

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ИНСТИТУТ ГЕОЛОГИИ И ГЕОФИЗИКИ

# СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

*Труды, вып. 688*

Ответственный редактор  
доктор геолого-минералогических наук  
А.С. ДАГИС



МОСКВА "НАУКА"

1987

THE SYSTEM AND PHYLLOGENY  
OF FOSSIL INVERTEBRATES

Transactions, vol. 688

Система и филогения ископаемых беспозвоночных. — М.: Наука, 1987.

В книге рассмотрены некоторые биологические аспекты исследований преимущественно морских беспозвоночных фанерозоя. Приведены результаты изучения морфологии ископаемых кораллов, двустворок, аммоноидей, белемонидей, брахиопод, криноидей, хитинозоев, конодонтов, проведена ревизия ряда таксонов, установлены новые бореальные роды и виды. Анализируются пути исторического развития некоторых групп табулятов, аммоноидей, граптолитов.

Для палеонтологов, биологов и геологов-стратиграфов.

Рецензенты: *Н.П. Кульков, Н.К. Могучева*

The book discusses some biological aspects mainly marine invertebrates of Phanerozoic. There are presented results of investigation of the morphology of fossil coralls, bivalves, ammonoids, belemnoids, brachiopods, crinoids, chitinozoans, conodonts, the revision of some taxa and description of new boreal genera and species. The evolution of some groups coralls, ammonoids and graptolites is considered also.

For the paleontologists, biologists and geologists.

Reviewers: *N.P. Kulkov, N.K. Mogucheva*

СО АН СССР

Институт геологии и геофизики

№ 75134

## СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Утверждено к печати Институтом геологии и геофизики им. 60-летия Союза ССР  
Сибирского отделения Академии наук СССР

Редактор издательства *Е.Ю. Фёдорова*. Художественный редактор *М.Л. Храмов*  
Технический редактор *Г.П. Каренина*. Корректор *Л.М. Сахарова*

Набор выполнен в издательстве на электронной фотонаборной системе

ИБ N 35588

Подписано к печати 19.11.86. Т — 23420. Формат 60×90<sup>1/16</sup>. Бумага офсетная N 1

Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 11,0 + 2,0 вкл.

Усл. кр.-отт. 13,3. Уч.-изд. л. 16,3. Тираж 600 экз. Тип. зак. 878. Цена 2р. 50к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"

117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"

199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

## ВВЕДЕНИЕ

В сборнике помещены статьи, посвященные различным аспектам классификации ископаемых беспозвоночных и общим закономерностям их исторического развития. В большей части статей приводятся итоги ревизии таксонов различного ранга, базирующиеся на исследовании типового сибирского материала и сопровождающиеся описанием новых видов и родов. Тематика сборника не ограничена определенными таксонами и включает большинство групп беспозвоночных от кораллов до проблематичных таксонов (конодонтов).

Ряд исследований посвящен ископаемым кораллам. В статье А.Б. Ивановского рассмотрены общие вопросы концепции рода у ругоз, М.Н. Поташевой показана возможность использования строения чашек для диагностирования родовых таксонов отдельных групп табулят. В.Н. Дубатовым предложена новая система текостегитоидных табулят, рассмотрены основные направления исторического развития этого подотряда. Г.К. Мельниковой приведены итоги изучения одного из семейств мезозойских склерактиний.

Значительная часть публикаций в сборнике посвящена различным группам ископаемых моллюсков. В статье Н.И. Курушина приведены итоги ревизии ряда широко распространенных в триасовых отложениях видов, ошибочно относимых к роду *Trigonodus*. И.Б. Парашенко доказана валидность пермского рода *Intomodesma*. Новые роды триасовых аммоноидей и ревизия бореального рода белемноидей — *Belemnoscargas* даны в статьях А.С. Дагиса, А.Г. Константинова и Т.И. Нальняевой. Новые таксоны родового ранга также установлены в статьях Ю.А. Дубатовой (криноидеи), А.М. Обута (граптолиты) и А.А. Дагис (конодонты). К.Н. Волковой приведены итоги изучения изменчивости фенопор и система мшанок этой группы. Определенный интерес представляют приводимые Е.В. Зиневич данные об увязке некоторых таксонов девонских криноидей, установленных по стеблям и чашечкам. Необходимо отметить статью О.А. Бетехтиной с соавторами, посвященную вопросам номенклатуры и систематики одной из наиболее сложных и запутанных (особенно в вопросах номенклатуры) групп моллюсков — неморским двустворкам позднего палеозоя. Не менее сложные номенклатурные вопросы, касающиеся ряда важных для стратиграфии девона видов спириферид, рассмотрены Р.Т. Грациановой и др.

В целом сборник посвящен главным образом биологическим аспектам палеонтологии, но в нем приведены также описания новых родов и видов или ревизия старых таксонов, ряда ортостратиграфических групп, в связи с чем он представляет интерес для палеонтологов, биологов-систематиков, геологов-стратиграфов.

THE SYSTEM AND PHYLOGENY  
OF FOSSIL INVERTEBRATES

Transactions, vol. 688

Система и филогения ископаемых беспозвоночных. — М.: Наука, 1987.

В книге рассмотрены некоторые биологические аспекты исследований преимущественно морских беспозвоночных фанерозоя. Приведены результаты изучения морфологии ископаемых кораллов, двустворок, аммоноидей, белемноидей, брахиопод, криноидей, хитинозоев, конодонтов, проведена ревизия ряда таксонов, установлены новые бореальные роды и виды. Анализируются пути исторического развития некоторых групп табулят, аммоноидей, граптолитов.

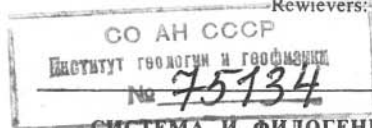
Для палеонтологов, биологов и геологов-стратиграфов.

Рецензенты: *Н.П. Кульков, Н.К. Могучева*

The book discusses some biological aspects mainly marine invertebrates of Phanerozoic. There are presented results of investigation of the morphology of fossil coralls, bivalves, ammonoids, belemnoids, brachiopods, crinoids, chitinozoans, conodonts, the revision of some taxa and description of new boreal genera and species. The evolution of some groups coralls, ammonoids and graptolites is considered also.

For the paleontologists, biologists and geologists.

Reviewers: *N.P. Kulkov, N.K. Mogucheva*



СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Утверждено к печати Институтом геологии и геофизики им. 60-летия Союза ССР  
Сибирского отделения Академии наук СССР

Редактор издательства *Е.Ю. Фёдорова*. Художественный редактор *М.Л. Храпцов*  
Технический редактор *Г.П. Каренина*. Корректор *Л.М. Сахарова*

Набор выполнен в издательстве на электронной фотонаборной системе

ИБ N 35588

Подписано к печати 19.11.86. Т — 23420. Формат 60×90<sup>1/16</sup>. Бумага офсетная N 1  
Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 11,0 + 2,0 вкл.  
Усл. кр.-отт. 13,3. Уч.-изд. л. 16,3. Тираж 600 экз. Тип. зак. 878. Цена 2р. 50к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"

117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"

199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12



## ВВЕДЕНИЕ

В сборнике помещены статьи, посвященные различным аспектам классификации ископаемых беспозвоночных и общим закономерностям их исторического развития. В большей части статей приводятся итоги ревизии таксонов различного ранга, базирующиеся на исследовании типового сибирского материала и сопровождающиеся описанием новых видов и родов. Тематика сборника не ограничена определенными таксонами и включает большинство групп беспозвоночных от кораллов до проблематичных таксонов (конодонт).

Ряд исследований посвящен ископаемым кораллам. В статье А.Б. Ивановского рассмотрены общие вопросы концепции рода у ругоз, М.Н. Поташевой показана возможность использования строения чашек для диагностирования родовых таксонов отдельных групп табулят. В.Н. Дубатовым предложена новая система текостегитоидных табулят, рассмотрены основные направления исторического развития этого подотряда. Г.К. Мельниковой приведены итоги изучения одного из семейств мезозойских склерактиний.

Значительная часть публикаций в сборнике посвящена различным группам ископаемых моллюсков. В статье Н.И. Курушина приведены итоги ревизии ряда широко распространенных в триасовых отложениях видов, ошибочно относимых к роду *Trigonodus*. И.Б. Парашенко доказана валидность пермского рода *Intomodesma*. Новые роды триасовых аммоноидей и ревизия бореального рода белемноидей — *Belemnosceras* даны в статьях А.С. Дагиса, А.Г. Константинова и Т.И. Нальняевой. Новые таксоны родового ранга также установлены в статьях Ю.А. Дубатовой (криноидеи), А.М. Обута (граптолиты) и А.А. Дагис (конодонты). К.Н. Волковой приведены итоги изучения изменчивости фенопор и система мшанок этой группы. Определенный интерес представляют приводимые Е.В. Зиневич данные об увязке некоторых таксонов девонских криноидей, установленных по стеблям и чашечкам. Необходимо отметить статью О.А. Бетехтиной с соавторами, посвященную вопросам номенклатуры и систематики одной из наиболее сложных и запутанных (особенно в вопросах номенклатуры) групп моллюсков — неморским двустворкам позднего палеозоя. Не менее сложные номенклатурные вопросы, касающиеся ряда важных для стратиграфии девона видов спириферид, рассмотрены Р.Т. Грациановой и др.

В целом сборник посвящен главным образом биологическим аспектам палеонтологии, но в нем приведены также описания новых родов и видов или ревизия старых таксонов, ряда ортостратиграфических групп, в связи с чем он представляет интерес для палеонтологов, биологов-систематиков, геологов-стратиграфов.

В.Н. Дубатов

**МОРФОЛОГИЯ СКЕЛЕТНОЙ СТРУКТУРЫ, ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМА ТАБУЛЯТ ПОДОТРЯДА THECOSTEGITINA LIN**

Китайским палеонтологом Лин Баюем (1963) вполне обосновано был выделен подотряд Thecostegitina. Однако этот подотряд ошибочно, вместе с подотрядом Sarcinulina, был включен в отряд Sarcinulida. Более того, изучение палеонтологической литературы показывает, что некоторые типичные представители текостегитина искусственно включились в семейство Syringolitida, т.е. относились к отряду Favositida.

У автора настоящей работы накопились довольно большие коллекции текостегитин, позволившие на основе новых данных и пересмотра опубликованных материалов по морфологии и филогении, пространственно-временного распространения текостегитоидных табулят уточнить систему подотряда Thecostegitina. Ниже анализируются материалы и излагаются новые данные и выводы по морфологии, филогении и систематике Thecostegitina.

В 1938 г. сибирским палеонтологом К.В. Радугиным был выделен род Neogoemia Rad. Судя по первому описанию рода и типового вида *N. westsibirica* Rad., К.В. Радугин недостаточно полно разобрался в морфологии полипняка этих кораллов. Однако самое главное в строении скелета неороемерий он отметил: центральная часть колонии повторяет признаки рода *Roemia* M.-Edw. et H. Периферическая часть полипняка у неороемерий совершенно иная. Она такая же, как у представителей рода *Chonostegites* M.-Edw. et H.

Б.С. Соколов (1955, 1962), придавая основное значение строению юной зоны полипняка, отнес род *Neogoemia* к семейству Syringolitidae. Он совершенно справедливо отметил, что описание рода *Neogoemia* К.В. Радугиным сделано очень плохо и высказал предположение, что соединительные образования у представителей *Neogoemia*, расположенные этажами на определенных уровнях, представляют собою морфологические структуры, переходные между порами и солениями.

Морфологию и систематику неороемерий изучала И.И. Чудинова (1964, 1975). Она полностью разделила точку зрения Б.С. Соколова о положении рода *Neogoemia* в составе семейства Syringolitidae.

Автором настоящей работы собрана большая топотипическая коллекция неороемерий, изучение которой показывает, что полипняки

представителей этого рода характеризуются четкими морфологическими признаками, позволяющими дать роду следующий диагноз: коралл образует массивный полипняк, на ранней стадии роста которых многоугольные кораллиты соприкасаются боковыми сторонами, а на поздней — расходятся и приобретают круглые очертания. Стенки образованы ламеллярной или радиально-волокнуистой склеренхимой. Срединный шов развит. На ранней стадии роста соединительные поры группируются в соседних кораллитах на одном уровне, а на периферии превращены в полые пластины, как у *Thecostegites*. Днища сильно вогнутые, часто неполные, почти пузырчатые, до воронкообразных.

Таким образом, на взрослой стадии роста колонии неороемерии имеют типичное текостегитоидное строение, т.е. сирингопороидные кораллиты, тесно соединенные узловатыми горизонтальными расширениями стенок — соединительными пластинами. Днища тонкие, обычно вогнутые, изредка воронкообразные, свободно переходящие во внутренние полости соединительных пластин, т.е. такие, как у представителей *Thecostegites*.

Типовой вид — *Neoromeeria westibirica* Radugin, Радугин, 1938, с. 84, табл. II, фиг. 17, алчедатский горизонт, живетский ярус северной окраины Кузнецкого бассейна.

Все вышеизложенное показывает, что *Neoromeeria* является одним из наиболее своеобразных родов семейства *Thecostegitidae*. Своеобразие выражается в радиальноволокнуистой микроструктуре склеренхимы стенок, а также в строении соединительных образований. Последние на ранней стадии роста представлены соединительными порами, находящимися на одном уровне, переходящими в каналы у толстостенных неороемерий. На периферии, в участках, где кораллиты расходятся и растут кустисто, поры превращаются в горизонтальные пластинчатые расширения стенок, возникающие из слияния венчиков трубок. Такие образования представляют собою соединительные пластины, характерные для типичных текостегитов.

Описание рода *Neoromeeria*, сделанное К.В. Радугиным, иллюстрировано нечеткими фотографиями, тем не менее общий роемериевидный план строения полипняка на юной стадии развития четко прослеживается. Вместе с тем следует отметить, что неороемерии лишены цененхимальной ткани, за которую К.В. Радугин принял пространство между кораллитами, заполненное соединительными пластинами.

Рассматривая положение неороемерий в системе табулят, следует обратить внимание на то, что "роемериевидный" план строения наблюдается лишь на ранней стадии роста неороемерий (табл. I, фиг. 2а—б; табл. II, фиг. 2а—б, з), в то время как взрослая стадия роста колонии характеризуется всеми признаками, присущими представителям семейства *Thecostegitidae* (табл. II, фиг. 1а—в). Б.С. Соколов (1955, 1962), В.Н. Дубатов (1963) и И.И. Чудинова (1964) относили этот род к семейству *Syringolittidae* на основании того, что главное внимание уделялось юным стадиям роста, когда кораллиты растут компактно, как у сирин-

голитид. Изучение многочисленных коллекций, собранных в последние годы, позволяет обнаружить у представителей рода *Neogoemeria* типичные текостегитоидные признаки: тубипороидный тип роста полипняка, располагающиеся этажами соединительные пластины, заполненные пузырями, вогнуто-пузырчатые днища, причем эти признаки появляются на взрослой стадии, когда все морфологические признаки, присущие представителям рода, сформировались. Геологический возраст и географическое распространение представителей этого рода — живетский ярус Кузнецкого бассейна.

К подотряду *Thecostegitina* относятся рода: *Cannipora* Lang, Smith et Thomas, 1940; *Duncanopora* Sando, 1975; *Chonostegites* M.-Edw. et Haime, 1851; *Thecostegites* M.-Edw. et Haime, 1849; *Neoroemeria* Rad., 1938; *Ortholites* Tchud., 1975; *Aulostegites* Lejeune et Pel, 1972; *Gorskyites* Sok., 1955; *Fuchungopora* Lin, 1963; *Verolites* Tchud.

Род *Cannipora* впервые был описан Д. Холлом (Hall, 1852) под названием *Санпарога*, однако В. Ланг с соавторами (Lang et al., 1940) установили ошибочность образования слова для названия этого рода и предложили для него новое название *Cannipora*.

Из всех указанных родов представители *Cannipora* устроены наиболее просто: у них довольно редко в полипняке расположены кораллиты, соединительные пластины почти горизонтальны и значительно удалены одна от другой. Наиболее просто у каннипор устроены днища — они горизонтальные или слабо вогнутые. Судя по описанию Д. Холла (Hall, 1852), микроструктура стенок у представителей этого рода "звездчатая" (видимо, радиально-волокнустая). Не ясным остается вопрос о септальных образованиях. Скорее всего, они развиваются в форме септальных пластин. В настоящее время *Cannipora* наиболее древний род из всех известных представителей подотряда *Thecostegitina*. Геологический возраст и географическое распространение каннипор — силур Северной Америки.

У представителей рода *Thecostegites* M.-Edw. et Haime коралл образует массивный полипняк из круглых трубчатых кораллитов, тесно связанных друг с другом более или менее узловатыми полыми пластинами, соединяющими внутренние полости кораллитов и расположенными правильными этажами. Внутри этих полостей возникают пузырьчатые образования, которые сливаются с днищами кораллитов. Септальные шипики располагаются на стенках правильными рядами, количество их обычно равно двенадцати. Микроструктура склеренхимы неясная концентрически слоистая, иногда слитная. Днища многочисленные, изогнутые, вогнутые, реже воронкообразные.

Типовой вид — *Harmodites bouchardi* Michelin, 1847, с. 185, табл. 48, фиг. 3а, в (только); девон окрестностей Булони, Франция.

Представители рода *Thecostegites* в облике внутреннего строения обладают значительным сходством с *Chonostegites*, от которых, однако, они отличаются отсутствием правильных четковидных расширений кораллитов, расположенных в местах присоединения пластин к кораллитам, менее правильной формой днищ, сужением пластин между кораллитами, отсутствием шипиков на днищах.

Этот род пользуется очень широким геологическим и геогра-

фическим распространением. Он известен из верхнего силура Приполярного Урала и Средней Азии, нижнего девона Приполярного Урала, в среднем и верхнем девоне Русской платформы, на Урале, в Алтае-Саянской горной области, а за пределами нашей страны — в среднем девоне Северной Америки, верхнем девоне Западной Европы.

Представители рода *Chonostegites* M-Edw. et Haime, 1851, образуют полипняк из четковидно расширяющихся трубчатых кораллитов, связанных соединительными пластинами, утончающимися между кораллитами и расширяющимися в местах соединения с кораллитами. Четкообразные расширения всегда находятся в таких участках полипняка, где соединительные пластины срastaются с кораллитами. Шипики обычно развиты.

Типовой вид — *Chonostegites clappi* M-Edw. et Haime, 1851, с. 299, табл. 14, фиг. 4, 4а. Девонские валуны в штате Огайо, США. Геологическое и географическое распространение хоностегитов узкое — они известны пока из нижнего и среднего девона Северной Америки.

Род *Duncanopora* Sando, установленный Сандо (Sando, 1975), характеризуется сравнительно близко расположенными цилиндрическими кораллитами, соединяющимися друг с другом полыми пластинами, образовавшимися срastанием расширений стенок. Во многих участках полипняка наблюдается компактное расположение кораллитов, тогда они приобретают многоугольные очертания, как у неоромерий. Соединительные образования в таких участках превращаются в поры, расположенные на одном уровне. Днища горизонтальные или слегка выпуклые. Септальные шипики редкие.

Типовой вид — *Duncanopora* Sando, 1975, с. 27, табл. 10; карбон (Moffat Trail Lim.), Вайоминг, США. Геологический возраст и географическое распространение рода *Duncanopora* сравнительно узкие — карбон Северной Америки.

Представители рода *Ortholites* Tchud., по данным И.И. Чудиновой (1975), характеризуется кустисто-массивным полипняком округлой формы. Кораллиты в сечении круглые или округло-многоугольные. Стенки имеют ламеллярную микроструктуру. Соединительные образования в виде тонких часто расположенных полых пластин, изредка венчиков трубочек. Днища тонкие, воронкообразные, с намечающимся осевым каналом. Септальные шипики хорошо развиты или отсутствуют.

Типовой вид — *Ortholites nextus* Tchud., Чудинова, 1975, с. 34, табл. 8, фиг. 2; турнейский ярус, нижний карбон. Центральный Казахстан. Геологическое и географическое распространение узкое — турнейский ярус нижнего карбона Центрального Казахстана.

У представителей рода *Aulostegites* Lejeune et Pel. низкий полипняк состоит из вертикально растущих цилиндрических кораллитов, связанных прерывистыми соединительными пластинами, заполненными пузырчатой тканью. Стенки кораллитов утолщены. Днища неправильно вогнутые и выпуклые. Септальные шипики не обнаружены.

Типовой вид — *Aulostegites hillae* Lejeune et Pel, 1972, с. 452, табл. 1, фиг. 1—3, рис. 1—3 в тексте. Живетский ярус Бельгии, Арденны.

Видимо, аулостегиты произошли от своеобразных текостегитов, строивших невысокие колонии из удаленных трубчатых кораллитов, связанных относительно редкими соединительными пластинами. Краткое время существования их и широкое распространение в живетских палеобассейнах свидетельствует о их специализации к жизни в относительно спокойных водах Западно-Европейского моря.

Видимо к подотряду *Thecostegitina* относится род *Groessensia* Termier et Termier in Groessens, у представителей которого трубчатые кораллиты характеризуются горизонтальными днищами и септальными шипиками, расположенными вертикальными рядами на стенках. Соединительные образования в виде полых пластин и соединительных трубок. Во внутренних полостях тоже наблюдаются септальные шипики.

Типовой вид — *Groessensia ambigua* Termier et Termier (см.: Hill, 1981, с. F 660); происходит из турнейского яруса нижнего карбона Бельгии. Геологическое и географическое распространение узкое — турнейский ярус Западной Европы.

Есть основание согласиться с Лин Баоюем (1963) и относить к подотряду *Thecostegitina* род *Gorskyites* Sok., распространенный в турнейском ярусе нижнего карбона на севере европейской части СССР (Соколов, 1955). Этот род, один из последних представителей подотряда *Thecostegitina*, характеризовался небольшим полипняком, образованным тесно расположенными трубчатыми кораллитами, иногда сдавленными и приобретающими субполигональные очертания; стенки тонкие, днища сильно вогнутые, часто неполные. Соединительные трубки тонкие, расположены по несколько штук, образуя незамкнутый венчик.

Типовой вид — *Gorskyites elegans* Sok., Б.С. Соколов, 1955, с. 198, табл. XI, фиг. 6—7, рис. 51 в тексте, турнейский ярус европейской части СССР, Большеземельская Тундра.

Представители рода *Fuchungopora* Lin, по данным Лин Баоюя (1963), образуют кустистые полипняки. Кораллиты имеют неправильные округлые или многоугольные очертания. Соединительные образования развиваются в виде полых пластин или трубочек. Стенки тонкие, микроструктура скелетной ткани ламеллярная. Днища воронкообразные с узкой осевой трубкой. Септальные шипики развиты, иногда редуцированы.

Типовой вид — *Fuchungopora multispinosa* Lin, Лин Баоюй, 1963, с. 24, табл. 16, фиг. 1a—d, табл. 17, фиг. 1 a—f, рис. 6 в тексте; визейский ярус нижнего карбона, Гуанси, КНР.

О геологическом и географическом распространении представителей рода *Fuchungopora* известно очень мало — он встречен только в визейском ярусе юго-восточного Китая, провинция Гуанси в КНР.

И наконец, к подотряду *Thecostegitina* относится еще один оригинальный род *Verolites* Tchud., представители которого строили



кустисто-массивные полипники округлой формы. Характерными особенностями представителей этого рода (Чудинова, 1975) являются значительная неравномерность и тонкостенность кораллитов. Микроструктура стенок ламеллярная. Соединительные образования развиваются в виде венчиков соединительных трубок, местами срастающихся в полые пластины. Днища многочисленные, тонкие, воронкообразные. Септальные шипики хорошо развиты, реже редуцированы.

Типовой вид — *Verolites rarus* Tchud., Чудинова, 1975, с. 35, табл. 9, фиг. 1; турнейский ярус нижнего карбона Казахстана. Геологическое и географическое распространение этого рода очень узкое, ограничивается турнейским ярусом Центрального Казахстана.

Очевидно, начало всему семейству *Thecostegitidae* дали оригинальные представители сирингопорид, в которых многочисленные соединительные трубки располагались на одном уровне, венчиками или этажами. Срастание, объединение таких венчиков из соединительных трубок в процессе эволюции обусловили образование соединительных пластин. У наиболее древних текостегитин, близких к представителям рода *Canniroga*, появившихся, может быть, в палеобассейне на территории современной Северной Америки, и стали в процессе эволюции возникать соединительные пластины. Они были сначала не сплошными, а с просветами, отверстиями.

Первые типичные *Thecostegites* появились в конце силурийского периода. В настоящее время они известны из позднесилурийских морей Тянь-Шаня и Приполярного Урала. Возникли они в результате естественного отбора путем расширения функции взаимобмена между зооидами через полые соединительные пластины. Таким образом питательные вещества стали равномерно распределяться по колонии.

Усиление развития соединительных пластин, кроме того, значительно укрепляло колонию от разрушающего механического воздействия воды на коралл в приливно-отливной зоне интенсивной гидродинамики, поэтому текостегиты широко заселили шельфовые зоны девонских морей Евразии.

В ходе дальнейшей эволюции в начале девонского периода от текостегитид возникли хоностегиты, характеризующиеся появлением четкообразных расширений соединительных пластин, утончающихся между кораллитами и расширяющимися в местах соединения с кораллитами. Представители рода *Chonostegites* известны пока только в раннем и среднем девоне Северной Америки. Очевидно, они были специализированы к своеобразным условиям среды в палеобассейнах Северной Америки, в то время как текостегиты достигли в среднем девоне и начале позднего самого широкого, почти повсеместного распространения в палеобассейнах Евразии и Северной Америки.

В живетском веке текостегиты дали начало еще одному специализированному роду — *Neogoeemia*, распространявшемуся в большом количестве в живетском бассейне, располагавшемся на месте современного Северного Кузбасса. Это была часть моря Алтае-

Саянской биогеографической провинции со своеобразными условиями существования.

О происхождении неоромерий от текостегитов свидетельствует очень большая морфологическая близость их на взрослой стадии развития. Юная стадия роста, внешне сходная с ромериями, отражает чисто внешнее сходство. По существу оно не может рассматриваться ромериодным, т.к. соединительные поры между кораллитами и на юной стадии роста располагаются на одном уровне, т.е. этажами, и переходят первоначально в венчики солений, которые в процессе роста превращались в соединительные пластины с внутренними полостями, заполненными пузырчатой тканью.

Видимо, во франкий век типичные текостегитиды завершили развитие и были вытеснены из шельфовой зоны морей Евразии медленно эволюционирующими синрингопоридами.

В живетский век в филогенетическом древе *Thecostegitina* от оригинальных текостегитов отделилась слепая ветвь, составляющая, по-видимому, самостоятельное семейство *Aulostegitidae*, представленное пока одним родом *Aulostegites*.

В карбоне Северной Америки распространен род *Duncanopora*, обнаруживающий наибольшее морфологическое сходство с представителями рода *Neogomeria* и дающее основание сделать вывод о генетической связи этих родов. Возможно, в позднем девоне существовали кораллы, промежуточные между *Duncanopora* и *Neogomeria*, и распространены они были в палеобассейне между Алтае-Саянской и Североамериканской провинциями. Интенсивное родообразование просходило в начале каменноугольного периода. Последние представители рода *Thecostegites*, существовавшие, видимо, в фаномский век в каких-то пока не известных древних бассейнах Евразии, дали начало роду *Ortholites*, распространенному в турнейский век в морях Центрального Казахстана.

В начале каменноугольного периода возникли еще четыре рода: *Verolites*, *Fungopora*, *Gorskyites* и *Groessensia*, которые можно объединить в одно семейство *Gorskyitidae* Lin. Наиболее характерной особенностью представителей этого семейства являются развитие своеобразных соединительных образований в виде венчиков соединительных трубок, которые местами, срстаясь, образуют полые текостегитоидные пластины.

Лин Баоюй (1963) к этому семейству относил два рода: *Gorskyites* и *Fuchungopora*. Описанный позднее И.И. Чудиновой (1975) род *Verolites*, ошибочно отнесенный ею к семейству *Thecostegitidae*, тоже является типичным представителем семейства *Gorskyitidae*.

Видимо, к этому же семейству относится и *Groessensia*, у представителей которого развиты венчики из соединительных трубок и участками полые соединительные пластины. Видимо, предковыми для семейства *Gorskyitidae* были пока неизвестные представители *Chonostegitidae*, у которых в процессе эволюции происходило разделение утончающихся соединительных пластин на венчики пор, т.е. перед вымиранием у представителей подотряда *Thecostegitina* стали вновь появляться признаки, присущие предковым организмам.



Автору не представляется обоснованным выделение М. Леконтом (Lecompte, 1952) и поддержанное Д. Хилл (Hill, 1981) семейства Chonostegitidae, представители которого характеризуются всеми морфологическими признаками семейства Thecostegitidae.

Подводя итог всему вышеизложенному, для подотряда Thecostegitina следует выделить следующие характерные особенности: образование массивного полипняка тубипороидного типа, трубчатые кораллиты которого связаны полыми соединительными пластинами, располагающимися правильными этажами или венчиками соединительных трубок, срастающихся в полые пластины. Появление этого признака обусловило бурное развитие представителей Thecostegitina в девонский период, особенно в живетский и франкий века, когда они становились доминирующими во многих биоценозах. Вторая вспышка в развитии Thecostegitina произошла в начале каменноугольного периода, когда появились рода Duncanopora, Gorskyites, Fuchungopora, Groessensia, Verolites и Ortholites. Однако эти рода не получили такого широкого географического распространения, какое приобрели представители подотряда в среднем девоне. Они не были доминирующими, а количество видов этих родов во многом уступало среднедевонским Thecostegitina.

С представителями подотряда Thecostegitina конвергентно сходны кораллы семейства Sarcinulidae отряда Sarcinulida (Соколов, 1955), у которых своеобразные соединительные образования в трубчатых кораллитах представлены венчиками соединительных пор, переходящих в систему радиальных каналов. Последние, срастаясь друг с другом, тоже образуют своеобразные соединительные пластины, окружающие кораллиты замкнутым шлейфом. Пластины у сарцинулид часто налегают одна на другую, образуя участки колонии, пространство между кораллитами у которых полностью заполнено скелетным веществом. Видимо, это морфологическое сходство послужило основанием Лин Баоюй (1963) для ошибочного отнесения сарцинулид к подотряду Thecostegitina.

Необходимо отметить, что Sarcinulida очень сильно отличаются от Thecostegitina многими крупными морфологическими признаками: развитием 20—24 рядов септ, имеющих трабекулярное строение, венчиками соединительных пор, которые располагаются между септальными трабекулами, строением днищ. Кроме того, геохронологические данные о распространении сарцинулид (верхний ордовик—нижний силур) и тесостегитин (конец силура—нижнего карбона) свидетельствуют о самостоятельных, независимых путях развития сарцинулид с одной стороны и Thecostegitina — с другой.

В составе подотряда Thecostegitina устанавливается пока три семейства: Thecostegitidae, Gorskyitidae и, видимо, Aulostegitidae. В составе первого пока известно шесть родов: Cannipora, Thecostegites, Chonostegites, Neoroemeria, Duncanopora и Orthelites (рис. 1). Семейство прошло длительную историю развития от середины силура до визейского века каменноугольного периода включительно. Главнейшим морфологическим признаком, обусловившим им преимущество среди других представителей отряда Syringoporida, было

Период	Эпоха	Семейства		
		Zubatskov Aulostegitidae	Sokolov Thecostegitidae	Lin Gorskyitidae
Карбон	Ранне-каменноугольная		7	8, 9, 10, 11
	Позднедевонская		12	
Девон	Среднедевонская	5	3, 6, 4	
	Раннедевонская			
	Позднесилурийская			
Силур	Раннесилурийская		2	1

Рис. 1. Филогенетическая схема подотряда Thecostegitina. 1 — Syringopora; 2 — Canipora; 3 — Thecostegites; 4 — Chonostegites; 5 — Aulostegites; 6 — Neuroemeia; 7 — Duncanopora; (8 — Gorskyites; 9 — Fuchungopora; 10 — Verolites; 11 — Groessensia; 12 — Ortholites.)

приобретение в процессе эволюции полых соединительных пластин. Этот признак наиболее типично был развит у представителей рода *Thecostegites*, и именно они достигли кульминационного развития в среднем девоне. Кроме того, в семействе *Thecostegitidae* было наибольшее разнообразие видов. Они жили в различных палеобассейнах Евразии и Северной Америки.

Франкий век был временем еще широкого распространения представителей рода *Thecostegites*, которые были очень многочисленны в морях, расположенных на территории современной Евразии, однако представители других родов семейства *Thecostegitidae* прекратили существовать в конце среднего девона (см. рис. 1).

Последние весьма оригинальные представители подотряда *Thecostegitina* известны из раннего карбона. Среди них преобладали представители семейства *Gorskyitidae* и редкие *Thecostegitidae*. Они

характеризуются относительно тонкостенными сближенными трубчатými кораллитами синрингопоридного облика, многочисленными сильно вогнутыми, иногда воронкообразными, часто неполными текостегитоидными или синрингопоридными днищами.

Видимо, самостоятельное семейство Aulostegitidae, представленное одним родом Aulostegites<sup>1</sup>, дало в филогенетическом древе слепую ветвь (см. рис. 1). Очень короткое время существования — только живетский век, отсутствие генетических потомков (более поздних родов) свидетельствует о специализации представителей рода Aulostegites к весьма своеобразным условиям существования в палеобассейне Западной Европы.

Все вышеизложенное показывает, что подотряд Thecostegitina прошел длительную историю от середины силура до визейского века раннего карбона. Это был крупный этап в эволюции табулят отряда Syringoporida, приведших к формированию подотряда Thecostegitina. В этом этапе намечается две относительно большие вспышки бурного развития и родообразования: среднедевонская и раннекарбоновая. Б.С. Соколов в своих ранних работах (1950) и Лин Баоюй (1963) текостегитид рассматривали как потомков сарцинулид. Первый из этих авторов, однако, в результате детального изучения морфологии, особенно микроструктуры стереозоны и септального аппарата, пришел к выводу, что сарцинулиды не имеют прямой филогенетической связи с Syringoporida, что они генетически связаны с лиопоридами (Lichenariida). Б.С. Соколов убедительно показал, что древнейшие представители текостегитид ближе стоят к синрингопоридам, чем к сарцинулидам, и последние характеризуются развитием септальной стереозоны из толстых трабекул, которые разделены венчиками пор. Формирование соединительных образований у сарцинулид и текостегитид шло различными направлениями. Сарцинулиды приобретали соединительные пластины путем слияния радиальных каналов от правильных венчиков пор, а синрингопориды образовывали соединительные пластины путем срастания соединительных трубок синрингопоридного типа. Б.С. Соколов видит сходство текостегитид с синрингопоридами в микроструктуре стенки, септальных образований, форме днищ.

## Литература

Васильюк Н.П., Дубатолова Ю.А., Ким А.И. и др. Новые виды табулят Советского Союза // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1960. Ч. 1. С. 173—213.

Дубатов В.Н. Табуляты и биостратиграфия нижнего девона Северо-Востока СССР. М.: Наука, 1969. 176 с.

Дубатов В.Н. Позднесилурийские и девонские табуляты, гелиолитиды и хетиды Кузнецкого бассейна. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 196 с.

Дубатов В.Н. Табуляты и биостратиграфия среднего и верхнего девона Сибири. М.: Наука, 1972. 182 с.

Дубатов В.Н., Ивановский А.Б. Указатель родов табулят. М.: Наука, 1977. 155 с.

<sup>1</sup> Род Aulostegites М. Лежен и Ж. Пел (Lejenne, Pel, 1972) относили к отряду Auloporida.

Лин Баюй. Девонские табуляты хребта Нань-Линь // Геология и палеонтология. 1963. С. 3—36. (Тр. Кит. НИИ геологии Министерства геологии; Вып. 4, N 1). На кит. яз.

Радугин К.В. Coelenterata среднего девона окрестностей с. Лебедянского // Изв. Том. индустр. ин-та. 1938. Т. 6. С. 49—109.

Соколов Б.С. Систематика и история развития палеозойских кораллов Anthozoa Tabulata // Вопр. палеонтологии. 1950. Вып. 1. С. 134—210.

Соколов Б.С. Табуляты палеозоя европейской части СССР: Введение. Общие вопросы систематики и истории развития табулят (с характеристикой морфологически близких групп). М.; Л.: Гостоптехиздат, 1955. 527 с.

Соколов Б.С. Подкласс Tabulata // Основы палеонтологии: Губки, археоциаты, кишечнополостные. Приложение — черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 192—265.

Чудинова И.И. Табуляты нижнего и среднего девона Кузнецкого бассейна // Тр. ПИН. 1964. Т. 51. С. 3—82.

Чудинова И.И. Табуляты // Фауна пограничных отложений девона и карбона Центрального Казахстана. М.: Недра, 1975. С. 33—36.

Groessens E., Termier H., Termier G. A-propos d'un Syringoporidae nouveau du Th 1b de la région de Dinant // Mém. Serv. explic. cartes géol. et minières Belg. 1975. N 19. 13 p.

Hall J. New Genera of Fossil Corals from the Report by James Hall on the Paleontology of New York // Amer. J. Sci. Ser. 2. 1851. Vol. 11. P. 398—401.

Hall J. Natural History of New York. Pt. VI: Palaeontology of New York. N.Y., 1852. Vol. 2. 362 p.

Hill D. Rugosa and Tabulata // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt F: Coelenterata. Suppl. 1. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kans press, 1981. Vol. 2. P. F379—F762.

Lang W.D., Smith St., Thomas H.D. Index of Palaeozoic Coral Genera. L., 1940. 231 p.

Lecompte M. Tabulata et Heliolitoidae // Traité de paléontologie / Ed. J. Pieveteau. P., 1952. Vol. 1. P. 501—538.

Lejeune M., Pel J. Un autre Tabulé nouveau du Givétien de l'Ardennes Belge — Aulostegites hillae gen. et sp. nov. // Ann. Soc. géol. Belg. 1972. Vol. 95. P. 451—462.

Michelin J.L. Iconographie zoophytologique. P., 1841—1848. P. 1—348.

Milne-Edwards H., Haime J. Mémoire sur les polypiéris appartenant aux groupes naturels des Zoanthairés perforés et des Zoanthaires tabulés // C.r. Acad. sci. 1849. Vol. 29. P. 257—263.

Milne-Edwards H., Haime J. Monographie des polypiéris fossiles des terrains paléozoïques // Arch. Mus. nat. hist. natur. 1851. Vol. 5. 502 p.

Sando W.J. Coelenterata of the Amsden Formation (Mississippian and Pennsylvanian) of Wyoming // Geol. Surv. Profess. Pap. C. 1975. Vol. 848. P. 1—31.

## ВОЗМОЖНОСТИ ПРИМЕНЕНИЯ ОСОБЕННОСТЕЙ СТРОЕНИЯ ЧАШЕК РАМОЗНЫХ ТАБУЛЯТ ПРИ ВЫДЕЛЕНИИ РОДОВЫХ ТАКСОНОВ

Рамозная форма колонии характерна для табулят, относящихся к различным семействам отряда Favositida. Они играют существенную роль в фаунистических комплексах известных из карбонатных и терригенно-карбонатных отложений среднего и верхнего палеозоя. Высокие темпы эволюции табулят, обладающих рамозными полипниками, наиболее отчетливо проявившиеся в девонское время, и относительно непродолжительное существование их отдельных родов и видов обусловили стратиграфическое значение этих организмов.

Определение размеров и формы кораллитов является одним из непременных этапов при определении родовой и видовой принадлежности рамозных табулят. Однако их многочисленные представители не отличаются большим разнообразием внутренней формы кораллитов, отражающей строение мягкого тела полипа на различных стадиях его роста. В центральных частях колоний рамозных табулят кораллиты либо многоугольно-округлые, как у *Coenites*, *Scoliopora* и многих *Thamnopora*, либо округло-многоугольные, как у *Echyropora*, *Alveolitella*, *Striatoroga*. Степень их округлости зависит от толщины стенки и интенсивности развития срединного шва. Исключение составляют лишь парастриатопоры, кораллиты в центральных частях которых всегда многоугольные. По форме кораллитов в периферических частях колоний, рамозных табулят можно подразделить на две группы. У организмов, относящихся к подотрядам *Favositina* и *Thamnoporina*, форма кораллитов на периферии ветвей остается такой же, как и в центральной части полипника, а у представителей родов *Alveolitella*, *Coenites* и *Scoliopora*, входящих в подотряд *Alveolitina*, — становится округло-треугольной, полулунной, дуговидной, щелевидной. Следовательно, форма кораллитов как в центральной, так и в периферической части колоний рамозных табулят не может служить для выделения родовых таксонов.

Значительно большим разнообразием обладают чашки рамозных табулят, отражающие строение тела полипа на заключительной стадии его роста. Особенностью строения всех рамозных табулят является способность кораллитов более или менее резко изгибаться в сторону от вертикального направления роста. Отогнувшиеся кораллиты быстро достигали предельных размеров, а далее росли очень медленно или совсем прекращали рост. Однако после прекращения роста полипы еще долго жили в дистальной камере — чашке. В это время происходило формирование внутренней структуры чашки — заполнение ее стереоплазмой, образование шипиков, бороздок, струек, чешуй, пор и поровых каналов, а на внешнем крае — различных отогнутых "губ" и выступов. Следует отметить, что

формирование соединительных образований в чашках шло по двум направлениям: с одной стороны, это возникновение соединительных каналов, как у *Echyropora* и *Yacutiopora*, а с другой — исчезновение каких бы то ни было соединительных образований, как у *Coenites*, и в особенности у *Trachypora* в связи с расхождением чашек (табл. III, фиг. 7). В последнем случае колония в какой-то мере утрачивала признаки коммуникативных табулят, так как жилые камеры кораллитов не сообщались между собой.

Исследования, проведенные на материале из верхнесилурийских и девонских отложений Северо-Востока СССР с учетом немногочисленных литературных данных показали, что у большинства родов рамозных табулят чашки имеют различное строение и могут служить для выделения родовых таксонов. Поскольку в литературе строению чашек уделяется пока еще недостаточно внимания, ниже сделана попытка кратко охарактеризовать строение чашек представителей наиболее распространенных родов рамозных табулят.

Род *Striatoporella*. Чашки многоугольные, небольших размеров, нередко в значительной степени искривленные с пережимами, слабо скульптурированные. Глубина их в несколько раз превышает ширину. Возможно тело самого полипа было удлинненным. Края чашек довольно тонкие, несколько заостренные. Соединяются чашки стриа-топорелл стенными порами (табл. IV, фиг. 4, 7; рис. 1, а).

Род *Echyropora*. Чашки крупные, очень толстостенные, чаще правильной пятиугольной формы, реже четырех- или шестиугольные, в продольном сечении прямоугольные или трапециевидные. Внутри чашек наблюдаются продольные струйки, напоминающие септальные ребра. Однако при внимательном рассмотрении видно, что они состоят из сросшихся между собой маленьких септальных бугорков. Верхние концы этих "ребер" образуют неровности на внешней поверхности колонии, от этого края чашек выглядят волнистыми. Глубина их различна, но, как правило, превышает ширину. Чашки соединяются между собой стенными порами, а на участках с толстой стенкой — поровыми каналами (табл. III, фиг. 5; рис. 1, б).

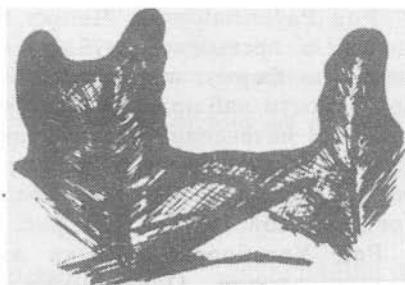
Рода *Thamnopora* и *Gracilopora*. Чашки цилиндрические, различных размеров, в поперечном сечении округлые, реже несколько сдавленные (табл. III, фиг. 1, 3, 9, табл. IV, фиг. 2; рис. 1, в). Глубина чашек различна, края их закруглены и утолщены за счет вторичного отложения стереоплазмы дистальными частями тела полипов, находившимися, возможно, вне пределов чашки. Внутренняя поверхность чашек, как правило, гладкая, изредка наблюдаются расплывчатые бороздки. Соединяются чашки стенными порами.

Рис. 1. Продольное сечение чашек: а) *Striatoporella dogdensis* (Dubat.). Экз. А-4195×8; б) *Echyropora elegans* Dubat. Экз. А-2248/2×8; в) *Thamnopora nicholsoni* (Frech.) Экз. 4281×8; г) *Parastriatopora* sp. Экз. А—2244/3×8; д) *Yacutiopora* sp. Экз. А-4260×8; е) *Striatopora* sp. Экз. А-2698×8; ж) *Cladopora* aff. *tenuissima* Dubat. Экз. А-2198×8; з) *Trachypora* sp. Экз. А-4115×8; и) *Alveolitella polenowi* (Peetz). Экз. А-2148×8; к) *Coenites ultima* Koksch. Экз. А-4305/9×8; л) *Scoliopora denticulata* (M. Edw. et H.). Экз. А-4305/3×8.



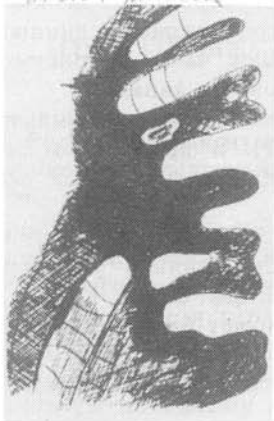
*Striatoporella*

a



*Echinopora*

б



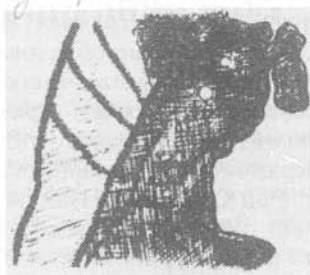
*Thamnopora*

в



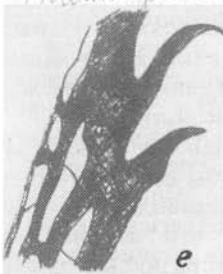
*Parastriatopora*

г



*Yacutipora*

д



*Striatopora*

e



*Cladopora*

ж



*Trachypora*

з



*Ilvedikella*

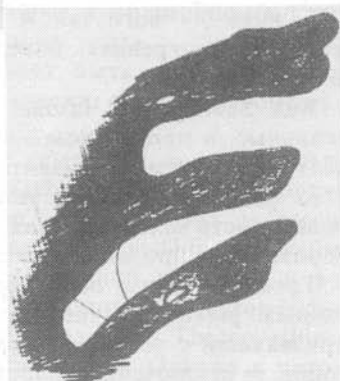
и



*Coenites*

к

л



*Sceliopora*



Род *Parastriatoroga*. Чашки крупные, неглубокие — ширина почти всегда превышает глубину, в поперечном сечении имеют шестиугольную форму, в продольном — трапецевидные. На внутренней поверхности наблюдаются глубокие бороздки, разделяющие участки наиболее интенсивного отложения стереоплазмы, заполняющей большую часть внутреннего пространства чашек. Края чашек закругленные, между собой они соединяются порами стенными или угловыми (табл. IV, фиг. 1, 5; рис. 1,з).

Род *Yacutiopora*. Чашки якутиопор очень похожи на чашки парастриатороп. Однако они более глубокие, вероятно, за счет меньшей интенсивности процессов отложения стереоплазмы на днищах (рис. 1,д). Внутренняя поверхность и края чашек часто бугристые. Соединительные образования представлены поровыми каналами.

Род *Striatoroga*. Чашки округлые с заостренными краями и сильно оттянутым нижним краем — "губой" (рис. 1,е). В продольном сечении конусовидные, обычно неглубокие с гладкой внутренней поверхностью, соединяются порами.

Род *Cladopora*. Напоминают чашки стриатороп, но настоящей тонкой отогнутой "губы" нет. Нижний край чашки сильно утолщен, но не выступает и лишь слегка отогнут (табл. III, фиг. 8; рис. 1,ж).

Род *Trachypora*. Чашки конические, конус может быть несколько изогнут. Внутренняя поверхность чашек гладкая, края закруглены. Чашки соседних кораллитов не соприкасаются и не сообщаются между собой (табл. III, фиг. 7; рис. 1,з).

Род *Alveolitella*. Чашки мелкие, сдавленно-многоугольные, реже щелевидные или полулунные, в продольном сечении прямоугольные, выпуклой стороной, как правило, ориентированы вниз. Края чашек заострены, внутренняя поверхность гладкая, соединяются между собой порами (табл. III, фиг. 2,6, табл. IV, фиг. 8; рис. 1,и).

Род *Soenites*. Чашки конусовидные, нижний край несколько заострен, верхний — закруглен (рис. 4,к). В поперечном сечении чашки имеют округло-треугольную, реже полулунную или щелевидную форму. Нередко чашки ориентированы таким образом, что верхняя их сторона плоская и имеет один или два хорошо развитых шипа, а нижняя — вогнутая и без шипов (табл. III, фиг. 4, табл. IV, фиг. 6). Внутренняя поверхность гладкая. Пор в чашках пока не обнаружено.

Род *Scoliopora*. Чашки глубокие, в продольном сечении прямоугольные, в поперечном — имеют полулунную форму, которую придает одна сильно развитая септальная пластина, закономерности в ее расположении не установлено (табл. IV, фиг. 3). Внутренняя поверхность чашек гладкая, края закруглены (рис. 1,л), соединительные образования представлены стенными порами.

Таким образом, особенности морфологии чашек большинства описанных рамозных табулят могут быть в совокупности с другими признаками с успехом использованы при установлении родовых таксонов, за исключением родов *Thamnopora* и *Gracilopora*, чашки которых неразличимы между собой.



Дубатовов В.Н. Табуляты и биостратиграфия среднего и верхнего девона Сибири. М.: Наука, 1972. 184 с.

Lecompte M. Les Tabules du Devonien moyen et supérieur du bord sud du bassin de Dinant // Mém. Mus. roy. hist. natur. belg. 1939. 90 p.

УДК 563.6

А.Б. Ивановский

## НЕКОТОРЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ О КОНЦЕПЦИИ РОДА У КОРАЛЛОВ

**Род** — низшая из высших категорий, объединяющая виды, в совокупности отделенные от других таксонов того же ранга разрывом. Это общеизвестно. Мы знаем, что у кораллов в принципе существуют следующие основные морфологические признаки, которые можно применять в систематике — форма роста, способ вегетативного размножения, характер структуры склеренхимы, строение вертикальных и горизонтальных элементов скелета, соединительные образования. Значит, совокупность видов, составляющих какой-либо род кораллов, должна отличаться от видов всех других родов хотя бы по одному из таких признаков настолько ясно, что можно констатировать морфологический разрыв. Остановимся на этом несколько подробнее.

**Форма роста.** Вряд ли кто решится, даже не касаясь внутреннего строения коралла, объединять одиночные формы типа *Streptelasma*, *Zaphrentites*, *Caninia* или *Flabellum* с *Favosites*, *Heliolites*, *Philipsastrea* или *Acropora*. Так называемые псевдоколонии являются формой существования одиночных кораллов, спорадическое почкование которых происходит не как правило, а как исключение и бывает вызвано изменением условий существования, чаще всего — под влиянием комменсалов. Такие примеры известны и у ругоз и у склерактиний, но всегда у форм, которые в оптимальных условиях обязательно сохраняют одиночную форму роста.

Критерий отличий в форме роста может быть приложен к ругозам и склерактиниям, поскольку практически все табулятоморфы формировали колонии.

Среди ругоз известны многочисленные семейства исключительно колониальных кораллов (например, *Cyathophylloidae*, *Arachnophyllidae*, *Lithostrotionidae*, *Lonsdaleiidae* и др.), так же как и всегда одиночных (*Streptelasmataceae*, *Zaphrentoididae*, *Lophophyllidiidae*, *Cyathaxoniidae* и др.). Аналогично и среди склерактиний известны и колониальные семейства (*Astrocoeniidae*, *Pocilloporidae*, *Acroporidae*, *Stylinidae*, *Poritidae* и др.) и одиночные (*Micrabaciidae*, *Thecoscyathinae* и *Turbinolinae* из *Caruophyllidae*; *Flabellidae* и др.). Однако в целом ряде генетических ветвей одиночных периодически возникали колониальные формы и в таких случаях у последних всегда должны

были существовать одиночные морфологические пары (Ивановский, 1975). Только так можно объяснить появление и на основании отличий в форме существования разграничить такие роды, как *Cystiphyllum* и *Microplasma*, *Stringophyllum* и *Sociophyllum*, *Maccgea* и *Thamnophyllum*, *Arachnolasma* и *Koninckophylloides*, *Kizilia* и *Melanophyllidium*, *Calophyllum* и *Calophylloides* и мн. др., среди ругоз или соответственно *Margarophyllia* и *Margarosmilia*, *Trocho-seris* и *Cyathoseris*, *Chomatoseris* и *Semeloseris*, *Parascolymia* и *Lobophyllia* среди склерактиний.

Установленные на основе различий в форме роста роды кораллов четко отличаются друг от друга. Вполне достойны возведения в ранг самостоятельного рода, например, колониальные морфоаналоги *Tryplasma*. Однако предпринимавшиеся в этом направлении попытки (*Holacantia* Syt. и *Rhabdacanthia* Ivnsk.) закончились пока что неудачей из-за недостаточной изученности типовых материалов, что привело к номенклатурной путанице (см. Hill, 1981, с. 98).

**Тип размножения.** У кораллов в принципе известны два способа вегетативного размножения — почкование и деление. В случае почкования новая особь возникает способом дедифференцировки родительской особи или ее части (если материнский организм при этом прекращает свое существование мы называем такое почкование паррисидальным, а если рост его продолжается и после отпочковывания дочерних полипов — непаррисидальным). При делении же новые особи возникают за счет разделения материнской.

Почки могут образовываться либо полипом в чашке, либо в ценосарке. Если мы за таксономический критерий примем тип вегетативного размножения, то мы не сделаем ошибки, поскольку здесь налицо разрыв.

Существует несколько типов деления — бинарное (хететиды, гелиолитоидеи), тетрамерное (наиболее четко выражено у табулят тетраидид). У фунгиид (склерактинии) встречается так называемое поперечное деление, а у ругоз септальное деление может быть пяти-шести мерным (например, *Stauria*).

**Структура склеренхимы.** Известны два типа скелетной ткани — ламеллярная и фиброзная (мы, естественно, не будем касаться диагенетических изменений). Фибры и склеродермиты могут формировать трабекулы различных типов. В этом случае всегда налицо отчетливые разрывы и такие черты строения, как общий план структуры склеренхимы, наличие или отсутствие трабекул, тип самих трабекул вполне могут быть приняты за таксономические критерии. Другое дело в каком случае какой ранг придавать этим признакам — могут ли они определять род, семейство или отряд?

Я думаю, здесь не может быть места формально-логическому подходу. Известно, что и ламеллярная и фиброзная склеренхима, с одной стороны, свойственна всем кораллам и тем самым является признаком всего класса *Anthozoa*, а с другой — при всех остальных аналогичных или даже идентичных морфологических чертах такой признак может выступать критерием и более низкого ранга. Известны случаи параллельного развития ламеллярных (*Favositinae*) и фиброзных

(Pachyfavositinae) фавозитид (Tabulata), ламеллярных (Axolasma) и фиброзных (Densiphyllum) стрептелазматид (Rugosa) и т.д. Всему семейству Phillipsastraeidae присуща монакантно-рипидакантная тенденция в строении септ, тогда как для цистициллид характерны рабдаканты; синхроничные *Tyropasma* и *Wenlockia* ясно отличаются друг от друга только типом трабекул — у первых рабдакантинные септы, а у вторых монакантинные. Аналогичные типы трабекул встречаются и у склерактиний, хотя их и называют иначе — простая трабекула (монакант) и сложная (аналог рипидаканта). У табулят и гелиолитоидей трабекулы этих типов вообще не развивались. Вообще, изучение структуры скелета кораллов всегда дает возможность констатировать морфологический разрыв.

Горизонтальные элементы скелета — днища и их модификации. В принципе кораллов без днищ нет, поскольку вертикальный рост полипа должен сопровождаться образованием базальной опоры. Так называемые "кораллы без днищ" — это либо незрелые особи, либо формы, вертикальный рост которых на протяжении жизни зооида не происходил вообще, либо днища были настолько тонкими, что не сохранились в процессе фоссилизации.

Если полип в процессе роста перемещался вверх постепенно, отдельными участками базальной поверхности, он отлагал неполные днища, допоянительные пластинки; если такой процесс происходил, начиная с периферии, появлялся диссепиментариум. Иногда краевые везикулярные образования формировались до заложения септ (пресецименты), иногда параллельно с ними, а иногда и позже (лежащие диссепименты).

Однако здесь встречаются все переходные типы от диафрагматофорного скелета к плеонофорному; иногда пресецименты развиваются вместе с обычными диссепиментами, но по всему кораллиту могут быть прослежены, например, подковообразные, пенеккиэллоидные и другие типы диссепиментов. Иными словами, существуют случаи, когда мы не можем установить четкий морфологический разрыв.

Различать "классические" диафрагматофорные и плеонофорные кораллы, конечно, не представляет труда; по этому признаку хорошо отличаются друг от друга многие роды, семейства, даже подотряды кораллов. Поэтому, в случае горизонтальных элементов разрывом может быть признан только сам факт, т.е. способность полипа формировать периферические везикулярные образования определенных типов, например, подковообразные, пенеккиэллоидные, пресецименты, именно последний признак так четко отличает *Siphonophyllia* от *Caninia*. Количественная же сторона здесь не может выступать в качестве таксономического критерия, и в этом я полностью солидаризуюсь с Ю.И. Тесаковым (1978) и др. Действительно, какая принципиальная разница в том, развит ли один ряд диссепиментов, "неполных два", два или два с половиной? Чем крупнее коралл, тем шире маргинариум, но ведь нельзя же мелких и крупных кораллов относить к разным видам только потому, что одни особи крупнее, а другие мельче.

**Вертикальные скелетные элементы — септальный аппарат.** Принципиальная разница здесь может быть сведена к следующему — сложены септы трабекулами или нет, скомпонованы трабекулы в септальную пластину или разобцены (так называемые шиповидные септы цистириллин, стилофиллин, астроцениин), соприкасаются ли они плотно или неплотно, образуя тем самым перфорированную септу (калостилиды среди ругоз, фунгиины, дендрофиллины среди склерактиний), тип самих трабекул (см. выше). Существует также несколько достаточно стабильных типов септ, например амплексоидные, ропалоидные, формирующие паликолумеллу. Такие характеристики, как длина септ, "пошире", "поуже", относительно, субъективны и, конечно, не могут приниматься в расчет при систематических построениях в отношении высших категорий.

**Осевые скелетные образования.** Истинные столбики образуются независимо от других элементов скелета и тем самым генетически самостоятельны, например *Syathaxoniidae*, занимающие среди ругоз совершенно обособленное положение.

Именно дело паликолумеллы, представляющие собой развивающееся вдоль оси коралла образование, обязанное своим происхождением септам, так как оно образуется из осевого конца противоположной реже — главной септы ругоз или склерактиний.

Сложные осевые колонны встречаются у кораллов довольно часто. В их формировании участвуют септы, осевые участки днищ, часто такие специфические элементы скелета, как клинотабулы, клинодиссепименты, осевые днища и др. Существует несколько типов осевых колонн (дибунофиллоидная, клизиофиллоидная, амигдалофиллоидная, нагатофиллоидная, аулофиллоидная), среди которых нет никаких морфологических переходов. Если сам факт наличия таких элементов скелета как сложные осевые колонны может выступать в качестве таксономического критерия ранга семейства или надсемейства (например, *Aulophyllicae*), то тип осевой колонны вполне может рассматриваться надежным родовым критерием.

Несколько слов о так называемом вортексе. Искривление септальных пластин, загибание их внутренних окончаний у кораллов постоянно встречается и может быть выражено в большей или меньшей степени. Чем отличаются *Ptychophyllum* от *Syathactis*? И те и другие — силурийские одиночные плеонофорные кораллы без пор и осевых колонн, только у первых загибание внутренних окончаний септ выражено значительно отчетливее. Родовой ли это признак? Нет, и поэтому вряд ли стоит признавать самостоятельность *Syathactis*.

**Соединительные образования.** Существование пор, солений (видоизмененные поры), бесспорно, является таксономической предпосылкой самого высокого порядка. У табулят и склерактиний явление коммуникатности выражено значительно шире, чем у ругоз, у которых поры встречаются довольно редко (пока что установлены у представителей только двух семейств — *Syathophylloidae* и *Waagenophyllidae*).

Если мы сравним *Favistina* и *Agetolites*, то форма роста, строение

скелета и даже порядок появления септ у представителей обоих родов идентичны. Отличие сводится только к тому, что у *Favistina* пор нет, а у *Agetolites* они прекрасно развиты. На этом основании многие до сих пор продолжают считать агетолитид табулятами. Здесь нужно иметь в виду, что септальный аппарат — главная черта кораллов, на его основе и проводится их систематизация и что коммуникатность в той или иной степени присуща всем *Anthozoa*, как справедливо отметил Б.С. Соколов (1955). Поэтому *Agetolites* имеет значительно больше общих черт с *Cyathophylloidea* (*Rugosa*), чем с *Theciidae* (*Tabulata*).

Что отличает *Parawentzelella* от всех других ваагенофиллид? Этим кораллам присущи все основные черты семейства — колониальность, трехзонный скелет, характерные осевые колонны. Отличие проявляется опять же только в наличии соединительных образований — прекрасно выраженных пор, иногда называемых соединительными каналами. Так что же — это табуляты? Кто, где, когда видел табулят с осевыми колоннами и пресепиментами?

Однако довольно часто встречаются случаи, когда кажущееся на первый взгляд морфологическое различие на самом деле отсутствует. Недоучет общебиологической концепции морфологического разрыва может повлечь за собой ошибочное установление излишних таксонов родовой группы. Рассмотрим несколько примеров.

1. *Calostylis* versus *Stanleysmithia*. Д. Вейер (Weyer, 1973, с. 30) предложил как новое родовое название *Stanleysmithia* с типом *Calostylis roemeri* Smith, 1930 и следующим диагнозом (Там же, с. 30): "Одиночные *Calostylidae* с развитой эпитекой, без диссепиментов и с днищами, опущенными по краю в области синаптикулотеки." В распоряжении Вейера было только фотоизображение одного экземпляра (Smith, 1930, с. 295, фиг. 1). Если, кроме этого, учесть, что у всех *Calostylis*, в том числе, конечно, и у его типа *C. cibraria*, днища аркообразные, а следовательно, опущены на периферии, станет совершенно очевидным, что Д. Вейер установил не новый род, а субъективный синоним.

2. Тот же автор (Weyer, 1972, с. 453), также не обладая собственными материалами, установил *Sutherlandinia*, типом которого избрал описанный из силура США *Saucrophyllum arbuckleense* Suther., 1965. Диагноз сформулирован следующий (Там же, с. 453): "*Sutherlandiniinae* с тонкими гладкими септами, образующими у оси аулос или соединенными; чашка очень глубокая; днища в позиции I далеко дистально подняты от позиции II."

Сатерленд (Sutherland, 1970) провел ревизию *Cyathaxonia siluriensis* Mc Coy, 1850 — типового вида рода *Syringaxon*, диагноз которого следующий: кораллы одиночные диафрагматофорные; ранние стадии денсифиллоидные; аулос появляется на средних этапах роста. Что же в таком случае отличает *Sutherlandinia* от *Syringaxon*? Абсолютно ничего, если учесть, что биформный табуляриум (сифонофоссула), к которому в данном случае апеллирует Д. Вейер, — явление, периодически встречающееся у многих ругоз, причем на разных стадиях развития скелета кораллов оно может быть выражено

в разной степени (позиции I и II). Раз нет морфологического разрыва, то нет и самостоятельного рода.

3. В.А. Сытова (1979, с. 30) предложила следующий диагноз для позднесилурийского рода *Sokoloviella*: "Слабо ветвистые (возможно одиночные) цилиндрические кораллы, средних размеров, с тонкими недлинными амплексоидными септами, тонкой извилистой стенкой и очень редкими днищами."

Сравним диагноз также позднесилурийского *Denauphyllum* (Mergiam, 1973, с. 56): "Стройные фацелоидные ругозы с около 12 тонкими большими септами, которые немного не достигают оси; стенка тонкая или слабо утолщенная; один ряд крупных отчасти плоских однообразных диссепиментов; днища широкие полные, прямые или с осевой ямкой."

В чем здесь можно увидеть качественный морфологический разрыв? Поскольку *Sokoloviella* действительно широко фацелоидные (а не одиночные) кораллы, то отличие может быть сведено лишь к присутствию на периферии *Denauphyllum* крупных "дополнительных пластинок" (см.: Mergiam, 1973, табл. 7, фиг. 17, 18). Такие структуры часто возникают в косо тангенциальных (а не строго аксиальных) сечениях редких днищ; подтверждением плохой ориентировки шлифа здесь служат отчетливые следы продольного пересечения септ.

4. Сравним диагнозы еще двух родов. *Zeravchania* Lavr. "Одиночные кораллы. На ранних стадиях роста септы сильно утолщены стереоплазмой, которая в течение онтогенеза более или менее сокращается и отступает в центральную зону. В периферической зоне септы прерываются крупными краевыми пузырями. Днища широкие вогнутые, пузырчато расщепленные" (Лаврусевич, 1964, с. 25). Силур, лландовери.

*Novactis* Syd. "Одиночные роговидноизогнутые кораллы. Чашки воронковидные. Септы со срединным телом, в котором видна срединная линия (сплошная или пунктирная). Днища и диссепименты развиты" (Сытова, Улитина, 1983, с. 82). Силур, даштыгойские слои Тувы.

В обоих случаях одиночные плеонофорные кораллы с пресепиментами без осевых структур; в процессе роста септальная склеренхима убывает от периферии. Морфологических разрывов нет, *Novactis* нужно признать младшим синонимом *Zeravchania* и неясным остается только одно — что понимала В.А. Сытова под пластинной или срединным телом в септе со сплошной или пунктирной срединной линией (Там же, с. 83), поскольку у всех этих форм развиты те же фибры, что и у других ликофиллид.

## Л и т е р а т у р а

Ивановский А.Б. О систематическом положении некоторых ругоз ордовика и силура // Геология и геофизика. 1970. № 2. С. 120—122.

Ивановский А.Б. Ругозы. М.: Наука, 1975. 122 с.

Кульков Н.П., Владимирская Е.В., Рыбкина Н.Л. Брахиподы и биостратиграфия верхнего ордовика и силура Тувы. М.: Наука, 1985. 240 с.

Лаврусевич А.И. Три новых рода кораллов (*Rugosa*) из лландоверийских отло-



жений Зеравшано-Гиссарской горной области // Палеонтология Таджикистана. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР, 1964. С. 21—27.

Соколов Б.С. Табуляты палеозоя европейской части СССР: Введение. Л.: М.: Гостоптехиздат, 1955. 527 с.

Сытова В.А. Некоторые ругозы (кораллы) из силурийских отложений опорного разреза "Элегест" (Тува) // Вopr. палеонтологии. Л., 1979. N 8. С. 29—37.

Сытова В.А., Улитина Л.М. Раннепалеозойские ругозы Монголии и Тувы. М.: Наука, 1983. 167 с.

Тесаков Ю.И. Табуляты. М.: Наука, 1978. 262 с.

Hill D. Rugosa and Tabulata. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. F. Suppl. I. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kans. press, 1981. Vol. 1. 378 p.

Merriam C.W. Silurian rugose corals of the central and southwest Great Basin // Geol. Surv. Profess. Pap. 1973. N 777. 66 p.

Smith St. Some Valenian corals from Shropshire and Montgomeryshire // Quart. J. Geol. Soc. London. 1930. N 86. P. 291—330.

Sutherland P.K. A redescription of the silurian rugose coral *Syringaxon silurienne* (Mc Coy) // J. Paleontol. 1970. N 44. P. 1125—1128.

Weyer D. Rugosa (Anthozoa) mit biformen Tabularium // Jb. Geol. 1972. Bd. 4. S. 439—463.

Weyer D. Über den Ursprung der Calostylidae Zittel, 1879 (Anthozoa Rugosa, Ordoviz-Silur) // Freiberg. Forschungsh. C. 1973. Bd. 282. S. 23—88.

УДК 563.66

Г.К. Мельникова

## МОРФОЛОГИЯ, МИКРОСТРУКТУРА И СИСТЕМАТИКА СЕМЕЙСТВА ASTRAEOMORPHIDAE FRECH 1890 (СКЛЕРАКТИНИИ)

Астреоморфиды относятся к наиболее типичным и широко распространенным поздне триасовым склерактиниям. Однако вопросы морфогенеза септального аппарата и его микроstructures, а вследствие этого их систематическое положение является предметом дискуссий на протяжении более ста лет.

В предыдущих работах автора (Мельникова, 1971, 1975) подробно рассмотрена история исследования рода *Astraeomorpha* Reuss, 1854, особенности его внутреннего строения и показана самостоятельность семейства *Astraeomorpha* Frech, 1890 в составе трех родов: *Astraeomorpha* Reuss, 1854, *Thamnasteriamorpha* Melnikova, 1971<sup>1</sup>, *Periseris* de Ferry, 1870.

<sup>1</sup> Название рода *Thamnasteriamorpha* оказалось не валидным, поскольку типовым видом этого рода ошибочно был взят альпийский вид *Thamnastraea frechi* Volz, микроstructure которого оставалась неизвестной. Позднее Ж.П. Куиф (Cuif, 1975), изучив голотип упомянутого альпийского вида, выделил род *Thamnotropis*, микроstructure септ которого характеризовалась наличием одного ряда простых, относительно крупных трабекул, сильно дивергирующих к осям кораллитов, особенно на внутренних концах бисептальных пластинок, формирующих радиальные элементы без участия фиброзной склеренхимы сбоку. Микроstructure *Thamnotropis frechi* (Volz), 1896 существенно отличается от таковой афганских видов, включенных в объем рода *Thamnasteriamorpha*, поэтому для афганских видов предлагается новое название рода — *Afghanastraea*. (Автором нарушена статья 70(а) Международного кодекса зоологической номенклатуры, согласно которой решения в подобных случаях должна принимать Комиссия. Примеч. отв. ред).

Для типичных астреоморфид характерно присутствие в осевой части радиальных элементов темной прямой линии срединно-септальной плоскости как в поперечном сечении, так и в продольном, ориентированном строго перпендикулярно и параллельно короткой оси бисептальной пластинки.

Вслед за О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1942) микроструктура радиальных элементов с темной линией срединно-септальной плоскости в поперечном сечении понималась не трабекулярной, ввиду чего септальный аппарат рода *Astraeomorpha* считался фиброзным (Мельникова, 1971, 1975; Cuif, 1975, 1977; Beauvais, 1980).

В зависимости от того, какие признаки были положены в основу систематики, род *Astraeomorpha* разными авторами понимался и понимается до настоящего времени в объемах различных таксонов. Так, в американских сводках по мезозойско-кайнозойским кораллам Т. Вогана и Дж. Вэлса (Vaughan, Wells, 1943; Wells, 1956) род *Astraeomorpha* выступал в качестве подрода *Thamnasteria* в семействе *Thamnasteriidae* в подотряде *Astrocoeniina*. В системе послепалеозойских мадрепорарий Ж. Аллуато (Alloiteau, 1952) род *Astraeomorpha* понимался в объеме семейства *Thamnasteriidae* в подотряде *Fungiina*. Нами (Мельникова, 1971, 1975) род *Astraeomorpha* понимался в объеме семейства *Astraeomorphidae* в подотряде *Fungiina*.

Последнее десятилетие ознаменовалось выходом в свет многочисленных работ, посвященных переизучению типового альпийского триасового материала по кораллам. Работы Е. Монтанаро Галлителли (Montanaro Gallitelli, 1975) и Ж.П. Куифа (Cuif, 1974, 1975, 1976, 1977, 1980), показавшие своеобразие триасового периода в развитие склерактиний, их непосредственную связь с позднэпалеозойскими ругозами, заставили исследователей пересмотреть устоявшиеся схемы систематики мезозойско-кайнозойских кораллов.

Ж.П. Куиф (Cuif, 1975, 1977), не придавая значения своеобразию орнаментации боковых поверхностей радиальных элементов, считая их фиброзными, рассматривал род *Astraeomorpha* в объеме семейства *Pachythecalidae*, объединяя его с группой *Volzeia*, характеризующейся, по мнению автора, фибронормальной микроструктурой септ с рудиментарным развитием зернистой орнаментации.

Л. Бове вслед за М. Елиашевой (Eliašova, 1978), возведя пахитекалит в ранг подотряда, рассматривала род *Astraeomorpha* в объеме семейства *Volzeiidae*, принимая фиброзное строение септального аппарата (Beauvais, 1980).

Как в любой области знаний, благодаря более полным и хорошо сохранившимся сборам фактического материала, их углубленному исследованию новейшими методами, меняются ранее существовавшие представления, так и при изучении радиальных элементов с темной линией срединно-септальной плоскости в поперечном сечении приходится пересматривать воззрения на микроструктуру септ.

В последние годы появилось много сторонников трабекулярного строения септального аппарата, рассматривающих темную (иногда светлую) линию срединно-септальной плоскости как полость, образовавшуюся за счет разрушения мелких простых тесно стоящих



трабекул, наклоненных к оси коралла, либо дивергирующих в плоскости септы. В их числе Т.Г. Ильина (1965, 1971, 1980, 1983, 1984), Дж. Сорауф (Sorauf, 1978, 1980), исследовавшие ругоз, и последний исследователь, также триасовых и современных склерактиний, Е. Роневич (Roniewicz, 1984), доказавшая трабекулярное строение септ у триасовых дистихофиллид.

В коллекции кораллов, собранных в 1983 г., оказались экземпляры вида *Astraeomorpha crassisepta* Reuss, 1854 из верхнесеватских отложений Юго-Восточного Памира с хорошо сохранившейся микроструктурой радиальных элементов, в осевой части которых как в поперечном сечении, так и в продольном (ориентированном строго перпендикулярно и параллельно короткой оси бисептальной пластинки) фиксируется при малом увеличении темная линия срединно-септальной плоскости (табл. V, фиг. 1а, 1д). При увеличении в сто и более раз эта темная линия в поперечном сечении представлена одним рядом простых тесно стоящих мелких трабекул (диаметр их от 10—20 до 50 мк) (табл. V, фиг. 1б, 1в). В продольном сечении осевой плоскости бисептальной пластинки, проведенной параллельно длинной ее оси, трабекулы располагаются вертикально, с небольшим наклоном крайних трабекул к осям кораллитов (табл. V, фиг. 1ж). Короткие пучки фибр, формирующих трабекулы, направлены сходящимся пучком вверх к оси трабекулы, поэтому кое-где удается фиксировать отчетливые зубчатые окончания трабекул (табл. V, фиг. 1ж). По обе стороны от срединной трабекулярной части бисептальные пластинки усилены отложением фиброзной склеренхимы, фибры которой значительно длиннее таковых, слагающих трабекулы, и направлены они расходящимися пучками снизу вверх под углом к трабекулярной части этой пластинки. В случае косопродольных сечений бисептальных пластинок и усиленной пигментации нередко фиксируются линии роста фиброзной склеренхимы, утолщающей радиальные элементы сбоку (табл. V, фиг. 1г, 1е). Объем фиброзной склеренхимы во много раз превышает таковой, занимаемый трабекулами, составляя от 4/5 до 9/10 от объема всей радиальной пластинки (табл. V, фиг. 1б, 1в, 1д). При вертикальном росте бисептальной пластинки наблюдается чередование пучков фибр склеренхимы различной длины, обуславливающее характер орнаментации боковых поверхностей в виде сплошных мениан, расположенных по обе стороны одной бисептальной пластинки синхронно (табл. V, фиг. 1г, 1д, 2), либо слегка асинхронно (табл. V, фиг. 1е). Менианы плоские, края их гладкие, ровные или слегка волнообразно извилистые. Ориентированы они параллельно друг другу и дистальному краю бисептальной пластинки, срезы их в продольном сечении слегка аркообразно выпуклые (табл. V, фиг. 2). Количество мениан значительно варьирует как в одной колонии, так и в колониях одной или разных популяций, изменяясь в пределах от 2—5 до 6—8 мениан на 1 мм высоты радиальной пластинки.

Близкие к роду *Astraeomorpha* представители рода *Afghanastraea*, известные из верхненорийских отложений Афганистана и Ирана, отли-

чаются прежде всего увеличением диаметра трабекул до 100—200 мк и тенденцией к их изолированности и разряженности, а также увеличением размеров кораллитов. Если у вида *Af. karapetovi* (Melnikova) 1975, наиболее близкого к астреоморфидам, наряду с изолированными трабекулами встречаются тесно стоящие, сливающиеся в сплошную линию трабекулы с диаметром 100—150 мк (табл. VI, фиг. 36), то у типового вида *Af. dronovi* (Melnikova), 1971 диаметр трабекул до 200 мк, они изолированы и удалены друг от друга (табл. VI, фиг. 16). Менианы, сходные по строению с таковыми у астреоморф, почти сплошные у вида *Af. karapetovi* и, как правило, прерывистые с неровными зазубренными краями у вида *Af. dronovi*, что хорошо видно по облику радиальных элементов даже на поперечных сечениях (табл. VI, фиг. 2а, 2б, 3а). По обе стороны одной радиальной пластинки менианы развиты, как правило, синхронно и на одном уровне с таковыми у других пластинок, вследствие чего нередко наблюдается касание и слияние их. Количество мениан относительно постоянное, изменяется в пределах 4—6 на 1 мм высоты радиальной пластинки.

По нашим представлениям, астреоморфиды лежат в основе большой филогенетической ветви раннемезозойских кораллов, понимаемых нами в объемах подотряда *Cuifastraeina* и отряда *Archaeosoeniida*, приближаясь генетически ближе всего к семейству *Trophiastraeidae* (Мельникова, 1984а), отличаясь от последнего дифференциацией радиальной пластинки на трабекулярную и фиброзную части, в отличие от трабекулярной у сравниваемого семейства. В то же время особенности микроструктуры септального аппарата — наличие мелких трабекул и фиброзной склеренхимы — сближают наиболее примитивных представителей отряда *Archaeosoeniida*, какими являются астреоморфиды, с большой группой так называемых "переходных" кораллов, понимаемых нами в объеме отряда *Hexanthiniaria* (Мельникова, 1984б). Но для последних характерно либо полное отсутствие орнаментации (подотряд *Pachythecalliina*), либо присутствие зернистости, менее или более развитой (подотряды *Protoheterastraeina*, *Distichophyllina*) (Beauvais, 1980; Мельникова, 1984б).

Ниже приводится диагноз семейства *Astraeomorphae* Frech, 1890 и описание типичных его представителей. Были использованы коллекции поздне триасовых кораллов, собранные автором в разные годы на Юго-Восточном Памире, а также коллекции из Афганистана, любезно переданные нам В.И. Дроновым, за что автор испытывает благодарность. Фотографии выполнены В.Г. Кашиным и С.А. Погребным, которых автор благодарит за труд.

Описанный материал хранится в коллекциях музея Института геологии АН Таджикской ССР в г. Душанбе под NN 20, 24.

ТИП COELENTERATA FREY ET LEUCKART, 1847

КЛАСС ANTHOZOA EHRENBERG, 1834

ПОДКЛАСС SCLERACTINIA BOURNE, 1900

ОТРЯД ARCHAEOCOENIDA ALLOITEAU, 1952

ПОДОТРЯД CUIFASTRAEINA MELNIKOVA, 1984

СЕМЕЙСТВО ASTRAEOMORPHIDAE FRECH, 1890

Диагноз. Колониальные кораллы, размножающиеся внутривагинальным и вокругротовым почкованием. Радиальные элементы — би- и трисептальные пластинки тамнастероидного облика. В их осевой части располагаются простые мелкие трабекулы (диаметр их от 10—50 до 100—200 мк), стоящие тесно и формирующие срединно-септальную плоскость (темную прямую линию в поперечном и продольном сечениях) либо изолированные и удаленные друг от друга. Расположение трабекул вертикальное с дивергенцией крайних трабекул к осям кораллитов. Сбоку пластинки значительно утолщены фиброзной склеренхимой, формирующей плоские менианы, сплошные или прерывистые и укороченные. Межсептальный аппарат — векуллярные диссепименты. Осевая структура грифельовидная, иногда развита рудиментарно.

Состав семейства. *Astraeomorpha* Reuss, 1854 — верхний триас в пределах большинства регионов Тетиса; *Afghanastraea* Melnikova, 1986 — норийский ярус Афганистана, Ирана.

Сравнение. От семейства *Tropiastraeidae* Melnikova, 1984 отличается особенностями микроструктуры радиальных элементов — наличием мелких трабекул и дифференциацией их на трабекулярную и фиброзную части.

Замечания. Относимый нами ранее к этому семейству род *Periseris* de Ferry, 1870 из средней юры Франции, характеризующийся мелкой зернистостью мениан, по мнению Ж. Аллуато (Alloiteau, 1957, с. 298, рис. 205—207), вероятнее всего, относится к семейству *Cuifastraeidae* Melnikova, 1983.

Геологический возраст. Верхний триас.

**Род *Astraeomorpha* Reuss, 1854**

*Astraeomorpha*: Reuss, 1854, с. 127; Pratz, 1882, с. 103; Frech, 1890, с. 65; Ogilvie, 1896, с. 305; Diener, 1921, с. 26; Kühn, 1936, с. 118; Alloiteau, 1952, с. 660; 1957, с. 207; Бендукидзе, Чиковани, 1962, с. 391, 408; Мельникова, 1971, с. 28; 1975, с. 115; Cuif, 1977, с. 39; Beauvais, 1980, с. 352;

*Thamnastraea* (*Astraeomorpha*): Volz, 1896, с. 61; Vaughan, Wells, 1943, с. 129; Wells, 1956, с. 372.

Типовой вид — *Astraeomorpha crassisepta* Reuss, 1854 — норийский ярус, Северные Альпы, Гозау (Австрия).

Диагноз. Массивные колонии сферические и полусферические, грибовидные, комковатые, бугорчатые и ветвистые, с голотеккой и без нее. Радиальные элементы — би- и трисептальные пластинки тамнастероидного облика, компактные с темной линией срединно-септальной плоскости (в поперечном и продольном сечениях), сфер-

мированной одним рядом простых мелких трабекул (диаметр их 10—50 мк), стоящих вертикально и чуть дивергирующих к осям кораллитов. Сбоку радиальные элементы усилены значительно отложением фиброзной склеренхимы, образующей на боковых поверхностях орнаментацию в виде сплошных мениан, плоских с ровными или слегка извилистыми краями, ориентированных параллельно друг другу и дистальному краю радиальной пластинки. Расположение мениан по обе стороны одной радиальной пластинки синхронное, либо слегка асинхронное. Нередки случаи касания мениан соседних радиальных пластинок, что ошибочно прежде принималось за синаптикулы, которые фактически отсутствуют у данного рода. Межсептальный аппарат — тонкие везикулярные диссепименты. Осевая структура грифельовидная, нередко развита рудиментарно.

Видовой состав. Четыре вида: *A. pratzi* Volz, 1896 из карнийского яруса Южных Альп (Италия); *A. crassisepta* Reuss, 1854 из норийских отложений большинства регионов Тетиса (Альпы, Татры, Северный Кавказ, Герат; Найбанд, Юго-Восточный Памир, о-в Тимор, Корякское нагорье, Аляска); *A. geimani* Melnikova, 1967 из верхненорийских отложений Юго-Восточного Памира; *A. minor* Frech, 1890 — из верхненорийских отложений Северных Альп, Юго-Восточного Памира и Найбанда.

Сравнение. Особенности микроструктуры радиальных элементов, не всегда регулярное развитие осевой структуры отличают род *Astraeomorpha* от рода *Afghanastraea*.

### *Astraeomorpha crassisepta* Reuss, 1854

Табл. V, фиг. 1—2

*Astraeomorpha crassisepta*: Reuss, 1854, с. 127, табл. 16, фиг. 4—7; Pratz, 1882, с. 103, табл. 14, фиг. 13—14; Frech, 1890, с. 66, табл. 19, фиг. 14—18; Kristan—Tollmann et al., 1969, с. 15, табл. 2, фиг. 3—4; Мельникова, 1971, с. 29, табл. 1, фиг. 1—2; 1975, с. 116, табл. 23, фиг. 1—6; табл. 24, фиг. 1—3, табл. 25, фиг. 1; табл. 26, фиг. 3; Roniewicz, 1974, с. 113, табл. 9, фиг. 4—5; Cuif, 1975, с. 117, табл. 17, фиг. 1—7; Schäfer, 1979, с. 47, табл. 2, фиг. 1; Montanaro Gallitelli et al., 1979, с. 142, табл. 2, фиг. 5—6; Fantini Sestini, Motto, 1983, с. 351, табл. 29, фиг. 4;

*Astraeomorpha goldfussi*: Reuss, 1854, с. 127, табл. 16, фиг. 8—9;

*Thamnastraea confusa*: Winkler, 1861, с. 488, табл. 8, фиг. 10;

*Astraeomorpha confusa*: Frech, 1890, с. 67, табл. 19, фиг. 2, 3, 5, 6, 8, 10, 13; Zankl, 1969, с. 26, табл. 9, фиг. 2; Kristan—Tollmann et al., 1969, с. 16; Kristan—Tollmann et al., 1980, с. 171, табл. 4, фиг. 3; Fantini Sestini, Motto, 1983, с. 352, табл. 29, фиг. 5; *Astraeomorpha confusa* var. *major*: Vinassa de Regny, 1915, с. 103, табл. 68, фиг. 13—15;

*Isastraea azzarolae*: Stoppani, 1860—65, с. 108, табл. 23, фиг. 6;

*Isastraea bastiani*: Stoppani, 1860—65, с. 108, табл. 26, фиг. 1—2;

*Thamnastraea batarrae*: Stoppani, 1860—65, с. 109, табл. 24, фиг. 8—9;

*Thamnastraea escheri*: Stoppani, 1860—65, с. 109, табл. 26, фиг. 7—10;

*Convexastraea azzarolae*: Reuss, 1865, с. 164, табл. 2, фиг. 3;

*Astraeomorpha bastiani*: Reuss, 1865, с. 164, табл. 1, фиг. 2;

*Thamnastraea rectilamellosa* var. *minor*: Smith, 1927, с. 131, табл. CXVI, фиг. 3;

*Thamnastraea borealis*: Smith, 1927, с. 131, табл. CXV, фиг. 9—10.

Голотип — Экз. N As XII 131. Бауэрская коллекция в Мюнхене. Норийский ярус, Северные Альпы, местечко Гозау (Австрия).

Описание. Колониальный коралл, размножающийся внутриваггинальным почкованием с тамнастероидным соединением центров. Колонии размером от 1—3 до 10—15 см в поперечнике и в высоту, сферической, караваеобразной, конической, бугорчатой и кустисто-бугорчатой формы с голотеккой или без нее. Расстояние между центрами взрослых кораллитов от 1—1,5 до 2—3 мм. Радиальные элементы — компактные би- и трисептальные пластинки; количество их в чашке юного кораллита 6—9, в чашке взрослого — 14—18. Они с темной линией срединно-септальной плоскости (в поперечном и продольном сечениях), сформированной одним рядом простых мелких трабекул (диаметр их 10—50 мк), стоящих тесно, расположенных вертикально с небольшой дивергенцией крайних трабекул к осям кораллитов. Сбоку радиальные элементы усилены отложением фиброзной склеренхимы, образующей на боковых поверхностях орнаментацию в виде сплошных мениан с ровными или слегка извилистыми краями. Ориентированы менианы параллельно друг другу и дистальному краю радиальной пластинки, срезы их в продольном сечении слегка аркообразно выпуклые. Количество мениан на 1 мм высоты радиальной пластинки варьирует в пределах 2—5. Расположение их по обе стороны одной пластинки бывает синхронным и асинхронным. Межсептальный аппарат — тонкие везикулярные диссепименты, ориентированные почти горизонтально; диаметр их 0,3—0,5 мм, высота 0,2—0,25 мм. Осевая структура развита крайне нерегулярно, представлена грифельовидным столбиком, диаметром 0,1—0,15 мм.

Изменчивость. Проявляется почти по всем признакам. Форма и размеры колоний самые разнообразные, с голотеккой и без нее. Диаметр взрослых кораллитов колеблется от 1,5 до 3 мм как в одной, так и в разных колониях. Количество радиальных пластинок изменяется в чашках юных кораллитов в пределах 6—9, в чашках взрослых — в пределах 12—18 при сходных размерах диаметров кораллитов. Изменчив облик радиальных пластинок в поперечном сечении от толстых и прямых до утоненных и извилистых, что обусловлено количеством склеренхимы, утолщающей их, а также характером орнаментации. Менианы могут быть ровными и гладкими, либо со слегка извилистыми краями. Количество их как в одной колонии на разных уровнях астогенеза, так и в разных колониях может варьировать в пределах от 2—3 до 5. Осевая структура грифельовидного облика, развитая в отдельных чашках и даже в целых колониях регулярно, в других колониях может быть рудиментарной, присутствуя только в отдельных кораллитах.

Сравнение. От *A. minor* (Frech, 1890, с. 68, табл. 19, фиг. 1, 4, 7, 11, 12). для которого характерна ветвистая и бугорчато-кустистая форма колоний с мельчайшими кораллитами, расстояние между центрами которых не более 0,5—1 мм, отличается значительно большими размерами кораллитов, большей толщиной радиальных пластинок и большими максимальными диаметрами трабекул (у сравниваемого вида он 10—20 мк), но меньшим количеством мениан (у сравниваемого вида их 6—8 на 1 мм

высоты пластинки). От *A. geimani* (Мельникова, 1967, с. 29, табл. 2, фиг. 5; 1975, с. 118, табл. 23, фиг. 8—9, табл. 25, фиг. 2, табл. 26, фиг. 1—2,5) отличается нерегулярным развитием осевой структуры, меньшим количеством радиальных пластинок и мениан.

Распространение. Норийский ярус (все три подъяруса), Северные Альпы, Юго-Восточный Памир; норийский ярус, Калифорния и Аляска; верхненорийский подъярус, Южные Альпы, Северный Кавказ, Татры, Средний Афганистан, Центральный Иран; ниже-средненорийский подъярус, Корякское нагорье.

Материал. 18 колоний из нижней части шаймакской (верхнекарнийско-нижненорийской) свиты, 32 колонии из верхней части шаймакской (средненорийской) свиты, 5 колоний из верхненорийской (нижнесеватской) найзаташской свиты, 13 колоний из верхненорийской (нижнесеватской) зоркараджилгинской свиты, 43 колонии из верхненорийской (верхнесеватской) бортепинской свиты, 5 колоний из верхненорийской (верхнесеватской) джилгакочусуйской свиты, 3 колонии из рэтской чичкаутекской свиты на Юго-Восточном Памире; 6 колоний из верхненорийских отложений Северо-Западного Афганистана (район Герата); 37 колоний из верхненорийских отложений Центрального Ирана (Найбандский район); 6 колоний из верхнеутэкинской ниже-средненорийской подтолщи хребта Кэн-кэрэн в Корякском нагорье.

#### Род *Afghanastraea* Melnikova nom. nov.

*Thamnasteriamorpha*: Мельникова, 1971, с. 31 (pars); 1975, с. 120 (pars.)

Типовой вид — *Afghanastraea dronovi* (Melnikova), 1971; верхненорийский подъярус, Герат (Северо-Западный Афганистан).

Диагноз. Массивные колонии клиновидной, караваеобразной, грибовидной и бугорчатой формы с ребристой голотеккой. Расположение кораллитов беспорядочное, либо концентрическими рядами вокруг протокораллита. Радиальные элементы — би- и трисептальные пластинки тамнастероидного облика, в осевой части построенные одним рядом простых относительно мелких (диаметр их 100—200 мк), сливающихся или изолированных трабекул, стоящих вертикально с небольшой дивергенцией крайних трабекул к осям кораллитов. Сбоку радиальные элементы усилены отложением фиброзной склеренхимы, формирующей сплошные или прерывистые менианы с неровными краями. Межсептальный аппарат — тонкие диссепименты. Осевая структура регулярная грифелевидного облика.

Видовой состав. 2 вида: *Af. dronovi* (Melnikova), 1971, *Af. karapetovi* (Melnikova), 1975 из верхненорийских отложений Герата (Северо-Западный Афганистан).

Сравнение. От рода *Astraeomorpha* Reuss, 1854 отличается увеличением диаметра трабекул в 2—4 и более раз, тенденцией к их изолированности, прерывистостью мениан, а также регулярным развитием осевой структуры.



*Afghanastraea dronovi* (Melnikova), 1971

Табл. VI, фиг. 1, 2

*Thamnasteriamorpha dronovi*: Мельникова, 1971, с. 32, табл. 2, фиг. 1; 1975, с. 121, табл. 26, фиг. 1, табл. 28, фиг. 1—2, табл. 29, фиг. 2.

Голотип — экз. N 24/564—3<sup>VI</sup>. Музей Института геологии АН Таджикской ССР, г. Душанбе. Герат (Северо-Западный Афганистан), верхне-норийский подъярус.

Описание. Массивные колонии, размножающиеся внутривафельным и вокругротовым почкованием, в последнем случае наблюдаются концентрические ряды чашек вокруг протокораллита на всех этапах астогенеза колонии. Форма колоний грибовидная, клиновидная, караваеобразная с ребристой голотекой на нижней поверхности. Дистальная поверхность колонии уплощенная или слегка выпуклая. Высота колоний 1—3 см, диаметр дистальной поверхности 3—5 см. Расстояние между центрами кораллитов 3,5—5 мм в ряду, между рядами — 8 мм. Радиальные элементы — компактные би- и трисептальные пластинки тамнастероидного облика (табл. VI, фиг. 2). Количество их в чашке юного кораллита 18—24, в чашке взрослого — 30—50. В осевой части радиальные элементы построены простыми относительно мелкими (диаметр их 100—200 мк) изолированными трабекулами, расположенными в один ряд (табл. VI, фиг. 1а,б), стоящими вертикально (табл. VI, фиг. 1в, г). Сбоку септальные пластинки усилены отложением склеренхимы, формирующей прерывистые менианы с неровными краями. Расположение мениан по обе стороны одной пластинки, как правило, синхронное, нередко совпадающее с таковым у соседней пластинки. Часто наблюдается слияние фрагментов мениан соседних радиальных пластинок, ошибочно принимаемых ранее (как в поперечном, так и в продольном сечениях) за синаптикулы и синаптикулярные пластины. На 1 мм высоты радиальной пластинки приходится обычно 4—5 мениан. Межсептальный аппарат — тонкие везикулярные диссепименты (диаметр их 0,2—0,5 мм, высота — 0,2—0,4 мм). Осевая структура развита регулярно; она грифелевидная, диаметр ее 0,3—0,5 мм. Она бывает изолированной, либо ее касаются внутренние концы отдельных радиальных пластинок.

Изменчивость. Имеющиеся экземпляры обладают незначительной изменчивостью в отношении размеров и формы колоний, варьируя от караваеобразной до грибовидной (с относительно тонким основанием и сильно расширяющейся дистальной частью колонии) и клиновидной (колония постепенно расширяется от заостренного основания). В процессе астогенеза большинства колоний, размножающихся вокругротовым почкованием, сохраняется приоритет протокораллита в максимальном диаметре и количестве радиальных пластинок, при этом все последующие дочерние кораллиты располагаются концентрическими рядами вокруг протокораллита. И только отдельные колонии, где наряду с вокругротовым имеется и внутривафельное почкование, размеры и другие признаки протокораллита почти не отличимы от таковых у дочерних.

Сравнение. Отличия от вида *Af. karapetovi* (Melnikova), 1975 будут рассмотрены ниже, при описании последнего.

Замечания. Имеющийся у нас материал происходит только из одного местонахождения. Изучаемая популяция была в значительной степени изолирована и при однообразных условиях обитания конца норийского времени сохранила довольно устойчивый фенотип.

Распространение. Верхненорийский подъярус, Герат (Северо-Западный Афганистан).

Материал. Три десятка колоний, больше половины хорошей сохранности, из верхненорийской свиты Хафгкала Северо-Западного Афганистана в районе Герата.

### *Afghanastraea karapetovi* (Melnikova), 1975

Табл. VI, фиг. 3

*Thamnasteriamorpha karapetovi*: Мельникова, 1975, с. 122, табл. 29, фиг. 1.

Голотип — экз. N 24/564-3<sup>б</sup>. Музей Института геологии АН Таджикской ССР, г. Душанбе. Северо-Западный Афганистан, район Герата, верхненорийский подъярус.

Описание. Массивные колонии, размножающиеся внутривафельным почкованием. Форма колоний бугорчатая, грибовидная, клиновидная, полусферическая, с голотеккой и без нее. Дистальная поверхность колоний уплощенная или слегка выпуклая, чашки кораллитов расположены беспорядочно. Высота колоний 1—3 см, диаметр дистальной поверхности — от 1—3 до 5 см. Расстояние между центрами кораллитов варьирует от 2,5—3 до 5—6 мм. Радиальные элементы — компактные би- и трисептальные пластинки тамнастероидного облика. Количество их в чашках юных кораллитов 10—14, взрослых 22—30. В осевой части радиальные пластинки построены простыми мелкими трабекулами (диаметр их 100—150 мк), сливающимися в единый ряд, особенно у юных экземпляров (табл. VI фиг. 3б). Ориентированы трабекулы вертикально с небольшой дивергенцией крайних трабекул к осям кораллитов (табл. VI, фиг. 3в). Сбоку радиальные пластинки усилены отложением фиброзной склеренхимы, участвующей в формировании сплошных или прерывистых мениан, количество которых на 1 мм высоты радиальной пластинки равно 4—5. Расположение их на боковых поверхностях одной пластинки, как правило, синхронное; нередко наблюдается касание мениан или их фрагментов у соседних радиальных пластинок. Межсептальный аппарат — везикулярные диссепименты (диаметр их 0,3—0,7 мм, высота 0,2—0,3 мм). Осевая структура грифельевидная, как правило, изолированная и регулярная; диаметр ее варьирует от 0,2—0,3 до 0,5 мм.

Изменчивость. Изученные экземпляры обнаруживают относительное постоянство всех признаков, однако следует учитывать изолированность популяции и малочисленность выборки.

Сравнение. От *Af. dronovi* отличается внутривафельным почкованием с беспорядочно расположенными кораллитами без сохранения приоритета протокораллита, а также меньшими размерами корал-



литов, меньшим количеством радиальных пластинок и преобладанием сплошных мениан над прерывистыми.

**Замечания.** Наблюдая юные кораллиты в колониях данного вида, поражаешься удивительному их сходству со взрослыми кораллитами у *Astraeomorpha crassisepta* не только по внешним и количественным признакам (диаметр чашек 2,5—3 мм, 10—14 радиальных пластинок), но и по близости микроструктуры — наличию тесно стоящих трабекул, сливающихся в сплошную линию, облику мениан и их количеству. Отличие составляют большие размеры трабекул. Все это говорит о несомненном генетическом родстве *Astraeomorpha* и *Afghanastraea*, где исходными были представители первого рода, а именно — вид *A. crassisepta*, найденный в совместном нахождении с описанным выше видом.

**Распространение.** Верхненорийский подъярус Северо-Западный Афганистан.

**Материал.** 8 колоний хорошей сохранности из верхненорийской свиты Хафткала в районе Герата Северо-Западного Афганистана.

## Литература

Бендукидзе Н.С., Чиковани А.А. Шестилучевые кораллы // Основы палеонтологии СССР: губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 357—422.

Ильина Т.Г. Четырехлучевые кораллы поздней перми и раннего триаса Закавказья. М., 1965. 104 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 107).

Ильина Т.Г. Типы микроструктуры ругоз и их эволюция // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1971. Т. 46, вып. 2. С. 140.

Ильина Т.Г. Морфология септального аппарата полицелиин // Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980. С. 148—156.

Ильина Т.Г. О происхождении склерактиний // Палеонтол. журн. 1983. N 1. С. 13—27.

Ильина Т.Г. Историческое развитие кораллов: Подотряд *Polyscoeliina*. М.: Наука, 1984. 184 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 198).

Мельникова Г.К. Новые виды триасовых склерактиний Памира // Палеонтол. журн. 1967. N 1. С. 22—31.

Мельникова Г.К. Новые данные о морфологии, микроструктуре и систематике позднетриасовых представителей надсемейства *Thamnasterioidea* (склерактинии) // Палеонтол. журн., 1971. N 2. С. 21—35.

Мельникова Г.К. Позднетриасовые склерактинии Юго-Восточного Памира. Душанбе: Дониш, 1975. 234 с.

Мельникова Г.К. Новые позднетриасовые кораллы отряда *Archaeoscoeniida Alloiteau*, 1952 Юго-Восточного Памира // Новые виды ископаемой флоры и фауны Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1984а. С. 42—55.

Мельникова Г.К. Новые позднетриасовые кораллы подотряда *Protoheterastracina Melnikova*, subord. nov. Юго-Восточного Памира // Там же. 1984б. С. 56—74.

Alloiteau J. *Madréporaires post-paléozoïques* // Piveteau: *Traité de paléontologie*. P., 1952. Vol. 1. P. 539—684.

Alloiteau J. *Contribution a la systématique des Madréporaires fossiles*. P.: Cent. nat. rech. sci., 1957. 462 p.

Beauvais L. *Sur la taxonomie des Madréporaires mésozoïques* // *Acta palaeontol. pol.* 1980. Vol. 25, N 3/4. P. 345—360.

Cuif J.P. *Recherches sur les Madréporaires du Trias. II: Astraeoïda. Revision des genres Montlivaltia et Thecosmilia. Étude de quelques types structuraux du Trias de Turquie* // *Bull. Mus. nat. hist. natur. Sci. terre.* 1974. Vol. 40, N 275. P. 293—400.

*Cuif J.P.* Recherches sur les Madréporaires du Trias. III: Étude des structures pennulaires chez les Madréporaires triasiques // *Ibid.* 1975. Vol. 44, N 310. P. 45—127.

*Cuif J.P.* Recherches sur les Madréporaires du Trias. IV: Formes cério-meandroides et thamnastéroïdes du Trias des Alpes et du Taurus sud-anatolien // *Ibid.* 1976. Vol. 53, N 381. P. 65—195.

*Cuif J.P.* Arguments pour une relation phylétique entre les Madréporaires paléozoïques et ceux du Trias // *Mém. Soc. géol. France. N.S.* 1977. Vol. 57, N 129. P. 1—54.

*Cuif J.P.* Microstructure versus morphology in the Skeleton of triassic scleractinian corals // *Acta palaeontol. pol.* 1980. Vol. 25, N 3/4. P. 361—374.

*Diener C.* Fossilium catalogus. I: Animalia. Cnidaria triadica. B., 1921. P. 9—37.

*Eliašova H.* La rédefinition de l'ordre des Hexanthiniaria Montanaro Gallitelli, 1975 (Zoantharia) // *Vešt. Ústřed. ústavu geol.* 1978. Roč. 53. S. 89—102.

*Fantini Sestini N., Motto E.* I coralli del calcare di Zu (Triassico superiore) della Lombardia (Italia) // *Riv. ital. paleontol. e stratigr.* 1983. Vol. 83, N 3. P. 343—376.

*Frech F.* Die Korallenfauna der Trias: Die Korallen juvavischer Triasprovinz // *Palaeontographica.* 1890. Bd. 37, H. 1/4. S. 1—116.

*Kristan-Tollmann E., Tollmann A., Geysant J.* Zur Schichtfolge und Fossilführung des zentralalpiner (unterostalpinen) Rhät der Tarentaler Berge in Tirol // *Jb. Geol. Bundesanst.* 1969. Bd. 112. S. 31.

*Kristan-Tollmann E., Tollmann A., Hamedani A.* Beiträge zur Kenntniss der Trias von Persien. II: Zur Rhäifauna von Bagerabad bei Isfahan (Korallen, Ostracoden). Wien, 1980. 235 s.

*Kühn O.* Die Anthozoen, Hydrozoen, Tabulaten und Bryozoen der Trias von Brasov // *Ann. Inst. Geol. Roman.* 1936. Bd. 17. S. 109—132.

*Montanaro Gallitelli E.* Hexanthiniaria, a new order of Zoantharia (Anthozoa, Coelenterata) // *Boll. Soc. paleontol. ital.* 1975. Vol. 14, N 1. P. 8—22.

*Montanaro Gallitelli E., Russo A., Ferrari P.* Upper Triassic Coelenterates of Western North America // *Ibid.* 1979. Vol. 18, N 1. P. 133—156.

*Ogilvie M.* Microscopic and systematic study of madreporian types of corals // *Philos. Trans. Roy. Soc. London. B.* 1896. Vol. 187. P. 83—345.

*Pratz E.* Über die verwandschaftlichen Beziehungen einiger Korallengattungen mit hauptsächlichlicher Berücksichtigung ihrer Septal-Struktur // *Palaeontographica.* 1882. Bd. 29. S. 81—122.

*Reuss A.* Beiträge zur Charakteristik der Kreideschichten in den Ostalpen besonders im Gosauthale und am Wolfgangsee // *Denkschr. Österr. Akad. Wiss.* 1854. Bd. 7. S. 1—157.

*Reuss A.* Über einige Anthozoen der Kössener Schichten und der alpinen Trias // *Sitzungsber. Akad. Wiss.* 1865. Bd. 61. S. 153—168.

*Roniewicz E.* Rhaetian corals of the Tatra Mts // *Acta geol. pol.* 1974. Vol. 24, N 1/4. P. 97—116.

*Roniewicz E.* Microstructural evidence of the Distichophyllia affinity of the Caryophyllina (Scleractinia) // *Palaeontogr. Amer.* 1984. N 54. P. 515—518.

*Schindewolf O.* Zur Kenntniss der Polycycoelien und Plerophyllen: Eine Studie über den Bau der Tetracorallen<sup>1</sup> und ihre Beziehungen zu den "Madreporarien" // *Abh. Reichsanst. Bodenforsch. N.F.* 1942. H. 204. S. 1—234.

*Smith J.* Upper Triassic marine invertebrate faunas of North America // *Geol. Surv. Profess. Pap.* 1927. N 141. 262 p.

*Sorauf J.* Original structure and composition of Permian rugosa and Triassic scleractinian corals // *Paleontology.* 1978. Vol. 21. P. 321—339.

*Sorauf J.* Biomineralization, structure and diagenesis of the coelenterate skeleton // *Acta palaeontol. pol.* 1980. Vol. 25, N 3/4. P. 327—343.

*Stoppani A.* Géologie et paléontologie de couches à *Avicula contorta* en Lombardie // *Paléontologie Lombarde III.* Milano, 1860—1865. 267 p.

*Volz W.* Die Korallen der Schichten von St. Cassian in Südtirol // *Paleontographica.* 1896. Bd. 43. S. 1—124.

*Wells J.* Scleractinia // *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Pt. F: Coelenterata. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kans. press., 1956. P. 328—444.

*Winkler G.* Der Oberkeuper, nach Studien in den bayrischen Alpen // Ztschr. Dt. geol. Ges. 1861. Bd. 13. S. 459—521.

*Zankl H.* Der Hohe Göll: Aufbau und Lebensbild eines Dachsteinkalk Riffes in der Obertrias der Nördlichen Kalkalpen // Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges. 1969. Bd. 519. S. 1—123.

УДК 564.1:551.113.6.571+470

*О.А. Бетехтина, Я.И. Старобогатов, Н.Е. Яцук*

## НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ НОМЕНКЛАТУРЫ И СИСТЕМАТИКИ ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ НЕМОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Вопросы номенклатуры позднепалеозойских неморских двустворчатых моллюсков крайне запутаны в связи с тем, что авторы далеко не всегда следовали номенклатурным правилам. Между тем важность этой группы животных для стратиграфии палеозойских угленосных отложений требует точной и детальной разработки ее системы. Чтобы облегчить исследователям эту работу, мы проанализировали некоторые номенклатурные неясности с точки зрения положений последнего (3-го) издания Международного кодекса зоологической номенклатуры (International Code, 1985) и хотим обратить внимание исследователей на полученные результаты. Попутно мы рассматриваем некоторые моменты систематики, главным образом позднепермских представителей этой группы.

### СЕМЕЙСТВО PALAEONODONTIDAE MODELL, 1964

Это семейство часто называется также Palaeomutellidae Weir in Vokes, 1967, но считать последнее название пригодным можно только с 1969 г. (International Code., 1985), поскольку диагноз Palaeomutellidae появился впервые только в работе Уэйра, 1969 г. (Treatise, 1969). Оба упомянутых названия следует считать лишь субъективными синонимами и те авторы, которые относят Palaeonodonta и Palaeomutela к разным семействам или хотя бы к подсемействам, могут использовать оба названия. Авторы данной статьи считают более правильным относить Palaeomutela и Palaeonodonta к различным подсемействам соответственно, к Palaeomutelinae и Palaeonodontinae в составе семейства Palaeodontide. В подсемейство Palaeomutelinae, 1969 нами включены следующие роды: Palaeomutela Amalitski. Род обычно датируется 1892 г., отечественные авторы ссылаются на русскую работу В.П. Амалицкого (1892), а зарубежные — на немецкую (Amalitski, 1892). Считается при этом, что автор рода не обозначил типового вида (поскольку в обеих работах "типом" он называл сразу два вида). Уэйр (Treatise, 1969, p. 409) обозначил в качестве типового вида этого рода *P. verneuilii*, Amal., 1982, полагая, что он обозначает типовой вид впервые. Однако на 9 лет раньше (Основы палеонтологии, 1960,

с. 100) этот же самый вид был уже обозначен в качестве типового для рода *Palaeomutela*. И Уэйр, и авторы "Основ" не заметили, что их действиям предшествовал еще один акт обозначения типового вида для этого рода. Оказывается на 17 лет раньше Б.И. Чернышев (Чернышев, 1943, с. 13) обозначил в качестве типового вида для рода *Palaeomutela* вид *P. subovalis* Amal., 1892, т.е. вид, настолько далекий от первого, что вполне правомерно сомневаться в принадлежности их к одному роду. Однако путаница с типовыми видами тут разрешается совершенно неожиданно. Дело в том, что название *Palaeomutela* появилось не в 1892, а в 1891 г. (Амалицкий, 1891). В этой работе на с. 1 Амалицкий дает общий диагноз для *Palaeomutela* и *Palaeopleiodon*, отмечая, что в остальном они похожи соответственно на *Mutela* и *Pleiodon* (Амалицкий, 1891, с. 1—2). Далее на с. 4 (в подстрочном примечании) он упоминает всего один вид рода *Palaeomutela* — *Unio umbonata* Verneuilli, 1846 non Fischer (— *Waldheim* in Murchison, 1845).<sup>1</sup> *Unio umbonata* Vern., по мнению В.П. Амалицкого (1892), сборный: "...это приходится сделать относительно представителей так называемых *Unio umbonatus* Verneuilli, в которых можно видеть *Najadites verneuilli* m. и *Palaeomutela verneuilli* m., отличающихся только строением замочного аппарата" (Амалицкий, 1892, с. 111). И поскольку диагнозу, помещенному в работе 1891 г. на с. 1, удовлетворяет только *P. verneuilli*, *U. umbonata*, в понимании В.П. Амалицкого (1891), следует отождествлять именно с этим видом. Эта ситуация довольно полно соответствует случаю преднамеренного использования идентификации при обозначении типового вида (International Code, 1985), хотя речь здесь идет не столько об обозначении, сколько о фиксации посредством монотип (International Code, 1985). Из этого, между прочим, следует, что В.П. Амалицкий установил в 1891 г. номинальный вид *Palaeomutela umbonata*, являющийся старшим синонимом *P. verneuilli* Amal., 1892. Это, однако, не означает, что первое из этих названий следует уцотреблять взамен второго, поскольку первое название с 1891 г. и до настоящего времени никем не употреблялось и должно поэтому считаться забытым старшим синонимом (*nomen oblitum*). Таким образом, род *Palaeomutela* Amalitski, 1891, имеет типовой вид *Palaeomutela verneuilli* Amalitski, 1892 по монотипии. Род *Palaeomutela* известен из верхнепермских и нижнетриасовых отложений СССР (Русская платформа, Сибирь и (?) верхнепермских отложений ЮАР).

*Palaeopleiodon* Amal., 1891. В ранней работе В.П. Амалицкого (1891) установлено еще два номинальных рода: *Palaeopleiodon* и *Palaeoanadonta*, но без включенных в них номинальных видов. Само по себе отсутствие включенных видов не делает название номинальных родов, установленных до 1931 г., непригодными (International Code, 1985). Однако, чтобы название *Palaeopleiodon* Amalitski, 1891 можно было использовать как родовое, мы включаем в состав этого номинального рода и обозначаем как типовой вид *Palaeomutela subovalis* Amalitski, 1892. Хотим при этом подчеркнуть, что для тех авторов,

<sup>1</sup> Уточнено авторами предлагаемой статьи.

которые относят *P. verneuilii* и *P. subovalis* к одному роду, название *Palaeomutela* должно иметь приоритет перед *Palaeopleiodon*. Диагноз рода *Palaeopleiodon* можно уточнить следующим образом: начальная раковина конусовидная (типа А). Взрослая раковина овально-четыреугольная с довольно сильно смещенными вперед и отчетливо выступающими макушками, нависающими над замочным краем, явственным килевым перегибом и наклоненной назад задней частью спинного края при слабо вогнутом или спрямленном брюшном; передняя часть замочного края короче задней и несет небольшое число (4—5) более мелких зубов. Род известен из верхнепермских отложений СССР (Русская платформа) и (?) ЮАР.

*Rectodonta* Tchernyshev, 1943, с типовым видом *Palaeomutela rectodonta* var. *recta* Amalitski, 1892 (Чернышев, 1943, с. 17). Здесь уместно отметить, что обе работы В.П. Амалицкого 1892 г. (русская и немецкая) почти тождественны по набору родов и видов и идентичны по иллюстрациям. Однако в одном случае наблюдается расхождение. Вид, названный в русской работе *Palaeomutela rectodonta*, переименован в немецкой в *P. orthodonta*. В этой связи возникает вопрос об относительном приоритете этих названий и соответственно самих работ. Работа, напечатанная в Варшаве на русском языке, вышла в свет во второй половине 1892 г., но заведомо за изрядный срок до конца года. Ее предисловие датировано 5 апреля 1892 г. Работа, написанная на немецком языке, вышла в свет в самых последних числах 1892 г., о чем свидетельствует тот факт, что в последнем выпуске немецкого библиографического журнала "Naturae novitates" (Jhg. 14, N 24) за 1892 г. она еще не упоминается, а в первом выпуске (Jhg. 15, N 1 — Jan.) за 1893 г. она уже упомянута и датирована 1892 г. Кроме того, название *rectodonta* легко могло быть заменено на *orthodonta* по пуристическим соображениям (ибо первое из них наполовину латинское, наполовину греческое, а второе — чисто греческое), но вот предположить обратную замену практически невозможно. Таким образом, *P. rectodonta* следует считать старшим синонимом *P. orthodonta*. В то же время вряд ли стоит рассматривать эти названия, как объективные синонимы. Дело в том, что под каждым из видовых названий В.П. Амалицкий описал несколько довольно заметно различающихся форм, в одних случаях не обозначив их никак, но в других обозначив как особые варианты, не выделив, однако, среди них номинотипического. В связи с этим один из принимаемых В.П. Амалицким вариантов мы обозначаем как номинотипический, одновременно исключая гомонимические названия вариантов: *R. rectodonta rectodonta* (Amal., 1892) = *Palaeomutela rectodonta* var. *recta* vel *normalis* Amal., 1892 (Амалицкий, 1892, с. 80, табл. III, фрис. 19—21; *P. orthodonta recta* vel *normalis* (Amalitski, 1892, S. 169 Taf. XXI, Fig. 19—21). *R. rectodonta orthodonta* (Amal., 1892) = *Palaeomutela rectodonta* var. *oblonga* Amal., 1892 (Амалицкий, 1892, с. 80, табл. III, рис. 18, 27—28; табл. V, рис. 6; *P. orthodonta* var. *oblonga* Amalitski, 1892, S. 169, Taf. XXI, Fig. 18, 27—28, Taf. XXIII, Fig. 6) non *P. golovkinskiana* var. *oblonga* Amal., 1892 (Амалицкий, 1892, табл. III, фиг. 29; Amalitski, 1892, Taf. XXI, Fig. 29).

Кроме того, в связи с наличием *Palaeomutela crassa* Amal., 1892 (Амалицкий, 1892, с. 94, табл. IV, рис. 44; Amalitski, 1892, S. 178, Taf. XXII, Fig. 44) и *P. compressa* Amal., 1892 (Амалицкий, 1892, с. 74, табл. II, фрис. 45; Amalitski, 1892, S. 165, Taf. XX, Fig. 45) предлагается заменить некоторые названия видовой группы в пределах этого рода. *R. rectodonta crassuia* Starobogatov mon. nov. pro *Palaeomutela rectodonta* var. *crassa* (Амалицкий, 1892, с. 80, табл. III, рис. 22—23), *P. orthodonta* var. *crassa* Amalitski, 1892, S. 169, Taf. XXI, Fig. 22—23) *R. golovkinskiana golovkinskiana* (Amal., 1892) = *Palaeomutela golovkinskiana* var. *compressa* Amal., 1892 (Амалицкий, 1892, табл. III, рис. 30, табл. V, рис. 15; Amalitski, 1892, Taf. XXI, Fig. 30, Taf. XXIII, Fig. 15) *R. golovkinskiana crassior* Starobogatov nom. nov. pro *Palaeomutela golovkinskiana* var. *crassa* Amal., 1892 (Амалицкий, 1892, табл. III, рис. 24—25; Amalitski, 1892, Taf. XXI, Fig. 24—25).

Род *Rectodontia* известен из верхнепермских отложений европейской части СССР.

Подсемейство *Oligodontellinae* Starobogatov subfam. nov. можно охарактеризовать следующим диагнозом: замочная площадка относительно короткая, вдающаяся внутрь раковины; замок из небольшого числа веерообразно расходящихся зубов, иногда наряду с крупными имеются и более мелкие зубы. В него мы включаем следующие три рода.

*Oligontella* Gusev, 1963. Следует отметить, что для рода *Oligodontella* Gusev, 1963 (*Syn. Oligodon* Amalitski, 1892, non Boie in Ferussac, 1820; *Amalitzkiella* Starobogatov, 1970). Уэйр (Treatise, N. 1, 1969, p. 403) и авторы "Основ палеонтологии" (1960, с. 101) обозначили в качестве типового вида этого рода *Oligodon geinitzi* Amal., 1892, тогда как Б.И. Чернышев (Чернышев, 1943, с. 18) — *O. zitteli* Amal., 1892. Поскольку обозначение, сделанное Б.И. Чернышевым, было действительно самым первым, типовым видом рода *Oligodontella* Gusev, 1963, должен считаться *Oligodon zitteli zitteli* Amal., 1892 = *O. zitteli* var. *tridens* vel *normalis* Amal., 1892 (Амалицкий, 1982, с. 103, табл. IV, рис. 16—19, табл. V, рис. 29; Amalitski, 1892, S. 183, Taf. XXII, Fig. 16—19, Taf. XXIII, Fig. 29). Род известен из верхнепермских отложений Русской платформы.

*Khosedaella* Kanev, 1983. Типовой вид *Palaeomutela clara* Pogorevitsch, 1977. Принадлежность рода к подсемейству *Oligodontellinae*, достаточно четко подтверждается строением замка у его типового вида<sup>1</sup> (Погоревич, 1977, с. 60, табл. XX, фиг. 8). На образцах из коллекции В.В. Погоревича отчетливо видно, в некотором несогласии с диагнозом, данным Г.П. Каневым (1983, с. 22), что зубы массивны, располагаются под макушкой на расширенной замочной площадке и расходятся веерообразно, как у всех других представителей обсуждаемого подсемейства.

<sup>1</sup> Для остальных видов рода (Канев, 1983) строение зубов не показано, по морфологии створок они настолько отличны от типового вида, что вряд ли могут объединяться в один род.



Род *Seyedina Jatsuk* gen. nov. Типовой вид *S. inventa Jatsuk* sp. nov. (табл. VII, фиг. 8, 9). Этот род установлен по материалам из пермских отложений Печорского бассейна. Раковина неправильно овальная, передняя ее часть несколько уже задней, толстостенные, выпуклая. Начальная раковина типа А, резко обособлена, макушки субцентральные, слегка сдвинуты к заднему краю; замок под макушкой, расположен симметрично; в виде утолщенной замочной площадки (валика), расширенной посредине, снабженной веерообразно расходящимися от макушки мелкими зубами (в числе 2—4). Выделено три вида этого рода: *S. inventa* sp. nov., *S. savitschi Jatsuk* sp. nov., *S. buriganica* (Pogorevitch). Вероятно, к этому роду может быть отнесен вид *Oligodon latus* Netsh., описанный А. Нечаевым (1894, с. 270, табл. IX, фиг. 52—54). У этого вида наблюдается значительно большее число (до 6) зубчиков, но, возможно, это связано с эволюцией рода, так как вид *latus* происходит из более высоких горизонтов перми. Условно к этому роду отнесен вид *Seyedina* (?) *antonoviana* Bet., sp. nov. (табл. VII, фиг. 11), из кольчугинской серии Кузнецкого бассейна.

Как уже упоминалось, В.П. Амалицкий в той же работе 1891 г. описал (без включения видов) род *Palaeoanodonta*. По смыслу диагностической характеристики он точно совпадает с *Palaeoanodonta Amalitski*, 1895, и отличия тут только в написании. Поскольку написание, данное в 1891 г., далее никем не употреблялось, мы считаем правильным сохранить написание 1895 г. (тем более, что именно на нем основано название номинального семейства), но само название датировать 1891 г. Такой сдвиг даты установления рода полезен еще и потому, что могут найтись авторы, которые, несмотря на имеющуюся в работе В.П. Амалицкого (Амалицкий, 1892; *Amalitski*, 1892) ссылку на Доусона, будут рассматривать *Najadites* не как последующее неправильное написание *Naiadites Dawson*, 1860, а как особое название установленного В.П. Амалицким рода, имеющее приоритет перед *Palaeoanodonta Amalitski*, 1895.

Таким образом, род *Palaeoanodonta Amalitski*, 1891, имеет типовой вид *Unio castor* Eichwald, 1892 (см. табл. VII, фиг. 14), по последующему обозначению (*Amalitski*, 1895). Род известен из пермских отложений европейской части СССР и Сибири, Южной и Восточной Африки и Бирмы.

Кроме этого рода в подсемейство *Palaeoanodontinae* мы включаем также роды *Tajlugania Papin*, 1965, *Anadontella Betekhtina* gen. nov. (диагноз см.: Бетехтина, 1977, с. 27), типовой вид *Anadontella subparalella* Khalf., 1939 обозначен О.А. Бетехтиной здесь впервые; новый род *Verneuilionio Starobogatov* gen. nov. (с типовым видом *Najadites verneuili Amalitski*, 1892): раковина крупная прямоугольная с почти параллельными спинным и брюшным краями, мало вздутая; замочный край с продольными валиками, сходящимися у макушки; отпечатки аддукторов и pedalных мускулов резко обособлены. Род известен из пермских отложений Русской платформы.

В заключение следует отметить, что обсуждаемое семейство, судя по замку представителей подсемейства *Oligodontellinae*, пока лучше относить к подотряду *Lygodesmatoidei* отряда *Unioniformes* (Скарлато и

Старобогатов, 1979<sup>1</sup>). Приняв это, мы должны считать подсемейство Oligodontellinae наиболее архаичным в пределах семейства, что в общем согласуется с общей тенденцией морфологической эволюции раковин пресноводных представителей отряда (от овальных форм с коротким замком, через удлинённые формы с растянутым замком к удлинённым беззамковым тонкостенным формам).

СЕМЕЙСТВО ABIELLIDAE STAROBOGATOV, 1970  
И ОТНОСИМЫЕ К НЕМУ РОДЫ

Небольшие раковины овальной или неправильно четырехугольно-овальной формы, лишенные зубов замка и довольно обычные в верхне-карбонных и пермских отложениях Сибири, уже начиная с работ Л.А. Рагозина (1933) и Л.Л. Халфина (1950), были сгруппированы в несколько родов. О.А. Бетехтина (1974) убедительно показала, что эти роды сходны лишь внешне, поскольку начальные раковины и тип сопряжения заднего и замочного краев у них совершенно разные. Это дало основание сгруппировать их в два отдельных семейства Abiellidae, (начальные раковины типа В, сопряжение заднего и замочного краев V-типа) и Kinerkaellidae Betekhtina, 1972 (начальная раковина типа А, сопряжение заднего и замочного краев, близкое к I-типу но на последних стадиях переходит в V-тип).

Сложность, однако, заключается в том, что остается спорным, к какому из этих семейств принадлежит род *Abiella*, от которого образовано название одного из семейств. Дело в том, что большинство исследователей не заметило, что установление рода *Abiella* Л.А. Рагозиным в 1933 г. сопровождалось оригинальным обозначением типового вида рода *A. ussovi* Ragozin, 1933 ("Описанный вид является типичным для описанного рода", Рагозин, 1933, с. 318). Поэтому далее в качестве типового вида этого рода были обозначены: *Posidonomya concinna* Jones, 1901 (Халфин, 1950, с. 35; Рагозин, 1955, с. 37), *Abiella rotundata* Ragozin, 1933 (Бетехтина, 1966, с. 195), *Posidonomya subovata* Jones, 1901 (Бетехтина, 1967, с. 58). Все эти акты являются недействительными последующими обозначениями типового вида. *Abiella ussovi* вообще нередко рассматривается как "сомнительный" вид неясного систематического положения (см., например: Халфин, 1950, с. 35—36, 88—90). Положение осложняется тремя обстоятельствами. Во-первых, оригинальное описание *A. ussovi* и сопровождающие его фотографии недостаточны для идентификации вида, в то время как типовая серия вида утрачена, и усилия одного из авторов (О.А. Бетехтиной) отыскать ее в тех местах, где она должна или могла бы храниться, привели к отрицательному результату. Во-вторых, типовая серия *A. ussovi* у Л.А. Рагозина (1933) явно состоит из представителей разных родов, семейств и даже отрядов. Так, на фиг. 10 в цитированной работе изображена небольшая раковина антраконавто-подобного облика, которая вполне может быть начальной раковиной *Prokopievskia* sp. (тем более, что точно такие же раковины встречаются совместно со взрослыми особями, принадлежащими

<sup>1</sup> Концовки названий изменены в связи с предложением Старобогатова (1984).

этому роду), тогда как фиг. 12 и 14 изображают совсем другой вид, более или менее отвечающий данному в этой работе диагнозу рода *Abiella* и вида *A. ussovi*. В-третьих, все последующие диагнозы рода *Abiella* (первоначальный слишком краток) строятся на материалах из кольчугинской серии, тогда как вид *A. ussovi* описан из верхов балахонской. Положение усугубляется еще и тем, что при последующем описании вида *A. ussovi* Л.А. Рагозин выбрал в качестве "голотипа" (правильнее сказать лектотипа) именно фиг. 10 из работы 1933 г. (Рагозин, 1955, с. 38, табл. VI, фиг. 4, рис. 45), утвердив этим представление о сомнительности вида и неясности его систематического положения. Таким образом, создается ситуация, угрожающая стабильности номенклатуры и родов и семейств. На наш взгляд, единственно правильным выходом из этого затруднительного положения было бы обозначение неотипа *A. ussovi*, тем более, что ситуация точно соответствует той, что предусмотрена Кодексом (International Code, 1985), как неперемнное условие обозначения неотипа. В качестве неотипа *Abiella ussovi* Ragozin, 1933 предлагается обозначить экземпляр из верхнебалахонских отложений окрестностей города Кемерово (правый берег р. Томи у г. Кемерово, 37 м выше пласта Кемеровского, обр. № 361/75, собранный О.А. Бетехтиной в 1967 г. Горизонт, из которого взят образец, совпадает с таковым для *A. ussovi* у Л.А. Рагозина (1933)<sup>1</sup>, а сам экземпляр (скульптурное ядро) сходен с изображенным Л.А. Рагозиным (1933, табл. II, фиг. 14). Фотография неотипа приведена на табл. I, фиг. 13. Он же изображен в монографии О.А. Бетехтиной (1974, табл. XX, фиг. 15). Неотип хранится в Центральном Сибирском геологическом музее в Новосибирске.

Описание неотипа: раковина<sup>2</sup> эллиптическая, макушки небольшие, субцентральные, передний конец чуть уже заднего, неравномерно-выпуклый, в нижней части чуть оттянут, плавно сопрягается со слабовыпуклым брюшным краем. Задний конец по длине равен переднему, очерчен симметричной кривой, в средней части притуплен, сопряжение заднего края с замочным IV типа. Замочный край прямой, беззубый. Начальная раковина типа В, в примакушечной части выпуклая. Во время роста ориентировка раковины не меняется, асимметрия переднего края появляется со 2-ой стадии. Скульптура концентрическая в виде плоских узких валиков и черепитчатых остановок роста.

Неотип, как и другие экземпляры *A. ussovi*, происходящие из этого же района и того же стратиграфического уровня, описанные Д.М. Федотовым (Федотов, 1938, с. 233, табл. IV, фиг. 7, 8, 9), несмотря на небольшие размеры представляют собой взрослые экземпляры, которые обнаруживают значительное сходство и явное генетическое родство с кольчугинскими "абиеллами". По основным признакам и прежде всего по типу начальных раковин (табл. I, фиг. 16) *A. ussovi* Rag. полностью отвечает диагнозу рода *Abiella* Rag. для кольчугинских

<sup>1</sup> Место сбора, к сожалению, другое, так как из района Прокопьевского месторождения, откуда происходят все формы, изображенные Л.А. Рагозиным (1933), материалов, позволяющих выделить неотип, пока не известно.

<sup>2</sup> Раковина в примакушечной части несколько повреждена.

"абиелл" (Рагозин, 1955; Бетехтина, 1967, 1974; Лебедев, Папин, 1968). Следовательно, с обозначением неотипа сохраняется стабильность номенклатуры рода *Abiella* и семейства *Abiellidae*. К семейству *Abiellidae* нами относятся, кроме *Abiella*, роды *Tersiella* Papin, 1968<sup>1</sup>, *Concinella* Betekhtina, 1966 (об авторстве и годе установления — International Code Art. 50), *Mrassiella* Khalfin, 1950 International Code, Art. 13 (b) и 50), *Amnigeniella* Betekhtina, 1966. *Abakaniella* Betekhtina, 1966, *Neomrassiella* Kalesnikov, 1980.

Заканчивая обсуждение этой обширной группы, следует отметить, что они происходят, вероятно, от разных морских предков, хотя и относятся все к подотряду *Actinodontinoidei* отряда *Unioniformes* по системе С.А. Скарлато и Я.Н. Старобогатова (1979). Семейство *Abiellidae* конхиологически ближе всего к подсемейству *Cycloconchoidea*, куда пока, до появления новых уточненных данных, его и следует относить. Например, обсуждаемое ниже семейство *Prilukiellidae* проявляет по раковине и по замку известное сходство с семействами *Nyassidae* и *Kinerkaellidae*, в связи с чем эти три семейства лучше пока выделить в самостоятельное надсемейство *Nyassoidea*. Надо сказать, что вопросы положения палеозойских неморских двустворчатых моллюсков в большой системе класса решать крайне трудно и необходимо дальнейшее накопление фактов для их уточнения.

#### СЕМЕЙСТВО PRILUKIELLIDAE STAROBOGATOV, 1970

Это маленькое семейство исходно включало два рода: *Prilukiella* Plotnikov, 1945 и *Senderzoniella* Betekhtina, 1977 (syn. *Microdontella* Lebedev, 1944, non Starnd, 1934). Несмотря на частные попытки рассматривать эти два рода как синонимы, можно констатировать, что в строении их замков имеется существенное различие, позволяющее даже сомневаться в существовании прямой генетической связи между этими родами. Поэтому мы считаем более правильным впредь до точного выяснения родственных связей этих родов обособить их в отдельные подсемейства.

#### ПОДСЕМЕЙСТВО SENDERZONIELLINAE SUBFAM. NOV.

Зубы замка короткие, бугорковидные или в виде очень коротких вертикальных пластинок, образуют непрерывный ряд. Род *Senderzonella* (табл. VII, фиг. 12).

#### ПОДСЕМЕЙСТВО PRILUKIELLINAE STAROBOGATOV, 1970

Зубы замка в виде вытянутых вертикально пластинок. Ряд зубов всегда прерван под макушкой; иногда этот разрыв имеет вид мало заметной линии. Роды *Prilukiella*, Plotnikov, 1945 и (?) *Pereborella* Kanev, 1983.

<sup>1</sup> Ю.С. Папин (Лебедев, Папин, 1968) выделил подрод *Tersiella* с типовым видом *T. tersiana* Pap. в составе рода *Microdontella* (= *Senderzoniella*). Мы считаем, что это самостоятельный род и по типу начальной раковины и особенностями изменений в стадии роста включаем его в семейство *Abiellidae*.

К этому же подсемейству следует отнести и род *Talbeica Jatsuk*, gen. nov. (типовой вид *Palaeomutela talbeica* Pog., 1977, с. 62, табл. VII, фиг. 6, 7). Раковина овально-четырёхугольная с умеренно выступающими макушками. Замок из одинаковых по форме зубов, вытянутых дорсовентрально (вертикально) и расположенных только позади макушки. Верхнепермские отложения Русской платформы. Кроме типового вида, в состав этого рода включены: *Oligodon mirabilis* Gusev, 1954 (табл. VII, фиг. 3), *T. pogorevitschi* Jatsuk sp. nov. (табл. VII, фиг. 1, 2), *T. ovalis* Jatsuk sp. nov. (табл. VII, фиг. 4, 5).

В состав этого семейства Г.П. Канев (1983) включил также род *Pereborella* Kanев с типовым видом *Prilukiella fedotovi*, Kanев, 1981. В число видов этого рода он включает и вид *talbeica* Pogorevitsch. Однако изображение замка типового вида Г.П. Канев не приводит, в его описании "замочная площадка цельная линзовидная, содержащая до 8 тонких пластинчатых зубов, перпендикулярно примыкающих к примакушечной части изогнутого замочного края" (Канев, 1983, с. 22), отсутствует признак, характерный для рода *Talbeica* (зубы располагаются только позади макушки). Поэтому мы считаем, что род *Pereborella* при таком описании замка не может быть синонимом рода *Talbeica*. Вид *talbeica*, обладающий характерным признаком рода *Talbeica*, выбран в качестве типового для этого рода.

#### СЕМЕЙСТВО PROKOPJEVSKIIDAЕ VOKES, 1967

Род *Prokopievskia* был описан Л.А. Рагозиным (1933) без обозначения типового вида. Одновременно род был обособлен в самостоятельное семейство. Типовой вид этого рода был впервые фиксирован Л.Л. Халфиным (1950, с. 23), которого и надо считать автором рода (*International Code*, 1985). Однако Л.Л. Халфин дал это название в другом написании — *Prokopievskia*, в котором оно и вошло в западную литературу (*Treatise*, N I, 1969). Поскольку род следует считать появившимся только в работе Л.Л. Халфина, употребленное там написание должно считаться первоначальным, а так как ни одно из двух написаний не преобладает по употребительности над другим, то правильным и подлежащим употреблению следует считать написание *Prokopievskia*.

Автором семейства следует считать Вокса (*Vokes*, 1967), который впервые, после того как родовое название стало пригодным, упомянул название семейства со ссылкой на опубликованный диагноз.

Обсуждаемое семейство, несомненно, относится к отряду *Mytiliformes* и подотряду *Pterioidei* по системе О.А. Скарлато и Я.И. Старобогатова (1979). Наиболее характерная конхологическая особенность отряда (несмотря на крайнюю внешнюю разнородность его представителей) — очень ранняя и полная редукция передней ветви спинного (замочного) края. Поэтому у его представителей эта часть спинного края заметна только на очень ранних стадиях развития, да и то довольно слабо выражена, а иногда и вовсе незаметна. Именно этой особенностью обладают начальные раковины типа Б (семейство *Myalinidae* и *Naiaditidae* и Д (свойственного *Prokopievskiidae*) (Бетехтина, 1974). Заметные отличия начальных раковин говорят о большей

продвинутой прокопиевский по сравнению с миалинидами и тем более с наядитидами, но сходство этих двух типов, вероятнее всего, свидетельствует об их родстве. Таким образом, в пределах подотряда Pterioidei семейство Prokopievskiidae нужно включить в надсемейство Ambonichioidea.

В заключение еще раз хотим обратить внимание коллег—палеонтологов на необходимость точного соблюдения положений Международного Кодекса Зоологической номенклатуры. Несоблюдение их ведет к путанице, требующей лишних и притом значительных затрат труда со стороны исследователей. К сожалению, объем статьи не позволяет нам остановиться более подробно на некоторых других спорных вопросах систематики неморских двустворок позднего палеозоя, но мы надеемся сделать это в последующих публикациях.

## ОПИСАНИЕ НОВЫХ ВИДОВ

СЕМЕЙСТВО PALAEONODONTIDAE MODELL, 1964

ПОДСЕМЕЙСТВО OLIGODONTELLINAE STAROBOGATOV

Род *Syedina* Jatsuk gen. nov

*Syedina inventa* Jatsuk sp. nov.

Табл. VII, фиг. 8, 9

Голотип — экз. ВРК/7(1). Печорский бассейн, Верхне-Роговское месторождение, скв. ВРК—7, гл. 295,3 м, 60 м выше пл. Роговского, сейдинская свита, верхняя пермь.

Описание. Раковины небольшие ( $L = 3-4$  мм) ( $h 0,7L$ ), с приплюснутым задним краем и приподнятым слабо округленным передним. Начальная раковина типа А, макушки субцентральные, слабоприостренные. Направление роста раковины меняется со 2-й стадии, максимум нарастания по  $L$  и  $h$ . Замочный край прямой, сопряжение с задним I<sup>a</sup> типа. Скульптура очень тонкая, концентрическая.

Замок в виде чечевицеобразного валика, под макушкой на нем два расщепленных зубчика (табл. VII, фиг. 9). За задним на валике треугольное уплотнение.

Сравнение. От *S. savitschevi* Jatsuk sp. nov. отличается меньшими размерами, меньшим числом зубчиков и более простым строением замка.

Распространение. Печорский бассейн, Верхне-Роговское месторождение, сейдинская свита, верхняя пермь.

*Syedina savitschevi* Jatsuk sp. nov.

Табл. VII, фиг. 10

Голотип — экз. ВК/31 (3). Печорский бассейн, Варгашорское месторождение, скв. ВК—31, гл. 233,5 м. Тальбейская свита, верхняя пермь.

Описание. Раковина неправильно-яйцевидного очертания,  $L = 10-15$  мм;  $h = 0,6-0,7L$ . Передний конец чуть сужен и оттянут, задний —



широкоокругленный. Задний край иногда спрямлен. Макушки субцентральные, приподняты над замочным краем и повернуты в сторону переднего. Замочный край прямой, с задним сопрягается по 16 типу. Поверхность покрыта тонкими концентрическими струйками и валиками.

Замок в виде чечевицеобразного валика с заметным утолщением строго под макушкой. От макушки вниз, возвышаясь над валиком, веерообразно спускаются зубы: 2 на правой створке, 3 на левой.

Сравнение. Отличие от вида *S. inventa* приведено выше. От *Seydina* (?) *antonoviana* отличается более изометричным очертанием раковины, спрямленными задним и замочным краями и более простым строением зубов.

Распространение. В Печорском бассейне встречается повсеместно в отложениях тальбейской свиты. Верхняя пермь.

*Seydina* (?) *antonoviana* Vet. sp. nov.

Табл. VII, фиг. 11

Голотип — Экз. ЗЫ/523 ИГиГ. Кузнецкий бассейн, Антоновский 3 участок, скв. 943, гл. 129 м. Кольчугинская серия, верхняя пермь.

Описание. Раковины небольшие удлинненно-овальные. Начальная раковина типа А. У взрослых форм макушки приближены к переднему краю на  $\frac{1}{3}$  l, отчетливые, приостренные, нависающие над замочным краем, повернуты вперед. Сочленение всех краев раковины очень плавное с 1-й стадии нарастает равномерно по L и h, с 3-й начинает оттягиваться задний конец. Скульптура концентрическая. Замок в виде валика с наибольшей шириной под макушкой, где наблюдается несколько выростов (зубов), направленных вперед. На правой створке впереди макушки они массивней (длиннее), позади "выросты" короче. За зубчиками до краев створки валик отчетливо выражен, но уплощен и прорезан продольной бороздой.

Сравнения приведены при описании двух первых видов.

Распространение. Кузнецкий бассейн, южная часть, кольчугинская серия, верхняя пермь.

СЕМЕЙСТВО PRILUKIELLIDAE STAROBOGATOV, 1970

ПОДСЕМЕЙСТВО PRILUKIELLINAE STAROBOGATOV

Род *Talbeica* Jatsuk gen. nov.

*Talbeica* pogorevitschi Jatsuk sp. nov.

Табл. VII, фиг. 1, 2

Название вида в честь В.В. Погоревича.

Голотип — экз. 4-4-1 (кол. Л.Л. Хайцера). Печорский бассейн, Тальбейское месторождение, р. Адзъва, обн. Ч—4, Тальбейская свита, казанский ярус, верхняя пермь.

Описание. Начальная раковина типа А, направление роста со 2-й стадии по D и L. Взрослые раковины равносторчатые удлинненно-овальные ( $L > h$ ). Макушки приостренные, нависающие над замочным

краем, повернуты внутрь и вперед. Замочный край слабо выпуклый, без лунки и щитка. На замочной площадке до 10 пластинчатых поперечных зубчиков, наиболее крупных в средней части. Отпечаток переднего мускула отчетливый треугольно-округлой формы. Мантийная линия простая, видна только в передней части раковины. Скульптура концентрическая, тонкие линии и отчетливые валики остановок роста.

Сравнение. От вида *T. talbeica* (Pog.) отличается направлением роста раковин. У *T. talbeica* раковина растет по *h*, что приводит к коротко-овальной, нукулоидной форме взрослых раковин этого вида. От *T. ovalis* Jatsuk sp. nov. отличается количеством зубов. У последней их всего три.

Распространение. Тальбейское месторождение, р. Адзъва, обн. Ч-4, обн. 34/а (кол. Пуханто), Варгашорское месторождение, р. Сырьяла, обн. 11. Тельбейская свита, верхняя пермь, казанский ярус.

### *Talbeica ovalis* Jatsuk sp. nov.

Табл. VII, фиг. 4, 5

*Prilukiella* cf. *plothnikovskiensis*: Канев, 1981, табл. XXIII, фиг. 4.

Голотип — экз. 30а, северо-восток европейской части СССР, р. Большая Сыня, обн. 63, казанский ярус, верхняя пермь.

Описание. Небольшие короткоовальные раковины, сильно выпуклые. Макушки субцентральные, нависающие, скульптура концентрическая, тонкие валики и четкие борозды остановок роста. Позади макушки три небольших пластинчатых зубчика.

Сравнение. От близкого по очертанию и морфологии раковин вида *T. talbeica* (Pog.) отличается, как указывалось выше, меньшим количеством зубчиков.

Замечания. Из того же местонахождения Г.П. Канев приводит экземпляр вида *Prilukiella fedotovi* Kan., который отличается от описанной формы несколько более короткой, изометричной раковиной. (Корреляция..., 1981; табл. XXII, фиг. 8). Изображения зубного аппарата *fedotovi* нет, а это решающий признак для отождествления видов при некотором различии в очертаниях. Поэтому мы считаем возможным выделить самостоятельный вид *Talbeica ovalis* Jatsuk.

Распространение. В верхнепермских отложениях северо-востока европейской части СССР.

### Литература

Амаліцкий В.П. К вопросу о древности семейства Unionidae//Протоколы заседаний секции биологов Варшав. о-ва естествоиспытателей. 1891. 2. № 7. С. 1—5.

Амаліцкий В.П. Материалы к познанию фауны пермской системы России: Мергели-стопесчаные породы Окско-Волжского бассейна. Anthracosidae. Варшава, 1892. 150 с.

Бетехтина О.А. Верхнепалеозойские неморские палеиподы Сибири и Восточного Казахстана. М.: Наука, 1966. 220 с.

Бетехтина О.А. О родах *Microdontella* Lebedev и *Abilla* Ragozin из угленосных отложений Кузбасса//Новые данные по биостратиграфии девона и верхнего палеозоя Сибири. М.: Наука, 1967. С. 48—60.

Бетехтина О.А. Биостратиграфия и корреляция угленосных отложений позднего палеозоя по неморским двусторкам. Новосибирск: Наука, 1974. 179 с.

Канев Г.П. Систематика пермских неморских двустворчатых моллюсков в районе Европейского Севера СССР//Геология и полезные ископаемые Европейского Северо-Востока СССР. Сыктывкар, 1983. С. 22—23.

Корреляция разнофациальных разрезов верхней перми севера европейской части СССР. Л.: Наука, 1981. 160 с.

Лебедев И.В., Папин Ю.С. Фауна микродонтеллид из пермских угленосных отложений Кузнецкого бассейна//Геология и химия. Тюмень: Тюмен. индустр. ин-т, 1968. С. 134—143.

Нечаев А.В. Фауна пермских отложений восточной полосы Европейской России//Тр. о-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. 1894. Т. 27, вып. 4. С. 1—503.

Основы палеонтологии: Моллюски — панцирные, двустворчатые, лопатоногие. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 300 с.

Погоревич В.В. Некоторые неморские двустворки угленосной перми Печорского бассейна//Новое о фауне и стратиграфии среднего и позднего палеозоя СССР. М.: Наука, 1977. С. 44—70.

Рагозин Л.А. Пластинчатожаберные прокопьевской свиты Кузбасса//Сб. по геологии Сибири, посвящ. юбилею проф. Усова. Томск: Зап.-Сиб. геол.-разв. трест, 1933. С. 313—322.

Рагозин Л.А. Пластинчатожаберные кузнецкого бассейна//Атлас руководящих форм ископаемой фауны и флоры Западной Сибири. М.: Госгеолтехиздат, 1955. Т. 2. С. 8—39.

Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. Основные черты эволюции и система класса Bivalvia//Тр. ЗИН АН СССР. 1979. Т. 80. С. 5—38.

Старобогатов Я.И. О проблемах номенклатуры высших таксономических категорий//Справочник по систематике ископаемых организмов (таксоны отрядной и высших групп). М.: Наука, 1984. С. 174—185.

Федотов Д.М. Пелелиподы из угленосных отложений преимущественно промышленных районов Кузнецкого бассейна//Изв. АН СССР. 1938. С. 219—250.

Халфин Л.Л. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузбасса. Новосибирск: Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 1950. 159 с.

Чернишев Б.Л. До систематики верхне-палеозойских Taxodonta//Вид. Акад. наук УРСР, 1943. 40 с.

Amalitski V.P. Ueber die Anthracosien der Perm-Formation Russlands//Palaeontographica. 1892. Bd. 39. S. 125—214.

Amalitski V.P. A comparison of the Permian freshwater Lamellibranchiata from Russia with those from the Karroo system of South Africa//Quart. J. Geol. Soc. London. 1895. Vol. 51. P. 337—351.

Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. N: Mollusca 6 Bivalvia. Lawrence etc.: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kans. press, 1969. Vol. 1. 489 p.

International Code of Zoological Nomenclature. 3rd ed. L., 1985. 338 p.

Vokes H.E. Genera of the Bivalvia, a systematic and bibliographic catalogue//Bull. Amer. Paleontol. 1967. Vol. 51, N 232. P. 105—394.

УДК 564.1:551.761(571.1/5)

Н.И. Курушин

## К РЕВИЗИИ РОДА TRIGONODUS ИЗ ТРИАСОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СИБИРИ

Впервые представитель рода *Trigonodus* (*T. keuperiana* Berger) из верхнетриасовых отложений Хараулахских гор описан Н.С. Воронец (1936). Позже Л.Д. Кипарисовой (1937) были описаны виды *Trigonodus serianus* Parona, *T. ? praelongus* Kiparisova, *T. aff. sandbergeri* Alberti и *T. sp. ind.* по сборам А.И. Гусева, К.М. Громова и И.Г. Николаева на севере Средней Сибири. В качестве вероятного возраста ею был указан

карнийский (для первого вида) и анизийский (для остальных). Год спустя Л.Д. Кипарисова (1938) приводит описание трех видов *Trigonodus serianus* Parona, *T. hornschuchi* Berger и *T.?* *goeperti* Berger из верхнетриасовых отложений Сибири. В 1947 г. Л.Д. Кипарисова (Атлас..., 1947) описывает виды *Trigonodus serianus* Parona и *T.?* *praelongus* Kiparisova из среднего и верхнего триаса севера Средней Сибири. В "Основах палеонтологии" (1960) Л.Д. Кипарисовой дано изображение *Trigonodus sandbergeri* Alberti, описанного ранее как *T. aff. sandbergeri* Alberti.

Позднее В.Ф. Возиным и В.В. Тихомировой (1964) были описаны *Trigonodus?* *praelongus* Kiparisova, *T.?* *goeperti* Berger и *T. keuperinus* Berger. В последнее время Ю.М. Бычков (Бычков и др., 1976) дал описание ранее известного вида *T.?* *praelongus* Kiparisova, имеющего, как установлено нами, позднеладинский возраст.

Для многих видов внутреннее строение раковины оставалось неизученным и тождество с ранее известными видами, происходящими из триаса Западной Европы, устанавливалось исключительно по внешним признакам. Таким образом, почти за 50-летию историю исследования представителей рода *Trigonodus* практически ни для одного из семи описанных видов не был полностью изучен замочный аппарат. Всеми вышеназванными исследователями для большинства видов указывалось присутствие на ядрах глубоких борозд, соответствующих толстым и длинным задним боковым зубам. Исключением, пожалуй, является вид *Trigonodus hornschuchi* Berger, внутреннее строение которого было почти полностью изучено. Однако плохая сохранность замочного края левой створки этого вида обусловила отнесение Л.Д. Кипарисовой изученных раковин к роду *Trigonodus* на основании ошибочного определения двух длинных валикообразных боковых зубов.

Действительно, все приведенные выше формы по внешнему облику (овальная или трапецидальная килеватая раковина, оттянутая кзади) близки к роду *Trigonodus*. Отличие заключается в строении замочного аппарата. В нашей коллекции имеются виды, описанные ранее как *Trigonodus serianus* Par., *T.?* *praelongus* Kipar., *T. hornschuchi* Berg., *T. sandbergeri* Alb. и *T. aff. sandbergeri* Alb., в замке каждой створки которых развито по одному сильному кардинальному зубу, относительно короткому боковому переднему и длинному латеральному заднему. Тогда как род *Trigonodus* характеризуется наличием в замке каждой створки одного сильного кардинального и переднего бокового зубов, двух задних валикообразных зуба на левой створке и одного на правой.

Сравнительно недавно на материале из среднетриасовых отложений (ладинский ярус) Якутии А.М. Трущелевым (1984) был выделен новый род *Janaija*, отличающийся от рода *Trigonodus* присутствием в замочном аппарате одного заднего латерального зуба на левой створке и бороздок на всех зубах. Род *Janaija* был отнесен к семейству *Cardiniidae*. На наш взгляд, строение замочного аппарата рода *Janaija* ближе таковому роду *Trigonodus* (подкласс *Palaeoheterodonta*), нежели роду *Cardinia* (подкласс *Heterodonta*) (Treatise..., 1969). У сибирских и

якутских янай в замке кардинальные и латеральные зубы не отделены беззубым интервалом, что характерно для представителей подкласса Palaeoheterodonta. На этом основании род Janaija следует относить к палеогетеродонтам.

Таким образом, формы, описанные как *Trigonodus serianus* Par. (замок не известен), *T.?* *praelongus* Kipar. (указаны только глубокие бороздки, соответствующие толстым и длинным задним боковым зубам), *T. sandbergeri* Alb. (дано только изображение), *T. aff. sandbergeri* Alb. (отмечены бороздки от переднего и заднего боковых зубов), *T. hornschuchi* Berg. (замочный аппарат изучен неполностью), *T.?* *goeperti* Berg. (замок для вида вообще не известен), *T. keuperinus* Berg. (установлены только отпечатки длинных задних боковых зубов) и *T. sp. ind.* (внутреннее строение раковины не известно) не могут быть отнесены к роду *Trigonodus*. Так, первые пять видов: *T. serianus* Par. (= *Janaija magnoplicata* sp. n.), *T.?* *praelongus* Kipar. (= *J. praelonga* sp. nov.), *T. sandbergeri* Alb., *T. aff. sandbergeri* Alb. (= *J. visibilis* sp. n.) и *T. hornschuchi* Berg., частично *T. keuperiana* Berg. (= *J. nikolaevi* sp. n.) являются представителями рода *Janaija*. Систематическое положение остальных форм не вполне ясно и требует дальнейшего исследования.

Проведенные исследования свидетельствуют об отсутствии рода *Trigonodus* в триасовых отложениях Сибири и, возможно, других бореальных регионах. Вероятнее всего, тригонодусы являлись представителями Тетиса.

Материалом для работы послужила коллекция двустворчатых моллюсков, насчитывающая около 130 экземпляров и собранная автором в анзйских, ладинских и нижекарнийских отложениях на севере Средней Сибири в 1975—1985 гг. В статье использованы сборы А. Ю. Егорова из верхнего ладина с низовий р. Лены.

Автор глубоко признателен А. С. Дагису за ряд ценных советов при подготовке статьи.

Изученная коллекция хранится в отделе стратиграфии и палеонтологии СНИИГГиМС под номером 1410.

## ПОДКЛАСС PALAEONETERODONTA

### ОТРЯД UNIONOIDA

#### НАДСЕМЕЙСТВО UNIONACEA

#### ?СЕМЕЙСТВО PACHYCARDIIDAE COX, 1961

#### Род *Janaija* Truschelev, 1984

#### *Janaija praelonga* (Kiparisova, 1937)

Табл. VIII, фиг. 1—4

*Trigonodus?* *praelongus*: Кипарисова, 1937, с. 187, табл. VIII, фиг. 1, 3, 4, 6—8, 10; 1947, с. 85, табл. X, фиг. 9, 10; Возин, Тихомирова, 1964, с. 34, табл. XIX, фиг. 11, 12; Бычков и др., 1976, с. 82, табл. 16, фиг. 3, 4.

**Описание.** Раковины довольно крупные (до 60 мм в длину и 23 мм в высоту), длинные ( $B/D = 0,30-0,45$ ), трапецидално-овальные, толстостенные, слабо выпуклые, с почти параллельными верхним и

нижним краями. Передний край сильно выпуклый, округлый; нижний — практически прямой; задний — узкий, оттянутый, усеченный. Макушки сильно эксцентричные (отстоят от переднего края на 0,1—0,15 длины раковины), небольшие. Апикальный угол равен 120°—130°. Киль прямой, хорошо выраженный. Створки покрыты грубыми концентрическими складками и тонкими, многочисленными линиями нарастания.

Замочные ветви прямые, соединяются под углом 135°. Задняя ветвь в три раза длиннее передней. В замочном аппарате каждой створки находятся по одному сильному треугольному кардинальному зубу, почти параллельному задней замочной ветви, относительно короткому переднему боковому и длинному остроугольному заднему латеральному зубу. Мускульные отпечатки углубленные, овальные; передний меньше заднего в 1,5 раза. Выше переднего мускульного отпечатка расположен удлинненно-овальный маленький отпечаток ножного мускула. Мантейная линия цельная.

#### Размеры, мм

Экз. №	В	Д	В/Д	ДПЧ	ДПЧ/Д	$\alpha$
1410/1, л.с.	21,00	60,00	0,35	8,50	0,18	125°
1410/2, п.с.	22,90	50,30	0,45	6,80	0,13	116°
1410/3, л.с.	22,40	55,00	0,41	7,00	0,13	125°
1410/4, п.с.	15,25	49,30	0,31	7,00	0,14	130°
1410/5, л.с.	11,50	35,80	0,32	3,15	0,09	118°
1410/6, л.с.	12,50	34,90	0,36	3,50	0,10	122°
1410/7, п.с.	12,50	30,80	0,40	4,50	0,14	130°

Изменчивость. Проявляется в степени удлинненности раковины ( $В/Д = 0,30—0,45$ ), эксцентричности макушки ( $ДПЧ/Д = 0,08—0,14$ ) и варьировании апикального угла от 116° до 130°.

Сравнение. От типового вида *Janaija takyrensis* (Трущелев, 1984, с. 70, табл. XI, фиг. 5—7, рис. 3) из нижнего карния (зона *Nathorstites tenuis*) Восточной Якутии отличается крупной, удлинненной, трапецидално-овальной раковинной, сильно оттянутым узким задним краем и почти параллельными верхним и нижним краями.

Фациальная приуроченность и тафономическая характеристика. Многочислен в мелкозернистых песчаниках в ориктоценозе с раковинами мелеагринелл, окситом, япопектеннов, баквеллий, горнезий, фалцимитилусов, псевдокорбул, кардиниоидесов, миофорий, дакриомий, скафопод и игл морских ежей. Экземпляры представлены разрозненными створками хорошей и удовлетворительной сохранности, лежащими в ракушняковых прослоях параллельно наслоению. Отмечаются следы окатанности и сортировки. Крупные раковины резко доминируют; молодые экземпляры практически не встречаются. Редки фрагменты створок. Захоронение происходило, вероятнее всего, в сильно подвижной среде.

Образ жизни и условия обитания. Являлся представителем инфауны и фильтратором. Селился на песчано-илистых грунтах верхней сублиторали при довольно подвижной динамике среды и хорошем кислородном режиме.



Распространение. Средний триас, верхнеладинский подъярус севера Средней Сибири.

Местонахождение и материал. Низовья р. Лены, о-в Таас-Ары — 30 экз.; р. Течихен — 15 экз.

*Janaija visibilis* Kurushin, sp. n.

Табл. VIII, фиг. 5

*Trigonodus* aff. *sandbergeri*: Кипарисова, 1937, с. 189, табл. VIII, фиг. 9, 13, 14.

*Trigonodus sandbergeri*: Основы палеонтологии, 1960, табл. XXIII, фиг. 2.

Название вида от *visibilis* (лат.) — видимый.

Голотип — СНИИГГиМС, № 1410/46, ядро целой раковины; низовья р. Оленек, гора Туора-Хаята; средний триас, верхнеанизийский подъярус, зона *Gymnotoceras rotelliforme*.

Диагноз. Раковина среднего размера, с узким, несколько оттянутым передним краем и почти параллельными верхним и нижним краями.

Описание. Раковины среднего размера, до 35 мм в длину и 19 мм в высоту, трапецидально-овальные, удлинённые ( $V/D = 0,5$ ), толсто-стенные, с почти параллельными верхним и нижним краями, слабо выпуклые. Передний край узкий, несколько оттянутый; нижний — почти прямой; задний — узкий, оттянутый, круто соединяющийся с нижним. Макушки сильно эксцентричные (отстоят от переднего края на 0,15 длины раковины), прозогирные, тупые. Апикальный угол равен  $120^\circ$ . Киль хорошо выраженный, тупой. Створки покрыты грубыми концентрическими складками и тонкими линиями нарастания.

Внутреннее строение раковины аналогично таковому нижеописанного вида.

Размеры, мм

Экз. №	В	Д	В/Д	ДПЧ	ДПЧ/Д	$\alpha$
1410/46, ц.р.	18,60	34,70	0,54	5,25	0,15	$116^\circ$
1410/47, л.с.	14,40	31,00	0,46	4,60	0,15	$120^\circ$
1410/48, л.с.	11,20	20,75	0,54	3,20	0,15	$117^\circ$

Сравнение. От вида *Janaija takygensis* (Трущев, 1984, с. 70, табл. XI, фиг. 5—7, рис. 3) из нижнекарнийских отложений Восточной Якутии отличается удлинённой, трапецидально-овальной раковинной, более эксцентричными макушками и отсутствием бороздок на переднем боковом зубе.

От *Janaija praelonga* (Kipar.) отличается менее удлинённой раковинной среднего размера, менее эксцентричными макушками и слабее оттянутым задним краем.

Фациальная приуроченность и тафономическая характеристика. Часто встречается в крупнозернистых алевролитах в ориктоценозе с раковинами бакевеллий, лептохондрий, псевдокорбул, гастропод; редок в песчаниках совместно с дакриомиями, фалцимитилусами, бакевеллиями, мелеагринеллами, плевромиями, миофориями, скафоподами, аммоноидеями и иглами морских ежей. Целые раковины янай, либо их створки рассеяны в породах параллельно напластованию без следов окатанности и сортировки.

Доминируют крупные раковины довольно хорошей сохранности. Захоронение представителей этого вида происходило, вероятнее всего, вблизи от мест обитания без существенного переноса.

Условия обитания. Вид заселял песчано-илистые, реже песчаные грунты верхней сублиторали с хорошей аэрацией придонных, довольно подвижных вод.

Распространение. Анзисийский ярус севера Средней Сибири.

Местонахождение и материал. Низовья р. Оленек, гора Туора-Хаята — 8 экз.; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, руч. Стан-Хая-Юргэ — 1 экз.; низовья р. Лены, о-в Таас-Ары — 1 экз.

### *Janaija nikolaevi Kurushin, sp. n.*

Табл. VIII, фиг. 6, 7

*Trigonodus keuperiana*: Воронец, 1936, с. 11, табл. II, фиг. 28, 34.

*Trigonodus hornsuschki*: Кипарисова, 1938, с. 7, табл. I, фиг. 6, 7, 13.

Название вида в честь И.Г. Николаева.

Голотип — СНИИГГиМС, № 1410/58, ядро правой створки; низовья р. Лены, р. Эбтигем; средний триас, верхнеладинский подъярус.

Диагноз. Раковина небольшая, удлинненно-трапецидальная, с широким, равномерно округлым передним и слабо оттянутым задним краями.

Описание. Раковины небольшие, с высотой до 14 мм и длиной до 28 мм, удлинненно-трапецидальные ( $V/D = 0,45-0,60$ ), толсто-стенные, умеренно выпуклые. Передний край широкий, равномерно округлый; нижний — слабо выпуклый; задний — узкий, слабо оттянутый, усеченный. Макушки очень эксцентричные (отстоят от переднего края на  $2/5-1/10$  длины раковины), небольшие. Апикальный угол составляет  $120^{\circ}-130^{\circ}$ . Киль хорошо выраженный, прямой. Скульптура представлена довольно грубыми, нерегулярными концентрическими складками с более узкими промежутками. На складках и промежутках развиты тонкие, многочисленные линии нарастания. Луночка и щиток небольшие, углубленные!

Замочные ветви прямые, соединяющиеся под углом  $125^{\circ}$ . Передняя ветвь в два раза короче задней. Строение замочного аппарата аналогично таковому виду *J. praelonga*, за исключением частых регулярных бороздок на кардинальных зубах и глубоких бороздок на передних боковых зубах. Мускульные отпечатки овальные, причем задний крупнее переднего. Выше переднего мускульного отпечатка находится овально-удлинненный отпечаток ножного мускула. Мантийная линия цельная.

#### Размеры, мм

Экз. №	В	Д	В/Д	ДПЧ	ДПЧ/Д	$\alpha$
1410/56, л.с.	12,50	27,80	0,45	4,90	0,18	$130^{\circ}$
1410/57, л.с.	11,50	24,00	0,48	4,00	0,17	$125^{\circ}$
1410/58, п.с.	10,60	23,45	0,45	2,80	0,12	$126^{\circ}$
1410/59, п.с.	13,90	23,85	0,58	4,30	0,18	$128^{\circ}$
1410/60, л.с.	8,25	17,40	0,47	2,50	0,14	$120^{\circ}$
1410/61, п.с.	9,10	17,00	0,53	2,10	0,12	$127^{\circ}$

**Изменчивость.** Выражается в степени удлинённости раковины ( $V/D = 0,45-0,60$ ), варьировании апикального угла от  $120^\circ$  до  $130^\circ$  и степени эксцентричности макушки ( $ДПЧ/D = 0,12-0,18$ ). На переднем боковом зубе могут быть развиты бороздки либо бугорки.

**Сравнение.** От типового вида *Janaija takyrensis* (Трущев, 1984, с. 70, табл. XI, фиг. 5—7, рис. 3) из нижнего карния Восточной Якутии отличается удлинённо-трапецеидальной раковиной, почти параллельными верхним и нижним краями и более длинным задним боковым зубом.

От вида *Janaija visibilis* Kur. sp. n., описанного ниже, отличается небольшой, умеренно выпуклой раковиной удлинённо-трапецеидального очертания и широким, равномерно округлым передним краем.

От *Janaija praelonga* (Kipar.) отличается небольшой, удлинённо-трапецеидальной раковиной с широким равномерно округлым передним и слабо оттянутым задним краями.

**Фациальная приуроченность и тафономическая характеристика.** Представители вида многочисленны в мелкозернистых песчаниках в ориктоценозе с раковинами дакриомий, фалцимитилусов, бакевеллий, мелеагринелл, плевромий, миофорий, скафопод, аммоноидей и игл морских ежей. Разрозненные створки янай преимущественно средних для вида размеров удовлетворительной, реже хорошей сохранности с целыми краями захоронены в ракушняковых прослоях параллельно напластованию. Их фрагменты крайне редки. Захоронение происходило, вероятно, в довольно подвижной среде без значительной транспортировки (количество левых и правых створок в выборках содержится примерно поровну).

**Условия обитания.** Благоприятными для обитания вида были, вероятнее всего, песчаные грунты верхней сублиторали с хорошей аэрацией и повышенной гидродинамической активностью среды.

**Распространение.** Верхнеладинский подъярус и карнийский ярус севера Средней Сибири.

**Местонахождение и материал.** Низовья р. Лены, р. Эбтием — 50 экз.; мыс Чекуровский — 1 экз.; Восточный Таймыр, мыс Цветкова — 10 экз.

### *Janaija magnoplicata* Kurushin, sp. n.

Табл. VIII, фиг. 8, 9

*Trigonodus serianus*: Кипарисова, 1937, с. 186, табл. VIII, фиг. 15, 16; 1938, с. 7, табл. I, фиг. 8, 9; 1947, с. 85, табл. X, фиг. 11.

**Название вида** от *magnoplicatus* (лат.) — крупноскладчатый.

**Голотип** — СНИИГГиМС, № 1410/118, целая раковина; Восточный Таймыр, мыс Цветкова; верхний триас, нижекарнийский подъярус, зона *Nathorstites tenuis*.

**Диагноз.** Раковина овально-трапецеидальная, с крайне эксцентричными макушками, прямым передним краем и грубыми концентрическими складками.

**Описание.** Раковины среднего размера, достигающие 36 мм в длину и 22 мм в высоту, овально-трапецеидальные ( $V/D = 0,6$ ),

очень толстостенные, слабо выпуклые. Передний край прямой; нижний — едва выпуклый; задний — узкий, сильно выпуклый, оттянутый. Макушки крайне эксцентричные (отстоят от переднего края на 0,05—0,1 длины раковины), прозогирные, острые, слегка загнутые внутрь. Апикальный угол составляет 110°—130°. Киль тупой, хорошо выраженный. Поверхность створок несет грубые концентрические складки и тонкие линии нарастания.

Внутреннее строение раковины подобно таковому нижеописанных янай.

#### Размеры, мм

Экз. №	в	д	в/д	дпч	дпч/д	α
1410/117, ц.р.	21,30	35,40	0,60	1,60	0,05	111°
1410/118, ц.р.	18,60	31,60	0,59	3,80	0,12	126°
1410/119, ц.р.	18,70	28,80	0,65	2,80	0,10	109°
1410/120, ц.р.	8,10	11,00	0,73	1,20	0,11	123°

Возрастная изменчивость. По мере роста раковина становится более удлиненной (см. размеры).

Индивидуальная изменчивость. Проявляется в степени эксцентричности макушки и варьировании апикального угла (см. размеры).

Сравнение. От типового вида *Janajia takyrensis* Trusch. отличается овально-трапецидальной, более удлиненной раковинной и крайне эксцентричными макушками.

От *Janajia visibilis* Kur. sp. n. новый вид отличается крайне эксцентричными макушками и прямым передним краем.

От *Janajia praelonga* (Kipar.) отличается прямым передним краем, крайне эксцентричными макушками и менее удлиненной раковинной.

Фациальная приуроченность и тафономическая характеристика. Представители вида часто встречаются в мелкозернистых песчаниках в ориктоценозе с баквеллиями, митилусами, аммоноидеями и иглами морских ежей. Экземпляры представлены целыми раковинами с сомкнутыми створками, захороненными в ракушняковых прослоях параллельно напластованию. Крупные раковины значительно преобладают над мелкими. Следы сортировки и окатанности отсутствуют, сохранность хорошая. Захоронение происходило, скорее всего, в очень сильно подвижной среде недалеко от мест обитания без существенной транспортной сортировки.

Условия обитания. Изученный вид являлся прибрежно-морской формой, обитавшей на песчаных грунтах в условиях довольно высокой гидродинамической активности среды и хорошей аэрации в пределах верхней сублиторали.

Распространение. Карнийский ярус севера Средней Сибири.

Местонахождение и материал. Восточный Таймыр, мыс Цветкова — 10 экз.

## Литература

- Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Л.; М.: Госгеолтехиздат, 1947. Т. 7: Триасовая система. 252 с.
- Бычков Ю. М., Дагис А. С., Ефимова А. Ф., Полуботко И. В. Атлас триасовой фауны и флоры Северо-Востока СССР. М.: Недра, 1976. 193 с.
- Возин В. Ф., Тихомирова В. В. Полевой атлас двустворчатых и головоногих моллюсков триасовых отложений Северо-Востока СССР. М.: Наука, 1964. 196 с.
- Воронец Н. С. Мезозойская фауна хребта Хараулахского//Тр. Аркт. ин-та. 1936. Вып. 37. С. 7—36.
- Кипарисова Л. Д. Фауна триасовых отложений восточной части Советской Арктики// Там же. 1937. Вып. 91. С. 135—256.
- Кипарисова Л. Д. Верхнетриасовые пластинчатожаберные Сибири (Арктической и Субарктической области, Уссурийского края и Забайкалья)//Монографии по палеонтологии СССР. 1938. Т. 47, вып. 1. С. 55.
- Основы палеонтологии: Моллюски — панцирные, двустворчатые, лопатоногие. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 300 с.
- Труцелев А. М. Новые таксоны триасовых двустворок Якутии//Стратиграфия, фауна, и флора триаса Сибири. М.: Наука, 1984. С. 64—72. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 600).
- Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N. Mollusca, 6, Bivalvia. New York, 1969—1971. Vol. 1/3. 1224 p.

УДК 551.736+564.1(56)

*И. Б. Паращенко*

### О РОДЕ *INTOMODESMA* РОПОВ ИЗ ПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА СССР

В 1983 г. в наше распоряжение была передана А. С. Клецем коллекция двустворок, собранная сотрудниками ПГО "Дальневостокгеология" из пермских отложений Охотского района Хабаровского края.

В ряде разрезов этого района двустворчатые моллюски являются единственной группой фауны, которая может быть использована для стратиграфии. Причем в некоторых местонахождениях большая часть их представлена иноцерамоподобными формами. Почти во всех случаях эти двустворки присутствуют в слоях песчаников и содержащие их песчаники принимались при картировании за единый изохронный горизонт. Однако в ходе предварительного определения фауны были установлены некоторые различия в систематическом составе ассоциаций и вытекающие из этого возрастные (в объеме яруса) различия слоев песчаника в различных местонахождениях, максимальное расстояние между которыми составляет около 150 км.

При последующем изучении фауны была поставлена задача уточнения состава фауны и возраста вмещающих пород. Для этого были детально (насколько позволяет материал) изучены иноцерамоподобные двустворки из шести точек, которые по стратиграфической привязке геологов Хабаровского ПГО относятся к различным стратиграфическим уровням перми (уфимский, кунгурский, ассельско-сакмарский ярусы). При этом наряду с решением стратиграфических задач воз-

**Сравнительная таблица родовых признаков представителей пермских иноцерамовых моллюсков**

Род	Раковина	Макушка
Atomodesma Beyrich	Почти равностворчатая иноцерамоподобная, косоовальная. Удлиненная по Д, плоская или сильно выпуклая	Конечная, слабо приостренная. Повернута вперед и внутрь
Intomodesma Popow	Слабо неравностворчатая, левая створка более выпуклая, неравносторонняя, сильно вздутая в передней части. Передняя часть уплощена и отделена ребром или килем	Конечные, высокие, выдающиеся над смычным краем, повернуты вперед в различной степени
Kolymia Licharew	Неправильная, почти равностворчатая, резко неравносторонняя, сужена вперед	Конечные, сближенные прозогирные
Maitai Marwick	Раковина большая с задним крылом, равностворчатая	Макушка повернута вперед и придвинута к переднему краю
Evenia Kusnezov	От маленькой до гигантской, субтреугольные, резко неравностворчатые	Терминальные, выдающиеся вперед, повернуты
Permoceramus Waterhouse	Субовальные створки, правая створка менее выпуклая, чем левая, задний аддуктор крупный, двулопастной	Прозогирные, расположенные впереди

никли вопросы, связанные с систематикой и таксономией иноцерамоподобных пермских двустворок. Рассмотрению этих вопросов и посвящена настоящая работа.

Вопрос о систематическом положении пермских иноцерамоподобных двустворок дискутируется в литературе сравнительно давно. Несмотря на то что эта проблема уже неоднократно обсуждалась в ряде публикаций, краткий обзор которых приводит В.А. Муромцева (1984), следует вернуться к ней еще раз, так как в результате изучения фауны появился материал, позволяющий уточнить систематическое положение некоторых характерных форм, встречающихся в имеющейся коллекции. Эти формы аналогичны описанным ранее В.А. Муромцевой (1984) под видовым названием *licharewi* из отложений уфимского яруса Арктических районов СССР. В.А. Муромцева отнесла этот вид к роду *Atomodesma*; однако имеющиеся в коллекции материалы заставляют сомневаться в определении родовой принадлежности этого вида, так как ряд признаков указывает на значительное сходство с представителями рода *Intomodesma* Popow (Попов, 1958). Для объективного решения этого вопроса была составлена таблица.

В настоящее время большинство специалистов считают валидными четыре рода иноцерамоподобных моллюсков: *Atomodesma* Beyrich, *Aphanaia* Konink, *Kolymia* Licharew, *Permoceramus* Waterhouse. Кроме



Смычной край	Скульптура	Наличие ушек
Прямой, без зубов с 1-й связочной бороздой, иногда с тонкими продольными линиями	Непрерывные концентрические складки. Радиальные бороздки	Ушки отсутствуют
Прямой, длинный, с одной гладкой бороздой на каждой створке	Высокие и узкие концентрические ребра	Переднего ушка нет, заднее сливается с частью створки
Прямой или вогнутый связочный желобок на каждой створке	Скульптура состоит из неправильных концентрических уступов или валиков и ребер	Имеется переднее ушко, непосредственно под макушкой
Каналообразная борозда	Складок на поверхности нет	Имеется заднее крыло
Смычной край — плавно изогнутая пространственная кривая	Тонкие концентрические складки и валики	Переднего ушка нет. Заднее — широкое, крыловидное
Извилистый, замок беззубый с многочисленными ризиферными ямками	Концентрические морщины	Ушек нет. Заднее крыло плохо обозначено

того, имеется еще ряд родовых таксонов, самостоятельность которых оспаривается, например род *Intomodesma*, который был выделен Ю.Н. Поповым в 1958 г. Этот род очень близок к роду *Atomodesma* по устройству замка и отличается, по мнению Ю.Н. Попова только морфологией створки и главным образом скульптурой, которая представлена редкими концентрическими ребрами. Ю.Н. Попов (1958) писал, что сходство значительное и можно было бы род *Intomodesma* считать за подрод в пределах рода *Atomodesma*, но сильно вздутая раковина, очень широкая спереди и часто не имеющая радиальной депрессии, представляет собой настолько своеобразный и отличный признак, что он счел возможным выделить новый род. Таким образом, основанием для выделения рода *Intomodesma* Попов предлагает следующие признаки (см. таблицу): резкая разностворчатость раковины, отсутствие четкой депрессии, скульптура. Н. Ньюеля (Treatise, 1969) считает правомерным выделение рода *Aphanaia* (который Ю.Н. Попов употребляет в качестве синонима *Atomodesma*), и рода *Atomodesma*, а роды *Intomodesma*, *Kolymia* и *Maitai* (последний был выделен в 1935 г. Дж.Б. Марвиком (Marwick, 1935)), помещает в синонимику рода *Atomodesma*. Дж.Б. Уотерхаус (Waterhouse, 1980), однако признает самостоятельность рода *Maitai*, так как считает, что от других иноцерамоподобных он отличается наличием большого

заднего крыла, умбональной септы, каналообразной связочной борозды и большого заднего аддуктора.

В.В. Кузнецов в 1973 г. выделил среди иноцерамоподобных двустворок Верхоянья род *Evenia*, принимая самостоятельность родов *Intomodesma* и *Kolymia*, выделил семейство *Kolymidae*, где род *Evenia* занял промежуточное положение в эволюционной цепи *Kolymia*—*Evenia*—*Intomodesma*. Однако В.А. Муромцева (1984) считает, что представители выделенного В.В. Кузнецовым рода принадлежат к роду *Atomodesma* Веуг., так как у экземпляров, описанных В.В. Кузнецовым, отсутствуют, по ее мнению, признаки, имеющие ранг родовых (см. таблицу).

Иноцерамоподобные двустворки перми представляют собой трудный объект для изучения, так как захороняются главным образом в песчаниках, имеют плохую сохранность, нередко органические остатки сильно деформированы, представлены фрагментированными раковинами, что в значительной степени усложняет изучение деталей внутреннего строения.

Рассматривая экземпляры, отнесенные к виду *licharewi*, имеющиеся в коллекции из Охотского района, и сравнивая их с уже известными, мы приходим к выводу, что родовая принадлежность этих двустворок является спорной, так как все они обладают рядом признаков, не позволяющим отнести их к известным родам. Эти формы вряд ли возможно отнести к *Maitai* Marwick из-за отсутствия большого заднего крыла, хотя по описанию и фотографиям (Waterhouse, 1980; p. 109, fig. 3.3.—3.4) они имеют сходство с *Maitai*: по наличию умбональной септы, каналообразной связочной борозды на смычном крае и почти такой же по размерам раковины. К *Arhanaia* Koninck отнести эти формы также нельзя из-за явного различия замочного аппарата (смычная комиссура *Arhanaia* поделена на многочисленные резиллиферные ямки); по этой же причине нельзя эти формы отнести и к роду *Pegmosegatus*, рассматриваемые экземпляры отличаются хорошо выраженной макушкой, которая значительно приостреннее и выше, чем у этого рода, а также неравностворчатостью раковины и наличием слабых килей. От рода *Kolymia* Lich. эти формы отличаются еще более четко по ряду признаков (см. таблицу IX).

Самым близким к рассматриваемым формам Охотского района являются, как уже говорилось, представители вида *licharewi*: экземпляры, изображенные у В.А. Муромцевой (1984), а также формы, изображенные у Дж.Б. Диккинса (Dickins, 1956, 1963) и отнесенные этими авторами к роду *Atomodesma*. Ю.Н. Попов сравнивает типовой вид *Intomodesma* (Попов, 1956: с. 140, табл. I; фиг. 5а, б) с типовым видом *Atomodesma* и находит, что они близки по устройству замочного аппарата, наличию киля, сильно выдающимися приостренными макушками. Рассматриваемые формы *licharewi* и *khabarovi* имеют высокие умбональные септы, о которых Ю.Н. Попов не упоминает, видимо, за неимением материала хорошей сохранности. Наряду со срединным килем у рассматриваемых форм намечается еще подобие килей в передней и задней частях раковины, чего не видно у форм, изображенных в работе В.А. Муромцевой (1984). У форм Дж.Б. Дик-

кинса *Atomodesma mitchelli* (Dickins, 1963, p. 9, figs. 13—17) макушки более округлые, менее высокие и менее выступающие над смычным краем, нежели у описанных и изображенных ниже. Кроме того, раковина, изображенная в работе Дж.Б. Диккинса, имеет овальное очертание и более грубую скульптуру. Можно было бы отнести эти формы к роду *Intomodesma*, если бы имели данные о наличии септы.

Рассматриваемые виды *licharewi* и *khabarovi* занимают как бы промежуточное положение между родом *Intodesma* Popow (Попов, 1958) и формами, описанными В.А. Муромцевой как *Atomodesma licharewi* (1984). Эти формы объединяются в род *Intomodesma*, потому что имеют ряд специфических признаков, а именно: значительно более приподнятые над смычным краем и более острые, чем у *Atomodesma* макушки; для них характерно полное отсутствие переднего ушка (в отличие от *Kolymia*), высокие умбональные септы, которые не отмечаются у *Atomodesma*, а также кили в средней части раковины, прослеживающиеся от макушки до брюшного края. Перечисленные черты позволяют считать род *Intomodesma* вполне валидным.

Все формы, отнесенные к *Intomodesma licharewi* (Mуромцева) происходят из верхней части чамбинской свиты уфимского яруса. В.А. Муромцевой (1984) *A. licharewi* описан из того же стратиграфического интервала. Слои с *I. licharewi* можно считать маркирующими для верхней части уфимского яруса, так как массовые их захоронения в ряде местонахождений приурочены именно к этой части разреза. Новый вид *Intomodesma khabarovi* sp. nov. распространен в отложениях менкеченской свиты кунгурского яруса и джуптагинской свиты ассельского и сакмарского ярусов.

В заключение хотелось бы поблагодарить А.С. Клеца за интересный материал, предоставленный в распоряжение, а также выразить благодарность О.А. Бетехтиной за оказанную помощь в написании данной статьи. Ниже приводится описание двух видов, отнесенных к роду.

## ТИП MOLLUSCA

### КЛАСС BIVALVIA

#### ПОДКЛАСС PTERIOMORPHIA BEURLÉN

##### ОТРЯД PTERIOIDEA NEWELL, 1965

##### ПОДОТРЯД PTERIINA NEWELL, 1965

##### НАДСЕМЕЙСТВО AMBONYCHIACEA S.A. MILLER, 1877

##### СЕМЕЙСТВО MYALINIDAE BEYRICH, 1864

#### Род *Intomodesma* Popow, 1958

#### *Intomodesma licharewi* (Mуромцева), 1984

Табл. IX, фиг. 1а, 1б; 2а, 2б

*Atomodesma licharewi*: Муромцева, 1984, с. 51; табл. 7, фиг. 7; табл. 13, фиг. 2; табл. 14, фиг. 3, 4; табл. 21, фиг. 1—2, но не фиг. 3.

Описание. Раковина крупных размеров, узкая, высокая. Высота больше длины в 2—2,5 раза. Правая створка более вздутая, чем левая, вздутость приурочена к умбональной части и средней. Примакушечная

часть высокая, узкая. Макушки высокие, приостренные, клювовидные, повернуты назад, создается впечатление закручивания. Отношение длины примакушечной части к длине раковины примерно составляет 1/5, 1/6 и более. Замочный край длинный, прямой с задним краем соединяется плавно, без образования угла; без зубов, с одной связочной бороздой вдоль всего края, а не только под макушкой, как описывает В.А. Муромцева (1984). Высокие умбональные септы. Отчетливо виден киль, проходящий от макушки к брюшному краю, намечается подобие киля в задней части и менее отчетливо выраженного в передней. Скульптура — резкие концентрические складки.

Замечания. Близкими формами являются виды рода *Atomodesma* — *A. paichoica* и *A. costata*. Основное отличие от *A. paichoica* разностворчатость раковины *I. licharewi*, высокая примакушечная часть и высокие септы. От *A. costata* отличается отсутствием заднего крыловидного ушка, более правильной ребристостью.

От вида *A. stapanovi*, раковины которого имеют клювовидную макушку, такую же хорошо развитую умбональную септу, он отличается широкой, уплощенной, крыловидной задней частью и угловатым сочленением заднего и замочного краев.

Материал. Десять неполных ядер и их отпечатков. Сборы А.С. Клеца 1983 года.

Местонахождение. Охотский район, правобережье среднего течения руч. Тиктомуака, правый приток р. Бурганджа; верхнепермские отложения, уфимский ярус; обр. 799—2. Охотский район, водораздел рек Кюдагандя и Гранитная в 1,5 км от их слияния; верхнепермские отложения, уфимский ярус; обр. 799—1. Охотский район, среднее течение руч. Маршрутный правого притока р. Акачан; верхнепермские отложения, уфимский ярус; обр. 799—5, обр. 799—6.

### *Intomodesma khabarovi* sp. nov.

Табл. IX, фиг. 3а, 3б

Название вида дано по фамилии Е.П. Хабарова.

Голотип — ИГиГ, № 799—3. Охотский район, бассейн нижнего течения р. Нилгысыг, нижнепермские отложения, ассельский и сакмарский ярус, джуптагинская свита.

Диагноз. Раковина различных размеров, вздутая в умбональной части. Макушки массивные, треугольные, высокие, повернуты вперед. Смычной край длинный, прямой, вдоль него — смычная борозда. Под макушкой — мускульное впечатление.

Описание. Раковина неравностворчатая, различных размеров. Наибольшая вздутость приурочена к умбональной и средней частям створок. Примакушечная часть сравнительно высокая. Передний край длинный, прямой, резко обрывается и переходит в брюшной. Макушки массивные, треугольного очертания, чуть приостренные, сравнительно высокие, повернуты вперед. Смычной край длинный, прямой, вдоль всего края наблюдается смычная борозда. Под макушкой имеется образование, внешне похожее на мускульное впечатление. Скульптура — концентрические складки.

Сравнение. Близким видом является *Intomodesma licharewi*. Основное отличие: массивность макушек, меньшие их размеры, отсутствие септ и килей.

Замечания. Данный вид похож на экземпляр, изображенный у В. А. Муромцевой (1884; табл. 14, фиг. 4), определенный как *Atomodesma licharewi*, отличается лишь меньшими размерами макушек, более широкими и короткими, треугольного очертания, более резким переходом смычного края в брюшной, отсутствием септ и явного кия. Вероятно, эту форму можно было бы отнести к виду *khabarovi*.

Материал. Пять ядер плохой сохранности. Сборы А. С. Клеца, 1983 года.

Местонахождение. Охотский район, бассейн нижнего течения р. Нилгысык; нижнепермские отложения, ассельскосакмарский ярус; обр. 799—3. Охотский район, правобережье среднего течения р. Эльганджа; верхнепермские отложения, кунгурский ярус; обр. 799—4.

### Литература

Кузнецов В. В. Новый род пермских иноцерампоподобных двустворок // *Новости геологии Якутии*. 1973. Вып. 3. С. 23—27.

Лихарев Б. К. Фауна пермских отложений Колымского края. Л., 1934. 148 с. (Тр. Совета по изучению производит. сил; Вып. 14).

В. А. Муромцева. Описание двустворчатых моллюсков // *Пермские морские отложения и двустворчатые моллюски Советской Арктики*. Л.: Недра, 1984. С. 28—119.

Попов Ю. Н. Некоторые пермские палеоциподы, гастроподы и аммониты Верхоянья // *Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР*. 1958. № 12. С. 137—150.

Dickins J. M. Permian Pelecypods from the Carnarvon Basin Western Australia // *Bull. Bur. Miner. Resour. Geol. and Geophys. Austral.* 1956. N 29. P. 22—25.

Dickins J. M. Permian Pelecypods and Gastropods from Western Australia // *Ibid.* 1963. Bul. 63. P. 63—69.

Marwick J. Some new genera of the Myalinidae and Pteriidae of New Zealand // *Trans. Roy. Soc. N.Z.* 1935. Vol. 65. P. 295—303.

Treatise on Invertebrate Paleontology/C. Moore. Vol. 1: Mollusca, 6, Bivalvia. N.Y.: Univ. Kans. press, 1969. 951 p.

Waterhouse J. B. Permian Bivalves from New Zealand // *J. Roy. Soc. N.Z.* 1980. Vol. 10, N 1. P. 97—133.

УДК 564.53(116.1)

А. С. Дагис

## К СИСТЕМЕ И ФИЛОГЕНИИ ЛОНГОБАРДИТИД

Род *Longobardites* и ему близкие роды обычно относились к семейству *Hungaritidae* (Nyatt et Smith, 1905; Arkell et al., 1957; Шевырев, 1968; и др.). Одновременно существовала точка зрения, что род *Longobardites* характеризуется адвентивными элементами лопастной линии, вследствие чего он сближался с родами семейства *Henstroemiidae* (Arthaber, 1911; Кипарисова и др. 1968; Попов, 1961; Бычков, 1976).

Детальная ревизия этой группы была проведена Р. Ассерето (Assereto, 1966), который в пределах лангобардитид, интерпретируемых

им в качестве самостоятельного семейства, выделил два подсемейства: Longobarditinae и Groenlanditinae. К первым он отнес роды, имеющие обычно тонкие оксиконические раковины, маленький или закрытый умбиликус Longobardites (с подродами Intornites и Longobarditoides), Grambergia, Arctohungarites и группу Longobardites mcctagarti, которая заслуживала выделения в качестве самостоятельного рода. Groenlanditinae в схеме Р. Ассерето объединяли более эволютные роды с субтреугольным сечением оборотов, имеющие отчетливые бугорки на ранних стадиях развития. В состав подсемейства были включены роды Groenlandites, Pearylandites, Lenotropites, Prohungarites, группа Hungarites saurus (ныне отнесенная к роду Lenotropites) и Prohungarites. В современных схемах классификации (Tozer, 1971, 1980) сохранена идея р. Ассерето и в систему лонгобардитид внесены небольшие коррективы, в частности исключены из состава семейства роды Prohungarites и Arctohungarites и введено подсемейство Noetlingitinae с двумя родами Noetlingites и Pronoetlingites. Если ограничить объем лонгобардитид двумя подсемействами, как это первоначально было предложено Р. Ассерето, приходится констатировать, что оно включает в основном бореальные роды, т.е. роды, которые распространены в Бореальной области (Дагис, и др., 1979). Исключение составляет лишь типовой род, причем Longobardites s.s. в настоящее время достоверно не известен вне тетических регионов.

Бореальные роды представляют собой, несомненно, гомогенную группировку родственных форм. Древнейшим в этой филогенетической ветви является род Grambergia, появляющийся в самых низких горизонтах бореального анизия. Род отличается довольно большой изменчивостью начальных стадий развития. У типового вида (Попов, 1961) и, вероятно, Grambergia nahwisi (Mc Learn, 1969) начальные обороты округлые в сечении, не скульптурированные. У других видов (*G. olenekensis*, *G. tetsaensis*, *G. mackenzii*) молодые раковины имеют расширенные в разной степени обороты, субкадиконическую форму в целом и в разной степени развитые ребра или мелкие бугорки. Наконец форма, описанная Ю.Н. Поповым (1961) по молодому экземпляру как *Neodalmatites kharaulakhensis*, во взрослом состоянии имеет типичный облик рода Grambergia и скорее относится к этому роду. Для последнего вида на ранних стадиях характерна отчетливо кадиконическая раковина и вендролатеральные бугорки.

Род Groenlandites был описан Б. Каммелом (Kummel, 1953) по небольшим и, вероятно, не вполне взрослым экземплярам, и трудно отличим от молодых грамбергий с широкими начальными оборотами. По всей вероятности, он произошел от последних в результате явлений фетализации. Также от рода Grambergia и в первую очередь от таких видов, как *G. kharaulakhensis*, берет начало род Pearylandites, сохраняющий грубую ребристость и относительную эволютность раковины и на взрослых стадиях. Переходной формой между родами Grambergia и Pearylandites, возможно, является вид, описанный М.Н. Вавиловым и В.В. Аркадьевым (1986) как *Lenotropites boskhoensis*, имеющий гладкую линзовидную инволютную раковину на взрослых стадиях и эволютный кадикоп с уплощенной вентральной стороной и отчетливыми вендро-



латеральными бугорками на ранних стадиях развития. Несомненно очень тесно связанным с родом *Pearylandites* является род *Lenotropites*, отличающийся главным образом лишь характером вентральной стороны — наличием высокого киля, ограниченного желобками (кроме последнего оборота). На близость этих родов указывает присутствие переходных форм. В качестве таковой можно отметить вид, описанный как *Lenotropites solitarius* М.Н. Вавиловым и В.В. Аркадьевым (1986) из нижнеанизийских отложений Севера Средней Сибири. Эта форма очень близка к типовому виду рода *Lenotropites*, но она лишена характерного для этого рода тройного киля на всех стадиях развития и с большим основанием может быть сближена с родом *Pearylandites*.

Система родов *Grambergia*, *Groenlandites*, *Pearylandites* и *Lenotropites* оставляет желать лучшего и несомненно нуждается в основательной ревизии, но близкое родство этих практически синхронных бореальных родов вряд ли может вызвать сомнения.

Все эти роды характеризуются однотипными лопастными линиями, отличающимися лишь количеством умбиликальных лопастей, что коррелятивно связано с относительной высотой оборотов раковины. Насколько известно, они имеют одинаковый онтогенез сутуры и развиваются по плану  $(V_1V_1) LU^1U^2U^4 \dots U^3I(D_1D_1)$ . К этой же группе родов следует отнести описываемый ниже новый род *Azagianites* из среднего анизия (низы зоны *desipiens*). Новый род характеризуется гладкой на всех стадиях поверхностью, эволютной, с относительно тонкими оборотами раковины у юных экземпляров и дисковидной, с сильно заостренной вентральной стороной раковины у взрослых экземпляров, резко увеличивающей толщину оборота с одновременным закруглением вентральной стороны на жилой камере. На всех стадиях род *Azagianites* не отличим от *Grambergia* (в том числе и по строению лопастной линии) и лишь на жилой камере приобретает специфические черты. Происхождение этого рода может быть связано только с родом *Grambergia*.

Более молодые лонгобардитиды — *Longobardites*, *Intornites* и *Longobarditoides*, (последние два таксона часто интерпретируются в качестве подродов рода *Longobardites*), были распространены преимущественно в Тетисе (средний анизий — ранний ладин). Отличительной чертой этих родов является многолопастная сutura, присутствие в ней псевдоадвентивных элементов, субфиллоидная форма седел, и резко оксиконическая форма раковины с закрытым умбиликусом у взрослых экземпляров. Древнейшим в этой группе является род *Intornites* (*I. mctaggarti* появляется в низах среднего анизия Британской Колумбии и Невады). Этот род следует считать преимущественно бореальным, но в среднем—позднем анизии он известен и в регионах, где широко были распространены тетические элементы фауны — в Неваде (*Silberling, Nichols, 1982*).

Наиболее близкую к роду *Intornites* форму раковины и достаточно сложную сутуру имеет род *Grambergia*, но более вероятной предковой формой следует считать род *Lenotropites*. Древнейший вид рода *Intornites mctaggarti* на ранних стадиях имеет кадиконическую

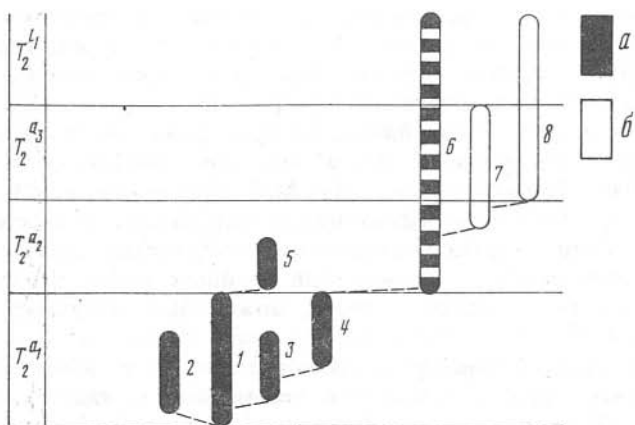


Рис. 1. Схема филогении семейства Longobarditidae. 1—5 подсемейство Grambergiinae: 1 — род Grambergia, 2 — род Groenlandites; 3 — род Pearylandites; 4 — род Lenotropites; 5 — род Azarianites; 6—8 подсемейство Longobarditinae: 6 — род Intornites; 7 — род Longobarditoides; 8 — род Longobardites; а — роды распространены в Бореальной области; б — тетические роды

раковину с высоким килем, ограниченным глубокими бороздками (Mc Learn, 1969) и практически не отличим от рода *Lenotropites*. Высокую оксиконическую раковину, свойственную роду *Intornites*, этот вид приобретает лишь на последнем обороте. Подобные филогенетические связи родов *Lenotropites* и *Intornites* впервые были отмечены Р. Ассерето (Assereto, 1966). Роды *Longobarditoides* и *Longobardites*, которые по хронологическим и хорологическим данным могут быть связаны только с родом *Intornites*, являются чисто тетическими родами.

Итоги проведенного анализа филогенетических связей родов лонгобардитид представлены на рис. 1. Это филогенетическая схема близка к схеме Р. Ассерето (Assereto, 1966) одним, но принципиальным отличием. Исходным для группы в целом принят не род *Prohungarites*, а *Grambergia*. Последний род Р. Ассерето выводил от *Arctohungarites*, который он также включал в состав лонгобардитид, но этому противоречат хронологические данные.

Предки лонгобардитид не ясны. Вероятнее всего их следует искать среди бореальных таксонов, возможно позднеоленекских (спатских) микроцератид. Лонгобардитиды несомненно не являлись слепой ветвью в эволюции цератитин. От раннеанизийских представителей семейства и скорее всего от рода *Grambergia* произошли первые виды рода *Arctohungarites* (*A. involutus* Kipar. и *A. bufonis* Mc Learn), давшие начало ряду бореальных среднеанизийских родов (*Czekanowskites*, *Epiczekanowskites*), которые обычно, без достаточных на то оснований, включаются в семейство *Danubitidae*. От *Longobarditinae* (рода *Intornites*), скорее всего, развились бореальные *Nathorstitidae*.

Приведенная филогенетическая схема позволяет сохранить два подсемейства в пределах семейства *Longobarditidae*, но перевод рода *Grambergia* в подсемейство *Groenlanditinae* создает некоторые номенкла-

турные проблемы. Ю.Н. Поповым (1961) было выделено монотипическое подсемейство Grambergiinae. В предлагаемой системе объединяются два таксона семейственной группы (Groenlanditinae и Grambergiinae) и согласно статье 23(1) Международного кодекса зоологической номенклатуры следует сохранить древнейшее название, т.е. Grambergiinae Popow, 1961.

Ниже приведено описание нового рода. Оригинальная коллекция хранится в Монографическом отделе Геологического музея Института геологии и геофизики СО АН СССР, № 807.

#### ПОДСЕМЕЙСТВО GRAMBERGIINAE POPOW, 1961

##### Род *Azarianites* Dagys, gen. nov.

Название рода дано в память известного исследователя мезозоя Закавказья и друга Нораира Рубеновича Азаряна.

Типовой вид — *Azarianites taimyrensis* sp. nov.; анзийский ярус, зона Czekanowskites decipiens Восточного Таймыра.

Диагноз. Раковина на ранних стадиях эволютная с округлой формой оборотов и закругленной вентральной стороной. Взрослая раковина уплощенная с боков, отчетливо оксиконическая с острой вентральной стороной. Умбиликус полностью закрытый. На жилой камере форма раковины резко меняется, происходит сильное расширение оборота к устью, исчезает киль и вентральная сторона становится округленной. Устье простое с сильным адоральным выступом. Поверхность раковины гладкая на всех стадиях развития. Отмечаются лишь низкие слабо сигмоидально изогнутые струйки роста.

Лопастная линия с 6—7 индивидуализированными лопастями во внешней части, зазубренными только у основания. В онтогенезе усложнение линии происходит за счет образования умбональных лопастей и смещения четных элементов во внешнюю сторону, а нечетных на внутреннюю. Формула лопастной линии

$$(V_1V_1)LU^1U^2U^4U^6U^8:U^7U^5U^3I(D_1D_1)$$

Видовой состав — типовой вид.

Сравнение. От рода *Grambergia* отличается формой раковины на жилой камере, а именно резко утолщенным оборотом и закругленной вентральной стороной. Этими же особенностями, а также более сложной лопастной линией, описываемый род отличается от рода *Groenlandites*.

##### *Azarianites taimyrensis* Dagys, sp. nov.

Табл. X. фиг. 1—3.

Название вида по Таймырскому полуострову.

Голотип — ИГиГ № 1/807; Восточный Таймыр, мыс Цветкова; анзийский ярус, зона Czekanowskites decipiens.

Описание. На первых четырех оборотах раковина эволютная, со слабо объемлющими оборотами. Сечение оборотов поперечно-овальное или округлое, вентральная сторона закруглена, неотчетливый киль появляется лишь на 4 обороте. На 5—6 оборотах происходит

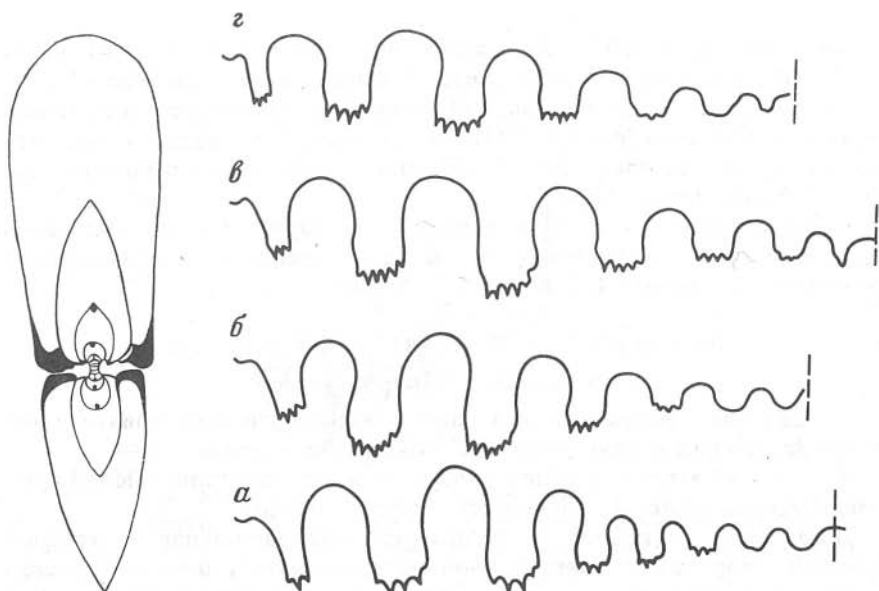


Рис. 2. Поперечное сечение раковины *Azarianites taimyrensis*; экз. N 5/807

Рис. 3. Лопастные линии *Azarianites taimyrensis*: а — экз. N 1/807; б — экз. N 3/807; в — экз. N 5/807; г — экз. N 7/807; Восточный Таймыр, мыс Цветкова; анзийский ярус, зона *decipiens*

резкое увеличение высоты оборотов, увеличение степени объемности и инволютности раковины. Форма поперечного сечения оборотов становится удлинненно-треугольной, резко приостряется вентральная сторона. Раковина на этой стадии имеет вид тонкого, полностью инволютного оксикона, с очень маленьким или закрытым умбиликусом. На жилой камере форма раковины вновь резко меняется. Происходит сильное расширение оборота к устью, расширяется вентральный край, где сначала появляются неотчетливые вентро-латеральные плечики, а вблизи устья вентральная сторона становится округленной. Поперечное сечение оборота приобретает удлинненно-овальную форму, причем положение наибольшей толщины смещается к вентральному краю (рис. 2). Жилая камера короткая, не более 1/2 оборота. Устье простое с сильным выступом.

#### Размеры (мм)<sup>1</sup>

	Д	Д <sub>1</sub>	В	В <sub>1</sub>	Ш	Ш <sub>1</sub>
Голотип	49,7	38,2	26,8	21,0	12,6	8,9
2/807	54,7	42,2	28,0	23,5	16,1	10,8
3/807	54,1	—	29,2	24,7	14,0	11,5
4/807	47,5	36,1	26,4	22,7	13,0	9,5

<sup>1</sup> Д — диаметр раковины устья; Д<sub>1</sub> — диаметр у конца фрагмокона; Ш — ширина оборота у устья; Ш<sub>1</sub> — то же у конца фрагмокона; В — высота оборота у устья; В<sub>1</sub> — то же у конца фрагмокона.

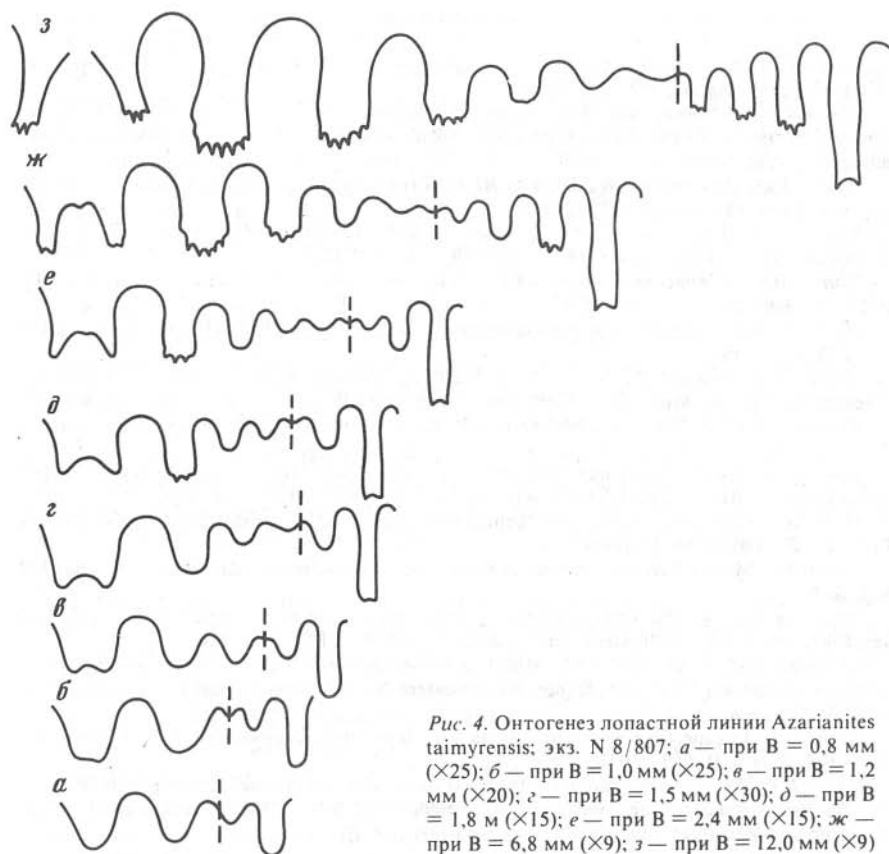


Рис. 4. Онтогенез лопастной линии *Azarianites taimyrensis*; экз. N 8/807; а — при  $V = 0,8$  мм ( $\times 25$ ); б — при  $V = 1,0$  мм ( $\times 25$ ); в — при  $V = 1,2$  мм ( $\times 20$ ); г — при  $V = 1,5$  мм ( $\times 30$ ); д — при  $V = 1,8$  мм ( $\times 15$ ); е — при  $V = 2,4$  мм ( $\times 15$ ); ж — при  $V = 6,8$  мм ( $\times 9$ ); з — при  $V = 12,0$  мм ( $\times 9$ )

**Скульптура.** Поверхность раковины гладкая на всех стадиях развития. Имеются лишь слабо выраженные струйки роста незначительно сигмоидально изогнутые.

**Лопастная линия** (рис. 3, 4). Состоит, как правило, из 6 лопастей во внешней части из которых 1—2 приумбикальные незазубрены. Развитие лопастной линии можно представить в следующем виде —  $VL:ID$  ---  $VLU^1:ID$  ---  $VLU^1U^2:ID$  ---  $(V_1V_1)LU^1U^2:U^3I(D_1D_1)$  ---  $(V_1V_1)LU^1U^2U^4U^6U^8:U^7U^5U^3I(D_1D_1)$ .

**Изменчивость.** Незначительно варьируют лишь размеры раковин и относительная ширина и высота оборотов. Изменения в строении внешней части лопастной линии показаны на рис. 3.

**Сравнение.** Род монотипичен. Экземпляры без жилой камеры очень близки к некоторым видам рода *Grambergia*, но отличаются более приостренным вентральным краем.

**Распространение.** Средний анизий, зона *decipiens*, подзона *ventroplana* Таймыра.

**Материал.** Восточный Таймыр, мыс Цветкова — 20 экз. В одной конкреции с *Arctohungarites ventroplana*.

## Литература

- Бычков Ю.М. Аммоноидеи//Атлас триасовой фауны и флоры Северо-Востока СССР. Москва: Недра, 1976. С. 92—151.
- Вавилов М.Н., Аркадьев В.В. Новые и редкие аммоноидеи среднего и позднего триаса Средней Сибири//Биостратиграфия мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1986.
- Дагис А.С., Архипов Ю.В., Бычков Ю.М. Стратиграфия триасовой системы Северо-Востока Азии. М.: Наука, 1979. 241 с.
- Кипарисова Л.Д., Попов Ю.Н., Робинсон В.Н. Цератиты//Основы палеонтологии: II. Моллюски — головоногие. М.: Недра, 1958. С. 21—52.
- Попов Ю.Н. Триасовые аммоноидеи Северо-Востока СССР. Л., 1961. 179 с. (Тр. НИИГА; Вып. 79).
- Шевырев А.А. Триасовые аммоноидеи Юга СССР. М., 1968. 119. 272 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 119).
- Arkell W.J., Kummel B., Wright C.M. Mesozoic ammonoidea//Treatise on Invertebrate Paleontology, pt. H: Mollusca 4. Geol. Soc. Amer. and Univ. Kans. press, 1957. P. 80—437.
- Arthaber G. Die Trias von Albanien//Beitr. Paläont. Geol. Öst-Ung. 1911. Bd. 24. S. 169—277.
- Assereto R. Note tassonomiche sul genere Longobardites Mojsisovics con revisione delle specie italiane//Riv. ital. paleontol. e stratigr. 1966. Vol. 72, N 4. P. 933—998.
- Hyatt A., Smith J.P. The Triassic cephalopod genera of America//Geol. Surv. Profess. Pap. Ser. C. 1905. N 40. P. 394.
- Kummel B. Middle Triassic ammonites from Peary Land//Medd. Grenland. 1953. Bd. 127. N 1. S. 1—21.
- Mc Learn F.H. Middle Triassic (Anisian) ammonoids from Northeastern British Columbia and Ellesmere island//Bull. Geol. Surv. Canada. 1969. Vol. 170. P. 1—90.
- Silberling N.J., Nicholson K.M. Middle Triassic molluscan fossils of biostratigraphical significance from the Humboldt Range, Northwestern Nevada//Geol. Surv. Profess. Pap. 1982. N 1207. 77 p.
- Tozer E.T. Triassic time and ammonoids: problems and proposals//Canad. J. Earth Sci. 1971. Vol. 8, N 8. P. 989—1031.
- Tozer E.T. Triassic ammonoids: classification, evolution and relationship with Permian and Jurassic forms//Systematics Association Spec. Vol. N 18. The Ammonoidea. L.; N.Y.: Acad. press, 1980. P. 65—99.

УДК 564.53:551.761.2(571.1/5)

А.Г. Константинов

### НОВЫЙ РОД СРЕДНЕТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕИ СЕВЕРА СРЕДНЕЙ СИБИРИ

В верхнеанизийских отложениях севера Средней Сибири к западу от устья р. Лены (Восточный Таймыр, побережье Оленекского залива, Оленекская протока р. Лены) встречаются своеобразные бейрихитиды, веретенообразное распространение которых в разрезах ограничено нижней подзоной зоны *Frechites nevadanus* — *Pararoproceras tetsa* (Дагис, Константинов, 1986).

Впервые изображение одного вида из этой группы аммоноидей, отнесенного Л.Д. Кипарисовой к роду *Beurichites* Waagen, 1895 — *Beurichites migayi* Kipar. на материале из анизийского яруса Восточного Таймыра (мыс Цветкова) было приведено в "Основах палеонтологии" (Кипарисова, 1958, табл. IX, фиг. 4), описание которого было опубликовано



но значительно позднее Ю.М. Бычковым и Л.Д. Кипарисовой (Бычков, Кипарисова, 1968). Ю.Н. Попов (Попов, 1961) из сборов И.С. Грамберга 1955 г. также из анизия мыса Цветкова описал *Gymnotoceras tuberculatum* и *Frechites laptevi*. Впоследствии В.Ф. Возиным и В.В. Тихомировой воспроизведены изображения и дано краткое описание названных выше видов (Возин, Тихомирова, 1964). В более поздних работах в приведенных списках фауны некоторые авторы (Вавилов, 1973; Вавилов, Каплан, 1974) оставляли сначала родовую принадлежность этих видов в первоначальной трактовке, в настоящее время большинством исследователей (Аркадьев, Вавилов, 1984; Дагис, Архипов, Бычков, 1979; Дагис, Казаков, 1982, 1984; Дагис, Константинов, 1986) они относятся к роду *Frechites* Smith, 1932.

Однако ряд морфологических особенностей раковины и скульптуры, а также их изменение в индивидуальном морфогенезе — высокие тонкорребристые до почти гладких внутренние обороты, отсутствие хорошо выраженных бугорков на вентральном крае, общее усиление ребристости с ростом — позволяет выделить эти виды в самостоятельный род *Frechitoides* gen. nov. Впервые на необходимость выделения вида *Frechites? migayi* (Kipar.) в самостоятельный род обратил внимание автора А.С. Дагис.

Материалом для настоящей работы послужила коллекция, содержащая около 200 экземпляров, собранная сотрудниками ИГиГ СО АН СССР, СНИИГГиМС во время многолетних работ по изучению биостратиграфии триасовых отложений севера Сибири (А.С. Дагис, Н.И. Курушин, В.Г. Князев); использованы сборы автора 1985 г. из верхнего анизия мыса Цветкова. Наличие массового топотипического материала, собранного иногда из одного маломощного прослоя, а также точная привязка находок фауны к разрезу позволяет достаточно уверенно судить об индивидуальной изменчивости отдельных видов. Также были просмотрены оригиналы в коллекциях Ю.Н. Попова, Ю.М. Бычкова и Л.Д. Кипарисовой, хранящиеся в ЦНИГР музее им. Ф.Н. Чернышева г. Ленинграда. Ниже приводится описание рода *Frechitoides* gen. nov.

Фотографии и рисунки, приведенные в тексте, выполнены автором. Автор искренне признателен А.С. Дагису за оказанную помощь и консультации при выполнении данной работы.

Оригинальная коллекция N 805 хранится в Монографическом Отделе Геологического музея Института геологии и геофизики СО АН СССР, г. Новосибирск.

#### СЕМЕЙСТВО BEYRICHITIDAE SPATH, 1934

#### Род *Frechitoides* Konstantinov, gen. nov.

*Beyrichites*: Кипарисова, 1958 (part.), с. 36; Бычков, Кипарисова, 1968, с. 302.

*Frechites*: Попов, 1961 (part.), с. 81.

*Gymnotoceras*: Попов, 1961 (part.), с. 79.

*Hollandites*: Кипарисова, 1958, с. 36 (part.); Бычков, Кипарисова, 1968 (part.), с. 304.

Название рода по сходству с родом *Frechites*.

Типовой вид. *Beyrichites migayi* Kiparisova, 1964; Восточный Таймыр, мыс Цветкова; средний триас, анизийский ярус.

Диагноз. Раковины крупные, умеренно инволютные с оборотами быстрорастущими в высоту, на средних стадиях роста дискоконовые, с возрастом становятся платиконовыми. Поперечное сечение последнего оборота субпрямоугольные, вытянутое в высоту. Боковые стороны с радиальными ребрами и складками, образующими продолговатые бугорки вблизи умбиликального края, в меньшей степени — у вентрального. На вентральной стороне внутренних оборотов слабый срединный киль, сглаживающийся с ростом. Умбиликальная стенка высокая, отвесная. Умбиликус умеренно узкий. Лопастная линия субаммонитовая с гофрированными стенками и вершинами седел; на боковой стороне до умбиликального края четыре лопасти, на умбиликальной стенке — несколько вспомогательных зубцов.

Описание. На ранних стадиях роста (1—3 оборот) раковины офиоконовые, эволютные со слабообъемлющими оборотами поперечно-овального сечения. С ростом, на 4—5 оборотах, раковины становятся дисконовыми, инволютными со слабо выпуклыми боковыми сторонами и округленной, крышевидной вентральной. Обороты сильнообъемлющие округленно-треугольного сечения с максимальной шириной вблизи умбиликального края. Взрослые раковины (6—7 обороты) уплощенные с боков или средней толщины, умеренно инволютные с субпрямоугольным поперечным сечением оборотов. Умбиликус глубокий, умбиликальная стенка высокая, крутая. Жилая камера короткая, занимает 0,5—0,7 оборота, иногда отделена от фрагмакона пережимом (табл. XI, фиг. 5).

Боковые стороны молодых экземпляров несут частые радиальные s-образно изогнутые ребра, простые и дихотомирующие. На вентральном крае ребра резко изгибаются вперед и подходят к слабому срединному килю. С ростом ребра и срединный киль сглаживаются, на боковых сторонах только струйки роста. Эта стадия сглаживания ребристости различна по силе и продолжительности как в пределах одного вида, так и у разных видов. На средних и поздних стадиях роста (5—6 обороты) на боковых сторонах развиты редкие (до 8—10 на оборот) s-образно изогнутые ребра и складки, образующие продолговатые приумбиликальные бугорки, усиливающиеся перед жилой камерой. Скульптура жилой камеры резко отлична от всех предыдущих стадий роста и состоит из частых, относительно тонких простых ребер, начинающихся в виде струек у умбиликального края и несколько усиливающихся в верхней части боковых сторон. На вентральную сторону ребра не переходят, здесь развиты струйки роста, образующие вентральный выступ.

Генетическая формула лопастной линии  $(V_1V_1)LU^1I_2I_1\{(I_1^2I_1^2): I_1^1I_1(D_1D_1)$ , строение вспомогательной части лопастной линии, расположенной на умбиликальной стенке и частично на внутренней стороне оборота, сильно изменчиво. Характерна асимметрия лопастной линии, затрагивающая вспомогательные элементы.

Видовой состав. Три вида: *Frechitoides migayi* (Kiparisova); *F. olenekensis* sp. nov.; *F. carinatus* sp. nov.; из верхнего анизия, зоны *Frechites nevadanus*, подзоны *Paraporanoceras tetsa* севера Средней Сибири.

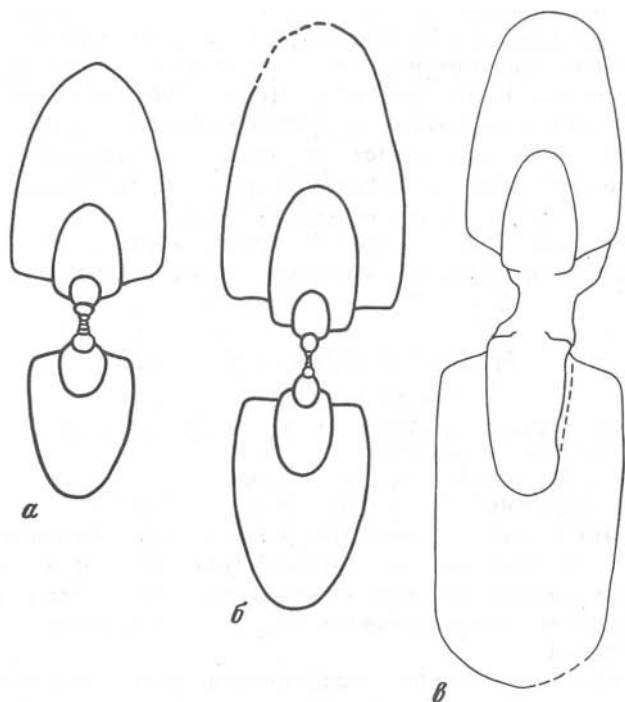


Рис. 1. Поперечные сечения раковин *Frechitoides migayi* (Kiparisova): а — экз. 805/15, б — экз. 805/14; Оленекский залив моря Лаптевых, руч. Стан-Хая-Юргэ; анизийский ярус, зона *Frechites nevadanus*, подзона *Pararoranosceras tetsa*; в — экз. 805/13; Восточный Таймыр, район мыса Цветкова, Кешин ключ; возраст тот же

Сравнение. От *Beurichites* Waagen, 1895 описываемый род отличается общей формой раковины на поздних стадиях роста: у рода *Beurichites* раковина дискоконовая с узкой, округленной вентральной стороной, в то время как у *Frechitoides* gen. nov. взрослая раковина — инволютный платикон с широкой уплощенной вентральной стороной. Кроме того, для *Beurichites* характерно сглаживание скульптуры с ростом, у нового рода она, напротив, с ростом усиливается.

От *Frechites* Smith, 1932 отличается более тонкими и высокими оборотами, более узким умбиликусом, отсутствием отчетливых бугорков на вентральных концах ребер, а также строением лопастной линии во вспомогательной части: у рода *Frechites* I<sub>1</sub>: на внешней стороне оборота не обособлена морфологически от вспомогательных зубцов, у рода *Frechitoides* gen. nov. I<sub>1</sub>: отделена от вспомогательной части линии четким седлом.

Замечания. Взрослый экземпляр, относящийся к новому роду и происходящий из анизийских отложений мыса Цветкова на Восточном Таймыре, изображен в "Основах палеонтологии" (Кипарисова, 1958; табл. IX, фиг. 7) под названием *Hollandites* aff. *organi* Smith, позднее отнесен к *H. orientalis* Byt. et Kip. (Бычков, Кипарисова, 1968; табл. 70, фиг. 2). Однако голотип *H. orientalis* Byt. et Kipar., описанный

по материалу с верховьев р. Колымы, значительно отличается от таймырского экземпляра более широкими и редкими ребрами на жилой камере, относительно низким и менее объемлющим последним оборотом. Описанные Ю.Н. Поповым (Попов, 1961) *Frechites laptevi* и *F.cf. lawsoni* Smith хотя и имеют поперечное сечение оборотов, близкое к *Frechites*, но четко отличаются от последнего тонкой и высокой раковиной, более редкими ребрами на поздних стадиях роста, отсутствием двойной туберкуляции на концах ребер.

Распространение. Средний триас, анизийский ярус; зона *Frechites nevadanus*, подзона *Pararoranceras tetsa* севера Средней Сибири.

### *Frechitoides migayi* (Kiparisova.)

Табл. XI: фиг. 1—5, рис. 1, 2

*Beyrichites migayi*: Кипарисова, 1958; с. 36, табл. IX, фиг. 4, рис. 24 в; Бычков, Кипарисова, 1968; с. 302, табл. 69, фиг. 2, 3

*Frechites laptevi*: Попов, 1961, с. 81, табл. XVII, фиг. 5;

*Gymnoceras tuberculatum*: Попов, 1961; с. 79, табл. XVII, фиг. 1.

**Форма.** На первых 2—3 оборотах раковина офиконосовая с широкой пологовыпуклой вентральной стороной (рис. 1). Вентральный край округленно-угловатый. Боковые стороны пологовыпуклые, поперечное сечение оборотов поперечно-овальное, затем округлое. Умбиликус широкий, мелкий.

На 4—5 обороте раковина дисконосовая, умеренно инволютная с удлиненно-овальным, округленно-треугольным сечением оборотов. На 5 обороте формируется умбиликальная стенка, обороты сильно объемлющие, охватывают более двух третей предыдущего оборота.

На 6—7 обороте вентральная сторона крышевидная, затем уплощенная, поперечное сечение оборотов субпрямоугольное, сильно вытянутое в высоту. Умбиликальный край резкий, угловатый, умбиликальная стенка высокая, умбиликус глубокий, занимает 17—19% диаметра раковины.

Жилая камера занимает 0,5—0,7 оборота, устье латерально-синусного типа.

**Размеры (мм) и отношения (%).**

N	д	в	ш	ду	в/д	ш/д	ду/д
805/1	14,5	7	4,6	3,8	48	32	26
805/2	25,6	13	7,1	4,6	51	28	18
805/3	31	15,5	8,7	5,3	50	28	17
805/4	40,8	20,5	14	7	50	34	17
805/5	44,5	21,3	15,3	9	48	34	20
805/6	57	28,8	18	8,3	51	32	15
805/7	42	20,7	14,1	7,6	49	34	18
805/8	61,6	30,4	18,3	9,9	49	29	16
805/9	75	36,5	23,8	14,4	49	32	19
805/10	24,8	12,4	7	4,8	50	28	19

**Скульптура.** На первых двух оборотах раковина гладкая. На 3—4 оборотах на боковых сторонах частые, простые, s-образно

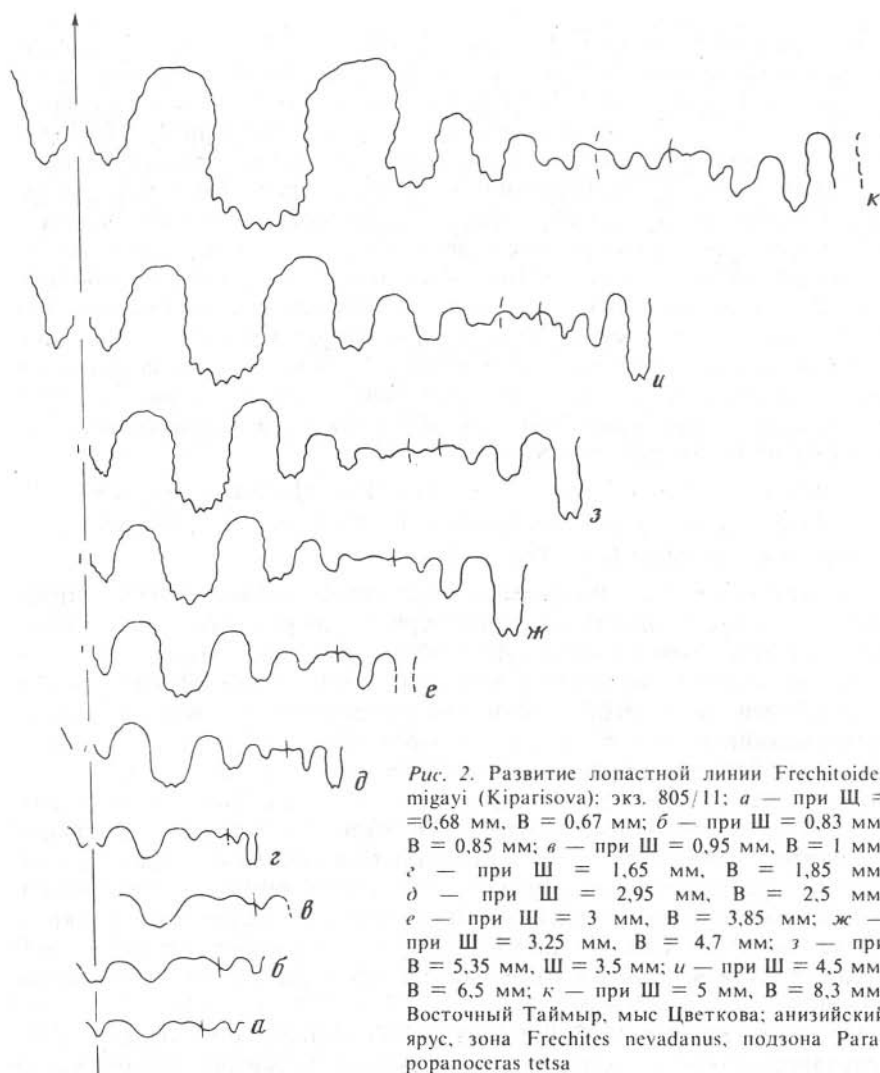


Рис. 2. Развитие лопастной линии *Frechitoides migayi* (Kiparisova): экз. 805/11; а — при Ш = 0,68 мм, В = 0,67 мм; б — при Ш = 0,83 мм, В = 0,85 мм; в — при Ш = 0,95 мм, В = 1 мм; г — при Ш = 1,65 мм, В = 1,85 мм; д — при Ш = 2,95 мм, В = 2,5 мм; е — при Ш = 3 мм, В = 3,85 мм; ж — при Ш = 3,25 мм, В = 4,7 мм; з — при В = 5,35 мм, Ш = 3,5 мм; и — при Ш = 4,5 мм, В = 6,5 мм; к — при Ш = 5 мм, В = 8,3 мм; Восточный Таймыр, мыс Цветкова; анизийский ярус, зона *Frechites nevadanus*, подзона *Parapropanoceras tetsa*

изогнутые ребра, которые с ростом сглаживаются (5 оборот — начало 6 оборота) и остаются только у вентрального края в виде косо поставленных вперед коротких туберкул (табл. XI, фиг. 2, 3). На 6—7 обороте вблизи умбиликального края появляются редкие радиальные складки (до 4—5 на 0,5 оборота). Перед жилой камерой ребра немного усиливаются, учащаются за счет раздвоения и образования промежуточных ребер (табл. XI, фиг. 5). Боковые стороны конечной жилой камеры несут частые, простые ребра, несколько усиливающиеся у вентрального края. На вентральную сторону ребра не переходят, здесь развиты струйки и линии роста, образующие вентральный выступ.

Лопастная линия. При  $Ш = 0,68$  мм,  $В = 0,67$  мм линия платилопастная, лопасти V и D узкие, L и I широкие, в вершине седла L/I мелкая  $U^1$  (рис. 2а). При  $Ш = 0,83$  мм,  $В = 0,85$  мм вентральная и дорсальная лопасти разделены на две ветви (рис. 2б). При  $Ш = 0,95$  мм,  $В = 1$  мм (начало 3 оборота) происходит деление внутренней боковой лопасти на две с запаздыванием внешней ветви (рис. 2в). Далее, при  $Ш = 2,95$  мм,  $В = 2,5$  мм лопасть  $I^1$ , образовавшаяся ранее на седле  $I_2/I_1$  испытывает симметричное деление на 2 лопасти, одна из которых переходит на наружную, другая — на внутреннюю сторону оборота (рис. 2д), лопасти L и  $U^1$  начинают зазубриваться в основании. При  $Ш = 3$  мм,  $В = 3,85$  мм на седле  $I_1^1/I_1^1$  образуется лопасть  $I^2$  (рис. 2е), которая затем испытывает симметричное деление и смещается на внешнюю сторону оборота. Впоследствии стенки и вершины седел приобретают гофрировку (рис. 2з, и, к). Развитие лопастной линии происходит по следующей схеме:

$$VL:ID \rightarrow (V_1V_1)LU^1:I(D_1D_1) \rightarrow (V_1V_1)LU^1I_2:I_1(D_1D_1) \rightarrow (V_1V_1)LU^1, \\ I_2I^1I_1(D_1D_1) \rightarrow (V_1V_1)LU^1I_2I^1:I_1^1I_1(D_1D_1) \rightarrow (V_1V_1)LU^1I_2I^1I_1^1I_1^1I_1(D_1D_1) \rightarrow \\ (V_1V_1)LU^1I_2I_1^1(I_1^1I_1^1):I_1^1I_1(D_1D_1).$$

Изменчивость. Возрастная изменчивость описана выше. Индивидуальная изменчивость основных параметров раковины незначительная. Наиболее сильно варьирует скульптура, в частности сила ребер на ранних стадиях роста (3—4 оборота), различна продолжительность стадии сглаживания ребристости. Так в одной выборке из одного слоя, насчитывающей около 30 экземпляров на ранних стадиях роста, есть как тонкорребристые, почти гладкие формы (табл. XI, фиг. 1, 2), так и более груборребристые формы, у которых более отчетливым становится и срединный вентральный киль. На стадии сглаживания скульптура одних экземпляров представлена только струйками роста, у других ребра лишь ослабевают на боковых сторонах, оставаясь в виде коротких косо поставленных вперед туберкул на вентральном крае. Также меняется сила и частота приумбиликальных бугорков. Некой индивидуальной изменчивости подвержена лопастная линия во вспомогательной части.

Сравнение. От наиболее близкого *Frechitoides olenekensis* sp. nov. отличается менее вздутыми и низкими последними оборотами, менее грубыми ребрами на поздних стадиях роста. Кроме того, в целом у *F. olenekensis*  $\pm$  отличие от *F. migayii* очень продолжительна стадия сглаживания ребристости, приумбиликальные бугорки в месте раздвоения ребер наблюдаются в конце фрагмакона за 0,5 оборота и менее до жилой камеры. У *F. migayii* не образуется таких сильных приумбиликальных и привентральных бугорков на концах ребер, как это наблюдается у *F. olenekensis* sp. nov.

Замечания. Ю.Н. Попов (Попов, 1961) описал из анизийских отложений мыса Цветкова (Восточный Таймыр) *Gymnotoceras tuberculatum* и *Frechites laptevi*. Оба вида имеют близкую форму раковины и скульптуру, в частности хорошо выраженные приумбиликальные бугорки. Вентральная сторона голотипов обеих форм округленно-крышевидная, что наблюдается и у *F. migayii* при приблизительно тех же



размерах раковины. Более сильная туберкуляция ребер у *G. tuberculatum* на вентральном и умбиликальном крае, вероятно, объясняется индивидуальной изменчивостью. Эти формы ничем существенно не отличаются от описываемого вида и, скорее всего, являются синонимами последнего.

**Местонахождение и материал.** Восточный Таймыр, мыс Цветкова — 130 экз., Оленёкский залив моря Лаптевых у пос. Ыстаннах-Хочо — 10 экз., руч. Стан-Хая-Юрэгэ — 20 экз., у пос. Улахан-Крест — 10 экз.; дельта р. Лены, Оленёкская протока, руч. Таас-Крест — 10 экз.

*Frechitoides olenekensis* sp. nov.

Табл. XI, фиг. 6; табл. XII, фиг. 1; рис. 3

*Hollandites* aff. *organi*: Кипарисова, 1958; табл. 9, фиг. 7

*Hollandites orientalis*: Бычков, Кипарисова, 1968; табл. 70, фиг. 2 (non фиг. 1 = *H. orientalis* Byt. et Kipar).

**Название вида по р. Оленёк.**

**Голотип** — ИГиГ N 805/20; Оленёкский залив моря Лаптевых у пос. Улахан-Крест; анизийский ярус, зона *Frechites nevadanus*, подзона *Parapropanoceras tetsa*.

**Диагноз.** Раковины с относительно толстыми и низкими оборотами. Поперечное сечение последнего оборота округленно-прямоугольное с плавным, хорошо округленным вентральным и умбиликальным краями. Умбиликальная стенка сравнительно низкая. На средних стадиях роста раковина от гладкой до тонкоребристой, на боковых сторонах последнего оборота развиты грубые ребра, сильно вздутые у умбиликального края, в меньшей степени у вентрального. На жилой камере простые, слабо s-образно изогнутые ребра.

**Форма.** На ранних оборотах раковина офиоконовая, со слабообъемлющими оборотами поперечно-овального, округлого сечения. С ростом, на 4 обороте, возрастает относительная высота и степень объемлемости оборотов, обороты удлиненно-овального сечения. В конце 4-го — начале 5-го оборота формируется умбиликальная стенка. Вентральная сторона крышевидная, с поднятием посредине, вентральный край округленный, боковые стороны уплощенные, максимальная толщина оборота вблизи умбиликального края. На 6—7 обороте, вентральная сторона уплощается, обороты округленно-прямоугольного сечения.

Жилая камера занимает немногим более 0,5 оборота.

**Размеры (мм) и отношения (%).**

N	д	в	ш	ду	в/д	ш/д	ду/д
805/20	57,4	27	18	12,1	47	31	21
805/21	71,6	34,3	23,6	14	48	33	20
805/22	51,5	24,9	18,6	8,7	48	36	17
805/23	82,3	41	21,5	12,5	50	26	15
805/24	61,3	30,4	18,3	9,3	50	30	15
—	85,5	42,3	21	4,2	50	25	17
805/25	44,5	19,8	14,3	9,5	44	32	21

**Скульптура.** На ранних стадиях роста боковые стороны несут частые s-образно изогнутые ребра, на вентральном крае резко из-

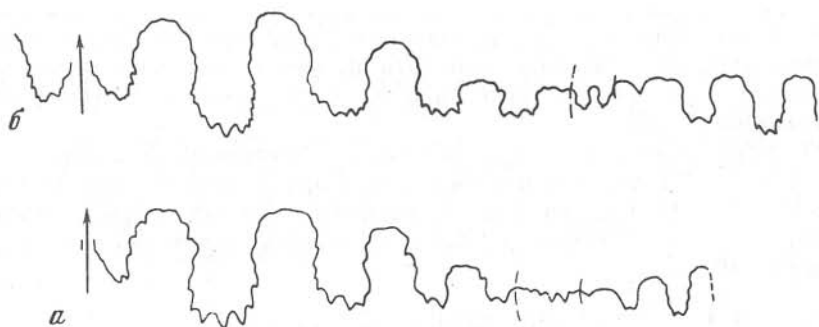


Рис. 3. Лопастная линия *Frechitoides olenekensis* sp. nov.: а — экз. 805/25 (×1,2); Оленекский залив моря Лаптевых у пос. Улахан-Крест; анизийский ярус, зона *Frechites nevadanus*, подзона *Parapropanoceras tetsa*; б — экз. 805/24 (×1,2); местонахождение и возраст те же

гибающиеся вперед и переходящие на вентральную сторону, доходя до слабого срединного киля. Далее с ростом ребра сглаживаются на боковых сторонах и здесь наблюдаются только струйки и линии роста. На заключительной стадии роста, перед жилой камерой и в начале ее, скульптура состоит из чередования более грубых, вздутых у умбиликального края главных ребер и более коротких и слабых промежуточных (7 главных и 7 промежуточных на 0,5 оборота у экз. N 20/805). На жилой камере развиты частые простые радиальные ребра.

Лопастная линия (рис. 3) Аналогична таковой вышеописанного вида. Ширина седел и лопастей примерно одинакова.

Изменчивость. Насколько позволяет судить имеющийся материал, индивидуальная изменчивость заключается в вариациях относительной высоты и ширины оборотов и коррелятивно связанной с последними силы скульптуры на поздних стадиях роста. Так у экземпляров с относительно тонкой раковиной и высокими оборотами ребра в конце фрагмакона и в начале жилой камеры только вздуты у умбиликального края, образуя удлиненные вдоль ребра слабые валики. По-видимому, эти вздутия у некоторых экземпляров полностью исчезают и заметны только на 1—2 ребрах. Экземпляры с относительно толстой раковиной имеют более низкие обороты и грубую скульптуру: на поздних стадиях роста наблюдается чередование грубых, сильно вздутых у умбиликального края ребер и более слабых промежуточных. У толстых форм эта стадия вздутых ребер продолжительнее чем у тонких.

Сравнение. Отличия от *Frechitoides migayi* даны в описании этого вида. От нижеописанного *F. carinatus* sp. nov. отличается гораздо менее рельефным срединным килем на внутренних оборотах, а также почти гладкой раковиной на средних стадиях роста, в то время как у *F. carinatus* sp. nov. стадия сглаживания ребристости слабо выражена и проявляется лишь в частичном ослаблении ребер на боковых сторонах.

Замечания. Близкую форму раковины и скульптуру имеет описанный Дж.П. Смитом (Smith, 1914; с. 105, табл. LIV, фиг. 1—4) *Ceratites (Hollandites) organi*, от которого описываемый вид отличается тонкими и менее груборебристыми внутренними оборотами.

Местонахождение и материал. Оленёкский залив моря Лаптевых у пос. Улахан-Крест — 10 экз.

*Frechitoides ? carinatus* sp. nov.

Табл. XII, фиг. 2—5; рис. 4

Название вида от *carinatus* (лат.) — килеватый.

Голотип. ИГиГ N 805/28; Оленёкский залив моря Лаптевых, руч. Стан-Хая-Юрэгэ; анизийский ярус, зона *Frechites nevadanus*, подзона *Pararopanosceras tetsa*.

Диагноз. Раковины умеренно инволютные, средней толщины. Поперечное сечение последних 2 оборотов округленно-трапециевидное, вытянутое в высоту; затем субпрямоугольное с широкой, уплощенной вентральной стороной. Боковые стороны с частыми, сравнительно сильными S-образно изогнутыми простыми и раздваивающимися ребрами, начинающимися от приумбиликальных бугорков. На вентральной стороне внутренних оборотов киль, исчезающий с ростом.

Форма. На 1—3 оборотах раковина офиоконовая с широким, мелким умбиликусом. Обороты слабообъемлющие поперечно-овального, округлого сечения. С ростом, на 4-м обороте, увеличивается относительная высота и степень объемлемости оборотов, на 5 обороте образуется умбиликальная стенка, вентральная сторона уплощенно-крышевидная, вентральный и умбиликальный края округленные, боковые стороны пологовыпуклые.

На 6—7 обороте вентральная и боковые стороны уплощенные, поперечное сечение оборотов трапециевидное, вытянутое в высоту, затем субпрямоугольное. Обороты сильнообъемлющие, охватывают более 2/3 высоты предыдущего.

Жилая камера занимает около 0,5 оборота, устье не сохранилось.

Размеры (мм) и отношения (%).

N	д	ду	в	ш	ду/д	в/д	ш/д
805/28	37,2	—	19,6	12,7	—	53	39
	57	9,6	28,1	—	17	49	—

Скульптура. На первых 2 оборотах раковина гладкая. На 3 обороте на боковых сторонах появляются тонкие, S-образно изогнутые редкие ребра (8 на оборот), между ними иногда по одному промежуточному. На 4—5 оборотах ребра частые, довольно сильные, простые и раздваивающиеся от приумбиликальных бугорков. Реже от последних отходит по 3 ребра (табл. XII, фиг. 4). На боковых сторонах они несколько ослаблены, усиливаются и резко изгибаются вперед на вентральном крае, где приобретают вид косопоставленных вперед, продолговатых бугорков. На вентральной стороне ребра ослабевают и едва доходят до срединного киля (табл. XII, фиг. 4б). Перед жилой камерой и в начале ее боковые стороны несут ребра,

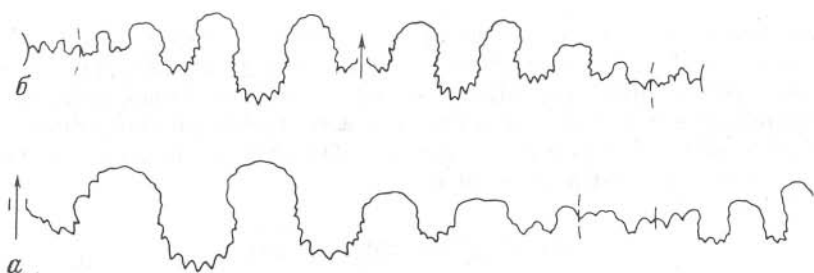


Рис. 4. Лопастные линии *Frechitoides carinatus* sp. nov.: а — экз. 805/28 ( $\times 1,2$ ); Оленекский залив моря Лаптевых, руч. Стан-Хая-Юрэгэ; анизийский ярус, зона *Frechites nevadanus*, подзона *Parapanoceras tetsa*; б — экз. 805/29 ( $\times 1,2$ ); Восточный Таймыр, мыс Цветкова; анизийский ярус, зона *Frechites nevadanus*, подзона *Parapanoceras tetsa*

раздваивающиеся от продолговатых приумбиликальных бугорков; затем одиночные простые ребра (табл. XII, фиг. 3).

Лопастная линия (Рис. 4) голотипа аналогична таковой вышеописанных видов. Лопастные линии таймырских экземпляров несколько отличны во вспомогательной части: на внешней стороне оборота не всегда отделена от вспомогательной части лопастной линии. Так у экз. N 805/29 линия резко ассиметрична во вспомогательной части (рис. 4б), на высокой умбиликальной стенке одной стороны I<sub>1</sub> отделена от вспомогательных зубцов, другой — сливается с таковыми, образуя широкую провисающую лопасть.

Сравнение. От *F. migayi* и *F. olenekensis* отличается наличием на вентральной стороне четкого, морфологически обособленного вентрального кия, который у этих видов не такой отчетливый. Приумбиликальные бугорки у *F. carinatus* более частые и появляются в онтогенезе гораздо раньше. Также несколько отлична скульптура перед жилой камерой: у описываемого вида здесь развиты ребра, раздваивающиеся от приумбиликальных бугорков, в то время как у *F. migayi* — чередование вздутых главных ребер и менее грубых промежуточных, бифуркация ребер редка.

Замечания. Родовая принадлежность описываемого вида не вполне ясна. По таким признакам, как трапецевидное поперечное сечение оборота на средних стадиях роста с уплощенной вентральной стороной и отчетливым вентральным краем, наличию хорошо обособленного срединного кия на вентральной стороне, утолщению ребер на вентральных концах ребер, он близок к роду *Frechites* Smith, 1932. Однако характер скульптуры на поздних стадиях роста, а именно появление на жилой камере голотипа вида простых радиальных ребер без бугорков на вентральном и умбиликальном краях, частая, тонкая ребристость внутренних оборотов сближает данный вид с родом *Frechitoides* gen. nov.

Местонахождение и материал. Восточный Таймыр, мыс Цветкова — 5 экз.; Оленекский залив моря Лаптевых, руч. Стан-Хая-Юрэгэ — 1 экз.

- Аркадьев В.В., Вавилов М.Н. Внутреннее строение и онтогенез позднеанизийских *Beurichitidae* (Ammonoidea) Средней Сибири // Палеонтол. журн. 1984. N 4. С. 63—72.
- Бычков Ю.М., Кипарисова Л.Д. Некоторые среднетриасовые цератиты Севера и Северо-Востока Азии // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М., 1968. Вып. 2, ч. 1. С. 299—308.
- Вавилов М.Н. Биостратиграфия анизийского яруса Восточного Таймыра // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1973. N 8. С. 118—126.
- Вавилов М.Н., Каплан М.Е. Триасовые отложения мыса Цветкова // Биостратиграфия борейального мезозоя. Новосибирск, 1974. С. 24—38.
- Возин В.Ф., Тихомирова В.В. Полевой атлас двустворчатых и головоногих моллюсков триасовых отложений Северо-Востока СССР. М.: Наука, 1964. 196 с.
- Дагис А.С., Архипов Ю.В., Бычков Ю.М. Стратиграфия триасовой системы Северо-Востока Азии. М.: Наука, 1979. 241 с.
- Дагис А.С., Казаков А.М. Стратиграфия триасовых отложений восточной части Енисей-Хатангского и Лено-Анабарского прогибов // Геология и нефтегазоносность Енисей-Хатангского бассейна. М., 1982. С. 16—29.
- Дагис А.С., Казаков А.М. Стратиграфия, литология и цикличность триасовых отложений севера Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 1984. 176 с.
- Дагис А.С., Константинов А.Г. Инфразональная схема верхнего анизия севера Сибири // Биостратиграфия мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1986.
- Кипарисова Л.Д. Отряд *Ceratitida*. Цератиты // Основы палеонтологии: Моллюски головоногие. II. М., 1958. С. 15—51.
- Попов Ю.Н. Триасовые аммоноидеи Северо-Востока СССР. Л., 1961. 179 с. (Тр. НИИГА; Вып. 79).
- Smith J.P. The Middle Triassic marine invertebrate faunas of North America // Geol. Surv. Profess. Pap. 1914. Vol. 83. 254 p.

УДК 564.53:551.763.12

И.Г. Климова

## МОРФОГЕНЕЗ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *POLYPTYCHITES*

Наименее изученным из *Polyptychitidae* является типовой род этого семейства. Характеристика рода *Polyptychites*, приведенная в "Основах палеонтологии" (1957), не дает даже примерного представления о его диагнозе. Как следствие незнания диагностики этого таксона — его огромный объем, более 70 видов. Так как род *Polyptychites* имеет важное значение для стратиграфии валанжина, необходимо его серьезное исследование.

Приводится морфогенетическое описание форм, которые, по нашим представлениям, относятся к роду *Polyptychites*. К сожалению, из-за молодости экземпляров для двух из них невозможны видовые определения.

Род *Polyptychites* Pavlow, 1892

*Polyptychites beani* (Pavlow)

Табл. XIII, фиг. 1—16; табл. XIV, фиг. 18—19

*Olcostephanus* (*Polyptychites*) *beani* Pavlow et Lamplugh, 1892, с. 123.

Голотип — *Olcostephanus* (*Polyptychites*) *beani* Pavlow et Lamplugh, 1892, с. 123, табл. XV(VIII), фиг. 7, Англия, Спитон, нижний валанджин.

Описание. Установлены четыре стадии морфогенеза. К сожалению, сохранность исследуемого материала не позволила выяснить число оборотов, соответствующее каждой стадии развития.

Протоконх валиковидный,  $D = 0,52$ ,  $Ш = 0,75$ , отношение  $Ш:D = 1,4$ , цекум овальный:  $ц_1 = 0,12$ ,  $ц_2 = 0,1$ ; фиксатор лежит не в плоскости симметрии (сдвинут вправо).

Гладкая стадия характеризуется вздутой формой раковины. Боковые стороны редуцированы, очень широкая округлая вентральная сторона, форма поперечного сечения на протяжении этой стадии меняется от изогнутой субпрямоугольной до овала, вытянутого в ширину. Умбиликус углубленный, умеренно узкий. Умбиликальный перегиб закругленный. Конец стадии фиксируется появлением слабой струйчатости. Пережимы отсутствуют.

Стадия возникновения скульптуры очень короткая. Она охватывает меньше одного оборота. Начинается с появления умбиликальных бугорков в виде защипов, которые появляются на умбиликальной стенке чуть выше умбиликального шва. Вслед за бугорками очень быстро появляются вентральные ребрышки. Сначала они образуют неупорядоченные пучки, затем пучки становятся четко полиптихитовыми, бугорки и ребра усиливаются. Раковина остается толстой, по-прежнему отсутствуют боковые стороны, а прямо от закругленного умбиликального перегиба начинается широкая округлая вентральная сторона. Поперечное сечение остается в форме овала, вытянутого в ширину. Умбиликус углубленный умеренно узкий. Стенка умбиликуса слабо покатая, в верхней половине ее имеется скульптура — начинаются умбиликальные бугорки.

Стадия полиптихитового ветвления довольно продолжительная — примерно два с половиной оборота. Раковина в начале стадии толстая с широкой вентральной стороной и чуть наметившимися боковыми сторонами, затем уплощается, боковые стороны увеличиваются, вентральная сторона сокращается. В конце стадии раковина становится дисковидной. Боковые стороны наклонены к неширокой аркообразной вентральной стороне. Поперечное сечение имеет форму широкого овала. Умбиликус углубленный, умеренно узкий. Умбиликальная стенка невысокая, отвесная, гладкая. На закругленном умбиликальном перегибе короткие бугорки, от каждого из них отходит два ребра. Заднее чуть ниже середины боковой стороны делится на два и образуется полиптихитовый пучок. Общее направление пучков ребер радиальное. На вентральной стороне ребра очень полого выгибаются вперед.



Стадия сформировавшейся скульптуры характеризуется следующими признаками: раковина дисковидная в начале стадии, затем начинает раздвигаться за счет расширения вентральной стороны. Поперечное сечение овальное. Умбиликус умеренно узкий, углубленный. Умбиликальная стенка невысокая, гладкая, почти отвесная, в верхней части украшена умбиликальными бугорками, которые имеют продолговатую форму, широкое основание, приострены извне. От каждого из них в самом низу боковых сторон отходит два вентральных ребра. У подавляющего числа пучков наблюдается бидихотомия, в редких случаях пучки остаются полиптихитовыми. Вторая точка ветвления находится в самой верхней части раковины. Имеются вставные раздваивающиеся ребра, нижними концами приближающиеся к пучку, что создает впечатление тридихотомии. Направление ребер остается прежним, выгиб на вентральной стороне сохраняется. Жилая камера не сохранилась.

Лопастная линия. К сожалению изменение лопастной линии в онтогенезе удалось проследить только на первом и частично втором оборотах. Примасура пятилопастная. Первичное седло очень широкое, его ширина в два раза превышает длину: Ш — 0,45, Д — 0,22. Усложнение лопастной линии происходит за счет деления внутренней лопасти I. На шестой линии внешний склон лопасти I начинает изгибаться в результате чего на II линии образуется две лопасти Iv и Id. Это первое деление. На 17 линии наблюдается совмещение умбиликального шва с вершиной лопасти Iv. Дальнейшее формирование новых седел и лопастей происходит в области шва дальнейшим делением — последовательным воздыманием вершины лопасти или прогибанием вершины седла. Удалось проследить образование новых элементов до третьего деления. Сформировавшаяся лопастная линия характеризуется элементами, у которых глубина в три раза превышает ширину. Все лопасти, кроме вентральной, трехраздельные. Сутуральная лопасть воздымающаяся.

Сравнения и замечания. Описываемая форма отнесена к *Polyptychites beani* (Pavlow), который описан из валанжина Спитона (Англия) (Pavlow A., Lamplugh C., 1892, с. 123, табл. XV(VIII), фиг. 7). Голотип представляет собой аммонит в конце третьей и в начале четвертой стадии развития. Наш экземпляр от голотипа отличается несколько меньшей толщиной. К этому же виду А.П. Павлов относит фрагмент небольшого аммонита, равный 1/3 оборота, найденный на бечевнике р. Усы (там же, с. 23, табл. VIII, фиг. II), у которого видны полиптихитовые пучки ребер. Сохранившиеся признаки свидетельствуют только лишь о принадлежности аммонита к семейству *Polyptychitidae*. Скульптура четвертой стадии нашей формы сближает ее с *Polyptychites multiplicatus* Roemer из северогерманского мела (Koenen A., 1901, с. 114, табл. IV, фиг. 4, 5). Отличия заключаются в большей сдавленности, в несколько более узком умбиликусе упомянутого аммонита. К сожалению, ничего неизвестно о его морфогенезе и степень родства этих двух аммонитов остается неясной.

Распространение. Нижний валанжин Англии; нижний валанжин, зона *Polyptychites michalskii* севера Средней Сибири.

Местонахождение. Правый берег р. Боярки вблизи Большой Излучины, обн. 7, осыпь слоев.

Материал. Один развернутый экземпляр.

*Polyptychites* sp. I. juv.

Табл. XIV, фиг. 1—8

Описание. Установлены три стадии морфогенеза. Протоконх имеет форму валика, его размеры: Д — 0,5, Ш — 0,6, отношение Ш:Д = 1, 2.

Гладкая стадия охватывает три и начало четвертого оборота. Форма раковины в этой стадии вздутая с очень широкой округлой вентральной стороной, которая начинается от умбиликального перегиба, боковые стороны отсутствуют. Поперечное сечение имеет форму изогнутой трапеции, у которой нижнее основание в пять раз превышает размер боковой стороны. Умбиликус умеренный широкий, воронкообразный. Умбиликальная стенка высокая покатая. Умбиликальный перегиб узкий, почти приостренный.

Вторая стадия — возникновения скульптуры — очень короткая, ее протяженность несколько больше одного оборота — от начала четвертого до половины пятого. Все особенности строения раковины в гладкой стадии остаются характерными для второй стадии. Первыми элементами скульптуры являются продолговатые косо поставленные невысокие бугорочки на умбиликальном перегибе. К концу этой стадии бугорки усиливаются и становятся круглыми. На пятом обороте появляются тонкие нечеткие струйки-ребра, которые в приумбиликальной части сливаются, образуя небольшие утолщения, соединенные с бугорками. Затем очень быстро возникают четкие вентральные ребра. Каждому бугорку соответствует три ребра; два отходят непосредственно от бугорка, третье возникает при ветвлении заднего ребра, т.е. образуется полиптихитовый пучок. Ребра образуют зигзаг. На сифональной стороне они полого выгибаются вперед.

Третья стадия полиптихитовых пучков наблюдается с половины пятого оборота и является завершающей для исследуемого экземпляра, который равен  $6 \frac{1}{3}$  оборота, причем с  $5 \frac{2}{3}$  оборота начинается жилая камера. Раковина продолжает оставаться вздутой, с очень широкой округлой вентральной стороной. Однако четко выделяются уплощенные боковые стороны, которые отсутствовали в первых двух стадиях. Поперечное сечение очень широкоовальное: его ширина в два раза превышает высоту. Умбиликус по-прежнему умеренно широкий. Умбиликальная стенка становится невысокой, слабо покатай, в верхней части ее начинаются умбиликальные бугорки. Умбиликальный перегиб закругленный. Скульптура представлена пучками ребер преимущественно полиптихитовыми: из тринадцати пучков одиннадцать полиптихитовых и два двойных. Умбиликальные бугорки короткие, сдвоенные с боков, приостренные извне. Они расположены на умбиликальном перегибе. В полиптихитовых пучках заднее ребро ветвится на середине бока. Вентральные ребра очень полого выгибаются вперед. Пережимы не наблюдаются.

Жилая камера сохранилась неполностью. Ее истинные размеры не известны. Скульптура жилой камеры не отличима от скульптуры фрагмокона.

Лопастная линия. Примасура пятилопастная VLUID. Усложнение лопастной линии происходит за счет многократного деления внутренней боковой лопасти I. Первое деление происходит в самом конце первого оборота на 10 линии, где за счет изгиба наружной стороны лопасти I возникают две лопасти Iv и Id. На 12 линии лопасть Iv совмещается с умбиликальным швом. На 17 линии наблюдается второе деление в основании лопасти Iv образуется седло, которое

Рис. 1. Протококх *Polyptychites* sp. 2. юв. Экз. Б 7/6-в



делит эту лопасть на две. Третье деление заключается в прогибании этого седла, т.е. в образовании лопасти на 26 линии. Четвертое деление имеет место на 31 линии и заключается в образовании нового седла, которое делит лопасть на две. В результате семи делений лопасти I (седьмое деление наблюдается на 41 линии) возникает воздымающаяся сутуральная лопасть в третьей морфогенетической стадии. Усложнение элементов начинается с усложнения контура дорзальной лопасти и седла D/I на 15 линии. Затем начинает усложняться контур элементов наружной части линии — вентральной лопасти, затем седла V/L. Соотношение элементов: самая глубокая и широкая вентральная лопасть. Лопасть U в два раза меньше лопасти L. Дорзальная лопасть несколько больше лопасти I. Последняя лопастная линия фрагмокона характеризуется простотой и слабой изрезанностью. Учитывая молодость экземпляра следует сказать, что в дальнейшем контуры ее усложнятся.

Сравнения и замечания. По форме раковины, характеру поперечного сечения и умбиликуса, а также по типу пучков ребер исследуемый аммонит имеет сходство с юным *Polyptychites peritzensis* (Bogosl.) (Богословский, 1902, с. 53, табл. XIV, фиг. 3). Однако более высокая точка ветвления, большая толщина оборота, а также наличие двойных пучков у нашего аммонита отличают его от указанного.

Местонахождение. Река Боярка, правый берег, обн. 7, в районе Большой Излучины, осыпь слоев зоны *Polyptychites michalskii* нижнего валанжина.

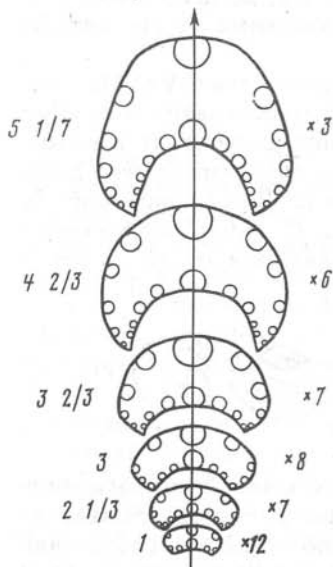
Материал. Один юный экземпляр.

### *Polyptychites* sp. 2.

Табл. XIV, фиг. 9—17; рис. 1—3

Описание. Три стадии морфогенеза: первая — гладкая, вторая — возникновения скульптуры, третья — полиптихитовых пучков. О дальнейшем развитии формы не позволяет судить отсутствие материала.

Рис. 2. Изменение поперечного сечения раковины в онтогенезе *Polyptychites* sp. 2. juv. Экз. Б 7/6-в. Цифрами показаны номера оборотов



Протоконх валиковидной формы (рис. 1). Его размеры: Д — 0,5, Ш — 0,87, Ш:Д = 1,7.

Гладкая стадия соответствует первым четырем оборотам. Характеризуется отсутствием скульптуры. Раковина толстая. Максимальная толщина раковины равная 80% Д свойственна первым двум оборотам. К концу стадии на четвертом обороте раковина сильно сужается, ее толщина равняется 50% Д. Вентральная сторона широкая, боковые стороны узкие в начале стадии неотделимы от вентральной стороны. Умбиликальная стенка невысокая покатая. Умбиликус умеренно широкий. Поперечное сечение первых трех оборотов субпрямоугольное, четвертого оборота широкоовальное (рис. 2).

Стадия возникновения скульптуры очень короткая, от начала до половины пятого оборота. На этом этапе роста раковина начинает уплощаться. Размеры вентральной и боковых сторон становятся примерно равными. Вентральная сторона сужается. Умбиликальная стенка невысокая почти отвесная. Умбиликус углубленный ступенчатый. Скульптура возникает в приумбиликальной части в виде продолговатых косо поставленных вздутий. Четвертое вздутие оформляется в умбиликальный бугорок. Чуть позже вздутий появляются вентральные ребрышки, сначала очень нечеткие, затем ясные и объединенные в пучки по три ребра. Все это происходит очень быстро. Четвертое вздутие — бугорок формирует первый тройной пучок с одной точкой ветвления. Первый полиптихитовый пучок отходит от седьмого бугорка. На этом заканчивается вторая стадия морфогенеза.

Стадия полиптихитовых пучков начинается с половины пятого оборота и наблюдается до конца седьмого. Число оборотов этой стадии не известно, так как изучаемый образец представляет собой экземпляр с числом оборотов 6 9/14. Процесс уплощения раковины продолжается. Она становится дисковидной. Боковые поверхности плоские, чуть наклонены к узкой уплощенной вентральной стороне, которая в два раза уже боковой. Умбиликальная стенка гладкая, почти отвесная. Умбиликальный перегиб закругленный. Умбиликус умеренно широкий. Поперечное сечение овальное. Умбиликальные ребра короткие, приподнятые, напоминают продолговатые невысокие бугорки, располагаются на умбиликальном перегибе. От каждого из них отходят два вентральных ребра. Заднее

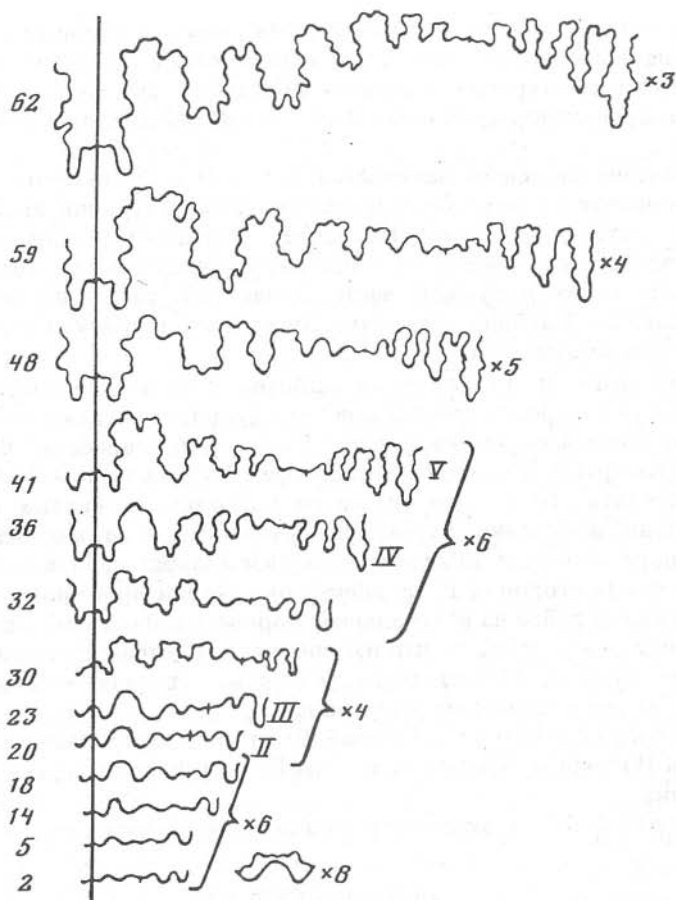


Рис. 3. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Polyptychites* sp. 2. juv. Экз. Б 7/6-в. Римскими цифрами показан порядковый номер деления внутренней боковой лопасти, арабскими — порядковый номер линии

на середине оборота двоятся и образуется полиптихитовый пучок. Общее направление ребер почти радиальное. На вентральной стороне ребра полого выгибаются вперед. На пятом обороте наблюдается несколько двойных пучков. Жилая камера не сохранилась.

Лопастная линия (рис. 3). Примасура пятилопастная. Длина первичного седла 0,25, ширина 0,3. Усложнение лопастной линии происходит за счет деления внутренней боковой лопасти I. Первое деление произошло между 5 и 14 линией, когда наружная сторона лопасти I изгибается и образуется две лопасти Iv и Id. На 14 линии наблюдается совмещение умбиликального шва с лопастью Id. Второе деление происходит на 20 линии, когда в вершине лопасти Iv образуется седло. На 23 линии вершина этого седла прогибается, образуется лопасть — третье деление. Затем на 36 линии, в вершине лопасти возникает седло — четвертое деление и т.д. Всего семь

делений: пятое на 41 линии, шестое на 48 линии, седьмое на 59 линии. Основание последней лопасти затем усложняется вторичными седлами. В результате семикратного деления образуется сутуральная лопасть, окончательно сформировавшаяся в самом начале третьей стадии развития.

Усложнение элементов начинается между 23 и 32 линиями.

Соотношение имеющихся элементов: самая глубокая вентральная лопасть, латеральная лопасть вдвое превышает умбиликальную. Сформировавшаяся лопастная линия характеризуется простотой очертания. Все седла наружной части лопастной линии неравномерно двураздельные. Глубина элементов превышает ширину. Сутуральная лопасть воздымающаяся.

Сравнения и замечания. Дисковидная и уплощенная форма раковины, овальное поперечное сечение, скульптура первых трех стадий сближает описываемый экземпляр с *Polyptychites canadensis* Kemper et Jeletzky (Kemper et Jeletzky, 1979, с. 216, фиг. 1; с. 140, табл. XIII, фиг. 1, 2). Отождествлять его с этим видом не позволяет во-первых незнание дальнейших изменений изучаемого аммонита, а также некоторые особенности строения описываемого экземпляра: небольшая выпуклость боковых сторон (у *P. canadensis* они совершенно плоские), более сильный выгиб ребер на вентральной стороне, наличие двойных пучков. Однако следует учитывать, что изменчивость *P. canadensis* в настоящее время не изучена. Может быть указанные отличия и свойственны некоторым представителям этого вида.

Местонахождение. Правый берег р. Боярки, обн. 7, вблизи Большой Излучины, осыпь слоев зоны *Polyptychites michalskii* нижнего валанжина.

Материал. Один экземпляр, около семи оборотов.

## Л и т е р а т у р а

Богословский А.А. Материалы для изучения нижнемеловой аммонитовой фауны центральной и северной России. СПб., 1902. 161 с. (Тр. Геол. ком. Н.С.; Вып. 2).

Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. II. М.: Госнаучтехиздат, 1957. 93 с.

Kemper E., Jeletzky J. New stratigraphically and phylogenetically important *Olcostephanid* (Ammonitida) taxa from the Uppermost lower and Upper Valanginian of Sverdrup Basin N.W.T. // Pap. Geol. Surv. Canada. 1979. N 79/19. 25 p.

Koenen A. Die Ammonitida Norddeutschen Neocom // Abh. Preuss. Geol. Land. Anst. N.F. 1902. S. 348.

Pavlow A., Lamplugh G. Argiles de Speeton et leurs equivalents // Bull. Soc. Natur. Moscou. 1892. Vol. 5. P. 455—513.



## РЕВИЗИЯ РОДА BELEMNOCOCERAS РОРОВА ИЗ КАРНИЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ СИБИРИ

Белемноидеи, являющиеся очень характерной группой для юры и мела, в триасе были достаточно редкими. Наименьшее разнообразие их отмечается в бореальных бассейнах (Дагис и др., 1979), где на различных стратиграфических уровнях встречены фрагмаконы, обычно относимые к роду *Atractites* (Mojsisovics, 1886; Кипарисова, 1937). Единственный специфический род бореальных белемноидей был описан Ю.Н. Поповым (1964) из нижекарнийских отложений Северного Хараулаха, бассейна р. Даркы (правого притока р. Лены). Описание рода составлено по ограниченному материалу (2 неполных экземпляра и несколько фрагментов), оно неполное, чем, вероятно, была вызвана его ошибочная интерпретация в качестве младшего субъективного синонима рода *Metabelemnites* (Flower, 1945) в системе белемноидей Ю.А. Елецкого (Jeletzky, 1966).

Типовой материал по роду *Belemnococeras*, по всей вероятности, утерян. Во всяком случае, авторы не могли его разыскать в Музее ЦНИГР им. Ф.Н. Чернышева, на который ссылается Ю.Н. Попов. Триасовые отложения типовой местности в последние годы изучались сотрудниками Института геологии и геофизики СО АН СССР и СНИИГГиМСа совместно с геологами Космоаэрогеологической экспедиции N 3. Во время этих исследований была собрана новая, значительно большая коллекция, на основании изучения которой выполнена ревизия рода. Основная коллекция собрана несколько севернее р. Даркы, в бассейне приустьевой части р. Кендей, но ее вполне можно считать топотипической, поскольку разрезы триасовых отложений в этих регионах и их палеонтологическая характеристика очень близки.

Микроструктура ростров изучалась на приполированных и протравленных разными кислотами поверхностях, а также на естественных сколах при помощи микроскопа JSM—35. Оригинальная коллекция хранится в Монографическом отделе Музея Института геологии и геофизики СО АН СССР, колл. N 88.

СЕМЕЙСТВО XIPHOTEUTHIDAE NAEF, 1922.

### Род *Belemnococeras* Popow, 1964.

*Belemnococeras*: Попов, 1964, с. 72, табл. 1, фиг. 1—4.

Типовой вид — *V. darkense* Popow, 1964, нижний карний, Северный Хараулах.

Диагноз. Ростры средних размеров, умеренно удлинненные, имеющие радиально-призматическое строение и отчетливые волнистые концентрические линии роста. Скульптура ростров — шагреневая, на боковых сторонах хорошо развиты борозды приближенные к спинной стороне и проходящие через всю длину ростра. Поперечное сечение овальной формы, суженное со спинной стороны. Фрагмакон

длинный, составляет почти половину длины ростра. Вершина альвеолы слабо смещена к брюшной стороне. Альвеолярный угол равен 10—12°.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнения. От других родов, встречающихся в триасовых отложениях, *Belemnoceras* отличается прежде всего наличием своеобразных четких боковых борозд. Род *Aulacosceras* Haueg, 1860 включает виды с рострами имеющими на поверхности характерные гофрированные продольные ребрышки, отсутствующие на рострах описываемого рода. Представители рода *Atractites* Gümbel, 1861 имеют ростры больших размеров, иной формы, зауженной в альвеолярной части с гладкой скульптурой или боковыми бороздами, но другими, чем у ростров рода *Belemnoceras*. От рода *Metabelemnites* Flower, 1945, включающего виды с короткими толстыми гладкими рострами, описываемый род отличается значительной удлинённостью ростров, их субконической формой, большей постальвеолярной частью и наличием парных дорзолатеральных борозд.

Наибольшее сходство *Belemnoceras* обнаруживают с родом *Calliconites* Gemmellaro, 1904, который нами понимается в трактовке Ю.А. Елецкого (Jeletzky, 1966). Ревизия этого рода, проведенная Ю.А. Елецким, показала, что первоначальное описание типового вида основано на разнородном материале, включающем совершенно различные по систематическому положению формы. Ю.А. Елецким был выбран лектотип типового вида *C. dieneri* (Gemmellaro, 1904, табл. 30, фиг. 23, 24, 26) и составлен уточненный диагноз рода *Calliconites*, который принят в данной работе.

Род *Calliconites* обнаруживает сходство с *Belemnoceras* формой ростров, сдвоенностью их с боков и наличием боковых борозд. Различия между этими родами заключаются в разнохарактерности этих борозд. У *Calliconites* их по две пары — дорзолатеральные и вентролатеральные. За счет борозд форма поперечного сечения сужена как со спинной, так и с брюшной стороны и отличается от сечения ростров рода *Belemnoceras*.

Замечания. В системе Ю.А. Елецкого (1966) род *Belemnoceras* Porow, 1964, был сведен в синонимику рода *Metabelemnites* Flower, 1944. Как показано выше, при описании и сравнении этих родов, различие в признаках не дают основания объединять эти роды. Мы считаем, что род *Belemnoceras*, выделенный Ю.Н. Поповым на сибирском материале, имеет четкие диагностические признаки, которые отвечают родовым категориям и поэтому род *Belemnoceras* следует считать валидным.

Традиционно триасовые белемниты объединялись в семейство *Aulacosceratidae* Bernard, 1895 (Крымгольц, 1958), поэтому Ю.Н. Попов выделенный род поместил в это семейство. В системе Ю.А. Елецкого, разработанной на основе изучения фрагмаконов и структурных особенностей ростров, в подклассе *Coleoidea* Bather, 1888 выделяется отряд *Aulacoscerida* Stolley, 1919 с семействами *Aulacosceratidae* Mojsisovics, 1882, *Xiphoteuthidae* Naef, 1922 и *Chitinoteuthidae* Müller—Stoll, 1936.

Сохранность материала не позволила нам провести детальные исследования фрагмакона, но строение ростра *Belemnoceras* близко к другим родам семейства *Xiphoteuthidae* Naef, 1922, в связи с чем описываемый род помещен в это семейство.

Возраст и географическое распространение. Поздний триас, карнийский век, Север Средней Сибири, Северный Хараулах.

### *Belemnoceras darkense* Popov

Табл. XV—XVIII

*Belemnoceras darkense*; Попов, 1964, с. 72, табл. 1, фиг. 1—4.

Голотип — Центральный геологический музей имени Ф.Н. Чернышева, N 3/8671; Хараулахские горы, карнийский ярус. (Вероятно утерян).

Диагноз. Ростр среднего размера, узкоконической формы. На боковых сторонах через весь ростр проходят борозды-углубления, придающие своеобразную форму поперечного сечения. Поверхность ростра шагреневая. Ростр сжат с боков. Фрагмакон прямой, длинный, округлого сечения.

Описание. Ростры среднего размера, умеренно вытянутые, послеоальвеолярная длина ростра составляет 280—420% спинно-брюшного диаметра, узкоконической формы лучше выраженной со спинной стороны. Вершина ростра центральная, заостренная. Вершинный угол равен 15°. Поверхность ростра шагреневая. На боковых сторонах по всей длине ростра протягиваются борозды-вмятины, за счет этих борозд спинная сторона более узкоконическая, чем брюшная. Ростр сжат с боков по всей длине. Боковой диаметр составляет 90—82% спинно-брюшного диаметра. Поперечное сечение овальной формы зауженное со спинной стороны (см. таблицу).

Альвеола глубокая, почти прямая, вершина альвеолы слабо смещена к брюшной стороне. Эксцентриситет осевой линии составляет 2/5. Фрагмакон длинный, прямой, в сечении — округлый. Сифон краевой. Первые 8—10 камер фрагмакона сближены, расстояния между ними 0,1—0,12 мм, последующие камеры — на расстоянии 0,5 мм, протоконых шаровидной формы, отделен от фрагмакона тонкой мембраной.

Структура ростра отчетливо радиально лучистая (кроме перекристаллизованных участков, где радиальные призмы замещаются изоморфными зернами кальцита). Ростр состоит из отдельных многоугольных (обычно с 4—6 гранями) призм, субцилиндрических, постепенно расширяющихся к внешней поверхности (табл. XVI, фиг. 1—6). На тангенциальных срезах призмы имеют вид изометричных многоугольников до 0,2 мм в диаметре, чрезвычайно напоминающих по облику поперечные срезы некоторых табулятоморфных кораллов, границы между призмами очень четки (табл. XVII, фиг. 1—5). Диаметры многоугольников на этих срезах не одинаковы, поскольку на всем расстоянии от осевой линии до внешней поверхности ростра появляются новые призмы, и их диаметр может быть в несколько раз меньше диаметра ранее возникших призм. Призмы не однородны по

Измерения ростров *Belemnoceras darkense* Popov.

Параметры	Размеры параметров			
	N 88—70		N 88—71	
Длина послеальвеолярной части	44,0	411	36,0	423
Диаметр спинно-брюшной у вершины альвеолы	10,7	100	8,5	100
Диаметр боковой у вершины альвеолы	9,0	84	7,0	82
Длина привершинной части	18,0	168	20,5	240
Диаметр спинно-брюшной в привершинной части	7,5	100	7,0	100
Диаметр боковой в привершинной части	6,7	89	6,0	85
Вершинный угол, град	15		—	

своей структуре. Осевая часть состоит из микрокристаллического кальцита, а стенки толщиной 0,02 мм из более однородного и плотного кальцита, структура не вполне ясна.

На поперечных срезах ростров (табл. XVI, фиг. 1—6) видны тонкие концентрические линии роста, имеющие ряд специфических черт, отличающих их от подобных образований у белемнитид. Основное отличие заключается в изогнутости линий во внешнюю сторону в пределах каждой призмы, что придает линиям роста волнистый характер. Эта волнистость, казалось бы, могла быть связанной с аулякоцератоидной скульптурой в виде тонких продольных бороздок по поверхности створок, но на самом деле она обусловлена шагренево-скульптурой поверхности роста. Выпуклые к внешней поверхности линии на поперечных срезах призм — это фиксированные на разных стадиях онтогенеза шагреневые поверхности. Иногда в пределах одной призмы линия имеет не плавно изогнутый профиль, а отчетливо волнистый (табл. XVIII, фиг. 3, 4). Такие призмы на внешней поверхности роста соответствуют нескольким бугоркам шагренево-скульптуры.

Опять же, как на тангенциальных срезах, поперечные сечения ростров чрезвычайно напоминают табулят с регулярно расположенными днищами. Линии роста ("днища") имеют такое же строение, как и стенки призм. Вероятно, они состоят из более однородного кальцита, возможно, из мелких призм, ориентированных перпендикулярно к поверхности роста (табл. XVIII, фиг. 4). Толщина линий 0,01—0,02 мм. Пространство между ними, которое в 1,5—3 раза превышает толщину собственно линий, занято мелкокристаллическим кальцитом или же может быть не заполненным (т.е. между линиями роста могут быть пустоты). Вероятно, образования, которые мы называем линиями роста, представляли собой при жизни минерализованные слои роста. Остальное пространство, занятое микрокристаллическим кальцитом, было заполнено органическим веществом. Следовательно, органическое вещество при жизни животного, скорее, составляло основную часть роста, что в целом свойственно древним белемнитоидным формам, объединенным Ю.А. Елецким (Jeletzky, 1966) в отряд *Aulacosegida*.

Радиально-призматическая структура скелета у белемнитов при-

Размеры параметров							
N 88—72		N 88—73		N 88—74		N 88—75	
440	440	33,0	275	26,0	282	33,0	287
11,0	100	12,0	100	9,2	100	11,5	100
9,0	82	11,2	90	8,5	92	9,5	82
—	—	16,0	133	12,5	—	—	—
9,0	100	10,5	100	8,2	100	—	—
7,0	77	9,5	90	7,2	87	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—

нимается в качестве продукта перекристаллизации ростра (Барсков, 1970). У рода *Belemnites* описанную структуру очень трудно представить в качестве вторичной, хотя и здесь имеются участки, где видны только тонкие концентрические, ровные (не волнистые) линии роста и отсутствуют призмы. Однако все эти участки приурочены исключительно к приальвеолярным частям ростра, точнее, они могут быть обнаружены только у молодых ростров, имевших диаметр вероятно не более 2—3 мм. Такие формы, судя по линиям роста, имели, скорее, гладкие, а не бугристые (шагреньевые) поверхности ростров.

Таким образом, в приальвеолярной части часто можно наблюдать участки ростра, примыкавшие к фрагмакону, с прямыми линиями роста и лишенные следов деления на призмы (табл. XVII, фиг. 6). На некотором расстоянии от фрагмакона линии роста становятся волнистыми, хотя еще призмы более или менее отчетливо не обозначены (табл. XVIII, фиг. 1, 2). При дальнейшем росте ростра образуются четкие призмы и еще более изогнутыми к внешней поверхности становятся линии роста (табл. XVII, фиг. 6).

**Изменчивость.** Ростры в описываемой коллекции в основном однотипные. Изменчивость касается только относительной длины. Наряду с довольно вытянутыми формами (послеальвеолярная длина 411—420%) отмечаются ростры более короткие (275—287%). Некоторые колебания отмечаются в степени боковой сдавленности ростров. Боковой диаметр составляет 82—92%. Характерные спинно-боковые борозды всегда отчетливы, хотя степень их выраженности у разных экземпляров разная.

**Сравнение.** Коллекция происходит из того же региона, что и типовой материал и, несомненно, ростры принадлежат к тому же роду и виду.

**Возраст и географическое распространение.** Верхний триас, карнийский ярус, нижний подъярус, Северный Хараулах, Север Средней Сибири.

**Материал.** 14 ростров и несколько десятков фрагментов из отложений карнийского яруса; р. Кендей, устьевая часть; р. Даркы, среднее течение; р. Эбитием, среднее течение.

- Барсков И.С. О строении ростра белемнитид // Палеонтол. журн. 1970. N 4. С. 110—112.
- Дагис А.С., Архипов Ю.В., Бычков Ю.М. Стратиграфия триасовой системы Северо-Востока Азии. М.: Наука, 1979. 241 с.
- Купарисова Л.Д. Фауна триасовых отложений восточной части Советской Арктики // Тр. Аркт. ин-та. 1937. Т. 91. С. 135—256.
- Крымголец Г.Я. Подкласс Endocochlia. Внутреннераквинные // Основы палеонтологии. М.: Госнаучтехиздат, 1958. С. 145—178.
- Попова Ю.Н. Белемниты из карнийских отложений Хараулахских гор // Учен. зап. НИИГА. 1964. Вып. 6. С. 72—74.
- Flower R.H. Atractites and Related Coleoid Cephalopods // Am. Midland Naturalist, 1944. Vol. 32, N 3. P. 756—770.
- Gemmellaro G.G. I cefalopodi del Trias superiore della regione occidentale della Sicilia // Giornale Sci. Nat. et Econ. Palermo, 1904. Vol. 24. P. 322.
- Jeletzky J.A. Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea // Univ. of Kansas Paleontol. contributions. Mollusca. 1966. Art. 6. P. 162.
- Majisovics E. Arkische Triasfaunen // Mem. Acad. Imp. sci. St.-Petersb., 1886. Ser. 7. Vol. 33, N 6. S. 154.

УДК 564.714(113.3)

К.Н. Волкова

## СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ФЕНОПОР

Двуслойно-симметричным мшанкам, систематическое положение которых в течение столетия однозначно определялось родом *Phaeopora*, Г.Г. Астрова (1965) предложила целую серию родовых названий: *Fimbriopora*, *Ensiopora*, *Insignia* и собственно *Phaeopora*.

В перечисленные выше таксоны вошли преимущественно фенопоры Сибирской платформы. Видовая принадлежность большинства из них установлена была на ограниченном материале без учета внутривидовой и индивидуальной изменчивости. Затруднения, которые наблюдались при разграничении морфологически и экологически близких видов, усилились после отнесения их к разным одновозрастным родам.

Род *Phaeopora* установлен в середине прошлого века (Hall, 1852). Тогда же описан вид *Phaeopora explanata* Hall, позднее принятый типом этого рода. Особенности строения фенопор были выявлены в конце XIX века Е.О. Ульрихом (Ulrich, 1893), основоположником микроскопического изучения палеозойских мшанок. Он первый обнаружил чрезвычайную изменчивость их и распределил все известные в то время 16 видов рода в три "секции": 1) зоарий простой, без бугорков на поверхности; 2) зоарий простой с бугорками; 3) зоарий ветвящийся. Таким образом, Е.О. Ульрих подметил четкие вариации формы зоариев в пределах рода. Дальнейшие исследования советских (Шейнманн, 1926; Нехорошев, 1961, 1977; Астрова, 1957, 1959) и зарубежных ученых (Ross, 1960, 1961, 1962, 1963; Spjeldnaes, 1983; и др.) расширили наши знания об объеме рода и морфологических особенностях его представителей.

Ю.М. Шейнманн (1926), изучив фенопор из среднеордовикских от-



ложений бассейна р. Подкаменной Тунгуски, а также литературные источники, разделил каждую "секцию" фенопор по Е.О. Ульриху на две подгруппы в зависимости от строения краев зоария, расположения и количества мезозооций под зооцеями, ширины зоария, числа рядов зооций, величины устьев в разных частях зоария.

В.П. Нехорошев (1961) предложил шесть видовых групп рода в зависимости от вариации морфологических признаков. В раннепалеозойских фенопорах Сибирской платформы он установил четыре варианта ветвящихся зоариев (вместо одного по Ульриху) и два типа простых зоариев. Среди ветвящихся зоариев он выделил: 1) зоарии без бугорков, под устьями зооциев по две мезозооции, 2) под устьями зооций по несколько мезозооций, 3) поверхность зоария с неправильным строением, 4) поверхность зоария покрыта бугорками. Простые неветвящиеся зоарии по В.П. Нехорошеву делятся на: 1) зоарии без бугорков и 2) зоарии, покрытые бугорками. Все шесть, казалось бы, четко различающихся групп В.П. Нехорошев рассматривал только как вариации рода *Phaenopora*, поскольку между морфологически различными группами обычно имеются связующие звенья, указывающие на общность признаков и на их родовое единство (Нехорошев, 1961, 1977). Он считал целесообразным выделять лишь две основные группы фенопор — простые и ветвящиеся зоарии. В.П. Нехорошев установил, что среди раннепалеозойских мшанок встречаются как узковетвистые представители фенопор *Phaenopora minutissima* Nekhoroshev (0,45—0,75 мм), так и формы с широкими зоариями *Ph. monticulata* (до 26 мм). Было также отмечено, что в узковетвистых зоариях, а также широковетвистых, не имеющих бугорков на поверхности, ряды зооций расположены параллельно до самых краев, а у форм с бугорками на поверхности в краях зоария зооции расположены перистыми рядами. Основными видовыми критериями В.П. Нехорошев считал форму ветвистости (узко и широковетвистые формы), поверхность зоария (гладкая и бугорчатая); характер краев зоария (параллельно ряды зооций или перисто расположенные), наличие по краям зоария рядов мезозооций или отсутствие таковых, количество мезозооций между зооцеями. Согласно своим представлениям о видовых категориях, В.П. Нехорошев описал 32 вида фенопор из нижнепалеозойских отложений Сибирской платформы, впоследствии они были отнесены Г.Г. Астровой (1965) к новым родовым категориям. В состав рода *Fimbriopora* она включила фенопор, которые по классификации Е.О. Ульриха входили в "секцию" ветвящиеся зоарии, по В.П. Нехорошеву — это три группы видов с ветвящимися зоариями, поверхность зоария без бугорков или с бугорками, под устьями зооций от двух до нескольких мезозооций. Основными характерными особенностями Г.Г. Астрова указала ветвящиеся колонии и большие скопления "псевдомезопор" по краям колоний и в районах ветвления. В род *Insignia* Astrova объединены фенопоры четвертой группы по классификации В.П. Нехорошева. В "сравнении" указано, что "от других родов подсемейства род *Insignia* отличается утолщенной, варьирующей по форме колонией, и своеобразным неправильным расположением устьев ячеек, псевдо-

мезапор и гребней" (Астрова, 1965, с. 271). Таким образом, это формы с так называемым неправильным строением. Их распространение весьма ограничено, они обнаружены в виде редких находок в единичных местонахождениях. К роду *Ensiroga* Astrova отнесены виды "секции" Е.О. Ульриха неветвящиеся зоарии, поверхность без бугорков, по классификации В.П. Нехорошева (1961), — зоарии неветвящиеся, поверхность без бугорков, а также часть видов из другой группы неветвящихся форм, где поверхность зоария с бугорками. В рубрике "сравнение" сказано, что "от других родов подсемейства *Phaenorogetinae* род *Ensiroga* отличается узкой, неветвящейся колонией, отсутствием больших скоплений псевдомезопор и сильным развитием обеих гемисепт" (Астрова, 1965, с. 263).

Таким образом, подавляющее большинство фенопор оказалось принадлежащим другим родам. В составе рода *Phaenorogetina* оставлена небольшая группа видов, у которых зоарии также неветвящиеся, как у рода *Ensiroga*, поверхность с бугорками или без таковых. При сравнении с другими родами Г.Г. Астрова (1965) пишет, что от близкого рода *Ensiroga* род *Phaenorogetina* отличается листообразным зоарием, правильными рядами устьев зооций, развивающихся до краев зоария, и преобладающим развитием парных мезозооций, а также очень маленькими гемисептами. Таким образом, форма зоария, особенности развития мезозооций, величина гемисепт рассматриваются уже как родовые признаки. Перечисленные выше таксоны, а также в новом объеме род *Phaenorogetina* приняты в настоящее время большинством исследователей. Наши материалы не подтверждают валидность этих категорий. В нижеприведенной таблице характеристик морфологических признаков фенопорин, составленной по диагнозам родов (Астрова, 1965), скорее выявляется близкое родство, чем различие между этими таксонами.

В рассматриваемые родовые категории включена (Астрова, 1965) небольшая группа видов из палеозоя Северной Америки и Швеции. Они описаны в прошлом веке и их систематическая принадлежность сейчас недостаточно уточнена. В большинстве же своем выше перечисленные роды состоят из раннепалеозойских фенопор Сибирской платформы. Автор статьи, изучая опорные разрезы ордовика и силура этого региона и проведя послойные сборы мшанок (Ордовик Сибирской платформы, 1982, 1984; Силур Сибирской платформы, 1979, 1980, 1982), получила возможность увидеть характерные особенности изменчивости фенопорин и отчетливо приспособительный характер их морфологии (Фауна..., 1986). Рассмотрим лишь те критерии, которым отдается предпочтение (Астрова, 1965) при разделении рода *Phaenorogetina*: форма зоария, особенности развития мезозооций, гемисепты.

У фенопор почкование происходило в одной плоскости и приводило к образованию уплощенных двуслойно-симметричных зоариев, симметрично открытых устьями зооций и мезозооциями на обеих сторонах зоария (рис. 1, а, б). Встречаются лентовидные, пластинчатые, копьевидные, листовидные, ланцетовидные, веерообразные: стержневидные зоарии. Они могут быть простыми или ветвистыми (рис. 1, 2, а, б). Форма и строение отдельных ветвей аналогичны простым неветвя-

Морфологические характеристики	Phaenopora	Ensipora	Insignia	Fimbriopora
Форма зоариев	Листообразные  От узких до широких	Лентовидные, ланцетовидные  Узкие	Стержневидные, веерообразные, толстоветвистые  Утолщенные	Ветвистые  Разных размеров
Гребни	Нередко отсутствуют	Прямые	Широкие, утолщенные расходятся в разных направлениях, пересекаются	Прямые или расходящиеся
Расположение рядов зооций	Развиты до краев зоария, прямые или расходятся	По оси колонии расположены вертикально, краевые иногда имеют перистое расположение	Вертикальные только в отдельных участках, преимущественно расположение беспорядочное	Прямые или расходятся веерообразно, до краев зоария не доходят
Мезозооции	Располагаются попарно возле устьев зооций или образуют небольшие скопления	По две возле каждого устья зооций, в краевых рядах могут быть небольшие скопления	Парные только в отдельных участках зоария	В срединных рядах парные края зоария или районы ветвления заполнены скоплениями
Пятна	Из скоплений крупных и толстостенных ячеек	Из скоплений крупных и толстостенных ячеек	Из скоплений крупных и толстостенных ячеек и мезозооций	Сложены крупными толстостенными устьями и мезозооциями
Гемисепты	Маленькие	Обе длинные тонкие	Верхняя варьирует в размерах и форме, нижняя косая, тонкая	Верхняя маленькая утолщенная, нижняя более длинная, тонкая. При наличии бугорков обе гемисепты увеличены

щимся зоариям. Вероятно, ветвление у фенопорин связано со способностью роста зоария вширь. Возможно, также существует связь между частотой ветвления и возрастом зоария, степенью ветвления и активностью роста на молодой стадии кормогенеза. Известны фенопорины с чрезвычайно редко ветвящимися зоариями, а также встречаются с высокой частотой ветвления (Нехорошев, 1961; Астрова, 1965).

Однако зоарии как в нашем материале, так и по литературным данным (Нехорошев, 1961; Астрова, 1965; Копачевич, 1975; и др.) представлены разрозненными фрагментами и однозначно установить их форму часто бывает невозможно. Поэтому является ли ветвление активной стадией роста зоария или адаптацией к обитанию пока решить трудно. Ветвящиеся зоарии в одной плоскости можно приближенно сравнить с сетчатыми формами современных мшанок, которые рассматриваются (Кубанин, 1976) как адаптация в условиях течений.

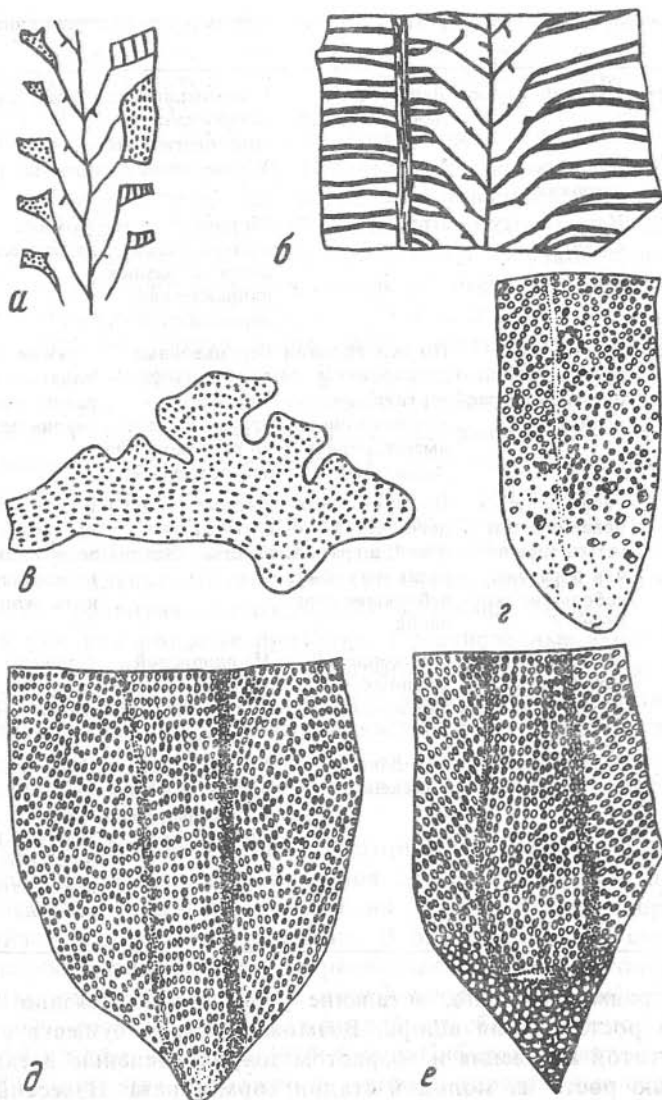


Рис. 1. *Phaeonopora* sp. *a* — продольное сечение проксимальной части зоария,  $\times 27$ , экз. П-74 78/31-140, хаастырский горизонт; *b* — продольное сечение дистальной части того же зоария, наблюдается нарушение, заполненное гетерозооциями,  $\times 27$ , экз. П-7478/31-140; *в* — зоарий в виде горизонтально вытянутой ветви с вертикальными отростками,  $\times 4,5$ , экз. К-7330/1, баксанский горизонт, р. Столбовая; *д* — лентовидная форма зоария, быстро расширяющегося от основания, сильно утолщенного в срединной части, с многочисленными полосами гетерозооций в краевых, дистальных и проксимальных участках,  $\times 4,5$ , экз. К-7330/10, баксанский горизонт, р. Столбовая; *е* — копьевидная форма зоария, утолщенного в срединной части, заостренная проксимальная часть покрыта гетерозооциями, в дистальной части зоарий сужается,  $\times 4,5$ , экз. К-7330/9, баксанский горизонт, р. Столбовая; *z* — пластинчатая форма зоария,  $\times 4,5$ , экз. 7332/2, баксанский горизонт, р. Столбовая

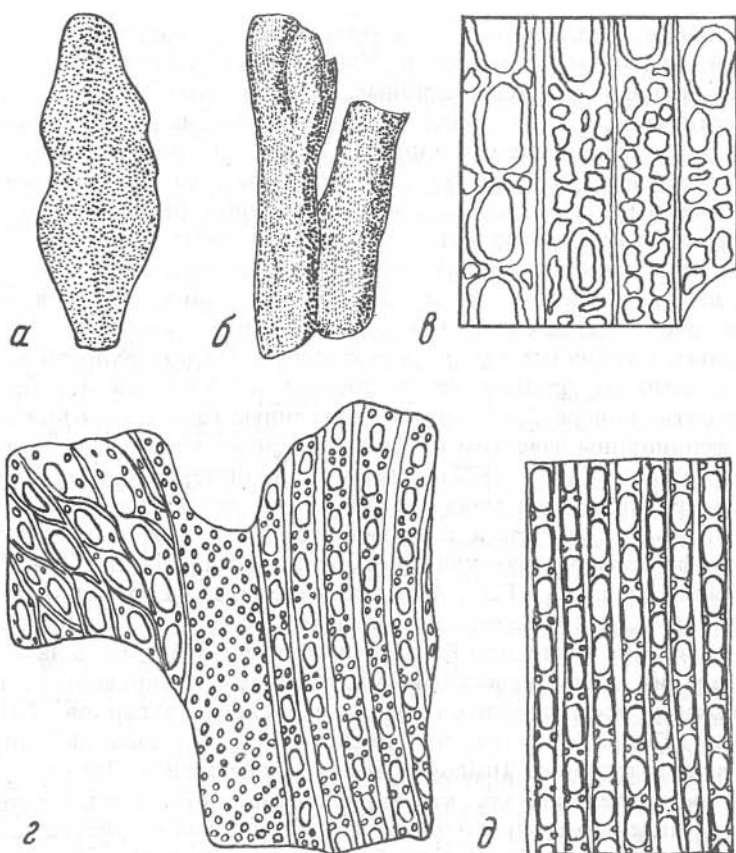


Рис. 2. *Phaeopora* sp.: *a* — листовидная форма зоария,  $\times 5$ , экз. К-7330-8, баксанский горизонт, р. Столбовая; *b* — ветвящийся зоарий,  $\times 5$ , экз. К-7330/18, баксанский горизонт, р. Столбовая; *v* — тангенциальное сечение зоария в проксимальной части,  $\times 30$ , экз. К-7330/10, баксанский горизонт; *g* — тангенциальное сечение дистальной части зоария. На границе срастания двух ветвей наблюдаются замещающие гетерозооцеи,  $\times 30$ , экз. К-7330/10, баксанский горизонт, р. Столбовая; *d* — тангенциальное сечение зоария. Отчетливо видны дистальнодвоенные пары мезозооцеев, единообразной формы и размеров  $\times 30$ , экз. К-7330/10, баксанский горизонт, р. Столбовая

Наши наблюдения фациального распределения мшанок в силуре Сибирской платформы (Волкова, 1983) показывают, что ветвление большей частью наблюдается у фенопор, существовавших в условиях мелкого шельфа с хорошей прогреваемостью и аэрацией вод и проявляющейся время от времени гидродинамической активностью. Заведомо неветвящиеся зоарии встречаются у фенопор в тиховодных условиях. Формы лентовидные, пластинчатые, стержневидные, ланцетовидные, листообразные не имеют четких границ и обособываются субъективно. Наблюдаются взаимные переходы из одной формы в дру-

гую без существенных изменений внутреннего строения (Фауна..., 1986). Особое место занимают фенопоры с так называемым неправильным строением поверхности. Утолщенные, в некоторых случаях гипертрофированно, стержневидные, веерообразные, переходящие в толстоветвистые, а также плоские, лентовидные, не разветвляющиеся. Эти зоарии наглядно демонстрируют переходы простых в ветвистые и наоборот (рис. 1, в). Ряды зооций вклиниваются и выклиниваются, ориентированы либо косо к оси зоария, либо беспорядочно. Аномальное строение наблюдается как на суженных участках зоария, где в выклинивающихся рядах устьев размеры последних уменьшены, так и на расширенных. В местах распределения устьев в параллельные ряды, разделенные продольными гребешками, под устьями наблюдаются типичные парные мезозооции. На поверхности зоариев развиты пятна из крупных устьев зооций и скоплений мезозооций, а также пятна поперечновытянутые, сложенные только мезозооциями.

Эти фенопорины известны по фрагментарным единичным остаткам. В.П. Нехорошев (1961, 1977), учитывая крайнюю их уникальность, выделил три вида. Описывая эти аномалии, считал их искаженными зоариями рода *Phaeopora* и подчеркивал, что они не могут иметь стратиграфического значения, несмотря, казалось бы, на узкий возрастной диапазон. Г.Г. Астрова находила их родство с теми фенопоринами, которые рассматриваются ею в роде "*Fimbriopora*" и характеризуются развитием большого количества бугорков на поверхности зоария, периодическими утолщениями, неправильностью в расположении всех элементов зоария в пределах бугорков. В.П. Нехорошев (1977, с. 74) назвал их "уродами", Г.Г. Астрова выделила их в родовую категорию "*Insignia*". Наши исследования "*Insignia*" дают возможность предполагать, что такие аномалии строения *Phaeopora* связаны с явлениями тератологической изменчивости (Фауна..., 1966). Объединение в один род "*Insignia*" ветвящихся и неветвящихся форм показывает, что при раздроблении рода *Phaeopora* на новые категории (Астрова, 1965) форма зоариев не может служить устойчивым родовым признаком, она чрезвычайно изменчива.

У фенопор различаются первичные и замещающие мезозооции. Первые почкуются в поздней стадии астогении вместе с продолжающимся ростом зооций, располагаясь между ними. Это закономерно развитые структуры, на появление которых не влияют ни внешние факторы, ни астогения участка зоария. Они представляют дистально двоянные пары на поверхности зоария. Замещающие мезозооции формируются на участках, где рост и развитие автозооций и первичных мезозооций завершены. В этих случаях гетерозооции развиваются на разных уровнях зоария и постепенно замещают автозооции. Замещающие мезозооции на поверхности зоария встречаются в виде отдельных или чередующихся скоплений (рис. 2, в), а также иногда покрывают, видимо, старые участки зоария. Г.В. Копачевич (1972, 1975), изучая фенопор, отмечала, что скопления мезозооций связаны с локальными повреждениями зоария внешними факторами, в результате чего гибнут отдельные группы зооидов, либо с процессом естественного старения зооций. Наши материалы



подтверждают эти выводы. Количество замещающих мезозооций или псевдомезозооций, вероятно, указывает на возраст зоария или части его. Они всегда заполняют места ветвления (см. рис. 2,з) и краевые участки зоария, выполняя, вероятно, укрепляющие функции. В морфологии двух типов мезозооций имеются существенные различия. Первичные — характеризуются единообразием формы и размеров устьев (см. рис. 2,д). Длина их определяется шириной экозоны (см. рис. 1,а). Замещающие — не выдержаны во всех перечисленных характеристиках. Первичные мезозооции имеют важное таксономическое значение, они образовывались между автозооциями к моменту формирования основания и началу образования вестибулей. Это закономерно развитые структуры, отражающие колониальный процесс. Замещающие мезозооции связаны с восстановительными процессами и их следует рассматривать как адаптивный признак. Поэтому различные образования из замещающих мезозооций вряд ли могут служить видовым, а тем более родовым признаком.

Верхние и нижние гемисепты представляют собой горизонтальные полуперегородки, развивающиеся в дифференцированных зооциях (см. рис. 1,а,б). Нижняя гемисепта — горизонтальный вырост проксимальной стенки зооций. Она обычно хорошо развита у фенопор. Верхняя гемисепта глубоко вдается в полость зооций, развита в основании ее перегиба, как выступ дистальной стенки, отделяющей основание от вестибуля. Размеры и форма гемисепт чрезвычайно изменчивы, и они, видимо, меняются с возрастом зоария (Нехорошев, 1977). Особенности их морфологии могут быть вскрыты только при помощи продольных шлифов, строго ориентированных через центральные части зооций, перпендикулярно срединной пластине и плоскости симметрии зоария. Функциональное значение гемисепт не ясно, поскольку в зооциях ныне живущих мшанок нет таких образований. В изученных автором статьи выборках фенопор практически у всех зоариев форма и размеры гемисепт различны. Поэтому вряд ли правильно придавать гемисептам значение родового признака, как указывается в диагнозах предложенных родовых категорий.

Общие черты морфологии и онтогенеза, экологии и геохронологии фенопор (Фауна..., 1986), а также анализ приведенных выше родовых диагнозов показывают, что объединяемые ими виды вполне могут быть сохранены в составе единственного рода *Phaeopora* Hall, 1852.

## Л и т е р а т у р а

- Астрова Г.Г.* Некоторые новые виды мшанок из силура Тувы // Тр. ПИН АН СССР. 1957. Вып. 1. С. 5—14.
- Астрова Г.Г.* Силурийские мшанки Центральной и Западной Тувы. М., 1959. 70 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 29).
- Астрова Г.Г.* Морфология, история развития и система ордовикских и силурийских мшанок. М.: Наука, 1965. 421 с.
- Волкова К.Н.* Закономерности фациального распределения мшанок в силуре Сибирской платформы // VI конф. по ископаемым и современ. мшанкам: Тез. докл. Пермь, 1983. С. 17—19.
- Копавич Г.В.* Силурийские мшанки Эстонии и Подолии. М.: Наука, 1975. 155 с.

Кубанин А.А. Жизненные формы современных мшанок // Тез. докл. 4-го Всесоюз. коллоквиума по ископаемым и современ. мшанкам. М.: Наука, 1976. С. 68—72.

Нехорошев В.П. Ордовикские и силурийские мшанки Сибирской платформы. М.: Геолтехиздат, 1961. 240 с.

Нехорошев В.П. Палеозойские мшанки отряда Cryptostomata: (Анализ некоторых семейств и родов). М.: Недра, 1977. 109 с.

Ордовик Сибирской платформы (Опорный разрез на р. Кулюмбе). М.: Наука, 1982. 222 с.

Ордовик Сибирской платформы: Палеонтологический атлас. Новосибирск: Наука, 1984. 240 с.

Силур Сибирской платформы: Новые региональные и местные стратиграфические подразделения. Новосибирск: Наука, 1979. 96 с.

Силур Сибирской платформы: Опорные разрезы северо-запада Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1980. 183 с.

Силур Сибирской платформы: Разрезы, фауна и флора северо-западной части Тунгусской синеклизы. М.: Наука, 1982. 189 с.

Фауна и флора силура Заполярья Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1986. 180 с.

Шейнманн Ю.М. Мшанки верхнего силура р. Средней Тунгуски // Изв. Геол. ком. 1926. Т. 45, N 7. С. 783—794.

Hall T. Descriptions of the organic remains of the Lower Division of the New York system // N.Y. Nat. Hist. Surv. Paleontol. N.Y. 1847. Vol. 1. P. 362.

Hall T. Paleontology of New York, containing description of the organic remains of the Lower Middle Division of the New York System // N.Y. Nat. Hist. Surv. 1852. Vol. 2. 362 p.

Ross I. Larger Cryptostome Bryozoa of the Ordovician and Silurian Anticost Island, Canada. Part I // J. Paleontol. 1960. Vol. 34. P. 1057—1076.

Ross I. Larger Cryptostome Bryozoa of the Ordovician and Silurian Anticost. Island, Canada. Part. II // Ibid. 1961. Vol. 35. P. 331—344.

Ross I. Early species of the Bryozoan genus Phaenopora from the Caradoc Series, Shropshire // Paleontology. 1962. N 5. P. 52—58.

Ross I. Cryptostoma Bryozoa, standard Chazyan Series, New York and Vermont // Bull. Geol. Soc. Amer. 1963. N 74. P. 577—608.

Spjilndnaes N. Upper Ordovician Bryozoans from Oil Myr, Gotland, Sweden // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. 1983. N 10. P. 1—65.

Ulrich E.O. On Lower Silurian Bryozoa of Minnesota // Geology of Minnesota 3. 1893. Pt. I. P. 96—333.

УДК 564.82(012)(083.72)+551.734.

Р.Т. Грацианова, Дж.А. Талент<sup>1</sup>, А.Ю. Языков

## К СИСТЕМАТИКЕ И НОМЕНКЛАТУРЕ НЕКОТОРЫХ СПИРИФЕРИД, ВАЖНЫХ ДЛЯ СТРАТИГРАФИИ ДЕВОНА

Среди девонских брахиопод СССР есть виды, важные для стратиграфии, употребляемые при обосновании комплекс—зонального расчленения девона и корреляций, но с недостаточно ясным систематическим положением. Такими видами являются, например, *Paraspirifer* (?) *gurjevskiensis* Rzonsonitzkaja, 1952 и *Euryspirifer cheehiel* (Koninck, 1846). Первый из них представляет собой наиболее характерный вид в комплексе фауны салаиркинского горизонта и в стратиграфических схемах девона Алтае-Саянской области всегда приводится в качестве

<sup>1</sup> Дж.А. Талент — профессор Университета Макквори (г. Сидней, Австралия).

вида-индекса. Однако родовая принадлежность вида *Paraspirifer* (?) *gurjevskensis* оставалась неясной. Еще при первоописании М.А. Ржонсницкая (1952) сопроводила родовое название знаком вопроса. Но уточнение в последующие годы сделано не было, хотя во многих источниках название рода употреблялось даже без знака вопроса.

Второй вид из верхнего живета Сибири, Казахстана, Дальнего Востока и Северной Монголии вслед за А. Штукенбергом (Stuckenberg, 1886) назывался *Spirifer cheehiel*, а позднее — *Euryspirifer cheehiel* (Коп.), и всегда указывался как вид-индекс для этого стратиграфического уровня. Хоу Хун-фэй (1959) сравнил типичные *Spirifer cheehiel* из Южного Китая с экземплярами, которые относились к этому виду в Сибири, нашел, что внутреннее строение их существенно различается и выделил формы, распространенные в Сибири и Северо-Восточном Китае, в качестве нового вида, названного им *Acrospirifer pseudocheehiel*. Е.А. Иванова (1962) отнесла вид *pseudocheehiel* к роду *Euryspirifer Wedekind* in Salomon, 1926, дала его экологическую характеристику и новое описание. К сожалению, новое название ревизованного вида не соответствует статье 23(e) (III) Международного кодекса зоологической номенклатуры (1966) о приоритете названий видовой группы.

Ясно, что стратиграфическая значимость видов зависит от правильного систематического положения и, следовательно, от правильного и полного освещения их морфологии. Поэтому, учитывая актуальность указанных вопросов, авторы заново изучили топотипические коллекции названных видов. В данной статье представлены обоснования для отнесения вида *gurjevskensis* к роду *Xenospirifer* Hou et Xian, 1975 (см: Professional papers..., 1975) и сведения вида *Euryspirifer pseudocheehiel* (Hou, 1959) в синонимию к *E. alatus* (Stuckenberg, 1886).

#### РОДОВАЯ ПРИНАДЛЕЖНОСТЬ PARASPIRIFER (?) GURJEVSKENSIS RŽON.

Автор вида М.А. Ржонсницкая (1952) отнесла его к роду *Paraspirifer Wedekind* условно. Первичный диагноз рода у Р. Ведыкина (*Wedekind* in Salomon, 1926) не отвечает современным требованиям. Ревизия рода проведена А. Вандеркамменом (*Vandercammen*, 1963) и Г.Золле (*Solle*, 1971). Изучение авторами большой коллекции (около 100 экз.) топотипов вида *gurjevskensis* и сравнение его характеристики с новым диагнозом рода *Paraspirifer* показало, что вид, как и предполагала М.А. Ржонсницкая, не должен относиться к этому роду. Устойчивые внешние его признаки отличны от характерных для типового (*Spirifer cultrijugatus* Roemer, 1844) и прочих видов рода *Paraspirifer* (см. Godefroid, 1977). У вида *gurjevskensis* всегда высокая вентральная аррея, никогда нет ребер на склонах синуса, ребра не дихотомируют, исключая редкие тератологические бифуркации на экземплярах с грубыми уступами роста, концентрические элементы микроскульптуры представлены не пластинами, а плоскими выступами с рядами тонких, не каплевидных, шипиков на них (табл. XIX,

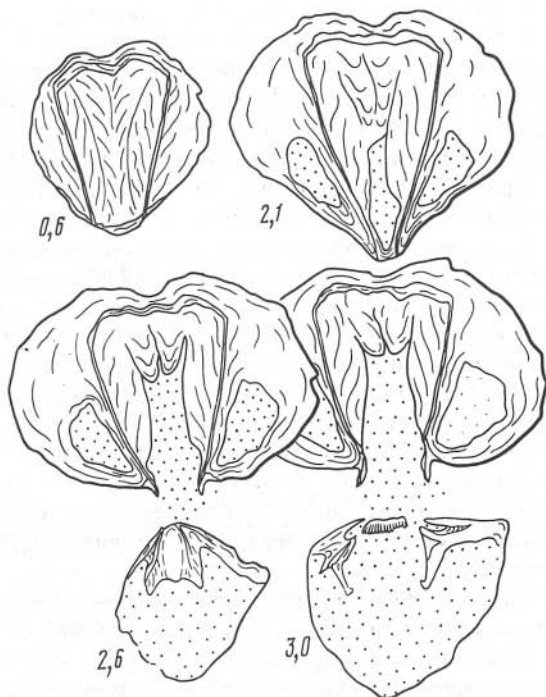


Рис. 1. *Xenospirifer gurjevskensis* (Rzonsnitzkaja); последовательные шлифовки раковины от макушки брюшной створки до уровня круральных пластин спинной створки (×3); экз. E-802-9 из стратотипа салаиркинских слоев (зона dehiscens); Салаир, окрестности г. Гурьевска

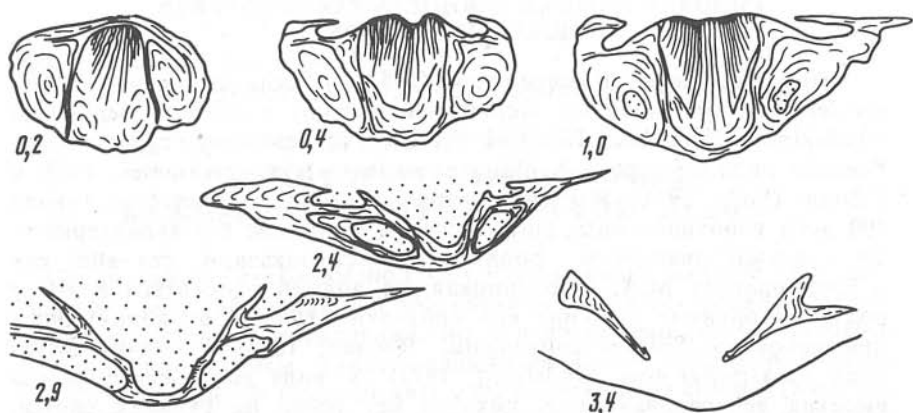


Рис. 2. *Xenospirifer gurjevskensis* (Rzonsnitzkaja); ЦСГМ N 798—19; последовательные шлифовки примакушечной части спинной створки (×3 и 5 в нижних рядах, ×6 и 7 — в верхнем); левобережье р. Малый Бачат ниже устья руч. Салаирки, канава у юго-западной окраины ул. Фурманова; стратотип салаиркинских слоев (зона dehiscens).

фиг. 1—3). Главное же различие во внутреннем строении спинной створки: вид *gurjevskensis* имеет хорошо развитые круральные пластины, опирающиеся на дно створки в начальной своей части и крючкообразные на дистальных концах (рис. 1, 2; табл. XIX, фиг. 6). У представителей же рода *Paraspirifer* круральные пластины полностью отсутствуют.

Этот признак внутреннего строения (наличие круральных пластин) исключает также отнесение рассматриваемого вида к родам *Acrospirifer* Helmbrecht et Wedekind, 1923 и *Brachyspirifer* Wedekind in Salomon, 1926.

На основании приведенных родовых признаков вид *gurjevskensis* отнесен нами к роду *Xenospirifer* Hou et Xian, 1975 (см.: Professional papers..., 1975) с типовым видом *Spirifer* (*Plectospirifer*) *fongi* Grabau, 1931. Этот род установлен из девонских отложений Южного Китая, аналогичных по возрасту шандинскому горизонту Салаира (зоны *serotinus* и *inversus*). Авторы рода *Xenospirifer* отнесли его к семейству *Delthyrididae*, что принято и в данной статье. Здесь надо заметить, что Ван Ю и Чжу Руифан (Wang Yu, Zhu Ruifang, 1979, с. 64) поставили *Xenospirifer fongi* в синонимию к *Acrospirifer fongi*, не признав, таким образом, самостоятельность нового рода. Мы считаем род *Xenospirifer* валидным.

М.А. Ржонсницкая (1952) для рассматриваемого вида выбрала голотип, дала развернутое описание и иллюстрации внешнего и внутреннего строения раковины. Нами в связи с уточнением родовой принадлежности несколько изменен и дополнен диагноз вида, дополнены описание и иллюстрации внутреннего строения и микроскульптуры, а также дано сравнение с типовым видом рода *Xenospirifer*.

#### НАДСЕМЕЙСТВО SPIRIFERACEA KING

#### СЕМЕЙСТВО DELTHYRIDIDAE WAAGEN

#### Род *Xenospirifer* Hou et Xian, 1975

#### *Xenospirifer gurjevskensis* (Ržonsnitzkaja, 1952)

Табл. XIX, фиг. 1—7; рис. 1, 2

*Paraspirifer* (?) *gurjevskensis*: Ржонсницкая, 1952, с. 80, табл. 9, фиг. 1—9; рис. 3, фиг. 1а—с, 2а—в, 4; Грацианова, Зинченко, Кульков, 1960, с. 467, табл. Д-73, фиг. 12.

? *Paraspirifer gurjevskensis*: Su, 1980, с. 316, табл. 134, фиг. 1—3.

Голотип — изображен в цитированной работе автора вида, табл. 9, фиг. 2; происходит из салаиркинских слоев (зона *dehiscens*) Северо-Восточного Салаира; холм в 1 км к северо-востоку от ст. Гурьевск, хранится в Ленинграде в Центральном геологическом музее им. Ф.Н. Чернышева под N 83.

Диагноз. Раковина средних размеров, вздутая, ромбовидная или поперечно-овальная по очертаниям, с округленными замочными углами, высокой вогнутой ареей и высоким дугообразным язычком. Синус и возвышение округленно-угловатые в поперечном сечении, гладкие. Иногда в синусе развито срединное ребро, а на возвышении часто присутствует бороздка. Ребра округленные, простые, по 8—10 с каждой стороны синуса и возвышения. Микроскульптура со-

стоит из частых концентрических, не пластинчатых знаков роста, густо усаженных короткими тонкими шипиками.

В брюшной створке имеется короткое макушечное утолщение, в спинной — гребневидный замочный отросток и опирающиеся на дно створки круральные пластины, крючкообразные на концах.

Описание. Дано М.А. Ржонсничкой (1952). По новым данным авторами иначе трактуется скульптура: радиальные ребра простые. Очень редкие случаи дихотомии ребер наблюдались на экземплярах с повреждениями. Например, после грубого концентрического уступа (остановки роста раковины) все ребра становятся тоньше и некоторые дихотомируют. Это признак непостоянный, тератологического происхождения.

Микроскульптура на экземплярах с хорошо сохранившейся поверхностью соответствует описанию и изображению М.А. Ржонсничкой (1952, табл. 9, фиг. 7). Это многочисленные тонкие шипики, расположенные в виде частых концентрических рядов (см. здесь табл. XIX, фиг. 1). Согласно опубликованным наблюдениям (Иванова, 1971; Valinski, 1975; Талент, Грацианова, 1986) характер микроскульптуры спириферидин определяется состоянием сохранности верхних слоев раковины. Эта закономерность подтверждена на рассматриваемом материале. Так, при следующей (худшей) степени сохранности поверхности раковин *X. gurjevskensis* микроскульптура выглядит, как ряды бугорков, которые являются основаниями абрадированных шипиков на концентрических знаках роста (табл. XIX, фиг. 2). При наихудшей сохранности микроскульптура составлена слабо заметными концентрическими и радиальными элементами (табл. XIX, фиг. 3). Из описанных трех соответствующих степени сохранности узоров микроскульптуры Хоу и Ксянем для типового вида *Xenospirifer fongi* изображены второй и третий (см.: Professional papers..., 1975: Hou, Xian, табл. 25, фиг. 4, 5) — основания шипиков и затем радиальные элементы.

Внутреннее строение. Описание М.А. Ржонсничкой дополняется иллюстрациями внутреннего строения брюшной и спинной створок (табл. XIX, фиг. 5—7) и рисунками (рис. 1, 2), где видны короткое макушечное утолщение в брюшной створке, гребневидный замочный отросток и опирающиеся на дно створки круральные пластины, крючкообразные на концах.

Сравнение и замечания. *Xenospirifer fongi* отличается от *X. gurjevskensis* тем, что несет на боковых густях створок меньшее число (6—8) более грубых ребер и более густо сидящие шипики в концентрических рядах микроскульптуры, а также, согласно описанию Хоу и Ксяня, не имеет макушечного утолщения, что, к сожалению, не иллюстрировано изображениями начальных срезов макушки. К тому же последний признак часто варьирует внутри вида.

Экземпляры из Северо-Восточного Китая, определенные Су Янженем (Su, 1980, с. 316, табл. 134, фиг. 1—3) как *Paraspirifer gurjevskensis* Rzon., имеют слабо вздутую раковину, прямые замочные углы, низкую вентральную арею. Отнесение их к данному виду вызывает некоторые сомнения, потому что для юных экземпляров они



слишком крупные, а от взрослых *P. gurjevskensis* отличаются указанными признаками.

Распространение. Салаиркинские и киреевские слои (зона *dehiscens*) Салаира и Горного Алтая соответственно.

Местонахождение. Адреса местонахождений вида *X. gurjevskensis* на Салаире даны М.А. Ржонницкой (1952, с. 82—83), а в Горном Алтае Е.А. Елкиным (1968, с. 144—146).

#### ВИДОВОЕ НАЗВАНИЕ ДЛЯ СИБИРСКОГО "EURYSPRIFER CHEEHIEL (KONINCK)"

Брахиоподы бейской свиты верхнего живета Микусинской котловины впервые описаны А.А. Штукенбергом (Stuckenberg, 1886) и среди них *Spirifer cheehiel* (Koninck, 1846). А.А. Штукенберг указал на изменчивость вида и наиболее широкие экземпляры назвал *Sp. cheehiel* var. *alata*.

В дальнейшем Л.Л. Халфин (1936) в статье о сибирском девоне и группе *Spirifer cheehiel* Kon. дал краткие описания типовой формы этого вида, его вариантов *alata* и *altaica*, а также видов *Spirifer bidevexus* Khalfin, *Sp. mesolobus* Korovin in coll., *Sp. semicostalis* Khalf., *Sp. mirabilis* Khalf., *Sp. orthogonalis* Khalf. В начале главы, "Заключение" все эти виды и варианты отнесены к подроду *Hysterolites* и к списку добавлен еще один вид *Spirifer* (*Hysterolites*) *cultrijugatiformis* n. sp. В конце заключения дана "Классификационная таблица представителей подрода *Hysterolites* в сибирском девоне", в которой, наряду с другими, кратко охарактеризован вид *cultrijugatiformis* и все виды считаются принадлежащими роду *Hysterolites*. Л.Л. Халфин (с. 420) отметил таксономическую неопределенность термина *Hysterolites*.

В работе о брахиоподах среднего девона с. Лебедянского Л.Л. Халфин (1937) подробно описал все названные выше формы, кроме алтайских *Sp. cheehiel* var. *altaica* Khalfin (вариетет изображен: Халфин, 1936, табл. 3, фиг. 13—15, 20; табл. 4, фиг. 23, 27) и *Sp. (Hysterolites) cultrijugatiformis* Khalfin (вид изображен: Халфин, 1936, табл. 5, фиг. 35; см. также: с. 414, 423). Здесь им описан еще один вид *Sp. (Hysterolites) mirus* sp. n. из лебедянской коллекции, но без точного местонахождения и по единственному экземпляру. Для него характерен очень высокий язычок и соответственно вздернутое у переднего края возвышение, так же сильно, как у *Sp. (Hysterolites) cultrijugatiformis*, и немного меньше, чем у *Sp. (Hysterolites) bidevexus*.

Описания всех выделенных Л.Л. Халфиным в составе "группы *Spirifer cheehiel*" вариантов (он принимает также вариант *alata* А. Штукенберга) и видов объективны и дают достаточный материал для того, чтобы считать их всего лишь эколого-географическими морфами, отражающими внутривидовую изменчивость. Так, например, формы *bidevexus*, *cultrijugatiformis*, *mirus* имеют возвышение несколько крышеобразное и более высокое, чем у типичного вида, но они связаны с ним рядом экземпляров с промежуточными признака-

ми. Появление ребра в синусе и бороздки на возвышении у вида с преимущественно гладкой их поверхностью обычно считается признаком внутривидовой изменчивости (как, например, у рассмотренного выше *Xenospirifer gurjevskensis* (Rzon.)). Тем более, что слабо развитые ребро или валик в синусе у рассматриваемых форм не сопровождаются бороздками на возвышении. Широкий валик в передней трети длины синуса появляется, по-видимому, у некоторых геронтических или поврежденных экземпляров, как считает и М.А. Ржонницкая (1952, с. 86).

Фациальная приуроченность рассматриваемой группы форм довольно широкая (Халфин, 1936, с. 415; см. также: Грацианова, 1953). Изученные коллекции собраны как из отложений неглубокого и неустойчивого морского бассейна (пестрая перемежаемость песчанков, алевролитов, аргиллитов, мергелей, известняков в районе с. Лебедянского, в Минусинской котловине и в Юго-Восточном Алтае), так и из монотонных темных глинисто-сланцевых толщ, образовавшихся на глубинах внешнего шельфа (резрезы верхнего живета в Северном Алтае и Коргонском хребте). Анализ закономерностей распределения "группы *Sp. cheehiel*", показывает, что количественный максимум и наибольшее число форм, уклоняющихся от типовых, наблюдаются у этого вида в отложениях неглубокого моря с активной гидродинамикой и неустойчивым режимом и, как следствие, фациально пятнистым донным осадком. Здесь обитали экземпляры крупные, груборебристые, с остроконечиями, более или менее высоким и иногда островерхим возвышением, редко с ребром или валиком в синусе (форма *turisa*, var. *alata*, *mesolobus*, *semicostalis*, *bidevexus*, *mirabilis*). В тесных поселениях развивались формы с компактной, вздутой и без остроконечий (?) (иногда виден след облома) раковины и сравнительно широкими, уплощенными, а на экземплярах с уступчатыми знаками роста вообще нечеткими ребрами (см.: Ржонницкая, 1952, табл. II, фиг. 2 (форма *orthogonalis*)).

На мягком грунте более глубоких частей шельфа обитали особи с очень широкими крупными раковинами, у которых высокий язычок (и соответственно возвышение) является приспособлением для большего притока в раковину воды, бедной здесь питательными веществами (var. *altaica*, *cultrijugatiformis*). Кстати, замечено, что размеры миофрагма (высокого и широкого у var. *altaica*) увеличиваются в процессе роста раковины (см., например: Jahnke, 1971; фиг. II). Иначе говоря, этот признак изменчив не только в онтогенезе, но и в зависимости от характера грунта. Постоянством условий обитания объясняется меньшее число экологических морф в более глубокой зоне бассейна. По сказанному выше заключаем, что все вариететы и виды "группы *Spirifer cheehiel*", выделенные А. Штукенбергом (Stuckenberg, 1886) и Л.Л. Халфиным (1935, 1936, 1937), представляются как формы внутривидовой изменчивости.

М.А. Ржонницкая (1952) описала в качестве вариететов формы *turisa*, все виды Л.Л. Халфина по большим коллекциям из многих местонахождений верхнего живета на окраинах Кузнецкого бассейна, в том числе из района с. Лебедянского. Она отнесла их к роду

*Euryspirifer*, в понятии Р. Ведекинда, (Wedekind in Salomon, 1926) и указала (с. 86), что все уклоняющиеся формы встречаются совместно с типичной в пределах одних и тех же слоев и тесно связаны с нею постепенными переходами. М.А. Ржонницкая отметила также цитатой из А.В. Grabau (1931), что точное стратиграфическое положение *Sp. cheehiel* Kon. в Южном Китае, откуда он был впервые описан, неизвестно. Позднее М.А. Ржонницкая предоставила Хоу Хунфэю экземпляры сибирских "*Sp. cheehiel*" для сравнения с южнокитайскими. Этот палеонтолог (Хоу Хунфэй, 1959) имел коллекции из самых верхних горизонтов живетского яруса Северо-Восточного Китая (хребет Малый Хинган) и из эйфельского яруса (*sensu lato*) тех районов Южного Китая, откуда вид был описан Л. Конинком. Сравнив формы, отнесенные к *Spirifer cheehiel* Kon. из названных трех регионов, Хоу пришел к выводу, что сибирские и малохинганские формы идентичны, а южнокитайская, будучи сходной внешне и по характеру изменчивости, отличается от них внутренним строением: "Типичные *Spirifer cheehiel* Kon. из Южного Китая имеют тонкие длинные зубные пластины, достигающие почти половины длины створки, в то время как относившиеся к этому виду сибирские представители имеют очень толстые и короткие зубные пластины" (с. 150). Хоу Хунфэй установил новый вид *pseudocheehiel* с широким распространением в верхах живетского яруса (и редко в низах франского) Сибири и Северо-Восточного Китая и отнес его к роду *Acrospirifer*. Голотипом вида Хоу назначил экземпляр, изображенный М.А. Ржонницкой (1952, табл. 10, фиг. 1).

Е.А. Иванова (1962) переописала сибирских представителей вида *pseudocheehiel*, обратила внимание на внешние отличия его от южнокитайского *Sp. cheehiel*, указанные еще Л.Л. Халфиным (слабо выпуклая спинная створка, узкие межреберные пространства у второго вида), и восстановила отнесение их к роду *Euryspirifer*. Она описала как виды *Euryspirifer pseudocheehiel* и *E. orthogonalis*, сочла подвидами вида *E. pseudocheehiel* формы *alata*, *mesoloba*, *semicostalis*. Последняя из них, по мнению Е.А. Ивановой, — "экологический подвид", а *bidevexus* — молодая стадия вида *E. mesolobus* (Korovin in Khalfin, 1937). Для формы *mirabilis* систематическое положение за недостатком материала не выяснено.

В экологической характеристике рода *Euryspirifer* по представителям из Кузнецкого и Минусинского бассейнов Е.А. Иванова констатирует факт наибольшей их морфологической вариативности в конце живета, когда условия обитания на мелководье открытого моря на северо-востоке Кузнецкого бассейна были наиболее разнообразны. Это положение согласуется с выводам авторов из проведенного выше анализа материалов Л.Л. Халфина о том, что все варианты и "виды" "группы *Spirifer cheehiel*" являются эколого-географическими морфами, появление которых обеспечено биотическими и абиотическими особенностями той или иной ниши обитания. Подтверждающей иллюстрацией вывода может служить составленная Е.А. Ивановой (1962, рис. 18) схема вертикального распространения представителей рода *Euryspirifer* в Кузнецком бассейне (иначе говоря,

"группы *Spirifer cheehiel*"). На схеме дано распространение в отложениях бейского горизонта (= алчедатского по М.А. Ржоннической) верхнего живета в районе с. Лебедянского (от 5 до 18 м мощностью) вида *E. pseudocheehiel* и его экологических морф *alata*, *semicos-talis*, *mesoloba*, *mirabilis*, *orthogonalis*. Все они присутствуют только вместе с видом *E. pseudocheehiel*. Морфа *alata* сопровождает вид во всех местонахождениях, другие — в разных экологических нишах. Также наглядна карта распространения вида и его эколого-географических морф по горизонтали (Иванова и др., 1964; рис. 74). В Кузнецком, Минусинском и Алтайском бассейнах в позднебейское время (конец живета) всюду обитал вид *E. pseudocheehiel* и его крылатая морфа *alata*. Из других морф не все развились в Минусинском бассейне, где, по мнению Е.А. Ивановой, бассейн был с отклонениями солености воды от нормальной.

Таким образом, по мнению авторов, в позднеживетских бассейнах Сибири обитал один вид, называемый в последнее время *Euryspirifer pseudocheehiel* (Hou). Его внутривидовая изменчивость была большей на мелководье с неустойчивым режимом и меньшей в более глубоких спокойных водах, а также при некоторой угнетенности вида нарушением нормальной солености воды. Авторы данной статьи рассмотрели недавние исследования по спириферам (Vandercammen, 1963; Jahnke, 1971; Mittmeyer, 1972; Hou, Xian in Professional Papers..., 1975; Wang Yu, Zhu Ruifang, 1979) и приняли отнесение вида *pseudocheehiel* к роду *Euryspirifer* Wedekind in Salomon, 1926, а также то, что род *Rostrospirifer* Grabau, 1931 является младшим синонимом *Euryspirifer*.

Что касается видового названия, которое соответствовало бы правилам Международного Кодекса зоологической номенклатуры (1966), то, в соответствии со статьей 23(a) (III), вид *Euryspirifer pseudocheehiel* (Hou) (Хоу, 1959) впредь следует называть *Euryspirifer alatus* (Stuckenberg, 1886), так как при переименовании сибирского "Sp. cheehiel" Хоу Хунфэй не учел, что в первоописании вида варьирующие широкие формы его А.А. Штукенбергом были названы *alata*. В таких случаях при ревизии, отбрасывая невалидное название вида, следует присвоить ему название первого из вариантов, если они есть.

Ввиду того, что, кроме замены названия, авторами данной статьи расширен объем вида, ниже даны синонимия, новый диагноз и сравнение, а также дополнительные иллюстрации внутреннего строения вида *Euryspirifer alatus* (Stuck.) и сравниваемого *E. tonkinensis* (Mansuy, 1908). Но к этому необходимо добавить, что в цитированных работах А.А. Штукенберга, Л.Л. Халфина, М.А. Ржоннической, Хоу Хунфэя, Е.А. Ивановой приведены четкие и многочисленные иллюстрации микроскульптуры, внутреннего строения, а также внешнего облика варьирующих раковин рассматриваемого вида.

НАДСЕМЕЙСТВО SPIRIFERACEA KING  
СЕМЕЙСТВО DELTHYRIDIDAE WAAGEN  
ПОДСЕМЕЙСТВО PARASPIRIFERINAE PITRAT  
Р о д *Euryspirifer* Wedekind in Salomon, 1926  
*Euryspirifer alatus* (Stuckenberg, 1886)

Рис. 3

- Spirifer* Chechiel (Sic!): Stuckenberg, 1886, с. 9—11, табл. 1, фиг. 4; табл. 2, фиг. 1—7.  
*Spirifer* Chechiel (Sic!) var *alata*: Stuckenberg, 1886, с. 10—11, табл. 1, фиг. 1—3.  
*Spirifer* undiferus: Stuckenberg, 1886, с. 8, табл. 2, фиг. 10; табл. 3, фиг. 14; табл. 4, фиг. 14.  
*Spirifer* Kayseri: Stuckenberg, 1886, с. 11, табл. 3, фиг. 13.  
*Spirifer* chechiel var. *mesoloba*: Халфин, 1935, фиг. 7.  
*Spirifer* chechiel: Халфин, 1936, с. 411—412; Чернышева, 1937, с. 43, табл. 3, фиг. 16, 17.  
*Spirifer* (Hysterolites) chechiel: Халфин, 1936, табл. 1, фиг. 1а—с; табл. 2, фиг. 6, 11, 12; табл. 3, фиг. 16, 17, 18, 19, 21; табл. 4, фиг. 24—26, 29—32; табл. 5, фиг. 33; Халфин, 1937, с. 108—110, табл. 4, фиг. 44—47; табл. 5, фиг. 53, 55.  
*Spirifer* (Hysterolites) *bidevexus*: Халфин, 1936, табл. 1, фиг. 2; табл. 5, фиг. 34; Халфин, 1937, с. 111, табл. 5, фиг. 52.  
*Spirifer* (Hysterolites) *mesolobus*: Халфин, 1936, табл. 1, фиг. 3; табл. 4, фиг. 28; Халфин, 1937, с. 111, 112, табл. 5, фиг. 48—50.  
*Spirifer* (Hysterolites) *semicostalis*: Халфин, 1936, табл. 1, фиг. 4, 5; табл. 2, фиг. 7; Халфин, 1937, с. 112, 113, табл. 5, фиг. 51, 54.  
*Spirifer* (Hysterolites) *mirabilis*: Халфин, 1936, с. 422, табл. 2, фиг. 8, 10.  
*Spirifer* (Hysterolites) *orthogonalis*: Халфин, 1936, табл. 2, фиг. 9; Халфин, 1937, с. 114, 116, табл. 6, фиг. 58.  
*Spirifer* (Hysterolites) *chechiel* var. *altaica*: Халфин, 1936, табл. 3, фиг. 13, 14, 15, 20; табл. 4, фиг. 23, 27.  
*Spirifer* (Hysterolites) *cultrijugatiformis*: Халфин, 1936, табл. 5, фиг. 35.  
*Spirifer* (Hysterolites) *chechiel* var. *alata*: Халфин, 1937, с. 110, табл. 5, фиг. 56.  
*Spirifer* (Hysterolites) *mirus*: Халфин, 1937, с. 113, 114, табл. 6, фиг. 57, рис. 4.  
*Spirifer* (Elytha?) *chechiel*: Наливкин, 1938, с. 86, табл. 2, фиг. 3.  
*Euryspirifer* *chechiel*: Ржонсницкая, 1952, с. 84—87, табл. 10, фиг. 1—3, рис. 3, фиг. 5; Беляков и др., 1955, с. 40, табл. 20, фиг. 3, 4; Грацианова, 1955, с. 259, табл. 59, фиг. 5; табл. 60, фиг. 1, 2, 5; Грацианова и др., 1960, с. 468, табл. D—74, фиг. 6, 7; Иванова, 1960, табл. 62, фиг. 10, 11, рис. 379—380; Модзалевская, 1969, с. 119, табл. 54, фиг. 1—4.  
*Euryspirifer* *chechiel* var. *alata*: Ржонсницкая, 1952, с. 87—88, табл. 11, фиг. 3; Беляков и др., 1955, с. 41, табл. 20, фиг. 1, 2.  
*Euryspirifer* *chechiel* var. *orthogonalis*: Ржонсницкая, 1952, с. 88, табл. 11, фиг. 1, 2.  
*Euryspirifer* *chechiel* var. *mesoloba*: Ржонсницкая, 1952, с. 88, 89, табл. 10, фиг. 4.  
*Euryspirifer* *chechiel* var. *semicostalis*: Ржонсницкая, 1952, с. 89, табл. 10, фиг. 5.  
*Euryspirifer* *chechiel* var. *mirabilis*: Ржонсницкая, 1952, с. 89, 90, табл. 12, фиг. 5.  
*Acrospirifer* *pseudochechiel*: Хоу Хунфэй, 1959, с. 149—151, табл. 4, фиг. 4.  
*Euryspirifer* *pseudochechiel* (Sic!): Иванова, 1962, с. 103—105, табл. 7, фиг. 5; табл. 8, фиг. 1—2.  
*Euryspirifer* *pseudochechiel* (Sic!) *alatus*: Иванова, 1962, табл. 7, фиг. 1—4, рис. 44.  
*Euryspirifer* *orthogonalis*: Иванова, 1962, табл. 8, фиг. 3, табл. 9, фиг. 3, 4.  
*Euryspirifer* *pseudochechiel* (Sic!) *semicostalis*: Иванова, 1962, табл. 9, фиг. 1, 2.

Диагноз. Эвриспириферы, у которых крупная раковина от субпрямоугольного до широкотреугольного очертания, грубые ребра, разделенные широкими бороздками, гладкие синус и возвышение. В синусе иногда бывает тонкое ребро или плоский валик (вблизи переднего края), возвышение может быть острроверхим (редко). Микроскульптура состоит из тонких коротких шипиков, тесно расположенных по краю концентрических пластин нарастания.

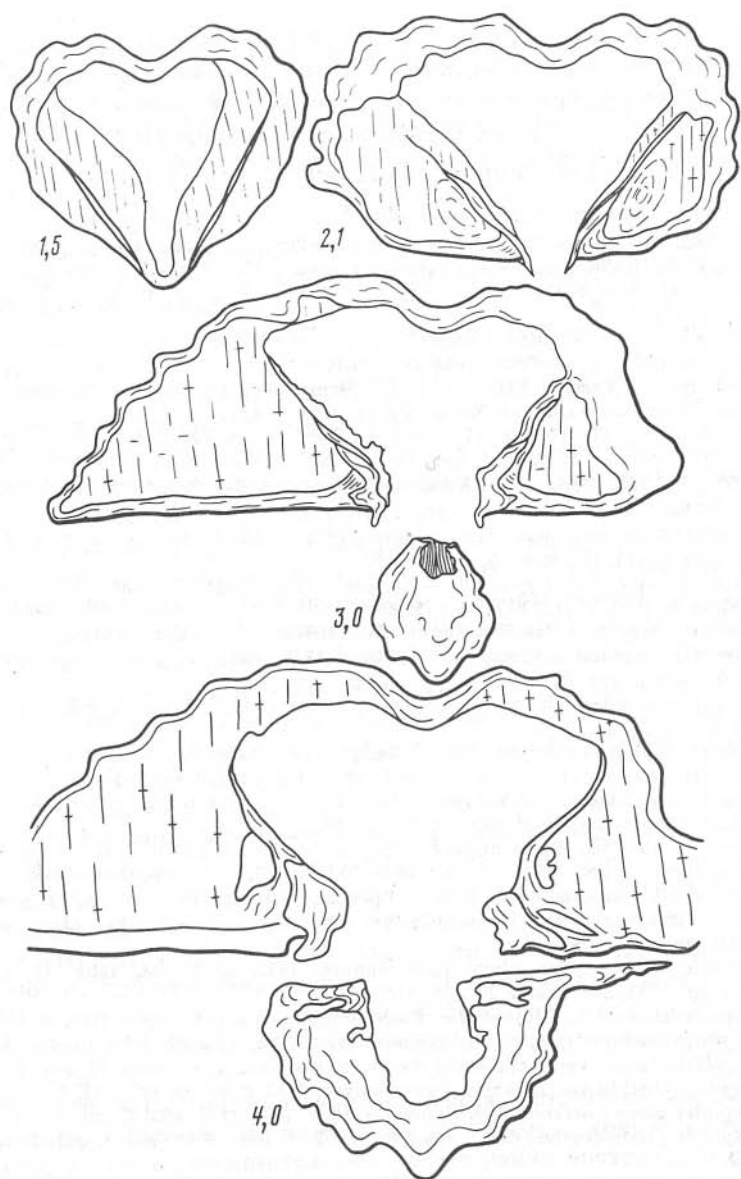


Рис. 3. *Eurispirifer alatus* (Stuckenberg); ЦСГМ N 798—20; последовательные пришлифовки раковины в примакушенной части (×3); северо-западная окраина Кузнецкого бассейна, старый карьер на правом берегу руч. Алчедат против средней части с. Лебедянского; алчедатские слои, средний девон, верхняя часть живетского яруса.



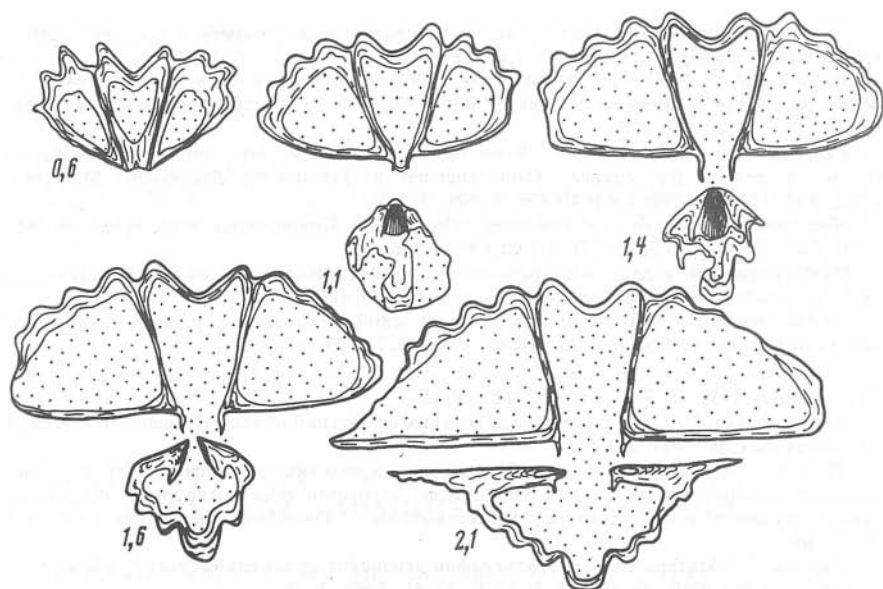


Рис. 4. *Euryspirifer tonkinensis* (Mansuy); ЦСГМ N 784-10; последовательные пришлифовки раковины в примакушечной части (×2); провинция Квангси (КНР), Chantung в 41 км к востоку от Нанкина (Nanning); отложения, аналогичные по возрасту злихову Чехословакии.

Макушечные утолщения значительные. Зубные пластины короткие. Круральные пластины рудиментарные.

Сравнения. Близкий вид *E. tonkinensis* (Mansuy, 1908) (см. рис. 4; табл. XIX, фиг. 8, 9) из отложений, сопоставляемых со злиховом в Южном Китае, отличается от *E. aiatus* слабо развитыми макушечными утолщениями, длинными зубными пластинами и наличием в спинной створке лишь круральных оснований.

Авторы благодарны О.А. Бетехтиной за просмотр рукописи и В.Г. Кашину за фотографирование образцов.

Изученные коллекции хранятся в Центральном Сибирском геологическом музее (г. Новосибирск) под N 784 и 798.

## Литература

Беляков Н.А., Бульванкер Э.З., Дубатово В.Н. и др. Полевой атлас характерных комплексов фауны и флоры девонских отложений Минусинской котловины. М.: Госгеолтехиздат, 1955. 140 с. 36 табл.

Грацианова Р.Т. О фациальных комплексах брахиопод живецких и франских отложений Саяно-Алтайской области//Тр. Горно-геол. ин-та Зап.-Сиб. фил. АН СССР. 1953. Вып. 13. С. 119—128.

Грацианова Р.Т. Брахиоподы верхнего живета//Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. М.: Госгеолтехиздат, 1955. Т. 1. С. 256—261. Табл. 58—60.

Грацианова Р.Т., Зинченко В.Г., Кульков Н.П. Тип Brachiopoda. Плеченогие//Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Новосибирск: СНИИГГиМС, 1960. Т. 2: Средний палеозой. С. 422—480. Табл. D-64 и D-76.

Елкин Е.А. Трилобиты (дехенеллиды) и стратиграфия нижнего и среднего девона юга Западной Сибири. М.: Наука, 1968. 156 с. 13 табл.

Иванова Е.А. Экология и развитие брахиопод силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейнов. М., 1962. 152 с. Табл. 20. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 88).

Иванова Е.А., Бельская Т.Н., Чудинова И.И. Условия обитания морской фауны силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейнов. М., 1964. 216 с. Табл. 24. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 52).

Иванова Е.А. Введение в изучение спириферид. Сравнительная морфология. М., 1971. 104 с. Табл. 12. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 126).

Международный кодекс зоологической номенклатуры, принятый XV Международным зоологическим конгрессом. М.; Л.: Наука, 1966. 100 с.

Модзалевская Е.А. Полевой атлас силурийской, девонской и раннекаменноугольной фауны Дальнего Востока. М.: Недра, 1969. 327 с. 73 табл.

Навикин Д.В. Верхний девон Горного Алтая // Материалы Центр. науч.-исслед. геол.-развед. ин-та. 1938. Т. 3. С. 80—92. Табл. 1—3.

Ржонсницкая М.А. Спирифериды девонских отложений окраин Кузнецкого бассейна. М.: Госгеолиздат, 1952. 232 с. 25 табл.

Талент Дж.А., Грацианова Р.Т. Австрало-Азиатские позднесилурийские—раннекаменноугольные брахиоподы и трилобиты. Cyrtospiriferidae: некоторые таксономические трудности и биостратиграфические выводы // Геология и геофизика, 1986. N 2. С. 3—10.

Халфин Л.Л. Материалы по стратиграфии девонских отложений Алтая // Материалы по геологии Зап.-Сиб. края. 1935. N 20. С. 1—41. Табл. 3—8.

Халфин Л.Л. Сибирский девон и группа *Spirifer cheehiel* Kon // Изв. Том. индустр. ин-та. 1936. Т. 55, вып. 3. С. 405—434. Табл. 1—5.

Халфин Л.Л. Среднедевонские брахиоподы с Лебедянского. Анжеро-Судженского района // Там же. 1937. Т. 57, вып. 1. С. 85—148. Табл. 1—8.

Хоу Хунфэй. Брахиоподы девона Северо-Восточного Китая // Acta Palaeontol. Sin. 1959. Vol. 7, N 2. P. 139—160. Pl. 1—7.

Чернышева Н.Е. О девонских брахиоподах Монголии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. 60 с. 30 табл.

Balinski A. Secondary changes in microornamentation of some devonian ambocoelid Brachiopods // Palaeontology. 1975. Vol. 18, pt. 1. P. 179—189. Pl. 32—35.

Godefroid J. Le genre *Paraspirifer* Wedekind, 1926 (*Spiriferida*-Brachiopode) dans l'Emsion et le Couvinien de la Belgique // Ann. Soc. géol. Nord. 1977. Vol. 47. P. 27—44. Pl. 42—48.

Gräbau A.W. Devonian Brachiopoda of China. Pt. I: Devonian Brachiopoda from Yunnan other districts in South China // Palaeontol. Sin. Ser. B. 1931. Vol. 3, pt. 3. P. 1—545. Pl. 1—54.

Helmbrecht W., Wedekind R. Versuch einer biostratigraphischen Gliederung der Siegener Schichten auf Grund von Rensselaerien und Spiriferen // Glückauf: Berg- und Hüttenmännische Ztschr. 1923. Jg. 59, N 4. S. 949—953.

Jahnke H. Fauna und alter Erbslochgrauwacke (Brachiopoden und Trilobiten. Unter-Devon, Rheinisches Schiefergebirge und Harz) // Götting. Arb. Geol. und Paläontol. 1971. n 9. 105 S. 11 Taf.

Koninck L. Notes sur deux espèces de brachiopodes du terrain paléozoïque de la China // Bull. Acad. roy. sci. Belg. 1846. Vol. 13, pt. 2. P. 410—415. Pl. 2.

Mansuy H. Contribution à la carte géologique de l'Indo-China // Paléontologie. Hanoi-Haiphong: Indochina Serv. Mines, 1908. 73 p. 18 pls.

Mittmeyer H.G. Delthyrididae und Spinocyrtiidae (Brachiopoda) des tiefsten Ober-Ems im Mosel-Gebiet (Ems-Quarzit; Rheinisches Schiefergebirge) // Mainz. Gewiss. Gewiss. Mitt. 1972. N 1. S. 82—181, 2 Taf.

Professional Papers of Stratigraphy and Palaeontology. China. Hou; Xian, 1975. N 6. P. 1—85. Pl. 1—32.

Roemer C.F. Das Rheinische Uebergangsgebirge: Eine paläontologisch-geognostische Darstellung. Hannover, 1844. 96 s. 6 Taf.

Solle G. Brachyspirifer und Paraspirifer im Rheinischen Devon // Abh. Hes. Landesampt. Bodenforsch. 1971. H. 59. S. 1—163. Taf. 1—20.

Stuckenberg A.A. Materialien zur Kenntniss der Fauna der devonischen Ablagerungen Sibiriens // Mem. Acad. sci. St. Petersburg. Ser. VII. 1886. Vol. 34, N 1. S. 1—19, Taf. 1—4.

Su Yang-zheng. Cambrian-Devonian brachiopoda: Articulata // Paleontological Atlas of Northeast China. Paleozoic volume. Beijing (China): Geol. Publ. House, 1980. P. 254—327. Pl. 112—144.

Vandercammen A. Spiriferidae du Dévonien de la Belgique // Mém. Inst. roy. sci. natur. Belg. 1963. Vol. 150. P. 1—179. Pl. 1—13.

Wang Yu, Zhu Ruifang. Beiliuan (Middle Middle Devonian) brachiopods from South Guizhou and Central Guangxi // Paleontol. Sin. New Ser. B. 1979. N 15 (158). P. 1—95. Pl. 1—34.

Wedekind R. Die Devonische Formation // Grundzüge der Geologie. Stuttgart Schweizerbart. 1926. Bd. 2: Erdgeschichte. S. 194—226, Taf. 1—6.

УДК 56(113.2): 564.81+56.074.2:537.533.35

Ю.Л. Пельман

## МИКРОСТРУКТУРА КЕМБРИЙСКИХ АКРОТРЕТИД И ЕЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

**Введение.** Современный уровень научных исследований в палеонтологии с использованием сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) позволяет ставить и успешно решать различные вопросы по формообразованию и минеральной секреции в том числе на примере ранне-среднекембрийских беззамковых брахиопод.

История изучения микроструктуры раковин беззамковых брахиопод с применением СЭМ насчитывает уже свыше 15 лет. Пионерами этих работ являются А. Вильямс и Л. Райт (Williams, Wright, 1970); Г. Бирнат и А. Вильямс (Biernat, Williams, 1970, 1971); В. Поулсен (Poulsen, 1971); Г. Бирнат (Biernat, 1973). В последующем применении СЭМ при изучении Inarticulata стало традиционным и необходимым. К сожалению, специально вопросами морфологии микроструктур раковин Inarticulata посвящено всего несколько статей. Кроме вышеперечисленных работ, необходимо указать статьи О.Н. Зезиной (1980); К. Ивата (Iwata, 1981, 1982); Л.Е. Попова, О.Н. Зезиной, Я. Нылвак (1982) и А. Карри, А. Вильямс (Curry, Williams, 1983).

**Материал и методы.** Фактическим материалом для данной работы послужили коллекции беззамковых брахиопод с фосфатными раковинами из нижнего—среднего кембрия Сибирской платформы, по работам Ю.Л. Пельмана (1973, а, б, 1977, 1983, 1986). Коллекции 428, 492, 692, 741, 743, ЦСГМ. Раковины брахиопод в большинстве случаев, извлекались из породы с применением 5—10% уксусной кислоты, и в редких случаях — с помощью механической препарировки. Сопоставление поверхностей раковин, полученных химическим и механическим способами (табл. XX, фиг. 6), показало их полную идентичность и отсутствие воздействия слабых растворов уксусной кислоты на фосфатные раковины Inarticulata.

Специальный минералогический анализ фосфата раковин Inarticulata не проводился. Мы воспользовались результатами исследования Hewitt (1980) и Iwata (1981), по данным которых фосфат раковин

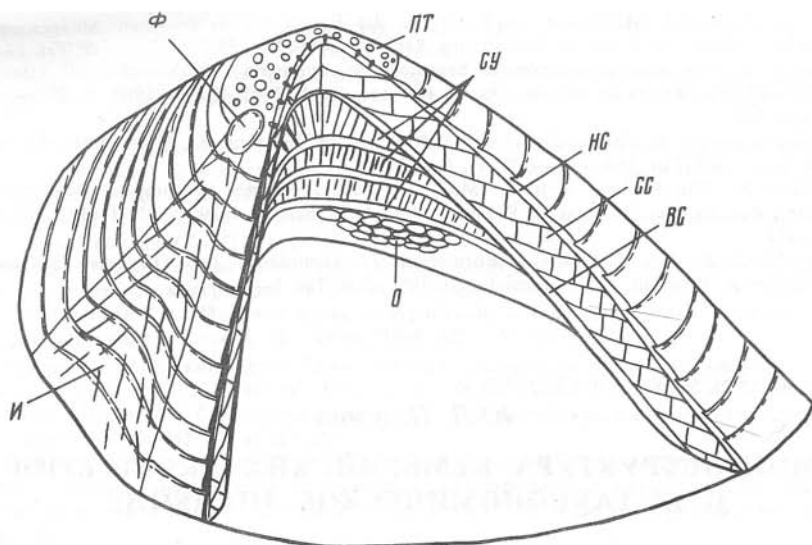


Рис. 1. Схема строения брюшной створки раковины брахиопод родов *Linnarssonina*, *Nomotreta*. ПТ — протегулум, личиночная раковина, пористая; НС — наружный слой раковины, образует concentрические линии роста на поверхности створки, не пористый; СС — средний слой раковины, пористый, сложен тонкими пластинами, ориентированными под острым углом к наружной поверхности створки; ВС — внутренний слой раковины, не пористый; СУ — срединное утолщение, сложено тонкими пластинами и колоннами между ними; Ф — форамен; И — интертруг на заднем склоне створки; О — отпечатки полигональной формы клеток возможно, внешнего эпителия мантии.

беззамковых брахиопод определяется как франколит (род *Linnarssonina*) (Hewitt, 1980) или гидроксилapatит (род *Lingula*) (Iwata, 1981).

Дополнительно в сравнительных целях были просмотрены материалы по современным лингулам (*Lingula* sp., о-в Люзон, Филиппинские острова), любезно предоставленные Московским зоологическим музеем.

1. **Личиночная раковина** у брахиопод определяется термином протегулум, хотя смысловое значение "протегулум" соответствует именно эмбриональной раковине. (Палеонтологический словарь, 1965). Но, исходя из удобства использования термина, состоящего из одного слова и широко вошедшего в научную литературу, посвященную брахиоподам, мы будем также пользоваться этим термином для обозначения личиночной раковины. Протегулум ранне-среднекембрийских *Linnarssonina*, *Nomotreta*, *Pegmatreta*, *Acrothele*, *Botsfordia* состоит из тонкой однослойной минеральной пластинки и покрывает апикальную часть раковины (табл. XX, фиг. 1—6; рис. 1). Толщина этой минеральной пластинки равна 0,69—1,7 м (табл. XX, фиг. 6). Наружная микроскульптура протегулума состоит из углублений (ямочек) одинакового или различного диаметра. По-видимому, этим углублениям отвечали сквозные отверстия (поры) в протегулуме (частично сохранившиеся

**Сопоставление размеров\* протегулов кембрийских  
и современных акротретид**

Ранне-среднекембрийские				Современные			
Пельман, 1977, 1983, 1986				Chuang, 1968		Hammond, 1980	
Pegmatreta sp.	Homotreta vebicula Pelm.	Linnarssonsonia resorption Pelm.		Pelagodiscus atlanticus King.			
брюшная	брюшная	брюшная	спинная	брюшная	спинная	брюшная	спинная
243	189	131	122	318	326	485	518
				245	251	452	518
				136	145	377	391
				118	124	353	358

\* Указана ширина раковины в микронах. Необходимо отметить, что размер протегула (см. таблицу) у ранне-среднекембрийских акротретид определялся на взрослой раковине, а для современных — по личиночной раковине, которая еще могла расти.

поры видны на боковом крае протегула — табл. XX, фиг. 6). Диаметр пор меняется в пределах от 0,6—1,2 м и до 4,1—4,2 м (табл. XX, фиг. 1, 2, 4). Ширина перемычек между порами меняется от 0,46 до 1,4 (табл. XX, фиг. 1, 2, 4). Своеобразный характер строения раковины протегула — пористость, позволяет предполагать, что поры были необходимы личинке брахиоподы для осуществления газо- и хемообмена с внешней средой всей поверхностью тела. Образование раковины протегула связано с секреторной деятельностью всей поверхности внешнего эпителия личинки брахиоподы. При этом объяснении отрицается гипотеза формирования "везикулярной" структуры протегула за счет отпечатка (слепка) внутренней поверхности толстого периостракума (Biernat, Williams, 1970; Biernat, 1973; Попов и др., 1982). Размер протегула ранне-среднекембрийских акротретид соответствует в целом размерам личиночной раковины современных дисцинид (Chuang, 1968; Hammond, 1980) (см. таблицу). Микроскульптура протегула у изученных брахиопод, возможно, является родовым, может быть, и видовым диагностическим признаком.

II. **Форамен и интертрог.** Ножка у современных дисцинид появляется еще на личиночной стадии развития при ширине 396 м (брюшная) и 490 м (спинная) створки протегула (Hammond, 1980). У ранне-среднекембрийских акротретид (*Linnarssonsonia*, *Homotreta*, *Pegmatreta*, *Acrothele*) ножка также появлялась на личиночных стадиях жизни и проходила из раковины протегула наружу между створками (рис. 2). В соответствии с этим в брюшных створках протегула этих родов на месте будущего форамена находился желобок. У представителей родов *Homotreta* и *Linnarssonsonia* большая часть ножки (около 2/3 диаметра) располагалась на брюшной стороне и меньшая часть — (около 1/3 диаметра) на спинной стороне тела личинки (рис. 2). У рода *Acrothele* ножка полностью находилась на брюшной стороне

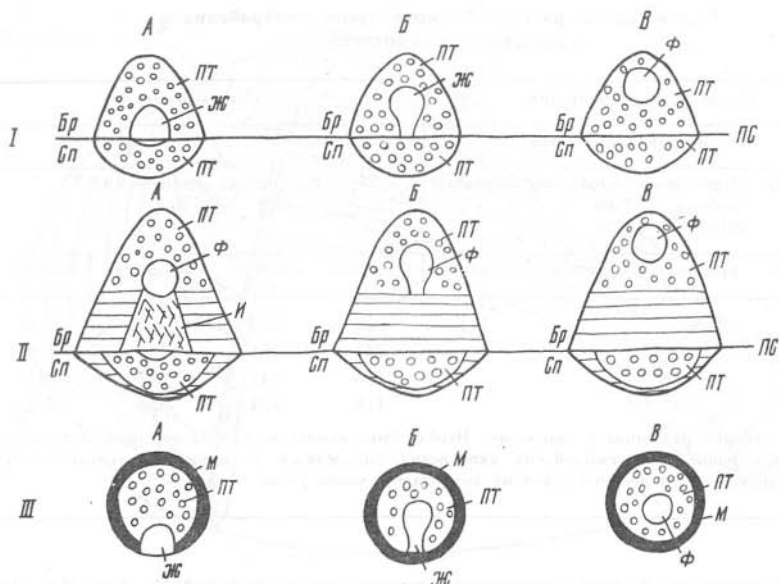


Рис. 2. Схема образования форамена и интертрога на раковинах брахиопод родов: А — *Linnarssonia*; Б — *Acrothele*; В — *Torynelasma*. I. Личиночная стадия развития: А — для прохода ножки в брюшной и спинной створках протегулума имеется желобок; Б — для прохода ножки имеется желобок только в брюшной створке протегулума. В — для прохода ножки есть форамен в брюшной створке. II. Взрослая стадия. Желобок у *Linnarssonia* (А) и *Acrothele* (Б) замкнулся в форамен. На заднем склоне брюшной створки А на месте срастания боковых краев створки под фораменом образуется интертрог. На брюшных створках Б и В интертрог не образуется. III. Схема положения периферийной активной зоны мантии секретирующей раковину по отношению к брюшной створке протегулума на начало образования постличинной раковины: А — активная зона мантии разомкнута по краям желобка для ножки; в последующем она зарастает; Б, В — активная зона мантии сплошная; БР — брюшная; СП — спинная; ПТ — протегулум; Ж — желобок; Ф — форамен; И — интертрог; М — активная; секретирующая, периферийная зона мантии; ПС — плоскость смыкания створок

тела и лишь своей нижней частью соприкасалась со спинной стороной личинки (см. рис. 2). У ордовикских акротретид, подсемейство *Torynelasmatinae*, ножка целиком располагалась на брюшной стороне тела и не касалась спинной стороны протегулума личинки (Poulsen 1971, Biernat, 1973) (см. рис. 2).

Образование интертрога (или желобка на ложной арее брюшной створки) прямо связано с положением ножки у личинки. Интертрог формируется на более взрослых стадиях жизни брахиоподы (постличиночных), когда минеральная секреция идет уже по периферии раковины и возникают концентрические линии роста. У родов *Linnarssonia*, *Nomotreta* и *Pegmatreta* активная зона по периферии мантии брюшной части тела разомкнута по краям желобка (рис. 2). При формировании постличиночной раковины происходит зарастание на месте форамена по периферии мантии. В связи с этим происходит нарушение равномерной секреции наружного слоя створки, образующего кон-



центрические линии, формируются своеобразные косые шовные зоны (щели) и возникает интертрог, однако общая скорость роста раковины сохраняется (табл. XX, фиг. 7—9).

У рода *Acrothele* активная зона по периферии мантии брюшной створки формировалась без зияния, по краям желобка для ножки (рис. 2), поэтому интертрог не возникает (табл. XX, фиг. 5). У ордовикских акротретид (подсемейство *Torynelasmatinae*) также характерно отсутствие интертрога (рис. 2).

**III. Минеральная секреция взрослых раковин некоторых беззамковых брахиопод.** Для выяснения образования и строения раковинного вещества постличиночных раковин ранне-среднекембрийских акротретид изучались продольные и косые сломы створок родов *Linnarssonia* и *Nomotreta*. Раковина имеет трехслойное строение (табл. XXI, фиг. 3; рис. 1), причем наружный и внутренний слои не всегда отчетливо отделяются от среднего слоя. Тонкий наружный слой слагает внешнюю микроструктуру раковины, состоящую из концентрических линий и валиков, расположенных через 18—20  $\mu$  (табл. XX, фиг. 11). Сложен зернами франколита — 0,2—0,3  $\mu$  (табл. XXI, фиг. 3). Толщина слоя 2—3  $\mu$  (табл. XXI, фиг. 3). Средний слой раковины значительно толще — до 12  $\mu$  (табл. XXI, фиг. 3). Сложен тонкими пластинами, направленными под острым углом к поверхности раковины (см. рис. 1). Пластины ровные или слабо бугристые пронизаны часто расположенными порами диаметров меньше 1  $\mu$  (0,59—0,89  $\mu$ ). Толщина пластин — около 0,5  $\mu$  (табл. XX, фиг. 12). Возможно, что эти пластины нарастали узкими полосками шириной до 1  $\mu$  (0,59  $\mu$ ) (табл. XX, фиг. 10). Зерна франколита в среднем слое раковины 0,15—0,2  $\mu$  (табл. XX, фиг. 12; табл. XXI, фиг. 3). Внутренний слой раковины очень тонкий, толщиной около 2—3  $\mu$  (табл. XXI, фиг. 3), непористый, сложен зернами франколита около 0,14  $\mu$  (табл. XXII, фиг. 5). На фиг. 10, табл. XX изображен участок наружной поверхности брюшной створки *Nomotreta vebicula* Pelman. Это редкий случай, когда наружный слой раковины отсутствует (не образовывался при жизни), и мы видим внешнюю часть среднего слоя раковины.

Структуры висцерального поля изучались на раковинах родов *Linnarssonia*, *Nomotreta* и *Pegmatreta*. Срединное утолщение в брюшных створках вышеуказанных родов (табл. XXI, фиг. 1; рис. 1) сложено тонкими ровными пластинами толщиной 3—3,75  $\mu$ . Между пластинами перпендикулярно к ним расположены колонны или балочки. Диаметр колонн около 3  $\mu$ , расстояние между отдельными колоннами, 5—10  $\mu$ . Высота колонн и расстояние между пластинами достигает 25—30  $\mu$ . По периферии срединного утолщения расстояние между пластинами уменьшается и сами пластины выклиниваются. Пластины сложены зернами франколита размером 0,1—0,2  $\mu$ , а колонны — более крупными зернами — 0,3—1,5  $\mu$ . Можно предложить один из вариантов модели, объясняющей образование подобной структуры. Внешний эпителий мантии на участке срединного утолщения функционировал следующим образом: образовывалась органическая мембрана с размером клеток 5×10  $\mu$  и толщиной 25—50  $\mu$ . Между крупными клетками в эпителии находились мелкие клетки

(3×3 μ), которые продолжали секретировать франколит. Так образовывался слой с колоннами. Потом (по достижению предельной высоты в 25—50 μ) происходило выделение фосфата по всей поверхности участка и образовывалась тонкая пластина. А органический слой клеток (под пластиной) отмирал. В последующем цикл повторялся.

Конечно, возможны и другие варианты объяснения образования таких структур.

Полигональная микроскульптура на внутренней поверхности раковин *Inarticulata*. На внутренней поверхности мускульных отпечатков, срединного утолщения, медиальной септы или просто на поверхности висцерального поля раковин кембрийских акротретид часто встречается полигональная или округлая микроскульптура из борозд и бугорков. Размеры ячеек у кембрийских *Linnarssonia* 1,78×7,14 μ, *Homotreta* — 10,4×14,55 μ и *Pegmatreta* — 18,58×22,3 μ (табл. XXI, фиг. 2, 4). Ранее подобная микроскульптура была отмечена у среднекембрийских патеринид (Hewitt, 1980)<sup>1</sup>, ордовикских лингулид (Curry, Williams, 1983), у современных краинид (Williams, Wright, 1970) и дисцинид (Зезина, 1980). У среднекембрийских *Micromitra* sp. (Hewitt, 1980) размер ячеек 5,84×7,23 μ; ордовикских *Lingulella* sp (Curry, Williams, 1983) — 9,6×11,2 μ и до 12,5×15 δ; современных *Crania anomalia* (Wuller) (Williams, Wright, 1970) — 8,46×13,6 μ. Можно предположить, что на внутренней поверхности изученных ранне-среднекембрийских акротретид отражалось клеточное строение внешнего эпителия мантии.

Строение раковин *Botsfordia* и *Acrothele*. Раковина *Botsfordia* состоит из одной или 2—3 тонких минеральных пластин (табл. XXI, фиг. 6—9). Толщина наружной пластины меняется от 14,88 μ до 24,5 и до 107 μ (табл. XXI, фиг. 6, 7, 9). Внутренняя пластина (при двухслойной раковине) или средняя пластина (при трехслойной раковине) имеет толщину от 26,04 до 113 μ (табл. XXI, фиг. 7, 9). Внутренняя пластина при трехслойной раковине имеет толщину около 77 μ (табл. XXI, фиг. 9). Слоистое строение раковины ботсфордиид, аналогичное таковому и кембрийских лингулид и совершенно отличное от рассмотренных выше акротретид, позволяет сделать предположение о самостоятельности происхождения ботсфордиид. Возможно, ботсфордииды близки по происхождению лингулидам и патеринидам. На наружной поверхности раковин родов *Acrothele* и *Botsfordia* развиты мелкие гранулы, составляющие своеобразный характер микроскульптуры.

Род *Botsfordia* — гранулы округлые или поперечно-овальные. Иногда две гранулы сростаются боковыми краями. Основание гранул в виде пологого возвышения, вершина — округлая. Расстояние между гранулами 18,97—27,7 μ и до 49,18 μ (табл. XXI, фиг. 5—7). Диаметр гранул (по вершине) 9,28—14,88 μ (табл. XXI, фиг. 6, 7). Ширина основания гранул до 49,62 μ, высота 22,33 μ (табл. XXI, фиг. 7).

<sup>1</sup> Она была интерпретирована Р. Хевитт (Hewitt) как результат фосфатного заполнения гексагональных полостей с хитиноидными перегородками.

Род *Acrothele* — гранулы в виде тонких и низких шпиков. Расстояние между гранулами 29,76  $\mu$  (вдоль створки) и 47,61  $\mu$  (поперек створки) (табл. XXI, фиг. 11). Диаметр гранул (вершина) 4,16—5,95  $\mu$ , ширина основания до 17,85  $\mu$ , высота 11,9  $\mu$  (табл. XXI, фиг. 11). Таким образом, различия в размерах и форме гранул у *Potsfordia* и *Acrothele* являются важным диагностическим признаком при их определении.

Строение раковин родов *Aldanotreta* и *Cryptotreta*. Брахиоподы *Aldanotreta* и *Cryptotreta* являются первыми представителями класса *Inarticulata* с фосфатными раковинами (Пельман, 1977, 1979, 1983). Фосфатное вещество раковин этих родов в большинстве случаев имеет отчетливое глобулярное строение (табл. XXII, фиг. 2—4). Размер глобулей от 0,12—0,18  $\mu$  и до 13,39  $\mu$  (табл. XXII, фиг. 2—4). Раковинная пластина плотная, однородная, может иметь несколько прослоев, параллельных наружной поверхности. Толщина отдельных прослоев 6,87  $\mu$  (табл. XXII, фиг. 1). На личиночной стадии развития брахиоподы *Cryptotreta* имели вероятно, не минерализованную органическую раковинку шириной до 357  $\mu$  (табл. XXII, фиг. 4). Основанием для такого заключения служит отсутствие линий роста в апикальной части створки и наличие отчетливых радиальных ребер (валиков). Отсутствие минерализованного протегулома в целом характерно для отряда *Paterinida*. Своеобразная гранулированная микроскульптура поверхности апикальной части раковины *Paterina* sp. (табл. XXII, фиг. 6), по-видимому, является результатом химического растворения поверхности, а не следствием ее роста, как это предполагают Е.Л. Попов и др. (1982).

**IV. Биоминерализация фосфата на примере кембрийских *Inarticulata*.** На наружных и внутренних поверхностях раковин и сколах створок отчетливо наблюдаются отдельные округлые, реже изометричные зерна франколита (табл. XX, фиг. 2, 3, 12; табл. XXI, фиг. 1, 3, 6; табл. XXII, фиг. 2—5, 7—9, 11, 14) или в различной степени выраженные кристаллы (табл. XXII, фиг. 12, 13). Часто обе формы зерен можно встретить на одних участках раковин (табл. XXII, фиг. 9). Исходным моментом является предположение о последовательности развития кристаллических форм в биогенных фосфоритах (рис. 3).

1. Франколит раковинного вещества представлен округлыми глобулями, отдельными или слипшимися в агрегаты изометричной или округлой формы. Размер глобулей от 0,06  $\mu$  (табл. XX, фиг. 3), 0,11  $\mu$  (табл. XXII, фиг. 7), 0,18  $\mu$  (табл. XXII, фиг. 3, 4), 0,22—0,23  $\mu$  (табл. XXI, фиг. 1). Агрегаты сферической формы достигают размеров 1,25—12,5  $\mu$  (табл. XXII, фиг. 2). 2. Начинается процесс перекристаллизации франколита. Происходит укрупнение отдельных зерен, которые несут хорошо выраженные кристаллические грани. Размер вновь образовавшихся зерен (с кристаллическими гранями) достигает 0,56×1,16  $\mu$  (табл. XXII, фиг. 9). 3. Происходит полная раскристаллизация колломорфного франколита. Почти все зерна несут хорошо выраженные кристаллические грани. Размер зерен меняется в пределах 0,6—0,81  $\mu$  (табл. XXII, фиг. 12, 213). По сравнению с размерами исходных биоморфных глобул (0,06—0,23  $\mu$ ) при раскристаллизации про-

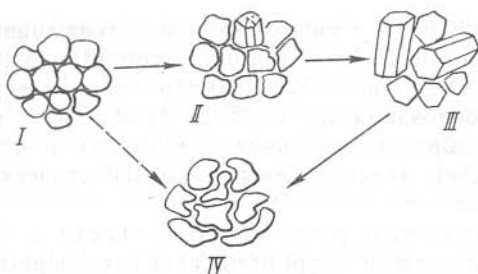


Рис. 3. Схема раскристаллизации зерен франколита в раковинах ранне-среднекембрийских Inarticulata: I — образование первичных биогенных глобулей франколита размером от 0,06 до 0,2 м; II — образование агрегатов из глобулей и отдельных кристаллических зерен с ясно выраженными кристаллическими границами; III — полная раскристаллизация франколита. Почти все зерна несут в различной степени кристаллические грани; IV — преобразование зерен франколита в результате химического растворения. Между зернами образуются конформные границы. Формируются "оплывшие" поверхности агрегатов и отдельных зерен

изошло укрупнение по крайней мере в 3—4 раза. 4. Дальнейшее преобразование зерен франколита раковинного вещества может привести к образованию конформной структуры при отсутствии кристаллических форм (табл. XXII, фиг. 8, 11). Зерна имеют неправильно-изометричную форму, границы зерен в основном остроугольно-изломанные. Вполне возможно, что подобные зерна (с конформными гранями) могли образовываться двумя путями: а) в результате растворения раскристаллизованных зерен и б) сразу из колломорфных глобулей, до начала кристаллизации. Размер зерен меняется от 0,20—0,27 м (табл. XX, фиг. 2) и до 0,44—0,62 м (табл. XXII, фиг. 11). Часто при процессах химического растворения образуются своеобразные "оплывшие" поверхности зерен франколита (табл. XXII, фиг. 10).

**Закключение.** Рассмотрена микроскульптура протегулума некоторых ранне-среднекембрийских акротретид и предложена модель его образования за счет секреторной деятельности внешнего эпителия личинки. Объяснено образование желобка на ложной арее брюшных створок раковин родов *Homotreta*, *Linnarssonia* и *Pegmatreta* и его отсутствие на створках *Acrothele* и *Torynelasma*. Раковины родов *Linnarssonia*, *Homotreta* трехслойные, причем средний слой пористый и сложен из тонких пластин, ориентированных под острым углом к поверхности створки. Рассмотрена микроструктура срединного утолщения брюшных створок *Linnarssonia gowellii* и полигональная микроскульптура внутренней поверхности раковин родов *Homotreta*, *Pegmatreta* и *Linnarssonia*. Раковины рода *Botsfordia* имеют слоистое строение, параллельное наружной поверхности, что позволяет сделать предположение о близости их происхождения лингулидам и патеринидам. Форма гранул микроскульптуры у родов *Acrothele* и *Botsfordia* является важным диагностическим признаком. Предложена модель последовательности биоминерализации франколита и его раскристаллизации для раковин некоторых ранне-среднекембрийских Inarticulata.

В заключение приношу искреннюю благодарность доктору геолого-минералогических наук Ю.Н. Занину за советы и консультации в процессе работы и доктору геолого-минералогических наук А.С. Дагису за критический просмотр рукописи.

## Л и т е р а т у р а

*Зезина О.Н.* Состав, распространение и некоторые биологические особенности холодноводных брахиопод Южного полушария // Экологические исследования шельфа. М.: Ин-т океанологии АН СССР, 1980. С. 9—35.

Палеонтологический словарь. М.: Наука, 1965. 615 с.

*Пельман Ю.Л.* Некоторые беззамковые брахиоподы нижнего и среднего кембрия бассейна р. Оленек (нижнее течение) // Проблемы палеонтологии и биостратиграфии нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1973а. С. 69—79. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 49).

*Пельман Ю.Л.* Об условиях жизни и захоронения кембрийских беззамковых брахиопод (бассейн р. Оленек, нижнее течение) // Среда и жизнь в геологическом прошлом (поздний докембрий и палеозой Сибири). Наука: Новосибирск, 1973б. С. 93—95. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 169).

*Пельман Ю.Л.* Ранне- и среднекембрийские беззамковые брахиоподы Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1977. 167 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 316).

*Пельман Ю.Л.* Среднекембрийские беззамковые брахиоподы реки Муны (р. Лена, нижнее течение) // Биостратиграфия и палеонтология нижнего и среднего кембрия Северной Азии. М.: Наука, 1983. С. 115—128.

*Пельман Ю.Л., Переладов В.С.* Стратиграфия и брахиоподы нижнего и среднего кембрия в бассейне р. Арга-Сала (Южное Прианбарье) // Биостратиграфия и палеонтология кембрия Северной Азии. М.: Наука, 1986.

*Попов Л.Е., Зезина О.Н., Нылаков Я.* Микроструктура апикальной части раковины беззамковых брахиопод и ее экологическое значение // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 6. С. 94—104.

*Bell W.C.* Cambrian Brachiopoda from Montana // J. Paleontol. 1941. Vol. 15, N 3. P. 193—255.

*Biernat G.* Ordovician Inarticulate Brachiopods from Poland and Estonia // Palaeontol. pol. 1973. N 28. P. 120.

*Biernat G., Williams A.* Ultrastructure of the protogulum of some acrotretide Brachiopods // Paleontology. 1970. Vol. 13, pt. 3. P. 491—502.

*Biernat G., Williams A.* Shell structure of the siphonotretacean Brachiopoda // Ibid. 1971. Vol. 14, pt. 3. P. 423—430.

*Chuang S.H.* The larvae of a discinid (Inarticulata, Brachiopoda) // Biol. Bull. 1968. Vol. 135, N 2. P. 263—272.

*Curry G.B., Williams A.* Epithelial moulds on the shells of the early Palaeozoic brachiopod *Lingulella* // Lethaia. 1983. Bd. 16. S. 111—118.

*Hammond.* The larvae of a discinid (Brachiopoda: Inarticulata) from inshore waters near Townsville, Australia, with revised identifications of previous records // J. Natur. Hist. 1980. Vol. 14. P. 647—661.

*Hewitt R.A.* Microstructural contrasts between some sedimentary francolites // J. Geol. Soc. 1980. Vol. 137. P. 661—667.

*Iwata K.* Ultrastructure and Mineralization of the shell of *Lingula unquis* Linne. Inarticulate Brachiopod // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. IV. 1981. Vol. 20, N 1703, pt. 1. P. 35—65.

*Iwata K.* Ultrastructure and calcification of the shells in Inarticulate Brachiopods. Part 2: Ultrastructure of the shells of *Glottidia* and *Discinisca* // J. Geol. Soc. Jap. 1982. Vol. 88, N 12. P. 957—966.

*Poulsen V.* Notes on an ordovician Acrotretacean Brachiopod from the Oslo Region // Bull. Geol. Soc. Denm. 1971. Vol. 20, N 171. P. 265—278.

Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. H: Brachiopoda. N.Y.: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kans. press. 1965. 927 p.

*Williams A., Wright A.D.* Shell structure of the Craniacea and other calcareous Inarticulate Brachiopoda // Palaeontol. Assoc. Spec. Pap. 1970. N 7. P. 1—51.

## О СИСТЕМАТИКЕ КРИНОИДЕЙ СЕМЕЙСТВА TETRAPTOCRINIDAE И РОДСТВЕННЫХ ГРУПП

Как показывает многолетнее изучение криноидей Сибири, семейство *Tetraptocrinidae* и родственные группы пользуются очень широким распространением в девонских отложениях. В Алтае-Саянской горной области они распространены во всем разрезе нижнего и среднего девона и известны почти во всех палеобассейнах Алтае-Саянской биогеографической провинции (таблица 1).

Характерным признаком семейства и родственных групп считается развитие в стебле четырехугольного, четырехлопастного центрального канала или четырехугольного с четырьмя периферическими каналами. Они приурочены преимущественно к органогенно-обломочным и рифогенным известнякам.

Изучение морфологии этой группы из новых коллекций и пересмотр опубликованных данных дает возможность наметить определенные закономерности в развитии тетраптокринид и близких групп, позволяющие выделить три семейства, конкретизировать их диагнозы, объем и стратиграфическое распространение каждого семейства.

Ранее автором было выделено два семейства *Tetraptocrinidae* и *Tettaroporocrinidae* (Дубатолова, 1971, 1982). Новые морфологические,

**Распространение в нижнем и среднем девоне родов семейств *Tetraptocrinidae*  
(1 — *Tetraptocrinus*, 2 — *Tetragonocrinus*), *Tetralobocrinidae* (3 — *Tetralobocrinus*,  
4 — *Tessarocrinus*), *Tettaroporocrinidae* (5 — *Tettaroporocrinus*, 6 — *Tetraocetocrinus*)**

$D_2^2$	Сафоновский					
	Керлегешский					
	Акарачкинский					
$D_2^1$	Мамонтовский					
	Шандинский		2		5	
	Беловский					
	Салаиркинский					6
$D_1$	Малобачатский		3	4		
	Крековский					
	Черновобачатский					
	Томьчумышский	1				



хронологические и отчасти хорологические данные позволяют уточнить состав семейств *Tetraptocrinidae* и *Tetragonocrinidae* и выделить из состава первого новое семейство *Tetralobocrinidae*. Ниже даются диагнозы этих семейств, их состав и распространение.

#### СЕМЕЙСТВО TETRAPTOCRINIDAE J. DUBATOLOVA, 1971

Диагноз. Криноидеи со стеблем, обладающим круглым или четырехугольным очертанием, центральный канал его имеет четырехугольное или четырехлопастное поперечное сечение.

Лопasti отходят от углов четырехугольной центральной части канала. Ребра длинные или короткие, простые и дихотомирующие. Членики одного-двух порядков, боковая поверхность гладкая или со скульптурой.

Состав семейства. В это семейство входят роды: *Tetraptocrinus* J. Dubatolova, 1971 и *Tetragonocrinus* J. Dubatolova, 1971.

Сравнение. От близкого семейства *Tetralobocrinidae*, описанного в данной работе, семейство *Tetraptocrinidae* отличается четырехугольным или четырехлопастным центральным каналом, лопастии которого отходят от углов центральной части канала.

Распространение. Нижний и средний девон Северо-Восточного Салаира и Алтая.

#### Род *Tetraptocrinus* J. Dubatolova, 1971

*Tetraptocrinus*: Дубатолова, 1971, с. 23.

*Tetrastaurus*: Дубатолова, 1971, с. 26.

Типовой вид — *Tetragonocyclicus permirus* J. Dubat., нижнекреповский (черновобачатский) горизонт нижнего девона Северо-Восточного Салаира.

Диагноз. Криноидеи со стеблем, характеризующимся круглым и четырехугольным очертанием, а центральный канал четырехугольным и четырехлопастным сечением. Лопастии канала отходят от углов его четырехугольной центральной части. Ребра длинные, простые и дихотомирующие. Членики одного-двух порядков, боковая поверхность гладкая или со скульптурой.

Состав рода. К этому роду относятся, кроме типичного вида, *Tetragonocyclicus infinitus* J. Dubat. (Дубатолова, 1964, с. 64, табл. VIII, фиг. 6а—б), *T. ignotus* J. Dubat. (Дубатолова, 1964, с. 69, табл. IX, фиг. 7а—б), *Tetraptocrinus erectus* J. Dubat. (Дубатолова, 1982, с. 73, табл. I, фиг. 1—2), *Tetragonotetragonalis nudus* J. Dubat. (Дубатолова, 1964, с. 62, табл. VIII, фиг. 3а—б, 4а—б).

Сравнение. Род *Tetraptocrinus* от близкого рода *Tetragonocrinus* отличается длинными ребрами на поверхности сочленения.

Распространение. Нижний и средний девон Северо-Восточного Салаира и Алтая.

## Р о д *Tetraxonocrinus* J. Dubatolova, 1971

*Tetraxonocrinus*: Дубатолова, 1971, с. 24.

Типовой вид — *Tetragonocyclicus indefinitus* J. Dubat., средний девон, хр. Гас-Хаяхта.

Диагноз. Криноидеи со стеблями круглого и четырехугольного очертаний, центральный канал в сечении четырехугольный и четырехлопастный. Лопасты отходят от углов его четырехугольной центральной части. Ребра короткие, простые и дихотомирующие. Членики одного-двух порядков, боковая поверхность их гладкая или со скульптурой.

Состав рода. К этому роду, кроме типового, отнесены виды *Tetraxonocrinus optatus* J. Dubat. (Дубатолова, 1982, с. 74, табл. I, фиг. 3—5) и *T. probatus* J. Dubat. (Дубатолова, 1982, с. 75, табл. I, фиг. 6—10).

Сравнение. От близкого рода *Tetraptocrinus* род *Tetraxonocrinus* отличается короткими ребрами.

Распространение. Средний девон Северо-Восточного Салаира и Северо-Востока СССР.

## СЕМЕЙСТВО TETRALOBOCRINIDAE J. DUBATOLOVA FAM. NOV.

Диагноз. Криноидеи со стеблем круглого и четырехугольного очертания, центральный канал его сложного строения, четырехлопастный. Центральная часть его четырехугольная, лопасти отходят от ее сторон. Ребра длинные и короткие, простые и дихотомирующие. Членики одного-двух порядков, боковая поверхность гладкая или со скульптурой.

Состав семейства. В это семейство входят два рода: *Tetralobocrinus* J. Dubatolova, 1971 и *Tessarocrinus* J. Dubatolova, 1971.

Сравнение. От близкого семейства *Tetraptocrinidae* описанное семейство отличается сложным строением центрального канала (центральная часть канала четырехугольная, а лопасти отходят от ее сторон).

Распространение. Нижний и средний девон Северо-Восточного Салаира и Алтая.

## Р о д *Tetralobocrinus* J. Dubatolova, 1971

*Tetralobocrinus*: Дубатолова, 1971, с. 24.

Типовой вид — *Tetragonocyclicus perplexus* J. Dubat., малобачатский горизонт нижнего девона Северо-Восточного Салаира.

Диагноз. Криноидеи со стеблями, имеющими круглое или четырехугольное очертание. Центральная часть канала в сечении четырехугольная или четырехлопастная. От сторон ее отходят четыре лопасти. Ребра длинные, простые и дихотомирующие. Членики одного-двух порядков, со скульптурой или без нее.

Состав рода. К этому роду относятся *Tetragonocyclicus fuscus* J. Dubat. (Дубатолова, 1964, с. 67, табл. IX, фиг. 3—4), *T. deflexus* J. Dubat. (Дубатолова, 1964, с. 67, табл. VIII, фиг. 17, табл. IX, фиг. 1,2), *T. filicatus* J. Dubat. (Дубатолова, 1964, с. 65, табл. VIII, фиг. 7—9).

Сравнение. От близкого рода *Tessarocrinus* род *Tetralobocrinus* отличается длинными ребрами.

Распространение. Нижний и средний девон Северо-Восточного Салаира и Алтая.

#### Р о д *Tessarocrinus* J. Dubatolova, 1971

*Tessarocrinus*: Дубатолова, 1971, с. 25.

Типовой вид — *Tetragonocyclicus fimbriatus* J. Dubat., мало-бачатский горизонт нижнего девона Северо-Восточного Салаира.

Диагноз. Криноидеи со стеблями круглого и четырехугольного сечения. Центральный канал их сложного строения. Центральная часть канала четырехугольная и четырехлопастная. От сторон ее отходят четыре лопасти. Ребра короткие, простые, реже дихотомизирующие. Членики одного-двух порядков, со скульптурой или без нее.

Состав рода. Кроме типового вида к этому роду относятся *Tetragonotetragonalis gratus* J. Dubat. (Дубатолова, 1967, с. 37, табл. VI, фиг. 11—15).

Сравнение. От наиболее близкого рода *Tetralobocrinus* описанный род отличается короткими ребрами и присутствием центральной площадки.

Распространение. Нижний и средний девон Северо-Восточного Салаира, средний девон Северо-Востока СССР.

#### С Е М Е Й С Т В О *TETTAROPOROCRINIDAE* J. DUBATOLOVA, 1982

Диагноз. Криноидеи со стеблями, имеющими круглое или четырехугольное очертание.

Центральный канал в сечении круглый или четырехугольный. В углах стебля располагаются четыре периферических канала. Ребра короткие, тонкие, частые, невысокие. Членики одного—четырёх порядков, боковая поверхность гладкая или со скульптурой.

Состав рода. К этому роду, кроме типового, относятся виды *Tettaroporocrinus denticulatus* J. Dubat. (Дубатолова, 1982, с. 78, табл. I, фиг. 11—13) и *T. lunulatus* J. Dubat. (Дубатолова, 1982, с. 79, табл. II, фиг. 4—5).

Сравнение. От рода *Tetraocetocrinus* род *Tettaroporocrinus* отличается присутствием коротких ребер на поверхности сочленения члеников.

Распространение. Средний девон Северо-Восточного Салаира.

#### Р о д *Tetraocetocrinus* J. Dubatolova, gen. nov.

Название рода от *tetras* (греч.) — четверка, *ocetos* (греч.) — канал, *crinon* (греч.) — лилия.

Типовой вид — *Tetragonotetragonalis nutabundus* J. Dubat (Дубатолова, 1964, с. 63, табл. VIII, фиг. 10—12), пестеревский известняк мамонтовского горизонта среднего девона.

Диагноз. Криноидеи со стеблем четырехугольного или четырехлопастного очертания. Центральный канал их в сечении четырёх-

угольный или четырехлопастный. В углах стебля находится четыре периферических канала. Ребра длинные, простые и дихотомирующие. Членики одного-двух порядков, боковая поверхность их гладкая или со скульптурой.

Состав рода. Род монотипичен.

Сравнение. От близкого рода *Tettaropocrocinus* род *Tetraocetocrocinus* отличается присутствием длинных ребер.

Замечания. Ранее установленный род *Tetrastaurus* с типовым видом отнесен в синонимию рода *Tetraptocrocinus*. Для второго вида, входившего в этот род, выделен новый род.

## Л и т е р а т у р а

Дубатолова Ю.А. Морские лилии девона Кузбасса. М.: Наука, 1964. 154 с.

Дубатолова Ю.А. Девонские криноидеи хр. Тас-Хаяхта (Северо-Восток СССР) // Новые данные по биостратиграфии девона и верхнего палеозоя Сибири. М.: Наука, 1967. С. 32—41. Табл. VI.

Дубатолова Ю.А. Морские лилии раннего и среднего девона Алтая и Кузбасса. М.: Наука, 1971. 159 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 124).

Дубатолова Ю.А. Новые виды криноидей шандинского горизонта Северо-Восточного Салаира // Стратиграфия и палеонтология девона и карбона. М.: Наука, 1982. С. 73—83, 167—168. Табл. I—II. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 483).

УДК 563.911(551.734)

Е. В. Зиневич

## НОВОЕ О СЕМЕЙСТВЕ POLYPOROCRINIDAE J. DUBATOLOVA, 1971 (морфология, систематика, состав)

Криноидеи семейства *Polyporocrinidae* J. Dubat. длительное время не были предметом внимания специалистов, несмотря на то, что они очень часто встречаются в среднедевонских отложениях и характеризуются большим морфологическим своеобразием — развитием в стебле, кроме осевого канала, многочисленных периферических каналов. Автору удалось во время полевых исследований 1983—1984 гг. на Рудном Алтае послонно собрать довольно большую коллекцию фрагментов стеблей полипорокринид, среди которых встречена чашечка с фрагментом стебля.

Изучение коллекции проводилось в лаборатории палеонтологии планктона ИГиГ СО АН СССР под руководством профессора А.М. Обута. Важные консультации получены у канд. геол.-минерал. наук Ю.А. Дубатоловой и канд. биол. наук сотрудника Палеонтологического института АН СССР С.В. Рожнова. Всем им выражаю искреннюю благодарность. Работа выполнена с целью выявления особенностей морфологии полипорокринид, уточнения систематического состава семейства, выявления стратиграфического значения этих довольно широко распространенных криноидей, а также выявления путей развития полипорокринид.

В настоящее время в палеонтологической литературе в составе семейства *Polyrogocrinidae* J. Dubat. известен только один род *Polyrogocrinus*, к которому отнесено четыре вида. Автором на основе изучения рудноалтайских коллекций установлено широкое распространение еще двух новых видов. Все известные полипорокриниды встречены только в среднем девоне. Наиболее многочисленны они на Северо-Восточном Салаире в Пестеревском известняке мамонтовского горизонта эйфельского яруса, где распространены два вида *Polyrogocrinus octofofabilis* J. Dubat. и *P. solearis* J. Dubat. (Дубатолова, 1971). В сафоновском горизонте живетского яруса известен только один вид *Polyrogocrinus multifoabilis* (J. Dubat.) (Дубатолова, 1964). На Урале полипорокриниды, по данным В.С. Милициной, появились несколько раньше, начиная с карпинского горизонта, стратиграфического аналога салаиркинского и беловского горизонтов на Северо-Восточном Салаире (Дубатолова, Дубатолова, Милицина, 1985). Известны полипорокриниды и в тальтйском горизонте на восточном склоне Южного Урала. В слоях со *Stringocephalus burtini* живетского яруса Ж.А. Полярной (Полярная, 1977) был установлен интересный вид *Polyrogocrinus hexafofabilis* Polyagnaya. Этим пока и ограничиваются опубликованные сведения по полипорокринидам.

Собранная автором в процессе послойного изучения разрезов коллекция полипорокринид происходит из лосишинской свиты Рудного Алтая. Она представлена многочисленными фрагментами стеблей криноидей диаметром от 4 до 12 мм, длиной от 1,5 до 10—15 см, часто хорошей сохранности и чашечкой с фрагментом стебля. Коллекция происходит из трех разрезов послойно описанных; 1) из разреза лосишинской свиты на Холзовой сопке на правом берегу р. Убы, в районе поселка Верх-Уба, в Шемонаихинском районе Восточного Казахстана; 2) из разреза лосишинской свиты по руч. Комариха, в окрестности деревни Пашково, тоже в Шемонаихинском районе Восточного Казахстана; 3) из разреза березовской (=лосишинской) свиты на Мельничных сопках в окрестности города Змеиногорска Алтайского края.

При изучении морфологии полипорокринид большое внимание обращалось на особенности строения стебля. Кроме того, впервые описана чашечка. Установлено, что все полипорокриниды обладают общими морфологическими признаками. Среди таких признаков в первую очередь следует отметить развитие в стебле восьми и более периферических каналов. Исключение составляет уральский вид *Polyrogocrinus hexafofabilis* Polyagnaya, для представителей которого характерно наличие шести каналов.

Для всех полипорокринид характерно наличие на поверхности сочленения многочисленных коротких ребер-зубчиков, обычно не достигающих до периферических каналов. Стебель сложен низкими членами, преимущественно двух-трех порядков. Боковая поверхность членников гладкая, реже со скульптурой. Эти признаки характерны для стеблей всех представителей семейства *Polyrogocrinidae* J. Dubat.

Кроме того, различные виды полипорокринид обладают характерными признаками: различной формой осевого канала и пери-

ферических каналов, различным количеством и расположением периферических каналов, количеством зубчиков на поверхности сочленения, высотой и формой члеников. Наблюдения показывают, что наиболее изменчивыми признаками являются следующие: диаметр стебля, количество и размер периферических каналов, высота члеников.

Ниже дается систематическое описание наиболее важных видов полипорокринид.

К Л А С С CRINOIDEA MILLER, 1821

ПОДКЛАСС INADUNATA WACHSMUTH ET SPRINGER, 1885

О Т Р Я Д CLADIDA MOORE ET LAUDON, 1943

ПОДОТРЯД СУАТНОCRININA BATHNER, 1899

С Е М Е Й С Т В О GASTEROCOMIDAE ROEMER, 1854

Р о д *Polyporocrinus* J. Dubatolova, 1974

*Polyporocrinus*: Дубатолова, 1971, с. 27.

Типовой вид — *Polyporocrinus octoforabilis* J. Dubat., происходит из Пестеревского известняка мамонтового горизонта Северо-Восточного Салаира, левобережье р. Салаирки, район города Гурьевска, Малосалаиркинский карьер.

Диагноз. Стебель круглого сечения, осевой канал в сечении от четырехугольного до четырехлопастного. По периферии стебля располагается восемь и более периферических каналов. Членики одного — трех порядков, с гладкой скульптурированной боковой поверхностью.

Чашечка дициклическая, шаровидная. Основание сложено из пяти плотно прилегающих друг к другу низких инфрабазальных (IBB) и пяти крупных пятиугольных базальных (BB) табличек. Анальное отверстие небольшое, окружено тремя мелкими анальными табличками. Анальная табличка (X) расположена над анальным отверстием. Радиальных (RR) табличек пять, крупные, пятиугольной формы (рис. 1а, б).

Состав рода: *Polyporocrinus multiforabilis* (J. Dubat.) (Дубатолова, 1964), *P. octoforabilis* J. Dubat. (Дубатолова, 1971), *Polyporocrinus hexaforabilis* Polayrnaya (Полярная, 1977), *P. altaicus* Zinevich, n. sp., *P. holzaensis* Zinevich, n. sp.

Сравнение. Представители рода *Polyporocrinus* J. Dubat. по строению чашечки наибольшее сходство обнаруживают с представителями рода *Gasterocoma* Goldfuss — по форме чашечки, наличию трех венцов табличек, состоящих из пяти табличек каждый, присутствию низких инфрабазальных табличек, по строению анального интеррадиуса (наличию трех мелких анальных табличек вокруг анальных отверстий и X таблички над ним). Все это свидетельствует, что виды, описанные по искусственной классификации как представители семейства *Polyporocrinidae* J. Dubat., скорее всего, относятся к семейству *Gasterocomidae* Roemer по естественной системе.

Чашечка *Polyporocrinus* J. Dubat. отличается от представителей *Gasterocoma* Goldfuss меньшей дифференциацией базальных (BB) табличек. Они примерно одинаковых размеров и формы. Радиальные



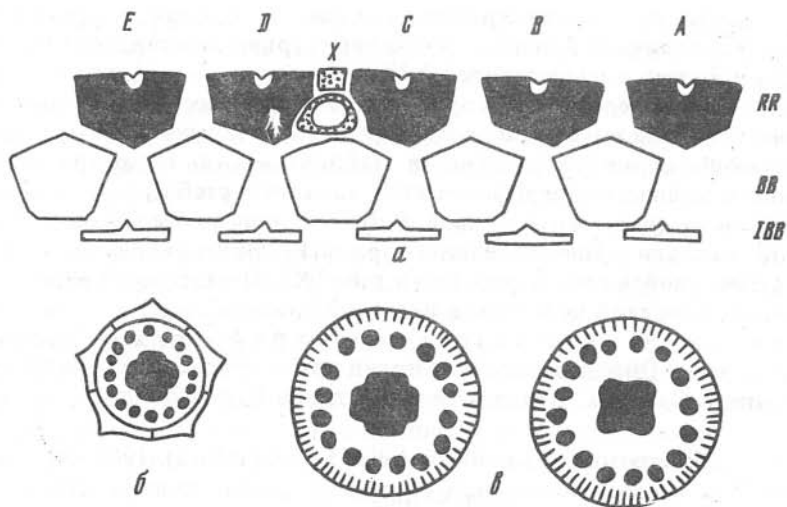


Рис. 1. *Polyurocrinus multiformis* (J. Dubat.): а — развернутое строение чашечки с инфрабазальными (IBB), базальными (BB) и радиальными (RR) табличками, анальным отверстием, анальными табличками; А, В, С, Д, Е — обозначение радиусов чашечки; X — анальная табличка,  $\times 0,6$ ; б — основные чашечки с инфрабазальными табличками и поверхностью сочленения стебля, нат. вел.; в — строение поверхностей сочленения стебля,  $\times 0,9$

(RR) таблички несколько более крупные. Для стеблей представителей рода *Polyurocrinus* характерно наличие восьми и более периферических каналов. У представителей *Gasterosoma* осевой канал четырехлопастный или четырехугольный с четырьмя периферическими каналами.

Представители рода *Nanocrinus* Muller от *Polyurocrinus* в основном отличаются положением анального канала, который открывается выше X таблички, наличием крупной оральной таблички между С и D радиусами, а также строением стебля.

Представители рода *Scolioocrinus* Jaekel отличаются формой чашечки (она не шаровидная как у *Polyurocrinus*, а асимметричная высококонусовидной формы), большей дифференциацией базальных и радиальных табличек, неравных по размеру, и строением стебля. Кроме того, анальный канал расположен выше небольшой X таблички, а у представителей *Polyurocrinus* — ниже.

Представители рода *Mictocrinus* Goldring от данного рода отличаются меньшим количеством низких инфрабазальных табличек, которые, как и у чашечки *Polyurocrinus*, едва видны сбоку. Анальное отверстие открывается у *Polyurocrinus* ниже X таблички, а у *Mictocrinus* выше. Еще больше отличий у этих двух родов в строении стебля.

От представителей рода *Myrtillocrinus* Sandberger et Sandberger представители рода *Polyurocrinus* отличаются присутствием анальных табличек, которые у видов *Myrtillocrinus* отсутствуют. Анальный канал у *Polyurocrinus* открывается сбоку, над базальными табличками,

у *Myrtillocrinus* — через крышечку. Строение стебля *Polyporocrinus* отличается наличием большого числа периферических каналов (обычно, восьми и более), у представителей *Myrtillocrinus* — их только четыре.

От представителей рода *Koptocrinus* Goldring рассматриваемый род отличается более высокой шаровидной формой чашечки, пятью плотно прилегающими инфрабазальными табличками, а также развитием большого количества периферических каналов в стебле.

Диагноз чашечки для рода *Polyporocrinus* приведен по данным первой находки чашечки данного рода *P. multiforabilis* (J. Dubat.) экз. 1/808, изображен на фиг. 1а—в табл. XXIII настоящей работы, из верхнелосишинской подсвиты в разрезе Холзова Сопка.

Геологический возраст и географическое распространение. Эйфельский и живетский ярусы среднего девона Северо-Восточного Салаира, Урала и средний девон Рудного Алтая.

### *Polyporocrinus multiforabilis* (J. Dubatolova), 1964

Табл. XXIII, фиг. 1а—в

*Tetragonocyclicus multiforabilis*: Дубатолова, 1964, с. 69—70, табл. IX, фиг. 8а,б; 9, 10 а,б.

*Polyporocrinus multiforabilis*: Дубатолова, 1971, с. 27.

Голотип — Музей ИГиГ, N 654/124, сафоновский горизонт живетского яруса Северо-Восточного Салаира, правобережье р. Большой Бачат, у дер. Заречная (Дубатолова, 1964, табл. IX, фиг. 8а, б).

Диагноз. Стебель в сечении круглый, осевой канал округло-четырёхугольный или четырёхлопастной с короткими тупыми лопастями и большим количеством периферических каналов. На поверхности сочленения располагаются короткие тонкие и частые радиальные ребра-зубчики. Стебель образован выпуклыми члениками одного—трех порядков.

Чашечка дициклическая, шаровидная, слегка расширяющаяся кверху. Сутурная линия четко выражена. Основание чашечки сложено из инфрабазальных (IBB) и базальных (BB) табличек. Инфрабазальных табличек пять, плотно прилегающих друг к другу, очень низких и едва видимых сбоку. Базальных табличек пять. Они пятиугольные, примерно одинакового размера и формы. Анальное отверстие небольшое, расположено над базальными табличками, окружено тремя мелкими анальными табличками. Анальная табличка X расположена над анальным отверстием. Радиальных табличек пять (RR), крупные, пятиугольной формы. На верхнем крае табличек расположена вытянутая суставная поверхность. Руки неизвестны. Крышечка небольшая, выпуклая, покрыта многочисленными табличками неправильной формы.

Описание. Сечение стебля круглое. Диаметр варьирует от 8 до 13,5 мм. Осевой канал четырёхлопастной с короткими тупыми лопастями. Диаметр его от 3 до 5,5 мм. По краю поверхности сочленения расположено 16—18 периферических каналов округлой или слегка вытянутой эллипсовидной формы. Расположены они равномерно и параллельно наружному краю стебля (см. рис. 1,б). Размер каналов от 0,5 до 1,8 мм. Причем, у одного экземпляра вида размеры могут немного варьировать. Например, от 0,5 до 0,8 мм или

от 0,8 до 1,2 мм у разных экземпляров. Поверхность сочленения гладкая. По краю ее расположены ребра-зубчики, радиальные, короткие, частые, простые, не достигающие до периферических каналов, реже достигающие до них. На поверхности сочленения располагается от 70 до 90 таких зубчиков. Стебель сложен члениками одного—трех порядков, слегка выпуклых. Высота члеников первого порядка 0,8 мм, второго порядка 0,3 мм. Расположение члеников по длине стебля регулярное (I I, I, II).

Чашечка цилиндрическая, шаровидной формы, слегка расширяющаяся кверху, средних размеров. Ширина немного больше высоты: высота чашечки 15 мм, ширина 22 мм. Поверхность табличек несколько выпуклая. Сутурная линия видна отчетливо. Основание чашечки 1 1 мм, ширина у основания рук 2 2 мм.

Основание чашечки состоит из инфрабазальных (IBB) и базальных (BB) табличек (см. рис. 1, а). Инфрабазальных табличек пять, они равные, низкие, плотно прилегающие друг к другу, едва видимые сбоку. Высота их от 0,5 до 1,5 мм. Базальных табличек пять, крупные, почти пятиугольные, примерно одинаковой формы и размера, высотой до 9 мм, шириной 12 мм, ширина базальных табличек у основания 7 мм.

Анальное отверстие небольшое. Диаметр его 3 мм. Расположено анальное отверстие выше базальных табличек. Окружено тремя анальными табличками неравного размера и формы. Четырехугольная анальная табличка X расположена над анальным отверстием.

Радиальных табличек (RR) пять. Они пятиугольные, крупные, высотой 8 мм. На верхнем крае радиальных табличек расположена вытянутая суставная поверхность. Ширина их в основании 10 мм, вверху 13 мм. Руки не известны. Крышечка небольшая выпуклая, покрыта многочисленными мелкими табличками неправильной формы.

Сравнение. Хотя этот вид и имеет некоторое морфологическое сходство по форме сечения стебля, развитию периферических каналов и коротких ребер-зубчиков, расположенных по периферии стебля с *P. octoforabilis* J. Dubat. из Пестеревского известняка мамонтовского горизонта Северо-Восточного Салаира, однако он резко отличается от последнего и от всех других видов рода *Polypogoninus* наличием большего количества периферических каналов и отчетливо выпуклыми члениками двух порядков.

Материал. Одна чашечка с фрагментом стебля и большое количество стеблей хорошей и удовлетворительной сохранности. Собраны они в массивном биогермном известняке в верхней части лосишинской свиты (обр. 73, 80, сл. 17, 25, обн. 10) в разрезе Холзова сопка. В этих известняках представители полипорокринид участками переполняют породу, образуя захоронения на месте жизни.

В серых известняках лосишинской свиты (=березовской) в разрезе Мельничные сопки в районе г. Змеиногорска этот вид встречается значительно реже (обр. 7, сл. 4, обн. 2).

Геологический возраст и географическое распространение. Эйфельский ярус среднего девона Рудного Алтая, жигетский ярус среднего девона Северо-Восточного Салаира.

*Polyporocrinus octoforabilis octoforabilis*: Дубатолова, 1971. с. 27—28, табл. II, фиг. 5, 6; рис. 5.

Голотип — Музей ИГиГ N 2/375.

Пестеревский известняк мамонтовского горизонта Северо-Восточного Салаира, левобережье р. Салаирки, в районе города Гурьевска, Малосалаиркинский карьер (Дубатолова, 1971, с. 27—28, табл. II, фиг. 5, а, б).

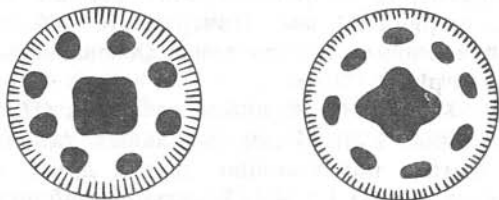


Рис. 2. *Polyporocrinus octoforabilis* J. Dubat. Строение поверхностей сочленения стебля,  $\times 0,9$

**Диагноз.** Стебель в сечении круглый, осевой канал округло-четырёхугольный или четырёхугольный с намечающимися лопастями. Периферических каналов, как правило, восемь. Ребра-зубчики мелкие, тонкие, частые, невысокие. Стебель сложен низкими члениками одного или более порядков.

**Описание.** Стебель в сечении круглый, реже округло-четырёхугольный. Диаметр его варьирует от 4 до 11 мм. Сечение осевого канала округло-четырёхугольное или округло-четырёхугольное со слегка намечающимися лопастями. Диаметр осевого канала варьирует от 1,2 до 4,5 мм, обычно колеблется около 2,3 мм. По краю поверхности сочленения расположены периферические каналы округлой или эллиптической формы, всегда параллельные наружному краю стебля (рис. 2). Изредка наблюдается отшнуровка каналов, иногда каналы раздваиваются. Периферических каналов обычно восемь. Встречены экземпляры с 10 и 12 периферическими каналами. У таких экземпляров, с "аномально" увеличенным числом каналов, часть их имеет более мелкие размеры. По-видимому, эти каналы образовались после отшнуровки. Размеры периферических каналов варьируют от 0,3 до 1,5 мм, но чаще составляют 0,8—1 мм.

Поверхность сочленения плоская. По ее периферическому краю расположены ребра-зубчики — радиальные, короткие, простые, частые, невысокие, обычно не достигающие до периферических каналов. Реже зубчики причленяются к периферическим каналам. На поверхности сочленения находится от 80 до 100 зубчиков. Стебель образован слегка выпуклыми низкими члениками одного—трех порядков. Высота члеников первого порядка от 1 до 1,8 мм, второго — 0,7—1 мм, третьего — 0,4—0,8 мм. Расположение члеников по длине стебля регулярное (III, II, III, II, III, I). Встречаются фрагменты стеблей,

сложенные члениками одного порядка. Они, по-видимому, располагались в более проксимальной части стебля.

Сравнение. По форме сечения стебля, развитию периферических каналов и коротких ребер-зубчиков, расположенных по периферии поверхности сочленения стебля, описанный вид ближе всего к виду *P. solearis* J. Dubat. из пестеревского известняка мамонтовского горизонта эйфельского яруса Северо-Восточного Салаира (Дубатолова, 1971, с. 29—30, табл. II, фиг. 7, 8; табл. III, фиг. 1, рис. 6). Однако отличается овальной или эллиптической формой периферических каналов. У *P. solearis* J. Dubat. периферические каналы подковообразной формы и загнуты к периферии стебля.

По форме сечения стебля, развитию периферических каналов и их форме описанный вид имеет сходство с *P. multiformabilis* J. Dubat. (Дубатолова, 1964, с. 69, табл. IX, фиг. 8, 9, 10) из сафонового горизонта живетского яруса юго-западной окраины Кузбасса, от которого отличается меньшим количеством периферических каналов, наличием более частых ребер.

От *P. hexaforabilis* Polyarnaya (Полярная, 1977, с. 163, табл. 32, фиг. 12, рис. 26) *P. octoformabilis* J. Dubat. отличается формой сечения стебля и осевого канала, формой и большим количеством периферических каналов, более низкими члениками.

З а м е ч а н и я. Представители описанного вида из лосишинской свиты Рудного Алтая отличаются от салаиркинских меньшими размерами диаметра стебля, несколько более высокими члениками. Кроме того, автору удалось собрать богатый материал, позволивший уточнить морфологическое описание стеблей этого вида. На основе анализа данных по морфологии автор считает, что формы, описанные в качестве подвидов *Polyporocrinus octoformabilis octoformabilis* J. Dubat. и *P. octoformabilis solearis* J. Dubat., являются самостоятельными видами, резко отличающимися друг от друга строением поверхности сочленения, особенно формой периферических каналов.

М а т е р и а л. Около сорока фрагментов стеблей из массивного серого биогермного известняка лосишинской свиты разреза Холзова сопка (обр. 73, 78, 80, 84, сл. 17, 23, 25, обн. 10). Несколько фрагментов стеблей хорошей сохранности из слоистых серых известняков верхне-лосишинской подсвиты в разрезе Мельничные сопки в окрестности города Змеиногорска Алтайского края (обр. 7, 12, сл. 4, 12, обн. 2,3).

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Эйфельский ярус среднего девона Северо-Восточного Салаира и Рудного Алтая.

*Polyporocrinus cholzaensis* Zinevich, sp.n.

Табл. XXIV, фиг. 5—7

Г о л о т и п — Музей ИГиГ N 8/808; верхнелосишинская подсвита, эйфельский ярус, Холзова сопка, правобережье р. Уба, напротив пос. Верх-Уба.

Д и а г н о з. Стебель в сечении круглый, осевой канал округло-четырёхугольный. Периферических каналов восемь. Они оригинальной извилистой, слегка вытянутой формы. Ребра-зубчики короткие, тонкие,

частые, не доходящие до периферических каналов. Стебель сложен низкими члениками одного—трех порядков.

**Описание.** Сечение стебля круглое, диаметр варьирует от 8 до 9 мм. Осевой канал в сечении округло-четырёхугольный. Диаметр его варьирует от 3,3 до 3,5 мм. По краю поверхности сочленения располагается восемь периферических каналов волнистой, слегка вытянутой формы (рис. 3). Каналы расположены параллельно наружному краю поверхности сочленения. Длина периферических каналов варьирует от 1,3 до 1,5 мм, ширина — от 0,5 до 1 мм. Расположены они равномерно, на одинаковом расстоянии друг от друга по краю поверхности сочленения. Поверхность сочленения плоская. По ее периферическому краю

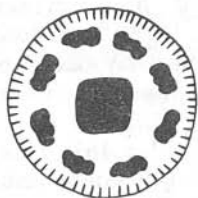


Рис. 3. *Polyporocrinus holzaensis* Zinevich. Строение поверхности сочленения стебля,  $\times 0,9$

расположены ребра-зубчики — короткие, простые, частые, радиальные, не доходящие до периферических каналов. Стебель сложен слегка выпуклыми низкими члениками одного—двух порядков. Высота члеников первого порядка от 0,5 до 1 мм, второго — 0,2 мм. Расположение члеников по длине стебля регулярное (I, II, I, II). Встречаются фрагменты стеблей, образованные члениками одного порядка. Они располагались, по-видимому, в проксимальной части стебля.

**Изменчивость.** Следует отметить, что изредка периферические каналы у одного и того же экземпляра заметно варьируют по размерам. Так, у одного экземпляра каналы варьируют по длине от 1,5 до 2 мм, а по ширине от 0,6 до 1 мм.

**Сравнение.** От всех известных видов рода *Polyporocrinus* представители нового вида отличаются извилистой формой периферических каналов.

**Материал.** Пять фрагментов стеблей из массивного серого биогермного известняка верхнелосишинской подсвиты, разрез "Холзова сопка", правобережье р. Уба напротив пос. Верх-Уба (обр. 80, сл. 25, обн. 10).

**Геологический возраст и географическое распространение.** Эйфельский ярус среднего девона Рудного Алтая.

#### *Polyporocrinus altaicus* Zinevich, n. sp.

Табл. XXIV, фиг. 1—4

**Голотип** — Музей ИГиГ N 4/808; верхнелосишинской подсвиты, эйфельский ярус Холзовой сопки, правобережье р. Убы, напротив пос. Верх-Уба.

**Диагноз.** Стебель в сечении круглый, осевой канал округло-четырёхугольный или четырёхугольный, с намечающимися лопастями.



Периферических каналов восемь. Характерной особенностью является попарное сближение каналов. Ребра-зубчики очень короткие, частые, простые, невысокие.

Описание. Сечение стебля круглое, реже округло-четыреугольное. Диаметр стебля варьирует от 5 до 11,5 мм. Сечение осевого канала округло-четыреугольное или четырехугольное с намечающимися короткими тупыми лопастями. Диаметр осевого канала варьирует от 1,5 мм, у самых мелких стеблей, до 4,5 мм — у самых крупных. Периферических каналов восемь. Каналы попарно сближены, причем, каждая такая пара расположена параллельно одной из сторон четырехугольного осевого канала (рис. 4). Диаметр периферических

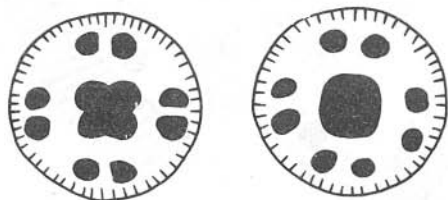


Рис. 4. *Polyporocrinus altaicus* Zinevich. Строение поверхности сочленения стебля,  $\times 0,9$

каналов варьирует от 0,4 мм, у самых мелких форм, до 1,5—1,8 мм у самых крупных форм с диаметром 11 мм и более. Иногда диаметр периферических каналов варьирует у одного и того же экземпляра. Так, был встречен экземпляр, у которого диаметр периферических каналов варьировал от 1 до 1,8 мм, у другого от 1 до 1,5 мм. Хотя у большинства стеблей описанного вида периферические каналы у каждого отдельного экземпляра примерно одного размера.

Поверхность сочленения плоская. По ее периферическому краю расположены ребра-зубчики радиальные, очень короткие, частые, простые, тонкие, невысокие, не достигающие до периферических каналов. На поверхности сочленения располагаются от 60 до 100 таких ребер. Стебель сложен слегка выпуклыми низкими члениками одного—трех порядков. Высота члеников первого порядка 1 мм, второго порядка — 0,7 мм, третьего — 0,4 мм. Расположение члеников в стебле закономерное (III, II, III, II, III, I). Встречаются фрагменты стеблей, сложенные члениками одного порядка. Они относятся, по-видимому, к проксимальной части стебля.

Сравнение. По форме сечения стебля, развитию периферических каналов и коротких ребер-зубчиков, расположенных по периферической части поверхности сочленения стебля, описанный вид имеет сходство с *P. octofofabilis* J. Dubat. из Пестеревского известняка мамонтовского горизонта Северо-Восточного Салаира (Дубатолова, 1971 с. 27—28, табл. II, фиг. 5, 6) и с *P. cholzaensis* Zinevich из верхнеолоштинской подсвиты Рудного Алтая, описанным в настоящей работе. От всех известных видов рода *Polyporocrinus* новый вид четко отличается специфическим порядком расположения периферических каналов.

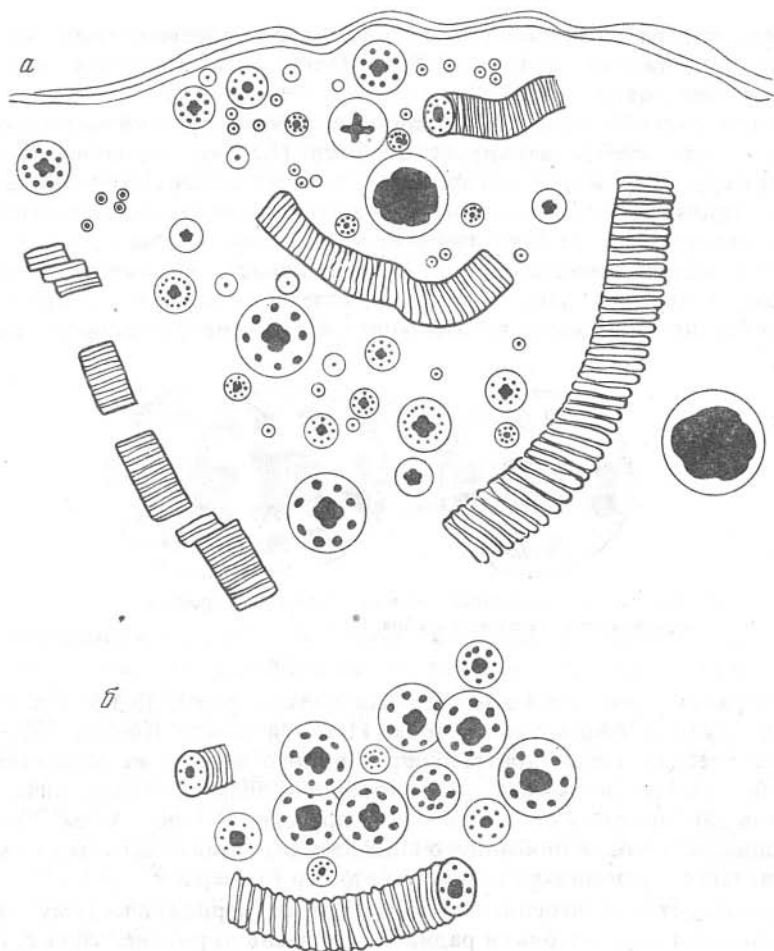


Рис. 5. Типы захоронения фрагментов стеблей полипорокринусов: *а* — скопление отдельных члеников и фрагментов стеблей полипорокринусов в разрезе лосишинской свиты на Холзовой сопке, слой 25, немного уменьшено; *б* — скопление отдельных члеников и фрагментов стеблей криноидей в разрезе лосишинской свиты на Холзовой сопке, слой 26, немного уменьшено

**Материал.** Десять фрагментов стеблей из серых массивных биогермных известняков верхнелосишинской подсвиты в разрезе "Холзова сопка", правобережье р. Убы, напротив пос. Верх-Уба (обр. 78, 80, сл. 23, 25, обн. 10).

Здесь наблюдаются скопления, сложенные преимущественно представителями рода *Polurogocipus*. Находки длинных, порою изогнутых фрагментов стеблей, которые не могли в таком состоянии переноситься, свидетельствуют о захоронении на месте жизни (рис. 5 а, б). Об отсутствии переноса свидетельствует также отсутствие сортировки стеблей по размерам. В прослое известковистого желтоватого песчаника небольшой мощности в лосишинской свите, в разрезе по руч. Кома-

**Распространение полипоркринов в среднем девоне на Восточном Урале,  
Салаире и Рудном Алтае**

	Рудный Алтай		Северо-Восточный Салаир		Восточный Урал		
	Восточный Казахстан	Алтайский край					
	Лосишинская свита (верхняя часть)	Верхне-бerezовская подсвита	Мамонтовский горизонт	Сафоновский горизонт	Карпинский горизонт	Тальтийский горизонт	Зона <i>Strigocephalus burkini</i>
<i>Polyporocrinus octoforabilis</i> J. Dubat.	•	◦	•				
<i>P. solearis</i> J. Dubat.			◦				
<i>P. multiforabilis</i> J. Dubat.	◦						
<i>P. hexaforabilis</i> Polyarnaya							◦
<i>P. cholzaensis</i> Zinevich	◦						
<i>P. altaicus</i> Zinevich	•						
<i>P. sp.</i>					◦	◦	

Условные обозначения: • — встречаются часто  
◦ — встречаются редко

риха, в 0,4 км ниже дер. Пашково, в береговом обрыве (обр. 272 а), криноидеи представлены в виде отпечатков хорошей сохранности.

Геологический возраст и географическое распространение. Эйфельский ярус среднего девона Рудного Алтая.

Все вышеизложенное позволяет сделать вывод о сравнительно узком стратиграфическом распространении всех известных видов рода *Polyrogocsinus*, т.е. о большом стратиграфическом значении их. Представители этого рода распространены только в среднем девоне: на Урале, Северо-Восточном Салаире и Рудном Алтае (см. таблицу). Поэтому находки этих криноидей даже плохой сохранности, определенных только до рода, позволяют с относительно большой точностью определять геологический возраст вмещающих пород. Отдельные виды характеризуются еще более узким стратиграфическим распространением.

Автор считает обоснованным выделение рода *Polyrogocsinus* J. Dubat. (Дубатолова, 1971) в качестве самостоятельного таксона, поскольку представители его обладают оригинальными, характерными только для него морфологическими признаками. В то же время в связи с первой находкой чашечки со стеблем появилась возможность найти место для рода *Polyrogocsinus* J. Dubat. в естественной системе.

Видообразование криноидей со стеблями, имеющими периферические каналы, по-видимому, шло по пути сначала отчленения четырех периферических каналов от четырехлопастного осевого канала. Про-

цесс такого отклонения можно наблюдать у стеблей купрессокриноидного типа. Подтверждением этого служат находки с разной степенью такого отклонения, например у *Cupressocrinites gracilis* Goldf. Такой тип стебля появился у криноидей еще в раннем девоне.

На более поздних стадиях развития происходило увеличение количества периферических каналов. Оно, скорее всего, шло путем разделения первоначальных четырех периферических каналов. Таким образом возникли восьмиканальные и многоканальные стебли и так далее. Подтверждением этого служат находки стеблей с неполностью разделенными периферическими каналами. Такой тип стебля впервые появляется у криноидей в мамонтовском горизонте на Салаире, в ло-сишинской свите на Рудном Алтае. Например, у *P. octofoforabilis* J. Dubat. наблюдаем формы с десятью периферическими каналами, два из которых меньших размеров, чем остальные.

Промежуточным типом между купрессокриноидным и полипорокриновым обладают стебли представителей *Tettaroporocrinus* J. Dubat. из шандинского горизонта Горного Алтая (Дубатолова, 1982).

Таким образом, намечаются четкие генетические связи между родами *Cupressocrinites*, *Tettaroporocrinus* и *Polyporocrinus*. Скорее всего, можно наметить такую филогенетическую линию: *Cupressocrinites* — *Tettaroporocrinus* — *Polyporocrinus*.

## Литература

- Дубатолова Ю.А. Морские лилии девона Кузбасса. М.: Наука, 1964. 124 с.  
Дубатолова Ю.А. Морские лилии раннего и среднего девона Алтая и Кузбасса. М.: Наука, 1971. 159 с.  
Дубатолова Ю.А. Новые виды криноидей шандинского горизонта Северо-Восточного Салаира // Стратиграфия и палеонтология девона и карбона. М.: Наука, 1982. С. 73—83.  
Дубатолова Ю.А., Дубатолова Е.В., Милицина В.С. Сопоставление девонских отложений Салаира, Алтая и Урала по материалам изучения криноидей // Биостратиграфия палеозоя Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1985. С. 164—184.  
Полярная Ж.А. Новый вид полипорокринид из среднего девона Южного Урала // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. 1977. С. 163—164.

УДК 563.719(551.733)

А.М. Обум

## СОСНЛОГРАПТУС — НОВЫЙ РОД СИЛУРИЙСКИХ ГРАПТОЛИТОВ

В 1967 г. чешским палеонтологом А. Пржибылом был выделен новый подрод *Testograptus* в объеме рода *Monograptus* с типовым зональным верхневенлокским видом *Monograptus (Testograptus) testis* Barrande. К этому времени род *Monograptus* неоднократно пересматривался разными авторами, выделившими из большого числа его представителей ряд самостоятельных родов, с которыми А. Пржибыл и привел сравнение. Это дает возможность полагать, что подрод *Testograptus* предложен вполне основательно. Примером могут служить другие

монографты: лландоверийские *Streptograptus* (Yin, 1937), *Pernerograptus* (Přibyl, 1942), *Globosograptus* Bouček et Přibyl, (Přibyl, 1948), *Cam-pograptus* Obut (Обут, 1949), венлокский *Mediograptus* Bouček et Přibyl (Přibyl, 1948), лудловские *Colonograptus* (Přibyl, 1942), *Saetograptus* (Přibyl, 1942), *Cucullograptus* (Urbanek, 1954), *Lobograptus* (Urbanek, 1958), причем два последних были отнесены к самостоятельному подсемейству *Cucullograptinae* Urbanek, *Neodiversograptus* (Urbanek, 1963), отнесенный Урбанеком к подсемейству *Linograptinae* Obut (Обут, 1957), и ряд других родов, установленных позже. Таким образом, в настоящее время вполне возможно рассматривать и *Testograptus* Přibyl как самостоятельный род.

К виду *M. (Testograptus) testis* A. Пржибыл отнес два подвида *M. (Testograptus) testis testis* (Barrande, 1850) и *M.(T.) testis bartoszycensis* (Jaworowski, 1965), предполагая, что *M.(T.) testis inornatus* (Elles, 1900), и *M.(T.) testis disciformis* (Bouček, 1932), являются проксимальными частями рабдосом основного подвида *M.(T.) testis testis*. Кроме того, на основании общего сходства вентрально завернутых рабдосом, к подроду *Testograptus* A. Пржибыл относит верхнелландоверийский (Гала-Таранонский) *Monograptus veles* (Richter, 1871). Однако, *Monograptus veles* (Richter) существенно отличается дисковидно свернутой формой рабдосомы и теками, устья которых лишены длинных нитевидных отростков. Некоторое общее сходство вместе с вентральной завернутостью рабдосом может быть результатом конвергенции в процессе адаптации к близким экологическим условиям. Следует к тому же заметить, что вид *M. veles* (Richter), будучи распространен в зонах *crispus*—*spiralis* верхнего лландовери, не имея промежуточных филогенетически близких форм в более высоких 10 стратиграфических зонах венлока, отделяющих этот вид от зоны *testis*, мало вероятен как составляющий начало филогенетической ветви, ведущей к зональному виду *Testograptus testis* (Barrande). В соответствии с такими представлениями и дается ниже описание нового рода *Cochlograptus*, широко известного его типового вида *Cochlograptus veles* (Richter) и, по мнению автора, нового вида, формы которого были описаны как *M. veles* (Richter) О.Н. Халецкой, 1962, из Средней Азии и Т.Н. Корень, 1972, с Полярного Урала.

### Род *Cochlograptus*<sup>1</sup> Obut gen. n.

Типовой вид. *Nautilus veles* Richter, 1871, нижний силур, верхний лландовери Европы, Азии, Северной Африки.

Диагноз. Дисковидные, вентрально плоскосвернутые, улиткообразные рабдосомы, имеющие 1,5—2 оборота. Теки монографтового типа, крючкообразно изогнутые с оттянутыми концами и хорошо выраженными вентрикулами.

Состав рода. Два вида *Cochlograptus veles* (Richter, 1871) и *Cochlograptus chaletzkae* Obut sp. n.

Примечание. Р. Хундт опубликовал фотографии *Monograptus*

<sup>1</sup> *Cochlograptus* — *Cochlos* (латинизированное древнегреческое — улитка).

veles (Richter) и переходной его формы к обозначенному им виду "Monograptus pratestis" (Hundt, 1953, фиг. 115 и 115 a,b,c, см. таблицу, фиг. 1—4 настоящей работы), распространенным в зоне turriculatus. Возможно, что это еще один существующий вид Cochlograptus praetestis Hundt, но тогда его описание должно быть сделано по подлинному материалу из коллекций Р. Хундта, в соответствии с правилами зоологической номенклатуры.

Сравнение. Cochlograptus gen. n. отличается от рода Monograptus характерными вентрально, дисковидно плоско свернутыми, улиткообразными рабдосомами. От имеющего некоторое с ним сходство рода Oktavites он отличается тем, что его теки находятся на вентрально изогнутой стороне дисковидных рабдосом, в то время как у всех представителей Oktavites они расположены на их дорзальной спирально свернутой стороне, и формой тек монографтового типа с хорошо выраженными вентрикулами. Как уже было сказано, от рода Testograptus, у которого теки также расположены на вентрально изогнутой стороне рабдосом, он отличается их дисковидной формой и теками, имеющими хорошо выраженные вентрикулы и их устьями, лишенными длинных нитевидных отростков, характерных для рода Testograptus.

### Cochlograptus veles (Richter, 1871)

Табл. XXV, фиг. 5—10

*Nautilus veles*: Richter, 1871, с. 243, текст.—фиг.

*Monograptus discus*: Törnquist, 1892, с. 39, табл. III, фиг. 27, 28.

*Monograptus discus*: Elles, Wood, 1913, с. 439, табл. XLIV, фиг. 5a—d, текст — фиг. 302a—c.

*Monograptus veles*: Kirste, 1919, с. 180, табл. III, фиг. 14, 15.

*Monograptus veles*: Hundt, 1924, табл. XII, фиг. 15—17.

*Monograptus discus*: Laursen, 1940, с. 26, табл. I, фиг. 9, текст.—фиг. 18.

*Monograptus discus*: Waterlot, 1945, с. 81, табл. XXXVI, фиг. 376.

*Monograptus veles*: Münch, 1952, с. 106, табл. 30, фиг. 10a—c.

*Monograptus veles*: Hundt, 1953, фиг. 115a, b, non 115 et 115 c (= ? Cochlograptus praetestis Hundt)

*Monograptus veles*: Обут, Соболевская, 1965, с. 52, табл. VII, фиг. 2—4.

*Monograptus veles*: Гайлите, Рыбникова, Ульст, 1967, с. 237, табл. XXVI, фиг. 13, текст.—рис. 51.

*Monograptus veles*: Обут, Соболевская, Николаев, 1967, с. 99, табл. XI, фиг. 5, 6.

*Monograptus discus*: Rickards, 1970, с. 76, табл. 6, фиг. 8.

*Monograptus (Monograptus) veles*: Schauer 1971, с. 59, текст.—фиг. 5, табл. 35, фиг. 1—3, табл. 36, фиг. 16—18.

*Monograptus (Monograptus) veles*: Krstič, 1974, с. 167, табл. II, фиг. 8.

*Monograptus veles*: Mihajlovič, 1974, с. 154, табл. IV, фиг. 12a,b.

*Monograptus veles*: Bjerreskov, 1975, с. 71, табл. 11, фиг. D.

*Monograptus discus*: Hutt, 1975, с. 89, текст.—фиг. 1, 3—5.

*Monograptus veles*: Обут, Соболевская, 1975, с. 168, табл. 33, фиг. 3, 4.

*Monograptus discus*: Rickards, Hutt, Berry, 1977, с. 87, текст.—фиг. 50, табл. 3, фиг. 3.

Голотип — *Nautilus veles*; Richter, 1871, текст.—фиг. на с. 243, нижний силур, верхний лландовери, ГДР.

Диагноз. Вентрально свернутые дисковидные или субэллиптические рабдосомы до 4—8 мм в поперечнике. Ширина рабдосом быстро увеличивается на проксимальном конце от 0,5—0,7 до 1,3—1,6 мм. Теки крючкообразно изогнутые с оттянутыми концами и хорошо выраженными вентрикулами. Они налегают друг на друга на 2/3—3/4 их дли-



ны. В проксимальных частях рабдосом в 10 мм находится 20, далее 17—16 тек. Сикула вентрально изогнутая, имеет длину 1 мм, ее вершина расположена на уровне второй теки или у основания 3 теки.

**Сравнение.** *Cochlograptus veles* (Richter) имеет сходство с *Cochlograptus chaletzkayae* Obut sp. n., характерным для зон *minor-crispus* Средней Азии и Полярного Урала, но отличается от него большими размерами рабдосом (4—8 мм против 2,5—5 мм в поперечнике) и значительно большим количеством тек в 10 мм (20—16 против 12—10).

**Геологический возраст и географическое распространение.** Нижний силур, верхний лландовери, зоны *crispus*, *griestonensis* ГДР, Польши, Чехословакии, Югославии, Дании, Швеции, Англии, Марокко. В Советском Союзе известен этот вид в зонах *turgiculatus—spiralis* в Прибалтике, на Северном Кавказе, Таймыре и Северо-Востоке СССР.

### *Cochlograptus chaletzkayae*<sup>1</sup> Obut sp. n.

Табл. XXV, фиг. 11, 12

*Monograptus veles*: Халецкая, 1962, с. 80, табл. VIII, фиг. 14.

*Monograptus veles*: Корень, 1972, с. 78, табл. I, фиг. 10—12.

**Голотип** — *Monograptus veles*; Халецкая, 1962, табл. VIII, фиг. 14, экз. 644/26, Средняя Азия, Букантау, сай Туба-Берген, нижний силур, верхний лландовери, зона *minor*.

**Диагноз.** Вентрально свернутые, дисковидные или субэллиптические рабдосомы до 2,5—5 мм в поперечнике. Ширина рабдосом быстро увеличивается, достигая максимума 1,6 мм. Теки крючкообразно изогнутые с оттянутыми в сторону сикулы концами и хорошо выраженными вентрикулами. Они налегают друг на друга на 2/3—3/4 их длины. В 10 мм насчитывается 12—10 тек.

**Сравнение.** *Cochlograptus chaletzkayae* sp. n. имеет большое сходство с *C. veles* (Richter), однако отличается от него меньшими размерами рабдосом (2,5—5 мм, против 4—8 мм в поперечнике) и значительно меньшим количеством тек в 10 мм (12—10 против 20—16).

**Геологический возраст и географическое распространение.** Нижний силур, верхний лландовери, зоны *minor—crispus*, Средняя Азия, Полярный Урал.

### Литература

Гайдите Л. К., Рыбникова М. В., Ульст Р. Ж. Стратиграфия, фауна и условия образования силурийских пород средней Прибалтики. Рига: Зинатне, 1967. 304 с.

Корень Т. Н. Граптолиты и зональное расчленение лландоверийских отложений западного склона Полярного Урала (Лемвинская фациальная зона). Сыктывкар, 1972. С. 62—102. (Мат. по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока Европейской части СССР; N 7).

Обут А. М. Полевой атлас руководящих граптолитов верхнего силура Киргизской ССР. Фрунзе: Изд-во Киргиз. фил. АН СССР, 1949. 29 с.

<sup>1</sup> Видовое название посвящается памяти Средне-Азиатского граптолитолога О. Н. Халецкой.

Обут А.М. Классификация и указатель родов граптолитов // Ежегодник Всесоюз. палеонтол. о-ва. 1957. Т. 16. С. 11—47.

Обут А.М., Соболевская Р.Ф., Бондарев В.И. Граптолиты силура Таймыра. М.: Наука, 1965. 113 с.

Обут А.М., Соболевская Р.Ф., Николаев А.А. Граптолиты и стратиграфия нижнего силура окраинных поднятий Колымского массива (Северо-Восток СССР). М.: Наука, 1967. 162 с.

Обут А.М., Соболевская Р.Ф. Граптолоидеи // Полевой атлас силурийской фауны Северо-Востока СССР. Магадан: Кн. изд-во, 1975. С. 145—192.

Barrande J. Graptolites de Boheme // Système Silurien du centre de la Boheme. Prague, 1850. 74 p.

Bjerreskov M. Llandoveryan and Wenlockian graptolites from Bornholm//Fossils and Strata. 1975. N 8. P. 94.

Bouček B. Preliminary report on some new species of Graptolites from the Gotlandian of Bohemia // Vest. St. Geol. Ust. VIII. Praha, 1932. P. 150—155.

Elles G.L. The zonal classification of the Wenlock Shales of the Welsh Borderland // Quart. J. Geol. Soc. 1900. Vol. LVI. P. 408.

Elles G.L., Wood E.M.R. Monograph of British Graptolites. L.: Palaeontol. Soc., 1901—1918. 526 p.

Hundt R. Die Graptolithen des deutschen Silurs. Leipzig, 1924. 91 S.

Hundt R. Graptolithen. Leipzig: Die Neue Brehm-Bücherei, 1953. 48 S.

Hutt J.E. The Llandovery graptolites of the English Lake District. Pt. 2. L.: Palaeontol. Soc., 1975. 137 p.

Jaworowski K. Strop warstw pascekkich w obnizeniu litewskim a granica wenlok-ludlow // Kwart. geol. 1965. Wol. 1, N 3. S. 511—526.

Kirste E. Die Graptolithen des Altenburger Ost-Kreises // Mitt. Österl. N.F. Altenburg, 1919. Bd. 16. S. 60—222.

Krstić B. Some silurian graptolites from Eastern Serbia // Cl. Sci. mathém. nature. 1974. N 36. S. 157—185.

Loursen D. Cyrtograptus skiferne po Bornholm // Dan. geol. unders. R. II. 1940. N 64. 30 s.

Malinowska L. Stratigrafia gór Bardzkich Gotlandu. W: Z. badan geologicznych na Dolnym slasku // Bull. Inst. geol. 1955. Vol. 95. P. 5—71.

Mihajlović M. Silurski Graptoliti Istočne Srbije // Bull. Mus. nat. hist. natur. Ser. A. Belgrade, 1974. Livre 29. S. 123—247.

Münch A. Die Graptolithen aus dem anstehenden Gotlandium Deutschlands und der Tschechoslowakei // Geologica. B., 1952. Bd. 7. S. 157.

Pribyl A. Pernerograptus nov. gen. a jeho zastupci z českého a cizího siluru // Věstn. Král. čes. společ. nauk tř. mat.-přir. Praha, 1942. S. 1—18.

Pribyl A. Revision der Pristiograptus aus den Untergattungen Colonograptus n. subg. und Saetograptus n. subg. // Mitt. Tschech. Acad. Wissensch. Pr., 1942. J. 52, N 5. S. 1—22.

Pribyl A. Bibliographic index of Bohemian Silurian Graptolites // Knihovna stát. geol. úst. Českosl. Rep. 3v. 22, Praha, 1948. S. 96.

Pribyl A. Monograptus (Testograptus) subgen. nov. aus dem böhmischen und europäischen Silur // Věstn. Ústřed. ústavu geol. 1967. Roč. 42, N 1. S. 49—52.

Richter R. Aus dem Thüringischen Schiefergebirge // Ztschr. Dt. geol. Ges. 1871. Bd. 23, H. 2. S. 261—273.

Rickards R.B. The Llandovery (Silurian) Graptolites of the Howgill Fells, Northern England. L.: Palaeontol. Soc., 1970. 108 s.

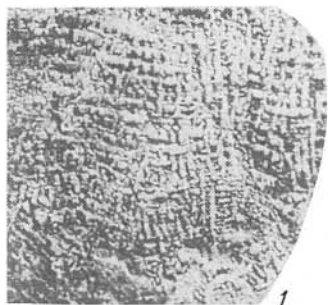
Rickards R.B., Hutt J.E., Berry W.B.N. Evolution of the Silurian and Devonian Graptoloids // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geol. 1977. Vol. 28, N 1. S. 120.

Schauer M. Biostratigraphie und Taxonomie der Graptolithen des tieferen Silurs unter besonderer Berücksichtigung der tektonischen Deformation // Freiburger Forsch. Paläontologie C. 1971. H. 273. S. 185.

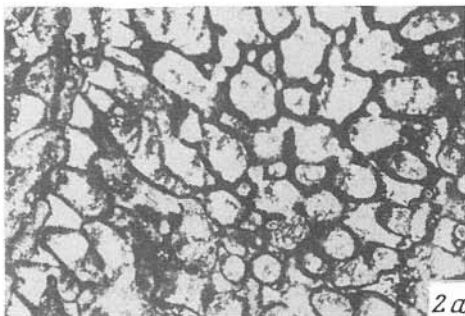
Törnquist S.L. Undersökningar ofver Siljansområdets Graptoliter. Pt. II // Lunds Univ. Årsskrift. 1892. Bd. 28. S. 47.

Urbanek A. Obserwajenad morfologia pewnych Monograptidae // Acta geol. pol. 1954. Vol. 42. P. 291—306.

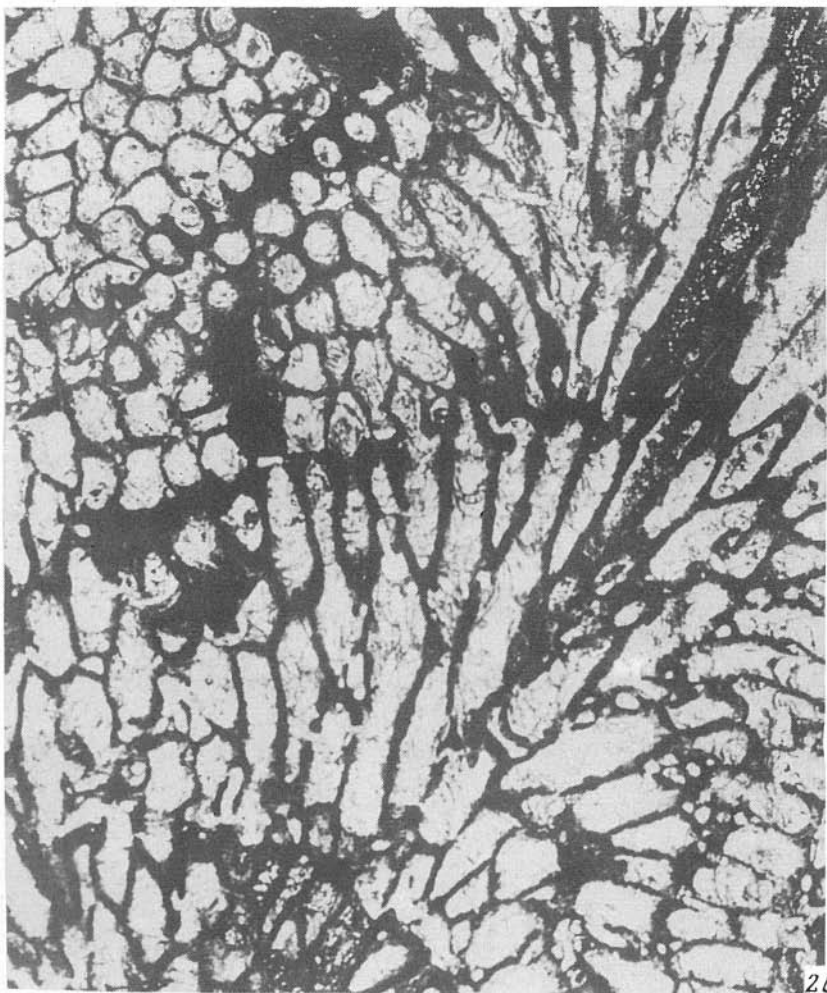
Urbanek A. Monograptidae from Erratic Boulders of Poland // Palaeontol. pol. 1958. N 9. P. 105.



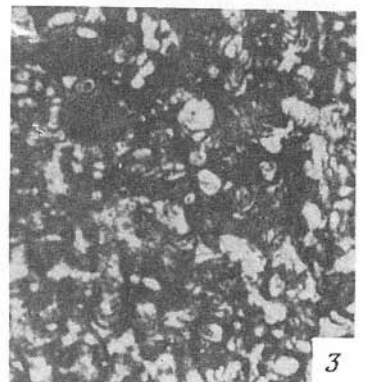
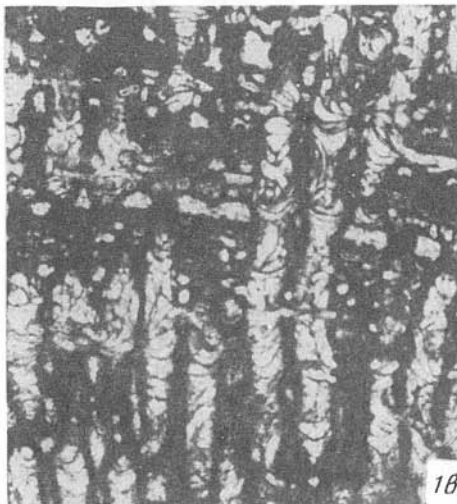
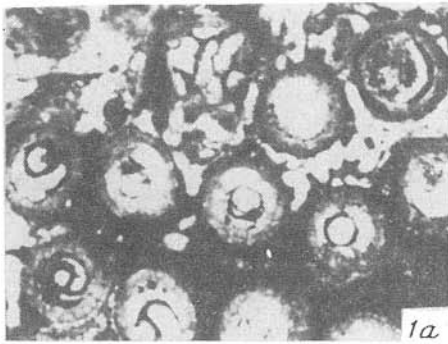
1

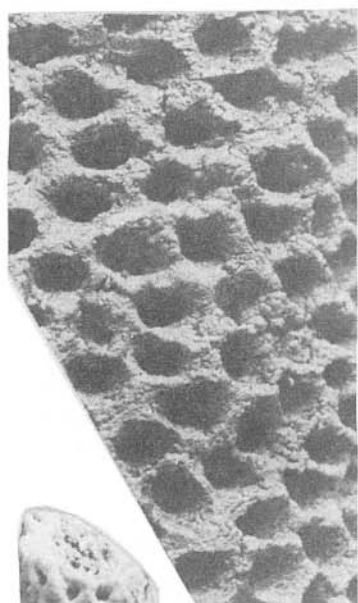


2a

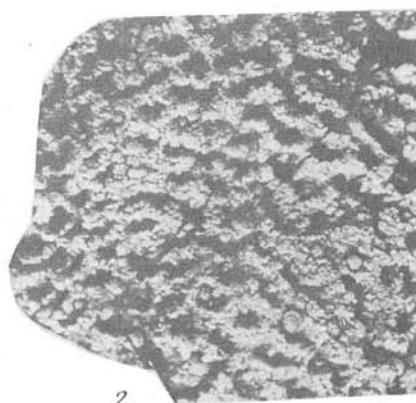


2б





1



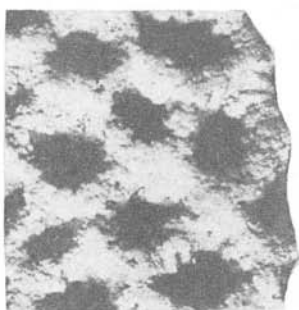
2



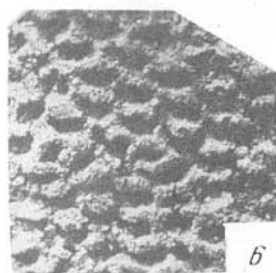
3



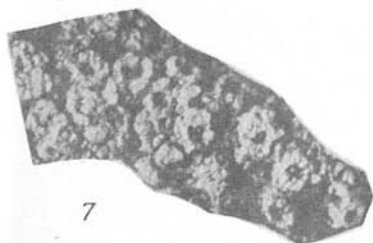
4



5



6



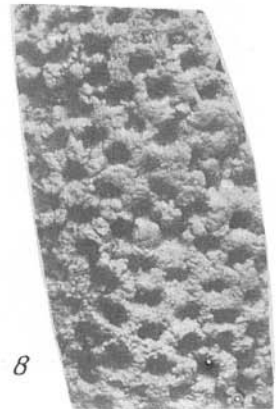
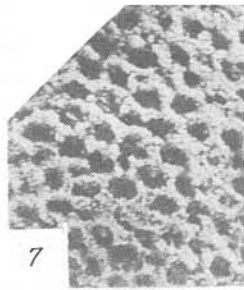
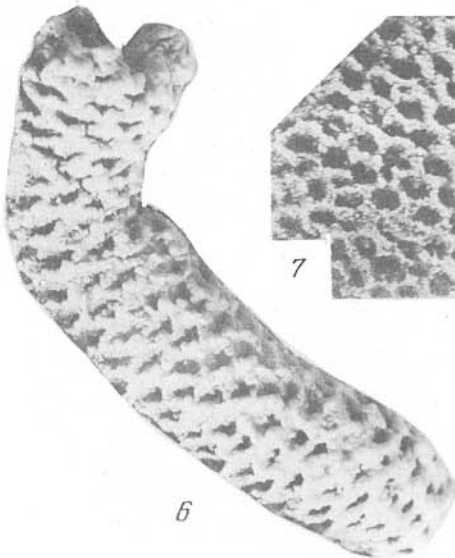
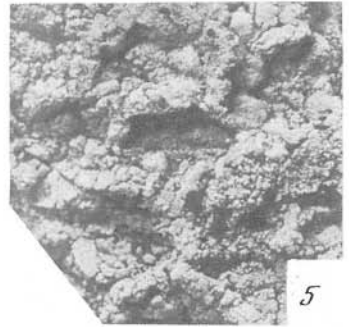
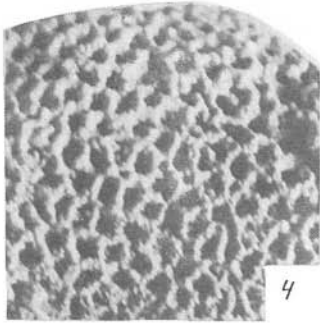
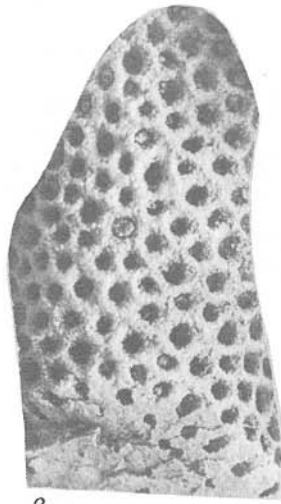
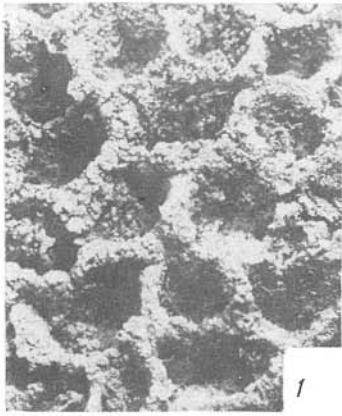
7



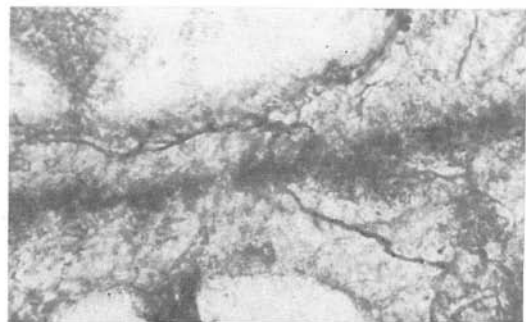
8



9



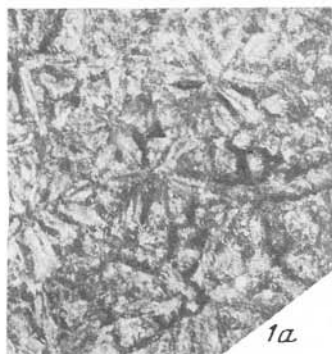




1b



1e



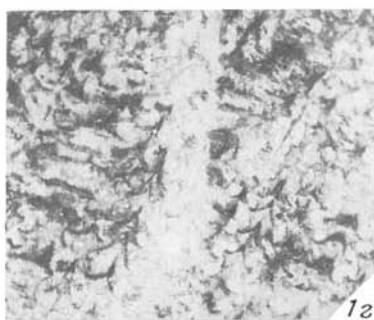
1a



1d



1b



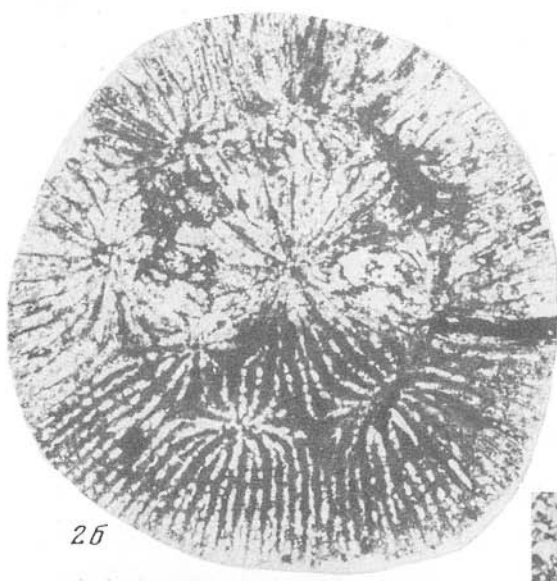
1z



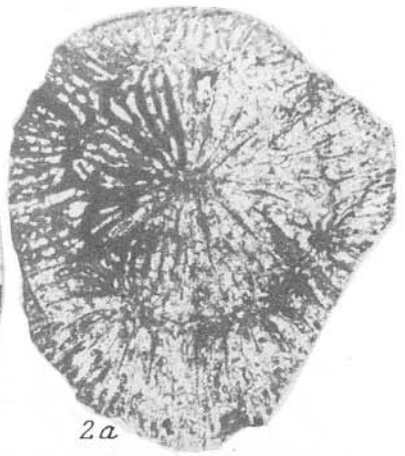
1ж



2



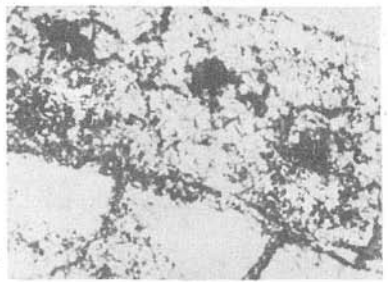
2б



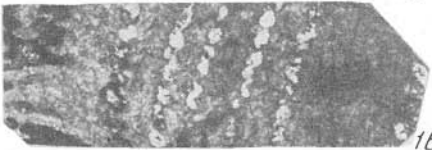
2а



1а



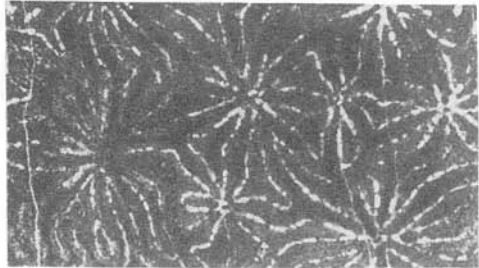
1б



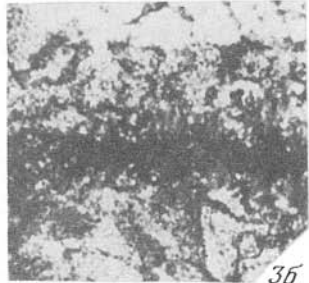
1в



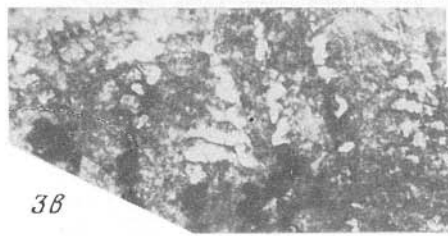
1г



3а

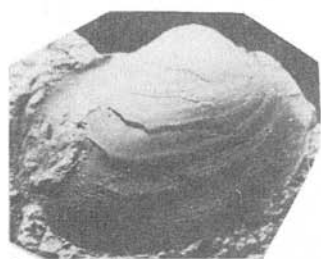


3б



3в





1



3



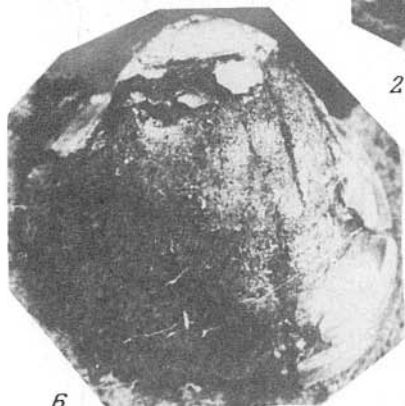
4



2



5



6



7



10



8



9



11



12



15



14



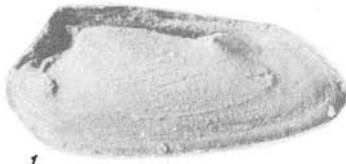
16



17



13



1



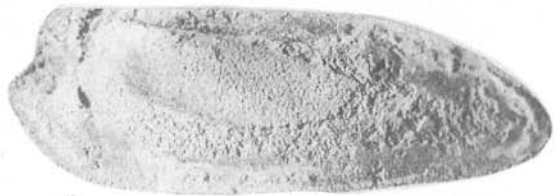
2a



2б



3



4



5



7a



7б



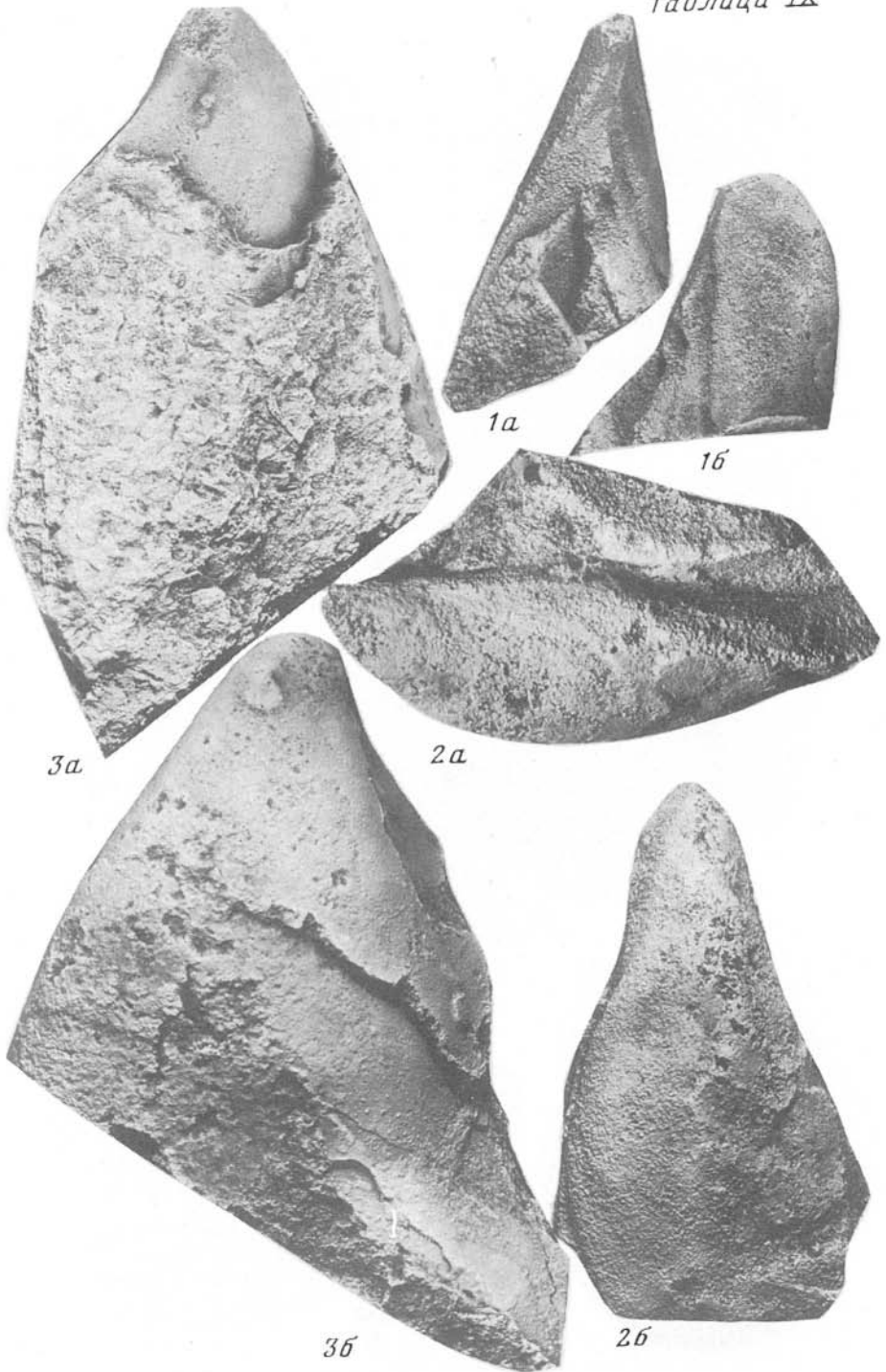
6



8



9





1a



1б



1в



2a



2б



3a



3б





1а



1б



1в



2а



2б



2в



3а



3б



5



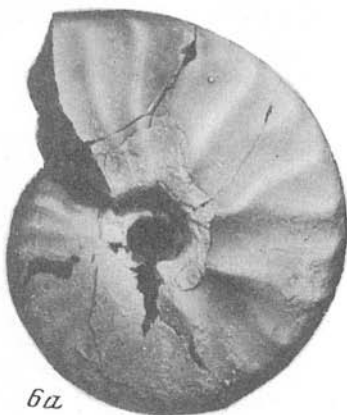
6б



4а



4б



6а



1a



2a



1b



3



2b



4a



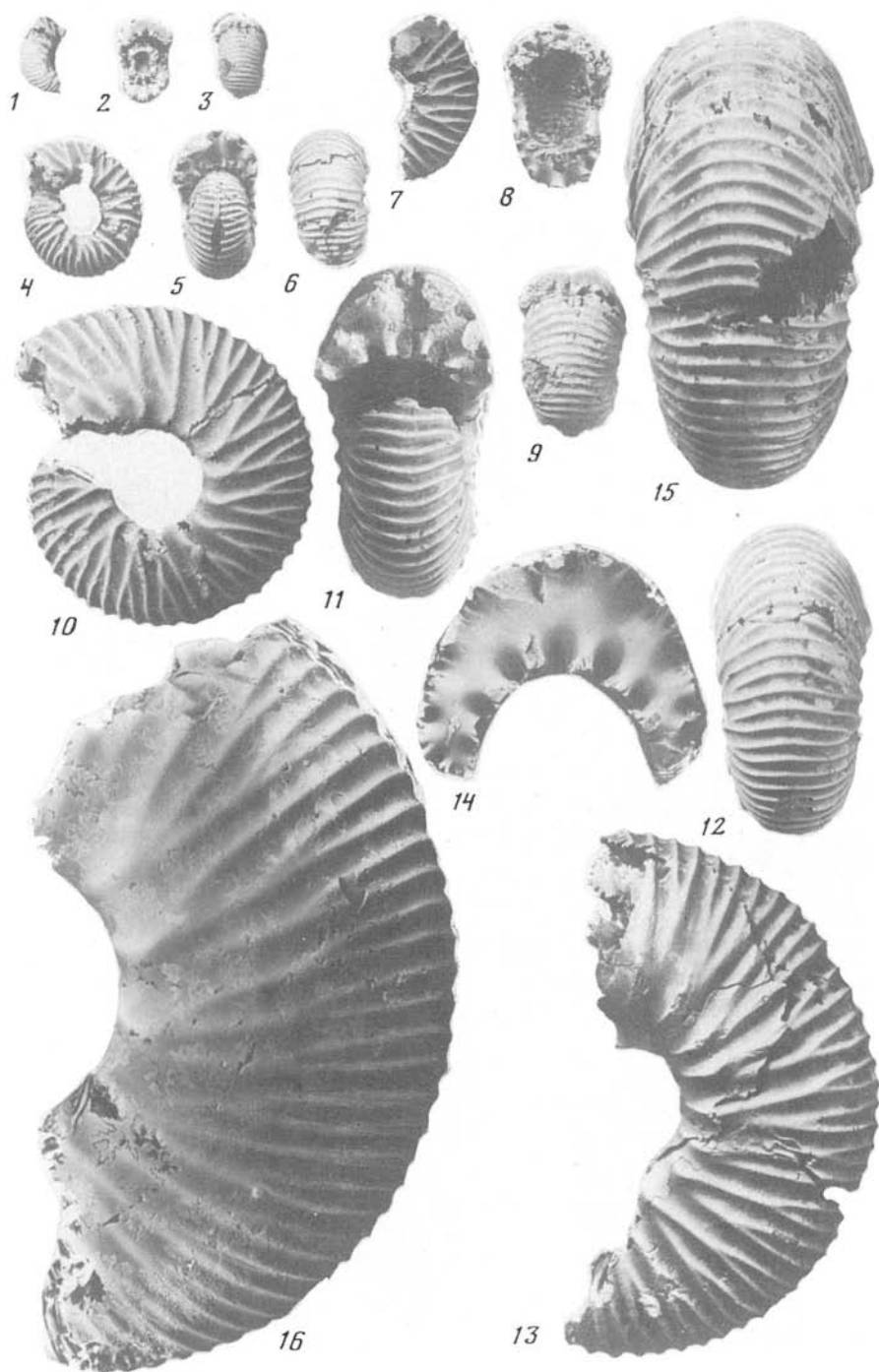
4b

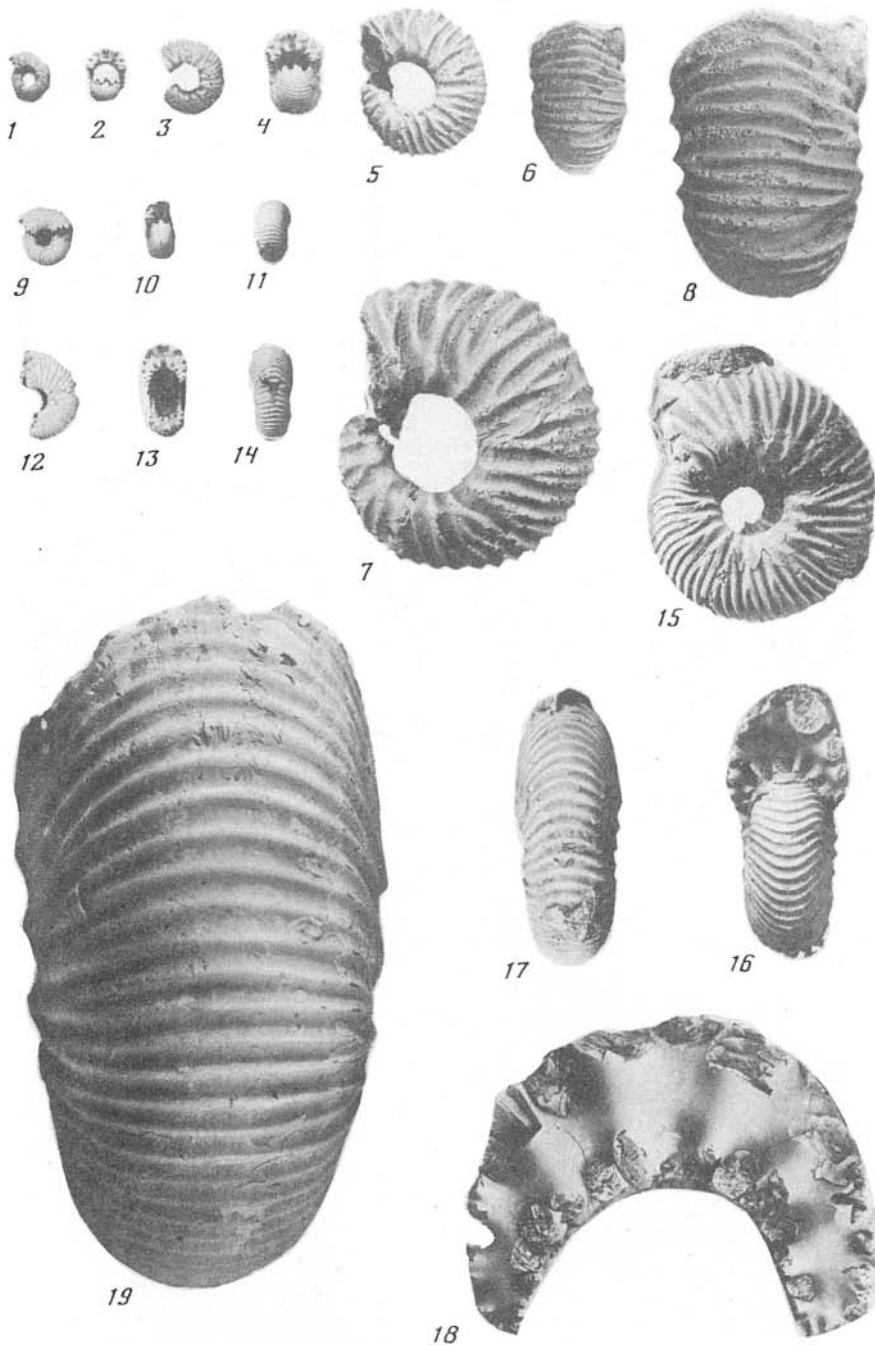


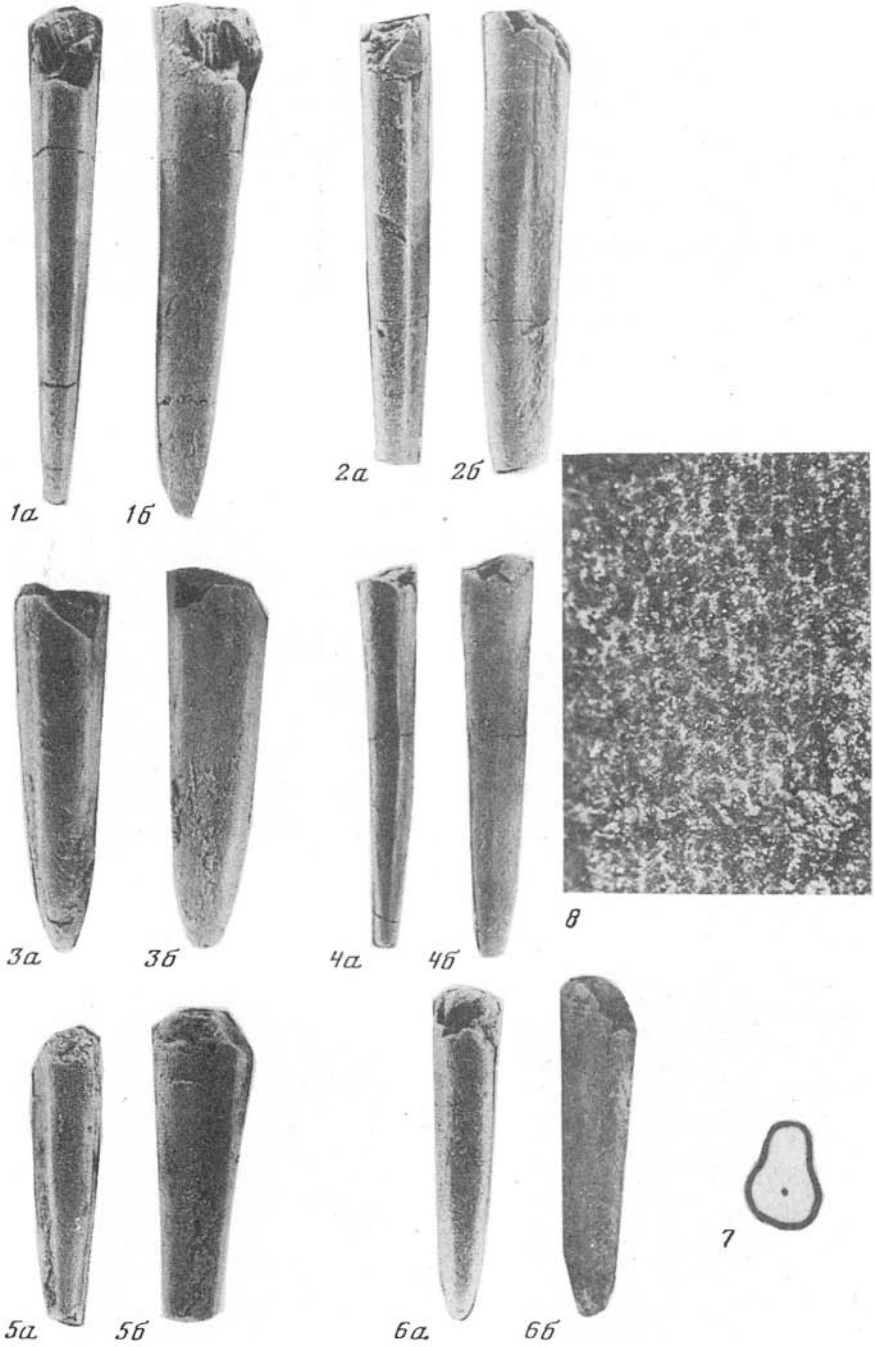
5a

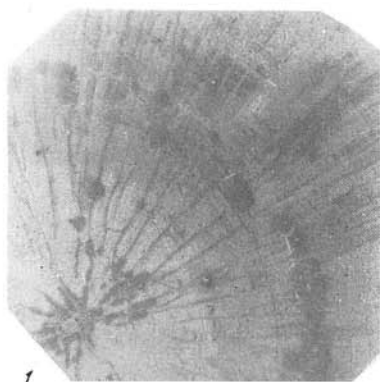


5b

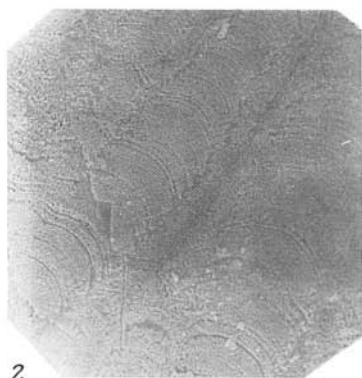








1



2



3



4

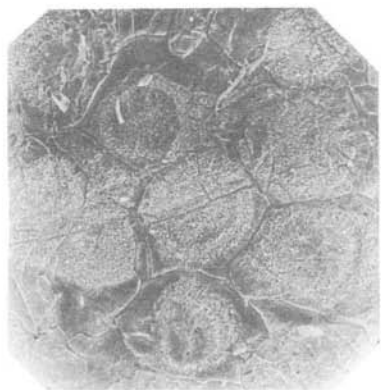


5



6

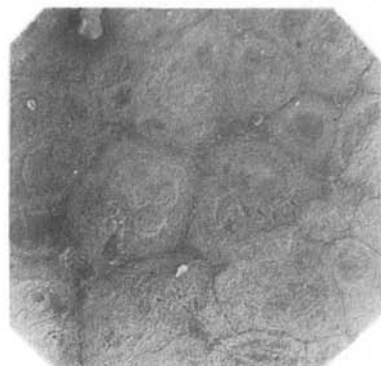




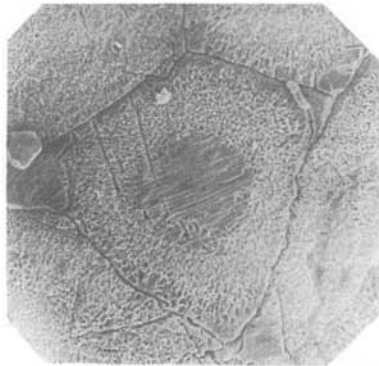
1



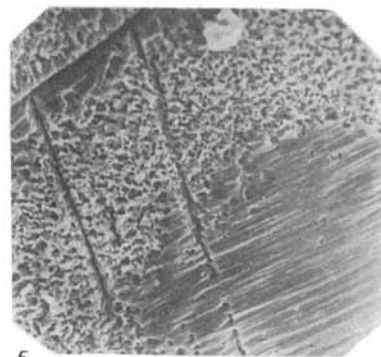
2



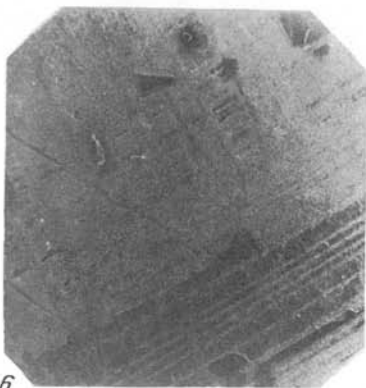
3



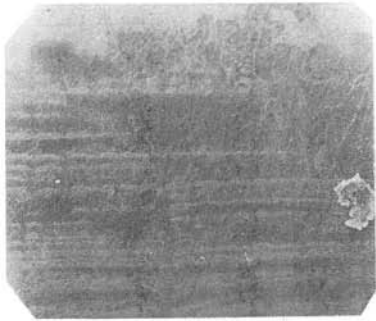
4



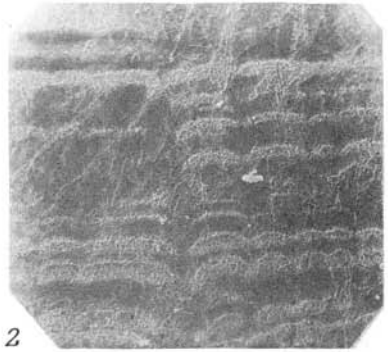
5



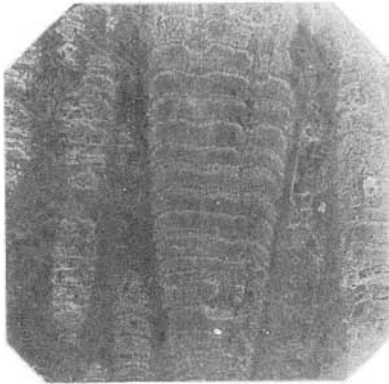
6



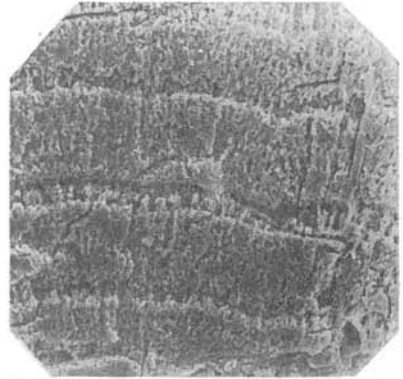
1



2



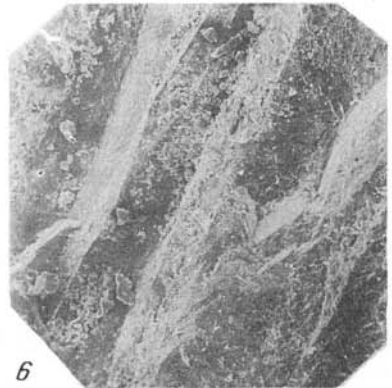
3



4



5



6



1



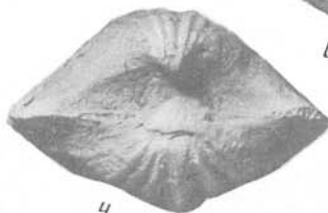
2



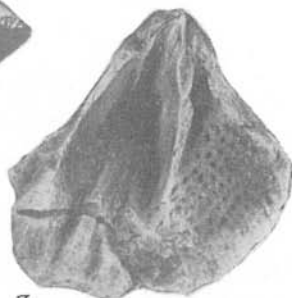
5



6



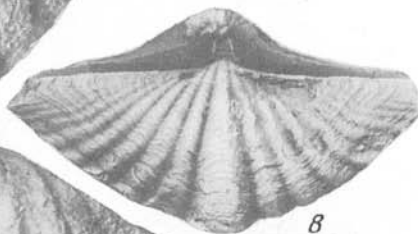
4



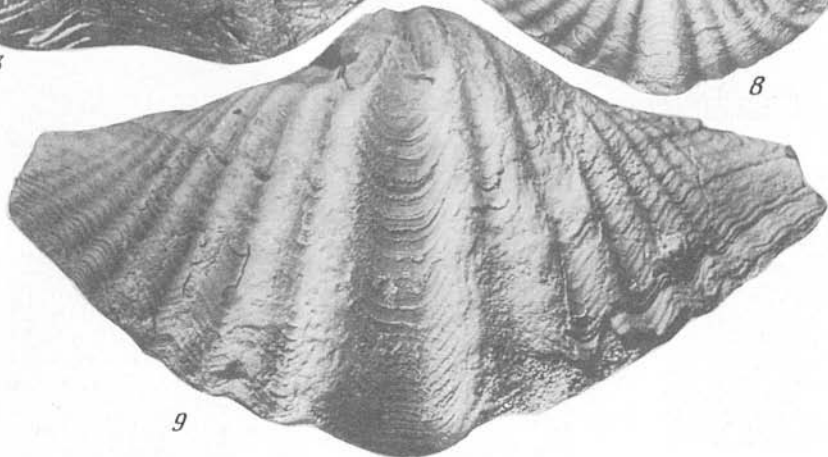
7



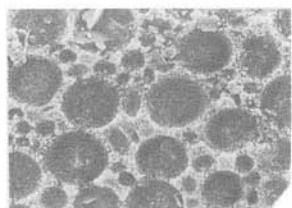
3



8



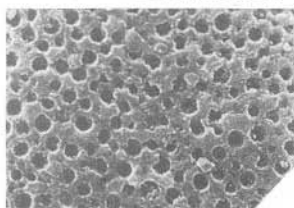
9



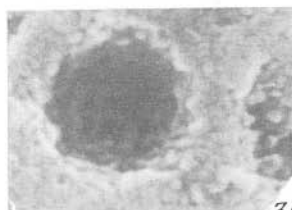
1



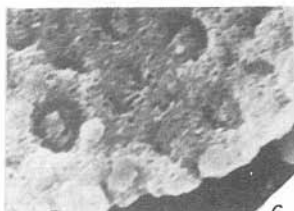
2



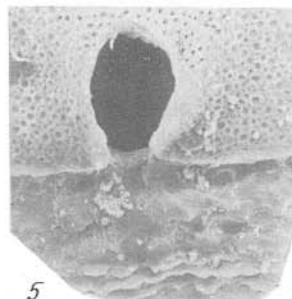
3a



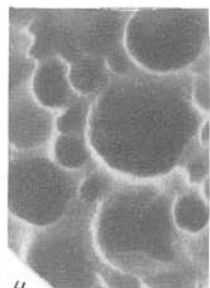
3б



6



5



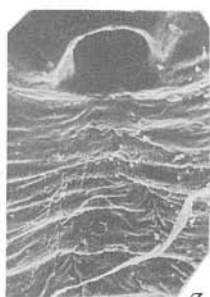
4



11



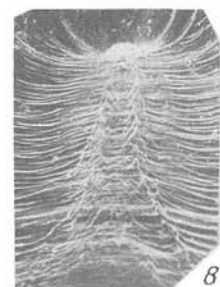
9



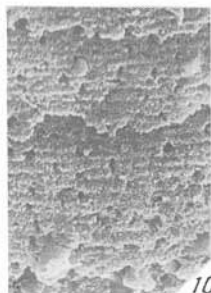
7



12b



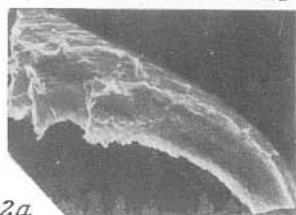
8



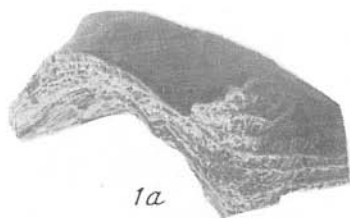
10



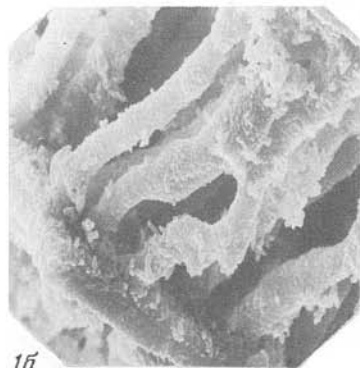
12c



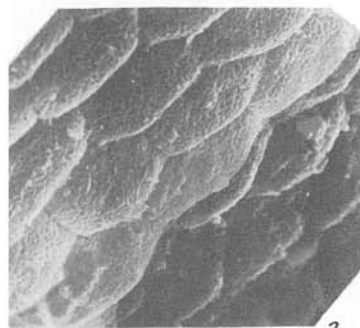
12a



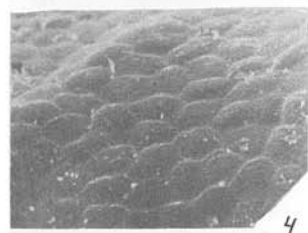
1a



1b



2



4



6a



3



1b



5



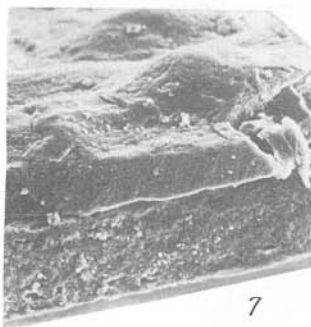
8



11



6b



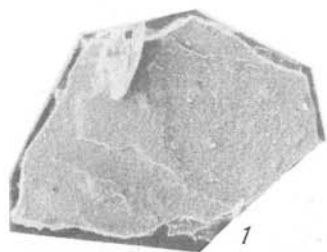
7



9



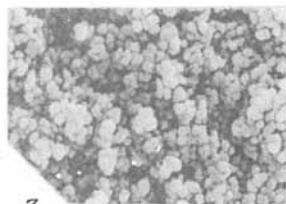
10



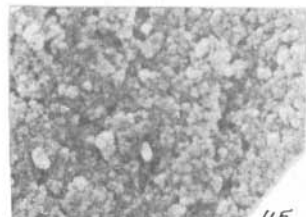
1



2



3



4a



5



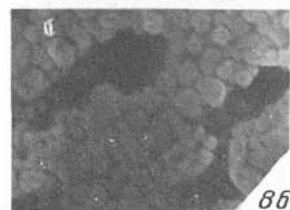
7



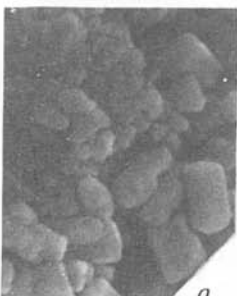
8a



6



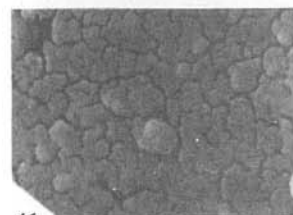
8b



9



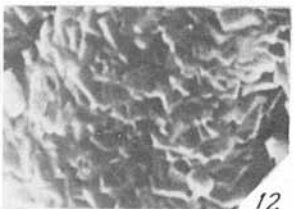
10



11



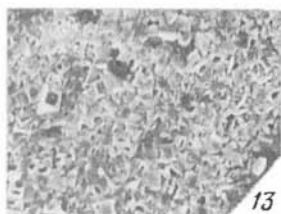
14



12



4a



13

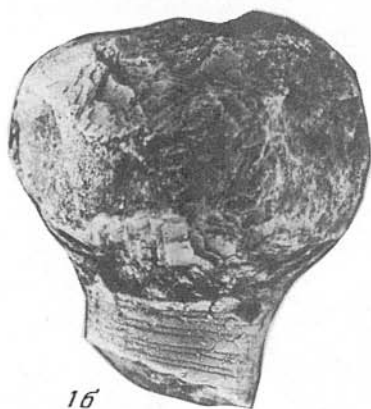




1a



1b



1b'



3b



2



3a



1a



2



3



1b



4



6a



5b



5a



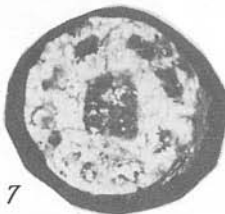
6b



8a



8b



7



8b

Таблица XXV



1



2



3



4



5



6



7



8



9



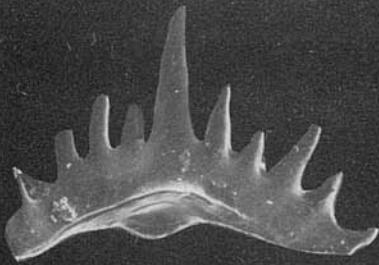
10



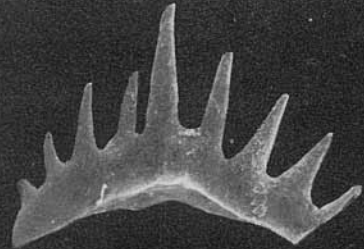
11



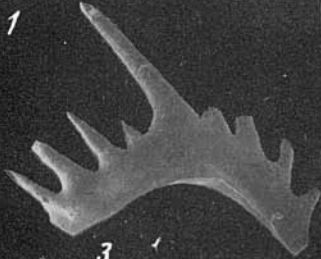
12



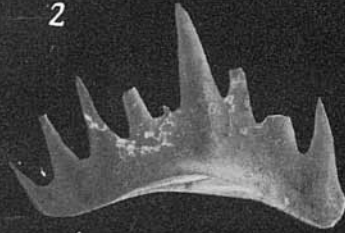
1



2



3



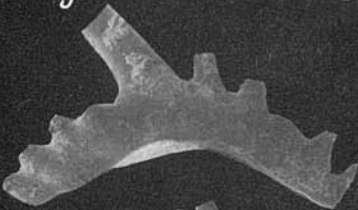
4



5



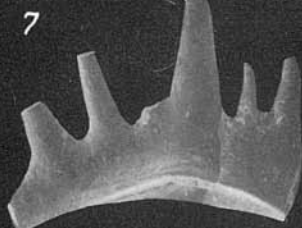
6



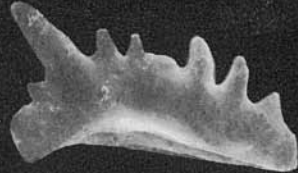
7



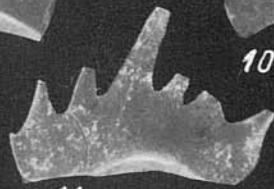
8



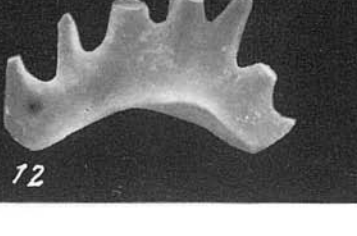
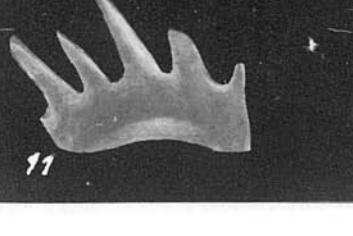
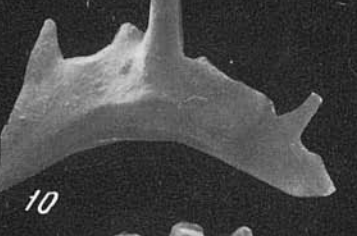
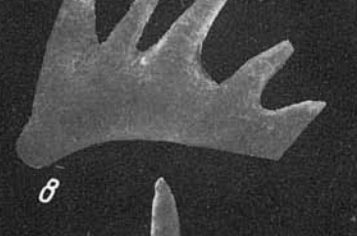
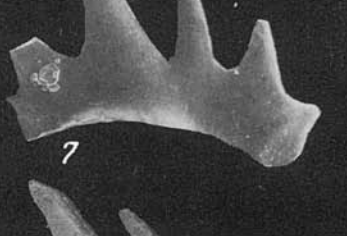
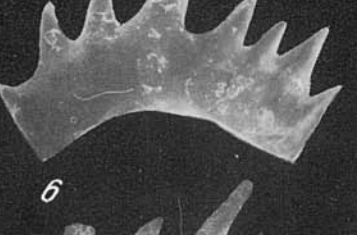
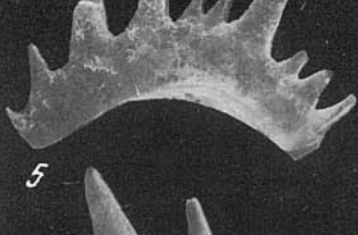
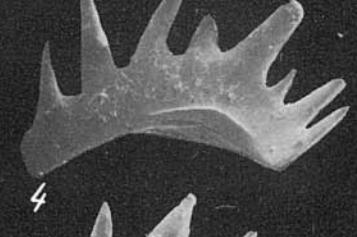
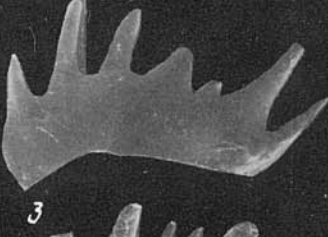
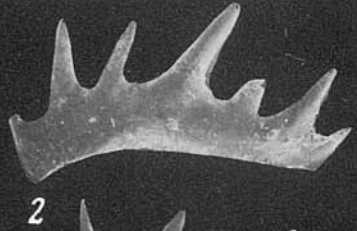
9

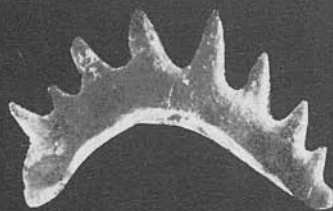


10

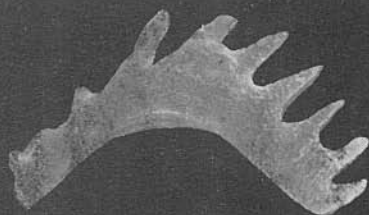


11

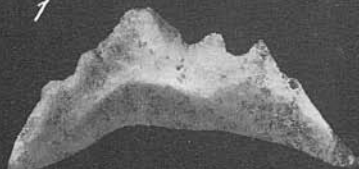




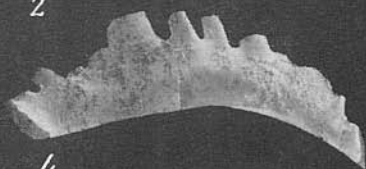
1



2



3



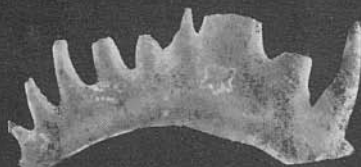
4



5



6



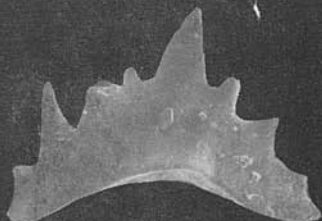
7



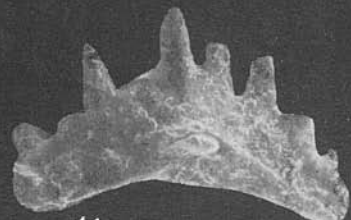
8



9



10

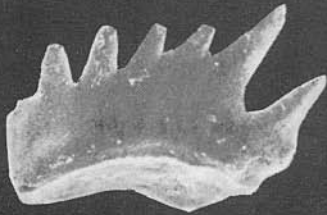


11

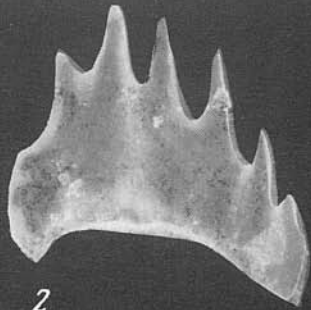


12

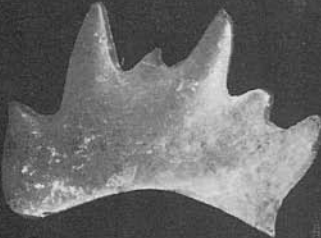




1



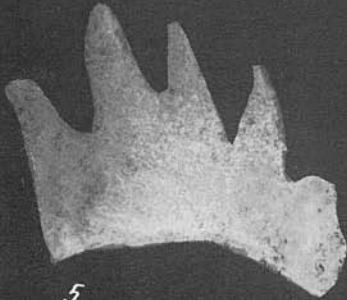
2



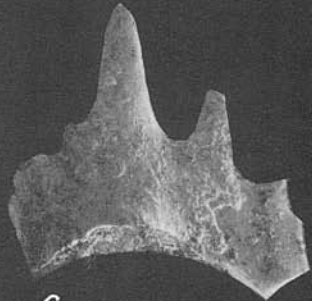
3



4



5



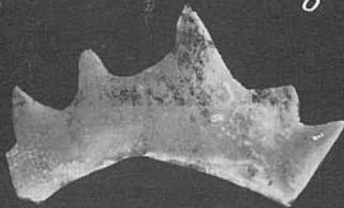
6



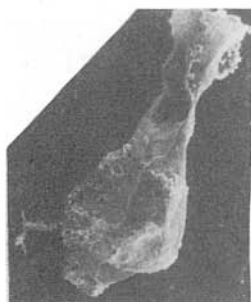
7



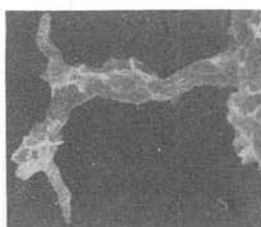
8



9



1



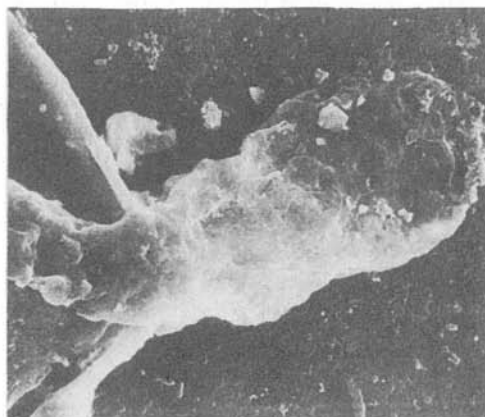
2



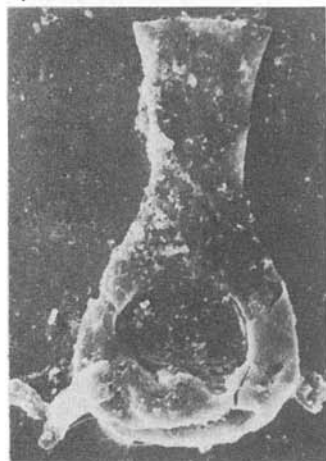
3



4



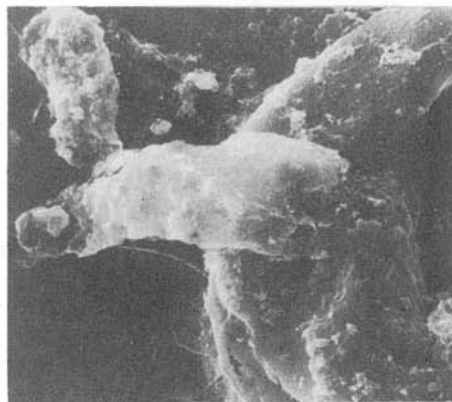
5



6



7



8



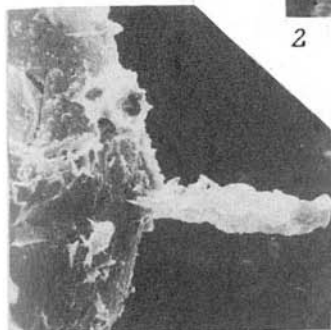
1



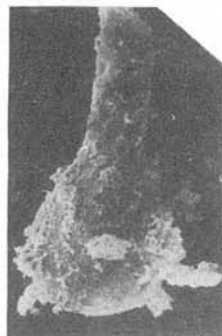
2



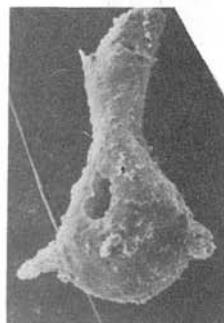
3



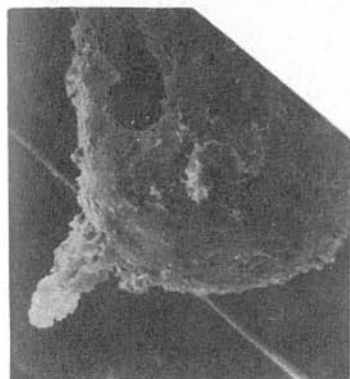
4



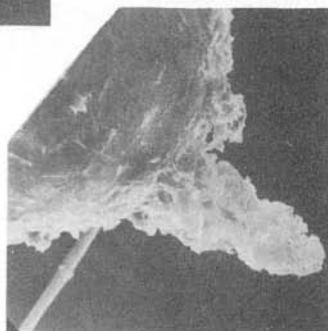
5



6



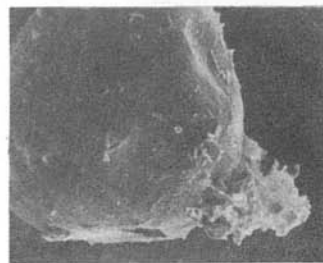
7



8



9



10



*Urbanek A.* On Generation and Regeneration of Cladia in some Upper Silurian Monograptids // Acta palaeontol. pol. 1963. Vol. 8, N 2. P. 254.

*Waterlot G.* Les graptolites du Maroc. Première partie. Généralités sur les Graptolites // Notes et mém. Serv. géol. Maroc. 1945. N 63. P. 112.

*Yin T.H.* Brief Description of the Ordovician and Silurian. Fossils from Shih-tien // Bull. Geol. Soc. China. 1937, Vol. 16. P. 281—298.

УДК 563.719.2

*Н.В. Сенников*

## **ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ДРЕВНЕЙШИХ МОНОГРАПТИД**

Граптолиты являются широко известной ведущей группой для расчленения нижнего палеозоя, особенно для терригенных и карбонатно-терригенных толщ ордовикской и силурийской систем. Именно по ним проводятся широкие внутри- и межрегиональные корреляции и выделяются самые дробные зональные шкалы для большинства геологических регионов мира. В общей стратиграфической шкале границы отделов, ярусов и подъярусов скоррелированы с границами сводной ордовикско-силурийской зональной граптолитовой шкалы (Холланд, 1984; Cocks et al., 1984; Ross, 1984). Большинство исследователей в настоящее время рассматривает граптолитовые зоны как комплексные, т.е. выделяемые по комплексу составляющих их видов, относящихся к различным, чаще всего не связанным, филогенетическим линиям (Обут, Сенников, 1976, 1981, 1984; Корень, Кальо, 1976; Rickards, 1976; Сенников, 1976; Сенников, Пузырев, Русских, 1979; Сенников, Русских, 1982; Сенников и др., 1984; Пашкевичюс, 1979; Корень, 1984). Последовательность зон не отвечает филогенетической направленности ни видов-индексов, ни сопутствующих им форм. Автор принимает правильность и неизбежность такого подхода при выделении комплексных зон, однако считает, что необходимо параллельно с этим анализировать любые изменения в филогенетических цепочках видов и подвидов для выделения специальных филон и обоснования соответствия границ комплексных зон определенным рубежам развития различных филумов граптолитов (Обут, Сенников, 1984). Следует напомнить, что более 50 лет назад (Bulman, 1933; Elles, 1933) уже при первом выделении филогенетических рядов у граптолитов, рубежи морфологических изменений в них увязывались именно с границами комплексных зон.

Целью настоящей статьи является анализ филогенетических отношений видов одного из родов граптолитов и связи филогенетических изменений с границами комплексных зон. Анализируемый род *Sogopograptus* Obut et Sob. (Обут, Соболевская, Меркурьева, 1968) является удобным объектом такого изучения, так как, во-первых, в его составе выделяется небольшое число видов и подвидов соответственно 3 и 9. Во-вторых, их выборки достаточно обширны (например, в

Норильском районе Сибирской платформы в лландоверийских толщах известны три подвида — *C. gregarius gregarius* (Lapworth), *C. gregarius minusculus* Obut et Sob., *C. gregarius arcuatus* Obut et Sob., представленные несколькими тысячами колоний из более чем 100 интервалов буровых скважин (Обут, Соболевская, Меркурьева, 1968). В-третьих, коронографты характеризуются незначительным числом легко, однозначно диагностируемых признаков (Обут, Соболевская, Меркурьева, 1968; Обут, Сенников, 1985). В-четвертых, виды рода *Coronograptus* Obut et Sob. являются космополитными и встречаются во многих разрезах различных геологических регионов в Европе, Азии (СССР, Китай), Северной Америке (США, Канада), Австралии. В-пятых, *C. cyphus* (Lapworth), *C. gregarius* (Lapworth) служат видами-индексами для двух смежных соответственно верхней из нижнелландоверийских и нижней из среднелландоверийских граптолитовых зон как в общей (Корень, Кальо, 1976; Холланд, 1984) стратиграфической шкале, так и в подавляющем большинстве региональных шкал (Rickards, 1976; Сенников, 1976; Пашкевичюс, 1979). Кроме того, предковой формой для родоначального вида рода *Coronograptus* Obut et Sob. считается вид *Atavograptus ceryx* (Rickards et Hutt), являющийся древнейшим (зона *persculptus*) — низы зоны *acuminatus*) монографтом (Rickards, Hutt, 1970; Rickards, 1974; Hutt, 1975; Rickards, Hutt, Berry, 1977). Монографты составляют крупный отряд, представители которого, зародившись в самом начале силура, уже к рубежу лландовери и венлока заняли главенствующее положение в составах граптолитовых сообществ. Таким образом, исследуются зарождающиеся формы быстро эволюционирующей крупнейшей филогенетической ветви граптолитов. Стоит указать, что на Горном Алтае в зоне *acuminatus* встречена форма *Atavograptus* sp. (Rickards, 1974), близкая к *At. ceryx* (Rickards et Hutt) (Сенников, 1976; Rickards, Hutt, Berry, 1977), а на Сибирской платформе из зоны *vesiculosus* описана форма *Atavograptus* sp. 3 (Обут, Сенников, 1985), также относящаяся к группе этих древнейших монографтид.

Среди семи основных таксономических признаков, используемых при изучении родов *Coronograptus* Obut et Sob., *Atavograptus* Rickards, *Lagarograptus* Obut et Sob., *Pribylograptus* Obut et Sob., *Pristiograptus* Jaekel, *Monograptus* Geinitz и их филогенетических связей ключевыми признаками, отражающими два направления эволюционных изменений, являются внутреннее и внешнее строение тек (Rickards, 1978). В тоже время в основу недавно предпринятой ревизии систематики рода *Coronograptus* Obut et Sob. были положены два таксономических признака, наиболее важных с биологических позиций — размеры сикулы и расположение ее вершины относительно устий начальной теки, что прямо функционально связано с уровнем заложения первой почкующейся теки (Обут, Сенников, 1985). Приоритетность этих признаков состоит в том, что сикула является вместилищем особого зооида, дающего начало колонии и образовавшегося путем полового размножения; все остальные зоониды рабдосомы возникают в результате простого чашечного почкования (Обут, 1964). Следовательно, сикулярный зооид является хранителем генофонда на протяжении построения ко-



лонии (Bulman, 1933; Рауп, Стэнли, 1974; Müller, 1979) и всей ее жизни (Urbanek, 1960; Jaanusson, 1973).

В дополнение к только что упомянутой ревизии следует рассмотреть новые материалы по подвиду *C. gregarius arcuatus* Obut et Sob., описанному канадскими исследователями (Lenz, 1982; Norford, Orchard, 1985). Формы, приведенные во второй работе, найдены в зоне *cyphus* и судя по описанию (вершина сикулы достигает уровня второй теки), не только не могут относиться к этому подвиду (у него вершина сикулы расположена у устья третьей теки), но и должны быть отнесены к другому виду — *C. cyphus* (Lapworth), вероятнее всего, по размерам сикулы, ширине и форме рабдосомы они наиболее близки к *C. cyphus cirrus* Hutt. В работе Ленца нет изображений представителей *C. gregarius arcuatus* Obut et Sob. из зоны *cyphus*, а по рисункам форм из зоны *gregarius*, можно допустить, что экземпляр, приведенный на текстовом рисунке 5 С относится к этому подвиду; на других же рисунках — 5D, 4R — указаны формы с вершиной сикулы у устья первой теки, которые должны быть отнесены к виду *C. cyphus* (Lapworth). В этой же работе описаны формы с вершиной сикулы между устьями второй и третьей тек, отождествленные с *C. cyphus hipposideros* (Toghill) — текст-фиг. 5 А, В, Е. Их следует относить к виду *C. gregarius* (Lapworth), а по расположению вершины сикулы, по крайней мере экземпляра, приведенный на текст-фиг. 5 Е, к подвиду *C. gregarius minusculus* Obut et Sobolevskaya.

Пересмотр всего имеющегося у автора фактического материала — *C. gregarius gregarius* (Lapworth) (Сибирская платформа, Горный Алтай), *C. gregarius minusculus* Obut et Sob. (Там же), *C. gregarius arcuatus* Obut et Sob. (Там же), *C. cyphus cyphus* (Lapworth) (Горный Алтай), *C. ? angustus* (Obut) (Сибирская платформа, Горный Алтай) — позволил выделить ранее установленный подвид (Обут, 1955; Обут, Сенников, 1985) в самостоятельный вид *C. angustus* (Obut) с двумя подвидами *C. angustus angustus* Obut, *C. angustus praematurus* (Toghill). От *C. gregarius* (Lapworth) он отличается меньшей длиной сикулы (1,5 мм против 2—6 мм) и расположением вершины сикулы у устья первой теки по сравнению с второй—пятой теками у *C. gregarius*, а от *C. cyphus* (Lapworth) — в два раза меньшей длиной сикулы (1,5 мм против 2,9—4 мм). Такое таксономическое объединение представителей рода *Coronagraptus* Obut. et Sob. в три вида позволило наметить отдельные филогенетические линии, основанные прежде всего на эволюционных изменениях как в строении сикулы, так и во всей колонии. На видовом уровне выделена единая цепочка: *C. angustus* (Obut) — *C. cyphus* (Lapworth) — *C. gregarius* (Lapworth). На подвидовом уровне предлагается три цепочки: 1) *C. angustus angustus* (Obut) — *C. angustus praematurus* (Toghill); 2) *C. cyphus cirrus* Hutt — *C. cyphus hipposideros* (Toghill) — *C. cyphus cyphus* (Lapworth); 3) *C. gregarius minusculus* Obut et Sob. — *C. gregarius leei* (Hsü) — *C. gregarius arcuatus* Obut et Sob. — *C. gregarius gregarius* (Lapworth). (рис. 1—4). Здесь необходимо отметить, что, с одной стороны, рассмотренные подвиды могут в дальнейшем быть возведены в ранг видов, так как некоторые из них уже при первом описании выделялись как виды — *Monograptus hipposideros* (Toghill), *Monograptus leei* Hsü,

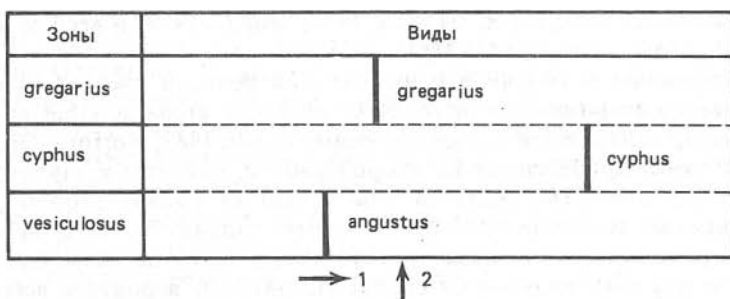


Рис. 1. Морфогенез видов рода *Coronograptus* Obut et Sobolevskaya: 1 — слева направо увеличивается максимальная ширина рабдосомы; 2 — снизу вверх по зонам поднимается вершина сикулы вверх по рабдосоме, увеличивается длина сикулы

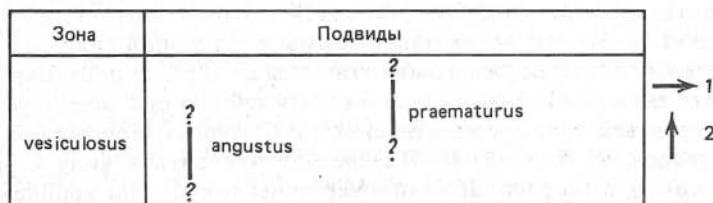


Рис. 2. Морфогенез подвидов вида *Coronograptus angustus* (Obut): 1 — слева направо уменьшается длина сикулы, увеличиваются число тек в единице измерения и разница между шириной рабдосомы в проксимали и дистали; 2 — снизу вверх поднимается вершина сикулы вверх по рабдосоме, увеличивается ширина рабдосомы

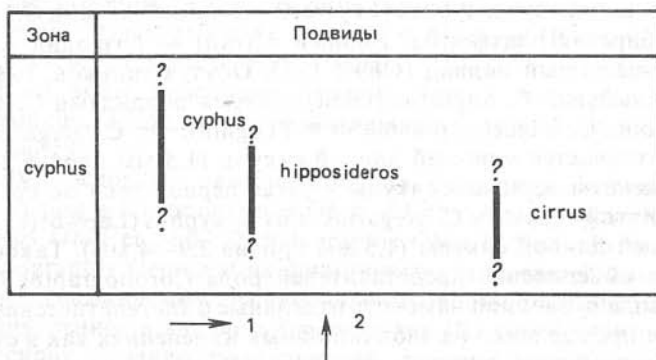


Рис. 3. Морфогенез подвидов вида *Coronograptus cyphus* (Lapworth): 1 — слева направо уменьшается длина сикулы, число тек в единице измерения и разница между шириной рабдосомы в проксимали и дистали; 2 — снизу вверх поднимается вершина сикулы вверх по рабдосоме, увеличивается ширина рабдосомы

*Coronograptus cirrus* Hutt. С другой стороны, если подвиды *C. angustus* (Obut) четко различаются на сибирский (Сибирская платформа, Горный Алтай) *C. angustus angustus* (Obut) и английский *C. angustus praematurus* (Toghill), то подвиды двух других видов рода *Coronograptus* Obut et Sob. наряду с тем, что могут встречаться в одном регионе [в Англии все

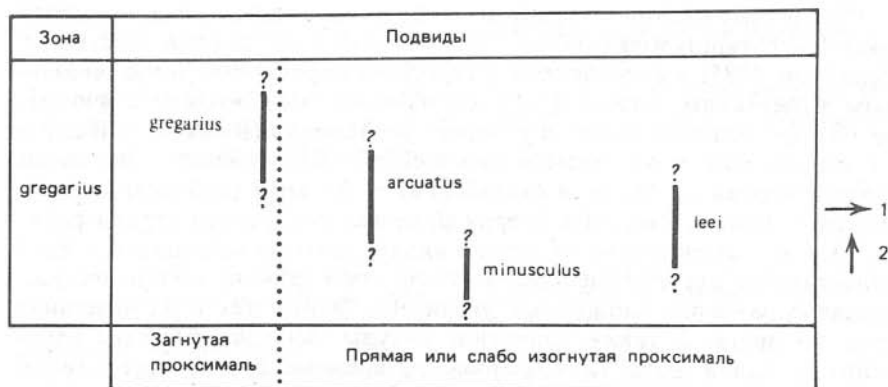


Рис. 4. Морфогенез подвидов вида *Coronograptus gregarius* (Lapworth): 1 — слева направо уменьшается длина сикулы, ширина рабдосомы и разница между шириной в проксимали и дистали; увеличивается число тек в единице измерения (кроме *gregarius*); 2 — снизу вверх поднимается вершина сикулы вверх по рабдосоме

подвиды *C. cyphus* (Lapworth), а на Сибирской платформе все подвиды *C. gregarius* (Lapworth)], чаще всего являются космополитными (*C. cyphus cyphus* (Lapworth), *C. gregarius gregarius* (Lapworth) или широко распространенными (*C. gregarius arcuatus* Obut et Sob.) формами. Некоторые из перечисленных подвидов являются в какой-то степени временными подвидами (Майр, 1971; 1974). Для иллюстрации приведем пример из лландовери Сибирской платформы, где подвид *C. gregarius minusculus* Obut et Sob. занимает узкий стратиграфический интервал ниже слоев с *C. gregarius arcuatus* Obut et Sob., сменяющимися вверх по разрезу первыми *C. gregarius gregarius* (Lapworth) (Обут, Соболевская, Меркурьева, 1968).

Анализ литературных данных показывает, что при условии пересмотра и правильной диагностики подвидов и видов рода *Coronograptus* Obut et Sob. биозоны видов будут коррелироваться с комплексными зонами: биоцена *C. angustus* соответствует комплексной зоне *vesiculosus*, биозоны *C. cyphus* и *C. gregarius* — одноименным комплексным зонам. Кроме того, именно к границам комплексных зон приурочены смены направленности эволюционных изменений. Например, сначала увеличение максимальной ширины колонии на нижней границе зоны *cyphus*, а затем уменьшение этой величины на ее верхней границе (см. рис. 1).

Предложенные филогенетические линии позволяют показать, как на примере сибирского материала можно выделять филозоны, основанные на таксономических единицах близкородственных филумов. Сейчас в лландовери Горного Алтая и Сибирской платформы можно рассматривать последовательный ряд филозон: 1. *C. angustus* (*C. angustus angustus*); 2. *C. cyphus cyphus*); 3. *C. gregarius* (*C. gregarius minusculus*, цепочки *C. gregarius arcuatus*, *C. gregarius gregarius*). Аналогичная картина будет наблюдаться на английском и, вероятно, канадском материалах, однако требуется ревизия таксонов (в свете новых представлений) и уточнение их стратиграфической привязки.

При рассмотрении морфологических особенностей представителей рода *Atavograptus* Rickards (Rickards, 1974; Hutt, 1975; Lenz, 1982; Обут, Сенников, 1985) и анализе их соответствия определенным эволюционным изменениям можно и в составе этого рода выделить филогенетические цепочки, например: первая — *At. ceryx* (Rickards et Hutt) — *At. gracilis* Hutt — *At. praestrachani* Rickards, Hutt et Berry — *At. atavus* (Jones); вторая — *At. sp. 4* (алтайский) — *At. sp. 3* (сибирский) — *At. strachani* (Hutt et Rickards). В этих цепочках снизу вверх стратиграфически и последовательно от одного вида к другому наблюдается, хотя недостаточно строго, уменьшение числа тек в единице измерения, возрастание размеров рабдосомы, увеличение длины тек и их налегания друг на друга, а также удлинение сикулы. Морфологические изменения у видов рода *Atavograptus* по времени близки к границам комплексных граптолитовых зон. Смена направлений морфоструктурных перестроек на границах временных рубежей, а также отличия этих перестроек в различных цепях, заставляют полагать, что выделенные цепочки представляют для родов *Coronograptus* Obut et Sob., *Atavograptus* Rickards филогенетические линии, встречающиеся на одних стратиграфических рубежах в удаленных друг от друга палеобассейнах. Однако не исключено, что на Сибирской платформе, в конкретных разрезах подвиды *S. gregarius* (Lapworth) составляют хроноклину (Обут, Соболевская, Меркурьева, 1968; Красилов, 1977).

Соответствие различных эволюционных изменений в филогенетических линиях двух самостоятельных родов доказывает их большую значимость для целей корреляции и расчленения соответствующих стратиграфических интервалов. Кроме того, оно дает представление о независимости морфоструктурных перестроек у представителей различных родов в продолжительном интервале времени (ранний — начало среднего ландовери) и связи с границами зональных уровней. Все морфоструктурные перестройки связаны с эволюцией филумов, положенных в основу филозон. Последние, как отмечено выше, например, для рода *Coronograptus* Obut et Sob. совпадают в полном объеме с комплексными зонами. Таким образом, биологическая сущность комплексных зон может проявляться в совпадении продолжительности интервала такой зоны со временем развития одного или нескольких звеньев различных филогенетических линий.

При построении обобщенного филогенетического древа монографид у родов *Atavograptus* Rickards, *Coronograptus* Obut et Sob. достаточно четко прослеживается филогенетическая дифференциация — ветвление (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1977; Красилов, 1977) родительских таксонов на два или три дочерних (Rickards, Hutt, Berry, 1977). Например, вид *At. strachani* (Hutt et Rickards) является исходной предковой формой для видов-основателей родов *Lagarograptus* Obut et Sob., *Monoclimacis* Frech и некоторых других, а сибирский вид *Atavograptus* sp. 4 имеет переходные черты к роду *Pribylograptus* Obut et Sob. (Rickards, 1974; Rickards, Hutt, Berry, 1977). Надо не забывать, что, возможно, и от большинства остальных видов и подвидов рассмотренных филогенетических цепочек при их дифференциации возникли какие-то формы видов-основателей других родов

монографтов. Так, вероятно, среди представителей рода *Coronograptus* Obut et Sob. следует искать предковые формы для родов *Pristiograptus* Jaekel, *Camprograptus* Obut и некоторых других.

В заключение автор благодарит А.М. Обута и Р.Б. Риккардса за ряд ценных советов и замечаний при обработке материала, положенного в основу настоящей статьи.

## Литература

- Корень Т.Н.* Граптолитовые зоны и стандартная стратиграфическая шкала силура // 27-й Междунар. геол. конгр., Москва, 1984 г.: Доклады. Секция C01. М., 1984. Т. 1. С. 24—38.
- Корень Т.Н., Калво Д.Л.* Граптолитовая зональная шкала силура // Граптолиты и стратиграфия. Таллин, 1976. С. 64—84.
- Красилов В.А.* Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 254 с.
- Майр Э.* Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Обут А.М.* Граптолиты // Полевой атлас ордовикской и силурийской фауны Сибирской платформы. М.: Госгеолтехиздат, 1955. С. 136—140.
- Обут А.М.* Отдел Гемихордовые // Основы палеонтологии: Иглокожие, гемихордовые. М.: Недра, 1964. С. 279—337.
- Обут А.М., Сенников Н.В.* О зональной шкале ордовика СССР по граптолитам // Граптолиты и стратиграфия. Таллин, 1976. С. 128—134.
- Обут А.М., Сенников Н.В.* Граптолитовые зоны и комплексы нижнего—среднего палеозоя азиатской части СССР // Геология и геофизика, 1981. N 6. С. 9—20.
- Обут А.М., Сенников Н.В.* Граптолиты и зональное расчленение нижнего ордовика Горного Алтая // Стратиграфия и фауна нижнего ордовика Горного Алтая. М.: Наука, 1984. С. 93—106.
- Обут А.М., Сенников Н.В.* Особенности лландоверийских планктонных граптолитовых сообществ Сибирской платформы // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Палеобассейны и их обитатели. Новосибирск: Наука, 1985. С. 51—60.
- Обут А.М., Соболевская Р.Ф., Меркурьева А.П.* Граптолиты лландовери в керновых буровых скважинах Норильского района. М.: Наука, 1968. 136 с.
- Пашкевичюс И.Ю.* Биостратиграфия и граптолиты силура Литвы. Вильнюс, 1979. 267 с.
- Раун Д., Стэнли С.* Основы палеонтологии. М.: Мир, 1974. 387 с.
- Сенников Н.В.* Граптолиты и стратиграфия нижнего силура Горного Алтая. М.: Наука, 1976. 270 с.
- Сенников Н.В., Петрунина З.Е., Гладких Л.А.* и др. Новые пограничные ордовикско-силурийские разрезы на Горном Алтае // Геология и геофизика. 1984. N 7. С. 23—27.
- Сенников Н.В., Пузырев А.А., Русских В.Г.* Ордовик и нижний силур района с. Усть-Чагырка (Горный Алтай) // Проблемы стратиграфии и тектоники Сибири. Новосибирск, 1979. С. 30—45.
- Сенников Н.В., Русских В.Г.* Эталон лландоверийских граптолитовых зон на Горном Алтае // Геология и геофизика. 1982. N 2. С. 28—35.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 297 с.
- Холланд Ч.Г.* Шаги на пути к стандартному силуру // 27-й Междунар. геол. конгр. Москва, 1984 г.: Доклады. Секция C01. М., 1984. Т. 1. С. 60—72.
- Bulman O.M.B.* Programme—evolution in the graptolites // Biol.Rev. 1933. Vol. 8. P. 311—334.
- Cocks R.M., Woodcock N.H., Rickards R.B.* et al. The Llandovery series of the type area. // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol. 1984. Vol. 38, N 3. P. 131—182.
- Elles G.L.* The Lower Ordovician Graptolite Faunas with special reference to the Skiddaw Slates // Geol. Surv. Great Britain. Summary of Progress, 1933. P. 94—111.
- Hutt I.E.* The Llandovery graptolites of the English Lake District. Part II // Palaeontographical Society Monographs. L., 1975. P. 57—137.
- Jaanusson V.* Morphological discontinuities in the evolution of graptolite colonies // Animal Colonies. Stroudsburg: Dowden-Hutchinson, 1973. P. 515—521.

Lenz A.C. Llandoveryan graptolites of the northern Canadian Cordillera: Petalograptus, Cephalograptus, Rhaphidograptus, Dimorphograptus, Retiolitidae, and Monograptidae. Royal Ontario Museum // Life Sci. Contrib. 1982. N 130. P. 154.

Müller A.H. Zur Astogenese koloniebildender paläozoischer Holoplankter (Graptoloidea) // Biol. Rdsch. 1979. Bd. 17, N 5. S. 299—317.

Norford B.S., Orchard M.Y. Early Silurian age of rocks hosting lead-zinc mineralization at Howards Pass, Yukon Territory and District of Mackenzie; Local biostratigraphy of road river formation and fern group // Pap. Geol. Surv. Canada. 1985. N 83—18. P. 35.

Rickards R.B. A new monograptid genus and the origins of the main monograptid genera // Graptolite Studies in Honour of O.M.B. Bulman: Spec. Pap. Palaeontol. L.; 1974. Vol. 13. P. 141—147.

Rickards R.B. The sequence of Silurian graptolite zones in the British Isles // Geol. J. 1976. Vol. 11, pt. 2. P. 153—188.

Rickards R.B. Major aspects of evolution of the graptolites // Acta paleontol. pol. 1978. Vol. 24, N 4. 584—594.

Rickards R.B., Hutt I.E. The earliest monograptid // Proc. Geol. Soc. London. 1970. N 1663. P. 115—119.

Rickards R.B., Hutt I.E., Berry W.B.N. Evolution of the Silurian and Devonian graptoloids // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol. 1977. Vol. 28, N 1. P. 120.

Ross R.I. The Ordovician system, progress and problems // Annu. Rev. Earth and Planet. Sci. 1984. Vol. 12, P. 307—335.

Urbanek A. An attempt at biological interpretation of evolutionary changes in graptolite colonies // Ibid. 1960. Vol. 5, N 2. P. 127—234.

УДК 56(116.1)

А.А. Дагис

## РОД ARCTOCRISTATUS GEN. NOV. ИЗ НИЖНЕТРИАСОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРА СИБИРИ

В триасовых отложениях севера Средней Сибири нами (Дагис, 1984) были обнаружены конодонты, которые мы отнесли к двум новым видам рода *Sweetocristatus Szaniawski* — *S. borealis* и *S. unicus*. Однако дальнейшие исследования дали возможность пересмотреть наши прежние представления о роде *Sweetocristatus* и признать несостоятельность отнесения указанных видов к этому роду.

Род *Sweetocristatus* был установлен Х. Шанявским в 1979 г. (*Szaniawski, Malkowski, 1979*). Он объединял формы с "соединенной асимметрично листообразной платформой с наклонным главным зубцом, хорошо развитым высоким передним отростком и коротким задним отростком, который наклонен вниз у большинства известных образцов". В состав рода были включены: *Sweetocristatus arcticus Szaniawski, Merrillina oertlii Kozur et Mostler, Neospathodus arcucristatus Clark et Behnken*. Типовым видом рода был избран *Sweetocristatus arcticus*, установленный для нижнепермских отложений Шпицбергена. При анализе видового состава рода *Sweetocristatus* у нас возник ряд критических замечаний, которые не позволяют нам принять род *Sweetocristatus* в предлагаемом Х. Шанявским объеме. Основным признаком, объединяющим названные виды в род *Sweetocristatus*, является их строение, обязательно предполагающее передний и задний отростки. Именно этот признак выбран Х. Шанявским в качестве главного при переводе видов *Merrillina oertlii* и *Neospathodus arcucristatus* из рода



Merrillina в род Sweetocrisatus. *Merrillina oertlii* Kozur установленная Х. Коцуром (Kozur, 1975) для артинских отложений Урала в силу своих внешних морфологических признаков не вызывает возражений в отнесении ее к роду Sweetocrisatus. Что же касается вида *Neospathodus arcucristatus*, то здесь трудно принять точку зрения Х. Шанявского. На наш взгляд, кроме своего двучленного строения, этот вид имеет больше близких, сходных признаков с видами рода *Merrillina*, в частности с *Merrillina praedivergens*, нежели с видами рода *Sweetocrisatus*. Форма зубцов, их высота, ширина, степень дискретности и наклона, высота основания и строение нижней поверхности у представителей *Merrillina praedivergens* и *Neospathodus arcucristatus* являются, несомненно, очень сходными. Различие состоит практически только в количестве отростков, у *Neospathodus arcucristatus* их — два, у *Merrillina praedivergens* — один. Учитывая это, возможно, будет правильнее присоединиться к точке зрения Х. Коцура и оставить *Neospathodus arcucristatus* в составе рода *Merrillina*. Род *Sweetocrisatus* в составе видов *S. arcticus* и *Merrillina oertlii* четко выделяется своими массивными формами с очень короткими, низкими зубцами широко-треугольной формы с резко выделяющимся главным зубцом заметно отклоненным назад, высоким основанием со слабо дугообразным нижним краем. Базальная выемка, расположенная под главным зубцом, широкая, глубокая, сужающаяся в глубокие борозды в направлении переднего и заднего концов конодонта. Из двух отростков, составляющих конодонт, задний короче и слегка отклонен вниз.

Триасовые виды, отнесенные нами ранее (Дагис, 1984) к роду *Sweetocrisatus*, отличаются как общим строением (наличие одно- и двухотростковых форм), так и отдельными деталями морфологии, включающими соотношение длины отростков у двухотростковых форм, очертание нижнего края и строение базальной выемки, форму, высоту и дискретность зубцов и соотношение их между собой. Учитывая эти стабильные различия в морфологии пермских и триасовых форм, а также дискретность в распространении, мы интерпретируем триасовые виды в качестве самостоятельного рода *Arctocrisatus*, описание которого дается ниже.

#### Род *Arctocrisatus* Dagis gen. nov.

Типовой вид — *Sweetocrisatus borealis* Dagis (Дагис, 1984, с. 36, табл. X, фиг. 1).

Описание. Конодонты состоят из 2-х соединенных, хорошо развитых отростков — переднего и заднего, либо представляют единое тело. Соотношение длины отростков не постоянно. Они могут быть почти равными или задний отросток может превосходить передний. Нижняя часть — основание конодонта — характеризуется выпуклой поверхностью, постепенно приподнимающейся в направлении той части основания, которая находится непосредственно под главным зубцом. Высота основания варьирует от высокого и массивного до очень низкого. Нижний край основания от слабо до резко дугообразно изогнутого. Нижняя поверхность может быть целиком занята базаль-

ной выемкой, либо последняя занимает только часть ее, располагаясь под главным зубцом и сужаясь к внешним концам переднего и заднего отростков в узкие борозды.

Основание конодонта несет зубцы, которые могут быть высокими, пикообразными, разделенными между собой широкими промежутками, либо короткими, конусовидными, массивными. Главный зубец у большей части экземпляров является наиболее высоким и расположен в области стыка переднего и заднего отростков, либо занимает краевое или предкраевое положение у экземпляров, представляющих единое тело.

Сравнение. Описываемый род напоминает род *Sweetocristatus Szaniawski*. Однако между ними наблюдается ряд характерных отличительных особенностей. Резко отличной является форма зубцов у сравниваемых родов. Высокие, пикообразные, округлые, разделенные широкими промежутками зубцы рода *Arctocristatus* представляют контраст по сравнению с очень короткими, широкими, треугольными, сжатыми с боков зубцами рода *Sweetocristatus*. Далее представители рода *Arctocristatus* могут состоять из двух отростков, либо иметь единое тело, в то время как представители *Sweetocristatus* всегда характеризуются передним и задним отростками. Соотношение длины отростков у сравниваемых родов тоже отлично. У представителей установленного нами рода они либо равны, либо передний немного короче заднего, в то время как у видов рода *Sweetocristatus* передний отросток намного превосходит задний. Различия наблюдаются также и в форме базальной выемки сравниваемых родов. У описываемого рода она уже и мельче и переход ее в борозды в направлении переднего и заднего концов конодонта более постепенный.

Другим близким родом к описываемому является род *Merrillina Kozur*. В отличие от последнего род *Arctocristatus* характеризуется широко расставленными пикообразными, округлыми зубцами, другим соотношением длины переднего и заднего отростков, менее широкой и более длинной базальной выемкой, большим разнообразием формы нижнего края, которая всегда дугообразна от слабо до сильно изогнутой, в то время, как нижний край у рода *Merrillina* можно охарактеризовать как неправильный, выемчатый.

Видовой состав: *Arctocristatus borealis* Dagis. A. *unicus* Dagis.

#### *Arctocristatus borealis* (Dagis, 1984)

Табл. XXVI, фиг. 1—11; табл. XXVII, фиг. 1—16; Табл. XXVIII, фиг. 1—11

*Sweetocristatus borealis*: Дагис, 1984, с. 36, табл. X, фиг. 1—5.

Голотип — *Sweetocristatus borealis* Dagis (Дагис, 1984, табл. X, фиг. 1). Экз. 578—120, кол. ИГиГ СО АН СССР.

Север Средней Сибири, нижнее течение р. Лены, р. Агабыта, обн. 47—19, оленекский ярус, зона *Hedenstroemia hedenstroemi*.

Описание. Конодонты состоят из двух хорошо развитых отростков — переднего и заднего. Отростки могут быть равны по величине или отличаться в той или иной степени. Оба отростка несут от 5 до

13 зубцов. Зубцы конические, приостренные, пикообразные, слегка отклонены назад и отогнуты вовнутрь. Главный зубец расположен на стыке двух отростков, у большей части экземпляров он является наиболее высоким. Соотношение высоты зубцов незаконномерное. Наиболее низкие зубцы у части экземпляров являются краевыми, затем идет их постепенное нарастание в высоту в направлении стыка. В то же время встречены экземпляры, у которых самые высокие зубцы, исключая главный, краевые, кроме этого, у ряда экземпляров наблюдается чередование высоких и низких зубцов. Нижняя часть — основание конодонта — характеризуется выпуклой поверхностью, постепенно приподнимающейся в направлении той части основания, которая находится непосредственно под главным зубцом. Нижний край основания от слабо до резко дугообразно изогнутого, как правило, асимметричен. Нижняя поверхность представляет собой базальную выемку, постепенно сужающуюся в базальные борозды в направлении передних концов конодонта. Базальная выемка продолговатой овальной формы, наибольшая ширина и глубина ее приходится на ту часть, которая располагается непосредственно под главным зубцом. Край выемки слегка приподнят.

Размеры. Длина конодонтов 0,25—0,8 мм.

Изменчивость. Изменчивость индивидуальная проявляется в широких пределах. Ряд экземпляров характеризуется высокими, пикообразными зубцами (табл. XXVI, фиг. 1—6) наряду с которыми встречены формы с короткими, конусовидными зубцами (табл. XXVIII, фиг. 1—3). Ширина промежутков между зубцами не постоянна, в среднем соответствует ширине зубцов. Степень варьирования высоты зубцов также различна. Наблюдаются экземпляры, у которых нарастание зубцов в высоту очень постепенное, и зубцы весьма незначительно отличаются по высоте (табл. XXVII, фиг. 1—4), для других представителей вида характерна значительная разница в высоте краевых и центральных зубцов, так как рост зубцов происходит резко возрастающими темпами (табл. XXVI, фиг. 1—11), реже встречаются формы с чередующимися высокими и низкими зубцами (табл. XXVII, фиг. 5). Форма и высота нижней части конодонта тоже изменчива. Высота основания может постепенно наращиваться в направлении главного зубца (табл. XXVI, фиг. 1—8) либо оставаться практически одинаковой в краевых и центральной частях (табл. XXVIII, фиг. 1, 2, 6). По отношению к высоте зубцов высота основания может быть меньше или равна высоте зубцов (табл. XXVIII, фиг. 1, 2), а может и превышать высоту зубцов (табл. XXVIII, фиг. 2). Нижний край у представителей описываемого вида изменяется от слабо (табл. XXVI, фиг. 1, 2, 4) до сильно дугообразно изогнутого (табл. XXVIII, фиг. 1, 2).

Возрастная изменчивость в первую очередь отражается на размерах конодонтов. Длина молодых экземпляров, имеющих в нашей коллекции, составляет в среднем 0,2 мм, а количество зубцов не превышает шести. Нижняя часть более ровная, уплощенная, нижний край слабо вогнутый.

Сравнение. Описываемый вид по внешним признакам близок к *Arctocristatus unicus* Dagis. Отличается наличием двух отростков —

переднего и заднего, более удлиненной формой основания, меньшей высотой его по сравнению с зубцами, а также более высокими, узкими, пикообразными зубцами, положением базальной выемки на нижней стороне основания, занимающей центральную часть ее и переходящей в направлении внешних концов конодонта в узкие борозды.

Геологический возраст и географическое распространение. Север Средней Сибири, Северо-Восток СССР, оленекский ярус, зона *Hedenstroemia hedenstroemi*.

Материал. Побережье Оленекского залива моря Лаптевых, пос. Ыстаннах-Хочо, обн. 14—3 экз.; дельта р. Лены, Оленекская протока, обн. 12—2 экз.; бассейн нижнего течения р. Лены, р. Агабыта, обн. 47—13 экз.; обн. 47—21 экз., бассейн р. Буур, р. Тайон-Уйоллах, обн. 39—5 экз.; обн. 38—5 экз.; р. Кыра-Хос-Терюттээх, обн. 30—9 экз.; р. Улахан-Хос-Терюттээх, обн. 33—2 экз.; обн. 34—1 экз.; Омолонский массив, обн. 139—4 экз., обн. 1509—1 экз., обн. 568—1 экз.

### *Arctocristatus unicus* (Dagis, 1984)

Табл. XXIX, фиг. 1—9

*Sweetocristatus unicus*: Дагис, 1984, с. 37, табл. X, фиг. 6—9.

Голотип — *Sweetocristatus unicus* Dagis (Дагис, 1984, табл. X, фиг. 6), экз. 578—125, колл. ИГиГ СО АН СССР. Север Средней Сибири, бассейн р. Буур, р. Тайон-Уйоллах, обн. 38, оленекский ярус, зона *Hedenstroemia hedenstroemi*.

Описание. Конодонты представляют единое тело, не дифференцированное на передний и задний отростки. Зубцы короткие, дискретные, конические. Самый высокий зубец чаще всего является вторым от заднего конца и отделен от краевого зубца широким "промежутком". Остальные зубцы мало отличаются между собой по высоте и ширине. Они либо постепенно понижаются в направлении переднего конца, либо неравномерно разнятся по высоте. Количество зубцов 4—7. Нижняя часть, основание, высокая, с неровными выпуклыми боковыми сторонами. Наиболее выпуклой является та часть основания, которая находится над центром базальной выемки. Нижняя поверхность занята базальной выемкой. Внешние очертания базальной выемки неправильной формы. Края выемки приострены и слегка приподняты. Они отделены от остальной части основания узкой и глубокой впадиной. Нижний край асимметрично слабо дугообразный.

Размеры. Длина конодонтов до 1,5 мм, высота до 0,75 мм.

Изменчивость индивидуальная проявляется в форме гребня, который может включать разное количество зубцов при близких размерах конодонтов. Зубцы осевого гребня у разных форм могут существенно отличаться как по высоте, так и по ширине промежутков между ними.

Сравнение. Описываемый вид близок к *Arctocristatus borealis* от которого отличается общей формой конодонтов, представляющих единое тело, не разделенное на передний и задний отростки, фор-

мой базальной поверхности, занятой практически целиком базальной выемкой, более высокой и массивной нижней частью конодонта, более короткими и толстыми зубцами осевого гребня.

Геологический возраст и географическое распространение. Север Средней Сибири, Оленекский ярус, зона *Hedenstroemia hedenstroemi*.

Материал. Побережье Оленекского залива моря Лаптевых, пос. Ыстаннах-Хочо, обн. 14—1 экз., дельта р. Лены, Оленекская протока, обн. 12—2 экз., бассейн нижнего течения р. Лены, р. Даркы, обн. 55—1 экз., р. Агабыта, обн. 47—2 экз., бассейн р. Буур, р. Улахан-Хос-Терюттээх, обн. 33—2 экз., обн. 34—1 экз., р. Ныыкабыт обн. 40—2 экз.

### Литература

- Дегус А.А.* Раннетриасовые конодонты севера Средней Сибири. М.: Наука, 1984. 70 с.  
*Kozur H.* Beiträge zur Conodontenfauna des Perm // Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck. 1975. Bd. 5, N 4. S. 1—41.  
*Szaniawski H., Malkowski K.* Conodonta from the Kopp. Starostin Formation (Permian) of Spitsbergen // Acta palaeontol. pol. 1979. Vol. 24, N 2. P. 231—264.

УДК 551.733:56.016

*Н.М. Заславская*

## ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПЕРИДЕРМАЛЬНЫХ СТРУКТУР АНЦИРОХИТИНИД (ХИТИНОЗОИ)

Хрупкий слой перидермы покрывает поверхность везикул хитинозой. Он легко разрушается, деформируется и видоизменяется, образуя гладкую, шагреневую или туберкулярную наружную стенку; шипики и отростки, наблюдающиеся у ряда родов и видов хитинозой, также представляют собой модификацию перидермального слоя. Все эти гомологичные образования в ряде случаев особенно четко проявляются при использовании в исследованиях электронного сканирующего микроскопа (см.: Eisenack, 1968, табл. 31; 1972, табл. 35—37; Laufeld, 1974; Wrona, 1980; Bock, 1982, табл. 4, 5; Martin, 1983, табл. 1, 2; и др.). Интерпретация их функционального назначения пока не ясна. Они могли служить механизмом защиты, флотационным органом (при эпипланктонном образе жизни) или органом, создающим большую устойчивость базальной части везикул — при бентосном образе жизни (Laufeld, 1974). Проблематичное положение хитинозой и возможность их рассмотрения как бентосных микрофоссилий (Grahn, 1982 a, b; Rombouts, 1982) не позволяет также определенно решать вопрос о причинах, вызывающих заметные изменения в строении перидермальных элементов. Обосновать общую направленность в развитии подобных структур в интервале распространения всей группы (от ордовика до девона) не представляется возможным. Для этого необходим стратиграфически хорошо привязанный коллекционный материал широкого фациального и биогеографического диапозона. Но в ряде работ, основанных на изучении девонских хитинозой, можно вообще отметить



некоторое преобладание форм, имеющих хорошо выраженные плотные одиночные или дихотомирующие отростки (Legault, 1973; Urban, 1972; Urban, Kline, 1970; Wright, 1980).

В едином силурийском бассейне Сибирской платформы в однотипных или близких фациальных обстановках возможно проанализировать три этапа, характеризующих изменчивость перидермы отростков у раннесилурийских анцирохитин, относящихся к группе видов *A. ancurea*.

Первый этап связан с *Ancyrochitina ancurea*, распространенной в мойероканском — нижней части хаастырского горизонта (зоны *acuminatus—sedwickii*). Ее разветвляющиеся отростки шириной 2—3 мкм образованы однородной, плотной, продольно-слоистой тканью (табл. 1, фиг. 1—3). Подобное строение перидермы, по-видимому, характерно для отростков венлокских *Ancyrochitina spinosa* (слои Слите, о. Готланд; см. Eisenack, 1964, табл. 28, фиг. 11); раннедевонских *Ancyrochitina aff. desmea* (зиген, юго-западная Польша, см.: Wrona, 1980, табл. 24, фиг. 7, 8) и среднедевонских *Alpenachitina eisenacki* (формация Valley, Айова, см. Urban, 1972, табл. 1, фиг. 1).

Характеризующая второй этап *Ancyrochitina sheshegovae* sp. n. имеет не дихотомирующие массивные, широкие (до 17—22 мкм) отростки, ткань которых состоит из плотно прилегающих друг к другу ячеек с единичными, очень редкими порами (табл. XXX, фиг. 4—8). Стратиграфический интервал находок этого вида на Сибирской платформе хаастырский — нижняя часть агидыйского горизонта (зоны *maximus-griestonensis*). Тенденция к образованию перидермальных элементов, близких по своему строению к описанным выше отмечается Ф. Бокком у форм группы *A. ancurea* в раннем девоне, (лохкове), Северо-Западной Европы, Монтань Нуар (см.: Вокс, 1982, табл. 5, фиг. 7).

Третий этап определяется видом *Ancyrochitina alveolata* sp. n., имеющих перидермальные отростки, состоящие из очень рыхлой, губчатой пористой ткани (табл. XXXI, фиг. 1—10). Находки этих форм известны в верхней части агидыйского—низах хакомского горизонта (зоны *grandis = crenulata — murchisoni*). Следует отметить, что близкая по своей структуре, но более пористая перидерма наблюдается на карене позднесилурийских и раннедевонских антохитин (Wrona, 1980, табл. 26, фиг. 7, 8, 9).

Таким образом, у силурийских анцирохитин на Сибирской платформе наблюдается определенная направленность в изменчивости перидермальной ткани отростков, характеризующаяся тем, что от раннего лландовери к раннему венлоку увеличивается ее пористость и рыхлость. Возможно, аналогичная тенденция в изменчивости перидермы может проявиться при изучении других представителей этого же семейства *Lagenochitinae* Eisenack в отдаленных и смежных палеобассейнах.

Ниже приводим описание двух новых видов анцирохитин. Стратиграфическая привязка и нумерация образцов даны согласно принятой для серии работ "Силур Сибирской платформы..." (1980, 1982).

Коллекция под N 803 хранилась в монографическом отделе музея ИГиГ СО АН СССР.



ГРУППА CHITINOZOA EISENACK, 1931  
СЕМЕЙСТВО LAGENOCHITINIDAE EISENACK, 1931

Род *Ancyrochitina* Eisenack, 1955

*Ancyrochitina sheshegovae*<sup>1</sup> sp. n.

Табл. XXX, фиг. 4—8

Голотип — экз. N 803—1, табл. XXX, фиг. 4—5; Сибирская платформа, Норильский р-н, скважина СП-21, глубина 743,8 м, нижний силур, хаастырский горизонт.

Описание. Везикулы с округлой базальной частью, плавно переходящей в субконическое горлышко, слегка расширенное в области апертуры. Флексура слабо выражена. Отростки, окружающие аборальную часть везикулы, не ветвящиеся, массивные, широкие (до 17—22 мкм). Они состоят из плотной ячеисто-слоистой ткани, пронизанной единичными порами.

Размеры везикул в мкм

l	136	153	153	170	153	136	187
ь	102	102	102	102	85	102	102
a	34	34	34	34	34	34	34
l горлышка	51	51	40	51	45	51	45
l шипа	34	34	51	51	34	60	51
ь шипа	17	17	20	20	17	22	22

Сравнение. По общей конфигурации везикул описываемый вид сходен с *Ancyrochitina апсугеа*, отличаясь от него не ветвящимися отростками, их большей шириной (17—22 мкм против 4—8 мкм) и строением перидермальной ткани отростков, состоящей из плотно прилегающих друг к другу скорлуповатых ячеек.

Распространение. Сибирская платформа, хаастырский — нижняя часть агидыйского горизонта.

Местонахождение и материал. 180 экз. Сибирская платформа, Норильский р-н, скв. СП-21, 21/83, 21/88, 21/97, 21/105, интервал глубин 660—570 м, верхний лландовери, средняя и верхняя подсвиты омнутахской свиты.

*Ancyrochitina alveolata*<sup>2</sup> sp. n.

Табл. XXXI, фиг. 1—10

Голотип — экз. 803—3, табл. XXXI, фиг. 1—4; Сибирская платформа, р. Левый Омнутах, 80114/69, силур, хакомский горизонт.

Описание. Везикулы обычной анцирохитиновой формы, с тонкими (до 5—6 мкм), не дихотомирующими отростками, располагающимися только в аборальной части везикул. Отростки образованы рыхлой, ячеистой, губчатой перидермальной тканью.

<sup>1</sup> sheshegovae (лат.) — вид назван в честь палеонтолога Л.И. Шешеговой, обнаружившей эти формы.

<sup>2</sup> alveolata (лат.) — ячеистая.

### Размеры везикул в мкм

l	170	170	165	165	165	150
b	85	85	68	85	75	68
a	34	34	34	34	34	34
l горлышка	68	68	68	68	68	68
l шипа	51	34	51	51	34	51
b шипа	6	6	6	5	5	6

**Сравнение.** От известного вида *Ancyrochitina ancurea* формы нового вида отличаются не дихотомирующими шипами и пористой, губчатой, перидермальной тканью, из которой они образованы.

**Распространение.** Сибирская платформа, верхи агидыйского — низы хакомского горизонта.

**Местонахождение и материал.** 20 экз. Сибирская платформа, р. Левый Омнутах, в 2 км ниже его истока, 80114/60, 80114/63, 80114/69, верхний лландовери — нижний венлок, верхи омнутахской — низы хюктинской свиты.

### Литература

Силур Сибирской платформы: Опорные размеры северо-запада Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1980. 184 с.

Силур Сибирской платформы: Разрезы, фауна и флора северо-западной части Тунгусской синеклизы. М.: Наука, 1982. 188 с.

*Bock F.* Presence de Chitinozoaires dans le passage siluro-dévonien de la Montagne Noire sud-orientale (Hérault, France) // *Geobios*. 1982. N 15, fasc. 6. P. 845—871.

*Eisenack A.* Mikrofossilien aus dem Silur Gotland Chitinozoen // *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh.* 1964. Bd. 120, N 3. S. 308—342.

*Eisenack A.* Über Chitinozoen des Baltischen Gebiets // *Palaeontographica*. A. 1968. Bd. 131. S. 137—198.

*Grahn Y.* Palaeobiology and biostratigraphy of ordovician chitinozoa from Sweden // *Acta Univ. upsal. Abstr. Uppsala Diss. Sci.* 1982a. N 629. P. 16.

*Grahn Y.* Chitinozoophoran. Palaeoecology in the ordovician of Öland // *Sver. geol. unders. C.* 1982b. N 792. S. 1—17.

*Laufeld S.* Silurian chitinozoa from Gotland // *Fossils and Strata*. 1974. N 5. P. 1—130.

*Legault J.A.* Chitinozoa and Acritarcha of the Hamilton formation (Middle Devonian) Southwestern Ontario // *Bull. Geol. Surv. Canada*. 1973. Vol. 221. P. 1—103.

*Martin F.* Chitinozoaires et acritarches ordoviens de la plate-forme du Saint Laurent (Quebec et Sud-Est de l'Ontario) // *Jbid.* 1983. Vol. 310. P. 59.

*Rombouts L.* Factors controlling the distribution of Chitinozoa in the Gludon Chronozone (Wenlockian) of Northern Europe // *Ann. Soc. géol. Belg.* 1982. Vol. 105, N 2. P. 259—271.

*Urban J.A.* A reexamination of Chitinozoa from cedar Valley formation of Iowa with observations on other morphology and distribution // *Bull. Amer. Paleontol.* 1972. Vol. 63, N 275. P. 1—43.

*Urban J.A., Kline J.* Chitinozoa of the cedar Valley formation middle Devonian of Missouri // *J. Paleontol.* 1970. Vol. 44, N 1. P. 69—76.

*Wright R.P.* Middle Devonian Chitinozoa of Indiana // *Spec. Rep.* 1980. N 18. P. 24.

*Wrona R.* Upper Silurian — lower Devonian Chitinozoa from subsurface of southeastern Poland // *Palaeontol. pol.* 1980. N 41. P. 103—165.

## О ПРИРОДЕ АКРИТАРХ РОДА ELIASUM, FOMBELLA, 1977

В 1977 г. на основании изучения органических остатков из нижне-среднекембрийских отложений формации Oville Испании М.А. Фомбелла (Fombella, 1977) выделил новый род акритарх — *Eliasum*, поместив туда одиночные оболочки, имеющие скульптуру в виде складок, на которых более или менее четко видны шипы в виде зубчиков. Все экземпляры им и последующими исследователями сфотографированы и нарисованы как одиночные формы, часть из которых имеет ободок.

Изучение подобных форм из верхнелландоверийских отложений силура Норильского района дает возможность установить морфологические признаки силурийских форм, изменить взгляд на природу и считать их не одиночными формами, как это понимали предыдущие исследователи, а цепочечными. Это отчетливо видно на экземплярах, изображенных на табл. XXXII, фиг. 4—5.

Ниже приведено описание 2 новых видов рода *Eliasum* из лландоверийских отложений.

*Eliasum siluricus* Sheshegova, sp. nov.

Табл. XXXII, фиг. 9, 12—14

Название вида по распространению в силурийских отложениях.

Голотип — N МД 31/22. Табл. 1, фиг. 14. Хранится в ИГиГ СО АН СССР, г. Новосибирск. Сибирская платформа, Норильский район, скв. МД—31, слой 22, силур, верхний лландовери, таликитская свита.

Описание. Тела по очертанию эллипсоидальные или близкие к ним, образуют цепочку. Скульптура гладкая, но кое-где видны тонкие складки. На обоих полюсах или на одном из них имеется отверстие, вокруг которого более или менее отчетливо виден ободок или линия отрыва. В местах соединения тел имеется четкий узкий пережим. Длина тел 81—102 мкм, ширина 33—55 мкм.

Сравнение. По очертанию описываемые экземпляры напоминают формы, изображенные Мартин и Дином (Martin, Dean, 1984) на табл. 57.3, фиг. 12, 14, но у сравниваемых экземпляров имеются широкие складки, чего нет у описываемых. Описываемые экземпляры имеют отверстие либо на обоих полюсах и тогда они являются промежуточным телом в цепочке, либо на одном полюсе — тогда они являются конечным телом в цепочке.

Местонахождение. Сибирская платформа, Норильский район, скв. МД-31, слой 22, нижний силур, лландовери, таликитская свита.

*Eliasum plicatiformis* Sheshegova, sp. nov.

Табл. XXXII, фиг. 1—8, 10, 11

Название вида от *plocatiformis* (лат.) — складкообразный.

Голотип — N МД 31/22. Табл. 1, фиг. 5. Хранится в ИГиГ СО АН СССР, г. Новосибирск. Сибирская платформа, Норильский район, скв. МД—31, слой 22, силур, верхний лландовери, таликитская свита.

Описание. Акритархи по очертанию растянута-эллипсоидальные, собранные в цепочку или распавшиеся на отдельные одиночные тела. У каждого из них имеется 4—6 широких складок. На поверхности между складками видны многочисленные шипы в виде тонких зубчиков. На полюсах имеется ободок, либо довольно широкий пережим и начало оболочки следующего в цепочке тела. Длина тел 80—112 мкм, ширина 30—55 мкм.

Сравнение. Описываемые экземпляры по очертанию тела, скульптуре полюсов близки подобным им, описанным М. Вангустеном и В. Лой (*Vanguetaine, Looy, 1983*), из отложений среднего кембрия; М.А. Фомбеллой (*Fombella, 1977, 1978*), Мартин и Дином (*Martin, Dean, 1981, 1984*) из отложений нижнего и среднего кембрия и др. В отличие от кембрийских форм силурийские имеют другую скульптуру складок: они зубчатые у сравниваемых форм и гладкие у описываемых.

Местонахождение. Сибирская платформа, Норильский район, скв. МД-31, слои 21-22 — нижний силур, лландовери таликитская свита; скв. СП-21, слой 76 — омнутахская свита.

## Литература

*Fombella M.A.* Acritarchos de Edad Cambrico Medio-Inferior de la Provincia de Leon, Espana // *Revista Espanola de Micropaleontologia*, 1977. Vol. 9. P. 115—124.

*Fombella M.A.* Acritarchos de la Formation Oville, Edada Cambrico Medio-Tremadoc, Provincia de Leon, Espana // *Palinologia*. 1978. Numero extraordinario 1. P. 245—261.

*Martin F., Dean W.T.* Middle and Upper Cambrian and Lower Ordovician acritarchs from Rondon, Island, Eastern Newfoundland // *Geological Survey of Canada, Bulletin*, 1983. Vol. 343. P. 43.

*Martin F., Dean W.T.* Middle Cambrian acritarchs from the chamberlains brook and Manuels river Formations et Randon Island, Eastern Newfoundland // *Current Research. Part A. Geological Survey of Canada*, 1984. Paper 84-1F. P. 429—440.

*Vanguetaine M., Looy I.V.* Acritarchs du Cambrien Moeyn de la Valée de Tacheddirt (Haut-Atlas, Maroc) dans le Cadre de une nouvelle zonation du Cambrien // *Annales de la Société Géologique de Belgique*, 1983. Vol. 106. P. 69—85.

## ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦАМ

Таблица I

Фиг. 1. *Thecostegites compactus* Dubat.

Внешний вид участка полипняка, вид сбоку; видны параллельно расположенные соединительные пластины, нат. вел.

Кузнецкий бассейн, северная окраина, правый берег р. Мозаловский Китай в 0,8 км выше моста, расположенного в дер. Щербиновка, экз. 26/66, колл. 546 ВНИГРИ, сафоновский горизонт живетского яруса

Фиг. 2. *Neoroemeria gibbosa* Tchud.

2а — поперечное сечение с компактным (ромерионидным) и участками текостегитоидным расположением кораллитов,  $\times 10$ ; 2б — продольное сечение,  $\times 10$ .

Кузнецкий бассейн, северная окраина, экз. 1, сборы Ю.А. Дубатовой, 1961 г., алчедатский горизонт живетского яруса

Таблица II

Фиг. 1—2. *Neoroemeria westsibirica* Rad.

1а — поперечное сечение в участке, где кораллиты относительно удалены и имеют "текостегитоидное" строение; в верхней части сечения между кораллитами видна пузырчатая ткань, заполняющая внутреннюю полость соединительной пластины,  $\times 4$ . 1б — продольное сечение с многочисленными "текостегитоидными" соединительными пластинами,  $\times 10$ ; 1в — то же,  $\times 4$ . экз. 2, местонахождение, сборы и возраст те же.

2а — поперечное сечение с компактно расположенными ромерионидными и удаленными друг от друга текостегитоидными кораллитами,  $\times 4$ ; 2б — участок продольного сечения с такими же типами расположения кораллитов,  $\times 10$ . экз. 3, местонахождение, сборы и возраст те же

Фиг. 3. *Neoroemeria gibbosa* Tchud.

Участок косо го сечения, переходный от юной к взрослой стадии. Видны ромерионидное и текостегитоидное строение полипняка,  $\times 4$ . экз. 3, местонахождение, сборы и возраст те же

Таблица III

Фиг. 1. *Thamnopora porosa nordica* Dubat. Экз. А-3406. Момский хребет, правобережье р. Рассохи, живетский ярус. Крупные округлые и несколько сдавленные чашки,  $\times 5$

Фиг. 2. *Alveolitella* sp. Экз. А-2187. Момский хребет, правобережье р. Булкут, живетский ярус. Полулунные и щелевидные чашки,  $\times 5$

Фиг. 3. *Th. nicholsoni* (Frech). Экз. А-4281. Момский хребет, левобережье р. Серечен, живетский ярус. Округлые чашки с толстыми закругленными краями,  $\times 5$

Фиг. 4. *Coenites ultima* Koksch. Экз. 4305/9. Момский хребет, правобережье р. Рассохи, живетский ярус. Округло-треугольные чашки, ориентированные вогнутой стороной вниз,  $\times 5$

Фиг. 5. *Echyropora elegans* Dubat. Экз. Д-104. Среднее течение р. Колымы, Верхний половинный камень, злиховский ярус. Многоугольно-округлые чашки с продольными струйками, напоминающими септалные ребра,  $\times 5$

Фиг. 6. *Alveolitella* sp. Экз. А-4162. Момский хребет, левобережье руч. Глухарь, живетский ярус. Полулунные чашки,  $\times 5$

Фиг. 7. *Trachypora* sp. Экз. А-4115. Момский хребет, истоки руч. Глухарь, эйфельский ярус. Конические, несоприкасающиеся друг с другом чашки,  $\times 5$

Фиг. 8. *Cladopora* sp. Экз. А-2691. Момский хребет, правобережье р. Омчикчан, живетский ярус. Мелкие кармановидные чашки с утолщенными стенками,  $\times 5$

Фиг. 9. *Th. tenera* (Kokschi). Экз. А-3453. Момский хребет, левобережье руч. Петровского, эйфельский ярус. Округлые и округло-многоугольные чашки с закругленными краями,  $\times 5$

#### Таблица IV

Фиг. 1. *Parastriatoropora* sp. Экз. А-2244/2. Момский хребет, левобережье руч. Глухарь, калгарская свита нижнего девона. Пяти-шестиугольные чашки с закругленными краями,  $\times 5$

Фиг. 2. *Thamnopora bilamellosa* Erm. Экз. 4264/3. Момский хребет, верховья р. Серечен, живетский ярус. Мелкие, округлые чашки,  $\times 5$

Фиг. 3. *Scoliopora* sp. Экз. А-4305/2. Момский хребет, правобережье р. Рассохи, живетский ярус. Полулунные беспорядочно расположенные чашки,  $\times 5$

Фиг. 4. *Striatoroporeia dogdensis* (Dubat.). Экз. А-4195. Момский хребет, левобережье р. Серечен, эйфельский ярус. Мелкие многоугольно-округлые чашки,  $\times 5$

Фиг. 5. *P. marginata* Dubat. Экз. Д-105. Хр. Уш-Уракчан, левобережье р. Талалах, верхняя часть нижнего девона. Крупные, неглубокие, многоугольные чашки,  $\times 5$

Фиг. 6. *Coenites* sp. Экз. А-4309. Момский хребет, правобережье р. Серечен, франский ярус. Округло-треугольные чашки с шипами, хорошо выраженными на плоской стороне,  $\times 5$

Фиг. 7. *St. sp.* Экз. А-4104. Момский хребет, истоки руч. Глухарь, калгарская свита нижнего девона. Мелкие округлые чашки,  $\times 5$

Фиг. 8. *Alveolitella* sp. Экз. А-4033/3. Момский хребет, правобережье руч. Петровского, живетский ярус. Полулунные и сдавленно-многоугольные чашки,  $\times 5$

#### Таблица V

Фиг. 1—2 *Astraeomorpha crassisepta* Reuss, 1854

Фиг. 1 — экз. 20/5001: а — фрагмент поперечного сечения колонии,  $\times 10$ ; б — фрагмент поперечного сечения бисептальной пластинки с темной линией срединно-септальной плоскости в осевой части,  $\times 100$ ; в — фрагмент поперечного сечения бисептальной пластинки, в осевой части — один ряд мелких (диаметр их 10—50 мк) простых трабекул,  $\times 200$ ; г — фрагмент продольного сечения колонии,  $\times 10$ ; д — фрагмент продольного сечения двух бисептальных пластинок вдоль короткой оси с темной линией срединно-септальной плоскости,  $\times 40$ ; е — фрагмент косо-продольного сечения бисептальной пластинки с асимметричным расположением мениан на ее боковых поверхностях, фиксируются линии роста пучков фиброзной склеренхимы; ж — фрагмент продольного сечения бисептальной пластинки вдоль ее длинной оси, фиксируются оси вертикально стоящих трабекул с небольшой дивергенцией крайних к осям кораллитов, кое-где видны зубчатые окончания трабекул,  $\times 100$ ; Юго-Восточный Памир, сай Бортепа, левый склон, биостромы бортепинской свиты; норийский ярус, верхнесеватский подъярус. Кол. Г.К. Мельниковой, сборы 1983 г.

Фиг. 2 — экз. 20/83, фрагмент продольного сечения колонии, видны бисептальные пластинки с симметрично расположенными менианами, справа — срезы аркообразно изогнутых мениан, ориентированных параллельно друг другу,  $\times 20$ . Местонахождение и возраст те же

#### Таблица VI

Фиг. 1—2 *Afghanastraea dronovi* (Melnikova), 1971

Фиг. 1 — голотип, экз. 24/564—3<sup>VI</sup>: а — фрагмент поперечного сечения кораллита,  $\times 10$ ; б — фрагмент поперечного сечения бисептальной пластинки с темными трабекулами в осевой части,  $\times 100$ ; в — фрагмент продольного сечения колонии, справа виден один ряд вертикально стоящих трабекул,  $\times 10$ ; г — те же трабекулы,  $\times 40$ ; Северо-Западный Афганистан, район Герата, норийский ярус, севатский подъярус. Кол. В.И. Дронова, сборы 1970 г.



Фиг. 2 — 24/564-3<sup>VII</sup>; *a*, *б* — поперечные сечения одной и той же колонии на различных уровнях астогенеза колонии, четко фиксируется протокораллит в центре и вокруг него ряд дочерних кораллитов. × 4. Местонахождение и возраст те же

Фиг. 3 — *Afghanastraea karapetovi* (Melnikova), 1975

Фиг. 3 — экз. 24/564-3<sup>б</sup>; *a* — фрагмент поперечного сечения колонии, × 4; *б* — фрагмент поперечного сечения бисептальной пластинки с простыми тесно стоящими мелкими (диаметр их 100—150 мк) трабекулами, расположенными в один ряд. × 100; *в* — фрагмент продольного сечения колонии, виден облик бисептальных пластин и мениан, вверху слева четко фиксируются оси вертикально стоящих трабекул. × 10; местонахождение и возраст те же

#### Таблица VII

Фиг. 1, 2 *Talbeica pogorevitschi* Jatsuk sp. nov. 1 — Голотип, правая створка, × 5; 2 — створка со стороны замочного края (кол. Л.Л. Хайцера, 1957). Обн. 4-4-1, р. Адзья, тальбейская свита, Печорский бассейн. Верхняя пермь.

Фиг. 3. *Talbeica mirabilis* (Gusev), левая створка с внутренней стороны, × 7. Тальбейское месторождение, скв. СДК-94, гл. 171,4—176,0 м. Печорский бассейн. Возраст тот же

Фиг. 4, 5. *Talbeica ovata* Jatsuk sp. nov. 4 — Правая створка, × 5; 5 — створка со стороны замочного края, × 5. Обн. 63, обр. 30а, р. Большая Сыня, северо-восток европейской части СССР. Верхняя пермь, казанский ярус.

Фиг. 6, 7. *Talbeica talbeica* (Pogorevitsch): 6 — Левая створка, × 5; 7 — вид со стороны замочного края, × 8. Тальбейское месторождение, скв. СДК-94, гл. 204 м. Тальбейская свита, Печорский бассейн. Верхняя пермь

Фиг. 8, 9. *Syedina inventa* Jatsuk sp. nov. 8 — Голотип, левая створка, × 8; 9 — вид со стороны замка, × 8. Печорский бассейн, Роговское месторождение, скв. ВРК-7, гл. 295,3 м. Сейдинская свита. Верхняя пермь

Фиг. 10. *Syedina savischevi* Jatsuk sp. nov. Левая створка, × 2; р. Адзья, обн. 4-346-2, кол. С.К. Пухайто, 1984. Тальбейская свита, Печорский бассейн, верхняя пермь

Фиг. 11. *Syedina* (?) *antonoviana* Bet. Экз. 361/523, Кузнецкий бассейн, Антоновский 3 участок, скв. 943, гл. 129 м, кольчугинская серия, верхняя пермь

Фиг. 12. *Sendersoniella* (*Microdontella*) *subovata* (Jones). Кузбасс, р. Терсь, правый берег, выше д. Загадное. Обн. 5, сл. 2, Кузбасс, кольчугинская серия. Верхняя пермь

Фиг. 13. *Abiella ussovi* Rag. Неотип (копия по О.А. Бетехтиной, 1974, табл. XX, фиг. 14, × 10. Кузбасс, р. Томь у г. Кемерово, 35 м и выше Кемеровского пласта. Усятская свита, нижняя пермь

Фиг. 14. *Tersiella certa* Bet. Обр. 362/163-3, × 2. Кузбасса, Чусовитинский профиль, скв. 11320, гл. 1015, 4-1023, 8 м над пластом 15, ленинская свита, кольчугинская серия, верхняя пермь

Фиг. 15. *Concinella concinna* (Jones), × 1. Кузбасс, Верхне-Терсинский район, скв. 142-Т, гл. 24 м, кольчугинская серия, верхняя пермь

Фиг. 16. *Abiella* sp. Раковина в первой стадии роста, × 10. Кузбасс, Ленинское месторождение, скв. 23120, гл. 452,1 м, ленинская свита, кольчугинская серия, верхняя пермь

Фиг. 17. *Palaeonodonta castov* (Eichw.). Копия из работы Эйхвальда, Атлас к палеонтологии России. Древний период. 1854, табл. XVIII, фиг. 20

#### Таблица VIII

Фиг. 1—4. *Janaija praelonga* (Kiparisova)

1 — экз. N 1410/3, × 2, ядро левой створки; 2 — экз. N 1410/2, ядро правой створки; 2а — то же, 2б — то же, × 2; 3 — экз. N 1410/7, ядро правой створки; 4 — экз. N 1410/5, × 2, ядро левой створки; низовья р. Лены, о-в Таас-Ары; средний триас, верхнеландинский подъярус

Фиг. 5. *Janaija visibilis* Kurushin, sp. n.

5 — голотип, экз. N 1410/46, ядро целой раковины, вид со стороны левой створки; низовья р. Оленек, гора Туора-Хаята; анзйский ярус, зона *Gymnotoceras rotelliforme*

Фиг. 6. 7. *Janajia nikolaevi* Kurushin, sp.nov.

6 — голотип, экз. N 1410/58, × 2, ядро правой створки; 7 — экз. N 1410/60, ядро левой створки; 7a — то же, 7b — то же, × 2; низовья р. Лены, р. Эбитием; средний триас, верхне-ладинский подъярус

Фиг. 8, 9. *Janajia magnoplicata* Kurushin, sp.n.

8 — голотип, экз. N 1410/118, целая раковина, вид со стороны правой створки; 9 — экз. N 1410/117, целая раковина, вид со стороны левой створки; Восточный Таймыр, мыс Цветкова; карнийский ярус, зона *Nathorstites tenuis*

#### Таблица IX

Фиг. 1—2. *Intomodesma licharewi* (Muromzeva)

1 — N 799-2. Охотский район, правобережье среднего течения р. Эльганджа; нижне-термские отложения, кунгурский ярус, менкеченская свита; 2 — N 799-1. Охотский район, водораздел рек Кюдагандя и Гранитная в 1,5 км от слияния; верхнепермские отложения, уфимский ярус, чамбинская свита

Фиг. 3. *Intomodesma khabarovi* sp.nov.

N 799-3. Охотский район, бассейн нижнего течения р. Нилгысыг, нижнепермские отложения, ассельско—сакмарский ярус, джуптагинская свита

#### Таблица X

Фиг. 1—3. *Azarianites taimyrensis* sp.nov.

1 — экз. N 1/607; 2 — экз. N 3/607; 3 — экз. N 4/607; а — вид сбоку; б — вид с устья; в — вид с вентральной стороны; Восточный Таймыр, мыс Цветкова; анизийский ярус зона *decipiens*

#### Таблица XI

Фиг. 1—5. *Frechitoides migayi* (Kiparisova)

1 — экз. 805/2; 2 — экз. 805/3; 5 — экз. 805/17; Восточный Таймыр, район мыса Цветкова, Кешин ключ; анизийский ярус, зона *Frechites nevadanus*, подзона *Pararoranoeceras tetsa*; 3 — экз. 805/19; Восточный Таймыр, мыс Цветкова; возраст тот же; 4 — экз. 805/18; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, руч. Стан-Хая-Юрэгэ; возраст тот же

Фиг. 6. *Frechitoides olenekensis* sp.nov.

экз. 805/22; побережье Оленекского залива моря Лаптевых, пос. Улахан-Крест; анизийский ярус, зона *Frechites nevadanus*, подзона *Pararoranoeceras tetsa*

#### Таблица XII

Фиг. 1. *Frechitoides olenekensis* sp.nov.

экз. 805/20; голотип; Оленекский залив моря Лаптевых у пос. Улахан-Крест; анизийский ярус, зона *Frechites nevadanus*, подзона *Pararoranoeceras tetsa*

Фиг. 2—3. *Frechitoides? carinatus* sp.nov.

экз. 805/28; голотип; Оленекский залив моря Лаптевых, рч. Стан-Хая-Юрэгэ; анизийский ярус, зона *Frechites nevadanus*, подзона *Pararoranoeceras tetsa*.

Фиг. 4—5. *Frechitoides? carinatus* sp.nov.

4 — экз. 805/29; 5 — экз. 805/30; Восточный Таймыр, мыс Цветкова; анизийский ярус, зона *Frechites nevadanus*, подзона *Pararoranoeceras tetsa*

#### Таблица XIII

Фиг. 1—16. *Polyptychites beani* (Pavl.)

Экз. Б 7/6; нат. вел. 1—3 — начало стадии полиптихитового ветвления; 4—9 — стадия полиптихитового ветвления; 10—16 — стадия сформировавшейся скульптуры. Р. Боярка, обн. 7, осыпь слоев; нижний валанжин, зона *Polyptychites michalskii*

Таблица XIV

Фиг. 1—8. *Polyptychites* sp. 1. juv.

Экз. Б 7/6—б. 1, 2 — 4 1/10 оборота; нат. вел.; 3, 4 — 5 1/7 оборота, нат. вел.; 5—7 — 5 2/3 оборота; 5, 6 — нат. вел.; 7, 8 — × 2. Р. Боярка, обн. 7, осыпь слоев; нижний валанжин, зона *Polyptychites michalskii*

Фиг. 9—17. *Polyptychites* sp. 2. juv.

Экз. Б 7/6—в; нат. вел. 9—11 — 4 2/3 оборота; 12—14 — 5 1/7 оборота, 15—17 — 6 9/14 оборота. Р. Боярка, обн. 7, осыпь слоев; нижний валанжин, зона *Polyptychites michalskii*

Фиг. 18—19. *Polyptychites beani* (Pavl.)

Экз. Б 7/6; нат. вел. Вентральная сторона и поперечное сечение фрагмента, изображенного на табл. I, фиг. 16

Таблица XV

Фиг. 1—8. *Belemnoceras darkense* Popow; карнийский ярус, Северный Хараулах.

1 — экз. N 88—70, 2 — экз. N 88—72, 3 — экз. N 88—73, 4 — экз. N 88—71, 5 — экз. N 88—75, 6 — экз. N 88—74, а — вид со спинной стороны, б — вид сбоку, 7 — форма поперечного сечения роstra в альвеолярной части, 8 — экз. 88—85 — скульптура поверхности роstra. × 15

Таблица XVI

Фиг. 1—6. *Belemnoceras darkense* Popow

1 — поперечный срез через роstr, показывающий радиальное расположение фибр, × 20; 2 — то же, × 170, видны отчетливо выпуклые к внешней части линии роста в пределах призм; экз. N 88/76; 3 — поперечный срез роstra, × 50; 4 — то же, × 85; экз. N 88/77; 5 — естественный поперечный скол через роstr, × 110, видны пустоты между линиями роста; экз. N 88/78; 6 — слегка скошенный продольный срез через роstr, × 90, видны призмы и выпуклые линии роста; экз. 88/79

Таблица XVII

Фиг. 1—6. *Belemnoceras darkense* Popow;

1 — срез перпендикулярно к призмам, видна форма призм, × 100; 2 — то же, × 210; экз. N 88/80; 3 — тангенциальный срез роstra, × 50, видны поперечные сечения фибр; 4 — то же, × 180, пятно в центре — срез через наиболее выпуклую часть следующей от плоскости среза линии роста; 5 — то же, × 500; экз. N 88/81; 6 — продольный срез через роstr вблизи начала фрагмокона; в нижней части примыкающей к фрагмокону, видны прямые линии роста, в верхней части — отчетливые призмы, × 50; экз. N 88/82

Таблица XVIII

Фиг. 1—6. *Belemnoceras darkense* Popow;

1 — продольный срез через роstr вблизи начала фрагмокона, видны линии роста внизу (около фрагмокона) прямые и выше волнистые, × 40; 2 — то же, × 110; экз. 88/82; 3 — продольный срез через роstr, видны призмы с волнистыми линиями роста, × 110; 4 — то же, × 500; экз. N 88/79; 5 — естественный поперечный скол роstra, видны грани призм, × 25; то же, × 85; экз. N 88/83

Таблица XIX<sup>1</sup>

Фиг. 1—7. *Xenospirifer gurjevskensis* (Rzonsnitzkaja)

1 — микроскульптура сравнительно хорошо сохранившейся поверхности брюшной створки в синусе и на ребрах: видны утолщенные концентрические знаки роста и тонкие, тесно расположенные шипики на них, экз. 798/7, × 7; 2 — микроскульптура худшей степени сохранности: видны бугорки — основания шипиков, тесно расположенных на слабо приподнятых знаках роста, экз. 798/10, × 7; 3 — микроскульптура наихудшей степени сохранности, экз. 798/6, × 3; 4 — раковина со стороны замочного края, экз. 798/16.

<sup>1</sup> Изображенные и дублетные экземпляры хранятся в Центральном Сибирском геологическом музее (ЦСГМ, Новосибирск), кол. N 784 и 798

× 1; 5 — ядро брюшной створки, экз. 798/9, × 1; 6 — ядро спинной створки, экз. 798/1, × 1; 7 — фрагмент апикальной части брюшной створки с внутренней стороны, экз. 798/5, × 1,5; Северо-Восточный Салаир, окрестности г. Гурьевска; салаиркинские слои (зона *dehiscens*)

*Фиг. 8, 9. Euryspirifer tonkinensis* (Mansuy)

8 — раковина со стороны спинной створки, экз. 784/8, × 1,5; 9 — микроскульптура: видны пластинчатые знаки роста с короткими каплевидными шипиками по краю пластин, экз. 784/8, × 3; отложения, аналогичные по возрасту элихову Чехословакии; Changtung, 41 км к востоку от Нанкина (Nanning), провинция Гуанси (КНР)

#### Таблица XX

*Фиг. 1.* — *Homotreta vebicyta* Pelman, 1977, брюшная створка, протегулум, × 1680

*Фиг. 2.* — *Linnarssonina* sp., спинная створка, протегулум, × 11200

*Фиг. 3.* — *Linnarssonina rowelli* Pelman, 1973, брюшная створка, *a* — участок поверхности протегулула, 1680; *b* — деталь поверхности с одной порой, × 16800

*Фиг. 4, 6.* — *Botsfordia* aff. *caelata* (Hall, 1847), спинная створка без химической препарировки, *4* — участок поверхности протегулула, × 6720; *5* — участок края раковинки протегулула, × 7280

*Фиг. 5* — *Acrothele aculeata* Pelman, 1983, брюшная створка, вид сзади на форамен, × 179

*Фиг. 7* — *Pegmatreta tuberculata* Pelman, 1986, брюшная створка, форамен и интертрог с наклонными шовными линиями, × 224

*Фиг. 8, 9* — *Pegmatreta processa* Imanaliev, 1983, брюшные створки.

8 — форамен полуприкрыт краем макушки, интертрог расширяется к заднему краю створки, покрыт концентрическими линиями роста и отдален шовными линиями, × 73; 9 — участок интертрога брюшной створки, покрыт наклонными шовными линиями, × 179

*Фиг. 10* — *Homotreta vebicula* Palman, 1977, участок поверхности брюшной створки; отсутствует наружный слой раковины, слагающий концентрические линии роста (см. *фиг. 11*), видны пластины внутреннего среднего слоя с порами и тончайшей концентрической скульптурой, × 1680

*Фиг. 11* — *Homotreta ampla* Pelman, 1983, брюшная створка, концентрическая скульптура из линий роста, × 560

*Фиг. 12* — *Linnarssonina rowelli* Pelman, 1973, косою слом раковины вдоль пластины роста: *a* — наружная поверхность с линиями роста слева—сверху, внутренняя — справа—снизу, × 56; *b* — участок поверхности среднего слоя раковины с частыми мелкими порами. Поверхность неровно бугристая, × 1120; *в* — там же, округлые зерна франколита и удлиненное устье одной поры, × 11200

#### Таблица XXI

*Фиг. 1, 2* — *Linnarssonina rowelli* Pelman, 1973, брюшные створки.

1 — продольно разломанная створка; *a* — общий вид, видны пластинки срединного утолщения, × 73; *b* — участок срединного утолщения, тонкие пластины и колонны между ними, × 1120

*Фиг. 3* — *Linnarssonina rowelli grandis* Pelman, 1977, слом раковинной пластинки, сверху — светлая пластинка наружного слоя раковины, × 2688

*Фиг. 4* — *Pegmatreta tuberculata* Pelman, 1986, внутренняя поверхность брюшной створки, полигональная сетка на срединном утолщении, × 269

*Фиг. 5–10* — *Botsfordia* aff. *caelata* (Hall), 1847; *5* — спинная створка без химической препарировки, участок поверхности отдельные гранулы, × 672; *6–9* — сломы раковин; *6a* — однослойная раковина, наружная поверхность и отдельные гранулы скульптуры сверху, × 616, *b* — там же, участок из середины слоя, видны отдельные круглые зерна франколита, × 6720; *7* — двухслойная раковина, наружный слой сверху, гранулы скульптуры в виде пологих холмиков, × 403, *8* — участок четырехслойной раковины (слои ориентированы вертикально), граница между слоями нечеткие, × 403; *9* — общий вид двух—трех слойной раковины; *10* — грануляция наружной поверхности створки, × 56

*Фиг. 11* — *Acrothele aculeata* Pelman, 1986, брюшная створка, грануляция наружной поверхности в виде заостренных сосочков, × 168

Таблица XXII

Фиг. 1—3 — *Aldanotreta sunnaginensis* Pelman, 1977: 1 — внутренняя поверхность обломка раковины, видны отдельные пластинки раковинного вещества,  $\times 44$ ; 2 — участок внутренней поверхности обломка раковины, хорошо видна отчетливая глобулярная структура,  $\times 112$ ; 3 — глобулярная структура внутренней поверхности обломка раковины,  $\times 5600$

Фиг. 4, 10 — *Cryptotreta neguertchensis* Pelman, 1977: 4 — спинная створка снаружи: *a* — апикальная часть створки, отчетливо виден участок раковины протегулула,  $\times 112$ , *b* — участок поверхности в середине створки, хорошо видна глобулярная структура зерен франколита,  $\times 5600$ , 10 — участок слома спинной створки, растворение, ровная поверхность коломорфного франколита с отдельными агрегатами исходных глобул,  $\times 6720$

Фиг. 5 — *Linnarssonina gowelli* Pelman, 1973, брюшная створка изнутри, деталь поверхности в середине створки, отчетливая глобулярная структура,  $\times 6720$

Фиг. 6—14 — *Paterina* sp., брюшные створки; *b* — апикальная часть (задний край раковины сверху), видны отдельные участки с гранулярной структурой, образовавшейся в результате растворения поверхности раковины,  $\times 101$ , 14 — участок наружной поверхности, хорошо видны отдельные глобулы,  $\times 10080$

Фиг. 7 — *Pegmatreta* sp., внутренняя поверхность спинной створки, передний конец септы, (наружный внутренний слой отсутствует); участок поверхности среднего слоя раковины, отчетливые глобулы франколита,  $\times 8960$

Фиг. 8, 9 — *Linnarssonina* sp., спинные створки: *8a* — участок поверхности створки снаружи, длинные узкие щели образовались из-за растворения франколита (до химической препарировки),  $\times 526$ , *b* — там же, деталь, участок двух щелей — пор растворения, отчетливые глобулы франколита,  $\times 10080$ , 9 — деталь наружной поверхности створки, видны отдельные агрегаты глобул и более крупные кристаллические зерна франколита,  $\times 8960$

Фиг. 11 — *Linnarssonina resorption* Pelman, 1977, брюшная створка снаружи; 8 — деталь поверхности с порами из-за растворения (до химической препарировки), агрегаты глобул с конформными границами, слева вверх — отдельная пора,  $\times 11200$

Фиг. 12 — *Pegmatreta processa* Imanaliev, 1983, брюшная створка снаружи, сзади (тот же обр. на табл. XX, фиг. 8), кристаллические зерна франколита на поверхности интертрога,  $\times 8400$

Фиг. 13 — *Botsfordia* aff. *caelata* (Hall), 1847, брюшная створка снаружи, хорошо раскристаллизованные зерна франколита, видны мелкие поры растворения (до химической препарировки),  $\times 3696$

Таблица XXIII

Фиг. 1. *Polyporocrinus multiforabilis* (J. Dubat.)

1 — паратип, экз. 1/808, Рудный Алтай, лосишинская свита, Холзова сопка, на правобережье р. Убы, в районе поселка Верх-Уба, в шемонаихинском районе Восточного Казахстана, обр. 78, сл. 23, обн. 10; *a, b* — вид чашечки и стебля сбоку,  $\times 3$ ;  $\times 2$ , *v* — поверхность сочленения стебля,  $\times 3$

Фиг. 2, 3. *Polyporocrinus octoforabilis* J. Dubat.

2 — экз. 2/808, Рудный Алтай, местонахождение то же, обр. 80, сл. 25, обн. 10; поверхность сочленения стебля,  $\times 3$ . 3 — экз. 3/808, Рудный Алтай, местонахождение то же,  $\times 3$ , *a* — поверхность сочленения стебля; *b* — боковая поверхность того же стебля

Таблица XXIV

Фиг. 1, 2, 3, 4. *Polyporocrinus altaicus* Zinevich.

1 — голотип, экз. 4/808, Рудный Алтай, лосишинская свита, местонахождение то же, обр. 80; *a* — поверхность сочленения стебля, 2, *b* — боковая поверхность того же стебля,  $\times 3$ . 2 — экз. 5/808, обр. 78, сл. 23, обн. 10,  $\times 3$ , поверхность сочленения стебля.

3 — экз. 6/808, Рудный Алтай, лосишинская свита, местонахождение то же, обр. 80, поверхность сочленения стебля,  $\times 3$ . 4 — экз. 7/808, Рудный Алтай, лосишинская свита, местонахождение то же, обр. 80,  $\times 3$ , боковая поверхность стебля

Фиг. 5, 6, 7. *Polyporocrinus cholzaensis* Zinevich.

5 — голотип, экз. 8/808, Рудный Алтай, лосишинская свита, местонахождение то же,

обр. 80, × 3; *a* — поверхность сочленения стебля, *b* — боковая поверхность того же стебля.

6 — экз. 9/808, лосишинская свита, местонахождение то же; *a*, *b* — поверхности сочленения стебля, × 2, × 3.

7 — экз. 10/808, лосишинская свита, местонахождение то же, × 3, поверхность сочленения стебля

Фиг. 8. *Polyporocrinus aff. octofoabilis* J. Dubat.

8 — экз. 11/808, местонахождение то же, лосишинская свита, обр. 80, × 3, *a*, *b* — поверхность сочленения, *a* — боковая поверхность того же стебля

#### Таблица XXV

Фиг. 1, 2. *Cochlograptus veles* (Richter), × 1 (фиг. 1 = фиг. 115а; "Monograptus veles", Hundt., 1953; фиг. 2 = фиг. 115b, "переход от Monograptus veles к Monograptus prætestis", Hundt, 1953).

Фиг. 3, 4. *Cochlograptus prætestis* (Hundt), × 1 (фиг. 3 = фиг. 115с Monograptus prætestis, Hundt, 1953; фиг. 4 = фиг. 115, "Monograptus prætestis", Hundt, 1953, вместе с *Spirograptus turriculatus* (Barrande))

Фиг. 5. *Cochlograptus veles* (Richter), × 5, маленькая, но характерная форма зоны *turriculatus-crispus*, Центральный Таймыр (Обут, Соболевская, 1965)

Фиг. 6. *Cochlograptus veles* (Richter), × 5, зоны *turriculatus-crispus*, бассейн р. Колымы (Обут, Соболевская, 1967)

Фиг. 7, 8. *Cochlograptus veles* (Richter), зоны *turriculatus-crispus*, Северный Кавказ, кол. Ф.И. Морозовой, фиг. 7, обр. Т-725/1, × 4; фиг. 8, обр. Т-725/2, × 8

Фиг. 9. *Cochlograptus veles* (Richter), × 9, характерная форма очень хорошей сохранности, зона *crispus*. о-в Борнхольм (Bjerreskov, 1975)

Фиг. 10. *Cochlograptus veles* (Richter), × 5, характерная форма хорошей сохранности, зона *griestonensis*, Восточная Сербия (Mihajlović, 1974)

Фиг. 11, 12. *Cochlograptus chaletzkae* Obut sp.n., × 3, зоны *turriculatus-crispus*, Полярный Урал (Корень, 1972)

#### Таблица XXVI

Фиг. 1—11. *Arctocristatus borealis* Dagys

1 — экз. N 578—180, вид сбоку, × 33, Омолонский массив; руч. Огромный; 2 — экз. N 578—124, вид сбоку, × 48, Омолонский массив; 3 — экз. 578—195, вид сбоку, × 67, мыс Чекуровский; 4 — экз. N 578—120, вид сбоку, × 52, р. Агабыта; 5 — экз. N 578—196, вид сбоку, × 40, р. Артист-Юрэг; 8 — экз. N 578—199, вид сбоку, × 89, Омолонский массив; 9 — экз. N 578—200, вид сбоку, × 67, р. Тайон-Уйюлаах; 10 — экз. N 578—201, вид сбоку, × 67, р. Артист-Юрэг; 11 — экз. N 578—202, вид сбоку, × 100, мыс Чекуровский; зона *Hedenstroemia hedenstroemi*

#### Таблица XXVII

Фиг. 1—16. *Arctocristatus borealis* Dagys

1 — экз. N 578—203, вид сбоку, × 73, р. Тайон-Уйюлаах; 2 — экз. N 578—204, вид сбоку, × 67, мыс Чекуровский; 3 — экз. N 578—205, вид сбоку, × 89, мыс Чекуровский; 4 — экз. N 578—206, вид сбоку, × 43, р. Нууча-Юрэг; 5 — экз. N 578—207, вид сбоку, × 52, мыс Чекуровский; 6 — экз. N 578—208, вид сбоку, × 100, мыс Чекуровский; 7 — экз. N 578—209, вид сбоку, × 89, мыс Чекуровский; 8 — экз. N 578—210, вид сбоку, × 83, р. Нууча-Юрэг; 9 — экз. N 578—211, вид сбоку, × 36, р. Даркы; 10 — экз. N 578—212, вид сбоку, × 27, Омолонский массив; 11 — экз. N 578—213, вид сбоку, × 100, р. Нууча-Юрэг; 12 — экз. N 578—214, вид сбоку, × 100, р. Нууча-Юрэг; зона *Hedenstroemia hedenstroemi*

#### Таблица XXVIII

Фиг. 1—11. *Arctocristatus borealis* Dagys

1 — экз. N 578—122, вид сбоку, × 44, р. Унгуохтах; 2 — экз. N 578—215, вид сбоку, × 61, р. Артист-Юрэг; 3 — экз. N 578—216, вид сбоку, × 56, Омолонский массив; 4 — экз. N 578—217, вид сбоку, × 30, × 30, р. Ныыкобит; 5 — экз. N 578—161, вид сбоку, × 30, Омолонский массив, руч. Марс; 6 — экз. N 578—218, вид сбоку, × 67, Омолонский массив;



7 — экз. N 578—219, вид сбоку, × 40, р. Артист-Юрэгз; 8 — экз. N 578—220, вид сбоку, × 89, мыс Чекуровский; 9 — экз. 578—123, вид сбоку, × 111, р. Тайон-Уйолаах; 10 — экз. N 578—221, вид сбоку, × 56, р. Нелигер; 11 — экз. 578—222, вид сбоку, × 52, р. Артист-Юрэгз

Фиг. 12. *Arctocristatus* sp.

экз. N 578—223, вид сбоку, × 83, р. Тайон-Уйолаах; зона *Hedenstroemia hedenstroemi*

#### Таблица XXX

Фиг. 1—9. *Arctocristatus unicus* Dagens

1 — экз. N 578—125, вид сбоку—снизу, × 83, р. Тайон-Уйолаах; 2 — экз. N 578—224, вид сбоку, × 67, мыс Чекуровский; 3 — экз. 578—225, вид сбоку, × 83, р. Артист-Юрэгз; 4 — экз. N 578—126, вид сбоку, × 67, р. Ныыкобыт; 5 — экз. N 578—226, вид сбоку, × 47, р. Даркы; 6 — экз. N 578—227, вид сбоку, × 61, р. Ныыкабыт; 7 — экз. N 578—228, вид сбоку, × 83, р. Нууча-Юрэгз; 8 — экз. N 578—127, вид сбоку, × 67, р. Ныыкобыт; 9 — экз. N 578—229, вид сбоку, × 83, мыс Чекуровский. Зона *Hedenstroemia hedenstroemi*

#### Таблица XXX

Фиг. 1—3. *Ancyrochitina ancyrea* (Eisenack)

1—2 — обр. 8109/6, Сибирская платформа, р. Кулина, лландовери, мойероканский горизонт; 1 — общий вид везикулы, × 200; 2 — аборальная часть везикулы с отростком (шипом), × 1000; 3 — обр. 7313/13, Сибирская платформа, р. Горбиачин, лландовери, заастырский горизонт, × 555

Фиг. 4—8. *Ancyrochitina sheshegovae* sp.n.

Сибирская платформа, Норильский р-н, скв. СП-21, 21/88, лландовери, агидыйский горизонт. 4—5 — экз. 803-1, голотип, 4 — общий вид везикулы, × 244; 5 — аборальная часть везикулы с отростком (шипом), × 666; 6—8 — экз. 803-2, 6 — общий вид везикулы, × 330; 7—8 — аборальная часть везикулы с шипом (отростком); 7 — × 166, 8 — × 1040

#### Таблица XXXI

Фиг. 1—10. *Ancyrochitina alveolata* sp. n.

Сибирская платформа, р. Левый Омнутах. 1—4 — экз. 803-3, голотип, венлок, хакомский горизонт, обр. 80114/69; 1 — общий вид везикулы, × 180; 2—4 — аборальная часть везикулы с шипом (отростком), 2 — × 556, 3 — × 833, 4 — × 833; 5 — экз. 803-4, обр. 80114/63, лландовери, агидыйский горизонт, × 200; 6—10 — обр. 80114/69, венлок хакомский горизонт; 6—8 — экз. 803-5; 6 — общий вид везикулы, × 200; 7—8 — аборальная часть везикулы с шипом, 7 — × 522, 8 — × 833; 9—10 — экз. 803-6, 9 — общий вид везикулы, × 180, 10 — аборальная часть, × 400

#### Таблица XXXII

Фиг. 1—8, 10, 11. *Eliasum plicatiformis* sp.nov.

Сибирская платформа, Норильский район, скв. МД-31; 1 — обр. МД-31/21 слой 21; 2—8, 10, 11 — обр. МД-31/22 — слой 22, нижний силур, лландовери, таликитская свита. 2, 4, 5, 8, × 300; 1, 3, 6, 7, 10, 11, × 600

Фиг. 9, 12—14. *Eliasum siluricus* sp.nov.

Сибирская платформа, Норильский район, скв. МД-31, слой 22, обр. МД-31/22, силур, верхний лландовери, таликитская свита

Фиг. 9, × 300, фиг. 12—14, × 600

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение .....	3
<i>Дубатов В. Н.</i> Морфология скелетной структуры, филогения и система табулят подотряда Thecostegitina Lin .....	4
<i>Поташова М. Н.</i> Возможности применения особенностей строения чашек рамозных табулят при выделении родовых таксонов .....	15
<i>Ивановский А. Б.</i> Некоторые замечания о концепции рода у кораллов .....	19
<i>Мельникова Г. К.</i> Морфология, микроструктура и систематика семейства <i>Astraeomorphae</i> Frech, 1890 (склерактинии) .....	25
<i>Бетехтина О. А., Старобогатов Я. И., Яцук Н. Е.</i> Некоторые вопросы номенклатуры и систематики позднепалеозойских неморских двустворчатых моллюсков ....	37
<i>Курушин Н. И.</i> К ревизии рода <i>Trigonodus</i> из триасовых отложений Сибири ....	49
<i>Паращенко И. Б.</i> О роде <i>Intomodesma</i> Porow из пермских отложений Северо-Востока СССР .....	57
<i>Дагис А. С.</i> К системе и филогении лонгобардитид .....	63
<i>Константинов А. Г.</i> Новый род среднетриасовых аммоноидей севера Средней Сибири .....	70
<i>Климова И. Г.</i> Морфогенез некоторых представителей рода <i>Polyptychites</i> .....	81
<i>Дагис А. С., Нальняева Т. И.</i> Ревизия рода <i>Belemnosceras</i> Porow из карнийских отложений Сибири .....	89
<i>Волкова К. Н.</i> Систематическое положение фенэпор .....	94
<i>Грацианова Р. Т., Талент Дж. А., Язиков А. Ю.</i> К систематике и номенклатуре некоторых спириферид, важных для стратиграфии девона .....	102
<i>Пельман Ю. Л.</i> Микроструктура кембрийских акротретид и ее таксономическое значение .....	115
<i>Дубатолова Ю. А.</i> О систематике криноидей семейства <i>Tetraptocrinidae</i> и родственных групп .....	124
<i>Зиневич Е. В.</i> Новое о семействе <i>Polypogocrinidae</i> J. Dubatolova, 1971 (морфология, систематика, состав) .....	128
<i>Обут А. М.</i> <i>Cochlograptus</i> — новый род силурийских граптолитов .....	140
<i>Сенников Н. В.</i> Филогенетические отношения древнейших монографтид .....	145
<i>Дагис А. А.</i> Род <i>Arctocristatus</i> gen. nov. из нижнетриасовых отложений севера Сибири .....	152
<i>Заславская Н. М.</i> Об изменчивости перидермальных структур анцирохитинид (хитинозои) .....	157
<i>Шешегова Л. И.</i> О природе акритарх рода <i>Eliasum</i> , Fombella, 1977 .....	161

## CONTENTS

Foreword .....	3
<i>Dubatolov V.N.</i> Skeleton morphology, phylogeny and the system Tabulata of subordo Thecostegina Lin .....	4
<i>Potashva M.N.</i> On the possibility of using cups of ramosiform Tabulata for determination of generic taxa .....	15
<i>Ivanovsky A.B.</i> Some remarks of genus conception among coralls .....	19
<i>Melnikova G.K.</i> The morphology, microstructure and the system of the family Astraeomorphidae Frech, 1890 (Scleractinia) .....	25
<i>Betekhtina O.A., Starobogatov Ya.I., Jatsuk N.E.</i> Some questions of nomenclature and classification of the Late Paleozoic nonmarine bivalves .....	37
<i>Kurushin N.I.</i> On the revision of the genus <i>Trigonodus</i> from Triassic of Siberia .....	49
<i>Parashchenko I.B.</i> On the genus <i>Intomodesma</i> Popow from Permian of the North—Eastern USSR .....	57
<i>Dagys A.S.</i> On the system and phylogeny of Longobarditidae .....	63
<i>Konstantinov A.G.</i> New genus of the Middle Triassic ammonoids from the north of Middle Siberia .....	70
<i>Klimova I.G.</i> Morphogenesis of some species of the genus <i>Polyptychites</i> .....	81
<i>Dagys A.S., Nalniaeva T.I.</i> The revision of the genus <i>Belemnoceras</i> from Carnian of Siberia .....	89
<i>Volkova K.N.</i> Systematic position of <i>Phaenopora</i> .....	94
<i>Gratsianova R.T., Talent J.A., Yazikov A. Yu.</i> Some spiriferids important for the Devonian stratigraphy: new data on the classification and nomenclature .....	102
<i>Pelman Yu.L.</i> Microstructures of the cambrian Acrotretida and their taxonomic significance .....	115
<i>Dubatolova Yu.A.</i> On the classification of the family Tetraptocrinidae and the related groups .....	124
<i>Zinevich E.V.</i> New data on the family Polyporocrinidae J. Dubatolova, 1975 .....	128
<i>Obut A.M.</i> <i>Cochlograptus</i> — a new genus of the Silurian graptolites .....	140
<i>Sennikov N.V.</i> Phylogenetic relations of the ancient monograptids .....	145
<i>Dagys A.A.</i> Genus <i>Arctocristatus</i> from the Lower Triassic of Northern Siberia .....	152
<i>Zaslavskaya N.M.</i> On the modification of the peridermal structures of Ancyrochitinides (Chitinozoa) .....	157
<i>Sheshegova L.I.</i> On the nature of acritarchs of the genus <i>Eliasum</i> , Fombella, 1977....	161

УДК 563.67

**Морфология скелетной структуры, филогения и система табулят подотряда Thecostegitina Lin.** / Дубатов В.Н. // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

Дается ревизия подотряда Thecostegitina Lin, 1963. Устанавливаются филогенетические линии, уточняется систематический состав подотряда, обосновывается выделение в его составе трех семейств: Thecostegitidae, Aulostegitidae и Gorskyitidae. Библиогр. 23 назв., 1 рис.

УДК 563.67

**Возможности применения особенностей строения чашек рамозных табулят при выделении родовых таксонов** / Потапова М.Н. // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

Охарактеризованы чашки 12 родов рамозных табулят, принадлежащих к различным семействам отряда Favositida. Библиогр. 2 назв., ил. 1.

УДК 563.6

**Некоторые замечания о концепции рода у кораллов** / Ивановский А.Б. // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

При установлении таксонов родовой группы необходимо соблюдать общебиологическое требование, согласно которому виды разных родов должны быть отделены друг от друга морфологическим разрывом хотя бы по одному из признаков. Библиогр. 14 назв.

УДК 563.66

**Морфология, микроструктура и систематика представителей семейства Astraeomorphiidae Frech, 1890 (склерактинии)** / Мельникова Г.К. // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

На основании изучения морфогенеза септального аппарата и его микроструктуры подтверждена самостоятельность позднетриасового семейства Astraeomorphiidae Frech, 1890, уточнены его диагноз и объем. Библиогр. 43 назв.

УДК 564.1:551.113.6.571+470

**Некоторые вопросы номенклатуры и систематики позднепалеозойских неморских двусторчатых моллюсков** / Бетехтина О.А., Старобогатов Я.И., Яцук Н.Е. // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

Проанализированы с точки зрения положений Международного кодекса зоологической номенклатуры некоторые номенклатурные неясности в отношении систематики семейства Palaeonodontidae Modell, 1946; Abiellidae Starobogatov, 1970; Prilukiellidae Starobogatov, 1970; Prakopievskiidae Vokes, 1967. Приводится описание 3 новых родов и 5 видов. Библиогр. 23 назв.

УДК 564.1:551.761(571.1/.5)

**К ревизии рода Trigonodus из триасовых отложений Сибири.** / Курушин Н.И. // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

На основании изучения внутреннего строения раковин ревизованы представители так называемого рода Trigonodus и доказано их отсутствие в триасе Сибири. Многие виды, относимые ранее к роду Trigonodus, включены в состав рода Janajja. Описано четыре вида, из них три новые. Библиогр. 9 назв.

УДК 551.736+564.1(56)

**О роде Intomodesma Popov из пермских отложений Северо-Востока СССР** / Парашенко И.Б. // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

В статье рассматривается систематическое положение рода Intomodesma, предлагается считать его в качестве самостоятельного рода. Приводится описание двух видов рода Intomodesma из коллекции собранной в Хабаровском крае. Библиогр. 9 назв.

УДК 564.53(116.1)

**К системе и филогении лонгбардитид** / Дагис А.С. // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

Рассмотрены исторические связи бореальных родов анизийского семейства Longobardiidae, описан новый род Azarianites с типовым видом. *A. taimyrensis* sp. nov. Библиогр. 15 назв. 4 рис.

УДК 564.53:551.761.2(571.1/5)

**Новый род среднетриасовых аммоноидей севера Средней Сибири.** /Константинов А.Г. // Систематика и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

В статье описан новый род бейрихитид *Frechitoides* из верхнеанизийских отложений (зона *Frechites nevadanus*, подзона *Raparoranoceras tetsa*) севера Средней Сибири с типовым видом *Frechitoides migayi* (Kiparisova). Описано два новых вида. Библиогр. 12 назв., рис. 4.

УДК 564.53:551.763.12

**Морфогенез некоторых представителей Polyptychites.** /Климова И.Г. // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

Приводится описание по морфогенетическим стадиям трех представителей р. *Polyptychites*: *P. beani* (Pavl.), *P. sp. 1. juv.*, *P. sp. 2. juv.* Библиогр. 5 назв., 3 рис.

УДК 564.581(551.733)

**Ревизия рода *Belemnosceras* Porow из карнийских отложений Сибири** /Дагис А.С., Нальняева Т.И. // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

Ревизован топотипический материал рода *Belemnosceras*, доказана его валидность. Детально изучена микроструктура ростров. Библиогр. 9 назв., 3 табл.

УДК 564.714(113.3)

**Систематическое положение фенопор** /Волкова К.Н. // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

На основании изучения изменчивости фенопор роды *Fimbriopora Astrova*, *Ensipora Astrova*, *Insignia Astrova* интерпретируются в качестве синонимов рода *Phaenopora* Hall. Библиогр. 23 назв., рис. 2.

УДК 564.82(012)(083.72)+551.734

**К систематике и номенклатуре некоторых спириферид, важных для стратиграфии** /Грацианова Р.Т., Талент Дж.А., Язиков А.Ю. // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

Изучены топотипические коллекции некоторых девонских видов и обосновано отнесение вида *Paraspirifer gurjevskensis* (?) Rzon. к роду *Xenospirifer* Hou et Xian, 1975 и сведение вида *Eugyspirifer pseudocheehiel* (Hou, 1959) в синонимию к *E. alatus* (Stuckenberg, 1886). Библиогр. 34 назв., рис. 4.

УДК 56(113.2); 564.81+56.074.2:537.533.35

**Микроструктура кембрийских акротретид и ее таксономическое значение** /Пельман Ю.Л. // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

Применение сканирующего электронного микроскопа при исследовании фосфатных раковин кембрийских беззамковых брахиопод позволило изучить протегулы у некоторых родов акротретид. Рассмотрено образование раковинного вещества у родов *Nototreta*, *Linnarssonina*, *Botsfordia* и *Cryptotreta* и формирование срединного утолщения у акротретид. Изложена схема биогенного образования глобул франколита и последующая раскристаллизация с возникновением кристаллических зерен. Библиогр. 21 назв. 3 рис.

УДК 563.911(551.734)

**О систематике криноидей семейства *Tetraptocrinidae* и родственных групп** /Дубатолова Ю.А. // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

В результате пересмотра морфологии и морфогенеза криноидей уточнены диагнозы, состав и распространение семейств *Tetraptocrinidae* и *Tettaroporocrinidae*. Библиогр. 4 назв.

УДК 563.911(551.734)

**Новое о семействе *Polyporocrinidae* J. Dubatolova, 1971 (морфология, систематика, состав)** /Е.В. Зиневич // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

Проведена ревизия семейства *Polyporocrinidae*, изучено строение чашечки рода *Polyporocrinus*. Сделан вывод о вероятном соответствии описанного семейства семейству

Gastrocomidae естественной системы криноидей. Описаны два новых вида. Библиогр. 5 назв., 5 рис., 1 табл.

УДК 563.719(551.733)

**Cochlograptus** — новый род силурийских граптолитов /Обут А.М. // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

Дается обоснование нового рода семейства Monograptidae, описание типового вида *Cochlograptus veles* (Richter, 1871) и *C. chaletzkae* Obut sp.n., имеющих широкое географическое распространение и являющихся составной частью видовых комплексов, характеризующих граптолитовые зоны *crispus*, *griestonensis* и *minor*—*crispus*. Библиогр. 36 назв.

УДК 563.719.2

**Филогенетические отношения древнейших монографтид.** /Сенников Н.В. // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

Выделены различные филогенетические цепочки у представителей рода *Coronograptus* Obut et Sobolevskaia (на видовом и подвидовом уровнях) и рода *Atavograptus* Rickards (на видовом уровне). На основе эволюционных изменений форм рода *Coronograptus* предложен последовательный ряд филозон. Показана связь изменений направленности морфологических перестроек в указанных филогенетических цепочках с границами комплексных граптолитовых зон. Библиогр. 35 назв., 4 рис.

УДК 56(116.1)

**Род *Arctocristatus* из нижнетриасовых отложений севера Сибири** /Дагис А.А. // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

Описан новый род конодонтов *Arctocristatus* gen. nov. с типичным видом *Sweetocristatus borealis* A. Dagsis, 1984. Достоверные представители рода известны только из нижнеоленинских отложений севера Сибири. Библиограф. 3 назв.

УДК 551.733:56.016

**Об изменчивости перидермальных структур анцирохитинид (хитинозон)** /Заславская Н.М. // Систематика и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

У силурийских анцирохитинид на Сибирской платформе наблюдается изменение в строении перидермальной ткани отростков: от плотной, однородно слоистой в раннем лландовери, к рыхлой, пористой в раннем венлоке. Библиогр. 15 назв.

УДК 56(571.51)+56(113.3)

**О природе акритарх рода *Eliasum*, Fombella, 1977** /Шешегова Л.И. // Систематика и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987.

На основании изучения акритарх рода *Eliasum* из лландоверийских отложений Норильского района уточнена их морфология, что позволяет считать их неединичными формами, а цепочечными. Описаны два новых вида — *E. siluricus* sp.nov. и *E. platicatiformis* sp.nov. Библиогр. 5 назв.