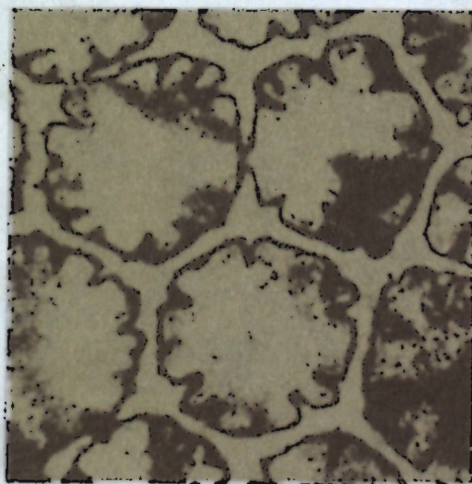
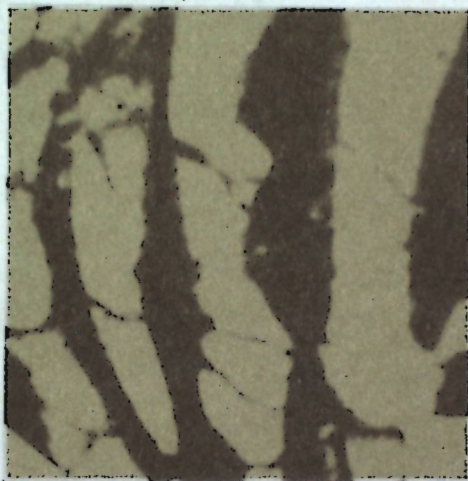


55/3
538

Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя



ИЗДАТЕЛЬСТВО · НАУКА ·

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт геологии и геофизики

Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя

Труды, вып. 538



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"
Москва 1983

П-59/3

П101913

Ин-т геологии и геофизи-
ки. Тр. Вып. 538.
М., 1983 2-60

П101913

Academy of Sciences of the USSR
Siberian branch
Institute of geology and geophysics

MORPHOLOGY AND TAXONOMY OF PHANEROZOIC INVERTEBRATA

Transactions, vol. 538

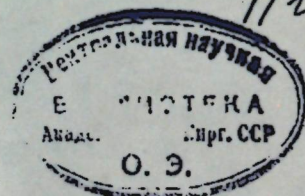
Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. — М.: Наука, 1983.

В книге рассмотрен широкий спектр вопросов морфологии, эволюции и систематики беспозвоночных фанерозоя. Приведены результаты оригинальных исследований морфологии и ревизия систем ряда групп кайнозойских фораминифер, девонских табулят, верхнепалеозойских и юрских двустворок, триасовых и раннемеловых аммоноидей. Анализируются филогенетические связи и пути эволюции кембрийских трилобитов. Рассмотрены принципы систематики ругоз, положение археат в системе органического мира.

Ответственные редакторы
доктора геол.-мин. наук А.С. Дагис и В.Н. Дубатов

The book discusses the problems of Phanerozoic invertebrates morphology, evolution and taxonomy. There are presented the results of original morphologic researches and revision of the systems of a number of groups of Cenozoic foraminiferas, Devonian tabulate corals, Upper Palaeozoic and Jurassic bivalves, Triassic and Early Cretaceous ammonoids. Phylogenetic relationships and evolutionary ways of Cambrian trilobites are analyzed. The systematic principles of rugose corals, archeaten position in the system of organic kingdom are considered also.

Responsible editor
drs. geol.-mineral sciences A.S. Dagit and V.N. Dubatolov



2002000000—248
М 042(02)—83

©Издательство "Наука", 1983 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая книга посвящена биологическим аспектам палеонтологии, главным образом, вопросам морфологии, изменчивости, эволюции и систематики беспозвоночных значительного времени — от раннего кембрия до плейстоцена. Все эти проблемы рассматриваются на основании исследования сибирского материала, относительно малоизученного, но вносящего нередко существенные коррективы в систематические и филогенетические построения ряда групп. Одним из основных вопросов, которым посвящена книга, является морфология различных таксонов ископаемых фанерозоя и изменчивость отдельных структур. Морфологии девонских брахиопод посвящена работа Р.Т. Грациановой, табулятоморфных кораллов — В.Н. Дубатолова, меловых и триасовых аммоноидей — И.Г. Климовой и А.С. Дагиса и др. В статье С.Н. Розова сделана попытка унификации терминологии морфологических элементов скелета крайне своеобразной группы предположительно двустворчатых моллюсков — рибейриин, очень широко распространенных в ордовикских отложениях Сибири. Очень редкие и недостаточно изученные структуры для аммоноидей — параболические буторки описаны А.С. Дагисом у раннетриасовых бореальных микроцератид. Изменчивости отдельных скелетных элементов и таксономической оценке этих явлений у ряда групп палеозойских беспозвоночных посвящены статьи О.А. Бетехтиной, Г.Д. Исаева, Н.П. Кулькова.

Другая группа статей содержит результаты ревизии таксонов различного ранга от отдельных родов до отрядов. В них, как правило, на основании оригинальных морфологических исследований даются новые представления о систематическом положении таксонов и их объеме. Таковыми являются статьи В.И. Гудиной и Л.К. Левчук, посвященные плейстоценовым фораминиферам, статьи Л.Н. Репиной и А.В. Розовой о кембрийских и ордовикских трилобитах, А.М. Обути и Н.М. Заславской об ордовикских и силурийских ретиолитидах, Б.Н. Шурыгина — по некоторым двустворкам лейаса Якутии, А.С. Дагиса, в которой ревизована морфологически относительно очень однообразная и трудно диагностируемая группа триасовых аммоноидей, обычно относившаяся к роду *Nordophiceras*. Все эти исследования позволили существенно повысить стратиграфический вес ревизованных групп и внести коррективы в стратиграфические схемы.

Во многих статьях, посвященных морфологии и систематике, освещаются вопросы развития и филогенетических связей различных групп беспозвоночных. Общие вопросы филогении неморских двустворок позднего палеозоя Ангарида излагаются в статьях О.А. Бетехтиной, развитие ретиолитонидных граптолитов освещено в статье А.М. Обути и Н.М. Заславской, ряда групп кембрийских и ордовикских трилобитов — Л.Н. Репиной и

А.В. Розовой. В статье А.Б. Ивановского поставлен ряд вопросов, на которые палеонтологам следует обратить особое внимание. Среди них вопрос о родстве кораллов с докембрийскими медузоидными и другими коралловидными бесскелетными организмами, которые в палеонтологической литературе описаны в качестве кишечнополостных. Изучение генетических связей их с кораллитами может пролить свет на очень важный ранний этап эволюции Anthozoa. Другой вопрос касается того этапа эволюции кораллов, который приходится на начало среднего ордовика, когда появились все генетические ветви палеозойских кораллов — табуляты, гелиолитоидеи и ругозы. Кто же был их предком? — это действительно один из важнейших вопросов, на которые следует искать ответ, так как он обусловит разработку естественной системы Anthozoa, действительно отражающей эволюцию кораллов.

Третий вопрос относится к крупнейшему этапу эволюции кораллов — ко времени вымирания табулятоморфных и ругоз (конец палеозоя — ранний триас), появлению и широкому распространению склерактиний и октокораллов. На всех этих этапах происходили крупные изменения в морфологии кораллов и изучение их действительно позволит установить генетические соотношения между древнейшими докембрийскими и палеозойскими, между палеозойскими и мезозойскими представителями Anthozoa.

Особо следует отметить статью И.Т. Журавлевой и Е.И. Мягковой, в которой рассмотрена эволюция органического мира, исходя из теории многоцарственности и симбиогенеза. Этими авторами показано положение археат как одной из тупиковых ветвей в эволюции органического мира в ранге особого царства. В состав Archaeata включены кембрийские Euarchaeacyata, силурийские Arphosalpingata, ордовикские Soanitida и ордовикско-девонские Receptaculitida.

Надеемся, что предлагаемый тематический сборник, посвященный аспектам палеонтологии фанерозоя Сибири, будет с интересом встречен палеонтологами и биологами-систематиками.

УДК 564.18/19

О.А. Бетехтина

О ПРЕДЕЛАХ ИЗМЕНЧИВОСТИ И ФИЛОГЕНИИ НЕМОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ ПОЗДНЕГО ПАЛЕОЗОЯ

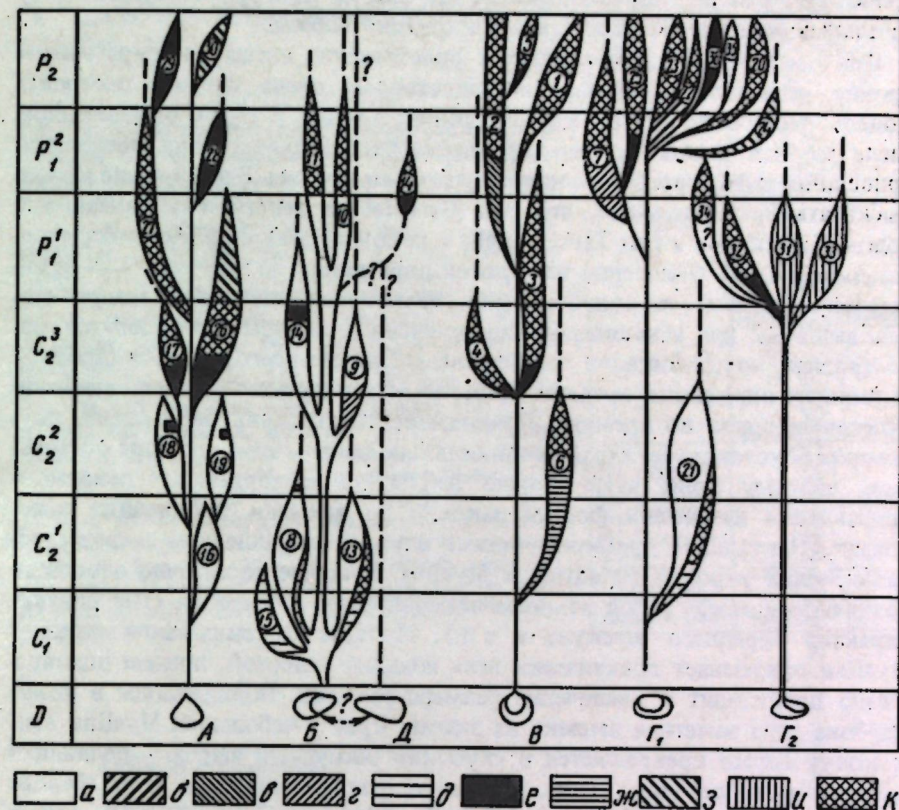
Построение филогенетической модели для неморских позднепалеозойских двустворчатых моллюсков является одним из методов оценки таксономического значения систематических признаков, которые используются при классификации этой группы. Высокая фенотипическая и индивидуальная изменчивость, значительное распространение среди этой группы итеративных форм, частые случаи гомоплазии приводят к необходимости установить различие между конвергентными и генетическими признаками и выяснить возможные пределы изменчивости.

В настоящее время для классификации неморских двустворок предлагается использовать четыре основных таксономических признака: тип начальной раковины, направление основных стадий роста, количество степеней изменчивости, тип сопряжения заднего и замочного краев [Бетехтина, 1966, 1972, 1974]. Они составляют комплекс признаков, который открывает возможность проследить онтогению и позволяет выделить среди неморских двустворок группировки, вероятно, представляющие собой филогенетические линии. В основу выделения этих филогенетических группировок положен тип начальных раковин, так как начальные раковины, согласно закону рекапитуляции, можно рассматривать как возможные исходные формы филогенетических ветвей, развитие которых происходило в пределах единой экосистемы. Вероятнее всего, оно шло по пути идиоадаптации. Предполагается [Бетехтина, 1979], что существовали две исходные линии формирования группы неморских двустворок. Филогенетически они связаны с группой девонских родов и видов, которые могли переносить значительное опреснение и являлись эврифаціальными формами с широким экологическим спектром. К ним относятся представители семейств Myalinidae, Modiomorphidae, Posidoniidae. Используя установленные к настоящему времени 6 типов начальных раковин, получивших буквенные обозначения [Бетехтина, 1974, 1978], и учитывая экологические, биогеографические и стратиграфические особенности распределения отдельных родов неморских двустворок, построена следующая филогенетическая модель для неморских двустворок позднего палеозоя (рис. 1). Каждая группа, объединенная по типу начальной раковины, представляет собой категорию в ранге семейства. При этом формы с начальными раковинами типа В, Б, Д предположительно можно считать потомками эврибионтных обитателей опресненных частей морского бассейна (семейства Myalinidae и Posidoniidae), а группа с раковинами типа А, Г₁ и Г₂ скорее всего генетически связана с девонскими реофилами, обитателями древних дельт, приустьевых частей рек, какими являются представители семейства Modiomorphidae. Следует отметить при этом, что раковины неко-

торых родов этого семейства обладают удивительным конвергентным сходством с позднепалеозойскими реофилами.

При построении филогении неморских двустворок были учтены основные направления адаптивной радиации. Применительно к этой группе уже было высказано предположение [Бетехтина, 1966], что большая часть родов появилась в начале карбона в результате широкого распространения специфических обстановок углеобразования, ранее в истории Земли неизвестных. Появление новых таксонов происходило путем идиоадаптации в связи с формированием особых типов палеоландшафтов (обширных заболоченных дельт, лагун) и особенно с изменением гидрохимического режима в прибрежных частях морей и, наконец, появлением своеобразных внутриконтинентальных морей ("бассейнов"), окончательно не утративших связей с прибрежными частями нормальных морей. Неоднократное повторение во времени сходных фациальных обстановок, а также кратковременные инвазии прибрежных морей обусловили появление итеративных форм на различных временных уровнях. Наглядным примером может служить появление в разрезах Западной Европы родов *Naiadites* Dawson (нижний карбон), *Anthraconauta* Pruv. (верхи вестфала С). С явлением итерации, видимо, связано и появление *Carbonicola* McCoy в низах карбона и появление *Anthracosia* King в основании вестфала В.

Некоторые роды неморских двустворок, вероятно, могли возникнуть путем педоморфоза. Морфологические особенности в строении раковин таких родов, как *Abiella*, *Concinella*, позволяют предполагать, что эти роды появились при нарушении онтогенетического развития у представителей рода *Mrassiella*, вызванном изменением экологического спектра. Широкое распространение в пределах Ангарида так называемых "бассейновых" фаций, которые, видимо, представляли собой особый тип позднепалеозойских внутренних морей, исчезнувших в поздней перми, послужило причиной появления и повсеместного распространения в карбоне и ранней перми целой группы новых родов: *Abakaniella*, *Amnigeniella*, *Kinerkaella*, *Mrassiella*, *Angarodon*, *Kemeroviella*, *Mrassiellina*, за пределами Ангарида пока неизвестных. По морфологическим особенностям раковин и условиям захоронения их можно считать "бассейновой" ассоциацией. Эти роды появились в различных филогенетических ветвях на разных временных уровнях, вероятно, путем идиоадаптации. Подобные фациальные обстановки в бассейнах Западной Европы и Донбасса неизвестны, поэтому на изохронных уровнях в этих районах не наблюдается такой интенсивной эволюционной вспышки на уровне родов. В Евромерийской области новые таксоны родового ранга появляются главным образом среди реофидов. Таким образом, экологические особенности конкретных районов контролируют появление новых таксонов и эволюционное развитие фауны. Это нашло свое отражение в прилагаемой схеме (см. рис. 1). Наблюдаемые на определенных уровнях вспышки филетической эволюции позволяют установить определенные этапы в истории развития и расселения фауны. Эти уровни отражают важнейшие моменты геологической истории экосистемы и могут быть использованы как рубежи основных биостратиграфических подразделений. Наиболее интенсивная эволюционная вспышка наблюдается в поздней перми. Вероятно, на этом уровне формирование новых таксонов



Р и с. 1. Схема предполагаемых филогенетических и биогеографических связей на основных этапах истории формирования комплексов неморских верхнепалеозойских двустворок

а — карбонные роды Евромерийской биогеографической области и космополитные роды; б — роды Европейской позднепермской биогеографической провинции; в — роды Печерской ранне- и среднепермской провинции; г — роды Казахстанской провинции; д-к — провинциальные роды Ангарской биогеографической области: д — Южно-сибирской провинции, е — Кузбасской, ж — Минусинской, з — Тунгусской и Приенисейской провинции, и — Таймырской и Горловской провинций, к — роды Ангарской биогеографической области (в том числе провинциальные, расселившиеся за пределы первоначального ареала). А-Д — типы начальных раковин основных филогенетических ветвей (семейств). Цифры в кружках — основные роды: 1 — *Abiella*; 2 — *Concinella*; 3 — *Mrassiella*; 4 — *Amnigeniella*; 5 — *Tersiella*; 6 — *Abakaniella*; 7 — *Pseudomodiolus*; 8 — *Naiadites*; 9 — *Anthraconauta*; 10 — *Myalina*; 11 — *Myalinella*; 12 — *Orthomyalina*; 13 — *Curvirimula*; 14 — *Procopievskia*; 15 — *Proanthraconauta*; 16 — *Carbonicola*; 17 — *Angarodon*; 18 — *Anthracosia*; 19 — *Antracosperium*; 20 — *Sendersoniella*; 21 — *Anthracosia*; 22 — *Palaeonodonta*; 23 — *Palaeomutela*; 24 — *Brussiella*; 25 — *Anadontella*; 26 — *Kinerkaella*; 27 — *Mrassiellina*; 28 — *Augea*; 29 — *Tarbaganiella* Rag.; 30 — *Degeniella*; 31 — *Gonlophorina* (?); 32 — *Kemeroviella*; 33 — *Taimyria*; 34 — *Sinomya*; 35 — *Prilukiella*

При миграции представителей рода за пределы первоначального ареала на поле его развития на соответствующем временном уровне нанесен знак, принятый для таксонов того биогеографического подразделения, куда произошла миграция

происходит уже по типу араморфоза, так как на этом уровне, судя по типу начальных раковин, появляются живородящие формы.

При рассмотрении наметившихся филетических линий на современном уровне исследования неморских двустворок очень сложно построить модель филогении внутри каждой линии. Только в очень ограниченном числе случаев можно сделать предположение о дивергенции признаков, приведших к формированию нового родового таксона. В этом плане можно высказать предположение, что род *Mrassiellina* генетически связан и с родом *Kinerkaella*, а род *Tarbaganiella* с родом *Mrassiellina*. Конечно, предлагаемая модель филогении неморских двустворок не претендует на окончательную систему, но подобные филогенетические построения могут быть использованы при взвешивании тех признаков, которые применяются при построении классификации этой группы. Прежде всего такие построения позволяют определить пределы изменчивости и направление изменчивости отдельных групп во времени. Примитивность строения неморских двустворок обуславливает и ограниченность генофонда у этой группы организмов, поэтому очень часто можно наблюдать повторяемость основного направления изменений формы раковин во времени, проявлении гомоплазии. Наглядным примером может служить параллелизм в формировании ушка у родов *Naiadites* и *Myalina*, которые достаточно отчетливо различаются между собой по комплексу других признаков (тип связки, характер переднего мускула и т.д.). Процесс формирования ушка у *Myalina* охватывает практически весь поздний палеозой, причем одновременно происходит и увеличение размера раковин. Появившаяся в конце карбона едва заметная выемка на заднем крае у небольших *Myalina s.s.*, к концу перми превращается в глубокий биссусный вырез, отделяющий длинное крупное ушко (рис. 2). Иллюстрация филогении рода *Myalina* приведена в работе Ньюэлла [Newell, 1942, фиг. 12, с. 47]. Схема филогении рода *Naiadites* построена автором по материалам Пастье [Pastiels, 1960] (рис. 3).

У *Naiadites* формирование ушка охватывает значительно меньший отрезок времени, всего несколько фаунистических зон карбона (см. рис. 3), начиная от намюра В (зона Boulet Бельгии) и кончая основанием вестфала В. В этом плане род *Naiadites* близок к роду *Septemialina*, у которого формирование ушка также охватывает значительно меньший отрезок времени, заканчиваясь в первой половине пенсильвания [Newell, 1942]. Появление ушка у представителей семейства *Myalinidae* не является признаком семейства или рода, а отмечает определенную ступень эволюции на определенном временном уровне. Этот признак может быть использован для установления изохронных уровней. Следовательно, такой характерный признак, как наличие или отсутствие ушка, имеет незначительный вес при классификации, ограничиваясь уровнем вида. Подобное явление наблюдается и у морских *Bivalvia* [Собоцкий, 1970].

Появление сходных признаков в этом случае представляет пример гомогенетических родов, и появление ушка является пределом изменчивости представителей этого семейства. При составлении филогенетических линий выяснилось, что подобные пределы изменчивости и появление конвергентных признаков имеются и у других таксонов, но они не столь отчетливы, например оттянутость переднего конца раковины

Р и с. 2. Схема филогении рода *Myalina* по Ньюэллу [Newell, 1942]

Р и с. 3. Схема изменения морфологии раковин рода *Naiadites* Dawson в стратиграфическом разрезе намюра и нижнего вестфала Бельгии по материалам Пастье [Pastiels, 1960]

1 — *N. stockmansi* (табл. VI, фиг. 5); 2 — *N. productus* (табл. VII, фиг. 6); 3 — *N. productus* (табл. VII, фиг. 13); 4 — *N. productus* (табл. VII, фиг. 7); 5 — *N. productus* (табл. VII, фиг. 4); 6 — *N. productus* (табл. VII, фиг. 2); 7 — *N. aff. productus* (табл. VIII, фиг. 13); 8 — *N. aff. productus* (табл. VII, фиг. 15); 9 — *N. obliquus* (табл. X, фиг. 15); 10 — *N. aff. productus* (табл. VIII, фиг. 2); 11 — *N. aff. productus* (табл. VIII, фиг. 13); 12 — *N. obliquus* (табл. X, фиг. 1); 13 — *N. obliquus* (табл. X, фиг. 10); 14 — *N. aff. productus* (табл. VIII, фиг. 16); 15 — *N. aff. productus* (табл. VIII, фиг. 9); 16 — *N. aff. obliquus* (табл. X, фиг. 16); 17 — *N. aff. productus* (табл. VI, фиг. 14); 18 — *N. aff. obliquus* (табл. X, фиг. 19); 19 — *N. angustus* (табл. V, фиг. 4); 20 — *N. aff. angustus* (табл. V, фиг. 10); 21 — *N. cf. angustus* (табл. V, фиг. 16); 22 — *N. aff. alatus* (табл. IV, фиг. 17); 23 — *N. anatus* (табл. IV, фиг. 15)

Возраст		Филогения <i>Myalina</i>
Пермь		
		<i>Myalina capeti (gerantii)</i>
Пенсильвания	Вергили	
	Миссури	<i>Myalina thopetina</i>
	Десмоинези	
	Лампази	<i>Myalina lepta</i>
	Морраби	
Миссисипиан		<i>Myalina sp.</i>

Divisions stratigraphiques			
Assise de Chaptelot Westphalien A (Wn I)	I	II	
	Base de la zone de Genck Wn 1c	8a	
Assise de Chaptelot Westphalien A (Wn I)	Zone de Beyne Wn 1b	7b 7a	19 20 21 22 23
	Zone d'Oupeye Wn 1a	6b 6a	15 16 17 18
Assise d'Andenne (es partie) B (N2)	Zone de Gilly N2c	5b 5a	7 8 9 10 11 12 13 14
	Zone de Boulet N2b	4b 4a	2 3 4 5 6
	Zone de Sippelaken N2a	3b 3a	
Assise de Chaptelot Namurien A (N1)	Zone de Spy N1c	2	
	Zone de Malonne N1b	1c 1b 1a	1

у родов *Concinella* и *Abiella*, развитие раковин по L и формирование II типа сопряжения у *Abakaniella* и *Anthraconaia*. Повторение сходных признаков у представителей отдельных родов на разных уровнях приводит иногда (без учета всего комплекса признаков) к объединению их в один род. Это, к сожалению, встречается нередко и в значительной степени искажает представление о таксономическом составе, этапах развития и биогеографии позднепалеозойских неморских двустворок. Причина заключается в том, что для классификации используется чаще всего один, наиболее заметный в данном случае признак без учета его таксономического веса. Уже неоднократно указывалось, что при использовании для классификации в качестве родового признака общей формы раковины необходимо учитывать, что среди двустворок имеется три основных направления изменчивости очертания створок: по длине (L), по высоте (h) и по главной диагонали (D). Количество степеней изменчивости (в двух или трех направлениях) различно для разных групп *Bivalvia*, но постоянно для членов одной филогенетической группы. Это положение было проверено на материале по двусторкам Горловского бассейна — родах *Javorskiella* и *Aenigmosconcha*, которые в отличие от других неморских двустворок имеют настолько характерные морфологические признаки, что независимо от общего очертания раковины всеми бесспорно относятся к одному роду [Бетехтина, 1974, рис. 1]. Это дало возможность анализировать под таким углом зрения другие группы фауны и построить ряды изменчивости, основываясь на типе начальной раковины и изменениях морфологии на стадиях роста. При этом выяснилось, что реофилы преимущественно имеют только две степени изменчивости (*Palaeonodonta*, *Palaeomutela*), но у представителей рода *Anthraconaia* наметилось две группы форм. Одна из них вместе с типовым видом рода *A. adamsii* имеет три направления изменчивости, а другая группа, в которую входят *Anthraconaia prelonga* или *A. lenisulcata* и др., только две. Это заставляет предполагать, что разные группы антраконай, вероятно, имели и разных предков, тем более что тип начальных раковин и тип сопряжения заднего и замочного краев (насколько позволяет судить опубликованный материал) различны у этих групп. Скорее всего это две разные филогенетические линии. У антраконай нет отчетливо эволюционирующих признаков, и определить предел их изменчивости во времени трудно, однако наблюдается некоторая повторяемость в общих очертаниях створок нижневестфальских и пермских реофилов.

Повторяющимся по времени признаком может служить и скульптура раковины. Например, характерная сетчатая скульптура каменноугольного рода *Carbonicola* вновь появляется у позднепермского рода *Palaeomutela*, но вряд ли это свидетельствует о филогенетическом родстве этих родов, так как онтогенетическое палеомутел не обнаруживает признаков происхождения, общих с *Carbonicola*. В настоящее время стало уже очевидным, что и такой характерный признак, как тип сопряжения заднего и замочного края, может выступать и в качестве конвергентного признака, повторяясь во времени и у различных таксонов или возникая одновременно у нескольких групп в определенных условиях. Этот случай можно рассмотреть на конкретном примере, с родом *Sinomya*. Род *Sinomya* был выделен В.В. Погоревичем [1977] на материале из Печор-

ского бассейна из группы *Anthraconaia*- и *Anthraconauta*-подобных раковин. Основанием для этого послужил характерный тип сопряжения заднего и замочного краев (рис. 4) [см. тип III Бетехтина, 1966, 1974]. Задний край имеет четкий небольшой синус близ заднего конца раковины и симметрично расположенный синус на брюшном крае, отчего задний конец раковины приобретает своеобразное очертание — он сужен и слегка оттянут. Это очертание подчеркивается узким, но достаточно резким килем, который, почти не расширяясь, проходит от макушки до нижнего конца раковины [Погоревич, 1977, табл. XIX, фиг. 1–6]. Примакушечная часть раковины у всех типичных представителей рода *Sinomya* из Печорского бассейна, как правило, разрушена, но у некоторых экземпляров *S. krigen*, *S. krigen f. maxima* и *S. longissima* удалось установить, что начальные раковины не имели четкого остаточного продиссоконха и по очертанию скорее относятся к группе Г. Несколько особняком стоит вид *S. gemina*, голотип которого [Погоревич, 1977, табл. XX, фиг. 4] имеет начальную раковину типа Г₁. Раковины развиты по D₁, очень неясны синусы¹.

Интересно отметить, что в Печорском бассейне типичные синонии появились в верхах левкуртской свиты (R₁), занимая интервал от пакета R до пакета N, где еще встречаются горизонты с морской фауной. Выше пакета N синоний нет. Следовательно, это обитатели определенных экологических ниш. Можно проследить, как вверх по разрезу меняется облик синоний, стираются их характерные черты (форма нижне-заднего конца *S. gemina*), затем особи с типичными признаками синоний исчезают. За пределами Печорского бассейна на основании типа сопряжения и некоторого сходства в очертании нижне-заднего конца раковины к роду *Sinomya* условно был отнесен вид *ivanovi* Tschern. из безугольной свиты (C₂) Минусинского бассейна [Бетехтина, 1966], ранее условно включенный автором вида в род *Anthracomya* [Чернышев, 1930]. При описании этого вида Б.И. Чернышев указал следующие характерные признаки, которые не позволяли ему бесспорно определить родовую принадлежность вида: "Задний край почти прямой. Во многих случаях на нем наблюдается посредине небольшая сдавленность. Замочный край совершенно прямой, длинный, он почти равен наибольшей ширине створки (0,9 и более) ... К нижнему заднему углу сбегает довольно острый, резко выраженный киль, который не теряет своего вида на всем протяжении" [Чернышев, 1930, с. 107, 108, табл. 1, фиг. 10, 10^a]. Все перечисленные признаки: характер сопряжения (тип III), наличие синуса на заднем крае и отчетливый киль — были основанием для условного отнесения этого вида к роду *Sinomya*. Однако тип начальной раковины у вида *ivanovi* иной (тип B), что заставляет относить вид *ivanovi* к другой филогенетической линии, чем синоний. В то же время дополнительный материал по Минусинскому бассейну позволяет предполагать, что формы, подоб-

¹ Г.П. Каневым все перечисленные виды, а также формы, описанные как *Sinomya gemina* из отложений верхней перми, отнесены к новому роду *Sinyella*, но опять на основании только того, что они "обладают таким устойчивым диагностическим признаком, как вогнутость на заднем крае раковины" [Канев, 1980, с. 45]. Эта методическая ошибка ведет к новым погрешностям в классификации, потому что вид *S. angusta* [Канев, 1980, табл. I, фиг. 8, 9] по комплексу признаков отличается от стальных видов рода и не может быть включен в его состав.

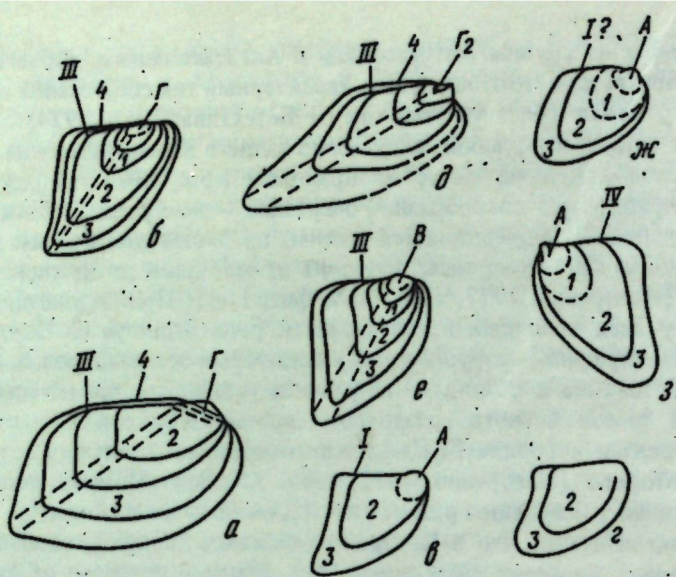


Рис. 4. Сравнительный анализ раковин рода *Sinomya* и *Sinomya*-подобных форм

I, 2, 3 — стадии роста раковин; 4 — связочная борозда; A, B, Г, Г₂ — типы начальных раковин; I, II, IV — типы сопряжения заднего и замочного краев;

а — *S. krigeri* Pogor. [Погоревич, 1977, табл. XIX, фиг. 1, голотип; типовый вид рода], Печерский бассейн, лекворкутская свита, пакет P(P₁); б — *S. gemina* Pogor. [Погоревич, 1977, табл. XX, фиг. 4], голотип, Печерский бассейн, лекворкутская свита, пакет O(P₁); в — "*Sinomya gemina*" [Гусев, 1977, табл. 1, фиг. 7], р. Печора; г — "*Sinomya gemina*" [Гусев, 1977, табл. 2, фиг. 8], р. Печора; д — *Sinomya* (?) *diagonalis* (Lut.) [Люткевич, 1951, табл. XII, фиг. 20, голотип], Западный Таймыр, бырангский горизонт (P₁); е — *Sinomya* (?) *ivanovi* (Tschern.) [Бетехтина, 1966, табл. V, фиг. 11], Минусинский бассейн, безугольная свита (C₂); ж — "*Sinomya*" *bella* Gusev [Гусев, 1977, табл. 11, фиг. 5], р. Печора, вертинская свита, верхнесаньюкская пачка (P₁); з — "*Sinomya*" *gracilentia* Gusev [Гусев, 1977, табл. 11, фиг. 8, голотип], р. Перебор, вертинская свита, верхнесаньюкская пачка (P₁)

ные виду *ivanovi*, представляют собой конечный вариант изменчивости очертаний заднего края и характера сопряжения у определенной группы небольших раковин, которые, вероятно, следует объединить в новый родовой таксон. Следовательно, комплекс признаков не позволяет отнести вид *ivanovi* к роду *Sinomya*.

К роду *Sinomya* была отнесена [Бетехтина, 1966] группа раковин из ефремовской свиты Таймыра (P₁), описанных Е.М. Люткевичем как *Anthraconauta diagonalis* [Люткевич, 1951, табл. XI, фиг. 10; табл. XII, фиг. 2], и формы из бургулкинской свиты Сибирской платформ (P₁), описанные под тем же видовым названием [Бетехтина, 1966, табл. XV, фиг. 8, 9] (см. рис. 4). Эти формы имеют III тип сопряжения, синус на заднем крае раковины, четкий киль, слабо расширяющийся к нижнезаднему концу, три степени изменчивости и начальную раковину типа Г₂. Этот комплекс признаков имеет значительно больший перевес в сторону сходства, и, возможно, есть основания оставить этот вид условно в составе рода *Sinomya*.

Однако необходимо заметить, что наиболее близким морфологическим сходством и наиболее полным набором признаков обладают лишь формы

из бургулкинской свиты, которые захоронены в осадках, близких по своей фациальной природе к осадкам лекворкутской свиты Печорского бассейна. Таймырские формы, у которых иногда хорошо выражены два признака (III тип сопряжения и синусы заднего и брюшного краев), скорее всего представляют другую филогенетическую ветвь, так как поверхностное сходство отдельных признаков не всегда является доказательством родства. В последнее время к роду *Sinomya* было отнесено еще 4 вида: *S. angusta* Kanev, *S. alta* Kanev, *S. bella* Gusev, *S. gracilentia* Gusev — из отложений верхней перми Северного Приуралья. Кроме того, ряд форм из этих же отложений был отождествлен с печорским видом *S. gemina* Pogor.

К сожалению, из перечисленных видов опубликованы описание и изображение только двух последних, а также изображены экземпляры, отнесенные к виду *S. gemina* Pogor. [Гусев, 1977]. У всех изображенных форм наблюдаются следующие таксономические признаки: 1 — начальная раковина типа A с маленькой приостренной макушкой; 2 — формы имеют только две степени изменчивости (если судить по изображениям); 3 — отсутствует отчетливый, резкий киль, имеется только широкое диагональное возвышение; 4 — синус заднего края большей частью глубокий, широкий, поэтому очертания верхнезаднего угла принципиально отличны от такового у синомий, так как: наблюдается тенденция к образованию заднего ушка [Гусев, 1977, табл. 1, фиг. 7; табл. II, фиг. 1, 7, 9] (см. рис. 4). Таким образом, имеется целый комплекс признаков, отличающих указанные виды и формы, отнесенные к виду из верхней перми Приуралья *S. demina* Pogor., от синомий, и, следовательно, они не могут быть отнесены к этому роду. Имеется единственный сходный признак — спрямленный задний край с синусом, но у синомий этот признак фиксируется уже во второй стадии роста, тогда как у позднепермских форм он появляется только в конце последней стадии роста и является конвергентным признаком, который имеет очень малый таксономический вес при классификации.

Анализ фактического материала позволяет предполагать, что возникновение печорской синомии представляет собой случай частной адаптивной морфологической дивергенции, которая привела к формированию группы с очень ограниченным ареалом распространения и узким временным диапазоном. Возможно, это послужило основанием для выделения данного рода в самостоятельное семейство [Скорлато, Старобогатов, 1979].

Возникновение сходных (но не тождественных!) признаков у других групп неморских двустворок связано, вероятно, с появлением близких обстановок обитания, что при ограниченном пределе изменчивости *Bivalvia* приводит к повторению на различных временных уровнях в разных филогенетических ветвях конвергентных признаков. Рассмотрение этого конкретного примера позволяет считать, что при классификации неморских двустворок, обладающих ограниченным количеством ключевых признаков, наиболее важными таксономическими признаками следует считать тип начальной раковины, число степеней изменчивости и характер изменений в стадии роста. Эти признаки позволяют проследить онтогению таксонов, определить таксономический вес других

признаков. Как выяснилось при построении филогенетических линий, двустворки имеют ограниченный предел изменчивости и отдельные морфологические признаки, такие, как общее очертание взрослых раковин, тип сопряжения заднего и замочного краев, направление изменчивости, повторяются во времени и в различных филогенетических ветвях.

ЛИТЕРАТУРА

- Бетехтина О.А. Верхнепалеозойские неморские пелещиподы Сибири и Восточного Казахстана. М.: Наука, 1966. 220 с.
- Бетехтина О.А. Основные принципы систематизации неморских двустворчатых моллюсков. — В кн.: Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии. М.: Наука, 1972, с. 59–65.
- Бетехтина О.А. Биостратиграфия и корреляция угленосных отложений позднего палеозоя по неморским двустворкам. Новосибирск: Наука, 1974. 178 с.
- Бетехтина О.А. Биостратиграфия и палеогеография карбона и ранней перми Ангарида по неморским двустворкам: Автореф. дис. ... д-ра геол.-минерал. наук. Новосибирск: 1978. 51 с.
- Бетехтина О.А. Экологические типы ассоциаций неморских двустворок и их значение для биостратиграфии. — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. Новосибирск: Наука, 1979, с. 63–68.
- Гусев А.К. Новые виды неморских двустворчатых моллюсков рода синония из перми Северного Приуралья. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология палеозоя Востока Русской платформы. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1977, с. 67–75.
- Канев Г.П. Стратиграфическое распространение рода *Sinomya* Pogorevitsch. — В кн.: Геология и полезные ископаемые северо-востока европейской части СССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1976, с. 32–37.
- Канев Г.П. *Siniella* — новый род пермских двустворчатых моллюсков. — В кн.: Фанерозой севера европейской части СССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1980, с. 45–53.
- Люткевич Е.М. Пелещиподы пермских отложений Западного Таймыра. М.; Л.: Главсевморпуть, 1951. 166 с.
- Погорев В.В. Некоторые неморские двустворки угленосной перми Печорского бассейна. — В кн.: Новое о фауне и стратиграфии среднего и позднего палеозоя СССР. М.: Наука, 1977, с. 44–70.
- Скорлато О.А., Старобогатов Я.И. Основные черты эволюции и система класса *Bivalvia*. — В кн.: Морфология, систематика и филогения моллюсков. Л.: Наука, 1979, с. 5–38.
- Собецкий В.А. О соотношении приспособительных форм и систематических категорий на примере некоторых *Bivalvia*. — Учен. зап., 1970, вып. 20, с. 3–20.
- Чернышев Б.И. О новых антракомах из угленосной толщи Минусинского бассейна. — Изв. геол.-развед. упр., 1930, т. 49, № 10, с. 1249–1260.
- Newell N.D. Late paleozoic pelecypods — Mytilacea.: State Geol. Surv. of Kansas, 1942, vol. 10, Pt. 2. 115 p.
- Pastels A. Les lamellibranches nou marine de la zone à *Lenisulcata* de la Belgique. Brussel: Nat. Centr. Geol. Steenk. Publ., 1960. N 2. 206 p.

МОРФОЛОГИЯ И ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ НЕКОТОРЫХ ДЕВОНСКИХ АТИРИДИД ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Среди девонских атиридид окраин Кузнецкого и Горловского бассейнов и Горного Алтая имеется по крайней мере два рода, недостаточная изученность которых влечет за собой ряд таксономических вопросов. Эти два рода — *Plicathyris* Khalfin, 1946, и *Anathyrella* Khalfin, 1960, находятся, кроме того, в неясных взаимоотношениях с родом *Anathyris* Peetz, 1901, поскольку в "Основах палеонтологии" [1960] из трех названных родов дан только *Anathyris*, а в "Тreatise..." [1965] самостоятельными считаются *Anathyris* и *Anathyrella*, а *Plicathyris* сведен в синонимикю первого.

Представители всех трех родов распространены в девоне Западной Сибири, поэтому авторы попытались рассмотреть неясные места в их морфологии и систематике. Материалом для работы послужили коллекции брахиопод Р.Т. Грациановой из верхнего девона Горного Алтая и окраин Горловского бассейна. Эти коллекции содержат представителей рода *Anathyris*. Кроме того, от Ю.А. Дубатовой была получена коллекция, собранная из верхнего девона северных окраин Кузнецкого бассейна и содержащая экземпляры *Anathyris*, *Anathyrella ussovi* (Khalfin, 1933) и *Plicathyris*.

Типичные виды родов *Anathyris* и *Anathyrella* изучены по топотипическим экземплярам, а в случае с родом *Plicathyris* изучены сибирские топотипы. Внутреннее строение топотипов изучалось методом параллельных срезов и зарисовок. Состав каждого из родов нами не уточнялся, так как для полного его определения требуется ревизия большого числа видов, в том числе сибирских. Среди них многие, установленные (к сожалению, без указания голотипов) Л.Л. Халфиным [1931, 1932, 1933а,б, 1937; Грацианова и др., 1960¹] и В.К. Халфиной (Лоссан-Халфиной) [1940], по-видимому, излишни, а некоторые, как *Anathyris supraphalaena* Khalfin [Халфин, 1946, с. 55, 56; 1948, с. 81] и *Plicathyris chachlovi* Khalfin [Халфин, 1946, с. 56; 1948, с. 88], представляют собой *nomen nudum*. При этом из текста цитированной работы 1946 г. явствует, что причиной предложения нового видового названия для сибирских *Anathyris phalaena* послужила разница в возрастной приуроченности этого вида в Сибири и в Западной Европе, так как тогда было известно, что в последнем из названных регионов вид распространен в нижнем девоне.

Ревизия всех этих материалов должна составить предмет особого исследования. Поэтому геологическое и географическое распространение рассматриваемых родов дается здесь по литературным данным.

Авторы благодарны Ю.А. Дубатовой за переданную для изучения коллекцию брахиопод из верхнего девона окраин Кузнецкого бассейна; А.А. Тыгинскому, Б.Н. Лапину и А.И. Казеннову за доставленные из Юго-Восточного Алтая и из района г. Искитим коллекции франских бра-

¹ В этой работе все описания атиридид выполнены редактором тома Л.Л. Халфиным, хотя это и не отражено в оглавлении.

хиопод; д-ру Брантону (С.Н.С. Brunton) (Британский музей естественной истории) за содействие в получении муляжа голотипа *Anathyris phalaena* и топотипов этого вида, а также д-ру Б. Рикардсу (B. Rickards) (Седжвикский музей, Кембридж), пославшему нам эти топотипы.

Фотоснимки выполнены В.Г. Кашиным и Н.П. Масловым, и авторы благодарят их за труд.

Род *Anathyris* Peetz, 1901 выделен Г. Петцем [1901] первоначально в качестве подрода рода *Athyris* McCoy, 1844 с типовым видом *Spirifera phalaena* Phillips [Phillips, 1841, p. 71, t. 28, f. 123]. Отличительные признаки нового подрода по Петцу: прямой замочный край, более или менее явственная арка на брюшной створке и синус или синусовидная вдавленность на спинной. Наблюдавшееся внутреннее строение — по типу семейства *Athyrididae*.

При описании сибирских представителей *Anathyris phalaena* (Phill.) Г. Петц отмечает их отличие от форм, описанных из палеозоя юго-западной Англии [Phillips, 1841]. У последних, по его мнению, отсутствует арка даже у взрослых экземпляров, хотя в то же время у *A. phalaena* из Астурин, по данным Г. Петца, арка обнаружена.

В ранг рода *Anathyris* возвел Л.Л. Халфин [1933а], уточнив и расширив его диагноз, но он, так же как и Петц, при описании рода опирался исключительно на сибирский материал.

Диагноз рода в этой работе Халфина содержит некоторые неточности в трактовке отдельных морфологических признаков. В первую очередь это касается характеристики микроскульптуры. Л.Л. Халфин отмечает для рода *Anathyris* тонкие ворсинчатые шипы, которые он наблюдал в породе вокруг продольно расколовшейся раковины *An. fimbriata* Khalf. [Халфин, 1931]. Очевидно, образования, принятые им за шипы, являются поперечными срезами обычных для атиридид пластин нарастания [Дагис, 1974, табл. 21, фиг. 5], которые хорошо видны у всех видов рода *Anathyris*. Кроме того, из-за включения в состав рода *An. peetzi* Khalfin, 1932 и *An. ussovi* Khalfin, 1933 (видов, которые имеют нерасчлененное возвышение и позднее будут выделены в род *Anathyrella*) в данном диагнозе Халфина оказался скомпрометированным один из главных диагностических признаков рода *Anathyris* — синусовидное возвышение.

С другой стороны, в рассматриваемой работе впервые дано изображение и полное описание внутреннего строения сибирских представителей рода: *Anathyris phalaena* (Phill.) и *An. monstrum* Khalfin, 1933, причем в спинной створке у них констатируется замочный отросток.

Позднее Л.Л. Халфин [Грацианова и др., 1960] вернулся к диагнозу Г. Петца, дополнив его указаниями на то, что в брюшной створке имеются зубы и зубные пластины, а в спинной — замочный отросток. Состав рода здесь не указан.

Три экземпляра *Anathyris phalaena* (Phill.) были присланы нам д-ром Б. Рикардсом из Седжвикского музея в Кембридже. Эти три экземпляра, довольно плохо сохранившиеся, были собраны Дж.Ф. Видборном (G.F. Whidborne) на типовой площадке (Hope Nose, Torquay, Devon). Они были определены Ф.Р. Ридом (F.R.C. Reed) как *Anathyris phalaena* [Phillips, 1841]. На этикетках музея указано, что собраны они из нижнего девона.

При изучении экземпляров нами установлено следующее:

1) экземпляр H3549 представляет собой деформированную давлением раковину с прямым замочным краем, чуть вогнутой ventральной аркой, слабо развитыми (раздавленными?) синусом и возвышением и с концентрическими пластинами нарастания. Размеры: длина 11 мм, ширина 14,5 X 2 мм (измерена половина спинной створки), толщина 4,1 мм (но раковина явно сплюснута). Брюшная створка частично закрыта породой;

2) экземпляр H3550 является спириферонидной формой;

3) экземпляр H3551 представляет собой раздавленную и поврежденную раковину, на которой видны только зубные пластины.

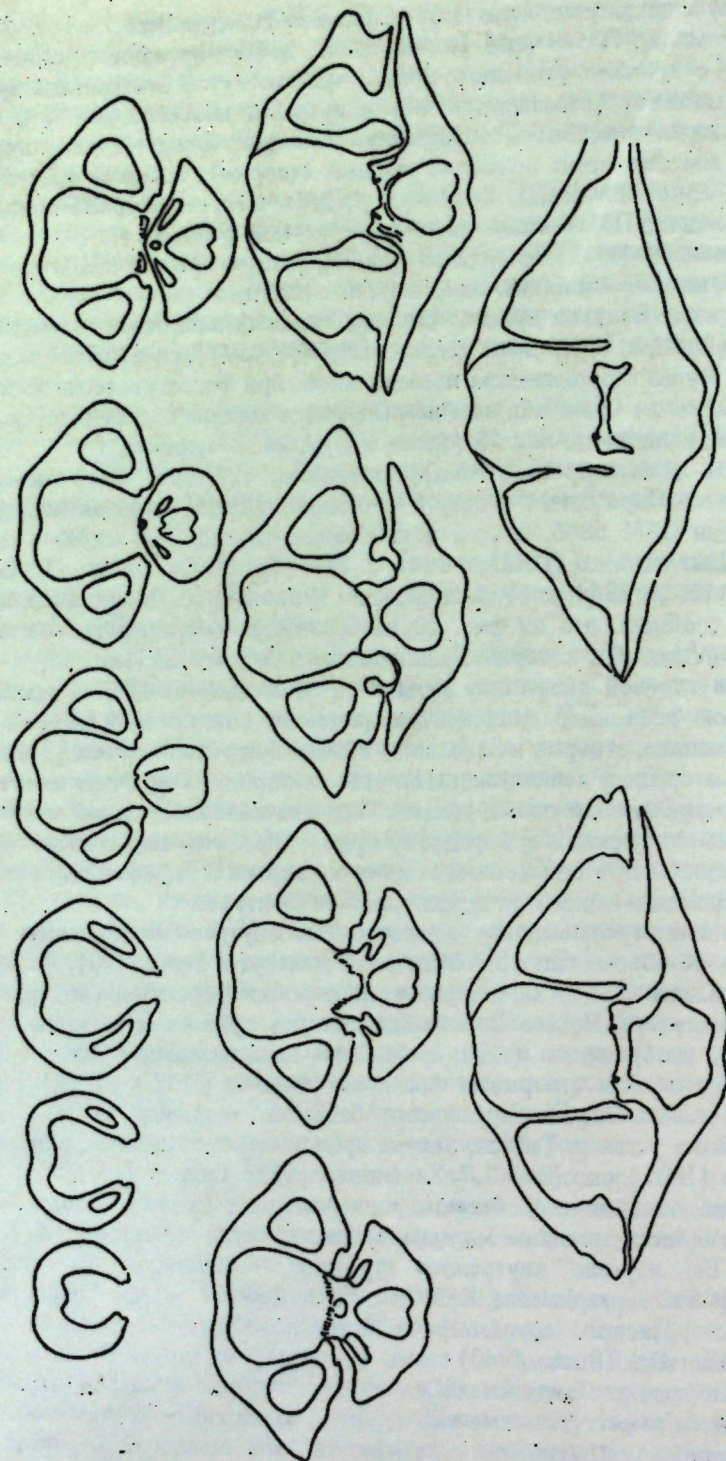
Д-р Говард Брантон прислал муляжи типовых экземпляров *Anathyris phalaena* [Phillips, 1841] и *An. hirundo* [Phillips, 1841], сделанные с экземпляров из Музея геологических исследований при Институте геологических наук в Лондоне. Сами образцы не отличались хорошей сохранностью и на них трудно увидеть что-либо большее, чем видно на муляжах.

Типовой экземпляр вида *Anathyris phalaena* [Phillips, 1841] доставлен из местности Hope близ Torquay в провинции Девон (типичная площадь), маркирован GSM 6866, описан и изображен (в виде рисунков) в монографиях Дж. Филиппса [Phillips, 1841, с. 71, табл. 28, фиг. 123] и Т. Дэвидсона [Davidson, 1864, с. 18, табл. 3, фиг. 19, non 20!]. Дополнительно д-р Брантон сообщил, что на фиг. 20 изображен экземпляр вида *Anathyris hispanica* (Verneuil), который Дэвидсон имел из Северной Испании.

Внешне типовой экземпляр вида *Anathyris phalaena* (Phill.) представляет собой несколько сплюснутую раковину, от которой сохранилась только брюшная створка и небольшие обломки противоположной створки. Это форма средней величины, вытянутая в ширину, с прямым замочным краем и острыми замочными углами. Синус начинается от самой макушки, постепенно расширяется к переднему краю и ограничен невысокими округленно-угловатыми в поперечном сечении валиками. В передней части синуса видна атирионидная концентрическая микроскульптура.

По единичному экземпляру с неизученным внутренним строением трудно судить об объеме типового вида рода *Anathyris* Peetz, 1901. В Сибири же *An. phalaena* (Phill.) характеризуется широким диапазоном внутривидовой изменчивости. Но все же типовая створка, судя по ее несколько увеличенному изображению (табл. I, фиг. 1), действительно близка с некоторыми брюшными створками *Anathyris phalaena* (Phill.) из нижнефранских отложений окраин Кузнецкого бассейна, например из разреза по р. Томи близ устья р. Тайдон, откуда происходят экземпляры, описанные Г. Петцем [1901] и позднее Л.Л. Халфиным [1932, табл. 4, фиг. 59].

Сложное положение с объемом рода *Anathyris* (в силу недостаточной информативности типового материала) подчеркнули и данные Т.А. Грунт [1980]. Ею изучено внутреннее строение экземпляров *An. phalaena* (Phill.) (= *An. supraphalaena* Khalfin nomen nudum) и *An. "helterseni"* (Buch) из франского яруса окраин Кузнецкого бассейна, а также *Anathyris helterseni* (Buch, 1840) тоже из франского яруса Русской платформы. Первые два вида имеют в спинной створке замочный отросток, последний не имеет. Это отмечено Грунт и повлияло на составленный ею диагноз рода *Anathyris*, где указывается, что замочный отросток отсутствует или развит очень слабо. Однако при хорошей сохранности внут-



Р и с. 1. *Anathyris phalaena* (Phillips); ЦСГМ № 470/9; последовательные поперечные сечения раковины в примакушечной части. (х4); западная окраина Кузнецкого бассейна, левый берег р. Мал. Изьмы, 300 м ниже плотины в д. Вассино; верхний девон, франский ярус, вассинские слои

ренного строения спинных створок сибирские представители *Anathyris phalaena* (Phill.) показывают хорошо развитый замочный отросток.

Учитывая, что род *Anathyris* был установлен Петцем после изучения сибирского материала, мы даем диагноз на основании изучения *Anathyris phalaena* (Phill.) из девонских отложений Сибири (рис. 1), хотя отчетливо сознаем, что окончательно этот вопрос может быть решен только после дополнительных сборов и ревизии полноценного топотипического материала.

Отметим в заключение, что все сибирские крылатые атириды, так или иначе сближавшиеся с родом *Anathyris*, имеют хорошо выраженный двулопастной замочный отросток — структуру, свойственную верхнепалеозойским и триасовым атиридам.

Р о д *Anathyris* Peetz, 1901

Табл. I, фиг. 1, 9–12, рис. 1, 2

Anathyris: Петц, 1901, с. 134; Наливкин, 1941, с. 188; 1947, с. 129; Лихарев и др., 1960, с. 283; Халфин в кн.: Грацианова и др., 1960, с. 475; Boucot et al., 1965, с. H 662; Ляшенко, 1959, с. 250; 1973, с. 139; Грунт, 1980, с. 56.

Типовой вид: *Spirifera phalaena* Phillips, 1841, p. 71, t. 28, f. 123; средний девон, эйфельский ярус, слои Nose Юго-Западной Англии.

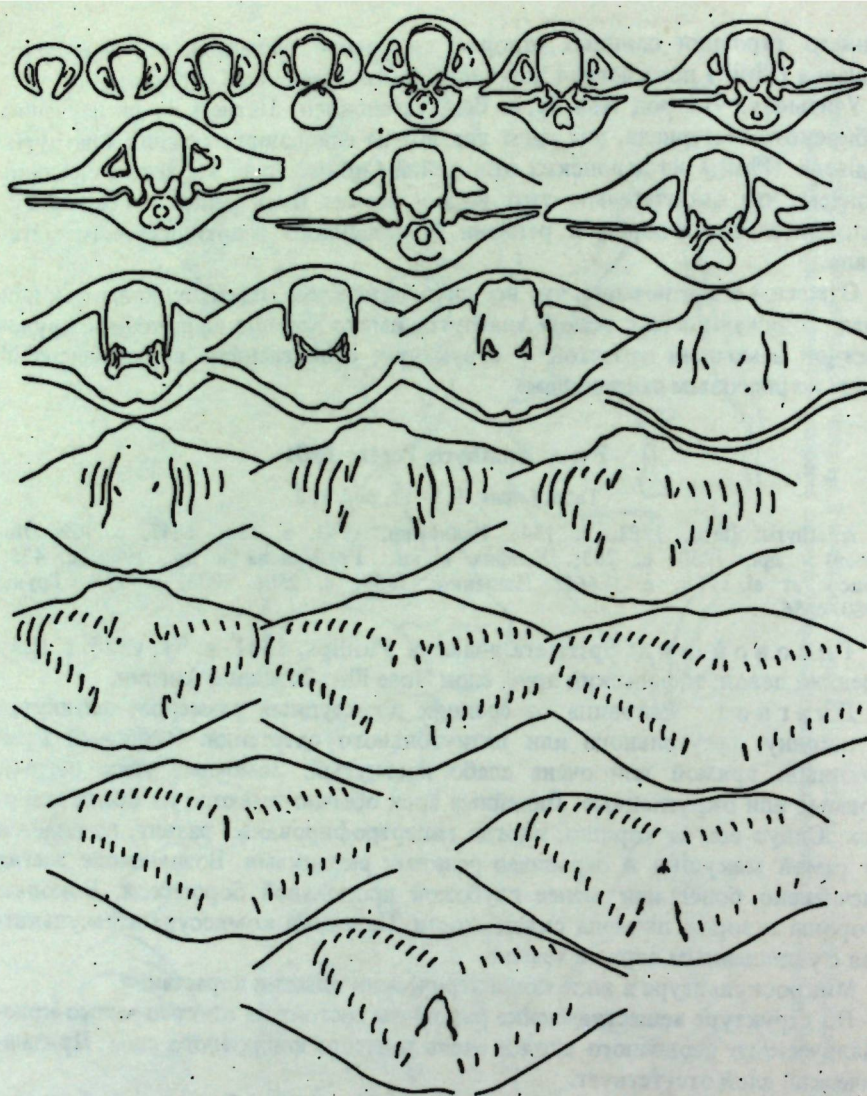
Д и а г н о з. Раковина от средних до крупных размеров, вытянута в ширину, треугольного или пятиугольного очертания. Замочный край длинный, прямой или очень слабо изогнутый. Замочные углы острые, прямые или округленные. Линейные ареи обычно имеются на обеих створках. Синус всегда хорошо, иногда гипертрофированно развит, начинается от самой макушки и ограничен резкими складками. Возвышение всегда расчленено более или менее глубокой продольной бороздкой. Боковые стороны створок лишены складчатости. Передняя комиссура парасулькатная с уплощенным верхом язычка.

Микроскульптура в виде концентрических пластин нарастания.

По структуре вещества стенка раковины состоит из тонкого мелко-кристаллического первичного слоя и очень толстого фиброзного слоя. Призматический слой отсутствует.

В брюшной створке тонкие, слегка наклоненные к бокам и незначительно расходящиеся длинные зубные пластины. Боковые примакушечные полости овальные или округленно-треугольные в сечении. Вторичные утолщения раковины отсутствуют или очень слабо развиты. В дельтириальной полости также нет вторичного утолщения и структур, напоминающих ножную опору древних атиридид.

В спинной створке двулопастной замочный отросток с тонкой насечкой миофора незначительно вдается в дельтириальную полость противоположной створки. Замочная пластина тонкая, в передней части круральными основаниями достаточно ясно разделенная на более широкую внутреннюю замочную пластину и относительно узкие внешние замочные пластины, которые слиты с внутренними прямыми гребнями. Имеется висцеральный форамен, расположенный в апикальной части створки между замочным отростком и замочным остроконечием. Вторичное утолщение умбо-



Р и с. 2. *Anathyris* sp.; ЦСГМ № 470/12; последовательные поперечные сечения раковины (x3); северо-западная окраина Кузнецкого бассейна, плавый берег р. Томи близ западного конца д. Известковый завод; верхний девон, франский ярус, соломинские слои

нальной полости незначительное, почти отсутствует. Миофрагм очень слабо развит, заметен лишь в задней части створки.

Спираль направлена к бокам раковины, состоит из большого числа оборотов. Югум трапециевидный. Югальный отросток тонкий, короткий. Югальные ветви короткие, меньше половины длины оборота (рис. 2).

Сравнение. Близкими к *Anathyris* Peetz, 1901 являются роды *Plicathyrus* Khalfin, 1946 и *Anathyrella* Khalfin, 1960. От первого он отличается прямым замочным краем, нескладчатыми боковыми склонами

створки и непрямоугольной переднею комиссурой. От второго — наличием синусовидной вдавленности на возвышении и отсутствием вторичных утолщений в умбональной полости брюшной створки.

От внешне близкого пермского рода *Comelicania* Frech, 1901 род *Anathyris* отличается длинными зубными пластинами и отсутствием на замочной пластине септального отростка, обращенного в полость спинной створки. Сходные по характеру замочного края, синуса и возвышения роды *Anathyris* и *Clavigera* Hector, 1879 различаются тем, что у последнего ректимаргинатная передняя комиссура, отсутствует висцеральный форамен и сильно развиты вторичные утолщения.

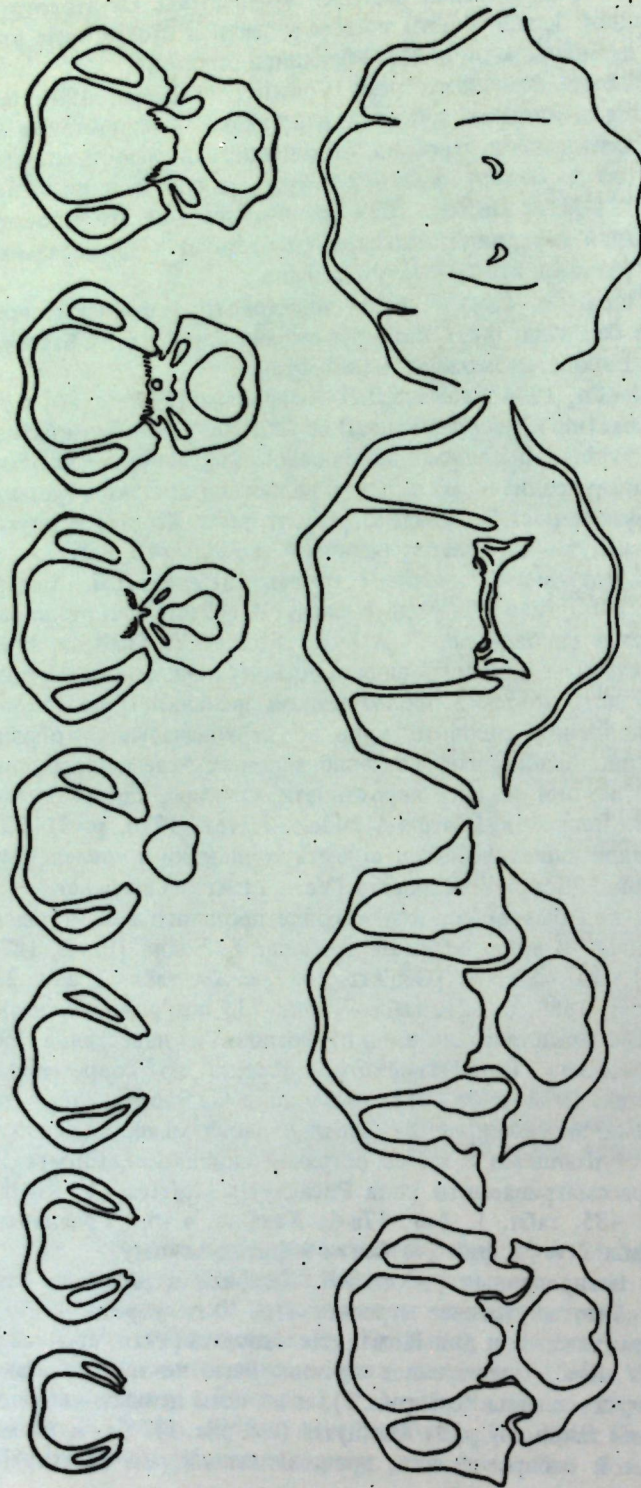
Распространение. Самые верхи живетского и франский ярус окраин Кузнецкого бассейна; франский ярус окраин Горловского бассейна и Горного Алтая. В Европе, возможно, эйфель-фран.

Род *Plicathyrus* Khalfin, 1946 выделен Л.Л. Халфиным [1946, с. 56] с типовым видом *Terebratula ezquerra* Verneuil et Archiac, 1845. Дан краткий диагноз рода: "Athyridae с непрямым замочным краем, синусами на обеих створках, двумя парами радиальных складок на каждой створке и густыми пластинчатыми знаками роста"; указано, что от рода *Athyris* и других близких родов *Plicathyrus* отличается наличием дорзального синуса, а от рода *Anathyris* — непрямым замочным краем. Позднее Л.Л. Халфин [Грацианова и др., 1960] дал для рода *Plicathyrus* значительно расширенный диагноз и другой типовой вид — *Athyris sibirica* V. Khalfina, 1940.

Ситуация с изменением типового вида подпадает под действие статьи 68 (а) Международного кодекса зоологической номенклатуры [1966], требующей восстановления типового вида по первоначальному обозначению. Соответственно необходимо изучение типовых экземпляров вида *Plicathyrus ezquerra*, но они, по всей вероятности, утеряны, как и большая часть коллекции Е. Вернейля [Garcia-Alcalde, Alvarez, 1976, p. 31–32]. Ж.Л. Гарсия -Алькальде нашел небольшую часть коллекции в университете Орсе (Orsay), но экз. *Plicathyrus ezquerra* (Vern. et Arch.) в ней нет.

Во Франции этот вид был обнаружен в конце прошлого века и описывался с изображениями в виде рисунков трижды: Е. Байле [Bayle, 1878, табл. 11, фиг. 1–4], Д.П. Элером [Oehlert, 1887, с. 29, табл. 2, фиг. 22] и Ш. Барруа [Barrois, 1889, с. 121, табл. 7, фиг. 11] под родовым названием *Athyris* M'Coу. Представители вида из Франции, из известняка Эрбе Армориканского массива (позднеэзского возраста по современным данным) [Babin et al., 1972, с. 96–97], как указал Ш. Барруа, слегка отличаются от типовых экземпляров из Испании своей менее сдавленной формой, менее выступающими и менее острыми складками. Сибирский же представитель рассматриваемого рода *Plicathyrus sibirica* (V. Khalf.) [Халфина, 1940, с. 485, табл. 1, фиг. 17а-д; Халфин, в кн.: Грацианова и др. 1960, с. 474, табл. D – 75, фиг. 14] ближе к французскому.

В последней из цитированных работ Л.Л. Халфина в диагнозе рода *Plicathyrus* указано, что внутреннее строение его, "как у рода *Athyris* M'Coу". Однако практически и для *Plicathyrus ezquerra* (Vern. et Arch.), и для *P. sibirica* (V. Khalf.) внутреннее строение было неизвестно. Нами оно изучено у сибирского вида (см. рис. 3), и по всем данным является почти тождественным таковому рода *Anathyris* (см. рис. 1). Тем не менее, как испанский, так и сибирский вид, представляющий род *Plicathyrus*,



Р и с. 3. *Plicathyrus sibirica* (V. Khalfin); ЦСГМ № 470/6; последовательные поперечные сечения раковины в приракушечной части (х8); северо-восточная окраина Кузнецкого бассейна, р. Яя, излучина выше с. Яя-Петропавловского; верхний девон, Франский ярус, вассинский горизонт

обнаруживает ряд признаков, которые позволяют отличать их от представителей рода *Anathyris*. Эти признаки следующие: нестрофический рост раковины в течение онтогенеза, отсутствие арей, ректимаргинатная передняя комиссура и резко обособленные угловатые складки на боковых склонах створок.

Указанные признаки в целом составляют отличия родового ранга. Поэтому род *Plicathyrus*, поставленный А. Буко и др. [Boucot et al., 1965] в синонимию рода *Anathyris*, мы считаем самостоятельным.

Исходя из очень большой близости *P. sibirica* (V. Khalf.) к французским экземплярам вида *P. ezquerra* (Vern. et Arch.) [Barrois, 1889, табл. 7, фиг. 11; Халфина, 1940, с. 485, фиг. 1] авторы сочли возможным дополнить диагноз рода деталями внутреннего строения *P. sibirica* (рис. 3).

Род *Plicathyrus* Khalfin, 1946

Табл. I, фиг. 2–8; рис. 3

Plicathyrus: Халфин, 1946, с. 56; Халфин в кн.: Грацианова, Зинченко, Кульков, 1960, с. 474.

Типовой вид. *Terebratula ezquerra* Verneuil et Archiac, 1845, с. 467. Верхний эмс (или эйфель?) Кантабрийских гор Испании.

Диагноз. Раковина небольшая или средних размеров, пяти- или семиугольного очертания с изогнутым замочным краем. Арей отсутствуют. На обеих створках сильно развиты синусы, ограниченные резкими складками, по бокам от которых располагается по вдавленности. С внешней стороны каждая из этих боковых вдавленностей ограничена резким ребром. На каждой из створок, таким образом, находятся по три вдавленности, одна из которых является синусом, и по четыре складки. Передняя комиссура ректимаргинатная.

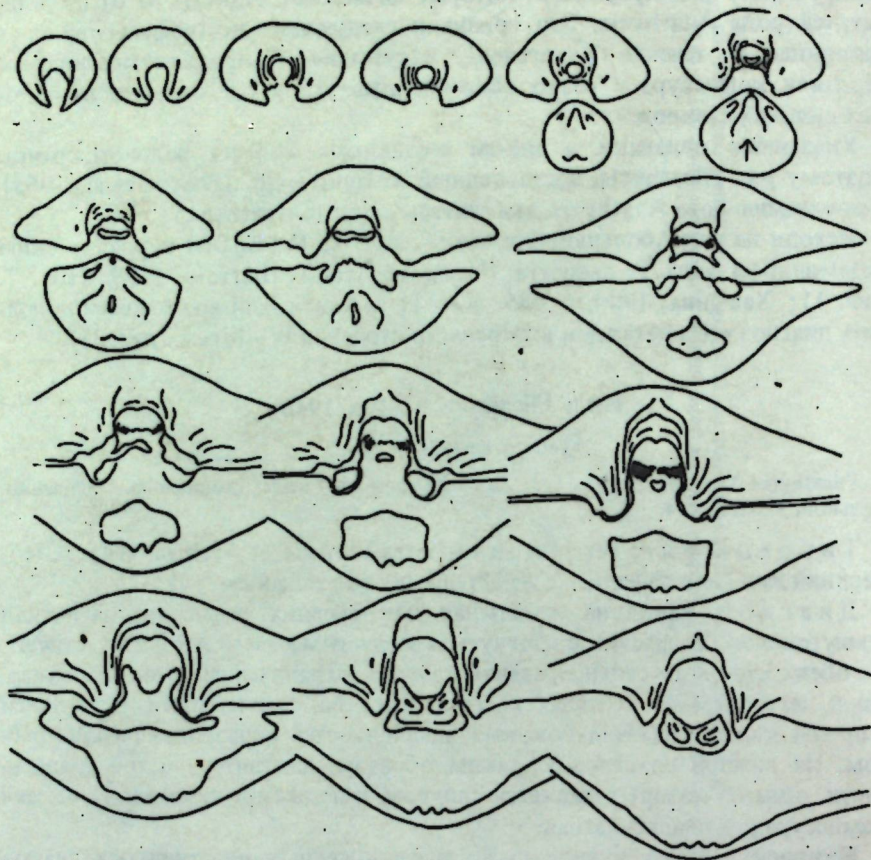
Микроскульптура в виде густо расположенных пластинчатых знаков нарастания.

По структуре вещества стенка раковины построена тонким мелкокристаллическим первичным слоем и более толстым фиброзным слоем. Призматический слой отсутствует.

Внутреннее строение створок аналогично таковому рода *Anathyris* Peetz (см. рис. 1). В брюшной створке тонкие, слегка наклоненные к бокам и незначительно расходящиеся длинные зубные пластины. Вторичные утолщения раковины отсутствуют или очень слабо развиты. В дельтириальной полости также нет вторичного утолщения и структур, удобных для опоры древних атиридов.

В спинной створке двулопастной замочный отросток с тонкой насечкой миофора незначительно вдаётся в дельтириальную полость противоположной створки. Замочная пластина тонкая, в передней части разделенная на внутренние и внешние замочные пластины. Имеется висцеральный форамен, расположенный в апикальной части створки между замочным отростком и замочным краем. Вторичное утолщение умбональной полости слабо развито. Миофрагм низкий и короткий, заметный лишь в задней части створки. Строение брахидия неизвестно.

Сравнение. От близкого рода *Anathyris* Peetz рассматриваемый род отличается изогнутым замочным краем, ректимаргинатной передней



Р и с. 4. *Anathyrella peetzi* (Khalfin); ЦСТМ № 470-216; последовательные поперечные сечения раковины в примакушечной части (х3,5); Горный Алтай, водораздел р. Кызыл-чин и Чаган-узун; верхний девон, франский ярус, нижнефранский подъярус

комиссурой и наличием на боковых склонах каждой створки пары резко обособленных складок.

Распространение. Франский ярус Кузнецкого бассейна. В Западной Европе верхний эмс (или эйфель?).

Род *Anathyrella* Khalfin, 1960 выделен Л.Л. Халфиным [Грацианова и др., 1960, с. 476]. В качестве типового вида указан *Anathyris ussovi* Khalfin, 1933 и дан следующий диагноз: "Раковина достигает крупных размеров, развита по ширине, с прямым замочным краем. Синус и возвышение хорошо, иногда гипертрофированно развиты, причем возвышение остается нерасчлененным, скульптура и внутреннее строение, как у рода *Anathyris Peetz*".

Состав рода Л.Л. Халфиным не определен, но в этой же работе, где устанавливается род *Anathyrella*, кроме типового, с этим родовым названием описан еще один вид *A. tyzhnovi* (Khalfin, 1933). У двух названных видов внутреннее строение изучено методом параллельных срезов и описано их автором в более ранней работе [Халфин, 1933, с. 112-117, рис. 4, 5].

Наиболее характерно для них наличие хорошо развитого замочного отростка. Обильное отложение в апикальной части раковины вторичного раковинного вещества отмечено лишь для вида *Anathyrella ussovi*. По зарисовкам срезов *A. tyzhnovi* можно отметить, что у этого вида мощного апикального утолщения нет.

В соответствии с первичным диагнозом рода *Anathyrella* по внешним признакам к нему должен быть отнесен еще вид *Anathyris peetzi* Khalfin, 1932 [Халфин, 1932, с. 19, табл. 3, фиг. 53-55].

Внутреннее строение этого вида впервые изучено нами (рис. 4). Чтобы исключить экологическую обусловленность возможных вариаций внутреннего строения, были взяты экземпляры как из терригенных отложений нижнего франа типовой площади (район г. Искитим Новосибирской области), так и из одновозрастных им известняков юго-восточного Алтая (водораздел рек Кызыл-чин и Чаган-узун). Те и другие имеют характерное утолщение стенок дельтириальной полости брюшной створки и по внутреннему строению тождественны представителям вида *Anathyrella ussovi*. Это позволяет считать рассматриваемый вид принадлежащим роду *Anathyrella*.

С другой стороны, вид *A. tyzhnovi* не является, по-видимому, самостоятельным. Имея слабо выраженные вторичные утолщения и всегда меньшие размеры, чем *Anathyrella ussovi*, он представляет, скорее всего, молодые экземпляры последнего вида.

Л.Л. Халфин [Грацианова и др., 1960] для рассматриваемого рода дал неправильную информацию о внутреннем строении, считая его аналогичным таковому рода *Anathyris*, хотя ранее указывал [Халфин, 1933] на существование отчетливых различий между типовыми видами рода *Anathyrella* и *Anathyris*. В этом свете в диагноз рода *Anathyrella* внесены соответствующие изменения и дополнения.

Р о д *Anathyrella* Khalfin, 1960

Табл. II, фиг. 1-7, рис. 4.

Anathyrella: Халфин в кн.: Грацианова и др., 1960, с. 476.

Типовой вид: *Anathyris ussovi* Khalfin, 1933, с. 112, табл. 3, фиг. 1-4, рис. 4. Франский ярус северо-западной окраины Кузнецкого бассейна.

Д и а г н о з. Раковина крупная, вытянутая в ширину. Замочный край длинный, прямой. Синус и возвышение хорошо, иногда гипертрофированно развиты. Возвышение всегда остается нерасчлененным. Синус обычно ограничен складками, начинающимися от самой макушки и резко обособленными от боковых частей створки. Линейные ареи хорошо выражены на обеих створках. Боковые стороны створок лишены складок или ребер. Передняя комиссура парасулькатная с округлым язычком. Микроскульптура в виде концентрических пластин нарастания.

Стенка раковины состоит из тонкого мелкокристаллического первичного слоя и очень толстого фиброзного слоя. Призматический слой отсутствует.

В брюшной створке массивные вертикальные, слабо расходящиеся зубные пластины, обычно слитые с боковыми стенками. Боковые прима-

кушечные полости слабо развиты или не выражены. В дельтириальной полости сильно развито вторичное утолщение стенок (возможно, аналогичное ножной опоре древних атиридид).

В спинной створке массивный двулопастной, сильно вдающийся в дельтириальную полость противоположной створки замочный отросток, переходящий к переднему краю в массивную замочную пластину. В умбональной полости также сильно развито вторичное утолщение. Висцеральный форамен в виде тонкой изогнутой трубки, соединяющей умбональную полость с апикальной частью створки. На открытых створках висцеральный форамен виден между замочным отростком и замочным краем. Септы нет. Мюфрагм невысокий, но отчетливый. Кроме мюфрагма, имеются два субпараллельных валика, ограничивающих с боков мускульные отпечатки.

Сравнение. От близкого рода *Anathyris* Peetz род *Anathyrella* отличается обычно очень широким синусом, нерасчлененным возвышением и деталями внутреннего строения.

Позднетриасовый род *Majkopella* Moisseev [Дагис, 1962] несколько сходен с *Anathyrella* по внешнему виду, но отличается слабо развитыми синусом и возвышением, а также тем, что висцерального форамена у него нет.

Распространение. Франский ярус Кузнецкого и Горловского бассейнов и Горного Алтая.

ЛИТЕРАТУРА

- Грацианова Р.Т., Зинченко В.Г., Кульков А.П. Тип Brachiopoda. Плеченогие. — В кн.: Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Новосибирск: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. Средний палеозой, с. 422–480.
- Грунт Т.А. Атирииды Русской платформы. М.: Наука, 1980. 163 с. (Тр. ПИН АН СССР, Т. 182).
- Дагис А.С. Некоторые новые и малоизвестные верхнетриасовые атирииды. — Науч. сообщ. Ин-та геологии и геофизики АН ЛитССР, 1962, т. 14, с. 59–81.
- Дагис А.С. Триасовые брахиоподы (морфология, система, филогения, стратиграфическое значение и биогеография). Новосибирск: Наука, 1974. 385 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 214).
- Лихарев Б.К., Макридин В.П., Никифорова О.И., Ржонсницкая М.А. Надсемейство Athyracea. — В кн.: Основы палеонтологии. Мшанки, брахиоподы. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 280–286.
- Ляшенко А.И. Атлас брахиопод и стратиграфия девонских отложений центральных областей Русской платформы. М.: Гостехиздат, 1959. 450 с.
- Ляшенко А.И. Брахиоподы и стратиграфия нижнефранских отложений Южного Тимана и Волго-Уральской нефтегазоносной провинции. М.: Недра, 1973. 278 с. (Тр. ВНИГНИ; Вып. 134).
- Международный кодекс зоологической номенклатуры, принятый XV Международным зоологическим конгрессом. М.: Наука, 1966. 100 с.
- Наливкин Д.В. Брахиоподы Главного девонского поля. — В кн.: Фауна Главного девонского поля. М.: Изд-во АН СССР, 1941, ч. 1, с. 139–226.
- Наливкин Д.В. Брахиоподы. — В кн.: Атлас руководящих фаун СССР. Т. 3. Девонская система. М.: Госгеолтехиздат, 1947, с. 63–131.
- Основы палеонтологии: Мшанки, брахиоподы. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 115–324.
- Петц Г. Материалы к познанию фауны девонских отложений окраин Кузнецкого угленосного бассейна. СПб., 1901. 393 с. (Тр. Геол. части кабинета; Т. 4).
- Халфин Л.Л. Верхнедевонские брахиоподы Черепанова брода на р. Яе. Новосибирск: ОГИЗ, 1931. 30 с. (Тр. Н.-я. угольн. ин-та Востугля. Сер. Г; Вып. 2).

- Халфин Л.Л. Нижнефранские брахиоподы окраин Кузнецкого каменноугольного бассейна и Горловского угленосного района. — Изв. Зап.-Сиб. геол.-развед. треста, 1932, т. 12, № 2, с. 1–48.
- Халфин Л.Д., Род *Atathyris* Peetz в сибирском девоне. — В кн.: Сборник, посвященный М.А. Усову. Томск: изд-во, 1933а, с. 108–133.
- Халфин Л.Л. Верхний девон с. Жарковского на реке Яе. Новосибирск и др.: Гос. науч.-техн. горн. изд-во, 1933б, 71 с.
- Халфин Л.Л. Среднедевонские брахиоподы с. Лебедянского Анжеро-Судженского района. — Изв. Том. индустр. ин-та, 1937, т. 57, вып. 1, с. 85–148.
- Халфин Л.Л. О палеозойской фауне Сибири и задачах сибирской палеонтологии. — Изв. ЗСФАН СССР, Сер. геол., 1946, № 1, с. 44–69.
- Халфин Л.Л. Фауна и стратиграфия девонских отложений Горного Алтая. Томск, 1948. 464 с. (Изв. Том. политехн. ин-та; Т. 65. Вып. 1).
- Халфина В.К. О верхнедевонской фауне с. Яя-Петропавловского (Кузбасс). — В кн.: Тр. Науч. конф. по изуч. и освоению производ. сил Сибири. Томск, 1940. Т. 2, с. 475–500.
- Babin C., Cavet P., Lardeux H., Morzadec P. et al. Le devonien du Massif armoricain. — Bull. Soc. géol. France, 1972, 7^e sér., t. 14, p. 94–109.
- Barrois Ch. Faune du calcaire d'Erbray. Lille: Soc. géol. Nord, 1889. Т. 3. 364 p.
- Bayle C.E. Explication de la carte géologique de la France. P., 1878. Vol. 4. pt. 1. 158 pl.
- Boucot A.J., Johnson J.G., Pitrat Ch.W., Staton R.D. Order Spiriferida. — In: Treatise on invertebrate paleontology. Pt H. Brachiopoda. The Univ. of Kansas press, 1965, vol. 2, p. H632–H728.
- Buch L. Beiträge zur Bestimmung der Gebirgsformationen in Russland. — Arch. Mineral., geogn. Bergbau Hüttenk., 1840, Bd. 15, N 1, S. 3–128.
- Davidson Th. A monograph of the British fossil Brachiopoda. Devon: Palaeontograph. Soc., 1864/1865, vol. 3, pt 6, p. 1–131.
- Frech F. Die Dyas. — Lethaea palaeoz., 1901, vol. 2, N 3, p. 435–578.
- Garcia-Alcade J.L., Alvarez F. Precisiones taxonomicas sobre algunas especies de braquiopodos de la colleccion Verneuil. — Trabajos de Geol. Univ. Oviedo, 1976, N 8, p. 31–57.
- Hector J. On the fossil Brachiopoda of New Zealand. — N.Z. Inst. Trans. and Proc., 1879, vol. 11, p. 537–539.
- McCoy F. A synopsis of the characters of the Carboniferous limestone fossils of Ireland. — Ed. by M.N. Gill. Dublin: Univ. press, 1844, p. 6–274.
- Oehlert D.P. Brachiopodes. — In: Fischer P.H. Manuel de conchyliologie et de paleontologie conchyliologique, ou Histoire naturelle des mollusques vivants et fossiles, pt II. P.: F. Savvy, 1887, p. 1189–1334.
- Phillips J. Figures and descriptions of the Palaeozoic fossils of Cornwall, Devon, and West Somerset. L., 1841, p. 1–231.
- Treatise on invertebrate paleontology. Pt H. Brachiopoda. N.Y.: Univ. Kansas press and Geol. Soc. Amer., 1965. Vol. 1, p. H3–H523; Vol. 2, p. H524–H927.
- Verneuil E., Archiac A. Note sur les fossiles du terrain paléozoïque des Asturies. — Bull. Soc. géol. France, Paris, 1845, (2), p. 458–480.

МОРФОЛОГИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ ЭЛЬФИДИИД (FORAMINIFERA)

Для классификации эльфидиид наиболее важными признаками являются система каналов с относящимися к ней ретральными отростками, а также степень их развития. В отношении системы каналов большинство исследователей имеют единодушное мнение, что эта система состоит из спирального, меридиональных и пупочных вертикальных каналов. Однако представление об их строении и присутствии у тех или иных родов различное. Наиболее общее разногласие появилось еще в прошлом столетии, когда ряд исследователей, начиная с В. Карпентера [Carpenter, 1861; Bütschli, 1880; Galloway, 1933; Glaessner, 1948; Волошинова, 1958; Волошинова, Кузнецова, 1964; Волошинова и др., 1970], стали считать, что для рода *Elphidium* наряду с выпуклыми межсептальными мостиками и соответствующими им полыми трубками (т.е. ретральными отростками) характерна сложная система спиральных и меридиональных каналов. Другие исследователи [d'Orbigny, 1826, 1846; Williamson, 1958; Cushman, 1928; Крашенинников, 1960; Гудина, 1966] признавали наличие пупочных вертикальных и спиральных каналов, но интерсептальным полостям, образующимся в результате раздвоения периферических частей септ, не придавали значения меридиональных каналов. Предполагалось, что эти интерсептальные полости не имеют связи с внешней средой и не выполняют функции каналов.

В последние годы с применением сканирующего микроскопа получены новые данные относительно детальной внешней и внутренней морфологии раковин эльфидиид [Hansen, Reiss, 1971; Haynes, 1973; Udjii, 1975], которые в основном подтвердили прежние представления. Однако появились и такие результаты, которые привели к ревизии систематического положения некоторых форм, например плейстоценовых, относимых ранее к роду *Protelphidium* [Banner, Culver, 1978], а в крайних случаях — к пересмотру устоявшихся взглядов на систематику эльфидиид и нонионид [Hansen, Lykke-Andersen, 1976].

Исследования четвертичных и современных эльфидиид, проведенные авторами в последние годы, дали большой материал для выявления деталей морфологии раковин, необходимых для диагностики родов. Поскольку объяснение морфологии раковины тесно связано с определяющими их терминами, начнем изложение с терминологии. Этому вопросу немало уделялось внимания в отечественной и зарубежной литературе. Тем не менее до сих пор многие термины понимаются неоднозначно.

Семейство *Elphidiidae* Galloway, 1933 согласно наиболее крупным сводкам по классификации фораминифер [Основы палеонтологии, 1959; Loeblich, Tappan, 1964] рассматривается в надсемействе *Rotaliidea* и имеет систему каналов различной сложности у различных его представителей.

Спиральные каналы (spiral canals), по определению Н.А. Волошиновой, — "узкие замкнутые пространства, симметрично расположенные по обеим сторонам инволютной раковины". Как показали преды-

дущие и наши исследования, они могут иметь в сечении разную форму у различных родов: округлую — у родов *Elphidium*, *Canalifera*, *Elphidiella*, *Retroelphidium* (табл. III, фиг. 1–3); овально-удлиненную — у *Cribroelphidium* (табл. III, фиг. 4). Определение и положение этих каналов у эльфидиид не вызывает дискуссии.

Меридиональные каналы (subsutural canals). Под этим названием имеются в виду пространства (или полости, как мы будем называть их в дальнейшем), расположенные под швами между камерами. Но, как выяснилось еще на ранней стадии изучения эльфидиид, эти полости у различных эльфидиид имеют разную форму и несколько различную природу. Как указывали Н.А. Волошинова и др. [1970] и Х. Хансен и А.-Л. Ликке-Андерсен [Hansen, Lykke-Andersen, 1976, фиг. 2], их происхождение связано со способом образования камеры с помощью дополнительной висячей септы, или септальной пластинки (septal flap). Термин "висячая септа" используется Волошиновой для стенки последующей камеры, нарастающей параллельно септальной поверхности предыдущей камеры. Висячая септа (или септальная пластинка) может соответствовать по величине всей септальной поверхности камеры, как полагает Х. Уджие [Udjii, 1975], или быть неполной и короткой, по мнению большинства исследователей. Это же наблюдалось нами у некоторых эльфидиид (табл. III, фиг. 5, 6). Между висячей септой и септальной поверхностью предыдущей камеры образуется межсептальная полость, которую Волошинова и др. [1970] отождествляют с меридиональным или подшовным каналом, считая их синонимами. По мнению Волошиновой, "большей частью подшовные каналы имеют вид трехгранных в сечении внутрисептальных полостей и не являются в полной мере "каналами", как их определил А. Смаут" [там же, с. 32]. В том, что межсептальные, или межлокулярные (interlocular, по [Hansen, Lykke-Andersen, 1976]), полости и подшовные каналы имеют различное строение и характерны для разных родов, и заключается упомянутое выше разногласие относительно наличия или отсутствия каналов у ряда эльфидиид. Суть его достаточно убедительно показали Хансен и Ликке-Андерсен [Hansen, Lykke-Andersen, 1976], проведя детальнейшие исследования на многочисленных раковинах эльфидиид и нонионид.

Как начало развития межсептальной полости, по-видимому, можно рассматривать глубоко погруженные швы с отверстиями на них у форм, относимых нами ранее к роду *Protelphidium* — *P. lenticulare* и *P. ustulatum*. Последний условно относился другими исследователями к *Elphidium* [Todd, 1975 и др.]. Как показали результаты новых исследований, эти раковины не имеют ни ретральных отростков, ни мостиков. На шлифах также не обнаружено и каналов (табл. III, фиг. 7, 8). Однако на муляжах внутреннего строения раковины, изображенных в работе Хансена и Ликке-Андерсен, наблюдается спиральный канал [Hansen, Lykke-Andersen, 1976; табл. I3, фиг. 11, 12]. Это дает основание рассматриваемые формы относить к эльфидидам, а по ряду других признаков (отсутствие четко выраженной системы каналов, своеобразный характер швов и пупочной области и др. (см. табл. IV, фиг. 1, 2) выделить в новый род, названный *Toddinella* в честь американской исследовательницы Р. Тодд, впервые описавшей типовой вид *Elphidium ? ustulatum*.

У некоторых эльфидиид швы глубоко погружены, в результате чего образуется межсептальная полость (interlocular space), (табл. 1, фиг. 9–11). В отдельных случаях она перекрывается вторичной слоистой формирующихся позднее камер. Этот тип образования камеры и межсептальной полости, который характерен, как полагают Х. Хансен и А.-Л. Ликке-Андерсен, для *Elphidium* (в их широком понимании этого рода, а в нашем — для *Elphidium*, *Criboelphidium*, *Retroelphidium*, *Canalifera*), отличается от другого типа образования камер, когда возникает подшовный канал (subsutural canal) [Hansen, Lykke-Andersen, 1976, фиг. 6]. В этом случае при соединении с предыдущей камерой внешний слой стенки пересекает шов и образует вторичный слой на всей более старой части раковины. Внутренний слой покрывает предыдущую септу так же, как и височная септа. В том месте, где она отделилась от внешнего слоя, в области шва формируется, дублируя внутренний слой, подшовный канал. Такой тип образования наблюдается у представителей рода *Elphidiella* [Hansen, Lykke-Andersen, 1976, табл. 16; фиг. 7, табл. 17, фиг. 2, 8]. Хансен и Ликке-Андерсен предлагают термин "подшовный канал" употреблять только для рода *Elphidiella* и не путать его с термином "междукулярная", или, как мы называем, межсептальная, полость. Как они указывают, подшовные каналы не гомологичны межсептальным полостям, развитым у *Elphidium* (а также близкородственных ему родов: *Canalifera*, *Retroelphidium*, *Criboelphidium* и др.) и у некоторых ноннионид. С этими исследователями, видимо, следует согласиться, разграничивая эти два термина как отражающие не только два типа строения меридиональных (септальных) каналов, но и различия во внешнем строении в области швов и в осуществлении связи с внешней средой.

Помимо уже описанных межсептальных полостей, Ф. Баннер и С. Кульвер [Banner, Culver, 1978] при исследовании плейстоценовых и более древних представителей рода *Protelphidium* обнаружили полости, расположенные вблизи пупочных концов швов раковины. Эти полости они называли межкамерными лакунами (intercameral lacuna). Межкамерная лакуна — узкая полость, которая формируется в результате слияния по периферическому краю раковины вогнутой боковой стенки последующей камеры с предыдущей септальной поверхностью (табл. IV, фиг. 3). Это, возможно, тот случай, когда височная септа, или септальная пластинка, соответствует по величине всей септальной поверхности (табл. V, фиг. 3). Межкамерная лакуна, как указывают Ф. Баннер и С. Кульвер, характерна только для плейстоценовых форм. Для них также характерен и ряд других признаков: отсутствие непрободенных пупочных пластин, которые имеются у более древних представителей рода *Protelphidium*, отсутствие столбикоподобной грануляции, соединяющей пупочные пластинки более ранних и поздних оборотов между собой, наличие дополнительных латеро-умбиликальных устьев (табл. XIV, фиг. 5, 6), связывающих межкамерную лакуну с внешней средой, и дополнительных устьев (табл. IV, фиг. 4), которые связывают межкамерную лакуну с полостью предыдущей камеры. Межкамерная лакуна у шва покрыта довольно густой и разнообразной по форме грануляцией (табл. V, фиг. 5а,б), среди которой видны дополнительные латерально-умбиликальные устья, обнаруженные только с помощью сканирующего микроскопа. На этом основании Баннер и

Кульвер выделили плейстоценовые формы в новый род *Haynesina*. Наши исследования полностью подтвердили выводы этих авторов. Лишь в диагнозе рода дано дополнение относительно устья. Одни виды этого рода имеют щелевидное, другие — дырчатое устье, тогда как, по Баннеру и Кульверу, устье — в виде щели.

Как уже не раз отмечалось в литературе, возникновение открытых лакун в области швов (междукулярные полости) делает раковину механически непрочной, что компенсируется развитием ретральных отростков цитоплазмы и соответствующих им различного рода "мостиков" на швах между камерами или непосредственно на камерах. Термин "ретральные отростки", как относящийся, по определению В. Карпентера [Carpenter et al., 1862], к пальцеобразным выростам цитоплазмы в области швов, не должен употребляться в связи с характеристикой скелета раковины.

Следы ретральных отростков можно видеть изнутри камеры в виде полых трубок (табл. III, фиг. 6) или на муляжах [табл. III, фиг. 12; Hansen, Lykke-Andersen, 1976, табл. 2, фиг. 2; табл. 4, фиг. 3]. Совершенно справедливо отмечают Хансен и Ликке-Андерсен, что ретральные отростки присутствуют у многих представителей эльфидиид, но при этом наблюдается различная степень их развития, от слабой у *Criboelphidium* до значительной у *Elphidium*, что также может быть, по нашему мнению, одним из существенных диагностических признаков отдельных родов семейства эльфидиид. На поверхности раковин ретральным отросткам соответствуют межсептальные (у рода *Elphidium*) и септальные (у родов *Retroelphidium* и *Criboelphidium*) мостики. Определения этих терминов четко даны в работе Волошиновой и др. [1970].

Межсептальные мостики — «выпуклые ребра» на поверхности камер, протягивающиеся между выпуклыми септальными швами на всю длину камеры или несколько менее » (с. 26). Межсептальные мостики и соответствующие им полые трубки наблюдаются на нашем материале у рода *Elphidium* (табл. IV, фиг. 6, 7).

Септальные мостики, как отмечает Волошинова, подразделяются на два типа:

а) полые септальные мостики — "полые выросты стенки заднего края камер, направленные назад, т.е. по направлению предшествующих камер" (с. 27). На нашем материале они наблюдались у рода *Retroelphidium* (табл. V, фиг. 2–5). У рода *Canalifera* мостики и соответствующие им полые трубки начинаются на швах и продолжаются на поверхности камер (табл. V, фиг. 1);

б) сплошные септальные мостики — промежутки между септальными отверстиями у рода *Criboelphidium* (табл. V, фиг. 6).

Следует отметить, что Хансен и Ликке-Андерсен предложили заменить эти термины одним, дав им название "понтикулы" (от латинского слова *ponticulus* — маленький мостик). Нам представляется это нецелесообразным, поскольку этот один "всеобъемлющий" термин не подчеркивает различий конструкции укрепления раковины в области швов. Различия в строении межсептальных и септальных мостиков отражают родовую принадлежность тех или иных форм, что, как будет показано ниже, не принимается Хансеном и Ликке-Андерсен.

Межсептальные и септальные мостики разделены углублениями на швах. Долгое время в литературе до появления возможности изучения с применением сканирующего микроскопа обсуждался вопрос, имеются ли в этих углублениях отверстия, связывающие межсептальные полости с внешней средой [Jepps, 1942; Крашенинников, 1960; Волошинова, Кузнецова, 1964; Гудина, 1964, 1966; Волошинова и др., 1970 и др.]. Исследования последних лет показали, что эти углубления могут быть различной формы и несут отверстия, прикрытые в различной степени грануляцией раковинного материала (табл. IV, фиг. 6, 7; табл. V, фиг. 1–6). Таким образом, становится ясной функция этих отверстий и межсептальных полостей, выполняющих роль коммуникаций организма с внешней средой. Для этих отверстий на швах мы принимаем название "фоссетты" ["fossettes" Hansen, Lykke-Andersen, 1976]. К сожалению, парафоссетты (parafossettes), приуроченных к межсептальным мостикам у эльфидиид, мы не наблюдали. Кроме того, наблюдается дополнительные апертуры, связывающие межкамерные лакуны с полостью камеры (табл. IV, фиг. 5).

Иначе осуществляется связь подшовных каналов с внешней средой у эльфидиэлл. Подшовные каналы у них имеют, по терминологии Волошиновой, наружные отростки (divergent canals, sutural canals или convecting canals, по Хансену и Ликке-Андерсен). Они как бы "прорезают" внешний слой раковины, который покрывает швы. Они могут располагаться на всех швах попарно, иногда чередуясь, или на некоторых швах в виде одного ряда отверстий. Этот признак послужил Волошиновой одним из оснований для разделения эльфидиэлл на две группы [Волошинова, Кузнецова, 1964], а впоследствии и для разделения их на несколько самостоятельных родов — *Elphidiella* Cushman, Saidovella. Voloshinova et Kuznetzova, *Pseudoelphidiella* Voloshinova et Kuznetzova [Волошинова и др., 1970]. Нельзя не согласиться с Волошиновой и Кузнецовой, что эти формы имеют значительные различия, но являются ли они родовыми, на данном этапе исследования трудно сказать. Мы склонны оставить эти формы в объеме рода *Elphidiella* Cushman (табл. VI).

Прежде чем перейти к рассмотрению систематического положения изученных нами эльфидиид, мы остановимся на еще одном существенном морфологическом признаке — микроструктуре стенки. У представителей семейства эльфидиид она считалась радиально-лучистой [Основы палеонтологии, 1959; Loeblich, Tappan, 1964]. При этом из рода *Elphidium* уже были исключены такие виды, как "*Elphidium*" incertum Williamson, *E. asklundi* Brotzen и некоторые другие, у которых оказалась зернистая по микроструктуре стенка. На основании этого они были отнесены к роду *Cribrononion* Thalmann, 1946 семейства *Nonionidae*. Однако зернистость стенки была выявлена также и у других представителей эльфидиид, как ископаемых, так и современных [Крашенинников, 1960; Троицкая, 1973; Фораминиферы . . ., 1979]. Они были включены в состав рода *Canalifera* Krasheninnikov, 1960, который, как было показано выше, по системе каналов и присутствию мостиков следует оставить в семействе эльфидиид.

Таким образом, последнее будет включать роды как с радиально-лучистой (*Elphidium*, *Cribrononion*, *Retroelphidium*, *Haynesina*, *Toddinella*, *Elphidiella*), так и с зернистой стенкой (*Canalifera*). Следовательно, нельзя

согласиться с Лебликом и Тэппен, которые в предложенной ими классификации фораминифер и более поздней ее ревизии [Loeblich, Tappan, 1964, 1974] придают микроструктуре стенки высокий таксономический ранг — ранг надсемейства. Это привело к тому, что роды с зернистой стенкой раковины, такие, как *Nonion*, *Cribrononion*, были помещены в надсемейство *Cassidulinidea*, с которыми они не имеют ничего общего по другим признакам. Представители же семейства *Cassidulinidae* и *Islandiellidae*, близкие по типу строения раковины, но имеющие различную по микроструктуре стенку, оказываются в разных надсемействах — *Cassidulinidea* и *Buliminidea*. На неприемлемость столь высокого таксономического ранга микроструктуры стенки указывают также Хансен и Ликке-Андерсен в цитируемой выше работе. Они считают этот признак видовым. Нам представляется, что с этим также нельзя согласиться. В совокупности с другими признаками внешней и внутренней морфологии раковины микроструктура стенки у представителей эльфидиид, на наш взгляд, является родовым признаком. Принимая во внимание рассмотренную выше характеристику эльфидиид на изученном материале из плейстоценовых отложений и современных морей Севера и Дальнего Востока СССР, мы выделяем следующие роды семейства *Elphidiidae* Galloway, 1933: *Elphidium* Montfort, 1808, *Retroelphidium* Voloshinova, 1970, *Cribrononion* Cushman et Bronnimann, 1948, *Haynesina* Banner et Culver, 1978¹, *Toddinella* Gudina et Levitchuk, gen. nov., *Canalifera* Krasheninnikov, 1960, *Elphidiella* Cushman, 1936, краткие диагнозы которых приведены ниже. Коллекция хранится в монографическом отделе Сибирского центрального геологического музея ИГиГ СО АН СССР.

ОТРЯД ROTALIDA

НАДСЕМЕЙСТВО ROTALINDEA EHRENBERG, 1839

СЕМЕЙСТВО ELPHIDIIDAE GALLOWAY, 1933

Род *Elphidium* Montfort, 1808

Табл. III, фиг. 1, 5, 9; табл. IV, фиг. 6

Elphidium: Montfort, 1808, p. 15; Cushman, 1930, pt. 7, p. 17 (part); Волошинова и др., 1970, с. 150; Фораминиферы . . ., 1979, с. 162.
Polystomella: Lamarck, 1822, vol. 7, p. 625.

Типовой вид — *Nautilus macellus* Fichtel et Moll, 1798; Средиземное море, современный.

Д и а г н о з. Раковина инволютная, иногда с килеватым, шиповатым периферическим краем. Швы выпуклые. Поверхность камер ребристая за счет многочисленных выпуклых межсептальных мостиков правильной удлиненной формы. Фоссетты узкие. Система каналов состоит из меридиональных каналов (типа межсептальных полостей), связанных между собой спиральными и пупочными вертикальными каналами. Устье и форамен дырчатые в основании септальной поверхности, иногда с добавочными отверстиями на септах. Стенка радиально-лучистая.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Эоцен — современные. Тропическая область.

¹ Описание рода *Haynesina* см. в статье Л.К. Левчук в настоящем сборнике.

Род *Retroelphidium* Voloshinova, 1970

Табл. III, фиг. 3, 11; табл. V, фиг. 2-5

Retroelphidium: Волошинова, 1970, с. 155; Фораминиферы ..., 1979, с. 165.

Типовой вид — *Elphidium longipontis*, Stshedrina, 1962; Белое море, современный.

Диагноз. Раковина инволютная (иногда не полностью), обычно с закругленным периферическим краем. Швы углубленные с отчетливыми полными неправильной формы септальными мостиками и фоссеттами. В пупочной области монолитная или разделенная на части шишка из непористого раковинного материала. Система каналов состоит из меридиональных (типа межсептальных полостей) и спиральных каналов. Пупочные вертикальные каналы редко развиты у мегасферических генераций. Устье и форамен дырчатые в основании септальной поверхности. Стенка радиально-лучистая.

Распространение. Миоцен — современные. Арктическая и Бореальная области.

Род *Criboelphidium* Cushman et Bronnimann, 1948

Табл. III, фиг. 4; табл. V, фиг. 6

Criboelphidium: Cushman, Bronnimann, 1948, p. 18; Волошинова, 1958, с. 168; Волошинова и др., 1970, с. 164; Фораминиферы ..., 1979, с. 174.

Типовой вид — *Criboelphidium vadeszens* Cushman et Bronnimann, 1948; Тринидад, Вест-Индия, современный.

Диагноз. Раковина полуинволютная, с широкозакругленным периферическим краем. Швы широкие, углубленные со сплошными септальными мостиками, не выходящими за пределы швов. Фоссетты округлые. Пупочная область и швы покрыты грануляцией раковинного материала. Система каналов состоит из меридиональных (типа межсептальных полостей) и спиральных каналов. Устье ситовидное или щелевидное в основании септальной поверхности. Стенка радиально-лучистая.

Распространение. Оligоцен — современные. Арктическая и Бореальная области.

Род *Toddinella* Gudina et Levtschuk, gen. nov.

Табл. III, фиг. 7, 8; табл. IV, фиг. 1, 2

Типовой вид — *Elphidium? ustulatum* Todd, 1957; Северо-Восточная Аляска, р. Картер-Крик, палеоген (?).

Диагноз. Раковина инволютная, периферический край от суженного до закругленного. Пупочная область от уплощенной до сильно вздутой. Швы без мостиков в различной степени сигмоидально-изогнутые и в средней части имеющие удлиненные фоссетты, покрытые грануляцией раковинного материала. Система каналов не развита; по данным Хансена и Ликке-Андерсен [Hansen, Lykke-Andersen, 1976], наблюдается слабо развитый спиральный канал. Устье не наблюдается, форамен имеет ряд отверстий в основании септальной поверхности. Стенка радиально-лучистая.

Сравнение. От рода *Elphidium* Montfort, 1808 отличается отсут-

ствием межсептальных мостиков, наличием удлиненных фоссетт в средней части швов, неразвитой системой каналов.

От рода *Retroelphidium* Voloshinova, 1970 отличается суженным периферическим краем, отсутствием септальных мостиков и фоссетт между ними, отсутствием пупочной шишки, неразвитой системой каналов.

От рода *Criboelphidium* Cushman et Bronnimann, 1948 отличается отсутствием сплошных септальных мостиков, округлых многочисленных фоссетт, грануляции, покрывающей пупочную область, неразвитой системой каналов.

От рода *Protelphidium* Haynes, 1956 отличается сигмоидально-изогнутыми швами, наличием удлиненных фоссетт на швах, отсутствием непрободенных пупочных пластин, заполняющих гранулированную пупочную область.

От рода *Haynesina* Banner et Culver, 1978 отличается отсутствием межкамерных лакун, дополнительных латерально-умбиликальных устьев, связывающих межкамерную лакуну с внешней средой, и дополнительных устьев, связывающих межкамерную лакуну с полостью камеры.

Состав рода. Два вида: *Toddinella ustulata* (Todd), *T. lenticulare* (Gudina).

Распространение. Палеоген (?) — четвертичные. Бореальная область.

Род *Canalifera* Krashenninnikov, 1960

Табл. III, фиг. 2, 6, 10, 12; табл. V, фиг. 1

Canalifera; Крашенинников, 1960, с. 59; Фораминиферы ..., 1979, с. 160.

Типовой вид — *Elphidium eichwald* Bogdanowicz, 1949; Северный Кавказ, миоцен.

Диагноз. Раковина инволютная. Швы с полыми септальными мостиками, правильной удлиненной формы, занимающими часть (иногда до половины) длины камеры. Фоссетты в различной степени прикрыты грануляцией раковинного материала. Система каналов состоит из спиральных и меридиональных (типа межсептальных полостей) каналов. Пупочные вертикальные каналы развиты в случае наличия пупочной шишки. Устье не развито, форамен дырчатый или щелевидный в основании септальной поверхности. Стенка тонкозернистая.

Распространение. Миоцен — современные. Бореальная область.

Род *Elphidiella* Cushman, 1936

Табл. VI, фиг. 1-5

Elphidiella: Cushman, 1936, p. 89; Волошинова и др., 1970, с. 172; Фораминиферы ..., 1979, с. 182.

Pseudoelphidiella: Волошинова и др., 1970, с. 178.

Saidovella: Волошинова и др., 1970, с. 158.

Типовой вид — *Polystomella arctica* Parker et Jones. In: Brady, 1864; Арктические моря, современный.

Диагноз. Раковина инволютная, иногда не полностью. Периферический край от закругленного до килеватого. Швы широкие, обычно с двойным, иногда чередующимся рядом фоссетт. Система каналов со-

стоит из хорошо развитых спиральных, меридиональных (типа подшовных) и пупочно вертикальных каналов (последние пронизывают пупочную шишку). От подшовных каналов отходят вверх парные наружные отростки, открывающиеся на поверхности раковины в виде фоссетт. Устье плохо развито, форамен дырчатый или щелевидный в основании септальной поверхности, иногда ситовидный. Стенка радиально-лучистая.

Распространение. Миоцен — современные. В шельфовых морях Арктической, Бореальной и Тропической областей.

ЛИТЕРАТУРА

- Волошинова Н.А. О новой систематике ноннионид. — В кн.: Микрофауна СССР. Л.: Гостоптехиздат, 1958, кн. 9, с. 117—224. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 115).
- Волошинова Н.А., Кузнецова В.Н. Новые данные по морфологии и эволюционному развитию некоторых представителей семейства Elphidiidae. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1964, вып. 8, с. 138—159.
- Волошинова Н.А., Кузнецова В.Н., Леоненко Л.С. Фораминиферы неогеновых отложений Сахалина. Л.: Недра, 1970. 303 с. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 284).
- Гудина В.И. Некоторые элфидииды из четвертичных отложений севера Западно-Сибирской низменности. — Геология и геофизика, 1964, № 9, с. 66—80.
- Гудина В.И. Фораминиферы и стратиграфия четвертичных отложений северо-запада Сибири. М.: Наука, 1966. 146 с.
- Крашенинников В.А. Элфидииды миоценовых отложений Подолы. М.: Изд-во АН СССР, 1960, 133 с. (Тр. ИГиГ АН СССР; Вып. 21).
- Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Общая часть. Простейшие. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 489 с.
- Троицкая Т.С. Фораминиферы западного шельфа Японского моря и условия их обитания. — В кн.: Вопросы биогеографии и экологии фораминифер. Новосибирск: Наука, 1973, с. 119—168. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 62).
- Фораминиферы дальневосточных морей СССР. Новосибирск: Наука, 1979. 400 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 387).
- Banner F.T., Culver S.J. Quaternary Haynesina n. gen. and Paleogene Protelphidium Haynes; their morphology affinities and distribution. — J. Foram. Res., 1978, vol. 8, N 3, p. 177—208.
- Brady H.B. Contributions to the knowledge of the Foraminifera. On the rhizopodal fauna of the Shetlands. — Trans. Linn. Soc., London, 1864, vol. 24, p. 463—476.
- Butschli O. Protozoa. — In: Bronns. Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs. 1880, Bd. 1, Abt. 1. 616 S.
- Carpenter W.B. On the systematic arrangement of the Rhizopoda. — Natur. Hist. Rev., 1861, N 4, p. 456—472.
- Carpenter W.B., Parker W.K., Jones T.R. Introduction to the study of the Foraminifera. L.: Publ. Roy. Soc., 1862. 319 p.
- Cushman J.A. Foraminifera, their classification and economic use. — In: Spec. Publ. Cushman Lab. Foram. Res. Contrib. 1928. N 1. 401 p.
- Cushman J.A. The Foraminifera of the Atlantic Ocean. Pt 7. Nonionidae, Cameriniidae, Peneroplidae and Alveolinellinidae. — Bull. Smithsonian Inst. US Nat. Mus., 1930, Bull. 104. 76 p.
- Cushman J.A. Some new species of Elphidium and related genera. — Contribs Cushman Lab. Foram. Res., 1936, pt. 4, vol. 12, p. 78—89.
- Cushman J.A., Bronnimann P. Some new genera and species Foraminifera from brackish water of Trinidad. — Contribs Cushman Lab. Foram. Res., 1948, pt. 2, vol. 24, p. 37—48.
- Galloway J.J. A manual of foraminifera. Bloomington (Ind.), 1933, 483 p.
- Glaessner M.F. Principles of micropaleontology. N.Y.: John Wiley & Sons, Inc., 1948. 296 p.
- Hansen H.J., Lykke-Andersen A.-L. Wall structure and classification of fossil and recent elphidiid and nonionid. Foraminifera. — Fossils and Strata, 1976, N 10, p. 1—37.
- Hansen H.J., Reiss L. Electron microscopy of Rotaliacean wall structures. — Bull. Geol. Soc. Denmark, 1971, vol. 20, p. 329—346.

- Haynes J.R. Cordigen Bay recent foraminifera. — Bull. British Mus. Natur. Hist., 1973, Zool. Suppl. 4. 245 p.
- Jepps M.W. Studies on polystomella Lamark. — J. Mar. Biol. Assoc., 1942, vol. 25, p. 607—666.
- Lamarck J.B. Histoire naturelle des animaux sans vertébrés. P., 1822. T. 7. 711 p.
- Loeblich A.R., Tappan H. Sarcodina chiefly "Thecamoebians" and Foraminifera. — In: Treatise on invertebrate paleontology. Pt C. Protista 2. N. Y.: Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas press, 1964. Vol. 1/2. 900 p.
- Loeblich A.R., Tappan H. Recent advances in the classification of the Foraminifera. — In: Foraminifera. L.; N.Y.: Acad. press, 1974. p. 1—54.
- Montfort D. Conchiliologie systématique et classification méthodique des coquilles: Vol. 1—2. P., 1808. LXXXVI + 409 p.
- Orbigny A.D'. Tableau méthodique de la classe des Céphalopodes. — Ann. Acad. Sci. Natur. Paris, 1826, sér. 1, t. 7, p. 245—314.
- Orbigny A.D'. Foraminifères fossiles du Bassin Tertiaire de Vienne (Autriche), Gide et Compè. P., 1846, 312 p.
- Todd R. Foraminifera from Carter Creek Northeastern Alaska. — US Geol. Surv. Prof. Pap., 1957, N 294-F, p. 223—235.
- Udiji H. Seaning elektron microscopic aspect of the retal process in some Elphidiids (Foraminifera). — Bull. Natur. Sci. Mus. C (Geol.), 1975, vol. 1, N 4, p. 117—126.
- Williamson W.C. On the recent Foraminifera of Great Britain. London Roy. Soc. Publ., 1858. 107 p.

УДК 564.53 (116.1)

А.С. Дагис

МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМА И ЭВОЛЮЦИЯ РОДА NORDOPHICERAS (АММОНОИДЕИ)

Род Nordophraceras был предложен Ю.Н. Поповым [1961] для ряда оленекских бореальных видов, близких по форме раковины и скульптуре к индским офицератидам, но отличающихся, по мнению этого автора, более сложной лопастной линией. Впоследствии этот род ревизовал Б. Каммел [Kummel, 1969], существенно уменьшивший количество видов за счет частичной синонимизации и отнесения ряда форм с уплощенной вентральной стороной к роду Svalbardiceras. Близкие взгляды на объем рода Nordophraceras были высказаны С.П. Ермаковой [1975], но она отвергла укрупнение ряда видов этого рода, предложенное Б. Каммелом. Ю.Д. Захаров [1978] трактует объем рода Nordophraceras в первоначальном смысле Ю.Н. Попова (т.е. включает в род и виды с уплощенной вентральной стороной), но меняет представление об объеме отдельных видов. В целом приходится констатировать, что в настоящее время нет общепринятой точки зрения на объем рода Nordophraceras и очень нечетки критерии, по которым выделяется большинство видов. Последнее, естественно, привело к снижению стратиграфической ценности рода — многие виды указываются почти из всего разреза оленекского яруса (за исключением нижней зоны).

Материалом для данной ревизии рода Nordophraceras послужила коллекция, содержащая около 1000 экземпляров из оленекских отложений (зон demokidovi и spiniplicatus) севера Средней Сибири — Восточного Таймыра (мыс Цветкова), низовьев р. Оленек, включая приустьевые части

рек Буур и Ныкабыт, а также нижнего течения р. Лены (рч. Нуча-Юргэ, о-в Тас-Ары, мыс Чекуровский, рч. Огонер). Большинство видов изучены по нескольким представительным выборкам, достигающим в отдельных случаях 100 и более экземпляров хорошей сохранности, как правило, собранных из одного прослоя конкреций (реже одной конкреции) в глинистых толщах, нередко с остатками челюстного аппарата (анаптихами), исключаящими широкий посмертный перенос раковин, что позволило более реалистично подойти к оценке изменчивости описанных видов. Также были исследованы оригиналы в коллекциях А. Кейзерлинга, Э. Мойсисовича и Ю.Н. Попова, хранящиеся в музее ЦНИГРИ им. Ф.Н. Чернышева. В связи с тем, что почти все виды рода *Nordophiceras* установлены по одному, реже двум-трем экземплярам, особое внимание было уделено сбору топотипического материала, который получен для большинства форм.

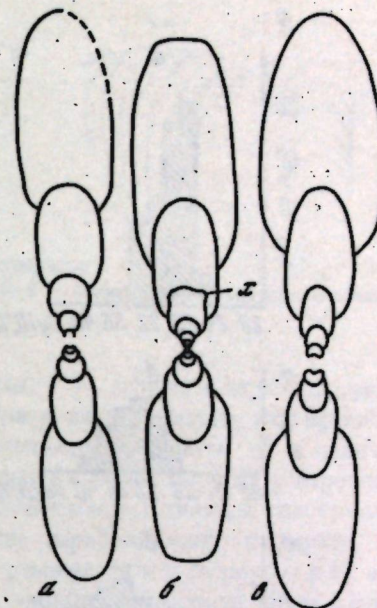
Оригинальная коллекция (№ 562) хранится в Монографическом отделе Геологического музея Института геологии и геофизики СО АН СССР, г. Новосибирск.

МОРФОЛОГИЯ

Ф о р м а. Все виды, относимые к роду *Nordophiceras*, характеризуются очень близкой формой раковины, имеющей вид довольно эволютного платикона с уплощенными субпараллельными сторонами на взрослой стадии. На первых 3–3,5 оборотах раковина у всех видов офиоконовая, со слабообъемлющими оборотами. Поперечное сечение оборотов близко к округлому, ширина примерно равна высоте, боковые стороны выпуклы, вентральная округлена, умбиликальные стенки не выражены. С возрастом происходит увеличение относительной высоты оборотов, уплощение боковых стенок, возрастание степени объемлемости оборотов и формирование умбиликальной стенки (рис. 1). При 4–4,5 оборотах раковины приобретают взрослый облик.

Эволютность раковины варьирует в больших пределах у отдельных видов, но средние значения этого параметра, как правило, видоспецифичны. Иначе говоря, два вида могут не отличаться по относительной ширине умбиликуса при сравнении единичных экземпляров и быть достаточно дискретными по этому же параметру в представительных выборках. Ю.Д. Захаров [1978] полагал, что среди ряда видов рода *Nordophiceras* по степени эволютности могут быть установлены довольно четкие диморфы, появление которых он связывал с половыми различиями. Подобный вывод мне представляется ошибочным; вероятно, он обусловлен фрагментарностью исследованного материала. У всех изученных видов, которые представлены в коллекции достаточным количеством экземпляров (включая виды, на которых исследовался диморфизм Захаровым), преобладают экземпляры, имеющие средние значения эволютности раковины. Особенно это четко видно, когда анализируется материал, происходящий из одной конкреции (рис. 2, б) или одного прослоя конкреций (рис. 2, а), имеющий хорошую сохранность (у большинства форм сохраняются жилая камера и устье), лишенный следов переноса и сортировки; этот материал, хотя и с большой долей условности, позволяет полагать, что танатоценоз является близким к автохтонному.

Рис. 1. Поперечные сечения раковин
а — *Nordophiceras contrarium*, экз. № 694-29; дельта Лены, рч. Нууча; зона *demokidovi* (верхняя часть); б — *N. schmidtii*, экз. № 694-48; низовья р. Оленек, рч. Менгилах; зона *spiniplicatus* (х-параболические бугорки); в — *Bajarunia euephalus*, экз. № 694-2; низовья р. Лены, рч. Огонер; зона *demokidovi*



Лишь небольшие изменения у различных видов рода *Nordophiceras* отмечаются в относительной толщине оборотов и высоте умбиликальной стенки, но существенные модификации отмечаются в строении вентральной стороны. Последняя может быть в различной степени округленной (*N. euephalum*, *N. karpinskii* и др.), уплощенной с четкими вентро-латеральными плечиками (*N. schmidtii*) или же со сглаженными, слегка округленными плечиками (*N. porovi*).

Жилая камера у большинства видов относительно короткая — 0,5–0,6 оборота, и лишь у *N. schmidtii* она может достигнуть больших размеров — до 0,75 оборота.

С к у л ь п т у р а. У видов, относимых к роду *Nordophiceras*, существенно различается орнаментация и ее индивидуальный морфогенез. Все виды слабо скульптурированы, обычно имеют лишь тонкие струйки роста, реже низкие, часто неравномерные складки на боковых сторонах (*N. contrarium*, *N. porovi*). Простейшая скульптура отмечена у *N. euephalum*, имеющего гладкую раковину, на поверхности которой имеются только струйки роста латерально-синусного типа с сильным выступом на вентральной стороне (рис. 3, табл. VII, фиг. 1). Такого же типа струйки роста известны и у *N. alexeevae*, но этот вид на первых трех-четырех оборотах имеет бугорки на боковых сторонах, степень развития которых может сильно варьировать у отдельных экземпляров (табл. VIII, фиг. 5).

Остальные виды рода *Nordophiceras* по характеру орнаментации резко отличаются от рассмотренных выше. Их специфика заключается в появлении так называемых параболических линий и бугорков, которые обычно связываются с промежуточными устьями, имевшими фигурные очертания, хорошо известными у юрских аммоноидей, и в первую очередь перисфинкций и литоцератин, подробно описанных в отечественной литературе А.О. Михальским [1898, 1908].

Для триасовых аммоноидей своеобразные, вероятно параболические, структуры отмечены лишь у *Keyserlingites subrobustus* [Корчинская, 1969; Захаров, 1978] и *Monacanthites monoceros* [Tozer, 1965], в виде срединных вентральных бугорков, присутствующих на ранних стадиях спорадически (у *Keyserlingites*) или постоянно (у *Monacanthites*). Лишь недавно Захаровым [1978] были описаны фигурные устья у двух оленекских видов — *Nordophiceras euephalum* (= *N. karpinskii*) и *Karangatites*

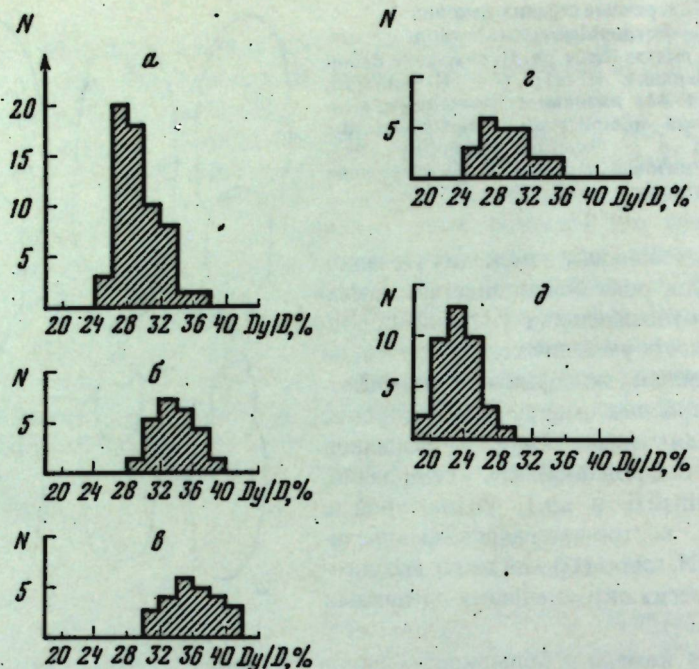


Рис. 2. Изменчивость относительной ширины умбиликуса у некоторых видов рода *Nordophiceras*

а — *Bajaronia euomphalus*; низовья р. Лены, рч. Огонер; зона *demokidovi* (выборка из одного прослоя конкреций); б — *B. alexeevae*; низовья р. Буур, басс. р. Оленек; зона *demokidovi* (выборка из одного прослоя конкреций); в — *Nordophiceras contrarium*; дельта Лены, рч. Нууча; зона *demokidovi*, верхняя часть; г — *N. karpinskii*; низовья р. Оленек, рч. Менгелях; зона *spiniplicatus*; д — *N. schmidtii*; местонахождение и возраст те же (выборка из одной конкреции)

porovi (= *Nordophiceras porovi*), но и они не были связаны с параболическими структурами¹.

Параболические линии и бугорки, встречаемые у рода *Nordophiceras*, ничем принципиально не отличаются от аналогичных структур, описанных на более молодых формах, и не испытывают заметных модификаций у отдельных видов. Вентральный выступ параболических линий округленно-прямоугольный, его ширина примерно соответствует ширине вентральной стороны раковины. На вентро-латеральных плечиках расположены удлиненные, обычно невысокие бугорки, соответствующие узким выемкам промежуточных устьев (рис. 3, табл. IX, фиг. 2–4). Латеральные выступы параболических линий достаточно плавные, дугобразные, приумбиликальная выемка неотчетливая.

Первые параболические бугорки в индивидуальном морфогенезе *N. contrarium* появляются на 3,5 оборотах, в дальнейшем они присутствуют в количестве от четырех до шести на каждом последующем обороте

¹ Параболические структуры также отмечены Э. Тозером [Tozer, 1967] у арктических *Gymnoceras*, но они не видны на приводимых этим автором изображениях и не описывались другими лицами, изучавшими эту группу.

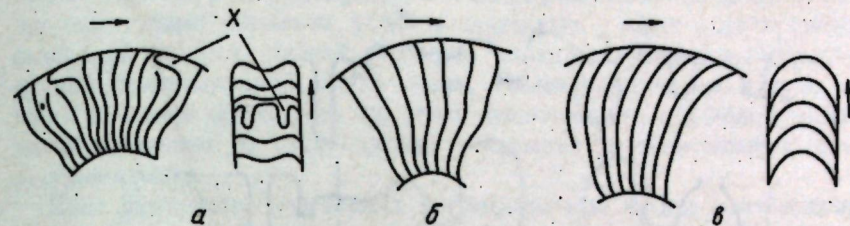


Рис. 3. Схема радиальной скульптуры нордофицерасов

а — средние обороты *Nordophiceras karpinskii*; б — последний оборот того же вида; в — последний оборот *Bajaronia euomphalus*

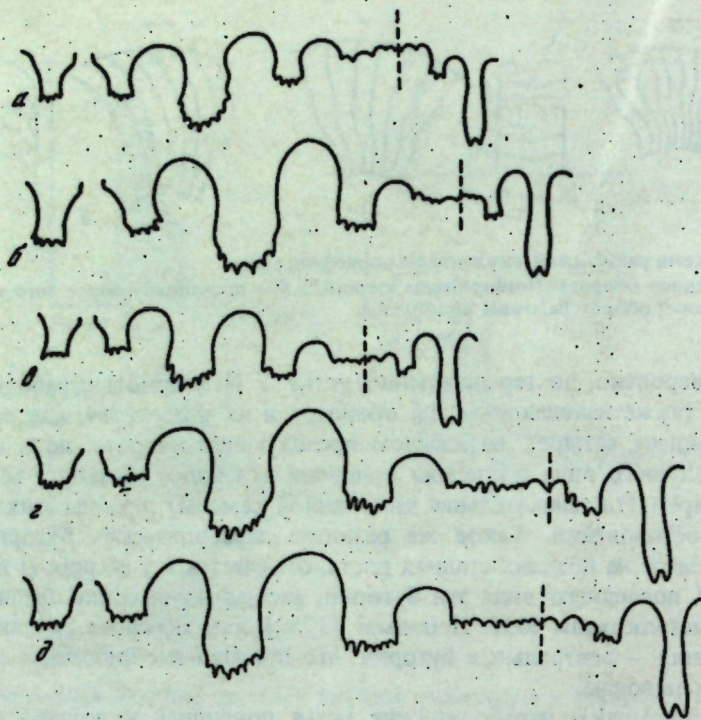
вплоть, вероятно, до терминального устья. У *N. schmidtii* параболические бугорки также начинаются с 3,5 оборотов и их количество, как правило, не превышает четырех на каждом последующем обороте, но в отличие от предыдущего вида последняя половина или более оборота у взрослых экземпляров (т.е. значительная часть жилой камеры) лишены этих скульптурных образований. Такое же развитие параболических бугорков, по крайней мере на поздних стадиях роста, отмечается и у *N. porovi* и *N. menpensis*. У последнего вида эти бугорки, аномально высокие, были неправильно истолкованы Ю.Н. Поповым [1962] как обычные скульптурные образования — вентральные бугорки, что привело к ошибочным систематическим выводам.

У *N. karpinskii* параболические устья появились несколько позднее в индивидуальном морфогенезе — в конце четвертого оборота, и уже к началу шестого оборота они исчезают. По сути дела у этого вида параболические структуры отмечаются лишь на одном обороте и насчитывается не более пяти пар бугорков. На взрослых раковинах *N. karpinskii* параболические бугорки никогда не видны.

Виды рода *Nordophiceras* с параболическими бугорками (которыми, как будет показано ниже, и ограничивается род) имеют также иное направление струек роста и складок, которые вместо вентрального выступа образуют синус на вентральной стороне. Вентральный синус отчетливый у *N. contrarium* и молодых *N. karpinskii* и слабо выражен у взрослых экземпляров остальных видов (рис. 3, табл. IX, фиг. 1, 2).

Устья видов с латерально-синусным типом скульптуры простые, обычно с сильно оттянутой вентральной частью. Терминальное устье частично сохранилось лишь у одного экземпляра *N. contrarium*, и оно, вероятно, совпадает с параболической линией. Последнее позволяет полагать, что устье у этого вида было фигурным. Среди *N. karpinskii* и особенно *N. schmidtii* устья более или менее полно сохранились у многих экземпляров различных размеров. Во всех случаях устье простое, с незначительной выступающей вентральной частью. Такие же устья имеют и мелкие раковины, орнаментированные параболическими бугорками. В коллекции нет ни одного экземпляра, погибшего во время формирования фигурного устья.

Лопастная линия. Очень стабильна для рода. Все виды имеют вентральную лопасть с сильно зазубренными ветвями. Кроме первичной (U), имеются две дополнительные умбональные лопасти. U² у взрослых



Р и с. 4 Лопастные линии

а — *Nordophiceras karpinskii* при $B=16$ мм, $Ш=6,8$ мм; низовья р. Оленек, рч. Менгилах (х2,5); б — *N. contrarium* при $B=18,5$ мм, $Ш=8,5$ мм; дельта Лены, рч. Нууча, зона demokidovi (верхняя часть) (х2,5); в — *N. schmidtii* при $B=14$ мм, $Ш=6,5$ мм; низовья р. Оленек рч. Менгилах, зона spiniplicatus (х3); г — *Bajagunia euomphalus*; г — при $B=22,5$ мм, $Ш=10,2$ мм (х2,5); д — при $B=14$ мм, $Ш=7,5$ мм (х4); низовья Лены, рч. Огонер, зона demokidovi (верхняя часть)

форм широкая, выражена в виде ряда дополнительных элементов, частично расположена на умбональном шве (рис. 4). Во внешней части линии всегда имеются три отчетливых, довольно широких седла. Внутренняя боковая лопасть узкая, зубчатая, значительно короче дорзальной. Седло между I и U^2 низкое, часто сливается с мелкой зубчатостью лопасти U^2 .

Онтогенез лопастной линии ряда позднеоленьских видов — *N. karpinskii*, *N. schmidtii*, *N. porovi* — изучен Захаровым [1978]. Тожественное развитие лопастной линии отмечается и у видов, лишенных параболических бугорков (*N. euomphalum* и др.). Формула лопастной линии следующая: $(V_1 V_1) U U^1 (U^2 = mS) I (D_1 D_1)$.

СИСТЕМА

Среди бореальных видов, описывавшихся в составе рода *Nordophiceras* и тех, которые в результате проведенной ревизии сближаются мною с этим родом, могут быть выделены две группы видов, существенно отличающиеся характером скульптуры. Это, во-первых, виды с параболическими бугорками и вентрально-синусным типом скульптуры, к которым

относится и тип рода *Nordophiceras* — *N. karpinskii*. Во-вторых, это формы, лишенные параболических устьев и связанных с ними скульптурных образований на всех стадиях развития, характеризующиеся латерально-синусной ориентировкой линий роста. Намечающиеся две группы видов жили в разное время, что при учете существенных морфологических отличий позволяет их рассматривать в качестве самостоятельных таксонов родового ранга.

Идея разделения бореальных нордофицерасов на два самостоятельных рода недавно была высказана С.П. Ермаковой [1981], обособившей в качестве самостоятельного рода *Lenophiceras* *N. olenekense* (= *N. contrarium*), на основании вентрально-синусного типа скульптуры. К сожалению, ею не были ревизованы другие виды и их оригинальные коллекции, в результате чего пропущено сходство нового рода с типовым видом рода *Nordophiceras*, описанным явно неполно в предыдущих исследованиях.

Ниже приводятся итоги ревизии нордофицерасов Севера Сибири.

СЕМЕЙСТВО MEEKOCERATIDAE WAAGEN, 1895

Род *Nordophiceras* Popow, 1961

Xenodiscus: Mojsisovics, 1886, s. 74 (part.).

Gyronites: Waagen, 1895, p. 288 (part.).

Nordophiceras: Попов, 1961, с. 38 (part.); Kummel, 1969, p. 397 (part.); Ермакова, 1975, с. 99 (part.); Бычков и др., 1976, с. 98 (part.); Захаров, 1978, с. 96.

Arctoceras: Попов, 1961, с. 67.

Pseudotirolites: Попов, 1962, с. 178.

Arctotirolites: Попов, 1963, с. 137.

Meekoceras: Попов, 1962, с. 185.

Svalbardiceras: Kummel, 1969, p. 450 (part.).

Karangatites: Захаров, 1978, с. 180.

Lenophiceras: Ермакова, 1981, с. 104.

Типовой вид — *Xenodiscus karpinskii* Mojsisovics, 1886; оленьский ярус, зона spiniplicatus, низовья р. Оленек.

Диагноз. Раковина тонкая, умеренно эволютная с уплощенными боковыми сторонами и округленной или плоской вентральной стороной. В последнем случае имеются отчетливые вентральные гребни. Умбиликус обычно неглубокий, умбиликальная стенка низкая. Поверхность раковины с тонкими линиями роста, реже развиты низкие, обычно неравномерно расположенные складки. На средних стадиях роста появляются вентро-латеральные параболические бугорки, которые могут сохраниться и у взрослых экземпляров. Лопастная линия состоит из 10 лопастей — $(V_1 V_1) U U^1 (U^2 = mS) I (D_1 D_1)$.

Сравнение. От описываемого ниже нового рода *Bajagunia* отличается направлением линий роста и параболическими бугорками. Присутствие параболических бугорков очень четко отграничивает род *Nordophiceras* от остальных микроцератид.

Замечания. Б. Каммел [Kummel, 1966, 1969] ограничил род *Nordophiceras* лишь формами с округленной вентральной стороной, а виды с уплощенной вентральной частью и достаточно хорошо выраженными вентро-латеральными гребнями (*N. schmidtii*, *N. dentosus*) отнес к роду *Svalbardiceras*. Последние виды имеют отчетливые параболические структуры, характерные для рода *Nordophiceras* и не отмеченные среди других

видов рода *Svalbardiceras*. Параболические бугорки для триасовых аммонидей являются экзотической структурой, и их появление у двух примерно синхронных родов маловероятно. В то же время уплощенная вентральная сторона известна у многих родов семейства *Meekoceratidae*.

Род *Arctotiolites* Popow (= *Pseudotiolites* Popow), включающий только типовой вид, отличается от рода *Nordophiceras* лишь несколькими более высокими параболическими бугорками и, несомненно, является синонимом последнего.

Ю.Д. Захаров [1978] описал из зоны *spiniplicatus* низовья р. Оленек рода *Karangatites*, который там представлен новым видом — *K. popovi*. Для этого вида отмечены вентро-латеральные параболические бугорки, в связи с чем он с большим основанием может быть отнесен к оленекскому роду *Nordophiceras*, чем к анизийскому *Karangatites*.

Распространение. Оленекский ярус, зоны *demokidovi* (верхняя часть) и *spiniplicatus* Северо-Восточной Азии.

Nordophiceras karpinskii (Mojsisovics), 1886

Табл. IX, фиг. 1–4

Xenodiscus karpinskii: Mojsisovics, 1886, s. 75, табл. XI, фиг. 13.

Nordophiceras olenekensis: Попов, 1961, с. 90 табл. XII, фиг. 8.

Nordophiceras euomphalum: Захаров, 1978, табл. IX, фиг. 1–4.

Arctoceras simplex: Попов, 1961, с. 67, табл. XVIII, фиг. 2.

Nordophiceras pseudosimplex: Kummel, 1969, p. 468.

Голотип. Музей ЦНИГРИ № 65/11137; низовья р. Оленек, устье ручья Менгилях; оленекский ярус, зона *spiniplicatus*.

Диагноз. Раковина тонкая, с отчетливо уплощенными боковыми сторонами и округленной вентральной стороной. Умбиликус умеренно широкий (отношение Ду/Д колеблется от 26 до 36, среднее около 30), умбиликальная стенка низкая. Параболические бугорки развиты только на средних стадиях роста (обычно на пятом обороте) и полностью отсутствуют на последнем обороте взрослых экземпляров. Струйки роста на вентральной стороне имеют слабый адоральный изгиб.

Сравнение. От *N. contrarium* отличается более тонкой скульптурой (отсутствием складок), меньшей эволютностью раковины и отсутствием параболических бугорков на взрослой стадии. От *N. schmidtii* — округленной вентральной стороной, большей эволютностью раковины и также отсутствием параболических бугорков на последнем обороте. *N. popovi* в отличие от описываемого вида имеет более эволютную раковину, слегка уплощенную вентральную сторону, довольно отчетливые складки на боковых сторонах. Примерно такие же отличия намечаются между описываемым видом и *N. menensis*, который, кроме того, имеет очень высокие параболические бугорки и глубокий умбиликус.

Замечания. Голотип *N. olenekensis*, описанный Поповым [1961] из оленекского яруса устья р. Оленек, несомненно принадлежит к описываемому виду и, по всей вероятности, имеет тот же возраст (зона *spiniplicatus*). Все паратипы *N. olenekensis*, хранящиеся в коллекции Попова, имеют скульптуру, характерную для рода *Bajagunia* и происходят из зоны *demokidovi*.

Захаров [1978] полагал, что *N. karpinskii* является лишь эволютокном *N. euomphalum*, но эти два вида относятся к различным родам и разобщены во времени (*N. euomphalum* распространяется в нижней половине зоны *demokidovi*).

Каммел [Kummel, 1969] совершенно резонно отнес форму, описанную Поповым [1961] как *Arctoceras simplex* (Mojsisovics), к роду *Nordophiceras*, но излишним следует считать выделение нового вида — *N. pseudosimplex* Kummel. Последний вполне укладывается в диапазон изменчивости *N. karpinskii*, являясь одной из наиболее инволютных форм.

Распространение. Оленекский ярус, зона *spiniplicatus* Севера Сибири.

Nordophiceras schmidtii (Mojsisovics), 1886

Табл. X, фиг. 1–4

Xenodiscus schmidtii: Mojsisovics, 1886, p. 77, табл. XI, фиг. 8–11.

Xenodiscus dentosus: Mojsisovics, 1886, p. 78, табл. XI, фиг. 12.

Nordophiceras schmidtii: Захаров, 1978, табл. VII, фиг. 4–9.

Лектотип — Музей ЦНИГРИ № 69/11137; низовья р. Оленек, устье ручья Менгилях; оленекский ярус, зона *spiniplicatus*.

Диагноз. Раковины тонкие, с уплощенными боковыми и вентральной сторонами и отчетливыми вентро-латеральными плечиками. Умбиликус умеренно узкий (отношение Ду/Д от 19 до 30, среднее 24), умбиликальная стенка низкая. Параболические бугорки развиты на средних и поздних стадиях роста, за исключением второй половины последнего оборота. На поверхности раковины тонкие струйки, реже слабо выраженные складки. Адоральный изгиб скульптуры на вентральной стороне развит очень слабо.

Сравнение. От *N. popovi* и *N. menensis*, имеющих в разной степени уплощенную вентральную сторону, *N. schmidtii* отличается существенно более тонкой и инволютной раковиной, а также наличием резких вентро-латеральных плечиков.

Замечания. *N. dentosus* отличается от описываемого вида лишь сильнее развитыми и более регулярными складками, которые, пересекаясь с вентро-латеральными плечиками, образуют низкие бугорки, и, по всей вероятности, является отклоняющейся формой *N. schmidtii*.

Ареал *N. schmidtii* ограничен, вероятно, лишь Северной Сибирью. Свалбардский экземпляр, отнесенный к этому виду Каммелом [Kummel, 1969], по всей вероятности, является настоящим *Svalbardiceras*, близким к типовому виду — *S. spitzbergense* Frebold.

Распространение. Оленекский ярус, зона *spiniplicatus* (верхняя часть) Севера Сибири.

Nordophiceras popovi (Yu. Zakharov), 1978

Табл. X, фиг. 5

Karangatites popovi: Захаров, 1978, с. 180, табл. IX, фиг. 7, 8.

Голотип — БПИ № 158/802; низовья р. Оленек, устье ручья Менгилях; оленекский ярус, зона *spiniplicatus*.

Диагноз. Раковины с относительно толстыми оборотами и уплощен-

ной вентральной стороной. Вентро-латеральные плечики неотчетливые, закруглены. Умбиликус широкий (Ду/Д равно 35–38), умбиликальная стенка низкая. На боковых сторонах низкие, достаточно регулярные складки, прослеживающиеся и на вентральной стороне. На месте пересечения складок с плечиками образуются низкие бугорки.

Сравнение. *N. porovi* близок к *N. schmidtii*, в особенности к формам, описанным как *N. dentosus*, которые здесь рассматриваются в составе *N. schmidtii*. От последних *N. porovi* отличается относительно более низкими и толстыми оборотами и эволютной раковиной. Сходен с описываемым видом также *N. menense*, но последний имеет высокую умбиликальную стенку и относительно глубокий умбиликус, а также необычно сильно развитые параболические бугорки.

Распространение. Оленекский ярус, зона *spiniplicatus* (верхняя часть) Севера Сибири.

Nordophriceras menense (Popow), 1962

Табл. X, фиг. 6

Pseudotirolites menensis: Попов, 1962, с. 178, табл. 11, фиг. 4.

Голотип — Музей ЦНИГРИ № 59/9335; низовья р. Оленек, ручей Мэнэ; оленекский ярус, зона *spiniplicatus*.

Диагноз. Раковина с относительно толстыми оборотами. Вентральная сторона слабо уплощена, вентро-латеральные плечики округлены. Боковые стороны слабовыпуклы. Умбиликус широкий (Ду/Д равно 35) и глубокий, умбиликальная стенка отвесная, высокая. Параболические бугорки сильно выражены, высокие.

Сравнение. *N. menense* отличается от остальных видов рода толстыми оборотами, относительно глубоким умбиликусом, а также очень высокими параболическими бугорками.

Замечания. *N. menense* является единственным видом рода *Nordophriceras* с высокими, резко выделяющимися на поверхности раковины параболическими бугорками. Самостоятельность вида, как и выше рассмотренного *N. porovi*, не вполне ясна; возможно, они являются лишь aberrantными формами, чем объясняется их крайняя редкость (*N. porovi* известен по трем экземплярам, *N. menense* — только по голотипу).

Распространение. Оленекский ярус, зона *spiniplicatus* Севера Сибири.

Nordophriceras contrarium (Popow), 1962

Табл. VIII, фиг. 1, 2

Meekoceras contrarium: Попов, 1962, с. 185, табл. III, фиг. 3; Возин, Тихомирова, 1964, с. 55, табл. 30, фиг. 3.

Nordophriceras olenekensis: Ермакова, 1975, с. 104, табл. 1, фиг. 3.

Lenophriceras olenekensis: Ермакова, 1981, с. 105, табл. V, рис. 3.

Голотип — ЦНИГРИ № 56/9335; дельта р. Лены, устье ручья Нууча-Юрэгэ; оленекский ярус, зона *demokidovi*.

Диагноз. Раковина тонкая, с уплощенными, субпараллельными боковыми сторонами и округленной или слабо уплощенной вентральной стороной. Умбиликус умеренно широкий (Ду/Д от 32 до 42, среднее 35), мелкий; умбиликальные стенки низкие. На поверхности раковины от-

четливые струйки роста и низкие складки. Параболические бугорки развиты вплоть до устьевого части жилой камеры.

Сравнение. От *N. karpinskii* отличается более развитой скульптурой и наличием параболических бугорков на жилой камере. От *N. porovi* и *N. menense* — более тонкими оборотами, меньшей эволютностью раковины, мелким умбиликусом и скульптурой.

Распространение. Оленекский ярус, зона *demokidovi* (верхняя часть) Севера Сибири.

Род *Bajarunia* Dagys, gen. nov.¹

Nordophriceras: Попов, 1961, с. 38 (part.); Kummel, 1966, p. 397; 1969, p. 465 (part.); Ермакова, 1975, с. 99 (part.); 1981, с. 100. *Inyoites*: Попов, 1962, с. 184.

Типовой вид — *Ceratites euemphalus* Keyserling, 1845; оленекский ярус, зона *demokidovi* низовья р. Оленек.

Диагноз. Раковина со слабовыпуклыми боковыми сторонами и округленной вентральной, умеренно эволютная. Умбиликус мелкий, умбиликальная стенка низкая. Поверхность раковины взрослых экземпляров с тонкими линиями роста вентрально синусного типа, сильно изогнутыми к устью на вентральной стороне. На ранних стадиях развития иногда имеются небольшие латеральные бугорки. Параболические структуры отсутствуют. Лопастная линия такая же, как у рода *Nordophriceras*.

Сравнение. Отличия от рода *Nordophriceras* приведены при описании последнего. От исходных по форме раковин верхненидских родов *Gyronites*, *Gyrolesanites* и других отличается главным образом округлой вентральной стороной. Этой же чертой он отличается и от раннеоленьских микроцератин — родов *Wyomingites* и *Meekoceras*.

По форме раковины и характеру скульптуры род *Bajarunia* близок к роду *Xenoceltites* (особенно к типовому виду), от которого отличается несколько более сложной сутурой, а также отсутствием пережимов. Близкую к описываемому роду сутуру и ее онтогенез имеет род *Karangatites*, распространенный в низах анизийского яруса, но последний характеризуется более низкими и толстыми оборотами и офиоконовой формой раковины в целом.

Распространение. Оленекский ярус, зона *demokidovi* (нижняя часть) Северо-Востока Азии; колумбитовые слои Запада США.

Bajarunia euemphalus (Keyserling), 1845

Табл. VII, фиг. 1, 2

Ceratites euemphalus: Keyserling, 1845, p. 171, табл. III, фиг. 7–9.

Xenodiscus euemphalus: Mojsisovics, 1886, s. 77, табл. III, фиг. 7.

Nordophriceras euemphalum: Kummel, 1969, p. 465, табл. 45, фиг. 6–8; Ермакова, 1975, с. 99, табл. 1, фиг. 1; 1981, с. 102, табл. V, фиг. 2.

Nordophriceras karpinskii: Попов, 1961, с. 41, табл. XV, фиг. 6; Ермакова, 1975, с. 101, табл. 2, фиг. 1; Бычков и др., 1976, с. 99, табл. 11, фиг. 6.

Nordophriceras schmidtii: Попов, 1961, с. 39, табл. XII, фиг. 3.

Голотип — ЦНИГРИ № 9/11129; низовья р. Оленек; оленекский ярус, зона *demokidovi*.

¹ Род назван в честь известного палеонтолога М.В. Баярунаса, первого отечественного исследователя триасовых аммонойд Сибири.

Д и а г н о з. Раковины крупных размеров (60–100 мм в диаметре), с уплощенными боковыми сторонами и округлой вентральной стороной. Умбиликус умеренно широкий (отношение Ду/Д от 25 до 37, среднее 28), мелкий, умбиликальная стенка низкая. Внутренние обороты гладкие.

С р а в н е н и е. От второго вида, относимого к роду *Bajagunia*, отличается крупными размерами и гладкими, лишенными латеральных бугорков внутренними оборотами.

З а м е ч а н и я. Точное местонахождение и возраст голотипа *B. euomphalus* неизвестен, но обычно полагалось, что этот вид собран в низовьях р. Оленек и характерен для зоны *spiniplicatus*. Е.Мойсисович [Mojsisovics, 1886] полагал, что он происходит из основного местонахождения А. Чекановского, но в его распоряжении был лишь единственный экземпляр из коллекции А. Кейзерлинга, который резко отличается от всех нордофицерасов из местонахождения у устья ручья Менгилах характером скульптуры и отсутствием параболических бугорков.

Идентичные с голотипом формы многочисленны в более древних отложениях зоны *demokidovi*, обнажающихся выше по течению р. Оленек (бассейны низовьев рек Буур и Ныкабыт, район поселка Тюмяти). Из этих районов, вероятно, происходит голотип *B. euomphalus*, который был найден скорее всего в аллювии р. Оленек, на что указывают сохранившиеся следы окатанности типового экземпляра.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Оленекский ярус, зона *demokidovi* (нижняя часть) Севера Сибири.

Bajagunia alexeevae (Popov), 1961

Табл. VIII, фиг. 3–5; табл. X, фиг. 7

Nordophiceras alexeevae: Попов, 1961, с. 39, табл. XXV, фиг. 7.

Inyoites eiekitensis: Попов, 1962, с. 184, табл. III, фиг. 5.

Г о л о т и п — ЦНИГРИ № 364/6399; Восточный Таймыр, р. Чернохребетная; оленекский ярус, зона *demokidovi*.

Д и а г н о з. Относительно небольших размеров раковины со слабо-выпуклыми боковыми сторонами и округленной вентральной стороной. Умбиликус умеренно широкий (отношение Ду/Д в среднем равно 34), очень мелкий, с низкими умбиликальными стенками. На молодых оборотах обычно хорошо выражены латеральные бугорки.

З а м е ч а н и я. Ю.Н. Попов [1962] описал новый вид *Inyoites eiekitensis* по экземпляру плохой сохранности, который к тому же утерян. Изображенный Ю.Н. Поповым экземпляр происходит из р. Ныкабыт, и я имел возможность повторить сборы. Все платиконы из обнажения, указанное автором вида, принадлежат исключительно к роду *Bajagunia*, и *Inyoites eiekitensis* является скорее всего деформированным (отсюда приостроенность вентрального края) молодым экземпляром *B. alexeevae*, на что указывает присутствие латеральных бугорков на внутренних оборотах раковины.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Оленекский ярус, зона *demokidovi* (нижняя часть) Севера Сибири.

ОСНОВНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ МОРФОГЕНЕЗА И ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ

Роды *Bajagunia* и *Nordophiceras*, насколько можно судить по чрезвычайно близкому облику раковины и тождественной сuture, скорее всего являются формами, принадлежащими к единой филогенетической ветви, развивавшейся преимущественно в бореальных бассейнах. Древнейшим в этой ветви является род *Bajagunia*, характеризовавшийся вентрально-синусным типом скульптуры и лишенный параболических структур на всех стадиях роста.

У первого вида рода *Nordophiceras* — *N. contrarium* — параболические бугорки появляются в средней части четвертого оборота и в дальнейшем неизменно присутствуют на всех последующих оборотах в количестве четырех-шести вплоть до конца жилой камеры и терминального устья. Позднеоленьские виды обнаруживают определенную тенденцию к утрате параболических структур на конечных стадиях роста. У *N. schmidtii* и *N. porovi* параболические бугорки также появляются в индивидуальном морфогенезе на четвертом обороте и хорошо развиты на последующих оборотах, но они исчезают на жилой камере или заметны лишь в ее начальной части. Еще дальше идет процесс утери параболических структур у *N. karpinskii*. У этого вида параболические бугорки появляются только в конце четвертого оборота и уже в конце пятого или в начале шестого полностью исчезают. Таким образом, взрослые раковины (по крайней мере последние полтора оборота) *N. karpinskii* гладкие, лишены всяких следов параболических бугорков и отличаются от близких видов рода *Bajagunia* лишь деталями строения скульптуры — отсутствием сильного изгиба струек роста на вентральной стороне.

Небольшие изменения отмечаются и в форме раковины наиболее молодых видов рода *Nordophiceras*. Для форм, встречаемых в верхней части зоны *spiniplicatus* (*N. schmidtii*, *N. porovi*), характерно появление уплощенной в различной степени вентральной стороны — черты, неоднократно и независимо возникавшей у разных микроцератин (*Gyronites*, *Svalbardiceras* и др.).

Ревизия систематического состава рода *Nordophiceras* позволяет существенно уточнить геологическую историю нордофицерасов и повысить их стратиграфический вес. Если ранее многие виды рода указывались из всего оленекского яруса (за исключением зоны *hedenstroemi*), то в настоящее время можно утверждать, что все виды характеризуют зоны, а многие даже подзоны (таблица).

Древнейшими среди рассматриваемых являются виды рода *Bajagunia* (*B. euomphalus*, *B. alexeevae*), характеризующие нижнюю часть зоны *demokidovi* [Дегис и др., 1979]. Следующий уровень также в пределах зоны *demokidovi* охарактеризован видом *N. contrarium*. В нижней части зоны *spiniplicatus* (слои с *Parasibirites grambergi*) в настоящее время известны лишь редкие находки *N. karpinskii*. Существенно богаче комплекс верхней части зоны (слоев с *Keyserlingites subrobustus*), к которой приурочены *N. schmidtii*, *N. porovi*, *N. karpinskii* и, вероятно, *N. menense*, хотя точная стратиграфическая привязка последнего вида не ясна.

Достоверно роды *Bajagunia* и *Nordophiceras* известны только из бореальных бассейнов Старого Света. Возможно, что к роду *Bajagunia* может быть отнесена форма, описанная Э. Тозером как *Xenoceltites subevolatus* 4. Зак. 228

Вид	<i>Dieneroceras demokidovi</i>		<i>Olenekites spiniplicatus</i>	
	нижняя часть	верхняя часть	<i>Parasibirites grambergi</i>	<i>Keyserlingites subrobustus</i>
<i>Bajarunia alexeevae</i> (Popov)	x			
<i>B. euomphalus</i> (Keyserling)	x			
<i>Nordophiceras contrarium</i> (Popov)		x		
<i>N. karpinskii</i> (Mojsisovics)			x	x
<i>N. schmidtii</i> (Mojsisovics)				x
<i>N. popovi</i> (Zakharov)				x
<i>N. menense</i> (Popov)				x

[Tozer, 1961] из зоны *tardus* арктических островов Канады. Этим же автором [Tozer, 1972] к роду *Nordophiceras* отнесен *Dieneroceras spathi* из зоны *gracilitatis* Невады, но этот вид отличается от бореальных видов родов *Bajarunia* и *Nordophiceras* как формой раковины, так и менее сложной сутурой. Вряд ли правильным следует признать включение Б. Каммелом [Kummel, 1969] в состав рода *Nordophiceras* вида, первоначально описанного как *Meekoceras pilatum* [Hyatt, Smith, 1905] из колумбитовых слоев Айдахо, США. Последний имеет отчетливые ребра на боковых сторонах, чем существенно отличается от всех нордофицерасов. Сомнительным является также включение этим же автором в состав рода *Nordophiceras* китайского вида, происходящего из субколумбитовых слоев — *Meekoceras compressum* [Chao, 1959], который отличается от сибирских форм как обликом раковины (большей инволютностью и толщиной оборотов), так и сутурой (более узкими и глубокими лопастями и узкими, субфиллоидными седлами, иным положением и формой второй дополнительной умбиликальной лопасти).

По форме раковины близок к роду *Bajarunia* *Lecanites planorbis* Waagen из колумбитовых слоев Соляного Кряжа, который Каммел [Kummel, 1966, 1968] отнес к роду *Nordophiceras*. Вааген [Waagen, 1895] полагал, что лопастная линия голотипа этого вида имеет две латеральные незазубренные лопасти и сильно выраженную дополнительную серию, но она изучалась, по данным Б. Каммела, на выветрелом экземпляре. Последний автор привел сутуру топотипа "*Nordophiceras*" *planorbis*, которая имеет близкое строение с лопастной линией рода *Bajarunia*, однако она описана у экземпляра плохой сохранности, точная видовая принадлежность которого не ясна. Ж. Гье [Guex, 1978] отнес вид *planorbis* к роду *Nordophiceras* лишь условно.

Единственным видом вне Сибири, который в настоящее время может быть отнесен к роду *Bajarunia*, является *Meekoceras* (*Prionolobus*) *jacksoni* [Hyatt, Smith, 1905] из колумбитовых слоев Айдахо, который может оказаться синонимом *Bajarunia euomphalus*, как это полагал Каммел.

- 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., 72 табл.
- 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. 243 с.
- Захаров Ю.Д. Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР. М.: Наука, 1978. 224 с.
- Ермакова С.П. К видовому составу сибирского триасового рода *Nordophiceras* (*Cephalopoda*, *Ceratitida*). — В кн.: Стратиграфия, палеонтология и литология осадочных формаций Якутии. Якутск, с. 95—106.
- Ермакова С.П. Аммоноидеи и биостратиграфия нижнего триаса Верхоянского хребта. М.: Наука, 1981. 138 с.
- Корчинская М.В. Оленекские аммониты Шпицбергена. — Учен. зап. НИИГА. Палеонтология и биостратиграфия, 1969, вып. 27, с. 80—89.
- Михальский А.Н. Заметки об аммонитах. I. О действительной форме параболических устьев у *Perisphinctes* и об эквивалентности параболических бугров с настоящими шипами, свойственными *Aspidoceras* и другим аммонитам. — Изв. Геол. Ком., 1898, т. 17, № 2, с. 12—68.
- Михальский А.Н. Заметки об аммонитах. II. К познанию параболических устьев у аммонитов и других тетрабранхиат. — Тр. Геол. ком., 1908, вып. 32, с. 66—125.
- Попов Ю.Н. Триасовые аммоноидеи Северо-Востока СССР. Л., 1961. 179 с. (Тр. НИИГА; Вып. 79).
- Попов Ю.Н. Новые виды аммоноидей из оленекского яруса Верхоянья и Лено-Оленекского междуречья. — В кн.: Проблемы нефтегазоносности Советской Арктики: Палеонтология и биостратиграфия. Л.: Гостоптехиздат, 1962, с. 176—192.
- Попов Ю.Н. Новое название *Arctotitrolites* Popov. nom. nov. — Палеонтол. журн., 1963, № 2, с. 137.
- Chao K.C. Lower Triassic ammonoids from Western Kwangsi, China. — *Paleontol. sinica*. N.S., 1959, N 9. 355 p.
- Guex J. Le Trias inferior des Salt Ranges (Pakistan): problèmes biochronologiques. — *Eclol. geol. helv.*, 1978, vol. 71 (1), p. 105—141.
- Hyatt A., Smith J.P. The Triassic cephalopod genera of America — *US Geol. Surv. Prof. Pap.* C, 1905, N 40. 349 p.
- Keyserling A. Beschreibung einiger von Dr. A. Th. v. Middendorf mitgebrachten Ceratiten des Arctischen Sibiriens. — *Bull. Acad. Sci. St.-Petersb.*, 1845, vol. 5, p. 161—174.
- Kummel B. The Lower Triassic formations of the Salt Range and Trans-Indus Ranges, West Pakistan. — *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 1966, vol. 134, p. 316—429.
- Kummel B. Ammonoids of the Late Scythian (Lower Triassic). — *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 1969, vol. 137, p. 311—701.
- Mojsisovics E. Arktische Triasfaunen. — *Mém. Acad. Imp. Sci. St-Petersb.*, 1886, vol. 33, N 6. 154 S.
- Tozer E. Triassic stratigraphy and faunas, Queen Elisabeth Islands, Arctic Archipelago. — *Mem. Geol. Surv. Canada*, 1961, 316. 116 p.
- Tozer E.T. Latest Lower Triassic ammonoids from Ellesmere Island and Northeastern British Columbia. — *Bull. Geol. Surv. Canada*, 1965, N 123, 48 p.
- Tozer E.T. A standard for Triassic time. — *Bull. Geol. Surv. Canada*, 1967, N 156, p. 101.
- Tozer E.T. Observations on the shell structure of Triassic ammonoids. — *Paleontology*, 1972, 15, N 9, p. 637—654.
- Waagen W. Salt Range fossils. II. Fossils from the Ceratite formation. — *Paleontol. Ind.*, 1895, ser. 13, vol. 2, p. 323.

МИКРОСТРУКТУРА И ПИГМЕНТАЦИЯ СКЕЛЕТНОЙ ТКАНИ FAVOSITIDA

В последнее десятилетие, когда многие палеонтологи приступили к глубокому изучению фавозитид, возник целый ряд вопросов, связанных с объемом родов. Наибольшие затруднения вызывали объемы родов, морфологической основой для выделения которых послужило строение стенки, и среди них такие, как *Pachyfavosites* Sok., *Gephuropora* Ether., *Plicatomurus* Chang Chao-cheng, *Riphaeolites* Yanet и др. Одной из причин этого была слабая изученность микроstructures скелетной ткани фавозитид, обусловленная недостаточно глубоким вниманием к ней.

В последние годы микроструктуру скелетной ткани изучали В.Н. Дубатов [1971], Н.В. Миронова [1971, 1974], Ф.Я. Янет [1971], К. Экенторп [Oekentorp, 1974], М.А. Смирнова [1974], Тонг Зюи Тхань [1979] и др. Подробный обзор взглядов на строение скелетной ткани табулят и значение ее для систематики дали А. Шуппе и К. Экенторп [Schouppre, Oekentorp, 1974].

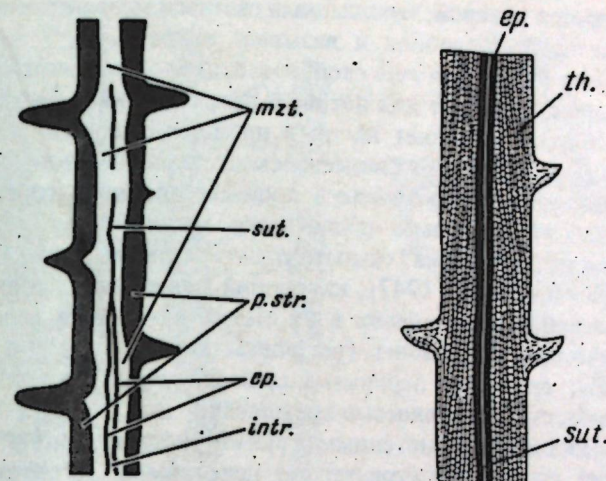
На II Всесоюзном симпозиуме по ископаемым кораллам в Таллине в 1967 г. Н.В. Миронова выступила с докладом, в котором высказала мнение о пяти-, семислойном строении стенок фавозитид [Миронова, 1971]. Эти же выводы она подтвердила в своей последней монографии [Миронова, 1974]. Рассматривая структуру скелетной ткани фавозитид, Миронова выделяет в строении стенок пять-семь элементов-слоев (рис. 1): 1 — эпитеку (*ep.*); 2 — срединный шов (*sut.*); 3 — интратеку (*intr.*); 4 — мезотеку (*mzt.*); 5 — краевой пигментированный слой (*p. str.*).

На основе незначительных различий в строении этих элементов-слоев стенок Миронова выделяет в составе фавозитид рода *Mesofavosites* Mir., *Subfavosites* Mir., *Mesolites* Mir. и др. Для первого рода Миронова считает характерным развитие сравнительно широкого и четкого краевого пигментированного слоя, светлой мезотеки и слабо развитой темной "шовной линии" (срединного шва). Стенки у представителей *Favosites* и *Subfavosites*, по ее мнению, имеют темный срединный шов, тонкий слой "краевого пигмента в виде пленки" и сравнительно широкий слой мезотеки.

У повсеместно распространенных в девонских отложениях представителей родов *Squameofavosites* Tchern., *Dictyofavosites* Tchern., *Pachyfavosites* Sok. и у *Mesolites* Mir., выделенного из состава рода *Pachyfavosites* Sok., Миронова видит такой же план строения стенки, но значительно большую толщину и различную интенсивность развития пигментированного слоя. При обсуждении доклада на симпозиуме мною высказывалось мнение об ошибочности ее выводов относительно строения стенки.

Рассмотрим строение стенок фавозитид и постараемся найти те элементы в них, которые Миронова видит у гефуропор, пахифавозитов, мезофавозитов, субфавозитов и других родов.

Наблюдения многочисленных силурийских, девонских и каменноугольных табулят показывают, что эпитека развита не только на базальной



Р и с. 1 Схема строения стенки кораллитов у фавозитид в продольном сечении (сильно увеличено)

ep. — эпитека, *sut.* — срединный шов, *intr.* — интратека, *mzt.* — мезотека, *p. str.* — краевой пигментированный слой [Миронова, 1974]. Стенка кораллитов пятислойная, если нет интратеки (два пигментированных слоя, два слоя мезотеки и срединный шов; верхняя часть рис.) и семислойная, когда развита интратека (два пигментированных слоя, два слоя мезотеки, два срединных слоя и интратека)

Р и с. 2. Схема строения стенки кораллитов у фавозитид в продольном сечении по Д.Сванну [Swann, 1947, реконструкция Б.С. Соколова, 1955]

th. — собственно стенка, *ep.* — эпитека, *sut.* — межстенный шов

поверхности полипняков, но и на стенках кораллитов почти всех табулят. Наиболее четко она выделяется у представителей отрядов *Auloporida* и *Syringoporida*, характеризующихся свободно расходящимися кораллитами. У фавозитид, образующих компактные колонии, эпитека редуцирована и сохраняется в виде срединного шва. Все сведения по морфологии и филогении *Favositida* свидетельствуют о происхождении массивных представителей этого отряда от трубчато-ветвистых сирингопорид. Очевидно, массивные формы образовались в процессе эволюции от кустистых колоний сирингопоридного типа путем компактного расположения и срастания кораллитов. Кораллиты сирингопоридных кораллов с поверхности покрыты морщинистой эпитекой, которая при превращении кустистых колоний в компактные, массивные оказывалась между слоями склеренхимы, образуя срединный шов. Таким образом, срединный шов фавозитид представляет собой редуцированную эпитеку наружного слоя сирингопоридных предков фавозитид. Этот вывод подтверждает такой факт, как образование эпитеки у кораллитов, вторично расходящихся на старческой стадии роста (на периферии полипняков) таких табулят, как *Trachypora* M.-Edw. et H., *Neoroemeria* Rad. и др.

В дальнейшем развитии фавозитид эти два слоя срастались в один. Слабая редукция срединного шва у ордовикских и силурийских видов обуславливает раскалывание их полипняков по стенкам, а не по внутренним полостям кораллитов (табл. XI, фиг. 1), как у большинства девонских фавозитид. Именно у фавозитид со слаборедуцированной эпитекой бывает срединный шов, состоящий из двух слоев. Между ними

иногда наблюдается прослой, заполненный светлым мелкокристаллическим кальцитом, который Миронова и называет интратекой. У девонских и каменноугольных Favositida этот слой, как правило, не развит.

Вопрос о том, существует или нет слой интратеки как самостоятельный элемент стенки, т.е. возникает ли он в процессе создания скелета колонии зооидами (и какова его биологическая сущность), или он вторично образовался после смерти колонии в процессе диагенеза горной породы, еще требует изучения. Только после этого можно будет делать вывод о том, является ли "интратека" самостоятельным слоем.

Д. Сванн [Swann, 1941, 1947], изучавший фавозитид группы Favosites alpenensis Winchell, тоже выделял в их стенке пять слоев (рис. 2): th. — две периферические стереозоны (peripheral stereozones) (= собственно стенку — В.Д.); ep. — две первичные стенки (primary walls) (два слоя эпитеки, видимо, еще не полностью сросшиеся — В.Д.) и sut. — внутренняя ценозона, образованная гомогенным криптокристаллическим кальцитом, который Сванн считает "внутристенной ценохимой", отложившейся из горизонтального ценосарка. Для этого слоя Миронова [1971, 1974] и предложила новое название — интратека.

Б.С. Соколов [1955] совершенно справедливо отмечает, что в этой идеальной схеме строения стенки не всегда проявляются внутренние слои (первичные стенки и ценозона), за исключением собственно стенки.

Таким образом, пяти-, семислойное строение стенки, по Н.В. Мироновой, резко отличается от пятислойного строения по Д. Сванну.

Детальное изучение стенок многочисленных силурийских и девонских фавозитид показывает, что краевой "пигментированный слой" и "мезотека" в схеме микроструктуры стенок Н.В. Мироновой представляют единый слой склеренхимы, который может быть иногда неравномерно окрашенным. Неравномерная окраска склеренхимы может быть и неслойистой. Можно привести много примеров, когда стенки фавозитид совершенно незакономерно пигментированы даже в одной колонии (табл. XII, фиг. 1). Иногда бывают окрашены только септальные шипы и очень неравномерно стенки (табл. XI, фиг. 3). Неравномерная пигментация стенки характеризует и экземпляры, описанные Мироновой в качестве типичных пяти-, семислойных (табл. XIII, фиг. 1).

Видимо, за краевой пигментированный слой стенки Миронова принимает наружный слой склеренхимы, получивший вторичную окраску. Такое окрашивание, может быть, произошло в процессе диагенеза скелетной ткани и горной породы, вмещающей полипняки. Действительно, окраска (первичная пигментация) наблюдается у многих фавозитид, однако очень часто она сохраняется не полностью. Иногда можно увидеть, как в одном и том же полипняке наружный слой склеренхимы стенок одних кораллитов окрашен, а других — лишен ее, а между ними наблюдаются переходные кораллиты с неравномерно окрашенной стенкой (табл. XII, фиг. 1). Часто первичная пигментация скелетной ткани фавозитид наблюдается не в наружных слоях склеренхимы, а во внутренних (табл. XI, фиг. 2). Очень характерна пигментация у представителей подотряда Alveolitina, особенно у калиопор (рис. 3). В меньшей мере, но очень часто наблюдается неравномерная пигментация и у других альвеолитин (табл. XIII, фиг. 2—4, рис. 4).

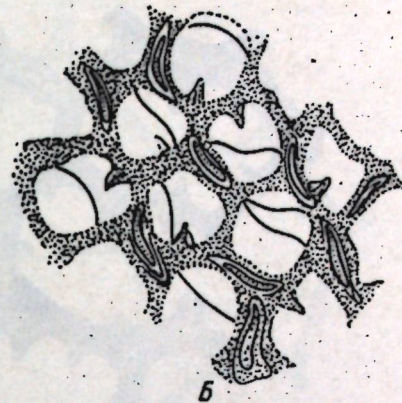
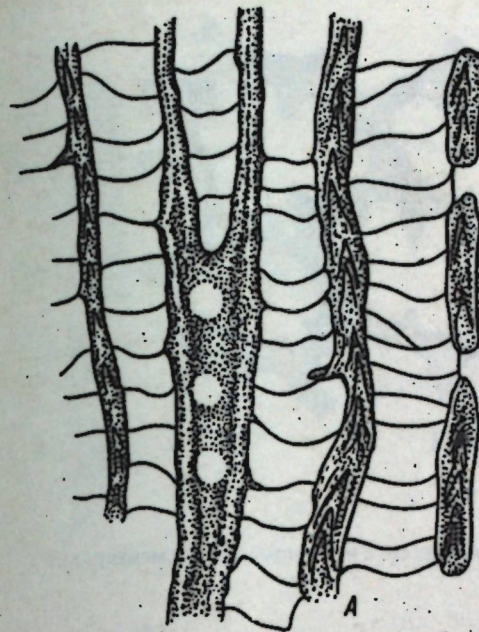


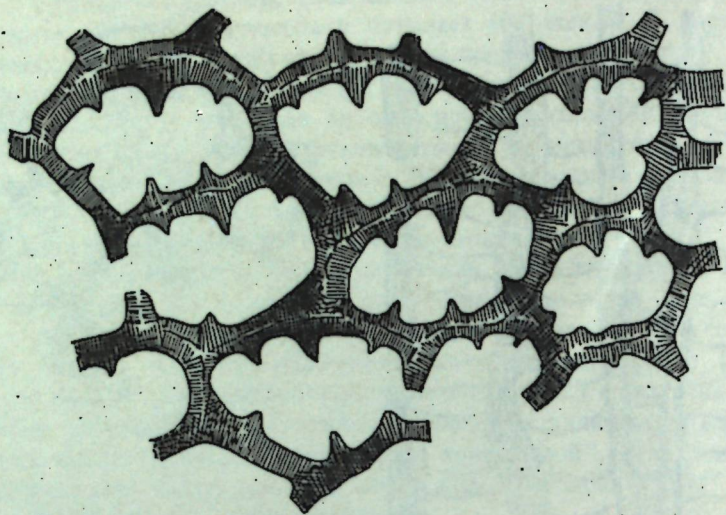
Рис. 3. Caliopora sp. с перистой пигментацией, x 10

А — продольное сечение; Б — поперечное сечение

Как правило, слои пигмента располагаются перпендикулярно волокнам склеренхимы, что дает возможность реконструировать первичную микроструктуру скелетной ткани, если она плохо наблюдается или не сохранилась.

Изучение типичных фавозитид показывает, что стенка их трехслойна. Она состоит из срединного шва, находящегося в середине стенки, и двух слоев склеренхимы, имеющей радиально волокнистую (иногда скрытую) микроструктуру (табл. XI, фиг. 4, 5, рис. 5). Слои склеренхимы могут быть толстыми или тонкими, тем не менее возникает всегда по одному слою по обе стороны срединного шва. Срединный шов фавозитид, представляющий собой редуцированные слои эпитеки соседних кораллитов, может быть выражен по-разному: двумя слабо сросшимися темными слоями, одним полностью слившимся из двух эпитек слоем (табл. XI, фиг. 4, 5), прерывистой тонкой линией, которая может создавать ложное впечатление об однослойности (табл. XI, фиг. 3) стенки. Последний тип срединного шва развит у большинства потомков фавозитид — представителей подотряда Alveolitina (табл. XIII, фиг. 2, 3, рис. 4), у многих Thamnopora.

Стенки представителей рода Pachyfavosites Sok. отличаются от стенок других фавозитид не только значительным утолщением, но и особенностями микроструктуры склеренхимы (особенностями радиального расположения волокон), возникновением слитности стенок. У некоторых пахиавозитов на периферии полипняка намечается перистое расположение волокон склеренхимы в стенке, как у представителей рода Geophylogora Ether. [Дубатов, 1969]. К таковым можно отнести некоторых ветвистых Pachyfavosites kozlowskii Sok. (табл. XIII, фиг. 5). Может быть, таких "Pachyfavosites kozlowskii" следует исключить из состава



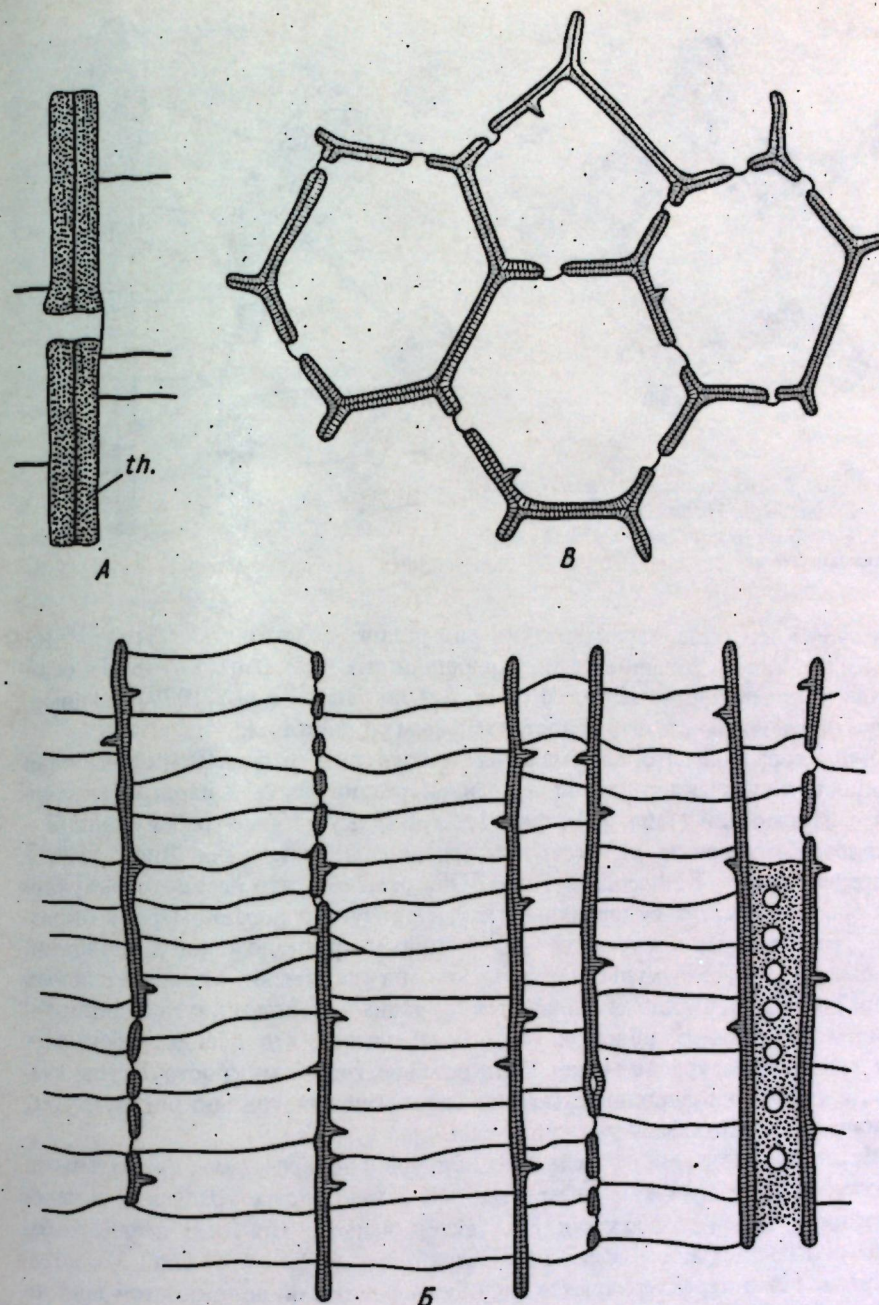
Р и с. 4. Поперечное сечение коралла *Crassialveolites* sp. с неравномерно пигментированной стенкой, $\times 10$

типичных представителей рода *Pachyfavosites* или, если в одном и том же полипнике наблюдается перисто-волоконистая и слитная микроструктура стенок, необходимо роды *Pachyfavosites* Sok. и *Gephyropora* Ether. объединить в один род. Тонг Зюи Тхань [1979], детально изучавший микроструктуру склеренхимы пахивавозитов, установил, что к этому роду следует относить фавозитид с сильно утолщенной и интенсивно пигментированной стенкой, которой он предлагает название плюматной.

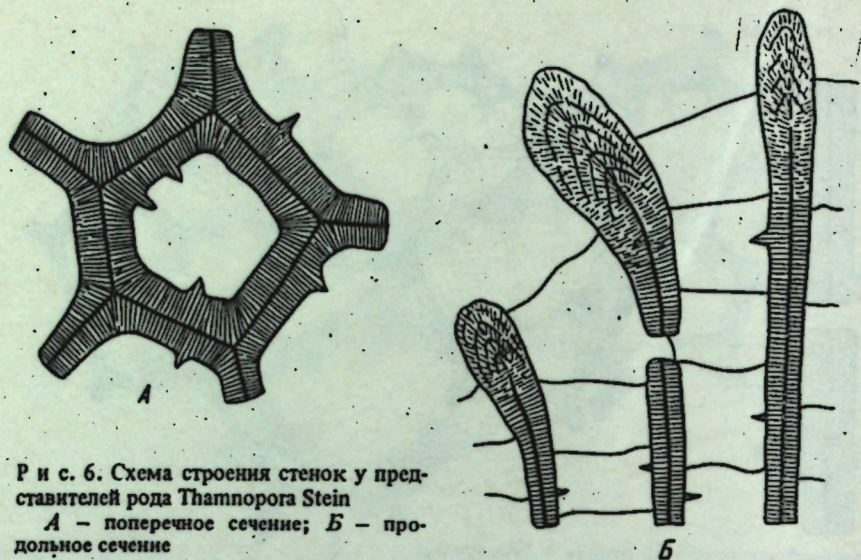
Наблюдаемые в стенках представителей *Favositida* четкие два слоя склеренхимы отличаются один от другого только расположением волокон. Лишь редуцированная эпитека, входящая в состав срединного шва, содержит больше пигмента, чем стенка, и поэтому срединный шов, как правило, значительно более темный, чем собственно стенка. Ж. Лафюст [Lafuste, 1959], изучавший микроструктуру склеренхимы типового вида рода *Favosites* Lam. — *F. gothlandicus* Lam., установил микроламеллярную структуру стенок, аналогичную стриатопороидной (как у *Striatopora flexuosa* Hall). Может быть, Лафюст наблюдал концентрически расположенную пигментацию склеренхимы, которая, как отмечалось выше, ориентирована перпендикулярно волокнам.

В палеонтологической литературе описаны и другие структуры скелетной ткани стенок фавозитов. Так, Ф.Е. Янет [1971] у *Favosites issensis* Yanet, видит складчато-волоконистую (=складчато-концентрическую — В. Д.) микроструктуру стенки. Очевидно, этот вид относится к роду *Plicatomurus* Chang Chao-cheng, представителям которого присуща складчато-концентрическая микроструктура склеренхимы.

Очень характерна для некоторых *Favositida* паратрабекулярная микроструктура стенки, установленная Тонг Зюи Тханем [Tong-dzuy Thanh, 1967; Дубатов, Тонг Зюи Тхань, 1965; Тонг Зюи Тхань, 1979]. Кораллы с такой стенкой, появившиеся в процессе эволюции в начале средне-



Р и с. 5. А — схема строения стенки у представителей рода *Favosites* Lam. Продольное сечение, сильно увеличенное [по Б.С. Соколову, 1955; 1962]; Б—Б: *Favosites bogdanovi* Dubat. с радиально-волоконистой микроструктурой склеренхимы, $\times 10$; Б — продольное сечение; В — поперечное сечение



Р и с. 6. Схема строения стенок у представителей рода *Thamnopora* Stein
А — поперечное сечение; Б — продольное сечение

палеозойского этапа, характеризуют ряд родов: *Echyropora* Tong, *Riphaeolites* Yanet, *Squamites* Lel., *Xenoeumonia* Lel., и др., которые я объединял в подсемейство *Riphaeolitinae*, а Тонг Зюи Тхань [1979], видимо, более обоснованно считает самостоятельным семейством.

Для кораллов этого семейства характерна радиально-волоконистая микроструктура склеренхимы на ранней стадии роста и паратрабекулярная — на взрослой (табл. XIV, фиг. 1, 2). Близкую к паратрабекулярной — псевдотрабекулярную структуру склеренхимы описывала Янет [1965] у представителей *Riphaeolites* Yanet. Она отмечает, что псевдотрабекулярная микроструктура склеренхимы характеризуется неравномерной окраской, растрескиванием стенок на продольно расположенные столбики, напоминающие трабекулы хететид, но они не имеют самостоятельных особых обызвествления и сливаются с радиально-волоконистым расположением фибральных волокон. Ф.Е. Янет считает, что псевдотрабекулярная микроструктура не может быть особым типом микроструктуры стенок, а является разновидностью радиально-волоконистой микроструктуры, присущей фавозитидам и тамнопоридам.

После просмотра многочисленных шлифов с поперечными, продольными и косыми сечениями как сибирских, так и некоторых уральских и чехословацких видов рифеолитид становится ясным, что Янет псевдотрабекулами называет косые сечения паратрабекул (табл. XIV, фиг. 3), которые как раз и характеризуются подобием радиально-волоконистой микроструктуры. Поскольку Янет не дала правильного описания микроструктуры стенки, а Тонг Зюи Тхань исчерпывающе охарактеризовал этот тип микроструктуры склеренхимы, я предлагаю сохранить для нее название паратрабекулярная, предложенное последним исследователем.

Пигментация скелетной ткани стенок интенсивно развита у многих представителей подотряда *Thamnoporina* — родов *Thamnopora* Stein., *Gracilopora* Tchud., *Fomitchevia* Dubat., *Thamnoporella* Sok. Строение

склеренхимы стенок у них радиально-волоконистое [Чернышев, 1951; Чудинова, 1959]. Основным отличием ее от радиально-волоконистой фавозитонидной является более четкое разделение фибр (табл. XIV, фиг. 4а, 4б; табл. XV, фиг. 1), интенсивное утолщение стенок на периферии полипника и развитие стереоплазматического утолщения (табл. XIV, фиг. 4в, рис. 6). В периферической зоне в утолщенных стенках фибры располагаются перисто, а слои пигмента перпендикулярно им. Особенно четко такое строение стенки с интенсивной пигментацией наблюдается у группы видов *Thamnopora cervicornis* (Blainv.) [Lecompte, 1939; Дубатов, 1959].

Таким образом, среди среднепалеозойских табулят в составе отряда *Favositida* четко наблюдаются три типа микроструктуры стенок: фибральный, ламеллярный и паратрабекулярный.

У фавозитид фибрального типа — радиально-волоконистая фавозитонидная и радиально-волоконистая тамнопоронидная разновидности. Выделенные Мироновой пять—семь слоев в стенке в действительности являются тремя слоями. Два внешних слоя склеренхимы (краевой пигментированный слой и мезотека), состоящих из радиально-расположенных волокон, вторично пигментированы. Очень часто в одной колонии и даже в одном шлифе хорошо наблюдаются все переходы от "пятислойного строения стенки" к трехслойному (табл. XII, фиг. 1).

В ламеллярном типе микроструктуры стенки склеренхима построена из тонких радиальных рядов волокон, образующих concentрические наложения. Такая микроструктура характеризует представителей родов *Pachypora* Lnd., *Striatopora* Hall, *Cladopora* Hall, семейства *Trachyporidae*.

Кораллы с паратрабекулярным строением стенок Тонг Зюи Тхань обоснованно предлагает рассматривать в качестве самостоятельного семейства *Riphaeolitidae* в составе подотряда *Favositina*.

Таким образом, строение микроструктуры склеренхимы стенок у фавозитид имеет большое таксономическое значение для установления таких крупных таксонов, как семейство и род, а пигментация стенок, которую нередко принимают за микроструктуру, таксономического значения не имеет.

ЛИТЕРАТУРА

- Дубатов В.Н. Табуляты, гелиолитиды и хететиды силура и девона Кузнецкого бассейна. Л.: Гостоптехиздат, 1959. 292 с. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 139).
Дубатов В.Н. Табуляты и биостратиграфия нижнего девона Северо-Востока СССР. М.: Наука, 1969. 176 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 70).
Дубатов В.Н. Таксономическое значение микроструктуры скелетных образований табулят. — В кн.: Тр. 2-го Всесоюз. симп. по ископаемым кораллам. М.: Наука, 1971, с. 12—23.
Дубатов В.Н., Тонг Зюи Тхань. Некоторые новые табуляты и табулятоморфные целентераты Северного Вьетнама. М.: Наука, 1965, с. 41—64.
Миронова Н.В. О роде *Gephyropora* Etheridge и строении стенок фавозитид. М.: Наука, 1971, с. 34—45.
Миронова Н.В. Раннедевонские табуляты Горного Алтая и Салаира. Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1974. 164 с.
Смирнова М.А. О микроструктуре стенок позднесилурийских и раннедевонских фавозитид. — В кн.: Древние Cnidaria, Новосибирск: Наука, 1974, т. 1, с. 80—86. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 201).

- Соколов Б.С. Табуляты палеозоя европейской части СССР. М.; Л.: Гостоптехиздат, 1955. 527 с. (Тр. ВНИГРИ. Н.С.; Вып. 85).
- Соколов Б.С. Подкласс Tabulata. — В кн.: Основы палеонтологии: Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 192–265.
- Тонг Зюи Тхань. Табуляты, гелиолитиды, хететиды и биостратиграфия девона Вьетнама: Автореф. дис. докт. биол. наук, Новосибирск: 1979, с. 3–46.
- Чернышев Б.Б. Силурийские и девонские Tabulata и Heliolitida окраин Кузнецкого угленосного бассейна. М.: Гостеолтехиздат, 1951. 160 с.
- Чудинова И.И. Девонские тамнопориды Южной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 146 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 78).
- Янет Ф.Е. Микроструктурные особенности стенок эйфельских и живецких табулят и хететид Урала. М.: Наука, 1965, с. 12–24.
- Янет Ф.Е. Микроструктурные особенности силурийских и девонских табулят Урала. М.: Наука, 1971, с. 46–55.
- Lafuste J. Muraux à parois lamellaires chez certains tabulés. — C. r. Acad. sci. Paris, 1959, vol. 248, N 16, p. 2373–2375.
- Lecompte M. Les tabulés du dévonien moyen et supérieur du bord sud du bassin de Dinant. — Mém. Mus. R. hist. natur. Belg., 1939, vol. 90, XC, p. 3–227.
- Oekentorp K. Microstructures of Palaeozoic Corals. — В кн.: Древние Cnidaria. т. 1. Новосибирск: Наука, 1974, с. 14–19 (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 201).
- Schouppé A.V., Oekentorp K. Morphogenese und Bau der Tabulata. — Palaeontographica A, 1974, Bd. 145, S. 11–194.
- Swann D.H. Wall structure of Favosites (Abstr.). — Bull. Geol. Soc. Amer., 1941, vol. 52, N 12, p. 1975.
- Swann D.H. The Favosites alpenensis lineage in the Middle Devonian Traverse Group of Michigan. — Contribs. Mus. Paleontol. Univ. Michigan, 1947, vol. 6, N 9, p. 235–318.

УДК 576.12.56.017

И.Т. Журавлева, Е.И. Мягкова

ПОЛОЖЕНИЕ АРСНАЕАТА В СИСТЕМЕ РАЗВИТИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

В 1970–1972 гг. авторы настоящей статьи предложили выделить новый крупный таксон в системе органического мира в ранге царства — Archaeata. В состав названного таксона включены: Euarchaeocyatha, Aphrosalpingata, Soanitida, Receptaculitida [Журавлева, Мягкова, 1970, 1972]. К этой категории с долей условности М. Нитецкий и Ф. Дебрени [Nitecki, Debrenne, 1979] отнесли и Radiocyatha.

Euarchaeocyatha раннекембрийского возраста изучаются И.Т. Журавлевой с 1944 г. В ее распоряжении имеются материалы со всей территории Советского Союза [Журавлева, 1960 и др.] и сравнительный — из Австралии, Северной Америки, Западной Европы, Африки и Антарктиды.

Aphrosalpingata из силура Урала открыты и изучаются Е.И. Мягковой с 1939 г. Эти коллекции — с Урала и являются единственными в мире [Мягкова, 1955а, б].

Soanitida ордовика открыты в 1960 г. [Мягкова, 1965]. Сравнительные коллекции немногочисленны (образцы рода *Calathium Billings* были любезно присланы доктором Ф.Туми в 1964 г. из Северной Америки). Коллекция по собственно соанитам также единственная в мире.

Receptaculitida изучаются Мягковой. Имеющиеся в ее распоряжении коллекции включают материал со всей территории Советского Союза начиная

с ордовика по девон. Коллекция не очень большая по объему (около 150 экз.), но в ее составе есть уникальные по сохранности скелета экземпляры. Сравнительный материал по этой группе представлен коллекцией из Австралии, присланной доктором Д. Джеллом.

Перечисленные группы, входящие в состав Archaeata, помимо близкого морфологического плана строения скелета и приуроченности к палеозою, отличаются картиной истории их изучения. Все они относились в разное время к различным типам животных и растений, начиная от простейших и до группы Incertae sedis включительно. С позиции двучарственной системы органического мира один из них (Euarchaeocyatha) должны были быть отнесены к животным, другие (Soanites и Receptaculitida) — к растениям.

В то же время авторы располагают доказательствами биологической общности всех перечисленных ископаемых групп, основанной на морфологии и микроструктуре скелета и во многом — общей экологии.

С позиции многоцарственной системы органического мира Archaeata находят свое естественное место как единое крупное таксономическое подразделение. В настоящее время многие исследователи пришли к выводу о многоцарственности органического мира. Если К. Линней в начале XIX в. предложил выделять два царства — Vegetabilia и Animalia, то уже Е. Фриз в 1821–1831 гг. ввел в систему органического мира третье царство — Fungi. Во второй половине XIX в. Э. Геккель отделил от животных и растений одноклеточных и выделил их в особое царство Protista, включая в его состав обособленную группу безъядерных организмов — Monera.

Впервые четырехцарственную систему органического мира в составе Muchota (= Monera, по Геккелю), Protocista, Plantae и Animalia предложил Г. Коупленд [Copeland, 1947].

А.В. Иванов [1968] дает наиболее обоснованную четырехцарственную систему органического мира, однако он не показывает полифилетичности царства Animalia, в то же время приводя критический разбор положения типа Porifera в системе. Наряду с Procaryota он выделяет три основных группы: Eucaryota, Metazoa, Metaphyta.

В.Н. Беклемишев [1964], не выходя за пределы двучарственной системы, считал возможным выделение в пределах царства Animalia подцарства Parazoa и высшего отдела Archaeocyatha.

Б.М. Козо-Полянский [1924] вслед за А.С. Фаминцыным [1907] и К.С. Мережковским [1909] признавал теорию симбиогенеза необходимой для объяснения крупных этапов эволюции органического мира.

А.Л. Тахтаджян [1973] предложил также, как А.В. Иванов четырехцарственную систему органического мира. Его заслуга в восстановлении приоритета русских ученых — А.С. Фаминцына [1907], К.С. Мережковского [1909] и Б.М. Козо-Полянского [1924] в разработке основ эволюционного симбиогенеза. В итоге схема развития органического мира по Тахтаджяну содержит два надцарства — Procaryota и Eucaryota (в соответствии с предложением К. Джеффри) [Jeffrey, 1971] и четыре царства. Он принципиально возражает против царства Protista, считая всех одноклеточных Eucaryota или растениями, или животными. В то же время Тахтаджян допускает возможность выделения самостоятельного царства Rhodophyta, которое уже в схеме К. Джеффри отчленено от остальных водорослей.

Тахтаджян в принципе согласен с генеральной схемой многоцарственной структуры органического мира, предложенной Р. Вайтекером [Whittaker, 1969] и Л. Маргулис [Margulis, 1971] на основе теории симбиогенеза.

Вайтекер установил сначала четыре, а затем пять царств органического мира: Monera, Protista, Fungi, Plantae, Animalia. Он предупреждал, что число царств предлагаемой им системы органического мира не исчерпывается пятью, поскольку во всех царствах есть инородные группы по принимаемым критериям, а именно: наличие или отсутствие ядра, одноядерность или многоядерность, одноклеточность или многоклеточность, тип питания.

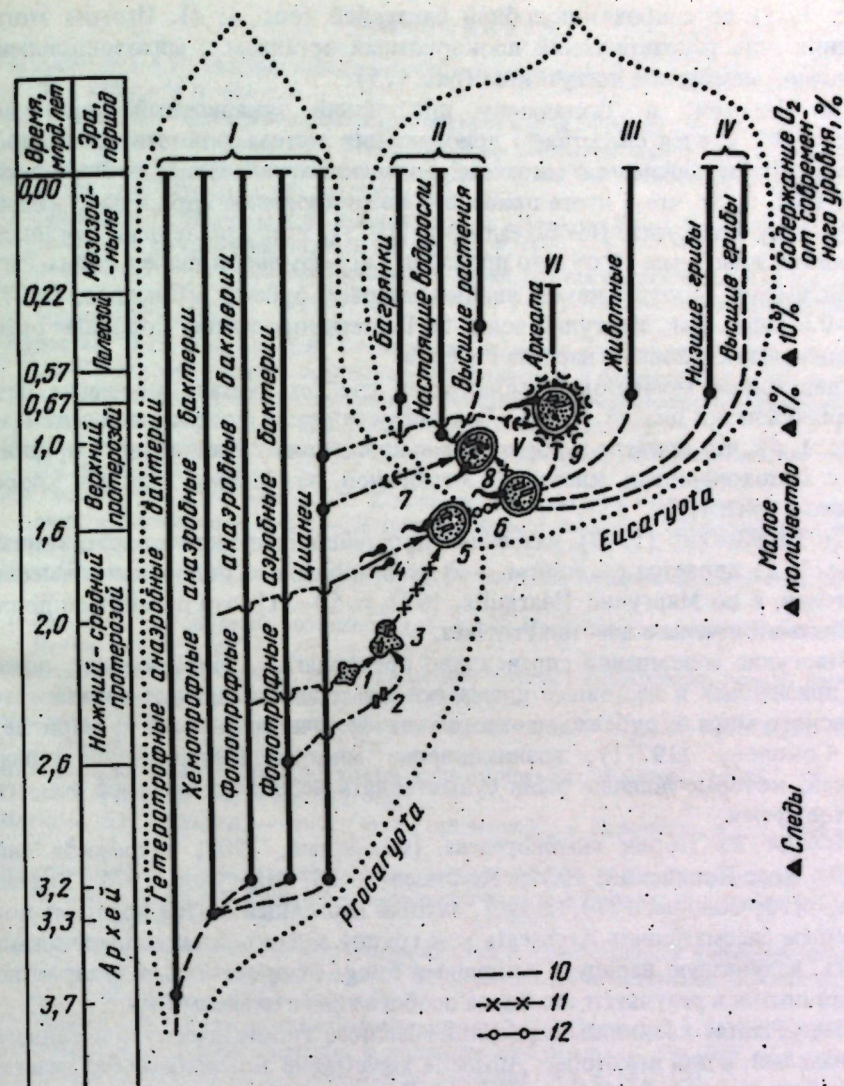
Маргулис подошла к той же проблеме с позиции симбиогенеза, предположив возникновение всех царств органического мира в результате симбиогенеза бактериальных прокариотных клеток. Тем самым она развила и подтвердила на новом молекулярном этапе исследования идеи, высказанные ранее русскими исследователями Фаминцыным [1907], Мережковским [1909] и несколько позднее Козо-Полянским [1924]. Маргулис [Margulis, 1971] сохранила в своей схеме пять царств органического мира, предложенных Вайтекером. Однако никто из названных исследователей, кроме Мережковского [1909], не делал попытки дать историю развития органического мира во времени, исходя из теории симбиогенеза.

В последние годы многие исследователи продолжают обращаться к вопросу о многоцарственности органического мира не только в общепроцессуальном, но и в эволюционном плане. Кусакин и Старобогатов [1973] предложили оригинальную схему эволюции органического мира с выделением двух категорий выше царства: империи и подимперии. П. Клауд [Claud, 1974] в своей системе органического мира обратил особое внимание на основные этапы возникновения и развития крупных таксонов в ранге царств. Б.С. Соколов [1977], не останавливаясь специально на структуре системы органического мира, особо рассмотрел эволюцию организмов на ранних этапах возникновения жизни на земле.

Авторы настоящей статьи допускают возможность рассматривать биологическую эволюцию по крупным этапам развития органических структур, исходя из теории многоцарственности и симбиогенеза (рис. 1.)

Первые организмы — анаэробные бактерии — возникли 3,7–3,5 млрд. лет тому назад. В дальнейшем наряду с этими бактериями появились аэробные бактерии и первые цианеи (синезеленые водоросли по терминологии многих исследователей) — 3,2 млрд. лет назад. Вслед за этим наряду с дарвинским типом эволюции, характерным для основных ветвей органического мира, существовавших в то время (Prokaryota), произошло симбиотическое слияние анаэробной бактерии (гипотетический, прокариотный организм типа микоплазмы, по Тахтаджяну [1973] (рис. 1, 1)) и аэробной митохондриеподобной бактерии (рис. 1, 2). В результате этого слияния на рубеже 2,6–2,0 млрд. лет образовался гипотетический прокариотный амебоидный организм с митохондриями (рис. 1, 3).

К этому рубежу — 2,0–1,6 млрд. лет — приурочен второй эволюционный момент симбиогенеза в развитии органического мира: слияние гипотетического прокариотного, амебоидного организма с митохондриями



Р и с. 1. Этапы развития органических структур I — Monera; II — Plantae; III — Animalia; IV — Fungi; V — Protista; VI — Archaeata [по Р. Вайтекеру и Л. Маргулис];

1–9 — составляющие симбиогенеза: 1 — гипотетический амебоидный прокариотный организм типа микоплазмы; 2 — митохондриеподобные бактерии; 3 — гипотетический прокариотный амебоидный организм с митохондриями; 4 — спирохетоподобная бактерия; 5 — гипотетический прокариотный организм с митохондриями, клеточной мембраной и жгутиками; 6 — простейший эукариотный организм [по Л. Маргулис, 1971, и А.Д. Тахтаджяну, 1973] из гипотетического прокариотного организма с митохондриями, клеточной мембраной и жгутиком в результате приобретения митоза (что привело к возникновению ядра); 7 — цианеи; 8 — простейший эукариотный организм с митохондриями, клеточной мембраной, жгутиком, ядром и хлоропластом; 9 — гипотетический простейший эукариотный организм с митохондриями, клеточной мембраной, жгутиками и ядром, в симбиозе с цианеями; 10 — направление симбиотических связей; 11 — направление развития от гипотетического прокариотического амебоидного организма с митохондриями к таковому с клеточной мембраной и жгутиками и переход от него к растительной клетке; 12 — направление развития от прокариотической клетки к эукариотической

(рис. 1, 3) со спирохетоподобной бактерией (рис. 1, 4). Итогом этого слияния стал гипотетический прокариотный организм с митохондриями, клеточной мембраной и жгутиком (рис. 1, 5).

По Маргулис и Тахтаджяну, простейший эукариотный организм (рис. 1, 6) явился следствием приобретения митоза гипотетическим прокариотным организмом с митохондриями, клеточной мембраной и жгутиком (рис. 1, 5), что в итоге привело к возникновению ядра и дало начало надцарству Eucaryota. По Тахтаджяну [1973], этот простейший организм является животным и от него произошли все другие Animalia и Fungi. Это, по-видимому, соответствует эволюционному рубежу [Соколов, 1977] 1,0–0,6 млрд. лет. Маргулис вслед за Вайтекером считает подобные организмы представителями царства Protista.

Следующим моментом симбиогенеза следует считать внедрение безъядерной клетки цианей (рис. 1, 7) в гипотетический эукариотный организм (рис. 1, 6), что привело к образованию простейшего эукариотного организма с митохондриями, клеточной мембраной, жгутиками, ядром и хлоропластом (рис. 1, 8).

По Тахтаджяну [1973], названный простейший гипотетический организм (рис. 1, 8) является растением, и от него произошли водоросли и высшие растения, а по Маргулис [Margulis, 1971, с. 50–51], эти организмы должны быть включены в царство Protista.

Маргулис совершенно справедливо предполагает существование, помимо признанных в настоящее время основных эволюционных ветвей органического мира на рубеже митозного типа клеточного деления (1 млрд. лет, по Соколову [1977]), возникновение многочисленных "тупиковых" ветвей, которые должны были существовать непродолжительное геологическое время.

Исходя из теории симбиогенеза [Фаминцын, 1907; Мережковский, 1909; Козо-Полянский, 1924; Любищев, 1973; Маргулис, 1971; Тахтаджян, 1973; Хахина, 1979; и др.], авторы настоящей статьи полагают возможным рассматривать Archaeata как группу высокого таксономического ранга, возникшую наряду с Animalia и Fungi от простейшего эукариотного организма в результате симбиоза особого типа с цианеями (рис. 1, 9).

Если Plantae возникли путем эндосимбиоза гипотетического организма с цианеями, а для некоторых Animalia характерен экосимбиоз без участия цианей (например, Cnidaria и Zooxantella), то для Archaeata, по-видимому, мог быть характерен симбиоз с цианеями, близкий к таковому у современных лишайников (симбиоз грибов и цианей). В пользу такого предположения говорит факт обязательного совместного существования подавляющего большинства представителей Archaeata с различными цианеями [Журавлева, Мягкова, 1972, 1974; Мягкова, 1973; Журавлева, Лучинина, 1977]; микроструктура скелетного вещества многих археата резко отлична от таковой животных и часто неотличима от микроструктуры ископаемых цианей, например Renalcis.

Время существования Archaeata — 0,57–0,22 млрд. лет — позволяет рассматривать их как одну из "тупиковых" ветвей в эволюции органического мира, о которых упоминала Л. Маргулис.

ЛИТЕРАТУРА

- Бискемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964: Т. I. 432 с.; Т. II. 444 с.
- Журавлева И.Т. Археосиаты Сибирской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 344 с.
- Журавлева И.Т., Лучинина В.А. Водоросли и органогенные постройки. — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. Фации и организмы. Новосибирск: Наука, 1977, с. 103–125 (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 302).
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И. Высший раздел Archaeata. В кн.: Материалы к III коллоквиуму по археосиатам. М.: ГИН АН СССР, 1970, с. 2.
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И. Archaeata — новая группа организмов. — В кн.: Докл. сов. геологов к 24-й сесс. Междунар. геол. конгр. Пробл. 7. Палеонтология. М.: Наука, 1972, с. 7–14.
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И. Особенности биотопов в некоторых органогенных постройках (археосиаты, соаниты, афросальпингиды и сфинктозоа). — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. Палеоэкологические проблемы. Новосибирск: Наука, 1974, с. 117–121. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 84).
- Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных: Филогенетические очерки. Л.: Наука, 1968. 286 с.
- Кусакин О.Г., Старобогатов Я.И. К вопросу о наивысших таксономических категориях органического мира. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973. I. 3, с. 95–103.
- Козо-Полянский Б.М. Новый принцип биологии: Очерк теории симбиогенеза. М.: Пучина, 1924. 147 с.
- Любищев А.А. Проблемы систематики. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973. I. 1, с. 7–27.
- Мережковский К.С. Теория двух плазм как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов. Казань, 1909. 102 с.
- Мягкова Е.И. Новые представители типа Archaeocyatha. — Докл. АН СССР, 1955а, т. 104, № 4, с. 638–641.
- Мягкова Е.И. К характеристике класса Aphrosalpingoida. Мягкова, 1955б. — Докл. АН СССР, 1955б, т. 104, № 3, с. 478–481.
- Мягкова Е.И. Соаниты — новая группа организмов. — Палеонтол. журн., 1965, № 3, с. 16–22.
- Мягкова Е.И. К экологии раннеордовикских соанитов. — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. Поздний докембрий и палеозой Сибири. Новосибирск: Наука, 1973, с. 65–68.
- Соколов Б.С. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации. — В кн.: 250 лет Академии наук СССР: Документы и материалы юбилейных торжеств. М.: Наука, 1977, с. 422–444.
- Тахтаджян А.Л. Четыре царства органического мира. — Природа, 1973, № 2, с. 22–32.
- Фаминцын А.С. О роли симбиоза в эволюции организмов. — Тр. СПб. о-ва естествоиспыт., 1907, т. 38, вып. 1, Протоколы заседания, № 4, с. 141–143.
- Хахина Л.Н. Проблема симбиогенеза: Историко-критический очерк исследований отечественных ботаников. Л.: Наука, 1979. 154 с.
- Claud P. Evolution of Ecosystems. — Amer. Scientist, 1974, vol. 62, N 1, p. 54–66.
- Copeland H.F. Progress report on basic classification. — American Naturalist, 1947, vol. N 800, p. 340–361.
- Jeffrey C. Tallophytes and kingdoms — a critique. — Kew Bull., 1971, vol. 25, N 2.
- Margulis L. Symbiosis and evolution. — Sci. Amer., 1971, N 2, p. 48–57.
- Nitecki M.H., Debrenne Fr. The nature of radiocyathids and their relationship to Receptaculitids and Archaeocyathids. — Géobios, 1979, N 12, fasc. 1, p. 5–27.
- Whittaker R.H. New concepts of kingdoms of organisms. — Science, 1969, vol. 163, N 3863, p. 150–160.

А.Б. Ивановский

ГЛАВНЕЙШИЕ ЗАДАЧИ В ОБЛАСТИ ИЗУЧЕНИЯ ДРЕВНИХ КОРАЛЛОВ

Подразделение кишечнополостных (Coelenterata, =Cnidaria) на три класса — гидроидных (Hydrozoa), сцифоидных (Scyphozoa) и коралловых (Anthozoa) полипов общепринято. В настоящей статье речь пойдет о вымерших кораллах, в подавляющем большинстве своем известных по скелетным остаткам. Это Tabulatomorpha (Tabulata, Heliolitoidea, вероятно, Auloporida, а также Chaetetida), Sclerocorallia (Rugosa, Heterocorallia, Scleractinia), Octocorallia.

Мы можем утверждать, что основы классификации всех перечисленных групп уже заложены, причем в этой области достигнуты значительные успехи. Предложен ряд систематических схем [Ивановский, 1978], отличающихся друг от друга лишь некоторыми деталями — нельзя считать принципиальными имеющиеся в ряде случаев расхождения в отношении таксономических категорий группы семейства и ниже.

Данные палеонтологии свидетельствуют о том, что все главнейшие филогенетические ветви кораллов возникали геохронологически "мгновенно" и их появление сопровождалось быстрой дивергенцией, т.е. что эволюция протекала в соответствии с теорией сальтационизма или мегаэволюции [Ивановский, 1981]. Так, мы знаем, что сразу же после завершения варангерского (=лапландского) оледенения как бы "вдруг" возникли и сразу же широко распространились Metazoa, в том числе кишечнополостные, что в начале среднего ордовика появились все основные таксоны табулят, гелиолитоидей и ругоз, а начало среднего триаса ознаменовалось таким же быстрым возникновением склерактиний. Но это, как мы сейчас увидим, не облегчает восстановления генетических соотношений.

Вряд ли имеет смысл предполагать, что зарождение типов Metazoa, а тем более их классов или отрядов произошло на прокариотном этапе эволюции или что дивергенция еще бесскелетных Anthozoa на табулят, гелиолитоидей и ругоз — где-то в венде или кембрии. Зачем этим организмам нужно было бы, образно говоря, влачить жалкое бесскелетное существование, когда другие представители бентоса уже формировали скелет? Ведь начало кембрия ознаменовалось достижением земной атмосферой так называемой точки Пастера (по Беркнеру и Маршаллу; по другим данным концентрация свободного кислорода в атмосфере Земли, равная 1/100 современного содержания, была достигнута ранее, и в таком случае мы имеем дело с каким-то иным стимулом). Напомню, что современные лишённые скелета Zoantharia отличаются от склерактиний на уровне не ниже, чем отряд.

Так же нелогична и неаргументирована была бы гипотеза, что склерактинии возникли где-то в палеозое, но вплоть до среднего триаса оставались бесскелетными, а в среднем триасе оказались представленными всеми подотрядами. Если же согласиться с мнением подавляющего большинства исследователей в том, что предками склерактиний легче всего представить ругоз, то можем ли мы утверждать, что в какой-то момент они утрати-

ли способность строить скелет только для того, чтобы породить склерактиний, у которых в дальнейшем эта способность снова проявилась? В поддержку таких или аналогичных полифилетических предположений не выступает ни один факт палеонтологической летописи.

Общезвестно, что в позднем докембрии существовали формы, которых большинство палеонтологов-докембристов вслед за М. Глесснером [Glaessner, 1971, 1977] относят к кишечнополостным, причем считают, что последние составляли около 70% вендской биоты. Возможно, это и не совсем так.

Все докембрийские гипотетические целентераты описаны по отпечаткам, сохранившимся в подавляющем большинстве случаев в оптимальных для фоссилизации мягкотелых, тонкозернистых терригенных породах; и их систематическое положение предположено путем сравнения внешних очертаний с существующими сейчас (т.е. через 600–700 млн. лет!) бесскелетными животными. Можно ли это считать доказательством? Каковы в таком случае были темпы эволюции? Ведь количество наиболее удобных и приспособленных жизненных форм в органическом мире не бесконечно и конвергенция всегда имела место; упомянем известные всем примеры: коралл Rugosa — рудист — брахиопода Richthofenia, дельфин — рыба и тому подобное. Поэтому я думаю, что вендские формы нужно сравнивать прежде всего с кембрийскими и не следует безапелляционно признавать кишечнополостными животных, отпечатки которых имеют внешнее сходство с современными нам организмами. Преждевременно считать установленным и родство с октокораллами птеридиний (Pteridinium, Rangea, Charnia и др.), существовавших на 600 млн. лет ранее напоминающих их Pennatulida; древнейшие спикулы восьмилучевых кораллов установлены из силура, но широко распространенными октокораллы стали лишь в юре.

Среди вендских медузоидов известны многочисленные отпечатки типа Cyclomedusa (не исключено, что это сборный "род"). Округлая внешняя форма характеризует не обязательно только медуз кишечнополостных, вполне возможно, что она оказалась просто наиболее удобной для первых планктонных, а возможно, и некоторых бентосных беспозвоночных. Известны же отпечатки "настоящих" медуз из юры, кембрия и того же венда.

Другой пример — Tirasiana. Это невысокий кубок с широкими полями, внешне очень напоминающий губок, близких Ventriculites. Неизвестно, имелось или нет в их теле какое-либо подобие спикул. Размножались они делением, почкованием или выбрасывали нить, на которой находилась дочерняя особь. Тирасиан считают кишечнополостными, но среди известных нам кишечнополостных нет похожих форм.

Что если птеридинииды не были генетически непосредственно связаны с октокораллами, а представляли собой самостоятельную, но недолговечную группу (может быть, и книдарий)? Кем были Dipleurozoa? Таких вопросов много. Кроме того, целый ряд так называемых докембрийских целентерат аналогично Protoniobia может вообще оказаться псевдофоссилиями.

Я ни в коей мере не считаю возможным отрицать существование кишечнополостных в докембрии, а хочу лишь признать не окончательно доказанной точку зрения Глесснера (см. выше), согласно которой чуть ли не три четверти вендской биоты составляли целентераты, и тем самым поставить

вопросы: нет ли среди этих форм предков других организмов, все ли известные в венде группы фауны имели потомков среди палеозойских скелетных Metazoa и вправе ли мы объединять в один таксон ранга класса и отряда каких-либо докембрийских бесскелетных с имевшими скелет палеозойскими животными? В этом отношении проще дело обстоит со Scyphozoa, представителем которых вполне можно считать *Colomedusites*, характеризующийся отчетливой тетрамерной симметрией.

Рассматривая кембрийские формы, мы прежде всего должны отказаться от всех сомнительных (недоизученных, происходящих из слоев неопределенного стратиграфического положения и так далее). Это относимые их авторами и некоторыми их последователями к Anthozoa или косвенно с ними связываемые такие формы, как "*Protoaulopora ramosa*" Vol., "*Bija sibirica*" Vol., "*Mendoconularia lasherensis*" Rusconi, обладавшие пористым скелетом типичные Hydroconozoa (*Coelenteratella*, *Lenaella*, *Hydroconus*, *Tuvaconus*, *Dasycopus*). Из осторожности пока не будем считать кораллами и описанные братьями Желл [Jell P., Jell Y., 1976] из среднего кембрия Австралии как ругозы *Cothonion sympomatum* и как табуляты *Liporora lissa* и *L. daseia*, а также *Cambrophyllum* и *Cambrothypa* — эти формы были рассмотрены мной недавно [Ивановский, 1980, 1981]. Тогда же я пришел к заключению, что из кембрийских образующих скелет организмов к кораллам могут быть отнесены, правда с определенной долей условности, лишь формы типа *Gastroconus venustus* Korde и *Tabulocorus kordeae* Handfield (морфологический тип *Fletcheriella* — *Rynostylus* — *Aphyllum*), характеризовавшиеся ламеллярным скелетом при отсутствии отчетливых септальных элементов. Именно это принципиальное отличие от остальных Anthozoa и послужило основанием для объединения таких форм в отряд Gastroconida. Однако, поскольку эти заведомо более примитивные, чем все последующие кораллы, организмы существовали на 50–70 млн. лет раньше первых табулят и ругоз; их генетические соотношения с последними остаются совершенно невыясненными.

Итак, в отношении раннего этапа эволюции кораллов можно сформулировать следующие основные проблемы: 1. Какие докембрийские организмы могут быть признаны несомненными представителями Anthozoa? 2. Каково их соотношение с образующими скелет кембрийскими гастроконидами? 3. Можно ли вообще признать гастроконид кораллами?

В начале среднего ордовика — на протяжении около 10 млн. лет — появились все главнейшие генетические ветви палеозойских Anthozoa — табуляты, гелиолитоиды, ругозы. Первые представители этих групп близки не только морфологически, но, несомненно, и генетически; факторы эволюции здесь должны были быть аналогичными или теми же самыми, а проблема возникновения ордовикских скелетных Anthozoa — единая проблема.

Кто же был предком этих кораллов? Большинство специалистов считают, что аулопорида. Почему именно они? Я думаю, не только потому, что многие табуляты и ругозы, особенно древнейшие, проходят в онтогенезе так называемую аулопорида фазу, и не только потому, что аулопорида — одни из древнейших скелетных Anthozoa. Дело в том, что среди первых кораллов только они характеризуются самым простым морфологическим типом: это подтверждается не только простотой устройства скеле-

та (достаточно сравнить ордовикских *Aulopora*, девонских *Ceratopora* и пермских *Sinopora*, чтобы в этом убедиться), но также простотой колониальных построек и экологической пластичностью. Здесь мы, как и в начале редкинского века (венд), сталкиваемся с фактом "мгновенного" возникновения нескольких филумов, сопровождаемого быстрой дивергенцией. Но в таком случае каково соотношение *Auloporida* и *Gastroconida*?

К концу палеозоя вымерли — или почти вымерли — табулятоморфы и ругозы, а начиная со среднего триаса по всей Земле широко распространились склерактинии, сразу же представленные всеми главнейшими генетическими ветвями — *Astrocoenina*, *Fungiina*, *Faviina*. От какой группы палеозойских кораллов они произошли, или же их предками являлись не ругозы, а какие-то неизвестные нам бесскелетные Anthozoa? Иными словами, у нас еще нет достаточных оснований ни для объединения таких скелетных кораллов, как ругозы, гетерокораллы, склерактинии, в единый подкласс *Sclerocorallia*, ни для утверждения, что *Scleractinia s.lato* произошли от бесскелетных предков.

После работ В. Гартмана и Т. Горо [Hartman, Goreau, 1970, 1972] возникла проблема возможно склероспонгиевой природы хететид, которых ранее считали то водорослями, то гидроидными, то кораллами вообще (табулятоморфами), то конкретно табулятами.

Этот вопрос также требует решения. Но, может быть, со склероспонгиями имеют какие-то связи и фавозитиды, как полагают вслед за Г. Флюгелем [Flügel, 1976] Я. Стел, А. и Ж. Термье и др.?

Что же касается *Octocorallia*, то здесь мы сталкиваемся со следующими нерешенными проблемами: 1. Имеют ли они какие-то связи с *Patalonamae*? 2. Что такое *Trachypsammiacea* — восьмилучевые кораллы, как утверждала Е. Монтанаро-Галлиталли [Treatise, 1956], или же табуляты, близкие *Thamnoporina* [Соколов, 1955]? 3. Каково соотношение с *Octocorallia* гелиопорид (*Coenothecaliida*), иначе говоря, является ли способ формирования скелета, с чем мы сталкиваемся в этом случае, недостаточным основанием для обособления гелиопорид от восьмилучевых кораллов или все же нет? А может быть, их можно рассматривать среди склерактиний результатом проявления итеративной дивергенции морфологического типа палеозойских гелиолитоидов?

Остается совершенно невыясненным значение для систематики способности кораллов формировать колонии. Действительно, в одних случаях она выступает как признак крупного ранга (табуляты, гелиолитоиды), в других имеет неопределенное значение (ругозы). Исследователи склерактиний полагают, что в состав одного рода могут входить и одиночные и колониальные виды, тогда как Н.Я. Спасский [1965] считает этот критерий исключительно важным и на его основе выделил среди ругоз подотряды *Solitaria* и *Associata*.

Таким образом, главнейшая из стоящих перед нами задач — это установление генетических соотношений между всеми известными группами кораллов, прежде всего между древнейшими и палеозойскими их представителями. Значительную помощь здесь может оказать исследование деталей скелетных структур. Так, трудами многих палеонтологов (Д. Хилл, Ван Хунцин, А. фон Шупп, К. Экенторпа, Дж. Джелла, Дж. Сорауфа, Ж.-П. Кюифа и др.) было установлено, что ругозам и склерактиниям присущи трабекулы одних и тех же четырех типов, что в своей основе и ламелляр-

ная и фиброзная склеренхимы построены по одному принципу и что, с одной стороны, все это несомненно роднит все кораллы, а с другой — не допускает выделения на этой основе среди них таксонов высокого ранга.

Как видим, эта статья сплошь состоит из вопросов. И пока что осторожно высказанное здесь предположение, что вендские бесскелетные Anthozoa были предками кембрийских Gastroconida, которые в свою очередь дали начало Auloporida, что в середине ордовика от них произошло Tabulatomorpha и Rugosa (палеозойские Sclerocorallia), а от последних в начале триаса путем итеративной дивергенции произошли Scleractinia (мезозойские и кайнозойские Sclerocorallia), остается не более чем предположением. Но если мы все же согласимся с тем, что дивергенция главнейших генетических ветвей Anthozoa и в ордовике и в триасе была геохронологически мгновенной, то этому не будет противоречить ни один факт геологической летописи, и в таком случае не будет смысла искать встречи ни с современными нам ругозами, ни с гетерокораллами, ни с их гипотетическими бесскелетными родственниками.

ЛИТЕРАТУРА

- Ивановский А.Б. Система кораллов (Anthozoa). — Палеонтол. журн., 1978, № 1, с. 25–30.
- Ивановский А.Б. Эволюция Cnidaria. — В кн.: Палеонтология. Стратиграфия. М.: Наука, 1980, с. 42–48.
- Ивановский А.Б. О происхождении ругоз. — Изв. АН ЭССР, 1981, № 2, с. 56–60.
- Соколов Б.С. Табуляты палеозоя европейской части СССР. М.; Л.: Гостехиздат, 1955. 527 с. (Тр. ВНИГРИ, Н.С.; Вып. 85).
- Спаский Н.Я. Основы систематики девонских четырехлучевых кораллов. — В кн.: Ругозы палеозоя СССР. М.: Наука, 1965, с. 80–90.
- Flügel H. Ein Spongienmodell für die Favositidae. — Lethaia, 1976, B 1, S. 405–419.
- Glaessner M.F. The Genus Conomedusites Glaessner et Wade and the Diversification of the Cnidaria. — Paläontol. Ztschr., 1971, vol. 45, N 1/2, S. 7–17.
- Glaessner M.F. The Ediacara fauna and its place in the Evolution of the Metazoa. — В кн.: Корреляция докембрия. М.: Наука, 1977, с. 257–268.
- Hartman W.D., Goreau T.F. Jamaican coralline Sponges: their morphology, ecology and fossil relatives. — Symp. Zool. Soc. London, 1970, vol. 25, p. 205–243.
- Hartman W.D., Goreau T.F. Ceratoporella (Porifera, Sclerospongiae) and the Chaetetid "corals". — Trans. Conn. Acad. Arts Sci., 1972, vol. 44, p. 133–148.
- Jell P., Jell J. Early Middle Cambrian corals from western New South Wales. — Alcheringa, 1976, vol. 1, N 2, p. 181–195.
- Treatise on Invertebrate Paleontology.: US Geol. Surv. and Univ. Kansas press, 1956. Pt F. 498 p.

Г.Д. Исаев

КОРРЕЛЯЦИЯ СКЕЛЕТНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ И МЕРИСТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТАБУЛЯТ ИЗ ТОПЧУГАНСКОЙ СВИТЫ СРЕДНЕГО ДЕВОНА ГОРНОГО АЛТАЯ

Топчуганская свита Горного Алтая обнажается на левом берегу р. Чарыша, в его верховьях вблизи д. Мендурсакон. Карбонатные породы развиты в верхней части свиты в виде пачки известняков мощностью 111 м. Нижняя и верхняя части последней не содержат окаменелостей. Средняя часть пачки насыщена скелетными постройками кораллов, строматопорат, мшанок, фрагментами стеблей криноидей, раковинами остракод, брахиопод. Подробное описание этой свиты приведено ранее [Исаев, 1980]. В процессе работы автор получил ряд ценных советов у своего научного руководителя В.Н. Дубатолова и сотрудников Лаборатории палеонтологии и стратиграфии палеозоя, которым выражает глубокую благодарность.

Материалом, положенным в основу настоящей статьи, является коллекция табулят в количестве 150 полипняков хорошей сохранности, собранная послойно в топчуганской свите. Из них изготовлено 465 шпифов.

Табуляты в ориктоценозах обильны, но в видовом отношении относительно бедны. Изучены представители родов Favosites, Thamnopora, Alveolitella, Alveolites, Aulopora, Heliolites.

Многие палеонтологи [Дубатолов, 1963; Соколов, 1955; Тесаков, 1971; Лелешус, 1972] при изучении табулят наблюдали корреляцию элементов скелета. Ю.И. Тесаков [1971, 1978] предлагает рассчитывать коэффициенты, как отношения того или иного признака к абсолютной величине диаметра кораллитов. В.Л. Лелешус [1972] выделяет два меристических параметра: степень скелетизации и степень шпиговатости. Однако никто из этих исследователей не изучил изменчивости меристических параметров в конкретных разрезах, не выявил их ценности в диагностике видов и внутривидовых категорий.

Как показал американский орнитолог Э. Майр [1971], использование только количественных признаков для организмов, продолжающих расти в течение всей жизни, бессмысленно. Целесообразнее использовать отношения размеров, чем абсолютные измерения. Если для признаков, входящих в состав меристического параметра, наблюдается прямая линейная функциональная зависимость, то значения такого параметра для видов с высокой изменчивостью будут достаточно однородными. Кроме того, применение меристических показателей позволяет использовать фрагменты колоний, сильно перекристаллизованные полипняки табулят. Ошибки в измерении скелетных элементов кораллов, случайные компоненты изменчивости, если они одного порядка, в делении обычно сокращаются.

Автором изучена меристическая изменчивость табулят в разрезе топчуганской свиты Горного Алтая. Максимальные абсолютные значения вычислялись для элементов септального аппарата и толщины стенок; среднеарифметические — для диаметра пор, диаметра ветви, модальное значение — для диаметра кораллитов, расстояния между днищами. Сначала измерение про-

изводилось для отдельных экземпляров, потом вычислялось среднее значение для групп особей в одной выборке. Последнее и послужило основой для расчетов коэффициентов корреляции элементов скелетных построек табулят.

На основе расчетов автором выделено 7 меристических параметров с различным уровнем (высокий, средний, низкий ранги) коррелятивной взаимосвязи элементов.

1. $k = \frac{\text{толщина стенки}}{\text{диаметр кораллита}}$ — "степень скелетизации", по В.Л. Лелешусу.

Признаки, входящие в этот параметр, имеют между собой высокую положительную коррелятивную взаимосвязь (+0,93). Стабильность этого параметра для таксонов с высоким уровнем изменчивости признаков означает, что в определенных условиях развиваются толстостенные крупнокораллитовые, в других тонкостенные мелкокораллитовые экофенотипы.

2. $r = \frac{\text{диаметр пор}}{\text{диаметр кораллита}}$ — этот параметр отражает вес или роль одного соединительного образования в коммуникационной структуре колониального организма. Уровень корреляции элементов высокий (+0,82).

3. $a = \frac{\text{диаметр кораллита}}{\text{диаметр ветви}}$. Биологическое содержание данного параметра состоит в следующем: в максимально благоприятных стабильных условиях создаются крупные органогенные структуры; в экстремальных — сильно деформированные, уродливые, измельченные формы. При этом обычно сохраняются соотношения элементов. Уровень корреляции их высокий (+0,81).

4. $i = \frac{\text{длина шипов}}{\text{расстояние между днищами}}$. Уровень коррелятивной зависимости элементов скелета в этом параметре — среднего ранга (+0,70). В последнем зафиксированы особенности морфологии конечных чашек табулят, характеризующихся обычно хорошо развитым септальным аппаратом, слабым днищеобразованием.

5. $v = \frac{\text{длина шипов} \times \text{количество рядов шипов}}{\text{диаметр пор}}$. Корреляция элементов скелета в этом параметре достаточно высока (+0,79). Для изученных табулят установлена следующая зависимость: в определенных экологических условиях у одного и того же таксона наблюдается или повышенная пористость стенок кораллитов при хорошем развитии септального аппарата, или отсутствие последнего при наличии мелких и редких пор.

6. $s = \frac{\text{диаметр пор} \times \text{количество рядов пор}}{\text{толщина стенок}}$. Низкий уровень корреляции элементов этого параметра (+0,40). Биологическое содержание его в следующем: чем выше пористость и меньше толщина стенок кораллитов, тем выше скорость распределения питательных веществ по колонии. Параметр s , видимо, отражает степень трофической связи.

7. $n = \frac{\text{длина шипов}}{\text{толщина стенок}}$. Элементы этого параметра обладают обратной корреляцией низкого ранга (−0,45). Он, скорее всего, отражает определенное равновесие в секреторной деятельности зооидов. В одних условиях формируются толстые стенки с редуцированным септальным аппаратом, в

других у тонкостенных форм появляются многочисленные шипы и даже чешуи.

Изменчивость меристических параметров представителей родов *Alveolitella*, *Thamnopoга* и *Favosites* была изучена автором из послонных выборок в карбонатной пачке (мощность 55 м) топчуганской свиты. Наиболее обильно представлена *Alveolitella karmakensiformis* Dubat. (табл. XVI, фиг. 1, 2, 4). Альвеолителлы первыми появились в топчуганском палеобассейне, первыми освоили экологическую нишу со спокойным режимом карбонатакопления (уровень 1, выборка 21-2). В этих условиях существовал определенный экофенотип вида с толстыми стенками (высокое значение параметра k относительно подвидовых меристических характеристик), мелкими кораллитами (низкое значение параметра a), редкими и мелкими шипиками (низкое значение параметра v) (табл. 1).

Когда в палеобассейне существовали мелководные, гидродинамически активные условия (уровень 2, выборка 22-17), мигрирующая популяция *Alveolitella karmakensiformis* Dubat. приобретает специфические качественные и меристические характеристики. У бионтов этой популяции наблюдаются относительно тонкие стенки, хорошо развитый септальный аппарат, высокая пористость стенок. Эти качественные изменения фиксируются резко пониженным значением параметра k , сильно повышенным (до +0,29) значением параметров v , n , s .

На 3-м стратиграфическом уровне (выборки 22-6 и 23-2) в древнем бассейне существовали две популяции альвеолителл. Совместное присутствие элементов изолированных популяций в одном разрезе на одном стратиграфическом уровне обусловлено гидродинамическими условиями захоронения. Действительно, для новой популяции характерен большой процент аллохтонного элемента.

В этот момент установились умеренные гидродинамические условия с неустойчивым режимом карбонатакопления. Тонкостенные, крупнокораллитовые мелковетвистые кораллы (с редкими и мелкими шипиками и повышенной пористостью стенок) первой популяции испытывали сильную конкуренцию со стороны толстостенных, крупнокораллитовых крупноветвистых форм. Последние на новом стратиграфическом уровне (4 или выборка 24-1) уже полностью доминируют. В палеобассейне устанавливаются мелководные, гидродинамически активные условия. Меристические закономерности в качественно новой популяции альвеолителл сохраняются. В мелководных активных условиях также характерно распространение тонкостенных мелкокораллитовых (низкие значения параметров k и a) форм с хорошо развитым септальным аппаратом (высокие значения v и n).

Определяя генетическую самостоятельность этих морфологически отличных друг от друга групп бионтов, обозначим их соответственно как совокупности А и В, вычислим отдельно для них пределы изменчивости меристических параметров. Оказывается, что наиболее стабильными являются признаки k , r , a , s . Для них целесообразно вычислить коэффициент Δd — отношение разности крайних значений изменчивости каждого из признаков к минимальному значению. Этот коэффициент отражает разброс значений отдельных параметров и может быть использован в качестве критерия самостоятельности исследуемой выборки (табл. 2). Для альвеолителл топчуганской свиты Δd ("коэффициент видовой самостоятельности") должно

Таблица 1
Формообразование *Alveolitella karmakensiformis* Dubat. во времени и пространстве.

Совокупность		Фратрия А		
Условия заоронения	Подвидовые параметры	I тип — гидродинамически спокойные, глубоководные		III тип — гидродинамически активные, мелководные
Параметр		21-2	22a	22-17
k	0,52	0,56 +0,04	0,44 -0,08	0,40 -0,12
r	0,18	0,18 000	0,16 -0,02	0,16 -0,02
a	0,16	0,12 -0,04	0,15 -0,01	0,17 +0,01
s	0,35	0,33 -0,02	0,37 +0,02	0,40 +0,05
n	0,25	0,22 -0,03	0,25 000	0,40 +0,15
i	0,18	0,17 -0,01	0,20 +0,02	0,20 +0,02
v	0,71	0,66 -0,05	0,67 -0,04	1,00 +0,29
Стратиграфические уровни		1		2

Таблица 2
Пределы изменчивости, коэффициенты видовой самостоятельности *Alveolitella karmakensiformis* Dubat. и сравнение с родственными видами (по литературным данным)

Параметр	Пределы изменчивости		Δd — коэффициент видовой самостоятельности	Alveolitella karmakensiformis Dubat., 1955, таштыпский горизонт Минусинской котловины	
	Фратрия А	Фратрия В		Δd к совокупности А	Δd к совокупности В
k	0,40–0,56	0,36–0,48	$\frac{0,16}{0,40} = 0,4$	$\frac{0,16}{0,36} = 0,44$	$\frac{0,05}{0,36} = 0,14$
r	0,16–0,19	0,12–0,19	$\frac{0,7}{0,12} = 0,6$	$\frac{0,02}{0,16} = 0,12$	$\frac{0,02}{0,16} = 0,12$
a	0,12–0,24	0,08–0,10	$\frac{0,12}{0,12} = 1,0$	$\frac{0,05}{0,11} = 0,45$	$\frac{0,02}{0,11} = 0,13$
s	0,33–0,42	0,25–0,40	$\frac{0,15}{0,25} = 0,7$	$\frac{0,10}{0,45} = 0,22$	$\frac{0,15}{0,45} = 0,33$

Фратрия А		Фратрия В			
II тип — гидродинамически умеренные		Подвидовые параметры	II тип — гидродинамически умеренные		III тип — гидродинамически активные, мелководные
22-6	23-2		22-6/1	23-2/1	24-1
0,42	0,44	0,45	0,48	0,44	0,36
-0,10	-0,08		+0,03	+0,01	-0,09
0,18	0,19	0,14	0,12	0,19	0,14
000	+0,01		-0,02	+0,05	000
0,24	0,18	0,10	0,10	0,10	0,08
+0,08	+0,02		000	000	-0,02
0,42	0,42	0,30	0,25	0,25	0,40
+0,07	+0,07		-0,05	-0,05	+0,10
-	0,25	0,20	0,16	0,25	0,40
	000		-0,04	+0,05	+0,20
-	0,14	0,12	0,09	0,14	0,20
	-0,04		-0,03	+0,02	+0,08
-	0,59	0,67	0,67	0,67	1,00
	-0,12		000	000	+0,33
		3			4

Pachypora karmakensis Tchern., 1951, кер-легешский горизонт северо-восточного Салаира		Alveolitella acceptata Janet, 1972, зона Stringocephalus, живецкие отложения восточного склона Урала	
Δd к совокупности А	Δd к совокупности В	Δd к совокупности А	Δd к совокупности В
$\frac{0,24}{0,28} = 0,85$	$\frac{0,13}{0,28} = 0,46$	$\frac{0,08}{0,44} = 0,16$	$\frac{0,03}{0,44} = 0,07$
000	$\frac{0,04}{0,18} = 0,22$	$\frac{0,01}{0,19} = 0,05$	$\frac{0,05}{0,19} = 0,26$
$\frac{0,03}{0,13} = 0,23$	$\frac{0,03}{0,13} = 0,23$	$\frac{0,05}{0,11} = 0,46$	$\frac{0,02}{0,11} = 0,18$
$\frac{0,31}{0,67} = 0,47$	$\frac{0,36}{0,66} = 0,54$	$\frac{0,01}{0,34} = 0,03$	$\frac{0,04}{0,34} = 0,12$

Таблица 3

Расчет устойчивых меристических признаков (м.п.) и коэффициентов видовой самостоятельности (Δd) для *Thamnopora beliakovi* Dubat. из различных регионов в сравнении (по литературным данным)

Параметр	1 — <i>Thamnopora beliakovi</i> Dubat., топчуганская свита Горного Алтая (табл. XVI, фиг. 5)	2 — <i>Th. aff. cervicornis</i> (1952), тащтыпский горизонт Минусинской котловины	3 — <i>Th. beliakovi</i> Dubat. (1959), шандинский и мамонтовский горизонты сев.-вост. Салаира	
	м.п.	м.п.	Δd	Δd
<i>k</i>	$\frac{0,7}{1,28} = 0,54$	$\frac{0,45}{1,0} = 0,45$	$\frac{0,9}{0,45} = 0,20$	$\frac{0,55}{1,35} = 0,41$
<i>r</i>	$\frac{0,25}{1,28} = 0,195$	$\frac{0,17}{1,0} = 0,17$	$\frac{0,03}{0,17} = 0,18$	$\frac{0,25}{1,35} = 0,18$
<i>a</i>	$\frac{1,28}{10,0} = 0,128$	$\frac{1,0}{15,0} = 0,07$	$\frac{0,06}{0,07} = 0,88$	$\frac{1,35}{14,0} = 0,09$
<i>s</i>	$\frac{0,25}{0,70} = 0,36$	$\frac{0,1 \times 1,0}{0,45} = 0,38$	$\frac{0,02}{0,36} = 0,06$	$\frac{0,25 \times 1,0}{0,55} = 0,45$

быть меньше или равно: для параметра *k* — 0,4; для *r* — 0,6; для *a* — 1,00; для *s* — 0,7, т. е. формы, для которых значения Δd значительно превышают вычисленные, нельзя относить к виду *Alveolitella karmakensiformis* Dubat. Использование коэффициента Δd и абсолютных значений устойчивых меристических параметров позволяет количественно оценить родственность или морфологическую близость альвеолителл из мамонтовского горизонта Салаира, живецких отложений Урала, топчуганской свиты Горного Алтая.

На этом основании можно утверждать, что "*Pachypora*" *karmakensiformis* Tchern. — самостоятельный вид; *Alveolitella karmakensiformis* из тащтыпской свиты Минусинской котловины, представители альвеолителл из топчуганской свиты (фратрия А) и *Alv. acceptata* Yanet относятся к одному виду.

На примере изменчивости *Alv. karmakensiformis* в конкретном разрезе мы наблюдали только фрагмент прерывистого формообразования внутри вида; две крупные совокупности альвеолителл (А и В) можно с полной уверенностью отнести к морфологически различным фратриям одного вида, т. е. единицам подвидового ранга. Самостоятельность этих биологических единиц доказывается не только морфологическими и меристическими особенностями. Для них характерна изоляция и во времени. Они четко сменяют друг друга в разрезе.

К этому рубежу приурочена и перестройка структуры древнего биогеоценоза (граница различных ценозов). *Alv. karmakensiformis* фратрия А (табл. XVI, фиг. 1, 2) существовала в водорослево-строматопоровом сообществе вместе с аулопориджами, гелиолитидами, мелкими полушаровидными мелкокораллитовыми фавозитидами. Фратрия В (табл. XVI, фиг. 4) существовала в ругозовом сообществе вместе с тамнопорами, брахиоподами, стриатопорами, крупнокораллитовыми фавозитами (*Favosites kozlovi* Dubat., табл. XVI, фиг. 3).

Под фратрией автором понимается группа мигрирующих во времени

4 — <i>Th. beliakovi</i> Dubat. var. <i>dubrovensis</i> (1959), сафоновский горизонт сев.-вост. Салаира		5 — <i>Th. beliakovi</i> Dubat. (1959), Большой Хинган (Китай), эйфельские отложения, обн. 9550		6 — <i>Th. aff. reticulata</i> (Blain.), тащтыпский горизонт Минусинской котловины		7 — <i>Th. beliakovi</i> Dubat. (1971), кызылагачский горизонт Джунгарского Алатау	
м.п.	Δd	м.п.	Δd	м.п.	Δd	м.п.	Δd
$\frac{0,60}{1,0} = 0,60$	0,10	$\frac{0,60}{1,35} = 0,44$	0,23	$\frac{0,60}{1,0} = 0,6$	0,10	$\frac{0,6}{1,20} = 0,50$	0,08
$\frac{0,20}{1,0} = 0,20$	0,00	$\frac{0,28}{1,35} = 0,20$	0,00	$\frac{0,15}{1,00} = 0,15$	0,33	$\frac{0,25}{1,20} = 0,21$	0,05
$\frac{1,0}{11,0} = 0,09$	0,44	$\frac{1,35}{14,0} = 0,096$	0,3	$\frac{1,0}{11,5} = 0,08$	0,62	$\frac{1,2}{12,5} = 0,096$	0,30
$\frac{0,2 \times 1,0}{0,6} = 0,33$	0,09	$\frac{0,28 \times 1,0}{0,6} = 0,47$	0,23	$\frac{0,15 \times 1,0}{0,6} = 0,25$	0,44	$\frac{0,25 \times 1,0}{0,6} = 0,41$	0,0

организмов, популяций, обладающая качественной морфологической и меристической однородностью. Одновозрастные фратрии одного и того же таксона существуют только в одной фенозоне [Красилов, 1977]. Последовательная смена фратрий вида в непрерывных монофациальных разрезах — это ступени эволюционного развития таксона в данной биогеографической провинции.

Действительно, качественные морфологические характеристики всех табулят более древнего строматопорового сообщества близки: это мелкокораллитовые, толстенные кораллы с мелкими, иногда многочисленными шипиками (фенозона А). В ругозовом сообществе существовал иной фенотип (фенозона В): крупнокораллитовые, тонкостенные табуляты с многочисленными порами, шипами, иногда чешуями.

Выявленные при изучении изменчивости *Alveolitella karmakensiformis* Dubat. меристические закономерности можно использовать для сравнения других видов. *Thamnopora beliakovi* Dubat. характеризуется значительным географическим и узким стратиграфическим распространением. Она встречается в Китае, в Кузбассе, в Джунгарском Алатау и в Минусинской котловине в среднедевонских отложениях.

Можно заключить, что *Thamnopora beliakovi* Dubat. № 1 из топчуганской свиты, № 4 (var. *dubrovensis* из сафоновского горизонта северо-восточного Салаира) и № 7 (Джунгарский Алатау) представляют собой единое внутривидовое подразделение (фратрию) ранга подвида. *Th. beliakovi* № 3 и 5 представляют аналогичную фратрию, но с отличными меристическими характеристиками. Что касается тамнопорид тащтыпского горизонта (№ 2 и 6), принадлежность их к одному виду не вызывает сомнения. Окончательно решить вопрос о том, к каким внутривидовым категориям принадлежат эти две формы, нельзя, так как в одном разрезе оказывается очень существенным соотношение друг с другом качественно отличных групп особей не только в пространстве, но и во времени (табл. 3).

Таблица 4

Расчет устойчивых меристических признаков (м.п.) и коэффициентов видовой самостоятельности (Δd) для *Favosites alpinus* Hörn и морфологически близких видов в сравнении (по литературным данным)

Параметр	<i>F. alpinus</i> Hörn, топчуганская свита, Горный Алтай			<i>Favosites</i> sp.		<i>F. alpinus</i> Hörn, таштыпский горизонт [Дубатов, 1952]	
	м.п.	Δd		м.п.	Δd	м.п.	Δd
<i>k</i>	$\frac{0,12}{1,25} = 0,12$		$\frac{0,18}{1,20} = 0,15$	$\frac{0,03}{0,12} = 0,25$		$\frac{0,10}{1,0} = 0,10$	$\frac{0,02}{0,10} = 0,20$
<i>r</i>	$\frac{0,17}{1,25} = 0,136$		$\frac{0,18}{1,20} = 0,15$	$\frac{0,01}{0,14} = 0,07$		$\frac{0,11}{1,0} = 0,11$	$\frac{0,03}{0,11} = 0,27$
<i>a</i>	$\frac{1,25}{200} = 0,006$		$\frac{1,20}{200} = 0,006$	0,000		$\frac{1,00}{100} = 0,010$	$\frac{0,004}{0,006} = 0,66$
<i>s</i>	$\frac{0,17 \times 1,0}{0,15} = 1,13$		$\frac{0,18 \times 2,0}{0,18} = 2,0$	$\frac{0,87}{1,13} = 0,76$		$\frac{0,11 \times 1,0}{0,10} = 1,10$	$\frac{0,003}{1,10} = 0,03$

Таблица 4 (окончание)

Параметр	<i>F. endygashevis</i> Tchern., (1951), шандынский горизонт сев.-вост. Салаира		<i>Caliopora idonea</i> Yanet (1959), бийский горизонт Урала (спонс <i>Conchidiella</i>)		<i>Pachyfavosites markovskyi</i> Sok., эйфельские отложения восточного склона Урала [Янет, 1959]		Коэффициенты видовой самостоятельности, рассчитанные для альвеолителл
	м.п.	Δd	м.п.	Δd	м.п.	Δd	
<i>k</i>	$\frac{0,2}{1,45} = 0,13$	0,08	$\frac{0,25}{1,0} = 0,25$	1,08	$\frac{0,22}{1,0} = 0,22$	0,83	< 0,4
<i>r</i>	$\frac{0,30}{1,45} = 0,21$	0,5	$\frac{0,25}{1,0} = 0,25$	0,64	$\frac{0,28}{1,0} = 0,28$	1,00	< 0,6
<i>a</i>	$\frac{1,45}{50} = 0,029$	3,83	$\frac{1,0}{55,0} = 0,018$	2,00	$\frac{1,0}{100} = 0,010$	0,66	< 1,00
<i>s</i>	$\frac{0,3 \times 1,0}{0,2} = 1,50$	0,32	$\frac{0,25 \times 1,0}{0,25} = 1,00$	0,13	$\frac{0,28 \times 1,0}{0,22} = 1,27$	0,12	< 0,7

Аналогично автором проведено сравнение видов из разных регионов и с различных стратиграфических уровней, принадлежащих к группе мелко-кораллитовых толстостенных фавозитид и морфологически близких видов из родов *Caliopora* и *Pachyfavosites*. Видовая и родовая самостоятельность *Caliopora idonea* Yanet и *Pachyfavosites markovskyi* Sok. доказываются очень высокими значениями Δd , значительно превышающими рассчитанные для альвеолителл.

Из фавозитид наиболее тесной генетической связью обладают *F. alpinus* Hörn из топчуганской свиты Горного Алтая, *F. alpinus* из таштыпского горизонта Минусинской котловины и *F. brusnitsini* Peetz из крековского горизонта северо-восточного Салаира. Вероятно, все эти формы относятся к одному виду. В видовой (возможно, и родовой?) самостоятельности *F. preplacenta* Dubat. не приходится сомневаться (табл. 4).

	<i>F. preplacenta</i> Dubat., (1959), малобачатский горизонт сев.-вост. Салаира		<i>F. brusnitsini</i> Peetz, крековский горизонт сев.-вост. Салаира [Дубатов, 1959]		<i>F. nekhoroshevi</i> Dubat., (1962), мурзинская свита Курынского-Акимовской зоны Алтая		<i>F. pulchrus</i> Dubat., (1968), режневский горизонт Горного Алтая	
	м.п.	Δd	м.п.	Δd	м.п.	Δd	м.п.	Δd
	$\frac{0,20}{1,0} = 0,20$	0,66	$\frac{0,15}{1,0} = 0,15$	0,25	$\frac{0,28}{2,0} = 0,14$	0,13	$\frac{0,15}{1,3} = 0,11$	0,10
	$\frac{0,15}{1,0} = 0,15$	0,06	$\frac{0,2}{1,0} = 0,20$	0,44	$\frac{0,2}{2,0} = 0,10$	0,40	$\frac{0,24}{1,5} = 0,18$	0,28
	—	—	$\frac{1,0}{300} = 0,003$	1,00	$\frac{2,0}{20} = 0,10$	16,0	$\frac{1,3}{100} = 0,013$	1,16
	$\frac{0,15 \times 1,0}{0,2} = 0,75$	0,50	$\frac{0,2 \times 1,0}{0,15} = 1,33$	0,14	$\frac{0,2 \times 2,0}{0,28} = 1,42$	0,20	$\frac{0,24 \times 1,0}{0,15} = 1,60$	0,41

В отношении *F. nekhoroshevi* Dubat., *F. pulchrus* Dubat. и *F. endygashevis* Tchern., отличающихся от *Favosites alpinus* Hörn в данной совокупности кораллов только значениями Δd для параметра *a*, есть доля условности. Если допустить, что для массивных компактных фавозитид с площадным ростом это признак высокой адаптивной ценности с широкими диапазонами изменчивости, то можно считать эти формы различными экофенотипами. Если при изучении меристической изменчивости фавозитид этот параметр окажется достаточно устойчивым, то каждая из трех сравниваемых форм должна иметь видовой статус.

Используемая автором методика изучения изменчивости табулят показала свою ценность. На основе коррелятивных зависимостей скелетных элементов установлено 7 меристических параметров, поведение которых и было изучено в конкретном разрезе. Следует сделать несколько важных выводов. Меристические параметры *k*, *r*, *a*, и *s* отражают генотипическую изменчивость, а параметры *n*, *i*, *v* — фенотипическую. Те параметры в которых основную роль играет диаметр соединительных образований, наиболее стабильные; в которых участвует длина септальных образований — сильно изменчивые.

Таксономический ранг меристических параметров различен. Параметр *k* для табулят с периферическим утолщением стенок имеет высокое таксономическое значение (уровень рода), для фавозитид имеет значение при диагностике экофенотипов. Стабильность значений параметра *r* в различных таксонах при высокой корреляции его элементов подтверждает высокий таксономический ранг (рода — отряда). Для ветвистых, цилиндрических, желваковидных табулят параметр *a* имеет видовой таксономический статус. Параметр *s* без учета количества рядов пор (и даже расстояния между порами в вертикальном ряду) имеет таксономическое значение ранга подвида — вида; с учетом названных элементов его можно использовать при диагностике экотипов, экоэлементов и других низших внутривидовых единиц.

Известно, что надежной биологической основой для выделения хронозон является исследование изменчивости архистратиграфических групп орга-

РОД *ASTIERIPTYCHITES*, ЕГО ОНТОГЕНЕЗ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Род *Astieriptychites* является важной составляющей ранневаланжинского комплекса аммонитов из нефтегазоносных отложений Сибири. Коллекция *Astieriptychites*, послужившая материалом настоящего исследования и состоящая почти из 100 экземпляров, собрана автором в нижнем течении р. Анабара, а также в Хатангской впадине по притокам р. Хатанги (р. Попигай) и р. Хеты (р. Боярка). Хорошая сохранность многих экземпляров впервые позволила проследить изменение морфологии раковины и лопастной линии в онтогенезе и установить четыре морфологических стадии, а также сходство *Astieriptychites* в третьей морфологической стадии с ранними *Polyptychites* типа *P. rectangulatus* (Bogosl.). Это сходство часто приводит к неправильному определению родовой принадлежности тех или иных аммонитов, что влечет за собой серьезные ошибки не только в вопросах систематики, но и при составлении региональных стратиграфических схем, при внутри- и межрегиональных корреляциях, расчленении частных разрезов, так как роды *Astieriptychites* и *Polyptychites* имеют разный временной объем и занимают разное положение в разрезе.

Род *Astieriptychites* характеризует нижнюю зону нижнего подъяруса валанжина, которая является его эпиболеем. Первые *Polyptychites*, в том числе *Polyptychites rectangulatus* (Bogosl.), появляются в самых верхах нижней зоны нижнего валанжина; время расцвета этого рода совпадает со второй половиной раннего валанжина.

При описании морфологии раковины и особенностей лопастной линии используются терминология и сокращения, употребляемые В.В. Друщицем [1974], И.А. Михайловой [1975] и общепринятые в отечественной палеонтологической литературе. Все размеры в тексте даются в миллиметрах.

СЕМЕЙСТВО POLYPTYCHITIDAE SPATH, 1924

Род *Astieriptychites* Bodylevsky, 1960

Simbirskites (part.): Павлов, 1914, с. 43.

Polyptychites (part.): Бодылевский, 1957, с. 98; Климова (в кн.: Гольберг и др., 1972 с. 128).

Astieriptychites: Воронеж, 1958, с. 24; 1962, с. 89, Бодылевский, 1960, с. 172.

Euryptychites: Воронеж, 1962, с. 78.

Типовой вид. *Polyptychites astieriptychus* Bodylevsky, 1957, нижний валанжин, зона *Temnoptychites syzranicus* Средней Сибири.

Диагноз. Раковина от толстой до вздутой. На внутренних и средних оборотах боковые поверхности уплощенные, узкие, сифональная сторона широкая, округлая. С ростом раковины боковые поверхности сокращаются, сливаясь с еще более расширившейся сифональной стороной. Поперечное сечение от широкоовального до прямоугольно-изогнутого. Умбиликус умеренно широкий, воронкообразный. Четыре стадии

низмов. Тщательное изучение меристической изменчивости бентосной прикрепленной фауны (табулят, в частности) в морских непрерывных монофашиальных разрезах, биоценотической структуры древних сообществ, определение границ фенозон и ценозон, дифференциация видов на внутривидовые единицы (фратрии) имеют для этих целей не менее важное значение. Результаты подобных исследований позволяют проводить надежную корреляцию с точностью до зон в пределах одной биогеографической провинции. Коралловые фауны таштыпской свиты Минусинской котловины и топчуганской свиты (фенозона А) Коргонского хребта очень близки. К сожалению, у автора отсутствуют коллекции табулят из таштыпского горизонта, поэтому невозможно пока более точное сопоставление этих двух подразделений. Применение видовых комплексов при сопоставлении близкородственных подразделений сильно снижает точность корреляции. Понятие "видовой комплекс" неопределенно и, скорее всего, представляет собой ориктокомплекс конкретного литостратиграфического подразделения. Неопределенно и потому, что большинство исследователей по-разному определяют объемы видов (а значит, и состав ориктокомплексов будет различным), а также и потому, что "комплексы" обычно характеризуются сложной биологической структурой, обусловленной развитием во времени и в пространстве различных компонентов древних биогеоценозов.

В конкретных разрезах при неполноценных выборках, при неудовлетворительной сохранности органических остатков, при латеральной и вертикальной ограниченности вмещающих ориктоценозы осадков палеонтолог часто наблюдает не видовые комплексы, а совокупности фратрий, т. е. части различных видов, порой друг с другом не связанные. Послойные крупные выборки скелетных остатков, исследование меристических признаков древних организмов, выявление в разрезах закономерной последовательной смены фратрий видов, ценотической и фенетической зональности — этот путь исследований ведет к решению проблемы детальной корреляции разнофашиальных литостратиграфических подразделений.

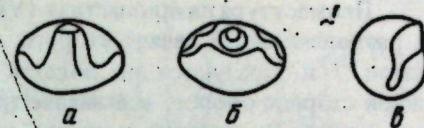
ЛИТЕРАТУРА

- Дубатов В.Н. Позднесилурийские и девонские табуляты, гелиолитиды и хететиды Кузнецкого бассейна. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 194 с.
- Дубатов В.Н. Подкласс *Tabulata*. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия. М.: Гостеоиздат, 1952, с. 124—134.
- Дубатов В.Н. Табуляты, гелиолитиды и хететиды силура и девона Кузнецкого бассейна. Л.: Гостоптехиздат, 1950. 470 с. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 139).
- Исаев Г.Д. Тафономический анализ табулят топчуганской свиты среднего девона Горного Алтая. — В кн.: Экостратиграфия осадочных бассейнов Сибири. Новосибирск: Наука, 1980, с. 82—90.
- Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 256 с.
- Лелешус В.Л. Табуляты палеозоя Таджикистана. Автореф дис. ... д-ра наук. Душанбе, 1972. 33 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Соколов Б.С. Табуляты палеозоя европейской части СССР. М.; Л.: Гостоптехиздат, 1955. 527 с. (Тр. ВНИГРИ. Н.С.; Вып. 85).
- Тесаков Ю.И. Принципы выделения видовых критериев у табулят. — В кн.: Табуляты и гелиолитиды палеозоя СССР. М.: Наука, 1971, с. 103—108.
- Тесаков Ю.И. Табуляты: Популяц. биоценоз. и биостратигр. анализ. М.: Наука, 1978. 262 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 409).
- Янет Ф.Е. Подкласс *Tabulata*. — В кн.: Брахиоподы и кораллы из эфелеских бокситоносных отложений восточного склона Среднего и Северного Урала. М.: Гостеоиздат, 1959, с. 86—133.

изменения скульптуры в онтогенезе: гладкая, зарождения скульптуры, полиптихитовых пучков, многоветвистых пучков. Примасура пятилопастная VLUD, воздымающаяся сутуральная лопасть образуется в результате семикратного деления внутренней лопасти.

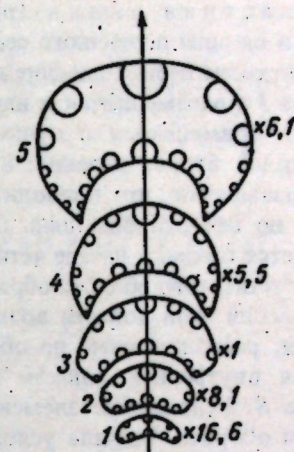
Описание. Протоконх валиковидный, цекум в просветленном протоконхе имеет кашлевидную форму, фиксатор относительно плоскости симметрии несколько сдвинут вправо (рис. 1). Поперечное сечение в онтогенезе изменяется от овального к широкоовальному или прямоугольно-изогнутому, при этом увеличивается превышение ширины поперечного сечения над его высотой. Умбиликус умеренно широкий на всех стадиях роста, хотя с увеличением раковины его ширина относительно диаметра раковины сокращается. У взрослых экземпляров умбиликус воронкообразный. Стенка умбиликуса высокая, гладкая, слабопокатая. Изменение скульптуры в онтогенезе позволило установить четыре стадии в ее развитии. Первая стадия онтогенеза охватывает первый—второй обороты. Раковина в этой стадии развития совершенно гладкая. Поперечное сечение слегка изогнутой, субпрямоугольной формы (рис. 2). Вторая стадия — зарождения скульптуры — охватывает третий—пятый обороты и соответствует периоду роста раковины от первого появления ребер до формирования первых пучков (табл. XVII, фиг. 4,9; табл. XVIII, фиг. 7—9). Вначале появляются очень тоненькие струйки роста, которые с увеличением раковины становятся четче и к концу четвертого оборота превращаются в тонкие сифональные ребра. В начале пятого оборота ребра быстро усиливаются. Почти одновременно с их усилением возникают короткие, косо поставленные, более высокие, приотстренные извне умбиликальные ребра. Сразу же сифональные ребра начинают группироваться в пучки, приближаясь своими нижними концами к умбиликальному ребру. Соединяется с ним обычно только одно. Каждому умбиликальному ребру соответствуют три сифональных. Такой порядок появления пучков свойствен большинству особей. Однако у некоторых форм наблюдаются некоторые отклонения. Например, более длительный период существуют только сифональные ребра, умбиликальные появляются позднее, и начало формирования пучков не совпадает с появлением умбиликальных ребер, а наступает позже (табл. XVII, фиг. 4, 10; рис. 1), т. е. некоторый период на раковине имеются умбиликальные и сифональные ребра, не связанные между собой. Такой характер зарождения скульптуры свойствен роду *Bodylevskites* [Климова, 1978]. Другой случай, который встречается чаще, — почти одновременное возникновение сифональных и умбиликальных ребер и быстрое образование пучков (табл. XVII, фиг. 11). Поперечное сечение в этой стадии продолжает оставаться широкоовальным, но превышение ширины сечения над его высотой по сравнению с первой стадией несколько сокращается (рис. 2). Третья стадия полиптихитовых пучков (табл. XVII, фиг. 6, 8) — пятый — восьмой обороты. В этот период происходит преобразование тройных пучков в полиптихитовые.

В тех случаях, когда дольше, чем обычно, существуют самостоятельно сифональные ребра, полиптихитовые пучки возникают позднее. У некоторых экземпляров наряду с полиптихитовыми пучками образуются двойные, и некоторое время полиптихитовые чередуются с редкими двойными.



Р и с. 1. Протоконх *Astieriptychites astieriptychus* (Bodyl.)

а, б, в — три положения; экз. А 3/13 (v) (x28)



Р и с. 2. Изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины *Astieriptychites astieriptychus* (Bodyl.); экз. А 3/13 (v) Цифрами указаны номера оборотов

Поперечное сечение в начале этой стадии продолжает сокращаться в ширину, к концу ее оно снова расширяется (рис. 2; табл. XVII, фиг. 7).

Четвертая стадия — многоветвистых пучков, завершающая в онтогенезе астиериптихитов (наиболее важная при диагностике этого рода), начинается с восьмого оборота (табл. XVII, фиг. 1; табл. XVIII, фиг. 1). В пучке прибавляется четвертое ребро, и от короткого воздымающегося умбиликального ребра сразу отходит четыре ветви, но иногда пучки носят вергатотомный и бидихотомный характер (табл. XVII, фиг. 1; табл. XVIII, фиг. 2). С дальнейшим ростом раковины коэффициент ветвления увеличивается до 5—6, пучки преимущественно с одной точкой ветвления, очень напоминают пучки ребер у аммонитов р. *Astieria*, некоторые ребра носят вставной характер, однако встречаются пучки с неясно выраженной тридихотомией. Поперечное сечение в этой стадии имеет форму низкого широкого овала или изогнутого прямоугольника. При диаметре раковины 140—160 мм умбиликальные ребра превращаются в невысокие продолговатые бугорки, расположенные на умбиликальном перегибе; сифональные ребра сильно понижаются, вблизи умбиликального перегиба почти сглаживаются (табл. XVIII, фиг. 1,6). На всех стадиях развития сифональные ребра выгнуты вперед в виде пологой дуги. Характерной и отличительной чертой *Astieriptychites* на всех стадиях онтогенеза является отсутствие бугорков в точке ветвления ребра. На всех стадиях роста наблюдаются пережимы. Не удалось установить закономерность в их местонахождении и количестве: у одних особей их больше, у других меньше, иногда они присутствуют почти на каждом обороте, иногда только на некоторых оборотах и могут быть в большом количестве, например до четырех пережимов. В этом случае угол наклона у всех пережимов одинаковый. Первый пережим совпадает с концом первого оборота, он направлен почти радиально. Следующий пережим — на третьем — четвертом обороте — образует с диаметром острый угол, величина которого с ростом раковины возрастает.

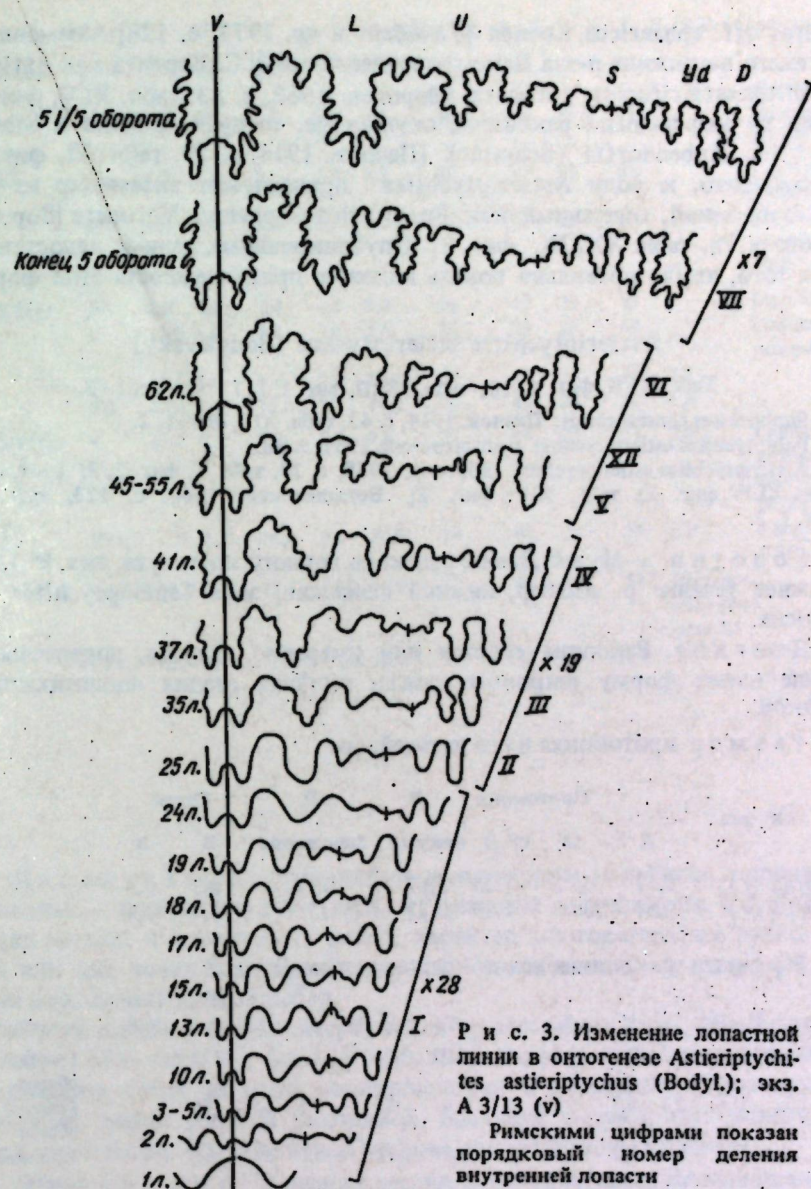
Жилая камера занимает более одного оборота. Край устья несколько отогнут, прямой, предъустыевой пережим неглубокий (табл. XVII, фиг. 1).

Лопастная линия (рис. 3). Примасура пятилопастная (VLUID). Длина и ширина первичного седла равновеликие. В начале второго оборота происходит первое деление лопасти I и образуются две лопасти I_v и I_d. Лопасть I_v перемещается к наружной стороне оборота и в начале третьего оборота совмещается с пупковым швом. В середине третьего оборота происходит второе деление: в основании лопасти I_v появляется небольшое возвышение, что приводит к делению I_v на две лопасти, располагающиеся по обе стороны шва. Образовавшееся седло I_{vv}/I_{vd}, которое пересекается швом, в начале четвертого оборота начинает прогибаться. На середине четвертого оборота образуется лопасть, совмещенная со швом, затем в основании этой лопасти возникает возвышение и образуются две новых лопасти, расположенные по обе стороны шва. В результате семикратного деления внутренней лопасти формируется воздымающаяся сутуральная лопасть S. Усложнение элементов происходит после второго деления на третьем обороте. Вначале усложняется контур латеральной лопасти и седла V/L. По бокам лопасти появляются два зубца, в дальнейшем она становится трехконечной. В вершине седла V/L с внутренней стороны возникает вторичная лопасть, седло становится несимметрично-двураздельное. Вслед за этим изменениями появляются боковые зубцы у дорзальной лопасти. Соотношение имеющихся элементов: на первых трех оборотах вентральная и дорзальная лопасти имеют одинаковую глубину, затем брюшная лопасть увеличивается и становится самой глубокой. Боковая лопасть вдвое больше умбиликальной. Внутренняя лопасть распалась на серию лопастей, которые составляют сутуральную. Сформировавшаяся лопастная линия простая, слабо изрезанная, седла шире лопастей. Все лопасти, кроме вентральной, трехраздельные. Сутуральная лопасть воздымающаяся.

Видовой состав. *Astieriptychites astieriptychus* (Bodyl.), *A. tenuiptychus* Bodyl.

Сравнение. Юные астиериптихиты по характеру скульптуры в стадии зарождения скульптуры очень сходны с юными особями рода *Bodylevskites* в период возникновения ребер [Климова, 1978, с. 50]. По мере роста раковины и появления полиптихитовых пучков у астиериптихитов сходство исчезает: для бодылевскитов полиптихитовое ветвление ребер не характерно. На стадии полиптихитовых пучков астиериптихиты неотличимы от полиптихитов типа *Polyptychites rectangulatus* (Bogosl.) [Богословский, 1902, с. 53], у которых нет бугорков в точке ветвления ребер. Родовая принадлежность формы в этом случае устанавливается только при возможности наблюдения юных или взрослых оборотов экземпляра, т. е. первой или четвертой стадий развития скульптуры в онтогенезе *Astieriptychites*: характер скульптуры астиериптихитов на этих стадиях совершенно не свойствен полиптихитам. В скульптуре первых трех стадий онтогенеза *Astieriptychites* имеется сходство с юными и средними оборотами *Siberiptychites stubendorffi* (Schmidt) [Павлов, 1914, с. 29, табл. V, фиг. 6–8]. Однако более толстая раковина, более низкое и широкое поперечное сечение на этих стадиях роста и совсем другой характер скульптуры в четвертой стадии отличают астиериптихитов.

Замечания. Возможно, к роду *Astieriptychites* следует отнести аммониты из валанжина Средней Сибири, которые А.П. Павлов рассматривает в составе рода *Polyptychites* [Павлов, 1914, с. 26, табл. 5, фиг. 3е,



Р и с. 3. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Astieriptychites astieriptychus* (Bodyl.); экз. А 3/13 (v). Римскими цифрами показан порядковый номер деления внутренней лопасти

4]. Плохая сохранность этих форм не позволяет правильно установить их родовую принадлежность. О сходстве *Polyptychites sphaericus* Koenen [Koenen, 1902, с. 122, табл. IV, фиг. 1–5] из полиптихитовых слоев нижнего валанжина ФРГ с астиериптихитами писал В.И. Бодылевский [1960, с. 174]. К сожалению, в работе А. Кёнена изображен только крупный экземпляр, и неясна скульптура меньшего из приведенных оборотов этой формы, что не позволяет установить степень тождества ее с астиериптихитами. Несомненно, к роду *Astieriptychites* принадлежит аммонит из зоны *Temnoptychites insolutus* нижнего валанжина Западной Сибири — *Polyptychites*.

chites aff. sphaericus Koenen [Гольберг и др. 1972, с. 128]. Аммонит из нижнего валанжина п-ова Паксы, определенный Н.С. Воронец как *Astieriptychites astieriformis* Voronetz [Воронец, 1962, с. 83, табл. XLV, фиг. 4], судя по морфологии раковины, скульптуре, следует относить к *Siberiptychites stubendorffi* (Schmidt) [Павлов, 1914, с. 29, табл. VI, фиг. 1]. Несомненно, к роду *Astieriptychites* принадлежит экземпляр из этих же отложений, описанный как *Euriptychites pavlovi* Voronetz [Воронец, 1962, с. 78, табл. XXXIX, фиг. 2]. Опубликованных данных недостаточно для того, чтобы правильно понять видовую принадлежность этой формы.

Astieriptychites astieriptychus (Bodylevsky)

Табл. XVII, фиг. 1–10; табл. XVIII, фиг. 1, 2, 7–9; рис. 1–3.

Simbirskites tonsbergensis: Павлов, 1914, с. 43, табл. XIV, фиг. 1, 2.

Polyptychites astieriptychus: Бодылевский, 1957, с. 98.

Astieriptychites astieriptychus: Воронец, 1958, с. 24, табл. 1, фиг. 2, 3; 1962, с. 89, табл. XLIV, фиг. 2; табл. XVI, фиг. 2; Бодылевский, 1960, с. 173, табл. 39, фиг. 1, 2.

Голотип — Музей Ленинградского горного института, экз. № 1/234. Нижнее течение р. Анабар, нижний валанжин, зона *Temnoptychites syzganicus*.

Диагноз. Раковина толстая или умеренно вздутая, поперечное сечение имеет форму широкого овала, длинная стадия полиптихитовых пучков.

Размер протоконха и его деталей, мм

№ экз.	Протоконх			Д		Д		Седло	
	Д	Ш	Ш:Д	цекума	фиксатора	В	Ш	В	Ш
A 3/13 (y)	0,57	0,72	1,25	0,17	0,15	0,3	0,3	0,3	0,3
A 3/13 (v)	0,67	0,8	1,19	0,17	?	0,4	0,4	0,4	0,4

Размер раковины, мм и % относительно Д и К.В

№ экз.	№ обор.	Д	Ш.п.	В.	в.	Т.	Ш.п.: Д	В: Д	в: Д	Т: Д	К.В.	Замечания
A 3/13 (v)	I	1,0	0,25	?	?	0,72	25	?	?	72		Гладкий оборот
	II	2,1	0,7	0,9	0,7	1,6	33	42	33	76		Гладкий оборот
	III	3,6	1,0	2,0	1,0	2,4	27	55	27	66		Зарождающиеся струйки
	IV	8,0	1,8	3,7	2,0	4,5	22	46	25	56		Слабо заметные струйки
	IV 1/5	9,3	?	4,0	3,0	5,2	?	43	32	55		Зарождение сифональных ребер
	V 1/5	18,3	4,3	8,5	6,4	9,4	23	46	34	51		1/2 оборота покрыта пучками, наблюдаются полиптихитовые пучки

№ экз.	№ обор.	Д	Ш.п.	В.	в.	Т.	Ш.п.: Д	В: Д	в: Д	Т: Д	К.В.	Замечания
A 3/(Б)	I	1,3	0,3	0,2	0,4	0,9	23	15	30	69		Гладкий оборот
	II	2,3	0,7	1,0	0,6	1,7	30	43	26	73		Гладкий оборот
A 3/Б	III	4,3	1,2	?	1,0	2,7	27	?	23	62		Гладкий оборот
	IV	9,0	2,3	3,4	2,3	5,0	25	37	25	55		Струйки 1 пережима $\angle 30^\circ$
A 3/8 (z)	IV	6,0	1,6	2,4	1,6	3,2	26	40	26	53		Струйки
	V	11,0	3,0	4,3	2,8	5,4	27	39	25	49		Сифональные ребра
	VI	18,5	5,0	8,5	5,2	10,8	27	46	28	58	2,5	
A 3/12 (a)	VII	32,0	8,4	14,0	7,7	18,0	26	43	24	56	2,8	
	V	19,0	4,1	9,2	5,2	9,8	21	48	27	51	2,8	Скульптура появляется на 1/2 IV оборота
	VI 1/8	37,0	9,0	16,0	9,0	20,0	24	43	24	54	2,9	4 пережима, $\angle 36^\circ$
	VII 1/8	59,0	13,0	25,0	12,0	34,0	22	42	20	57		На половине оборота 3,5
	VIII 1/8	92,2	27,0	39,0	19,0	59,0	29	42	21	64	5,4	Жилая камера 2 пережима, $\angle 50^\circ$

Изменчивость проявляется в некотором колебании толщины раковины — в пределах 10% (табл. 2) значение соотношения Т: Д. Варьирует частота и изогнутость ребер, характер многоветвистых пучков (одна или две точки ветвления), а также изменчивость проявляются в стадии зарождения пучков ребер.

Сравнение. От *Astieriptychites tenuiptychus* Bodyl. [Бодылевский, 1960, с. 174, табл. 40, фиг. 1] — очень близкой формы описываемый вид отличается более широко расставленными и несколько более грубыми ребрами, менее вздутой раковиной, овальной формой поперечного сечения, значительно более длинной стадией полиптихитовых пучков.

З а м е ч а н и е. В период стадии полиптихитовых пучков представители описываемого вида неотличимы от некоторых полиптихитов, например от средних оборотов *Polyptychites rectangulatus* (Bogosl.) [Богословский, 1902, с. 53, табл. XVI, фиг. 4], *Polyptychites middendorffi* Pavl. [Павлов, 1914, табл. VII, фиг. 2] и других, не имеющих бугорков в точке ветвления ребер. Для установления правильного систематического положения аммонита необходимо наблюдение стадии зарождения скульптуры (у полиптихитов указанного типа скульптура зарождается не на сифональной стороне, как у астеририптихитов, а на умбиликальном перегибе и образуются не тройные в противоположность астеририптихитам, а двуветвистые пучки) или стадии многоветвистых пучков, очень харак-

терной для астириптихитов. В период второй стадии скульптуры некоторые экземпляры напоминают бодылевскитов в стадии зарождения ребристости [Климова, 1978, с. 54, табл. I, фиг. 1]. Это сходство быстро исчезает по мере дальнейшего развития скульптуры.

Распространение. Валанжинский ярус, нижний подъярус, зона *Temnoptychites syzranicus* Средней Сибири.

Материал. Более 60 экземпляров преимущественно хорошей сохранности. Признаки в онтогенезе прослежены на двух экземплярах.

Местонахождение. Нижнее течение р. Анабар (обн. 3, сл. 1–5, обн. 6, осыпь слоев), нижнее течение р. Попигай (обн. 21, осыпь слоев); сборы И.Г. Климовой 1974, 1975 гг.

Astieriptychites tenuiptychus Bodylevsky

Табл. XVII, фиг. 11; табл. XVIII, фиг. 3–6.

Astieriptychites tenuiptychus: Бодылевский, 1962, с. 174, табл. 40, фиг. 1.

Голотип — Музей Ленинградского горного института, экз. № 3/234. Нижнее течение р. Анабар (Якутская АССР), нижний валанжин, зона *Temnoptychites syzranicus*.

Диагноз. Раковина толстая до вздутой, поперечное сечение внутренних и средних оборотов овальное, у взрослых имеет форму изогнутого прямоугольника, ребра частые, тонкие, короткие третья и четвертая стадии, раннее появление многоветвистых пучков.

Размеры раковины относительно Д и К.В.

№ обр.	Д	Ш.п.	В.	в.	Т.	Ш.п.: Д	В: Д	в: Д	Т: Д	К.в.	Замечания
А 8/8 VII	8,0	2,1	4,0	3,0	4,8	26	50	38	60		Слабая струйчатость
	13,5	3,0	6,5	4,6	8,0	22	49	34	59		Сифональные ребра
	16,5	4,0	8,4	5,0	9,6	24	51	30	58	3	2 радиальных пережима
	23	6,0	11,0	6,0	13,0	26	46	26	56	3,9	
	34	10,0	16,0	8,0	20,0	29	47	23	59	4	
	49	13,0	20,0	12,0	26,0	26	46	28	61	4,2	
	59	16,0	29,0	13,0	38,0	27	49	22	64	4,5	1 пережим L 50°

Изменчивость выражается в разной степени интенсивности изгиба ребер.

Сравнение. От *Astieriptychites astieriptychus* Bodyl. [Бодылевский, 1960, с. 173, табл. 39, фиг. 1] описываемый вид отличается большей вздутой раковины, прямоугольно-изогнутой формой поперечного сечения взрослых оборотов, большей шириной поперечного сечения на всех стадиях роста, менее продолжительными второй и третьей стадией и, следовательно, ранним появлением многоветвистых пучков, более тонкими и частыми ребрами.

Замечания. В стадии полиптихитовых пучков этот вид очень близок по скульптуре юным особям *Polyptychites* [Богословский, 1902,

с. 46, табл. XIII, фиг. 4; с. 55, табл. XIV, фиг. 5; с. 51, табл. XV, фиг. 3]. Отличается отсутствием бугорков в точке ветвления умбиликальных ребер, которые характерны для полиптихитов, а также скульптурой в стадиях зарождения пучков ребер и многоветвистых пучков.

По скульптуре средних и внутренних оборотов описываемый вид очень сходен с *Siberiptychites stubendorffi* (Schmidt) [Павлов, 1914, с. 29, табл. V, фиг. 6–8]. Однако более толстая раковина, вполнину более низкое и более широкое поперечное сечение и другой характер скульптуры взрослых оборотов отличают *Astieriptychites tenuiptychites* Bodyl. от указанного вида.

Распространение. Нижний валанжин, зона *Temnoptychites syzranicus* Средней Сибири.

Материал. Десять экземпляров хорошей сохранности. Признаки в онтогенезе прослежены на двух экземплярах.

Местонахождение. Нижнее течение р. Анабар (обн. 3, слой 3, 4; обн. 8, слой 22) (сборы И.Г. Климовой, 1974 г.).

ЛИТЕРАТУРА

- Богословский Н.А. Материалы для изучения нижнемеловой аммонитовой фауны центральной и северной России. — СПб., 1902, 161 с. (Тр. Геол. ком. Н.С.; Вып. 2).
- Бодылевский В.И. Спорные вопросы стратиграфии юрских и меловых отложений Советской Арктики. — В кн.: Тр. Межвед. совещ. по разраб. унифицир. стратигр. схем Сибири. Л.: Госгеолтехиздат, 1957, с. 97–99.
- Бодылевский В.И. Новые поздневаланжинские аммониты Северной Сибири. — В кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1960, ч. 2, с. 172–175.
- Воронец А.С. Новые аммониты полуострова Пакса на южном берегу моря Лаптевых. — В кн.: Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии. Л.: НИИГА, 1958, вып. 9 с. 19–28.
- Воронец Н.С. Стратиграфия и головоногие моллюски юрских и нижнемеловых отложений Лено-Анабарского района. М.: Госгеолтехиздат, 1962. 237 с. (Тр. НИИГА; Т. 110).
- Гольберг А.В., Климова И.Г., Сакс В.Н. Оповный разрез неокома Западной Сибири в Приполярном Зауралье. Новосибирск: Наука, 1972, 184 с.
- Друшиц В.В. Палеонтология беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1974. 528 с.
- Климова И.Г. Новый род аммонитов из нижнего валанжина севера Средней Сибири. — Геология и геофизика, 1978, № 12, с. 50–61.
- Михайлова И.А. Род *Sokolovites* Casey и его стратиграфическое значение. — Вестн. МГУ, 1975, с. 48–55.
- Павлов А.П. Юрские и нижнемеловые Cephalopoda Северной Сибири. — Зап. Акад. наук. Сер. 8, 1914, т. 21, № 4, с. 68.
- Копен А. Die Ammonitida Nordentschen Neocom. — Abh. Peruss Geol. Land. Aust. N.F., 1902, S. 348.

Н.П. Кульков

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАННЕДЕВОНСКОЙ БРАХИОПОДЫ LINGUOPUGNOIDES DEPLANATUS (TJAZNEVA, 1972)

Материалом для детального изучения *Linguopugnoides deplanatus* послужила коллекция этого вида (несколько десятков экземпляров удовлетворительной сохранности), собранная автором в 1970 г. из стратигиического обнажения соловыхинского известняка нижнего девона на северной окраине с. Соловьи (Горный Алтай). Обильные сборы удалось провести благодаря карьере, разработанному в теле массивного рифового известняка и вскрытому обогащенные раковинами участки. Ранее здесь же по сборам из естественного обнажения [Кульков, 1963] было известно лишь несколько раковин, сохранность которых позволила условно определить их как *Astutorhyncha* cf. *proserpina* (Barr.).

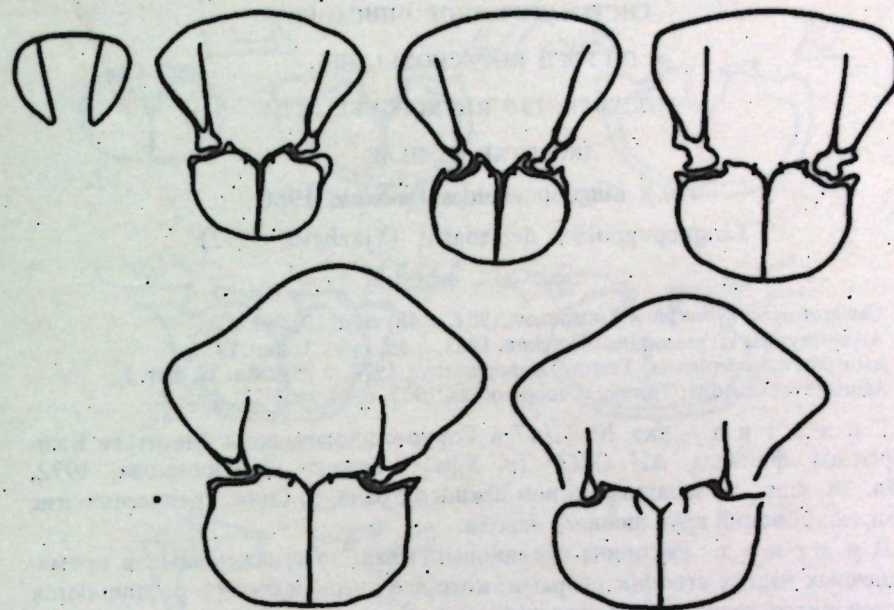
Алтайские представители рассматриваемого вида подверглись непосредственному сравнению с уральскими: с западного склона Южного Урала из коллекции № 72 А.П. Тяжевой (хранятся в Горно-геологическом институте Башкирского филиала АН СССР, Уфа), с восточного склона Среднего Урала из коллекции 17/39, 20/32 А.Н. Ходалевича (экспонируются в Уральском геологическом музее, г. Свердловск). Кроме того, привлекались экземпляры из личных коллекций автора, полученные во время геологических экскурсий в окрестностях г. Североуральска (1966 г.) и по Северо-Восточному Прибалхашью (1971 г.).

Проведенное исследование позволило уточнить родовую принадлежность данного вида и показать, что некоторые признаки, считавшиеся ранее устойчивыми, в действительности подвержены значительной изменчивости. В результате уточнено строение и определен объем вида, имеющих узкий диапазон стратиграфического распространения и поэтому приобретающий значение руководящего при корреляции лохковских, главным образом верхнелохковских, отложений Южного и Среднего Урала, Горного Алтая и Казахстана. Предполагаются возможные викарианты исследуемого вида: *Linguopugnoides astutus* (Barr.) из лохкова Баррандиена (Чехословакия) и *L. uenoi* Smith из лохкова Канадских арктических островов.

Изученная коллекция № 691 хранится в монографическом отделе Геологического музея при Институте геологии и географии СО АН СССР (г. Новосибирск).

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ LINGUOPUGNOIDES И ASTUTORHYNCHA

В. Гавличек [Havliček, 1960], установивший *Linguopugnoides*, не проводил его сравнение с позднее выделенным *Astutorhyncha* [Havliček, 1961]. Между тем названные рода обнаруживают друг с другом большое внешнее сходство, что следует из сопоставления их диагнозов, приводимых Гавличком [Havliček, 1961, с. 93, 105], а также Т. Шмидтом и Д. Мак-Лареном [Schmidt, Mac-Laren, 1965, с. 577, 580]. Отличия между ними заключаются в различной длине зубных пластин, наклоненных несколько



Р и с. 1. Последовательные шлифовки раковины *Astutorhyncha proserpina* (Barr.), Чехословакия (Баррандиен); сухомастские известняки, Конепрусы, средний девон

по-разному, и в наличии отростков по краю септалиума (*Septaliumfortsätze*) у *Linguopugnoides*. Однако эти отростки отмечались и у *Astutorhyncha* [Havliček, 1961, рис. 41], поэтому, казалось бы, последний род должен потерять свою самостоятельность и считаться младшим синонимом *Linguopugnoides*. Между тем род *Astutorhyncha* существует, но получает иную характеристику благодаря дополнительному изучению его внутреннего строения.

Исследование раковины типового вида *Astutorhyncha* — *A. proserpina* (Barr.), любезно переданной в 1961 г. автору Гавличком, показало наличие своеобразного типа септалиума, который отличает *Astutorhyncha* от других внешне сходных родов, в частности от *Linguopugnoides*. Это очень мелкий септалиум, образованный септальными пластинами, переходящими в двойную септу, причем основания круп в формировании септалиума участия не принимают: они отходят дорзально от замочных пластин, располагаясь за его пределами (рис. 1).

В связи с уточнением строения рода *Astutorhyncha* несколько меняется и состав относящихся к нему видов. В данный род, кроме типового вида, вероятно, следует включить "*Linguopugnoides*" *supracarens* Havliček, 1961. Что же касается вида "*Astutorhyncha*" *astuta* (Barr.), то он должен быть отнесен к *Linguopugnoides*, так как его основные внешние и внутренние признаки совпадают с диагнозом данного рода (сравнить: [Havliček, 1961, рис. 34 и 39]). Кстати, септалиум *Linguopugnoides* сформирован не септальными пластинами, как у *Astutorhyncha*, а основаниями круп, прикрепляющимися к внутренним краям замочных пластин; на очень коротком расстоянии он поддерживается септой.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

ОТРЯД RHYNCHONELLIDA

НАДСЕМЕЙСТВО RHYNCHONELLACEA

INCERTAE FAMILIAE

Род *Linguopugnoides* Havlíček, 1960*Linguopugnoides deplanatus* (Tjazheva, 1972)

Табл. XIX, фиг. 1-7

Camarotoechia proserpina: Ходалевич, 1951, с. 48, табл. 13, фиг. 5.*Astutorhyncha cf. proserpina*: Кульков, 1963, с. 53, табл. 3, фиг. 16..*Astutorhyncha deplanata*: Тяжева, Жаворонкова, 1972, с. 82, табл. 28, фиг. 1.*Astutorhyncha ardua*: Тяжева, Жаворонкова, 1972, с. 84, табл. 28, фиг. 2.

Г о л о т и п — экз. № 72/47 в Горно-геологическом институте Башкирского филиала АН СССР (г. Уфа); Тяжева, Жаворонкова, 1972, табл. 28, фиг. 1; западный склон Южного Урала, р. Сняк, среднеякские слои, лохковский ярус нижнего девона.

Д и а г н о з. Раковина неравновыпуклая, со сглаженными в примакшечных частях створок ребрами, которые впереди быстро расширяются и становятся четкими (на краях брюшной створки островерхими). Язычок высокий, с ребрами от трех до семи.

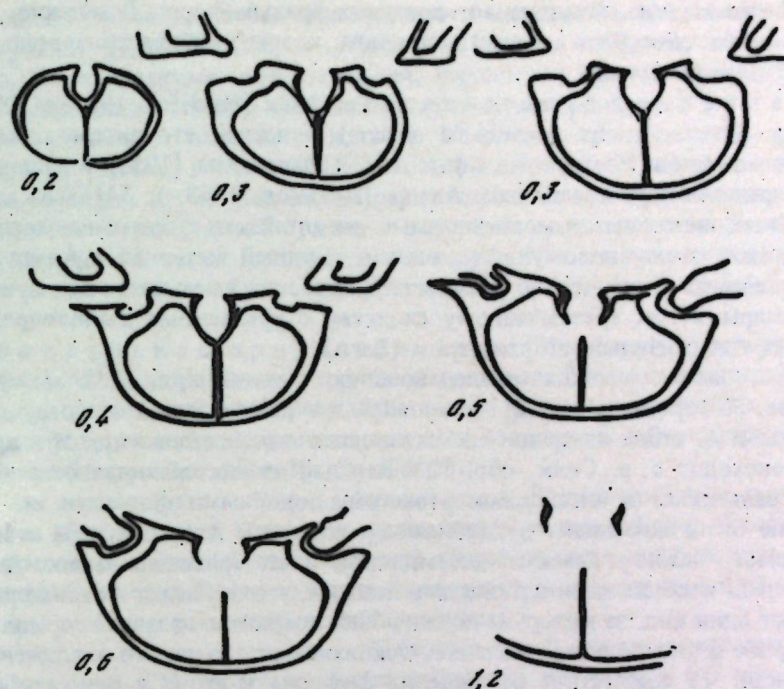
О п и с а н и е. Раковина средних размеров, поперечно-овального или субяйцегольного очертания, значительно вздутая, неравновыпуклая, с наибольшей толщиной у переднего края.

Брюшная створка слабовыпуклая, с очень пологими боками и загнутой макушкой. Синус особенно ясно выражен в передней половине створки, где он глубокий, широкий, с плоским дном. Язычок высокий, трапециевидных очертаний с зубчатым верхним краем.

Спинная створка сильно вздутая, с крутыми боками. Наибольшая выпуклость у переднего края. Макушка широкая, не выраженная в рельефе створки. Возвышение высокое, плоское, резко ограниченное в передней половине створки.

Поверхность раковины покрыта ребрами, иногда дихотомирующими в задней половине створок, у макушек сильно сглаженными. По направлению к переднему и боковым краям они становятся широкими и резко выраженными. Наиболее угловатыми являются ребра, расположенные на возвышении и боках брюшной створки. К замочному краю они резко затухают, резко уменьшаясь в размерах. В синусе располагается от трех до семи ребер. В случае наличия нечетного числа ребер среднее из них, отвечающее срединной бороздке на возвышении, слегка рассечено канавкой, заметной лишь у переднего края. На возвышении соответственно насчитывается от четырех до восьми ребер. В случае присутствия на возвышении четного количества ребер срединная бороздка является более глубокой по сравнению с соседними и прослеживается почти до макушки. Количество боковых ребер колеблется от пяти до девяти с каждой стороны от синуса и возвышения.

Внутреннее строение (рис. 2). В брюшной створке развиты приближенные к ее стенкам короткие зубные пластины, которые под-



Р и с. 2. Последовательные шлифовки раковины *Linguopugnoides deplanatus* (Тяжева), Северный Алтай, северная окраина с. Соловйхи, соловыхинский известняк позднего лохкова, обн. СИ, экз. 691-6

Цифры под каждым срезом указывают их расстояние от вентральной макушки

держивают массивные зубы. В спинной створке зубные ямки глубокие. Септалиум очень короткий, сформированный основаниями круп; он поддерживается тонкой и высокой септой. Круры слегка изогнутые. На мускульном поле брюшной створки (табл. XIX, фиг. 2) четко видны треугольные аджусторы и грушевидных очертаний дидукторы.

Размеры, мм

№ экз.	Длина	Ширина	Толщина	Количество ребер в синусе
691-1	18,2	21,0	13,2	5
691-2	17,3	22,0	14,5	3
691-3	15,5	20,3	15,0	4
691-4	18,0	21,5 (?)	11,3	5
80-83	14,0	18,3	10,5	3
691-5	14,2	19,4	11,0	3

Изменчивость. К числу наиболее изменчивых признаков относятся: количество ребер в синусе от трех до семи (у большинства экземпляров четыре—пять ребер), толщина раковины при одинаковом соотношении ее длины и ширины, высота и ширина язычка при выдержанности его трапециевидных очертаний. Несколько меняются размеры раковин: на восточном склоне Урала (табл. XIX, фиг. 7) и Северном Алтае (табл. XIX, фиг. 5) совместно с крупными раковинами изредка встреча-

ются более мелкие, несущие все признаки зрелых форм. Возможно, их следовало бы обособить в качестве подвида, но для решения этого вопроса недостаточно материала.

Сравнение и замечания. В. Гавличек [Havlíček, 1961, с. 109], ревизуя *Astutorhyncha proserpina* (Barr.), показал, что экземпляры с восточного склона Урала, описанные А.Н. Ходалевичем [1951] к данному виду, представляют новый вид. Автор [Кульков, 1963, с. 54] высказал предположение о том, что описываемые им алтайские формы, возможно, принадлежат этому новому виду, однако скудный материал с Алтая не позволял тогда окончательно решить этот вопрос, а имеющиеся в то время экземпляры по их чрезвычайному сходству с уральскими были определены как *Astutorhyncha cf. proserpina* (Barr.).

Изучая южноуральских раннедевонских ринхонеллид, А.П. Тяжева [Тяжева, Жаворонкова, 1972] установила два новых вида *Astutorhyncha deplanata* и *A. ardua* из среднесиайских слоев нижнего девона; тот и другой происходят с р. Сияк, обр. 303. Каждый из них сравнивался с восточно-уральскими и алтайскими *proserpina*-подобными формами, но те и другие были помещены в синонимы только к *Astutorhyncha ardua*.

Просмотр южно-уральских экземпляров и их сравнение с восточно-уральскими и обильными алтайскими показал, что *deplanata* и *ardua* представляют один вид, за которым должно быть сохранено название *deplanata*, как первое в порядке перечисления. Основаниями для такого заключения послужили: 1) совместное нахождение *deplanata* и *ardua* в одном обнажении; 2) различия между ними (степень вздутости створок, глубина синуса и высота возвышения, количество на них ребер) укладываются в пределы изменчивости, наблюдаемой в выборках из многих местонахождений (Южный и Восточный Урал, Алтай); 3) тождество между *deplanata* и *ardua* выражается в размерах раковины, вытянутой по ширине, наличии более остроконечных ребер на боках брюшной створки и возвышении, чем на боках спинной створки и в синусе, наконец, в обычно присутствующей дорзальной срединной глубокой бороздке, следующей почти от самой макушки и разделяющей ребра на возвышении. Эти признаки устойчивы и выдерживаются в других областях распространения вида.

Определение родовой принадлежности описываемого вида связано с некоторыми трудностями, поскольку на ограниченном южно-уральском материале внутреннее строение в деталях изучить не удалось; известно лишь наличие в брюшной створке зубных пластин, а в спинной — септы [Тяжева, Жаворонкова, 1972]. Данных о характере септалиума нет. Можно лишь ориентироваться на пришлифовки алтайских экземпляров, которые внешне тождественны с южно-уральскими. Вероятнее всего, у последних септалиум имеется, но был пропущен, так как он выражен на очень коротком расстоянии. Все данные о строении *deplanata* указывают на принадлежность этого вида к *Linguopugnoides*.

Наиболее близким видом к *L. deplanatus* (Tjzh.) является *L. carens* (Barr.), описанный В. Гавличком [1961, с. 94, табл. II, фиг. 1, 2] из лохкова Баррандиена (местонахождение Svaty Jan), но он отличается слегка выпуклым дном синуса и выпуклым верхом возвышения, а также более короткими ребрами, развитыми только у переднего и боковых краев раковины.

Близок также *L. astutus* (Barr.) из того же лохкова (местонахождение Svaty Jan) [Havlíček, 1961, с. 106, табл. II, фиг. 4–7], обладающий, однако, менее резкими, округленными, неравными по размерам ребрами, выпуклым дном синуса и слегка округленным возвышением.

Установленный недавно в лохкове Канадских арктических островов *L. uyenoi* [Smith, 1980, с. 62, табл. 25, фиг. 4–7, 9–42] сходен с описываемым видом по общей форме раковины и характеру ребристости, но отличается более вздутой брюшной створкой, менее резкими боковыми ребрами, их меньшим количеством в синусе и на возвышении; у канадского вида в синусе обычно три ребра, реже четыре, а у *L. deplanatus* достигает семи.

Фациальная приуроченность. Остатки описываемого вида наиболее часто встречаются в серых, органогенно-обломочных известняках, реже — в светлых, фарфоровидных, водорослевых, рифогенных известняках (Урал, Алтай). Единичные находки известны в табачно-серых алевролитах (Северо-Восточное Прибалхашье).

Распространение. Нижний девон. Лохковский ярус западного склона Южного Урала (нижне- и среднесиайские слои), Северо-Восточного Прибалхашья (айнауский горизонт). Верхняя часть лохковского яруса восточного склона Среднего Урала, верхняя часть петропавловской свиты Северного Алтая (соловьиный известняк).

Местонахождение. Северный Алтай, северная окраина с. Соловьи, обн. СИ, стратотип соловьиного известняка (47 экз.); окрестности с. Камышенского (юго-западная окраина села, фас Алтая), обн. К-612 (15 экз.), соловьиный известняк.

ЛИТЕРАТУРА

- Кульков Н.П. Брахиподы соловьиных слоев нижнего девона Горного Алтая. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 132 с.
- Тяжева А.П., Жаворонкова Р.А. Кораллы и брахиподы пограничных отложений силура и нижнего девона Южного Урала. М.: Наука, 1972. 174 с.
- Ходалевич А.Н. Нижнедевонские и эйфельские брахиподы Свердловской области. Свердловск, 1951. 150 с. (Тр. Свердл. горн. ин-та; Вып. 18).
- Havlíček V. Bericht über die Ergebnisse der Revision der böhmischen altpaläozoischen Rhynchonelloidea. — Vestn. Ustr. Ust. Geol. Praha, 1960, roč. 35.
- Havlíček V. Rhynchonelloidea des böhmischer ältern Paläozoikums (Brachiopoda). — Rozpr. Ustr. Ust. Geol. Praha, 1961, Sv. 27. 211 S.
- Schmidt H., McLaren D.J. Paleozoic Rhynchonellacea. — In: Treatise on invertebrate paleontology. 1965, pt H, p. 552–557.
- Smith R.E. Lower Devonian (Lochkovian) biostratigraphy and brachiopod faunas, Canadian arctic islands. — Bull. Geol. Surv. Canada, 1980, vol. 308, p. 74.

РОД HAYNESINA BANNER ET CULVER, 1978 (FORAMINIFERA) В ПЛЕЙСТОЦЕНЕ СЕВЕРА СИБИРИ

В настоящее время в связи с применением электронной микроскопии в области изучения фораминифер накопилось много новых данных для уточнения, а в некоторых случаях и пересмотра объема различных таксонов и их положения в системе фораминифер. Одному из таких вопросов посвящена статья Ф. Баннера и С. Кульвера [Banner, Culver, 1978], которые провели ревизию рода *Protelphidium* Haynes, 1956 на ископаемых и живых популяциях фораминифер. На топотипическом материале был исследован типовой вид названного рода — *Protelphidium hofkeri* (Ehrenberg) и ряд других представителей, относимых ранее также к этому роду. Баннером и Кульвером было показано, что четвертичные и современные виды, первоначально описанные в составе рода *Protelphidium*, морфологически отличаются от палеогеновых представителей этого рода. Четвертичные и современные формы по их данным относятся к самостоятельному роду, названному *Haynesina*, и не имеют прямых филогенетических связей с родом *Protelphidium*. Предком *Haynesina germanica* (Ehrenberg) они считают вид *Aubignyna mariei* Margerel. При разном типе строения раковины этих видов (у первого — плоскостриальная, у второго — трохидная) они имеют сходное строение пупочной области и швов (швы с дополнительными устьями, открывающимися в полость межкамерной лакуны), близкие по строению и расположению устье и форамен. В качестве подтверждения своего взгляда о происхождении *Haynesina* от *Aubignyna* в течение плиоцена они приводят тот факт, что *A. mariei* уже не встречается в позднем плиоцене, а *H. germanica* не отмечена раньше позднего плиоцена. Как отмечают Ф. Баннер и С. Кульвер, изменение условий морского бассейна на этом рубеже от открытого шельфово-континентального с нормальной морской соленостью к более замкнутым солоноватоводным водоемам могло быть одной из причин возникновения видов рода *Haynesina*.

Накопленные ранее и приведенные в статье Ф. Баннера и С. Кульвера данные послужили автору статьи основанием для проведения более детальных исследований внешних морфологических признаков и внутреннего строения представителей рода *Protelphidium*, встречающихся в плейстоценовых отложениях Севера СССР. Виды этого рода имеют большое стратиграфическое и палеоэкологическое значение. Обширный коллекционный материал, любезно предоставленный В.И. Гудиной и имеющийся в распоряжении автора, позволил сделать серию микрофотографий на электронно-сканирующем микроскопе ISM-35, изготовить и изучить ряд шлифов продольного и поперечного сечения раковин некоторых видов. Полученные результаты подтверждают выводы Ф. Баннера и С. Кульвера о необходимости выделения рода *Haynesina* из объема рода *Protelphidium* и позволяют относить виды из плейстоценовых отложений Севера СССР к роду *Haynesina*: *H. asterotuberculata* (Voorthuysen), *H. magna* Levitchuk, sp. nov., *H. orbicularis* (Brady).

Роль каждого из встреченных видов этого рода в плейстоценовых комплексах различна. В одних случаях такие виды, как *Haynesina asterotuberculata* (Voorthuysen) и *H. orbicularis* (Brady), являются главным образом экологическими индикаторами. Количественное соотношение их в комплексах отчетливо характеризует зоогеографическую структуру. В других случаях эти же виды по количественному содержанию могут указывать на возраст вмещающих их отложений. Так, *H. asterotuberculata* в наибольшем количестве встречается в казанцевских отложениях Западной Сибири [Гудина, 1969, 1976]. Такой вид, как *H. magna* Levitchuk, характерен только для казанцевских отложений севера Сибири.

Помимо названных видов, к роду *Protelphidium* Haynes были отнесены также *Protelphidium lenticulare* Gud. из плейстоценовых отложений Севера СССР [Гудина, 1966, 1969; Гудина, Евзеров, 1973] и *P. ustulatum* (Todd)¹ из формации картер-крик, Северная Аляска [Гудина, Левчук, 1977]. Однако самые последние исследования, проведенные В.И. Гудиной и автором, показали, что указанные формы не имеют признаков рода *Haynesina* и относятся к другому, возможно, новому роду. В данной статье этот вопрос не рассматривается.

Фотографии на электронно-сканирующем микроскопе ISM-35 выполнены Н.К. Бахаревым. Автор очень признателен В.И. Гудиной за предоставленные коллекции и постоянные научные консультации при выполнении этой работы, а также Т.С. Троицкой и К.Б. Фурсенко за полезные советы.

Ниже приведены описания рода *Haynesina* и относящихся к нему плейстоценовых видов. Коллекция хранится в монографическом отделе Сибирского центрального геологического музея ИГиГ СО АН СССР.

Род *Haynesina* Banner et Culver, 1978

Haynesina: Banner, Culver, 1978, с. 184.

Типовой вид — *Nonionina germanica* Ehrenberg, 1840; современный.

Описание. Раковина двусторонне симметричная, почти полностью инволютная, с плоской или слегка углубленной пупочной областью, многокамерная. Периферический край от широкозакругленного до суженно-закругленного. Раковина имеет межкамерные лакуны (табл. XXI, фиг. 3; табл. XXII, фиг. 4б), которые расположены в области пупочных концов швов. Это узкая полость, которая формируется в результате слияния по периферии вогнутой боковой стенки последующей камеры с предыдущей септальной поверхностью. Лакуна может простираться на всю или не на всю высоту септальной поверхности. Септальные швы имеют дополнительные отверстия, открывающиеся в межкамерные лакуны (табл. XX, фиг. 1в, 3в, 4в; табл. XXI, фиг. 2в; табл. XXII, фиг. 2в, 3в; табл. XXIII, фиг. 1в, 2г). Эти дополнительные отверстия, или дополнительные латеро-умбиликальные устья, связывают полость межкамерной лакуны с внешней средой. Кроме того, межкамерные лакуны связаны и с полостью камеры дополнительными устьями (табл. XXII, фиг. 1). Пупочная область и швы по

¹ Топотипический материал *P. ustulatum* был любезно прислан американским микропалеонтологом П. Тоддом (P. Todd).

крыты отчетливой грануляцией. Септы простые, однослойные. Системы каналов отсутствуют. Устье обычно не наблюдается, закрыто в большинстве случаев зернистым раковинным материалом (табл. XXI, фиг. 1б, в; табл. XXII, фиг. 2б, 3б). Форамен или в виде узкой щели в основании устьевой поверхности (табл. XX, фиг. 2), или в виде ряда отверстий в основании поверхности, как это наблюдается у видов *H. orbicularis*, *H. magna* (табл. XXII, фиг. 1, 4а). Стенка известковая, пористая, оптически радиально-лучистая (табл. XXI, фиг. 3), с блоково-зернистой микроструктурой (табл. XXIII, фиг. 3).

Сравнение. Как указывают Ф. Баннер и С. Кульвер, описываемый род отличается от рода *Protelphidium* Haynes, 1956 отсутствием непрободенных пупочных пластин, которые заполняют широкую часть сильно гранулированной пупочной области, а также отсутствием столбикоподобной грануляции, соединяющей пупочные пластины более ранних и поздних оборотов между собой, наличием межкамерных лакун и открывающихся в них дополнительных латеро-умбиликальных устьев, которые связывают межкамерную лакуну с внешней средой, и дополнительных устьев, связывающих межкамерную лакуну с полостью камеры.

От рода *Elphidium* Montfort, 1808 отличается отсутствием системы каналов, ретральных отростков и ямок, скульптации на поверхности камер в виде межсептальных мостиков и ямок [Волошинова и др., 1970], наличием межкамерных лакун с открывающимися в их полости дополнительными и латеро-умбиликальными устьями. Кроме того, у представителей рода *Elphidium* швы выпуклые, гладкие, у видов же рода *Haynesina* швы более или менее углубленные, покрыты отчетливой зернистостью, а на пупочных концах швов наблюдается, как уже отмечалось, дополнительные латеро-умбиликальные устья.

От рода *Retroelphidium* Voloshinova, 1970 отличается отсутствием системы каналов, ретральных отростков и ямок и пупочной шишки, наличием межкамерных лакун и открывающихся в них дополнительных латеро-умбиликальных устьев.

Замечания. Вид, выделенный Дж. Мюрреем [Murray, 1965, табл. 26, фиг. 1–6; 1971, фиг. 1–7] как *Protelphidium anglicum*, авторы рода *Haynesina* считают младшим синонимом вида *H. germanica* (Ehrenberg), несмотря на то что первый имеет форамен в виде ряда отверстий в основании устьевой поверхности, а *H. germanica* — в виде узкой щели [Banner, Culver, 1978, табл. 7, фиг. 3; табл. 9, фиг. 8]. Учитывая различия в строении устья, меньшую лопасть периферического края и большую уплощенность раковины у *H. anglica*, по-видимому, следует считать, что это самостоятельный вид.

Состав рода. В изученных коллекциях к роду *Haynesina* отнесены следующие виды: *H. asterotuberculata* (Voorthuysen), *H. magna* Levitchuk, sp. nov., *H. orbiculare* (Brady), *H. anglica* (Murrey). Ф. Баннер и С. Кульвер [Banner, Culver, 1978] относят к роду *Haynesina* следующие виды и подвиды: *H. germanica* (Ehrenberg) s.s., *H. germanica evansi* Banner et Culver, *H. albibulicata* (Weiss), *H. depressula* (Walker et Jacob) (emend. Murrey).

Распространение. Плейстоцен-современные. Известны в основном в Арктической и Бореальной областях.

Haynesina asterotuberculata [Voorthuysen]

Табл. XX, фиг. 1–3

Nonion depressulus (Walker et Jacob) forma *asterotuberculata*: Voorthuysen, 1957, с. 28, табл. 23, фиг. 3.

Protelphidium asterotuberculatum: Гудина, 1969, с. 35, табл. XII, фиг. 6; Гудина, Евзеров, 1973, с. 104, табл. XIII, фиг. 8.

Гипотипы: ИГиГ, № 608/1, п-ов Таймыр, р. Шренк, обн. ТХ-73, абс. выс. 32,7 м; № 608/10, Зап. Сибирь, профиль Азовы-Мужи, скв. 3, гл. 202,0–206,0 м; позднечетвертичные.

Топотип — экз. № 608/2, Нидерланды, р. Зем, скв. Амерсфорт 1¹; возраст тот же.

Материал. 350 экземпляров хорошей сохранности.

Описание. Раковина небольших размеров для рода, уплощенная. Контур округлый до овального. Периферический край закругленный. В последнем обороте 6–7 камер. Швы углубленные вблизи пупочной области и поверхностные к периферическому краю. Пупочная область и швы покрыты гранулированным раковинным материалом. На швах ближе к пупочной области наблюдаются дополнительные отверстия, или латеро-умбиликальные устья, открывающиеся в межкамерные лакуны (табл. XX, фиг. 1в, 3в). Устье закрыто зернистостью, форамен в виде узкой щели, в основании устьевой поверхности (табл. XX, фиг. 2).

Экз. №	Диаметр	Толщина
Гипотип 608/1	0,37	0,15
Топотип 608/2	0,31	0,13
Другие 50 экз.	0,21–0,51	0,10–0,22

Распространение. Верхнечетвертичные отложения Севера СССР, земские отложения Нидерландов; современные встречаются в Белом, Баренцевом и Карском морях.

Haynesina magna Levitchuk, sp. nov.

Табл. XX, фиг. 4; табл. XXI, фиг. 1–3; табл. XXII, фиг. 1.

Magnum (лат.) — крупный.

Голотип — ИГиГ, экз. № 608/3, п-ов Таймыр, р. Каменная, обн. 671, абс. выс. 108,0 м; позднечетвертичный, казанцевские слон.

Паратипы: № 608/4, 622/49, п-ов Таймыр, р. Широкая, обн. 71, абс. выс. 110,0 м; № 608/5, 608/6, п-ов Гыдан, р. Лимба-Яха, обн. 20/15, абс. выс. 17,5 м; возраст тот же.

Материал. 2100 экземпляров хорошей сохранности.

Диагноз. Раковина крупная, 1,5–3 оборота спирали. Периферический край от округлого у микросферических особей до суженно-закругленного у мегасферических. Пупочная область плоская, заполнена гранулированным раковинным материалом. 10–13 узких, слабо изогнутых камер. Устье не наблюдалось. Форамен в виде ряда округлых отверстий в основании устьевой поверхности.

¹ Топотипический материал *H. asterotuberculata* был любезно прислан голландским микропалеонтологом Вортхузенем (L.H. van Voorthuysen).

Таблица 1

Параметры микро- и мегасферических *Haynesina magna*

Генерация	Д	Т	Число камер	Число камер п.о.	Число оборотов	Размеры начальной камеры, мкм
Микросферическая	0,39–0,93	0,28–0,55	30–32	10–13	3–3,2	10–18
Мегасферическая	0,31–0,79	0,21–0,45	17–28	10–13	1,6–1,2	76–104

Описание. Раковина крупная, слегка уплощенная. Контур от округлого до неправильно овального, ровный или слегка волнистый в поздней части оборота. Периферический край широкозакругленный у микросферических особей и суженно-закругленный у мегасферических. В последнем обороте 10–13 (чаще 10) узких, слегка изогнутых камер, поверхность их плоская, слегка вздутая у 2–3 последних (табл. 1). Септальные швы слабо изогнутые, отчетливые, слегка углубленные вблизи пупочной области. На швах имеются дополнительные латеро-умбиликальные устья, открывающиеся в межкамерные лакуны (табл. XX, фиг. 2в, табл. XXI, фиг. 1г, 2в). Кроме того, межкамерные лакуны связаны дополнительными устьями и с полостью камеры (табл. XXII, фиг. 1б). Пупочная область плоская, узкая, заполнена зернистым раковинным материалом, который распространяется на швы и основание устьевой поверхности. Стенка гладкая, матовая, иногда окрашена в коричневый цвет, тонкопористая. Толщина стенки от 18 до 47 мкм. Форамен в виде ряда округлых отверстий (5–9) в основании устьевой поверхности (табл. XXII, фиг. 1). Устье закрыто зернистым раковинным материалом.

Экз. №	Диаметр	Толщина
Голотип 608/3	0,70	0,45
Паратип 622/49	0,83	0,42
608/4	0,63	0,36

Изменчивость описываемого вида связана с чередованием поколений. Микросферические особи отличаются округлым периферическим краем (суженно-закругленный у мегасферических).

Сравнение. Вид *H. magna* Levitchuk наиболее близок к *H. orbicularis* (Brady). Отличается более крупной раковиной, большим числом камер в последнем обороте (10–13 против 8–10), суженно-закругленным периферическим краем у мегасферических особей. Периферический край у *H. orbicularis* широкозакругленный у обеих генераций.

От *H. anglica* [Murray, 1965] отличается большим числом камер в последнем обороте (10–13 против 8–11) и широкозакругленным периферическим краем у микросферических особей и более крупной раковиной.

От всех остальных представителей рода *Haynesina*, имеющих в нашем

материале и описанных в литературе, описываемый вид отличается большим числом камер в последнем обороте и крупной раковиной.

Распространение. Верхнеплейстоценовые (казанцевские) отложения Таймырской низменности, полуостровов Гыдан и Ямал.

Haynesina orbicularis (Brady)

Табл. XXII, фиг. 2–4; табл. XXIII, фиг. 1–3

Nonionina orbicularis: Brady, 1881, с. 415, табл. 21, фиг. 5.

Nonionina orbicularis: Cushman, 1930, с. 12, табл. 5, фиг. 1–3; 1939, с. 23, табл. 6, фиг. 17–19; 1948, с. 53, табл. 6, фиг. 3; Bowen, 1954, с. 745; текст. – фиг. 2; фиг. 3, 4.

Eerphidium orbiculare: Loeblich, Tappan, 1953, с. 102, табл. 9, фиг. 1–4; Сандова, 1961, с. 79, табл. 24, фиг. 165.

Cribroelphidium orbiculare: Волошинова, 1958, с. 173, табл. 6, фиг. 8, 9; Волошинова и др., 1970, с. 166, табл. 49, фиг. 2.

Protelphidium orbiculare: Todd, Low, 1961, с. 20, табл. 2, фиг. 11; Гудина, 1966, с. 56, табл. IV, фиг. 2; табл. X, фиг. 1; Фораминиферы..., 1979, с. 172, табл. 41, фиг. 5, 6.

Гипотипы: ИГИГ, экз. № 608/7, п-ов Гыдан, р. Лимба-Яха, обн. 20/15, абс. выс. 17,5 м; № 608/2, п-ов Таймыр, р. Траутфеттер, обн. ОТ-3, абс. выс. 15,0 м; № 608/9, п-ов Таймыр, р. Б. Балахия, обн. А-50, абс. выс. 36,4 м; № 608/11, п-ов Таймыр, р. Траутфеттер, обн. ОТ-3, абс. выс. 15,0 м; № 622/50, 51, п-ов Таймыр, р. Широкая, обн. 71, абс. отм. 15,0 м, позднечетвертичные.

Материал. 970 экземпляров хорошей сохранности.

Описание. Раковина почти шаровидная, иногда слегка уплощенная; 1,5–2,4 оборота. Периферический край широкозакругленный. Пупочная область заполнена зернистым раковинным материалом, который у взрослых раковин переходит на швы. На швах наблюдаются дополнительные отверстия, или латеро-умбиликальные устья, открывающиеся в межкамерные лакуны (табл. XXII, фиг. 2в, 3в; табл. XXIII, фиг. 1в), которые связаны дополнительными устьями и с полостью камеры (табл. XXII, фиг. 4). Камеры узкие, в последнем обороте 8–10. Общее число камер 15–19, оборотов 1,5–2,4. Устье закрыто зернистым раковинным материалом, форамен базальный в виде ряда округлых отверстий (5–7) (табл. XXII,

Таблица 2

Основные параметры *Haynesina orbicularis* (Brady) [по: Фораминиферы..., 1979]

Раковины	Диаметр	Толщина	Д/Т	Число камер в последнем обороте
Плейстоценовые				
Туруханские	0,24–0,48	0,18–0,28	1,4–1,9	7–10
Салемальские	0,28–0,49	0,16–0,30	1,6–1,8	7–8
Падимейские	0,16–0,46	0,15–0,30	1,1–1,8	7–9
Казанцевские	0,30–0,57	0,24–0,36	1,3–1,9	8–10
Каргинские	0,25–0,63	0,22–0,37	1,1–2,2	7–10
Современные				
Из Берингова моря	0,27–0,90	0,15–0,40	1,8–2,2	8–10
из Охотского моря	0,24–0,67	0,13–0,33	1,6–2,4	8–10

фиг. 36). Начальная камера у микросферических особей 38–57 мкм, у мегасферических — 66–76 мкм.

Гипотип №	Диаметр	Толщина
608/7	0,43	0,28
608/8	0,37	0,29
622/50	0,42	0,26
622/51	0,42	0,25

Основные признаки вида устойчивы (табл. 2). Варьируют в какой-то мере размеры раковин, наблюдается некоторая тенденция к укрупнению раковин от более древних (миндель-рисских: туруханский комплекс) к современным представителям, при этом число камер в последнем обороте остается постоянным.

Во внешних морфологических признаках диморфизм не проявляется. Распространение. Современные, верхняя сублитораль северных и дальневосточных морей. Плейстоценовые отложения Арктики и Субарктики.

ЛИТЕРАТУРА

- Гудина В.И. Фораминиферы и стратиграфия четвертичных отложений северо-запада Сибири. М.: Наука, 1966. 132 с.
- Гудина В.И. Морской плейстоцен Сибирских равнин: Фораминиферы Енисейского севера. М.: Наука, 1969. 80 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 63).
- Гудина В.И. Фораминиферы, стратиграфия и палеооогеография морского плейстоцена севера СССР. Новосибирск: Наука, 1976. 125 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 314).
- Гудина В.И., Евзеров В.Я. Стратиграфия и фораминиферы верхнего плейстоцена Кольского полуострова. Новосибирск: Наука, 1973. 146 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 175).
- Гудина В.И., Левчук Л.К. О валидности вида *Protelphidium lenticulare* Gudina (Foraminifera) из плейстоцена Арктики и Субарктики. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1977, вып. 20, с. 181–185.
- Волошинова Н.А. О систематике нонионид. — В кн.: Микрофауна СССР. Л.: Гостоптехиздат, 1958, сб. 9, с. 117–224. (Тр. ВНИГРИ; вып. 115).
- Волошинова Н.А., Кузнецова В.Н., Леоненко Л.С. Фораминиферы неогеновых отложений Сахалина. Л.: Недра, 1970. 301 с. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 284).
- Саидова Х.М. Экология фораминифер и палеография дальневосточных морей СССР и северо-западной части Тихого океана. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 226 с.
- Фораминиферы дальневосточных морей СССР. Новосибирск: Наука, 1979. 400 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 387).
- Banner F.T., Culver S.J. Quaternary Haynesina n. gen. and Paleogene *Protelphidium* Haynes; their morphology, affinities and distribution. — J. Foramin. Res., 1978, vol. 8, N 3, p. 177–208.
- Bowen R. Quaternary Foraminifera from St. Johns Fjord, West Spitzbergen. — Annu. Mag. Nat. Hist. Ser. 12, 1954, vol. 7, N 82, p. 737–752.
- Brady H.B. Über einige arctische Tiefsee. — Foraminiferen gesammelt während der österreichisch-ungarischen Nordpol-Expedition in den Jahren 1872–1874. — K. Akad. Wiss. Wien. Denkschr., 1881, Bd. 43, S. 9–110.
- Cushman J.A. The Foraminifera of the Atlantic Ocean. Pt 7. Nonionidae, Camerinidae, Peneroplidae and Alveolinellidae. — Bull. Smithsonian Inst. US Nat. Mus., 1930, vol. 104. 76 p.
- Cushman J.A. A monograph of the foraminiferal family Nonionidae. — US Geol. Surv. Prof. Pap., 1939, N 191. 100 p.
- Haynes J.J. Certain smaller British Paleocene Foraminifera. — Contr. Cushman Found. Foramin. Res., 1956, vol. 7, pt 3, p. 61–79.

- Loeblich A.R., Tappan H. Studies of Arctic Foraminifera. — Smithsonian Inst. Misc. Coll., 1953, vol. 121, N 7. 150 p.
- Murray J.W. Two species of British Recent Foraminifera. — Contr. Cushman Found. Foramin. Res., 1965, vol. 16, pt 4, p. 148–150.
- Murray J.W. An Atlas of British Recent Foraminifera. L.: Heinemann Educ. books, 1971. 244 p.
- Todd R., Low D. Near-shore Foraminifera off Martha's Vineyard Island, Massachusetts. — Contr. Cushman Found. Res., 1961, vol. 12, pt 1, p. 5–21.
- Voortuysen J.H.van. Foraminifera aus dem Eemian (Riss-Wurm-Interglacial) in der Bohrung Amersfoort 1 (Locus typicus). — Med. Geol. Sticht. N.F., 1957, N 11, S. 27–39.

УДК 563.719

А.М. Обут, Н.М. Заславская СЕМЕЙСТВА РЕТИОЛИТИД И ИХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ

В течение ряда лет авторы занимаются вопросами морфологии и систематики сетчатых граптолитов — ретиолитид, используя для этого материалы, полученные при растворении горных пород из кернов скважин, пробуренных на территории Русской и Сибирской платформ. Изученные коллекции хранятся под номером 500 и 676 в Институте геологии и геофизики СО АН СССР.

При детальном рассмотрении этого крупного таксона граптолитов был сделан вывод о возможности выделения его в отряд *Retiolitida*, в состав которого входят семейства: *Archiretiolitidae* Bulman, 1955; *Pseudoretiolitidae* Obut et Zaslavskaya, 1974; *Retiolitidae* Lapworth, 1873; *Plectograptididae* Bouček et Münch, 1952.

Таким образом, характеристику отряда *Retiolitida* и входящих в его состав семейств можно представить в следующем виде.

ОТРЯД RETIOLITIDA MIKHAYLOVA, 1970

Д и а г н о з. Двурядные сетчатые рабдосомы, возникшие в результате редукции сплошного склеропротеинового скелета диплограпид и образования уплотненных балочек решетчатого остова — клатрии (*clathria*) и расположенной на ней сетки — ретикула (*reticulum*). На вентральных краях рабдосомы может присутствовать бахромка — лациния (*lacinia*). Теки, так же как и у диплограпид, расположены последовательно. Сикюла может быть представлена полностью склеротизированными просикулой и метасикулой, просикулой и частично склеротизированной метасикулой или только просикулой, имеющей приспособление, так называемую анкору (*ансога*). Анкора образуется в результате разрастания веретена (*fusus*), которое представляет собой аналог также вентрально расположенной виргеллы и метасикулы, характерной для сикул у представителей других отрядов класса граптолоидей [Обут, 1964, 313; Обут, Заславская, 1974, рис. 10,11; 1979; Обут, Заславская, 1976, рис. 10,11]. Примером могут служить дитограпты, петалограпты [Обут и др., 1968, с. 69, 73] и некоторые другие представители диплограпид. На основе утолщения одного из тяжей просикулы может возникать центрально или латерально расположенная виргула.

Состав отряда. Четыре семейства: Archiretiolitidae Bulman, 1955; Pseudoretiolitidae Obut et Zaslavskaya, 1974; Retiolitidae Lapworth, 1873; Plectograptidae Bouček et Münch, 1952.

С р а в н е н и е. От отряда Diplograptida Lapworth, 1873 отличается редукцией сплошного склеропротеинового скелета рабдосом и образованием клатрии и ретикула.

Распространение. Средний ордовик — верхний силур.

СЕМЕЙСТВО ARCHIRETIOLITIDAE BULMAN, 1955

Типовой род — Archiretiolites Eisenack, 1955; верхний ордовик, Прибалтика, СССР.

Д и а г н о з. Сикюла полностью склеротизирована. Две первые проксимальные теки могут быть склеротизированы, и их развитие идет по диплограптовому типу.

Состав семейства. Archiretiolites Eisenack, 1935; Orthoretiolites Whittington, 1955; Phormograptus Whittington, 1955; Pipiograptus Whittington, 1955; возможно, Plegmatograptus Elles et Wood, 1908, emend. Strachan, 1976 (см.: [Strachan, 1976, 211, фиг. 1,2], на которых изображена форма Plegmatograptus cf. nebula со склеротизированными просикулой, метасикулой и начальной частью первой теки). Может быть, к этому семейству относится также Reteograptus, хотя у последнего склеротизированных элементов сикюлы пока не обнаружено, и, возможно, Arachniograptus Ross et Berry, 1963, при том что к этому роду его авторы отнесли Plegmatograptus cf. caudatus T.S. Hall (см.: [Ruedemann, 1947, табл. 83, фиг. 16–20]) и Retiograptus deckeri Ruedemann [Ibid., табл. 80, фиг. 36–39]. Судя по замечанию А. Пржибыла [Přibyl, 1949, с. 38, 39, фиг. 1,2 в тексте], этот вид имеет большое сходство с установленным им видом "Plegmatograptus (?) chuchlensis Přibyl.

С р а в н е н и е. Отличается от других семейств отряда Retiolitida полностью склеротизированной метасикулой и отсутствием стадий анкоры и короны, а также развитием по диплограптовому типу.

Распространение. Средний, верхний ордовик.

СЕМЕЙСТВО PSEUDORETIOLITIDAE OBUT ET ZASLAVSKAYA, 1974

Типовой род — Pseudoretiolites Bouček et Münch, 1934; нижний силур, лландовери, Чехословакия.

Д и а г н о з. Сикюла склеротизирована не полностью. Просикула склеротизирована, метасикула частично редуцирована. На вентральной стороне ее устьевой части образуется анкоры и корона, на основе которых развиваются клатрия и ретикул. Из элементов клатрии хорошо развиты только балочки, ограничивающие вентральные и дорзальные края тек [Обут и др., 1968, с. 74, табл. XII, фиг. 6–9; Обут, Заславская, 1974, табл. XIII, фиг. 8–10; Obut, Zaslavskaya, 1976, табл. II, фиг. 8, 9].

Состав семейства. Pseudoretiolites Bouček et Münch, 1934.

С р а в н е н и е. Это семейство отличается от семейства Archiretiolitidae Bulman частичной редукцией метасикулы, развитием клатрии и ретикула на основе образования анкоры и короны. От семейства Retiolitidae Lapworth оно отличается присутствием не полностью развитой метасикулы,

которая у последних отсутствует совсем, и своеобразным развитием клатрии. Таким образом, Pseudoretiolitidae является филогенетически промежуточным семейством между Retiolitidae и семейством Archiretiolitidae.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний ордовик — нижний силур (лландовери).

СЕМЕЙСТВО RETIOLITIDAE LAPWORTH, 1873

Типовой род — Retiolites Barrande, 1850; нижний силур, верхний лландовери — нижний венлок, Чехословакия.

Д и а г н о з. Склеротизирована только просикула. Развита клатрия и ретикул. Может присутствовать латиния. От устьевой кольца просикулы на ее вентральной стороне развивается веретено (fusum), на основе которого возникают анкоры и корона. Один из тяжей, расположенный также на вентральной стороне просикулы, утолщается и в дальнейшем образует виргулу, расположенную центрально или латерально; в последнем случае на другой боковой стороне клатрии имеется зигзагообразная антивиргула.

Состав семейства. Два подсемейства: Retiolitinae Lapworth, 1873 и Pseudoplegmatograptinae subfam. nov.

С р а в н е н и е. Retiolitidae отличаются от Pseudoretiolitidae отсутствием склеротизированной метасикулы и равномерным развитием элементов клатрии.

Геологический возраст. Нижний силур, верхний лландовери — нижний венлок.

ПОДСЕМЕЙСТВО RETIOLITINAE LAPWORTH, 1873

Типовой род — Retiolites Barrande, 1850; нижний силур, Чехословакия.

Д и а г н о з. Просикула склеротизирована. Имеются анкоры и корона. Клатрия хорошо выражена. Ячей ретикула имеют правильную многоугольную форму. Виргула расположена вдоль одной из боковых сторон рабдосомы. Вдоль другой ее стороны находятся утолщенные элементы клатрии, образующие зигзагообразную антивиргулу [Обут, 1964].

Состав подсемейства. Retiolites Barrande, 1850; Sinostomatograptus Huo Shin-Cheng, 1957; Stomatograptus Tullberg, 1883.

С р а в н е н и е. Подсемейство Retiolitinae отличается от описанного ниже подсемейства Pseudoplegmatograptinae subfam. n. хорошо выраженной клатрией, правильно многоугольными ячейками ретикула, латеральным расположением виргулы и наличием зигзагообразной антивиргулы.

Геологический возраст. Нижний силур, верхний лландовери — нижний венлок.

ПОДСЕМЕЙСТВО PSEUDOPLEGMATOGRAPTINAE, SUBFAM. NOV.

Типовой род — Pseudoplegmatograptus Přibyl, 1948; нижний силур, верхний лландовери, Англия.

Д и а г н о з. Просикула склеротизирована, имеются анкоры и корона. Клатрия слабо выражена. Ячей ретикула неправильные, сильно изменяющиеся по размерам. На вентральных сторонах рабдосом хорошо развита латиния. Виргула расположена центрально.

Состав подсемейства. Pseudoplegmatograptus Přibyl, 1948.

С р а в н е н и е. Это подсемейство отличается от подсемейства Retiolitinae Lapworth, 1873 слабо выраженной клатрией, неправильными сильно изменяющимися по размерам ячейками ретикула, наличием латинии и центрально расположенной виргулой.

З а м е ч а н и я. Род *Pseudoplegmatograptus* отнесен к этому семейству (см.: [Bulman, 1970, с. V 129]), тем более что Р. Скоглундом обнаружена начальная часть рабдосомы *Pseudoplegmatograptus obesus* (Elles et Wood) со склеротизированной просикулой [Skoglund, 1973, с. 145, фиг. 7]. Следует обратить внимание также на то, что эта начальная часть рабдосомы *P. obesus*, изображенная Скоглундом, имеет очень большое сходство с развитой короной *R. geinitzianus* (см.: [Obut, Zaslavskaya, 1976, табл. II, фиг. 6]). Это дает возможность предполагать филогенетическую близость родов *Pseudoplegmatograptus* Přibyl и *Retiolites* Barrande.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Нижний силур, верхний лландовери.

СЕМЕЙСТВО PLECTOGRAPTIDAE BOUČEK ET MÜNCH, 1952

Т и п о в о й р о д — *Plectograptus* Törnquist, 1887; верхний силур, нижний лудлов, Швеция.

Д и а г н о з. Просикула имеет тонкую перидерму, которая редко сохраняется. В таких случаях о присутствии просикулы свидетельствует ее устьевое кольцо (табл. XXIV, фиг. 3, 3а), от вентральной части которого развивается веретено, образующее анкору и корону. От одного утолщенного тяжа просикулы может образоваться центрально расположенная виргула. При этом может утолщаться и другой ее тяж, который составляет первую балочку клатрии (см.: [Обут, Заславская, 1979, с. 31, табл. III, фиг. 10–12]). Развитие ретикула наблюдается не у всех представителей семейства. Это один из родовых диагностических признаков, так же как и образование зигзагообразной срединной мембраны (membrana). У некоторых их представителей ретикул образует трубчатый дистальный отросток.

С о с т а в с е м е й с т в а. Два подсемейства: *Plectograptinae* Bouček et Münch, 1952 и *Gothograptinae* subfam. nov.

С р а в н е н и е. От семейства Retiolitidae, *Plectograptidae* отличается просикулой, имеющей очень тонкую, редко сохраняющуюся перидерму. Виргула у представителей этого семейства расположена только центрально или отсутствует совсем и заменяется длинным веретеном анкоры. Вместо зигзагообразной антивиргулы на каждой из боковых сторон клатрии имеются балочки, образующие зигзагообразную мембрану посередине рабдосомы. Латиния никогда не присутствует.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Силур, венлок — нижний лудлов.

ПОДСЕМЕЙСТВО PLECTOGRAPTINAE BOUČEK ET MÜNCH, 1952

Т и п о в о й р о д — *Plectograptus* Törnquist, 1887; силур, нижний лудлов, Швеция.

Д и а г н о з. Просикула имеет тонкую перидерму, которая сохраняется редко. Обычно присутствует устьевое кольцо просикулы, от вентральной части которого развивается веретено, образующее анкору и корону. От утолщенного тяжа просикулы может образоваться центрально расположенная виргула, при отсутствии которой в проксимальной части

рабдосом ее заменяет сильно удлиненное веретено анкоры [Obut, Zaslavskaya, 1976, табл. III, фиг. 2, 3, 6]. Клатрия может иметь зигзагообразную мембрану (см. диагноз семейства). Развитие ретикула наблюдается не у всех представителей подсемейства. Это, так же как и присутствие мембраны, служит одним из родовых признаков.

С о с т а в п о д с е м е й с т в а. *Plectograptus* Moberg et Törnquist, 1909; *Agastograptus* Obut et Zaslavskaya, gen. nov.; *Balticograptus* Bouček et Münch, 1952; *Holoretiolites* Eisenack, 1951; *Paraplectograptus* Přibyl, 1948; *Pseudoplectograptus* Obut et Zaslavskaya, gen. nov.; *Sokolovograptus* Obut et Zaslavskaya, 1974; *Spinograptus* Bouček et Münch, 1952.

С р а в н е н и е. Дано в описании подсемейства *Gothograptinae* Obut et Zaslavskaya, subfam. nov.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Силур, венлок — нижний лудлов, зоны passa — nilssoni.

Р о д Agastograptus, gen. nov.

Т и п о в о й в и д — *Agastograptus robustus*¹ sp. nov.; силур, нижний лудлов, зона nilssoni, Калининградская область, СССР.

Д и а г н о з. Клатрия хорошо выражена, может иметь ретикул и зигзагообразную мембрану в середине рабдосомы. Устья тек имеют парные спиноретикулы — сетчатые окончания, образованные ретикулярными волокнами и балочками, направленными в сторону от устьев тек. Виргула проходит в середине рабдосомы.

О п и с а н и е. Рабдосомы имеют хорошо выраженную клатрию и в разной степени развитый ретикул, который, как, например, у типового вида, может отсутствовать совсем. Элементом клатрии может являться зигзагообразная мембрана в середине рабдосомы, образованная правильными прямоугольными ячейками. Вентральные устьевые балки тек имеют парные спиноретикулы (spinoreticulum) — сетчатые окончания, образованные ретикулярными волокнами и балочками, направленными в сторону от устьев тек.

В проксимальной части рабдосом в стадии развития короны от устьевых колец просикулы отходит веретено анкоры, а от одного из утолщенных тяжей развивается виргула, идущая в середине рабдосомы.

С о с т а в р о д а. *Agastograptus robustus* Obut et Zaslavskaya sp. nov.; *A. balticus* (Eisenack, 1951); *A. clathrospinosus* (Eisenack, 1951); *A. münchi* (Eishack, 1951); *A. nevadensis* (Berry et Murphy, 1975).

С р а в н е н и е. Описанный род имеет сходство по характеру развития анкоры, короны и клатрии с родами *Balticograptus* Bouček et Münch и *Sokolovograptus* Obut et Zaslavskaya. Однако резко отличается хорошо развитыми виргулой и спиноретикулярным аппаратом. От родов *Paraplectograptus* Bouček et Münch и *Plectograptus* Moberg et Törnquist он отличается наличием спиноретикула и, кроме того, от параплектограпта центральным расположением виргулы. От рода *Spinograptus* отличается хорошо развитой клатрией, меньшим развитием ретикула и спиноретикулярным аппаратом, который у последнего заменяется шипообразными отростками.

Р а с п р о с т р а н е н и е: Силур, верхний венлок — нижний лудлов, Калининградская область, СССР.

¹ *Agastoa* (греч.) — достойный удивления; *robustus* (лат.) — крепкий.

Г о л о т и п — экз. 251/42-4, табл. 1, фиг. 1, РСФСР, Калининградская область, скважина Южно-Калининградская Р-1, глубина 2098,0-2105,5 м, силур, нижний лудлов, зона nilssoni.

Д и а г н о з. Рабдосомы длиной до 9 мм, шириной до 1 мм, толщиной 0,5 мм у объемных экземпляров и до 2 мм у сдавленных в одной плоскости экземпляров. Зигзагообразная мембрана состоит из квадратных ячеек. Виргула проходит в середине через всю рабдосому. В 5 мм помещается 6,5-7 тек. Устья тек разделены пополам поперечной парietальной балочкой. Спиноретикулы не разветвляются и имеют 6-7 ретикулярных волокон.

М а т е р и а л. 2 рабдосомы, 4 короны и 5 анкор в одном местонахождении.

О п и с а н и е. Крупные призматические рабдосомы имеют длину до 9 мм, ширину до 1 мм и толщину 0,5 мм у объемных экземпляров и до 2 мм у сдавленных в одной плоскости экземпляров. Хорошо выраженная зигзагообразная мембрана состоит из квадратных ячеек, одинаковые стороны которых равны 0,65-0,70 мм. Очень тонкая, гибкая виргула, не прикрепленная к балочкам клатрии (см. табл. XXIV, фиг. 1, 1а), проходит в середине через всю рабдосому. В 5 мм помещается 6,5-7 тек, длина которых равна 0,9 мм. Устья тек разделены пополам тонкой, гибкой, поперечной парietальной балочкой (см. табл. XXIV, фиг. 1а). Спиноретикулы длиной 0,7-0,75 мм не разветвляются и имеют 6-7 ретикулярных волокон. В обр. № 251/42-2/2 сохранилась корона с анкорой, кольцом просикулы и началом виргулы (табл. XXIV, фиг. 3). Длина веретена анкеры от кольца просикулы 0,75 мм.

С р а в н е н и е. Описанный новый вид имеет сходство с *Agastograptus münchi* (Eisenack) и *A. balticus* (Eisenack). От первого он отличается более крупной и массивной рабдосомой, квадратными ячейками мембраны (у *A. münchi* они удлиненные), не разветвляющимися спиноретикулами. От *A. balticus* он отличается значительно большей рабдосомой (длиной 9 мм против 6,6 мм и шириной 1 мм против 0,63 мм), более длинными спиноретикулами, имеющими 6-7 ретикулярных волокон (против двух-трех у *A. balticus*). Кроме того, у *A. balticus* слабо выражена мембрана и имеются элементы ретикула.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Силур, нижний лудлов, зона nilssoni. Скважина Южно-Калининградская, Р-1, глубина 2094,0-2105,5 м, глинистые мергели, обр. 251/42.

Agastograptus clathrospinosus (Eisenack, 1951)

Табл. XXV, фиг. 1-3

1951. *Retiolites clathrospinosus*; Eisenack, с. 139, табл. XXIII, фиг. 1, 2.

1975. ? *Spinograptus spinosus*; Berry and Murphy, с. 102, табл. 15, фиг. 8.

1978. *Spinograptus* cf. *spinosus*; Lenz, с. 636, табл. 7, фиг. 3-5.

Г о л о т и п — *Retiolites clathrospinosus* Eisenack, 1951, табл. XXIII, фиг. 1; силур, верхний венлок, Калининградская область, СССР.

Д и а г н о з. Рабдосомы длиной до 7 мм и наибольшей шириной до

1,6 мм у сдавленных в одной плоскости экземпляров. Клатрия имеет хорошо развитый ретикул с мелкими ячейками, в особенности в проксимальной части рабдосомы. В дистальной части имеется свободная часть центрально расположенной виргулы (*nemasaulis*). В 5 мм насчитывается 7 тек, имеющих длинные (до 1,35 мм) спиноретикулы, расположенные вдоль поверхности одной шипообразной балочки, направленной в сторону от устьевых краев теки. Спиноретикулы могут иметь до 30 ретикулярных волокон [Eisenack, 1951, табл. XXIII, фиг. 2в].

М а т е р и а л. Фрагменты трех взрослых рабдосом из двух местонахождений.

О п и с а н и е. Сдавленные фрагменты рабдосом; один из них (табл. II, фиг. 1) имеет длину 4,9 мм, а другой, представляющий собой как раз недостающую дистальную часть рабдосомы, имеет длину 1,8 мм (табл. XXV, фиг. 2). Таким образом, суммарная длина рабдосом в описанном материале может составлять 6,7 мм. Наибольшая ширина рабдосом (обр. 253/62-8/2) равна 1,6 мм. Клатрия имеет, особенно в нижней части, плотный ретикул с мелкими неправильными ячейками, имеющими в среднем 0,2 мм в поперечнике. Зигзагообразной мембраны не наблюдается. В дистальной части рабдосомы имеется свободная часть центрально расположенной виргулы (*nemasaulis*) длиной в 2,3 мм (табл. XXV, фиг. 2). В 5 мм насчитывается 7 тек. Спиноретикулы достигают 1,35 мм длины (табл. XXV, фиг. 1а). Они расположены вдоль поверхности одной шипообразной балочки, направленной в сторону и несколько кверху от устьевых краев теки. У описанных форм спиноретикулы могут иметь до 19 ретикулярных волокон.

С р а в н е н и е. Описанные формы *Agastograptus clathrospinosus* Eisenack, 1951 имеют большое сходство с экземплярами, изображенными автором этого вида, и отличаются только тем, что у последних спиноретикулы несколько длиннее и имеют до 30 ретикулярных волокон. От *Agastograptus robustus* sp. nov. этот вид отличается отсутствием зигзагообразной мембраны, наличием хорошо развитого ретикула и своеобразными спиноретикулами, у которых ретикулярные волокна располагаются на поверхности одной длинной шипообразной устьевой балочки.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Силур, верхний венлок, зона passa, скв. Южно-Калининградская, Р-1, 2115, 5-2132 м, глинистые мергели, обр. 253/62, 63.

Agastograptus münchi (Eisenack, 1951)

Табл. XXV, фиг. 4; табл. XXVI, фиг. 1-4

Retiolites münchi; Eisenack, 1951, 138, табл. XXII, фиг. 9-12; табл. XXIII, фиг. 3-5; табл. XXIV, фиг. 1.

Г о л о т и п — *Retiolites münchi* Eisenack, 1951, табл. XXII, фиг. 9; силур, верхний венлок, Калининградская область, СССР.

Д и а г н о з. Рабдосомы длиной до 9 мм шириной до 1 мм у объемных, 1,8 мм у сдавленных на одной плоскости экземпляров. Толщина объемных экземпляров 0,4 мм. Зигзагообразная мембрана состоит из правильных, удлиненных прямоугольников. Виргула проходит в середине рабдосомы и оканчивается свободной дистальной частью (*nemasaulis*). В 5 мм помещается 6 тек. Спиноретикулы разветвляются, причем в каждом разветвлении имеется до 8 ретикулярных волокон.

Материал. 6 рабдосом и одна развитая корона из четырех местонахождений.

Описание. Самый длинный экземпляр № 253/80-3 равен 8,7 мм, однако у него не сохранилась крайняя дистальная часть, поэтому длина рабдосомы может достигать 9 мм и, вероятно, может быть несколько большей. Ширина рабдосом у объемных экземпляров 1 мм при их толщине 0,4 мм. Таким образом, у сдавленных на одной плоскости экземпляров ширина рабдосомы становится равной 1,8 мм. Зигзагообразная мембрана состоит из правильных прямоугольников, стороны которых равны 0,75 и 0,40 мм. Виргула проходит в середине через всю рабдосому и оканчивается свободной, изогнутой дистальной частью — немакаулом, имеющим длину до 3 мм. На его конце сохранилось утолщение, свидетельствующее о прикреплении к какому-то холопланктону. Надо полагать, что *Agastograptus münchi*, так же как и *A. clathrospinosus*, были эпипланктонными формами. В 5 мм помещается 6 тек, устья которых лишены париетальных балочек (см. описание *Agastograptus robustus*). Спиноретикулы разветвляются. Длина каждого разветвления 0,3–0,35 мм, и в нем помещается до восьми ретикулярных волокон. В крайне проксимальных частях рабдосомы сдавленные формы имеют ширину 1,1 мм. При этом спиноретикулы начинают разветвляться с th_2^3 .

Сравнение. Описанный вид имеет сходство с *Agastograptus baliticus* Eisenack и *A. clathrospinosus* Eisenack, однако хорошо отличается от обоих разветвляющимися спиноретикулами и, кроме того, от второго — отсутствием ретикула и тем, что ретикулярные волокна спиноретикул помещаются между двух балочек, направленных в сторону от устьевого края тек, в то время как у *A. clathrospinosus* они находятся на поверхности одной шипообразной балочки.

Распространение. Силур, верхний венлок, зона passa, скважина Южно-Калининградская, I-P, глубина 2115,5–2132,1 м. Глинистые мергели, обр. 253/32, 253/80, 253/84, 253/116.

Род *Pseudoplectograptus* gen. nov.

Типовой вид. — *Plectograptus praemacilentus* Bouček et Münch, 1952; силур, верхний венлок, зона testis, Чехословакия.

Диагноз. Рабдосомы имеют клатрию с хорошо развитым ретикулом. Виргула проходит в середине через всю рабдосому. Теки расположены под значительным углом к виргуле. Зигзагообразная мембрана и спиноретикулы отсутствуют.

Состав рода. *Pseudoplectograptus praemacilentus* Bouček et Münch, 1952, *P. lejskoviensis* Pfibyl, 1948.

Сравнение. Новый род *Pseudoplectograptus* отличается от родов *Plectograptus* Moberg et Törnquist, 1909, *Paraplectograptus* Bouček et Münch, 1948 и *Sokolovograptus* Obut et Zaslavskaya, 1974 хорошо развитым ретикулом; от рода *Plectograptus* также отсутствием зигзагообразной мембраны; от *Paraplectograptus* и *Sokolovograptus* наличием виргулы, проходящей по середине рабдосомы; от *Agastograptus* Obut et Zaslavskaya gen. nov. и *Spinograptus* Bouček et Münch, 1952 отсутствием спиноретикул и шипообразных отростков.

Распространение. Силур, верхний венлок.

Род *Spinograptus* Bouček et Münch, 1952

Типовой вид — *Retiolites* (*Gothograptus*) *spinosus* Wood, 1900; силур, нижний лудлов Англии.

Spinograptus spinosus (Wood, 1900)

Табл. XXVII, фиг. 1–6

Retiolites (*Gothograptus*) *spinosus*: Wood, 1900, с. 485, табл. XXV, фиг. 2A, B, фиг. 126a, в тексте.

Retiolites (*Gothograptus*) *spinosus*: Elles et Wood, 1908, с. 345, рис. 226a–c, non d, табл. XXXIV, фиг. 16a–c.

Retiolites spinosus: Moberg et Törnquist, 1909, с. 18, табл. I, фиг. 13.

Retiolites spinosus: Hundt, 1924, с. 80, табл. XI, фиг. 32; табл. XII, фиг. 1, 2.

Spinograptus spinosus: Bouček, Münch, 1952, с. 35, рис. 10a–d, (non e, f), табл. I, фиг. 6, 7.

Spinograptus spinosus: Münch, 1952, с. 82, табл. 16, в, фиг. 2a, в.

Spinograptus spinosus: Bulman, 1955, с. V 90, фиг. 66, 11.

Spinograptus spinosus: Спасов, 1958, с. 31, табл. III, фиг. 7.

Spinograptus spinosus: Bulman, 1970, с. V 131, фиг. 95, 11.

Spinograptus spinosus: Strachan, 1971, с. 48.

Spinograptus spinosus: Mihajlovic, 1974, с. 175, табл. II, фиг. 13a, в.

Non *Spinograptus spinosus*: Berry and Murphy, 1975, табл. 15, фиг. 8 (? *Afastograptus clathrospinosus*, см. синонимизацию на с. 10).

Лектотип. — *Retiolites* (*Gothograptus*) *spinosus* Wood, 1900, табл. 25, фиг. 29A; Elles et Wood, 1908, табл. XXXIV, фиг. 16a; силур, нижний лудлов, Англия.

Диагноз. Рабдосомы длиной до 18–20 мм и шириной до 2 мм имеют клатрию с хорошо развитым ретикулом. Виргула проходит в середине рабдосомы. Зигзагообразная мембрана отсутствует. Устья тек имеют парные длинные шипообразные отростки, направленные в сторону. В 5 мм насчитывается 5–6 тек.

Материал. Более 50 экз. рабдосом и 40 экз. анкор и корон из четырех местонахождений.

Описание. Рабдосомы длиной до 7,5 мм и шириной у сдавленных в одной плоскости экземпляров до 1,9 мм в дистальной части и до 0,9 мм в крайней проксимальной части (экз. 251/30-2, табл. XXVII, фиг. 1). Клатрия имеет хорошо развитый ретикул с неправильными многоугольными ячейками 0,15–0,2 мм в поперечнике. Зигзагообразная мембрана отсутствует. Прямая, жесткая виргула проходит в середине рабдосомы. Устья тек имеют парные, длиной до 1,3 мм шипообразные отростки, направленные в сторону и изогнутые несколько кверху, а у концов книзу. Оказалось, что их нарастание происходит за счет образования ретикулярных волокон на концах с последующим заполнением возникших между ними ячеек склеропротеином. Шипообразные отростки возникают на стадии образования короны. У первой теки он равен всего 0,07 мм, у второй — до 0,2 мм, у третьей — 0,3 мм и т.д. В 5 мм насчитывается в проксимальной части 5 и в дистальной части 6 тек.

Сравнение. Описанные формы ничем не отличаются от английских и чехословацких форм. В описании типичных форм *Spinograptus spinosus* Elles et Wood, помимо отвечающих этому виду, на рис. 226a–c имеется другая форма на рисунке 226, d, где ясно видно, что у нее отсутствует ретикул и что она образована клатрией, которая имеет зигзагообразную

мембрану в середине рабдосомы. Ячей мембраны квадратные. На устьевых ограничениях тек имеются поперечные паристальные балочки. Сказанное выражено и в самом описании Г.Л. Эллис и Е.М.Р. Вууд. Таким образом, можно с уверенностью сказать, что эта форма не может относиться к роду *Spinograptus*. Очень вероятно, что она представляет собой фрагмент рабдосомы *Plectograptus macilentus*.

З а м е ч а н и е. Описание представителей родов *Agastograptus* и *Spinograptus* показывает, что от верхневенлокского *Agastograptus ex gr. münchi* Eisenack произошел нижнелудловский типовой вид рода *Plectograptus P. macilentus* (Törnquist), у которого резко выражено развитие анкоры и короны, характерное для всего семейства *Plectograptidae*, вполне выражена зигзагообразная мембрана с квадратными ячейками и совершенно редуцирован спиноретикулярный аппарат. С другой стороны, от того же верхневенлокского вида произошел также нижнелудловский *Agastograptus robustus* sp. nov., у которого, как и у *P. macilentus*, хорошо выражена зигзагообразная мембрана с квадратными ячейками, но сохранились простые, неразветвленные спиноретикулы.

Нижнелудловский *Spinograptus spinosus* имеет ясно выраженное плектотрапидное развитие анкоры и короны и характерные шипообразные отростки, которые, однако, имеют совершенно определенное происхождение, как было показано выше. У экземпляров, изображенных в табл. XXVII, фиг. 6, видно, что по мере удлинения на их концах нарастают ретикулярные волокна, образующие ячеечки, такие же, как и спиноретикулы агастотраптов. В инфракрасном проходящем свете видно, что эти шипы возникли в результате заполнения пространства между ретикулярными волокнами спиноретикул склеропротеиновым веществом. Сказанное позволяет полагать, что *Spinograptus* также произошел от рода *Agastograptus*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Силур, нижний лудлов, зона *nilssonii*. Скви. Южно-Калининградская, Р-1, глубина 2094,0–2105,5 мм, глинистые мергели, обр. 251/29, 251/30, 251/94, 251/97.

ПОДСЕМЕЙСТВО GOTHOGRAPTINAE, SUBFAM. NOV.

Типовой род — *Gothograptus* Frech, 1897; силур, верхний венлок, Швеция.

Д и а г н о з. Клатрия имеет хорошо выраженный ретикул и трубчатый отросток в дистальной части рабдосомы. Виргула расположена центрально. Теки климакограптового типа имеют сквамилы [Обут, Заславская, 1979], которые могут оканчиваться шипообразными отростками [Eisenack, 1951, табл. XXV, фиг. 1, 2].

С о с т а в п о д с е м е й с т в а. *Gothograptus* Frech, 1897.

С р а в н е н и е. Развитие анкоры и короны у представителей подсемейства *Gothograptinae* такое же, как и у всех плектотрапид, однако образование клатрии отличается тем, что у них, помимо веретена анкоры, отходящего также от устьевого кольца просикулы, и виргулы — от утолщенного ее тяжа одновременно утолщается второй тяж, который образует первую поперечную балочку клатрии. Теки у *Gothograptinae*

климакограптового типа имеют у взрослых рабдосом характерные сплошные козырьки — сквамилы, расположенные над устьем предыдущей теки. Сквамилы могут иметь шипообразные окончания *Gothograptus pseudospinosus* [Eisenack, 1951].

ЛИТЕРАТУРА

- Михайлова Н.Ф. Новые позднеордовикские граптолиты Казахстана. — Палеонтол. журн., 1970а, № 3, с. 101–104.
- Михайлова Н.Ф. Граптолиты и биостратиграфия верхнеордовикских и нижнесилурийских отложений Казахстана: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. Караганда 1970б. 20 с.
- Обут А.М. Гемихордовые. — В кн.: Основы палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1964, т. 10, с. 279–356.
- Обут А.М., Заславская Н.М. Новые данные о начальных стадиях развития ретиолитид. — В кн.: Этюды по стратиграфии. М.: Наука, 1974, с. 154–162.
- Обут А.М., Заславская Н.М. Развитие рабдосом и экология *Gothograptus nassa* (Holm.). — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. Новосибирск: Наука, 1979, с. 30–33.
- Обут А.М., Соболевская Р.Ф., Меркурьева А.П. Граптолиты лландовери в кернях буровых скважин Норильского района. М.: Наука. 1968. 136 с.
- Спасов Хр. Ископаемая фауна Болгарии. 1. Палеозой. София: Болг. АН, 1958, с. 7–90.
- Berry W.B.N., Murphy M.A. Silurian and Devonian Graptolites of Central Nevada. Los Angeles: London: Univ. of Calif. Publ. in Geol. Sci., 1975, vol. 10, p. 1–109.
- Bouček B., Münch A. Retioliti stredoevropského svrchního wenlocku a ludlowu. Pr., 1952, 151 s. (Sb. ústředního ústavu geol.; sv. 19).
- Bulman O.M.B. Graptolithina. — In: Treatise on invertebrate palaeontology.: Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas, 1955. Pt V. 101 p.
- Bulman O.M.B. Graptolithina. — In: Treatise on invertebrate palaeontology. Second ed. 1970. Pt V. 163 p.
- Eisenack A. Retioliten aus dem Graptolithengestein. — Palaeontographica A, 1951, S. 130–163.
- Elles G.L., Wood E.M.R. Monograph of British Graptolites. L.: Palaeontol. Soc., 1901–1918. p. 273–358.
- Hundt R. Graptolithen des deutschen Silurs. Leipzig, 1924. 91 S.
- Lenz A. Llandoveryan and Wenlockian Cyrtograptus and some other Wenlockian Graptolites from northern and arctic Canada. — Géobios, Lyon, 1978, N 11, fasc. 5, p. 625–653.
- Mihajlović M. Silurski graptoliti istočne Srbije. — Bull. Mus. Hist. Natur. A, Belgrade, 1974, 1, 29, s. 247.
- Moberg J., Törnquist S. Retioloidea från Skånes Colonusskiffer. — Sver. Geol. Unders. Årsb. 2, 1908, N 5, p. 1–20.
- Münch A. Graptolithen aus dem anstehenden Gotlandium Deutschlands und der Tschechoslowakei. — Geologica, Berlin, 1952. Bd. 7. 157 S.
- Obut A., Zaslavskaya N. New data on the early stages of Retiolitidae development. — В кн.: Граптолиты и стратиграфия. Таллин. 1976, с. 119–127.
- Příbyl A. Revision of the Diplograptidae and Glossograptidae of the Ordovician of Bohemia. — Bull. intern. Acad. tchèque des Sci., 1949, N 1, p. 1–51.
- Ruedemann R. Graptolites of North America. — Mem. geol. Soc. Amer., 1947, vol. 19. 652 p.
- Skoglund R. Graptoliter. — Fauna och flora, Stockholm, 1973, N 1, p. 142–146.
- Strachan I. Asynoptic supplement to "A monograph of British graptolites by Miss G.L. Elles and Miss E.M.R. Wood". L.: Palaeontogr. Soc., 1971, p. 1–130.
- Strachan I. Relationships within the Archiretiolitinae. — В кн.: Граптолиты и стратиграфия. Таллин. 1976, с. 210–213.
- Wood E.M.R. The Lower Ludlow Formation and its graptolite fauna. — Quart. J. Geol. Soc. London, 1900, vol. 56, p. 415–492.

Л.Н. Репина

К ВОПРОСУ О СИСТЕМАТИКЕ ТРИЛОБИТОВ ПОДОТРЯДА OLENELLINA

Уже самые ранние трилобиты, известные в настоящее время из кембрийских отложений, по сравнению с другими группами организмов, населявших обширные морские бассейны раннего кембрия, поражают высокой степенью организации. Они обладали зрением, хорошо развитыми нервной, сердечно-сосудистой и дыхательной системами, имели дифференцированный кишечный тракт, могли более или менее активно передвигаться.

Трилобиты не были узкоспециализированной группой. Они обладали высокой пластичностью и легко приспосабливались к существованию в весьма разнообразных физико-географических условиях. Имея только панцирь трилобита, можно с какой-то степенью условности проводить морфофункциональный анализ, а также восстанавливать особенности обстановки обитания. В свою очередь, обстановка оказывала существенное влияние на изменение строения трилобитов, изменение отдельных морфологических элементов, что создает трудности при решении вопросов систематики. Особенно это ощутимо у оленеллидных трилобитов, так как они являются древнейшей группой с еще не устоявшимися признаками.

Совершенно очевидно, что система оленеллидных трилобитов будет совершенной и приблизится к естественной, если мы в процессе систематики будем стараться использовать все возможные данные для объединения в одни таксоны родственных форм. В нашем распоряжении, к сожалению, имеются только косвенные данные для доказательства родства, в первую очередь их морфологическое сходство, а также анализ изменения признаков у форм, послойно собранных в непрерывных, бесспорных разрезах. Именно подобный надежный геохронологический контроль позволяет избежать объединения в один таксон морфологически близких, но не родственных форм, возникших в результате конвергентного развития, а также определенных экотипов, образовавшихся под влиянием сходных обстановок.

Но и в этом случае мы встаем перед проблемой выбора и оценки отдельных таксономических признаков, которые могут быть взяты при определении таксонов разного ранга. Очевидно, эти признаки не случайны.

Анализируя филогенетическое развитие оленеллидных трилобитов, удалось выявить две категории признаков [Репина, 1979]. Первая категория признаков связана, очевидно, с морфологической адаптацией. Эти признаки возникали в процессе приспособления трилобитов к определенным физико-географическим условиям обитания, могли возникать и быстро исчезать на разных возрастных уровнях и в разных филогенетических ветвях оленеллид. Под влиянием определенных фациальных обстановок формировались разные экотипы оленеллид [Репина, 1981]. Естественно, признаки, появившиеся при этом, хотя зачастую и очень четкие, не могут иметь высокого таксономического значения.

Как установлено, к этой категории признаков у оленеллид могут быть отнесены: разрастание лимба и внешних щек, увеличение щечных шипов

и плевроальных окончаний, изменение ширины панциря, а также его выпуклости и расчленения, разрастание одного из осевых колец торокса и наличие или отсутствие шипа на нем, количество сегментов, занятое в опистороксе, изменения в расчленении глабели и др.

Вторая категория признаков в процессе филогенетического развития всех крупных групп оленеллидных трилобитов является устойчивой, претерпевала серию постепенных непрерывных изменений, закреплялась в эволюции группы и, по-видимому, была связана с генетическими, наследственными изменениями.

Анализ изменения отдельных признаков у последовательно сменяющих друг друга во времени форм оленеллид в разных разрезах Сибири, и в первую очередь бассейна среднего течения р. Лены, позволяет сделать ряд выводов.

По р. Лене на участке от рч. Малыкан до рч. Синий вскрывается серия прекрасных разрезов, где оленеллидные трилобиты довольно многочисленны и встречаются в отложениях значительного отрезка времени (рис. 1).

В нижней трилобитовой зоне *Profallotaspis jakutensis* развит род *Profallotaspis* Rep. (рис. 1–3). Представители этого рода имеют далеко отстоящие от глабели, слабоизогнутые глазные крышки, внутренние щеки широкие, глазные валики массивные, трехплевроальные, охватывающие глабель спереди. Фронтальная лопасть глабели притупленная, слабообразованная. В вышележащей зоне *Fallotaspis* развиты представители зонального рода. В пределах зоны выделяются биостратиграфические слои с *F. explicata* (внизу) и *F. sibirica*. В нижних встречается только вид *F. explicata* Rep., который является переходным между родами *Profallotaspis* Rep. и *Fallotaspis* Hupé. Типичные представители рода *Fallotaspis* Hupé развиты в слоях с *F. sibirica*. В отличие от рода *Profallotaspis* Rep. они имеют более приближенные к глабели глазные крышки, задние концы которых ближе подходят к заднему краю цефалона; глазные валики уже; передний конец глабели ближе подходит к кайме.

В вышележащей зоне *Pagetiellus anabarus* выделяются биостратиграфические слои с *Archaeaspis* (внизу) и с *Nevadella*. У обоих руководящих родов оленеллид (*Archaeaspis* Rep. и *Nevadella* Raw) фронтальная лопасть глабели выдвинута вперед и глазные валики не охватывают ее спереди. У рода *Nevadella* глазные крышки (особенно их задние концы) еще более приближаются к глабели. Фронтальная лопасть, как правило, имеет округло-приостренную форму. В то же время развитие рода *Archaeaspis* Rep. шло по иному пути. Глазные крышки его остаются далеко отстоящими от глабели, внутренние щеки широкие; фронтальная лопасть глабели округлая.

В зоне *Judomia* развиты преимущественно представители зонального рода, и в верхней части появляется род *Sinskia* Suv. Оба рода характеризуются вплотную приближенными к глабели глазными крышками, и только у ранних видов рода *Judomia* Lerm. (*J. mattajensis* Laz., *J. tera* Laz.) имеются узкие внутренние щеки. Глазные крышки обычно сдвинуты назад и широкие (особенно у поздних видов); фронтальная лопасть глабели выдвинута вперед, обычно приостренная или округло-приостренная.

Для зоны *Bergeroniellus micmaciformis* — *Erbiella* характерны в основном роды *Sinskia* Suv. и *Judomiella* Laz. Последний характеризуется очень широкими, сдвинутыми назад и слитыми с глабелью глазными крышками, задние концы которых выдаются назад от затылочного кольца. В вышеле-

жащих отложениях оленеллидные трилобиты практически не встречаются.

В охарактеризованной смене оленеллид в конкретных разрезах четко наблюдается постепенное, последовательное изменение в строении ряда признаков (рис. 3). Глазные крышки в процессе отмеченного филогенетического развития все более приближаются к глабели, становятся длиннее, вместе с глазными валиками сдвигаются назад. Внутренние щеки суживаются и у поздних представителей (роды *Judomiella* Laz., *Sinskia* Suv.) исчезают. Глазные валики из длинных, широких, сложных (двух- и трехплевральных) становятся короткими, одноплевральными. Фронтальная лопасть глабели у ранних оленеллид охватывается спереди глазными валиками, короткая. В процессе филогенетического развития она все больше выдвигается вперед от глазных валиков и увеличивается в размерах. Все эти признаки связаны с антеннальным сегментом по Штормеру [Störmer, 1942] (рис. 3). П. Юпе [Hupé, 1952] называет их предротовыми сегментами, которые включают три самостоятельных сегмента (*A*, *pn*, *x*).

Подобное изменение этих признаков у оленеллид наблюдается и в других разрезах Сибири (реки Ботомы, Малый и Большой Аим, Сэлиндэ, Дъяанда, Хорбосуонка, Оленек, Фомич, нижнее течение р. Лены и др.), а также в других разрезах земного шара, где удастся наблюдать смену оленеллидных трилобитов во времени [Raw, 1936; Hupé, 1952; Fritz, 1972; Nelson, 1976; и др.].

Эти признаки являются устойчивыми, позволяют выявить родственные формы и могут быть положены в основу системы оленеллид, близкой к естественной. Используя эти признаки в пределах данной группы трилобитов, которая в настоящее время насчитывает 35 валидных рода, удастся выделить шесть семейств, имеющих четкие отличия (табл. 1, 2).

Безусловно, что при установлении родственности таксонов важными являются данные по онтогенезу. Еще Бичер [Beecher, 1897] подчеркивал значение исследований онтогенетического развития трилобитов для создания системы, близкой к естественной. Он обратил внимание на изменение положения глаз на цефалоне в процессе развития личинки. У большинства трилобитов на ранних стадиях протаспис глаза на спинной стороне отсутствуют. Впоследствии они появляются на переднем крае цефалона и в процессе развития перемещаются назад и к глабели, увлекая за собой передние и задние ветви лицевых швов. Это важно подчеркнуть, так как сделанное Бичером наблюдение действительно отражает основное направление в развитии двух самых ранних крупных таксонов трилобитов *Olenellina* и *Redlichiina*.

Вместе с тем Бичер не отметил особенности онтогенетического развития оленеллидных трилобитов, у которых глаза закладываются у личинок сразу на внешней стороне цефалона. Занимаясь вопросом онтогенетического развития трилобитов, Роу [Raw, 1925] отмечал наличие трех пар личиночных шипов на цефалоне личинки (прокранидальный — передний, парияльный — средний и метакранидальный — задний). В зависимости от того, какая пара личиночных шипов при дальнейшем развитии становится щечными шипами, трилобиты разбивались на крупные таксоны (отряды). По этому признаку оленеллиды резко отличались от остальных, так как щечные шипы только у этой группы трилобитов образовывались из прокранидальных личиночных шипов. На этом основании они были выделены Роу в отряд *Metaparia*.

Вместе с тем, изучая прекрасно сохранившиеся личинки видов *Olenellus gilberti* Meek и *O. clarki* (Ras.), Палмер [Palmer, 1957] убедительно пока-

Таблица 1

Основные таксономические признаки оленеллидных трилобитов

Семейство	Глазные крышки	Внутренние щеки ШВШ/ШГ,	Глазные валики	Фронтальная лопасть глабели		
				форма	ШГ ₁ /ШГ ₂	ДФЛ/ДГ
Fallofaspididae	Удалены от глабели, средней длины, слабоизогнутые	Широкие и средней ширины, 0,50–0,90	Широкие, длинные, двух- и трехплевральные, охватывают глабель	Не выдвинута от глазных валиков вперед, притупленная и округло-притупленная	0,50–0,80	0,22
Daguinaspididae	Значительно удалены от глабели, длинные, слабоизогнутые	Очень широкие, 0,90–1,53	Очень длинные, широкие, трехплевральные	Не выдвинута от глазных валиков вперед, притупленная	0,60–0,90	0,20–0,22
Archaeaspididae	Удалены от глабели, длинные, изогнутые	Широкие, 0,40–0,57	Средней ширины, двухплевральные	Умеренно выдвинута вперед, округлая	0,66–0,80	0,33–0,43
Nevadiidae	Приближены к глабели и сливаются с ней, длинные и средней длины	Узкие и отсутствуют, 0–0,40	Короткие, простые, редко двухплевральные	Выдвинута от глазных валиков вперед, приостренная и округло-приостренная	0,61–1,00	0,25–0,33
Holmiidae	Удалены от глабели, длинные, изогнутые	Широкие, 0,50–0,58	Средней длины, неширокие, преимущественно простые	Выдвинута от глазных валиков вперед, округлая	1,20–1,40	0,40–0,55
Olenellidae	Приближены к глабели, короткие, реже длинные	Узкие и отсутствуют, 0–0,30	Короткие, преимущественно простые	Выдвинута от глазных валиков вперед, округлая или округло-притупленная	1,25–1,60	0,50–0,55

Таблица 2 Основные таксономические признаки различных групп оленеллидных трилобитов

Не выдвинута от глазных валиков вперед и обычно охватывается ими	
Притупленная, реже округло-притупленная	
0,60–0,80	0,60–0,90

Глазные крышки		ШВЦ/ШГ ₂	Глазные валики	0,22	0,20–0,22
Значительно удалены от глабели	Длинные и средней длины, слабоизогнутые	0,90–1,53	Преимущественно двух- и трех-плевральные	Daguiaspididae	
		0,50–0,90		Fallotaspididae	
Удалены от глабели	Длинные, изогнутые	0,40–0,57			
		0,50–0,58	Преимущественно простые, одно-плевральные, редко двухплевральные		
Приближены к глабели или сливаются с ней	Длинные и средней длины, изогнутые	0,20–0,40			
	Средней длины, сливаются с глабелю, сдвинуты назад	0–0,20			
	Средней длины, сдвинуты вперед	0,10			
	Длинные, изогнутые	0,20–0,30			
	Короткие, изогнутые	0,20			
	Короткие и средней длины, срединные	0–0,20			
	Короткие, сливаются с глабелю, торчащие	0			
				Щечные типы образуются из прокранидальных личиночных шипов	

Фронтальная лопасть глабели				
Умеренно выдвинута от глазных валиков вперед		Выдвинута от глазных валиков вперед		
Округлая		Приостренная, реже округло-приостренная		Округлая или округло-притупленная
ШГ ₁ /ШГ ₂				
0,66–0,80	1,20–1,40	0,61–1,00	1,25–1,60	
ДФЛ/ДГ				
0,33–0,43	0,40–0,55	0,25–0,33	0,50–0,55	
Archaeaspididae				
	Holmiidae			
	Holmiinae	Callaviinae		
		Nevadiidae	Nevadiinae	
			Judomiinae	
			Neltneriinae	
			Olenellidae	Olenellinae
				Wanneriinae
				Fremontiinae
				Biceratopsinae
	Щечные шипы образуются или из париальных, или из прокранидальных, слившихся с париальными			Щечные шипы образуются из париальных личиночных шипов

зал, что щечные шипы у этих видов оленеллидных трилобитов образуются из парияльных личиночных шипов, а прокраидальные шипы с ростом личинки исчезают.

На основании этого Палмер не соглашался с выводом Рой. Однако позднее и Рой [Raw, 1957] признавал, что у представителей подсемейства *Olenellinae* щечные шипы развиваются из парияльных личиночных шипов. В то же время Рой считал, что у подсемейства *Holmininae* (роды *Holmia* Matth., *Callavia* Matth., *Kjerulfia* Kaer и др.) щечные шипы образуются из прокраидальных личиночных шипов, как он и предполагал ранее [Raw, 1925]. Наши материалы показывают, что личинки разных семейств оленеллидных трилобитов развиваются по-разному. Причем наблюдается, что развитие представителей более древних семейств: *Fallotaspididae*, *Daguinaspididae*, *Archaeaspididae* — идет по пути образования щечных шипов из прокраидальных личиночных шипов.

При этом отмечается, что глазные крышки, отстоящие у личинок далеко от глабели, в ходе онтогенетического развития приближаются к ней, а фронтальная лопасть глабели вначале охвачена глазными валиками и в процессе роста все больше выдвигается вперед. В онтогенезе более позднего семейства *Olenellidae* первые стадии как бы выпадают из онтогенеза и глазные крышки, согласно данным Палмера, не мигрируют к глабели, хотя фронтальная ее лопасть выдвигается вперед и увеличивается в размерах.

Не останавливаясь более подробно на онтогенетическом развитии оленеллид, отметим, что данные, полученные при этом и особенно по онтогенезу древних оленеллид, подтверждают сделанные выше выводы о филогенетическом развитии группы.

Возвращаясь к анализу табл. 1, 2, где сведены характерные признаки семейств, следует отметить, что для выделения даже таких высоких таксономических единиц, как семейство (подсемейство), недостаточно одного признака, а необходим комплекс признаков, который у оленеллидных трилобитов связан с антеннальным сегментом цефалона.

Не менее трудно определить признак, по которому возможно выделить роды у оленеллидных трилобитов. Набор признаков здесь будет еще большим. Это могут быть те же признаки, которые использовались при выделении семейств, а также другие, причем в каждом семействе они могут быть отличными. Как правило, при выделении родов оленеллид используются следующие признаки: 1) форма цефалона; 2) форма глабели и значительные отличия в характере ее расчленения; 3) ширина фронтального лимба и внешних щек; 4) ширина и выпуклость каймы цефалона; 5) форма, положение и выпуклость глазных крышек; 6) строение щечных шипов; 7) количество туловищных сегментов в протороксе и опистороксе. Ряд исследователей в качестве родовых признаков указывают и другие: наличие шипа или бугорка на затылочном кольце, длина туловищных сегментов, положение межщечного шипа на цефалоне и другие.

Еще больший набор признаков используется для выделения видов, и нет необходимости их перечислять. Это могут быть признаки семейства и рода, но степень их расхождения будет меньшей. Для каждого рода набор видовых признаков будет иным. Так, для рода *Holmia* Matth., по мнению Поулсена [Poulsen V., 1974], видовыми признаками являются: 1 — расстояние между межщечными шипами; 2 — положение щечного угла; 3 — рас-

стояние между задними концами глазных крышек; 4 — ширина каймы цефалона.

Совсем другой набор признаков можно определить при выделении видов рода *Profallotaspis* Rep.: 1 — характер выпуклости и расчленения глабели; 2 — строение задней каймы цефалона; 3 — строение глазных валиков; 4 — скульптура.

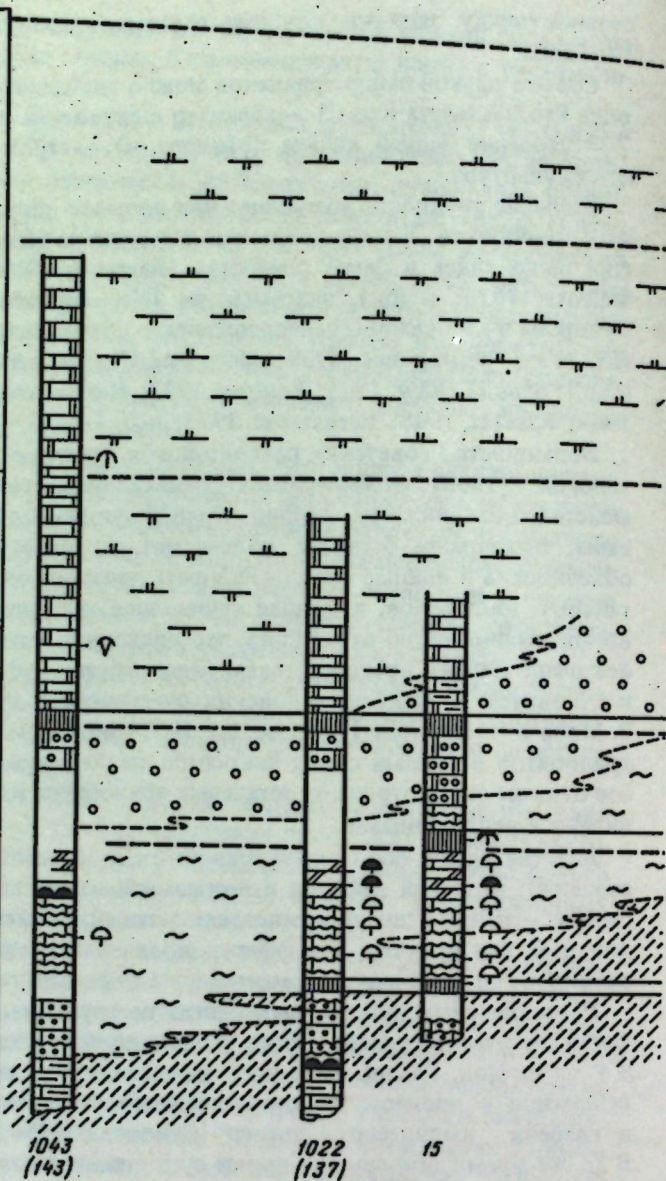
Большие трудности возникают при попытке определить ранг оленеллидных трилобитов. У исследователей нет единого мнения по этому вопросу. Они выделялись в ранге семейства [Barrande, 1850; Swinnerton, 1915; Walcott, 1910; и др.], надсемейства [Henningsmøen, 1951; Hupé, 1952; Суворова в кн.: Основы палеонтологии..., 1960; и др.], подотряда [Kobayashi, 1935; Whitehouse, 1939; Moor and Ch. Poulsen in *Treatise...*, 1959; и др.], отряда [Raw, 1925; Poulsen, 1927; Harrington, 1938; Störmer, 1942, 1949; Rasetti, 1948; Bergström, 1973; и др.].

Большинство советских палеонтологов, следуя сводке "Основы палеонтологии" [1960], рассматривали оленеллидных трилобитов в ранге надсемейства, объединяя их в один отряд *Polymera* с остальными надсемействами, имеющими большое количество сегментов торакса. При таком объединении в единые отряды *Polymera* попадают совершенно разнородные таксоны трилобитов, имеющие существенные отличия в строении. В то же время неоднократно отмечалось, что представители надсемейства *Olenelloidea* очень близки представителям надсемейства *Redlichioidea*, также широко развитом в нижнекембрийских отложениях мира. На этом основании Р. Моор и Ч. Поулсен [*Treatise...*, 1959] объединили упомянутые группы трилобитов в единый отряд *Redlichida*, подчеркнув тем самым существенное отличие этого отряда от остальных трилобитов и близость между оленеллидами и редлихидами.

Действительно, обе группы трилобитов имеют много общих черт в своем строении: крупный цефалон и несоизмеримо маленький (в основном одно-, двухсегментный) пигидий, многосегментный, суживающийся назад торакс, длинные, как правило, недифференцированные глазные крышки и глазные валики, следы первичной сегментации на цефалоне и др.

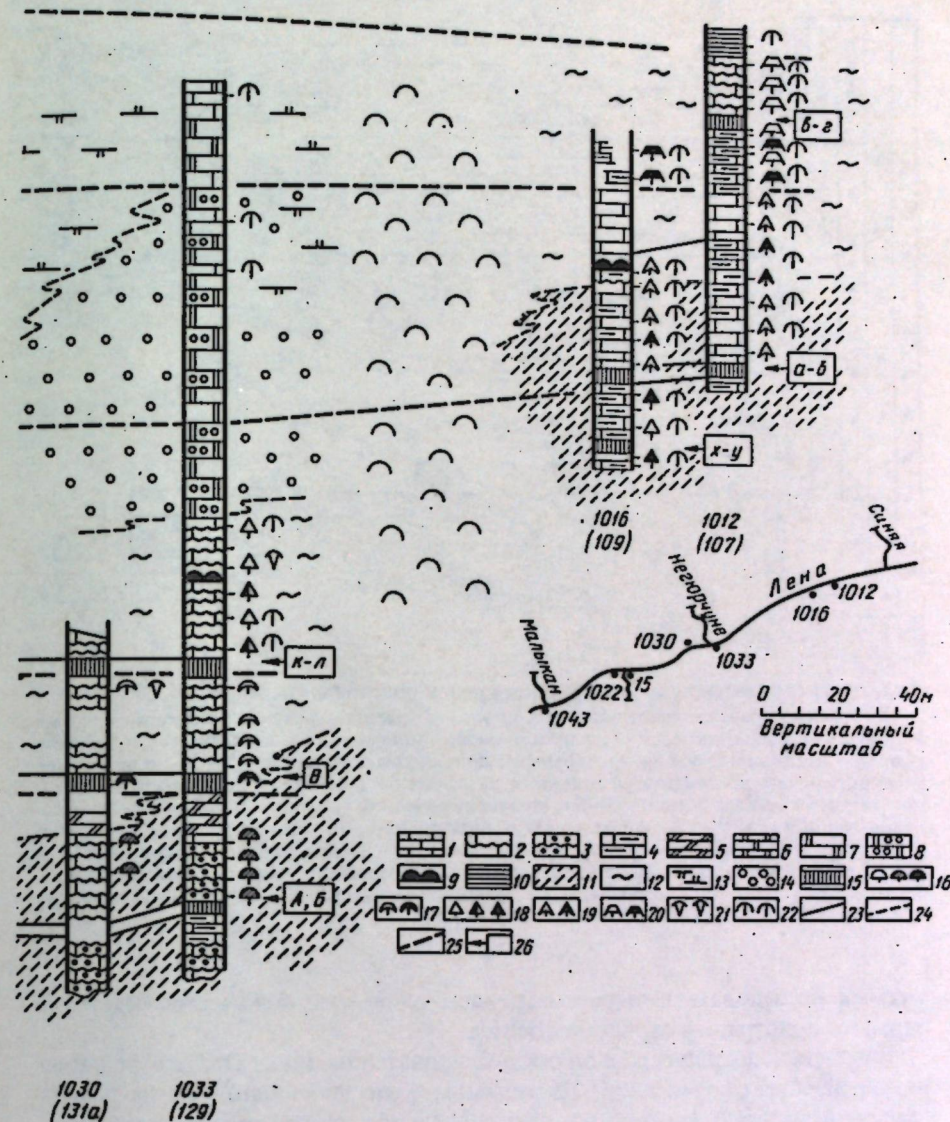
Немаловажным показателем близости групп является и тот факт, что филогенетическое развитие всех редлихий шло в том же направлении, что и у оленеллид. Глазные крышки, далеко отстоящие от глабели у древних редлихий в процессе филогенетического развития, также приближаются к глабели, выдвигаются вперед [Суворова, 1956; Репина, 1969, 1972]. В то же время обе группы имеют существенное отличие — строение швов цефалона. Если у оленеллид лицевые швы отсутствуют, то у редлихий они всегда имеются. Возникновение у трилобитов лицевых швов можно рассматривать как очень важный этап в их развитии. Этот признак дал группе шовных трилобитов большие преимущества при линьке и поднял их на более высокий организационный уровень. Поэтому этот признак стал устойчивым и закрепился в развитии. Все более поздние группы трилобитов (исключая формы, вторично утратившие лицевые швы в связи с обитанием в придонном иле и потерей глаз) имели лицевые швы. Учитывая устойчивость этого признака и важное его таксономическое значение, Ч. Поулсен и Р. Моор [*Treatise...*, 1959] совершенно справедливо выделили оленеллид и редлихий в самостоятельные подотряды. Поэтому и мы вслед за упомя-

Система	К	е	м	б	р	и	и	и	с	к	а	р
Отдел	А	л	в	а	н	с	к	и	и	и	и	и
Ярус	А	л	в	а	н	с	к	и	и	и	и	и
Зона	Profallo- taspis jakutensis	Fallo- taspis	payetiellus	judomia	Archaeo- aspis	Nevadella	Elganellus	Uktaspis (Prouktaspis)	Laticephalus- Erbilla	Bergeroniellus mic- maciformis-Erbilla	Ботомский	Тунгусов
Слои	F. exple- cata	F. sibirica	Archaeo- aspis	Nevadella	Elganellus	Uktaspis (Prouktaspis)	Laticephalus- Erbilla	Bergeroniellus mic- maciformis-Erbilla	Ботомский	Тунгусов	Ботомский	Тунгусов



Р и с. 1. Профиль нижнекембрийских отложений, составленный по р. Лене от р. Малан до р. Синяя

1 - известняки; 2 - известняки волнисто-слоистые; 3 - известняки пятнистые; 4 - известняки глинистые; 5 - доломиты и доломитовые известняки, "звонкие"; 6 - доломиты, преимущественно тонкоплитчатые; 7 - доломиты преимущественно массивные; 8 - доломиты оолитовые; 9 - органогенные постройки; 10 - сланцы и тонкоплитчатые известняки; 11 - пестроцветная, преимущественно красноватая окраска пород; 12 - распространение волнисто-слоистых и плитчатых известняков; 13 - предполагаемое распространение доломитов; 14 - предполагаемое распространение оолитовых доломитов; 15 - маркирующие слои; 16 - 22 - местонахождение



трилобитов: 16 - зоны Profallotaspis jakutensis: а - I экотипа, б - I экотипа с признаками III экотипа, в - III экотипа; 17 - зоны Fallotaspis: а - I экотипа, б - III экотипа; 18 - зоны Pagetiellus anabarus: а - I экотипа, б - II экотипа, в - III экотипа; 19 - зоны Judomia: а - I экотипа, б - III экотипа; 20 - зоны Bergeroniellus micmaciformis-Erbilla: а - I экотипа, б - III экотипа; 21 - местонахождение рода Bigotina Cobb.; 22 - местонахождение шовных трилобитов; 23 - линии корреляции литологических слоев и пачек; 24 - предполагаемые границы фаций; 25 - биостратиграфические границы; 26 - наименования маркирующих слоев. Номера обнажений даны по Хоментовскому и Репниной, 1965.

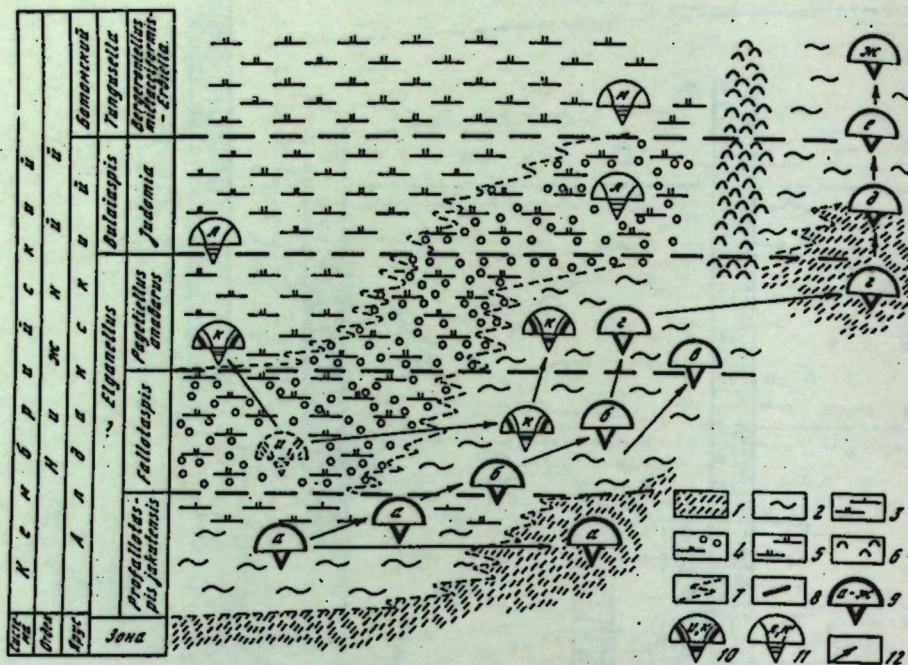


Рис. 2. Схема филогенетического развития родов подотряда Olenellina

1 — распространение пестроцветных пород; 2 — распространение волнисто-слоистых и плитчатых известняков; 3 — распространение доломитовых известняков и доломитов; 4 — предполагаемое распространение доломитов оолитовых; 5 — предполагаемое распространение доломитов; 6 — полоса развития органогенных построек; 7 — предполагаемые границы фаций; 8 — биостратиграфические границы; 9–11 — местонахождения трилобитов: 9 — Olenellina: а — Profallotaspis Rep., б — Fallotaspis Hupé, в — Archaeaspis Rep., г — Nevadella Raw; д — Judomia Lerm., е — Sinskia Suv., ж — Judomia Laz.; 10–11 — Redlichina: и — предполагаемое первое появление рода Bigotina Cobb., к — Bigotina Cobb., л — Bulaiaspis Lerm., м — Redlichina Lerm.; 12 — линии, указывающие предполагаемые родственные связи между родами

нутыми исследователями рассматриваем оленеллид в качестве самостоятельного подотряда в отряде Redlichida.

Близость подотрядов позволяла исследователям полагать, что редлихииды произошли от оленеллид. По-видимому, это произошло уже на ранних стадиях развития оленеллид, и в дальнейшем обе группы развивались параллельно.

Для доказательства этого вывода разберем появление первых шовных трилобитов в рассмотренных выше разрезах р. Лены (рис. 1, 2). Как уже отмечалось выше, самый древний комплекс оленеллид монотипичен и содержит только представителей рода Profallotaspis Rep. Они широко развиты в волнисто-слоистых известняках (нохоройская пачка) и реже в пачке "звонких" доломитовых известняков на участке рч. Малыкан (рис. 1, обл. 1043) — Бадьянкая (рис. 1, обл. 15). Выше в этих разрезах залегает пачка оолитовых доломитов (чуранская), в которой трилобиты не найдены. Но в восточном направлении в пачке оолитовых доломитов появляются прослои и пакеты плитчатых волнисто-слоистых известняков, которые становятся преобладающими в районе рч. Негюрчуне. На этом уровне встречаются три-

Рис. 3. Цефалоны оленеллидных трилобитов

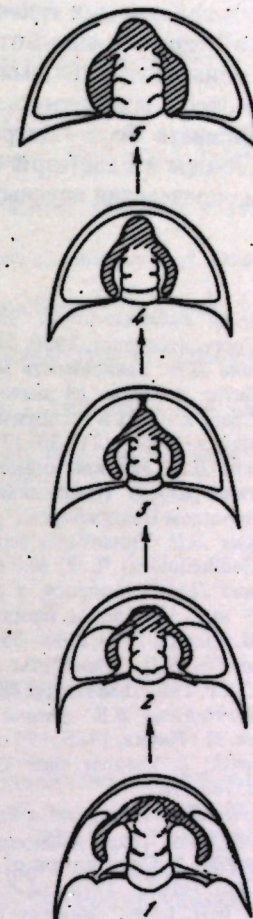
1 — Profallotaspis jakutensis Rep.; 2 — Fallotaspis sibirica Rep.; 3 — Nevadella sp.; 4 — Judomia tera Laz.; 5 — Judomia heba Laz. Заштрихован антеннальный сегмент

лобиты вышележащей зоны Fallotaspis. Комплекс состоит из представителей рода Fallotaspis Hupé, а также редких шовных трилобитов рода Bigotina Cobb. Род Bigotina Cobb. принадлежит, по нашему мнению, к древним редлихидам и входит в состав подсемейства Bigotinae семейства Protolenidae. Эта самая низкая находка представителей редлихиид в этих разрезах. Вероятнее всего предположить, что род Bigotina Cobb. произошел от рода Profallotaspis Rep. Обращает на себя внимание сходство в строении родов: форма глабелы, широкие неподвижные щеки, длинные глазные крышки и глазные валики, строение фронтального лимба и каймы и т.д. Особое сходство (даже в скульптуре) род Bigotina Cobb. имеет с видом Profallotaspis privica Rep., встречающимся в пачке "звонких" доломитовых известняков. В то же время род Bigotina Cobb. имеет четко выраженный отличительный признак — наличие лицевых швов, о значении которых для линейки трилобитов говорилось выше.

Почти невозможно с уверенностью определить причины возникновения лицевых швов, хотя функциональное их значение кажется ясным. Не исключено, что появление лицевых швов связано с каким-то изменением в минералогическом составе морской воды. Действительно, в районе рч. Малыкан-Бадьянкая уже в верхах зоны Profallotaspis происходит смена по разрезу известняков (нохоройская пачка) на доломитовые известняки и выше на оолитовые доломиты.

Это изменение в условиях обитания и главным образом состава воды (возможно повышение солености) каким-то образом связано с появлением лицевых швов. Некоторым подтверждением этому служит тот факт, что оленеллиды практически не встречаются на огромной территории развития разрезов "западного типа" (Олекминский фациальный регион), где развиты доломиты, гипсы, ангидриты, каменная соль, т. е. соленость воды была повышенной. Это видно и на приведенной схеме (см. рис. 2). На всех уров-

Order	Suborder	Genus	Species
Olenellina	Fallotaspis	Profallotaspis	Profallotaspis jakutensis Rep.
			Fallotaspis sibirica Rep.
			Nevadella sp.
			Judomia tera Laz.
			Judomia heba Laz.
Redlichida	Bigotina	Bigotina	Bigotina Cobb.
			Bulaiaspis Lerm.
			Redlichina Lerm.
			Archaeaspis Rep.
			Nevadella Raw



нях в разрезах, где преобладают доломиты, развиты исключительно представители шовных трилобитов, хотя на этом же уровне в разрезах "восточного" типа (Синско-Ботомский фациальный регион) в комплексах вместе с шовными трилобитами изобилуют оленеллиды.

Хочется подчеркнуть, что появление шовных трилобитов позволяет рассматривать биостратиграфическую границу между зонами *Profallotaspis jakutensis* и *Fallotaspis* как рубеж высокого ранга, что необходимо учесть при определении ярусных границ в пределах нижнего кембрия.

ЛИТЕРАТУРА

- Основы палеонтологии. Членистоногие: Трилобитообразные и ракообразные. М.: Гостеоптехиздат, 1960. 515 с.
- Репина Л.Н. Зависимость морфологических признаков от условий обитания трилобитов и оценка их значения для систематики надсемейства *Olenelloidea*. — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом: Вопросы экостратиграфии. Новосибирск: Наука, 1979, с. 11–30. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 431).
- Репина Л.Н. Экотипы оленеллидных трилобитов и их распространение в переходном типе разреза (Сибирская платформа). — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом Новосибирск: Наука, 1981, (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 431).
- Репина Л.Н. Трилобиты нижнего и среднего кембрия юга Сибири: (Надсемейство *Redlichioidea*) Ч. 2, М.: Наука, 1969, с. 115. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 67).
- Репина Л.Н. К вопросу о развитии трилобитов семейства *Protolenidae* (Сибирь). — В кн.: Проблемы биостратиграфии и палеонтологии нижнего кембрия Сибири. М.: Наука, 1972, с. 15–30.
- Суворова Н.П. Трилобиты кембрия востока Сибирской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 158 с. (Тр. ПИН АН СССР; т. 63. Вып. 1).
- Хоментовский В.В., Репина Л.Н. Нижний кембрий стратотипического разреза Сибири. М.: Наука, 1965. 199 с.
- Barrande J. Versuch einer Classification der Trilobiten: Neues jahrd. f. mineral., 1850, p. 769–787.
- Beecher C.E. Outline of a natural classification of trilobites. — Amer. J. Sci., 1897, ser. 4, vol. 3, N 13, p. 89–207.
- Bergström J. Classification of Olenellid trilobites and some Balto-Scandian species. — Norsk Geol. Tidsskr., 1973, vol. 53, p. 283–314.
- Fritz W.H. Lower Cambrian trilobites from the Sekwi formation tupe Section, Mackenzie Mountains, Northwestern Canada. — Bull. Geol. Surv. Canada, 1972, vol. 212, p. 90.
- Harrington H.J. Sobre las faunas del Ordoviciano inferior del norte argentino. — Rev. Mus. La Plata (Buenos Aires). N.S., Section Paleontol., 1938, vol. 1, p. 109–289.
- Henningsmoen G. Remarks on the classification of trilobites. — Norsk. Geol. Tidsskr., 1951, vol. 29, p. 174–214.
- Hupé P. Contribution a l'étude du cambrien inferieur et du Précambrien III de l'Anti-Atlas Marocain. — Notes et Mém. Serv. Geol. Maroc., 1952, N 103. 402 p.
- Kobayashi T. The cambro-ordovician formations and faunas of South Chosen., Paleontology, pt III. Cambrian faunas of South Chosen with a special study on the Cambrian trilobite genera and families. — J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sect. 2, 1935, vol. 4, pt.2, p. 49–344.
- Nelson C.A. Late Precambrian-Early Cambrian stratigraphic and faunal succession the Precambrian — Cambrian boundary. — Deposit. Environment. of Lower Paleos. Rocks in the White-Inyo Mount., Inyo County, Californ., Los Angeles: Comet Reporod. Serv., 1976, p. 31–42.
- Palmer A.R. Ontogenetic development of the olenellid trilobites. — J. Paleontol., 1957, vol. 31, N 1, p. 105–128.
- Poulsen Ch. The Cambrian, Ozarkian and Canadian faunas of North-West Greenland. — Medd. Grönland, Copenhagen, 1927, vol. 70, N 1, p. 233–343.
- Poulsen V. Olenellacean trilobites from eastern North Greenland. — Bull. Geol. Soc. Denmark, 1974, vol. 23, p. 79–101.

- Rasetti F. Lower Cambrian Trilobites from the conglomerate of Quebec. — J. Paleontol., 1948, vol. 22, N 1, p. 1–24.
- Raw F. The development of *Leptopalstus salteri* and other Trilobites. — Quart. Journ. Geol. Soc., 1925, vol. 81, pt.2, p. 223–324.
- Raw F. Mesonacidae of Comley in Shropshire with a discussion of dassification within the family. — Quart. J. Geol. Soc., 1936, vol. 92, p. 236–293.
- Raw F. Origin of Chelicerates. — J. Paleontol., 1957, vol. 31, N 1, p. 139–192.
- Strömer L. Studies on trilobite morphology. II. The larval development, the segmentation and the sutures, and their bearing on trilobite classification. — Norsk. Geol. Tidsskr., 1942, vol. 21, p. 49–164.
- Störmer L. Classe des Trilobites. — In: Traite de Zoologie. P.: Masson, 1949, t. 6, p. 159–197.
- Stubblefield C.J. Cephalic sutures and their bearing on current classifications of Trilobites. — Biol. Rev. Cambridge, 1936, vol. 11, p. 407–439.
- Swinnerton H.H. Suggestion for a Revisea classification of Trilobites. — Geol. Mag. N.S., dec. 6, 1915, vol. 2, p. 487, 538–546.
- Treatise on invertebrate paleontology. Pt.O. Arthropoda 1. Lawrence: Univ. of Kansas press, 1959, p. 01–0560.
- Walcott C.D. Olenellus and other genera of the Mesonacidae. — Smithsonian Misc. Coll., 1910, vol. 53, N 6, p. 231–422.
- Whitehouse F.W. The Cambrian faunas of North-Eastern Australia. Pt.3: The Polymerid Trilobites. — Mem. Queensland Mus., N.S., 1939, vol. 1, p. 179–282.

УДК 565.393. (113.3)

А.В. Розова

РЕМОПЛЕУРИДИОИДЫ И ПРОТАПАТОКЕФАЛОИДЫ (ТРИЛОБИТЫ)

Семейство *Remopleuridae* Hawle et Corda установлено 135 лет назад на основе одного рода *Remopleurides* Portlock. В последующем состав семейства расширился. Е.В. Лермонтова [1934] отнесла к нему четыре рода: *Remopleurides* Portlock, *Caphyra* Barrande, *Robergia* Wiman, *Teratorhynchus* Reed. Т. Кобаяси [Kobayashi, 1935], кроме указанных, добавил еще три: *Apatokephalus* Brögger, *Apatokephaloides* Raymond, *Macropyge* Stubblefield. П. Раймонд [Raymond, 1937] отнес к семейству *Remopleuridae* два своих новых рода *Protapatokephalus* и *Diplapatokephalus*. П. Юпе [Hupé, 1955] к перечисленным выше причленил еще пять родов: *Menoparia* Ross, *Scinocephalus* Ross, *Eorobergia* Cooper, *Hypodicranotus* Whittington, *Remopleuridiella* Ross, исключив из семейства род *Macropyge*. А.Г. Сивов [1955, с. 142] добавил к семейству *Remopleuridae* три рода: *Apatokephalina* Sivov, *Portentosus* Jegorova, *Artokephalus* Sivov et Jegorova. В результате семейство оказалось сильно расширенным. А.В. Розова [1956], проанализировав строение цефалона и пигидия у представителей всех родов, отнесенных в то время к семейству *Remopleuridae*, присоединилась к точке зрения Лермонтовой [1934] и оставила в составе семейства только четыре рода. Основываясь на строении глабеллы, она разделила семейство на два подсемейства: *Remopleuridinae* с родами *Remopleurides*, *Caphyra* (= *Amphytrion* Hawle et Corda), *Teratorhynchus* и *Roberginae* с единственным родом *Robergia*. Наряду с этим было предложено новое семейство *Protapatokephalidae* с типовым родом *Protapatokephalus*.

halus Raymond, которое отличается от семейства Remopleurididae расходящимися передними ветвями лицевых швов, наличием предглазельной части — короны, состоящей из аркулюма и полной или редуцированной ареи. В состав нового семейства, кроме типового рода Protapatokephalus, Розова включила шесть родов, распределив их между тремя подсемействами, из которых два подсемейства ею устанавливались впервые: Protapatokephalinae (Protapatokephalus Raymond, Apatokephalina Sivov, Portentosus Jegorova, Proapatokephalops Rosova, Poletaevia Rosova), Artokephalinae (Artokephalus Sivov et Jegorova) и Apatokephalinae Kobayashi (Apatokephalus Brögger). Было отмечено, что позднекембрийское подсемейство Artokephalinae является боковой ветвью Protapatokephalinae. Последнее дало начало ордовикскому подсемейству Apatokephalinae.

Позднее Розова [1960, с. 31–33], сохранив самостоятельность выделенного ею семейства Protapatokephalidae, воздержалась от подразделения его (и семейства Remopleurididae) на подсемейства.

Х. Виттингтон [Whittington, 1959] семейство Remopleurididae повысил до ранга надсемейства Remopleuridacea и ввел в него, кроме собственно семейства Remopleurididae, еще два семейства: Loganellidae Rasetti и Hungaiidae Raymond. Семейство Remopleurididae он подразделил на два подсемейства: Remopleuridinae (Remopleurides Portlock, Amphytrion Hawle et Corda, Hypodicranotus Whittington, Remopleuridiella Ross, Robergia Wiman, Teratorhynchus Reed) и Richardsonellinae (Richardsonella Raymond, Apatokephalus Brögger, Eorobergia Cooper, Kainella Walcott, Macropyge Stubblefield, Menoparia Ross, Pseudokainella Harrington, Scinocephalus Ross, Tramoria Reed, Lingukainella Kobayashi, Hukasawaia Kobayashi, ? Lichapyge Callaway).

В "Основах палеонтологии" [1960] семейство Remopleurididae включено в состав надсемейства Ptychoparioidea Matthew и, не будучи подразделено на подсемейства, состоит из 11 родов: Remopleurides Portlock, Caphyra Barrande, Apatokephalus Brögger, Kainellina Poletaeva, Diplapatokephalis Raymond, Apatokephaloides Raymond, Menoparia Ross, Scinocephalus Ross, Robergia Wiman, Remopleuridiella Ross, Teratorhynchus Reed.

М.Н. Чугаева [1964, с. 26–41], детально проанализировав все данные, присоединилась к мнению Х. Виттингтона [Whittington, 1959] о самостоятельности надсемейства Remopleuridacea. При этом подсемейство Richardsonellinae она повысила до ранга семейства, включив его вместе с Remopleurididae в надсемейство Remopleuridacea. Семейство Remopleurididae она разделила на два подсемейства: Remopleuridinae (Remopleurides Portlock, Amphytrion Hawle et Corda, Teratorhynchus Reed, Hypodicranotus Whittington) и Roberginae (Robergia Wiman, Remopleuridiella Ross, Remopleuridioides Harrington et Leanza). В семейство Richardsonellidae Raymond, кроме подсемейства Richardsonellinae (Richardsonella Raymond, Apatokephalina Sivov, Proapatokephalops Rosova, Portentosus Jegorova, Poletaevia Rosova, Kainella Walcott), она включила два подсемейства: Artokephalinae (Artokephalus Sivov et Jegorova, Pseudokainella Harrington, Menoparia Ross) и Apatokephalinae (Apatokephalus Brögger, Eorobergia Cooper, Tramoria Reed, Scinocephalus Ross). Всем систематическим категориям М.Н. Чугаева дала четкие диагнозы, привела необходимые значения и указала их стратиграфическое и географическое распространение.

Дж. Шергольд [Shergold, 1975, с. 158], опираясь на данные Виттингтона [Whittington, 1959] и Т. Кобаяси [Kobayashi, 1953], предложил следующую классификацию надсемейства Remopleuridacea Hawle et Corda:

Remopleurididae Hawle et Corda

Remopleuridinae Hawle et Corda (Remopleurides Portlock, Amphytrion Hawle et Corda, Hypodicranotus Whittington, Robergia Wiman, Teratorhynchus Reed, Remopleuridiella Ross)

Apatokephalinae Kobayashi (Apatokephalus Brögger, Tramoria Reed, Menoparia Ross, Scinocephalus Ross, Eorobergia Cooper, Protapatokephalus Raymond, а также условно роды Hukasawaia Kobayashi, Lingukainella Kobayashi, Apatokephaloides Raymond)

Macropyginae Kobayashi (Macropyge Stubblefield, Lichapyge Callaway)

Kainellidae Ulrich et Resser (Kainella Walcott, Richardsonella Raymond, Pseudokainella Harrington = Parakainella Kobayashi, Sigmakainella Shergold)

Familiae incertae (Apatokephalina Sivov, Artokephalus Sivov et Jegorova, Portentosus Jegorova, Haniwa Kobayashi, Yosimuraspis Kobayashi).

Семейства Loganellidae Rasetti и Hungaiidae Raymond Дж. Шергольд относит к надсемейству Dikelocephalacea Miller, а вместо семейства Richardsonellidae Raymond использует семейство Kainellidae Ulrich et Resser, обосновывая это нечеткостью типового рода Richardsonella Raymond, у представителей которого строение дорсума в целом неизвестно, а видовой состав дебатруется.

Проанализировав морфологию и стратиграфическую приуроченность ремоплеуриид и близких им подсемейств, автор присоединяется к Чугаевой [1964, с. 26] и Шергольду [Shergold, 1975, с. 158] в отношении выведения семейств Loganellidae Rasetti и Hungaiidae Raymond из состава надсемейства Remopleuridacea и к мнению Дж. Шергольда о нецелесообразности использовать высокие систематические категории, установленные на основе рода Richardsonella Raymond.

Типовым видом последнего является Dikelocephalus megalops Billings, 1860. Голотип при первоописании вида не был указан, а лектотип до сих пор не выбран. Схематическое описание синтипов (двух кранидиев неполной сохранности), приведенное Ф. Разетти [Rasetti, 1944, с. 215, табл. 39, фиг. 48, 49], не соответствует рисунку кранидия, данному Х. Виттингтоном [Whittington, 1959, с. 0330, фиг. 242 3a]. По-видимому, рисунок был сделан не с синтипов, а с других образцов, условно отнесенных к этому виду. На рисунке передние ветви лицевых швов отдалены от спинных борозд, а у синтипов они касаются спинных борозд на уровне передних концов пальпебр.

Неизвестно, какой экземпляр послужил основой для рисунка пигидия рода Richardsonella, приведенного Виттингтоном [Whittington, 1959, с. 0330, фиг. 242–3b]. Описание кранидия, данное Биллингом [Billings, 1865, с. 403, фиг. 380] для Dikelocephalus megalops, выбранного П. Раймондом [Raymond, 1924] в качестве генотипа рода Richardsonella, было следующим: "Цефалон, очевидно, полукруглый, корона ограничена выпуклым аркулюмом, немного уступающим по величине (sag.) арее; внутри короны — изогнутый ряд ямок с тонкими струйками, как у

Dikelocephalus oweni. Глабель удлинненно-коническая, слабо выпуклая, впереди округленная, ее бока почти прямые, слегка сходящиеся вперед. Окипцитарная борозда прямая посередине, к наружным концам слегка направлена вперед. Впереди нее две других коротких пары борозд, делящих глабель с каждой стороны на три лопасти, из которых передняя — самая большая; задняя пара борозд иногда неясно соединяется посередине, и ее наружные концы направлены вперед под углом 45° к продольной оси тела; передняя пара идет почти под прямым углом к оси, но немного наклонена вперед, ее внутренние концы не соединены. На одном экземпляре имеются следы третьей пары борозд. Пальпебры полукруглые, составляют почти половину всей длины цефалона, их передние концы расположены немного впереди наружных концов второй (сзади) пары глабеллярных борозд; центр пальпебр отстоит от боков глабели на одну треть ширины окципута, передние и задние концы пальпебр отстоят на половину этого расстояния. Поверхность, исключая струйчатую арею, очевидно, гладкая.

Либригены, торакс и пигидий неизвестны.

Приведенное описание не соответствует ни рисунку, данному Биллингом (фиг. 380), ни рисунку, помещенному в американском справочнике [Whittington, 1959, с. 330, фиг. 242-3а], ни фотоизображениям синтипов вида *Dikelocephalus megalops* Billings, приведенным Разетти [Rasetti, 1944, табл. 39, фиг. 48, 49]. Кроме того, первоначальная характеристика рода *Richardsonella* [Raymond, 1924, с. 438] по целому ряду признаков не согласуется с первоописанием своего типового вида *D. megalops* и с последующим диагнозом этого рода, данным Разетти. По Биллингу, передние ветви лицевых швов начинаются на некотором расстоянии от спинных борозд [Billings, 1865, с. 403, фиг. 380], задняя пара глабеллярных борозд сливается, средняя пара поперечная, с наклоном вперед. Разетти подчеркивает, что передние ветви лицевых швов начинаются от спинных борозд, и в качестве синтипов им приведены кранидии, у которых средняя пара глабеллярных борозд косо направлена назад. Раймонд при характеристике вида *D. megalops* отмечает его сходство с типичными представителями рода *Saukia* по строению глабели и слившейся посередине задней пары глабеллярных борозд. Приведенные Ф. Разетти кранидии даже отдаленно не напоминают представителей рода *Saukia*.

Попытки провести ревизию рода *Richardsonella* наталкиваются на номенклатурные трудности. До сих пор неясно, какой экземпляр следует считать лектотипом вида *Dikelocephalus megalops* Billings. Вероятно, в качестве его целесообразно принять один из синтипов, приведенных Ф. Разетти [Rasetti, 1944, табл. 39, фиг. 49] и исключить из состава рода *Richardsonella* виды, резко отличающиеся от лектотипа. Изучая видовой состав рода *Richardsonella*, ряд специалистов [Розова, 1960, с. 40; Palmer, 1968, с. В77-78; Shergold, 1971, с. 37] отмечают, что виды *Richardsonella cristata* (Billings) [Rasetti, 1944, с. 256, табл. 39, фиг. 50, 51], *R. inisulcata* Rasetti [Там же, фиг. 54-56] и *R. convexa* Rasetti [Там же, фиг. 53] четко отличаются от типового вида *R. megalops*. Возможно, они относятся к роду *Proapatokephalops* Rosova или к новому роду, морфологически близкому *Proapatokephalops*.

Вероятно, следует согласиться с Дж. Шергольдом [Shergold, 1971, с. 37],

что, кроме указанных видов, из рода *Richardsonella* следует изъять такие виды, как *R. nuchastria* Palmer [Palmer, 1968, с. В78, табл. 14, фиг. 10, 11], *R. quadrispinosa* Palmer [Там же, фиг. 1-4] и *R. cf. R. quadrispinosa* [Там же, с. В79, табл. 14, фиг. 7, 8]. Вместе с тем вряд ли можно считать обоснованным предложение Дж. Шергольда включить виды *inisulcata*, *convexa*, *nuchastria*, *quadrispinosa*, *cf. quadrispinosa* в состав рода *Pseudokainella* Harrington. Перечисленные виды резко отличаются от типового вида рода *Pseudokainella* — *P. keideli* Harrington по строению переднего края кранидия, по очертанию глабели и по положению пальпебр, задние концы которых примыкают к окципиту, отделяя буккулы от заднебоковых частей фиксиген — планторусов (у настоящих *Pseudokainella* буккулы сливаются с планторусами). Кроме того, у них резко различно строение пигидиев. По мнению автора данной статьи, следует вывести из состава рода *Richardsonella* формы, описанные А.Р. Палмером в открытой номенклатуре: *Richardsonella* sp. 1 [Palmer, 1968, с. В79, табл. 14, фиг. 9] и *R. sp. 4* [Там же, с. В80, табл. 14, фиг. 12]. Пигидий *R.? sp. 2* [Palmer, 1968, табл. 14, фиг. 16], как справедливо отметил Дж. Шергольд [Shergold, 1971, с. 43], тоже не принадлежит *Richardsonella*.

Правильно отметив сборность рода *Richardsonella*, Дж. Шергольд тем не менее включил в его состав еще два своих новых вида и две формы в открытой номенклатуре: *R. laciniosa* [Shergold, 1971, с. 37, табл. 6, фиг. 1-5; табл. 7, фиг. 1-4, текст-фиг. 9], *R.? kainelliformis* [Там же, с. 40, табл. 7, фиг. 5, 6, текст-фиг. 10], *R. sp.* [Там же, с. 42, табл. 19, фиг. 5, 7] и *R. sp.* [Shergold, 1975, с. 163, табл. 31, фиг. 5, 6]. Однако перечисленные виды резко отличаются от *Richardsonella* (s.s.) по строению глабели и фиксиген и не могут быть включены в состав этого рода. У австралийских видов глабель прямоугольная, близкая к квадратной, буккулы слиты с планторусами, что совершенно не характерно для типичных ричардсонелл, но свойственно псевдокайнеллам и кайнеллам. Кроме того, "*Richardsonella*" *kainelliformis* Shergold имеет четыре пары глабеллярных борозд и своеобразное строение планторусов, не характерное для типичных ричардсонелл.

Раймонд [Raymond, 1924], устанавливая род *Richardsonella*, одновременно выделил подсемейство *Richardsonellinae*, которое включил в состав семейства *Dikelocephalidae* Miller. При выделении рода *Protapatokephalus* [Raymond, 1937, с. 1084] этот автор указал на большое сходство его кранидия с родом *Apatokephalus*, что подчеркивалось и названием рода как предка *Apatokephalus*. Без какого-либо сомнения род *Protapatokephalus* помещен П. Раймондом в семейство *Remopleuridae*, при этом не отмечалось какого-либо сходства между родами *Richardsonella* и *Protapatokephalus*. Позднее Разетти [Rasetti, 1944, с. 255] предложил считать род *Protapatokephalus* младшим синонимом рода *Richardsonella*, и эта точка зрения была принята Х. Виттингтоном [Whittington, 1959].

Сравнивая описание типовых видов *Richardsonella* и *Protapatokephalus*, а также опираясь на четкое морфологическое различие между лектотипом *D. megalops* Billings [Rasetti, 1944, табл. 39, фиг. 49] и голотипом *Protapatokephalus arctostriatus* Raymond [Raymond, 1937, табл. I, фиг. 4], следует признать самостоятельность рода *Protapatokephalus* Raymond, как это уже было сделано в некоторых работах [Розова, 1960, с. 32-33, 40; Shergold, 1975, с. 158].

Элементы кранидия	Remopleuridioidea	Protapatokephaloidea
Глабель	Овальная с язычкообразным выступом впереди или гитарообразная	С округленными переднебоковыми углами, расширяющаяся назад (с наибольшим ее заметным расширением в области пальпебр) или грушеобразная, резко расширенная в области пальпебр
Аркулум	Отсутствует	Всегда присутствует
Арея	Отсутствует или в виде узкой полоски, окаймляющей глабель	Присутствует полностью или редуцирована до боковых участков — темпусов, а перед глабелью отсутствует
Буккулы	Отсутствуют всегда	Отсутствуют или присутствуют и полностью заключены между глабелью и пальпебрами
Передние ветви лицевых швов	Дугообразно сходящиеся, сливаются посредине	До пересечения с задним краем передней каймы расходящиеся (до горизонтально расходящихся), реже субпараллельные; после пересечения его сходятся, но секут передний край кранидия, не соединяясь

В данной статье надсемейству, состоящему из представителей с планом строения цефалона и пигидия, подобным таковому рода Protapatokephalus, предлагается присвоить название Protapatokephaloidea. Иными словами, семейство Protapatokephalidae, выделенное автором ранее [Розова, 1960], здесь повышается до ранга надсемейства.

Ниже приведены диагнозы и состав надсемейств Remopleuridioidea и Protapatokephaloidea в предлагаемом объеме.

НАДСЕМЕЙСТВО REMOPLEURIDIOIDEA HAWLE ET CORDA, 1847

Д и а г н о з. Глабель большая, овальная, вытянутая вперед в виде язычкообразного выступа — увулы или гитарообразная. Буккулы отсутствуют полностью. Передние ветви лицевых швов сходящиеся, задние отсутствуют совсем или диагонально расходящиеся. Торакс из 11–12 сегментов. Пигидий от маленького, в 1,5–2 раза уступающего по ширине кранидию, до почти равновеликого последнему. Боковые части пигидия расчленены, наружный край зазубрен или оттянут в 2–4 (5?) пары краевых шипов. Поверхность цефалона и пигидия часто скульптурована.

В соответствии с приведенным диагнозом надсемейство имеет следующий состав:

Семейство Remopleurididae Hawle et Corda, 1847

Подсемейство Remopleuridinae Hawle et Corda, 1847

Род Remopleurides Portlock, 1843

Род Amphyrion Hawle et Corda, 1847

Род Hypodicranotus Whittington, 1952

Род? Teratorhynchus Reed, 1903

Подсемейство Remopleuridiellinae subfam. nov.

В отличие от типового подсемейства Remopleuridinae характеризуется расходящимися задними ветвями лицевых швов и наличием аркулума, окаймляющего глабель. Нижняя половина ордовика.

Род Remopleuridiella Ross, 1951

Род? Remopleuridioides Harrington et Leanza, 1957

? Семейство Robergiidae Tschugaeva, 1964

Отличается от семейства Remopleurididae диагонально расходящимися задними ветвями лицевых швов, наличием треугольных плантуров, меньшим размером пальпебр, передние концы которых незначительно смещены вперед от середины глабели, имеющей гитарообразное очертание. Средняя часть ордовика.

Род Robergia Wiman, 1905

Род Robergiella Whittington, 1959

НАДСЕМЕЙСТВО PROTAPATOKEPHALOIDEA ROSOVA, 1960

Д и а г н о з. Глабель обычно вытянута, округлена впереди, назад расширяется, у представителей некоторых подсемейств грушеобразная, чаще наибольшее расширение в области пальпебр; ширина глабели между передними концами пальпебр, как правило, меньше длины глабели. Пальпебры большие (длина их по прямой больше половины длины глабели), дугообразно изогнутые, их передние и задние концы примыкают к спинным бороздам. Буккулы полулунные или серповидные, у представителей некоторых семейств (Apatokephalidae и Lacorsalinidae) совсем отсутствуют и пальпебры примыкают к спинным бороздам по всей их длине. Корона состоит из аркулума и ареи. Последняя иногда редуцирована до небольших треугольных темпусов. Передние и задние ветви лицевых швов диагонально или горизонтально расходящиеся, реже субпараллельные.

Пигидий большой, его ширина почти равна ширине цефалона. Рахис расчлененный, от короткого с тупоокругленным концом до длинного, заостренного. Боковые части пигидия расчленены, кайма не выражена, края пигидия зазубрены или оттянуты в шипы. Поверхность цефалона и пигидия гранулирована или гладкая.

Надсемейство в соответствии с приведенным диагнозом рассматривается в следующем объеме.

Семейство Protapatokephalidae Rosova, 1960

Подсемейство Protapatokephalinae Rosova, 1960

Род Protapatokephalus Raymond, 1937

Род Richardsonella Raymond, 1924 (s.s.)

Род Proapatokephalops Rosova, 1960

Род Schoriella Sivov, 1955

Род *Catuniella* Jegorova, 1955

Род? *Portentosus* Jegorova, 1955

Род? *Apatokephalina* Sivov, 1955

Подсемейство *Artokephalinae* Tschugaeva, 1964

Род *Artokephalus* Sivov et Jegorova, 1955

Подсемейство *Poletaeviinae* Rosova, subfam. nov.

В отличие от типового подсемейства *Protapatokephalinae* характеризуется очень слабо выраженными пальпебральными бороздами, нечетко ограничивающими буккулы от пальпебр, слабовыпуклой короной, разграниченной лишь рядом валлекул на арею и аркулюм; последние имеют одинаковую величину по оси кранидия и общую выпуклость. Конец позднего кембрия — нижняя треть ордовика.

Род *Poletaevia* Rosova, 1960

Семейство *Oculeidae* Rosova, fam. nov.

Отличается от семейства *Protapatokephalidae* очень большим размером дугообразно изогнутых толстых пальпебр, ширина которых составляет треть наибольшей ширины глабелы; задние концы пальпебр иногда не достигают спинных борозд и буккулы сливаются с торусами. Спинные борозды очень широкие, мелкие, неровные, иногда в области пальпебр нечеткие, местами прерываются. Вторая половина среднего — начало позднего кембрия.

Род *Oculus* Poletaeva et Romanenko, 1970

Семейство *Apatokephalidae* Kobayashi, 1933

Подсемейство *Apatokephalinae* Kobayashi, 1933

Род *Apatokephalus* Brögger, 1896

Род *Praepatokephalus* Lochman, 1964

Род *Scinocephalus* Ross, 1951

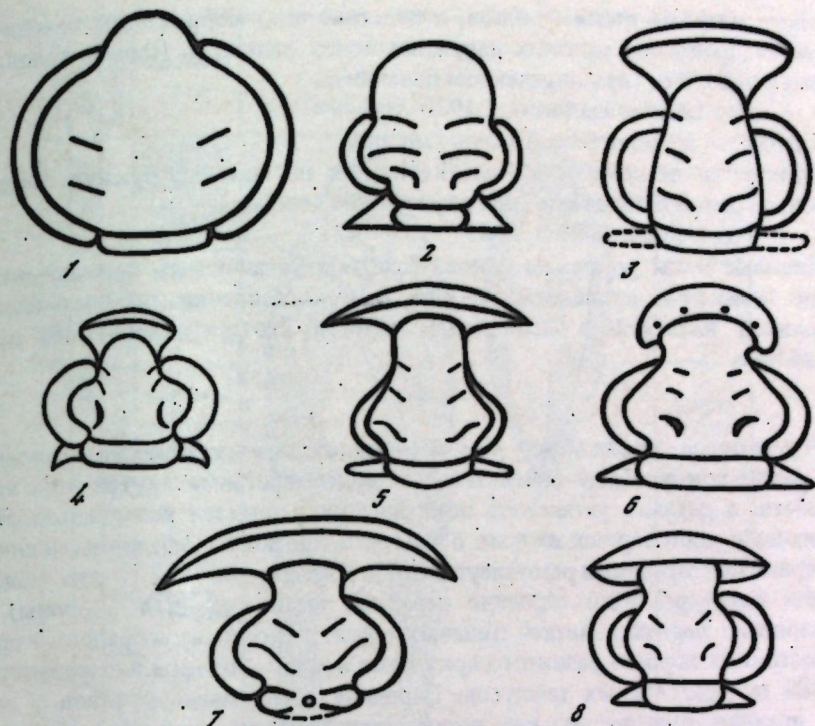
Род *Eopatokephalus* Rosova, gen. nov.

Род *Eopatokephalus* Rosova, gen. nov.

Типовой вид — *Apatokephalus nycticus* Rosova, 1968.

Д и а г н о з. Кранидий кувшинообразных очертаний с прямым, дугообразным или тупо округленным передним краем. Глабель слабо расширена в области пальпебр, четко очерчена, слабовыпуклая до выпуклой, с двумя-тремя парами глабеллярных борозд (SG). У некоторых видов S_1G изогнуты S-образно. Окципит с параллельными передним и задним краями. Окципитальная борозда слабодугообразная, реже синусовидная. Корона состоит из аркулюма и ареи, которая иногда редуцирована до треугольных темпусов (т.е. средняя часть аркулюма примыкает к глабелы). Передние и задние ветви лицевых швов диагональные. Либригены с длинными шипами. Угол между внутренним краем шипа и задним краем либригены близок к прямому, его вершина находится против заднего конца пальпебры. Поверхность цефалона гранулирована.

Пигидий с очень широким рахисом, финис округленный или приостренный, переходящий в пектен. Боковые части пигидия с 4–5 парами борозд. Винкулом отсутствует. 3 пары коротких шипов, иногда переходящих в иглы. Поверхность пигидия бугорчатая. Начало ордовика.



Р и с. 1. Типовые виды родов, на которых основаны семейства, входящие в состав ремоплеуридиоид и протататокефалоид

Remopleuridioidea: 1 — *Remopleurides colbii* Portlock, 2 — *Robergia microphthalma* (Lonnarsson); Protapatokephaloidea: 3 — *Protapatokephalus arctostriatus* Raymond, 4 — *Oculus parvulus* E. Romanenko, 5 — *Apatokephalus serratus* (Boeck), 6 — *Eobergia marginalis* Raymond, 7 — *Lacorsalina linbata* Bursky, 8 — *Menoparia genalunata* Ross

Семейство *Eobergiidae* Rosova, fam. nov.

Отличается от *Apatokephalidae* уплощенной глабелю с опущенной вниз увулой, слабо выраженными передними парами борозд, смещенных назад от передних концов пальпебр; иным строением пигидия, несущего только четыре пары краевых шипов. Следует отметить, что в настоящее время род *Eobergia* Cooper является сборным, состоящим по меньшей мере из трех различных родов, резко отличающихся друг от друга по строению и расчленению глабелы, характеру передних ветвей лицевых швов и деталями строения пигидиев. По-видимому, один из этих родов, типовым видом которого является *Eobergia plana* Tschugaeva [Чугаева, 1964, с. 35, табл. II, фиг. 5], в последующем дал начало представителям рода *Blosiropsis* Whittington. После проведения ревизии рода *Eobergia*, вероятно, в семействе будет выделено 2 подсемейства. Верхняя половина раннего и начало позднего ордовика (при двучленном делении).

Род *Eobergia* Cooper, 1953

Род *Blosiropsis* Whittington, 1965

Семейство *Lacorsaliniidae* Rosova, fam. nov.

Отличается от остальных семейств очень резко расширенной глабелю в области пальпебр и очень длинными, горизонтально расходящимися пе-

редними ветвями лицевых швов, вследствие чего анфрактуры находятся далее за пределами крайних наружных точек пальпебр. Первая половина раннего ордовика (при двучленном делении).

Род *Lacorsalina* Bursky, 1970.

Семейство *Menopariidae* Rosova, fam. nov.

Отличается от семейства *Apatokephalidae* по наличию буккул. Первая половина раннего ордовика (при двучленном делении).

Род *Menoparia* Ross, 1951

Типовые виды родов, на основе которых установлены перечисленные выше семейства, приведены на рис. 1. Сопоставление диагностических признаков надсемейств *Remopleuridioidea* и *Protapatokephaloidea* дано на таблице.

Родственные связи между ремоплеуридиоидами и протапатокефалоидами, равно как и между семействами и подсемействами внутри этих надсемейств, в деталях установить пока не представляется возможным. Нет каких-либо достоверных данных о том, что протапатокефалоиды являются прямыми предками ремоплеуридиоид. У представителей этих надсемейств резко различно строение передней части кранидия (короны) и направление передних ветвей лицевых швов. У протапатокефалоид корона состоит из хорошо развитого аркулюма и ареи — полной или редуцированной до треугольных темпусов. Передние ветви лицевых швов у них как правило, диагонально или почти горизонтально расходящиеся, реже субпараллельные. У ремоплеуридиоид передние ветви лицевых швов дугообразно сходящиеся; они окружают глабель, совсем не оставляя короны или оставляя лишь тонкую полоску или валик.

Развитие внутри ремоплеуридиоид, по-видимому, шло следующим образом. Первыми появились ремоплеуридиеллины. Так, род *Remopleuridiella* известен из слоев, относящихся к началу ордовикского периода. К середине периода от них дивергировали ремоплеуридины. Во второй половине периода параллельно с ремоплеуридинами развивались робергиды, происхождение которых остается неясным. Ремоплеуридиоиды в целом, вероятно, взяли свое начало от протапатокефалоид, подобных *Oculeus parvulus* Romanenko [Полетаева, Романенко, 1970, с. 17]. Для всех представителей надсемейства *Remopleuridioidea* характерна своеобразная морфология кранидия, относительно узкий вертикальный диапазон (только ордовикский период) и широкое географическое распространение. Многие роды этого надсемейства являются космополитными, но обычно повсюду их представители встречаются в небольшом количестве.

Родственные связи внутри протапатокефалоид, как это представляется сейчас, были довольно сложными. Наиболее древними членами надсемейства являются протапатокефалиды и окулеиды, представители которых известны из верхней половины среднего кембрия. Протапатокефалины и артокефалины были широко развиты во второй половине позднего кембрийской эпохи и, вероятно, дали начало апатокефалидам, характерным для первой половины ордовикского периода. От последних, по-видимому, произошли лакорсалины и менопарины (рис. 2). Если предками апатокефалид были протапатокефалиды, то развитие шло в сторону

Система	Отдел	Региярус	Надгори-зонт	Protapato-kephaloidea	Remopleuri-dioidea	Зоны Северной Америки			
Ордовикская	Верхний	Долбгорско-кетский	Мангазейский			<i>Hintzeia celsaora</i>			
							Крибо-луцкий		
		Нижний	Снежно-горский			Кимайский			<i>Symphysurlina</i>
						Орловский	Угорский		
							Няйский		
	Кембрийская	Верхний	Туханский			Хантайский	<i>Saukia</i>		
						Тукаландинский			
			Кузюровский			Горби-ячинский		<i>Conaspis</i>	
		Кулюм-бэйский							
		Самодидский				<i>Aphelaspis G. reticulatus</i>			
		Лабазинский	<i>Bolaspidella</i>						

Р и с. 2. Филогенетические связи между семействами внутри надсемейств *Remopleuridioidea* и *Protapatokephaloidea*

Remopleuridioidea: 1 — *Remopleuridae*, 2 — *Robergiidae*; *Protapatokephaloidea*: 1 — *Protapatokephalidae*, 2 — *Apatokephalidae*, 3 — *Lacorsalinidae*, 4 — *Oculeidae*, 5 — *Menopariidae*, 6 — *Eoeobergiidae*

расширения глабели в области пальпебр. Оно могло осуществляться двумя путями: слиянием буккул с глабелю путем выполаживания спинных борозд или расхождением спинных борозд до полного их слияния с пальпебральными бороздами, что влекло за собой исчезновение буккул [Бурский, 1966, с. 42].

При изучении ремоплеуридиоид и протапатокефалоид автор пришел к выводу, что обособление этих надсемейств произошло в среднем кембрии, во всяком случае не позднее первой половины позднего кембрия.

ОРДОВИКСКИЕ РИБЕЙРИИНЫ (ДВУСТВОРКИ)
СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

- Бурский А.З. Семейство Remopleuridae из ордовика севера Пай-Хоя, острова Вайгач и юга Новой Земли. — Л.: НИИГА, 1966, с. 30–45.
- Бурский А.З. Раннеордовикские трилобиты севера Пай-Хоя. — В кн.: Опорный разрез ордовика Пай-Хоя, Вайгача и юга Новой Земли. Л.: НИИГА, 1970, с. 96–138.
- Лермонтова Е.В. Класс Trilobita Walch. — В кн.: Основы палеонтологии. М.; Л.: Горгео-нефтеиздат, 1934. 950 с.
- Основы палеонтологии. Трилобитообразные и ракообразные. Л.: Госгеолтехиздат, 1960, с. 115–116.
- Полетаева О.К., Романенко Е.В. Некоторые трилобиты среднего и позднего кембрия Алтая. — Палеонтол. журн., 1970, № 2, с. 72–83.
- Розова А.В. Трилобиты толсточижинской свиты Салаира (верхний кембрий): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: Том. политех. ин-т, 1956. 11 с.
- Розова А.В. Верхнекембрийские трилобиты Салаира (толсточижинская свита). Новосибирск: Изд-во АН СССР, 1960. 94 с. (Тр. ИГиГ; Вып. 5).
- Розова А.В. Биостратиграфия и трилобиты верхнего кембрия и нижнего ордовика северо-запада Сибирской платформы. М.: Наука, 1968. 195 с. (Тр. ИГиГ; Вып. 36).
- Сивов А.Г. Кембрийская система. — В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. Л.: Госгеолтехиздат, 1955, т. 1, с. 64–67, 72–74.
- Чугаева М.Н. Трилобиты раннего и среднего ордовика Северо-Востока СССР. — В кн.: Сравнительная биостратиграфия ордовикских отложений Северо-Востока СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1964, с. 24–75. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 106).
- Чугаева М.Н. Трилобиты. — В кн.: Биостратиграфия нижней части ордовика северо-востока СССР и биогеография конца раннего ордовика. М.: Наука, 1973, с. 59–72. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 213).
- Billings E. Paleozoic Fossils. — Geol. Surv. Canada, 1861–1865. Vol. 1. 426 p.
- Hupé P. Classification des trilobites. — Ann. Paleontol., Paris, 1955, vol. 41, p. 91–325 (11–345).
- Kobayashi T. The Cambro-Ordovician Formations and Faunas of South China. — J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, sec. 2, 1935, vol. 4, pt 2, p. 49–344.
- Kobayashi T. On the Kainellidae. — Jap. J. Geol. and Geogr., 1953, vol. 23, p. 37–61.
- Lochman Chr. Basal Ordovician Faunas from the Williston Basin, Montana. — J. Paleontol., 1964, vol. 38, N 3, p. 453–476.
- Palmer A.R. Cambrian trilobites of East-Central Alaska. — Geol. Surv. Prof. Pap., 1968, vol. 559-B, 115 p.
- Rasetti F. Upper Cambrian trilobites from the Levis conglomerate. — J. Paleontol., 1944, vol. 18, N 3, p. 581–587.
- Raymond P.E. New Upper Cambrian and Lower Ordovician trilobites from Vermont. — Proc. Boston Soc. Natur. Hist., 1924, vol. 37, p. 389–466.
- Raymond P.E. Upper Cambrian and Lower Ordovician Trilobita and Ostracoda from Vermont. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1937, vol. 48, N 8, p. 1079–1146.
- Shergold J.H. Late Upper Cambrian Trilobites from the Golabeds, Western Queensland. — Bull. Bur. Mineral Resour. Austral., 1971, bull. 112. 126 p., 19 pl.
- Shergold J.H. Late Cambrian and Early Ordovician Trilobites from Burke River structural Belt, Western Queensland, Australia. — Bull. Bur. Mineral. Resour. Austral., 1975, bull. 153, vol. 12. 251 p.
- Treatise on invertebrate paleontology. — Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas press, 1959. Pt O. Arthropoda 1. 560 p.
- Whittington H.B. Remopleuracea. — In: Treatise on invertebrate paleontology. Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas press, 1959. Pt O. Arthropoda 1, p. 0326–0334.
- Whittington H.B. Trilobites of the Ordovician Table Head Formation, Western Newfoundland. — Bull. Mus. Comp. Zool., 1965, vol. 132, N 4. 441 p.

Представители рода *Tolmachovia* Howell et Kobayashi, 1936 широко известны на Сибирской платформе [Любцов, 1958; Мягкова и др., 1963; Андреева, 1967; Марковский, Розова, 1975; Мягкова и др., 1977; Ядренкина и др., 1977; Огиенко, 1977; Бялый, 1977]. Узкий вертикальный диапазон и специфические черты внутреннего строения раковин, позволяющие производить определение любым специалистом в полевых условиях, делают этот род важной руководящей формой, которая характеризует кимайский горизонт, т.е. нижнюю часть снежногорского надгоризонта — подразделения, в объеме которого автор вслед за А.В. Розовой [1975, с. 69, 86] понимает средний отдел ордовика.

В статье описаны представители рода *Tolmachovia* с рек Кулюмбэ (бассейн р. Хантайка, сборы автора 1969, 1972 и 1973 гг.) и Мойеро (бассейн р. Котуй, сборы А.Г. Ядренкиной, Т.А. Москаленко и А.В. Каныгина, 1976 г.).

При первоописании *Tolmachovia concentrica* [Howell, Kobayashi, 1936, с. 60] дана следующая привязка к местности: "Правый берег р. Мойеро в 6 милях выше устья р. Укдамы". В настоящее время притока р. Мойеро с таким названием на карте не значится; однако находки *Tolmachovia concentrica* на р. Мойеро известны только в 4,5 км ниже устья рч. Бугарикта как по правому, так и по левому берегу реки. Поэтому можно предполагать, что группа А.В. Каныгина в 1976 г. повторила прежние находки *Tolmachovia concentrica*.

Как показали результаты обработки материала с р. Кулюмбэ, в стратотипе кимайского горизонта присутствуют остатки нового вида рода *Tolmachovia* — *T. glabra*, четко отличающегося от *T. concentrica* отсутствием концентрических складок на внутренних поверхностях створок в их передних отделах. Кроме того, в стратотипе нижележащего угорского горизонта (верхней части орхонского надгоризонта — нижнего отдела ордовика, по Розовой) обнаружены единичные экземпляры рибейриин, описанные автором к другим родам — *Ribeiria* Sharpe, 1853; *Pauropogma* Pojeta, Gilbert-Tomlinson et Shergold, 1977; *Ptychopegma* Pojeta, Gilbert-Tomlinson et Shergold, 1977.

Систематическая принадлежность представителей семейства *Ribeiriidae* Kobayashi, 1933 в течение долгого времени была дискуссионной. В основном преобладали две точки зрения: одни исследователи относили рибейриид к двустворкам (моллюскам), а другие — к ракообразным (членистоногим). Мнения отдельных исследователей по этому поводу изложены в работе Т. Кобаяси [Kobayashi, 1933, с. 309], присоединившегося ко второй точке зрения.

В настоящее время принадлежность рибейриид к моллюскам можно считать доказанной. Рядом зарубежных исследователей [Pojeta et al., 1972; Runnegar, Pojeta, 1974; Pojeta, Runnegar, 1976] предложено выделить группу, объединяющую отряды *Ribeirioida* и *Conocardioda*, в

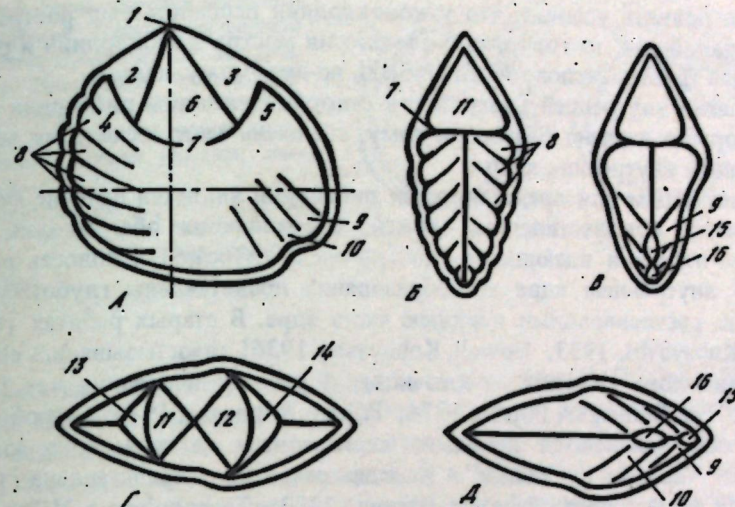
самостоятельный класс моллюсков *Rostroconchia*. Таксономическим признаком ранга класса, по мнению Дж. Пожета и Б. Раннегера, является наличие у конокардин непарного протоконха, связанного с обеими створками, что с самого начала (и в филогенезе, и в онтогенезе) обуславливало жесткое соединение створок. Предполагалось, что предшественниками ростококонхий были моноплакофоры облика *Anabarella Vostokova*, 1962; в дальнейшем же ростококонхий дали начало двухстворчатым и лопатоногим моллюскам.

Я. И. Старобогатов [1977] подверг критике взгляды Дж. Пожета и Б. Раннегера, показав, что исходной формой раковины рибейриид и конокардин может быть только ее двухстворчатое состояние с подвижным соединением створок. Таким образом, представители этих групп, по мнению Я.И. Старобогатова, являются aberrantными, далеко специализированными формами двухстворок, в не их предшественниками. Поэтому они должны быть оставлены в качестве подотрядов в составе класса *Bivalvia* (надотряд *Septibranchia Pelseener*, 1889, отряд *Conocardiida Neumayr*, 1891, подотряды *Ribeiriina Kobayashi*, 1933, и *Conocardiina Neumayr*, 1891).

Автор настоящей статьи принимает точку зрения Я.И. Старобогатова и пользуется его системой.

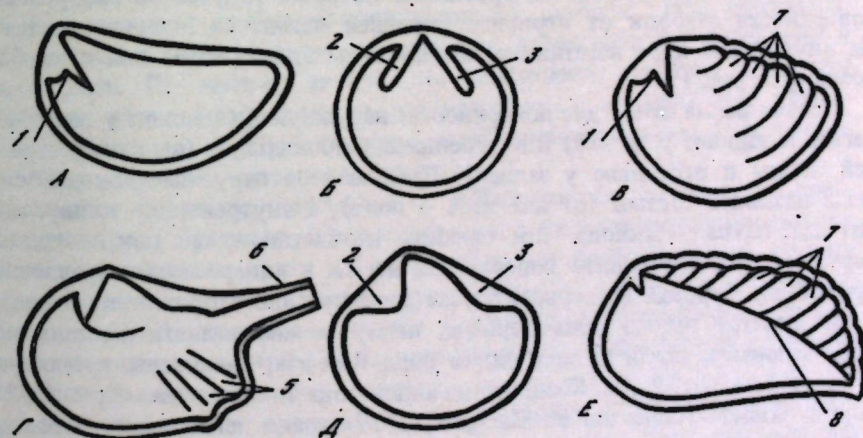
Внешний облик раковины рибейриин весьма схож с обликом раковин остальных двухстворок; поэтому раковина рибейриин может быть описана в терминах, применяемых при описании двухстворчатых моллюсков. Отличие состоит лишь в том, что створки раковин рибейриин были жестко соединены друг с другом, вследствие чего раковина не имела возможности раскрываться. Циркуляция воды в мантийной полости обеспечивалась или небольшой узкой щелью, идущей на протяжении переднего, брюшного и заднего краев раковины, или (если у брюшного края створки были соединены постоянно) зияниями в области переднего и заднего краев (или только в области заднего края). Так, у представителей рода *Tolmachovia* щель между створками на всем протяжении переднего, брюшного и заднего краев раковины, по-видимому, отсутствовала; лишь в области задне-нижнего угла имелись два зияния, образованные расхождением краев створок в этих местах (рис. 1). Вследствие этого на каждой створке соответственно друг против друга располагаются две складки, диагонально идущие вверх и вперед от задне-нижнего угла раковины.

Ростров у рибейриин, как правило, не наблюдается. Исключением является только один вид рода *Technophorus* — *T. Milleri* Pojeta et Runnegar, 1976, у представителей которого имеется ростокоподобная трубка в области задне-верхнего угла раковины (рис. 2, Б). Однако трудно сказать, является ли эта трубка гомологичной роstrу конокардин. Здесь необходимо упомянуть, что в отношении передне-задней ориентации раковины рибейриин разногласий как будто нет; ориентировка, которой следует автор, является общепринятой [Pojeta, Runnegar, 1976; Старобогатов, 1977]. В отношении же конокардин дело обстоит сложнее. Дж. Пожета и Б. Раннегер [Pojeta, Runnegar, 1976] следуют тем исследователям, которые передним считали контрростральным конец раковины. Однако более убедительными кажутся доводы, высказанные в пользу противоположной ориентации [Наливкин, 1974; Старобогатов, 1977].



Р и с. 1. Морфология раковины *Tolmachovia coccintrica* Howell et Kobayashi, 1936 (схематизировано)

А — вид внутренней поверхности правой створки (левая створка удалена), Б — поперечное сечение раковины, впереди от плоскости сечения, обозначенной вертикальной штрих-пунктирной линией, В — поперечное сечение раковины, сзади от плоскости сечения, Г — продольное сечение раковины, вверх от плоскости сечения, обозначенной горизонтальной штрих-пунктирной линией, Д — продольное сечение раковины, вниз от плоскости сечения; 1 — макушка, 2 — передняя пегма, 3 — задняя пегма, 4 — передняя клавикулярная полость, 5 — задняя клавикулярная полость, 6 — умбональная полость, 7 — боковой гребень, 8 — концентрические складки, 9 — задняя диагональная складка, 10 — передняя диагональная складка, 11 — кливус передней пегмы, 12 — кливус задней пегмы, 13 — арка передней пегмы, 14 — арка задней пегмы, 15 — заднее зияние, 16 — переднее зияние



Р и с. 2. Внутреннее строение раковины у представителей некоторых родов рибейриин (вид внутренней поверхности правой створки, левая удалена; схематизировано)

А — *Ribeirina apusoides* Schubert et Waagen, 1903, Б — *Technophorus milleri* Pojeta et Runnegar, 1976, В — *Ischyrinia winchelli* Billings, 1866, Г — *Puropegma jelli* (Pojeta et Runnegar), 1976, Д — *Cymatopegma semiplicatum* Pojeta, Gilbert-Tomlinson et Shergold, 1977, Е — *Kimorepegma pinnatum* Pojeta, Gilbert-Tomlinson et Shergold, 1977; 1 — аркальная борозда, 2 — передняя пегма, 3 — задняя пегма, 4 — боковой гребень, 5 — диагональные складки, 6 — ростокоподобная трубка, 7 — концентрические складки, 8 — диагональный киль

Но если принять условие, что у конокардин передним был роstralный конец раковины, то говорить о гомологии рostra конокардин и роstralной подобной трубки *Technophorus milleri*, по-видимому, нельзя.

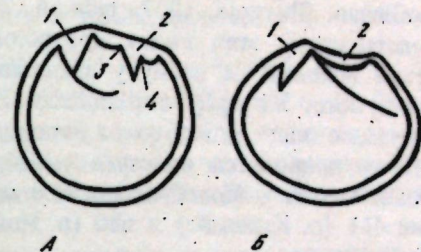
Строение внутренней поверхности створок раковины рибейрин может быть хорошо изучено благодаря тому, что очень часто их остатки встречаются в виде внутренних ядер.

Характерным для представителей рибейрин является наличие мощных поперечных обызвествленных тяжей, соединяющих обе створки в их верхнем отделе и вдающихся (иногда очень глубоко) в полость раковины. На внутреннем ядре эти образования представлены глубокими вырезками, расчленяющими верхнюю часть ядра. В старых работах [Ulrich, 1894; Kobayashi, 1933; Howell, Kobayashi, 1936] тажи назывались *clavicles* (от латинского *clavicula* — ключица). В работах последних лет [Pojeta et al., 1972; Runnegar, Pojeta, 1974; Pojeta, Runnegar, 1976; Старобогатов, 1977] они называются пегмами; термин взят из греческого языка и означает "связка", "полка". Иногда отчетливо представлена только передняя пегма: роды *Ribeiria* Sharpe, 1853; *Technophorus* Miller, 1889 (см. рис. 2); в ряде же случаев наблюдаются две хорошо выраженные пегмы — передняя и задняя: роды *Ischyrinia* Billings, 1866; *Tolmachovia* Howell et Kobayashi, 1936; *Pauropegma* Pojeta, Gilbert-Tomlinson et Shergold, 1977 (см. рис. 2). Благодаря наличию пегм полость раковины в ее верхнем отделе разделяется на две (при одной, передней пегме) или на три (при двух пегмах) полости. Предлагается переднюю и заднюю (если таковая имеется) полости называть клавикулярными, а среднюю — умбональной (от лат. *umbo* — макушка). На внутреннем ядре эти полости, естественно, будут выражены в виде выступов. Умбональная полость у представителей рода *Tolmachovia* по бокам ограничена от остальной полости раковины боковыми гребнями, которые тянутся по внутренней поверхности створок от вершины передней пегмы до вершины задней. На внутреннем ядре негативным выражением этих гребней являются борозды (см. рис. 1).

Каждая пегма имеет две поверхности: наружную (переднюю у передней пегмы и заднюю у задней) и внутреннюю, умбональную (заднюю у передней пегмы и переднюю у задней). Предлагается наружные поверхности пегм называть ареями (от лат. *area* — поле), а внутренние — кливусами (от лат. *clivus* — склон). Эти термины необходимы, так как иногда на наружной или внутренней поверхности пегмы в поперечном направлении происходит борозда (в первом случае ареальная, во втором кливальная). Если имеется только одна борозда, пегму можно назвать двудольной, как, например, почти у всех видов рода *Ribeiria*, имеющих ареальную борозду (см. рис. 2, А). К одного из видов рода *Tolmachovia* — *T. corbetti* Pojeta, Gilbert-Tomlinson et Shergold, 1977 задняя пегма имеет борозды и на арее, и на кливусе; очевидно, в этом случае пегму можно называть трехдольной (рис. 3, А). Представляется, что в дальнейшем эти морфологические признаки будут иметь важное таксономическое значение.

Необходимо заметить, что разделение верхнего отдела раковины на отдельные полости не является характерным только для рибейрин. В ряде случаев эта особенность наблюдается и у некоторых "обычных" двустворок. Например, Э.О. Ульрих [Ulrich, 1894] в табл. XLII, фиг. 38—

Рис. 3. Внутреннее строение раковины у представителей *Tolmachovia corbetti* Pojeta, Gilbert-Tomlinson et Shergold, 1977 (А) и *Tolmachovia belfordi* Pojeta, Gilbert-Tomlinson et Shergold, 1977 (Б); вид внутренней поверхности правой створки, левая удалена; схематизировано
1 — передняя пегма; 2 — задняя пегма; 3 — кливальная борозда задней пегмы; 4 — ареальная борозда задней пегмы



40 изобразил внутреннее строение *Ctenodonta planodorsata* [Ulrich, 1892], у которой наряду с таксонотным строением замка имеется разделение верхнего отдела раковины на три полости "сильными ребрами" (*strong ridges*) [Там же, с. 590], причем передняя и задняя полости при жизни моллюска, очевидно, были целиком заняты аддукторными мускулами. У изображенных на той же таблице (фиг. 20—25) представителей другого рода *Clidophorus* Hall, 1847 (*C. neglectus* Hall, 1847) наблюдаются "клавикулы" (*clavicles*) [Там же, с. 608] — вертикальные гребни на внутренней поверхности створок в их верхнем отделе, идущие вниз непосредственно впереди от макушки. При этом на фиг. 24, представляющей собой вид внутреннего ядра сверху, отчетливо виден "отпечаток зубчатого замка" (*impression of the denticulated hinge*, см. объяснение к этой таблице), что с достоверностью указывается на принадлежность данного рода к обычным двустворкам, а не к рибейринам. Таким образом, упомянутые гребни на внутренних поверхностях створок представляют собой нечто вроде "ребер жесткости"; однако можно предполагать, что в дальнейшем вертикальные гребни противоположных створок стали срастаться, превращаясь в те самые пегмы, которые наблюдаются у рибейрин и конокардин. По мнению автора, эти особенности строения раковины указанных выше видов следует рассматривать в качестве еще одного доказательства того, что исходным состоянием раковины "роstralконный" было подвижное сочленение створок.

Отпечатки педальных мускулов у рибейрин (в частности, у представителей рода *Tolmachovia*) располагаются кольцеобразно на стенках умбональной полости сразу же выше боковых гребней в виде тонких струек. Отпечатков паллиальной мускулатуры у рибейрин обычно не наблюдается. Аддукторные мускулы полностью редуцированы, так как в верхнем отделе раковины ее створки жестко соединены друг с другом.

Концентрические складки, которые можно видеть на наружных поверхностях створок у представителей некоторых родов, иногда прослеживаются и на внутренних поверхностях створок. Так, они хорошо представлены на внутреннем ядре у *Tolmachovia concentrica* (табл. XXVIII, фиг. 7—9; рис. 1). Интересно отметить, что если у представителей упомянутого вида эти складки имеются только в переднем отделе створок, то у *Cymatopigma semiplicatum* Pojeta, Gilbert-Tomlinson et Shergold, 1977 и *Kimopigma pinnatum* Pojeta, Gilbert-Tomlinson et Shergold, 1977 (см. рис. 2, Д, Е) они располагаются только на заднем поле [Pojeta, Gilbert-

Tomlinson, Shergold, 1977, табл. 6, 7, 16]. Передне-задняя ориентация у представителей этих видов контролируется наличием передней пегмы, весьма похожей на пегму у представителей рода *Ribeiria* Sharpe, 1853. Кроме того, *Kimoregma pinnatum* характеризуется присутствием диагонального кила, идущего от макушки к задне-нижнему углу створки.

Ниже приводится описание рибейрии Сибирской платформы. Коллекции хранят в Монографическом музее ИГиГ СО АН СССР под номерами 411 (р. Кулюмбэ) и 680 (р. Мойеро). Фотоизображения выполнены В.Г. Кашпиным.

ТИП MOLLUSCA

КЛАСС BIVALVIA

НАДОТЯД SEPTIBRANCHIA PELSENEER, 1889

ОТЯД CONOCARDIIDA NEUMAYR, 1891

ПОДОТЯД RIBEIRIINA KOBAYASHI, 1933

НАДСЕМЕЙСТВО ISCHYRINIOIDEA KOBAYASHI, 1933

СЕМЕЙСТВО TOLMACHOVIIDAE STAROBOGATOV, 1977

Род *Tolmachovia* Howell et Kobayashi, 1936

Tolmachovia concentrica Howell et Kobayashi, 1936

Табл. XXVIII, фиг. 7–9, рис. 1

Tolmachovia concentrica: Howell, Kobayashi, 1936, с. 60, рис. 1–4; Pojeta, Runnegar, 1976, с. 62, табл. 16, фиг. 1–10; табл. 17, фиг. 1–7, 9–11.

Голотип — музей Принстонского университета, США, экз. 1849/2027а, изображенный Б.Ф. Хоуэллом и Т. Кобаяси [Howell, Kobayashi, 1936] на рис. 1, 2. Средний ордовик; северная часть Сибирской платформы, р. Мойеро.

Диагноз. "Толмачовии с узкими пегмами и морщинистым concentрическим орнаментом на передней части раковины" [Pojeta, Runnegar, 1976, с. 62].

Размеры, мм

Экз. №	Д	В
2/680	12,50	9,15
1/680	7,80	5,60

Сравнение. От описываемого ниже вида *Tolmachovia glabra* S. Rosov, sp. nov. отличается присутствием concentрических складок на внутренних поверхностях створок в их передних отделах и гораздо более мощными пегмами, из которых задняя расположена вертикально (у *T. glabra* она наклонена вперед, в сторону умбональной полости).

Распространение. Средний ордовик (=снежногорский надгоризонт), кимайский горизонт; северная часть Сибирской платформы.

Местонахождение и материал. Р. Мойеро, левый берег в 4,5 км ниже устья рч. Бугарикта, обн. 74 [Мягкова и др., 1963, с. 12–13]. 8 внутренних ядер удовлетворительной сохранности.

Tolmachovia glabra S. Rosov, sp. nov.

Табл. XXVIII, фиг. 1; табл. XXIX, фиг. 1–12; рис. 4

Голотип — ИГиГ, экз. № 880/411, табл. XXV, фиг. 6–11. Средний ордовик (=снежногорский надгоризонт), кимайский горизонт; северо-запад Сибирской платформы, р. Кулюмбэ (среднее течение), правый берег в 0,5 км ниже Угорского силла, слой с фауной 78д [Марковский, Розова, 1975, с. 59].

Диагноз. Толмачовии с узкими пегмами, из которых задняя слегка наклонена вперед; без concentрических складок на всей протяженности створок.

Описание. Очертание створок в целом овальное, с несколько выступающей, расположенной центрально или слегка смещенной вперед макушкой. Concentрических складок ни на наружной, ни на внутренней поверхностях створок не имеется. Передняя пегма узкая, вертикальная, глубокая; задняя пегма также узкая, но обычно значительно меньше вдается в полость раковины и расположена косо (слегка наклонена вперед). Диагональные складки выражены отчетливо, они плавно выполаживаются вперед и назад. Задняя складка обычно гораздо массивнее. Боковые гребни хорошо выражены; сразу же выше них на боковых поверхностях умбональной полости отчетливо видны concentрические струйки — следы прикрепления pedalной мускулатуры (экз. № 630/411, табл. XXIX, фиг. 1).

Размеры, мм

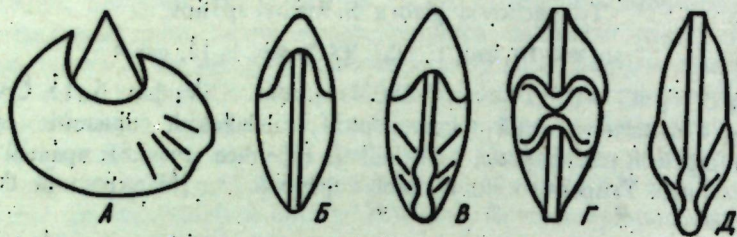
Экз. №	Д	В	Ш
630/411	13,60	10,95	5,15
880/411	9,19	6,70	3,35
голотип			
881/411	6,60	4,80	2,70
888/411	4,75	3,40	2,05

Изменчивость. Значительную вариабельность экземпляров по величине, вероятно, следует приписать возрастной изменчивости. Различно выражен рельеф внутренней поверхности створок: у некоторых внутренних ядер диагональные складки уплощены и поверхность ядра представляется почти гладкой; у других же, наоборот, складки как бы вздуты и борозда между ними выражена отчетливо. В большой степени варьирует величина задней пегмы: у большинства экземпляров она была меньше передней и наклонена вперед, но у некоторых была почти равна передней и ее расположение было близким к вертикальному.

Сравнение. От типового вида *Tolmachovia concentrica* Howell et Kobayashi, 1936 отличается отсутствием concentрических складок на наружной и внутренней поверхностях створок, более узкими пегмами, наклоненностью задней пегмы вперед.

От *Tolmachovia corbetti* Pojeta, et Gilbert-Tomlinson, 1977 [Pojeta, Gilbert-Tomlinson, 1977, с. 32, табл. 29, фиг. 8–11] отличается узкой, наклоненной вперед задней пегмой и наличием двух диагональных складок на внутренней поверхности створок. У *T. corbetti* задняя пегма широкая, вертикальная и трехдольная — с кливальной и ареальной бороздами (см. рис. 3, А); диагональные складки отсутствуют.

От *Tolmachovia belfordi* Pojeta, Gilbert-Tomlinson et Shergold, 1977



Р и с. 4. Очертания внутреннего ядра у представителей *Tolmachovia glabra*, sp. nov.
А — вид внутреннего ядра слева; Б — вид спереди; В — вид сзади; Г — вид сверху;
Д — вид снизу

[Pojeta et al., 1977, с. 25, табл. 14, фиг. 1–31] отличается также характером задней пегмы и диагональных складок. У *T. belfordi* задняя пегма очень широкая, уплощенная на вершине; имеется только одна диагональная складка.

З а м е ч а н и е. Совместное нахождение трилобитов рода *Carolinites* Kobayashi, 1940 в одних слоях с *T. glabra* и *T. corbetti* позволяет ставить вмещающие толщи на один стратиграфический уровень, сопоставляемый с аргеником западно-европейской шкалы. В одних слоях с *T. belfordi* обнаружены трилобиты — "агностиды, азафеллоиды, лейостегии и кайнеллоиды, которые указывают на тремадокский (датсониян? ранний ордовик) возраст" [Pojeta et al., 1977, с. 25]. Таким образом, эти исследователи ставят *T. belfordi* на более низкий стратиграфический уровень, чем *T. corbetti*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний ордовик (=снежногорский надгоризонт), кимайский горизонт; северо-западная часть Сибирской платформы.

М е с т о н а х о ж д е н и е и м а т е р и а л. Р. Куломбз, правый берег в 0,6–0,3 км ниже по течению реки от Угорского силла, слои с фауной 78–81 [Марковский, Розова, 1975, с. 59–60]. Около 100 экземпляров, представленных внутренними ядрами.

Род *Pauropegma* Pojeta, Gilbert-Tomlinson et Shergold, 1977

Pauropegma jelli (Pojeta et Runnegar), 1976

Табл. XXVIII, фиг. 2

Tolmachovia ? jelli: Pojeta, Runnegar, 1976, с. 62, табл. 14, фиг. 9–19.

Pauropegma jelli: Pojeta et al., 1977, с. 23, табл. 12, фиг. 16, 17; табл. 15, фиг. 9–18; табл. 17, фиг. 1–16; табл. 18, фиг. 1–16; табл. 19, фиг. 1.

О п и с а н и е. Передняя пегма широкая, клиновидная (угол между ее ареальной и кливальной поверхностями составляет около 45°); задняя пегма очень широкая (угол между кливальной и ареальной поверхностями тупой, около 130°). Ареолы располагаются горизонтально, так что клавикулярных полостей, по существу, нет. Боковые гребни отчетливо выражены только в их передних отделах. Ширина общей полости раковины в передней ее части больше, чем в задней.

Размеры ввиду плохой сохранности образца не приводились.

З а м е ч а н и е. От изображенного в работе Дж. Пожета и Б. Раннегера

голотипа [Pojeta, Runnegar, 1976, табл. 14, фиг. 9–12] экземпляр с р. Куломбз отличается меньшей шириной передней пегмы (у голотипа угол между ареальной и кливальной поверхностями ее составляет 70°).

От представителей этого же вида, изображенных в работе Дж. Пожета, Дж. Джилберт-Томлинсона и Дж. Шергольда [Pojeta et al., 1977], также отличается меньшей шириной передней пегмы, проявляя наибольшее сходство с ядром, изображенным табл. 17, фиг. 1.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний ордовик, варендиан, Австралия. Нижний ордовик (=орхонский надгоризонт), угорский горизонт; северо-западная часть Сибирской платформы.

М е с т о н а х о ж д е н и е и м а т е р и а л. Р. Куломбз, правый берег в 0,8 км ниже по течению от Угорского силла, слои с фауной 76а [Марковский, Розова, 1975]. Одно внутреннее ядро плохой сохранности.

НАДСЕМЕЙСТВО TECHNORHOROIDEA MILLER, 1889

СЕМЕЙСТВО RIBEIRIIDAE KOBAYASHI, 1933

Род *Ribeiria* Sharpe, 1853

Ribeiria huckitta Pojeta, Gilbert-Tomlinson et Shergold, 1977

Табл. XXVIII, фиг. 5, 6

Ribeiria huckitta: Pojeta et al., 1977, с. 14, табл. 3, фиг. 1, 2; табл. 4, фиг. 3–5, 10–12.

О п и с а н и е. Створки имеют эллиптическое очертание. Макушка слегка смещена вперед. Пегма узкая, косо наклонена вперед, с небольшой ареальной бороздой (?). Спинной край позади макушки слегка вогнут. Боковые гребни едва заметны. Брюшной край округлен. Внутренняя поверхность створок гладкая.

Р а з м е р ы, мм

Экз. №	Д	В
396/411	10,65	8,00

С р а в н е н и е. От типового вида *Ribeiria pholadiformis* Sharpe, 1853 [Pojeta, Runnegar, 1976, с. 50, табл. 7, фиг. 3–16] отличается меньшей вогнутостью спинного края позади макушки и меньшей вытянутостью раковины в передне-заднем направлении.

От близкого вида *Ribeiria compressa* Whitfield, 1886 [Pojeta, Runnegar, 1976, с. 51, табл. 8, фиг. 1–5] отличается меньшей величиной и меньшим наклоном пегмы, а также другими очертаниями брюшного края (большей кривизной его в передней части, в то время как у *R. compressa* кривизна брюшного края равномерна или интенсивнее выражена в задней части).

От *Ribeiria apusoides* Schubert et Waagen, 1903 [Pojeta, Runnegar, 1976, с. 50, табл. 6, фиг. 7] отличается меньшей величиной пегмы и меньшей вытянутостью раковины в передне-заднем направлении.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний кембрий, пайнтоний, Австралия. Нижний ордовик (=орхонский надгоризонт), угорский горизонт, северо-западная часть Сибирской платформы.

М е с т о н а х о ж д е н и е и м а т е р и а л. Р. Куломбз, правый берег в 0,75–0,8 км ниже по течению от Угорского силла, слои с фауной 76а и 76б [Марковский, Розова, 1975]. Два внутренних ядра плохой сохранности.

Ptychopegma burgeri Pojeta,
Gilbert-Tomlinson et Shergold, 1977

Табл. XXVIII, фиг. 3—4

Ptychopegma burgeri: Pojeta, 1977, с. 19, табл. 9, фиг. 10—21.

О п и с а н и е. Створки имеют эллиптическое очертание; на их наружной поверхности наблюдаются крупные, хорошо выраженные концентрические складки (в количестве 6—7), проходящие по всей протяженности створок. Пегма широкая, вертикальная.

Размеры, мм

Экз. №	Д	В
443/411	8,50	6,75
444/411	7,40	4,90

З а м е ч а н и е. От австралийских представителей вида *Ptychopegma burgeri* [Pojeta et al., 1977] экземпляры с р. Кулумбэ отличаются только более резкой выраженностью концентрических складок. Пегмы на них не видны, так как оба образца представляют собой наружные ядра.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний ордовик, датсониян и варендиан, Австралия. Нижний ордовик (=орхонский надгоризонт), угорский горизонт; северо-западная часть Сибирской платформы.

М е с т о н а х о ж д е н и е и м а т е р и а л. Р. Кулумбэ, правый берег в 0,75 км ниже по течению от Угорского силла, слой с фауной 76в [Марковский, Розова, 1975]. Два наружных ядра плохой сохранности.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреева О.Н. Нижнеордовикские отложения севера Сибирской платформы. — В кн.: Биостратиграфический сборник. Л.: Недра, 1967, с. 12—26. (Тр. ВСЕГЕИ. Н.С.; Т. 129, вып. 3).
- Бялый В.И. Биостратиграфия пограничных отложений нижнего и среднего ордовика на юге Сибирской платформы. — В кн.: Проблемы стратиграфии ордовика и силура Сибири. Новосибирск: Наука, 1977, с. 59—67. (Тр. ИГиГ; Вып. 372).
- Лубцов В.В. О новых находках и стратиграфическом положении *Tolmachovia concentrica* Kobayashi (класс Crustacea) из ордовикских отложений Восточной Сибири. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1958, № 4, с. 88—89.
- Марковский В.А., Розова А.В. Норильско-Игарский стратиграфический район. Литостратиграфия. — В кн.: Стратиграфия ордовика Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1975, с. 51—82. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 200).
- Мягкова Е.И., Нестор Х.Э., Эйнасто Р.Э. Разрез ордовика и силура реки Мойеро. Новосибирск: Наука, 1977. 176 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 303).
- Мягкова Е.И., Никифорова О.И., Высоцкий А.А., Ивановский А.Б. Стратиграфия ордовикских и силурийских отложений долины р. Мойеро. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 65 с.
- Наливкин Б.В. Экология и систематика некоторых девонских двусторчатых моллюсков. — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом (палеонтологические проблемы). Новосибирск: Наука, 1974, с. 62—72. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 84).
- Озенико Л.В. Биостратиграфическое расчленение нижнего ордовика в южной части Сибирской платформы. — В кн.: Проблемы стратиграфии ордовика и силура Сибири. Новосибирск: Наука, 1977, с. 43—59. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 372).
- Розова А.В. Норильско-Игарский стратиграфический район. Биостратиграфия. — В кн.: Стратиграфия ордовика Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1975, с. 82—96. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 200).

- Старобогатов Я.И. Систематическое положение конокардинд и системы палеозойских Septibranchia (Bivalvia). — Бюл. МОИП. геол., 1977, т. 52 (4), с. 125—139.
- Ядренкина А.Г., Каныгин А.В., Москаленко Т.А., Семенова В.С. Стратиграфическое расчленение ордовикских отложений Сибирской платформы. — В кн.: Новые материалы по стратиграфии и палеонтологии Сибири. Новосибирск: Наука, 1978, с. 42—54. (Тр. СНИИГГиМС; Вып. 260).
- Hovell B.F., Kobayashi T. A new notostracan genus from the Ordovician of Siberia. — Carnegie Mus. Ann., 1936, vol. 25, p. 59—61.
- Kobayashi T. Faunal study of the Wanwanian (basal Ordovician) series with special notes on the Ribeiriidae and the ellesmereoceroids. — J. Tokyo Imp. Univ. Fac. Sci., sec. 2, 1933, vol. 3, pt 7, p. 249—328.
- Pojeta J., Gilbert-Tomlinson J. Australian Ordovician Pelecypod Molluscs. — Bull. Bur. Miner. Resour., Geol. and Geophys. 1977, bull. 174. 60 p.
- Pojeta J., Gilbert-Tomlinson J., Shergold J.H. Cambrian and Ordovician Rostroconch Molluscs from Northern Australia. — Bull. Bur. Miner. Resour., Geol. and Geophys., 1972, bull. 171. 51 p.
- Pojeta J., Runnegar B. The paleontology of Rostroconch mollusks and the early history of the Phylum Mollusca. — Geol. Surv. Prof. Pap., Washington, 1976. 84 p.
- Pojeta J., Runnegar B., Morris N.J., Newell N.D. Rostroconchia: a new class of bivalved mollusks. — Science, 1972, vol. 177, N 4045, p. 264—267.
- Runnegar B., Pojeta J. Molluscan phylogeny: the paleontological viewpoint. — Science, 1974, vol. 186, p. 311—317.
- Unich E.O. The Lower Silurian Lamellibranchia of Minnesota. — In: Geology of Minnesota, Paleontology: Final Rep., Minneapolis: Geol. and Natur. Hist. Surv. of Minnesota, 1894, vol. 3, pt II.

УДК 563.668+563.713

Т.А. Саютина

К ВОПРОСУ О СХОДСТВЕ И РАЗЛИЧИИ НЕКОТОРЫХ АРХЕОЦИАТ С ВОЗМОЖНЫМИ СТРОМАТОПОРАТАМИ ИЗ НИЖНЕГО КЕМБРИЯ

Некоторые известковые проблематичные корковые образования были предположительно отнесены нами к строматопоратам (новое семейство Khasaktiidae) [Саютина, 1980]. Морфологически их остатки очень просты и похожи на остатки одностенных археоциат, с которыми они встречаются совместно в биогермных фациях нижнего кембрия Сибирской платформы и Западной Монголии. Поэтому нам представляется интересным специально разобрать вопрос об их сходстве и различии.

Корковые хасактииды имели неправильную причудливую форму, их ценостеум расщеплен на отдельные пластины, нередко с краями, отогнутыми от субстрата (табл. XXX, фиг. 3). Возможно, они имели блюдцевидную или корытоподобную форму, так как в разрезе иногда наблюдаются замкнутые овальные очертания (табл. XXX, фиг. 4). Пластины толщиной до 5 мм имели везикулярную, волнистую или складчатую с колпачковидными столбиками и грядками мезоструктуру. Компактные скелетные постройки, лишенные промежутков, позволяют предположить, что оставившее их животное образовывало колонии, имевшие вид тонкой пленки, выделявшей скелет нижней базальной поверхностью.

Среди археоциат одностенные встречаются как среди правильных (подкл. Regulares), так и среди неправильных (подкл. Irregulares). Среди

неправильных археоциат сходство с родом *Khasaktia* обнаруживает род *Batchatocyathus*. Это название было впервые предложено А.Г. Вологдиным [1940] для одностенных кубков неправильной формы с сильными вздутиями и тонкой стенкой (0,12–0,20 мм толщиной), пронизанной редкими порами. Внутренняя полость кубков пересекается выпуклыми сверху пленками пузырчатой ткани. И.Т. Журавлева [1960] указывает на изменчивость формы кубков *Batchatocyathus* и на различную степень пористости его стенки. Ею описаны три модификации, относимые к роду *Batchatocyathus*, которые рассматриваются как формы внутривидовой изменчивости. Первые две группы обнаруживают на первый взгляд сходство с некоторыми сечениями *Khasaktia* в шлифах (табл. XXX, фиг. 1, 3; табл. XXI, фиг. 3а). Они сопоставимы по размерам, пленки пузырчатой ткани *Batchatocyathus* похожи на расщепленные пластины ценостеума *Khasaktia*, а отсутствие у последнего пор может быть истолковано как случайное при их редком расположении в стенке куба. Однако эти два рода имеют разную мезоструктуру скелета, что позволяет различать их даже по небольшим обрывкам в случайных срезах. Стенка *Khasaktia* состоит из чередования темных и светлых полос кальцита различной толщины. Темные слои (100–200 мкм) с гладкой нижней и неровной бугристой верхней поверхностью, светлые слои (25–30 мкм) более постоянны по толщине, расположение слоев определяет везикулярную структуру пластины (табл. XXX, фиг. 5).

Размер кальцитовых зерен достигает 2 мкм.

Складчатую и складчато-грядовую мезоструктуру мы не рассматриваем, так как она резко отличается от структуры стенки *Batchatocyathus*. Стенка *Batchatocyathus* (табл. XXXI, фиг. 3б) имеет типичное для археоциат строение: это тонкая (0,2 мм) первичная стенка, лишенная вторичного скелетного утолщения, с уплотненным темным слоем, также состоит из чередования темных и светлых слоев, однородных по толщине (15–20 мкм) и окраске; размер слагающих их кальцитовых зерен меньше, чем у *Khasaktia*, и равен 0,01–0,02 мкм.

В случае вторичного скелетного утолщения стенки (табл. XXXI, фиг. 4) наблюдаются слабые концентрические слои, так как процесс образования утолщения, вероятно, был прерывистый, однако возникающая слоистость значительно тоньше, чем у хасактий.

Род *Vittia*, имеющий пленочный ценостеум, сравним с войлокообразными образованиями, которые встречаются на стенках археоциат и принимаются некоторыми исследователями за их выросты. Случай поселения *Vittia* на археоциате вероятен, но для этого рода характерными образованиями являются дентикулы и плотные столбики, не наблюдаемые в войлоковидной ткани археоциат (табл. XXXI, фиг. 1).

Морфологически сходными оказываются еще два рода: *Drosdovia* Sayutina и *Kameschkovia* Vologdin. Для последнего характерно несколько беспорядочное навивание пористых камер, однако с тенденцией к образованию центральной полости. Род *Drosdovia* отличается направленным навиванием камер, они надстраиваются одна над другой с образованием стволков. Пористой является только последняя камера — камера роста, но стенка быстро утолщается и поры зарастают. Толщина стенки *Drosdovia* значительно превышает таковую у *Kameschkovia* и имеет слоистое складчато-столбчатое строение (табл. XXXI, фиг. 5).

Семейство *Khasaktiidae* объединяет группу организмов, связанных между собой определенным морфологическим сходством, а именно единой мезоструктурой. Внутри семейства рода образуют морфологический ряд, крайними членами которого являются рода *Vittia* и *Drosdovia*. Каждому из родов, кроме ветвистых *Edelsteina* и *Račkovskia*, соответствуют морфологические аналоги как среди строматопорат, так и среди археоциат. Хасактииды занимают промежуточное положение между строматопоратами и археоциатами. Археоциаты относятся И.Т. Журавлевой и Е.И. Мягковой к новому царству *Archaeata*. Хасактиид, вероятно, также следует относить к *Archaeata*, а так как они близки, как нам кажется, к палеозойским строматопоратам, то тем самым можно поставить вопрос о принадлежности палеозойских строматопорат к *Archaeata*.

В статье были использованы как материалы автора (кол. № 3302, 3900, хранится в Палеонтологическом институте АН СССР), так и шлифы из коллекции И.Т. Журавлевой, которой автор выражает глубокую благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

- Вологдин А.Г. Археоциаты. — В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фауны СССР. М.: Гостеолтехиздат, 1940, т. 1. Кембрий, с. 1–193.
Журавлева И.Т. Археоциаты Сибирской платформы. М.: Наука, 1960. 344 с.
Саяпина Т.А. Раннекембрийское семейство *Khasaktiidae* fam. nov. — возможные строматопораты. Палеонтол. журн., 1980, с. 13–28.

УДК 56.01:561.38

М.А. Сенкевич

К ВОПРОСУ О СТРОЕНИИ ЛЕПИДОФИТОВ

Появление первых лепидофитов в Казахстане еще в жединском веке, связанное с благоприятной палеогеографической обстановкой, существовавшей в этом регионе, обусловило широкое распространение представителей плауновидных в течение всего девонского периода [Дубатовов и др., 1977]. Эта группа растений как по разнообразию таксонов, так и по количеству доминантов играет главную роль в составе флоры девона Казахстана. Особенности строения плауновидных: наличие листьев, после опадения которых оставался специфический узор на поверхности стеблей, лигулы, расположение спорангиев на адаксиальной стороне спорофиллоидов или в стробилах — имеют систематическое значение и важны для определения таксонов.

Широкий ареал, кратковременное существование индивидуумов, господство плауновидных не только в девонской, но и каменноугольной флорах, особенно в Евразийской ботанико-географической области, позволяют рассматривать эту группу как одну из основных для целей биостратиграфии и корреляции отложений.

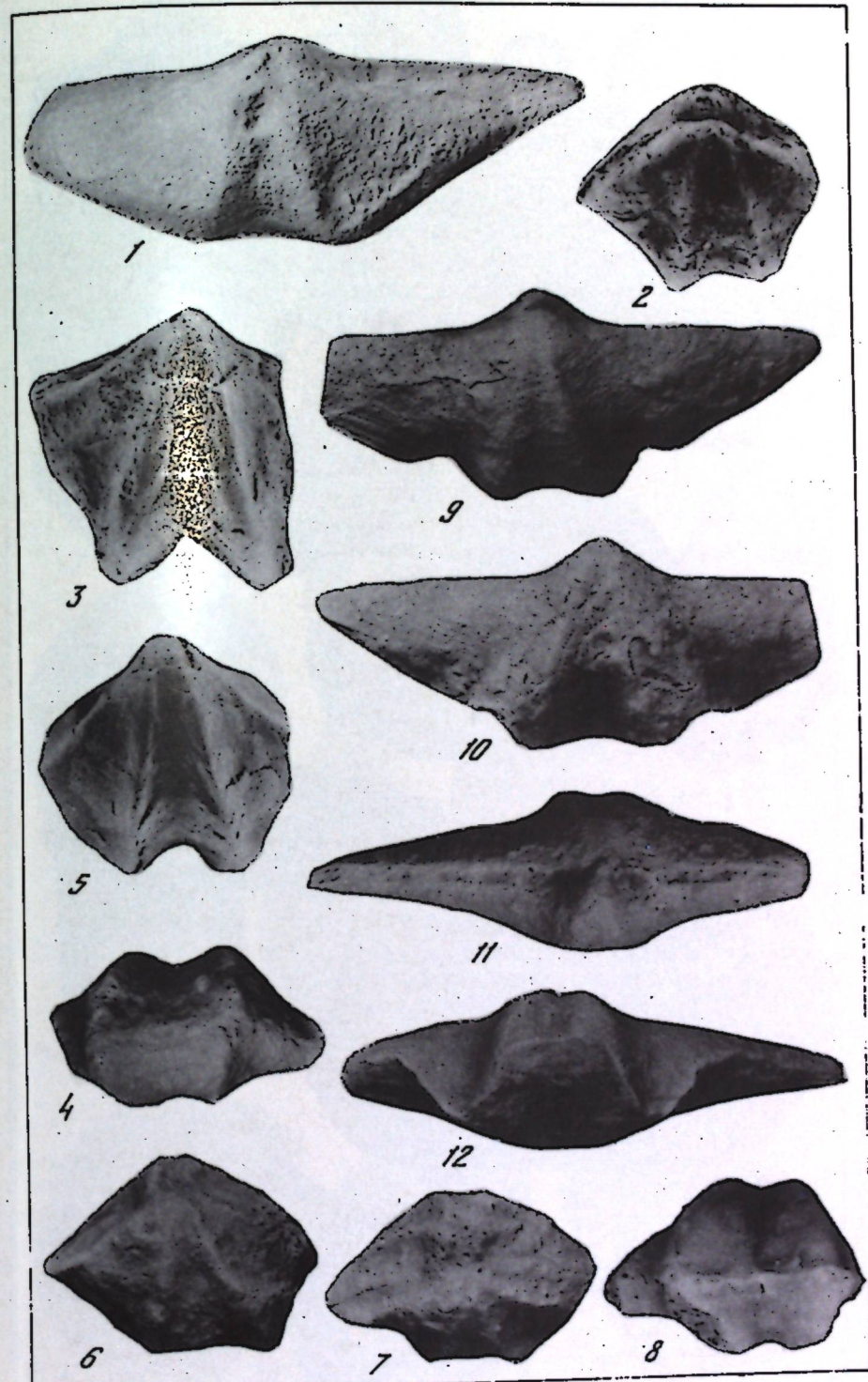
Используя довольно обильный каменный материал по плауновидным девона и нижнего карбона Казахстана и сопредельных районов, собранный как автором, так и исследователями, работающими в этих регионах, а

также проанализировав обширную литературу по этому типу растений [Мейен, 1974; Нейбург, 1948; Основы палеонтологии, 1963; Радченко, 1955, 1956, 1960; Рассказова, 1962; Сенкевич, 1961; Снигиревская, 1964; Юрина, 1969; Chaloner, 1968; Grierson, Banks, 1963; Grierson, Bonamo, 1979; Jurina, Lemoigne, 1975; Meyen, 1976; Schweitzer, 1969], автор попытался несколько уточнить терминологию Lycopsida.

Одной из основных особенностей, позволяющих отличить примитивных представителей Lycopsida от Psilopsida при некотором сходстве фрагментов вегетативных побегов, является наличие проводящего пучка, идущего из стебля в лист у представителей Lycopsida. Большинство девонских и некоторые карбоновые травянистые плауновидные имели неоппадающие листья. Листовых подушек еще не было, а существовали только листовые основания — самая нижняя часть листа, низбегающая вдоль стебля, с помощью которой лист прикрепляется к побегу. На декортицированных стеблях или на стеблях, у которых отделяющий слой располагался под листовой пластинкой, после опадения листьев четко виден рисунок листовых оснований [Grierson, Banks, 1963], характерный для каждого рода. В верхней или средней части листовых оснований помещался рубчик проводящего пучка. Проводящий пучок выходил из стебля и входил наклонно в лист (Protolepidodendron, Blasaria, Archaeosigillaria и др.). При этом надо учесть, что у одного и того же вида в зависимости от уровня декортикации положение проводящего пучка на листовом основании менялось, на более декортицированных стеблях рубчик проводящего пучка располагался ниже.

В процессе эволюции произошло прогрессивное увеличение поверхности листовых оснований, появляются пятка, козырек¹, угловые складки (Tomiodendron, Angarophlois, Angarodendron), дополнительные листовые основания² (Lepidodendropsis и др.) и подлистовая аэренхима. Листья по-прежнему были неоппадающими. Поверхность между листьями у большей части плауновидных оставалась гладкой; на декортицированных же осях в верхней или средней части листовых оснований ясно виден листовый след, состоящий из проводящего пучка и окружающей его аэренхимы. Размеры подливой аэренхимы являются одним из таксономических признаков. Проведенное А. Юриной и И. Лемуаном изучение анатомического строения *Lepidodendropsis kasachstanica* Senk. показало, что обшлаг подливой аэренхимы у этого рода под проводящим пучком намного шире, чем над ним [Jurina, Lemoigne, 1975]. У рода *Tomiodendron* подливой аэренхима занимает значительный объем, и на поверхности листовых оснований она четко прослеживается в виде продолговатого углубления.

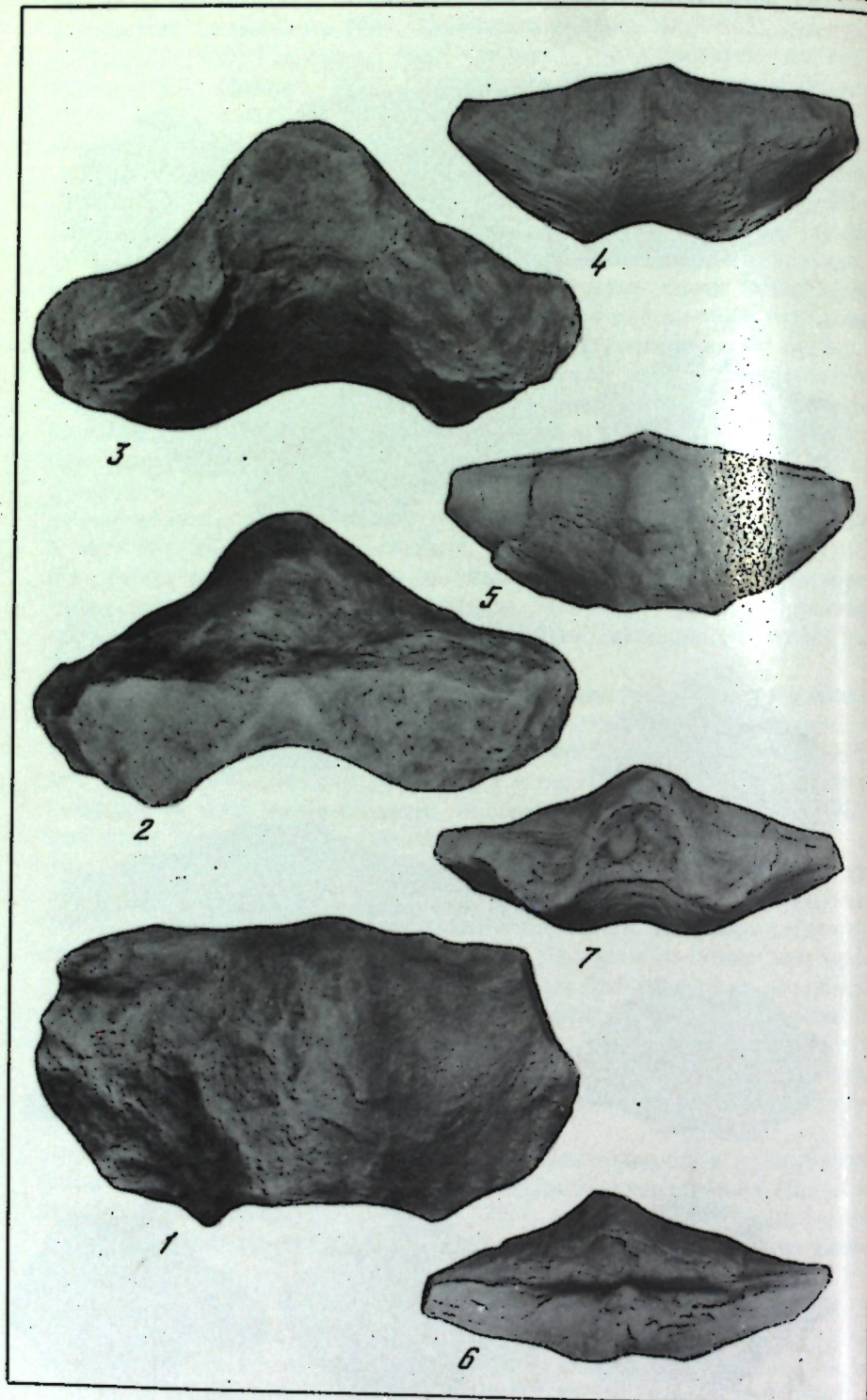
Особенно дискуссионным остается выяснение вопроса и принадлежности плауновидных к лигульным или безлигульным лепидофитам. Проведенное Мейеном [Мейен, 1974; Meyen, 1976] специальное изучение морфологии вегетативных побегов ангарских карбоновых лепидофитов позво-



¹ Термины введены С.В. Мейеном [1974].

² Дополнительное листовое основание не является синонимом дополнительной листовой подушки, так как листовые подушки присущи только *Lepidodendrales* (см. ниже) и характеризуются строением, исключающим дополнительную листовую подушку.

Таблица II



К ст. В.И. Гудиной, Л.К. Левчук — табл. III—VI

Таблица III

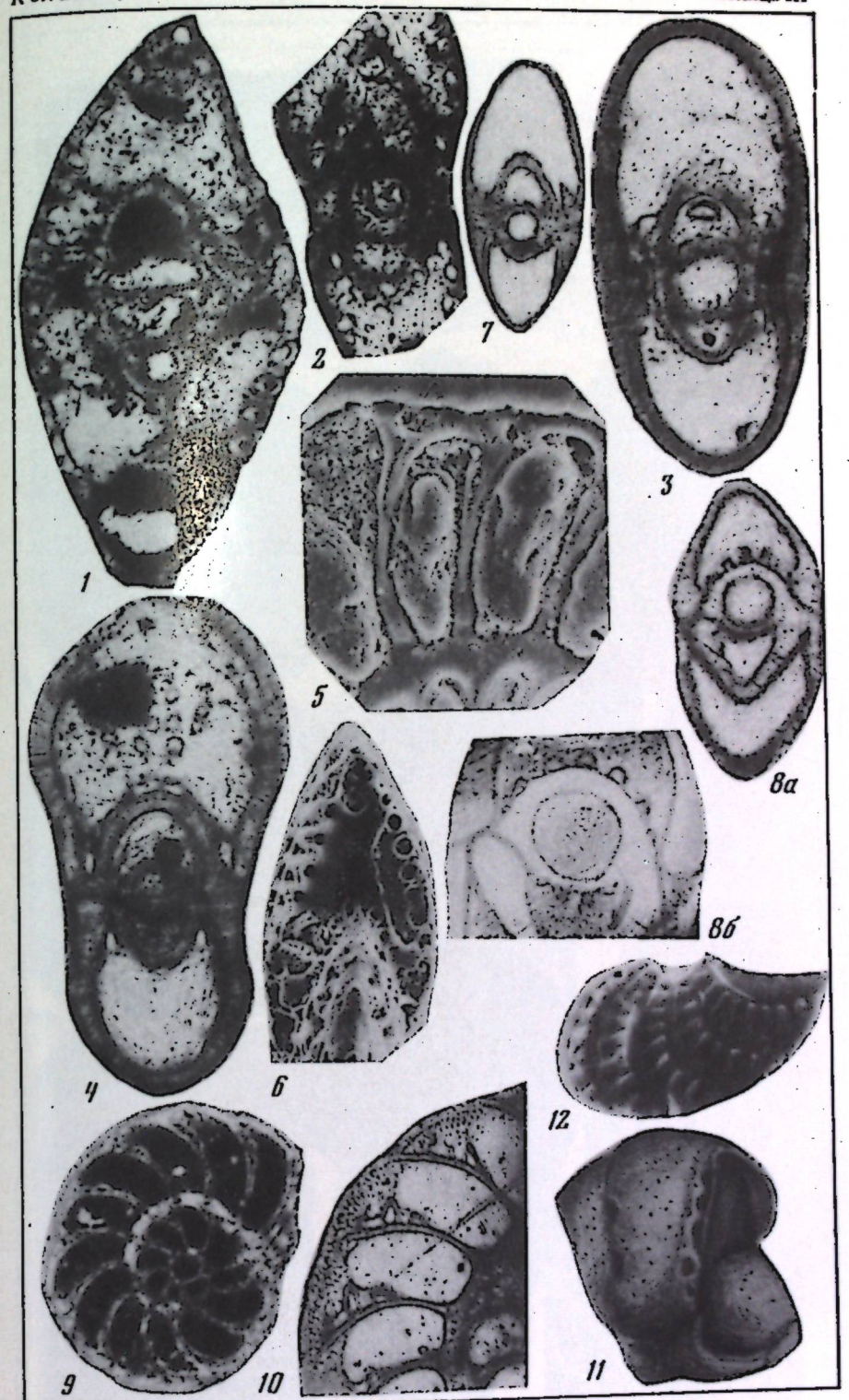


Таблица IV

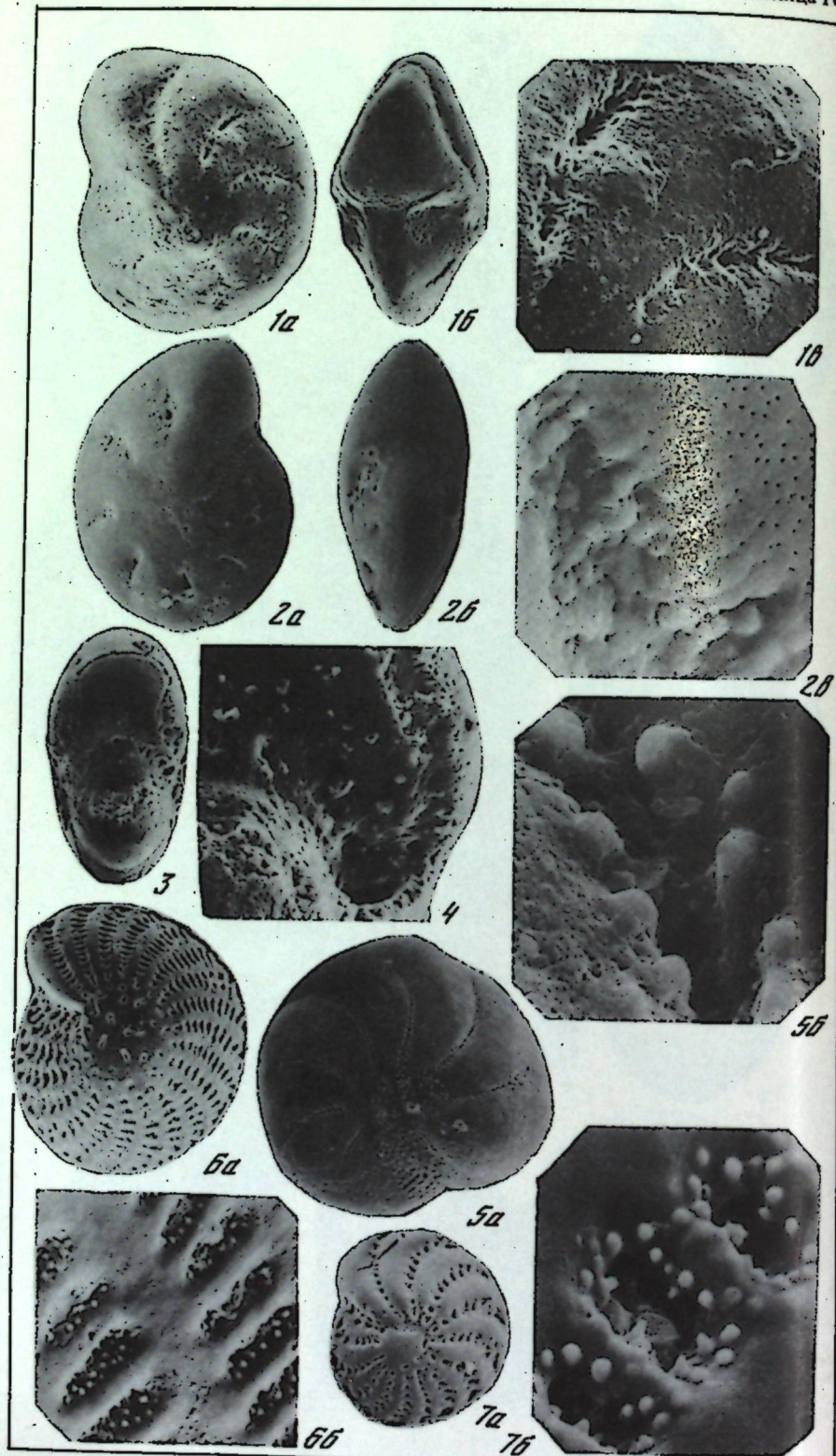


Таблица V

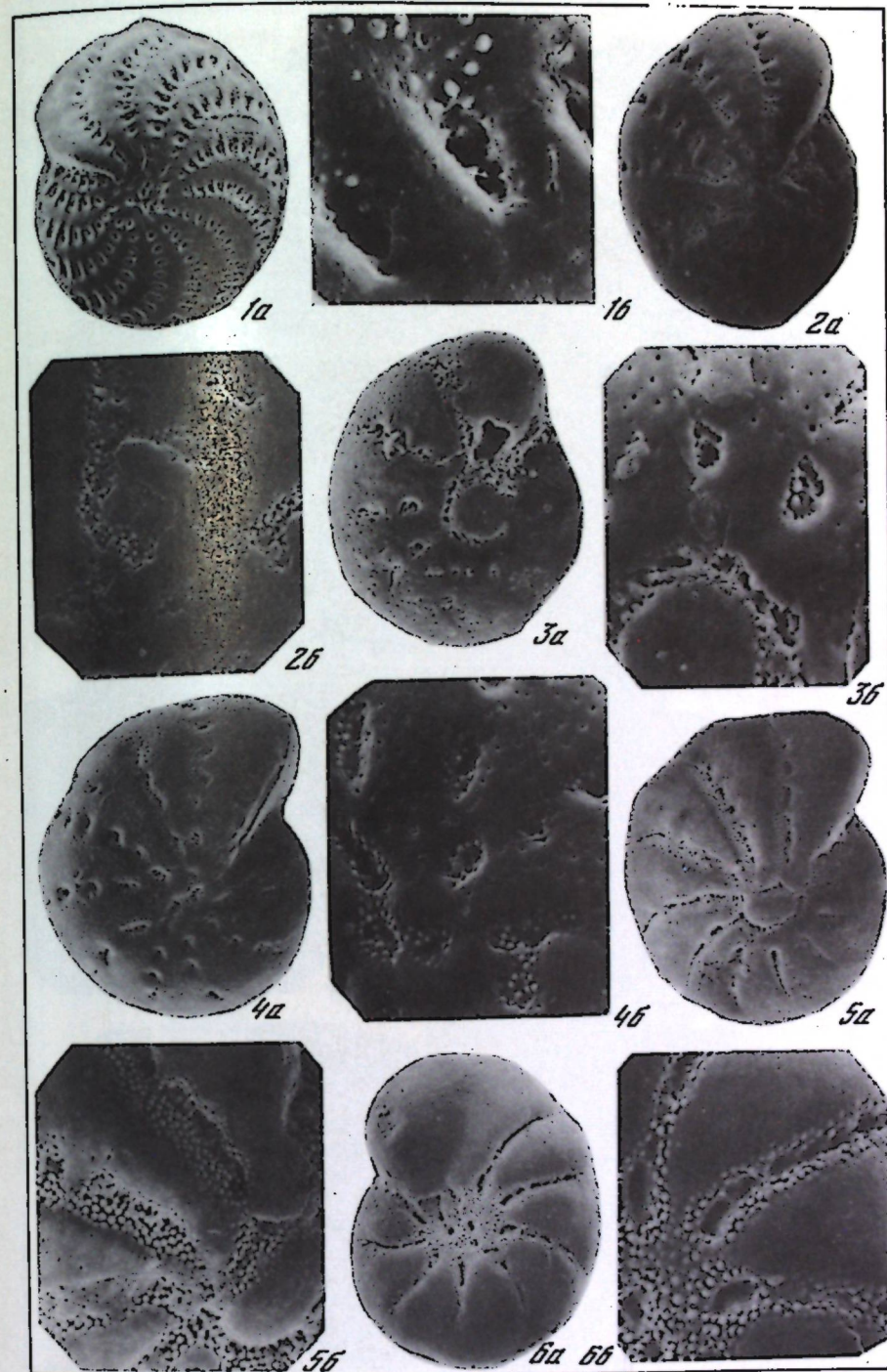


Таблица VI



К ст. А.С. Дагиса — табл. VII—X

Таблица VII

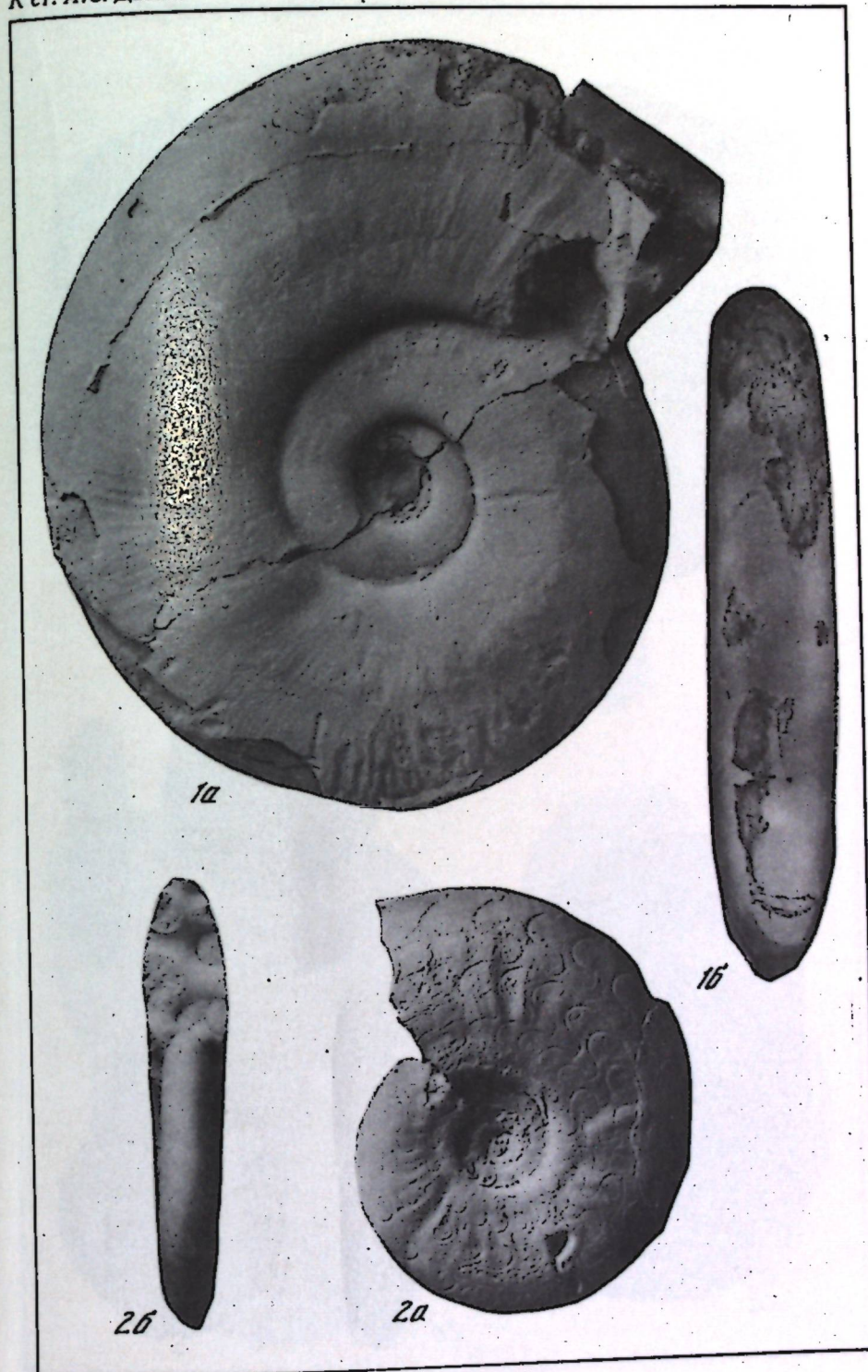


Таблица VIII

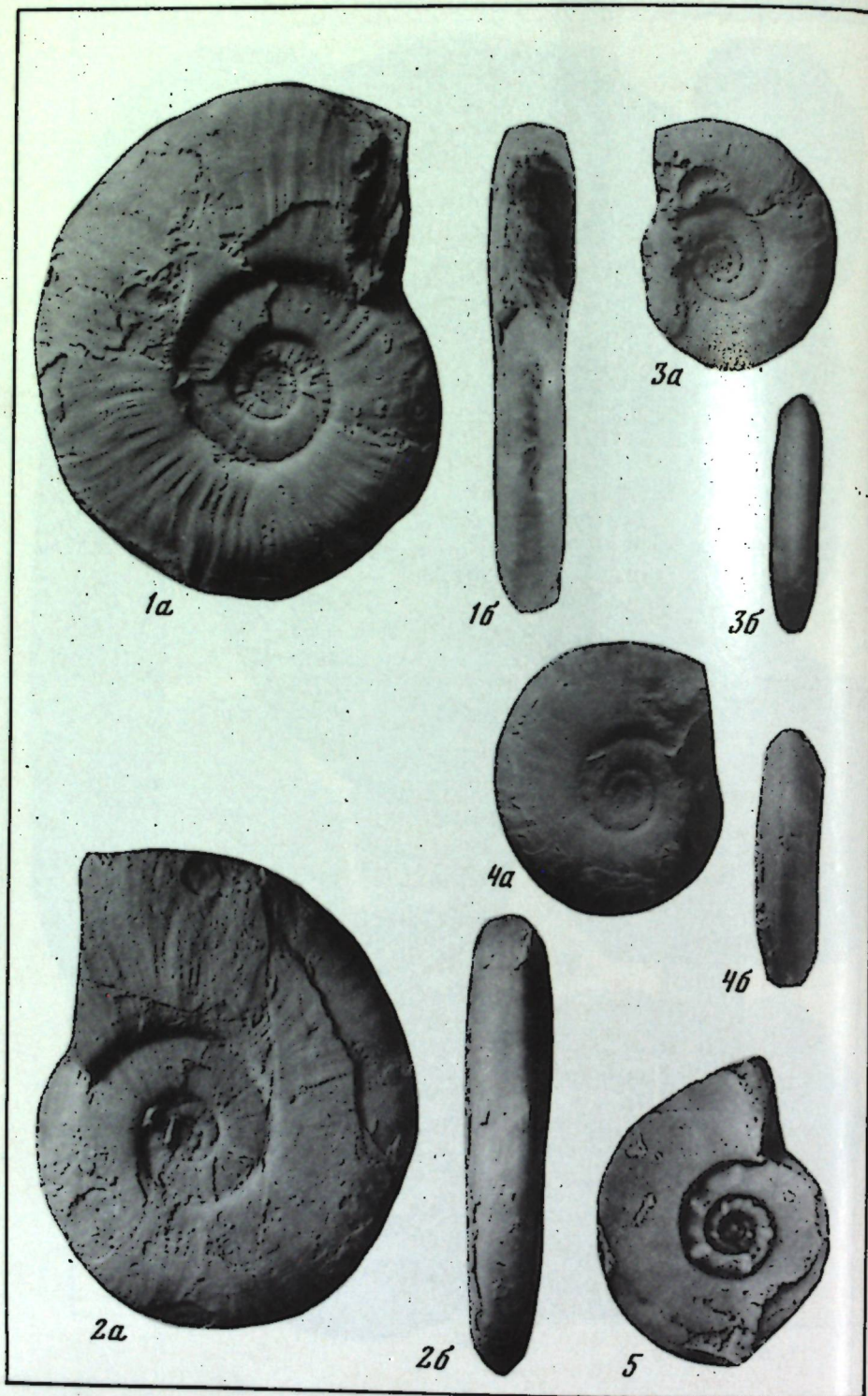


Таблица IX

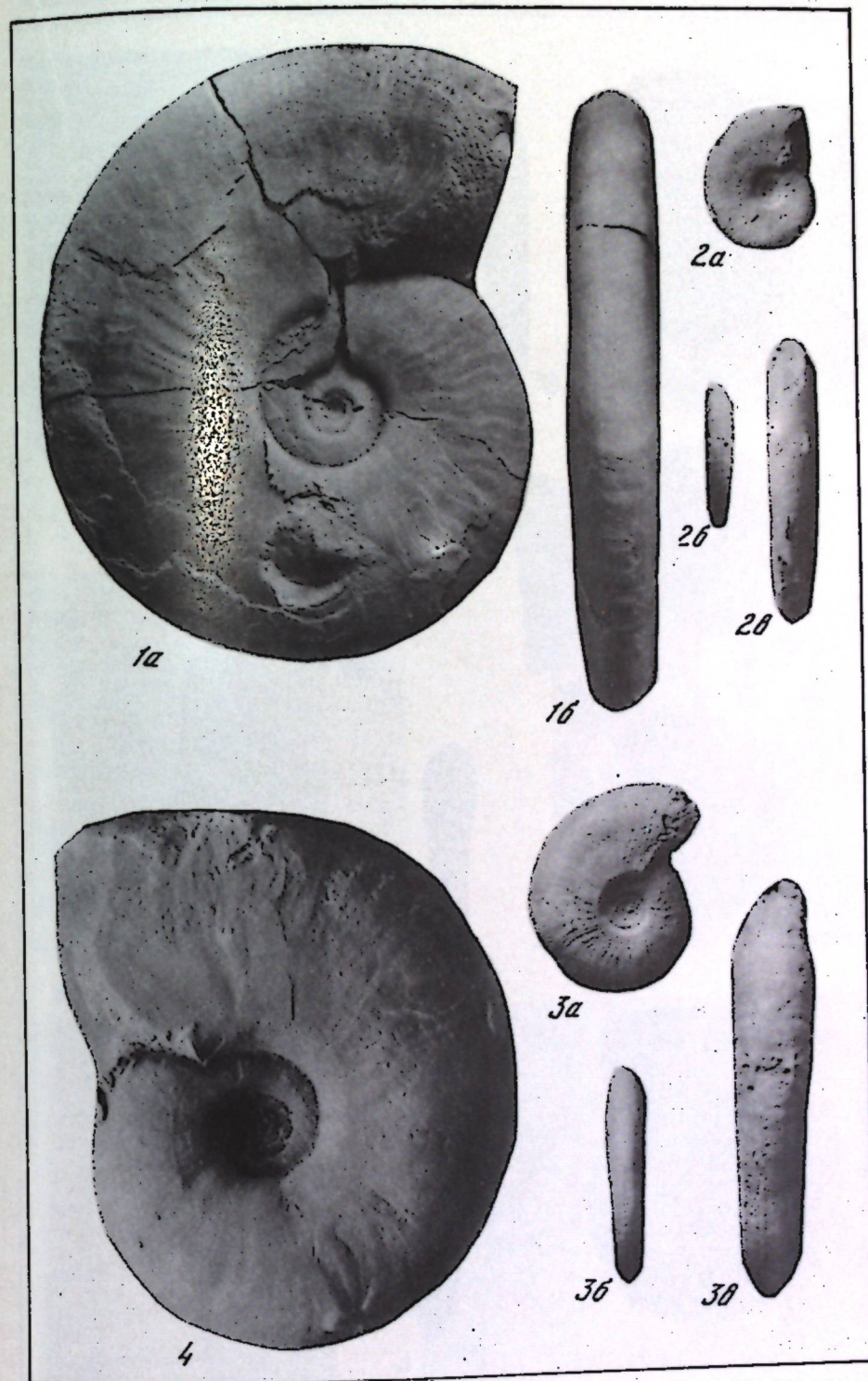
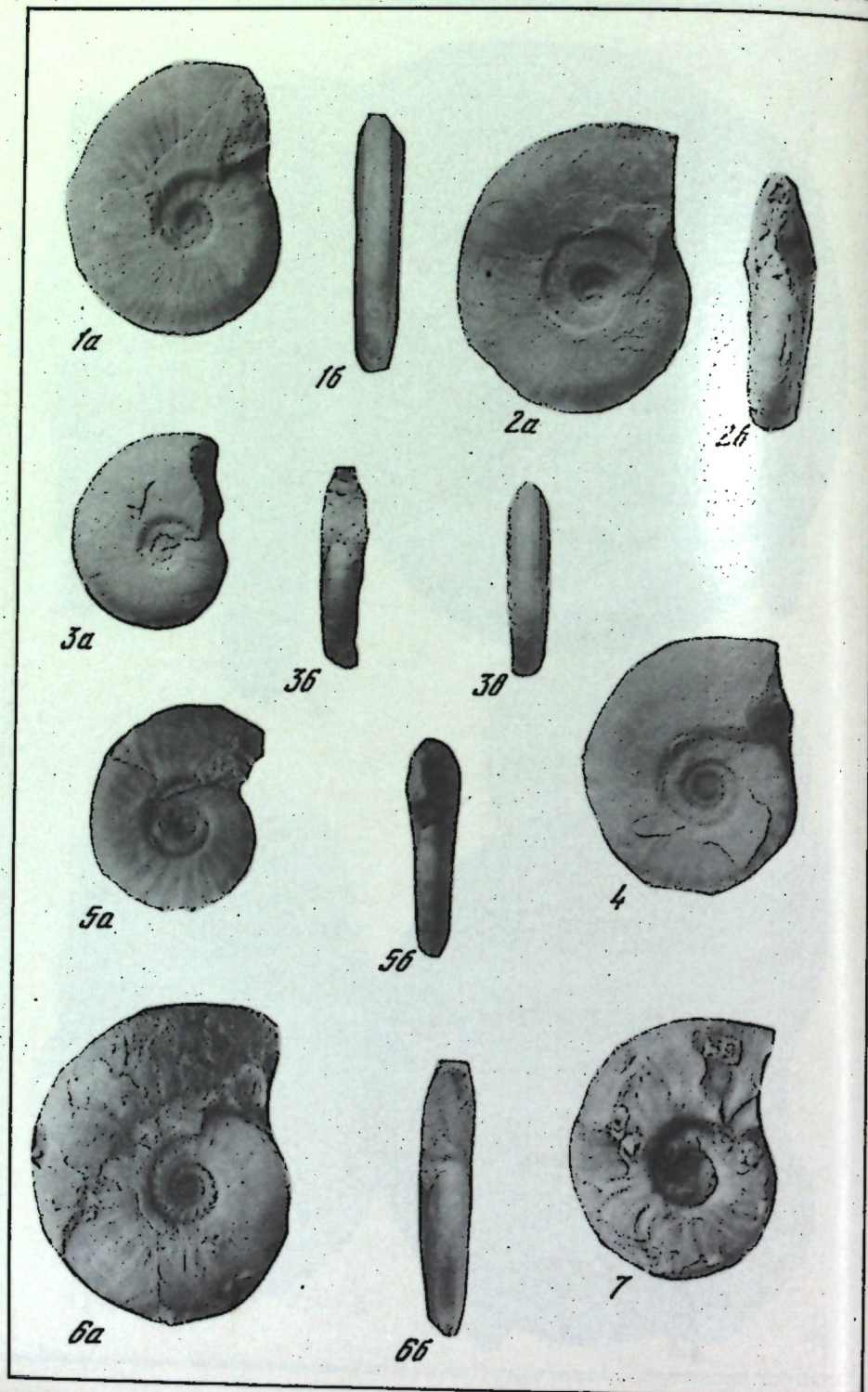


Таблица X



К ст. В.Н. Дубатолова – табл. XI–XV

Таблица XI

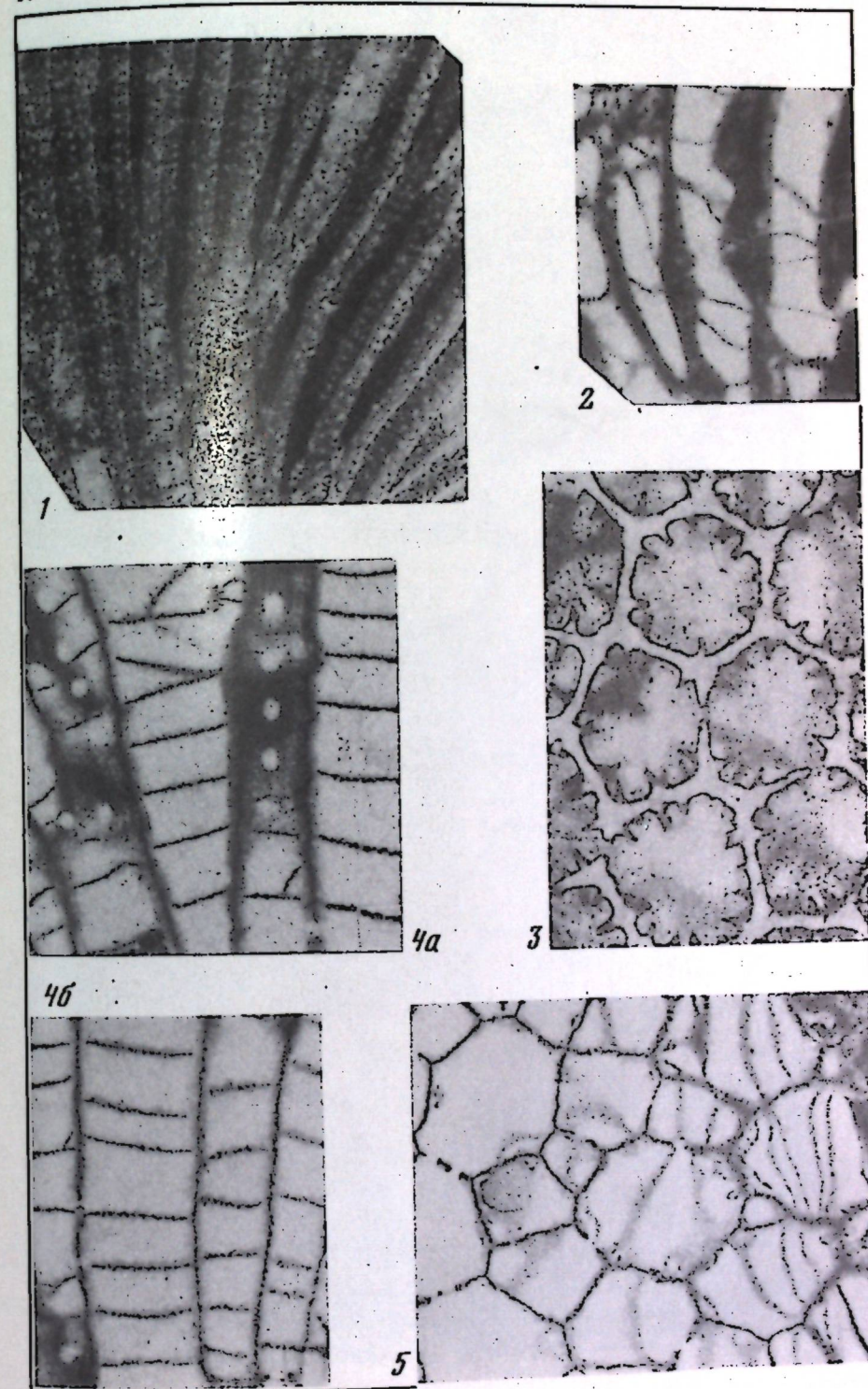


Таблица XII

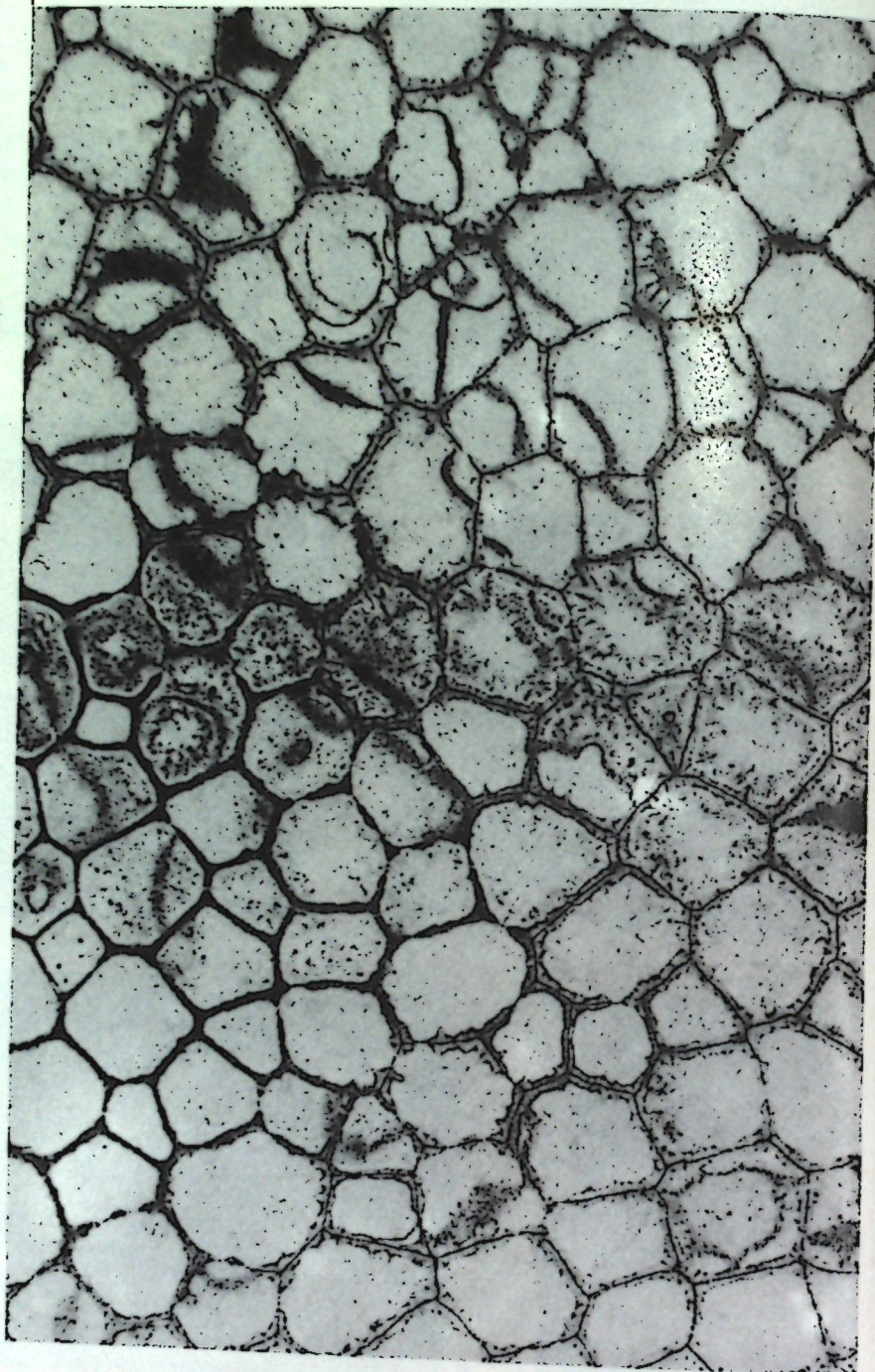
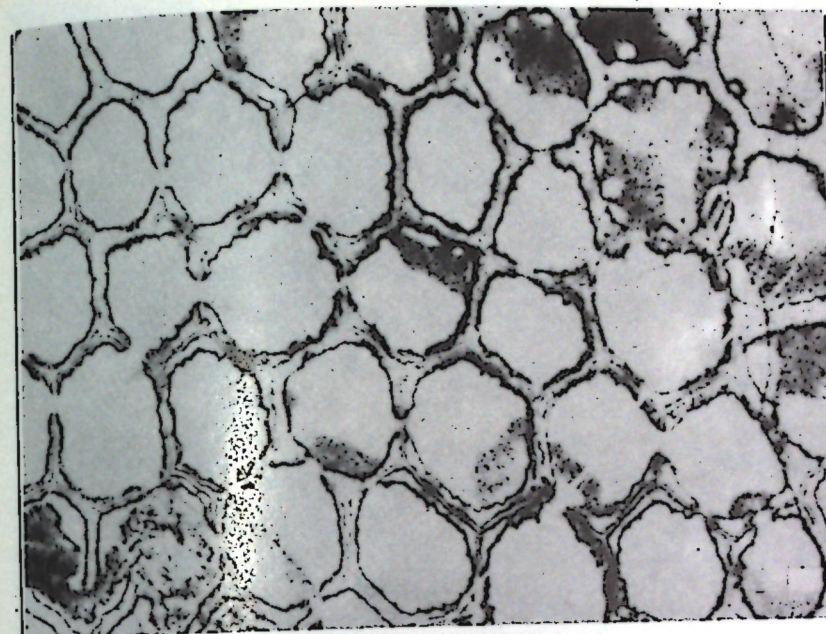
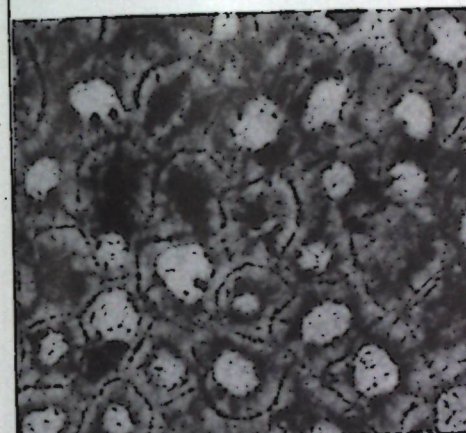


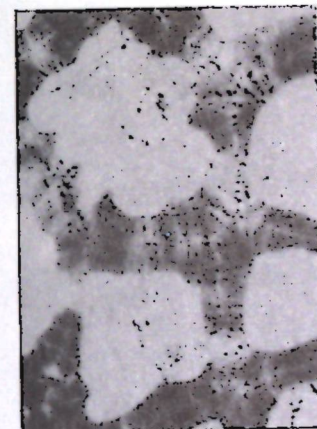
Таблица XIII



1



2

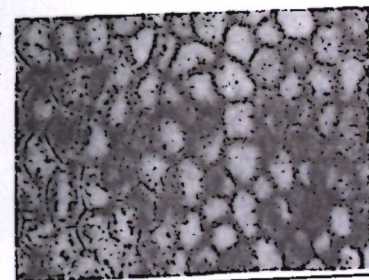


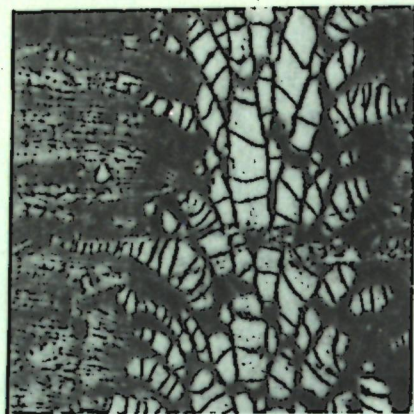
3

5

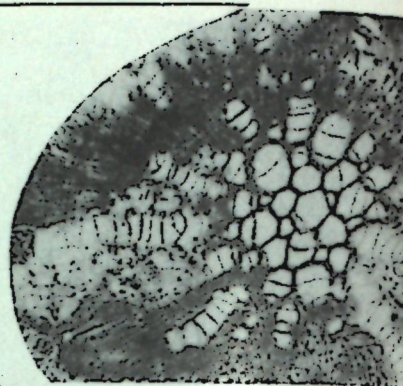


4

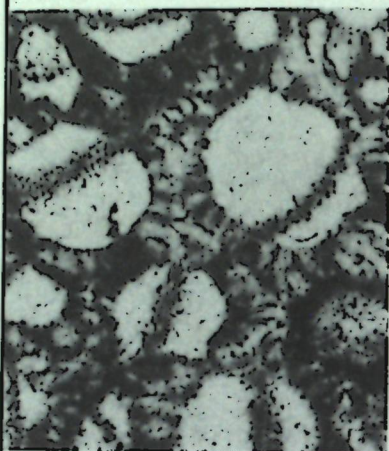




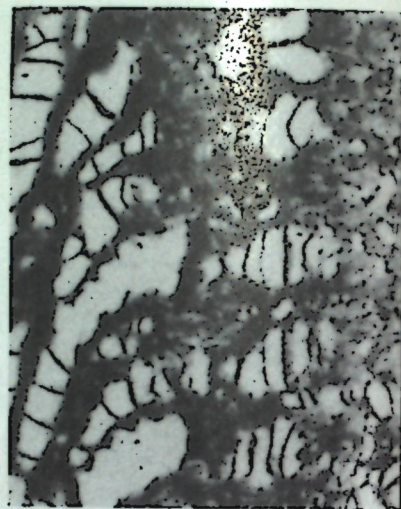
1a



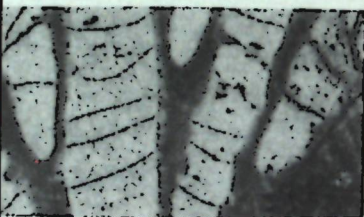
1b



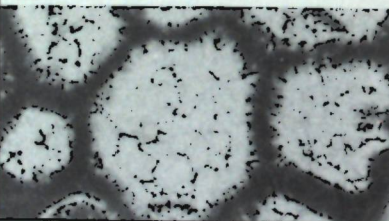
2



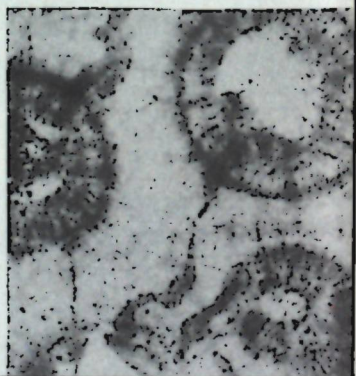
3



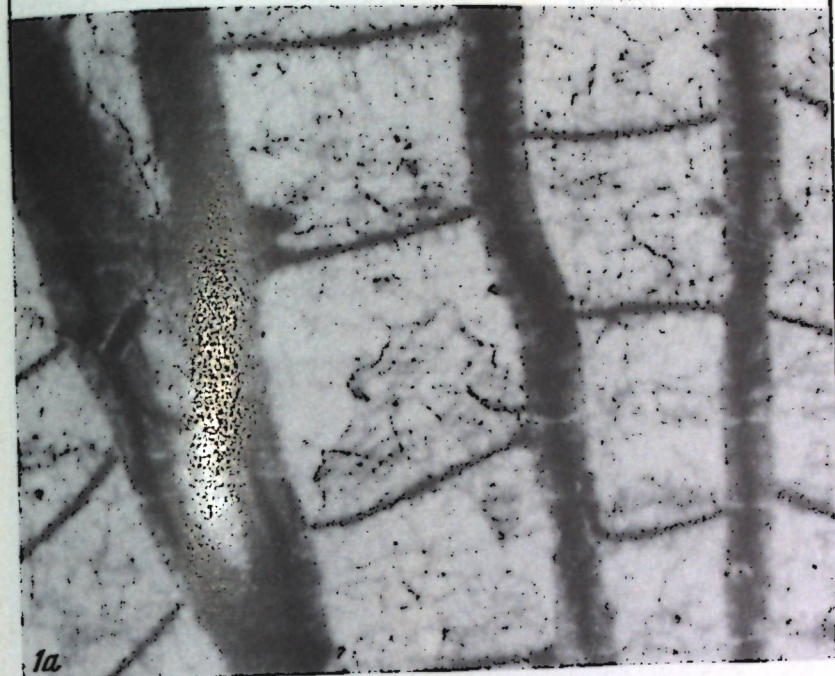
4a



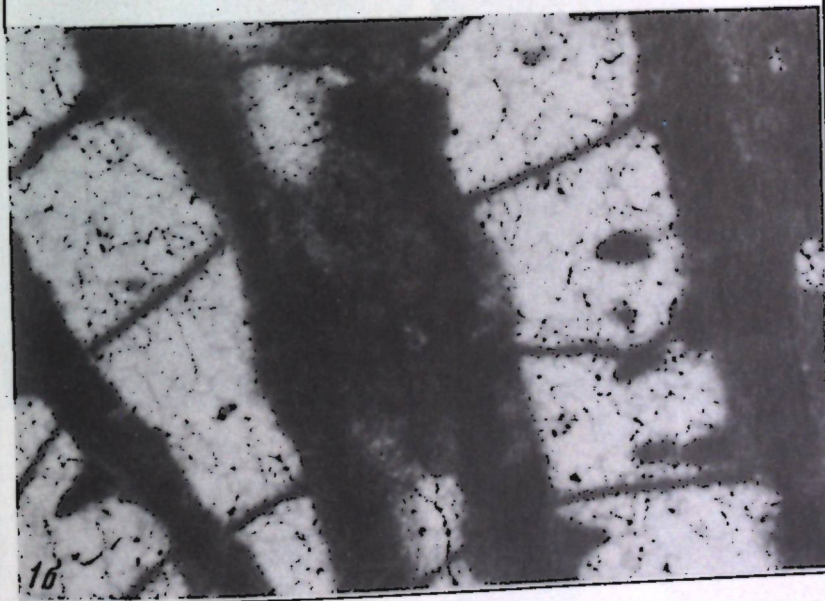
4b



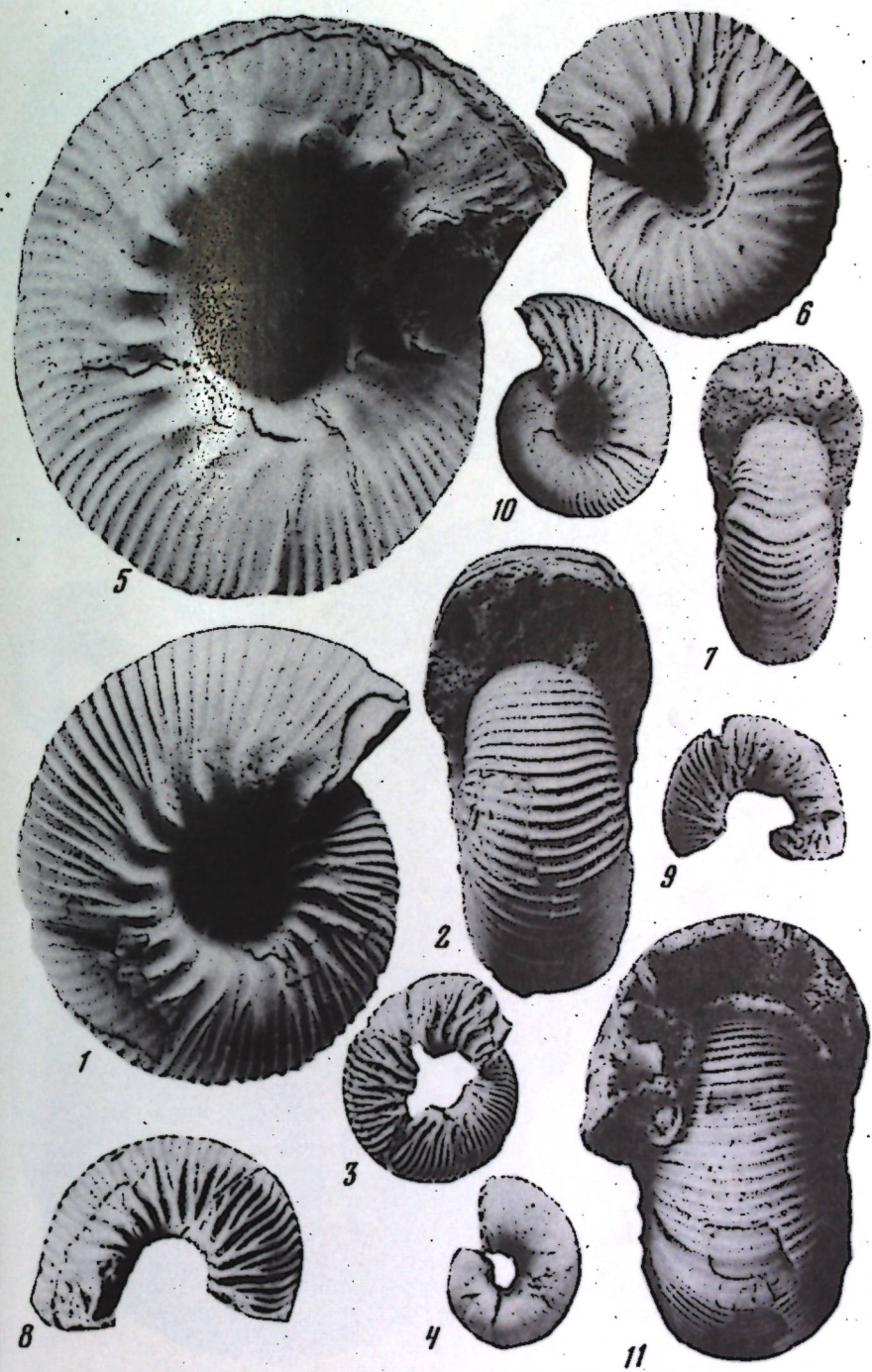
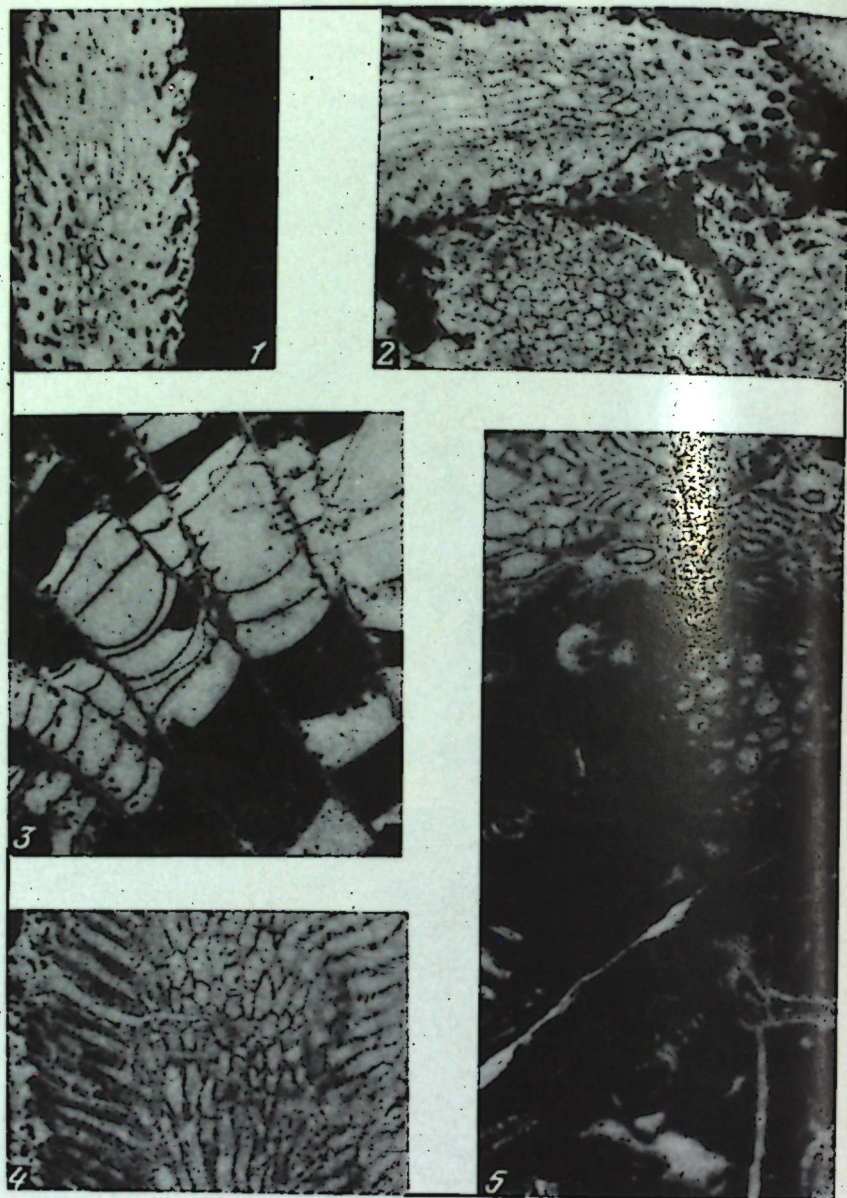
4b

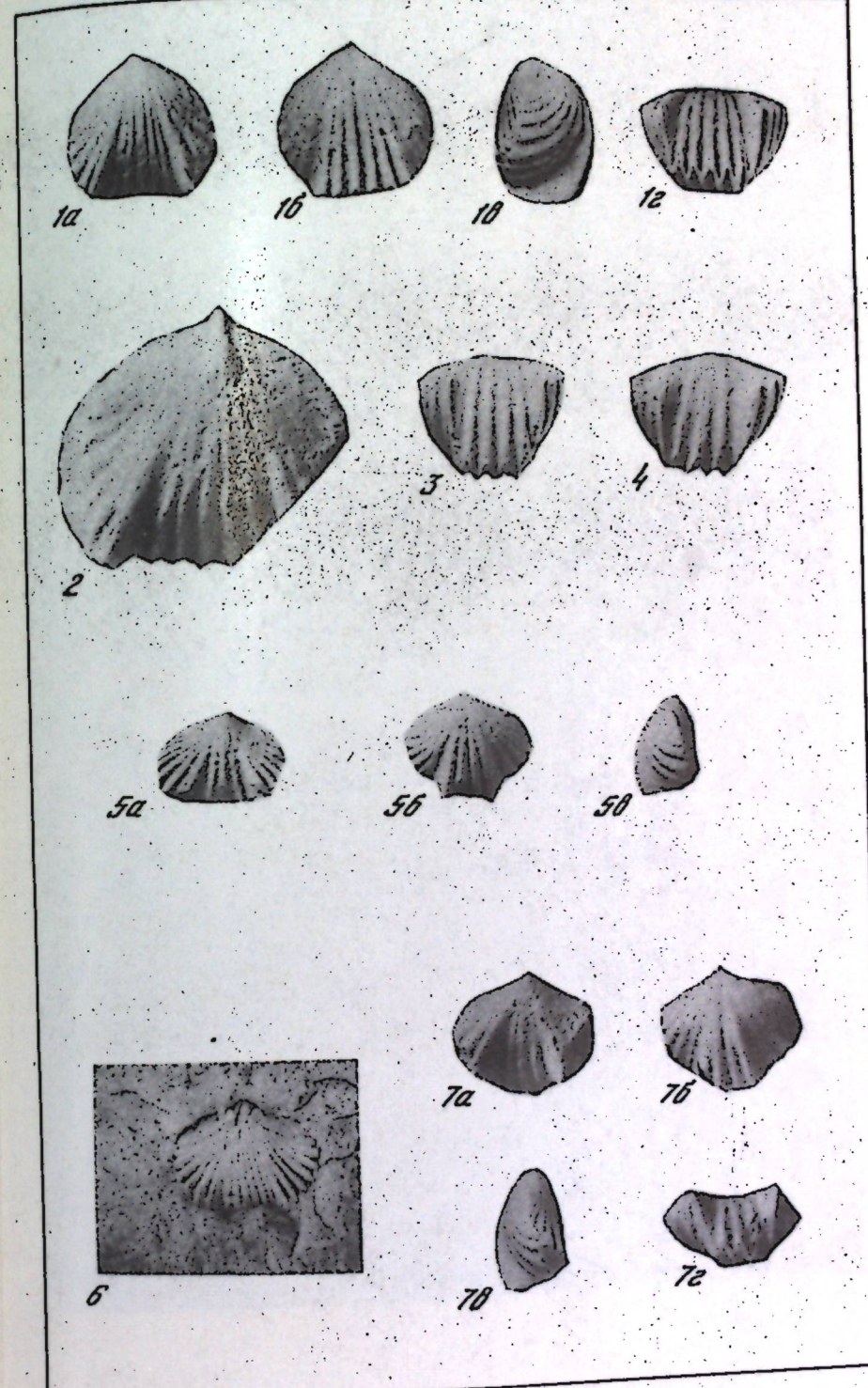
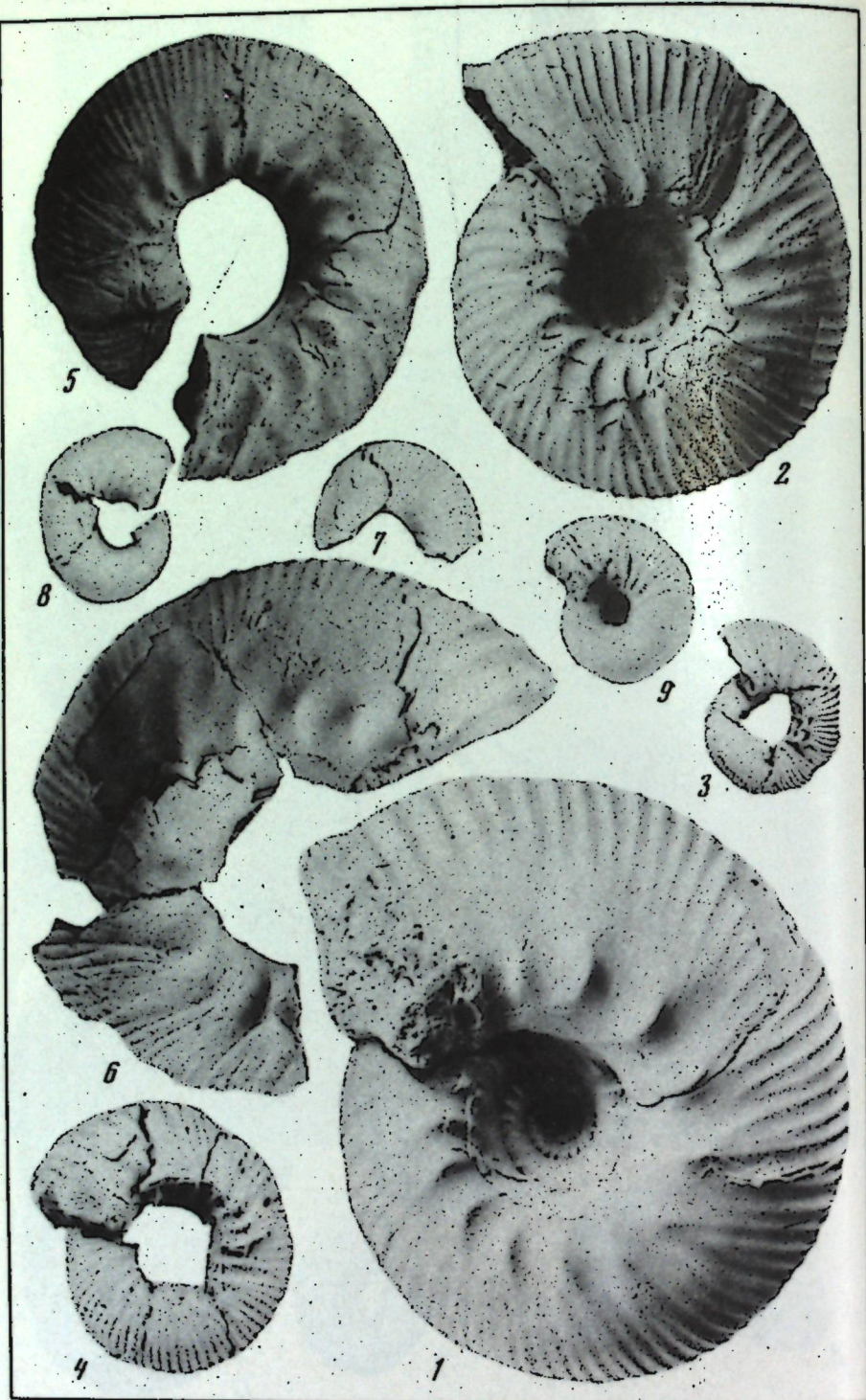


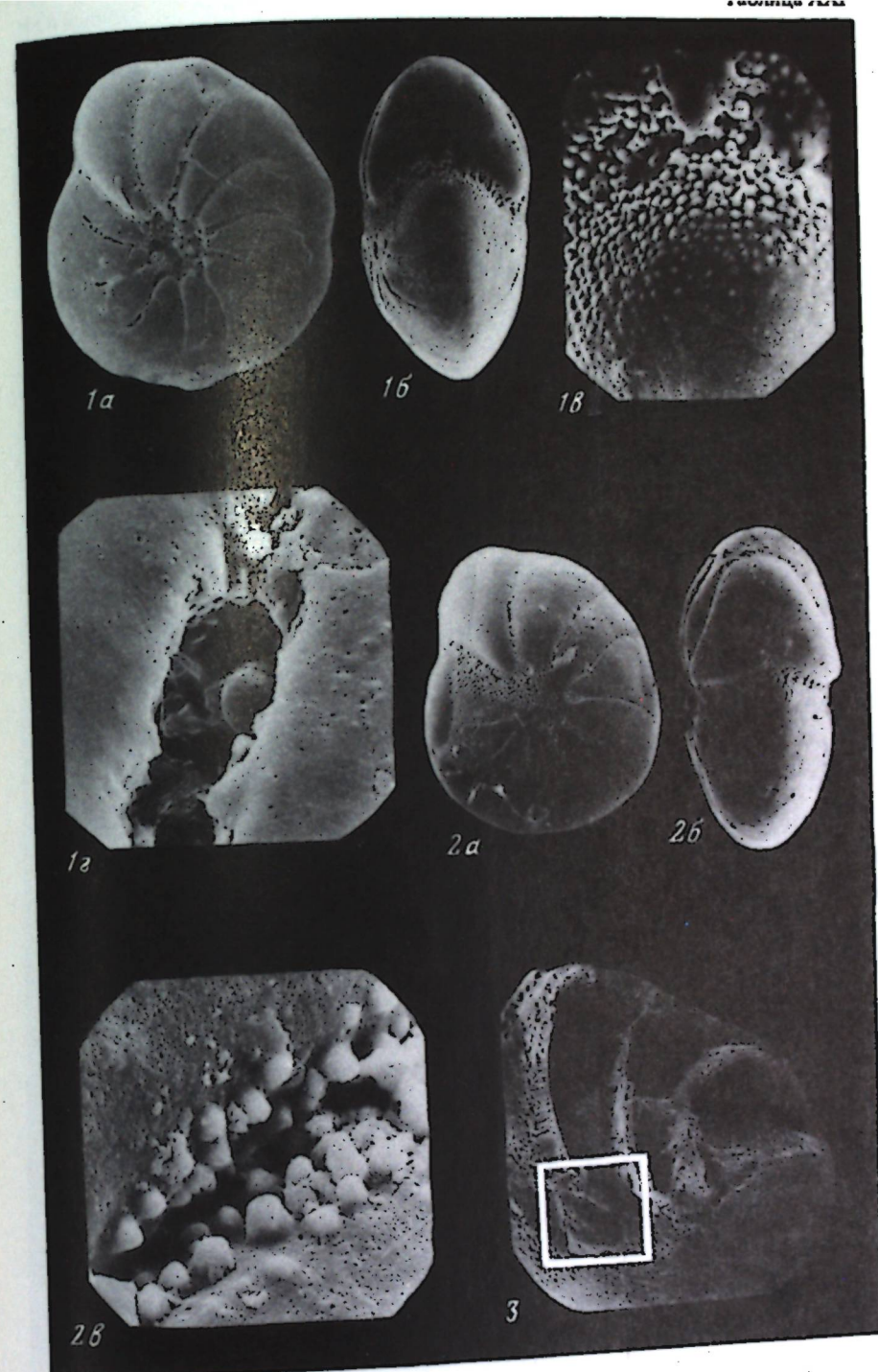
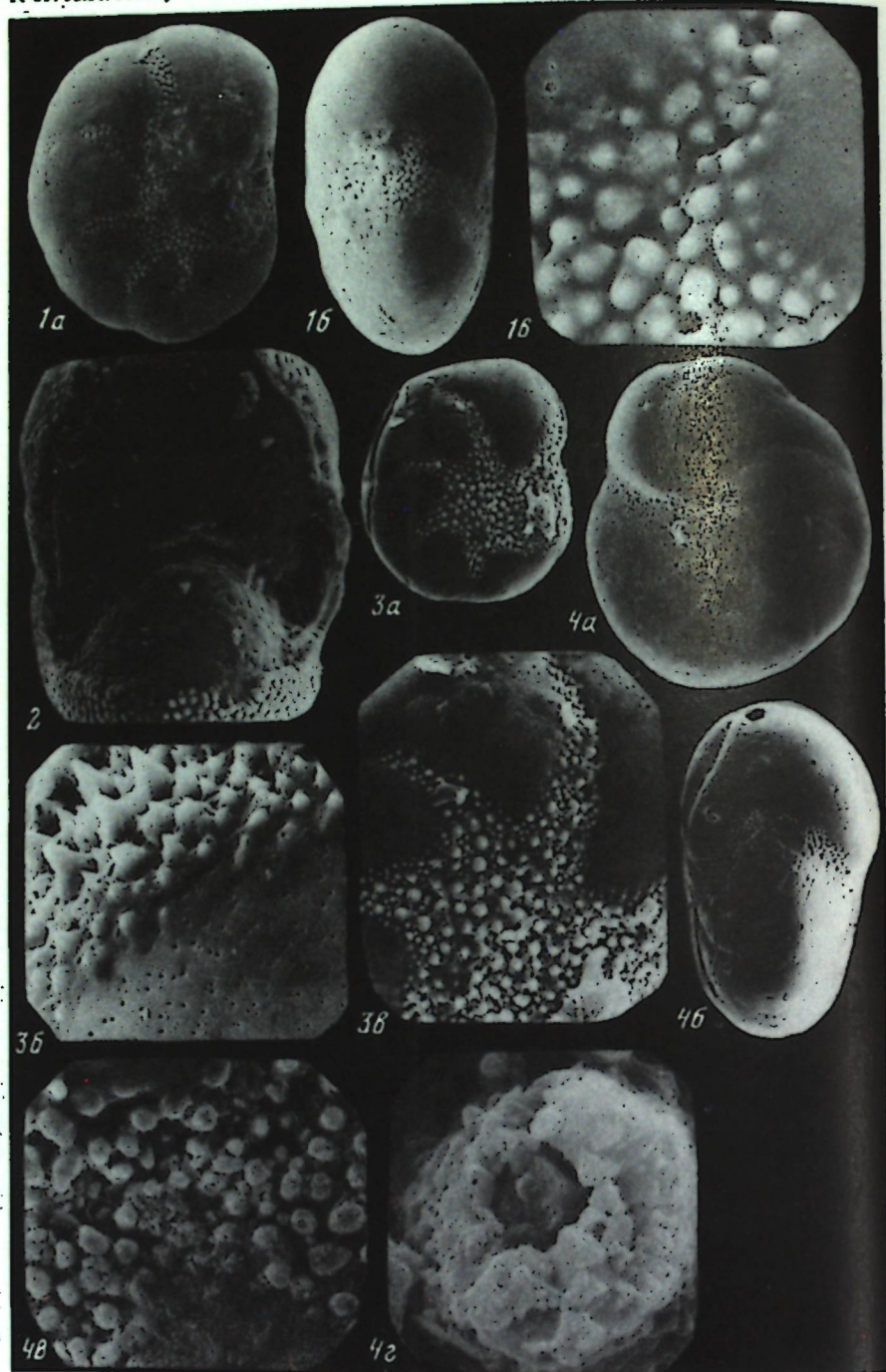
1a

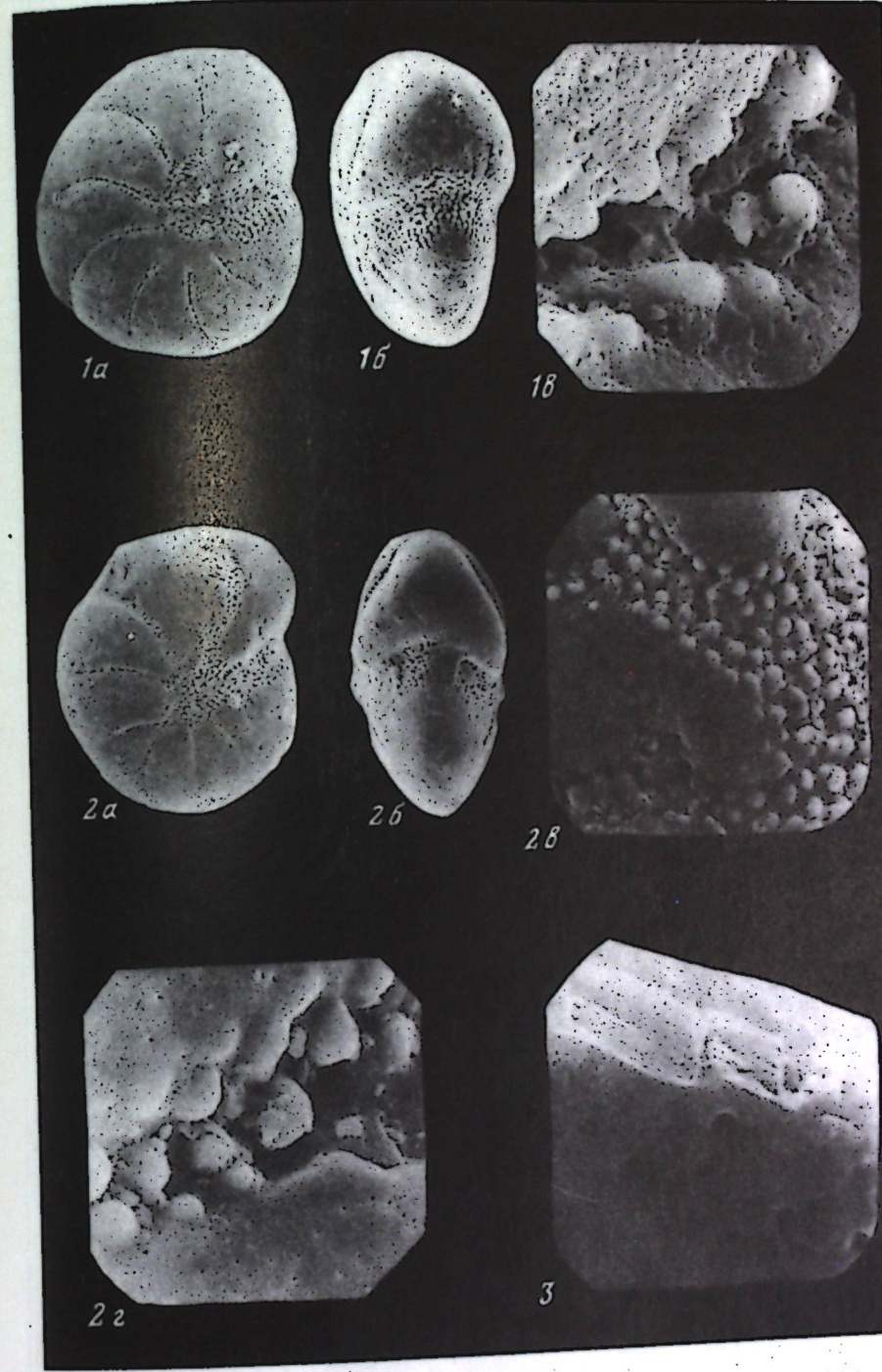


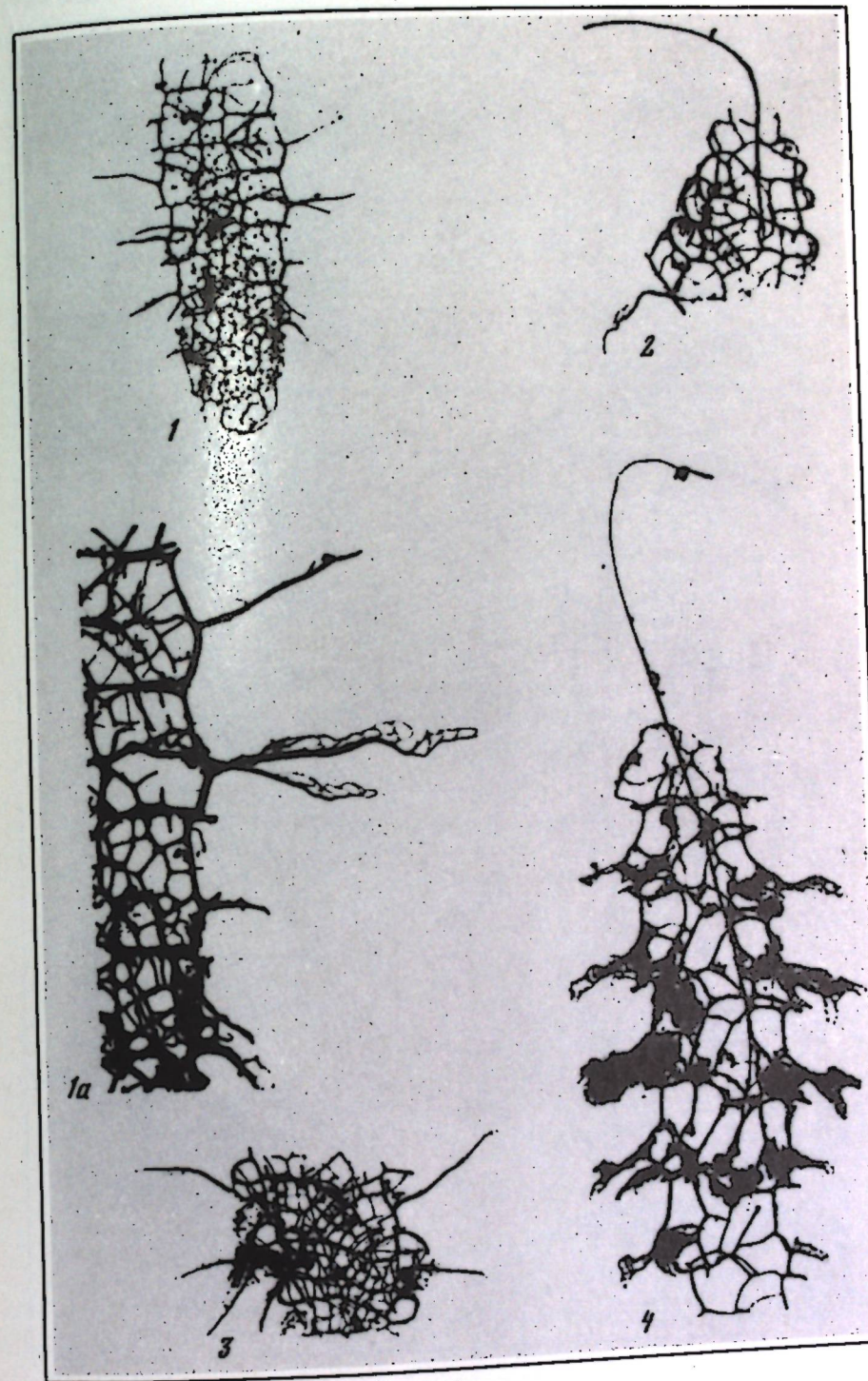
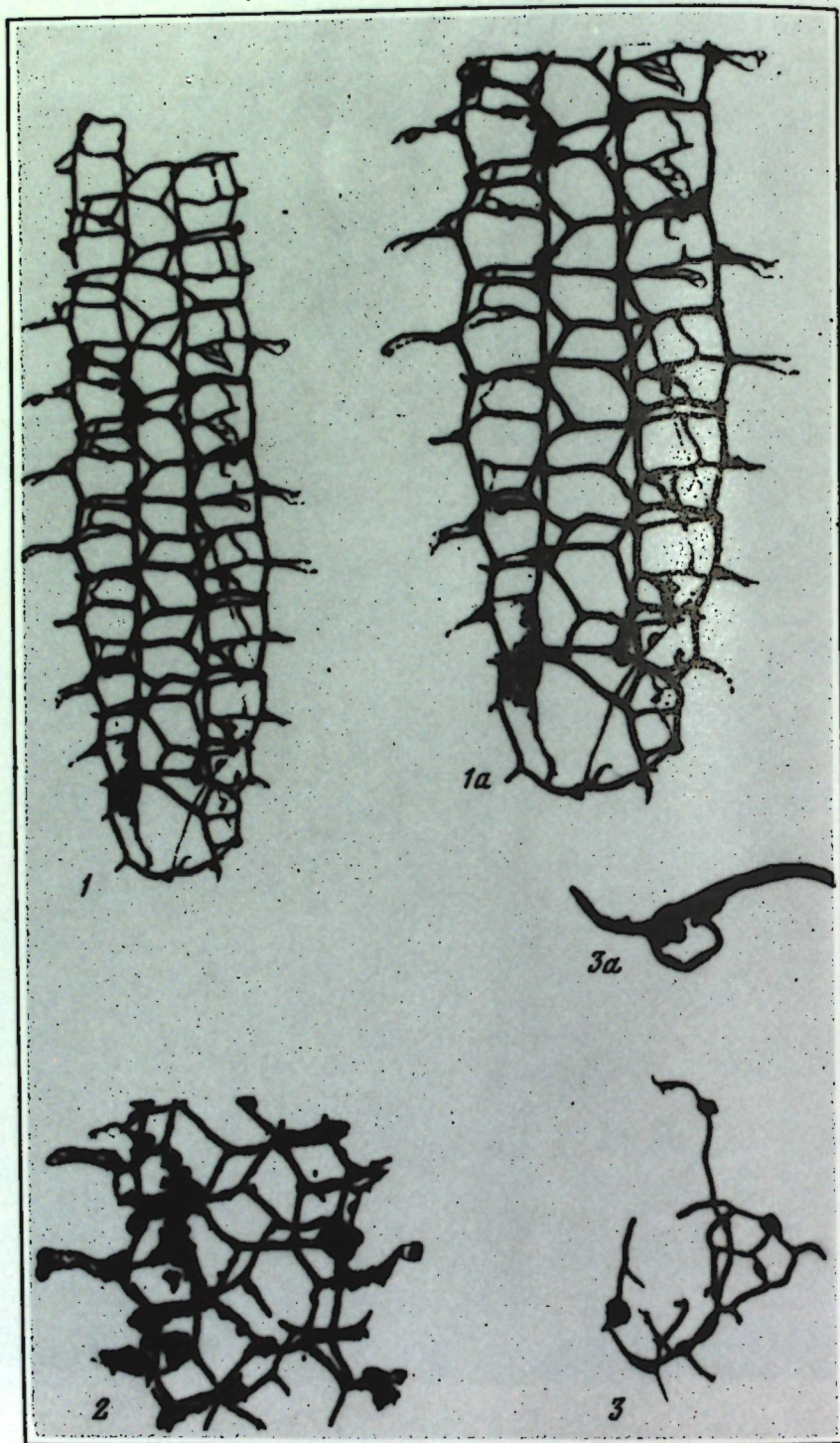
1b

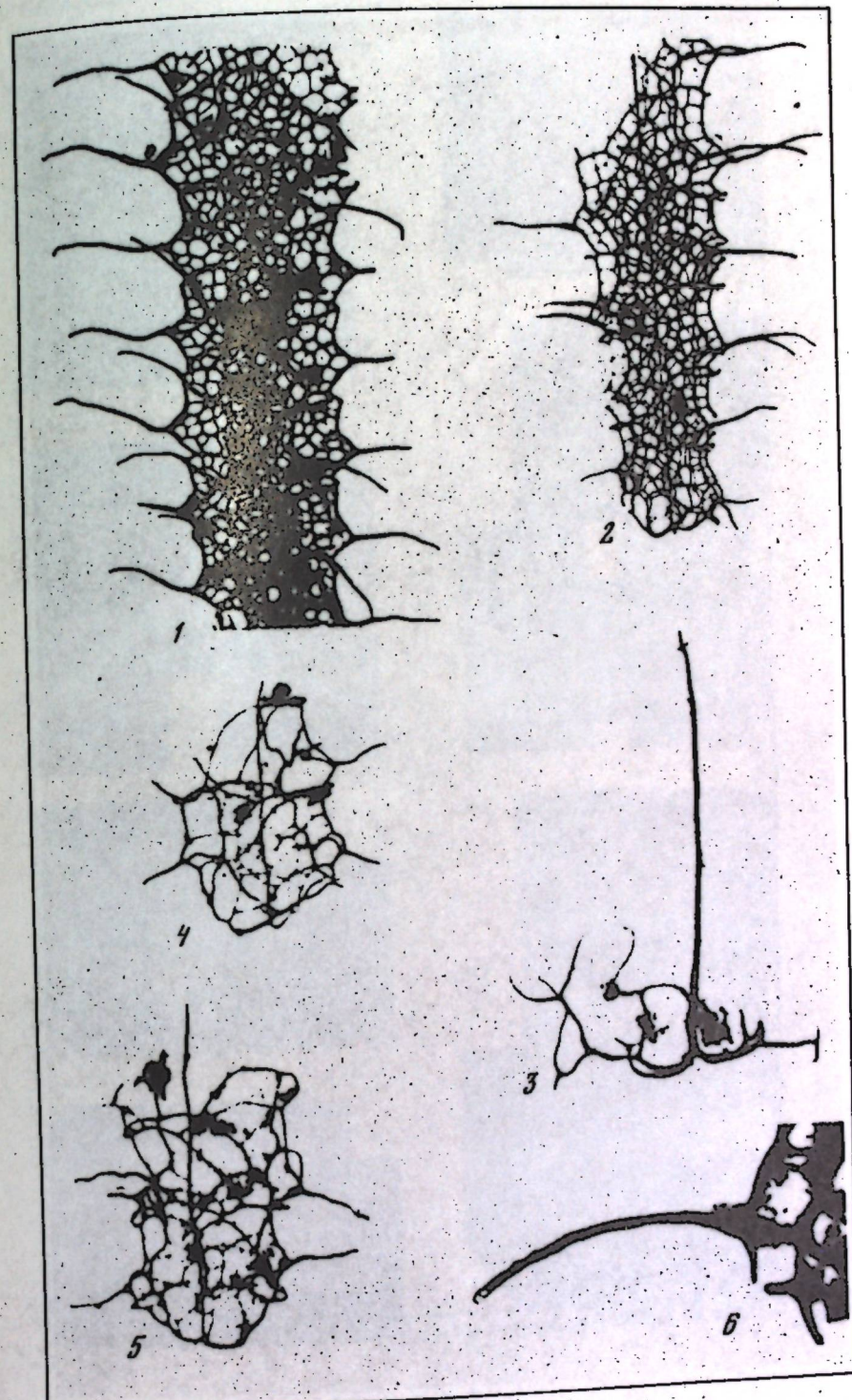
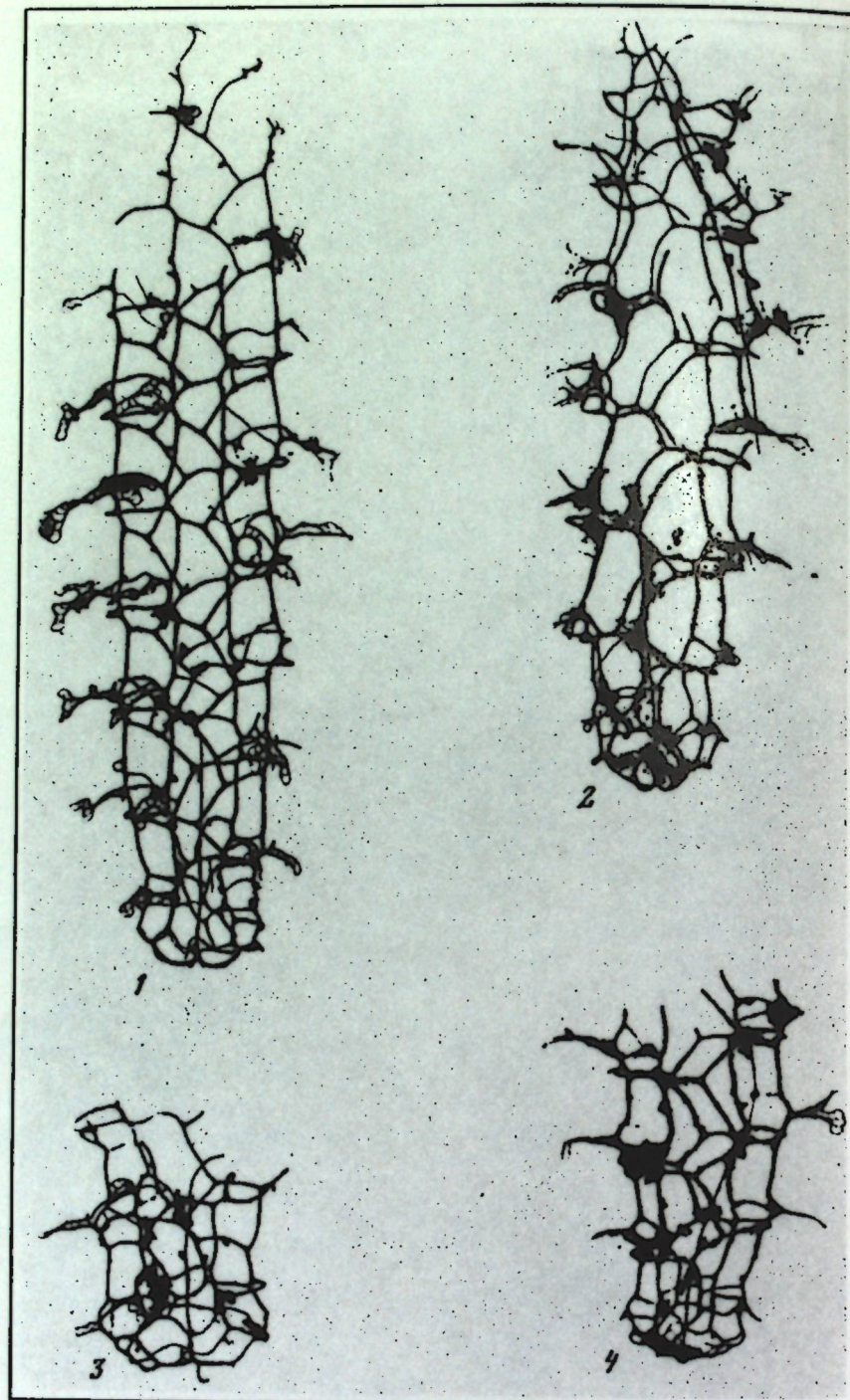


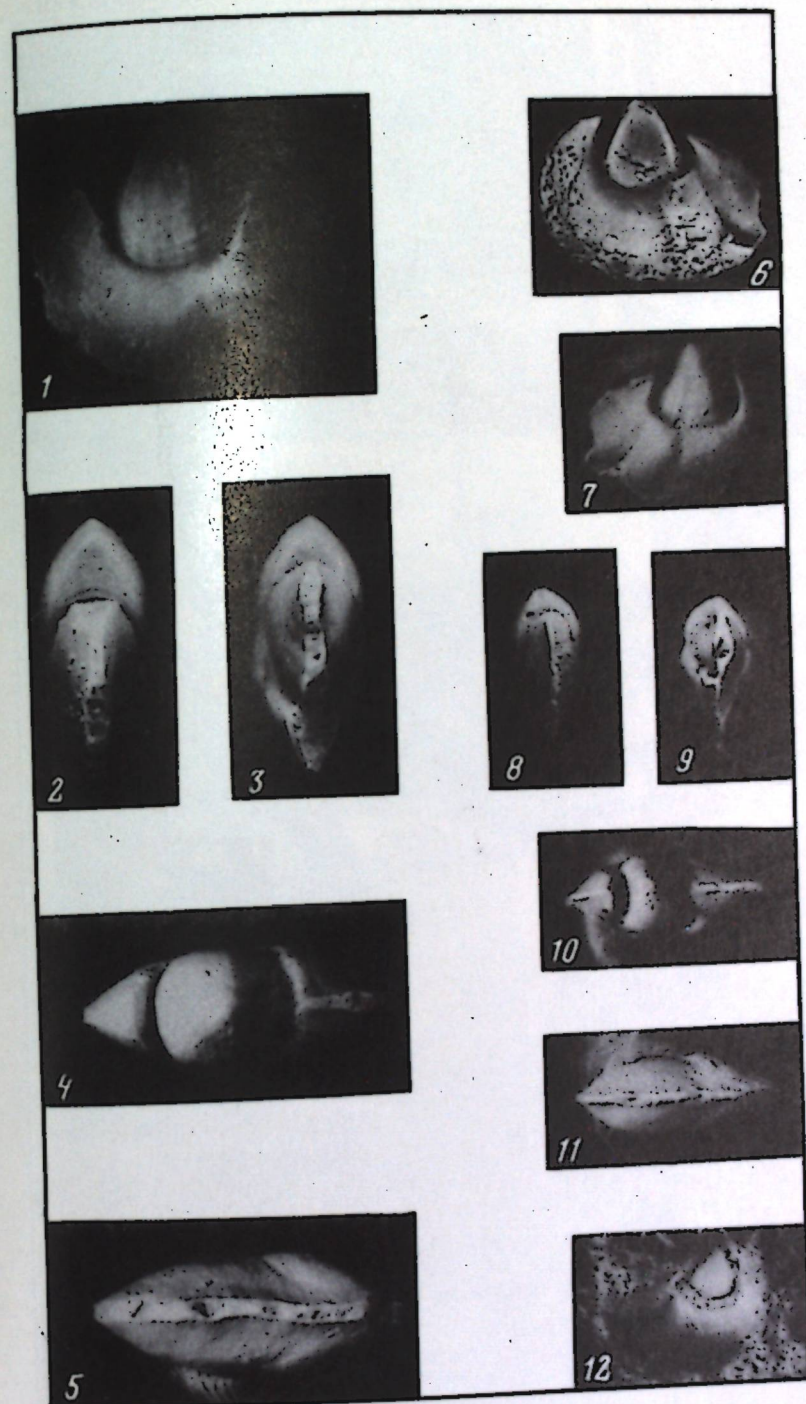
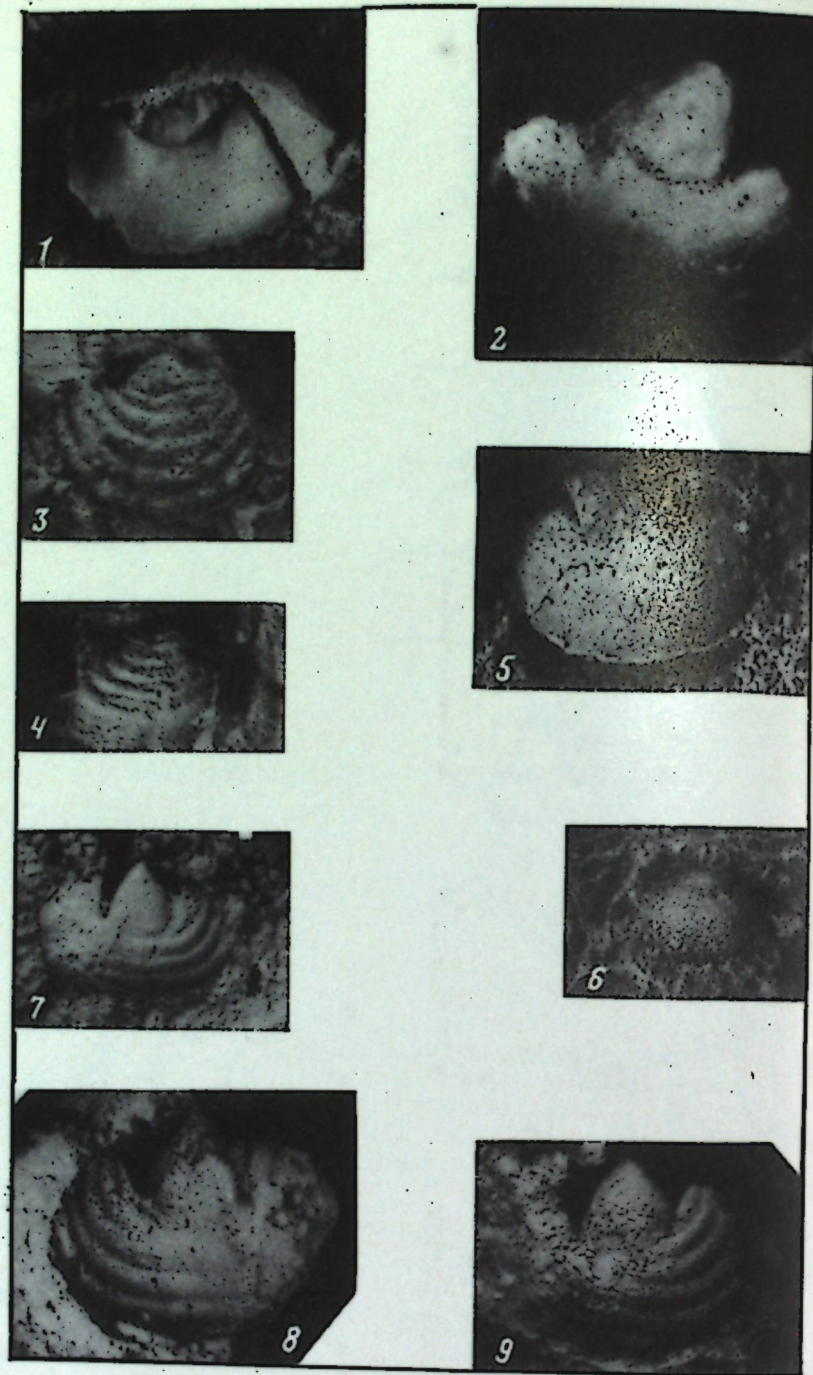


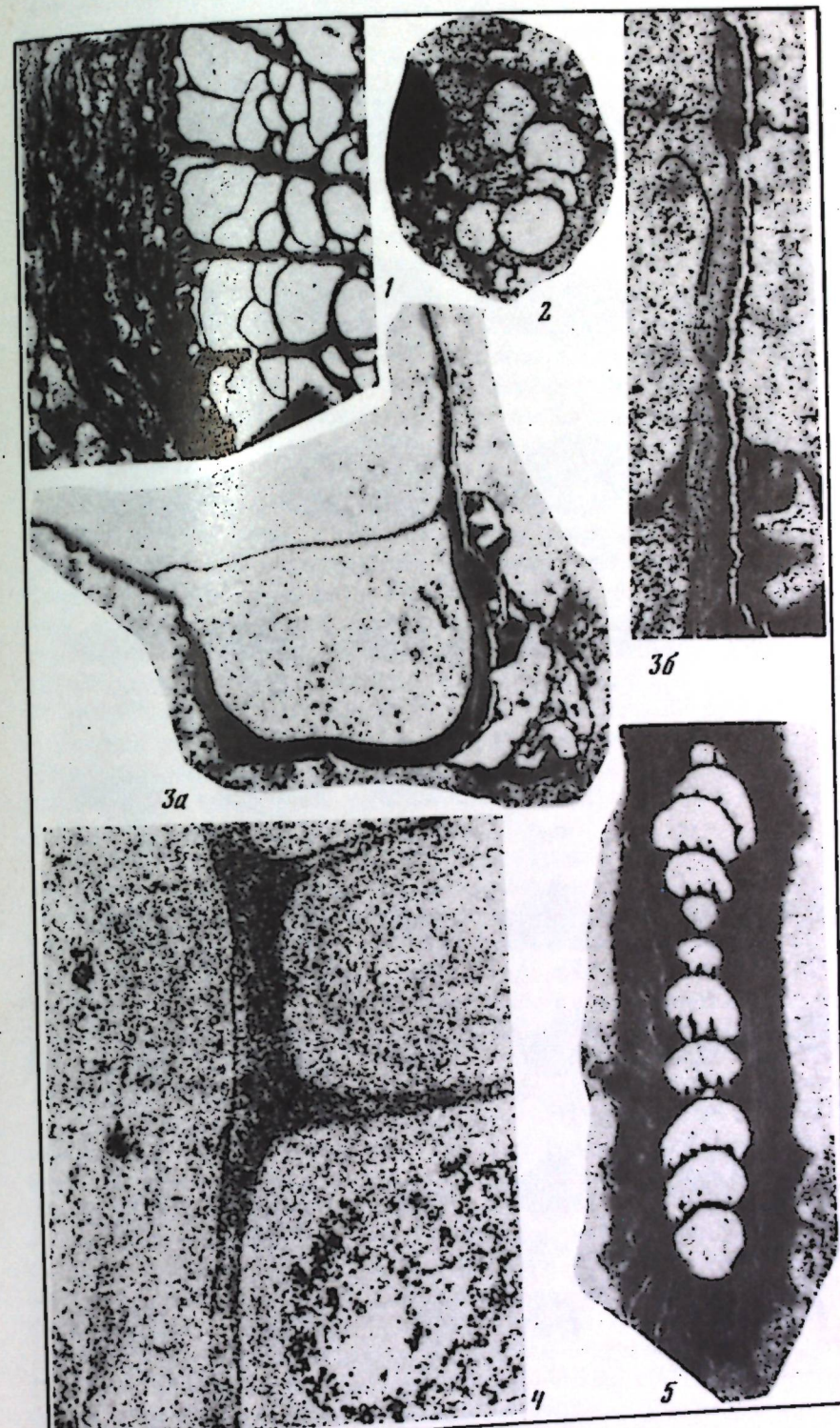


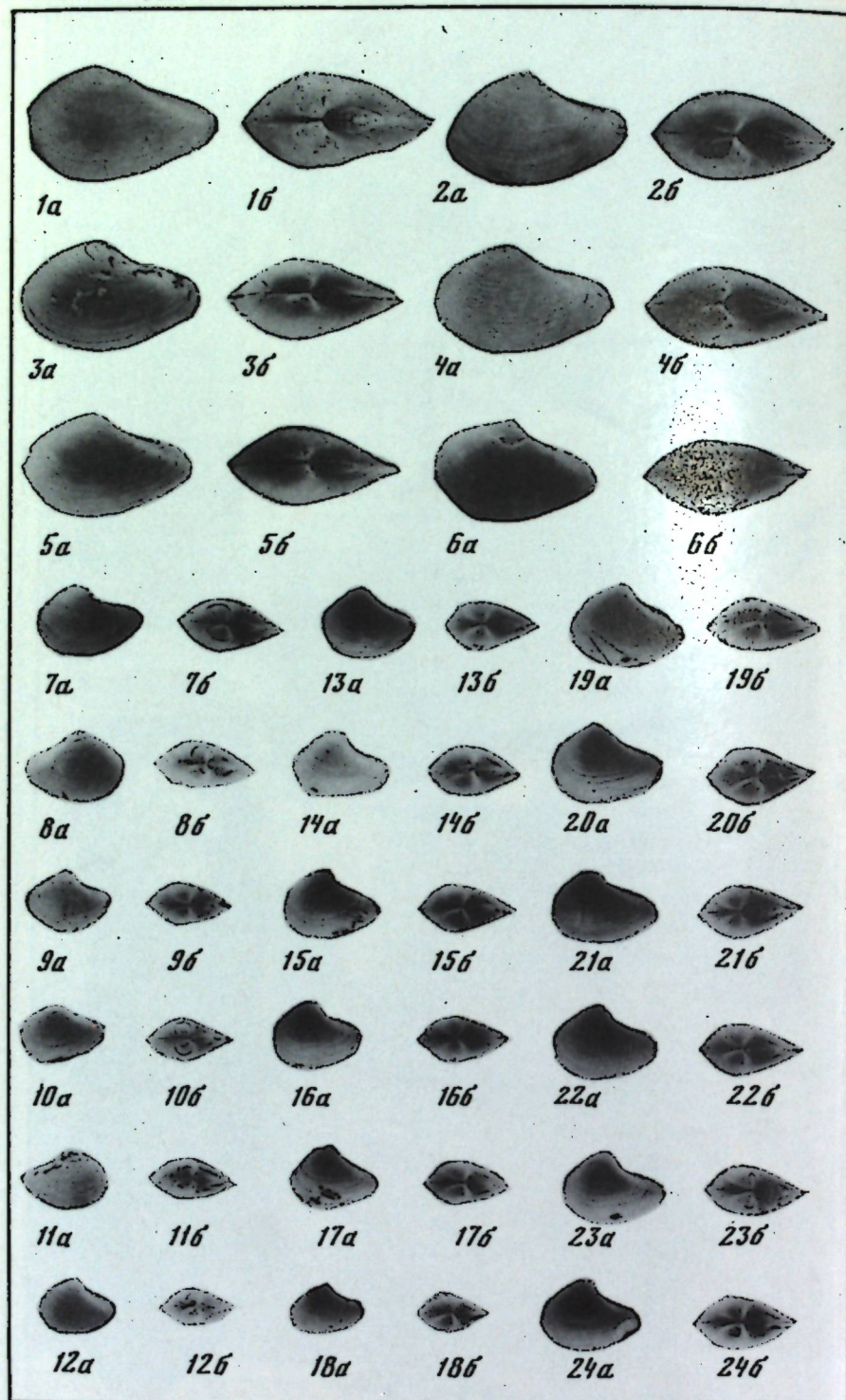












лило по-новому подойти к решению этой проблемы. До исследований Мейена ангарские каменноугольные лепидофиты относились к безлигульным плауновидным [Залесский, 1918; Нейберг, 1948; Радченко, 1955; Рассказова, 1962]. Как было отмечено С.В. Мейеном, "перезучение родов *Tomiodendron*, *Ursodendron* и *Angarodendron* показало, что им свойственна лигула" [Мейен, 1974, с. 97].

Детальный анализ морфологии стеблей лепидофитов девона Казахстана, проведенный автором с применением шлифовок, сопоставлением экземпляров с различным уровнем декорткации, сравнение молодых и взрослых побегов одного и того же вида и т.п. позволили уточнить систематическую принадлежность некоторых таксонов и установить лигулу у ликопод из среднего и верхнего девона, считавшихся безлигульными. В настоящее время лигульные лепидофиты девона Казахстана представлены: *Enbekiodendron kazachstanicae* (Senkevitch, 1961) emend. Senkevitch, *Leptophloeum rhombicum* Dawson, *Lepidosigillaria* aff. *whitei* Krausel et Weyland и тремя новыми видами родов *Tomiodendron*, *Leptophloeum*.

Очень интересны исследования, проведенные Дж. Гриерсоном и П. Бонамо [Grierson, Bonamo, 1979]; ими установлена лигула у среднедевонского (живетского) травянистого ликопода — *Lecleqia complexa* Banks, Bonamo and Grierson из штата Нью-Йорк. Лигула этого растения представляла собой примитивный язычкоподобный выступ, поднимающийся из небольшой вмятинки на адаксиальной поверхности листа, тогда как у более высокоорганизованных лепидофитов лигула помещалась в лигульной камере (ямке). Такой более высокий уровень эволюционного развития — расположение лигулы в особой камере, наблюдающийся у казахстанских среднедевонских (живетских) представителей плауновидных, позволяет предполагать, что в этом регионе примитивные лигульные лепидофиты существовали еще в доживетском веке.

Другая линия эволюции плауновидных отличалась более высоким уровнем развития и обусловила формирование *Lepidodendrales*. Более примитивные представители порядка появились в среднем девоне *Lepidosigillaria*. Для *Lepidodendrales* характерно наличие листовых подушек, вторичное утолщение стебля, спороношение в виде стробила и стигмари. Опадение листьев, возможно, было связано, как и у современных вечнозеленых хвойных, с возрастом и диаметром ствола, на котором они росли [Chaloner, 1968].

Первичная кора отличается значительным объемом благодаря наличию листовых подушек и мощной перидермы — специфическая особенность, характерная для *Lepidodendraceae*. Листовые подушки появляются в онтогенезе. В начале роста на молодых побегах листовых подушек еще не было. Размеры основания листа не превышали 1–2 мм. По мере роста растения и заложения камбиального кольца происходит резкое увеличение размеров стеблей и формирование листовых подушек (рисунок). Максимальный размер листовых подушек в 10–20 раз превышал размер листовых оснований.

Омертвление листьев вызывало образование отделяющего слоя, и после опадения листьев на поверхности подушек оставались четкие листовые рубцы, отвечающие по размерам основанию листа.

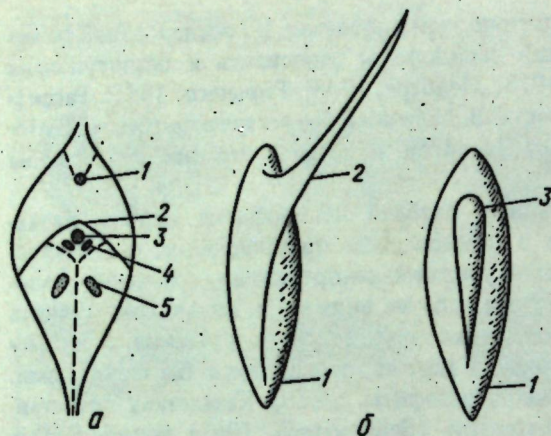


Рис. 1. Схема строения *Lepidodendron*

a — листовая подушка; 1 — лигульная ямка; 2 — листовой рубец; 3 — проводящий пучок; 4 — верхние парихны; 5 — нижние парихны; *b* — листовое основание: 1 — листовое основание; 2 — лист; 3 — дополнительное листовое основание

Форма листовых подушек самая разнообразная (от широкоромбической до веретеновидной) и является наряду с формой листовых рубцов таксономическим признаком. На листовом рубце различим точечный рубчик от проводящего пучка, проходящего из стебля в лист, и по бокам его рубчики парихн. Под листовым рубцом расположены аналогичные боковым рубчикам следы (рубчики) нижних парихн — выходы тяжей азренхимы непосредственно в воздух. В верхней части листовой подушки, над листовым рубцом, помещалась в бутылковидной ямке (камере) лигула. Лигула в онтогенезе развивается позже листа; возможно, ее развитие происходило одновременно с формированием листовых подушек.

На основании проведенного анализа строения поверхности коры лепидофитов автор, используя существующую неоднозначную терминологию, предлагает следующие определения основных терминов (в скобках даются сокращенные буквенные обозначения):

Листовая подушка (ЛП) — внешняя часть первичной коры своеобразного очертания от веретеновидного, широкоромбического и округло-эллиптического развивается в онтогенезе позже листа, помещавшегося в верхней или в средней части подушки. ЛП присуща только лепидофитам со вторичным утолщением стеблей.

Листовое основание (ЛО) — самая нижняя часть листа, низбегающая вдоль стебля и остающаяся на стебле после опадения листа. Специфический рисунок ЛО четко виден на декортицированных стеблях.

Дополнительное листовое основание (ДЛО) — выпуклость различной формы на листовом основании, соответствующая подсыхшему (неопавшему) листу.

Листовой рубец (ЛР) — площадка на листовой подушке, остающаяся после опадения листа, отвечающая отделяющему слою.

Проводящий (сосудистый) пучок — трахеиды, окруженные слоем флоэмы, идущие из стебля в лист.

Парихны — пучки азренхимы, сопровождающие сосудистый пучок; различают: верхние парихны (ВП) — сопровождают сосудистый пучок при выходе его из ствола в лист и нижние парихны (НП) — выходы пучков азренхимы непосредственно в воздух; свойственны только лепидофитам со вторичным утолщением стеблей.

Подлистовая азренхима (ПА)¹ — обшлаг сосудистого пучка. У некоторых родов (*Tomiodendron*, *Angarophlois* и др.) азренхимный обшлаг резко асимметричен по отношению к сосудистому пучку и более широк в нижней части листового следа. На декортицированных стеблях ПА, разрушаясь, образует углубление и соответственно на отпечатках вздутие.

Листовой след (ЛС) — сосудистый (проводящий) пучок, окруженный обшлагом азренхимы, или сосудистый пучок, сопровождаемый пучком парихн (у лепидофитов со вторичным утолщением стеблей).

Лигула — язычок, расположенный в лигульной ямке над основанием листа или у основания листа. В ископаемом состоянии на поверхности стебля (листа) различается лигульная камера в виде небольшой ямки (ЛЯ).

ВЫВОДЫ

1. При изучении плауновидных не учитывалось, что основные термины, как-то: листовая подушка, листовый рубец, парихны — были введены в литературу при выделении высокоорганизованных каменноугольных лепидофитов со вторичным утолщением стеблей. Применение этой терминологии для большинства девонских и примитивных карбоновых плауновидных вносит неточность и неоднозначное толкование терминов при описании таксонов. В предлагаемой автором терминологии отражены особенности строения разновозрастных палеозойских плауновидных.

2. Уточнена трактовка термина листовая подушка, парихны. Термин "листовое основание" предложено использовать не только для девонских, но и каменноугольных лепидофитов, не обладающих вторичным ростом в толщину.

3. Введен новый термин "дополнительное листовое основание", определение "дополнительная листовая подушка" предложено аннулировать, так как оно применялось для лепидофитов с подсыхающими листьями, и, как показал анализ, у последних не было листовых подушек, а существовали только листовые основания.

ЛИТЕРАТУРА

- Дубатолов В.Н., Капун Л.И., Сенкевич М.А. Биogeография Казахстана в девонский период. — В кн.: Палеобиogeографическое районирование и биостратиграфия. Новосибирск: Наука, 1977, с. 64–103. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 347).
- Залесский М.Д. Палеозойская флора Ангарской серии. — Тр. Геол. Ком. Н.С., 1918, вып. 174, с. 5–76.
- Мейен С.В. Морфология вегетативного побега ангарских каменноугольных лепидофитов. — Палеонтол. журн., 1974, № 3, с. 97–110.
- Нейбург М.Ф. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. — В кн.: Палеонтология СССР, 1948, т. 12, ч. 3, вып. 2. 342 с.
- Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистоногие, папоротники. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 415–473.
- Радченко Г.П. Руководящие формы верхнепалеозойской флоры Саяно-Алтайской

¹ С.В. Мейен назвал подлистовую азренхиму подлистовым пузырем [Мейен, 1974]. Автор отдает предпочтение термину "подлистовая азренхима", так как пузырь или вздутие образуется на отпечатках, а на поверхности стеблей при разрушении азренхимы остается углубление.

- области. — В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. М.: Госгеолтехиздат, 1955, т. 2, с. 42–153.
- Радченко Г.П. Тип Lycopsida. Роды *Siberiodendron*, *Tomiodendron*, *Abacodendron*. — В кн.: Материалы по палеонтологии. Новые семейства и роды. М.: Госгеолтехиздат, 1956, с. 194–203. (Тр. ВСЕГЕИ; Н.С.; Вып. 12).
- Радченко Г.П. Новые раннекаменноугольные плауновидные Южной Сибири. — В кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1960, ч. 1, с. 15–28.
- Рассказова Е.С. Ископаемая флора катской свиты Тунгусского бассейна. М.: Наука, 1962. 56 с. (Тр. ГИН АН СССР; вып. 67).
- Сенкевич М.А. Описание флоры девона Казахстана. — В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Казахстана. М.: Госгеолтехиздат, 1961. Вып. 1 (26), с. 115–211.
- Стигиревская Н.С. Анатомическое изучение растительных остатков из угольных почек Донбасса. — Семейство *Lepidodendraceae*. — В кн.: Палеоботаника. Л.: Наука, 1964, с. 5–38. (Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Вып. 5).
- Юрина А.Л. Девонская флора Центрального Казахстана. М.: Изд-во МГУ, 1969. 143 с. (Материалы по геологии Центрального Казахстана; Т. 8).
- Chaloner W.G. The cone of *Cyclostigma kiltorkense* Haughton from the Upper Devonian of Ireland. — *J. Linnean Soc. London (Botany)*, 1968, vol. 61, N 384, p. 25–36.
- Grierson J., Banks H. *Lycopods of the Devonian of New York State*. — *Amer. Palaeontol.*, 1963, vol. 4, N 31, p. 219–295.
- Grierson J., Bonato P. *Leclercqia complexa: earliest ligulate lycopod (Middle Devonian)*. — *Amer. J. Bot.*, 1979, N 66, p. 474–476.
- Jurina A., Lemoigne Y. *Anatomical characters of the Axes of arborescent lepidophytes of the Devonian, referred to Lepidodendropsis kazachstanica Senkevitch, 1961*. — *Palaeontographica B*, 1975, Bd. 150, Lf. 5/6, S. 162–166.
- Meyen S.V. *Carboniferous and Permian Lepidophytes of Angaraland*. — *Palaeontographica B*, 1976, Bd. 157, Lf. 5/6, S. 112–157.
- Schweitzer H.J. *Die Oberdevon — Flora der Bareninsel, 2. Lycopodiinae*. — *Palaeontographica B*, 1969, Bd. 126, Lf. 4/6, S. 1–137.

УДК 594.11:551.761 (925.11/16)

Б.Н. Шурыгин

ТОАРСКИЕ "ЛЕДЫ" (DASCRUMYA) НА СЕВЕРЕ СИБИРИ

В тоар-ааленских толщах на севере Сибири самыми распространенными и часто встречающимися макроокаменелостями являются двустворчатые моллюски. В комплексах двустворок тоара доминируют хорошо известные "леды". "Ледовые" и "белемнитово-ледовые" скопления постоянно отмечаются геологами, исследующими ниже- и среднеюрские толщи Сибири [Емельянцева, 1939, 1954; Крымгольц и др., 1953; Кирина, 1966 и др.]. В ориктонозах "леды" образуют ракушниковые линзы, скопления, реже равномерно рассеяны в слое. Как правило, это целые раковины, перемешанные с разрозненными створками, обычно не имеющие какой-либо преимущественной ориентировки и сортировки. Ракушники сложены либо только раковинами "лед", либо их сопровождают *Tancredia*, реже *Pseudomytiloides*. Наиболее представительны скопления "лед" в тоарских местонахождениях Вилуйской синеклизы. Раковины "лед" в ракушниках из этих местонахождений почти идеальной сохранности, "пустые" или заполненные кальцитом, с прекрасно сохранившимися внутренними структурами.

Родовой состав юрских ктенодонтид Сибири

Петрова, 1947; Крымгольц и др., 1953; Кошелкина, 1963 и др.		Санни, 1976; Захаров, Шурыгин, 1978а	
Сем. Nuculidae	Род Nucula	Сем. Nuculidae	Род Nuculoma Род Palaeonucula Род Dacryomya
Сем. Ledidae	Род Leda	Сем. Mallettiidae	Род Malletia Род Taimyrodon
		Сем. Nuculanidae	Род Nuculana
		Сем. Sareptidae	Род Sarepta

До недавнего времени к роду *Leda* Schumacher относили всех известных в тоаре и низах аалена Сибири представителей *Nuculanacea*, имеющих раковины с более или менее вытянутой рострообразной задней частью и ктенодонтным замком. В результате монографического изучения ктенодонтид из верхнеюрско-нижнемеловых толщ [Санни, 1976], а затем из среднеюрских [Захаров, Шурыгин, 1978а] оказалось, что родовой состав их юрских представителей более разнообразен (таблица).

Среди тоар-ааленских представителей ктенодонтид из северосибирских разрезов установлено два рода: *Dacryomya* Ag., 1840 и *Nuculana* Link, 1807 (= *Leda* Schumacher, 1817). Для рода *Dacryomya* характерны длинный узкий, обычно усеченный ростр, хорошо выраженный щиток и цельная мантийная линия. Род *Nuculana* отличается более широкой округленной задней частью раковины и мантийной линией с маленьким синусом [Захаров, Шурыгин, 1978а]. Внешне представители этих двух родов не всегда четко отличаются.

После установления синонимии родовых названий *Nuculana* и *Leda* [Treatise..., 1969] все формы из северосибирских разрезов, ранее определяемые и описываемые под названием *Leda*, большинством исследователей включались в род *Nuculana*. Однако изучение внутренних структур раковин показало, что тоарские "леды" должны быть отнесены к роду *Dacryomya*, а "леды" из аргиллитов аалена — к роду *Nuculana* (*Jupiteria*) [Захаров, Шурыгин, 1978а].

В связи с тем что ранее представители разных родов объединялись под одним родовым названием, возникла неразбериха и с видовой диагностикой, в которую входили, по существу, родовые признаки.

При первоописании тоарских "лед" Сибири Г.Т. Петрова отнесла их к виду *Leda acuminata* (Goldf.) [Петрова, 1947; Крымгольц и др., 1953]. Однако раковины, описанные Г.Т. Петровой, отличаются от голотипа Гольдфусса менее "округленной и менее широкой формой задней части" (ростра) [Крымгольц и др., 1953, с. 20], большей высотой, макушками более высокими и смещенными кпереди или субцентрально, хорошо выраженным щитком. Мантийная линия у них цельная [Крымгольц и др., 1953]. *Nucula acuminata* из верхов тоара и средней юры ФРГ [Goldfuss, 1836, с. 147, табл. 125, фиг. 7; Zietten, 1830, с. 77, табл. 57, фиг. 6; Quenstedt, 1858, с. 187, табл. 23, фиг. 14] чрезвычайно сходны по очертаниям, округ-

ленной задней части и нечеткому щитку с "ледами" из ааленских отложений на севере Сибири. Гольдфуссом не указаны элементы внутреннего строения раковин. У северосибирских "лед" из аалена отмечается небольшой синус мантийной линии и ряд других признаков (см. выше), которые позволяют относить их к роду *Nuculana*. Образ жизни и условия обитания их резко отличны от таковых *Dacryomys* и хорошо согласуются с фациальной приуроченностью и тафономической характеристикой представителей рода, распространенных в среднеюрских отложениях Сибири [Захаров, Шурыгин, 1978а]. Опираясь на морфологическое сходство, можно полагать, что экземпляры, описанные из ФРГ под видовым названием *Nucula acuminata*, также относятся к роду *Nuculana*. Следовательно, только среднеюрские северосибирские "леды", имеющие синус мантийной линии, должны иметь видовое название *Nuculana acuminata* (Goldf.).

Тоарские "леды", характеризующиеся хорошо выраженным щитком, длинной узкой обычно усеченной ростообразной задней частью раковины и цельной мантийной линией [Крымголец и др., 1953], являются представителями *Dacryomys*.

Они очень сходны с *Nucula inflata* из лейаса ФРГ [Zietten, 1830, с. 77, табл. 57, фиг. 4], видом, включаемым Петровой, а след за ней и другими авторами, в синонимику *Leda acuminata* [Крымголец и др., 1953; Окунева, 1973; и др.]. Таким образом, тоарских "лед" следует относить к *Dacryomys inflata* (Ziet.).

При изучении "ледовых горизонтов" тоара было обнаружено, что в ориктоценозах очень часто встречаются раковины дакриомий двух типов. В ряде случаев доминируют крупные (до 22–25 мм длиной) раковины *Dacryomys*, в других встречены только небольшие (до 10–15 мм длиной). На некоторых уровнях обнаружены раковины обеих типов совместно. Проведя сравнительное исследование тоарских *Dacryomys* из северосибирских коллекций (реки Вилюй, Тюнги), Г.Т. Петрова описала два вида: *Leda acuminata* (= *Dacryomys inflata*) и *Leda jacutica* (= *Dacryomys jacutica*) [Петрова, 1947; Крымголец и др., 1953]. Различия их сводятся к следующему: *Dacryomys jacutica* "отличается большими размерами раковины, более низкими макушками, меньшим изгибом задней части замочного края, хорошо выраженным килем и большим числом зубных пластин" [Крымголец и др., 1953, с. 22]. Как видно из сравнения, для разграничения видов использованы либо абсолютные размеры, либо признаки, коррелятивно связанные с абсолютным размером раковин. Так, здесь же, в описании, указано, что "киль хорошо виден на раковинах крупных экземпляров" [Крымголец и др., 1953, с. 22]. Изгиб задней части замочного края, если судить по онтогенезу крупных раковин дакриомий, также коррелятивно связан с размером раковин [Захаров, Шурыгин, 1978а, с. 94, рис. 26], т.е. степенью развития ростообразной задней части (таблица).

До последнего времени след за Г.Т. Петровой крупные раковины определялись как *D. jacutica*, мелкие — как *D. inflata* (= *D. acuminata*) [Сибирякова, 1961; Кошелкина, 1962, 1963; Окунева, 1973; и др.]. Эти два вида, разделяемые только на основании меры одних и тех же признаков, в работах по стратиграфии тоара почти постоянно приводятся из единых местонахождений и указываются с одинаковых уровней разреза. Никем не отмечаются их различия в стратиграфической приуроченности. Часто

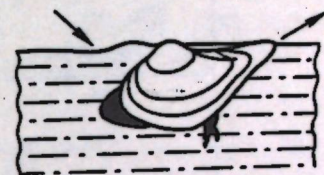
линзы ракушника, в которых преобладают крупные либо мелкие раковины *Dacryomys*, чередуются в разрезах, или же в едином ориктоценозе оба вида представлены в изобилии.

Изложенное выше заставляет усомниться в необходимости разграничения двух видов дакриомий в тоаре Сибири. Скорее можно предположить существование в тоарских северосибирских морях чрезвычайно широко распространенного одного вида *Dacryomys* — оппортуниста по экологическим особенностям. Это заключение тем более вероятно, что максимальное распространение этого вида приходится на послекризисный этап — этап нивелировки биоты Арктики [Захаров, Сакс, 1980; Сакс и др., 1980].

МАТЕРИАЛ¹ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для окончательного решения вопроса были исследованы представительные выборки раковин *Dacryomys*, взятые из различных местонахождений и разных интервалов разреза тоарских отложений Вилюйской синеклизы, т.е. района, из которого происходит типовая коллекция как *D. jacutica*, так и сибирской *D. inflata* (= *Leda acuminata*).

Р и с. 1. Реконструируемое прижизненное положение дакриомий на грунте
Стрелки — входной и выводной потоки; зачернены нога и пальпы



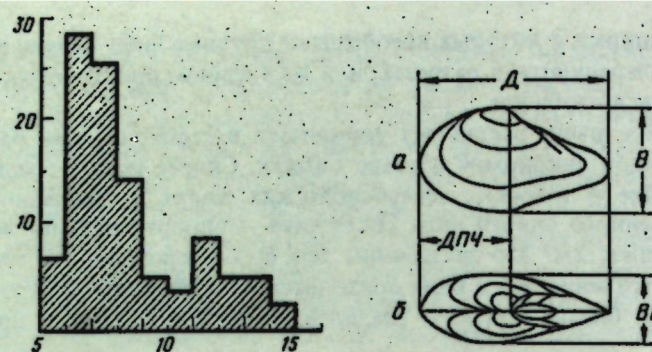
Исследовались следующие выборки:

- из зоны *Harposceras falcifer* —
обр. № 208 — 35 экз. (длина от 7,25 до 14,85 мм), р. Марха, левый берег, 17 км ниже пос. Энерден, обн. 5, сл. 2;
обр. № 334 — 141/50² экз. (длина от 6,0 до 14,0 мм), р. Марха, правый берег выше устья р. Сынный-Аллах, обн. 8;
обр. № 321 — 20 экз. (длина от 11,0 до 23,85 мм), р. Тюнг, правый берег в 4,5 км выше устья р. Орто-Дьэнгге, обн. 14, сл. 4;
обр. № 378 — 40 экз. (длина от 16,6 до 24,15 мм), р. Тюнг, правый берег в 0,6 км выше устья р. Орто-Дьэнгге, обн. 15а, сл. 3;
из зоны *Dactylioceras athleticum* —
обр. № 386 — 140/68 экз. (длина от 7,45 до 24,4 мм), р. Тюнг, правый берег в 0,6 км выше устья р. Орто-Дьэнгге, обн. 15а, сл. 4;
обр. № 17/27 — 22 экз. (длина от 6,85 до 13,75 мм), р. Вилюй, правый берег в 6,5 км к юго-востоку от д. Тэнкэ, обн. 17, сл. 6;
из слоев с *Pseudolioceras alienum* —
обр. № 393 — 43 экз. (длина от 7,45 до 16,0 мм), р. Тюнг, правый берег в 0,6 км выше устья р. Орто-Дьэнгге, обн. 15а, сл. 6.

Все выборки сделаны из ископаемых автохтонных танатоценозов в алевроитах и глинистых алевроитах. Раковины дакриомий, захороненные

¹ Материал предоставлен автору В.А. Князевым, изучавшим эти разрезы в 1978–1979 гг.

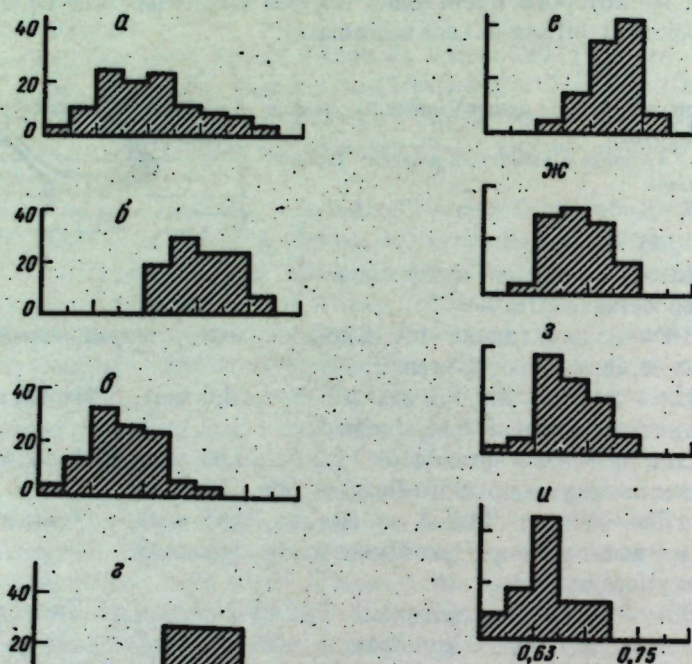
² В числителе — число экземпляров в крупных выборках, замеренных не полностью, в знаменателе — число полностью обмеренных экземпляров.



Р и с. 2. Размерно-частотное распределение раковин в выборке № 386
По оси абсцисс высота в мм, по оси ординат — процентное содержание в выборке

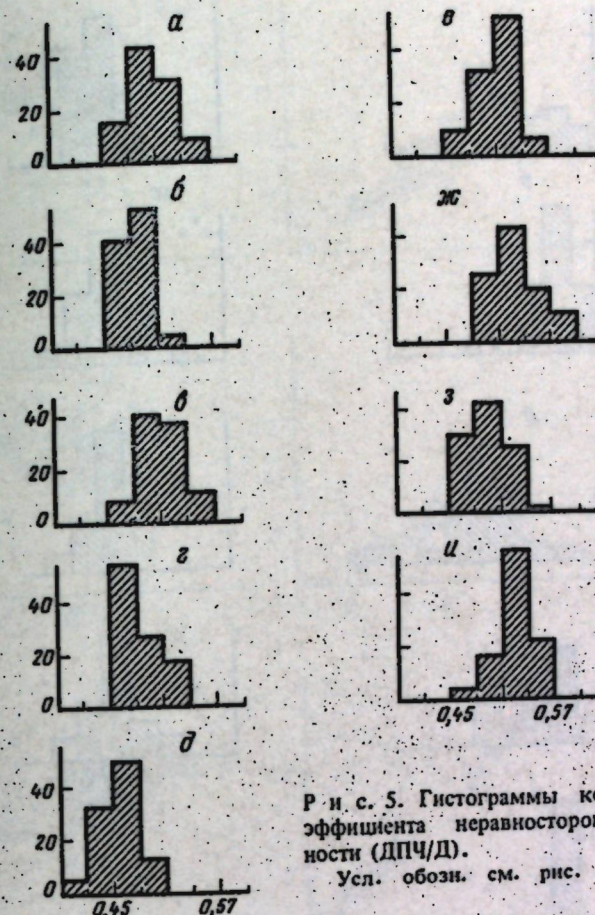
Р и с. 3. Схема замеров раковин дакриомий

a — вид со стороны левой створки, *б* — вид со стороны замочного края; *Д* — длина, *В* — высота, *ДПЧ* — длина передней части раковины, *Вп* — выпуклость



Р и с. 4. Гистограммы коэффициента удлиненности в исследуемых выборках

По оси абсцисс — коэффициент удлиненности (B/D), по оси ординат — процентное содержание в замеренной выборке: *a* — № 386 (выборка в целом), *б* — № 386 (крупные экземпляры), *в* — № 386 (мелкие экземпляры), *г* — № 321, *д* — № 378, *е* — № 334, *ж* — № 208, *з* — № 393, *и* — № 17/27



Р и с. 5. Гистограммы коэффициента неравносторонности ($ДПЧ/Д$).

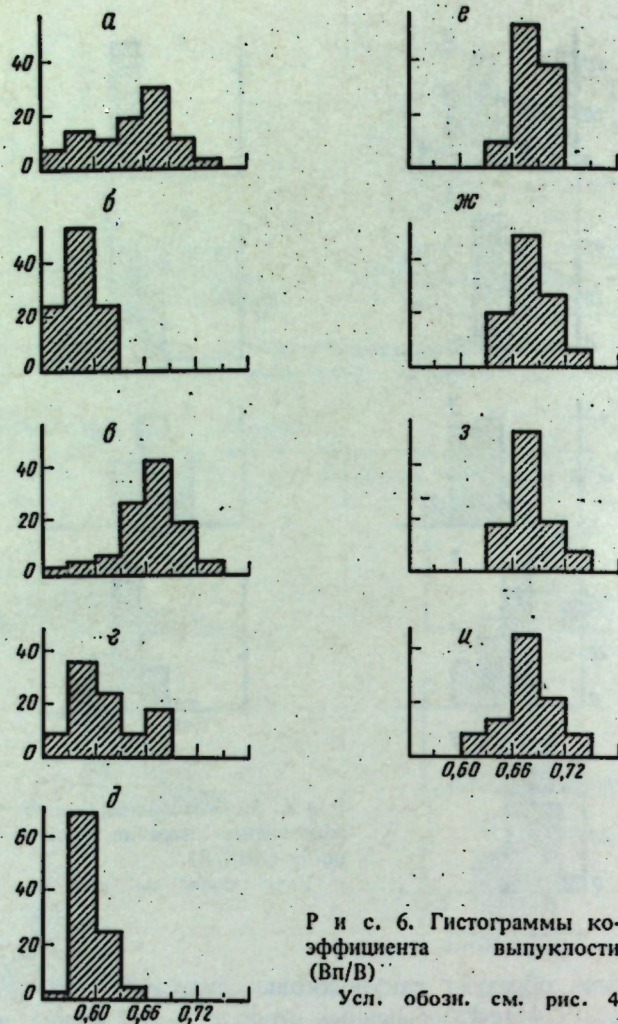
Усл. обозн. см. рис. 4

на месте жизни, образуют ракушниковые скопления (тип захоронения IIIa [Захаров, 1974]). Разрозненных створок в скоплениях мало. Чаще это целые раковины с сомкнутыми створками, не заполненные породой. Не отмечается какой-либо преимущественной ориентировки и сортировки в скоплениях. Раковины прекрасной сохранности, без следов окатанности. У многих раковин заметна потертость в области макушек, что хорошо объясняется исходя из реконструкции прижизненного положения дакриомий на грунте (рис. 1) [Захаров, Шурыгин, 1978а].

Для одной из наиболее представительных выборок (обр. № 386) построена гистограмма абсолютной высоты раковин. Размерно-частотное распределение оценивается по высоте раковин, поскольку при препарировке ростровая часть их обычно обламывается, что искажает данные по длине. Размерно-частотное распределение (рис. 2) имеет двувершинный характер и максимум, сдвинутый влево, что согласуется с теоретическими моделями динамики смертности в популяциях [Olson, 1957].

Оценивая таким образом материал, мы приходим к выводу, что исследуемые выборки происходят из ископаемых популяций.

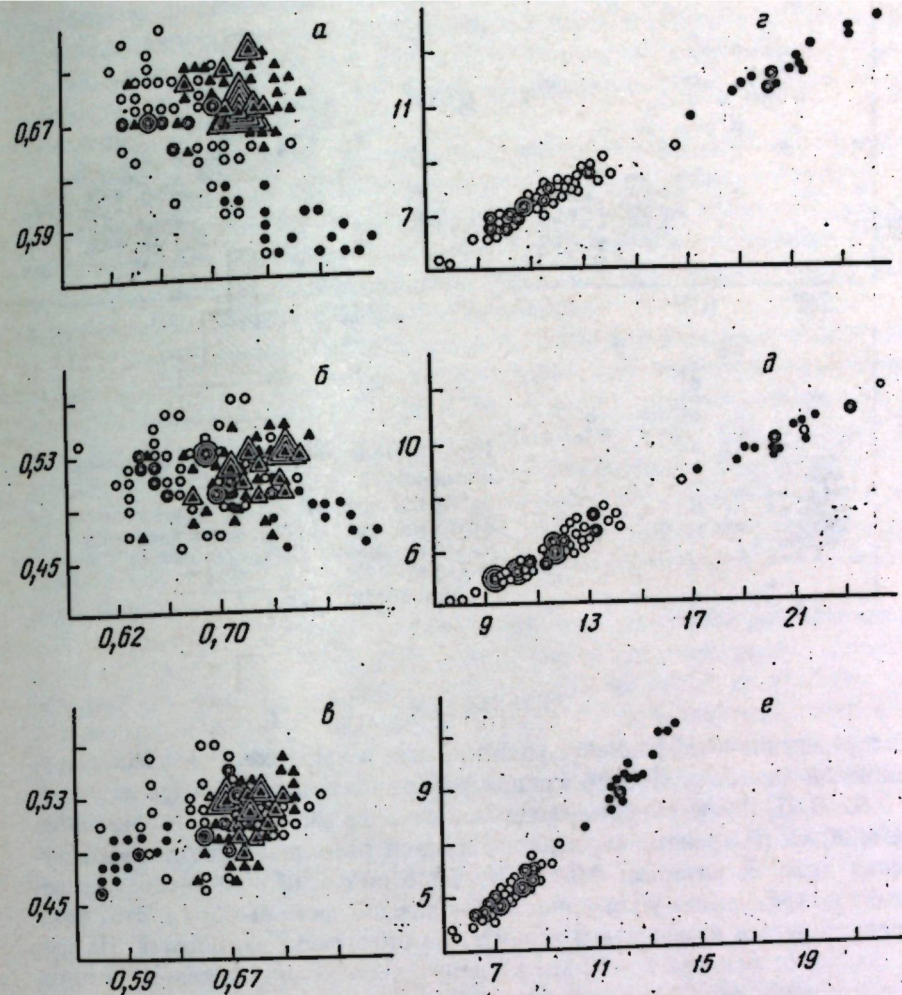
При изучении образцов замерялись следующие параметры (рис. 3):



Р и с. 6. Гистограммы ко-
эффициента выпуклости
(Вп/В)
Усл. обозн. см. рис. 4

длина (Д), высота (В), выпуклость (Вп) и длина передней части раковины (ДПЧ).

Наиболее вариабельные признаки у раковин дакрионий — относительная высота раковин и выраженность макушек — хорошо характеризуются коэффициентом удлиненности (В/Д). Другим важным признаком считается положение макушек относительно переднего края раковины и длина ростовой части. Они удовлетворительно описываются коэффициентом неравносторонности (ДПЧ/Д). Вариации выпуклости раковин фиксируются коэффициентом выпуклости (Вп/В). Степень выраженности кия, судя по характеру онтогенеза, четко коррелируется с размером раковин (табл. XXXII). Межвидовых различий в скульптуре у представителей *Dasyotoma* не отмечается. Таким образом, все используемые при диагностике видов *Dasyotoma* признаки мерические либо коррелятивно связанные с ними, что позволяет сравнивать выборки с помощью приемов биометрии.



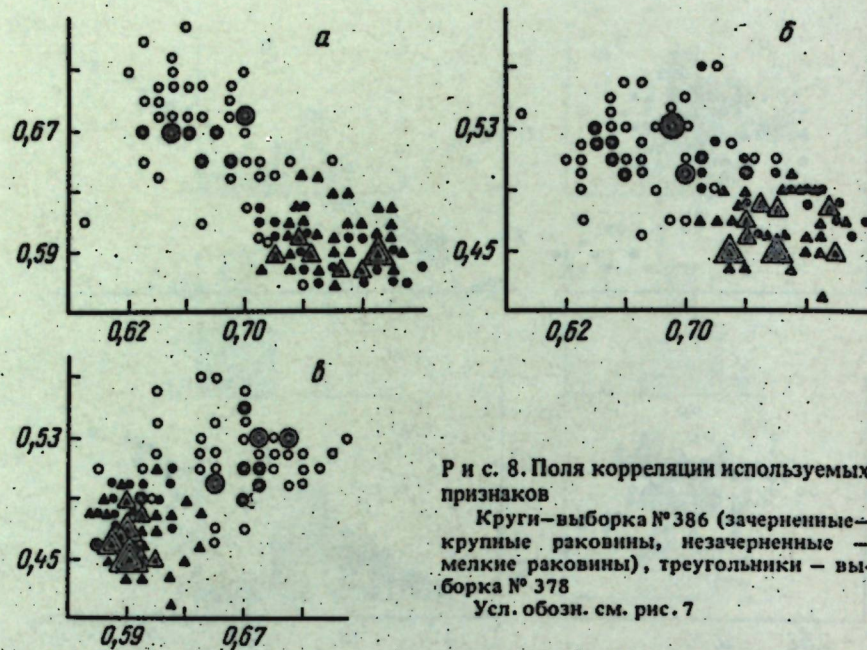
Р и с. 7. Поля корреляции используемых признаков

Круги — выборка № 386 (зачерненные — крупные раковины, незачерненные — мелкие раковины), треугольники — выборка № 334

а — по оси абсцисс — коэффициент выпуклости (Вп/В), по оси ординат — коэффициент удлиненности (В/Д); б — по оси абсцисс — Вп/В, по оси ординат — коэффициент неравносторонности (ДПЧ/Д); в — по оси абсцисс — В/Д, по оси ординат — ДПЧ/Д; г — по оси абсцисс — длина (Д), по оси ординат — высота (В); д — по оси абсцисс — Д, по оси ординат — длина передней части (ДПЧ); е — по оси абсцисс — В, по оси ординат — выпуклость (Вп)

Эталоном для сравнения разных выборок послужила описанная выше наиболее представительная выборка из глинистых алевроитов зоны *Dactylo-ceras athleticum* (обр. 386) (табл. XXXII).

Для каждой выборки построены гистограммы признаков (В/Д, ДПЧ/Д, Вп/В) в едином масштабе (рис. 4–6). Для оценки корреляции признаков и сравнения выборок строились поля корреляции как абсолютных размеров (рис. 7, г–е, обр. 386), так и коэффициентов удлиненности, неравносторонности и выпуклости (рис. 7, а–в, 8).



Р и с. 8. Поля корреляции используемых признаков

Круги — выборка № 386 (зачерненные — крупные раковины, незачерненные — мелкие раковины), треугольники — выборка № 378

Усл. обозн. см. рис. 7

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение коэффициента удлиненности в выборке № 386 имеет двугорбный характер. Прогиб кривой распределения приходится на интервал 0,60–0,63. После разделения выборки на две части (крупные и мелкие экземпляры) по границе перегиба на кривой размерно-частотного распределения (рис. 3, интервал 9,0–10,0), было получено нормальное распределение коэффициента удлиненности для каждой части выборки. Этот факт интерпретируется изменчивым характером онтогенеза дакриомий. На зрелой стадии (с размера 16–17 мм в длину) происходил "перелом" в онтогенезе: прирост раковин в высоту отставал от прироста в длину. Судя по характеру онтогенеза, относительно ускоряется рост rostroобразной задней части раковины (таблица). Эта закономерность хорошо заметна и на гистограммах коэффициента неравносторонности (рис. 5). В выборке крупных экземпляров преобладают формы с меньшими значениями коэффициента неравносторонности, в выборке мелких — с большими (рис. 5, б, в). Та же картина наблюдается на полях корреляции высоты с длиной и длины передних частей с длиной раковин для всей выборки № 386 (рис. 7, а–в).

Судя по аналогичному распределению коэффициента выпуклости, с возрастом этот коэффициент возрастает (рис. 6), и соответственно заворачиваются внутрь макушки. Причем и в этом случае "перелом" в онтогенезе происходит на той же стадии индивидуального развития, хотя он и не столь четко выражен. В целом коэффициент выпуклости в выборке варьирует в значительных пределах (0,57–0,84).

Сравнивая распределения используемых коэффициентов в различных выборках, можно заметить, что общие закономерности, отмеченные выше, выдерживаются. Распределение признаков в выборках № 321 и 378, пред-

ставленных в основном крупными экземплярами, хорошо совпадает с распределениями аналогичных признаков в выборке крупных экземпляров № 386, а в выборках № 334, 208, 17/27, 393 — с таковой выборки мелких экземпляров № 386 и между собой (выборки содержат только мелкие раковины).

Учитывая принадлежность всех экземпляров образца № 386 к единой палеопопуляции, описанное сходство в распределении признаков приводит к выводу о морфологической (и, следовательно, генетической) однородности изучаемых образцов. Таким образом, все изученные выборки дакриомий можно отнести к одному виду, имевшему обширный ареал обитания и широкий временной диапазон существования.

Поля корреляции признаков тех же выборок показывают аналогичные совпадения (рис. 7, 8). Прежде всего следует отметить, что парная корреляция абсолютных размеров (Д с В, ДПЧ с Д и т.д.) очень четкая (рис. 7, г–д), в то время как корреляция коэффициентов, обычно используемых при диагностике видов, весьма слаба. Отсюда следует сделать вывод, что темпы прироста раковин дакриомий в разных направлениях изменялись независимо. Особенно значителен разброс на полях корреляции коэффициента выпуклости, который, как отмечалось выше, варьирует в очень широких пределах (рис. 6, 7, а, б, 8, б, в).

Сравнение конфигурации полей корреляции признаков разных выборок подтверждает вывод об однородности изучаемого материала, сделанный при анализе гистограмм. Так, поля корреляции одной из наиболее представительных выборок мелких *Dacryomys* (№ 334; таблица) почти полностью перекрываются с таковыми для выборки № 386, причем большая часть поля перекрытия приходится на область распределения мелких раковин из выборки № 386 (рис. 7, а–в). При сравнении выборок № 386 и № 378 область распределения крупных экземпляров из выборки № 386 полностью перекрывается распределением выборки № 378 (рис. 8, а–в) и т.д.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сравнительное изучение представительных выборок раковин дакриомий методами биометрии приводит нас к выводу, что разделение дакриомий из тоарских отложений севера Сибири на два вида на основании используемых признаков не состоятельно.

В раннем тоаре для Арктического бассейна были характерны слабая дифференциация фациальных зон, стабильность условий обитания бентоса и ярко выраженная нивелировка биоты [Захаров, Шурыгин, 19786; Захаров, Сакс, 1980]. В этих условиях в северосибирских морях на обширных пространствах расселялся один вид — оппортунист дакриомий, который доминировал в сходных по таксономическому составу и просто устроенных сообществах бентоса.

При высокой популяционной плотности в поселениях толерантность молоди, вероятно, была очень широкой, в то время как взрослые и геронтические особи имели более узкую толерантность. Поэтому они концентрировались в более узкой зоне, находя здесь оптимальные условия обитания. Такая закономерность отмечается у некоторых современных и, вероятно, мезозойских видов двустворок [Захаров, 1966]. Молодь дакриомий,

вероятно, была весьма подвижной и довольно активно перемещалась в приповерхностной части осадка. Отсутствие длинного ростра на юной стадии развития согласуется с этим предположением. Крупные взрослые особи, имеющие хорошо развитый ростр, затруднявший передвижения, занимали более стабильное положение в грунте.

Выборочная приуроченность дакриомий на разных стадиях индивидуального развития к разным микрофациям хорошо согласуется с более частой встречаемостью скоплений мелких раковин дакриомий в разрезах тоара в северных районах Сибири (р. Анабар и др.). Чередование ориктоценозов, обогащенных то мелкими раковинами, то более крупными, иногда отмечающееся в разрезах, отвечает частой смене микрофаций в исследуемом районе. Судя по распространению дакриомий в изученных разрезах, оптимальная зона обитания крупных особей в раннетоарском Вилюйском море проходила через район р. Тюнг.

ВЫВОДЫ

1. Ктенодонтиды, широко известные из тоара на севере Сибири под названием "леды", отнесены к роду *Dacryomya*.
 2. Представители *Dacryomya* имели двустадийный онтогенез. Темпы роста в высоту с возрастом отстают от прироста в длину.
 3. Крупные и мелкие раковины северосибирских *Dacryomya*, ранее относившиеся к разным видам, следует считать единым видом с широким географическим распространением.
 4. Северосибирских тоарских дакриомий следует объединять под видовым названием *Dacryomya inflata* (Ziet.), а северосибирских ааленских ктенодонтид относить к *Nuculana acuminata* (Goldf.).
- Автор глубоко признателен В.А. Захарову за ряд ценных советов и рекомендаций и В.Г. Князеву за предоставленный материал.

ЛИТЕРАТУРА

- Емельянец Т.М. Геологические исследования в районе Нордвика и острова Бегичева в 1933 г. — В кн.: Геологические исследования Нордвик-Хатангского района и Таймырского полуострова. Л.: Главсевморпуть, 1939, с. 5–40.
- Емельянец Т.М. Геологическое строение и перспективы нефтеносности восточного и западного окончаний хребта Прончищева. — В кн.: Сборник статей по нефтеносности Советской Арктики. Л.: М.: Водтрансиздат, 1954, с. 76–100.
- Захаров В.А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири и условия их существования. М.: Наука, 1966. 183 с.
- Захаров В.А. Значение полевых литолого-палеоэкологических наблюдений для исследований по систематике. — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. Новосибирск: Наука, 1974, с. 8–15.
- Захаров В.А., Сакс В.Н. Палеоэкология Арктического бассейна в юре и неокме. — В кн.: Палеонтология. Стратиграфия. М.: Наука, 1980, с. 126–132.
- Захаров В.А., Шурыгин Б.Н. Биогеография, фауны и стратиграфия средней юры Советской Арктики. Новосибирск: Наука, 1978а. 263 с.
- Захаров В.А., Шурыгин Б.Н. Юрское море на севере Сибири. — В кн.: Условия существования мезозойских морских бореальных фаун. Новосибирск: Наука, 1978б, с. 56–81.
- Кирина Т.И. Стратиграфия нижнеюрских отложений западной части Вилюйской синеклизы. — В кн.: Геология и нефтегазоносность Западной Якутии. Л.: Недра, 1966, с. 18–71.

- Кошелкина З.В. Полевой атлас руководящих фаун юрских отложений Вилюйской синеклизы и Приверхоанского краевого прогиба. Магадан: Кн. изд-во, 1962. 65 с.
- Кошелкина З.В. Стратиграфия и двустворчатые моллюски юрских отложений Вилюйской синеклизы и Приверхоанского краевого прогиба. Магадан, 1963. 219 с.
- Крымгольц Г.Я., Петрова Г.Т., Пчелинцев В.Ф. Стратиграфия и фауна морских мезозойских отложений Северной Сибири. Л.: Главсевморпуть, 1953. 133 с.
- Окунева Т.М. Стратиграфия юрских морских отложений Восточного Забайкалья и ее палеонтологическое обоснование. — В кн.: Стратиграфия и фауна мезозоя восточных районов СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1973, с. 3–117.
- Петрова Г.Т. Класс Lamellibranchiata. Пластинчатожаберные. — В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. 8. М.: Л.: Гостеоиздат, 1947, т. 8, с. 102–141.
- Санин В.Я. Раннемеловые ктенодонтиды севера Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 70 с.
- Сакс В.Н., Захаров В.А., Меледина С.В., Месежников М.С., Нальняева Т.И., Шульгина Н.И., Шурыгин Б.Н. Современные представления о развитии фауны и зональной стратиграфии юры и неокома Бореального пояса. — Геология и геофизика, 1980, № 1, с. 9–25.
- Сибирякова Л.В. Среднеюрская фауна моллюсков Большого Балхана и ее стратиграфическое значение. Л.: Гостоптехиздат, 1961. 171 с.
- Goldfuss A. Petrefacta Germaniae. Dusseldorf, 1833–1840, pt 2. 312 S.
- Olson E.C. Size-frequency distribution in samples of extinct organisms. — J. Geol., 1957, vol. 65, N 3, p. 309–333.
- Quenstedt F.A. Der Jura. Tubingen, 1858. 842 S.
- Treatise on invertebrate paleontology. Pt N. Mollusca, 6, Bivalvia. N.Y., 1969. Vol. 1–3. 1224 p.
- Ziethen C.H. Les petrifications de Wurtemberg. Stuttgart, 1830. 102 S.

ОБЪЯСНЕНИЯ ТАБЛИЦ

К ст. Р.Т. Грациановой, А.С. Дагиса

Таблица I¹

Фиг. 1. *Anathyris phalaena* (Phillips)
Экз. GSM № 6866 — голотип хранится в Институте геологических наук (Лондон); брюшная створка, х2²; изображен Дж. Филлипсом [Phillips, 1841, табл. 28, фиг. 123]; юго-западная Англия, Devon, Torquay, Норе; средний девон, эйфельский ярус, слон Nose (сведения о возрасте слоев, из которых происходит голотип, цитируются по Т.А. Грунт [1980]).

Фиг. 2-5. *Plicathyris sibirica* (V. Khalfina)
2 — раковина со стороны спинной створки, экз. 470/3, х3; 3 — раковина со стороны брюшной створки, экз. 470/1, х4; 4 — раковина со стороны переднего края, экз. 470/1, х4; 5 — раковина со стороны брюшной створки, экз. 470/6, х4; северо-восточная окраина Кузнецкого бассейна, р. Яя выше с. Петропавловского; франский ярус, нижний фран

Фиг. 6-8. *Plicathyris* sp.
6 — раковина со стороны спинной створки; 7 — замочный край; 8 — передний край, экз. 470/8, х1,5; северо-восточная окраина Кузнецкого бассейна, р. Яя, Черепанов брод; франский ярус, нижний фран

Фиг. 9-12. *Anathyris phalaena* (Phillips)
9 — раковина со стороны брюшной створки; 10 — спинная створка, 11 — замочный край; 12 — передний край, экз. 470/10, х2; северо-западная окраина Кузнецкого бассейна, р. М. Изылы выше плотины в д. Вассино; франский ярус, нижний фран, вассинский горизонт

Таблица II

Фиг. 1-3. *Anathyrella ussovi* (Khalfin)
1 — раковина со стороны спинной створки; 2 — замочный край; 3 — передний край, экз. 470/21a, х1; северо-западная окраина Кузнецкого бассейна, р. М. Изылы выше жел.-дор. моста у разъезда Гранит; франский ярус, верхний фран, соломинский горизонт

Фиг. 4-7. *Anathyrella peetzi* (Khalfin)
4 — раковина со стороны брюшной створки; 5 — спинная створка, 6 — замочный край; 7 — передний край, экз. 470/22a, х1; Горный Алтай, бассейн р. Чуи, водораздел рек Чаган-узуи и Кызыл-чип; франский ярус, нижний фран

К ст. В.И. Гудиной, Л.К. Левчук

Таблица III

Фиг. 1. *Elphidium crispum* (Linne)
Экз. № 611/1 (шлиф), спиральный канал, х120; Молдавия, с. Валены, скв. 4, инт. 523,8—525,7 м, миоцен

¹ Экземпляры, изображенные на табл. I и II, хранятся в Центральном сибирском геологическом музее (ЦСГМ, Новосибирск), коллекция № 470.
² Здесь изображен муляж голотипа № 470/21, хранящийся в ЦСГМ.

Фиг. 2. *Canalitera fax* (Nicol)
Экз. № 611/2 (шлиф), спиральный канал, х140; Охотское море, залив Измены, ст. 801, гл. 8,0 м, современный
Фиг. 3. *Retroelphidium boreale* (Gudina)
Экз. № 611/3 (шлиф), спиральный канал, х120; п-ов Таймыр, р. Каменная, обн. 373, абс. выс. 131,2 м, поздний плейстоцен
Фиг. 4. *Criboelphidium goesi goesi* Stchedrina
Экз. № 611/4 (шлиф), спиральный канал, х120; таймырская низменность, Северо-Алтырская площадь, скв. 107, гл. 191,0 м, средний плейстоцен
Фиг. 5. *Elphidium crispum* (Linne)
Экз. № 611/5 (пришлифовка), межсептальная полость, х250; Молдавия, с. Валены, скв. 4, инт. 523,8—525,7 м, миоцен
Фиг. 6. *Canalitera fax* (Nicol)
Экз. № 611/6, височная септа и межсептальная полость, х180; Охотское море, залив Измены, ст. 801, гл. 8,0 м, современный
Фиг. 7. *Toddinella lenticularis* (Gudina)
Экз. № 611/8 (шлиф), поперечное сечение, х110; п-ов Таймыр, р. Шренк, обн. TX-69, абс. выс. 45,3 м
Фиг. 8. *Toddinella ustulata* (Todd)
Экз. № 611/7 (шлиф); а — поперечное сечение, х100, б — форамен, х200; Северная Аляска, свита картер крик
Фиг. 9. *Elphidium crispum* (Linne)
Экз. № 611/9 (шлиф), межсептальные полости, х65; Молдавия, с. Валены, скв. 4, инт. 523,8—525,7 м, миоцен
Фиг. 10. *Canalitera fax* (Nicol)
Экз. № 611/10 (шлиф), межсептальная полость, х250; Охотское море, залив Измены, ст. 801, гл. 8,0 м, современный
Фиг. 11. *Retroelphidium subclavatum* (Gudina)
Межсептальная полость, х170
Фиг. 12. *Canalitera fax* (Nicol)
Экз. № 611/12, муляж мягкого тела с ретральными отростками штоплазмы, х270

Таблица IV

Фиг. 1. *Toddinella ustulata* (Todd)
Голотип № 528/1; а — вид сбоку, х90; б — вид с периферического края, х90; в — фрагмент раковины, х270; Северная Аляска, свита картер крик
Фиг. 2. *Toddinella lenticularis* (Gudina)
Гипотип № 611/13; а — вид сбоку, х110; б — вид с периферического края, х110; в — фрагмент шва и пористости раковины, х110; п-ов Таймыр, р. Шренк, обн. TX-73, абс. выс. 32,7 м, позднечетвертичный
Фиг. 3. *Haynesina orbicularis* (Brady)
Гипотип № 608/10, форамен и межкамерная лакуна, х480; п-ов Таймыр, р. Б. Ба-лахия, обн. А-50, абс. выс. 36,4 м
Фиг. 4. *Haynesina magna* Levtschuk
Гипотип № 608/5, фрагмент форамена и апертура, связывающая межкамерную лакуну с полостью камеры, х480; п-ов Гыдан, р. Лимба-Яха, обн. 20/15, абс. выс. 17,5 м
Фиг. 5. *Haynesina orbicularis* (Brady)
Гипотип № 611/14; а — вид сбоку, х200; б — дополнительное латеро-умбиликальное устье и фрагмент грануляции на шве, х400; п-ов Таймыр, р. Широкая, обн. 71, абс. выс. 112,0 м, позднечетвертичный
Фиг. 6. *Elphidium ex gr. craticulatum* Fichtel et Moll
Гипотип № 518/124; а — вид сбоку, х60; б — фрагмент швов с межсептальными мостиками и фоссеттами, х400; Японское море, ст. 2641, гл. 302 м, современный
Фиг. 7. *Elphidium advenum depressulum* (Cushman)
Гипотип № 611/15; а — вид сбоку, х60; б — фрагмент шва с межсептальными мостиками и фоссеттами, х660; Охотское море, залив Измены, ст. 801, гл. 8,0 м, современный

Таблица V

Фиг. 1. *Canalotera fax* (Nicol)
Гипотип № 611/16: а — вид сбоку, х65; б — фрагмент шва с септальными мостиками и фоссеттами, х720; Охотское море, залив Измены, ст. 801, гл. 8,0 м, современный

Фиг. 2. *Retroelphidium boreale* (Nuzhdina)
Гипотип № 611/17: а — вид сбоку, х65; б — фрагмент раковины: неправильной формы полые септальные мостики и фоссетты, х200; р. Пинег, обн. 1, гл. 11,5 м, позднечетвертичный

Фиг. 3. *Retroelphidium hyalinum* (Brodiewicz)
Гипотип № 611/18: а — вид сбоку, х130; б — фрагмент раковины: неправильной формы полые септальные мостики, фоссетты и пористость, х400; Таймырская низменность, р. Пура, обн. 4005, абс. выс. 28,7 м, позднечетвертичный

Фиг. 4. *Retroelphidium obesum* (Gudina)
Гипотип № 611/19: а — вид сбоку, х110; б — фрагмент раковины: неправильной формы полые септальные мостики, фоссетты и пористость, х300; п-ов Таймыр, Северо-Аерылахская площадь, скв. 107, гл. 191,0 м, среднечетвертичный

Фиг. 5. *Retroelphidium propinquum* (Gudina)
Гипотип № 611/20: а — вид сбоку, х110; б — фрагмент раковины: неправильной формы полые септальные мостики, фоссетты и грануляция на швах, х270; Таймырская низменность, р. Пура, обн. 4005, абс. вып. 28,7 м, позднечетвертичный

Фиг. 6. *Criboelphidium granatum* Gudina
Гипотип № 611/21: а — вид сбоку, х120; б — фрагмент раковины: неправильной формы сплошные септальные мостики, фоссетты и грануляция на швах, х200; р. Пинег, скв. 111, абс. выс. 62,0 м, позднечетвертичный

Таблица VI

Фиг. 1, 2. *Elphidiella arctica* (Parker et Jones)
1 — гипотип № 622/52; вид сбоку, х60; п-ов Таймыр, р. Широкая, обн. 71, абс. отм. 112,0 м, 2 — гипотип № 622/53: а — вид сбоку, х60, б — фрагмент раковины, х100; местонахождение то же

Фиг. 3. *Elphidiella groenlandica* (Cushman)
Гипотип № 622/54: а — вид сбоку, б — вид с периферического края, х60, в — фрагмент раковины, х100; п-ов Таймыр, р. Каменная, обн. 373, абс. отм. 131,3 м

Фиг. 4. *Elphidiella tumida* Gudina
Гипотип № 622/55: а — вид сбоку, б — вид с периферического края, х60, в — фрагмент раковины, х100; п-ов Таймыр, р. Траутфеттер, обн. ОТ-3, абс. отм. 15,0 м

Фиг. 5. *Elphidiella urbana* Khoreva
Гипотип № 622/56, а — вид сбоку, б — вид с периферического края, х60, в — фрагмент раковины, х100; п-ов Таймыр, р. Каменная, обн. 261, абс. отм. 58,0 м

К ст. А.С. Дагиса

Таблица VII

Фиг. 1, 2. *Bajarunia euomphalus* (Keyserling)
1 — экз. № 694-1, низовья р. Лены, рч. Огонер; 2 — экз. № 694-16, р. Ныкабыт, басс. р. Оленек; зона demokidovi

Таблица VIII

Фиг. 1, 2. *Nordophraceras contrarium* (Popow)
1 — экз. № 694-27; 2 — экз. № 694-28; дельта Лены, рч. Нууча, зона demokidovi (верхняя часть)
Фиг. 3-5. *Bajarunia alexeevae* (Popow)
3 — экз. № 694-21; 4 — экз. № 694-22; 5 — экз. № 694-23, х2; низовья р. Буур, басс. р. Оленек, зона demokidovi (нижняя часть)

Таблица IX

Фиг. 1-4. *Nordophraceras karpinskii* (Mojsisovics)
1 — экз. № 694-36; 2 — экз. № 694-37 (2в-х2); 3 — экз. № 694-38 (3в-х2); 4 — экз. № 694-39, х5; Восточный Таймыр, мыс Цветкова, зона spiniplicatus

Таблица X

Фиг. 1-4. *Nordophraceras schmidtii* (Mojsisovics)
1 — экз. № 694-44; 2 — экз. № 694-45; 3 — экз. № 694-46; 4 — экз. № 694-47; рч. Менгилах, низовья р. Оленек, зона spiniplicatus

Фиг. 5. *Nordophraceras popovi* (Yu. Zakharov)
Экз. № 157-802; рч. Менгилах, низовья р. Оленек, зона spiniplicatus (Захаров, 1978)

Фиг. 6. *Nordophraceras menense* (Popow)
Голотип № 59-9335; рч. Мэнэ, бас. р. Оленек, зона spiniplicatus

Фиг. 7. *Bajarunia alexeevae* (Popow)
Голотип № 364-6399; р. Чернохребетная, Восточный Таймыр, зона demokidovi

К ст. В.Н. Дубатолова

Таблица XI

Фиг. 1. *Favosites mammillatus* Tchern.
Экз. 66, колл. 337 музея ИГиГ СО АН СССР; внешний вид сбоку по расколу полипника; раскол по срединному шву стенки; видны редуцированная эпитека, один-два ряда соединительных пор; натур. вел.; Тас-Хаятах, бассейн р. Догдо, правый берег р. Хобочало, Коралловые ворота, обн. 3; нелюдимская свита нижнего девона

Фиг. 2. *Striatoporella bogdanovi* Dubat.
Экз. 31, колл. 337 музея ИГиГ СО АН СССР; продольное сечение, пигментированный слой склеренхимы находится внутри стенки, х20; Тас-Хаятах, правобережье р. Хобочало, средняя часть ручья, впадающего справа в рч. Щеточный, в 2,8 км выше устья последнего, обн. 17; хобочалинская свита эйфельского яруса

Фиг. 3. *Squamofavosites divissimus* Dubat.
Экз. 43, колл. 72 музея ИГиГ СО АН СССР; поперечное сечение с почти полностью редуцированным срединным швом, вследствие чего стенки многих кораллитов выглядят однослойными; наблюдается пигментация септальных шпиков и чешуй, отдельных участков стенок, х10; юго-западная окраина Кузнецкого бассейна, левобережье р. Черновой Бачат в совхозе ГМЗ, в 250 м, к северо-востоку от бывшей Крековской мельницы; салаиркинский горизонт элиховского яруса

Фиг. 4. *Favosites graciosus* Rukh.
Экз. 80, колл. 337 музея ИГиГ СО АН СССР; продольные сечения с одним четким срединным швом — редуцированным слоем эпитеки в виде тонкой линии, двумя светлыми слоями четкой радиально-волоконистой склеренхимы; а — периферическая зона; б — приосевая зона полипника, х10; среднее течение р. Колымы, правый берег, в 15 км ниже устья р. Шаманихи, обн. 5; нелюдимская свита нижнего девона

Фиг. 5. *Favosites admirabilis* Dubat.
Экз. 1, полевой № обр. 3/6; поперечное сечение с трехслойной стенкой, на ранней стадии роста — тонкой, на взрослой — слегка утолщенной, х10; Тас-Хаятах, бассейн р. Догдо, правый берег р. Хобочало, Коралловые ворота; нелюдимская свита нижнего девона

Таблица XII

Фиг. 1. *Favosites multiplicatus* Dubat.
Экз. 12 музея ИГиГ СО АН СССР, колл. 72; поперечное сечение с неравномерно пигментированными стенками кораллитов; в левой нижней и средней части сечения пигментация полностью пигментирована, а срединный шов едва намечается; в несклеренхиме полностью пигментирована, а срединный шов едва намечается; в нескольких кораллитах левой средне-верхней части сечения намечается пять слоев; два внешних интенсивно пигментированных, два внутренних слабо пигментированных (эти четыре слоя представляют собою собственно радиально-волоконистую стенку)

ку) и внутри стенки четкий срединный шов; большая часть сечения образована кораллитами с типичными фавозитонидными трехслойными стенками, х10; юго-западная окраина Кузнецкого бассейна, левобережье р. Черновой Бачат, канава у северного края Гурьевского карьера; Верхнекрековская толща крековской горизонты нижнего девона

Таблица XIII

Фиг. 1. "Gephyropora" parvula Mir.

Поперечное сечение с неравномерно пигментированной стенкой; пигментированный наружный слой стенки в ряде кораллитов едва намечается, в средней части сечения пигментация значительная; в нижней правой части шифа стенка в кораллите полностью окрашена, х10; Горный Алтай, окрестности с. Соловьи, правый склон ключа Ганина, правый борт лога Матвеева близ его устья; ганинская свита, нижний (?) девон (обр. А-61) [Н.В. Миронова, 1971, с. 43-44, табл. 15, фиг. 1]

Фиг. 2. Crassialveolites incrassatus Dubat.

Экз. 44, колл. 337 музея ИГиГ СО АН СССР; поперечное сечение с неравномерно развитым срединным швом; эпитека местами редуцирована, х20; среднее течение р. Колымы, Верхний Половинный камень, обн. 18; живетский ярус среднего девона

Фиг. 3. Alveolites eximius Tchern.

Экз. 2, сборы автора, 1953 г.; поперечное сечение с неравномерно пигментированной стенкой и заметно сохранившейся радиально-волоконистой микроструктурой склеренхимы стенок, х20; юго-западная окраина Кузнецкого бассейна, правый берег р. Кара-Чумыш, около южной окраины дер. Белый Камень; шандинский горизонт эйфельского яруса

Фиг. 4. Crassialveolites krekovensis Dubat.

Экз. 91, колл. 72 музея ИГиГ СО АН СССР; поперечное сечение с неравномерно пигментированной стенкой, х10; юго-западная окраина Кузбасса, левобережье р. Черновой Бачат, Гурьевский карьер, северная стена; верхнекрековская толща крековской горизонты нижнего девона

Фиг. 5. Pachyfavosites kozlowskii Sok.

Экз. 14, колл. 337 музея ИГиГ СО АН СССР; поперечное сечение с тонким срединным швом и двумя толстыми слоями склеренхимы, х20; Подолья, левый берег р. Ничлава, на южной окраине дер. Верхняковцы, в 1,5 км выше г. Борщова; борщевский горизонт нижнего девона

Таблица XIV

Фиг. 1. Echyropora omolonica Dubat.

Экз. 33, колл. 337 музея ИГиГ СО АН СССР; продольное (1а) и поперечное (1б) сечения с паратрабекулярной микроструктурой склеренхимы стенок на взрослой стадии роста кораллитов и скрытой радиально-волоконистой микроструктурой на ранней стадии роста (в приосевой зоне полиптика), х10; Северо-Восток СССР, хр. Уш-Уракчан, правобережье р. Талалах, водораздел р. Талалах и руч. Глухариного; в 2,2 км к северо-западу от выс. 403,3 м; нижняя часть среднего девона

Фиг. 2. Echyropora elegans Dubat.

Экз. 34, колл. 337 музея ИГиГ СО АН СССР; поперечное сечение взрослой стадии роста полиптика с паратрабекулярной микроструктурой стенки, х20; среднее течение р. Колымы, правый берег. Верхний половинный камень; нижняя часть среднего девона

Фиг. 3. Echyropora sp.

Экз. 3, сборы автора, 1961 г.; косое сечение с паратрабекулами, рассеченными под углом, в результате чего стенка выглядит грубо волоконистой, х10; Чехословакия, Баррандиен, Цисаржский карьер; верхние Конепрусские известняки пражского яруса нижнего девона

Фиг. 4. Thamnopora urens Dubat.

Экз. 4, сборы автора, 1953 г.; а — продольное сечение, х10; б — поперечное сечение, х10, в — тангенциальное сечение, х20, с четко выраженной радиально-волоконистой микроструктурой склеренхимы стенок; в тангенциальном сечении видна концентрически слоистая пигментация, расположенная перпендикулярно к волокнам; юго-западная окраина Кузнецкого бассейна, район г. Гурьевска, Малосалаирский карьер; шандинский горизонт эйфельского яруса

Таблица XV

Фиг. 1. Thamnopora urens Dubat.

Экз. 5, сборы автора, 1953 г.; продольные сечения с четко выраженной радиально-волоконистой микроструктурой склеренхимы стенок; в при осевой зоне ветвей (1а, х40) стенки тонкие, а срединный шов четкий; к периферии стенки утолщаются (1б, х40); склеренхима, образующая септальные шипики, тоже радиально-волоконистая; юго-западная окраина Кузнецкого бассейна, левый берег р. Ур в с. Новопестерево, в 120 м северо-восточнее моста; верхняя часть шандинского горизонта эйфельского яруса

К ст. Г.Д. Исаева

Таблица XVI

Колл. № 719, хранится в Геологическом музее ИГиГ СО АН СССР.

Фиг. 1-2. Фенозона А. Alveolitella karmakensiformis Dubat., продольное сечение, х4; Горный Алтай, верховья р. Чарыш, район дер. Мендурсакон; топчуганская свита кувинского яруса среднего девона; Фратрия А в различных типах захоронений:

1 — стратиграфический уровень 1, выборка 21-2; 2 — стратиграфический уровень 2, выборка 22-17

Фиг. 3-5. Фенозона В. Основной таксономический состав табулят ругозового сообщества

3 — Favosites kozlovi Dubat.; продольное сечение, х4; местонахождение и возраст те же; 4 — Alveolitella karmakensiformis Dubat.; продольное сечение, х4; местонахождение и возраст те же; Фратрия В, стратиграфический уровень 3, выборка 22-6/1; 5 — Thamnopora beliakovi Dubat.; поперечное и тангенциальное сечения, х4, местонахождение и возраст те же; в условиях гидродинамически активной мелководной среды, стратиграфический уровень 4, выборка 24-1

К ст. И.Г. Климовой

Таблица XVII

Фиг. 1-10. Astieriptychites astieriptychus Bodyl.

1-4 — экз. А 3/13; 1, 2, 3 — нат. вел., 4 — х1,5; 5 — экз. А 3/14, нат. вел.; 6, 7 — экз. А 3/14-1, нат. вел.; 8 — экз. А 3/13-2, нат. вел.; 9 — экз. А 3/11-8, нат. вел.; 10 — экз. А-3/8-5, х1,5; р. Анабар, обн. 3, сл. 5; нижний валанжин, зона Temnortychites syzranicus

Фиг. 11. Astieriptychites tenuiptychites Bodyl.

Экз. А 8/8 VII, вид с сифональной стороны (см. табл. XVIII, фиг. 5); р. Анабар, обн. 8, сл. 22; нижний валанжин, зона Temnortychites syzranicus

Таблица XVIII

Фиг. 1, 2, 7, 8, 9. Astieriptychites astieriptychus Bodyl.

1 — экз. А 3/11, жилая камера, нат. вел.; 2 — экз. А 3/15-1, нат. вел.; 7 — экз. А 3/11-2, внутренний оборот, х1,5 (см. табл. XVII, фиг. 8); 8 — экз. А 3/11-8; внутренний оборот, х1,5 (см. табл. XVII, фиг. 9); р. Анабар, обн. 3, сл. 5; 9 — экз. А 3/8-1 — р. Анабар, обн. 3, бечевник, х1,5; нижний валанжин, зона Temnortychites syzranicus

Фиг. 3-6. Astieriptychites tenuiptychites Bodyl.

Экз. А 8/8/VII; 3 — внутренний оборот, х1,5; 4, 5, 6, — нат. вел.; р. Анабар, обн. 8, сл. 22; нижний валанжин, зона Temnortychites syzranicus

К ст. Н.П. Кулькова

Таблица XIX

Фиг. 1-7. Linguopugnoides deplanatus (Tjajzeva, 1972)

1 — экз. 691-1; а — брюшная створка, б — спиная створка, в — вид сбоку, г — передний край; нат. вел.; Северный Алтай, северная окраина с. Соловьи, обн. СИ, соловьиинский известняк, верхний локхов; 2 — экз. 691-4, ядро брюшной створки, х2; местонахождение то же; 3 — экз. 691-3, передний край, нат. вел.; 4 — экз. 691-2,

передний край, нат. вел.; местонахождение то же; 5 — экз. 80-83: а — брюшная створка, б — спинная створка, в — вид сбоку; нат. вел.; местонахождение то же; б — экз. 691-7; ядро брюшной створки, нат. вел.; Северо-Восточное Прибалхашье, окрестности колодца Каражерик, обн. 346 С.М. Бандолетова, аналоги айносуйского горизонта, лохков; 7 — экз. 691-5: а — брюшная створка, б — спинная створка, в — вид сбоку, г — передний край; нат. вел.; восточный склон Урала, г. Североуральск, правый берег р. Вагран, напротив стадиона, обн. К-661а, средняя часть петропавловской свиты, верхний лохков

К ст. Л.К. Левчук

Таблица XX

Фиг. 1-3. *Haynesina asterotuberculata* (Voorthuysen)

1 — гипотип № 608/1, п-ов Таймыр, р. Шренк, обн. ТХ-73, абс. отм. 32,7 м; а — вид сбоку, х165, б — вид с периферического края, х180, в — шов с дополнительным латеро-умбиликальным устьем и грануляцией, х1000; 2 — гипотип № 608/2, Зап. Сибирь, профиль Азовы-Мужи, скв. 3, гл. 202,0 м — 206,0 м, форамен, х270; 3 — гипотип № 608/3, Нидерланды, р. Зем, скв. Амерсфорт I; а — вид сбоку, х120, б — фрагмент пупочной области и швов с дополнительными латеро-умбиликальными аперттурами, х270, в — фрагмент грануляции, закрывающей устье и пористости стенки камеры, х1000

Фиг. 4. *Haynesina magna* Levitchuk, sp. nov.

Голотип № 608/4, п-ов Таймыр, р. Каменная, обн. 671, абс. выс. 108,0 м; а — вид сбоку, х75, б — вид с периферического края, х75, в — дополнительные латеро-умбиликальные аперттуры и грануляция на швах, х600, г — строение одной из гранул, х1000

Таблица XXI

Фиг. 1-3. *Haynesina magna* Levitchuk, sp. nov.

1 — гипотип № 622/49, п-ов Таймыр, р. Широкая, обн. 71, абс. выс. 110,0 м; а — вид сбоку, х60, б — вид с периферического края, х60, в — грануляция в основании устьевой поверхности, х330, г — дополнительные латеро-умбиликальные аперттуры на швах и пористость стенки раковины, х560; 2 — паратип № 608/5, местонахождение то же: а — вид сбоку, х75, б — вид с периферического края, х75, в — дополнительные латеро-умбиликальные аперттуры и грануляция на швах, х1110; 3 — экземпляр № 608/6, п-ов Гыдан, р. Лимба-Яха, обн. 20/15, абс. выс. 17,5 м; межкамерная лакуна, х110

Таблица XXII

Фиг. 1. *Haynesina magna* Levitchuk, sp. nov.

Паратип № 608/7, п-ов Гыдан, р. Лимба-Яха, обн. 20/15, абс. выс. 17,5 м; а — форамен, х90, б — фрагмент форамена и аперттура, связывающая лакуну с полостью камеры, х265, в — аперттура, связывающая межкамерную лакуну с полостью камеры, х750

Фиг. 2-4. *Haynesina orbicularis* (Brady)

2 — гипотип № 608/8, п-ов Гыдан, р. Лимба-Яха, обн. 20/15, абс. выс. 17,5 м; а — вид сбоку, х110, б — вид с периферического края, х110, в — дополнительная латеро-умбиликальная аперттура и фрагмент грануляции на шве, х560; 3 — гипотип № 608/19, п-ов Таймыр, р. Траутфеттер, обн. ОТ-3, абс. выс. 15,0 м; а — вид сбоку, х110, б — вид с периферического края, х110, в — дополнительная латеро-пупочная аперттура и фрагмент грануляции на шве, х560; 4 — гипотип № 608/10, п-ов Таймыр, р. Б.Балахня, обн. А-50, абс. выс. 36,4 м; а — форамен, х120, б — межкамерная лакуна, аперттура, связывающая межкамерную лакуну и полость камеры, и форамен, х265

Таблица XXIII

Фиг. 1-3. *Haynesina orbicularis* (Brady)

1 — гипотип № 622/50, п-ов Таймыр, р. Широкая, обн. 71, абс. выс. 112,0 м; а — вид сбоку, х110, б — вид с периферического края, х110, в — дополнительные латеро-умбиликальные аперттуры и грануляция на швах, х220; 2 — гипотип 622/51, местона-

хождение то же; а — вид сбоку, х110, б — вид с периферического края, х110, в — грануляция на швах и в пупочной области, х560, г — грануляция на швах и пористость стенки раковины, х3700; 3 — экземпляр № 608/11, п-ов Таймыр, р. Траутфеттер, обн. ОТ-3, абс. выс. 15,0 м; блоковая структура стенки раковины, х5220

К ст. А.М. Обуя, Н.М. Заславской

Таблица XXIV

Фиг. 1-3. *Agastograptus robustus* Obut et Zaslavskaya, gen et sp. nov.

1 — голотип 251/42-4/1, х10; а — х16; 2 — экз. 251/42-4/2, х14; 3 — экз. 251/42-2/2, х20, сохранилось кольцо просикулы с анкорой и короной и с началом виргулы; 3а — фрагмент того же экземпляра, х120; Южно-Калининградская, Р-1, глубина 2094, 0-2105,5 м; силур, нижний лудлов, зона nilssonii

Таблица XXV

Фиг. 1-3. *Agastograptus clathrospinosus* Eisenack, 1951

1 — экз. 253/63-4, х14,5; а — х45; 2 — 253/62-8/2, х15; 3 — экз. 253/62-8/1, х16; скв. Южно-Калининградская, Р-1, глубина 2115,5-2132,1 м; силур, верхний венлок, зона passa

Фиг. 4. *Agastograptus münchi*, Eisenack, 1951

Экз. 253/116, х18; скв. Южно-Калининградская, Р-1, глубина 2115,5-2132,1 м; силур, верхний венлок, зона passa

Таблица XXVI

Фиг. 1-4. *Agastograptus münchi* Eisenack, 1951

1 — экз. 253/80-3, х17; 2 — экз. 253/32-7/2, х15; 3 — экз. 253/32-4/1, х20; 4 — экз. 253/32-7/2, х16; скв. Южно-Калининградская, Р-1, глубина 2115,5-2132,1 м; силур, верхний венлок, зона passa

Таблица XXVII

Фиг. 1-6. *Spinograptus spinosus* (Wood, 1900)

1 — экз. 251/30-11, х12, дистальная часть сдавленной в одной плоскости рабдосомы; 2 — экз. 251/30-1, х25, проксимальная часть объемной рабдосомы; 3 — экз. 251/30-7, х56, начальная часть короны, у начала веретена анкоры сохранился остаток кольца просикулы и утолщенный тяз, дающий начало виргуле, как в случае с *Agastograptus robustus* (см. табл. XXIV, фиг. 3а); 4, 5 — молодые рабдосомы в стадиях роста; 4 — экз. 251/30-10, х20; 5 — экз. 251/30-6, х20; 6 — фрагмент экземпляра 251/30-2, х85, на конце шипообразного отростка сохранились спиoretтикулярные волокна; скв. Южно-Калининградская, Р-1, глубина 2094,0-2105,5 м; силур, нижний лудлов, зона nilssonii

К ст. С. Н. Розова

Таблица XXVIII

Фиг. 1. *Tolmachovia glabra* S. Rosov, sp. nov.

Экз. № 636/411, внутреннее ядро, открытое слева, с остатками перекристаллизованной раковины, х3; р. Куломбэ, правый берег в 0,3 км ниже Угорского силла, слой с фауной 79 г

Фиг. 2. *Pauropegma jelli* Pojeta, Gilbert-Tomlinson et Shergold, 1977

Экз. № 421/411, внутреннее ядро, открытое справа и сверху, х8; р. Куломбэ, правый берег в 0,8 км ниже Угорского силла, слой с фауной 76а

Фиг. 3-4. *Ptychopegma burgeri* Pojeta, Gilbert-Tomlinson et Shergold, 1977

3 — экз. № 443/411, наружное ядро, открытое справа, х3; 4 — экз. № 444/411, наружное ядро, открытое справа, х3, р. Куломбэ, правый берег в 0,75 км ниже Угорского силла, слой с фауной 76 в

Фиг. 5-6. *Ribeiria huckitta* Pojeta, Gilbert-Tomlinson et Shergold, 1977

5 — экз. № 396/411, внутреннее ядро, открытое слева, х3; р. Куломбэ, правый берег в 0,75 км ниже Угорского силла, слой с фауной 76в; 6 — экз. № 688/411, внут-

ренное ядро, открытое справа, х3; р. Куломбэ, правый берег в 0,8 км ниже Угорского силла, слой с фауной 76а

Фиг. 7-9. *Tolmachovia concentrica* Howell et Kobayashi, 1936

7 — экз. № 1/680, внутреннее ядро, открытое справа, х3; 8 — экз. № 2/680, внутреннее ядро, открытое слева, х3; 9 — экз. № 3/680, внутреннее ядро, открытое справа, х3; р. Мойеро, левый берег в 4,5 км ниже устья рч. Бугарикта, обн. 74

Таблица XXIX

Фиг. 1-12. *Tolmachovia glabra* S. Rosov, sp. nov.

1-5 — экз. № 630/411, внутреннее ядро: 1 — вид слева, 2 — вид спереди, 3 — вид сзади, 4 — вид сверху, 5 — вид снизу; р. Куломбэ, правый берег в 0,3 км ниже Угорского силла, слой с фауной 79 г; 6-11 — голотип, экз. № 880/411, внутреннее ядро: 6 — вид слева, 7 — вид справа; 8 — вид спереди; 9 — вид сзади; 10 — вид сверху; 11 — вид снизу; р. Куломбэ, правый берег в 0,5 км ниже Угорского силла, слой с фауной 78 д; 12 — экз. № 533/411, внутреннее ядро, открытое справа; р. Куломбэ, правый берег в 0,6 км ниже Угорского силла, слой с фауной 78 в

К ст. Т.А. Саютиной

Таблица XXX

Фиг. 1-5. *Khasaktia vesicularis* Sayutina

1 — экз. ПИН 3900/10, внешняя форма колонии в породе, х3; р. Лена, среднее течение, пос. Ой-Муран; нижний кембрий, атдабанский ярус; 2 — экз. ПИН 3900/22; а — вторичноутолщенная стенка археоциата, б — везикулярная мезоструктура стенки *Kh. vesicularis*, х30; местонахождение и возраст те же; 3 — экз. ПИН 3900/14, внешняя форма колонии, прижизненное положение, х5; местонахождение и возраст те же; 4 — экз. 3900/9, разрез через колонию, х5; р. Лена, среднее течение, Журинский мыс; нижний кембрий, атдабанский ярус; 5 — экз. ПИН 3900/4; а — везикулярная мезоструктура *Kh. vesicularis*, б — каблучок прирастания археоциата, х60; р. Лена, среднее течение пос. Ой-Муран; нижний кембрий, атдабанский ярус

Таблица XXXI

Фиг. 1. Войлоковидное нарастание на стенке археоциата.

Экз. ПИН 3900/27, колл. И.Т. Журавлевой, сборы Г.Г. Семенова, 1958, х10; Западный Саян, р. Кызас; нижний кембрий

Фиг. 2. *Kameschkovia* sp.

Экз. 69/111, колл. И.Т. Журавлевой, сборы Н.П. Бородинной, 1969 г., х10; Западный Саян, р. Санаштыггол; нижний кембрий

Фиг. 3. *Batchatocyathus* sp.

Экз. ПИН 3900/23; а — кубок в разрезе, х10, б — часть стенки, х30; р. Лена, среднее течение, пос. Ой-Муран; нижний кембрий, атдабанский ярус

Фиг. 4. Вторичное утолщение стенки археоциата

Экз. 1134/2, колл. И.Т. Журавлевой, х50; Западный Саян; нижний кембрий

Фиг. 5. *Drosdovia aenigmatica* Sayutina

Экз. ПИН 3302/106, продольное сечение, х10; МНР, предгорья хр. Хасакт-Хайрхан, руч. Саланы-Гол; нижний кембрий, атдабанский ярус

К ст. Б.Н. Шурыгина

Таблица XXXII

Все в натуральную величину

Фиг. 1-24. *Dactyomya inflata* (Ziet)

1-12 — обр. № 386, экз. № 45, 18, 32, 42, 36, 41, 105, 102, 107, 110, 109, 136; а — вид сбоку, б — вид со стороны замочного края; р. Тюнг, правый берег в 0,6 км выше устья р. Орто-Дзюнде, обн. 15а, сл. 4; тоар, зона *Dactyloceras athleticum*; 13-24 — обр. № 334, экземпляры № 155, 130, 123, 111, 121, 77, 151, 129, 152, 141, 108, 150; а — сбоку, б — вид со стороны замочного края; р. Марха, правый берег выше устья р. Сынный-Аллах, обн. 8; тоар, зона *Nauroceras falcifer*

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
О.А. Бетехтина. О пределах изменчивости и филогении неморских двусторчатых моллюсков позднего палеозоя	5
Р.Т. Грацианова, А.С. Дагис. Морфология и вопросы систематики некоторых девонских атириид Западной Сибири	15
В.И. Гудина, Л.К. Левчук. Морфология и классификация эльфинид (<i>Foraminifera</i>)	28
А.С. Дагис. Морфология, система и эволюция рода <i>Nordophraceras</i> (аммоноиды)	37
В.Н. Дубатолов. Микроструктура и пигментация скелетной ткани <i>Favosites</i>	52
И.Т. Журавлева, Е.И. Мяжкова. Положение <i>Archaeata</i> в системе развития органического мира	60
А.Б. Ивановский. Главнейшие задачи в области изучения древних кораллов	66
Г.Д. Исеев. Корреляция скелетных элементов и меристическая изменчивость табулат из топчуганской свиты среднего девона Горного Алтая	71
И.Г. Климова. Род <i>Astieriptychites</i> , его онтогенез и морфологические особенности	81
Н.П. Кульков. Изменчивость раннедевонской брахиоподы <i>Linguopugnoides deplanatus</i> (Tjazheva, 1972)	90
Л.К. Левчук. Род <i>Haynesina</i> Banner et Culver, 1978 (<i>Foraminifera</i>) в плейстоцене севера Сибири	96
А.М. Обут, Н.М. Заславская. Семейства ретиолитид и их филогенетические отношения	103
Л.Н. Репина. К вопросу о систематике трилобитов подотряда <i>Olenellina</i>	114
А.В. Розова. Ремолеурицииды и протатакефалоиды (трилобиты)	127
С.Н. Розов. Ордовикские рибейриины (двусторки) Сибирской платформы	139
Т.А. Саютина. К вопросу о сходстве и различии некоторых археоциат с возможными строматопоратами из нижнего кембрия	149
М.А. Сенкевич. К вопросу о строении лепидофитов	151
Б.Н. Шурыгин. Тоарские "леды" (<i>Dactyomya</i>) на севере Сибири	156
Объяснения таблиц	168

CONTENIS

Foreword	3
O.A. Betekhtina. On the limit of variability and phylogeny of non-marine bivalves in the Late Paleozoic.	5
R.T. Gratsianova, A.S. Dagis. The morphology and the problems of taxonomy in some Devonian atridids of the Western Siberia	15
V.I. Gudina, L.K. Levchuk. Morphology and classification of elphidiids (Foraminifera).	28
A.S. Dagys. The morphology, system and evolution of the genus Nordophraceras (Ammonoidea)	37
V.N. Dubatolov. Microstructure and pigmentation of skeletal tissue in Favositida	52
I.T. Zhuravleva, E.I. Mjagkova. The status of Archaeata in the development of the organic kingdom	60
A.B. Ivanovskii. The most important problems in the study of the ancient corals	66
G.D. Isaev. Correlation of skeletal elements and the variability in measurements of the Middle Devonian tabulate corals from the Topchuganskaya formation, Gorny Altai	71
I.G. Klimova. The genus Astieriptychites, its ontogeny and morphologic distinctive features	81
N.P. Kulkov. Variability in the Early Devonian brachiopod <i>Linguopugnoides deplanatus</i> (Tjazheva, 1972).	90
L.K. Levchuk. The genus <i>Haynesina</i> Banner et Culver, 1978 (Foraminifera) in the Pleistocene of the northern Sideria	96
A.M. Obut, N.M. Zaslavskaya. The families of retiolitids and their phylogenetic relationships	103
L.N. Repina. On the problem of the taxonomy in the trilobite suborder <i>Olenellina</i>	114
A.V. Rozova. Remopleuridioidea and Protapatokcephaloidea (the trilobites)	127
S.N. Rozov. Ordovician ribeiriins (the bivalves) of the Siberian Platform	139
T.A. Sajutina. On the question of similarity and difference among some Lower Cambrian archaeocyathas and stromatoporas.	149
M.A. Senkevich. On the problem of the structure of lepidophits	151
B.N. Shurygin. Toarcian "Leda" (-Dacryomya) in the north of Siberia	156
Explanation of the plates	168

УДК 564.18/19

О пределах изменчивости и филогении неморских двустворчатых моллюсков позднего палеозоя. Бетехтина О.А. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983.

На основании типа начальных раковин выделяется пять филогенетических линий. Особенности условий в бассейнах угленакпления обуславливают присутствие среди неморских двустворок значительного количества итеративных форм. Уровни их появления определяют основные этапы истории развития этой фауны. Использование комплекса признаков при классификации неморских двустворок позволяет установить пределы изменчивости отдельных родовых таксонов (*Naiadites*, *Myelina*, *Sinomya*) и построить гомологические ряды. Проведенная на этом основании ревизия рода *Sinomya* позволяет исключить из его состава виды *bella* и *gracilente* как конвергентные.

Библиогр. 15 назв., ил. 4.

УДК 564.82/85 (571.1)+551.734

Морфология и вопросы систематики некоторых девонских атиридид Западной Сибири. Грацианова Р.Т., Дагис А.С. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983.

Подтверждена самостоятельность родов девонских атиридид *Anathyris* Peetz, 1901, *Plicathyris* Khalfin, 1946 и *Anathyrella* Khalfin, 1960. Изучено внутреннее строение сибирских представителей вида *Anathyris phalaena* (Phill.) и родов *Plicathyris* и *Anathyrella*. Дано изображение их, а также голотипа *Anathyris phalaena* из юго-западной Англии.

Библиогр. 34 назв., ил. 4.

УДК 563.12+593.12+563.125.4

Морфология и классификация эльфинид (Foraminifera). Гудина В.И., Левчук Л.К. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983.

Изучение детальной морфологии раковин кайнозойских и современных эльфинид показывает, что в пределах этого семейства на имеющемся материале выделяются группы видов, различающиеся между собой строением системы каналов, характером мостиков и фоссет, структурой стенки. Это обосновывает разделение семейства на известные ранее роды *Elphidium*, *Retroelphidium*, *Criboelphidium*, *Canalifera*, *Haynesina* и вновь выделенный авторами род *Toddinella* с типовым видом *Elphidium* (?) *ustulatum* Todd, 1957.

Библиогр. 33 назв.

УДК 564.53 (116.1)

Морфология, система и эволюция рода *Nordophraceras* (аммоноидеи). Дагис А.С. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983.

Проведена ревизия рода *Nordophraceras*, к которому отнесены только виды с параболическими бугорками. Формы, лишённые параболических структур, выделены в новый род *Bajarinia* (типовой вид *B. encephalus*). Уточнены морфологические характеристики видов, пересмотрено время их существования.

Библ. 24 назв., табл. 1, ил. 4.

УДК 563.67.

Микроструктура и пигментация скелетной ткани *Favositida*. Дубатов В.М. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983.

Показывается, что у кораллов *Favositida* существует три типа микроструктуры: фибральный, ламеллярный и паратрабекулярный. Строение стенок у

всех представителей этого отряда трехслойное. Микроструктура двух внешних слоев радиально-волоконистая, ламеллярная или паратрабекулярная. Концентрически расположенные микрослои ламеллярной структуры построены из тонких рядов радиально расположенных волокон. Предлагается табуляты, характеризующихся паратрабекулярной микроструктурой склеренхимы, рассматривать в качестве самостоятельного семейства Rhiphaecolitidae в составе подотряда Favositina. Слоистая пигментация всегда располагается перпендикулярно волокнам склеренхимы. Делается вывод о большом таксономическом значении микроструктуры скелетной ткани.

Библиогр. 20 назв., ил. 6.

УДК 576.12.56.017

Положение Archaeata в системе развития органического мира. Журавлева И.Т., Мягкова Е.И. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983.

Эволюция органического мира рассматривается, исходя из теории многоцарственности и симбиогенеза. Вслед за Л. Маргулис и А.Л. Тахтаджяном признаются три основных момента симбиогенеза и эволюции Procariota и Eucaryota, с образованием последовательно: гипотетического прокариотного амебонидного организма с митохондриями, затем — митохондриями, клеточной мембраной и жгутиком, а позднее в составе Eucaryota возник организм с ядром (давший начало Animalia и Fungi), с ядром и хлоропластом (давшие начало Plantae). Предполагается возможность существования, на рубеже 0,57—0,22 млрд. лет симбиоза особого типа (подобно симбиозу и современных лишайников) между цианеями и простейшими, многоклеточными эукариотными организмами; в результате этого типа симбиоза и должны были возникнуть Archaeata, как таксон высокого ранга (особое царство). В составе Archaeata включены кембрийские Euarchaeasyatha, силурийские Aphrosalpin-gata, ордовикские Soanitida и ордовикско-девонские Receptaculitida.

Библиогр. 25 назв., ил. 1.

УДК 563.6

Главнейшие задачи в области изучения древних кораллов. Ивановский А.Б. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983.

Основными проблемами в области изучения древних кораллов следует признать установление генетических соотношений между докембрийскими бесскелетными и кембрийскими скелетными формами, а также между гастроконидами и аулопоридами, аулопоридами и табулятами, гелиолитидами и ругозами, а также между ругозами и склерактиниями.

Библиогр. 12 назв.

УДК/563.67:519/:551.734,3 (571.151)

Корреляция скелетных элементов и меристическая изменчивость табулят из топуганской свиты среднего девона Горного Алтая. Исаев Г.Д. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983.

В статье на основе расчетов линейных коэффициентов корреляции между элементами скелета табулят выделено семь меристических параметров. Выяснена их таксономическая ценность, целесообразность их применения для диагностики внутривидовых единиц, для сравнения морфологически близких видов. Анализ меристической изменчивости биоценотической структуры

коралловых сообществ, определение границ фенозон и ценозон позволяет провести достаточно детальную корреляцию разрезов одной биогеографической провинции.

Табл. 4, библиогр. 11 назв.

УДК 564.53:551.763.12

Род Astieriptychites, его онтогенез и морфологические особенности. Климова И.Г. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983.

Впервые дается описание онтогенеза эндемичного сибирского рода Astieriptychites Bodylevsky из валанжина, выделены четыре морфологические стадии развития. Установлено тождество Astieriptychites в стадии полиптихитовых пучков с некоторыми ранними Polyptychites из более молодых отложений.

Библиогр. 11 назв., ил. 3.

УДК 551.734:594.8

Изменчивость раннедевонской брахиоподы Linguopugnoides deplanatus (Tjzhcheva, 1972). Кулькова Н.П. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983.

На основании изучения изменчивости данного вида уточнен его объем и характеристика. Приуроченность находок исследуемого вида к верхнему локсову делает его руководящим при корреляции пород соответствующего возраста Южного Урала, восточного склона Среднего Урала, Северного Алтая, Казахстана.

Библиогр. 7 назв., ил. 2.

УДК 563.21+551.791 (1985)

Род Haynesina Banner et Culver, 1978 (Foraminifera) в плейстоцене севера Сибири. Левчук Л.К. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983.

Приводится подробное описание рода Haynesina Banner et Culver. Детально рассматриваются внешние морфологические признаки и внутреннее строение представителей этого рода, указывается для них ряд новых характерных признаков, полученных с помощью электросканирующего микроскопа. Даются описания трех видов, один из них новый.

Табл. 2, библиогр. 20 назв.

УДК 563.719

Семейства ретиолитид и их филогенетические отношения. Обут А.М., Заславская Н.М. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983.

Детально рассмотрены вопросы морфологии и систематики сетчатых граптолитов — ретиолитид. Дана характеристика входящих в его состав семейств и подсемейств и проанализированы филогенетические связи между ними. Приводится описание нового рода Agastograptus Obut et Zaslavskaya, входящего в состав семейства плектограптид. Проведены наблюдения в инфракрасном проходящем свете над особенностями образования шипов у рода Spinograptus Bouček et Münch.

Табл. 5, библиогр. 25 назв.

УДК 565.393

К вопросу о систематике трилобитов подотряда *Olenellina*. Р е п и н а Л.Н. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983.

В статье рассматриваются вопросы о ранге оленеллидных трилобитов и обосновывается принадлежность их к самостоятельному подотряду отряда *Redlichida*. Разбирается вопрос о таксономическом ранге отдельных морфологических признаков и предлагается система оленеллидных трилобитов.

Табл. 2, библиогр. 30 назв., ил. 3.

УДК 565.393+56 (113.2/3)

Ремоплеуридиоиды и протатапокефалоиды (трилобиты). Р о з о в а А.В. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983.

В результате ревизии надсемейства *Remopleuridioidea* Hawle et Corda предложены новые систематические категории: надсемейство *Protapatokephaloidea*, семейства: *Eorobergidae*, *Oculeuidae*, *Lacorsalinidae*, *Menoparidae*, подсемейства: *Remopleuridiellinae*; *Poletaevinae*.

Библиогр. 25 назв., ил. 2.

УДК 562(113.3)

Ордовикские рибейриины (двустворки) Сибирской платформы. Р о з о в С.Н. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных. М.: Наука, 1983.

Приводится морфологический очерк и терминология раковины представителей рода *Tolmachovia* и близких ему родов рибейриины (*Ribeiria*, *Technophorus*, *Ischyria*, *Pauroregma*). Описаны некоторые рибейриины из ордовикских отложений (угорский и кимайский горизонты) стратотипического разреза среднего течения р. Кулюмбэ (в том числе новый вид рода *Tolmachovia* — *T. glabra*).

Библиогр. 19 назв., ил. 4.

УДК 563.668+563.713

К вопросу о сходстве и различии некоторых археоциат с возможными строматопоратами из нижнего кембрия. С а ю т и н а Т.А. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983.

Дается сравнение скелетной структуры представителей семейства *Khasaktiidae* и некоторых археоциат. Делается вывод о том, что хасактииды занимают промежуточное положение между строматопоратами и археоциатами. Поскольку последние являются представителями царства *Archaeata*, ставится вопрос о принадлежности палеозойских строматопорат к этому царству.

Библиогр. 3 назв.

УДК 56.01:561.38

К вопросу о строении лепидофитов. С е н к е в и ч М.А. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983.

На основании изучения лепидофитов Казахстана и анализа литературы рассмотрена несколько отличная терминология для этого типа растений, отражающая особенности строения разновозрастных палеозойских плауновидных. Термин листовая подушка предложено использовать для лепидофитов со вторичным утолщением стеблей; термин листовое основание рекомендуется употребить не только для девонских, но и каменноугольных лепидофитов, не имеющих вторичного роста в толщину. Введен новый термин дополнительное листовое основание. Впервые установлена лигула у некоторых лепидофитов среднего и верхнего девона Казахстана.

Библиогр. 18 назв., ил. 1.

УДК 594.11:551.761(925.11/16)

Тоарские "леды" (*Dasyuoma*) на севере Сибири. Ш у р ы г и н Б.Н. — В кн.: Морфология и систематика беспозвоночных фанерозоя. М.: Наука, 1983.

Рассматривается родовая принадлежность широко распространенных в тоаре Сибири двустворок — "лед". Изучены представительные выборки раковин из разных местонахождений биометрическими приемами. Делается вывод о принадлежности северосибирских тоарских "лед" к одному виду (оппортунисту) *Dasyuoma inflata* (Ziet.) с обширным географическим распространением.

Табл. 1, библиогр. 21 назв., ил. 8.

**МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ФАНЕРОЗОЯ**

*Утверждено к печати
Институтом геологии и геофизики
Сибирского отделения Академии наук СССР*

Редактор *Ю.И. Воронин*
Редактор издательства *Д.В. Петрова*
Художник *Э.А. Дорохова*
Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*
Технический редактор *А.Л. Шелудченко*

ИБ № 27471

Подписано к печати 14.04.83. Т — 00094
Формат 60х90 1/16. Бумага офсетная № 1
Печать офсетная. Усл.печ. л. 11,5 + 2,0 вкл.
Усл. кр.-отт. 13,8. Уч.-изд. л. 17,1
Тираж 700 экз. Тип. зак. 228
Цена 2р. 60к.

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