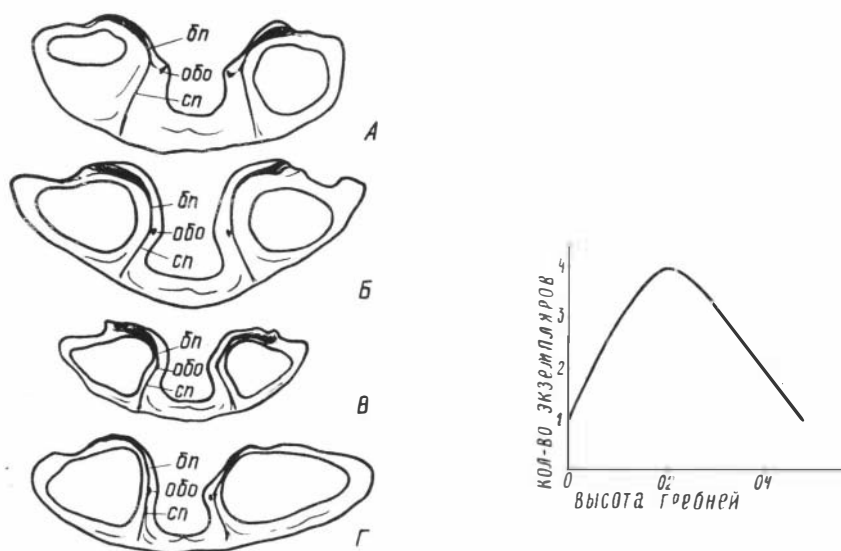


Рис. 1. Поперечные срезы спинных створок вида *Conchidium knighti* (Sow.)', проведенные на расстоянии 7 мм от макушки:
 А – экземпляр (№ 378-1) с сильно развитыми гребнями, Горный Алтай, правый берег р. Ини у пос. Комсомолец, обн. К-6352, куимовская свита, лудловский ярус; Б – экземпляр (№ 378-2), имеющий низкие гребни, местонахождение и возраст те же; В – экземпляр (№ 378-3) с едва заметными (практически отсутствующими) гребнями, местонахождение и возраст те же; Г – различная степень выраженности гребней.
 Условные обозначения: бп – брахиальные пластины, обо – основания брахиальных отростков, сп – септальные пластины

Рис. 2. Распределение количества экземпляров вида *Conchidium knighti* (Sow.) по признаку высоты гребней (замеры высоты гребней производились без учета толщины слоя вторичного раковинного вещества)

Аналогичным образом варьируют гребни у конхидиумов с восточного склона Урала, относящихся к видам *Conchidium laqueatiformis* Sapelnikov (Сапельников, 1961, стр. 46, табл. Ш, фиг. 5, 6) – (рис. 3А), *C. triquetrum* Sapelnikov (там же, стр. 47, табл. IУ, фиг. 9, 10) (рис. 3В) и некоторым другим. Интересно отметить, что на восточном склоне Урала, так же как и в Горном Алтае, встречаются формы, у которых гребни различно выражены на правой и левой сторонах брахиофория (рис. 3Б).

Для того чтобы представить развитие брахиального аппарата в онтогенезе, были сделаны серии частых поперечных срезов нескольких спинных створок различных видов от макушки к переднему краю. По ним оказалось возможным восстановить общую картину поведения брахиальных отростков (рис. 4). Установлено, что на начальных срезах основания брахиальных отростков почти не выступают внутрь брахиофория, а являются слитыми с брахиальными и септальными пластинами в одну пластину. На более глубоких срезах основания отростков начинают отходить внутрь брахиофория, иногда поддерживаясь выдающи-

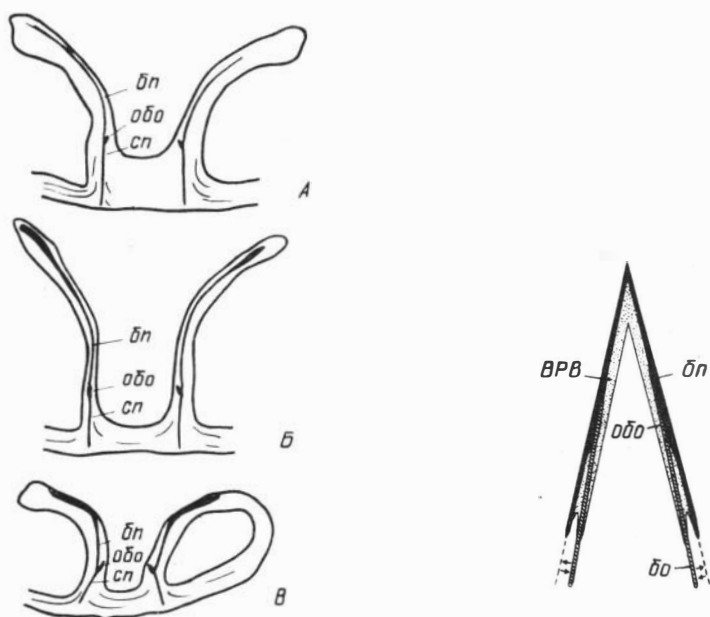


Рис. 3. Поперечные срезы спинных створок: А – вида *Conchidium laqueatiformis* Sap. в 3,6 мм от макушки, экземпляр № 378-5, восточный склон Урала, д.Елва, обн. 56, елкинский горизонт, верхний венлок; Б – того же вида, в 5 мм от макушки, экземпляр (№ 378-6) с различно выраженными гребнями, местонахождение и возраст те же; В – вида *Conchidium triquetrum* Sap., в 3 мм от макушки, экземпляр № 378-7, восточный склон Урала, д.Елва, обн.56, елкинский горизонт, верхний венлок.

Условные обозначения те же, что и к рис. 1.

Рис. 4. Схема расположения оснований брахиальных отростков (вид сверху). Условные обозначения: бп – брахиальные пластины, вpw – вторичное раковинное вещество, обо – основания брахиальных отростков, бо – брахиальные отростки; стрелками указано изменение положения брахиальных отростков относительно системы брахиальных и септальных пластин

мися краями брахиальных пластин. Затем, на еще более глубоких срезах, видно, что основания брахиальных отростков становятся относительно свободными, не связанными с краями брахиальных пластин, но погруженными во вторичное раковинное вещество, которое обычно шлейфом выстилает брахиофорий изнутри и снаружи¹⁾. Наконец, на срезах, расположенных еще ближе к переднему краю, брахиальные отростки, обычно освобождаясь от вторичного раковинного вещества, висят внутри раковины.

Из анализа полученных данных вытекают следующие выводы: 1) основания брахиальных отростков на большей части своей протяженности располагаются

¹ Следует заметить, что толщина вторичного раковинного вещества у различных экземпляров колеблется в значительных пределах. Кроме того, она постепенно уменьшается в направлении от макушки к переднему краю.

с внутренней стороны брахиофория в области сочленения брахиальных и септальных пластин. Поэтому в этих местах постоянно наблюдаются более или менее выраженные гребни или утолщения, часто усиливающиеся слоем вторичного раковинного вещества; 2) изменение положения оснований брахиальных отростков относительно системы брахиальных и септальных пластин, а следовательно степень выраженности гребней, зависит, с одной стороны, от угла сочленения брахиальных и септальных пластин, а с другой стороны – от угла расхождения брахиальных и септальных пластин в направлении от макушки к переднему краю. Эти углы меняются у экземпляров одного вида¹; 3) гребни, представляющие собой основания брахиальных отростков, которые выступают внутрь брахиофория, не могут служить систематическим признаком для разделения не только родов, но и видов. Последний вывод тесно связан с вопросом о самостоятельности рода *Kirkidium*, выделенного как раз на основании отсутствия гребней. Однако, если обратиться к иллюстрациям внутреннего строения рода *Kirkidium*, приведенным Амсденом, Буко и др. (Amsden, и др., 1967, табл. 106, фиг. 7-12), то на них видно, что основания брахиальных отростков на большей части своей протяженности расположены с внутренней стороны брахиофория и выступают в виде слабо заметных гребней. Степень выраженности этих гребней также различна. Например, у уральского вида *Conchidium vogulicum*, который американские авторы безоговорочно относят к роду *Kirkidium*, наблюдаются уже отчетливые гребни (см. Андронов, 1961, табл. 5, фиг. 1-3).

Таким образом, каких-либо принципиальных отличий в строении брахиального аппарата между родами *Conchidium* (типовой вид *C. biloculare*) и *Kirkidium* (типовой вид *C. knighti*) не отмечается и разделить их по признаку наличия или отсутствия гребней невозможно. Что касается различной высоты и изогнутости брахиальных пластин у *C. biloculare* и *C. knighti*, то они, вероятно, относятся к признакам видового или подвидового ранга. В этом плане алтайские экземпляры, имеющие более низкие брахиальные пластины по сравнению с таковыми у *C. knighti* (Sow.) могут оказаться принадлежащими виду *Conchidium biloculare* (His.)

Литература

Андронов С.М. 1961. Некоторые представители семейства Pentameridae из девонских отложений окрестностей г.Североуральска. – Труды ГИН АН СССР, вып. 55.

Кульков Н.П. 1967. Брахиоподы и стратиграфия силура Горного Алтая. М., изд-во "Наука".

Кульков Н.П. 1968. О некоторых вопросах морфологии и систематики пентамерид. – Палеонтол. журн. № 3.

Никифорова О.И. 1937. Брахиоподы верхнего силура Среднеазиатской части СССР. – Палеонтол. СССР, 35, вып. 1.

Сапельников В.П. 1961. Некоторые силурийские представители рода *Conchidium* с восточного склона Урала. – Палеонтол. журн., № 3.

Alexander F.E.S. 1948. A revision of the genus *Pentamerus* Sowerby, 1813 and a description of the new species *Gypidula bravonium* from the Aymestry limestone of the Main Outcrop. – Quart. J. Geol. Soc. London, 103, pt 3.

Amsden T.W., Boucot A.J., Johnson J.G. 1967. *Conchidium* and its separation from the subfamily Pentamerinae. – J. Paleontol., 41, N 4.

¹ Кстати, изменение угла расхождения септальных пластин хорошо наблюдается у вида *Conchidium biloculare* (His.) (Amsden и др., 1967, табл. 106, фиг. 1-3). Там на фиг. 3 представлен экземпляр с меньшим углом расхождения, чем у двух других (фиг. 1, 2)..

МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА МЕЗОЗОЙСКИХ РЕЦИОИДНЫХ БРАХИОПОД

Рециоидные брахиоподы – довольно многочисленная и разнообразная группа, широко распространенная в триасовых отложениях южных областей. В настоящее время достаточно полно выявлен видовой состав триасовых рециид, но совершенно нерешенными остаются вопросы систематики этой группы, особенно по сравнению с палеозойскими представителями, достаточно полная информация о которых имеется уже с конца прошлого века (Hall, Clarke, 1892–1895). Крупнейший знаток триасовых брахиопод А.Биттнер относил все мезозойские рецииды к единственному роду *Retzia* King (Zittner, 1890, 1912). Такого же взгляда на систематический состав рассматриваемой группы придерживались и все последующие исследователи. Единственным исключением является наша работа, в которой ряд преимущественно поздне триасовых видов был выделен в самостоятельный род *Neoretzia* (Дагис, 1963). В предлагаемой статье приводятся результаты дальнейших исследований морфологии и систематики мезозойских рециид.

Материалом для работы послужили сборы из разных районов СССР (Крым, Кавказ, Памир, Приморье), прекрасная коллекция крайних брахиопод Венгрии, любезно предоставленная для изучения д-ром Е.Вег, а также среднетриасовые рецииды Болгарии собранные автором и сотрудником Института геологии БАН М.Ганевым. Интересный сравнительный материал из палеозойских отложений был получен от Н.П.Кулькова, Р.Т.Грациановой и Т.А.Грунт. Пользуясь случаем, автор приносит всем лицам, содействовавшим выполнению работы, свою благодарность.

Морфология раковины

Триасовые рецииды имеют внешний облик раковины, характерный для большинства палеозойских форм, т.е. овальные очертания, равномерно и одинаково вздутые створки и ровные комиссуры. Исключение представляют два описываемых ниже новых рода – *Hungarispira* и *Cassianospira*, имеющие чрезвычайно сильно вытянутые макушки, длина которых нередко превышает длину остальной части раковины. Замочный край у всех без исключения триасовых видов прямой и раковины характеризуются строфическим ростом. Несмотря на способ роста и кажущиеся большие ареи, в действительности триасовые, как впрочем и все остальные рецииды, лишены настоящей кардинальной ареи. Треугольная плоская поверхность, развитая в разной степени между фораменом и замочным краем, которая описывалась обычно как аррея (Zittner, 1912 и др.) в действительности представляет дельтидий, закрывающий очень широкий дельтирий (рис. 1). Никаких следов ареи на спинной створке нет. След соединения между отдельными пластинами дельтидия заметен далеко не всегда и у взрослых экземпляров обычно не выражен в структуре раковинного вещества (рис.2). Форамен функционировал в течении всей жизни организма, округлый или овальный по форме, мезотиридный (род *Hustedtiella*) или чаще пермезотиридный (*Neoretzia* и др.). Палинтроп у большинства видов находится в плоскости смыкания створок у взрослых экземпляров и слегка отклонен в сторону брюшной створки у молодых форм. Однако роды *Hungarispira* и *Cassianospira* имеют сильно отклоненные в сторону брюшной створки, иногда почти перпендикулярные к смычной плоскости палинтропы (см. Zittner, 1912) у взрослых экземпляров.

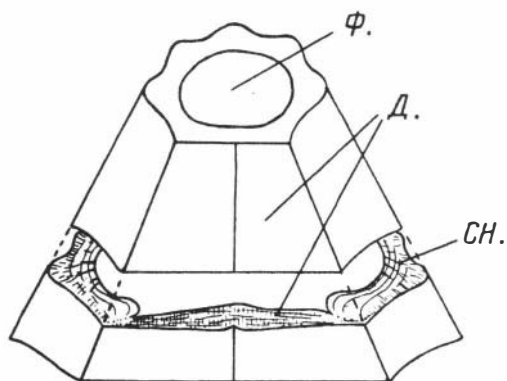


Рис. 1. Схема строения дельтидия у *Neoretzia superbescens* (Bitt).
д - дельтидий; ф - форамен; сн - стенка раковины

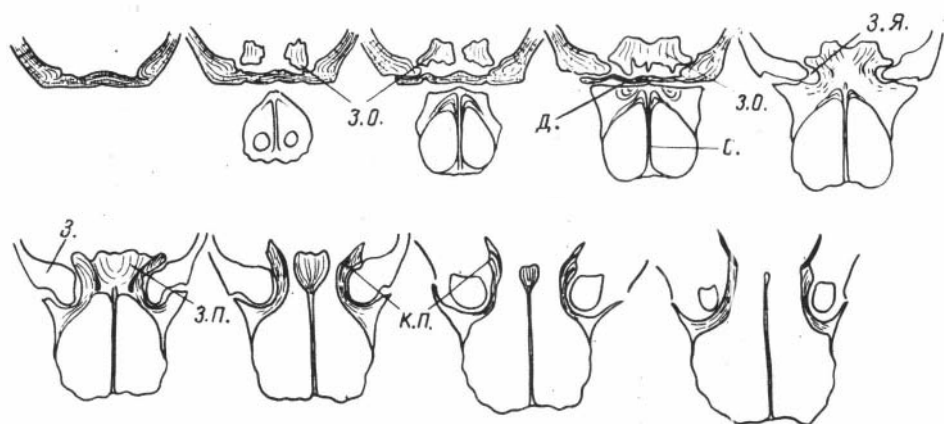


Рис. 2. Серия срезов через раковину *Neoretzia superbescens* (Bitt.)
Норийско-рэтские отложения северо-западного Кавказа; д - дельтидий; з - зубы;
з.о. - замочный отросток; з.п. - замочная пластина; з.я. - зубные ямки; кп -
куральные пластины; с - септа

Макроскульптура очень однообразна, все раковины покрыты угловатыми, реже несколько сглаженными ребрами (род *Hustedtiella*), прослеживающимися до макушек. В целом большинство триасовых ретид имеет внешний облик, мало отличающийся от такового палеозойских форм, и триасовые роды *Neoretzia* и *Schwagerispira* внешне не отличимы от позднепалеозойского рода *Hustedtia*, что и дало повод Холлу и Кларку (Hall, Clarke, 1892-1895) высказать предположение о вероятной принадлежности триасовых видов, описанных Биттнером, к последнему роду.

Очень своеобразна пористость триасовых ретидных брахиопод. У ранне-триасового рода *Hustedtiella* уже намечается определенная дифференциация в расположении пор. На внутренней поверхности этого рода, вдоль обеих сторон участков, соответствующих межреберному промежутку, тянутся полосы, лишенные пор. По направлению к поверхности створки поры незначительно ветвятся и снаружи раковина покрыта равномерно расположенными мелкими порами. Диаметр пор у этого рода практически не меняется. Примерно такое же расположение имеют поры и у триасового рода *Schwagerispira*, но здесь следует отметить одну существенную деталь. Внутренний диаметр пор у этого рода значительно больше наружного, в связи с чем поры интенсивно ветвятся в наружной части раковинного слоя (рис. 3б).

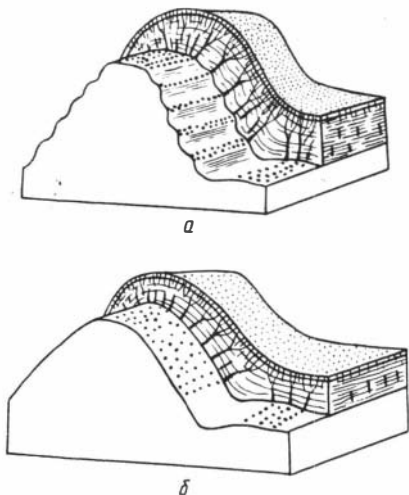


Рис. 3. Пористость у родов *Neoretzia* (а) и *Schwagerispira* (б). Показаны наружная поверхность, разрез раковины и пористость внутренней поверхности в виде отпечатка на внутреннем ядре

Исключительной сложности достигает пористость у рода *Neoretzia* (рис. 3а). Здесь на внутренней поверхности раковины участки, соответствующие вершине ребра и межреберному промежутку, покрыты беспорядочно расположенными порами. Как и у предыдущих родов, сохраняются гладкие полосы вдоль обеих сторон межреберного промежутка. Склоны ребер с внутренней стороны покрыты желобками, параллельными основанию ребра, в которых находятся один-два ряда пор. В промежутках между желобками поры отсутствуют. Почти все поры интенсивно ветвятся во внешней половине раковинного слоя (ветвление начинается еще во вторичном слое раковины) и резко изменяются в диаметре. С наружной поверхности раковины покрыты очень мелкими, равномерно рассеянными порами, диаметром около 0,01–0,015 мм. Внутренний диаметр пор 0,05–0,06 мм, т.е. примерно в четыре раза больше наружного.

Иной характер пористости имеет дельтидий. У всех изученных видов он пронизан тонкими неветвящимися порами, диаметр которых равен диаметру пор на поверхности раковины.

Внутреннее строение брюшной створки мезозойских рециид достаточно простое. У всех известных видов отсутствуют зубные пластины. Зубы обычно массивные, слегка искривленные, незазубренные. Большинство форм имеют ножной воротничок, который может иметь вид небольшого ободка вокруг форамена (род *Schwagerispira*), или иметь вид довольно длинной трубки, прикрепленной к внутренней поверхности дельтидия (род *Neoretzia*). Формы, имеющие сильно вытянутые макушки (роды *Hungarispira* и *Gassianospira*), лишены ножного воротничка.

Скелетные образования спинной створки триасовых рециид построены по одному плану и обнаруживают большей частью количественные отличия. По обе стороны зубных ямок намечаются разной высоты и массивности субвертикальные пластины, представляющие собою слитые круральные пластины с внутренними приямочными гребнями, которые в дальнейшем будут называться просто круральными пластинами. Между круральными пластинами располагается разной высоты, обычно массивная замочная пластина, нередко несущая замочный отросток, вдающийся в дельтиральную полость брюшной створки (рис. 2, 6, 7, 8). Замочный отросток обычно плохо выражен в рельефе кардиналия и в связи с отсутствием на нем насечки, трудно отделен от замочной пластины. Обычно он имеет вид приподнятой и разделенной маленьким желобком задней части замочной пластины. Исключение составляет род *Hungarispira*, имеющий очень длинный замочный отросток, четко отделенный от других структур кардиналия (рис. 8). Все триасовые рецииды имеют хорошо выраженную септу.

В отличие от кардиналия ручной аппарат мезозойских рециид и в первую очередь югум испытывает исключительно большие изменения, значительно большие, чем за все предыдущие этапы развития подотряда *Retzidiina*. У

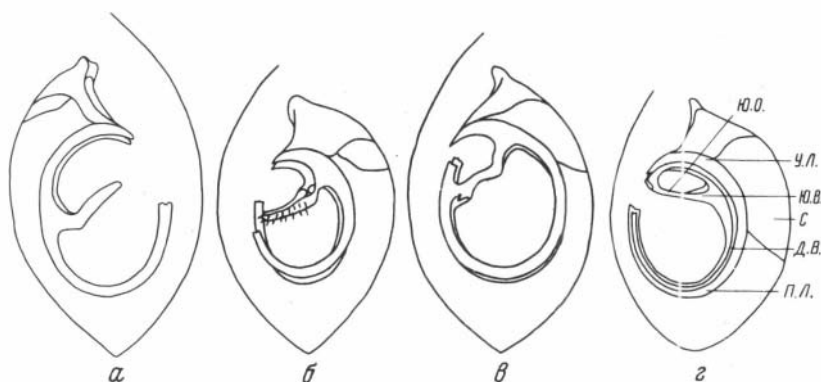


Рис. 4. Реконструкция первичных лент и югума брахидия триасовых редиид; а - *Hustedtiella planicosta*; б - *Schwagerispira schwageri*; в - *Neoretzia superbesbens*; г - *Hungarispira aracanga*. Серии срезов, по которым изготовлены реконструкции, приведены на рис. 6-8; д.в. - дополнительные ветви; п.л. - первичные ленты; у.л. - умбональные лопасти; с. - септа; ю.в. - югальные ветви; ю.о. - югальный отросток.

древнейшего триасового рода *Hustedtiella* югум с простым, стержневидным отростком, направленным в задне-брюшном направлении. Ветви югума отходят примерно от середины дорзальной части первичной ленты. В целом югум у этого рода близок таковому позднепалеозойского рода *Hustedtia*, но лишен шипов на отростке. Среднетриасовый род *Schwagerispira* также имеет югум с длинным отростком, но уже сложнопостроенным, имеющим вид замкнутого желобка, покрытого с передней стороны длинными шипами. Ветви югума отходят не от середины дорзальных частей первичных лент, а от умбональных лопастей спирали (рис. 4б). Существенно иным строением югума характеризуется род *Neoretzia*. У этого рода отросток югума желобковидный и ветви отходят от умбональных лопастей, но на дистальном конце отросток югума расщеплен и соединяется с вентральной частью первичной ленты спирали (рис. 4 в).

Совершенно по иному пути шло усложнение югума у рода *Hungarispira*. Этот род имеет крайне специализированное строение ручных поддержек, имеющих вид двойной спирали (рис. 4г). Югальные ветви у *Hungarispira* отходят от начала первичных лент спирали и соединяясь дают начало длинному стержневидному отростку, который расщеплен на конце, и, в свою очередь, дает начало двум длинным дополнительным лентам, прослеживающимся до окончания основных лент спирали.

Систематика

Изучение мезозойского материала, а также анализ палеозойских редиид, достаточно хорошо известных в основном благодаря прекрасной работе Холла и Кларка, показывают, что внешний облик рассматриваемой группы не испытывает существенных изменений за всю историю развития и уже один из древнейших родов - *Rhynchospirina* - имеет характер макушки, очертания раковины, ребристость и другие особенности, сохраняющиеся почти без изменений до мезозоя. Древнейшие формы имеют лишь несколько отличное строение палинтропа и связанных с ним структур. Так, род *Rhynchospirina* (Kozłowski, 1929, и наши наблюдения) имеет еще немного изогнутый замочный край и вогнутый дельтидий, также небольшие участки палинтропа по краям дельтирия, незакрытые дельтидиальными образованиями, но уже род *Retzia*, насколько можно судить по шлифам, приведенным Холлом и Кларком (Hall, Clarke, 1892-1895,

стр. 106), имеет прямой замочный край и дельтирий, занимающий всю поверхность палинтропа. Эти особенности внешнего строения четко выражены и у позднепалеозойского рода *Hustedtia*. Существенные отличия от "рециоидного" облика раковины имеют девонские, преимущественно североамериканские роды *Leptospira*, *Trematospira*, *Parazyga* и *Plectospira*, у которых развит отчетливый синус и возвышение.

Не испытали больших изменений за длинную историю эволюции также структуры кардиналия. Если опять обратиться к одному из древнейших родов — *Rhynchospirina* — у него можно различить те же элементы кардиналия, что и у молодых форм (Kozłowski, 1929, рис. 76). Сходное строение кардиналия имеет девонский род *Retzia* (Hall, Clarke, 1892–1895, фиг. 80–98) и позднепалеозойский род *Hustedtia*. Намечающиеся небольшие отличия в степени развития той или другой структуры кардиналия не всегда могут быть использованы даже для четкой диагностики родов. Существенно отличается от общего плана построения лишь кардиналий рода *Eumetria*, у которого развиты своеобразные структуры, поддерживающие крупральные пластины, истинная природа которых в настоящее время не ясна.

Достаточно заметными являются изменения в характере пористости рециоидных брахиопод. У *Rhynchospirina* поры имеют одинаковый диаметр и густоту как на внешней, так и на внутренней поверхностях, ветвление пор встречается редко и имеет скорее случайный характер. Такая же пористость свойственна и роду *Plectospira*. Более молодой род *Hustedtia* (по крайней мере его пермские виды) уже имеет дифференцированные на внутренней поверхности поры, как у рода *Hustedtiella*. Наиболее существенные усложнения пористости, как уже отмечалось, произошли у средне- и поздне триасовых рециид.

Самые заметные изменения в течение эволюции рециид претерпели ручные поддержки, которые обнаруживают определенные тенденции в сторону увеличения сложности югальных образований. Древнейшие формы имеют простой югум, выраженный в виде перемычки, соединяющей дорзальные части первичных лент. Таким югутом характеризуются роды *Homeospira* и *Rhynchospirina*, а также североамериканские девонские роды ринхонеллоидного облика (*Trematospira* и *Parazyga*). Более сложно построенный югум известен у девонских родов *Retzia* и *Plectospira*, а также позднепалеозойских родов. Эти формы уже имеют длинный стержневидный отросток югума, который может быть раздвоен на конце. Такое же в принципе строение югума имеют и ранне- и среднетриасовые роды. Дальнейшая эволюция спирального аппарата шла по двум линиям. В одной линии (роды *Neoretzia* и *Cassianospira*) происходит вторичное соединение югума с вентральной частью первичных лент и усложнение строения югального отростка. В другой линии (род *Hungarispira*) сильнее развиваются дополнительные ветви югума, приводящие к образованию двойной спирали.

Намеченные крупные различия в строении брахидия, который при жизни организмов служил поддержкой одного из важнейших органов — лофофора, по нашему мнению, могут быть положены в основу выделения таксонов семейственного ранга. В этом случае в семействе *Rhynchospirinidae*, кроме древнейших родов *Homeospira* и *Rhynchospirina* с простым югутом, должны быть объединены и роды *Trematospira*, *Parazyga* и возможно *Leptospira*, которые в силу устойчивых морфологических отличий (форма раковины), а также биогеографических и стратиграфических соображений могут быть обособлены в качестве самостоятельного подсемейства. Этот вывод со всей очевидностью вытекает из филогенетической схемы рециид, составленной Буко и др. (Boucot et al., 1964, рис. 4), но он, к сожалению, не отражен в системе этой группы, предложенной теми же авторами (Boucot et al., 1965). Формы с более сложным строением югума, представляющие следующий этап морфогенеза брахидия, нами рассматриваются в составе семейства *Retziidae*. В пределах последнего, на основании модификаций дистального конца югального отростка и соотношения последнего с первичной лентой устанавливаются три отмеченные выше группы родов, представляющие самостоятельные подсемейства. Диагнозы последних приведены ниже, в описательной части статьи.

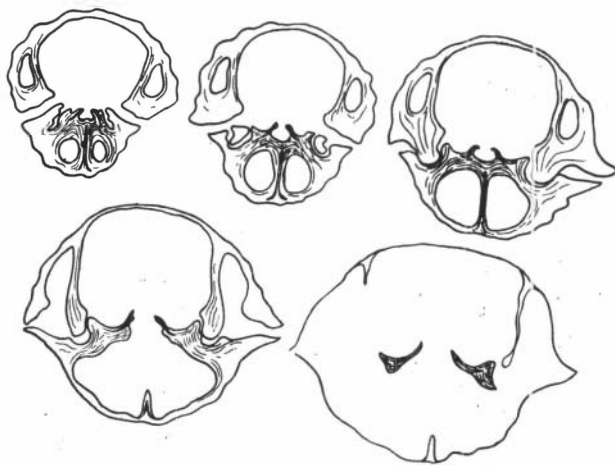


Рис. 5. Поперечные срезы через раковину "*Retziella*" *weberi* Nikiforova. Верхний силур, Фергана (р.Исфара)

В заключение несколько замечаний об объеме подотряда Retziidiina. Буко и др. (Boucot et al., 1964, 1965) с рецидами объединили подсемейство Athyrisinae, обычно относимое к Athyrididae, ранг которого они повысили до надсемейства. К этому таксону они отнесли совершенно разные формы, главным образом на основании радиальной скульптуры и отсутствия пористости. Род *Pziduszyskia*, как показала Г.Бернат (Biernat, 1967) является ринхонеллоидной формой. Род *Misolia* характеризуется всеми структурами кардиналия и ручных поддержек, свойственным мезозойским Athyrididae, к которым он без всяких сомнений относится. Если исключить еще неясный род *Uncinella*, в составе рассматриваемого таксона остаются только два очень близких рода *Athyrisina* и *Molongia*. В нашей коллекции нет типового вида рода *Athyrisina*, но проведенные дополнительные исследования *Retziella weberi* Nikiforova (Никифорова, 1937) из верхнего силура Ферганы показали, что этот вид имеет все характерные особенности как внешнего, так и внутреннего строения рода *Athyrisina*. Для *R. weberi* характерен ринхонеллоидный облик с ясным синусом и возвышением, загнутая макушка и мезотиридный форамен, грубые ребра и отсутствие пористости стенки раковины. Из внутренних структур ему свойственно наличие зубных пластин, замочной пластины, небольшого септалия и септы (рис. 5). Все эти признаки являются характерными для рода *Athyrisina*, согласно новому описанию этого рода, данному Буко и др. Отсутствие пористости и совершенно иное строение кардиналия ставит под сомнение возможность сближения Athyrisinae и Retziidae, что впрочем отмечали и Буко с соавторами (Boucot et al., 1964), считая, что эти морфологические отличия предполагают "только рудиментарные связи между пористыми и непористыми ветвями" (стр. 815). С другой стороны, совершенно очевидными является чрезвычайная близость строения апикальной части брюшной створки, кардиналия и структуры раковины Athyrisinae с таковым Meristellidae, куда мы и предлагаем отнести эту группу, ограничив Retziidiina только пористыми формами.

Описание новых таксонов

ПОДОТРЯД Retziidiina Boucot, Jahnsen, Stanton, 1964
Семейство Retziidae Waagen, 1883
Подсемейство Retziinae Waagen, 1883

Югум с простым стержневидным отростком, иногда разделенным на конце. Девон-триас. В триасовых отложениях известны два рода *Hustedtiella* gen. nov. и *Schwagerispira* gen. nov.

Типовой вид — *Hustedtiella planicosta* sp. nov. Оленекский ярус; Приморье.

Нижний триас, оленекский ярус; Приморье.

Описание. Раковины маленькие, овальных очертаний. Макушка короткая, прямая или слабо загнутая. Фрамен мезотиридный. Замочный край прямой, меньше максимальной ширины раковины. Обе створки покрыты низкими округлыми ребрами.

Ножной воротничок отчетливый, зубные пластины не развиты. Круральные пластины низкие, замочный отросток не развит, замочная пластина широкая и низкая. Кардиналий слегка вдаётся в брюшную створку. Спираль с малым числом оборотов (5–6). Югум с простым стержневидным отростком, лишенным шипов, направленным в задне-брюшном направлении. Югальные ветви отходят от середины дорзальных частей первичных лент (рис. 6).

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От рода *Hustedtia* отличается слабо развитыми круральными пластинами, отсутствием отростка в передней части замочной пластины, а также скульптурой. От *Schwagerispira* — также характером ребристости, слабее развитыми круральными пластинами и простым строением югального отростка.

Возраст и географическое распространение. Оленекский ярус Приморья.

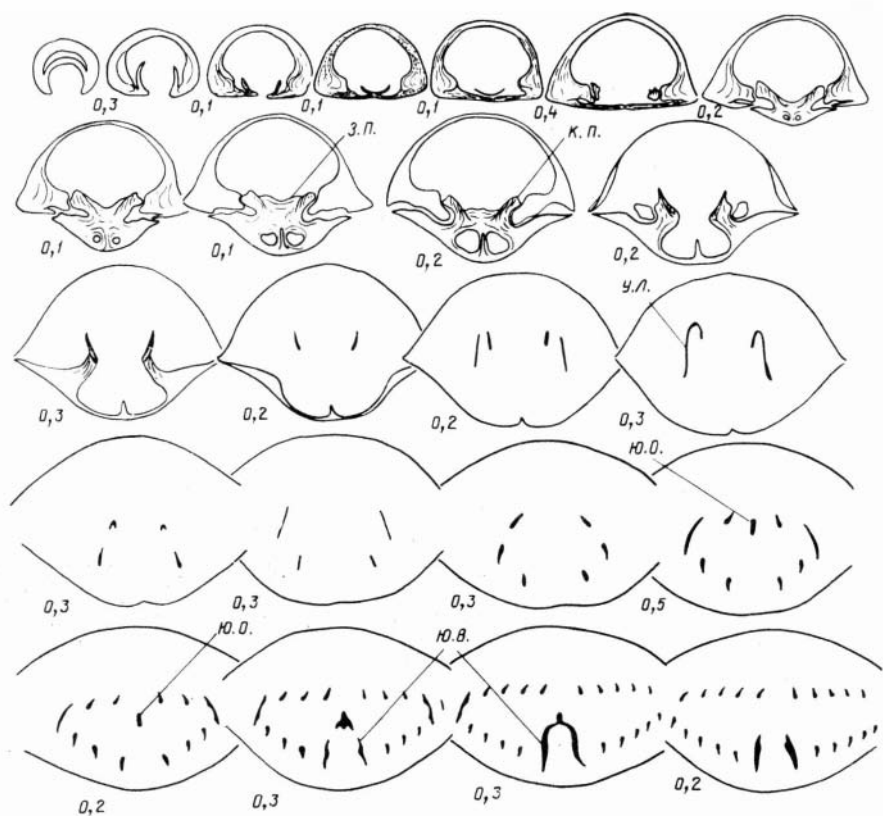


Рис. 6. Серия поперечных срезов через раковину *Hustedtiella planicosta* sp. nov. Оленекский ярус Приморья, о-в Русский, мыс Балка.

(Условные обозначения на этом и последующих рисунках те же, что и на рис. 2 и 4)

*Hustedtiella planicosta*¹ Cagys, sp. nov.

Рис. 10, фиг. 1, 2

Голотип – Музей ИГиГ, № 1/380; Приморье, о-в Русский; оленекский ярус.

Описание. Раковины удлиненно-овальных очертаний, небольших размеров, обычно 8–10 мм в длине, но отдельные наиболее крупные экземпляры достигают 12 мм. Лобный и боковые края округлены, замочный край прямой, меньше максимальной ширины раковины. Наибольшая ширина раковины приурочена к средней части. Макушка короткая, прямая у молодых экземпляров и умеренно загнута у взрослых. Форамен мезотиридный. Створки умеренно и в равной степени выпуклы, толщина раковины всегда меньше ширины. Поверхность раковины покрыта низкими ребрами, их 10–15 на каждой створке. На внутренних поверхностях межреберные промежутки сильно уплощены. Вдоль их краев располагаются полосы, лишенные пористости. Наружная поверхность раковины покрыта мелкими, равномерно расположенными порами.

Внутреннее строение приведено в описании рода.

Сравнение. Описываемый вид является единственным представителем рода *Hustedtiella*.

Возраст и географическое распространение. Оленекский ярус. Приморье.

Материал и местонахождение. Более 50 экз. О-в Русский, мыс. Балка.

Род *Schwagerispira* Cagys, gen. nov.

Типовой вид – *Retzia schwageri* Bittner, 1890; Венгрия; средний триас.

Описание. Раковина овальных и яйцевидных очертаний средних размеров. Макушка короткая в разной степени загнута, форамен пермезотиридный. Замочный край прямой, меньше наибольшей ширины раковины. Ножной всротночок слабо развитый, зубчатые пластины отсутствуют. Круральные пластины высокие. Замочный отросток массивный, разделенный низким продольным желобком, постепенно переходит в замочную пластину. Септа тонкая, высокая. Спираль с малым числом оборотов (5–7). Югальные ветви отходят от умбональных лопастей, югальный отросток желобковидный, не раздвоенный на конце, несет длинные шипы (рис. 7).

Поверхность раковины покрыта глубокими, угловатыми ребрами. Поры интенсивно ветвятся, размер их на внутренней поверхности раковины значительно больше, чем на наружной.

Видовой состав. Кроме типового вида, в состав рода условно можно внести *Retzia beneckeae* Bitt., *R. fuchsii* Koken, *R. speciosa* Bitt., *R. oxyrhynchus* Renz из среднего триаса Альп, Карпат, Балканов, Кавказа и Китая.

Сравнение. От сходного по внешнему облику рода *Hustedtia* описываемый отличается отсутствием шиповидного выроста на передней части замочной пластины и строением югума. Сравнение с родом *Hustedtiella* приведено при описании последнего.

Возраст и географическое распространение. Средний триас Альп, Карпат, Балканов, Динарид, Кавказа, Памира, Китая.

Подсемейство *Hungarispirinae* Cagys, subfam. nov.

Югум с отростком, дающим начало длинным вторичным ветвям, прослеживаемым между основными лентами до вершин конусов спиралей. Поздний триас. ● объединяет один род.

¹ Видовое название от *planicosta* (лат.) – плоскорребристая.

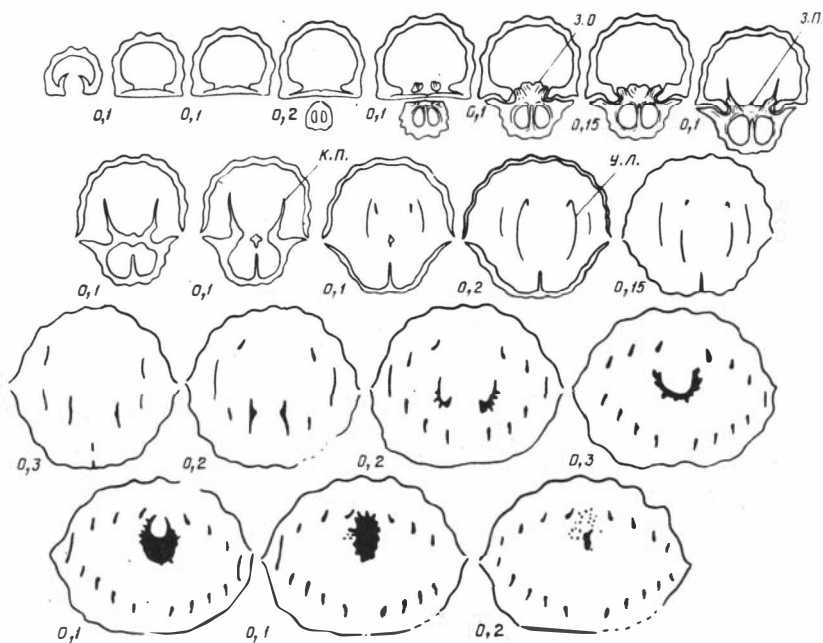


Рис. 7. Серия поперечных срезов через раковину *Schwagerispira schwageri* (Bitt.)

Анизийский ярус Болгарии (Зап. Стара Планина, Мелено)

Род *Hungarispira*¹ Dagys, gen. nov.

Типовой вид — *Retzia aracanga* Bittner, 1912; Венгрия, карнийский ярус.

Описание. Очень маленькие удлинённые раковины, с сильно вытянутой тонкой, высокой макушкой, длина которой нередко превышает длину остальной раковины. Макушка прямая или слабо загнутая. Палинтроп в разной степени и обычно сильно отклонен от смычной плоскости в сторону брюшной створки. Форамен округлый, пермезотиридный. Замочный край прямой, несколько меньше максимальной ширины раковины. Поверхность раковины покрыта узкими, густыми ребрами, прослеживающимися до макушек.

Ножной воротничок не развит. Замочный отросток очень длинный, сильно вдаётся в дельтиральную полость брюшной створки, рассечен на две лопасти на конце. Круральные пластины отчетливые, септа высокая и длинная, достигает половины длины спинной створки (рис. 8).

Видовой состав. На основании характера ребристости и формы макушки к этому роду могут быть отнесены, кроме типового вида, также *Retzia arara* Laube, *R. loretzi* Bitt., и *R. procerrima* Klipst., известные из кассьянских слоев Альп.

Сравнение. Описываемый род является единственным представителем подсемейства. От гомеоморфно сходного *Cassianospira* отличается внутренним строением.

Возраст и географическое распространение. Карнийский ярус Альп и Карпат.

¹

Родовое название от Венгрии, откуда происходит типовой вид.

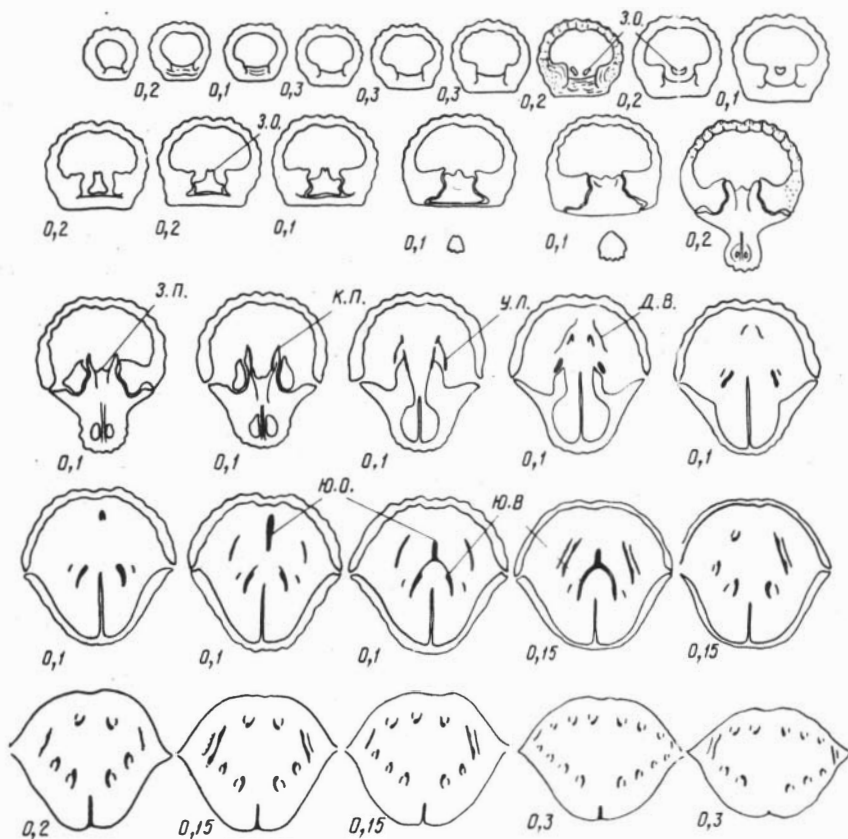


Рис. 8. Серия поперечных срезов через раковину *Hungarispira aracanga* (Bitt.). Карнийский ярус Венгрия (окрестности оз.Балатон, Веспрем)

Подсемейство *Neoretziinae* Lagys, subfam. nov.

Отросток югума вторично соединен с вентральными частями первичной ленты. Средний – поздний триас. Объединяет два рода – *Neoretzia* Lagys, *Cassianospira* gen. nov.

Род *Cassianospira* ¹ Lagys, gen. nov.

Типовой вид – *Retzia loczyi* Bittner; Венгрия; карнийский ярус.

Описание. Очень маленькие удлиненные раковины с чрезвычайно высокой макушкой. Макушка обычно прямая, реже слегка загнутая. Палинтроп, как правило, очень резко отклонен от плоскости смыкания створок, иногда почти перпендикулярен ей. Форамен округлый, пермезотиридный. Замочный край прямой, равен или несколько меньше максимальной ширины ракозины. Брюшная створка высокая, треугольная, спинная немного уплощенная, округленно-прямоугольная. Поверхность раковины с немногочисленными, угловатыми ребрами. Ножной вороничок отсутствует. Замочный отросток низкий, слегка выступает в дельтириальную полость брюшной створки, круральные пластины высокие. Септа длинная, прослеживается более, чем на половину длины спинной створки. Спираль с малым числом оборотов. Детали строения югума неизвестны, но имеется вторичное соединение отростка югума с вентральной частью спирали (рис. 9).

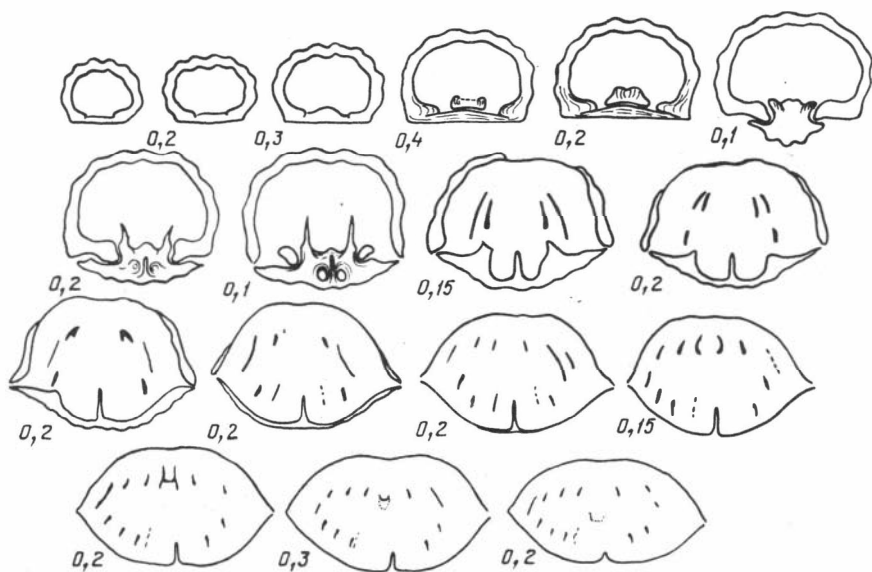


Рис. 9. Серия поперечных срезов через раковину *Cassianospira loczyi* (Bitt.). Карнийский ярус Венгрии (окрестности оз.Балатон, Веспрем)



Рис. 10. *Hustedtiella planicosta* sp. nov.

1 - голотип № 1/380; 1а - вид со стороны спинной створки; 1б - вид со стороны брюшной створки; 1в - вид сбоку; 1г - вид с лобного края; 2 - экз. № 2/380; вид со стороны спинной створки. Оленекский ярус Приморья, о-в Русский, мыс Балка (x2)

Видовой состав. Достоверно в состав рода можно отнести два вида - *Cassianospira loczyi* (Bitt.) и *C. hungarica* (Bitt.). Сходный облик имеют *Retzia humboldti* Klipst., *R. laubei* Bitt., *R. klipsteini* Bitt., *R. lyrata* Münst., *R. pseudolyrata* Bitt. из карнийских отложений Южных Альп и Венгрии, которые тоже, по всей вероятности, относятся к рассматриваемому роду.

Сравнение. От рода *Neoretzia* отличается высокой макушкой, очень широким замочным краем и отсутствием ложного воротничка.

Возраст и географическое распространение. Карнийский ярус Альп и Карпат.

Литература

Дагис А.С. 1963. Верхнетриасовые брахиоподы юга СССР. М., Изд-во АН СССР.

Никифорова О.И. 1937. Брахиоподы верхнего силура среднеазиатской части СССР. - Палеонтол. Центр. н.-и. геол.-развед. ин-т. Монографии по палеонтол., т. XXXV, вып. 1.

Biernat G. 1967. A new data on the genus *Dzieduszyckia* Siemiradzki, 1909. - Acta Paleontol. Polonica, 12, N 2.

Bittner A. 1890. Brachiopoden der Alpenen Trias. - Abh. d. K.

K. Geol. Reichsanst., Bd. 14.

Bittner A. 1912. Brachiopoden der Trias des Bakonyer Waldes. - Result. d. Wissen. Erforschung d. Balatonsees, Bd. 2, pt 1.

Boucot A., Johnson J., Stanton R. 1964. On some atrypoid, retzioid, and athyridoid brachiopoda. J. of Paleontol., 38, N 5.

Boucot A., Johnson J., Stanton R. 1965. Suborder Retzidiina. In: Treatise on Invertebrate Paleontology, pt H, Brachiopoda.

Hall J., Clarke J. 1892-1895. An introduction to the study of the genera of Paleozoic brachiopoda. - N.Y. Geol. Surv., 18, pt 1-2.

Kozłowski R. 1929. Les brachiopodes gothlandienes de la Pologne Polonaise. - Paléontol. Polonica, 1.

ЗАМЕЧАНИЯ О ФИЛОГЕНИИ ТРАХИПОРИД

Немногочисленное семейство *Trachyporidae* прошло большую историю развития, начиная от позднего силура до конца палеозоя; возможно, некоторые еще слабо изученные его представители дожили до начала триасового периода. За этот длительный промежуток времени они сильно изменились от сравнительно примитивных тонкостенных кораллов рода *Hillaepora* до весьма специализированных *Cystodendropora* и *Gertholites*.

Наиболее древними трахипоридами являются *Hillaepora*, встречающиеся в переходных от силура к девону отложениях в Алтае-Саянской горной области (указания на находки *Trachypora* и *Dendropora* в силуре требуют проверки), виды которого образуют ветвистые полипняки, состоящие из очень тонкостенных кораллитов. На периферии, как и у типичных трахипор, кораллиты расходятся и растут относительно изолированно. Соединительные поры у них на ранних стадиях роста хорошо развиты, а структура стенок типичная концентрически слоистая.

Этот род скорее всего является родоначальным для всех трахипорид (рис. 1). Первые находки хиллопор известны из сухой свиты нижней части нижнего девона Салаира. В большом количестве они распространены в култаборской свите раннего девона Южного Алтая. К сожалению, хиллопоры не изучены пока в других местах.

Менее вероятно, что предками семейства были виды *Trachypora*, наиболее древние находки которых указывались в верхнем силуре Северной Америки. По сравнению с хиллопорами трахипоры морфологически более высоко организованы и более специализированы. Это выражается в усложнении склеренхимы стенок (поверхность ее скульптурирована бугорками или бороздками), приподнятые чашки на поверхности полипняка имеют своеобразный валик, обычно они перпендикулярны поверхности. На периферии ветвей часто наблюдается стереоплазматическое утолщение стенки. Нет сомнения в том, что эти усложнения выражали определенную специализацию, выработанную в процессе естественного отбора в эволюции целой группы предковых популяций, давших начало роду *Trachypora*. Действительно, все эти характерные признаки трахипор хорошо выражены у девонских и более поздних представителей рода, в то время как наиболее ранние из них обнаруживают сходство с хиллопорами. Силурийские "*Tr. ornata*" Roemer из венлока района Осло и "*Tr. porosa*" Dyb. из лудлова о-ва Сагема (Эзель) Эстонии, по-видимому, принадлежат другому роду. Во всяком случае, эти находки требуют пересмотра и детального переописания.

Трахипоры, видимо, связаны с хиллопорами прямыми генетическими связями, о чем свидетельствует близкий облик внутреннего строения, тип роста колонии и структура склеренхимы стенок. Последняя хорошо изучена Оларом и Лафюстом (Hollard et Lafuste, 1961) у типичного представителя рода - *Tr. limbata* (Eaton) - она такая же тонко-концентрическая слоистая, как у хиллопор. Новыми морфологическими признаками, возникшими у трахипор, появилось усложнение в строении чашек.

Представители *Dendropora* изучены еще сравнительно слабо, а экземпляры *D. explicata* Michelin (типового вида), как установил Леконт (Lecompte, 1939), утеряны. Для полного представления об объеме рода необходима ревизия всех известных видов с детальной характеристикой структурных особенностей скелета и, в первую очередь, материалов, хранящихся в музеях Западной Европы и Северной Америки. По известным автору материалам из девона Кузнецкого бассейна представители *Dendropora* характеризуются компактным ростом кораллитов, утолщенными, грубо концентрически слоистыми стенками, не возвышающимися над поверхностью полипняка, но удаленными чашечками. Сочетание большинства этих признаков (за исключением расхож-

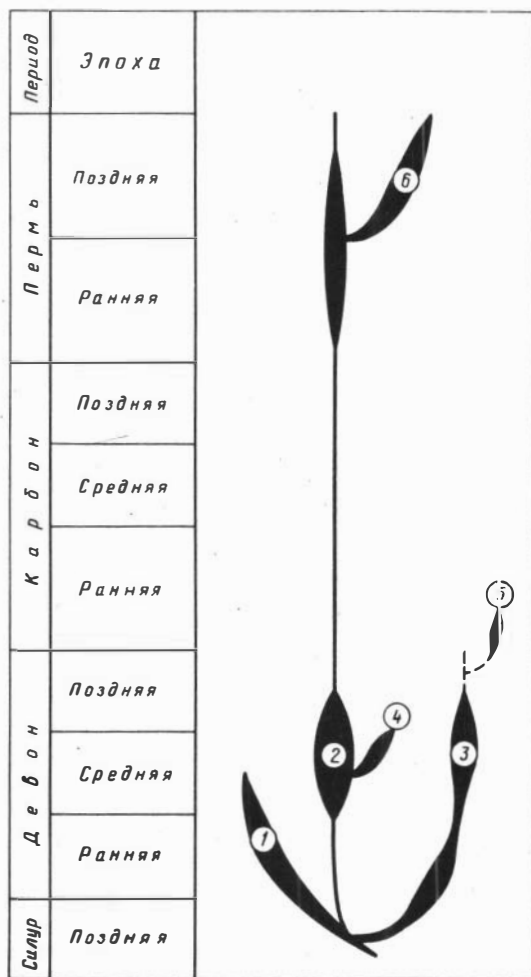


Рис. 1. Филогенетическая схема семейства Trachyporidae.
 Роды: 1 — *Hillaepora*; 2 — *Trachypora*; 3 — *Dendropora*; 4 — *Rachopora*; 5 — *Cystodendropora*; 6 — *Gertolites*

дения кораллитов на периферии полипняка) свидетельствует о большой степени морфологического сходства, особенно в структуре скелета и, следовательно, о весьма вероятной генетической близости дендропор с остальными трахипоридами.

По-видимому, в начале живетского века или несколько раньше трахипоры дали начало *Rachopora*, распространившемуся в двух палеобиогеографических провинциях: в Монголо-Охотской и, может быть, в Джунгаро-Балхашской (своеобразные формы).

Виды *Rachopora* характеризуются многими трахипоронидными морфологическими признаками: типом роста кораллитов в полипняке, строением стереоплазмы стенок, формой чашечек. Новыми признаками, возникшими у рахопор, являются развитие грубых, толстых многочисленных чешуй, очень редкие днища и редкие соединительные поры, на периферии ветвей в зоне сильно утолщенной стенки переходящие в каналы. Относительная близость в морфологии рахопор и трахипор, близкое время существования, биогеографические особенности их распространения, встречаемость в близких фациях указывают на их генетические связи. Сильное развитие септальных чешуй было, очевидно,

адаптацией к некоторым особенностям условий существования в Монголо-Охотской и Джунгаро-Балхашской провинциях. Развитие этого признака шло аналогично развитию чешуй у фавозитид.

До последних лет был плохо изучен каменноугольный этап развития трахипорид. Б.С.Соколов (1955) полагал, что возможным каменноугольным представителем этого семейства можно считать *Striatopora trachyporoides* Wells из пенсильванской формации Северной Америки, которую Уэлс (Wells, 1944) ошибочно отнес к стриапорам. Однако находки Лин Бао-юем (1962) представителей рода *Cystodendropora* в раннем карбоне Северо-Западного Китая свидетельствуют о том, что развитие трахипор, возможно, происходило в каменноугольных морях, расположенных на территории современной Центральной Азии. Представители рода *Cystodendropora* обладают значительным морфологическим сходством со своими предками - *Trachypora*, что выражается в форме роста колонии и расположении кораллитов в отдельных ветвях, строении чашечек, близком строении склеренхимы стенок. В то же время каменноугольные трахипориды приобрели ряд новых морфологических признаков: изогнутые, пузырчатые днища на периферии полипняка, септальные гребешки в чашечках и отсутствие всяких септальных образований в остальной части полипняка, слабое развитие соединительных пор. По-видимому, новыми морфологическими образованиями следует считать неравномерное отложение склеренхимы в процессе роста ветви: слабое на ранних стадиях роста и интенсивное на поздних. В результате этого приосевая зона полипняка образована тонкостенными кораллитами, а на периферии стереоплазма почти полностью заполняет внутренние полости кораллитов.

Очевидно, второй областью, где продолжалось развитие трахипорид в каменноугольный период, были моря Северной Америки, однако, там это семейство еще слабо изучено. Последний этап истории трахипорид приходится на пермский период, когда наряду с редкими *Trachypora* появились оригинальные *Certholites*, жившие в морях в районе современного о-ва Тимор. Скорее всего последние являются потомками пермских трахипор, так как между ними наблюдается четкое морфологическое сходство (расположение кораллитов в ветвях полипняка, тип строения чашек, интенсивное отложение склеренхимы). Однако ряд особенностей свидетельствует о приобретении специфических признаков, которые не возникали у трахипорид. К ним относится плотная структура склеренхимы, в которой теряются границы стенок отдельных кораллитов, полное отсутствие днищ и сильное развитие беспорядочно ветвящихся соединительных каналов.

Литература

Соколов Б.С. 1955. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Введение. Общие вопросы систематики и истории развития табулят. - Труды ВНИГРИ, новая серия, вып. 85.

Лин Бао-юй, 1962. Новый род *Cystodendropora* gen. nov. и его систематическое положение. - *Acta Paleontol. Sinica*, 10, N 4.

Hollard H., Lafuste J. 1961. *Trachypora limbata* (Eaton), 1832 (Coelenterata, Tabulata) dans le dévonien du sud Marocain. - *Not. serv. géol. Maroc*, 20, N 152.

Lecompte M. 1939. Les Tabulés de dévonien moyen et supérieur du bord sud du bassin de Dinant. - *Mém. Roy. mus. hist. nat. Belg.*, 90.

Wells J.W. 1944. New Tabulate Corals from the Pennsylvanian of Texas. - *J. Paleontol.*, 18.

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ ШЛЕЙФОВ И ИГЛ АТРИПИД

Раковины атрипид при благоприятных условиях захоронения сохраняют иглы и тонкие пластины, называемые шлейфами, жабо и т.д. Шлейфы и иглы относились первоначально к исключениям или ненормальностям. Позднее, в 1894 г. Холл и Кларк стали рассматривать их как образования, имеющиеся у многих атрипид. При этом они отмечали, что "концентрические линии нарастания являются основаниями свободных чешуй или пластин..." (Hall, Clarke, 1894, стр. 166). Другие исследователи принимали шлейфы и иглы за характерные особенности вида и линий развития атрип (Thomas, 1916; C. and M. Fenton, 1932). Особое место занимает работа Е.А.Ивановой, где дано наиболее полное описание шлейфа атрип. Она писала: "всего вероятнее, широкие пластины-шлейфы были свойственны всем видам *Atrypa*, *Spirigerina* и близким родам, равно как иглы видам *Spinatrypa*" (Иванова, 1962, стр. 57). В настоящее время это предположение вряд ли вызовет у кого-либо сомнение.

Самые ранние формы, несущие шлейфы, известны с позднего силура. У некоторых девонских атрипид, со своеобразным строением раковины или скульптуры, иглы и шлейфы также не обнаружены. Из них *Karpinskia* Tschernyschew, *Punctatrypa* Havlicek, *Vagrana* Alekseeva и близкие роды вымерли в конце эйфельского века, только *Gruenewaldtia* Tschernyschew существовала во франкском веке. Шлейфы и иглы развиты у всех типичных представителей *Atrypinae* Waagen и *Carinatininae* Rzonznizkaja, широко распространенных в среднем девоне и во франское время.

Автор статьи принимает шлейфы и иглы, также как Е.А.Иванова, за часть внешнего скелета атрипид и считает, что они должны иметь важное значение при классификации, так как нельзя не учитывать структуры по меньшей мере половины внешнего скелета животного.

Первая попытка выявления систематического значения этих образований была предпринята Фентонами (1932), которые различали следующие группы: первую - *Atrypa marginalis* Calman с короткими шлейфами, вторую - *Atrypa reticularis* (Linn.) с широкими шлейфами и третью - атрипы с иглами. Впоследствии атрипиды с иглами выделены в отдельный род *Spinatrypa* (Stainbrook, 1945, стр. 49 и 1951, стр. 196). Фентоны обращали внимание на ориентированность широких пластин. Однако Е.А.Иванова доказала, что "выделенные Фентонами три типа отхождения пластин у *Atrypa* (1932, стр. 208) зависят от места отхождения пластин от раковины, а не связаны с разными видами". (Иванова, 1962, стр. 58). На отличительную для рода *Carinata* структуру шлейфа указывал Д.В.Наливкин (1930, стр. 105).

При установлении пригодных для целей классификации особенностей строения шлейфов необходимо обратиться к работе Е.А.Ивановой (1962). Ее уникальная находка многочисленных экземпляров *Atrypa vulgariformis* Aleks. с многослойными шлейфами, захороненных на месте жизни, позволяет прийти к следующим выводам: 1) Шлейфы ориентированы к поверхности створки под разными углами в зависимости от места нахождения шлейфа на раковине. 2) Ширина шлейфа постоянно превышала диаметр раковины на разных стадиях роста. 3) Скульптура шлейфов сходна как на ранних, так и поздних стадиях роста. Таким образом, скульптура шлейфа и его относительная длина не меняются в процессе онтогенетического развития особи. Все это упрощает их применение при решении вопросов системы атрипид.

Спинатрипы с хорошо сохранившимися иглами изображены Холлом и Кларком (Hall, Clarke, 1894, табл. LX, фиг. 21), Коплером (Copper, 19676, табл. 78, фиг. 5 и 7). На них развиты иглы только от поверхности створки.

Следовательно, иглы могли появляться уже с ранних стадий роста особи либо у поверхности створки, либо на концах шлейфов (см. ниже). Этот признак можно рассматривать, как не зависящий от онтогенетического развития. Последнее подчеркивается в связи с тем, что обычно встречаются фрагментарные остатки игл и шлейфов, на которых наблюдаются только указанные выше детали. При возрастной изменчивости описываемых образований использовать их для целей классификации было бы невозможно.

Юкс (Jux, 1962) и Бернат (Bernat, 1964) нашли у спинатрипид иглы разного диаметра и формы от простых до ветвящихся. Эти свойства трудно применить при поставленной задаче, так как диаметр игл, по всей вероятности, подвержен возрастной изменчивости, а для установления формы игл необходима исключительная сохранность.

На примере подсемейства *Carinatipinae* видно, что его представители обладают шлейфами со скульптурой, характерной одному роду. Концентрическая скульптура, тесно связанная с описываемыми образованиями, представлена у всех родов тонкими ровными линиями.

У *Carinata* Nalivkin шлейф широкий, изогнутый в виде валика со стороны брюшной створки. На шлейфе тончайшие, многочисленные радиальные ребрышки, образующиеся в результате деления ребер створки на пучки у основания шлейфа. У видов с очень различной радиальной скульптурой на раковине наблюдаются шлейфы тождественного строения (табл. IX, фиг. 1, 2).

У *Salairina* сходной с *Carinata* по килеватой раковине (Алексеева, 1969) развит длинный шлейф, но без изгиба и с совершенно другой скульптурой — сравнительно редкими и грубыми ребрами (табл. IX, фиг. 3).

У *Spirigerina* d'Orbigny сохранился неполный шлейф, орнаментированный очень грубыми ребрами (табл. IX, фиг. 4).

Второе подсемейство — *Atrypinae* имеет более грубую концентрическую скульптуру. Так, *Desquamatia* Alekseeva с низкими уступами, *Atrypa* Calman — уступами и морщинами, образующими узловатые утолщения на ребрах, *Spinatrypa* Stainbrook и *Spinatrypa* Rzonisnizkaja — валиками и морщинами с бугорками на пересечениях с ребрами.

У первых двух родов шлейфы широкие. Многие виды атрип обладают шлейфом, на котором ребра, в среднем, равны размерам ребер в передней половине створки (табл. IX, фиг. 5). Очевидно, такие шлейфы свойственны типичным *Atrypa*. Реже у атрип встречаются на шлейфах тонкие ребра (табл. IX, фиг. 6).

Грубые ребра почти на всей ширине шлейфа изображены Коппером (Copper, 1967a, табл. 24, фиг. 3) у *Desquamatia* (*Seratrypa*) *pectinata* (Schroter).

Такого же типа шлейфы у *D. (S.) magna* (Grabau), *D. (S.) kansuensis* (Grabau).

Шлейфы типичных дескватий орнаментированы тонкими ребрами, не превышающими размеров ребер створки (табл. IX, фиг. 7).

Короткие шлейфы с грубыми ребрами обнаружены у типового вида *Spinatrypa*. Другой вид, близкий типовому, имеет такой же шлейф, но заканчивающийся иглами (табл. IX, фиг. 8–10). Этого типа иглы, по-видимому, встречаются у спинатрипид, существенно отличающихся от *Spinatrypa*.

К ним относятся "*Spinatrypa*" *khaltini* (Алексеева, 1962, стр. 136, табл. 8, фиг. 4), "*S. waterlooensis* (Webster).

Полые иглы, возникающие у поверхности створки, чаще встречаются у типичных *Spinatrypa* с грубыми ребрами (табл. IX, фиг. 11). Однако они развиты и у видов, сходных по всем остальным признакам со *Spinatrypa* (табл. IX, фиг. 12). К этой группе принадлежат "*Spinatrypa*" *bodini* (Mansuy), "*S. petosequa* (Fenton et Fenton) с иглами от поверхности раковины (Алексеева, 1962, стр. 106 и 109).

Новый только что указанный тексономический признак, очевидно, является признаком рода или подрода. По всей вероятности, группа атрипид с иглами может быть выделена в подсемейство *Spinatrypinae*.

Вышеизложенное показывает, что шлейфы и иглы должны использоваться при разработке системы атрипид гораздо шире, чем это делается в настоящее время. Автор полагает, что скульптура и относительная длина шлейфа,

также как место возникновения игл свойственны роду и подроду, а наличие игл или шлейфов - подсемейству.

Литература

- Алексеева Р.Е. 1962. Девонские атрипиды Кузнецкого и Минусинского бассейнов и Восточного склона Северного Урала. - Изд-во АН СССР.
- Алексеева Р.Е. 1969. *Atrypida*. В кн.: Грацианова Р.Т., Алексеева Р.Е., Елкин Е.А., Кульков Н.П. Стратиграфия и брахиоподы нижнего девона Северо-Восточного Салаира. - Труды ИГиГ, вып. 72.
- Иванова Е.А. 1962. Экология и развитие брахиопод силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейнов. - Труды ПИН, 88.
- Наливкин Д.В. 1930. Брахиоподы верхнего и среднего девона Туркестана. - Труды Геол.ком., нов. серия, вып. 180.
- Biernat G. 1964. Middle Devonian *Atrypacea* (Brachiopoda) from the Holy Cross Mountains, Poland. - *Acta Palaeontol. Polonica*, 9, N 3.
- Copper P. 1967 a. Frasnian *Atrypidae* (Bergischen Land, Germany) - *Palaeontographica*, Bd. 126, Aht. A.
- Copper P. 1967 b. *Spinatrypa* and *Spinatrypina* (Devonian Brachiopoda). - *Palaeontology*, 10, pt 3.
- Fenton C., Fenton M. 1932. Alate shell lamellae and spines in the genus *Atrypa*. - *Amer. Midland Natur.*, 13, N 4.
- Jux U. 1962. *Atrypiden* mit erhaltener Bestachelungen aus der Sotener Mulde (N-Eifel). - *N.Jb. Geol. Palaeontol. Mh.*, N 10.
- Hall J., Clarke J. 1894. An introduction to the study of the genera of Palaeozoic Brachiopoda. - *Palaeontol.*, New York, 8, pt 2.
- Stainbrook M. 1945. Brachiopoda of the Independence Shale of Iowa. - *Mem. Geol. Soc. Amer.*, N 14.
- Stainbrook M. 1951. Substitution for the preoccupied brachiopod name *Hystericina*. - *J.-Wash. Acad. of Sci.*, 41, N 6.
- Thomas A.O. 1916. A highly alate specimen of *Atrypa reticularis* Linn. - *Proc. Iowa Acad. Sci.*, 23.

РОД *ROTUNDOSTROPHIA* GRATSIAKOVA, 1960, ЕГО ВИДЫ И МЕСТО
В СИСТЕМЕ БРАХИОПОД

К роду *Rotundostrophia* Gratsianova, 1960, до сих пор относился только его типовый вид *R. rotundata* (Khalfin), 1948. Этот вид был установлен на Алтае из девонских пород в разрезе Кондратьевской сопки, сопоставляемых Л.Л.Халфиным (1948, стр. 62) "с нижнекобленским ярусом европейского деления Д₁". Кроме того, этим исследователем вид указывался, как редкая форма, в разрезах девона по ключу Ганину и логу Медведеву, относимых им (Халфин, 1948, стр. 35 и 69) соответственно к зигену и "верхнекобленскому ярусу".

По новым данным (Елкин, 1963, стр. 57), в разрезе Кондратьевской сопки присутствуют отложения (киреевские и кувашские слои) аналогичные по возрасту (соответственно) верхнему эмсу и эйфелю Западной Европы. Фауна в этом разрезе обычно собирается из свалов, поэтому распространение вида *Rotundostrophia rotundata* в нем можно указать лишь в возрастном интервале верхний эмс — эйфель. В разрезах по Ганину ключу и Медведеву Логу несомненные представители *R. rotundata* не обнаружены.

Описания *Rotundostrophia rotundata* в работе Л.Л.Халфина (1948, стр. 213, 260, 278) иллюстрированы изображениями, главным образом, ядер брюшных створок. Изображение отпечатка спинной створки на табл. XIX, фиг. 4 неясное. Снимки к работе Р.Т.Грациановой и др. (1960, табл. Д-67, фиг. 7-10) также недостаточно ясны. Кроме того, в этой работе изображены не топотипические экземпляры. Поэтому для четкого представления о внутреннем строении типового вида рода *Rotundostrophia* здесь даны изображения спинной и брюшной створок топотипических экземпляров *R. rotundata* из новых сборов автора (табл. X, фиг. 4, 5), а также заново сфотографированного отпечатка спинной створки на образце $\frac{Б_4 - 4}{5}$ из коллекции Л.Л.Халфина (табл. X, фиг. 7).

К роду *Rotundostrophia* относится также форма из киреевских и кувашских слоев девона Горного Алтая, впервые описанная в разрезе по ключу Ганину как *Leptodontella magna* (Халфин, 1948, стр. 214, табл. X, фиг. 2-3, фиг. 24 в тексте). Автор вида сообщает, что он не имел в своем распоряжении отпечатков внутренней поверхности спинных створок. Различие же представителей родов *Leptodontella* и *Rotundostrophia* находится именно во внутреннем строении спинной створки. В нашей коллекции имеются спинные створки экземпляров названного вида как из топотипического местонахождения, так и из других мест (пр. Куваш, Коргач). Все они отличаются от представителей рода *Leptodontella* отсутствием брахиальных валков (гребней) (табл. X, фиг. 7).

Среди брахиопод, собранных автором и Е.А.Елкиным в бассейне ключа Ганина из киреевских слоев девона (сопоставляемых, как уже было сказано, с верхним эмсом Западной Европы) обнаружены представители нового вида *Rotundostrophia trapezoidalis*. Описание этого вида дается ниже, но прежде, чем дать его, необходимо коснуться вопроса о том, к какому семейству принадлежит род *Rotundostrophia*.

При выделении этого рода Р.Т.Грацианова отнесла его к семейству *Strophonellidae* Caster, 1939. А.Вильямс (Williams, 1965) включил строфонеллоидные роды в подсемейство *Stropheodontinae* Caster, 1939, а лептодонтеллоидные выделил в новое подсемейство *Leptodontellinae* и отнес оба эти подсемейства к семейству *Stropheodontidae*. В.Гавличек (Havlicek, 1967), возводя подсемейство *Leptodontellinae* в ранг семейства, включил в последнее, наряду с другими коленчато-изогнутыми в центральную сторону формами, также род *Rotundostrophia*. Однако внутреннее строение представителей этого рода, характеризующееся отсутствием бревисенты и брахиальных валков (гребней) (табл. X, фиг. 2, 5а, 6, 7) свидетельствует о том, что род *Rotundostrophia* должен рассматриваться согласно классификации В.Гавличка в составе семейства

Leptostrophiidae, а не Leptodontellidae. На принадлежность рассматриваемого рода к группе лептострофиид указывали Ч.В.Харпер и др. (Harper, et. al., 1967, стр. 410), относя, однако, к этой группе также и типично лептонтеллоидные роды.

Надсемейство Stropheodontacea Caster, 1939

Семейство Leptostrophiidae Caster, 1939

Род *Rotundostrophia* Gratsianova, 1960

Rotundostrophia trapezoidalis sp. nov.

Табл. X, фиг. 1-3

Голотип – Музей ИГиГ, № 377-1, ключ Ганин, обн. ГК-3, киреевские слои; табл. X, фиг. 1.

Диагноз. Раковина средних размеров, резупинатная, коленчато-изогнутая вентрально, вытянутая в ширину, трапециевидного очертания, с остроконечными замочными углами. Скульптура: тонкие радиальные ребра и тончайшие ребрышки между ними.

Материал. 12 брюшных и 4 спинных створки.

Внешнее строение. Раковина средних размеров, вытянутая в ширину, резупинатная, коленчато-изогнутая вентрально, с очень узким межстворочным пространством. За перегибом находится около 1/4 длины раковины. Часть ее до перегиба имеет трапециевидные очертания с наибольшей шириной по замочному краю, почти прямыми или очень полого округленными боковыми сторонами и прямым или слабо выгнутым передним краем. Замочные углы острые более или менее резко оттянутые.

Брюшная створка очень слабо выпуклая, с маленькой макушкой и низкой ареей. На месте перегиба створки неглубокий желобок. Дельтирий небольшой, закрытый псевдодельтидием.

Спинная створка плоская, с малозаметной макушкой и невысоким валиком на перегибе. Арея линейная.

Радиальная скульптура парвикостеллятная.

Внутреннее строение. Замочный край зубчатый на 3/4 своей длины. В брюшной створке мускульное поле большое, широкосерцевидное, слабо ограниченное впереди. Отпечатки аддукторов небольшие, овальные, расположенные в призамочной части поля, полностью окруженные отпечатками дидукторов. Задне-боковые части поля ограничены резкими, но не длинными, широко расходящимися гребнями. Срединная септа тонкая, четко видная лишь на протяжении половины длины мускульного поля. Задний ее конец утолщен, образуя треугольное основание тонкого вентрального отростка. По сторонам последнего лежат глубокие овальные ямки для лопастей замочного отростка спинной створки. От границ мускульного поля расходятся более или менее четкие, изредка ветвящиеся отпечатки мантийных сосудов.

В спинной створке мускульное поле большое, но слабо заметное, впереди совсем неограниченное. Септальный валик очень короткий, килевидный. Замочный отросток двулопастной и каждая лопасть его рассечена у основания глубокой бороздкой на две доли. Направление лопастей отростка постеро-вентральное. Латеральные валики слабо развитые, но четко заметные. Брахеофоры широко расходящиеся, расположенные на массивных основаниях.

Поверхность створок, кроме мускульных полей, покрыта сосочками, более крупными вблизи оснований брахиофор.

Сравнение. Близкий вид *Rotundostrophia rotundata* (Khalf.) отличается от нового вида полукруглыми очертаниями (хотя передний край у него также выгнутый) и более выпуклой брюшной створкой. *R. magna* (Khalf.) имеет полуэллиптические очертания и почти правильно округленный передний край.

Возраст и географическое распространение. Киреевские слои (верхний эмс) среднего девона Горного Алтая.

Местонахождение. Северный Алтай: правобережье ключа Гашина, обн. Д-65476 (1 экз.), ГК-3 (3 экз.), ГК-5/59 (2 экз.), Е-6153 (2 экз.), Е-6158 (1 экз.), Е-6159 (1 экз.), ГК-5/58 (2 экз.); левобережье ключа Ганина, обн. Е-6181 (1 экз.); левобережье лога Хомичева, обн. Е-6746 (3 экз.).

Коллекция описанных и изображенных экземпляров хранится под № 377 в музее ИГиГ в Новосибирске.

Литература

Елкин Е.А. 1963. К вопросу о расчленении нижнего девона и эйфеля северной части Ануйско-Чуйского прогиба (Алтай). - Геолг. и геофиз., № 5.

Грацианова Р.Т., Зинченко В.Г., Кульков Н.П. 1960. Плеченогие девона. В кн.: Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской области, т. П. Средний палеозой. - Труды СНИИГИМСа, вып. 20.

Халфин Л.Л. 1948. Фауна и стратиграфия девонских отложений Горного Алтая. - Изв. Томск. политехн. ин-та, 65, вып. 1.

Caster K.E. 1939. A Devonian fauna from Colombia. - Bull. Amer. Paleontol., 24, N 83.

Harper Ch.W., J.G.Johnson, A.J.Boucot. 1967. The Pholidostrophiinae (Brachiopoda; Ordovician, Silurian, Devonian). - Senckenbergiana lethaea, 48 (5).

Havlicek V. 1967, Brachiopoda of the Suborder Strophomenidina in Czechoslovakia. - Rozpravy Ustred. ustav. geol., Sv. 33.

Muir-Wood H., Williams A. 1965. Strophomenida. In: Treatise on Invertebrate Paleontology, pt H, Brachiopoda, v. 1. Lawrence, Kansas, Geol. Soc. America and Kans.-Univ. Press.

Williams A. 1965. См. Muir-Wood H. and Williams.

ОБЪЯСНЕНИЯ ТАБЛИЦ

Таблица 1

1-7. Внешний вид полипняков *Calophyllum profundum* . . . стр. 5

1 - экз. № 109/88, х2, с.Тат-Байтуган; 2 - экз. № 109/89, х2, с.Тат-Байтуган; 3 - экз. № 109/165, х2, р.Черемшан; 4 - экз. № 109/166, х2, р.Черемшан; 5 - экз. № 109/167, х2, р.Черемшан; 6 - экз. № 109/168, х2, р.Черемшан; 7 - экз. № 109/169, х4, г.Черемшан.

8-10. Внешний вид полипняков "*Pterophyllum variabile*" (приведены для сравнения) . . . стр. 6

8 - экз. № 109/112; х2, с.Тат-Байтуган; 9 - экз. № 109/170, х2, р.Черемшан; а - вид со стороны главной септы, б - со стороны противоположной септы, в - со стороны боковой септы; 10 - экз. № 109/171, х2, р.Черемшан.

1-6. Изображение деталей внутреннего строения *Calophyllum profundum*, х4 . . . стр. 5

1 - экз. № 109/248, р.Черемшан, а - разрез через чашку, б - разрез непосредственно под чашкой; 2 - экз. № 109/289, р.Черемшан; а,б,в - разрезы, соответственно, зрелой, средней и поздней юношеской стадий; 3 - экз. № 109/55, с.Тат-Байтуган; а - поперечное сечение зрелой стадии, б - продольное сечение; 4 - экз. № 109/69, с.Тат-Байтуган, поперечное сечение средней стадии; 5 - экз. № 109/251, р.Черемшан, а,б - поперечные сечения соответственно зрелой и поздней юношеской стадии, в - продольное сечение; 6 - экз. № 111/4, р.Камышка, поперечное сечение зрелой стадии крупного экземпляра типа "*Marchelasma*".

Таблица Ш

1-6. Изображение деталей внутреннего строения *Calophyllum profundum*, х4 . . . стр. 5

1 - экз. № 109/95, с.Тат-Байтуган; разрез коралла на поздней зрелой стадии; 2 - экз. № 109/238, р.Черемшан; а - поперечное сечение поздней зрелой стадии, б - продольное сечение; 3 - экз. № 109/21, с.Тат-Байтуган; а,б,в,г,д - сечения соответственно ранней зрелой, поздней средней, средней, ранней средней и поздней юношеской стадий; 4 - экз. № 109/249, р.Черемшан; а,б - сечения коралла соответственно на поздней зрелой и зрелой стадиях, в - продольное сечение; 5 - экз. № 109/24, с.Тат-Байтуган; а - поперечное сечение ранней зрелой стадии, б - продольный разрез через чашку; 6 - экз. № 109/80, с.Тат-Байтуган; а,б,в - поперечные сечения соответственно ранней зрелой, средней и поздней юношеской стадий.

Таблица 1У

1-7. Изображение деталей внутреннего строения *Calophyllum profundum*, х4 . . . стр. 5

1 - экз. № 109/125, с.Тат-Байтуган; а,б,в - поперечные сечения, соответственно ранней, зрелой, средней и поздней юношеской стадий, г - продольное сечение; 2 - экз. № 109/284, р.Черемшан; а,б - сечения поздней зрелой и зрелой стадий; 3 - экз. № 109/335, с.Черемшан; а - разрез через чашку, б - разрез зрелой стадии; 4 - экз. № 109/358, р.Черемшан; а - разрез поздней зрелой стадии (в пережиме), б - разрез зрелой стадии; 5 - экз. № 109/307, р.Черемшан; поперечное сечение поздней зрелой стадии; 6 - экз. № 109/208, р.Черемшан; а,б - сечения соответственно поздней зрелой и зрелой стадии; 7 - экз. № 109/322, р.Черемшан; а - разрез чашки; б - разрез зрелой стадии. Видно соединение внутренних концов септ, не достигающих оси.

Фиг. 1-4. Изображение деталей внутреннего строения *Callophyllum profundum*, . . стр. 15

1 - экз. № 109/238, р.Черемшан; часть поперечного сечения, х20; хорошо видна структура септ и ободка; 2 - экз. № 109/311, р.Черемшан; часть поперечного сечения, х20; хорошо видна структура ободка; 3 - экз. № 109/248, р.Черемшан; часть поперечного сечения, х20; хорошо видна структура септ и расположение центров кристаллизации; 4 - экз. № 109/17, с.Тат-Байтуган; часть продольного сечения, х20; видна ориентировка трабекул в пластинке септы.

Фиг. 1. *Stromatocerium altaicum* V.Khalf. (in col.) стр.13

1а - тангенциальное сечение, х10; видны разрезы разобренных вертикальных пластин и столбиков однообразно темного цвета; 1б - тангенциальное сечение, х5; астрориза; вертикальные пластины с четкими черными бордюрными линиями по краю, а внутренняя их часть окрашена в светлый тон; 1в - тангенциальное сечение, х10; различным образом изогнутые вертикальные пластины - четкий черный бордюр и светлая окраска внутренней части; 1г - продольное сечение, х10; видны вертикальные пластины и столбики, некоторые из них имеют светлый центр и хорошо видны бордюрные черные линии, у других - окраска однородно темная; 1д - продольное сечение, х10; вертикальная система астрориз - веерообразная, видны редкие астроризальные пластинки. Столбики и вертикальные пластины или однородно темные или в большей или меньшей мере их внутренняя часть окрашена в светлый тон; верхний ордовик, № 14-4; Алтай, водораздел рек Чокыр-Еланду.

Фиг. 2. *Stictostroma ganinskiense* V.Khalf. (in col.) стр.15

Продольное сечение, х10; веерообразная астроризальная система, астроризальные пластинки очень развиты в осевом и боковых астроризальных каналах, в интерламинарных промежутках диссепименты встречаются редко, эйфельские известняки по кл. Ганину; обн. А-10, обр. 28; Алтай.

Примеры базального прикрепления конодонтов к обломкам скелетных образований¹.

Фиг. 1. *Coleodus* sp. экз. № 324/85; вид сбоку; х40; нижняя часть среднего ордовика; р.Мойеро.

Фиг. 2. *Coleodus mirabilis* Moskal.; экз. № 324/86; вид сбоку; х40; нижняя часть среднего ордовика; р.Мойеро.

Фиг. 3. *Neocoleodus dutchtownensis* Youngquist et Cullison; экз. № 324/58; вид сбоку; х55; нижняя часть среднего ордовика; р.Мойеро.

Фиг. 4. *Neocoleodus breviconus* Branson et Mehl.; экз. № 324/57; вид сбоку; х55; нижняя часть среднего ордовика; р.Мойеро.

Фиг. 5. *Stereoconus* sp.; экз. № 327/13; вид спереди; х40; средний ордовик, криволуцкий ярус, киренский горизонт; р.Подкаменная Тунгуска, в районе р.Столбовая.

Фиг. 6. Gen. et sp.indet.; экз. № 324/88; вид сбоку; х40; нижняя часть среднего ордовика; р.Мойеро.

Фиг. 7. *Neocoleodus*? sp.; экз. № 324/89; вид сверху; видны сохранившийся зубчик (справа) и следы прикрепления утерянных зубчиков; х40; нижняя часть среднего ордовика; р.Мойеро.

¹ Место хранения изображенных экземпляров - музей ИГиГ.

Фиг. 8. *Neocoleodus spicatus* Branson et Mehl.; экз. № 324/87; вид сбоку; х40; нижняя часть среднего ордовика; р.Мойеро.

Таблица УШ

Фиг. 1-8. *Arctichnus arcticus* Zakharov, ichnogen. et ichnosp. nov.;

1 - голотип экз. № 370/1; 1а - вид с одного бока; 1б - вид с другого бока; 2 - экз. № 370/2; 3 - экз. № 370/3 - "воронки" с частично сохранившимися трубками; 4 - экз. № 370/4, 5 - экз. № 370/5; 6 - экз. № 370/6, 7 - экз. № 370/7 - продольный разрез "трубки" на участке, переходном между воронкой и цилиндрической трубкой; обн. 11, сл. 2, интервал 0-2,0 м, нижний мел, нижний валанжин, сл. XXXШ опорного разреза; Север Сибири, Хатангская впадина, р.Боярка; 8 - экз. № 370/8; верхние части трубок - "воронки"; верхний берриас; местонахождение то же, обн. 13, осыпь.

Таблица 1Х

Фиг. 1. *Carinata arimaspa* (Eichwald.)

экз. № 384/1; слепок с отпечатка брюшной створки и шлейфа; х1; вагранская свита (D_2^1); Восточный склон Урала, окрестности г.Североуральска, р.Вагран, ниже моста.

Фиг. 2. *Carinata praesignifera* Ržonsnitskaja

экз. № 332/19; отпечаток брюшной створки и шлейфа, х2; малобачатские слои (D_2^1); Салаир, окрестности г.Гурьевска, карьер у известкового завода.

Фиг. 3. *Salairina misera* Alekseeva

экз. № 332/85; отпечаток брюшной створки и шлейфа, х2; местонахождение и возраст как у предыдущей формы (фиг.2).

Фиг. 4. *Spirigerina supramarginalis* (Khalfin)

экз. № 314/136а (из колл. П.Н.Кулькова); брюшная створка с обломанным шлейфом, х1; чагырская свита ($S_1 W_2$); Горный Алтай, правый берег р.Ини, у пос. Космосолец.

Фиг. 5. *Atrypa lazutkini* Alekseeva

экз. № 1229/408; брюшная створка со шлейфом, х2; томьчумышские слои (D_1^1); Салаир, окрестности г.Гурьевска, южный склон Толсточицкого карьера.

Фиг. 6. *Atrypa* sp.

экз. № 384/2; брюшная створка со шлейфом, х1, ламутская свита (D_2^1); р.Колыма, Верхний Половинный Камень.

Фиг. 7. *Desquamatia* sp.

экз. № 384/3; деформированная брюшная створка со шлейфом, х1; хобочалинская свита (D_2^1); хр.Тас-Хаяхта, долина р.Хобочало.

Фиг. 8. *Spinatrypa margaritoides* Ržonsnitskaja

экз. № 332/63; брюшная створка с коротким шлейфом, х2; верхнекрековские слои (D_2^1); Салаир, Старогурьевский карьер.

Фиг. 9-10. *Spinatrypa* sp.

9 - экз. № 384/4; брюшная створка с коротким шлейфом, заканчивающимся иглами, х2; 10 - то же, х4; хобочалинская свита (D_2^1); хр.Хобочало.

Фиг. 11. *Spinatrypa asperaeformis* Alekseeva

экз. № 1514/2327; спинная створка с иглами, х2; слои с *Anathyris* (D_1^3), Кузбасс, р.Китат, ниже с.Лебежанского около 4 км.

Фиг. 12. *Spinatrypa* sp.

экз. № 384/5; брюшная створка с иглами, х4; себечанская свита (D_2^2), хр.Тас-Хаяхта; долина р.Хобочало.

Фиг. 1-3. *Potundostrophia trapezoidalis* sp. nov. стр. 121

1 - голотип; экз. № 377-1; брюшная створка (отпечаток внутренней поверхности и ареи), х2; киреевские слои; обн. ГК-3, правобережье ключа Ганина; 2 - экз. № 377-2; спинная створка (отпечаток внутренней поверхности и ареи), х2; киреевские слои; обн. Е-6158, правобережье ключа Ганина; 3 - экз. № 377-3; спинная створка (отпечаток внутренней поверхности призмочной части), х4; киреевские слои: обн. Е-6746, левобережье лога Хомичева.

Фиг. 4-6. *Rotundostrophia rotundata* (Khalf.) стр. 121

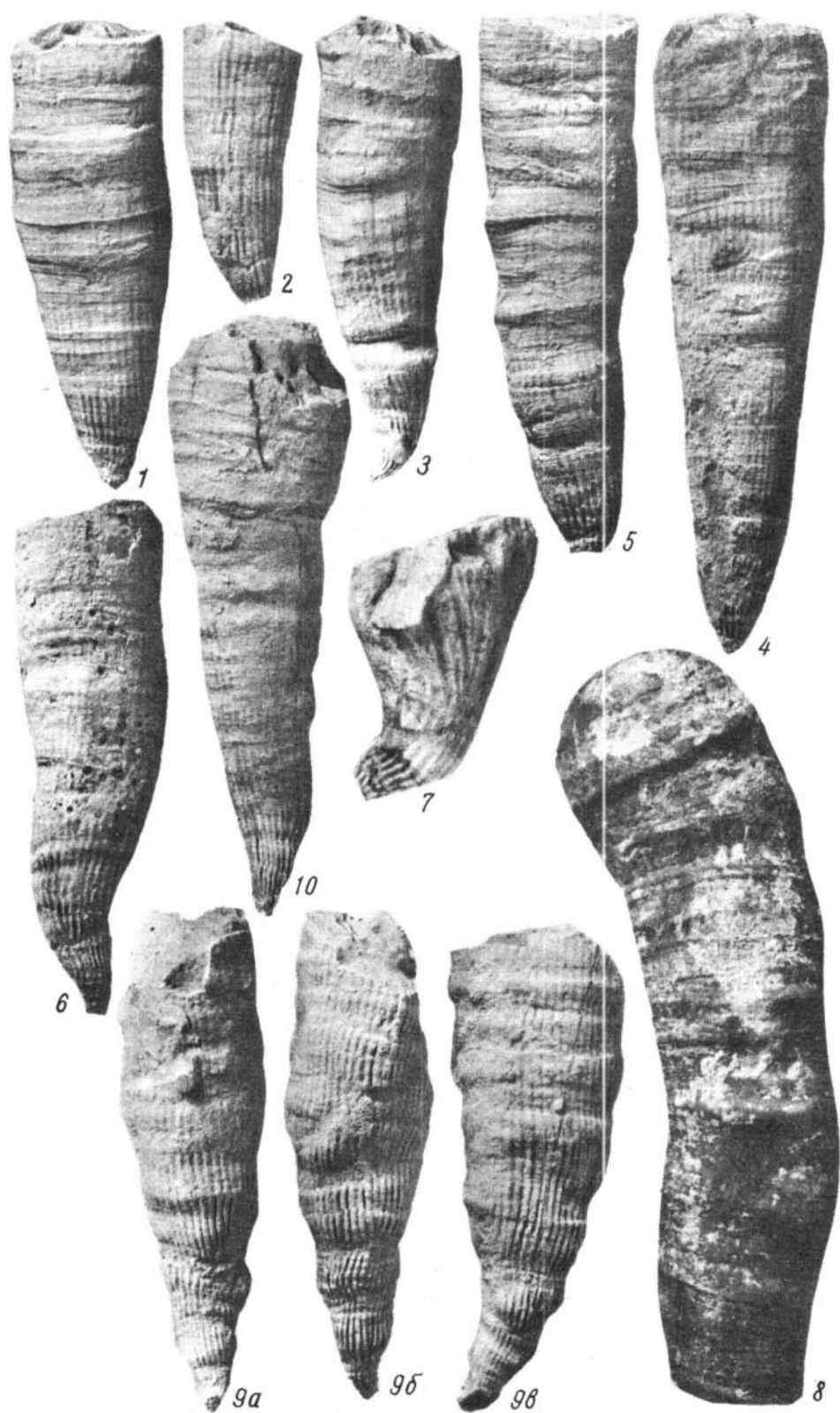
4 - экз. № 377-4; брюшная створка (отпечаток внутренней поверхности и ареи), х2; киреевские + кувашские слои; обн. КС, Кондратьевская сопка; 5 - экз. № 377-5; спинная створка; 5а - отпечаток внутренней поверхности и ареи, х2; 5б - отпечаток внутренней поверхности призмочной части, х4; киреевские + кувашские слои; обн. КС, Кондратьевская сопка; 6 - голотип, экз. № 1/369; спинная створка (отпечаток внутренней поверхности и ареи), х2; киреевские + кувашские слои; Кондратьевская

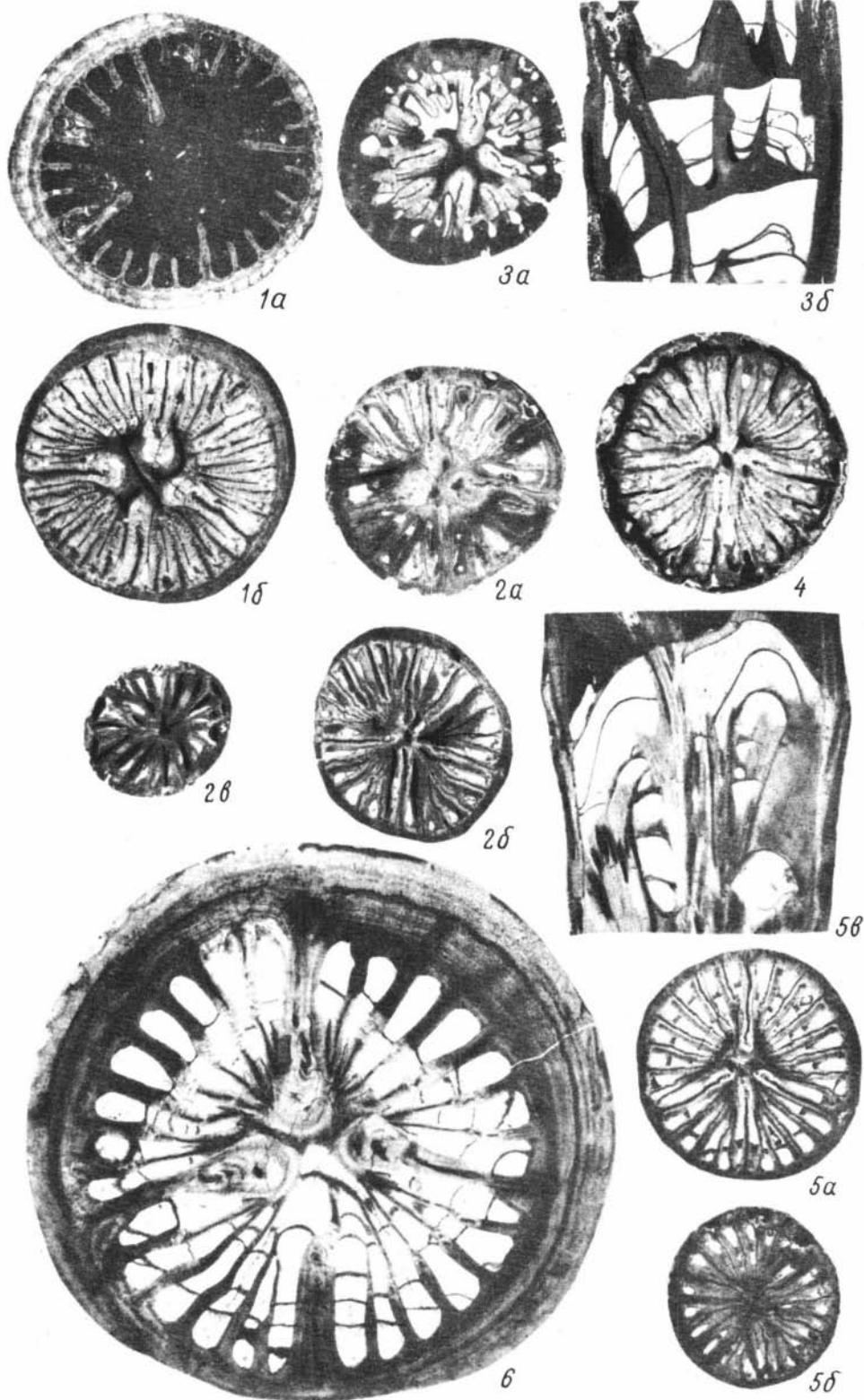
сопка; $\frac{Б_4-4}{5}$ из монографической коллекции Л.Л.Халфина, хранящейся в Томском политехническом институте.

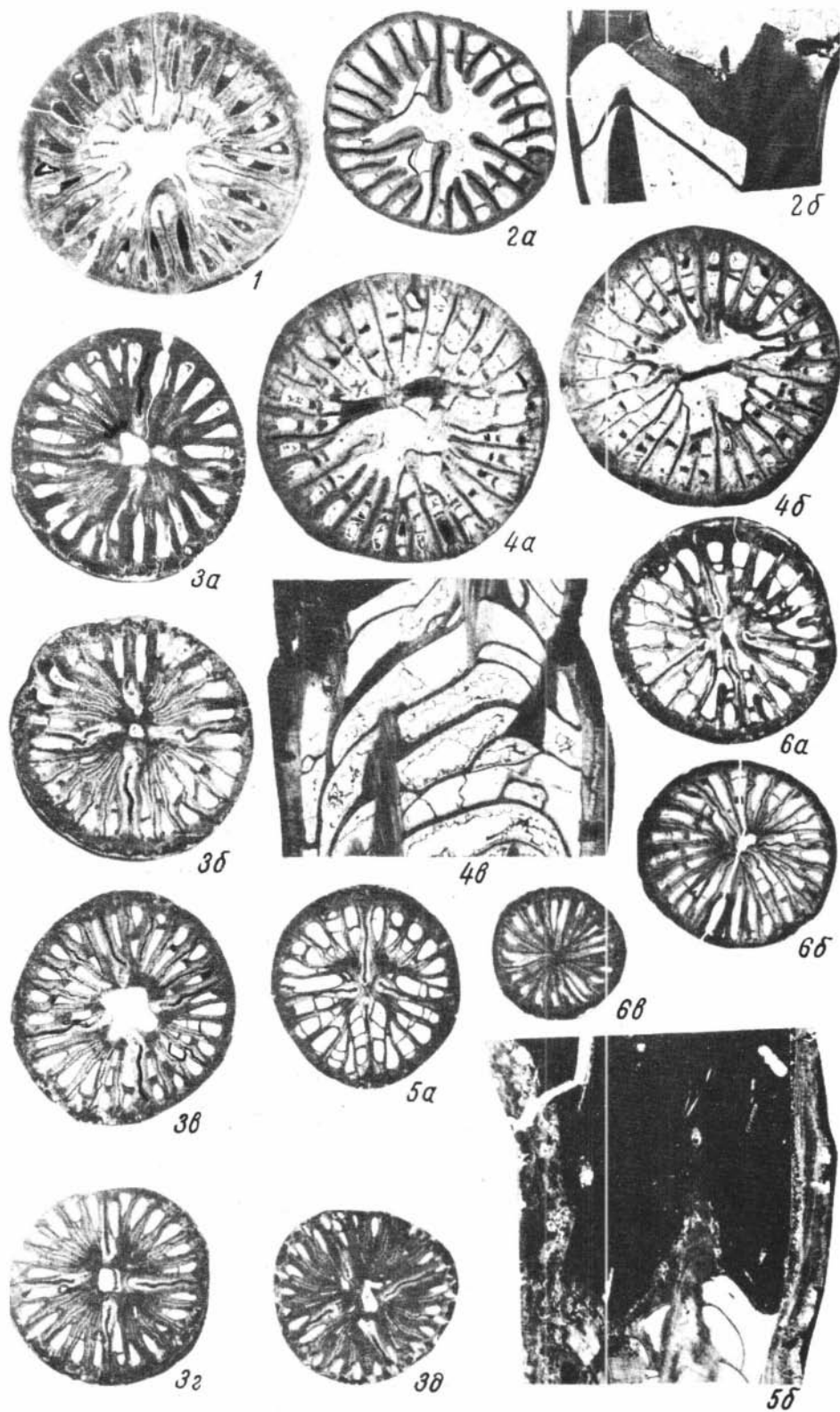
Фиг. 7. *Rotundostrophia magna* (Khalf.) стр. 121

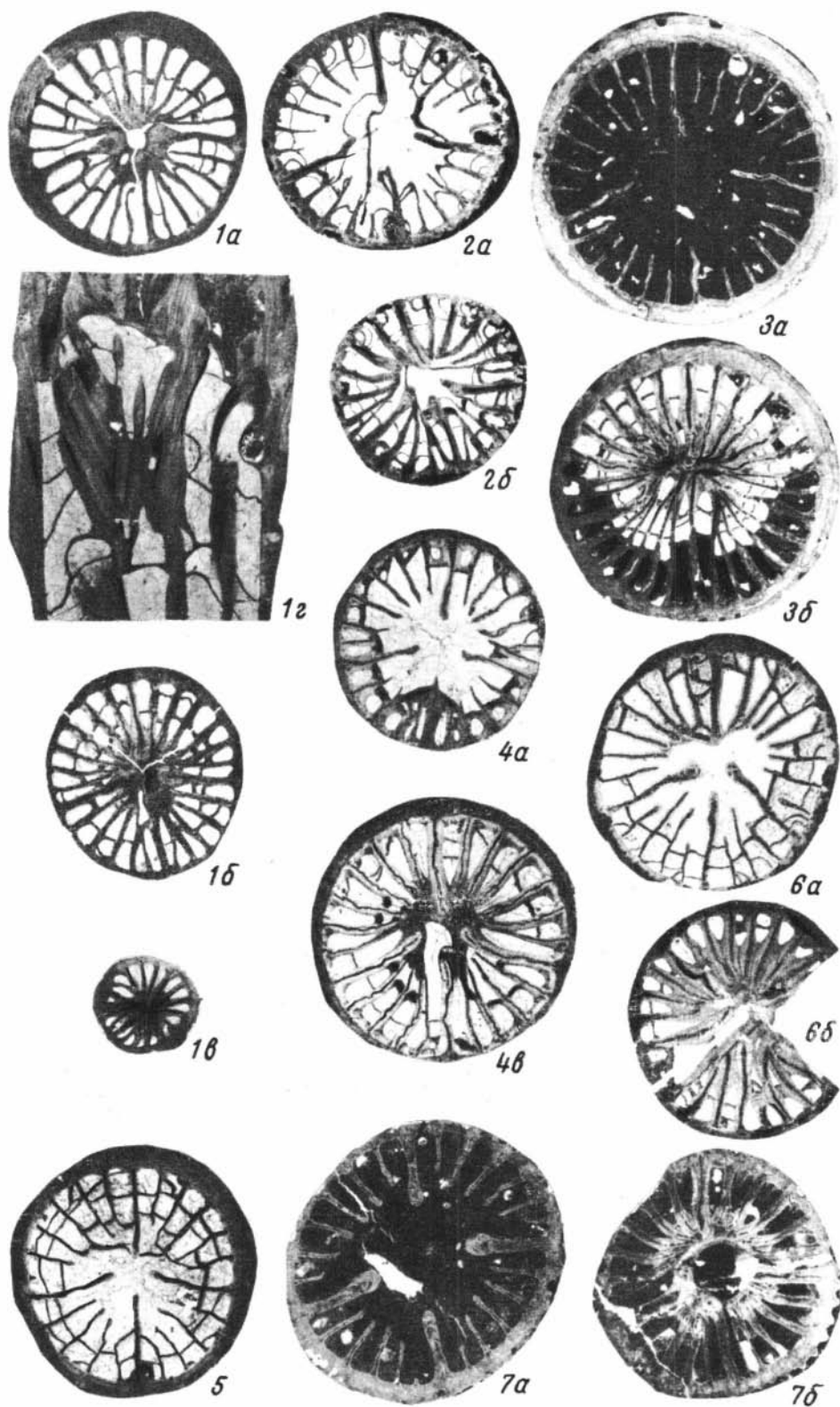
7 - экз. № 377-6, спинная створка (отпечаток внутренней поверхности), х2; кувашский горизонт, верхняя его часть обн. М-54, р.Коргон.

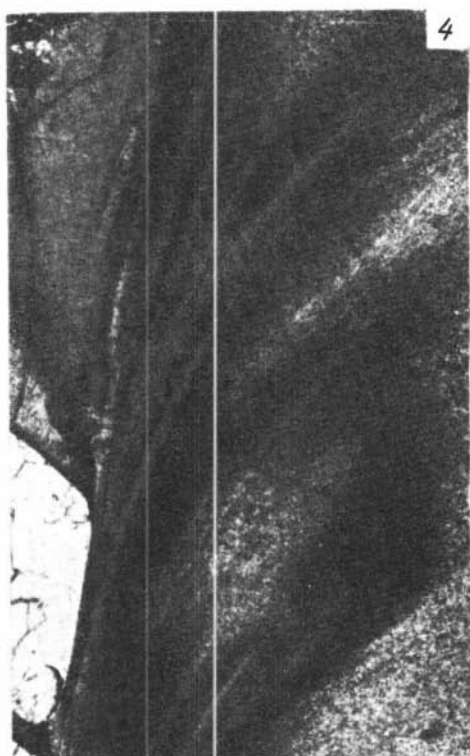
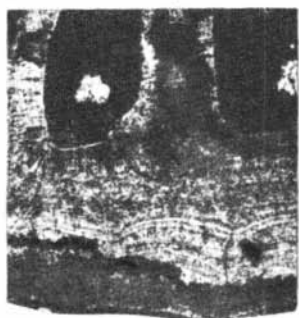
¹ Адреса указанных местонахождений брахиопод опубликованы в монографиях Р.Т.Грациановой, 1967. "Брахиоподы и стратиграфия нижнего девона Горного Алтая", М., изд-во "Наука", Е.А.Елкина, 1968. "Трилобиты (Дехеллиды) и стратиграфия нижнего и среднего девона юга Западной Сибири; изд-во "Наука".

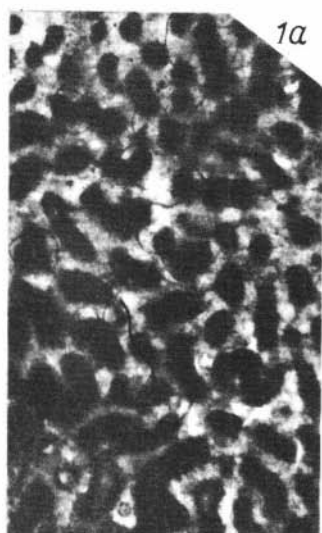












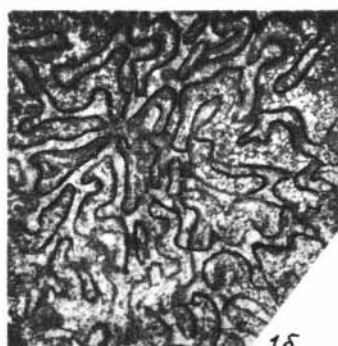
1a



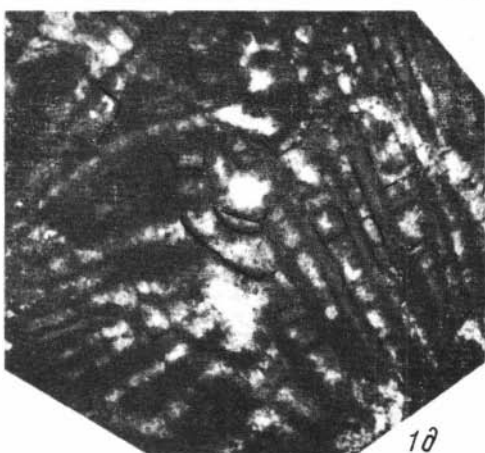
2



12



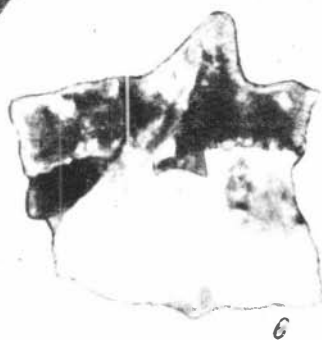
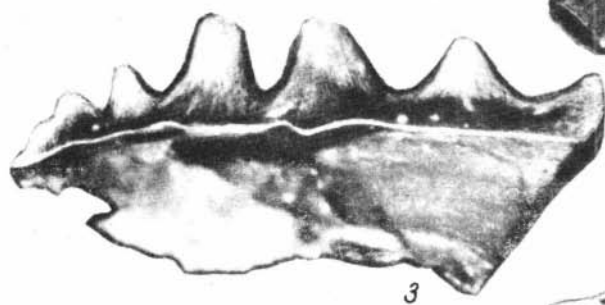
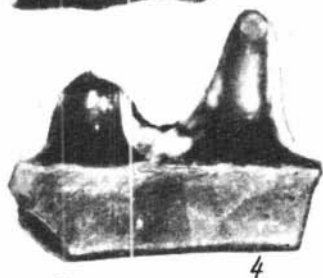
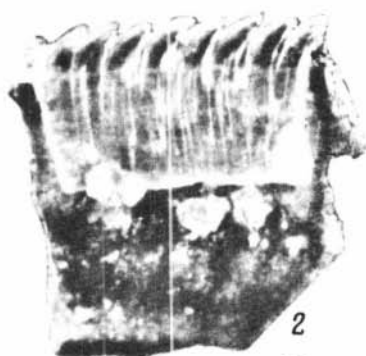
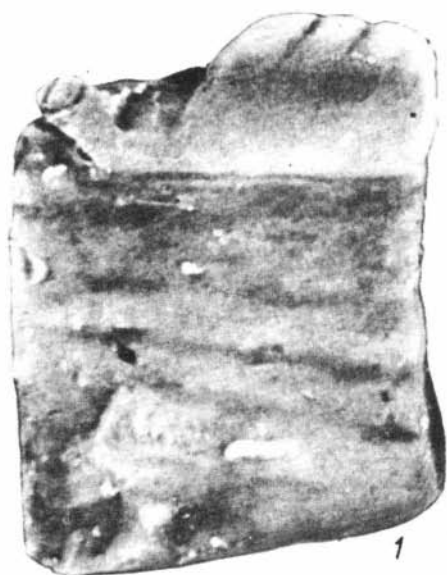
15

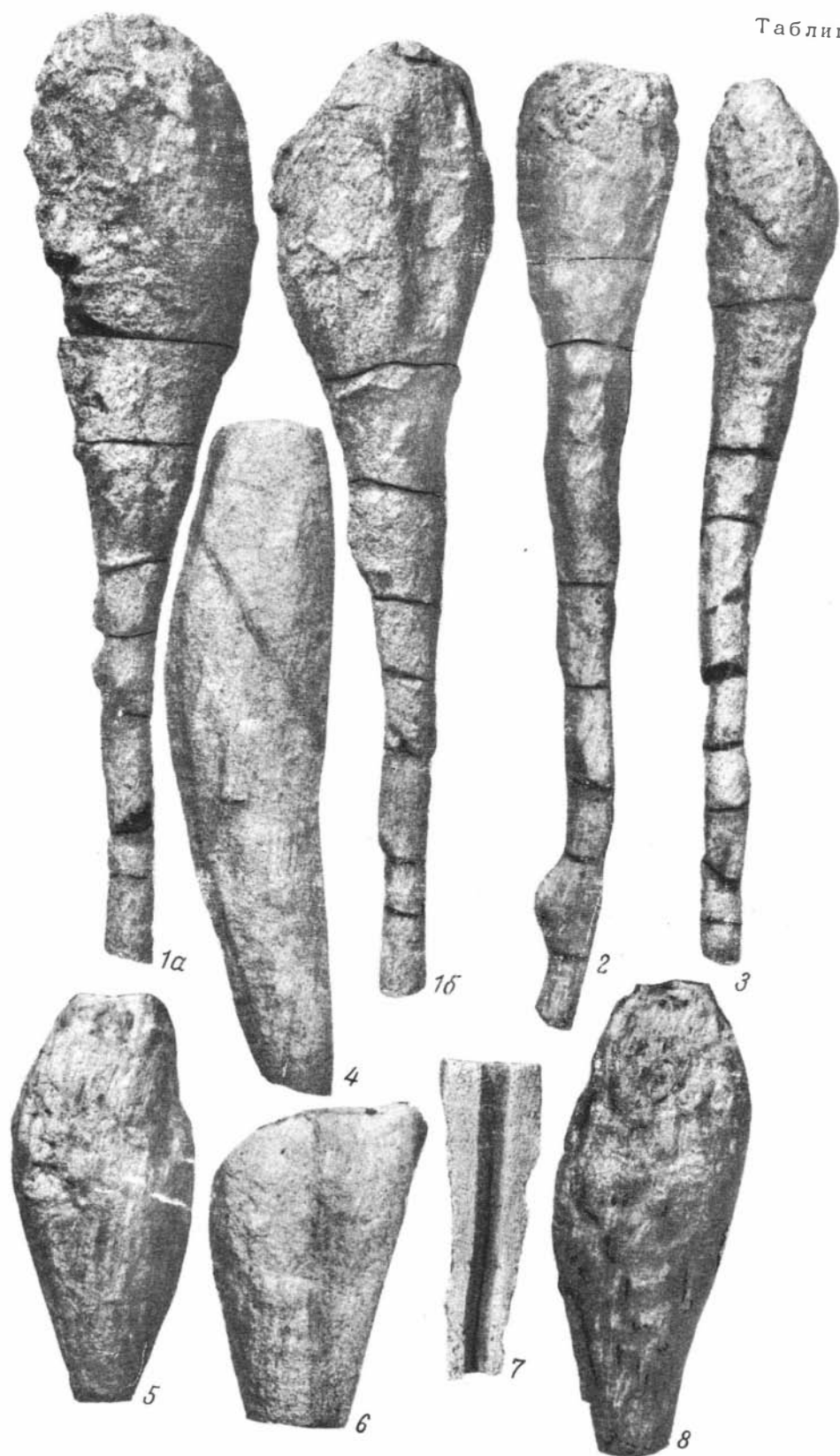


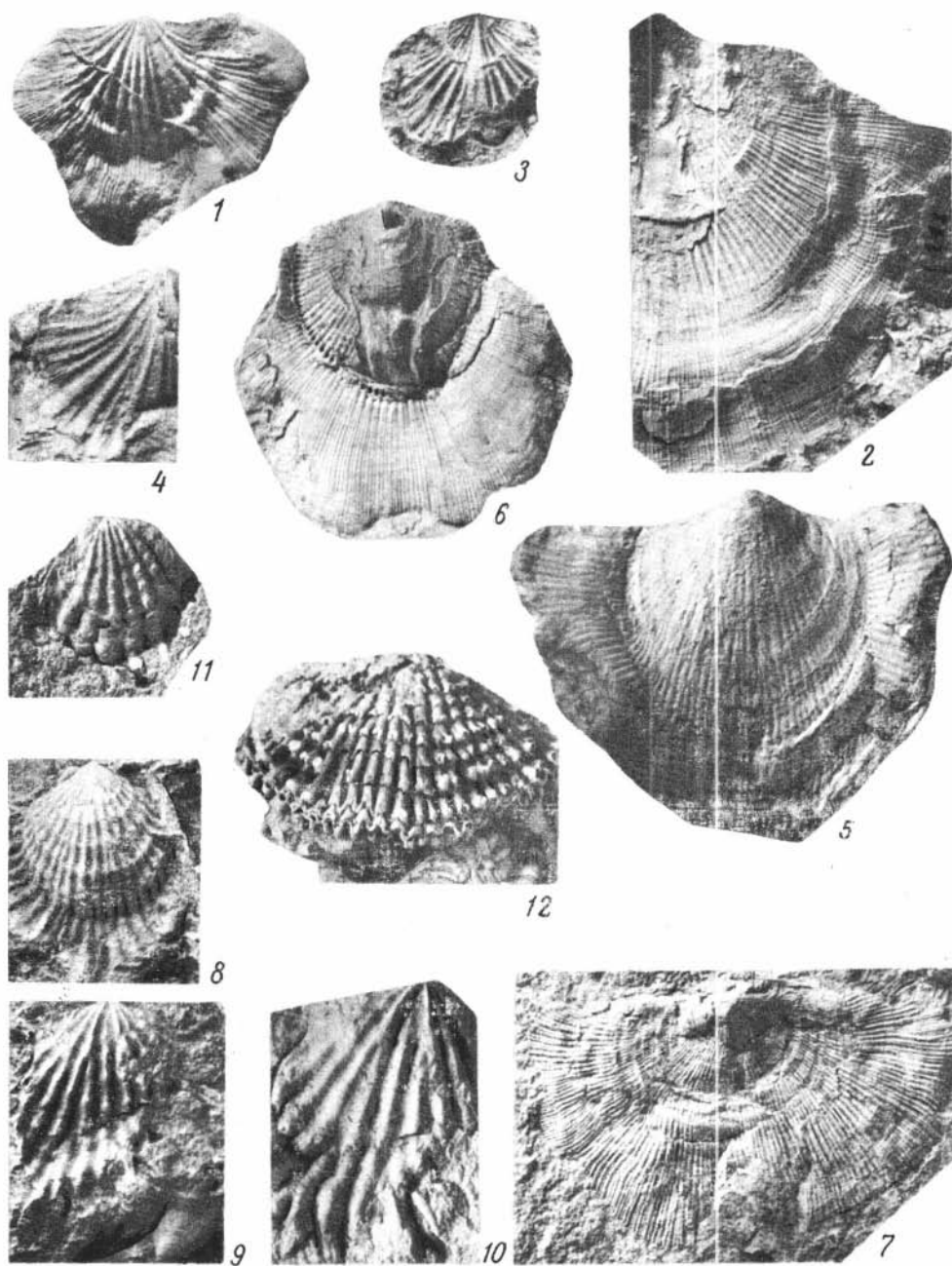
10

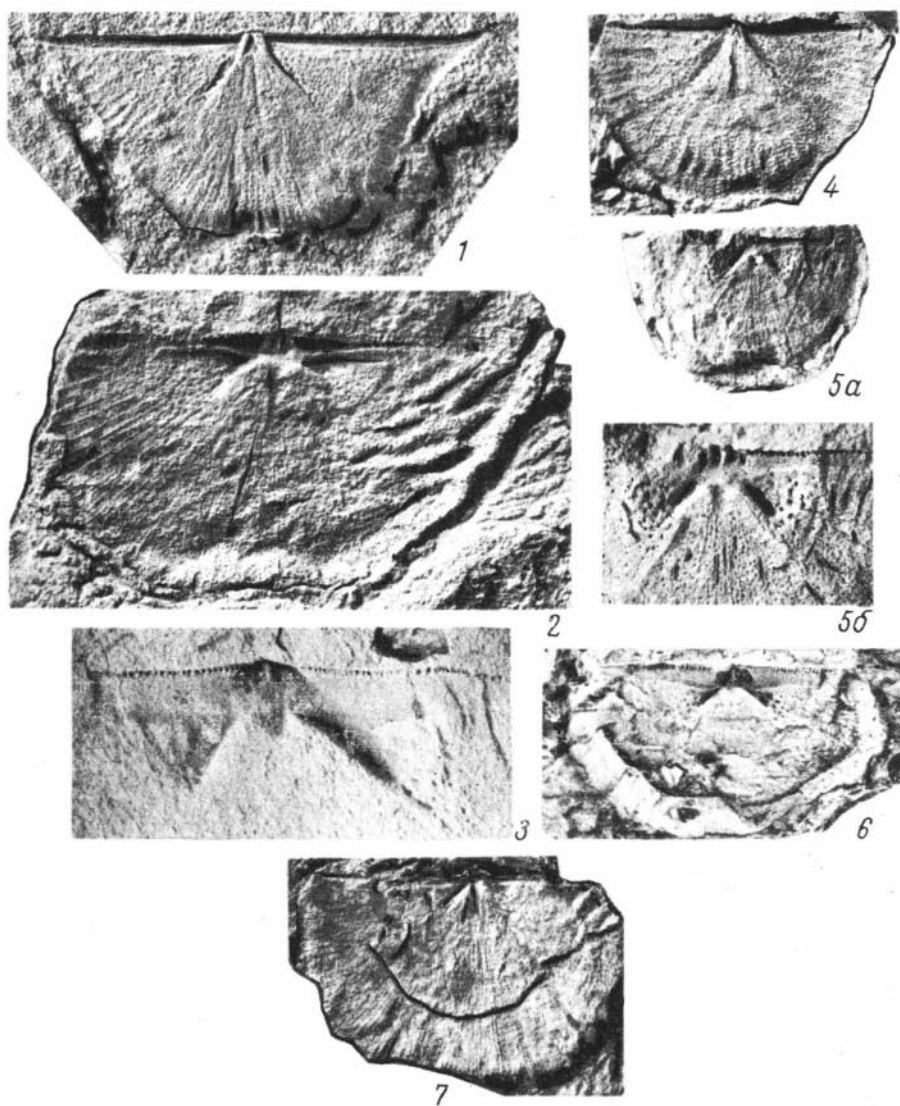


16









Предисловие	3
А.Б.Ивановский. Внутривидовая изменчивость, морфология и онтогенез скелета <i>Calophyllum profundum</i> (Rugosa)	4
В.К.Халфина, В.И.Яворский. Основные элементы морфологии строматопоройдей	10
А.С.Дагис. Постэмбриональное развитие брахидия позднепалеозойских и раннемезозойских Terebratulida	22
О.А.Бетихтина. Основные принципы систематизации неморских двустворчатых моллюсков	59
К.Н.Волкова. О филогенетических отношениях эридотрипеллид	66
Т.А.Москаленко. О положении Neurodontiformes среди конодонтов	72
В.А.Захаров. Arctichnus — новый "след жизни" из отложений неоккома на Севере Сибири	78
Н.П.Кульков, В.П.Сапельников. О систематическом значении некоторых внутренних признаков у брахиопод подсемейства Pentamerinae ..	90
А.С.Дагис. Морфология и систематика мезозойских рециоидных брахиопод	94
В.Н.Дубатов. Замечания о филогении трахипорид	106
Р.Е.Алексеева. О систематическом значении шлейфов и игл атрипид ...	109
Р.Т.Грацианова. Род <i>Rotundostrophia</i> Gratzianova, 1960, его виды и место в системе брахиопод	112
Объяснения таблиц	115

УДК 561.63. Внутривидовая изменчивость, морфология и онтогенез скелета *Calophyllum profundum* (Rugosa), А.Б.Ивановский. В кн.: Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии. М., изд-во "Наука", 1972.

В работе впервые изложены результаты детального изучения морфологии, онтогенеза и внутривидовой изменчивости пермских полицеллид. Библ. 7 назв., табл. 5.

УДК 563.713. Основные элементы морфологии строматопороидей, В.К.Халфина, В.И.Яворский. В кн.: Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии. М., изд-во "Наука", 1972.

Дается обзор строения вертикальных и горизонтальных элементов скелета строматопороидей, типов микроструктуры скелетной ткани, характеристика латиламин, различного типа межскелетных промежутков. Особое внимание уделено обзору и классификации астроризальных систем. Приводится оценка таксономического значения различных элементов морфологии скелета строматопороидей. Библ. 32 назв. Табл. 1.

УДК 564.82. Постэмбриальное развитие брахидия позднепалеозойских и ранне-мезозойских *Terebratulida*, А.С.Дагис. В кн.: Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии. М., изд-во "Наука", 1972.

Изучен онтогенез ручных поддержек 7 родов из пермских и триасовых отложений, выявлены новые типы постэмбрионального развития петли теребратулид в целом, прослежен морфогенез этих образований и возможные корреляции с лофофором. Внесены существенные изменения в систематику теребратулид, даны новые представления об их филогении. Описаны три новых семейства и ряд более низких таксонов. Библ. 40 назв., рис. 28.

УДК 564.18/19+551.735 22/23. Основные принципы систематизации неморских двустворчатых моллюсков, О.А.Бетехтина. В кн.: Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии. М., изд-во "Наука", 1972.

В качестве основных принципов для систематики неморских двустворок предлагается использовать типы начальных раковин, тип сопряжения (характер сочленения заднего и замочного краев) и характер нижнезаднего конца раковины.

Эти признаки используются для выделения таксонов ранга семейств или родов. По этому принципу предлагается систематика неморских двустворок. Известные в настоящее время 26 родов распределены между семью семействами Edmondiidae, Myalinidae, Posidoniidae, Antracosiidae, Palaeomutelidae, Kinkerkaelidae, Cardiidae. Библ. 10 назв., рис. 2.

УДК 564.71. О филогенетических отношениях эридотрипеллид, К.Н.Волков. В кн.: Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии. М., изд-во "Наука", 1972.

Рассмотрены возможные филогенетические отношения представителей важнейшего для девона семейства Eridotrypellidae. Уточнен состав этого семейства, для представителей которого характерной особенностью являются многочисленные капилляры, распространенные в стенках ячеек, часто локализованные вокруг акантопор. Установлено, что в процессе эволюции эридотри-

пеллид увеличивалось количество капилляров в стенках ячеек. Библ.21, рис. 1.

УДК 56.016.3:551.733.1. К вопросу о положении Neurodontiformes среди конодонтов. Т.А. Москаленко. В кн.: "Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии". М., изд-во "Наука", 1972.

Открытые в песчаниках Хардинг Колорадо конодонты были выделены внутри отряда Conodontophorida в подотряд Neurodontiformes – волокнистые конодонты. В настоящее время вопрос об их микроструктуре окончательно не решен. Хасс, считая, что все конодонты пластинчатые, отказался от выделения Neurodontiformes как особого подразделения. При этом игнорировался такой важный диагностический признак, как строение базальной стороны. Обращая внимание на то, что у Neurodontiformes базальная сторона плоская, слабо вогнутая, иногда выемчатая, но без настоящей базальной полости, а также на их способность часто сохраняться прикрепленными к скелетной ткани, автор считает необходимым оставить Neurodontiformes в виде особого подразделения в составе конодонтов. Такой вывод подтверждается исследованиями конодонтов среднего ордовика Сибири.

Так как классификация изолированных конодонтов искусственная, предлагается заменить обычные таксономические термины нейтральными названиями (надгруппа, группа, подгруппа) для подразделений более высоких, чем род (подразумеваемая формальный род). Табл. 1. Библ. 23 назв.

УДК 560.16:56(116.3) Arctichnus – новый "след жизни" из отложений неокма на севере Сибири. В.А. Захаров. В кн.: "Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии". М., изд-во "Наука", 1972.

Описан новый тип "следа жизни" – *Arctichnus ichnogen.nov.*, представляющий собой трубку-жилище (червя?). Изучена изменчивость трубок в слоях и по разрезу, особенности тафономии, биоценоотические ассоциации, этология и экология пескожила. Отмечено биологическое, седиментологическое, палеогеографическое и стратиграфическое значения нового "следа жизни". Библ. 26 назв., рис. 12, табл. 1.

УДК 564.82. О систематическом значении некоторых внутренних признаков у брахиопод подсемейства Pentamerinae. Н.П.Кульков, В.П.Сапельников. В кн.: "Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии". М., изд-во "Наука", 1972.

На примере изучения внутреннего строения конхидиумов из силурийских отложений Горного Алтая и восточного склона Урала показано положение и развитие оснований брахиальных отростков в системе брахиального аппарата и связанных с ними так называемых гребней – признаков, по которому некоторые палеонтологи разделяют роды пентамерин. Проведенные исследования позволили установить, что этот признак является изменчивым даже в пределах одного вида и поэтому он не может служить для разграничения родов. Библ. 8 назв., рис. 3.

УДК 564.8(116.1). Морфология и систематика мезозойских рециоидных брахиопод. А.С. Дагис. В кн.: "Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии". М., изд-во "Наука", 1972.

Рассмотрена морфология раковины триасовых рециид и даны сравнения с таковой палеозойских форм. Выявлено большое значение для систематики ре-

циид ручного аппарата и в первую очередь югума. В пределах семейства Petziidae выделены два новых подсемейства - Neoretziinae - с вторичным соединением югума со спиралью и Hungarispirinae - имеющее двойную спираль. Описано 4 новых рода. Библ. 9 назв., рис. 10.

УДК 563.67. Замечания о филогении трахипорид. В.Н.Дубатов. В кн.: "Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии". М., изд-во "Наука", 1972.

В статье рассмотрены филогенетические отношения известных в настоящее время представителей трахипорид. Высказывается мнение о том, что родоначальным для всех трахипорид являются хиллопоры. Трахипоры связаны с ними прямыми генетическими отношениями. Дендропоры и рахопоры произошли от трахипор. Каменноугольный и пермский этапы развития трахипорид изучены еще слабо, тем не менее намечается несколько филогенетических рядов. Библ. 5 назв., рис. 2.

УДК 564.8:56.0. К вопросу о систематическом значении шлейфов и игл атрипид. Р.Е. Алексеева. В кн.: "Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии". М., изд-во "Наука", 1972.

Шлейфы и иглы рассматриваются как части внешнего скелета раковины. В связи с этим обращается внимание на их систематическое значение. Скульптура и относительная длина шлейфа, также как место возникновения игл не меняются в процессе онтогенетического развития особи. Это дает возможность использовать фрагментарные остатки. Библ. 11 назв., 1 табл.

УДК 564.821(113.4) Род Rotundostrophia Gratzianova, 1960, его виды и место в системе брахиопод. Р.Т. Грацианова. В кн.: "Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии". М., изд-во "Наука", 1972.

Для рода *Rotundistrophia* Gratzianova, 1960, даны новые изображения типового вида *R. rotundata* (Khalf.). Указывается, что к этому роду следует относить вид, определявшийся ранее как *Leptodontella magna* (Khalf.). Описан новый вид *R. trapezoidalis*. Определяется принадлежность рода к семейству Leptostrophidae. Библ. 8 назв., 1 табл.

Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии

Утверждено к печати

Институтом геологии и геофизики

Сибирского отделения Академии наук СССР

Редактор Е.Е. Павлова

Редактор издательства В.С. Ванин.

Технический редактор Л.М. Сурикова

Подписано к печати 2/УШ-72 г. Формат 70х108 1/16

Усл.-печ. л. 11,55 Уч.-изд. л. 12,0 Тираж 900

Бумага офсетная № 1 Т - 13038 Цена 1р. 20 коп.

Тип. зак. 1286

Книга издана офсетным способом

Издательство "Наука"

Москва, К-62, Подсосенский пер., д. 21.

1-я типография издательства "Наука".

Ленинград В-39, 9-я линия, 12

Опечатка

Стр.	Строка	Напечатано	Должно быть
51	10 сн.	Angustithyridae	Angustothyrididae

~~Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии.~~