

Академия
наук
СССР

ISSN 0031-031X

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



1990

4

Москва
• Наука •

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ

»

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

№ 4

ОКТЯБРЬ, НОЯБРЬ, ДЕКАБРЬ

1990

«НАУКА» • МОСКВА

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

PALAEONTOLOGICAL
JOURNAL

No. 4

OCTOBER, NOVEMBER, DECEMBER

1990

УДК 569.735

© 1990 г.

ВИСЛОБОВА И. А.

ОБ ОСНОВНЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ И КЛАССИФИКАЦИИ RUMINANTIA

Проанализированы основные закономерности исторического развития жвачных и критерии выделения таксонов. Уточнено систематическое положение отдельных групп.

В связи с необходимостью обобщения палеонтологических данных, накопленных по Ruminantia, и развитием кладистического метода появился ряд работ, существенно различающихся как принципами классификации, так и пониманием критериев таксонов, оценкой систематического ранга и положения отдельных групп, а также трактовкой исторического развития этого подотряда и его отдельных семейств [9, 20, 21, 32, 45, 52, 53, 54, 60]. Увлечение последовательной кладистикой В. Хеннига [31] при недостаточном внимании к филогении, недооценке закономерностей исторического развития жвачных и механизмов эволюционных изменений ведет к появлению различных противоречивых концепций [22, 32, 60]. Разногласия и трудности в изучении жвачных связаны с установлением гомологий, параллелизмов, конвергенций, а также мозаичной эволюцией и изменениями направлений эволюции отдельных признаков. Параллелизмы в приобретении апоморфных признаков и возможная вторичная примитивность признаков вследствие их регрессии осложняют выявление эволюционных последовательностей.

Подотряд Ruminantia содержит два инфраотряда — Tragulina и Resoга [50, 56, 57], иногда объединяемые в один — Resoга [14, 49]. Единства в оценке объема подотряда и его классификации нет. По-разному оцениваются объемы инфраотрядов, таксономический ранг и систематическое положение отдельных групп [17, 22, 33, 38, 39, 49, 50, 56, 57]. Неоднозначно рисуется и его история. Прежде чем перейти к анализу систематического положения разных групп жвачных, коротко остановимся на основных направлениях и закономерностях эволюции этого подотряда и попытаемся дать оценку морфологическим критериям определения ранга ископаемых таксонов.

Основные направления и закономерности эволюции. Эволюция жвачных шла по пути аллогенеза. Наряду с частными адаптациями в группе происходили общие направленные изменения, ведущие к ее биологическому прогрессу, связанные со становлением и совершенствованием жвачности и совершенствованием скелета в сторону приспособления к бегу.

Наиболее древние жвачные еще не были в полном смысле жвачными. Судя по строению черепа, нижней челюсти и зубной системы, их питание было в значительной мере смешанным, как у современного оленка. У Archaeomeryx, Bachitherium и Hypertragulus уже были редуцированные верхние резцы, имелись диастемы, слабомоляризованные предкоренные, лунчатые коренные, но были развиты и клыки, а предкоренные сохраняли режущую поверхность. В черепе с коротким лицевым отделом у них присутствовали стреловидный, теменные и затылочный гребни. Нижняя челюсть имела низко расположенный суставной отросток и крупный, сильно оттянутый назад и вниз угловой отросток. Конечности у них были четырехпальными, с хорошо развитыми функционирующими боковыми пальцами. Третья и четвертая метаподии были длиннее боковых, но не сливались в os cannon, а боковые метаподии сохранялись полностью.

Приобретение нового качества — жвачности и достижение «кульминационной точки» редукации конечностей (по выражению В. О. Ковалевского [3]) позволили осуществить Ruminantia прорыв на более высокий уровень

организации, способствовавший их широкой экспансии. В результате развития жвачности и совершенствования конечностей у продвинутых трагулид и у высших жвачных происходили параллельные изменения, связанные с изменением зубной системы (потеря верхних резцов, присоединение нижнего клыка к ряду резцов, совершенствование селенодонтии, моляризация предкоренных, развитие гипсодонтии и др.), изменением желудка и развитием двупалости.

По всей видимости, начальные различия ветвей Ruminantia были незначительными, но они существенно влияли на дальнейший ход эволюции этих ветвей. Наряду с сохранением общего плана строения черепа и посткраниального скелета предковых форм у разных жвачных происходили изменения, связанные с адаптациями к окружающей среде. Шло параллельное накопление сходства, как унаследованного, так и вновь приобретаемого, а также различий, связанных с мутациями и изменениями механизмов морфогенеза. В разных ветвях Ruminantia наряду с изменениями, общими для всех Ruminantia, происходила редукция стреловидного и темных гребней, редукция затылочного гребня (кроме Palaeomerucidae, Triceromerux и Dromomerucinae), редукция верхних клыков, развитие рогов, усиление моляризации предкоренных, усиление гипсодонтии, усиление редукции боковых метаподий, удлинение конечностей.

Характерной особенностью жвачных является мозаичность признаков, обусловленная направлениями эволюции входящих в подотряд групп, освоением ими сходных местообитаний, разными темпами эволюции групп и отдельных признаков. Прослеживаются многообразные параллелизмы и перекрывание отдельных морфологических характеристик, но при этом каждая группа уже на ранних стадиях своего развития имела распределенные черты специализации, впоследствии нашедшие широкое распространение. Так, отдельные признаки оленей имели некоторые трагулины (*Rutitherium*, *Bachitherium*, *Prodremotherium*) [32] и палеомерцины, но лишь для оленей был характерен их полный набор.

Критерии определения ранга ископаемого таксона. Экологическая дифференциация жвачных, формирование частных адаптаций отражались прежде всего в экзосоматических органах (по А. Н. Северцову). Изменения в этих органах, как правило, служат морфологическими критериями видов. Морфологические критерии родов связаны с адаптациями более широкого значения, затрагивающими обычно не только экзо-, но и эндосоматические органы. Морфологические критерии подсемейств и семейств обычно связаны с адаптациями, проявляющимися в эндосоматических органах, а также с консервативными и примитивными (плезиоморфными и синплезиоморфными) признаками. Такие признаки хорошо прослеживаются в строении мозгового отдела, в частности в строении пирамиды, глазницы, крылонёбной ямы и посткраниального скелета. Детали строения зубов и дистальных отделов конечностей не могут служить критериями для выделения подсемейств и семейств, так как именно в строении этих структур чаще всего проявляются морфологические параллелизмы. Использование таких признаков для систематики требует особой осторожности. Детали строения зубов и дистальных отделов конечностей, по-видимому, представляют ценность лишь для установления последовательности изменения признаков в отдельных линиях, т. е. для воссоздания филогенетических рядов, как правило, в пределах рода.

Малую ценность для классификации на уровне рода и выше имеют признаки, подверженные большой изменчивости, регрессивные и признаки, связанные с изолирующими механизмами, в том числе с брачным поведением.

Tragulina. Низших жвачных объединяют в одно семейство Tragulidae [39, 40, 49, 50, 56] или подразделяют на несколько подсемейств [13, 21, 32, 57, 60]. Ж. Вупр [57] к Tragulina относил Hypertragulidae, Protoceratidae, Tragulidae и Gelocidae. Protoceratidae в настоящее время относят к Tylopoda [21, 32, 60]. С. Вебб и Б. Тэйлор [60] оставляют в составе Tragulina три семейства — Tragulidae, Hypertragulidae и Leptomerucidae, а Gelocidae, имеющих некоторые сходные признаки с Pecora, вместе с Moschidae

объединяют в *Moschina*, которых относят к *Pesora*. Общими признаками *Gelocidae*, *Moschidae* и *Pesora* они считают: расширение базиоципитале и сильную флексию на затылочных мышцелках; латерально «перекрытый» *for. postglenoidalis*; глубокий желоб, окаймляющий медиальную сторону *fossa mandibularis*; крупное овальное *for. ovale*, сдвинутое назад; присутствие *for. supraglenoidalis* над задним концом скуловой дуги [60]. Вебб и Тэйлор [60] указывают и на отличия *Moschidae* и *Gelocidae*, связанные с потерей первыми артерии улитки и увеличением у них *fissura tympano-quadrosa*, обеспечивающей широкий проход для венозных выпускников, узкой *fossa muscularis tensor tympani*, сильно латерально отгороженной *vagina processus styloidei*. Кроме того, они различаются, судя по приводимым Веббом и Тейлором рисункам [60, фиг. 4, 5, F, E], пропорциями *fossa muscularis stapediales* (У *Moschus* она более узкая, как у *Hypertragulus*), размерами и формой *meatus acusticus internus*.

К. Джанис [32] относит к трагулинам пять семейств: *Hypertragulidae*, *Tragulidae*, *Leptomerycidae*, *Bachitheriidae* и *Lophiomerycidae*, а гелоцид, которых считает полифилетичной группой, включает в состав *Pesora* вслед за Веббом и Тэйлором. Выделенные Джанис [32] семейства *Bachitheriidae* и *Lophiomerycidae* основываются на деталях морфологии щечных зубов: узком гипоконулиде на M_3 для *Bachitherium* и форме стирания лингвальных конидов на нижних молярах в виде восьмерки для *Lophiomeryx*. Таксономический вес признаков явно недостаточен для выделения этих форм в ранг семейства.

Еще более дробную классификацию, основанную на деталях строения зубов и дистальных отделов конечностей, предлагают Д. Жераад, Ж. Буврё и Ж. Сюдр. [21]. В составе *Ruminantia* выделяются пять плезионов (*Amphimeryx*, *Hypertragulidae*, *Lophiomeryx*, *Iberomeryx*, *Archaeomeryx*) и два парвотряда (*Tragulina* и *Pesora*) [21].

В основание *Ruminantia* обычно ставят *Hypertragulidae* [9, 32, 40, 57, 60]. Объем *Hypertragulidae* и эволюционный уровень его представителей понимается по-разному. Так, ряд исследователей исключают из его состава *Archaeomeryx*, считая самым примитивным жвачным *Hypertragulus* [21, 60], тогда как другие ставят *Archaeomeryx* в основание всех *Ruminantia* [40, 57]. Некоторые исследователи полагают, что древнейшим жвачным был *Amphimeryx* [9], по большинство исключают его из этого подотряда, считая *Amphimerycidae* близкими к *Xiphodontidae* [35, 57, 59] на основании таких признаков, как узкие длинные премоляры, треугольные верхние моляры с пятью гребнями и сильным лингвальным цингулумом, удлинненные метаподии, редуцированные боковые пальцы [59].

Вопрос о том, какой род следует ставить в основание *Ruminantia*, далек от решения. Представляется очевидным, что по ряду признаков *Hypertragulus* более прогрессивен по сравнению с *Archaeomeryx*, хотя у него выражены и некоторые признаки, более примитивные, чем у последнего (присутствует *os trapezium* и неслившиеся *os trapezoideum* и *os magnum*, как у *Typoloda*). К прогрессивным признакам, отличающим *Hypertragulus* от *Archaeomeryx*, относятся: отсутствие верхних резцов; слияние локтевой кости с лучевой; слияние дистального конца малой берцовой кости с большой берцовой; более гипсодонтные зубы и более длинный *meatus acusticus externus*, чем у *Archaeomeryx*. Простое строение премоляров *Hypertragulus* может быть связано с их вторичным упрощением [32, 60] (судя по строению зубов *Parvitrachus* из раннего чадрона [16]). В строении пирамиды *Hypertragulus* также прослеживаются смешанные примитивные и прогрессивные признаки. Так, по данным Вебба и Тэйлора [60], *for. jugulare* открывается у него медиальнее *for. stylomastoideum*, как у *Dacrytherium*, в отличие от других *Ruminantia*, и в частности от *Archaeomeryx*, у которых *for. jugulare* сливается с *for. lacerum*. Но в то же время у *Hypertragulus* обширная *tegmen canalis musculotubarius*, крупные *fen. vestibuli*, *fen. cochleae* и *for. stylomastoideum*, укороченная пирамида и небольшая *fossa subarcuata*. Такая картина свидетельствует, что *Archaeomeryx* и *Hypertragulus* представляют две разные линии, возникшие, возможно, в результате адаптивной радиации жвачных, которая произошла, по-видимому, не позд-

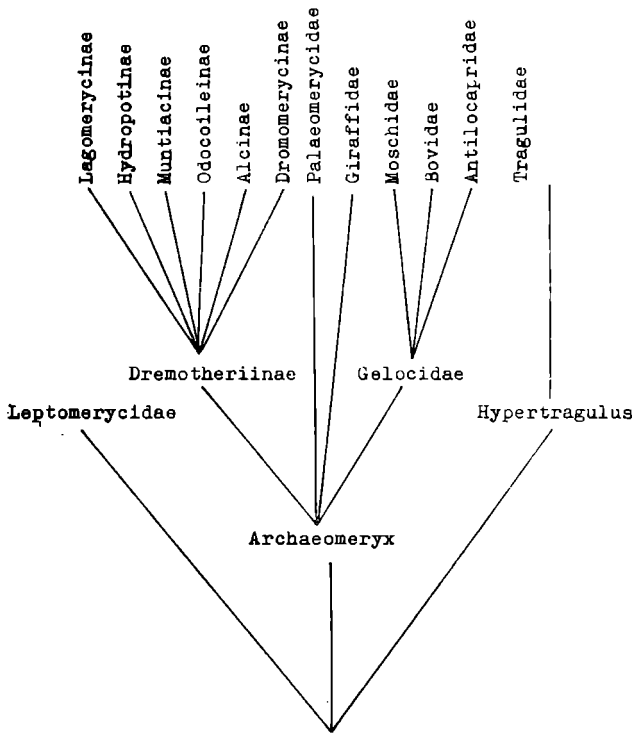


Рис. 1. Схема филогенетических связей Ruminantia

нее середины эоцена, а может быть, и раньше (рис. 1). С концом раннего эоцена связывают увеличение разнообразия покрытосемянных; отмечается преобладание двудольных в болотных и околородных сообществах, а экологическая обстановка, способствующая радиации травоядных млекопитающих, складывалась уже в лесах палеоцена [63].

Из всех известных ископаемых низших жвачных ближе всего к основанию Ресога стоит *Archaeomeryx* (рис. 2). Наряду с примитивными признаками он обладает признаками, общими с Ресога, и такими, которые предвосхищали появление признаков, характеризующих разные группы высших жвачных. Морфологическая преемственность прослеживается в строении черепа (в том числе в строении пирамиды), щечных зубов и посткраниального скелета. Нельзя согласиться с мнением Вебба и Тэйлора [60] о необходимости включения *Archaeomeryx* в состав семейства *Leptomerycidae*. Выявленные этими исследователями черты сходства археомерикса и лептомерицида, по-видимому, отражают лишь сходные направления адаптации. Так, однотипность строения запястья, при котором вторая и третья метаподии опираются на *trapezoideo-capitatum* (*trapezoideo-magnum*), отражает переходную стадию от примитивного строения конечности (с неслитыми *os trapezoideum* и *os capitatum* и опорой на них соответственно второго и третьего пальцев) к более прогрессивному, с постепенной редукцией второго пальца и преимущественной опорой третьего пальца на *os trapezoideo-capitatum*, нашедшему дальнейшее развитие у Ресога.

Жераад и ее коллеги [21], проводившие кладистический анализ древних жвачных, основанный на особенностях строения зубов и конечностей, сделали вывод, что *Archaeomeryx* является сестринским родом «высших жвачных» (*Tragulina* и Ресога). К *Tragulina* эти исследователи отнесли североамериканских *Leptomerycidae* и миоценовых и современных *Tragulidae*. *Amphimeryx*, *Hypertragulus*, *Lophimeryx* и *Iberomeryx*, по мнению Жераад и ее коллег, занимают более низкие эволюционные ступени по сравнению с родом *Archaeomeryx*, а *Gelocus*, *Bachitherium* и *Prodremotherium* входят в состав Ресога. Положение археомерикса на кладограмме определено по таким признакам, как отсутствие P_1 , замкнутая глазница,

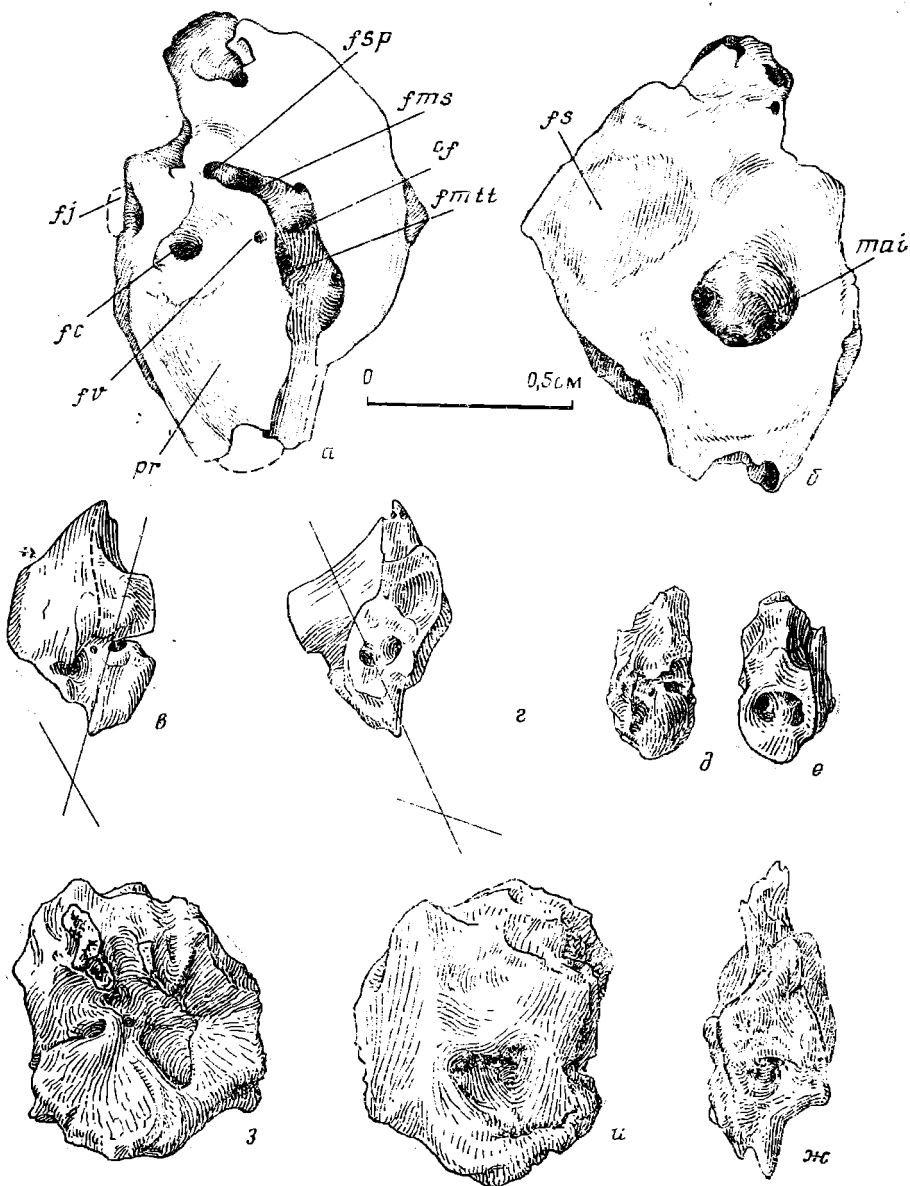


Рис. 2. Пирамида: а, б – Archaeomeryx, снизу и сзади (по [60]); в, г – Dremotherium, снизу и сзади (по [51]); д, е – Carpeolus, снизу и сзади; ж – Rangifer, сзади; з, и – Helladotherium, снизу и сзади; Обозначения: cf – canalis facialis; fc – fenestra cochlearia; fv – fenestra vestibuli; fj – for. jugulare; fsp – for. stylomastoideum primitivum; fs – fossa subarcuata; fms – fossa muscularis stapediales; fmtt – fossa muscularis tensor tympani; mai – meatus acusticus internus; pr – promontorium

развитие переднего крыла метаконида. Трагулины, занимающие следующую ступень, отличаются от него редукцией второй и пятой и слиянием третьей и четвертой плюсневых костей, потерей верхних резцов, несколько более прогрессивным строением молочных зубов [21]. Своеобразие археамерикса определяется редукцией доркатерневой складки и строением P, с параллельными гребнями [21], но такое строение является исходным для Resora и, по-видимому, некоторых гелоцид и не может быть основанием вывода о сестринском по отношению к этим группам положении рода Archaeomeryx.

Кроме *Archaeomeryx* [11, 40, 41, 44], в качестве возможного предка *Pescora* называют *Gelocus* [3, 50, 57, 60] и *Prodremotherium* [9]. Оба рода наряду с примитивными признаками обладают признаками специализации, не позволяющими считать их предками *Pescora*. Пирамида *Gelocus* имеет много продвинутых черт, не встречающихся у *Archaeomeryx*: ее большая укороченность, утончение кости над *promontorium*, потеря *a. stapediales*, увеличение *fossa muscularis stapediales*, очень маленькая *fossa*

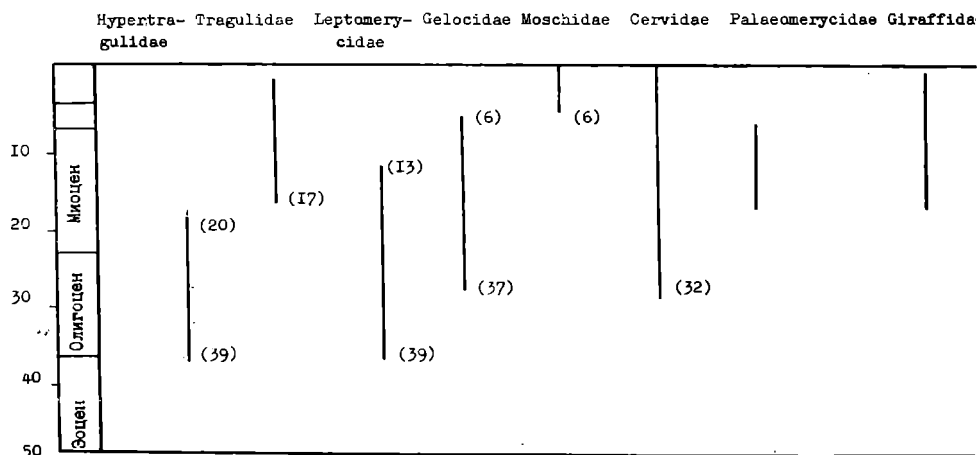


Рис. 3. Стратиграфическое распространение семейств подотряда Ruminantia

subarcuata [60]. Пирамиду *Gelocus* отличают также крупные *fenestra vestibuli* и *fenestra cochleae*.

Ресора. К ним относятся палеомерициды, олени, кабарожьи, жирафовые, полорогие и вилороги (антилокаприды). Остановимся на некоторых спорных моментах классификации пеков.

Палеомерицид (*Palaeomerycidae*) объединяют с оленями [6, 13, 33, 50, 57], жирафами [23] или полорогими [22]. Основанием для пересмотра систематического положения этой группы явились данные, полученные Л. Гинзбургом, Э. Эйндом [23], Цю и др. [46]. Первые показали, что для рода *Palaeomeryx* характерны оссиконы жирафового типа [23], а исследования китайских палеонтологов значительно расширили представления о морфологии этого рода. Изучение нескольких полных скелетов *P. tricornis* из озерных отложений низов среднего миоцена Шаньваня, Линчжу, Шаньдуи показало, что *Palaeomeryx* имеет черты сходства и с жирафами, и с оленями. Китайские исследователи считают, что *P. tricornis* имеет больше производных черт, общих с жирафами, и, следовательно, палеомерицид следует рассматривать как самостоятельную ветвь древних жирафообразных. К. Джавис и К. Скотт [33], анализируя признаки *P. tricornis*, приходят к выводу, что палеомерициды больше похожи на оленей, в частности на дромерицид.

По моему мнению, палеомерициды — группа, промежуточная между оленями и жирафами, и часть признаков экзосоматических органов она приобрела параллельно с оленями и жирафами. Палеомерициды имеют как плезиоморфные признаки (одно слезное отверстие, слабый метакон, полные вторые и пятые пястные кости и др.), часть из которых характерна и для жирафа, так и апоморфные, присутствующие у оленей (слезная ямка, палеомерицкая складка, саблевидный верхний клык, замкнутый желоб на плюсневой кости) или у жирафа (оссиконы). Монографическое изучение рода *Palaeomeryx*, очевидно, позволит установить глубину синаноморфии этих признаков.

Наиболее популярная среди териологов классификация *Cervidae* Дж. Симпсона [50], принимаемая с небольшими изменениями во многих работах [7, 15, 24, 25, 30, 57, 61], основывается на построениях В. Брука [8], делившего всех оленей на две группы — теле- и плезиометакарпаль-

ных. Очевидно, что попытка выяснить родственные связи оленей по типу редукции второй и пятой пястных костей методически неверна, так как палеонтологические данные свидетельствуют о независимой редукции боковых метаподий в разных группах жвачных и оленей. Естественность подразделений Брука в последнее время поддерживается Р. Харрингтоном [29], проанализировавшим их с привлечением некоторых новых аспектов (эволюционной стратегии популяций современных видов, данных о полиморфизме белков, инбридинга). По мнению Харрингтона [29], для современных телеметакарпальных оленей характерна главным образом р-стратегия, ведущая к увеличению репродуктивной способности особей и потенциальному росту популяции (*Capreolus*, *Alces*, *Odocoileus*), а для плезио-метакарпальных — к-стратегия, при которой усиливается конкурентная способность особей, а популяция остается стабильной (*Cervus*) [29]. Но, как отмечал сам Харрингтон, в эту схему не укладываются по меньшей мере два рода (*Muntiacus* и *Rangifer*). Естественно предположить, что стратегия популяций оленей в процессе эволюции претерпевала изменения. Ранним стадиям могла быть свойственна р-стратегия, сохранившаяся у современных представителей *Muntiacus*, *Capreolus*, *Alces*, *Odocoileus*; а более поздним — к-стратегия, проявляющаяся у форм, занимающих высокие эволюционные уровни в своих ветвях (*Cervus*, *Rangifer*). Существуют данные о низком полиморфизме отдельных протеннов крови и энзимов телеметакарпальных оленей [47, 48], однако исследование лося из Скандинавии показало, что он намного менее гомогенный, чем представлялось ранее [42]. По данным Р. Нилса и его соавторов [42], полиморфизм наблюдался по пяти локусам, фракция полиморфных локусов лежит в пределах 4,3—13%, а средняя гетерозиготность — 0,006—0,047. Не дают четкой картины и данные по инбридингу, скорее всего тесно связанному со стратегией популяции.

Дремотериины (*Dremotheriinae*) считали частичным синонимом *Palaeomegycinae* [4, 5, 50, 57]; самостоятельным подсемейством семейства *Palaeomegycidae* надсемейства *Cervoidea* [13]; частичным синонимом *Moschidae* [37, 60]; самостоятельным семейством надсемейства *Moschoidea* [22].

Изучение рода *Palaeomegux* позволило выделить дремотериины из состава палеомеридид в самостоятельную группу [23, 26, 34], характеризующуюся морфологической преемственностью с археомериксом, а также обладающую признаками, получившими развитие у оленей. От археомерикины дремотериины унаследовали общий план строения черепа, зубов и посткраниального скелета. Различия между ними связаны с приспособлением к жизни на более сухих грунтах, питанием преимущественно растительной пищей, развитием жвачности и верхнего клыка как орудия защиты. Кроме примитивных признаков, сближающих дремотериины с предком, и целого ряда прогрессивных, параллельно развивающихся в разных группах высших жвачных и у некоторых высокоспециализированных трагулид, дремотериины имели и признаки особенные, получившие впоследствии развитие в разных группах оленей. К этим признакам, в частности, относятся саблевидная форма клыка, палеомериковская складка, замкнутый желоб на плюсневой кости, отдельные *foramina optica*.

Объединение дремотериины и кабарги в одно семейство, предложенное Веббом и Тэйлором [60], представляется искусственным, так как по своей морфологии кабарга более примитивна. Как и у оленька, у нее сливаются *for. optica*. Пирамида *Moschus* также значительно больше похожа на пирамиду *Tragulid*, чем на пирамиду *Dremotherium* и у других оленей. Кроме того, по нашим данным, раннеплиоценовая *M. grandaevus* имеет незамкнутый сосудистый желоб на плюсневой кости.

По поводу систематического положения лагомерицид (*Lagomegycinae*) существовало несколько точек зрения. Их считали подсемейством семейства *Cervidae* [13, 55, 57]; семейством надсемейства *Giraffoidea* [44, 50, 64]; частичным синонимом *Palaeomegycidae* надсемейства *Giraffoidea* [27, 62]; синонимом *Muntiacini* [12].

Строение рогов лагомерицид существенно отличается от строения ossiconов палеомериксов и жираф: во-первых, у лагомерицид отсутст-

вует граница раздела лобной кости и оссикона, четко прослеживающаяся у палеомериксов и жираф и связанная у последних с формированием оссикона отдельно от лобной кости, и, во-вторых, структура рогов лагомерицип и жираф различна.

Изучение скелетов *Lagomeryx colberti* из Шаньваня подтвердило принадлежность лагомерицип к оленям [58]. В строении *L. colberti* прослеживаются примитивные, синапоморфные по отношению к дремотериинам признаки, позволяющие считать, что лагомериципы происходят от дремотериип, и прогрессивные, характерные для других групп оленей. Строение височного канала (экз. ПМЛ № 70026)¹ более примитивное, чем у мулжаков, не позволяет согласиться с точкой зрения Б. Чжоу и М. Ши [12], относящих лагомерицип к *Muntiacini*. Лагомерицип с дремотериинами сближают: 1) стреловидный гребень; 2) мощный затылочный гребень; 3) длинный низкий мозговой отдел; 4) особенности строения височного канала (засуставной отросток не соединяется сзади костной перемычкой с пирамидой); 5) короткий лицевой отдел; 6) положение переднего края глазницы на уровне М²; 7) предглазничная ямка; 8) этмоидальная щель; 9) конусовидная форма ямки для косой мышцы глаза и ее положение; 10) короткие межчелюстные кости; 11) наклон нижней стенки глазницы внутрь; 12) непостоянное присутствие Р₁ (развит на экз. ПМЛ № 70023, принадлежащем самке, и на экземпляре, описанном Тейяром де Шарденом [55, фиг. 5]); 13) длинные саблевидные верхние клыки у самцов; 14) простое строение предкоренных оленьего типа; 15) брахиодонтизм коренных; 16) палеомериковская складка; 17) дистально замкнутый срединный желоб на плюсневой кости; 18) редуцированные цельные вторая и пятая пястные кости. Часть этих признаков (1–5, 10, 15), возможно, унаследована от отделенных предков, а остальные, по-видимому, наследуются от дремотериип.

У *L. colberti* прослеживаются и прогрессивные признаки, характерные для других подсемейств оленей (*Muntiacinae*, *Cervinae*, *Alcinae*, *Odocoileinae*), занимающих более высокие эволюционные ступени: два слезных отверстия — верхнее на краю орбиты, нижнее чуть сдвинутое внутрь орбиты (экз. ПМЛ, № 70025); наличие рогов, являющихся костными выростами лобных костей. К прогрессивным признакам относится и положение заднего края носовых костей перед глазницами, характерное для мулжаков и настоящих оленей, а также большая длина наружного слухового прохода по сравнению с его длиной у дремотериип. Наружный слуховой проход такой же длины встречается у водяного оленя и мулжаков.

Дромомерицип (*Dromomerycinae*) считают подсемейством семейства *Cervidae* [6, 18, 39, 50]; самостоятельным семейством подсемейства *Cervoidea* [27, 37]; подсемейством семейства *Palaeomerycidae* надсемейства *Giraffoidea* или подсемейства *Cervoidea* [33]; самостоятельным семейством подотряда *Ruminantia* [59]; самостоятельным семейством надсемейства *Giraffoidea* [13, 28, 44, 57]; самостоятельным семейством надсемейства *Bovoidea* [22].

Наиболее обоснована первая концепция. Не вызывает сомнений происхождение дромомерицип от дремотериип. Дромомерицип с дремотериинами сближают: узость мозгового отдела и затылка; присутствие теменных, стреловидного и затылочного гребней; строение основной части затылочной кости; небольшая длина лобных костей; положение задних краев носовых костей на уровне глазниц; строение височного канала; отсутствие у некоторых предглазничных ямок; саблевидные верхние клыки у древних форм (таких, как *Barboumeryx*); дистально замкнутый срединный желоб на плюсневой кости. Кроме того, дромомериципы сохраняют морфологическую преемственность с дремотериинами в строении щечных зубов. Свообразие дромомерицип выразилось в появлении у них в процессе эволюции затылочного рога, выступающего в качестве некоторого прогибовеса сле тяжести лобных рогов, и более далеко зашед-

¹ Палеонтологический музей Линчжу, КНР.

шей редукции предкоренных у поздних форм по сравнению с другими группами оленей.

Отсутствие пневматизации лобных выростов, существенно отличающихся по своей структуре от оссикопов жирафа и палеомерицид, невыраженность границы раздела между лобной костью и выростом не позволяют связывать дромомерицин с этими группами.

Анализ наиболее обоснованной альтернативной концепции М. Круса-фон-Пайро [13] показал, что ни один из приводимых им признаков не может служить доказательством принадлежности дромомерицин к жирафам, так как эти признаки распадаются на примитивные, которые могут быть унаследованы от дремотериин, прогрессивные, приобретаемые независимо и другими пекорами, и специализации [1]. Ни одного особенного синапomorphic признака, указывающего на близость дромомерицин и жирафа, эта группа не имеет.

Водяных оленей (*Hydropotinae*) обычно считают подсемейством семейства *Cervidae*, но некоторые исследователи выделяют их в самостоятельное семейство [10]. *Hydropotes* является самым архаичным из современных оленей, сохраняющим большое число примитивных особенностей, сближающих его с дремотериинами. В их число входят: присутствие темных гребней; особенности строения височного канала; короткий лицевой отдел; положение переднего края глазницы на уровне M^1/M^2 ; конусовидная форма ямки для косой мышцы глаза и ее положение; тупой угол между задней и передней частями орбитосфеноида; сильный наклон переднепепижной стенки глазницы внутрь; особенности строения пирамиды (форма *fossa muscularis stapediales*, *fossa subarcuata* и др.). К признакам прогрессивным, отличающим водяных оленей от дремотериин, относятся: наличие двух слезных отверстий; отсутствие стреловидного гребня; телеметакарпальность. Это апomorphic признаки, характерные и для других групп оленей.

Moschidae обычно рассматривают как самостоятельное семейство *Cervoidea*, но существуют и другие точки зрения. Одни исследователи занижают ранг этой группы, считая кабарог подсемейством семейства *Cervidae* [54, 61], другие, наоборот, завышают, выделяя в качестве надсемейства *Moschoidea*, в которое включают и дремотериин [22]. Вебб и Тэйлор относят кабарог к *Moschina* вместе с гелоцидами и дремотериинами, при этом кабарог и дремотериин они объединяют в одно семейство [60].

Морфология современной и ископаемой кабарги свидетельствует, что эта ветвь отошла от общего ствола раньше, чем ветвь дремотериин. В строении черепа и посткраниального скелета кабарги сохраняются признаки, прослеживающиеся и у трагулид [5, 22]. Представляется, что оснований для объединения кабарог и дремотериин нет.

Жирафовых (*Giraffidae*) считают самостоятельным семейством [2], объединяют с *Cervidae* в надсемейство *Cervoidea* [49, 50] или с *Bovidae* в надсемейство *Bovoidea* [17, 22]. Некоторые исследователи выделяют их в качестве самостоятельного надсемейства [56], к которому стали относить и *Palaeomegycidae* [23, 27, 28, 46].

Изучение гистогенеза оссикопов жирафа, рогов полорогих и оленей, а также биохимические анализы как будто свидетельствуют о большем сходстве жирафа с полорогими, чем с оленями. Это сходство, в частности, выражается в сходной аминокислотной последовательности рибонуклеазы [19]. Ранняя история группы не ясна и требует изучения. Дж. Лаендерс [37] допускал, что возможны два варианта: она возникла самостоятельно от предкового руминантного ствола, и тогда ее следует рассматривать в качестве самостоятельного надсемейства; предок группы связан родством с полорогими, и тогда *Giraffidae* следует относить к *Bovoidea*. Достаточно широко распространено мнение, что жирафовые происходят от гелоцид рода *Prodrumotherium* [2, 4, 44], но обоснование этой точки зрения отсутствует. В. Хамилтон [27] считал, что жирафовые (*Giraffidae* и *Palaeomegycidae*) происходят от дремотерид. Однако присутствие у последних такого апomorphic по отношению к

Giraffidae признака, как дистально замкнутый желоб на передней поверхности плюсневой кости, противоречит этому предположению.

Антилокаприд (Antilocapridae) обычно относят к надсемейству Bovoidae [49, 50]. Некоторые исследователи выделяют их в качестве самостоятельного надсемейства [56]. В последнее время антилокаприд стали включать в состав надсемейства Cervoidae в качестве самостоятельного семейства [22, 36–38]. Эта точка зрения основывается на присутствии у них двойного слезного отверстия и дистально замкнутого желоба на плюсневой кости. Оба признака могли развиться в этой группе независимо от оленеобразных. Так, двойное слезное отверстие отмечается также у некоторых полорогих [38], а дистально замкнутый желоб развивается и у некоторых трагулинов. Высказываются предположения, что рога антилокаприд по своей природе могут оказаться близкими рогам оленей [33], т. е. они являются выростами лобных костей, а не образованы из дермальных оссиконов, как рога жираф и полорогих. Какова природа рогов антилокаприд, покажут будущие исследования. Несомненное своеобразие этой группы, присутствие на рогах кератинового покрытия, как у полорогих, по моему мнению, не позволяет объединять ее с оленями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вислобокова И. А. Ископаемые олени Монголии // Тр. Совместн. сов.-монг. палеонтол. экспед. Вып. 23. М.: Наука, 1983. 78 с.
2. Година А. Я. О происхождении, истории и некоторых закономерностях эволюции Giraffidae // Тр. XII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. М.: Наука, 1968. С. 125–132.
3. Ковалевский В. О. Монография Antracotherium и опыт естественной классификации ископаемых копытных // Собр. науч. тр. Т. 3. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 97–302.
4. Трофимов Б. А. Происхождение, история и некоторые закономерности развития арханчных жвачных (Ruminantia) // Собр. науч. тр. В. О. Ковалевского. М.: Наука, 1956. Т. 2. С. 287–298.
5. Флеров К. К. Кабарги и олени // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 1. Вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 225 с.
6. Флеров К. К. Семейство Cervidae Gray 1821, олени // Основы палеонтологии: млекопитающие. М.: Недра, 1962. С. 368–378.
7. Azzaroli A. On the Quaternary and recent genera Alces, Cervalces, Libralces // Boll. Soc. paleontol. ital. 1981. V. 20. № 2. P. 147–154.
8. Brooke V. On the classification of the cervidae, with a synopsis of the existing species // Proc. Zool. Soc. London. 1878. P. 883–928.
9. Bouvain G., Geraads D. Un squelette complete de Bachitherium (Artiodactyla, Mammalia) de l'Oligocene de Céreste (Alpes du Haute-Provence). Remarques sur la systématique des Ruminants primitifs // C. r. Acad. sci. 1985. Ser. V. 300. Ser. II. № 2. P. 75–78.
10. Bubenik A. B., Harrington R. Evolution of the Cervidae // Bull. Roy. Soc. New Zealand. 1985. № 22. P. 478.
11. Colbert E. H. The osteology and relationships of Archacomeryx, an ancestral Ruminant // Amer. Museum. Novitates. 1941. № 1135. P. 1–24.
12. Chow Ben-shun, Shin Mo-chuang. A skull of Lagomeryx from middle Miocene of Linchu, Shantung // Vertebr. palasiat. 1978. V. 16. № 2. P. 111–122.
13. Crusafont Pairó M. Los Giráfidos fósiles de España // Mem. comun. Inst. geol. 1952. V. 8. P. 1–239.
14. Crusafont Pairó M. Nouvelles vues sur la classification paleontologique des Pecora // Extrait Mammal. 1958. T. 22. № 1. P. 45–52.
15. Czyzewska T. Deers from Weze and their relationship with the pliocene and recent Eurasian Cervidae // Acta paleontol. polon. 1968. V. 13. № 4. P. 537–590.
16. Emry R. M. A new hypertragulid (Mammalia, Ruminantia) from the early Chadronian of Wyoming and Texas // J. Paleontol. 1978. V. 52. № 5. P. 1004–1041.
17. Frechkop S. Ruminantia // Traité zool. T. 17. V. 1. P.: Masson, 1955. P. 636–638.
18. Frick C. Horned ruminants of North America // Bull. Amer. Museum Natur. History. 1937. V. 69. P. 1–669.
19. Gaasta W. Giraffe pancreatic ribonuclease: Doctors Thesis. Univ. Groningen, 1975. P. 1–94.
20. Geraads G. Remarques sur la systématique et la phylogénie des Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia) // Geobios. 1986. № 19. Fasc. 4. P. 465–477.
21. Geraads D., Bouvain G., Sudre I. Relations phylogéniques de Bachitherium Filhol, Ruminant de l'Oligocene d'Europe occidentale // Palaeovertebrate. 1987. V. 17. № 2. P. 43–73.
22. Ginsburg L. Essai de phylogénie des Eupecora (Ruminantia, Artiodactyla, Mammalia) // C. r. Acad. sci. 1985. V. 301. Ser. II. № 17. P. 1255–1257.
23. Ginsburg L., Heintz E. Sur les affinités du genre Palaeomeryx (Ruminant du Miocène européen) // C. r. Acad. sci. 1966. V. 262. № 9. P. 979–982.

24. *Grzimek B., Heck L.* Sous-famille des Alcines // *Grzimek B., Fontaine M.* Le Monde animal. V. 13. № 4. Zürich: Stauffacher, 1972. P. 216–233.
25. *Haltenorth Th.* Die Klassifikation der Säugetiere. 18. Ordnung Paarhufer. Artiodactyla Owen, 1848 // *Handbuch Zool. B.*, 1963. S. 1–167.
26. *Hamilton W. R.* The lower Miocene ruminants of Gebel Zelten, Lybia // *Bull. Brit. Museum Natur. History (Geol.)*. 1973. V. 21. P. 73–150.
27. *Hamilton W. R.* Fossil giraffes from Miocene of Africa and a revision of the phylogeny of the Giraffoidea // *Philos. Trans. Roy. Soc. London*. 1978. V. 283. № 996. P. 165–229.
28. *Hamilton W. R.* Cervidae and Palaeomerycidae // *Evolution of African Mammals*. Cambridge; London: Harvard Univ. Press, 1978. P. 496–508.
29. *Harrington R.* Evolution and distribution of the Cervidae // *Bull. Roy. Soc. New Zealand*. 1985. № 22. P. 3–11.
30. *Heintz E., Poplin F.* Alces carnutorum (Laugel, 1862) du Pléistocène de Saint-Prest (France). Systématique et évolution des Alcinés (Cervidae, Mammalia) // *Quartärpaläontologie*. 1982. V. 4. S. 105–122.
31. *Henning W.* Phylogenetic systematics. Urbana: Univ. Illinois Press, 1966. 263 p.
32. *Janis C.* Grades and clades in hornless ruminant evolution: the reality of the Geolocidae and the systematic position of Lophiomeryx and Bachitherium // *J. Vertebr. Paleontol.* 1987. V. 7. № 2. P. 200–216.
33. *Janis C., Scott K. M.* The interrelationships of higher ruminant families with special emphasis on the member of the Cervoidea // *Amer. Museum Novitates*. 1987. № 2893. P. 1–85.
34. *Jehenne J.* Les Ruminants primitifs du Paléogène et du Néogène inférieur de l'ancien Monde: systématique, phylogénie, stratigraphie // *Thèse Univ. Poitiers*. Poitier 1985. 269 p.
35. *Lavocat R.* Ravision de la faune mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay // *Sciences et avenir*. 1951. P. 1–153.
36. *Leinders J.* On the osteology and function of the digits of some ruminants and their bearing on taxonomy // *Z. Säugetierkunde*. Hamburg, 1979. B. 44. H. 5. S. 305–318.
37. *Leinders J.* Hoplitomerycidae fam. nov. (Ruminantia, Mammalia) from Neogene fissure fillings in Gargano (Italy). Pt. 1 // *Scripta Geol.* 1983. V. 70. P. 1–68.
38. *Leinders J., Heintz E.* The configuration of the lacrimal orifices in pecorans and tragulids (Artiodactyla, Mammalia) and its significance for the distinction between Bovidae and Cervidae // *Beaufortia*. 1980. V. 30. № 7. P. 155–162.
39. *Matthew W. D.* Reclassification of the artiodactyl families // *Bull. Geol. Soc. America*. 1929. V. 40. P. 403–408.
40. *Matthew W. D.* A phylogenetic chart of the Artiodactyla // *J. Mammal.* 1934. V. 15. P. 207–209.
41. *Matthew W., Granger W.* New Mammals from Shara Murun Eocen of Mongolia // *Amer. Museum Novitates*. 1925. № 196. P. 1–11.
42. *Nils R., Routerwall Ch., Nygren K., Nygren T.* Genetic variation and differentiation in Scandinavian moose (*Alces alces*). Are large mammals monomorphic? // *Evolution*. 1980. V. 30. P. 1037–1049.
43. *O'Gara B. D., Matson G.* Growth and casting of horns by proghorns and exfoliation of horns by bovids // *J. Mammal.* 1975. V. 56. № 4. P. 829–846.
44. *Pilgrim G. E.* The relationship of certain variant fossil types of «horn» to those of the living Pecora // *Ann. et Mag. Natur. History*. 1941. V. 11. № 7. P. 172–184.
45. *Qiu Zhanxiang.* Late Eocene Hypertragulids of Baise Basin, Kwangsi // *Vertebr. palasiat.* 1978. V. 16. № 1. P. 7–12.
46. *Qiu Zhanxiang, Van Defa, Lia Hang.* Preliminary observations on the newly found skeletons of Palaeomeryx from Shanwang, Shandong // *Vertebr. palasiat.* 1985. V. 23. № 3. P. 173–195.
47. *Quinteros J. R., Müller A. O., Miller W. J., Bischoff I. R.* Transferrin phenotypes of Argentine deer *Ozotoceros bezoarcticus* // *Anal. veterinär.* 1971. T. 33. P. 107–114.
48. *Quinteros J. R., Müller W. I.* New transferrin phenotypes whitetailed deer // *Anal. veterinär.* 1969. V. 1. P. 93–98.
49. *Romer A. S.* Vertebrate paleontology. Chicago: Univ. Chicago Press, 1966. 468 p.
50. *Simpson G.* The principles of classification of Mammals // *Bull. Amer. Museum Natur. History*. 1945. V. 85. 350 p.
51. *Sigogneau D.* Le genre *Dremotherium* (Cervoidea). Anatomie du crane, denture et moulage endocranien // *Ann. Paléontol.* 1968. V. 54. Fasc. 1. P. 39–100.
52. *Sudre I.* *Cryptomeryx* (Schlosser, 1886), Tragulidé de l'Oligocène d'Europe; Relations du Genre et considérations sur l'origine des ruminants // *Palaeovertebr. Montpellier*. 1984. V. 14. № 1. P. 1–31.
53. *Sudre I.* Le genre *Bachitherium* Filhol, 1882 (Mammalia, Artiodactyla) diversité spécifique phylogénie, extension chronologique // *C. r. Acad. sci*. 1986. V. 303. Ser II. № 8. P. 749–754.
54. *Taylor B., Webb S. D.* Miocene Leptomerycidae (Artiodactyla, Ruminantia) and their relationships // *Amer. Museum Novitates*. 1976. № 2596. P. 1–22.
55. *Teilhard P.* The miocene cervids from Shantung // *Bull. Geol. Chine*. 1939. V. 19. № 3. P. 269–278.
56. *Thenius E.* Phylogenie der Mammalia. B.: W. de Gruyter und Co., 1969. S. 1–722.
57. *Viret J.* Artiodactyla // *Traite de Paleontologie*. T. 6. V. 1. P. 887–1021.
58. *Vislobokova I., Hu Changkang, Sun Bo.* On the systematic position of the Lagomerycinae // *Vertebr. palasiat.* 1989. V. 27. № 2. P. 128–132.

59. *Webb S. D.* A new species of *Pediomeryx* from the late Miocene of Florida, and its relationships within the subfamily *Cranioceratinae* (Ruminantia: *Dromomerycidae*)// *J. Mammal.* 1983. V. 64. № 2. P. 261–276.
60. *Webb S. D., Taylor B. V.* The phylogeny of hornless ruminants and a description of the cranium of *Arachaeomeryx*// *Bull. Amer. Museum Natur. History.* 1980. V. 167. № 3. P. 121–157.
61. *Whitehead G. K.* *Deer of the World.* L.: Constable, 1972. 194 p.
62. *Witworth T.* Miocene Ruminants of East Africa// *Brit. Museum Natur. History.* 1958. № 15. P. 1–50.
63. *Wing S. L., Tiffney B. H.* The reciprocal interaction of angiosperm evolution and tetrapod herbivory// *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1987. V. 50. P. 179–210.
64. *Young C. C.* On a new *Lagomeryx* from Lantian, Shansi// *Vertebr. palasiat.* 1964. V. 8. № 4. P. 336–340.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
10.X.1988

УДК 563.6:576.1

© 1990 г.

ЛЕЛЕШУС В. Л.

ПРОЦВЕТАНИЯ И КРИЗИСЫ В ЭВОЛЮЦИИ КОРАЛЛОВ

Показано чередование в эволюции кораллов эпохи процветания с кризисами, каждый из которых проявлялся глобально и синхронно. Кризисы наиболее существенно меняли таксономический состав кораллов. После кризисов начинались новые этапы их развития. Аналогично развивались амmonoидеи. Кризисы кораллов и амmonoидей точно не совпадали по времени, однако были приурочены к тем же геохронологическим уровням, что и другие крупные биособытия.

»

Кораллы появились в раннем ордовике и существуют поныне, хотя развивались весьма неравномерно. Эпохи интенсивного таксонообразования, увеличения численности и бурного расцвета при большом обилии и разнообразии чередовались с эпохами вымирания, а в конце эпох вымирания кризисов кораллов было в десятки, сотни, тысячи и даже миллионы раз меньше, нежели в эпохи процветания. Эта закономерность четко наблюдается во всех регионах, где широко стратиграфически распространены ископаемые кораллы. Автор в течение 30 лет наблюдает ее в Средней Азии и хотел бы остановиться на этом регионе подробнее.

В палеозое Средней Азии широко развиты мелководные морские карбонатные и карбонатно-терригенные отложения с остатками обильных и разнообразных бентосных организмов. Из этих отложений на территории Таджикистана и в смежных регионах (Узбекистан, Киргизия, Афганистан) таджикскими геологами и палеонтологами за 40 лет собрано около 100 000 образцов кораллов из 10 000 местонахождений. Особенно большие заслуги принадлежат Д. А. Старшинину, собравшему более 10 000 образцов из 1000 местонахождений. Всего в сборах палеозойских кораллов в данном регионе принимали участие около 200 геологов и палеонтологов. Стратиграфическое распределение кораллов показано в табл. 1. Для сравнения в левой части таблицы приведено количество родов кораллов, известных из палеозойских отложений Урала. При составлении таблицы были использованы данные Н. П. Василюк, Е. И. Качанова, И. В. Пыжьянова, И. И. Горского, Д. Д. Дегтярева, В. Н. Дубатолова, Н. Я. Спаского, А. Б. Ивановского, М. В. Шурыниной, А. И. Лаврусевича и других исследователей [1-5, 8-10, 17], а также определительские списки кораллов.

Начиная с 1957 г. автор ежегодно определял от 500 до 3000 образцов табулят и гелиолитоидей Таджикистана и частично Узбекистана, Киргизии и Афганистана. Приблизительно такое же количество образцов ругоз, собранных на этой территории, определялось А. И. Лаврусевичем, И. В. Пыжьяновым, В. Б. Горяновым, О. Л. Коссовой, М. Р. Геккер и др. Определительские данные дополнены и уточнены полевыми наблюдениями, которые с 1956 г. автором производятся почти ежегодно. Учтены материалы «Банка палеонтолого-стратиграфических данных» ПГО «Таджикгеология». Ценные консультации были получены от Лаврусевича, Пыжьянова, Старшинина и других геологов, собиравших остатки кораллов.

Табл. 1 отражает выборку палеозойских кораллов Средней Азии, хотя в ней есть неточности: злиховский ярус не всегда выделялся, и в этих случаях злиховские кораллы обычно считались эйфельскими. Установлено, что в палеозое Средней Азии кораллы наиболее многочисленны и

Стратиграфическое распределение находок палеозойских кораллов на юге Средней Азии

Индексы	Урал	Юг Средней Азии			Примечания
	количество				
	родов	родов	образцов	местонахождений	
T ₁	0	0	0	0	
P ₂	1(?)	50	500	60	
P ₁	42	57	700	100	
C ₃	36	46	700	100	
C ₂	40	60	2 000	300	
C ₁	81	100	6 000	1000	
D ₃ ²	8(?)	0	0	0	
D ₃ ¹	18	17	300	25	
D ₂ ²	56	50	1 000	150	
D ₂ ¹	75	80	5 000	1000	
D ₁ ³	40	60	3 000	600	Злиховский ярус
D ₁ ²	65	90	20 000	800	
D ₁ ¹	50	70	10 000	1000	
S ₂ ²	50	70	20 000	1700	Исфаринские слои
S ₂ ¹	71	75	10 000	500	Дальневосточные слои
S ₁ ²	70	72	10 000	1000	
S ₁ ¹	40	44	4 000	500	
O ₃	33	60	5 000	200	Минкучарские слои Арчалыкские слои
O ₂	25	5	30	5	
O ₁	0	0	0	0	

разнообразны в позднем ордовике, в раннем и позднем силуре, раннем девоне, в эйфельском веке среднего девона, визейском веке раннего карбона и в московском веке среднего карбона. В этих отложениях кораллы собраны из десятков тысяч местонахождений; во многих слоях мощностью до 5 м и более кораллов так много, что их остатки составляют до 10% и более от общего объема вмещающих пород. В Южном Тянь-Шане и на Памире широко распространены мелководные карбонатные и карбонатно-терригенные отложения фамена (поздний девон) с обильными остатками бентосных организмов (мшанок, криноидей, брахиопод и др.). Кораллы в этих отложениях не обнаружены. Отмечено уменьшение численности кораллов в позднем карбоне—перми. Например, на юге Средней Азии почти во всех карбонатных разрезах верхнего ордовика, силура, нижнего девона и эйфеля многие слои охарактеризованы многочисленными и разнообразными кораллами, а в большинстве разрезов верхнего карбона — перми кораллы вовсе не обнаружены.

Из табл. 1 видно, что в палеозое Средней Азии происходило чередование эпох процветания кораллов (поздний ордовик — франкский век и ранний карбон — пермь) с кризисами (фаменский век, ранний триас). Такая же закономерность проявляется и в планетарном масштабе. Древнейшие кораллоподобные организмы известны в кембрии. Это роды *Archaeotrypa*, *Vija*, *Cambrorphyllum*, *Protoaulopora* и др. [16]. Принадлежность их к кораллам дискуссионна и не доказана; филогенетическая связь с ордовикскими родами не установлена. Достоверные представители древнейших кораллов-табулят обнаружены в раннем ордовике [16], они очень редки. В конце раннего — начале среднего ордовика появились ругозы и гелиолитоидеи, т. е. уже существовали все три подкласса палеозойских кораллов. В среднем ордовике среди кораллов возникли и получили широкое распространение 65 родов, 24 семейства, 12 отрядов. Все отряды, почти все семейства (23 и 24) и большинство родов продолжали существовать в позднем ордовике. В течение ордовика численность и таксономическое разнообразие кораллов быстро возрастали. Если в ран-

нем ордовике по единичным находкам (Сибирь, Казахстан, Северная Америка) установлено пять-шесть родов, то в среднем ордовике по тысячам находок известно уже 70 родов, а в позднем ордовике — 170, и кораллы широко распространены во всех регионах, где только развиты карбонатные и карбонатно-терригенные отложения. Во многих позднеордовикских толщах кораллы резко преобладают над всеми другими группами, а в некоторых прослоях их остатки составляют до 10—20% общего объема вмещающих пород.

В силуре численность и таксономическое разнообразие кораллов с некоторыми колебаниями продолжали расти. В начале лландоверийского века их разнообразие несколько уменьшилось за счет исчезновения некоторых ордовикских родов и семейств, однако процветание кораллов продолжалось. В среднем — позднем лландовери вновь усилилось таксонообразование. Максимального расцвета ордовикско-силурийские кораллы достигли в раннем венлоке и затем в раннем лудлоке. Процветавшие в позднем ордовике — лудлове хализитиды, палеофавозитиды, пропориды и многие другие таксоны в конце лудлова исчезли, всего в конце лудлова исчезло около 100 родов. Характерные для девона роды и семейства начали интенсивно появляться несколько позднее: в пржидоле — жедине, а особенно интенсивно в зигенском веке, затем в эйфеле. Поэтому в конце лудлова наблюдается незначительное уменьшение таксономического состава табулят, ругоз, гелиолитоидей.

В пржидольских — жединских отложениях кораллы очень многочисленны и разнообразны, но таксономический состав их уже существенно иной, нежели в силуре. В раннем девоне возникли 24 семейства и 200 родов табулят и ругоз, а эволюция гелиолитоидей пошла на убыль. Максимального расцвета девонские кораллы достигли в зигенском веке. Этот расцвет с небольшими колебаниями продолжался до эйфеля. Начиная с живетского века численность и таксономическое разнообразие кораллов стали резко уменьшаться: во второй половине девонского периода (живет — фамен) исчезло 230 родов, 30 семейств и подкласс гелиолитоидей. Исчезновение наиболее интенсивно происходило в конце среднего девона и в конце франского века. Новых таксонов во франском веке возникло очень мало; почти все роды, часто встречающиеся во франском ярусе, появились в раннем — среднем девоне. Численность и таксономическое разнообразие кораллов были значительно меньшими, нежели в среднем девоне. Более 70% существовавших во фране родов в конце франы — начале фамена исчезло, в том числе последние представители девонских колониальных ругоз, которые в зигене — фране были весьма многочисленны и разнообразны.

В фаменском веке наступил очень крупный кризис в эволюции кораллов, во время которого их таксономический состав очень сильно изменился. В отложениях фаменского яруса кораллы встречаются в тысячи раз реже, нежели в среднем девоне и раннем карбоне. Резкое уменьшение численности (местами до полного исчезновения) и сокращение таксономического разнообразия кораллов в фаменском веке проявились во всех регионах и носят глобальный характер. Они отмечены всеми советскими и зарубежными палеонтологами, обстоятельно изучавшими девонские кораллы [4—7, 9—11, 15—17, 19 и др.].

В начале карбона численность и разнообразие кораллов стали резко возрастать при существенном обновлении таксономического состава. В раннем карбоне появилось 210 родов и 22 семейства, неизвестных в девоне. Начался новый крупный этап в эволюции кораллов. Особенно глубокие изменения произошли у ругоз; девонские элементы среди каменноугольных ругоз играют ничтожную роль [6]. Всего в нижнем карбоне известно около 250 родов и 35 семейств кораллов.

Первый и самый крупный пик в каменноугольно-пермском этапе был в визейском веке раннего карбона, второй, несколько меньший, — в московском веке среднего карбона. В позднем карбоне и в ранней перми кораллов несколько меньше, чем в раннем — среднем карбоне, но они еще весьма многочисленны и разнообразны, а в поздней перми их раз-

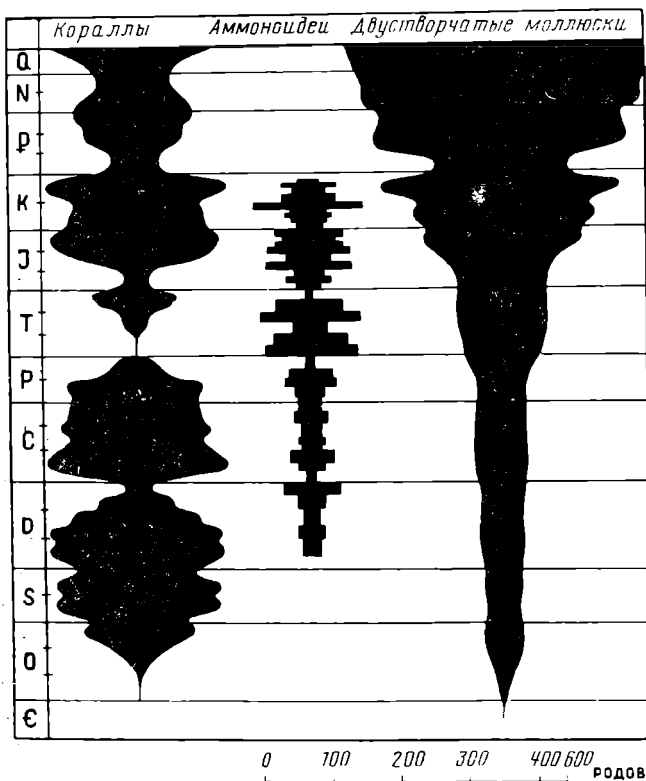


Рис. 1. Диаграмма изменения во времени количества родов кораллов, аммонитов (по В. Е. Руженцеву [14]) и двустворчатых моллюсков (составлена по данным Л. А. Невеской [12])

витие резко пошло на убыль. Из поздней перми известно около 100 родов и 30 семейств кораллов. Практически все они до начала триаса исчезли.

В раннем триасе наступил крупнейший кризис в развитии кораллов, во время которого они были настолько малочисленны, что остатки их нигде в мире не обнаружены. Во время кризиса почти полностью изменился их таксономический состав: рогозы, почти все табуляты исчезли, появился новый и самый крупный подкласс кораллов *Hexacoralla*, который процветает в современных морях. Представители этого класса составляют более 90% родов ископаемых мезозойских и кайнозойских кораллов. В среднем триасе обнаружено 22 рода, 12 семейств и 6 отрядов и подотрядов подкласса *Hexacoralla*; все они продолжали существовать и в позднем триасе, появилось много новых родов, и кораллы стали многочисленны и разнообразны. В позднем триасе известно 80 родов, 14 семейств и 6 отрядов (включая подотряды) шестилучевых кораллов, однако триасовое процветание длилось недолго.

В ранней юре наступил третий кризис, не столь существенный, как два предыдущих (фаменский и раннетриасовый). В конце триаса исчезло около 60 родов, а в ранней юре новых родов появилось только около 10. Численность кораллов в ранней юре также была значительно меньшей, чем в позднем триасе, и во много раз меньшей, чем в средней юре.

В средней юре начался новый расцвет и новый этап в развитии кораллов. Возникло много новых родов и семейств, увеличилось их разнообразие: известно около 200 родов и 30 семейств склерактиний. Еще больше кораллов стало в поздней юре. В верхнеюрских отложениях Средней Азии кораллов настолько много, что они в большом количестве собираются не только в обнажениях, но и в керновом материале и широко используются для корреляции отложений, вскрытых буровыми скважинами.

Начавшийся в средней юре расцвет со значительными колебаниями (рис. 1) продолжался до конца мелового периода. Юрско-меловой расцвет, по-видимому, был самым крупным в историческом развитии кораллов. Наибольшие пики в нем были в конце юры и в середине позднего мела (в сеноне), а наибольший минимум приурочен к границе между ранним и поздним мелом (в альб-сеноманское время). После этого минимума таксономический состав кораллов существенно изменился. В конце мелового периода численность и таксономическое разнообразие кораллов сильно сократились. В палеоцене обнаружено в 3 раза меньше родов, чем в позднем мелу, и в 2 раза меньше, чем в эоцене [11, 13], поэтому палеоценовую эпоху следует рассматривать как время кризисного состояния в развитии кораллов. В эоцене численность и таксономическое разнообразие кораллов увеличились, начался новый, кайнозойский этап их развития. Конец олигоцена — начало миоцена — пик в развитии склерактивных этого этапа [11, 13]. В плиоцене число родов несколько уменьшилось, а в четвертичном периоде снова увеличилось и начался новый этап развития склерактивных [11, 13].

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ

Каждый кризис проявлялся глобально и синхронно в разных регионах и в разных палеогеографических областях. Чем крупнее был кризис, тем сильнее изменялся таксономический состав. Крупнейший кризис в развитии кораллов был в раннем триасе, когда почти полностью сменились не только роды, семейства, отряды, но и подклассы фанерозойских кораллов. Второй по величине кризис был в фаменском веке позднего девона, когда произошли крупнейшие таксономические изменения среди палеозойских кораллов. Менее крупные кризисы были в ранней юре и в палеоцене. После них также начались новые этапы в эволюции кораллов. Наряду с кризисами были и менее значительные колебания численности и таксономического состава кораллов.

Периодическое чередование эпох процветания с кризисами наблюдается и среди других групп организмов. Наиболее хорошо оно изучено среди аммоноидей [14]. Кризисы кораллов и кризисы аммоноидей хотя точно и не совпадали во времени, но происходили глобально и были приурочены к тем же геохронологическим уровням, что и другие крупнейшие биособытия. На протяжении существования аммоноидей каждому их кризису соответствовал определенный кризис кораллов и наоборот (рис. 1). Первый очень крупный кризис в эволюции кораллов был в фамене (во времени максимального расцвета девонских аммоноидей), а первый кризис аммоноидей — в турнейском веке, когда начался новый расцвет кораллов. Оба эти кризиса приурочены к границе между девонем и карбоном. Второй и самый большой кризис кораллов был в раннем триасе (когда процветали аммоноидей), а второй кризис аммоноидей — в конце поздней перми (в татарском веке). Оба эти кризиса приурочены к границе между палеозоем и мезозоем. Третий кризис кораллов был в ранней юре, а третий кризис аммоноидей — в рэтском веке позднего триаса. Оба эти кризиса приурочены к границе между триасом и юрой. Четвертый кризис кораллов был в палеоцене, а четвертый (роковой) кризис аммоноидей — в конце мелового периода. Эти кризисы приурочены к границе между мезозоем и кайнозоем (рис. 1).

Эпохи процветания и кризисы в эволюции кораллов начинались и заканчивались постепенно. Численность и таксономическое разнообразие кораллов перед началом кризисов постепенно уменьшались, а в начале эпох процветания постепенно увеличивались.

Во время кризисов эволюция протекала во много раз быстрее, нежели во время эпох процветания. Мезозойские склерактивные формировались в раннем триасе, когда кораллы были настолько редки, что остатки их до сих пор нигде не обнаружены. В течение раннего триаса родовой и семейственный состав кораллов изменился почти на 100%, т. е. значительно больше, нежели в течение всего позднего палеозоя (девон —

пермь). Материалы по эволюции кораллов великолепно подтверждают вывод Д. Г. Симпсона [20] о том, что в критических условиях таксоны либо вымирали, либо эволюционировали настолько быстро, что промежуточных форм было крайне мало и их не удается найти в ископаемом состоянии. Поэтому наряду с видимой эволюцией, которую мы наблюдаем в филогенетических рядах, существовала другая, протекавшая во много раз быстрее, нежели эволюция крупных популяций, при которых внезапно возникали новые семейства, отряды, классы животных и растений.

В конце кризисов — в начале эпох процветания — новые крупные таксоны (ранга семейств и выше) возникали внезапно, а в течение эпох процветания одни роды и семейства возникли внезапно, а другие — постепенно. Например, между силурийскими представителями рода *Favosites* и девонским родом *Thamnopoera* очень много промежуточных форм, хотя эти два рода почти все специалисты относят к разным семействам. Много промежуточных форм имеется между аулопоридами и сирингопоридами. В то же время между раннедевонским родом *Rudakites* и всеми другими родами табулят промежуточные формы обнаружить не удалось, хотя представителей *Rudakites* в изученном регионе собрано более 1000 экз.

Кризисы в эволюции кораллов и амmonoидей были приурочены к наиболее крупным перестройкам органического мира в целом. Так, в конце девона — начале карбона биосфера существенно изменилась. Процветавшие в девонском периоде строматопораты, тентакулиты и многие другие группы исчезли или стали очень редкими. В раннем карбоне очень пышно развилась наземная растительность и впервые в истории Земли завоевали сушу животные. Произошли существенные изменения в таксономическом составе фораминифер, мшанок, брахиопод и других групп морских беспозвоночных. Например, среди фораминифер появился крупнейший их отряд *Fusulinida*, процветавший в карбоне — перми, который по своей численности, суммарному биообъему, размерам особей и таксономическому разнообразию во много раз превосшел всех остальных палеозойских фораминифер, вместе взятых. Существенные перестройки органического мира были приурочены также к границам между палеозоем и мезозоем, триасом и юрой, мелом и палеогеном.

О ПРИЧИНАХ КРИЗИСОВ

Неравномерность (этапность) развития у стенобиотных организмов выражена значительно сильнее, чем у эврибиотных. Сравнение кризисов кораллов и кризисов амmonoидей во времени показывает, что они проявлялись независимо друг от друга, но были вызваны одной общей причиной, которая каждый раз действовала глобально и периодически повторялась через определенные промежутки времени. Разберем некоторые возможные причины кризисов.

Одни только внутренние (обусловленные генетически) особенности эволюции кораллов и амmonoидей не могли быть главной причиной кризисов, потому что кораллы и амmonoидеи развивались существенно различно. Амmonoидеи эволюционировали в несколько раз быстрее, чем кораллы. Да и внутри кораллов разные их семейства и отряды развивались с различной скоростью. Тем не менее кризисы кораллов и амmonoидей строго приурочены к одним и тем же геохронологическим уровням, разделяющим одни и те же этапы развития органического мира.

Хищничество, паразитизм, конкуренция и другие биотические факторы не могли быть главной причиной кризисов ни в одной из этих групп, потому что кораллы и амmonoидеи обитали в разных условиях, в разных биотопах и вели различный образ жизни (первые были бентосными животными, а вторые активно плавали). Периодическое и всегда сопряженное появление в глобальном масштабе таких хищников или паразитов, полностью уничтожавших большинство видов, родов и семейств кораллов и амmonoидей и не приносящих вреда многим другим группам, обитавшим вместе с ними, очень мало вероятно.

Случаи вытеснения одних таксонов другими, более совершенными, не имели главного значения в эволюции кораллов. В эпохи процветания возникало много новых родов и наряду с ними существовали многие ранее возникшие. Вымирание значительной части родов и семейств приурочено к определенным эпохам, когда общая численность и таксономическое разнообразие уменьшались. Наиболее существенные смены происходили во время кризисов, когда численность и наблюдаемое таксономическое разнообразие были минимальными.

Кораллы и амmonoидеи были стенобионтными организмами и очень чутко реагировали на изменения абиотических условий, поэтому главной причиной кризисов в их историческом развитии, скорее всего, были абиотические изменения. Это тем более вероятно, потому что подобные, очень крупные и периодически повторяющиеся кризисы не характерны для эврибионтных организмов, таких, как значительная часть двустворок (рис. 1), гастропод, остракод и др.

Похолодания, изменения солености воды и т. п. не могли быть причинами кризисов кораллов и амmonoидей, потому что кризисы кораллов могли происходить в эпохи процветания амmonoидей и наоборот.

Геотектонические движения, связанные с ними трансгрессии, регрессии и другие палеогеографические изменения не были причинами кризисов, потому что горообразовательные процессы в разных регионах проявлялись различно и асинхронно, а каждый кризис кораллов и каждый кризис амmonoидей проявлялся глобально, синхронно и независимо от того, преобладали ли в это время морские трансгрессии или регрессии. Например, фаменский кризис кораллов и турнейский кризис амmonoидей произошли во время обширных трансгрессий, а позднермский (татарский) кризис амmonoидей и раннетриасовый кризис кораллов — во время регрессии и т. д.

Космические катастрофы, вызванные столкновениями Земли с другими крупными небесными телами и т. п. (если такие явления на самом деле и были), не были причинами кризисов, потому что они начались постепенно и в разных группах точно не совпадали во времени. Например, в фаменский кризис кораллов процветали амmonoидеи, а перед этим кризисом в течение 15—20 млн. лет (конец живета — начало фамена) исчезновение родов и семейств кораллов резко преобладало над их возникновением. обстоятельный критический разбор этой гипотезы приведен Л. П. Татариновым [18].

Одной из наиболее вероятных причин неравномерности эволюции животных и растений является космическая радиация. Кораллы и амmonoидеи были стенобионтными организмами. Они могли реагировать и на изменения космической радиации. Это тем более вероятно потому, что у стенобионтных организмов эволюция шла значительно неравномернее, нежели у эврибионтных (рис. 1). Например, среди кораллов в раннем силуре возникло приблизительно 150 родов, в позднем силуре — 80, раннем девоне — 200, среднем девоне — 100, позднем девоне — 20, раннем карбоне — 210, среднем карбоне — 70, среднем триасе — 22, позднем триасе — 60, ранней юре — 10(?), средней юре — 180 и т. д. Все кризисы кораллов и амmonoидей строго приурочены к определенным геохронологическим уровням, к ним же приурочены и другие крупнейшие биособытия. Эти уровни разделяют естественные этапы развития органического мира. Этапность развития животных и растений может быть объяснена вращением Солнечной системы вокруг центра галактики. Земля в течение галактического года попадала в разные пространства галактики с неоднородной космической радиацией, которая различно действовала на развитие животных и растений, причем наиболее эффективно на чувствительные к абиотическим изменениям стенобионтные организмы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Василюк Н. П., Качанов Е. И., Пыжьянов И. В.* Палеобиогеографический очерк каменноугольных и пермских целентерат // Закономерности распространения палеозойских кораллов СССР. Тр. II Всесоюз. симпоз. по изучению ископ. кораллов СССР. Вып. 3. М.: Наука, 1970. С. 45—60.

2. Горский И. И. Кораллы среднего карбона западного склона Урала. М.: Наука, 1978. 223 с.
3. Дегтярев Д. Д. Распределение кораллов в разрезе каменноугольных отложений Урала // Каменноугольные отложения восточного склона Южного Урала. Тр. Ин-та геол. и геохимии УНЦ АН СССР. Вып. 82. Свердловск, 1973. С. 206–230.
4. Дубатолов В. Н. Зоогеография девонских морей Евразии // Тр. Ин-та геол. и геол-физ. СО АН СССР. 1972. Вып. 157. 128 с.
5. Дубатолов В. Н., Спасский Н. Я. Стратиграфический и географический обзор девонских кораллов СССР. М.: Наука, 1964. 140 с.
6. Ивановский А. Б. Ругозы. М.: Наука, 1975. 124 с.
7. Ивановский А. Б. Этапность и стадийность в эволюции ругоз // Палеонтол. журн. 1977. № 1. С. 3–7.
8. Ивановский А. Б., Шурыгина М. В. Ревизия ругоз Урала. Новосибирск: Наука, 1975. 44 с.
9. Ивановский А. Б., Шурыгина М. В. Ревизия девонских ругоз Урала // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 186. М.: Наука, 1980. 64 с.
10. Лаврусевич А. И., Пыжьянов И. В. Родовые ассоциации ругоз Тянь-Шаня, Памира и Афганистана // Палеонтол. журн. 1984. № 1. С. 3–11.
11. Лелешус В. Л., Пермяков В. В. Об одной закономерности эволюции кораллов // Палеонтол. журн. 1981. № 3. С. 3–14.
12. Невесская Л. А. (отв. редактор). Состояние изученности групп органического мира: Двустворчатые моллюски. Ч. I, II. М.: Московская типография № 9 Союзполиграфпрома, 1975. 748 с.
13. Пермяков В. В. Геологические циклы и развитие кораллов в мезозое и кайнозое // Ископаемая фауна и флора Украины. Материалы 3 сессии Украинского палеонтол. о-ва. Киев: Наук. думка, 1983. С. 108–113.
14. Руженцев В. Е. Принципы систематики, системы и филогения палеозойских амmonoидей // Тр. Палеонтол. ин-та. М.: Изд-во АН СССР. 1960. Т. 83. 331 с.
15. Соколов Б. С. Биостратиграфический и биогеографический обзор табулятоморфных кораллов палеозоя СССР // Геол. и геофиз. 1962, № 10. С. 53–67.
16. Соколов Б. С. Подкласс Tabulata. Подкласс Heliolitoidea // Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М.: Изд-во АН СССР. 1962. С. 192–285.
17. Спасский Н. Я. Девонские ругозы СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. 344 с.
18. Татаринов Л. П. Очерки по теории эволюции. М.: Наука, 1987. 252 с.
19. Hill D., Part F. Coelenterata Supplement 1. Rugosa and Tabulata // Treatise on Invertebrate Paleontology. Geol. Soc. Univ. Kansas. Kansas. 1981. V. 1. 2. 762 p.
20. Simpson G. G. The Major Features of Evolution. Columbia Univ. Press. N. Y.; L.: Fifth printing, 1969. 434 p.

Институт геологии АН ТаджССР
Душанбе

Поступила в редакцию
6.V.1988

УДК 564.53.01

© 1990 г.

БЕЗНОСОВ Н. В., КУТУЗОВА В. В.

СИСТЕМАТИКА СРЕДНЕЮРСКИХ ГЕТЕРОМОРФНЫХ АММОНИТОВ

Рассмотрены стратиграфическое распространение, филогенетические соотношения и система среднеюрских гетероморфных аммонитов и их связи с мономорфными аммонитами. Выделены род *Sulcohamitoides* gen. nov. и вид *Garantiana asarjani* sp. nov.

Среднеюрские гетероморфные аммониты в подавляющем большинстве представлены раковинами с рано развивающейся в одной плоскости спиралью, вплоть до образования в наружной части фрагмокона и на жилой камере прямой трубки. Для них также характерны редукция в онтогенезе лопастей U и I, выраженная в той или иной степени, и слабое расчленение лопастей и седел.

В литературе приводятся следующие родовые названия юрских гетероморф:

Arcuceras Potonié, 1929, для которого предложено семейство *Arcucera-tidae* Arkell, 1950. Род основан для одного вида *A. martae* Potonié из плинсбах-баха Германии, единственный экземпляр которого утерян. Повторные поиски в типовом местонахождении до настоящего времени оказались безрезультатными. Поэтому высказываются мнения либо об ошибочной датировке, либо о том, что вид и род основаны не на гетероморфном аммоните, а на стебле морской лилии.

Apsorroceras Hyatt, 1990 распространен в нижней половине зоны *subfurcatum* верхнего байоса и обычно объединяется со *Spiroceras* Quenstedt, 1858, от которого отличается менее редуцированными лопастями U и I, более тонкой скульптурой.

Spiroceras Quenstedt, 1858 распространен в верхней половине зоны *subfurcatum*, наиболее обычный и часто описываемый род среднеюрских гетероморф.

Sulcohamites Wetzel, 1937 основан на единственном обломке фрагмокона из нижнего бата Германии.

Parapatoceras Spath, 1924 объединяет гомеоморфные со *Spiroceras* виды, распространенные во времени в интервале от позднего бата до среднего келловей включительно. Голотии типового вида описан из келловей. *Metapatoceras* Schindewolf, 1964 предложен для среднекелловейских форм, сходных с *Parapatoceras* и отличающихся от него меньшей расчлененностью лопастной линии.

Acuariceras Spath, 1933 (нижний келловей, зона *macrocephalus* — средний келловей, зона *jason*) и *Paracuariceras* Schindewolf, 1963 (средний келловей, зона *jason*) отличаются от синхронных *Parapatoceras* и *Metapatoceras* очень слабо расчлененными лопастями и слабой ребристостью или ее отсутствием.

Роды, предложенные С. Бакменом: *Rabdoites* Buckman, 1923 и *Plagi-amites* Buckman, 1925 из зоны *subfurcatum*, так же, как и *Patoceras* Meek, 1876, рассматриваются как синонимы *Spiroceras*. *Criocoonites* Buckman, 1925 включаются в синонимику *Parapatoceras*.

Указания на присутствие гетероморфных аммонитов в тоаре, аалене и верхнем оксфорде не подтвердились [10], т. е. юрские гетероморфные аммониты во времени распространены дискретно, не образуя непрерывных последовательностей таксонов.

Группировки перечисленных родов в семейства и их соотношения с аммонитами с нормально свернутой раковинной являются предметом дискуссии. В. Аркелл [5, 6] принимает надсемейство Spirocerataceae с семействами Arcuceratidae Arkell, 1950 и Spiroceratidae Hyatt, 1900 (роды Apsoroceras, Spiroceras, Parapatoceras). Род Sulcohamites включен им с вопросом в состав Morphoceratidae Hyatt, 1900. Spirocerataceae (как и все остальные гетероморфные аммониты мела) Аркелл включает в Lytoceratida.

О. Шиндевольф [19—21] принимает семейство Spiroceratidae (Apsoroceras, Spiroceras, Sulcohamites, Parapatoceras, Metapatoceras) и происходящее от него семейство Acuariceratidae Schindewolf, 1961 (Acuariceras, Paracuariceras). Spiroceratidae им выводятся от нормально свернутых Parkinsoniidae Buckman, 1920, рода Strenoceras Hyatt, 1900.

Д. Донован, Дж. Калломон и М. Ховарт [10] в составе надсемейства Spirocerataceae сохраняют одно семейство Spiroceratidae, подразделенное на два подсемейства: Spiroceratinae (род Spiroceras) и Parapatoceratinae Buckman, 1926 (Parapatoceras, Paracuariceras, Acuariceras и предположительно Epistrenoceras Bentz, 1928 и Sulcohamites).

Ф. Роман [17] включил роды Apsoroceras, Spiroceras и Parapatoceras (вместе с Garantiana и Strenoceras) в состав Kosmoceratidae Douvillé, 1890. Аналогичная точка зрения принята в «Основах палеонтологии» [3]. А. Хайэтт [12] и Л. Спэт [22] связывали Spiroceratidae с Reineckiiidae Hyatt, 1900 и с Kosmoceratidae.

К. Стурани [23] выдвинул гипотезу о том, что род Spiroceras, обладающий устьем с простыми краями и соответственно объединяющий макроконхи, составляет диморфную пару с родом Strenoceras, все известные представители которого являются микроконхами. Эта гипотеза была поддержана нами [2]. Однако в работе [24] Стурани отказался от предложенной им гипотезы, приняв ранее выдвинутую точку зрения о том, что Strenoceras составляет диморфную пару с Garantiana Mascke, 1907 [9]. Эта точка зрения также поддержана Ч. Парсонсом [14], Донованом, Калломоном и Ховартом [10].

На близость Spiroceras и Strenoceras указывали многие исследователи [20—22]. Это сходство проявляется в скульптуре, состоящей преимущественно из простых, редко двуветвистых ребер, пары боковых и пары вентральных рядов сравнительно крупных шилов (табл. I, фиг. 4, 5) (см. вклейку) в развитии лопастной линии на ранних стадиях онтогенеза и в общем рисунке ее элементов на поздних (не считая редукции U и I у Spiroceras). Основные различия, кроме разворачивания раковины у Spiroceras, заключаются в строении устья: у Spiroceras — с прямыми боковыми краями, у Strenoceras — с боковыми ушками, т. е. в признаке, оцениваемом ныне как признак полового диморфизма. Strenoceras и Spiroceras существуют синхронно и обычно в местонахождениях захороняются совместно.

Однако, прежде чем решать вопрос о соотношениях Spiroceras и Strenoceras, необходимо определить положение последнего в системе юрских аммонитов. Род Strenoceras Hyatt, 1900, нередко ошибочно рассматриваемый как криптогенный, тесно связан отношениями потомок — предок с родом Pseudogarantiana Bentz, 1928. Морфологическое сходство между этими двумя родами настолько велико, что некоторые Pseudogarantiana описывались как Strenoceras [8, табл. 11, фиг. 1; 11, табл. 7, фиг. 6; 18, табл. 6, фиг. 1—6, 12—17]. Pseudogarantiana, в свою очередь, тесно морфологически связана с микроконхами Caumontisphinctes (Infraparkinsonia) Buckman, которые происходят от Praebigotites Wetzel. Praebigotites — Infraparkinsonia — Pseudogarantiana — Strenoceras во время subfurcatum образуют быстро эволюционирующий ряд, для которого характерно постепенное увеличение размеров раковин и прогрессирующее развитие вентральных и боковых шилов, погрубение и разреживание ребристости (табл. I, фиг. 1—4). Поскольку Caumontisphinctes является предковой формой паркинсонид [2], связь с последними рода Strenoceras не вызывает сомнений.

В состав Parkinsoniidae также включаются Orthogarantiana Bentz, 1928, Garantiana Mascke, 1907 и Hlawiceras Buckman, 1921. Эти три рода объединяют макроконхи с простым устьевым краем и сильно ветвящимися

(всегда более чем на две ветви) ребрами, несущими в точке ветвления бу-горок (табл. I, фиг. 6, 7). Различия между этими родами проявляются на внешних оборотах фрагмокона и на жилой камере. *Orthogarantiana* распространена в зоне *subfurcatum*, *Garantiana* — в верхах зоны *subfurcatum* и в зоне *garantiana*, *Hlawiceras* — в зоне *garantiana*.

К. Стурани [24] установил для макроконхов *Orthogarantiana* диморфную пару — микроконх *Torrensia Sturani*, 1971. Одновременно он показал сходство *Orthogarantiana* со степанocerатидами, настолько сильное, что этот род может, по его мнению, с равным основанием включаться как в *Stephanoceratidae Neumayr*, 1875, так и в *Parkinsoniidae Buckman*, 1920. Однако он по традиции сохранил *Orthogarantiana* в последнем семействе. Дж. Павиа [15] сделал следующий логический шаг — включил *Orthogarantiana* и подсемейство *Garantianinae Wetzel*, 1937 в состав семейства *Stephanoceratidae Neumayr*, 1875.

Таким образом, *Strenoceras* не могут быть микроконхами *Garantiana* ни по времени своего существования (*Strenoceras* ограничен временем *subfurcatum*, *Garantiana* — концами времени *subfurcatum* и временем *garantiana*), ни по систематическому положению (*Strenoceras* однозначно выводится от ранних *Parkinsoniidae*, *Garantiana* принадлежит *Stephanoceratidae*), не говоря уже о морфологических различиях раковин *Strenoceras* и *Garantiana*. Единственно возможными парами для микроконхов *Pseudogarantiana* и *Strenoceras* по времени существования и строению раковин остаются *Apsoroceras* и *Spiroceras*.

В пользу такого объединения говорит и морфофункциональный анализ раковин. Развитие острых шипов у *Pseudogarantiana* и *Strenoceras* можно предположительно рассматривать как адаптацию к планктонному образу жизни. Разворачивание раковины рассматривалось как аналогичная адаптация [16, 21].

Приняв объединение микроконхов *Pseudogarantiana* и *Strenoceras* и макроконхов *Apsoroceras* и *Spiroceras* в качестве диморфных пар, необходимо объединить их и таксономически в составе одного семейства. Несмотря на тесную связь *Pseudogarantiana* и *Strenoceras* с *Parkinsoniidae*, эти два микроконховых рода вместе с гетероморфными макроконхами образуют самостоятельную ветвь, которую целесообразно сохранить в системе как семейство *Spiroceratidae*.

Для определения полного объема семейства *Spiroceratidae* необходимо рассмотреть соотношения указанных четырех родов с нормально свернутыми *Parastrenoceras*, *Epistrenoceras* и батскими и келловейскими гетероморфными «*Spirocerataceae*».

Род *Parastrenoceras Ochoterena*, 1963 первоначально датировался поздним байосом. Стурани [24] показал, что основная масса его представителей, как мексиканских, так и европейских, принадлежит зоне *humphriesianum* нижнего байоса. Он также связал этот род с родом *Vajocia Brasil*, 1895 и, следуя Аркеллу, отнес оба рода к *Sonniniidae Buckman*, 1892. Хотя систематическое положение этих родов — *Vajocia* и *Parastrenoceras* остается неясным, они не могут быть предковыми для *Pseudogarantiana* и *Strenoceras*, связь которых с *Parkinsoniidae* очевидна, и не могут быть их потомками по своему стратиграфическому распространению. По этой же причине *Parastrenoceras* не может рассматриваться как предковый род для всех юрских гетероморф, как полагал И. Видманн. Описанный Л. Кристином [13] и К. О. Ростовцевым [4] под именем *Parastrenoceras schlagerei* аммонит из зоны *parkinsoni* Австрии и Нахичеванской АССР не принадлежит этому роду и скорее всего представляет собой aberrантную форму, близкую к *Zigzagiceras Buckman*, 1902.

Epistrenoceras Bentz, 1928, как его принимал автор рода, включал две разновозрастные и филогенетически не связанные группы форм. Первая из них объединяет позднебайосских *Strenoceras*, у которых вследствие слияния оснований боковых шипов образуется боковой шеврон: *S. praecon-trarium* (Douville), *S. bigoti* (Brasil), *S. semicostatum Bentz*, *S. apleurum Buckman*. Этот признак развит и на части раковины лектотипа типового вида рода *Strenoceras*, изображенного Аркеллом [6, фиг. 381]. Другая

группа включает *Epistrenoceras contrarium* (d'Orbigny) и *E. histricoides* (Rollier) из верхнего бата — нижнего келловоя, у которых боковые бугорки отсутствуют, а шеврон образуется в результате острого излома ребер и их вздутия посредине боков. Поскольку к этой группе принадлежит типовой вид рода *Epistrenoceras*, то за ней следует сохранить данное название. Между *Strenoceras* и *Epistrenoceras* лежит большой временной разрыв, исключающий прямую связь между ними. Учитывая это, а также отсутствие каких-либо оригинальных признаков, связывающих эти два рода, *Epistrenoceras* не следует объединять со *Strenoceras* в одном семействе. Систематическое положение *Epistrenoceras* остается неясным.

Промежуточное стратиграфическое положение между *Strenoceras* и *Epistrenoceras* занимает *Sulcohamitoides gen. nov.* из верхов нижнего — низов среднего бата Большого Балхана. Этот род гомеоморфен роду *Strenoceras*, но отделен от него интервалом времен *garantiana* и *parkinsoni* позднего байоса и большей части раннего бата. Из этого же стратиграфического уровня известен также по единственному экземпляру гетероморфный *Sulcohamites*. Несмотря на плохую сохранность и малую представительность материала, оба рода можно рассматривать как диморфную пару, подобную *Spiroceras* — *Strenoceras*, благодаря сходству скульптуры их раковин. В. Ветцель [25] отнес *Sulcohamites* к *Morphoceratidae*, исходя из его стратиграфического положения и общих признаков раковины. Вероятно, это наиболее правильное решение для обоих родов, хронологическая и морфологическая связь которых с *Morphoceratidae* (род *Ebrayiceras* Buckman, 1920) более обоснована, чем со *Spiroceras* и *Strenoceras*.

Позднебасские — средnekелловейские гетероморфные аммониты образуют две резко различные по особенностям строения лопастной линии [20, 21] и скульптуре группы. Первая из них включает *Parapatoceras* и *Metapatoceras* с мелкими раковинами, покрытыми ребрами с вентральными бугорками, и полностью редуцированной внутренней боковой лопастью. Вторая группа объединяет слабо скульптурированные *Acuariceras* и *Paracuaceras*, у которых внутренняя боковая лопасть может полностью редуцироваться на ранних стадиях онтогенеза с последующим образованием ее аналога в седле U^1/D . За этими двумя группами целесообразно сохранить ранг подсемейств *Parapatoceratinae* и *Acuariceratinae* в семействе *Parapatoceratidae*.

Связи *Parapatoceratidae* с другими группами аммонитов остаются неясными. Их вряд ли возможно рассматривать как половые диморфы, так как в позднем бате — среднем келловее нет ни одной одновременной *Parapatoceratidae* группы аммонитов с нормальной свернутой раковиной, которая могла бы претендовать на роль их диморфного партнера. Спэт [22] и Роман [17] сближали *Parapatoceratidae* с *Kosmoceratidae*. Основания для такого сближения имеются, так как у некоторых представителей последних наблюдается развивание раковин по умбиликальному краю, развитие шипов и вентральной борозды. Однако среди *Kosmoceratidae* известны микро- и макроконхи, и появляются они позднее, чем *Parapatoceratidae*. Кроме того, следует обратить внимание на то, что большинство *Parapatoceratidae* обладали очень мелкими раковинами.

Из изложенного следует, что юрские гетероморфные аммониты не образуют единой филогенетической группы, а, подобно меловым гетероморфам, неоднократно возникали как индаптивные ветви различных семейств подотряда *Perisphinctina* (рисунок).

СЕМЕЙСТВО MORPHOCERATIDAE HYATT, 1900

Род *Sulcohamitoides* Besnosov, gen. nov.

Типовой вид — *S. karaimanensis* sp. nov.

Д и а г н о з. Раковины мелкие, полуинволютные, с оборотами, охватывающими предшествующие на $1/2$ их высоты. Сечение оборотов шестигульное, сжатое с боков. Бока плоские, перегибаются посредине, сближаются к вдавленной вентральной стороне и к пупку. Скульптура состоит из радиальных ребер, пары вентральных и пары боковых рядов острых бугорков

Ярус	Зона	Гетероморфные аммониты и их диморфы с нормально свернутой раковиной				Предковая группа
келловей-ский	athleta	Parapatoceratidae				не известна
	coronatum	Parapatoceratinae		Acuariceratinae		
	jason	Parapato- ceras	Metapatoceras	Acuari- ceras	Paracuarceras	
	calloviense					
	macrocephalus					
батский	discus					
	retrocostatum					
	subcontractus	Morphoceratidae				
	progracilis	макроконхи? Sulcohamites		МИКРОКОНХИ? Sulcohamitoides		
	zigzag					
байосский	parkinsoni					
	garantiana	Spiroceratidae				
	subfurcatum	макроконхи Spiroceras Apsorroceras		МИКРОКОНХИ Strenoceras Pseudogarantiana		Caumontisphinctes
	humphriesianum					

Рис. 1. Положение в системе и стратиграфическое распространение среднеюрских гетероморфных аммонитов

(шипов). Ребра на фрагмоконе острые, преимущественно двуветвистые, расщепляются посередине боков. На жилой камере преобладают одиночные ребра. Боковые бугорки расположены в точке ветвления ребер, вентральные — на концах ребер, по краям глубокой вентральной борозды.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Sulcohamites* отличается плоскоспиральной полнотью свернутой раковины; от гомеоморфного *Strenoceras* — преобладанием двуветвистых ребер и крупными боковыми бугорками, ослаблением ребристости в передней части жилой камеры; от *Eristroceras* — отсутствием бокового шеврона и развитием боковых бугорков.

***Sulcohamitoides karaimanensis* Besnosov, sp. nov.**

Табл. I, фиг. 8 (см. вклейку)

Название вида от колодцев Караимаи.

Голотип — ВНИГНИ, № 115/7481, лимонитизированное деформированное ядро фрагмокона и части жилой камеры; Большой Балхан, колодцы Караимаи; пограничные слои нижнего и среднего бата, нижняя часть сеутлинской свиты.

.. **Описание.** См. описание рода.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО STERHANOCERATIDAE NEUMAYR, 1875
ПОДСЕМЕЙСТВО GARANTIANINAE WETZEL, 1937

Род *Garantiana* Mascke, 1907

***Garantiana asarjani* Besnosov, sp. nov.**

Табл. I, фиг. 7

Garantiana (*Orthogarantiana*) *bifurcata*: Азарян, 1982, с. 128, табл. 28, фиг. 6, 7, табл. 34, фиг. 8; Benz. 1928, с. 186, табл. 17, фиг. 2.

Название вида. В память палеонтолога Н. Р. Азаряна.

Голотип — ВНИГНИ, № 115/2447; Дагестан, сел. Ирганай; верхний байос, зона *Subfurcatum*, основание цудахарской свиты.

Форма. Раковины мелкие, до 50 мм, с медленно нарастающими оборотами, охватывающими предшествующие на $\frac{1}{3}$ их высоты. Сечение прямоугольно-овальное, сжатое с боков. Бока слабовыпуклые, с изгибом сближаются к узкой, вдавленной вентральной стороне, несущей широкую борозду. Жилая камера занимает полный оборот.

Размеры, мм и отношения:

Экз. № Голотип	Д	В	Ш	Лу	В/Д	Ш/Д	Лу/Д
115/2447	35	13,5	13,5	13	0,39	0,39	0,37
115/2451	30	11	11	11	0,37	0,37	0,37
115/3931	43	15,5	13	16	0,36	0,30	0,37
115/3932	46	18	14	15,5	0,39	0,30	0,34

Скульптура. Ребристость острая, варьирует по густоте, в целом разрежается в передней части жилой камеры. Ребра радиальные или слабо наклонены вперед, чуть далее середины боков делятся на два. На жилой камере связь одной из ветвей с осью ребра слабеет и теряется, появляются дополнительные вставные ребра. В точке ветвления ребра несут бугорки, более мелкие бугорки развиты на ребрах по краям вентральной борозды. На $\frac{1}{2}$ оборота приходится 15—17 боковых ребер, коэффициент ветвления 1,8—2,1.

Сравнение. От *G. garantiana* (d'Orbigny) отличается мелкими размерами, медленнее нарастающими в высоту и толщину оборотами, меньшим коэффициентом ветвления ребер и слабым их наклоном вперед.

Замечания. Вид близок к формам, описываемым под названием *Garantiana bifurcata* (Zieten) (см. синонимы, а также [11, табл. 2, фиг. 6, табл. 3, фиг. 3—5]. А. Бенц [7, табл. 17, фиг. 2] изобразил экзем-

пляр из коллекции Мюнстера, которая послужила основой для вида *Ammonites bifurcatus* Zieten, 1830. Этот экземпляр, который следует рассматривать в качестве лектотипа *Orthogarantiana* (*Orthogarantiana*) *bifurcata* (Zieten), отличается от описываемого вида толстыми оборотами и отсутствием наклона ребер вперед на вентральной стороне, т. е. признаками, отличающими род *Orthogarantiana* от рода *Garantiana*.

Распространение. Верхний байос, зона *subfurcatum*; Кавказ.

Материкал. Северный Кавказ, р. Кубань, станция Красногорская, низы верхней джангурской подесвиты — 2 экз.; Дагестан, сел. Ирганай, основание пухахарской свиты — 6 экз.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Азарян Н. Р. Юрские аммониты Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1982. 191 с.
2. Безносоев Н. В., Кугузова В. В. Систематика паркинсонид (*Ammonitida*) // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 41–52.
3. Крымгольц Г. Я., Камышева-Елпатьевская В. Г., Кахадзе И. Р. Надсемейство *Cosmocerataceae* // Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. II. М.: Госгеолтехиздат, 1958. С. 79–81.
4. Ростовцев К. О. Аммоноидеи // Юрские отложения южной части Закавказья. Л.: Наука, 1985. С. 117–179.
5. Arkell W. J. A classification of the Jurassic Ammonoites // J. Paleontol. 1950. V. 24. P. 354–364.
6. Arkell W. J., Kummel B., Wright C. W. Mesozoic Ammonoidea // Treatise on Invertebrate Paleontology Pt L. Mollusca 4. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1957. 465 p.
7. Bentz A. Ueber Stenoceraten und Garantianen, insbesondere aus dem Mittlerer Dogger von Bielefeld // Jahrb. Preuss. geol. Landesanst. 1928. B. 49. S. 138–206.
8. Bircher W. Studien im oberen Bajocien der Ostschweiz Glarner Alpen und St. Galleralpen. // Mitteil. Geol. Inst. Eigen techn. Hochschule und Univ. Zürich. 1935. Ser. C. № 2. 179 p.
9. Callomon J. H. Sexual dimorphism in Jurassic ammonites // Trans. Leicester liter. and philos. Soc. 1963. V. 57. P. 21–56.
10. Donovan D. T., Callomon J. H., Howart M. K. Classification of the Jurassic Ammonitina // Eds House M. R., Senior J. R. The Ammonoidea Syst. Assoc. Spec. Vol. L.; N. Y., 1980. № 18. P. 101–155.
11. Douvillé R. Etudes sur les *Cosmoceratidés* des collections de l'École Nationale Supérieure des Mines et de quelques autres collections privées // Mém. explic. Carte geol. detaille France. P., 1915. 75 p.
12. Hyatt A. Cephalopoda // Zittel-Eastman Textbook of Paleontology. 1-st ed. L.: Macmillan, 1900. P. 502–604.
13. Krystyn L. Die Oberbajocium und Bathonium Ammoniten der Klaus – Schichten de Steinbruches Neumühle bei Wien (Osterreich) Ann. Naturhistor. Museum Wien, 1972. B. 76. S. 195–310.
14. Parsons C. F. A stratigraphic revision of the Humphriesianum and Subfurcatum zone rocks (Bajocian stage, Middle Jurassic) of southern England // Newsl. Stratigr 1976. V. 5. № 2–3. P. 114–142.
15. Pavia G. New data on *Orthogarantiana* (*Torrensia*) *Sturani*, 1971 (*Ammonitina*, *Stephanocerataceae*) in the European Upper Bajocian // Boll. Museo Regionale Sci. Natur. Torino. 1983. V. 3. № 2. P. 201–214.
16. Potonie R. Die ammonitischen Nebenformen des Dogger (*Apsorroceras*, *Spiroceras*, *Parapatoceras*) // Jahrb. Preuss. geol. Landesanst. 1929. B. 50. S. 216–261.
17. Roman F. Les ammonites jurassiques et crétaées. Essai de genera. P.: Masson et Cie, 1938. 554 p.
18. Roman F., Pétouraud Ch. Etude sur le faune du Bajocien supérieur du Mont d'Or lyonnais. 1. Cephalopodes // Trav. Lab. géol. Fac. Sci. Lyon. 1927. Fasc. 11. Mem. 9. 55 p.
19. Schindewolf O. H. Studien zur Stammgeschichte der Ammoniten. Lief. 1. *Spirocera-taceae* // Abhandl. math-naturwiss. Klasse Acad. Wiss. und Liter. Jahrgang. 1960. № 10. S. 92–97.
20. Schindewolf O. H. *Acuariceras* und andere heteromorphen Ammoniten aus oberen Dogger // Neues Jahrb. Geol. und Paleontol. Abhandl. 1963. B. 116. № 2. S. 119–148.
21. Schindewolf O. H. Studien zur Stammgeschichte der Ammoniten. Lief. 4. *Spirocera-tidae*. *Acuariceratidae* // Abhandl. math.-naturwiss. Klasse Acad. Wiss. und Liter. Jahrgang. 1965. № 3. S. 224–228.
22. Spath L. F. On the Blake collection of ammonites from Kachh, India // Paleontol. indica. 1924. New ser. V. 9. Mem. 1. 29 p.
23. Sturani C. Ammonites and Stratigraphy of the Bathnian in the Digne-Barreme area (Soth-Easren France, Dep. Bases Alpes) // Boll. Soc. geol. ital. 1967. № 86. P. 445–467.
24. Sturani C. Ammonites and stratigraphy of the «*Posidonia alpina*», beds of the Venetian Alps (Middle Jurassic, mainly Bajocian) // Mem. Ist. geol e Mineral. Univ. Padova, 1971. № 28. 190 p.

Объяснение к таблице I

Во всех случаях размеры натуральные

Фиг. 1. *Praebigotites (Otiosphinctes) sp.*; экз. № 115/2472; Дагестан, сел. Ирганай; верхний байос, зона *subfurcatum*.

Фиг. 2. *Saumontisphinctes (Infraparkinsonia) debilis (Wetzel, 1937)*; экз. № 115/1380; Дагестан, сел. Ирганай; верхний байос, зона *subfurcatum*.

Фиг. 3. *Pseudogarantiana dichotoma Bentz, 1928*; экз. № 115/2; Дагестан, сел. Ирганай; верхний байос, зона *subfurcatum*.

Фиг. 4. *Strenoceras subfurcatum (Zieten, 1830)*; экз. № 115/3766; Большой Балхан, колодцы Шорли; верхний байос, зона *subfurcatum*.

Фиг. 5. *Spiroceras annulatum (Deshayes, 1831)*; экз. № 115/1417; Северный Кавказ, р. Кубань, гора Джангура; верхний байос, зона *subfurcatum*.

Фиг. 6. *Orthogarantiana (orthogarantiana) baculata (Quenstedt, 1858)*; экз. № 115/1431; Северный Кавказ, р. Кубань, гора Джангура; верхний байос, зона *subfurcatum*.

Фиг. 7. *Garantiana asarjani Besnosov, sp. nov.*; голотип № 115/2447; Дагестан, сел. Ирганай; верхний байос, зона *subfurcatum*.

Фиг. 8. *Sulcohamitoides karaimanensis Besnosov, sp. nov.*; голотип № 115/7481; Большой Балхан, колодцы Караиман; верхи нижнего – низы верхнего бата.

УДК 564.833:551.734.3

© 1990 г.

РЫБКИНА Н. Л., СМЕРНОВ А. Н.

НОВЫЕ СРЕДНЕДЕВОНСКИЕ СПИРИФЕРИДЫ ЮЖНОГО ТЯНЬ-ШАНЯ

Описываются новые вид и подвид спириферид — *Kimatothyris sanzarenensis* и *Warrenella praekirki aristanensis*, принадлежащие родам, впервые установленным на территории Средней Азии.

В настоящей статье описываются новые представители спириферид — *Kimatothyris sanzarenensis*, sp. nov. и *Warrenella praekirki aristanensis*, subsp. nov. Представители первого вида найдены в Малыгузарских горах (рис. 1, а), на правом берегу р. Санзар, в двух местонахождениях: в 1 км западнее кишлака Каттакарашакшак и в 2 км выше по течению от того же кишлака. Происходят они из так называемых супшинских слоев, представленных серыми и темно-серыми битуминозными тонкослоистыми известняками с тонкими примазками бурого алевrolита по плоскостям наложения. Их видимая мощность составляет более 250 м. Наличие в этих слоях многочисленных остатков *Reticulariopsis deiremsi* (Oechlert) и *Rhynchospirifer altus* M. et Breivel, а также залегание их под отложениями с обильными представителями таких ранселландиин, как *Bornhardtina*, *Chascothyris* и *Denckmanella*, позволяют определить возраст слоев как эйфельский [5].

Подвид *Warrenella praekirki aristanensis* обнаружен в горах Аристантау (Центральные Кызылкумы) (рис. 1) на двух стратиграфических уровнях — в верхней части изасской свиты, возраст которой определяется как эйфельский [3–5], и в основании аякудукской свиты, относящейся к живетскому ярусу [4, 5]. В первом случае остатки нового вида происходят из черных тонкослоистых известняков, ассоциируя здесь с такими видами брахиопод, как *Spinulicosta spinulicosta* (Hall), *Kransia parallelepipedata* (Bronn), *Vagrana* (*Mimatrupa*) *flabellata* (Roem), *Plectospira ferita* (Buch), *Chascothyris tshernyshewi* Holzapfel, *Bornhardtina uncitoides* Schulz и др., а также конодонтами

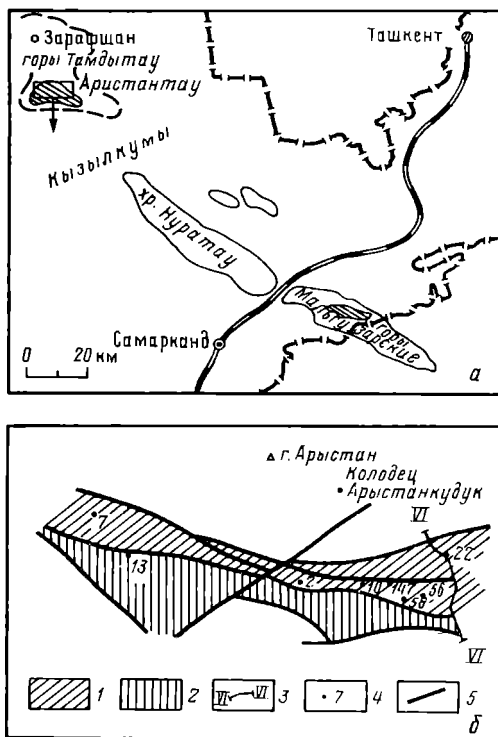


Рис. 1. Схема расположения районов исследования (показаны крестной штриховкой) — (а) с фрагментом схематической геологической карты северного крыла центрально-аристантауской синклинали — (б). Обозначения: 1 — изасская свита, 2 — аякудукская свита, 3 — линия литолого-стратиграфического разреза, 5 — тектонические нарушения, 4 — номера обнажений

зоны *costatus costatus* и тентакулитами *Nowakia* ex gr. *holynensis* и *N.* ex gr. *otomaria* [3—5].

В отложениях аякудукской свиты раковины нового подвида фациально связаны с серыми массивными биогермными детритовыми известняками, содержащими помимо этого подвида такие типично живетские формы, как *Atrypa zonata* Schnur, *Uncites gryphus* (Schloth.), *Stringosephalus burtini* Defrance и др., а также конодонты *Polygnathus varcus* Stauffer [4, 5].

Описываемые новые спирифериды относятся к родам, впервые установленным на территории Средней Азии, что существенно дополняет сведения о составе и географическом распространении этих родов и вместе с тем повышает корреляционные возможности заключающих их ориктоценозов.

Материалом для статьи послужили коллекции, собранные А. Н. Смирновым в 1983—1984 гг. Оригиналы хранятся в Музее Главного координационно-геологического управления (ГКГУ) «Узбекгеология» под № 798.

НАДСЕМЕЙСТВО RETICULARIACEA WAAGEN, 1883

СЕМЕЙСТВО RETICULARIIDAE WAAGEN, 1883

ПОДСЕМЕЙСТВО RETICULARIINAE WAAGEN, 1883

Род *Kimatothyris* Struve, 1970

Kimatothyris sanzarensis Rybkina et Smirnov, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1—3 (см. вклейку)

Название вида от р. Санзар.

Голотип — музей ГКГУ «Узбекгеология», № 6/798, Северо-Нуратинская горная область, горы Мальгузар, р. Санзар; средний девон, эйфельский ярус, супинские слои.

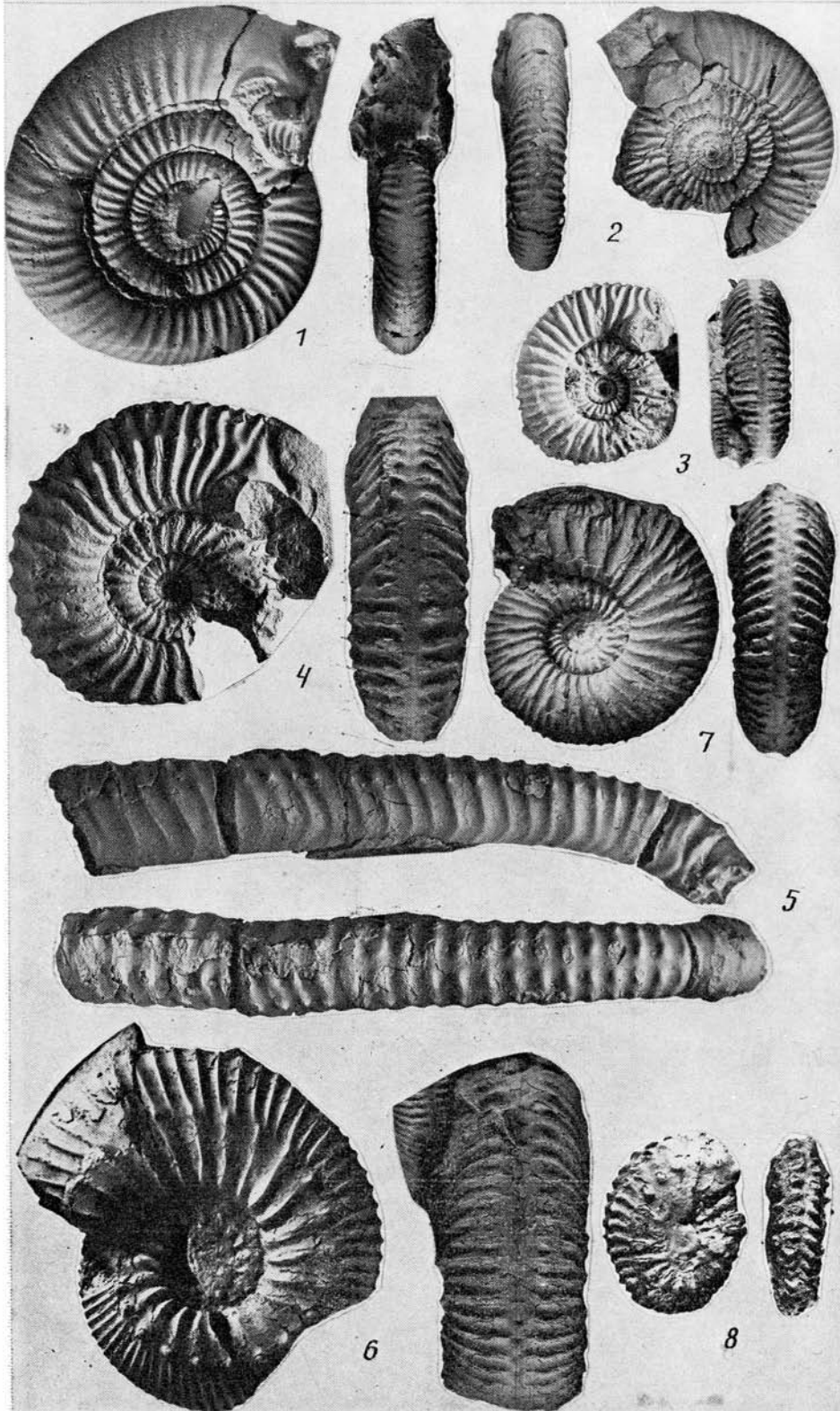
Описание. Раковина средних размеров (27—31 мм в ширину), поперечно-вытянутая или изометричная, округленно-ромбоидальных очертаний, равностворчатая или с более выпуклой спинной створкой. Замочный край немного короче максимальной ширины, которая расположена в задней половине раковины. Замочные углы округленные. Вентральный синус и дорсальное возвышение отчетливо выраженные, прослеживаются от макушек. Передний край изогнут дорсально, образуя дугообразный, U-образный или округленно-трапециевидный язычок различной высоты.

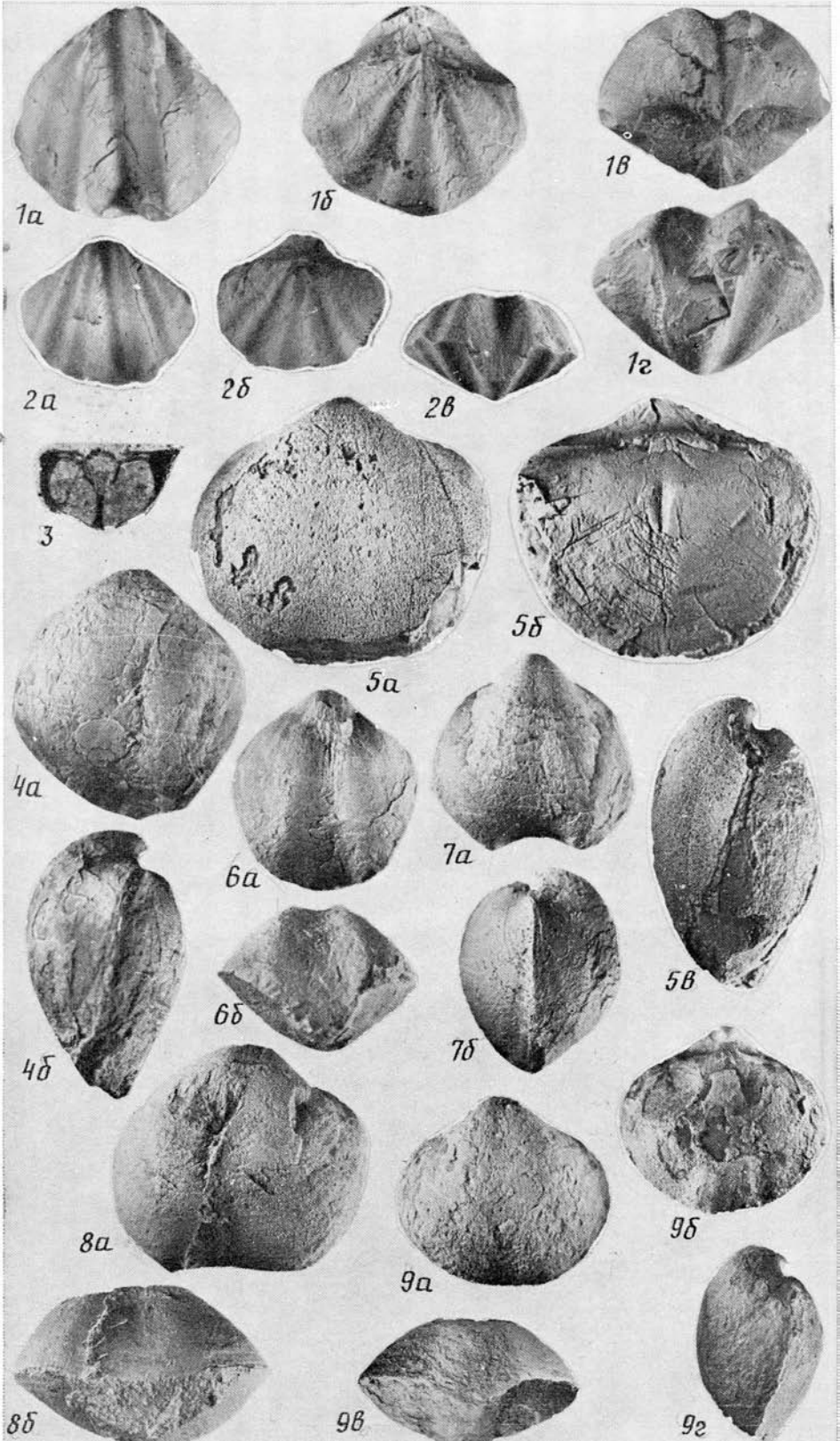
Брюшная створка умеренно вздутая, максимально приподнятая в задней половине раковины, со слабозагнутой макушкой. Макушечный угол составляет около 90° или несколько менее. Вентральная аррея высокая, ясно ограниченная, апсаклинная, слегка вогнутая, треугольных очертаний. Дельтирий широкий (основание составляет четвертую часть ширины аррей), его ширина прикрыта изнутри очень короткими субдельтидиальными пластинками. Синус глубокий, с вогнутым дном, ограничен крупными округленными складками. Боковые поверхности створки несут по одной слабо выраженной складке.

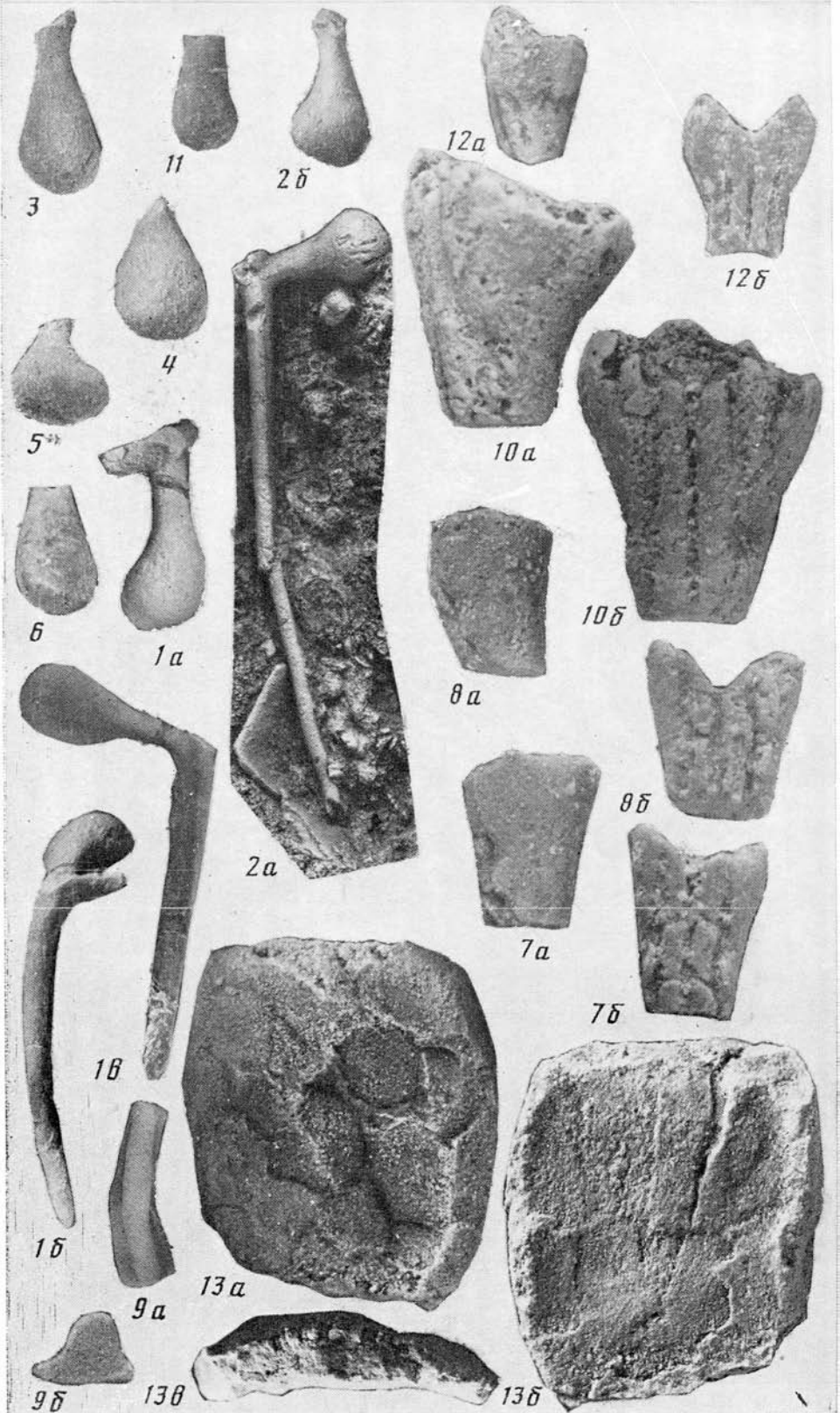
Спинная створка умеренно выпуклая, с низкой треугольной арреей и небольшой, слабозагнутой макушкой. Возвышение, прослеживающееся от макушки, высокое, с крутыми боковыми склонами, ограниченное слабыми, узкими, продольными бороздками, округленное или слабо уплощенное сверху. По обе стороны возвышения обычно развиты одна, реже две пологие складки. Складки на спинной створке обычно более отчетливо выраженные, чем на брюшной.

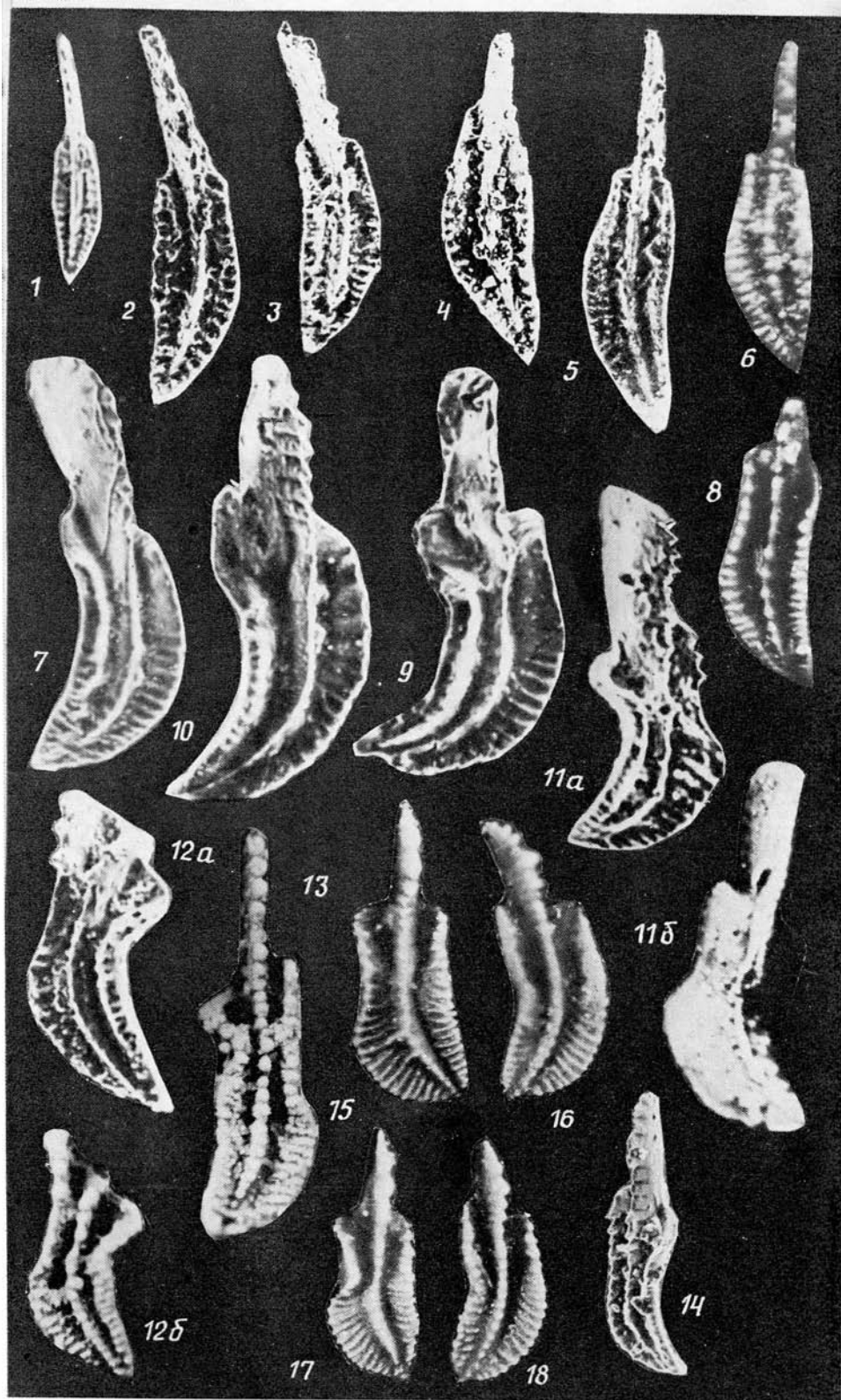
Поверхность раковины глубоскладчатая. Складки широкие, редкие, низкие, округлые, появляющиеся от макушек обеих створок. У многих форм при приближении к переднему краю складки выполаживаются. На боках раковины они, как правило, расположены около синуса или возвышения и отсутствуют вблизи замочных углов.

Микроскульптура представлена тонкими концентрическими пластинками нарастания (6—7 на 2 мм), по краям которых в один ряд расположены









радиально ориентированные шипики, разделенные неглубокими, равными по ширине промежутками.

Внутреннее строение (рис. 2, а, б; табл. II, фиг. 3). Внутри брюшной створки — длинные зубные пластины, протягивающиеся на $\frac{1}{3}$ длины створки и совпадающие с границей синуса, а также маленькие округлые зубы. В спинной створке — аркообразный, струйчатый замочный отросток, зубные ямки, открытые в переднебоковом направлении, и слегка наклоненные к центру круральные пластины, которые поддерживаются септальными пластинами различной высоты. Между септальными пла-

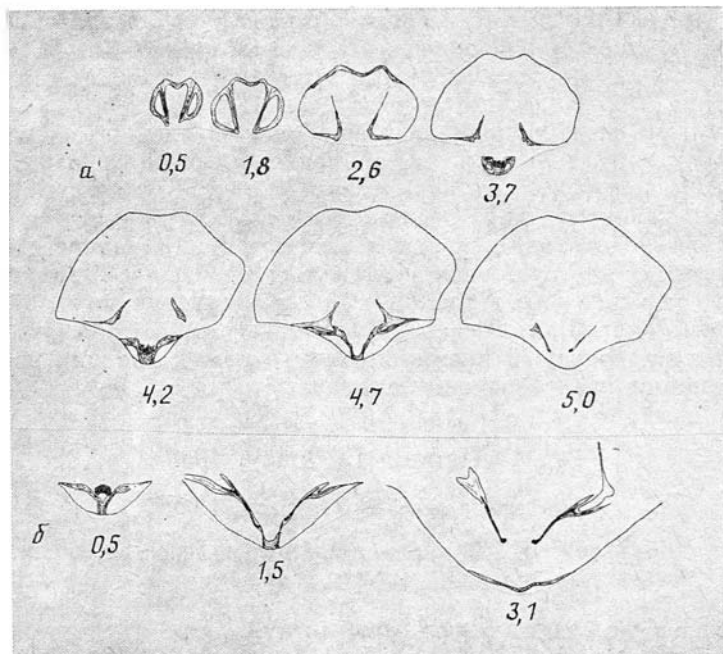


Рис. 2. *Kimatothyris sanzarensis*, sp. nov.; а — экз. № 4/798, раковина ($\times 1,8$); б — экз. № 5/798, спинная створка ($\times 1,6$); последовательные зарисовки поперечных сечений раковины

стинами всегда развито макушечное заполнение, отсутствующее в боковых примакушечных полостях. Септальные пластины субпараллельные и, как правило, относительно широко расставленные (рис. 2, а, б), но иногда сильно сближенные. В последнем случае благодаря наличию между ними макушечного заполнения создается впечатление наличия в спинной створке круралиума, поддерживаемого высокой срединной септой (табл. II, фиг. 3).

Размеры, мм':

Экз. №	Дбс	Дсс	Ш	Т
2/798	27,0	21,8	29,3	18,0
3/798	26,8	21,0	31,7	18,8

Изменчивость. Индивидуальная изменчивость проявляется в степени выраженности боковых складок, в очертании раковин (изометричные или слегка поперечно вытянутые) и во внутреннем строении спинной створки (септальные пластины высокие или низкие, относительно широко расставленные или сильно сближенные).

Сравнение. От *K. kroemmelbeini* Struve [10] отличается несколько иной формой раковины: более высокой вентральной ареей и обычно меньшим числом боковых складок. От близкого внешне *K. pseudoaculeata* (Ržonsnitskaja) [2] отличается более часто расположенными концентри-

¹ Все замеры (длины створок, ширина и толщина) сделаны по прямой. Дбс — длина брюшной створки, Дсс — длина спинной створки, Ш — ширина, Т — толщина.

ческими пластинами нарастания (с более длинными шипиками) и несколько иным строением спинной створки.

З а м е ч а н и я. Устанавливаемый вид по характеру микроскульптуры и наличию складчатости на боках раковины напоминает представителей рода *Undispirifer* Havlíček. Однако внутреннее строение спинной створки и характер складчатости азиатского вида больше отвечают диагнозу рода, установленному Струве [10]. Этот род характеризуется исчезновением складок у взрослых экземпляров не в примакушечной части раковины, как у рода *Undispirifer*, а вблизи переднего края. Кроме того, у рода *Kimatothyris* в спинной створке имеются короткие септальные пластины, отсутствующие у рода *Undispirifer*. В связи с этим вид с одностольными шипами и выполаживающимися впереди складками, описанный М. А. Ржонсницкой [2] как *Elytha pseudoaculeata*, правильнее относить к роду *Kimatothyris*.

Вид *Undispirifer ržonsnitskaja* Mamedov [1], внешне очень близкий описываемому виду, по-видимому, принадлежит роду *Deltospirifer* Wang et Rong [11], который имеет аналогичный роду *Kimatothyris* характер складчатости раковины, но в отличие от него характеризуется наличием выпуклого псевдодельтидия, почти полностью прикрывающего дельтириальное отверстие, и отсутствием септальных пластин в спинной створке.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний девон, эйфельский ярус, суппинские слои; Южный Тянь-Шань, Северо-Нуратинская горная область.

М а т е р и а л. Около 70 преимущественно целых раковин из двух местонахождений на правом берегу р. Санзар.

Род *Warrenella* Crickmay, 1953

Warrenella praekirki Johnson, 1966

Warrenella praekirki aristanensis Smirnov et Rybkina, subsp. n.

Табл. II, фиг. 4–9

Н а з в а н и е подвида от гор Аристантау.

Г о л о т и п — музей КГГУ «Узбекгеология», № 12/798, Центральные Кызылкумы, горы Аристантау; средний девон, эйфельский ярус, изасская свита.

О п и с а н и е (рис. 3). Раковина крупная, гладкая, умеренно или значительно вздутая, поперечно-овальная, изометричная или удлинненно-субпентагонального очертания. Замочный край составляет примерно $\frac{2}{3}$ максимальной ширины, которая обычно приходится на середину раковины, но может быть смещена к замочному или переднему краям. Замочные углы округленные. Вентральная аррея широкая, низкая, слегка вогнутая, ясно ограниченная. Синус и возвышение обычно слабо развиты в передней половине раковины, реже прослеживаются от макушек. Язычок сипуса, как правило, низкий, дугообразный или трапецевидный.

Брюшная створка от умеренно до сильно вздутой, у ряда экземпляров почти вдвое превышает по выпуклости спинную. Макушка широкая, массивная, загнутая. Аррея апсаклинная, треугольного очертания. Дельтирий широкий, с основанием, равным примерно $\frac{1}{4}$ части ширины аррей, у вершины прикрыт выпуклым псевдодельтидием. Синус пологий, мелкий, неясно ограниченный, со слабо вогнутым дном. У некоторых форм он умеренно глубокий, прослеживается от макушки до переднего края.

Спинная створка умеренно выпуклая, с наибольшей выпуклостью в задней своей половине. Макушка широкая, низкая, с маленькой, едва заметной арреей. Возвышение низкое, пологое, неясно ограниченное, иногда отсутствует вообще или, наоборот, может проследиваться от макушки.

Поверхностная микроскульптура у большинства экземпляров не сохранилась, но иногда видны потертые концентрические пластины нарастания.

Внутреннее строение (рис. 3). Внутри брюшной створки развито мощное макушечное утолщение, короткие зубные пластины с массивными дельтириальными киями, маленькие округлые зубы. Мускульное

поле резко выраженное, на ядрах образует массивный бугор, протягивается от макушки примерно на четверть длины створки. В спинной створке гребневидный, аркообразный замочный отросток прикреплен к внутренним частям круральных пластин. Последние слабо наклонены к центру створки и вблизи макушки поддерживаются массивными, но очень короткими септальными пластинами. Мускульное поле спинной створки узкое, перезкое, но отчетливо выраженное на ядрах, имеет удлиненно-треуголь-

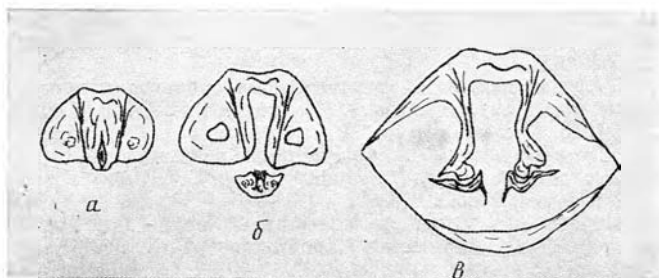


Рис. 3. *Warrenella praekirki aristanensis*, subsp. nov.: экз. № 25/798 ($\times 1,1$); последовательные зарисовки поперечных сечений раковины

ное очертание, разделено узким валиком на две части и протягивается несколько отступая от макушки примерно на $\frac{1}{3}$ длины створки.

Размеры в мм:

Экз. №	Дбс	Дсс	Ш	Т
17/798	41,8	36,0	41,2	31,3
21/798	39,5	33,5	35,0	22,3
22/798	34,5	30,0	41,8	23,3

Изменчивость. Представители подвида характеризуются большой индивидуальной изменчивостью, проявляющейся в различных очертаниях раковины (слабо удлиненные, поперечно-овальные, округленно-изометричные, субпентагональные, округленно-трапециевидные), в степени вздутости раковин (отношение Т/Дбс колеблется от 0,62 до 0,75), в характере выраженности синуса и возвышения, которые могут быть развиты либо только вблизи переднего края (табл. II, фиг. 4, 5, 8, 9), либо прослеживаются от макушек (табл. II, фиг. 6, 7), в форме и высоте язычка синуса (низкий или высокий, широкий или узкий, дугообразный или трапециевидный).

Сравнение. От номинального подвида из эйфельских отложений Канады [7—9] отличается более крупным размером, как правило, слегка более выпуклой спинной створкой и наличием удлиненных форм (наряду с изометричными или поперечно-вытянутыми).

Замечания. От внешне сходных представителей уральского живетского подвида *W. maureri uralica* Yudina et Ržonsnitskaja [6] отличается наличием как широких, так и удлиненных раковин, обычно менее высоким язычком синуса и, как правило, слабо выраженным или необособленным вообще синусом. Кроме того, у *W. maureri uralica* раковина равностворчатая, в то время как у описываемого подвида брюшная створка по выпуклости всегда превышает спинную.

От *W. concentrica* (Schnur), из эйфельских отложений ФРГ [10], новый подвид отличается несколько более вздутой раковиной, более широким и менее отчетливым синусом.

Распространение. Средний девон, эйфельский (верхняя часть изасской свиты) и живетский (аякудукская свита) ярусы; Южный Тянь-Шань, Центральные Кызылкумы.

Материал. Более 80 целых раковин и около 20 разрозненных створок из 8 местонахождений в горах Аристантау: обн. 2, 7, 10, 13, 22, 56, 58, 147 (рис. 1, б).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Мамедов А. Б. Новые девонские виды брахиопод из Нахичеванской АССР // Палеонтол. журн. 1961. № 3. С. 51–56.
2. Ржонсницкая М. А. Спирифериды девонских отложений окраин Кузнецкого бассейна. М.: Гостеолитиздат, 1952. 232 с.
3. Сапельников В. П., Кис И. А., Мизенс Л. И. и др. Новые комплексы эйфельских брахиопод Южного Тянь-Шаня // Ежегодник – 1987. Инст. геол. и геох. УрО АН СССР. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С. 17–21.
4. Смирнов А. Н. К биостратиграфии среднедевонских отложений гор Аристантау, Центральные Кызыл-Кумы // Новые данные по стратиграфии фанерозоя Урала и сопоставимых регионов. Информационные материалы. Свердловск: УрО АН СССР, 1987. С. 55–60.
5. Смирнов А. Н. Брахиоподы и биостратиграфия среднего и верхнего девона Западного Узбекистана: Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. 17 с.
6. Юдина Ю. А., Ржонсницкая М. А. Брахиоподы афонипского горизонта среднего девона западного склона Урала // Средний девон СССР, его границы и ярусное расчленение. М.: Наука, 1985. С. 74–83.
7. Brice D. Brachiopodes du Devonien Inferieur et Moyen des Formations de Blue Fiord et Bird Fiord des iles Arctiques Canadiennes // Bull. Geol. Serv. Canada. 1982. № 326. P. 175.
8. Johnson J. G. Middle Devonian brachiopods from the Roberts Mountains, Central Nevada // Paleontology. 1966. V. 9. Pt 1. P. 152–181.
9. Ludvigsen R., Perry D. G. The brachiopod *Warrenella* in the Lower and Middle Devonian Formations of northwestern Canada. // Bull. Geol. Serv. Canada. 1975. № 235. P. 59–107.
10. Struve W. Curvate Spiriferen der Gattung *Rhenothyris* und einige andere *Reticulariidae* aus dem Rheinischen Devon // Senckenberg. Lethaea. 1970. B. 51. № 5/6. S. 449–577.
11. Wang Y., Rong J. Yukiandian (Early Emsian, Devonian) brachiopods of the Nanning-Liujing district, Central Guangxi, Southern China // Paleontol. Sinica. 1986. V. B. 172. № 22. P. 282.

Институт геологии и геохимии
УО АН СССР, Свердловск
ПГО «Ташкентгеология»

Поступила в редакцию
15.11.1989

Объяснение к таблице II

Во всех случаях, кроме особо отмеченных, размеры натуральные

Фиг. 1–3. *Kimatothyris sanzarensis* Rybkina et Smirnov, sp. nov.; 1 – голотип № 6/798: а – брюшная, б – спинная створки, в – сзади, г – передний край; 2 – экз. № 9/798: а – брюшная, б – спинная створки, в – передний край; 3 – экз. № 7/798 – внутреннее строение спинной створки $\times 4$; горы Мальгузар, правый борт р. Санзар, в 2 км выше по течению от кишлака Катгакарашакшак; эйфельский ярус, суппинские слои

Фиг. 4–9. *Warrenella praekirki aristanensis* Smirnov et Rybkina, subsp. nov.; 4 – экз. 21/798: а – брюшная створка, 4б – сбоку; обн. 56; 5 – экз. 16/798: 5а – брюшная, 5б – спинная створки, 5в – сбоку; обн. 10; 6 – экз. № 13/798: а – брюшная створка, б – передний край; обн. 58; 7 – экз. 18/798: 7а – брюшная створка, 7б – сбоку; обн. 10; 8 – экз. № 23/798: а – брюшная створка, б – передний край; обн. 2; 9 – голотип № 12/798: а – брюшная, б – спинная створки, в – передний край, г – сбоку; обн. 2; горы Аристантау (рис. 1, б); эйфельский ярус, верхняя часть изасской свиты

УДК 563.912.2

© 1990 г.

РОЖНОВ С. В.

НОВЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ КЛАССА STYLOPHORA (ИГЛОКОЖИЕ)

Из нижнего ордовика Ленинградской обл. по фрагментарным остаткам описан новый монотипичный род *Vabinocystis* корнутых стилофор. Приведена предполагаемая реконструкция теки. Описан также новый монотипичный род *Mongolosarpos* из верхнего силура Монголии. Он отнесен к митратным стилофорам. Разобраны основные точки зрения на морфологию и систематическое положение стилофор. Показано, что в настоящее время наиболее обоснована аулакофорная теория Ж. Убагса. Рассмотрены возможные гомологии аулакофора другим придаткам вторичноротых.

Стилофоры — один из четырех классов подтипа *Homalozoa* Whitehouse, 1941 (= *Sarpoidea* Jaekel, 1901) (см. [11, 13]). Морфология скелета представителей стилофор, богатая и разнообразная, трактуется разными исследователями неодинаково даже в самых общих чертах. Примером могут служить прямо противоположные представления о переднем и заднем конце тела [16, 17, 22]. Поэтому, прежде чем описывать новых представителей стилофор, требуется выбрать ту или иную интерпретацию морфологии группы, так как от этого зависит употребляемая терминология.

В настоящее время наиболее обоснованы три основные точки зрения на строение стилофор. Согласно Ж. Убагсу [20—22], рот у этих животных находится в месте вхождения членистого придатка в теку, а анус — на противоположном конце. Сам членистый придаток трактуется им как особое образование, не имеющее гомологов в других группах, так как обладает мощнейшей мускулатурой, заключенной в полости проксимальной части придатка, и одновременно пищеварным приводящим желобком. Убагс дал этому выросту особое название — «аулакофор». Г. Филип [18] с ним не согласен и считает, что этот придаток («стела», по его терминологии), не нес пищеварной функции, а являлся только хвостовидным придатком. Рот и анус в его трактовке были внутритекальными и находились на противоположном стеле конце теки, открываясь наружу через единое текальное отверстие. Третью теорию строения стилофор часто называют «кальцихордатной». Она принадлежит Р. Джеффрису [14—16], который эту группу выделил в самостоятельный подтип *Calcichordata* — хордовых с кальцитовым скелетом. Полагая кальцихордат, как он называет стилофор, непосредственными предками основных групп хордовых, Джеффрис трактует членистый придаток стилофор как хвост, вполне гомологичный хвосту хордовых.

Таким образом, в основе интерпретации строения стилофор лежит вопрос о гомологии их членистого придатка выростам других иглокожих и остальных вторичноротых. Поэтому рассмотрим прикрепительные, хвостоподобные и некоторые другие выросты вторичноротых и их возможные гомологии. У иглокожих мы знаем следующие выросты и прикрепительные образования: 1) метамерный стебель и прикрепительной подошвой почти у всех *Crinoidea*, у части *Eocrinoidea*, у *Cystoidea* и других групп, которые объединялись ранее в подтип *Pelmatozoa*; 2) ножка, или холдфаст в понимании Д. Спрингла [19], — неметамерный или с плохо выраженной метамерией вырост с прикрепительной подошвой у *Eocrinoidea* и некоторых примитивных *Crinoidea*; 3) ножка у личинок некоторых мор-

ских звезд, возникающая при их оседании и позже исчезающая; 4) прикрепительная подошва *Edrioasteroidea*; 5) стела у *Homostelea*; 6) стела у *Homoiostelea*; 7) рука у *Homoiostelea*; 8) членистый придаток у *Stylophora*.

Лучи морских звезд, соматероидей и офиур, руки морских лилий, а также брахиолы цистоидей и других группы тоже являются выростами тела, но их первичная множественность закладки в онтогенезе и участие в их построении нескольких систем органов разного происхождения заставляют считать эти выросты специфической формой роста радиально-симметричных иглокожих. Поэтому их гомологии следует рассматривать лишь в рамках радикально-симметричных иглокожих, а сопоставлять с остальными иглокожими, хордовыми и полухордовыми можно лишь отдельные структуры этих выростов. Поэтому кажется неправомерным, например, полагать гомологичными луч офиуры и членистый придаток стилофор. Брахиолы и другие придатки (кроме прикрепительной ножки) личинок морских звезд являются своеобразными приспособлениями к личиночной жизни, и их гомологии неясны.

Среди полухордовых тоже известны интересные для сравнения с членистым придатком стилофор образования. Прежде всего, это хоботок у кишечнодышащих — производное переднего целома, с единственной хоботковой порой, расположенной слева. За хоботком у них располагается короткая средняя часть тела — мезосома, так называемый воротничок. У крыложаберных имеется задний сократимый стебелек, причем у одного из представителей этой группы — *Cephalodiscus* на конце этого стебелька имеется присасывательный орган, образующийся, видимо, из небольшой ямки с железистыми клетками на заднем конце личинки. Мезосома у крыложаберных несет на переднем крае от двух до девяти пар рук, на которых двойным рядом располагаются щупальца [2].

Среди хордовых для проводимого сравнения интересен хвост, имеющийся у бесчерепных, позвоночных и у некоторых оболочников (асцидий). Важно отметить, что у личинок асцидий в передней части имеется прикрепительное образование, которое, как полагают [3], не имеет ничего общего с прикрепительной предротовой лопастью личинки иглокожих.

В чем сходство и различие всех рассмотренных придатков тела вторичпоротых с морфогенетической точки зрения и с какими из них можно сопоставить членистый придаток стилофор? Основой для такого сравнения в первую очередь может служить участие в их строении тех или иных целомов. Так, хвост хордовых является производным задних целомов. Но и стебель морских лилий включает пятикамерный орган, связанный своим происхождением с задними целомами. Из этого можно сделать вывод, что эти образования гомологичны [4, 5]. В этом смысле они резко отличаются от прикрепительной ножки личинок некоторых морских звезд — в ее строении участвуют передние целомы [10]. Но между ножкой личинок морских звезд и стеблем морских лилий есть существенное сходство: они несут на конце прикрепительное образование, причем и у тех и других оно образуется из предротовой лопасти личинки. Это совпадение очень важно, потому что прикрепление личинки именно предротовой лопастью, видимо, связано с наличием глубоких наследственных морфофизиологических корреляций. Если это действительно так, то можно утверждать, что стебель пельматозойных иглокожих произошел в результате морфогенетического соединения задних целомов с местом прикрепления на преоральной лопасти [7, 8]. Другое предположение — что иглокожие, как и крыложаберные, для прикрепления к субстрату использовали новообразование на морфологически выделенном заднем конце тела, «хвосте» [5], — противоречит палеонтологическим данным: стебель развивается постепенно из неметамерного прикрепленного участка тела [19]. Поэтому стебель *Pelmatozoa* только частично гомологичен хвосту хордовых — лишь поскольку тоже связан в своем происхождении с задними целомами. Частично стебель гомологичен и прикрепительной ножке личинок морских звезд; так, место прикрепления у них имеет общее происхождение из преоральной лопасти. Отсутствие у последних прямой

морфогенетической связи задних целомов и прикрепительного образования, видимо, не давало возможности развития у них настоящего метамерного стебля. Вероятно, с этим же было связано отсутствие стебля и у прикрепленных *Edrioasteroidea*. Стелы *Homostelea* и *Homoiostelea*, видимо, можно гомологизировать с хвостом хордовых, но в самых общих чертах. При детальном рассмотрении мы должны учитывать развитие так называемых ларвальных и постларвальных сегментов в теле хордовых [1, 9], тогда как у сравниваемых иглокожих весьма вероятно наличие только ларвальных сегментов. Такое несоответствие может оказаться весьма существенным для понимания различий морфогенетических потенций этих животных.

Как производное передних целомов прикрепительная ножка личинок морских звезд может частично гомологизироваться и с хоботком кишечного желудка, который является не прикрепительным, а рвущим органом взрослого животного [10].

Единственная рука у гомойостелей в своем происхождении была связана, наиболее вероятно, со средними целомами, в норме, видимо, левым из них, хотя изредка встречаются и эпантиоморфные экземпляры. Но средний целом у них еще не был оформлен, как кажется, в настоящую амбулакральную систему с кольцевым и радиальными каналами, как у радиально-симметричных иглокожих.

Таким образом, рассмотренные придатки тела вторичноротых по участию в их построении тех или иных целомов и морфогенетической связи с первичным прикрепительным образованием (предротовая лопасть дилеврулы) могут быть объединены в пять групп.

1. Производные задних целомов без морфогенетической связи с прикрепительной предротовой лопастью — хвост хордовых и полухордовых, стела гомостелей и гомойостелей.

2. Выросты задних целомов, морфогенетически соединенные с местом прикрепления личинок, — стебель *Pelmatozoa* и предшествующий ему в филогенезе холдфаст [19], известный у части эокриноидей и у некоторых самых примитивных криноидей.

3. Выросты передних целомов, соединенные с прикрепительной предротовой лопастью, — прикрепительная ножка у личинок морских звезд, прикрепительное образование эдриоастероидей.

4. Выросты передних целомов без прикрепительного образования — хоботок кишечного желудка.

5. Выросты средних целомов — рука у гомойостелей, пищеварительные желобки, отходящие от рта у гомостелей, воротничок кишечного желудка и руки с щупальцами у крыложаберных.

Членистый придаток стилофор (стела или аулакофор, как его называют в зависимости от трактовки) не находит однозначного места в этой классификации. Так как он не имеет прикрепительных образований, то его нельзя отнести ко второй или третьей группе. Если его трактовать как хвостовой придаток, то он помещается в первую группу. Если его полагать пищеварительным органом, то для него требуется выделить особую группу, близкую к четвертой и пятой. Ключевой вопрос в решении этой проблемы: является ли желобок на этом придатке, покрытый специальными табличками, пищеварительным или это особое образование непонятного назначения, не имеющее отношения ко рту? Филип [17] приводит три довода против интерпретации членистого придатка стилофор как пищеварительного органа: 1) трудно представить пищевой желобок проходящим в толще мускулов, занимающей проксимальную часть стелы; к тому же у некоторых родов (*dagynocystis*) проксимальная часть стелы отделена от теки скелетной перегородкой; 2) так называемые кроющие таблички у некоторых поздних митрат не могли раскрываться; 3) стела корнута хорошо сопоставима со стелой гомойостелей, которая заведомо не является пищеварительным органом. Эти доводы не вполне убедительны. Так, Убаге [22] специально показал, что кроющие таблички все-таки могли раскрываться. Кроме того, перегородка между стелой и текой у *Lagynocystis*

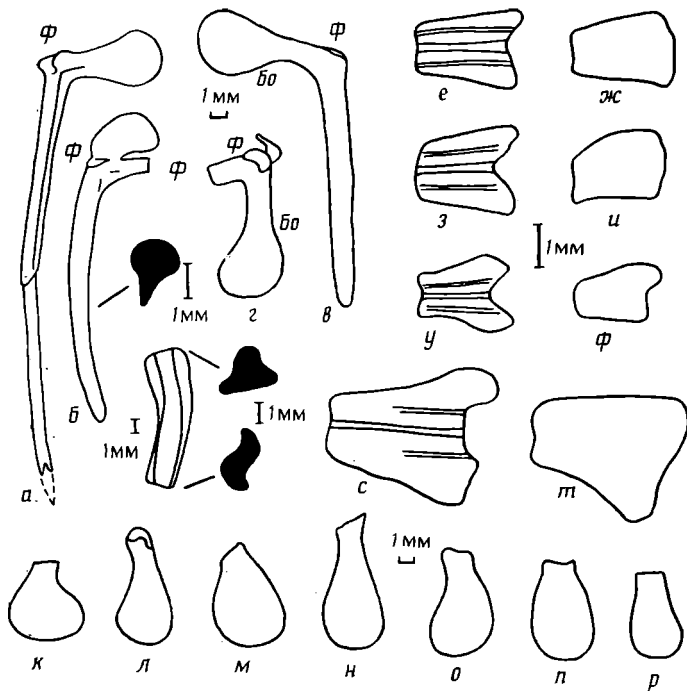


Рис. 1. Фрагменты скелета раннеордовикских *Babinocystis* gen. nov.: а-п — *B. dilabidus* sp. nov.; а — экз. № 4125/374, дигитальный шип сбоку; б-г — голотип № 4125/373, глоссальный шип: б — сверху и поперечное очертание, в — слева, г — спереди; д — экз. № 4125/372, маргиналь снизу и поперечные очертания ее концов; е-ж — экз. № 4125/381, стилокон сверху (е) и слева (ж); з-и — экз. № 4125/380, стилокон сверху (з) и слева (и); к-п — булавовидные отростки сбоку: к — экз. № 4125/377; л — экз. № 4125/374; м — экз. № 4125/376; н — экз. № 4125/378; о — экз. № 4125/373; п — экз. № 4125/375; восток Ленинградской обл.; волховский горизонт; р-т — *B. sp.*; р — экз. № 4125/383, булавовидный отросток сбоку; с, т — экз. № 4125/382, стилокон сверху (с) и слева (т); Псковская обл., д. Мишина Гора; ласнамягиский горизонт; у-ф — ?*B. sp.*; экз. № 4125/379, стилокон сверху (у) и слева (ф); восток Ленинградской обл.; латорский горизонт. Обозначения: бо — булавовидный отросток, ф — сочленовная фасетка; поперечные очертания зачернены

не вполне полная, а некоторое сходство со стелой гомайостелей вполне может быть конвергентным.

Признание членистого придатка теки стилофор «хвостом» влечет за собой ряд трудностей, связанных с восстановлением их морфофункциональных и экологических особенностей. Одна из них — признание единственного крупного отверстия в теке общим для рта и для ануса, тогда как оно по своему облику у многих представителей типично анальное. Но если даже на это не обращать внимания, то возникают трудности с интерпретацией функционирования стелы как хвостового придатка. «Хвост» стилофор мог использоваться либо для передвижения животного, либо для опоры и приподнимания теки над грунтом, ориентации ее в субвертикальном положении. Филип считает, что передвижение с помощью стелы было характерно для митрат, питавшихся, по его мнению, донными осадками, а приподнимание теки над дном — для корнут, являвшихся фильтраторами. Действительно, митраты и некоторые корнуты, видимо, могли передвигаться в направлении «хвоста», т. е. пятиться, подтягивая тело к концу закрепившегося в грунте «хвоста», который после этого снова вытягивался и опять закреплялся. Строение стелы вполне это позволяет. Но двигаться в определенном направлении, прямолинейно могли только формы с билатерально-симметричной текой. При резко асимметричной теке животное должно было двигаться по какой-нибудь сложной спирали из-за появления при подтягивании теки некоторого крутящего момента. Такое энергоемкое и несовершенное движение тем не менее было необходимо для поедания осадка, но предполагаемое положение

рта на противоположном направлении движения конце тела с этим не гармонирует, так как не способствует попаданию осадка в рот. Для некоторых корнута такое передвижение было почти совсем невозможно из-за присутствия различных мешающих этому выростов теки. Наиболее убедительным примером этому может служить *Vabinocystis* gen. nov. с его крупными булавовидными выростами на нижней стороне скелета (рис. 1, 2). Тека *Vabinocystis* едва ли могла и подниматься над дном с помощью изгибания проксимальной части опирающейся на грунт стелы. Асимметрия теки и мощные выросты не способствовали этому: даже небольшое течение, — а животные эти обитали в довольно подвижной воде, судя по вмещавшим их остатки отложениям, — заваливали бы теку на грунт, создавая из-за ее асимметрии сильный крутящий момент, который не мог компенсироваться противодействием стелы. По этой причине асимметричная тека, характерная для всех корнута, противоречит предположению о приподнятии теки над дном с помощью опоры на хвост-стелу при ее изгибании. Таким образом, функция «хвоста» у стилофор становится нечеткой, неопределенной и непонятной.

Предположение Убагса [20—22] о том, что этот членистый вырост является пищесборным органом — аулакофором, многое объясняет в строении стилофор и в их экологии. В условиях подвижной воды, с богатым притоком пищи, при теке, устойчиво лежащей на дне благодаря различным отросткам, аулакофор вполне мог приподниматься мускульным усилием и служить эффективным улавливателем пищевых частиц. Но все же в большинстве случаев аулакофор служил, как кажется, для взмучивания осадка при одновременном небольшом передвижении животного и улавливания из появившейся таким образом взвеси пищевых частиц. Такое предположение объясняет существование разных типов движения стилофор: прямолинейного у билатерально-симметричных форм и сложного спиралевидного движения у асимметричных форм, так как оба типа движения почти равноценны для выедания ила, хотя прямолинейное движение могло быть более целенаправленным и связанным с определенными таксисами.

С этой точки зрения асимметричная форма теки многих стилофор первична и являлась приспособлением к спиралевидному движению столь подходящему для «выедания» осадка на компактной площади. При этом морфогенетической основой асимметрии, столь характерной, хотя и в разной степени, для всех вторичноротых, мог быть радиальный способ дробления яиц, не менее для них характерный [8]. Действительно, одной из особенностей радиального дробления является раннее появление двусторонней симметрии в морфогенетических потенциях. Так, у *Saccoglossus kowalevskii* из кишечнодышащих (а это, видимо, наиболее примитивные животные из современных вторичноротых) каждый из первых двух blastomerov в норме дает правую или левую половину тела. При таком раннем обособлении правой и левой частей тела необходим специальный механизм, поддерживающий их согласованное развитие. Неизбежные нарушения действия такого механизма и могли быть морфогенетической основой экологически необходимой асимметрии у стилофор при их питании поверхностным осадком.

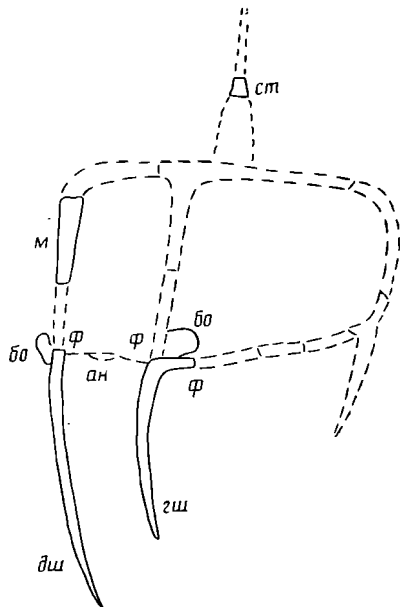


Рис. 2. Предполагаемая реконструкция теки *Vabinocystis* gen. nov. Обозначения: ан — анус, гш — глоссальный шип, дш — цифровой шип, м — маргиналь, ст — стилокон, остальные см. рис. 1. Пунктиром показаны недостающие элементы скелета

Таким образом, наиболее убедительной в настоящее время кажется аулакофорная теория Убагса. Из признания за стелой стилофор пищесборной функции следует, что аулакофор является органом, в котором морфофункционально соединились производные первых целомов (хоботок) и вторых (пищесборный желобок). Поэтому в рассмотренной выше классификации придатков вторичноротых он не находит себе места и должен помещаться в особой шестой группе. Окончательное решение вопроса о природе аулакофора возможно лишь при появлении новых фактов. Этому должны способствовать новые находки стилофор, особенно в тех местах, где они ранее почти не были известны. В первую очередь это территория СССР.

Стилофоры с территории СССР почти не изучались. Лишь Р. М. Мянпиль [6] указал из среднего ордовика Прибалтики находки стилоконов и дистальных члеников аулакофора корнута и почти полного набора основных частей скелета митраты, близкой к роду *Ateleocystites*. Но подробно эти находки не описаны. С территории Монголии стилофоры ранее не были известны.

ПОДТИП HOMALOOA WHITEHOUSE, 1941
КЛАСС STYLOPHORA GILL ET CASTER, 1960
ОТРЯД CORNUTA JAEKEL, 1901

СЕМЕЙСТВО COTHURNOCYSTIDAE BATHER, 1913

Род *Babinocystis* Rozhnov, gen. nov.

Название рода от д. Бабино и *cystis* лат. — пузырь.

Типовой вид — *B. dilabidus* sp. nov.

Диагноз. Тека несет по крайней мере два массивных булавовидных отростка. Глоссальный и дигитальный шипы присутствуют, но каждый из них соединен с соответствующей маргиналью в единое целое.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От других родов котурноцистид отличается наличием характерных массивных каплевидных отростков и соединенностью глоссального и дигитального шипов с соответствующими маргиналиями в единое целое, без швов.

Babinocystis dilabidus Rozhnov, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1–9 (см. вклейку)

Название вида *dilabidus* лат. — легкораспадающийся.

Голотип — ПИН, № 4125/373, маргиналь с глоссальным шипом и булавовидным отростком; Ленинградская обл., правый берег р. Волхов, карьер близ д. Бабино; нижний ордовик, арениг, волховский горизонт.

Описание (рис. 1, а–п; 2). Глоссальный шип длиной 18 мм. Его проксимальная часть резко отогнута под прямым углом направо. Длина отогнутой части 2,5 мм. Она заканчивается плоской фасеткой. Основная часть шипа вытянутая, плавно изгибающаяся в той же плоскости и в ту же сторону, куда отогнута проксимальная часть, постепенно сужающаяся, заостренная. Поперечное очертание длинной части шипа круглое с оттянутым, продольно вытянутым боковым заострением. Диаметр круглой части (без заострения) в средней части шипа 1,1 мм. Поперечное сечение отогнутой проксимальной части шипа округло-треугольное. Его диаметр ~1,4 мм. От места перегиба шипа почти перпендикулярно плоскости изгиба (под небольшим углом от вертикали влево) и в одной плоскости с продольным оттянутым заострением шипа отходит крупный булавовидный отросток на длинной, заметно обособленной «шейке». Длина «шейки» 4–5 мм. Окончание отростка неправильно-округлое, асимметрично-шаровидное, диаметр 4,5 мм. Над этим отростком расположена плохо сохранившаяся плоская сочленовная фасетка.

Дигитальный шип сильно вытянутый, почти прямой, длиной не менее 30 мм. Его диаметр ~1,5 мм в проксимальной части и ~1 мм в дистальной части. Поперечное очертание округлое с продольным оттянутым заострением, сходное с поперечным очертанием глоссального шипа. На проксимальном конце шипа расположена вытянутая изогнутая фасетка. От проксимального конца перпендикулярно шипу отходит массивный булавовидный отросток, расположенный в одной плоскости с продольным оттянутым заострением шипа. Длина его «шейки» 3,5 мм, диаметр округлой части ~3–3,5 мм.

Форма булавовидных отростков, более часто встречающихся отломанными, меняется от почти правильного шара до резко асимметрично-округлой. На некоторых образцах на нижней округлой поверхности имеются перовности, возпикшие, видимо, из-за твердых предметов на субстрате, мешавших росту. Характерная особенность этих выростов — значительное отличие диаметра проксимальной шаровидной части от диаметра «шейки».

Р а з м е р ы булавовидных отростков в мм

Экз. №	Диаметр «шейки» (д)	Диаметр проксимальной части (Д)	Отношение д/Д
4125/373, Голотип	1,5	3,5	0,43
4125/374	1,5	3,5	0,43
4125/378	1,8	3,9	0,46
4125/377	1,5	4,5	0,33
4125/376	1,6	4,8	0,33
4125/375	2,0	4,0	0,5

Имеющаяся в коллекции единственная маргиналь без отростков вытянутая, слегка изогнутая, длиной 9,5 мм, с Т-образным поперечным очертанием (нижняя часть «буквы» утолщена) с одного конца и S-образным с другого. Высота маргинали на Т-образном конце 2 мм, а на противоположном 3,1 мм.

Стилоконы маленькие, длиной 2–2,5 мм, с диаметром широкого конца, превышающим диаметр узкого в 1,5 раза. Их верхняя поверхность уплощенная, с тремя желобками, из которых средний наиболее глубокий. Широкий конец несколько выпуклый, узкий конец плоский. Нижняя поверхность стилокона округлая, верхняя — плоская, как бы срезающая конус стилокона. На этой плоскости на всем протяжении стилокона проходят три параллельных желобка, средний из которых, наиболее четко выраженный, шириной 0,15 мм. С проксимальной стороны средний желобок соединяется с вершиной глубокого треугольного выреза, имеющегося на этом конце стилокона. Этот вырез занимает около четверти длины стилокона. Длина выреза 0,5 мм, а ширина его самой широкой части 1,0–1,5 мм.

Р а з м е р ы стилоконов в мм

Экз. №	Проксимальный конец высота	конец ширина	Дистальный конец высота	конец ширина	Длина
4125/380	1,7	2,1	1,1	1,5	2,1
4125/381	1,7	1,8	1,0	1,2	2,3

З а м е ч а н и я. Характерная форма и размеры булавовидных отростков позволяют все несущие их скелетные элементы, встреченные разрозненно, относить к одному виду. С большой долей вероятности к этому же виду отнесены два стилокона, так как они встречены в одном местонахождении и на одном стратиграфическом уровне с булавовидным отростком. Эти же соображения относятся и к маргинальной табличке, хотя ее толщина и поперечное очертание несколько иные, чем дигитального и глоссального выростов. Положение в скелете шипов устанавливается более или менее определенно, если исходить из предположения о сопоставимости скелета нового рода с другими известными родами корпут. Действительно, у этих шипов благодаря наличию булавовидных отростков точно определяется их нижняя и боковая стороны. Для шипа с резко

загибающейся проксимальной частью подходит только «глоссальное» место. При таком положении в скелете глоссального шипа наличие у него правого отростка указывает, что этот шип слит в единое целое с маргинальными табличками, а не сочленяется с ними, как у рода *Cothurnocystis*.

Распространение. Нижний ордовик, волховский горизонт Ленинградской обл.

Материал. Один глоссальный шип, один дигитальный шип и один отдельный булавовидный отросток из карьера близ д. Бабино; один булавовидный отросток из Путиловских ломок, один — сз отвалов заброшенного карьера на берегу р. Волхов; один отросток и два стилокона из обнажения в устье р. Лыны; маргиналь из обнажения на правом берегу р. Волхов близ д. Симонково.

* * *

Кроме описанных выше остатков *Babinocystis* из волховского горизонта в обработанной коллекции имеются сходные с ними булавовидный отросток и стилокон из ласпамягского горизонта (средний ордовик, лланвирн) заброшенного карьера близ д. Мишина Гора Псковской обл. Эти остатки определены как *Babinocystis* sp. (рис. 1, *p-t*; табл. III, фиг. 10, 11). Булавовидный отросток с плохо обособленной проксимальной частью, чем отличается от подобных отростков из нижнего ордовика. Его длина 5,6 мм, диаметр «шейки» 1,9–2,0 мм, диаметр округлой дистальной части 2,9–3,1 мм. В одном с ним слое найден стилокон, сходный по форме с такими из волховского горизонта, но с сильно оттянутой нижней частью проксимального конца и заметно большего размера — его длина 3,8, диаметр проксимального конца 3,4, а дистального 1,5 мм.

Еще один стилокон найден в латорпском горизонте (нижний ордовик, ареннг) на правом берегу р. Волхов в 700–800 м ниже дер. Симонково. Для него характерен резкий перегиб от широкой проксимальной части к узкой дистальной. Этим резким перегибом он отличается от описанных выше стилоконов и поэтому лишь условно отнесен к роду ? *Babinocystis* (рис. 1, *y-φ*; табл. III, фиг. 12). Длина стилокона 2,1, ширина проксимального конца 1,9 при высоте 1,8, ширина дистального конца 1 мм при высоте 0,7 мм. Перегиб от широкого к узкому концу находится почти в середине длины стилокона.

ОТРЯД MITRATA JAEKEL, 1918

ПОДОТРЯД ANOMALOCYSTITIDA CASTER, 1952

Диагноз. Митраты с двумя причлениющимися экзотекальными шипами, отходящими справа и слева от задней части теки. Характерна высокая степень билатеральной симметрии, которая нарушается у большинства представителей подотряда присутствием на вентральной стороне тела так называемой «аномалоцистидной» («Z») таблички. У некоторых родов эта табличка отсутствует и билатеральная симметрия достигает наивысшей степени.

Состав. Три семейства: *Anomalocystitidae* Bassler, 1938 (средний ордовик — нижний девон); *Allanicystidiidae* Caster et Gill, 1967 (силур — нижний девон); *Australocystidae* Caster, 1954 (нижний девон).

Распространение. Средний ордовик — нижний девон Северной и Южной Америки, Европы, Азии и Австралии.

СЕМЕЙСТВО ALLANICYTIDIIDAE CASTER ET GILL, 1967

Типовой род — *Allanicystidium* Caster et Gill, 1967; нижний девон Новой Зеландии.

Диагноз. Высокая степень билатеральной симметрии как в очертании теки, так и в расположении табличек. Для всех представителей характерна полукруглая адпроктеальная арка, построенная обычно тремя

табличками, средняя из которых самая крупная. Дорсальная часть теки сложена маргинальными табличками и обычно крупными центральными табличками. Аномалоцистидная табличка либо плохо выражена, либо отсутствует. Вентральная часть теки обычно отделена от дорсальной части единым четким швом.

Состав. Четыре рода: *Tasmanicytidium* Caster, 1983; *Mongolocarpos* gen. nov.; *Notocarpos* Philip, 1981; *Allanicytidium* Caster et Gill, 1967.

Сравнение. От двух других семейств подотряда отличается наличием адпроктеальной ареи, построенной тремя табличками.

З а м е ч а н и я. Первоначально семейство было основано на одном роде и четко отличалось от других семейств несколькими признаками: присутствием двух симметрично расположенных центральных табличек на нижней поверхности теки при полном отсутствии асимметрично расположенной аномалоцистидной таблички; наличием крупной центральной таблички на верхней поверхности теки, окруженной крупными маргинальными табличками, отделенными швом от нижних маргинальных, причем этот шов отделяет также нижнюю и верхнюю поверхности теки; было характерно также наличие адпроктеальной ареи [12]. Но новые находки показали, что эти признаки могли комбинироваться с признаками, характерными для других семейств. Так, у *Notocarpos* обнаружилась хорошо выраженная типичная аномалоцистидная табличка. У *Tasmanicytidium* имеется лишь одна центральная табличка на нижней поверхности. У *Mongolocarpos* gen. nov. верхняя поверхность теки была построена не менее чем десятком некрупных табличек и, видимо, не отделена от нижней поверхности единым швом. Если учесть, что сохранность многих представителей родов аномалоцистид не всегда полная и часто не очень хорошая, то разделение этого подотряда на семейства в дальнейшем может оказаться существенно иным.

Распространение. Нижний силур Тасмании и Монголии, верхний силур Австралии и нижний девон Новой Зеландии.

Род *Mongolocarpos* Rozhnov, gen. nov.

Название рода от Монголии и *carpos* греч. — плод.

Типовой вид — *Mongolocarpos minzhini* sp. nov.

Диагноз. Тека округло-прямоугольной формы с двумя почти одинакового размера (левая чуть уже) центральными табличками на нижней поверхности, с полукруглой адпроктеальной ареей из трех табличек, с 11 разного размера симметрично расположенными центральными табличками на верхней поверхности. Нижняя поверхность отделена от верхней хорошо выраженным перегибом, но не швом.

Состав. Типовой вид.

Сравнение. От трех других родов этого семейства хорошо отличается несколькими, а не одной центральной табличкой на верхней поверхности теки и загибанием маргинальных табличек с нижней стороны теки на верхнюю. Кроме того, от *Tasmanicytidium* отличается двумя, а не одной центральными табличками на нижней стороне теки; от *Notocarpos* — почти одинаковыми размерами обоих центральных табличек на нижней стороне теки, тогда как у сравниваемого рода левая табличка маленькая, представляющая собой как бы «отрезанный» левый угол правой, т. е. имеющая типичный «аномалоцистидный» облик.

Mongolocarpos minzhini Rozhnov, sp. nov.

Табл. III, фиг. 13

Вид назван в честь монгольского палеонтолога Ч. Минжина.

Голотип — ПИН, № 4325/5, внутреннее ядро теки; Западная Монголия, Монгольский Алтай, левый берег р. Буял-Тугол в 30 км выше г. Кобдо; верхний силур, нижний лудлов, ховдипские слои¹.

¹ Данные о возрасте вмещающих отложений любезно предоставлены Х. С. Розман.

20. *Ubags G.* Sur la nature of l'organe appelé tige ou pédoncule chez les carpoïdes *Cornuta et Mitrata* // *C. r. Acad. sci.* 1961. T. 253. P. 2738–2740.
21. *Ubags G.* *Stylophora* // *Treatise on invertebrate paleontology. Pt S. Echinodermata 1.* N. Y.; Lawrence: Geol. Soc. America – Univ. Kansas Press, 1967. № 2. P. S495–S565.
22. *Ubags G.* Réflexions sur la nature et la fonction de l'appendice articulé des carpoïdes *Stylophora (Echinodermata)* // *Ann. paléontol.* 1981. № 67. P. 1–14.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
10.X.1983

Объяснение к таблице III

Фиг. 1–9. *Babinocystis dilabidus* sp. nov.; 1а–в – голотип № 4125/373, глоссальный шип: 1а – спереди, 1б – сверху, 1в – слева; 2а, б – экз. № 4125/374, дигитальный шип: 2а – справа, 2б – спереди; 3–6 – булавовидные отростки; 3 – экз. № 4125/378, 4 – экз. № 4125/376, 5 – экз. № 4125/377, 6 – экз. 4125/375; 7а, б – экз. № 4125/381, стилокон: 7а – слева, 7б – сверху; 8а, б – экз. № 4125/380, стилокон: 8а – слева, 8б – сверху; 9а, б – экз. № 4125/372, маргиналь: 9а – снизу, 9б – сочленовная фасетка. Все, из волховского горизонта востока Ленинградской обл. (1, 2, 6 – карьер близ д. Бабино, 3, 7, 8 – устье р. Лыны, 4 – р. Волхов, 5 – Путиловские ломки, 9 – правый берег р. Волхов близ д. Симонково).

Фиг. 10, 11. *Babinocystis* sp.; 10а, б – экз. № 4125/382, стилокон: 10а – слева, 10б – сверху; 11 – экз. № 4125/383, булавовидный отросток; Псковская обл., д. Мишина Гора; средний ордовик, ласнамягиский горизонт.

Фиг. 12.? *Babinocystis* sp., экз. № 4125/379, стилокон: 12а – слева, 12б – сверху; правый берег р. Волхов близ д. Симонково; нижний ордовик, латорпский горизонт.

Фиг. 13. *Mongolocarpus minzhini* sp. nov., голотип № 4325/5, внутреннее ядро теки: 13а – сверху, 13б – снизу, 13в – сзади; Монголия, Монгольский Алтай, левый берег р. Буян-Тугол в 30 км выше г. Кобдо; верхний силур, лудлов.

Фиг. 1–6, 9а, 11 – ×3, фиг. 7, 8, 10, 12 – ×12, фиг. 9б – ×6, фиг. 13 – ×4.

УДК 563.954.22:591.3

© 1990 г.

МАРКОВ А. В., КУШЛИНА В. Б.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ АСПЕКТЫ ВОЗРАСТНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ
НЕКОТОРЫХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ-СПАТАНГОИДОВ

Исследована динамика морфогенеза трех видов морских ежей-спатангоидов: *Brisaster latifrons*, *B. fragilis* и *Hemiaster akkapschigensis*. Вычислены относительные скорости изменения 24 морфометрических признаков в зависимости от длины панциря. Показано, что в процессе постларвального развития все признаки проходят пять стадий. Выявлена связь между таксономическим рангом систематических признаков и особенностями их закладки и развития в ходе онтогенеза.

В процессе постларвального развития морские ежи-спатангоиды претерпевают глубокую морфологическую перестройку. Качественная сторона этого процесса рассматривалась ранее в ряде работ [1, 3, 4, 6–8]. Однако количественные аспекты постларвального развития *Spatangoida*, в частности скорость морфологических преобразований на разных стадиях онтогенеза, ранее практически не исследовались. Некоторые аспекты этой проблемы применительно к отдельным видам освещены в работах К. А. Кермака [5] и А. В. Маркова [2]. В последней работе, в частности, анализируется скорость морфогенеза современного вида *Brisaster latifrons* (Agassiz). Эти данные в настоящей статье уточнены и существенно дополнены.

Предлагаемая статья посвящена анализу динамики морфологических преобразований, происходящих во время постларвального развития спатангоидов, на примере ископаемого вида *Hemiaster akkapschigensis* Schmidt (сем. *Hemiasteridae*) и современных *Brisaster latifrons* и *B. fragilis* (Düben et Koren) — оба из сем. *Schizasteridae*. Настоящая работа является продолжением статьи [3] и основана на том же материале.

Методика. Рассматривается динамика изменений 24 морфометрических признаков. Используется стандартная система измерений этих признаков [1–3]; все они измеряются в процентах к длине панциря (*tl*). Используются следующие условные обозначения: *tw* — ширина панциря, *h* — высота панциря, *as* — расстояние от апикального поля до заднего края панциря, *ap* — длина передних петалей, *apw* — ширина передних петалей, *apd* — глубина передних петалей, *ape* — расстояние между концами передних петалей, *pp* — длина задних петалей, *ppw* — ширина задних петалей, *ppd* — глубина задних петалей, *ppe* — расстояние между концами задних петалей, *wIII* — ширина непарного амбулакра, *dIII* — глубина переднего амбулакра посередине между апикальным полем и перипетальной фасциолой, *nd* — глубина передней выемки, *ff* — расстояние от апикального поля до переднего края перипетальной фасциолы, *pf* — расстояние от апикального поля до заднего края перипетальной фасциолы, *ah* — высота перипрокта, *aw* — ширина перипрокта, *ps* — расстояние от конца губы до переднего края перистома, *psw* — ширина перистома, *lp* — расстояние от переднего края лабрума до заднего края панциря, *l* — длина лабрума, *pl* — длина стеральной пластинки 2а, *plw* — ширина пластрона (подробнее см. [3]).

Для каждого признака вычислялось значение относительной скорости изменений (*v*) на различных этапах постларвального развития, полученные данные представлены в виде графиков (рис. 1–4). По определению,

$$v = \frac{100}{a} \cdot \frac{da}{dt}, \quad (1)$$

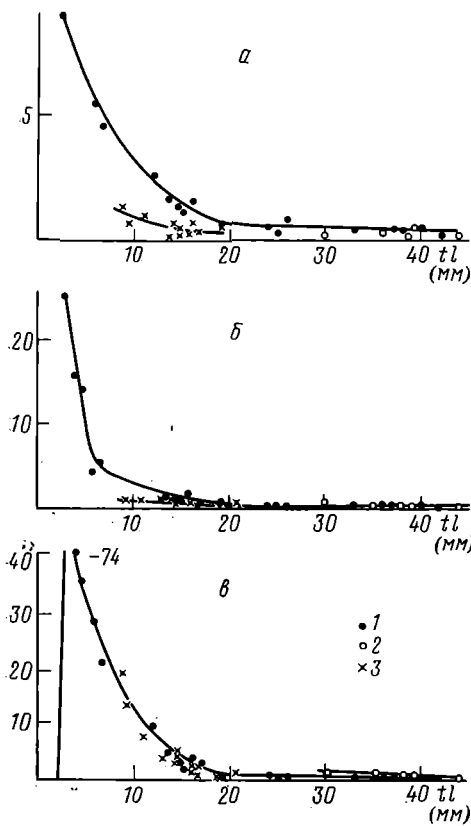


Рис. 1

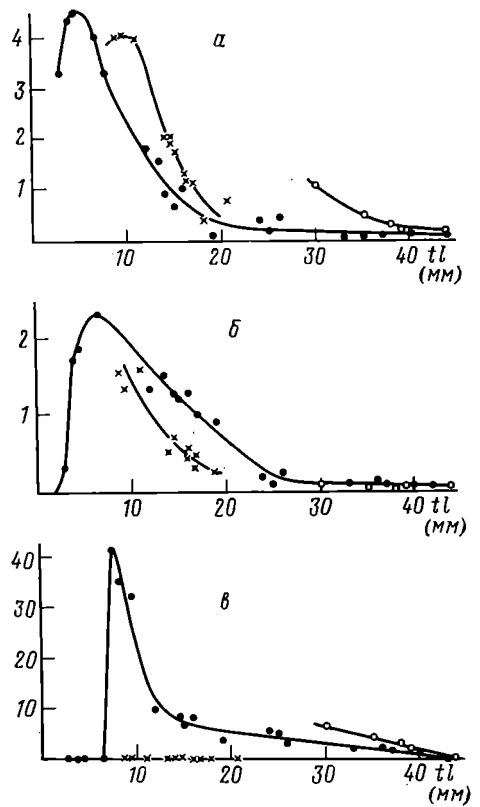


Рис. 2

Рис. 1. Зависимость скорости изменения признаков (v) от длины панциря (tl): а — *pl*, б — *ff*, в — *ppw*. 1 — *Brisaster latifrons*, 2 — *B. fragilis*, 3 — *Hemiaster akkaptschigensis*. По вертикальной оси откладывается v , % на 1 мм прироста tl . Для удобства через точки проведены линии, обозначения признаков приведены в тексте

Рис. 2. Зависимость скорости изменения признаков (v) от длины панциря (tl): а — *are*, б — *lp*, в — *ppd*. По вертикальной оси откладывается v , % на 1 мм прироста tl . Для удобства через точки проведены линии. Обозначения видов как на рис. 1, обозначения признаков приведены в тексте

где a — морфологический признак, t — возраст организма [2]. В качестве показателя возраста мы использовали длину панциря (tl). Величину $\frac{da}{dt}$ можно вычислять как производную функции $a(tl)$. В нашем случае этот способ неприменим, поскольку для большинства признаков функция $a(tl)$ неизвестна, а определение ее для всех 24 признаков потребовало бы чрезвычайно громоздких вычислений [3]. Поэтому мы применяли другой способ определения v с использованием формулы

$$v = \frac{2 \cdot 100}{a_2 + a_1} \cdot \frac{|a_2 - a_1|}{|tl_2 - tl_1|}, \quad (2)$$

где $(a_2 + a_1)/2$ — среднее значение признака на рассматриваемом интервале tl , a_1 — среднее значение признака в возрастной группе со средним значением длины панциря tl_1 , a_2 — среднее значение признака в возрастной группе со средней длиной панциря tl_2 . Формула (2) аналогична формуле (1) и при этом позволяет работать не с теоретической кривой $a(tl)$, а непосредственно с эмпирическими парами значений a и tl . Недостатком формулы (2) является заключенное в ней предположение о линейном изменении признака при росте панциря от tl_1 до tl_2 , однако при небольших значениях разности $tl_2 - tl_1$ этим можно пренебречь. На примере одного из признаков было проведено сравнение результатов, получаемых по формулам (1) и (2). Ранее сообщалось, что для *H. akkaptschigensis* $ap = 5,7 + 10,3 \ln(tl)$ с высоким коэффициентом корреляции [3]. Подставив это вы-

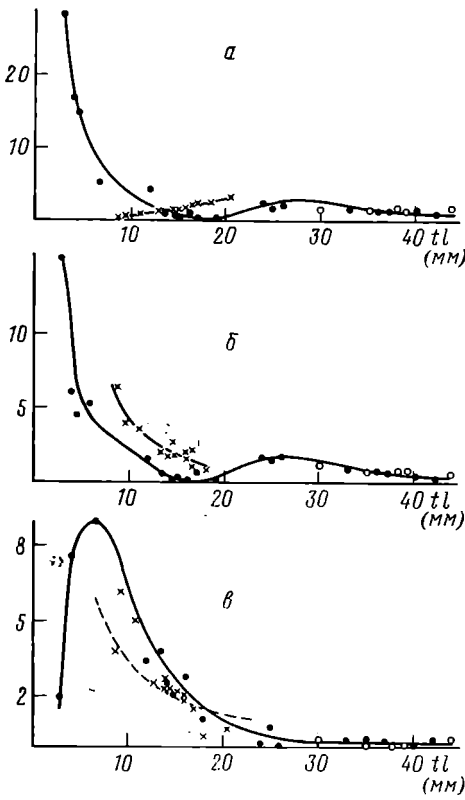


Рис. 3

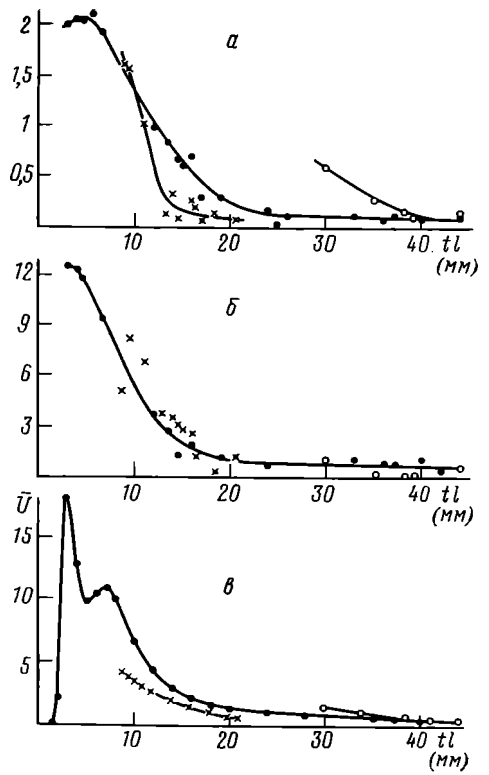


Рис. 4

Рис. 3. Зависимости скорости изменения признаков (v) от длины панциря (tl): $a - wIII$, $б - ah$, $в - ap$. По вертикальной оси откладывается v , % на 1 мм прироста tl . Для удобства через точки проведены линии. Пунктиром показана теоретическая кривая, построенная по формуле $v = 100/5,7 + 10,3 \cdot \ln(tl) \cdot 10,3/tl$ (см. объяснения в тексте). Обозначения видов, как на рис. 1, обозначения признаков приведены в тексте (с. 49)

Рис. 4. Зависимость скорости изменения признаков (v) и общей скорости морфогенеза (\bar{v}) от длины панциря (tl), $a - tw$, $б - apw$, $в - \bar{v}$. По вертикальной оси откладывается v (\bar{v}), % на 1 мм прироста tl . Для удобства через точки проведены линии. Обозначения видов, как на рис. 1, обозначения признаков приведены в тексте (с. 49)

ражение в формулу (1), получаем:

$$v = \frac{100}{5,7 + 10,3 \ln(tl)} \cdot \frac{10,3}{tl}.$$

Построив по этой формуле график зависимости $v(tl)$, мы сравнили его с точками, полученными по формуле (2) (рис. 3, в). Как видно на рис. 3, в, эмпирические точки достаточно точно совпадают с теоретической кривой. Более того, имеющиеся расхождения представляют собой не столько результат случайных отклонений, сколько отражение того небольшого несоответствия, которое имеется между кривой $ap = 5,7 + 10,3 \ln(tl)$ и эмпирическими парами значений ap и tl [3]. Таким образом, результаты, полученные с использованием формулы (2), достаточно точно отражают реальную динамику изменения $v(tl)$.

Общая скорость морфогенеза (\bar{v}) вычислялась как среднее из скоростей изменения всех рассмотренных признаков. Общий объем изменений, которые признак претерпевает за время постларвального развития (обозначается S), определялся как площадь, заключенная между графиком зависимости $v(tl)$ и горизонтальной координатной осью:

$$S = \int_{tl_{\min}}^{tl_{\max}} v \cdot dtl.$$

Связь таксономического ранга признаков с их динамическими параметрами и изменчивостью у *Brisaster latifrons* (средние значения по группам признаков)

Признаки	Таксономический ранг	<i>tl</i> начала стадии, мм		Общий объем изменений, %	Размах индивидуальной изменчивости (\pm процент к среднему)
		возрастания	стабилизации		
<i>as, ppd, apd, pp, dIII, wIII, pf, ppe, prw, ape</i>	Видовые (апomorphicные признаки вида)	4,0	21,3	170	31,5
<i>nd, ar, arw, ff, h, l</i>	Родовые (апomorphicные признаки рода)	2,7	17,7	112	22,3
<i>ps, lp, tw, pl, ah, plw, aw, psw</i>	Семейственные и выше (плезиomorphicные признаки вида)	2,3	15,0	38	17,6

Динамика морфогенеза *B. latifrons* (рис. 1–4). Проведенное исследование показало, что скорость изменения (v) всех или почти всех признаков *B. latifrons* меняется в онтогенезе сходным образом. По характеру изменения v в развитии каждого признака можно выделить ряд стадий.

1. *Латентная стадия*. В самом начале постларвального развития v равно нулю у всех или почти всех исследованных признаков. Это означает, что ювенильная особь *B. latifrons*, близкая морфологически к правильным морским ежам [3], начинает приобретать черты неправильных морских ежей лишь спустя некоторое время после окончания метаморфоза. Для части признаков латентная стадия не была выявлена непосредственно. Это, возможно, объясняется тем, что у этих признаков латентная стадия завершается при tl менее 2,5–3 мм, а имеющийся материал не позволяет определять скорость их изменения при столь малых размерах панциря. По аналогии с другими, коррелирующими или аналогичными признаками, у которых латентный период выявлен непосредственно, мы предполагаем, что у остальных признаков такой период также имеется, но сдвинут на более ранние стадии развития. Латентная стадия завершается при tl от 2(?) до 6,7 мм.

2. *Стадия возрастания v* . После окончания латентной стадии v начинает быстро, иногда скачкообразно расти. Этот рост постепенно замедляется при приближении v к максимальному значению. Завершение этой стадии у разных признаков происходит при tl от 2,5(?) до 6,9 мм.

3. *Стадия максимума v* . За начало и конец этой стадии условно приписываются те значения tl , при которых v составляет 95% от максимального. Стадия обычно тем продолжительнее, чем меньше само максимальное значение v . Завершается стадия при tl от 3 до 8,4 мм.

4. *Стадия убывания v* . Темп снижения v вначале возрастает, затем уменьшается. Стадия убывания переходит в стадию стабилизации при tl от 5 до 34 мм.

5. *Стадия стабилизации*. Это наиболее продолжительная стадия, соответствующая периоду морфогенетической зрелости организма по данному признаку. Величина v стабилизируется на близком к нулю уровне. За начало этой стадии условно принимается значение tl , после которого дальнейшее уменьшение v не превышает 5% от v максимального.

У шести признаков ($h, arw, prw, wIII, ah, aw$) уже после наступления стадии стабилизации наблюдается новое увеличение скорости изменений. Это связано с тем, что эти признаки, закончив изменения в сторону увеличения, начинают изменяться в противоположном направлении, т. е. уменьшаться относительно длины панциря [3]. Второй пик скорости во много раз ниже первого.

Исследованные признаки различаются по длительности и времени начала и конца стадий, а также по общему объему изменений (S) (табл. 1),

причем эти различия определенным образом связаны со временем появления признаков в филогенезе. Исследованные 24 признака можно подразделить на три группы по времени их появления в процессе исторического развития. В первую группу входят апоморфные признаки вида, сформировавшиеся не ранее момента обособления *V. latifrons* от других видов рода. Сюда относятся признаки, по которым этот вид отличается от большинства остальных видов: *as*, *ape*, *apd*, *pp*, *pre*, *ppw*, *ppd*, *wIII*, *dIII*, *pf* [1]. Вторую группу составляют апоморфные признаки рода *Brisaster*. Эти признаки используются для систематики на родовом уровне, они сформировались не ранее момента возникновения данного рода. Ко второй группе относятся *h*, *ap*, *apw*, *ff*, *nd*, *l*. Третью группу образуют плезиоморфные признаки рода (*tw*, *ah*, *aw*, *ps*, *psw*, *lp*, *pl*, *plw*). Оказалось, что если расположить признаки в порядке их возникновения в филогенезе, то в этом ряду будут наблюдаться следующие изменения (табл. 1): 1) увеличивается латентный период, 2) начало стадии стабилизации сдвигается на более поздние этапы развития, 3) увеличивается общий объем изменений признака. Обнаруженные закономерности можно интерпретировать в виде следующих правил: 1) признаки, позже других сформировавшиеся в филогенезе, в онтогенезе обычно тоже формируются позже других, и наоборот; 2) признаки, поздно сформировавшиеся в филогенезе, обычно претерпевают наибольшие изменения в онтогенезе, и наоборот. Первое правило, очевидно, представляет собой форму проявления биогенетического закона. Второе, по-видимому, отражает тот факт, что наиболее общей прогрессивной тенденцией филогенеза спатангоидных морских ежей является тенденция к нарастанию морфологических отличий от правильных морских ежей. Поэтому, чем позже в филогенезе закончилось формирование какого-либо признака, тем больше вероятность того, что отличия по этому признаку от правильных морских ежей будут максимальными (признак эволюционировал дольше и, следовательно, имел больше времени для накопления морфологических отличий от исходного состояния).

Анализ численных данных, приведенных в работе [1], позволил выявить еще одну закономерность, имеющую определенную связь с вышеуказанными: чем позже сформировался признак в филогенезе, тем больше размах индивидуальной изменчивости по этому признаку. Это правило, очевидно, объясняется тем, что «молодые» признаки меньший период времени находились под действием стабилизирующего отбора.

Выявленные закономерности помимо чисто теоретического интереса представляют также и практический интерес для специалистов в области систематики, так как позволяют давать предварительную оценку таксономического ранга признаков и времени их появления в филогенезе.

График на рис. 4, в показывает, как меняется с возрастом общая скорость морфогенеза (\bar{v}). В самом начале постларвального развития имеется период изометрического роста ($\bar{v}=0$). Затем морфология развивающегося морского ежа начинает бурно меняться (\bar{v} скачкообразно возрастает). Первый пик \bar{v} соответствует выходу перипрокта из апикального поля, быстрому росту заднего сектора аборальной части панциря, возникновению и быстрому развитию задних петалей. Затем скорость морфогенеза начинает снижаться. При $tl=5-7$ мм происходит небольшое увеличение \bar{v} , обусловленное началом углубления передних и задних петалей и переднего амбулакра. В ходе дальнейшего развития скорость морфогенеза снижается, асимптотически приближаясь к нулю. Это означает, что происходит постепенный переход от аллометрического роста к изометрическому. Из рис. 4, в видно, что основная масса морфологических изменений в постларвальном развитии *V. latifrons* приходится на отрезок от $tl=2$ мм до $tl=20-25$ мм.

Таким образом, график зависимости $\bar{v}(tl)$ дает обобщающую картину динамики морфогенеза вида. Использование таких графиков в систематике и эволюционных исследованиях может оказаться весьма полезным, так как даст возможность сравнивать между собой онтогенезы различных видов.

Динамика морфогенеза *V. fragilis* (рис. 1-4). Имеющийся материал по этому виду позволяет определять скорости изменения при-

наков только на небольшом отрезке развития — при $tl=30-44$ мм. Для большинства признаков *V. fragilis* на этом отрезке значение v близко к нулю (т. е. эти признаки находятся в стадии стабилизации) и существенно не отличается от соответствующих значений *V. latifrons*. Пять признаков ($dIII$, apd , ppd , ape , ppw) при $tl=30-40$ мм у *V. fragilis* меняются быстрее, чем у *V. latifrons*, при $tl=40-44$ мм это различие сглаживается. Это означает, что перечисленные признаки позже вступают в стадию стабилизации, т. е. их формирование у *V. fragilis* сдвинуто на более поздние стадии развития по сравнению с *V. latifrons*. Поскольку четыре из этих признаков связаны с петалоцидами, можно говорить о задержке развития петалоидов *V. fragilis*. Эта задержка, возможно, объясняется тем, что *V. fragilis* обитает в более высоких широтах, чем *V. latifrons*, и поэтому имеет более низкую скорость метаболизма и нуждается в меньшем количестве кислорода [9]. Один признак (nd) у *V. fragilis* при $tl=30-40$ мм изменяется медленнее, чем у *V. latifrons*, т. е. формирование этого признака у *V. fragilis* сдвинуто на более ранние стадии развития. Перечисленные различия отражаются и на графике общей скорости морфогенеза (\bar{v}): у *V. fragilis* при $tl=30-40$ мм морфогенез идет быстрее, чем у *V. latifrons*, а при дальнейшем росте это различие исчезает (рис. 4, ϵ), что отражает более позднее развитие петалоидов у *V. fragilis*. Поскольку петалоиды и передний амбулак у *V. fragilis* начинают углубляться позже, чем у *V. latifrons* [3], второй максимум \bar{v} , по-видимому, наблюдается у *V. fragilis* не при $tl=6-8$ мм, как у *V. latifrons*, а при $tl=15-20$ мм. Наличие у двух весьма близких по морфологии видов существенных различий в динамике морфогенеза говорит о том, что величины v и \bar{v} и характер их изменения в онтогенезе можно с успехом применять в систематике.

Динамика морфогенеза *Hemiaster akkapschigensis* (рис. 1—4) Имеющийся материал по этому виду позволяет определять скорости изменения признаков при $tl=8-21$ мм. При сравнении динамики морфогенеза *H. akkapschigensis* и видов рода *Brisaster* необходимо учитывать различие в максимальных размерах панциря (около 25 мм у *H. akkapschigensis*, около 80 мм у *Brisaster*). По-видимому, признаки *H. akkapschigensis* проходят в своем развитии те же стадии, что и признаки *V. latifrons*. Отрезок развития от $tl=8$ мм до $tl=21$ мм включает стадии убывания и стабилизации у всех признаков, а у трех — также и стадию максимума. Динамика морфогенеза *H. akkapschigensis* существенно отличается от таковой *V. latifrons* по длительности стадий, времени их начала и конца, а также по общему объему изменений (s). В многообразии имеющих различий следует выделить два наиболее существенных момента. Первое важное отличие заключается в том, что формирование большинства признаков у *H. akkapschigensis* происходит на более поздних стадиях онтогенеза, чем у *V. latifrons*. Это подтверждается следующими фактами. Во-первых, в развитии почти всех признаков *H. akkapschigensis* стадия стабилизации наступает позже, чем у *V. latifrons* (у первого вида — при достижении 60—80% максимальной длины панциря, у второго — 6,3—42% таковой). Более позднее наступление стадии стабилизации у *H. akkapschigensis* отмечено для признаков ppw , tw , ps , lp , ap , aw , l , psw , ff , h , pl , pp , ppe , pf , arw , ape , $dIII$. Естественно, продолжительность стадии стабилизации у *H. akkapschigensis* меньше, чем у *V. latifrons*. Во-вторых, у *H. akkapschigensis* позднее начинается стадия убывания (имеющийся материал позволил выявить эту закономерность только у шести признаков — ppw , tw , ps , arw , ape , $dIII$, но вполне возможно, что она имеется и в развитии значительной части остальных признаков). В-третьих, у *H. akkapschigensis* величина \bar{v} на стадии убывания уменьшается обычно более постепенно, чем у *V. latifrons*, т. е. кривая $\bar{v}(tl)$ менее вогнутая и в левой части более пологая. Эта закономерность проявляется в развитии следующих признаков: l , psw , ff , h , pl , pp , ppe , pf , ah , aw . Позднее наступление стадии стабилизации и более постепенное уменьшение скорости морфогенеза на стадии убывания хорошо видны и на графике $\bar{v}(tl)$ (рис. 4, ϵ). Все это означает, что у *H. akkapschigensis* изменения, происходящие во время постларвального развития, более равномерно распределены во времени, чем

у *V. latifrons*. У второго вида все основные морфологические преобразования завершаются на ранней стадии развития (при достижении примерно 32% максимальной длины панциря), а у первого — на весьма поздней (около 76% максимальной длины панциря). Поскольку *H. akkaptschigensis* — форма значительно более древняя и примитивная, чем *V. latifrons*, можно предположить, что в эволюции спатангоидов имелась тенденция к перемещению основной массы морфологических изменений постларвального развития на все более ранние его стадии. Эта тенденция аналогична процессу эмбрионизации развития. Хотя такое предположение представляется вполне вероятным, подтвердить его смогут только исследования обширного нового материала как по современным, так и по ископаемым спатангоидам.

Второе существенное отличие динамики морфогенеза *H. akkaptschigensis* от таковой *V. latifrons* заключается в том, что общий объем изменений, претерпеваемых признаками в процессе развития, у первого вида меньше, чем у второго. Это подтверждается следующими фактами. Во-первых, три признака (*apd*, *ppd* и *nd*) у *H. akkaptschigensis* в процессе постларвального развития вообще не меняются, оставаясь у взрослых особей в том же состоянии, что и у только закончивших метаморфоз. Во-вторых, 11 признаков ²³*H. akkaptschigensis* (*lp*, *ap*, *ff*, *h*, *pl*, *pp*, *ppe*, *pf*, *apd*, *ppd*, *nd*) на всем протяжении исследованного отрезка развития изменяются медленнее, чем соответствующие признаки *V. latifrons*, и только 4 (*l*, *psw*, *ah*, *aw*) на всем протяжении этого отрезка изменяются быстрее. В-третьих, у всех трех признаков *H. akkaptschigensis*, у которых стадия максимума находится в пределах исследованного отрезка развития (*apw*, *ape*, *dIII*), максимальное значение v меньше, чем у соответствующих *V. latifrons*. Общая скорость морфогенеза (рис. 4, *e*) у *H. akkaptschigensis* на всем исследованном отрезке развития значительно меньше, чем у *V. latifrons*. Нам неизвестна левая часть кривой $\bar{v}(tl)$ для *H. akkaptschigensis*, однако косвенные данные говорят о том, что и на этом неизвестном участке величина \bar{v} у этого вида не превышает таковую *V. latifrons*. Во-первых, очевидно, что у *H. akkaptschigensis* отсутствует второй пик \bar{v} . Этот пик у *V. latifrons* определяется в основном быстрыми изменениями признаков, которые у *H. akkaptschigensis* в ходе постларвального развития вообще не меняются (*apd*, *ppd*, *nd*) или меняются весьма медленно (*dIII*). Первый пик \bar{v} , определяемый у *V. latifrons* выходом перипрокта из апикального поля и быстрым развитием задних петалей, должен присутствовать и у *H. akkaptschigensis*, но максимальное значение \bar{v} у этого вида, скорее всего, меньше, так как в целом задние петали у него развиты слабее, чем у *V. latifrons*. Следовательно, величина \bar{v} у *H. akkaptschigensis* на протяжении всего постларвального развития, по-видимому, меньше, чем у *V. latifrons*. Это означает, что и величина S у первого вида меньше. Этот вывод хорошо согласуется с тем фактом, что морфология хемиастерид в целом примитивнее, чем морфология схизастерид, т. е. хемиастериды морфологически меньше отличаются от правильных морских ежей. Так как постларвальное развитие всех спатангоидов, вероятно, начинается со стадии, на которой их морфология близка к таковой правильных морских ежей [3], то в процессе постларвального развития строение примитивных *Spatangoida* должно меняться меньше, а продвинутых — больше.

В заключение следует перечислить основные методологические выводы, вытекающие из данной работы. Мы постарались показать, что исследование динамики морфогенеза открывает большие перспективы перед эхипологией. Величины v , \bar{v} и S могут использоваться наряду с традиционно применяемыми признаками для разрешения спорных вопросов систематики. Они могут также использоваться для предварительной оценки таксономического ранга признаков и времени их появления в филогенезе. С их помощью, по-видимому, можно отличать более примитивные формы от более продвинутых; они позволяют выявлять формы, возникшие неотеническим путем [2]. Наконец, величины v и \bar{v} позволяют существенно расширить наши знания об индивидуальном развитии спатангоидов, а также сравнивать между собой онтогенезы разных видов и использовать результаты

таких сравнений в эволюционных построениях. Используемые в настоящей работе методы применимы и к другим группам животных, в том числе ископаемых.

Авторы благодарят А. Н. Соловьева, А. Н. Миронова за предоставленный материал и ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Марков А. В.* Видовой состав рода *Brisaster* (Echinoidea) // Зоол. журн. 1989. Т. 58. № 11. С. 86–93.
2. *Марков А. В.* Систематическое положение, морфология и развитие морского ежа *Schizaster burlensis* Bajarunas (Spatangoida, Schizasteridae) из эоцена Мангышлака // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989. С. 189–195.
3. *Марков А. В., Кушлина В. Б.* Постларвальное развитие некоторых морских ежей-спатангоидов // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 60–68.
4. *Gordon I.* The development of the calcareous test of the *Echinocardium cordatum* // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 1927. V. 215. P. 255–313.
5. *Kermak K. A.* A biometrical study of *Micraster coranguinum* and *M. (Isomicraster) senonensis* // Phill. Trans. Royal Soc. London B. 1954. V. 237. P. 375–428.
6. *Mortensen T.* Echinoidea // The Danish Ingolf Expedition. V. 2. Copenhagen, 1907. P. 200.
7. *Mortensen T.* The Echinoidea of the Swedish South Polar Expedition. V. 4. Stockholm, 1910. P. 114.
8. *Mortensen T.* A Monograph of the Echinoidae. V. 5. Pt 2. Copenhagen, 1951. P. 593.
9. *Smith A.* Echinoid Palaeobiology. L., 1984. P. 190.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
29.III.1989

УДК 565.726.5:551.736/761/762

© 1990 г.

СТОРОЖЕНКО С. Ю.

**НОВЫЕ ИСКОПАЕМЫЕ ГРИЛЛОБЛАТТИДОВЫЕ НАСЕКОМЫЕ
(INSECTA, GRYLLOBLATTIDA: BLATTOGRYLLIDAE,
GEINITZIIDAE) ИЗ ПЕРМИ И МЕЗОЗОЯ АЗИИ**

Описаны новые для науки 5 родов и 10 видов семейства Blattogryllidae и 1 вид семейства Geinitziidae.

Настоящая статья является результатом обработки гриллоблаттидовых насекомых (Insecta, Grylloblattida) двух семейств — Blattogryllidae и Geinitziidae из верхней перми, триаса и юры азиатской части СССР. Отпечатки из триасового местонахождения Джяйлоучо сильно искажены постседиментационной деформацией породы, в связи с чем расчетная длина отпечатка определялась по методике, предложенной А. П. Расницыным [1], причем отношение длины крыла к его ширине у недеформированных экземпляров семейства Blattogryllidae равно в среднем 3,15. Весь материал, включая голотипы, хранится в Палеонтологическом институте АН СССР. Автор признателен Расницыну за предоставление материала.

СЕМЕЙСТВО BLATTOGRYLLIDAE RASNITSYN, 1976

Род *Protoblattogryllus* Storozhenko, gen. nov.

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

Д и а г н о з. Глазки расположены треугольником на уровне середины сложных глаз. Передние крылья с Sc, впадающей в C в вершинной четверти крыла. RS отходит от R в передней четверти крыла, двухветвистый, ветви направлены к вершине крыла. Ствол M в основании целиком слит с CuA, разделяется на MA и MP приблизительно на уровне или дистальнее ответвления RS от R; MA с двумя-тремя ветвями; MP с одной-тремя обычно десклеротизованными в средней части крыла ветвями. CuA₁ с двумя-тремя ветвями; CuA₂ и CuP простые. A₁ с одной-двумя ветвями, A₂ двухветвистая. Поперечные жилки во всех полях простые, прямые; в поле между CuA и CuP косые, изогнутые.

Видовой состав. Три вида из верхней перми и среднего или верхнего триаса Средней Азии.

С р а в н е н и е. От ранее известных родов Blattogryllus Rasnitsyn, 1976, Dorniella Vode, 1953 и Baharellus Storozhenko, 1988 отличается наличием общего ствола M, впадающего в CuA; от Parablattogryllus Storozhenko, 1988 — не склеротизованным передним краем крыла, а от Blattogryllulus Storozhenko, 1988 — двухветвистым RS, передние ветви которого направлены к вершине крыла. По делению M на MA и MP приблизительно на уровне ответвления RS от R близок к Mesoblattogryllus gen. nov., отличаясь отсутствием свободного основания M и меньшим числом жилок в RS и MA.

***Protoblattogryllus zajsanicus* Storozhenko, sp. nov.**

Н а з в а н и е вида от оз. Зайсан.

Г о л о т и п — ПИН, № 2781/23, голова и переднее крыло; Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, р. Караунгур в хр. Саур, местонахождение Караунгур; верхняя пермь, акколканская свита.

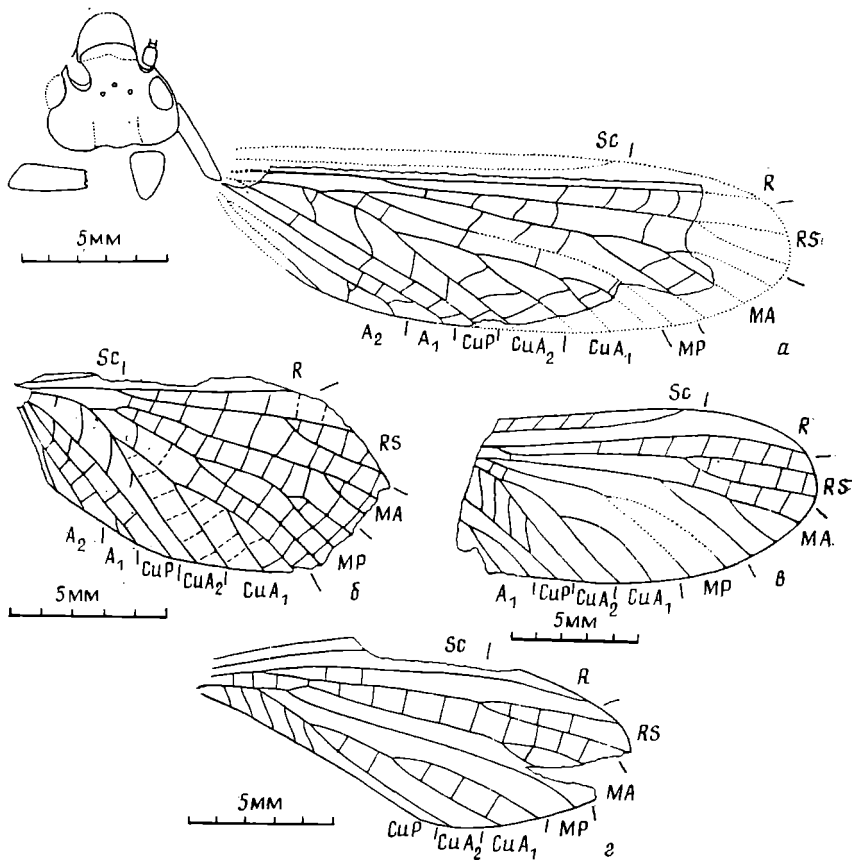


Рис. 1. Виды рода *Protoblattogryllus* gen. nov.: а — *P. zaisanicus* sp. nov., голотип № 2781/23, голова и переднее крыло; б, в — *P. asiaticus* sp. nov.; б — голотип № 2555/848, крыло; в — паратип № 2555/786, дистальная часть крыла; г — *P. abruptus* sp. nov., голотип № 2240/2148, крыло

Описание (рис. 1, а). Длина головы (включая лабрум) в 1,1 раза больше ее наибольшей ширины за глазами. Голова грубо пунктированная, остальные части тела более или менее гладкие. Бедра и голени без шипов и шпор. Переднее крыло без рисунка, жилки темные. М делится на МА и МР чуть проксимальнее отделения RS от R; МР простая, десклеротизованная в средней части крыла. А₁ простая. Поперечные жилки в поле между CuA и CuP косые, иногда Y-образные.

Размеры, мм: длина головы 4,6, передней голени 3,1, средней голени 3,8, переднего крыла 19,0.

Сравнение. От других видов рода отличается делением М на МА и МР чуть проксимальнее ответвления RS от R.

Материал. Голотип и паратип № 2781/219 из того же местонахождения.

Protoblattogryllus asiaticus Storozhenko, sp. nov.

Голотип — ПИН, № 2555/848, крыло; Киргизская ССР, Баткенский р-н, урочище Мадыген, местонахождение Джаялоучо; средний или верхний триас, мадыгенская свита.

Описание (рис. 1, б, в). М делится на МА и МР на уровне ответвления RS от R; МР с двумя-тремя ветвями. А₁ двухветвистая. Поперечные жилки в поле между CuA и CuP косые, S-образно изогнутые.

Размеры, мм: длина крыла 17,5—18,0.

Сравнение. От других видов рода отличается делением М на уровне ответвления RS от R и ветвящейся МР.

Материал. Голотип и паратип № 2555/786 из того же местонахождения.

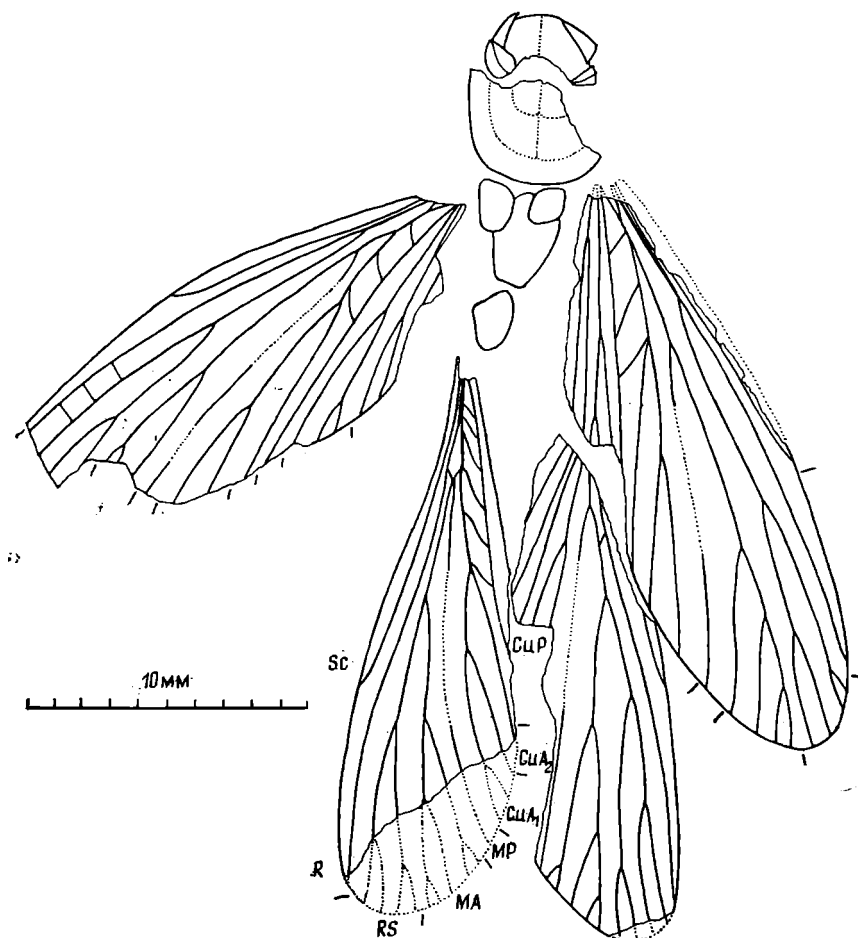


Рис. 2. *Mesoblattogryllus intermedius* sp. nov., голотип № 2555/984, общий вид

***Protoblattogryllus abruptus* Storozhenko, sp. nov.**

Название вида *abruptus* лат.— отрывочный.

Голотип — ПИН, № 2240/2148, крыло; Киргизская ССР, Баткенский р-н, урочище Мадыген, местонахождение Джыйлоучо; средний или верхний триас, мадыгенская свита.

Описание (рис. 1, 2). М делится на МА и МР дистальнее ответвления RS от R; МР простая. Поперечные жилки в поле между CuA и CuP косые, слабо изогнутые.

Размеры, мм: длина крыла 16,2.

Сравнение. От других видов рода отличается делением М на МА и МР дистальнее ответвления RS от R.

Материал. Голотип.

Под *Mesoblattogryllus* Storozhenko, gen. nov.

Типовой вид — *M. intermedius* sp. nov.

Диагноз. Переднее крыло. Sc умеренно длинная, впадает в C на уровне начала ветвления RS. RS отделяется от R в передней четверти крыла, с четырьмя ветвями, делящимися дихотомически и направленными к вершине крыла. Ствол М в основании крыла на значительном протяжении слит с CuA, но сохраняет свое основание; разделяется на МА и МР на уровне или дистальнее ответвления RS от R; МА четырехветвистая, МР простая, десклеротизованная в средней части крыла. А₁ имеет три ветви, А₂ — две, CuA — три ветви, CuP простая. Поле между CuA и CuP

с косыми поперечными жилками, в остальных полях поперечные жилки выражены слабо. Заднее крыло сходно с передним, но на значительном протяжении выражен анастомоз между RS и MA. MA трехветвистая, передние и задние ветви ее с коротким развилком на конце.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Близок с одной стороны к *Protoblattogryllus* gen. nov., отличия от которого указаны выше, а с другой — к *Megablattogryllus* gen. nov., от которого отличается ветвящимся дихотомически RS и большим числом ветвей MA.

Mesoblattogryllus intermedius Storozhenko, sp. nov.

Название вида *intermedius* лат.—находящийся посреди.

Голотип — ПИН, № 2555/984, голова, грудь и крылья; Киргизская ССР, Баткенский р-н, урочище Мадыген, местонахождение Джайлоучо; средний или верхний триас, мадыгенская свита.

Описание (рис. 2). Задняя часть головы грубо пунктированная. Переднеспинка с широкими цельными закраинами. Мембрана крыла покрыта короткими густыми волосками.

Размеры, мм: длина переднеспинки 4,3, ширина переднеспинки 5, длина крыла 21,4.

Материал. Голотип.

Под *Megablattogryllus* Storozhenko, gen. nov.

Типовой вид — *M. magister* sp. nov.

Диагноз. Переднее крыло. Sc длинная, достигает вершины крыла. RS отделяется от R в передней трети или четверти крыла, с тремя—пятью простыми ветвями (иногда, у *M. magister*, две вершинные ветви делятся надвое дихотомически), направленными к вершине и заднему краю крыла гребенчато. Ствол M в основании крыла на значительном протяжении слит с CuA, но сохраняет свое основание; разделяется на MA и MP проксимальнее ответвления RS от R. MA одно-двухветвистая, MP простая, иногда десклеротизованная в средней части крыла. CuA трехветвистая, CuP простая. A₁ двухветвистая, A₂ трехветвистая. Поперечные жилки в большинстве полей ветвятся и образуют ячейки, поле между CuA и CuP с косыми S-образно изогнутыми поперечными жилками. Заднее крыло сходно с передним, но ясно выражен анастомоз между RS и MA.

Видовой состав. Три вида из среднего или верхнего триаса Южной Ферганы.

Сравнение. Близок к *Microblattogryllus* gen. nov. и *Anoblattogryllus* gen. nov. От первого отличается ветвящимся RS, а от второго — простой CuA₁ и наличием рядов ячеек в большинстве полей.

Megablattogryllus magister Storozhenko, sp. nov.

Название вида *magister* лат.—начальник.

Голотип — ПИН, № 2240/1859, переднее крыло; Киргизская ССР, Баткенский р-н, урочище Мадыген, местонахождение Джайлоучо; средний или верхний триас, мадыгенская свита.

Описание (рис. 3, а—е). Анастомоз M+CuA выражен на значительном протяжении. RS имеет пять простых ветвей, но иногда две вершинные ветви делятся надвое дихотомически. MA простая. Поперечные жилки в полях между RS, M и CuA образуют ячейки в два-три ряда по всей длине поля.

Размеры, мм: длина крыла 47,0—50,0.

Сравнение. От других видов рода отличается крупными размерами и наличием двух-трех рядов ячеек в большинстве полей.

Материал. Кроме голотипа три отпечатка изолированных крыльев — паратипы № 2240/1805, 2240/1974, 2555/691 из того же местонахождения.

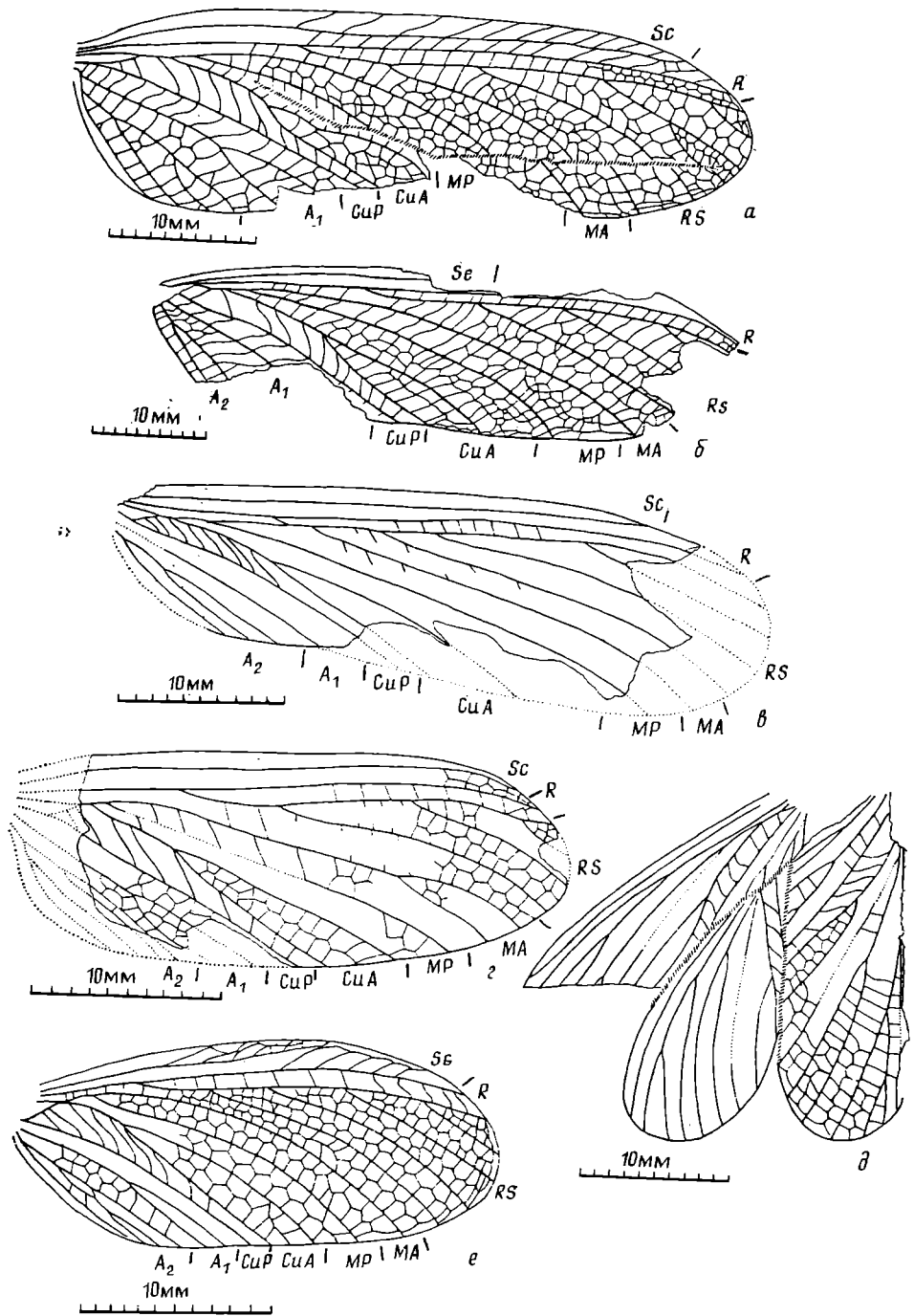


Рис. 3. Виды рода *Megablattogryllus* gen. nov.: *a-e* — *M. magister* sp. nov.: *a* — голотип № 2240/1859, переднее крыло; *b* — паратип № 2240/1805, переднее крыло; *c* — паратип № 2555/691, заднее крыло; *z, d* — *M. austerus* sp. nov., *z* — голотип № 2785/2178, переднее крыло; *d* — паратип № 2555/727, крылья; *e* — *M. pinguis* sp. nov., голотип № 2785/2124, переднее крыло

***Megablattogryllus austerus* Storozhenko, sp. nov.**

Название вида *austerus* лат. — неяркий.

Голотип — ПИН, № 2785/2178, переднее крыло; Киргизская ССР, Баткенский р-н, урочище Мадыген, местонахождение Джайлоучо; средний или верхний триас, мадыгенская свита.

Описание (рис. 3, *z, d*). Анастомоз $M+CuA$ выражен на незначительном расстоянии. *RS* имеет три-четыре простых ветви, *MA* — две ветви.

Поля между RS, MA и MP в середине крыла с простыми поперечными жилками, в вершине крыла — с двойным рядом ячеек.

Размеры, мм: длина крыла 29,0—32,0.

Сравнение. От других видов рода отличается двухветвистой MA и тремя—четырьмя ветвями в RS.

Материал. Голотип и паратип № 2555/727 из того же местонахождения.

Megablattogryllus pinguis Storozhenko, sp. nov.

Название вида *pinguis* лат. — толстый.

Голотип — ПИН, № 2785/2121, переднее крыло; Киргизская ССР, Баткенский р-н, урочище Мадыген, местонахождение Джэйлоучо; средний или верхний триас, мадыгенская свита.

Описание (рис. 3, e). Анастомоз M+CuA выражен на незначительном протяжении. RS имеет пять простых ветвей. MA простая. Поля между RS, MA и MP с двойным рядом ячеек по всей длине.

Размеры, мм: длина крыла 29,0.

Сравнение. Близок к *M. austerus* sp. nov., отличаясь простой MA и пятью ветвями в RS.

Материал. Голотип и паратип № 2069/1403 из того же местонахождения.

Под Microblattogryllus Storozhenko, gen. nov.

Типовой вид — *M. variabilis* sp. nov.

Диагноз. Переднее крыло. Sc длинная, но не достигает вершины крыла. RS ответвляется от R незначительно проксимальнее середины крыла, простой, впадает в вершину крыла. Ствол M в основании целиком слит с CuA, разделяется на MA и MP значительно проксимальнее ответвления RS от R. MA трех-четырёхветвистая, MP простая. CuA трехветвистая, CuP простая, слабоизогнутая. A₁ одно-двухветвистая, A₂ простая. Поперечные жилки простые, прямые; в поле между CuA и CuP косые, слабо S-образно изогнутые. Заднее крыло сходно с передним, но MA двух-трехветвистая

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Близок к *Megablattogryllus* gen. nov., но отличается простым RS и полным слиянием стволов M и CuA в основании крыла.

Microblattogryllus variabilis Storozhenko, sp. nov.

Название вида *variabilis* лат. — изменчивый.

Голотип — ПИН, № 2555/744, переднее крыло; Киргизская ССР, Баткенский р-н, урочище Мадыген, местонахождение Джэйлоучо; средний или верхний триас, мадыгенская свита.

Описание (рис. 4, a—z). Анастомоза между RS и MA нет, имеются лишь одна-две крепкие поперечные жилки.

Размеры, мм: длина крыла 9,7—17,8.

Материал. Голотип и 13 паратипов: №№ 2240/1826, 2240/1864, 2240/2145, 2240/2151, 2240/2152, 2069/1714, 2555/674, 2555/770, 2555/777, 2555/830, 2555/833, 2785/2136, 2785/2171 из того же местонахождения.

Под Anoblattogryllus Storozhenko, gen. nov.

Типовой вид — *A. fundatus* sp. nov.

Диагноз. Переднее крыло. Sc длинная, почти достигает вершины крыла. RS отходит от R в передней трети крыла, имеет три ветви, направленные к вершине крыла. Ствол M в основании крыла на значительном протяжении слит с CuA; MA и MP разделяются в точке, лежащей на CuA; MA двухветвистая, MP двухветвистая. CuA трехветвистая, CuP простая, почти прямая. A₁ не менее чем трехветвистая, в A₂ не меньше двух ветвей. Поперечные жилки во всех полях простые, прямые; в поле между CuA и CuP косые и слабоизогнутые.

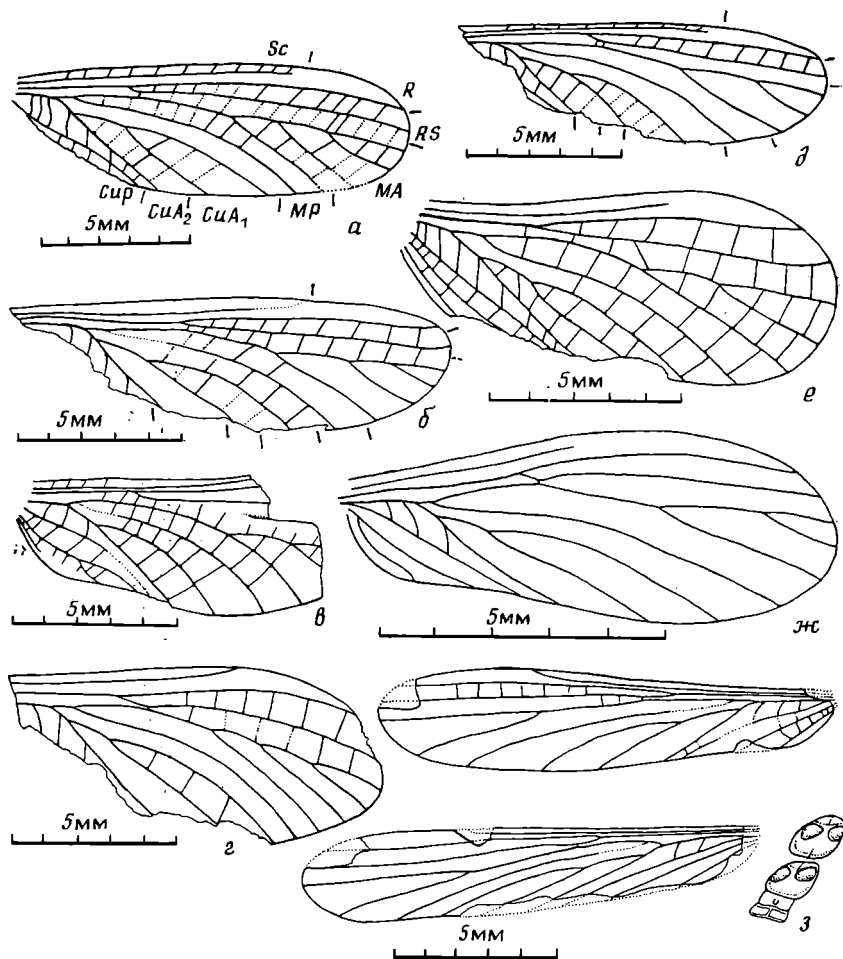


Рис. 4. *Microblattogryllus variabilis* sp. nov.; а-д — передние крылья; а — голотип № 2555/774; б — паратип № 2555/777; в — паратип № 2240/1826; г — паратип № 2555/830; д — паратип № 2555/833; е, ж — задние крылья; е — паратип № 2240/2151, ж — паратип № 2785/2136; з — паратип № 2555/770, средне- и заднегрудь, основание брюшка и два задних крыла

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От всех родов семейства отличается разделением MA и MP непосредственно на CuA.

Anoblattogryllus fundatus Storozhenko, sp. nov.

Название вида *fundatus* лат. — основательный.

Голотип — ПИН, № 2785/2166, переднее крыло; Киргизская ССР, Баткенский р-н, урочище Мадыген, местонахождение Джайлоучо; средний или верхний триас, мадыгенская свита.

Описание (рис. 5, а, б). MP десклеротизованная посередине крыла.

Размеры, мм: длина крыла 21,0—22,0.

Материал. Голотип и паратип № 2240/1911 из того же местонахождения.

Под *Blattogryllus* Rasnitsyn, 1976

Blattogryllus rasnitsyni Storozhenko, sp. nov.

Название вида по имени А. П. Расницына.

Голотип — ПИН, № 417/9, переднее крыло; Киргизская ССР, Тонский р-н, северный берег оз. Иссык-Куль близ пос. Каджи-Сай, местонахождение Согюты; нижняя юра, джилская свита.

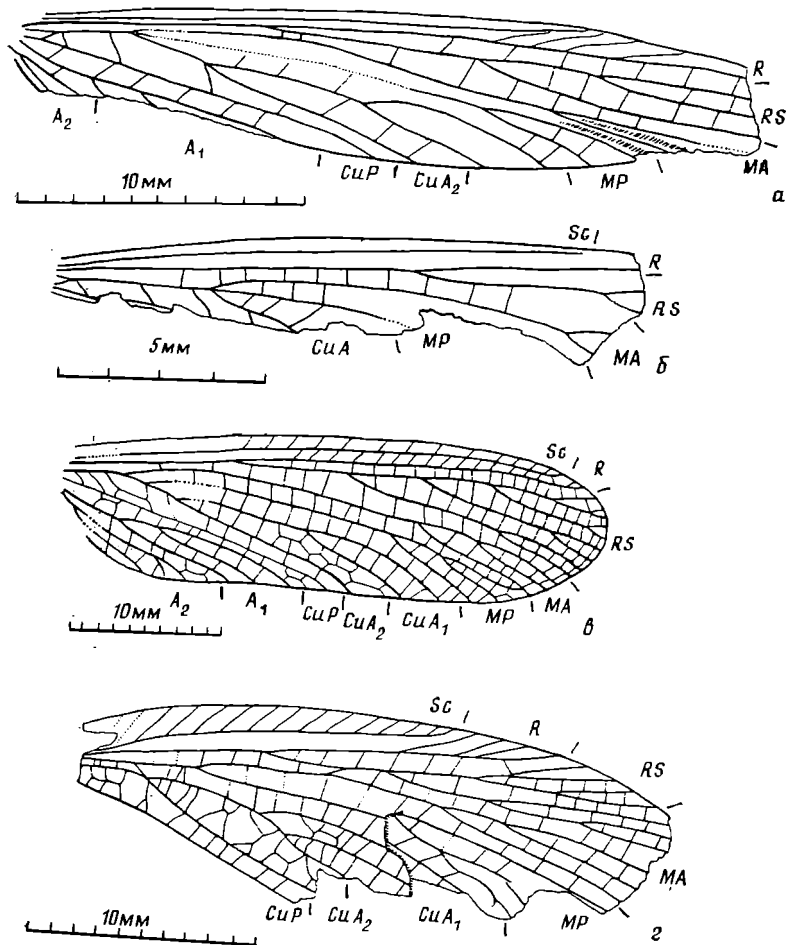


Рис. 5. Гриллоблаттидовые семейств Blattogryllidae и Geinitziidae: а, б — *Anoblatto-gryllus fundatus* sp. nov., передние крылья; а — голотип № 2785/2166; б — паратип № 2240/1911; в — *Blattogryllus rasnitsyni* sp. nov.; голотип № 417/9, переднее крыло; з — *Geinitzia asiatica* sp. nov.; голотип № 459/152, заднее крыло

Описание (рис. 5, в). Переднее крыло без рисунка, жилки темные; мембрана крыла покрыта короткими густыми волосками. RS пятиветвистый; MA и MP трехветвистые. Поле между CuA_1 и CuA_2 с двойным рядом ячеек.

Размеры, мм: длина переднего крыла 33,5.

Сравнение. От *B. karatavicus* A. Rasnitsyn, 1976 из верхней юры Южного Казахстана отличается большим числом ветвей в MA и MP и более крупными размерами.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО GEINITZIIDAE HANDLIRSCH, 1906

Род *Geinitzia* Handlirsch, 1906

Geinitzia asiatica Storozhenko, sp. nov.

Голотип — ПИН, № 459/152, неполное заднее крыло; Киргизская ССР, Баткенский р-н, 15 км к юго-западу от г. Шураб, урочище Сары-таш, местонахождение Сагул; нижняя или средняя юра.

Описание (рис. 5, з). Крыло покрыто короткими густыми волосками. R четырехветвистый; RS образует анастомоз с MA; M разделяется на MA и MP проксимальное ответвления RS от R; в MA до шести ветвей, в MP не менее трех ветвей. CuA четырехветвистая; косая поперечная жилка между M и CuA является как бы продолжением CuA_2 . В полях между CuA_1 ,

CuA₂ и CuP поперечные жилки ветвятся, образуя ячейки, в остальных полях поперечные жилки простые.

Размеры, мм: длина крыла 25,6.

Сравнение. По делению ствола М проксимальнее ответвления RS от R близок к *G. dorni* Vode, 1953 из верхнего лейаса Западной Европы и по этому признаку хорошо отличается от всех других видов рода. От *G. dorni* отличается наличием анастомоза RS+MA (что, по-видимому, характерно для заднего крыла) и большим числом ветвей в MA и MP.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Расницын А. П. Триасовые и юрские насекомые рода *Shurabia* (Grylloblattida, Geitziidae) // Палеонтол. журн. 1982. № 3. С. 78–86.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток

Поступила в редакцию
4.II.1989

»

УДК 56.016.3:551.734.5(573.3)

© 1990 г.

КУЗЬМИН А. В.

АСИММЕТРИЧНЫЕ ПАРЫ ПЛАТФОРМЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ У НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА POLYGNATHUS (КОНОДОНТЫ)

Рассмотрены представители рода *Polygnathus*, право- и левосторонние платформенные элементы которых имеют различную морфологию. Показано, что ранее описанные из фауны Центрального Казахстана *P. subnormalis* Vorontzova et Kuzmin и *P. argutus* Vorontzova et Kuzmin представлены соответственно только право- и левосторонними формами и должны быть отнесены к одному виду, за которым сохранено название *P. subnormalis*. Выявлена линия развития, включающая вид *P. subnormalis*, что позволило проследить различия в становлении отдельных признаков у право- и левосторонних форм данного вида. Описаны два новых вида — *P. buzmakovi*, *P. valentinae*.

Вопросы симметрии конодонтовых элементов были детально рассмотрены Р. Лейном [18]. Подавляющее большинство видов платформенных конодонтов представлены право- и левосторонними формами, составляющими зеркально-симметричную пару. Лейн впервые показал наличие пар платформенных элементов, право- и левосторонние экземпляры которых морфологически различны (*Bispathodus*, ряд представителей родов *Adetognathus*, *Idiognathodus*, *Pseudopolygnathus* и др.), но по совместной встречаемости и интервалу стратиграфического распространения должны быть отнесены к одному виду [18]. Концепция наличия «асимметричных» пар и у представителей рода *Polygnathus* впервые была использована Дж. Клаппером [14] при описании вида *P. webbi* Stauffer. Как им было отмечено, в целом ряде случаев в франских отложениях в одном и том же образце встречаются лево- и правосторонние формы полигнатусов с различными очертаниями платформы; при этом каждый из них не имеет своего зеркально-симметричного «аналога». Левосторонние экземпляры по своим морфологическим особенностям соответствуют диагнозу вида *P. webbi* Stauffer, а правосторонние — отвечают виду *P. normalis* Miller et Yongquist. Это позволяет рассматривать указанные формы в качестве «асимметричной» пары платформенных элементов, относящихся к одному виду, для которого, следуя правилу приоритета, должно быть использовано название *Polygnathus webbi* Stauffer [14]. Такая трактовка вида *P. webbi* была повторена в «Каталоге конодонтов» [9] и поддержана в ряде других работ [6, 7, 23 и др.]. Однако большое число исследователей продолжают считать *P. normalis* самостоятельным видом [1, 11, 18 и др.], при этом неудачное изображение голотипа при первоописании [19] привело к тому, что под этим названием в ряде случаев описывались морфологически сильно различающиеся формы [10, 12, 13, 31 и др.]. Материалы, полученные автором при изучении конодонтов из доманиковой свиты Южного Тимана, подтверждают концепцию вида *P. webbi*, предложенную Клаппером.

Несколько позднее был описан еще ряд видов, право- и левосторонние элементы которых не являются зеркально-симметричной парой. В 1979 г. Ч. Сандберг и В. Циглер [24] описали из верхнего фауны США вид *Polygnathus exrepplexus*, относящийся к группе видов *Polygnathus nodocostatus*. Правосторонние элементы этого вида по сравнению с левосторонними имеют более широкую платформу с хорошо развитым лопастевидным расширением наружной стороны.

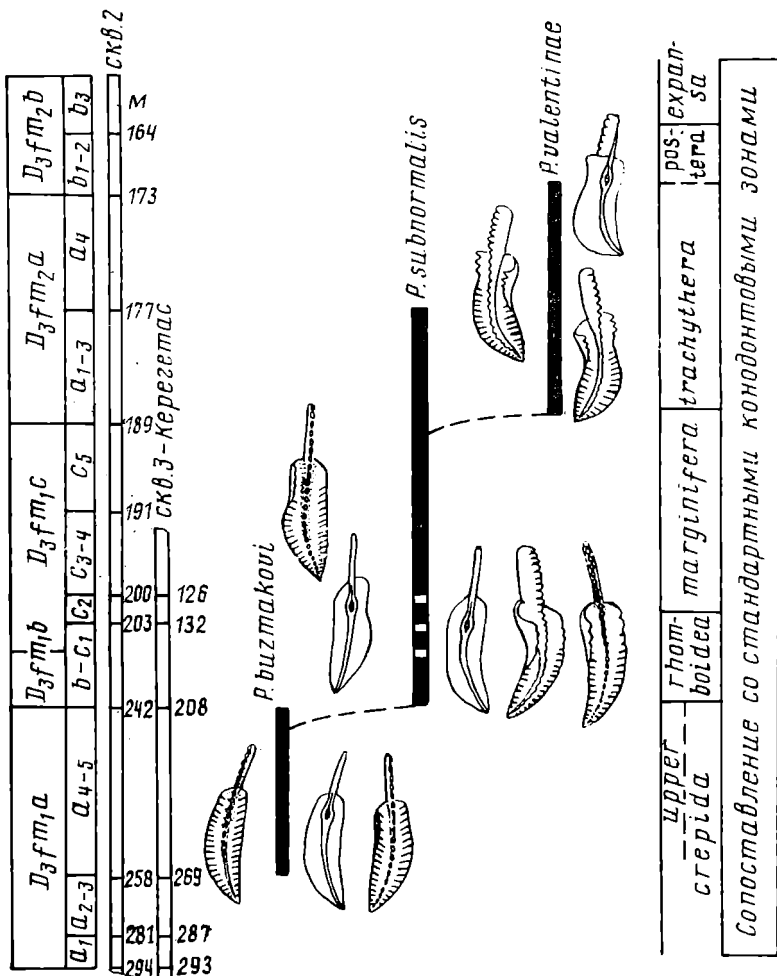


Рис. 1. Схема морфологических изменений конодентов в филогенетическом ряду *Polygnathus buzmakovi* → *P. subnormalis* → *P. valentinae*

Дж. Клаппером и Р. Лейном [16] из мелководных верхнефранских отложений северо-запада Канады среди других форм был описан вид *Polygnathus aequalis*. При близких очертаниях и характере орнаментации право- и левосторонних экземпляров *P. aequalis* первые имеют большую ширину платформы. Асимметричные правые и левые платформенные элементы имеют также виды *Polygnathus alatus* Huddle, *P. imparilis* Klapp. et Lane [16].

Д. М. Дрыгант [4] при описании новых видов из девонских отложений Львовского прогиба указывал на различия в морфологии право- и левосторонних элементов у установленных им нижнефаменских *P. vollhynicus* и *P. auriformis*. В отношении последнего вида это положение вызывает определенные сомнения, так как приведенные изображения крупных, морфологически зрелых экземпляров [4, табл. 2, фиг. 1–5, 8, 11] показывают наличие симметричных правых и левых форм, а практически лишенные скульптуры экземпляры с иными пропорциями платформы [4, табл. 2, фиг. 7, 9, 10, 12, 13] имеют значительно меньшие размеры и, видимо, принадлежат юным представителям *P. auriformis*.

Вполне вероятно, что «нарушение» зеркальной симметрии пар платформенных элементов у полигнатусов не ограничивается только приведенными примерами. Вместе с тем пока не были описаны взаимоотношения подобных форм с другими видами в пределах единой филогенетической линии развития.

В 1984 г. Т. Н. Воронцовой и автором [3] были описаны новые виды *Polygnathus subnormalis* и *P. argutus* из фаменских отложений Централь-

Расчленение фаменских отложений месторождения Керегетас

Местные стратиграфические подразделения		Глубина залегания подошвы, м		Характерные виды конодонтов	Сопоставление с стандартными конодонтовыми зонами
Пачки	Горизонты	Скважина 2	Скважина 3		
Красноцветная D ₃ fm ₂ b	b ₃	164		<i>Palmatolepis gracilis</i> <i>expansa</i> Sand. et Zieg. <i>P. g. gracilis</i> B. et M.	<i>expansa</i> <i>postera</i>
	b ₁₋₂	173			
Сероцветная D ₃ fm ₂ a	a ₄	177		<i>P. distorta</i> B. et M.	<i>trachythera</i>
	a ₁₋₃	189		<i>P. m. minuta</i> B. et M. <i>P. gracilis</i> B. et M. <i>Polygnathus perplexus</i> Thomas	
Флишондная D ₃ fm ₁ c	c ₅	191		<i>P. marginifera</i> Helms	<i>marginifera</i> ?
	c ₃₋₄	200	126	<i>P. glabra pectinata</i> Zieg. <i>P. g. lepta</i> Zieg. et Hud.	
	c ₂	203	132	—	
Ритмично-слоистая D ₃ fm ₁ b	b-c ₁	242	208	<i>P. rhomboidea</i> Sann. <i>P. g. glabra</i> Ul. et B. <i>P. p. perlobata</i> Ul. et B.	<i>rhomboidea</i>
	a ₄₋₅	258	269	<i>P. quadrantinodosalobata</i> Sann. <i>P. aff. wolskæ</i> Ovn.	Upper? <i>crepida</i>
Невыдержанно-слоистая D ₃ fm ₁ a	a ₂₋₃	281	287	<i>Icriodus alternatus</i> B. et M. <i>I. iowaensis</i> Young. et Pet.	
	a ₁	294	293	—	

ного Казахстана. В описании *P. subnormalis* указывалось, что данный вид представлен только правосторонними формами; как выяснилось при дальнейших исследованиях, диагнозу *P. argutus* отвечают только левосторонние формы. Совместная встречаемость в разрезах примерно в равных (в среднем) количествах и одинаковый интервал стратиграфического распространения позволяют рассматривать *P. subnormalis* и *P. argutus* как асимметричную пару элементов, относящихся к одному виду, для которого должно быть сохранено название *P. subnormalis*, примененное первым.

Материалы, полученные автором при изучении разрезов скважин 2 и 3 месторождения Керегетас (восточная часть Атакуйского района Центрального Казахстана, в 50 км северо-восточнее города Каражал), позволили выявить линию развития полигнатусов, включающих *P. subnormalis*, и проследить становление отдельных признаков у право- и левосторонних элементов этого вида (рис. 1). Расчленение разреза скважины, по данным В. И. Щибрика, в соответствии с местной литостратиграфической схемой [2] приведено в табл. 1. Выделенные конодонтовые комплексы по систематическому составу в большинстве случаев соответствуют пальматолеписо-полигнатусовой биофафии, однако количество видов пальматолеписов невелико и сопоставление со стандартной шкалой может быть сделано в достаточной мере условно.

Среди изученных форм полигнатусов наиболее низкое стратиграфическое положение имеет *Polygnathus buzakovi* sp. nov., встреченный в невыдержанно-слоистой пачке нижнего фамена. Для типичных представителей этого вида характерны симметричные правые и левые элементы с четкими поперечными ребрами на всем протяжении платформы (табл. IV, фиг. 1—5, см. вклейку). В передней части платформы несколько сужена, боковые края ее вертикально приподняты, к заднему концу постепенно выполаживаются; максимальную ширину платформа имеет в средней части. В образцах из верхней части невыдержанно-слоистой пачки (скважина 3, глубина 220—228 м) наряду с типичными формами *P. buzakovi* по-

являются экземпляры с рядом отклонений в строении отдельных элементов платформы. У правосторонних форм постепенно теряется сужение передней части платформы, ребра вблизи переднего края сглаживаются и прослеживаются здесь лишь в виде коротких валиков, образующих зубчатость бокового края; на внутренней стороне в передней части начинается формирование изгиба внутрь (к осевому гребню) бокового края платформы (табл. IV, фиг. 7). Описанные изменения сближают эти экземпляры с видом *P. subnormalis* Vorontz. et Kuzm. (табл. IV, фиг. 10). У левосторонних экземпляров *P. buzmakovi*, в отличие от правосторонних, ребристость передней части платформы сохраняется, выявляется тенденция к обособлению лопастевидного расширения внешней стороны платформы, угол сочленения внутренней стороны платформы со свободным листом, близкий к прямому у типичных экземпляров, становится более острым (табл. IV, фиг. 6). Это сближает данные формы с левосторонними элементами *P. subnormalis* Vorontz. et Kuzm. (табл. IV, фиг. 8).

Вид *Polygnathus subnormalis* доминирует среди полигнатусов в флишоидной пачке и прослеживается до средней части сероцветной пачки верхнего фамена (рис. 1), однако уже в самых верхах флишоидной пачки встречены единичные правосторонние экземпляры, фактически отвечающие диагнозу правых элементов *P. subnormalis*, но отличающиеся большей шириной платформы (табл. IV, фиг. 9). Последние, по-видимому, могут рассматриваться как переходные формы от *P. subnormalis* к виду *P. valentinae* sp. nov. (табл. IV, фиг. 11—14), встречаемому почти по всему разрезу сероцветной пачки. Наличие родственных связей между *P. subnormalis* и *P. valentinae* подтверждается и морфологией мелких экземпляров последнего вида, практически полностью повторяющих очертания право- и левосторонних экземпляров *P. subnormalis*, но хорошо отличающихся по наличию крупных зубцов на боковых краях в передней части платформы (табл. IV, фиг. 14). Морфологически зрелые правые и левые экземпляры *P. valentinae* практически симметричны и кроме зубцов на боковых краях для них характерен незначительный пережим в средней части внешней стороны платформы, приводящей к лопастевидному расширению последней. В стратиграфически более высоких частях разреза представители данной группы не встречены.

Таким образом, в описанной последовательности видов *P. buzmakovi* → → *P. subnormalis* → *P. valentinae* наблюдается смена симметричной пары платформенных элементов асимметричной, а затем вновь возникновение фактически симметричных право- и левосторонних элементов; при этом в процессе развития названных видов происходит некоторое увеличение ширины платформы и усложнение строения ее передней части (рис. 1). Практически стабильными признаками являются степень изгиба осевого гребня, строение и относительная длина свободного листа, форма и положение базальной полости.

По особенностям строения передней части платформы (высокие, вертикально поднятые боковые края) всех трех видов следует предполагать «полюй» [22] тип контакта при сочленении право- и левосторонних элементов. Однако наблюдаемые изменения в морфологии передней части платформы в описанном ряду видов явно приводят к увеличению диаметра свободного пространства между сомкнутыми элементами у более молодых видов. При этом представляется вероятным предположение, что при смыкании право- и левосторонних элементов *P. valentinae* происходило их сцепление зубцами боковых краев платформы. Исходя из имеющихся представлений о том, что основной функцией платформенных элементов коподитов является раздавливание, разминание пищевых частиц [22], можно полагать, что одним из основных факторов изменения морфологии описанных форм являлось приспособление к питанию микропланктоном большего размера. Это косвенно может быть подтверждено и находками экземпляров *P. valentinae*, размеры которых примерно в 1,5 раза превышают средние размеры *P. buzmakovi* и *P. subnormalis*, экземпляры которых подобного размера ни разу не фиксировались.

Ниже приведены описания новых видов, а также *P. subnormalis* и *P. webbi*, имеющих асимметричные правые и левые элементы.

Род *Polygnathus* Hinde, 1879*Polygnathus buzmakovi* Kuzmin, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1–5

Название вида в честь геолога Е. И. Бузмакова.

Голотип — ИГиРГИ, № АК-4/2, Центральный Казахстан, Атасуйский р-н, месторождение Керегетас, скважина 3, глубина 236 м; нижний фамен, верхняя часть невыдержанно-слоистой пачки.

Описание. Конодонты с ланцетовидной слабоизогнутой платформой, симметричными право- и левосторонними элементами. Боковые края в передней трети платформы приподняты почти вертикально, книзу постепенно выполаживаются; наружная и внутренняя стороны имеют практически равную ширину. Максимальную ширину платформа имеет в средней части. Передний край практически прямой. Задний копец заострен. Скульптура представлена четкими поперечными ребрами, отделенными от осевого гребня узкими желобками. Осевой гребень низкий, как правило, несколько не доходит до заднего конца платформы. Свободный лист с шестью-семью зубчиками составляет около $\frac{1}{2}$ длины платформы. Базальная полость небольшая, округло-линзовидная, с узкими флангами, щелевидно уходящая в свободный лист; расположена в передней четверти платформы. Киль низкий, четкий на всем протяжении.

Сравнение. От правосторонних элементов *P. subnormalis* описываемый вид отличается приуроченностью максимальной ширины платформы к ее средней части, а не к переднему краю; от левосторонних — отсутствием лопастевидного расширения наружной стороны платформы, причленением внутреннего края платформы к свободному листу практически под прямым углом.

Распространение. Нижний фамен; Центральный Казахстан.

Материал. 47 экз., из них 22 лево- и 25 правосторонних; Керегетас, скважина 3, глубина 208–269 м (11 образцов).

Polygnathus subnormalis Vorontzova et Kuzmin, 1984

Табл. IV, фиг. 7, 10

Polygnathus sp. nov.: Seddon, 1970, табл. 16, фиг. 15, 17.

Polygnathus normalis: Filipovič, Pajič, Stojanovič-Kuzenko, 1975, табл. 16, фиг. 23, 24; табл. 17, фиг. 17.

Polygnathus subnormalis: Воронцова, Кузьмин, 1984, табл. 1, фиг. 6–10.

Polygnathus argutus: Воронцова, Кузьмин, 1984, табл. 1, фиг. 11–13.

Голотип — МГУ, № 243/6; Центральный Казахстан, Атасуйский р-н, скважина 277, глубина 20 м; основание верхнего фамена [3].

Описание. Право- и левосторонние платформенные элементы образуют асимметричную пару. Степень изгиба осевого гребня, длина свободного листа, строение базальной полости одинаковы у обоих типов элементов. Правосторонние элементы с ланцетовидной, слабо латерально изогнутой платформой. Наружный боковой край в передней части платформы вертикально приподнят, внутренний — несколько загнут внутрь, книзу они постепенно выполаживаются. Наибольшую ширину платформа имеет вблизи переднего края. Осевой гребень, постепенно понижающийся кзади, представлен сросшимися зубчиками, доходит до заднего конца платформы или же оканчивается несколько ранее. Свободный лист составляет около половины длины платформы. Скульптура представлена поперечными ребрами, не доходящими до осевого гребня. В передней четверти платформы ребра выражены слабо или практически отсутствуют, наблюдается лишь зубчатость боковых краев. Левосторонние экземпляры с лопастевидным расширением внешней стороны платформы. С внутренней стороны платформа причленяется к свободному листу под острым углом, с наружной — под углом, близким к прямому. Поперечные ребра четкие на всем протяжении платформы, отделены от осевого гребня гладкими желобками. Базальная полость округло-линзовидная, с узкими флангами, щелевидно уходящая

дит в свободный лист, расположена на расстоянии около $\frac{1}{4}$ длины платформы от переднего края.

С р а в н е н и е. Отличия от *P. buzmakovi* и *P. valentinae* указаны при описании этих видов.

З а м е ч а н и е. Формы, изображенные в работах [12, 26], имеют полное сходство с правосторонними экземплярами *P. subnormalis*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Фаменский ярус Австралии (формация Вирджин Хилл, зона *Scaphignathus velifer*), Югославии (зона *Palmatolepis marginifera*), Центрального Казахстана (предположительно в интервале конодонтовых зон *Palmatolepis rhomboidea* — *P. trachythera*).

М а т е р и а л. Керегетас, скважина 2: 53 экз., из них 21 лево- и 32 правосторонних в интервале 177—242 м (7 образцов), скважина 3: 9 экз., 4 лево- и 5 правосторонних в интервале 205—208 м (2 образца); южная часть Жиландинской мульды, скважина 277 [3]: 485 экз., 249 лево- и 236 правосторонних; Кулинская мульда, скважина 440: 414 экз., 203 лево- и 211 правосторонних.

***Polygnathus valentinae* Kuzmin, sp. nov.**

Табл. IV, фиг. 11—14

Polygnathus ex gr. *planirostratus*: Кузьмин, Барсков, Конова, 1983, рис. 2, фиг. 5.

Н а з в а н и е вида в честь Валентины Владимировны Маловой.

Г о л о т и п — ИГиРГИ, № АК-4/11, Центральный Казахстан, Атасуйский р-н, месторождение Керегетас, скважина 2, глубина 186 м; фаменский ярус, пачка сероцветных известняков.

О п и с а н и е. Право- и левосторонние элементы симметричные, с хорошо выраженным лопастевидным расширением наружной стороны платформы. Боковые края в передней половине платформы приподняты вертикально и несут по три четких крупных зубца. Осевого гребень слабоизогнутый, оканчивается у заднего конца платформы или чуть не доходя до него. Свободный лист составляет около половины длины платформы. Поперечные ребра развиты в задней половине платформы; в передней части, выше уровня лопастевидного расширения платформы, боковые края гладкие. Базальная полость округло-линзовидная, с узкими флангами, щелевидно уходит в свободный лист.

С р а в н е н и е. От *P. buzmakovi* и *P. subnormalis* отличается лопастевидным расширением платформы и валичем крупных зубцов на боковых краях в передней части платформы.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Фаменский ярус; Центральный Казахстан.

М а т е р и а л. 26 экз., из них 14 лево- и 12 правосторонних; Керегетас, скважина 2, глубина 173—189 м (5 образцов).

***Polygnathus webbi* Stauffer, 1938**

Табл. IV, фиг. 15—18

Polygnathus webbi: Stauffer, 1938, с. 439, табл. 53, фиг. 25, 26, 28, 29; Miller, Youngquist, 1947, с. 515, табл. 74, фиг. 1, 2; Klapper, 1971, с. 66, табл. 1, фиг. 25—28 (фиг. 26 — лектотип *P. webbi*, фиг. 27 — голотип *P. normalis*); Catalogue..., 1973, табл. 2, фиг. 7; Uyeno, 1974, с. 40, табл. 5, фиг. 7; Balinski, 1979, с. 497—498, табл. 7, фиг. 14, табл. 8, фиг. 15, табл. 9, фиг. 11; 1979a, с. 81, табл. 23, фиг. 13—15; Klapper, Johnson, 1980, с. 454, табл. 4, фиг. 9; Perri, Spalletta, 1981, с. 308, табл. 7, фиг. 7, 8; Bultynk, 1982, с. 40, табл. 3, фиг. 24, 26, 35; Klapper, Lane, 1985, с. 944, фиг. 16, 18.

Polygnathus normalis: Miller, Youngquist, 1947, с. 515, табл. 74, фиг. 4 (non фиг. 5 = *P. decorosus* Stauffer); Müller, Müller, 1957, с. 1089, табл. 141, фиг. 3 (non табл. 135, фиг. 9 = *P. buddingtoni* Savage); Glenister, Klapper, 1966, с. 829, табл. 95, фиг. 21, 22 (non фиг. 6 = *P. sp. nov.*?) Wirth, 1967, с. 230, табл. 22, фиг. 5—7; Wolska, 1967, табл. 14, фиг. 9, 10 (non фиг. 11 = *P. planirostratus* Dreesen et Dusar); Mound, 1968, с. 509, табл. 70, фиг. 1, 5; Seddon, 1970, с. 753, табл. 16, фиг. 19—22; Szulzewski, 1971, с. 49, табл. 19, фиг. 5 (non фиг. 2 = *P. buddingtoni* Savage, фиг. 3 = *P. brevis* Miller et Youngquist, фиг. 4 = *P. robustus* Klapper et Lane); 1972, с. 452, табл. 1, фиг. 8—12, Druce, 1976, с. 194, табл. 77, фиг. 1—3; Lane, Müller, Ziegler, 1979, с. 220, табл. 2, фиг. 23; Аристов, 1988, с. 90, табл. 3, фиг. 4.

Polygnathus amana: Müller, Müller, 1957, с. 1085, табл. 135, фиг. 4.

Polygnathus sp. cf. *P. webbi*: Seddon, 1970, с. 739, табл. 16, фиг. 18, 23, 24.

Л е к т о т и п — Геологический музей Университета Миннесота (США), № B4982; Огайо; франский ярус, сланцы Олентанги. Выбран

Г. Виттекайндом [32]; изображен в работе К. Штауффера [27, табл. 53, фиг. 28, 29], переизображен Клаппером [14, табл. 1, фиг. 26].

О п и с а н и е. Право- и левосторонние элементы данного вида образуют асимметричную пару. У левосторонних экземпляров платформа умеренно изогнутая с четким лопастевидным расширением наружного края в ее нижней половине. Боковые края в передней части платформы приподняты вертикально, при этом внутренний имеет большую высоту, чем наружный. Скульптура представлена поперечными ребрами, прямыми или, реже, несколько дугообразно изогнутыми. Ребристость четко проявлена в задней половине платформы, в передней — ребра могут быть менее четкими или практически отсутствовать. Срединный гребень состоит из сросшихся низких бугорков и достигает заднего конца платформы. Свободный лист составляет около $\frac{1}{3}$ длины платформы и состоит из шести — восьми сросшихся зубчиков; максимальной высоты достигает в своей средней части. Платформа правосторонних экземпляров широкая, листообразного очертания; наружная сторона более широкая, чем внутренняя. Боковые края в передней части платформы приподняты почти вертикально, при этом наружная сторона выше внутренней. По характеру ребристости, строению осевого гребня и свободного листа аналогичны левосторонним экземплярам. Базальная полость небольшая, продолговатая, расположена в первой четверти нижней стороны платформы.

И з м е н ч и в о с т ь у левосторонних экземпляров проявлена в различной степени обособления лопасти.

С р а в н е н и е. От *P. planirostratus* Dreesen et Dusar отличается менее уплощенной задней частью платформы, цельными ребрами и осевым гребнем, доходящим до заднего конца платформы. От *P. buddingtoni* Savage [25] отличается отсутствием лопастевидного расширения у правосторонних форм и доходящим до заднего конца осевым гребнем. Определенное сходство с правосторонними экземплярами *P. webbi* имеют правые формы *P. karadjalis* Vorontzova et Kuzmin [3]; однако последний вид имеет симметричные правые и левые элементы, резкий изгиб задней трети платформы и округлый задний конец.

З а м е ч а н и я. Неудачное изображение (только в боковом ракурсе) голотипа *P. normalis* Miller et Youngquist [19], включенного в синонимику *P. webbi*, привело к тому, что под этим названием описывались морфологически достаточно разные формы как из франского, так и из фаменского яруса. Анализ имеющихся данных позволяет ограничить распространение *P. webbi* интервалом зон *Mesotaxis asymmetricus* — *Palmatolepis triangularis*. Указания на находки *P. normalis* в фаменских отложениях [1, 9 и др.] требуют проверки. В тех работах, где приведены изображения форм из фаменского яруса, описанных как *P. normalis* [12, 13, 33], оказывается возможным отнести их уже к известным или, предположительно, к новым видам. Так, формы, указанные как *P. normalis* из зоны *Palmatolepis marginifera* Югославии [12], включены в синонимику вида *P. subnormalis* [3]. Экземпляр, изображенный Э. Вольской [33, табл. 14, фиг. 11] из зоны *Scaphignathus velifer*, имеет более широкую и уплощенную в задней части платформу; осевой гребень не доходит до заднего конца платформы, что позволяет отнести его к виду *P. planirostratus* Dreesen et Dusar. «*P. normalis*» из фаменской части (зона *Palmatolepis marginifera*) формации Вирджин-Хилл Австралии [13, табл. 95, фиг. 6] имеет удлиненную, уплощенную в задней части платформу с округлым задним концом, передний край внутренней стороны выположен и имеет округлые очертания; перечисленные особенности позволяют рассматривать его как новый вид.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Франский ярус; повсеместно.

М а т е р и а л. 86 экз., из них 41 право- и 45 левосторонних; Коми АССР, Ухтинский р-н, скважина 2060, глубина 240—244 м (4 образца); нижний доманик, верхи зоны *Mesotaxis asymmetricus*.

1. Аристов В. А. Девонские конодонты Центрального Девонского поля (Русская платформа) // Тр. Геол. ин-та АН СССР. М., 1988. Вып. 432. 119 с.
2. Бузмаков Е. И., Щибрик В. И. Стратиграфия и литология фаменских и турнейских отложений Атаусуйского рудного района // Сов. геология. 1976. № 2. С. 61–79.
3. Воронцова Т. Н., Кузьмин А. В. Распространение новых видов конодонтов рода *Polygnathus* в фаменских отложениях Центрального Казахстана // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 10. 1984. С. 58–64.
4. Дрыгант Д. М. Новые конодонты рода *Polygnathus* Hinde, 1879 из среднего и верхнего девона Львовского прогиба // Палеонтол. сб. Львов, 1986. Вып. 23. С. 47–52.
5. Кузьмин А. В., Барсков И. С., Кононова Л. И. О конодонтах фаменского и турнейского ярусов Атаусуйского рудного района (Центральный Казахстан) // Докл. АН СССР. 1983. Т. 270. № 3. С. 672–675.
6. Balinski A. Biostratigrafia franu antykliny Debница // Przegł. geol. 1979. V. 27. № 9. P. 493–500.
7. Balinski A. Brachiopods and conodonts from the Frasnian of the Debnik anticline, southern Poland // Paleontol. polonica. 1979a. V. 39. P. 1–95.
8. Bultynk P. Conodont succession and general faunal distribution across the Givetian – Frasnian boundary beds in the type area // Papers on the Frasnian – Givetian Boundary. Brussels: Geol. Surv. Belgium, 1982. P. 34–59.
9. Catalogue of conodonts. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung' Stuttgart, V. 1. 1973. 504 p.
10. Druce E. C. Devonian and Carboniferous conodonts from the Bonapart Gulf Basin, Northern Australia and their use in International Correlation // Geol. and Geophys. Bull. 1969. № 98. 243 p.
11. Druce E. C. Conodont biostratigraphy of the Upper Devonian Reef Complexes of the Canning Basin, Western Australia // Geol. and Geophys. Bull. 1976. № 158. 303 p.
12. Filipović I., Pajić V., Stojanović-Kuzenko S. Biostratigraphy of the Devonian in North-West Serbia // Mem. serv. geol. et geofis. 1975. V. 12. P. 1–27.
13. Glenister B. F., Klapper G. Upper Devonian conodonts from the Canning Basin, Western Australia // J. Paleontology. 1966. V. 40. P. 777–842.
14. Klapper G. Sequence within the conodont genus *Polygnathus* in the New York lower Middle Devonian // Geol. et Palaeontol. 1971. V. 5. P. 59–79.
15. Klapper G., Johnson J. G. Endemism and dispersal of Devonian conodonts // J. Paleontol. 1980. V. 54. P. 400–455.
16. Klapper G., Lane H. R. Upper Devonian (Frasnian) conodonts of the *Polygnathus* biofacies, N. W. T., Canada // J. Paleontol. 1985. V. 59. P. 904–951.
17. Lane H. R. Symmetry in conodont element-pairs // J. Paleontol. 1968. V. 42. P. 1258–1263.
18. Lane H. R., Müller K. J., Ziegler W. Devonian and Carboniferous conodonts from Perak, Malaysia // Geol. et Palaeontol. 1979. V. 13. P. 213–226.
19. Miller A. K., Youngquist W. Conodonts from the type section of Sweetland Creek of Iowa // J. Paleontol. 1947. V. 21. P. 501–517.
20. Mound M. C. Upper Devonian conodonts from Alberta // J. Paleontol. 1968. V. 42. P. 444–524.
21. Müller K. J., Müller E. M. Early Upper Devonian (Independence) conodonts from Iowa // J. Paleontol. 1957. V. 31. P. 1069–1108.
22. Nicoll R. S. Form and function of the Pa-element in the conodont animal // Ed. Aldridge R. U. Palaeobiology of conodonts. Chichester: Ellis Horwood Lmtd. 1987. P. 77–90.
23. Perri M. C., Spalletta C. Conodonti e biozonatura del Frasniano (Devoniano sup.) di Pramsoio, Alpi Carniche // Boll. Soc. paleontol. ital. 1981. V. 19. P. 281–310.
24. Sandberg C. A., Ziegler W. Taxonomy and biofacies of important conodonts of Late Devonian styriacus – Zone, Unated States and Germany // Geol. et Palaeontol. 1979. V. 13. P. 173–212.
25. Savage N. M. New polygnathid conodonts from the Frasnian (Upper Devonian) of southeastern Alaska // Canad. J. Earth Sci. 1987. V. 24. P. 2323–2328.
26. Seddon G. Frasnian conodonts from the Sadler Ridge-Bugle Gap Area, Canning Basin, Australia // J. Geol. Soc. Australia. 1970. V. 16. P. 723–753.
27. Stauffer C. R. Conodonts of the Olentangy Shale // J. Paleontol. 1938. V. 12. P. 411–443.
28. Szulzewski M. Upper Devonian conodonts, stratigraphy and facial development in the Holly Cross Mts // Acta geol. polon. 1971. V. 21. P. 1–129.
29. Szulzewski M. Interspecific variation of some Upper Devonian polygnathid conodonts // Acta geol. polon. 1972. V. 22. P. 449–458.
30. Uyeno T. T. Conodonts of the Waterways Formation (Upper Devonian) of Northeastern and Central Alberta // Geol. Surv. Canada Bull. 1974. V. 232. 93 p.
31. Wirth M. Zur Gliederung des höheren Paläozoikums (Givet-Namur) im Gebiet des Quinto Real (Westpyrenäen) mit Hilfe von Conodonten // Neues Jahrb. Geol. und Palaeont. Abhandl. 1967. B. 127. № 2. S. 179–244.
32. Wittekindt H. Zur Conodontenchronologie des Mitteldevons // Fortschr. Geol. Rheinland und Westfalen. 1966. B. 9. S. 621–646.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1-7. *Polygnathus buzmakovi* Kuzmin, sp. nov.; 1 - экз. № АК-4/1 (×40); глубина 240 м; 2 - голотип № АК-4/2 (×60); глубина 236 м; 3 - экз. № АК-4/3 (×50); глубина 240 м; 4 - экз. № АК-4/4 (×50); глубина 245 м; 5 - экз. № АК-4/5 (×40); глубина 230 м; 6, 7 - экземпляры, переходные к *P. subnormalis* Vorontzova et Kuzmin; 6 - экз. № АК-4/6 (×40); левосторонний; глубина 225 м; 7 - экз. № АК-4/8 (×50), правосторонний; глубина 205 м; Керегетас, скв. 3; нижний фамен, невыдержанно-слоистая пачка и нижняя часть ритмично-слоистой пачки.

Фиг. 8-10. *Polygnathus subnormalis* Vorontzova et Kuzmin; 8 - экз. № АК-4/7 (×40), левосторонний, свободный лист частично обломан; 9 - экз. № АК-4/10 (×50), правосторонний, переходный к *P. valentinae* Kuzmin, sp. nov.; Керегетас, скв. 2, глубина 192 м; нижний фамен, флишодная пачка; 10 - экз. № АК-4/9 (×80), правосторонний; Кулинская мульда, скв. 440, глубина 24 м; низы верхнего фамена, сероцветная пачка.

Фиг. 11-14. *Polygnathus valentinae* Kuzmin, sp. nov.; 11 - голотип № АК-4/11 (×40); 11a - сверху, 11b - снизу, 12 - экз. № АК-4/12; 12a - сбоку (×50); 12b - сверху (×40); 13 - экз. № АК-4/13 (×40); глубина 186 м; 14 - экз. № АК-4/14 (×45); глубина 179 м; Керегетас, скв. 2; верхний фамен, сероцветная пачка.

Фиг. 15-18. *Polygnathus webbi* Stauffer (×40); 15 - экз. № ЗК/14, 16 - экз. № ЗК/15, 17 - экз. № ЗК/16, 18 - экз. № ЗК/17; Южный Тиман, Ухтинский р-он, скв. 2060, глубина 244 м; франский ярус, нижняя часть доманиковой свиты, верхи зоны *Mesotaxis asymetricus*.

Фиг. 6, 7, 12b, 13, 15-18 сняты с напылением хлористым аммонием.

УДК 567.548:551.782.1(47+57)

© 1990 г.

БАННИКОВ А. Ф.

ПЕРВАЯ НАХОДКА ИГЛОБРЮХИХ РЫБ (TETRAODONTIDAE) В МИОЦЕНЕ СССР

Из тархана (нижний миоцен) Крыма подробно описан первый известный на территории СССР ископаемый вид семейства Tetraodontidae — *Sphoeroides jamestyleri* sp. nov. Дан обзор ископаемых находок иглобрюхих рыб.

Иглобрюхи (Tetraodontidae) — крупное семейство сростночелюстных рыб (отряд Tetraodontiformes), включающее не менее 90 современных видов, распространенных во всех тропических и субтропических морях (некоторые виды проникают в умеренно теплые воды). Отдельные тропические представители иглобрюхих освоили жизнь в пресных водах. Морские виды Tetraodontidae населяют преимущественно мелководье, однако некоторые иглобрюхи живут и на глубине. «Наличие большого воздушного мешка, отходящего от желудка, позволяет этим рыбам раздуваться в шар при наполнении его водой или воздухом» [4, с. 595].

Некоторые авторы подразделяют иглобрюхих на пять семейств [10, 12, 13] или подсемейств [7], другие — на два семейства [9 и др.], однако наиболее общепринято выделять одно семейство Tetraodontidae [2, 3, 11 и др.] с двумя подсемействами (Tetraodontinae и Canthigasterinae) [18, 19].

Несмотря на обилие иглобрюхов в современной фауне, ископаемые их находки редки. Из эоцена Северной Италии (местонахождение Болька) был описан единственный известный к настоящему времени относительно полный экземпляр ископаемых Tetraodontidae — *Tetraodon pygmaeus* Zigno [20]. Дж. Тайлер [18] отметил, что два признака отличают *T. pygmaeus* от современных Tetraodontidae и сближают этот вид с предковыми гимнодонтиными Triodontidae: вероятное наличие у эоценового вида ребер и 12 лучей в хвостовом плавнике (у современных Tetraodontidae 11 лучей). Поэтому Тайлер [18] выделил *T. pygmaeus* в особый род *Eotetraodon*.

Остальные известные к настоящему времени остатки ископаемых иглобрюхих — это фрагменты челюстей, найденные в миоцене и плиоцене Европы; обычно их относят к двум видам: *Tetraodon lawleyi* Carraroli [8] и *T. lecoitrae* Leriche [14]. «Они указывают лишь, что индивидуальные зубные единицы, объединенные в кусающий край челюстей, были удлиненными прутьями, как у современных видов» [18, с. 287]. Отдельных отолитов ископаемых Tetraodontidae пока не найдено [15]. С территории СССР к настоящему времени ископаемые иглобрюхие описаны не были.

Во время полевых работ раскопочных отрядов Палеонтологического института АН СССР (ПИН) в 1958 и 1988 гг. в тарханских отложениях Керченского полуострова обнаружено три экземпляра иглобрюхих рыб. На одном из них прекрасную сохранность имеет череп. Основываясь на морфологических признаках тарханской формы, таких, как число позвонков, очертания нейрокrania при виде сверху, строение праеорегсulum и позвонков хвостового стебля, мы относим ее к богатому видами современному роду пуфферов *Sphoeroides*, одному из наиболее генерализованных родов Tetraodontidae, близкому к предкам многих других родов современных иглобрюхих [18].

Большинство видов пуфферов населяют ныне Атлантический океан и восточную часть Тихого [16, 17], лишь глубоководный вид *Sphoeroides pachygaster* (Ranzani) обитает кроме Атлантики и в Индийском океане. Тайлер предположил, что в геологическом прошлом «...*Sphoeroides* был более широко распространен в Индо-Пацифике, чем сейчас, а впоследствии стал ограничен Атлантикой и восточной Пацификой, так как он встретил высокую конкуренцию в мелких водах Индо-Пацифики от изобилия родов тетраодонтид, развивавшихся там, и смог остаться в Индо-Пацифике только в виде единственного глубоководного вида» [18, с. 327]. Предположение Тайлера косвенно подтверждает находка пуфферов в тархане Крыма. Как известно, в тарханское время Восточный Паратетис был связан с Мировым океаном [5] через индо-тихоокеанские районы Тетиса [1, 6]. Можно предположить поэтому индо-тихоокеанское происхождение крымской формы *Sphoeroides*. В фауне рыб тархана Керченского полуострова резко преобладают глубоководные *Vinciguerria merklini* Danilshenko, обильны здесь и находки сельдевых. Помимо *Sphoeroides* изредка встречаются остатки рыб семейств *Gadidae*, *Carangidae* и *Gobiidae*: фауна рыб представлена преимущественно теплолюбивыми пелагическими формами.

Род *Sphoeroides* не является морфологически компактной группой: вариации в строении черепа разных видов пуфферов столь сильны, что два крайних вида, *S. dorsalis* Longley и *S. annulatus* (Jenyns), можно было бы отнести к разным родам [18]. Однако остальные виды *Sphoeroides* образуют почти непрерывный морфологический ряд. Наиболее генерализованными видами пуфферов, по Тайлеру [18], являются *S. pachygaster*, *S. maculatus* (Bloch et Schneider) и *S. trichcephalus* (Cope) с умеренно удлиненным рылом. Тарханская форма довольно близка к этой группе видов, однако ее морфологическое своеобразие позволяет выделить новый вид *S. jamestyleri*, описание которого приведено ниже.

Следует отметить, что в коллекции ПИН имеется скелетный материал еще по одной форме *Tetraodontidae*, найденный в хадумских отложениях (нижний олигоцен) Северного Кавказа. Однако сохранность северокавказского материала уступает таковой тарханского вида.

СЕМЕЙСТВО TETRAODONTIDAE BONAPARTE, 1832

Род *Sphoeroides* Lacépède, 1798

Sphoeroides jamestyleri Bannikov, sp. nov.

Название вида по имени и фамилии американского ихтиолога Дж. Тайлера.

Голотип — ПИН, № 287-9, двусторонний отпечаток полного скелета; Крым, Керченский п-ов, ур. Малый Камышлак; нижний миоцен, тархан.

Описание (рис. 1, 2). Тело удлиненное, каплевидное, с невысоким хвостовым стеблем. Максимальная высота тела не раздутой рыбы составляет около 37% его длины (до конца гипуральной пластинки), приходится на район затылка. Голова крупная, ее длина превышает высоту тела (если тело не раздуто) и равна примерно 42% длины тела. Глаза небольшие, диаметр орбиты примерно вдвое короче длины рыла. Рот конечный, маленький, сочленение нижней челюсти находится далеко впереди вертикали переднего края орбиты. Нейрокраний умеренной высоты, supraoccipitale, по-видимому, выступает назад в виде небольшого заостренного гребня. При виде сверху нейрокраний широкий в заглазничном районе, сильно сужается над орбитами, этmoidный его район узкий, умеренно удлинен. Parethmoideum (praefrontale) латерально сильно выступает, расположено заметно впереди середины длины черепа. Два передних и два задних угла мозговой коробки смечены выступами соответственно sphenotica и pterotica. Frontalia, по-видимому, равномерно сужаются кпереди. Sphenoticum образует постеродорсальную часть орбиты. Прямое мощное parasphenoideum обозначает нижний край орбиты. Выраженного

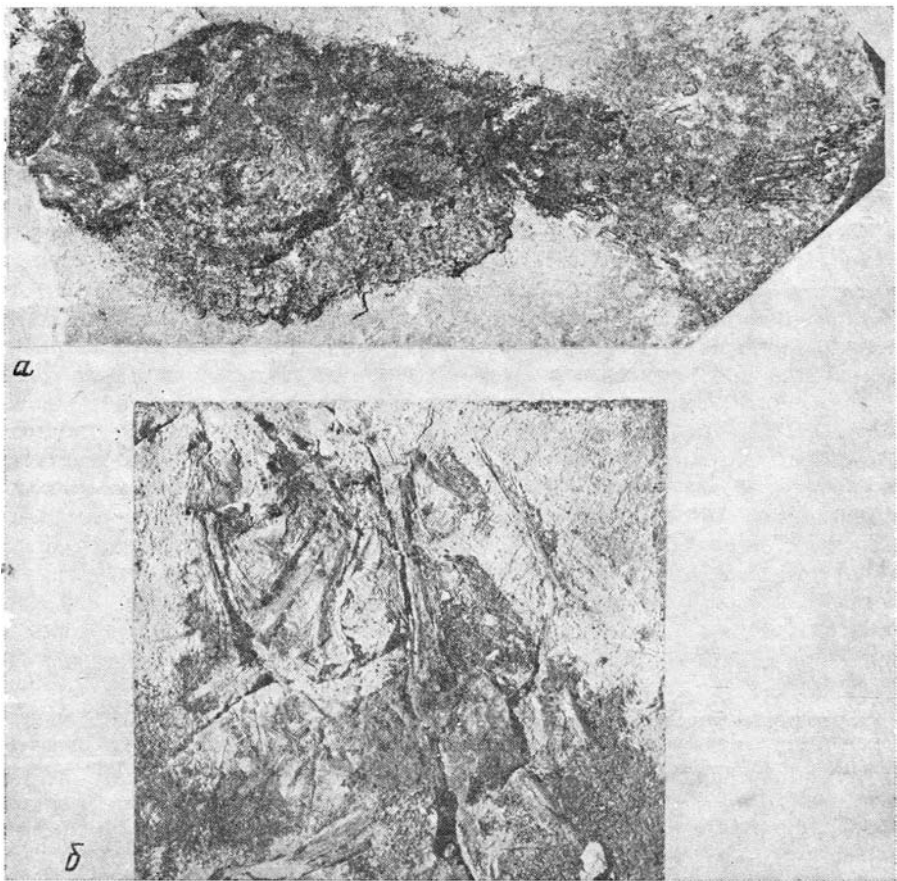
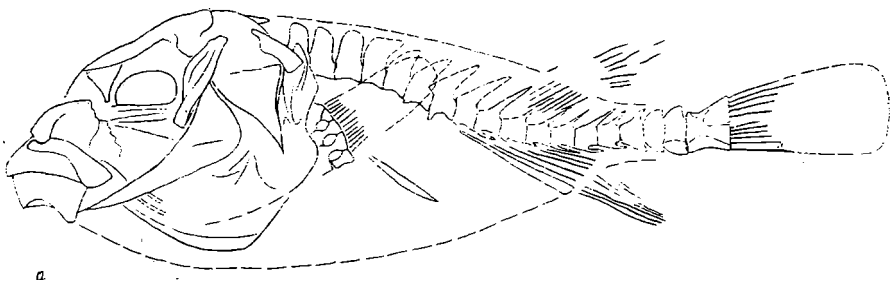


Рис. 1. *Sphoeroides jamesyleri* sp. nov.; а – голотип № 287-9, полный скелет ($\times 4,2$); б – экз. № 3974-8, расчлененные кости черепа и нейрокраний сверху ($\times 2,7$)

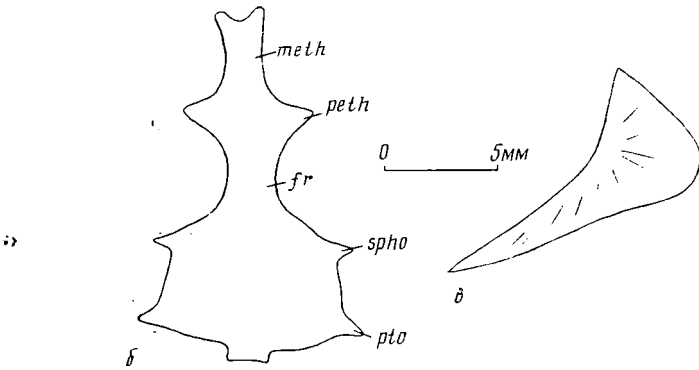
дорсального межглазничного разрастания парасфеноида не отмечается.

Hyomandibulare подвешено под углом около 65° к оси тела, это продолговатая кость, расширенная в средней части. Фасетки для сочленения с operculum не наблюдаются. К заднему краю кости в нижней половине hyomandibulare примыкает праеoperculum. Quadratum имеет форму узкого треугольника, наиболее острый угол которого заканчивается небольшой сочленовной фасеткой. Ectopterygoideum с вогнутым передним краем связывает quadratum с palatinum, metapterygoideum неправильной формы. Palatinum крупное, расширено назад, где соединяется с entopterygoideum. Антеродорсально небная кость утолщена и выступает латерально в виде плотной фасетки для сочленения с maxillare. Operculum треугольное, с длинным заостренным постероventральным углом, suboperculum сохранилось плохо. Праеoperculum крупное, очень слабо изогнутое по утолщенному антеродорсальному краю. Наибольшая ширина предкрышечной кости находится в верхней трети ее длины (у места перегиба) и составляет здесь около 40% длины кости. Наблюдается некоторая радиальная исчерченность праеoperculum, указывающая на развитие в кости ветвей канала сейсмочувствительной системы.

Верхняя челюсть образована крепко связанными праemaxillare и maxillare. Праemaxillare клювовидное, вместе со слитыми зубными элементами образует массивную дробящую пластину с острым краем. Сочленение праemaxillaria друг с другом усиливают сцепляющиеся выступы на их симфизной поверхности, к кусающему краю размеры этих выступов уменьшаются. Maxillare слегка изогнутое, тесно связано с праemaxillare по всей длине, покрывая его сверху и постеролатерально. Задний расширенный край maxillare выступает за задний край праemaxillare. В перед-



a



b

c

Рис. 2. *Sphoeroides jamestyleri* sp. nov.; a – реконструкция скелета; б, в – экз. № 3974-8; б – очертания нейрокrania при виде сверху, в – праеоперкулум сбоку. Обозначения: fr – frontale, meth – mesethmoideum, peth – parathmoideum, pto – pteroticum, spho – sphenoticum

ней своей части maxillare дорсально связано с сочленовной фасеткой palatinum. Длина нижней челюсти составляет $\frac{1}{4}$ длины головы. Основную часть нижней челюсти образует dentale, граница зубной кости с articulare и angulare на материале не наблюдается. Dentale массивное, высокое в симфизе, с вогнутым нижним краем. Внутренняя поверхность кости вогнутая, у симфиза зубная кость утолщена. Режущие края dentale сходны с таковыми праemaxillare. Сочленение зубных костей друг с другом усиливают около 10 выступов (более крупных, чем на праemaxillaria) на симфизной поверхности, эти выступы увеличиваются в размере сверху вниз.

Удлиненное supracleithrum, ориентированное под углом около 35° к оси тела, связывает cleithrum с черепом, перекрывая снаружи верхний конец ключицы. Cleithrum массивное, широкое, его приостренный верхний конец покрывает сбоку тело первого позвонка. Четыре пекторальные radialia крупные, катушковидные из-за пережатости посередине (кроме первого редуцированного radiale), между ними имеется три овальных отверстия. К соприкасающимся друг с другом дистальным концам radialia крепятся лучи грудного плавника. Вентральное postcleithrum удлиненное, палочковидное. Тазовых костей и брюшных плавников нет.

Осевой скелет состоит из 18 двояковогнутых позвонков, семь из них абдоминальные. Линия позвоночника очень слабо S-образно изогнута. Ось передней части позвоночника слабо скошена относительно оси черепа. Длина туловищной части позвоночника составляет около 65% длины хвостовой части. Позвонки субквадратные, пережатые посередине, без выраженных продольных гребней по бокам, на хвостовом стебле заметно не укорачиваются. Первые четыре позвонка имеют очень широкие, закругленные сверху, субвертикальные невральные отростки умеренной длины; неуропофиз четвертого позвонка дистально расширен назад. По-видимому, эти невральные отростки раздваиваются выше невральной дуги на две равные латеральные части, как это имеет место у современных иглобрюхих [18]. Невральные отростки последних трех туловищных позвонков и большей части хвостовых позвонков (кроме позвонков хвостового стебля) утоньшаются и наклонены назад. Два или три позвонка хвостового стеб-

ля (кроме терминального) несут короткие широкие невральные гребни. Тонкие гемальные отростки около пяти передних хвостовых позвонков (этот район сохранился плохо) сильно видоизменены для связи с анальными птеригофорами, они представляют собой разрастание прегипозигапофизов назад [18] и вниз почти не выступают. В передней части хвостового стебля гемальные отростки позвонков также тонкие, короткие и загнутые назад; а в средней его части — представляют собой короткие расширенные гребни (включая гемальный отросток второго преурального позвонка). Парапофизы на туловищных позвонках не наблюдаются, лишь последний абдоминальный позвонок несет удлиненный отросток, отходящий вниз от района прегипозигапофиза. Нет ни ерipleuralia, ни плевральных ребер. Элементы хвостового скелета почти не различимы, однако, по-видимому, терминальный позвонок имел типичное для семейства строение (с отдельной эпаксиальной гипуральной пластинкой и автогенным *parhypurale*).

Спинальный плавник и его птеригофоры сохранились плохо. На голотипе различимы остатки около семи лучей спинного плавника (возможно, лучшей было больше), все они мягкие. Предорсальное расстояние составляет около 75% стандартной длины тела. Высота плавника явно превышает длину его основания. Следы трех или четырех тонких *interneuralia* наблюдаются в промежутке между невральными отростками третьего и четвертого хвостовых позвонков; остальные птеригофоры, занимавшие более переднее положение, практически не различимы, равно как и *suraneurale*.

Сохранность анального плавника ненамного лучше таковой спинного плавника, относительно которого анальный плавник немного сдвинут назад: преанальное расстояние составляет около 78% стандартной длины тела. По форме и размерам анальный плавник сходен со спинным, в нем сохранилось (на голотипе) семь лучей (не исключено наличие еще одного-двух лучей). Начинается анальный плавник на вертикали конца пятого хвостового позвонка. Первое *interhaemale* длинное, мощное, узкоклинновидное, ориентировано косо, под углом около 35° к оси тела. Остальные *interhaemalia* (сохранились следы пяти) узкие, назад быстро укорачиваются и все более склоняются к оси тела.

Грудные плавники умеренной длины, широкие в основании, прикрепляются немного ниже линии позвоночника (верхний край их основания расположен под вторым позвонком). В грудных плавниках наблюдается 13 лучей (еще один-два луча, связанные с четвертым *radiale*, вероятно, не сохранились).

Хвостовой плавник довольно узкий, состоит из 11 лучей (пять из них прикрепляются к эпаксиальной гипуральной пластинке, а шесть — к гипаксиальной и *parhypurale*).

Чешуя мелкая, состоит из выступающих шипиков и звездчато шиповатого основания, покрывает все тело, однако размеры шипиков варьируют в зависимости от положения чешуи на теле. Боковая линия не прослеживается.

Размеры. Длина тела до 6 см (стандартная длина голотипа — 23 мм).

Сравнение. Из большого числа современных видов *Sphoegoides* пропорциями и очертанием нейрокrania при виде сверху новый вид сходен с *S. maculatus*, *S. spengleri* (Bloch) и *S. angusticeps* (Jenyns), однако у первого обычно больше позвонков (19 против 18 у *S. jamestyeri*), а у последних меньше (17 против 18). Наличием 18 позвонков сближается с *S. annulatus*, *S. pachygaster*, *S. nephelus* (Goode et Bean) и *S. testudineus* (L.), отличаясь от них семью туловищными позвонками (у современных видов пuffersов восемь абдоминальных позвонков, семь бывает лишь как редкая вариация у *S. nephelus* и *S. testudineus* [18, табл. 2]). Кроме того, от *S. pachygaster* отличается наличием шипиков на чешуе, от *S. testudineus* и особенно *S. annulatus* — более удлиненным черепом, а от *S. nephelus* — значительно менее узким и удлиненным нейрокranием.

Материал. 3 экз. из типового местонахождения: кроме голотипа отпечатки расчлененного скелета, а также части хвостового стебля.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Банников А. Ф. Род *Scomberoides* (Teleostei) в миоцене Кавказа // Палеонтол. журн. 1984. № 1. С. 108–110.
2. Берг Л. С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых, изд. 2 // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1955. Т. 20. 286 с.
3. Линдберг Г. У. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. Л.: Наука, 1971. 471 с.
4. Макушок В. М. Семейство иглобрюхие, или скалозубовые, или рыбы-собаки (Tetraodontidae) // Жизнь животных. Т. 4. Ч. 1. Рыбы. М.: Просвещение, 1971. С. 595–596.
5. Музылев Н. Г., Головина Л. А. Связь Восточного Паратетиса и Мирового океана в раннем – среднем миоцене // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1987. № 12. С. 62–73.
6. Невеская Л. А., Воронина А. А., Гончарова И. А. и др. История Паратетиса // 27-й Междунар. геол. конгресс. Докл. 3. Коллокви. ОЗ. Палеонтол. М., 1984. С. 91–101.
7. Breder C. M., jr., Clark E. A contribution to the visceral anatomy, development, and relationships of the Plectognathi // Bull. Amer. Museum Natur. History. 1947. V. 88. P. 287–319.
8. Carraroli A. Avanzi di pesci fossili pliocenici del Parmense e del Piacentino // Riv. Ital. Paleontol. 1897. V. 3. P. 23–27.
9. Fowler H. W. The marine fishes of West Africa based on the collection of the American Museum Congo Expedition, 1909–1915 // Bull. Amer. Museum Natur. History. 1936. V. 70. pt II. P. 607–1369.
10. Fraser-Brunner A. Notes on the plectognath fishes. VIII. The classification of the suborder Tetraodontoidea, with a synopsis of the genera // Ann. Mag. Natur. History. 11 ser. 1943. V. 10. № 1. P. 1–18.
11. Greenwood P. H., Rosen D. E., Weitzman S. H., Myers G. S. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms // Bull. Amer. Museum Natur. History. 1966. V. 131. Art. 4. P. 339–454.
12. Le Danois Y. Etude osteologique, myologique et systématique des poissons du sous-ordre des Orbiculates // Ann. Inst. Océanogr. 1959. V. 36. P. 1–273.
13. Le Danois Y. Remarques sur les poissons Orbiculates du sous-ordre des Ostracioniformes // Mém. Museum. Nat. Histoire Natur. N. S. (A, sool.). 1961. V. 19. P. 207–338.
14. Leriche M. Les poissons Néogènes de la Bretagne, de l'Anjou et de la Touraine // Mém. Soc. Géol. France. N. S. 1957. V. 36. Fasc. 4. P. 1–64.
15. Nolf D. Otolithi piscium // Handbook of paleoichthyology. V. 10. Stuttgart, N. Y.: Gustav Fischer Verlag, 1985. 145 p.
16. Shipp R. L. The pufferfishes (Tetraodontidae) of the Atlantic ocean // Publ. Gulf. Coast Res. Lab. Museum. 1974. № 4. P. 1–162.
17. Shipp R. L., Yeger R. W. Status, characters, and distribution of the northern and southern puffers of the genus *Sphoeroides* // Copeia. 1969. № 3. P. 425–433.
18. Tyler J. C. Osteology, phylogeny, and higher classification of the fishes of the order Plectognathi (Tetraodontiformes) // NOAA Techn. Rep. NMFS. 1980. Circ. 434. 422 p.
19. Winterbottom R. The familial phylogeny of the Tetraodontiformes (Acanthopterygii: Pisces) as evidenced by their comparative myology // Smithson. Contrib. Zool. 1974. V. 155. P. 1–201.
20. Zigno A. de. Nuove aggiunte alla ittiofauna dell'epoca Eocena // Mem. R. Ist. Veneto Sci. 1887. V. 23. P. 9–33.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
23.III.1989

УДК 56.0:551.73(471.56)

© 1990 г.

ИВАХНЕНКО М. Ф.

ПОЗДНЕПАЛЕЗОЙСКИЙ ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ТЕТРАПОД ИЗ ОТЛОЖЕНИЙ БАСЕЙНА р. МЕЗЕЬ

Проведены реконструкции экологии восьми видов, входящих в состав позднепермского комплекса бассейна р. Мезень (Архангельская обл.). Выделяются доминантные и адвентивативные элементы комплекса, анализируется соотношение комплекса с Очерским и Ишеевским комплексами тетрапод поздней перми Восточной Европы. Описываются две новые формы — фтинозухия *Biarmosuchus tagax* sp. nov. и примитивный тапиноцефалид *Niaftasuchus zekkeli* gen. et sp. nov.

Остатки наземных позвоночных в пермских отложениях бассейна нижнего течения Мезени впервые были обнаружены при геологических исследованиях Я. Д. Зеккелем [3]. Кости четвероногих были найдены в красном мергеле, перекрывающем отложения так называемого белоцельского горизонта. Мощность пачки красного мергеля до 80–90 м, имеются прослойки зеленоватых или беловато-голубых плотных мергелей; кости приурочены к низам мергельной толщи. Сборы Я. Д. Зеккеля (1933–1944 гг.) дополнили сборы специальной экспедиции Палеонтологического института АН СССР (Н. И. Новожилов, 1935 г. и Р. Л. Мерклин, 1937 г.). Обработал и предварительно описал материал И. А. Ефремов [2], при этом были установлены три формы — *Nyctiphuretus acudens* Efr, *Nycteroleter ineptus* Efr. и *Mesenosaurus romeri* Efr. Две первые были причислены к особому подсемейству *Nyctiphuretinae* семейства *Procolophonidae*, последняя — к пеликозаврам семейства *Poliosauridae*, и в сводке [17] комплекс был включен в состав «III, пеликозавровой» зоны между зоной «Titanophoneus» (ишеевский комплекс) и «парейазавровой» (северодвинская: комплексы см. [6]). В монографии Ефремова [18] систематическое положение описанных форм оставлено прежним, проведен анализ условий образования местонахождений и условий обитания животных. По Ефремову, местонахождения образовались в области обширной дельты при катастрофических разливах, что объясняло, по его мнению, выборочность захоронения не крупных наземных рептилий с последующим небольшим переносом и слабой сортировкой остатков.

В 1957 г. поступили новые сборы М. А. Плотнокова (район р. Пёза, притока Мезени), а также сборы 1973 г. сотрудников НИИ геологии Саратовского университета. Из собранных новых материалов были описаны еще две формы — примитивный лантанозухид *Lanthaniscus efremovi* Ivachn. [4] и никтеролетерид *Macroleter roezicus* Tverd. et Ivachn. [12]. К этому времени никтеролетеры были выделены в особую группу, что нашло отражение в монографической ревизии [5]. На новых материалах полевых исследований местонахождений Г. И. Твердохлебовой [11] была опубликована обстоятельная сводка существующих к настоящему времени мнений относительно стратиграфического положения и тафономии всего комплекса местонахождений нижнего течения р. Мезень. Возраст отложений остается до сих пор спорным и определяется как верхнеказанский — нижнетатарский. Анализ фациальных особенностей

вмещающих пород и биостратонмия местонахождений привели Твердохлебову к выводу о формировании их в условиях обширной низменной заболоченной и осолоненной лагуно-дельтовой равнины с периодическими затоплениями региона, возможно, водами расположенного поблизости крупного озерно-морского бассейна. Имеющиеся у нас данные в целом хорошо согласуются с такой реконструкцией ландшафта и генезиса местонахождений, хотя нельзя не согласиться и с В. Г. Очевым [8], приводящим именно мезенские местонахождения как пример очень сложного для интерпретации палеоландшафта, объясняя это тем, что мы, возможно, имеем дело с исчезнувшим типом ландшафта, не находящим современных аналогий. К этому можно добавить, что и образ жизни большинства входящих в комплекс животных может не иметь аналогий (или иметь очень отдаленные) среди современных вследствие как особенностей физиологии многих палеозойских групп (см. [5]), так и своеобразия среды обитания. В частности, С. В. Мейер [1, с. 104—105] отмечает, что, возможно, в девоне отсутствие сплошного растительного покрова препятствовало регулированию стока воды и нормальному почвообразованию. Это предположение с очевидными оговорками может быть справедливо вплоть до времени широкого распространения пастоящей дерновообразующей растительности, т. е. и для позднего палеозоя. Позднепалеозойская флора рассматриваемого региона представлена преимущественно мхами, членистостебельными, папоротниками, птеридоспермами, в подчиненном количестве — хвойными [1]. Своеобразие состава растительности влияло не только на регулирование стока воды или процессы испарения, но и на специфику адаптаций консументов первого порядка, что могло привести к появлению очень своеобразных «ископаемых» адаптаций.

Прежде чем перейти к анализу фаунистического комплекса местонахождений, надо упомянуть, что при разборке сборов Плотникова (1957 г.) был обнаружен неполный череп нового вида *Biarmosuchus*, а в новых сборах П. К. Чудинова (1975, 1981 гг.) оказались отдельные обломки черепов биармозухов и неполный череп очень своеобразной растительной формы *Niaftasuchus gen. nov.*, по строению переходного типа от фтинозухий к дейноцефалам-тапиноцефалидам (описания новых форм см. ниже).

В результате выборка, хранящаяся в коллекции Палеонтологического института, содержит (учтены только значимые краниальные остатки): *Nyctiphruetus acudens* — 79 экз. (скелеты, черепа особей разных размеров, отдельные челюсти); *Mesenosaurus romeri* — 20 экз. (скелет, черепа особей разных размеров); *Macroleter roezicus* — 10 экз. (скелеты, отдельные черепа, челюсти); *Nycteroleter ineptus* — 3 экз. (черепа); *Biarmosuchus tagax sp. nov.* — 3 экз. (черепа, обломки черепов); *Lanthaniscus efremovi* — 1 экз. (скелет); *Niaftasuchus zekki sp. nov.* — 1 экз. (черепа). Очевидно, что доминантом в ориктоценозе и, видимо, в биоценозе (местонахождения явно относятся к группе гипавтохтонных) является примитивный проколофон *Nyctiphruetus acudens* (67,5%), а постоянным, но не доминирующим компонентом, явно не связанным с доминантом пищевой цепью (ассектатором), — *Mesenosaurus romeri* (17%). Ощутимо количество остатков крупного никтеролетерида *Macroleter roezicus* (8,5%), на долю остальных форм приходится 1—2,5%. Следовательно, закономерно предположить, что основу анализируемого комплекса составляли три первые формы, связанные с обстановкой, фиксируемой по литологическим и биостратонмическим особенностям местонахождений [11].

Доминант, *N. acudens*, обычно рассматривается как мелкое ящерицеподобное наземное животное с сумеречным или даже ночным образом жизни [18]. В действительности никтифрует имел достаточно массивное, несколько удлиненное тело, длинные мощные конечности с широкой кистью и стопой, широкий уплощенный череп. Наиболее примечательной особенностью строения черепа [5] являются действительно крупные орбиты, но основные их части занимали функциональные аналоги височных окоп, тогда как размеры глазного яблока, реконструируемые по сохраняющемуся кольцу склеротики, невелики и соответственно свидетельст-

вывать о сумеречном образе жизни не могут. Узкие полосы небных зубов как бы сходятся в области базиптеригоидного сочленения. Их участие в обработке пищи мало вероятно, скорее они как бы «направляли» массы мягкой пищи в пищевод. Своеобразно и строение удлинненной ноздри, половину которой занимала обширная полость, подстилавшаяся септомаксиллой. Видимо, полость вмещала крупную латеральную носовую железу, для которой не может быть исключена и функция солевыведения; у гораздо более наземных по общему плану строения высших проколюфонов депрессия латеральной носовой железы развита несравненно слабее. Челюстные зубы мелкие, с уплощенными вершинками и резко расширенными трансверсально основаниями. Тимпанальный отдел полости среднего уха не развит, ушная вырезка на краю щеки отсутствует. Допустимо выглядит предположение, что никтифрурет, являясь в целом наземным животным, обитал на берегу крупного солоноватоводного озера-морского бассейна и вел факультативно-водный образ жизни, питаясь водорослями (например, как современные амблиринхи). С этим предположением согласуется и скопление большого количества особей разных индивидуальных возрастов в зоне побережья (известны особи с длиной черепов от 2 до 6 см).

Мезенозавр относится сейчас к группе примитивных архозавроморфов [7]. Это некрупное подвижное животное (длина черепа известных особей от 4 до 6,5 см), с легко построенным скелетом и длинными конечностями. Череп легкий, длинный и узкий. Небные зубы расположены в однорядных полосах, в том числе и по медиальной линии сросшихся сошников. Челюстные зубы конические, уплощенные, с зазубренным режущим задним краем, в начале максиллы находится резко увеличенный клык. Нет оснований предполагать, что мезепозавр вел водный образ жизни. Видимо, это мелкий насекомояд прибрежных зарослей.

Наиболее интересной особенностью никтеролетерид является своеобразная скульптура крыши черепа из округлых ямок, находящая аналогии только среди хвостатых земноводных, где она связана с наличием крупных кожных желез на крыше черепа (см. [5]), что позволяет высказать предположение о мягкой, «лиссамфибийной» коже никтеролетерид. Часто встречающаяся в мезенских местонахождениях форма, макролетер, являлась крупным животным (череп длиной до 8,5 см) с мощными острыми зубами в челюстях, клыкообразно увеличенными в передней трети максиллы и на симфизе нижней челюсти. Череп в орбито-темпоральной области высокий, и зрительные оси глаз должны были быть направлены несколько вперед и почти латерально. Новые материалы показывают, что в дополнение к первоначальному описанию [12] надо отметить сильное развитие скульптурных остеодерм на крыше черепа, образующих бугры на носовых, чешуйчатых («надвисочных») костях и на костях, обрамляющих орбиту. Ноздря несколько увеличена за счет относительно небольшого вдавления латеральной носовой железы. Возможна интерпретация этого животного как наземной хищной амфибии без особой пищевой специализации, в чем-то аналогичной современным крупным жабам. Более мелкая (череп длиной до 5 см) и редкая форма — *Nucleroleter ineptus* — известна только по изолированным черепам. Череп плоский, не несет остеодерм, ноздря маленькая, овальная, без выраженного вдавления латеральной носовой железы. Челюстные зубы мелкие, с уплощенными вершинками, тонкие и округлые в основании. Видимо, это типичная амфибия-инвертебратофаг (типа современной лягушки), связанная, вероятно, с какими-то более опресненными, расположенными в глубине суши водоемами, а не непосредственно с экотопом побережья, что и объясняет редкость и фрагментарность ее остатков в местонахождениях. Примечательно, что оба никтеролетерида имеют большие тимпанальные полости и ушные вырезки, где прикреплялась барабанная перепонка.

Еще более редок в местонахождениях лантаниск. Он представлен единственным целым (поврежденным при коллектировании) скелетом.

Этот маленький лантанозухид отличается рядом примитивных черт по сравнению с крупными, широко распространенными в ишеевском комплексе лантанозухами. В частности, в заглазничной области черепа сохраняются ямки кожных желез, а остеодермальные гребни крыши черепа развиты намного слабее. Череп широкий, уплощенный, параболический, с крупным височным окном. Челюстные зубы очень мелкие, небные зубы расположены радиальными рядами и покрывают все небо. Хорошо выражено око на нижнем краю орбиты, связанное с отверстием слезного протока — видимо, здесь также располагалась крупная железа, может быть, связанная с солевыведением. Лантаниск еще сохраняет небольшое вдавление тимпанальной полости и вырезку на заднем краю щеки, но для лантанозухид в целом выявляется отчетливая тенденция к потере этой полости в связи с поперечной переориентировкой квадратной ветви птеригоида и потерей ушной вырезки на краю щеки, что, видимо, связано с глубокой фетализацией данной структуры, аналогично процессу у некоторых лабиринтодонтов (например, для брахиопид [16, с. 160, 190]). Этот процесс в принципе может быть связан с переходом к облигатному питанию в воде, что заставляет терять полость среднего уха, ранее широко открывавшуюся в ротовую полость через евстахиеву трубу. Видимо, лантанозухиды, и лантаниск в частности, были обитателями неглубоких солоноватых водоемов, питавшимися мелкими панцирными рачками. Их распространение не совпадало с экотопом доминантов комплекса.

Героморфы представлены в местонахождениях наиболее бедно. Это остатки трех черепов биармозухов и неполный череп няфтазуха. Биармозух очень близок к очерской форме (*Biarmosuchus tener* Tchud.: [13—15, 23]). Полные скелеты биармозухов, найденные в Очерском местонахождении [15], дают представление об общем облике этих относительно некрупных (длина тела до 1,5 м) хищниках, с длинными конечностями, широкими кистями лап, снабженных недлинными массивными когтями. Череп удлинённый, с небольшой, низко расположенной поздрей и очень крупными орбитами. Кольцо склеротики также очень крупное, занимает почти всю орбиту. Зубная система хорошо сформированного хищника — мощные заостренные резцы, длинный, уплощенный, зазубренный по заднему краю клык и уплощенные, часто расположенные, с зазубренными кромками заклыковые зубы. Заслуживают внимания хорошо сформированные, уплощенные широкие бугры на небе, покрытые мелкими зубами. Бугры расположены на небных и крыловидных костях, протягиваются от хоан до птеригоидных флагов. Между буграми образуется отчетливо выраженный желоб по медиальному шву небных и крыловидных костей, открывающийся в область хоан и доходящий до района базиптеригоидного сочленения. В функциональном отношении мелкие округлые зубы на небе плохо сочетаются со специализированным хищным озублением челюстей; видимо, основной структурой следует считать образующийся между буграми желоб, создававший примитивный воздухопровод от хоан, что можно связать только с достаточно длительным удержанием добычи во рту. Видимо, биармозухи питались достаточно крупной, сопоставимой с ними по размеру добычей, которой могли являться своеобразные растительноядные няфтазухи. У единственного в коллекции неполного черепа этого животного, к сожалению, отсутствуют предчелюстные зубы, видимо, судя по крупным альвеолам, увеличенные в размерах и несколько наклоненные вперед. В максилле средние два-три зуба увеличены, но не имеют клыкообразной формы. Их расширенные вершины слабо уплощены с боков, слегка зазубрены по краям и отчетливо стертые на внутренних поверхностях. Орбиты крупные; небо-хоанный желоб между мощными, почти лишенными зубов небными буграми развит сильно; задние края крупных костных хоан также несут глубокие вдавления, соединенные с желобом — небо-хоанный канал был развит намного сильнее, чем у биармозуха.

Необходимо отметить еще одну находку — два очень небольших зуба, располагавшихся рядом на небольшом обломке породы и соединенных

между собой неясными обрывками костной ткани. Высота коронок зубов не более 2,5 мм. Коронки вздутые, округлые, с большой срединной вершиной, имеющей острые режущие края, несущие два-три краевых бугорка, переходящих в слабо выраженный цингулюм. Вершинка одного из зубов несет слабые следы стертости. Поверхность эмали между вершиной и цингулюмом с отчетливыми продольными варикозными гребешками. Зубы несколько напоминают по форме зубы лепторофид или парейазавров [5, рис. 28, 29], но отличаются строением — у парарептилий нет доминирующего центрального бугра и цингулюма. Более всего они напоминают щечные зубы эстемменозухид, отличаясь очень маленькими размерами и более резко выраженными краевыми буграми. В фауне Восточной Европы описан по очень фрагментарному остатку (обломок зубной кости) род *Rhopalodon* [19, 20].

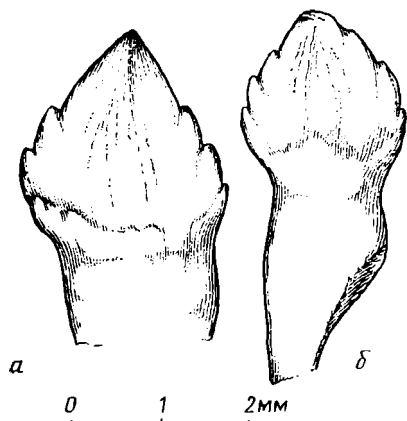


Рис. 1. Зубы *Rhopalodon* (?) sp. изнутри: а — экз. № 3717/39, б — экз. № 3717/40; Архангельская обл., р. Пеза; верхняя пермь, нижнетатарский (?) подъярус

Однако экземпляр утерян, а описания и изображения в работах не дают возможности установить детали строения зубов. Можно лишь отметить, что ропалодон имел крупный округлый клык в симфизной части нижней челюсти и отчетливо наклоненные назад заклыковые зубы с несколько уплощенными и зазубренными коронками. Ревизуя описанный материал, Чудинов [15, с. 109] отнес этот вид (*Rh. wangenheimi* Fischer) к семейству *Estemmenosuchidae*. Надо заметить, что в коллекции Саратовского университета (СГУ, № 104В/2050, местонахождение Борисовка, р. Большая Кинель) хранится фрагмент нижней челюсти, очень схожий и по размеру, и по деталям строения с описанным экземпляром ропалодона. Сохранилась альвеола крупного клыка и два зуба, резко наклоненных кзади. К сожалению, коронки зубов сильно обточены песком, и детали их строения неясны. Видно лишь, что они были значительно вздутыми, с заостренным центральным бугром; корень одного зуба сзади уплощен, что наблюдается и на одном из зубов из мезенской коллекции. Размеры зубов также совпадают. Можно высказать предположение, что все эти остатки принадлежат одной или очень близким формам примитивных мелких растительноядных эстемменозухид, но материала для точной идентификации или описания явно недостаточно; поэтому зубы с Мезени можно провизорно отнести к *Rhopalodon* (?) sp. (рис. 1). Безусловно, тероморфы мезенской фауны являлись адвентикаторами никтифруретидно-мезенозаврового комплекса; возможно, это мезо- или ксерофилы более возвышенных участков суши.

Положение фаунистического комплекса мезенских местонахождений относительно Очерского и Ишеевского недостаточно ясно. Доминанты комплекса, никтифрурет и мезенозавр, в местонахождениях других комплексов не обнаружены. Другой вид никтеролетера (*N. bashkyricus* Efr.) известен из местонахождения Белебей, остатки из местонахождения Шихово-Чирки («N.» *kassini* Tchud.) очень фрагментарны и, по имеющимся новым материалам, не принадлежат, видимо, никтеролетериду; не исключено, что в целом эта группа амфибий была широко распространена в течение всей поздней перми на территории Восточной Европы, так как даже из местонахождений северодвинского (Пронькино) и вязниковского (Вязники) комплексов известны отдельные черепные кости с характерными буграми остеодерм и отпечатками желез, возможно, принадлежащие животным этой группы. Лантаниск является самым примитивным из лантанозухид и морфологически может рассматриваться как предшественник лантанозухов ишеевского комплекса; возможно, то же можно сказать

и о соотношениях пяфтозуха и тапиноцефалид. Биармозух очень близок к форме из Очера, однако не исключено и более широкое временное распространение биармозухид — по крайней мере близкие к ним иктидориниды Карру известны до самых верхов перми. Генетически комплекс Мезени явно связан с очерским, но территориально резко оторван от типичных местонахождений и очерского, и ишеевского комплексов и, как уже отмечалось, может быть связан со своеобразным экотопом побережья обширного солоновато-водного бассейна. Следовательно, возможны три предположения. Либо комплекс синхронен очерскому, и его своеобразие объясняется своеобразием экотопа и территориальной удаленностью; либо синхронен ишеевскому, с сохранением ряда реликтовых элементов в условиях изоляции от основного ареала комплекса — южной половины Восточной Европы (барьером мог служить обширный бассейн); либо, наконец, мы имеем местонахождения с фауной особого комплекса, переходного от очерского к ишеевскому. Первое согласуется с наличием ряда элементов, близких к очерским (никтеролетерид, биармозухид), второе — с появлением принципиально новых групп, в целом характерных для ишеевского комплекса (лантанозухиды, тапиноцефалы). В пользу предположения о переходном характере свидетельствует соединение всех этих элементов в одном комплексе (особенно учитывая примитивность мезенских лантанозухид и тапиноцефалов), против — отсутствие доминантов комплекса в других местонахождениях перми Восточной Европы. Так что проблема синхронизации мезенского комплекса пока сохраняется.

О Т Р Я Д PHTHINOSUCHIA

СЕМЕЙСТВО BIARMOSUCHIDAE OLSON, 1962

Род *Biarmosuchus* Tchudinov, 1960

Biarmosuchus tagax Ivachnenko, sp. nov.

Название вида *tagax* лат. — вороватый.

Голотип — ПИН, № 3706/10, неполный череп; Архангельская обл., р. Пеза, правый приток р. Мезень; верхняя пермь, нижнетатарский (?) подъярус, верхнекимженские слои.

Описание (рис. 2, б). Реконструированная длина черепа не менее 16 см. Череп относительно невысокий, орбита слегка овальная, ее нижний и передний края слабо уплощены. Затылок относительно длинный, теменное отверстие находится на уровне посторбитальной перегородки между орбитой и височным окном. Гребни, окружающие теменное отверстие, резко поднимаются вверх, отчетливо отделяясь от теменной кости. Височное окно удлинненно-овальное, широкое, вдавление в передневерхней части окна узкое, треугольное. Скуловой отросток чешуйчатой кости невысокий, массивный.

Сравнение. От *B. tener* Tchudinov [13—15] незначительно отличается некоторыми пропорциями черепа (форма орбиты, форма и детали строения височного окна). Основное отличие заключается в несколько большей относительной длине затылка, чем определяется форма височного окна и положение теменного отверстия. При описании *B. tener* в литературе приведены только схематические рисунки, что затрудняет сравнение, поэтому необходимо привести детальную реконструкцию черепа этого вида (рис. 1, а).

Замечания. Положение биармозухид и фтинозухий в целом в системе тероморфов и их соотношения с другими группами представляются недостаточно изученными. Детально дискуссия по этому вопросу приведена в ряде работ [9, 10, 15, 23], поэтому, не рассматривая проблему в целом, отметим лишь некоторые, наиболее важные, на наш взгляд, моменты. Прежде всего представляется необходимым тесное сближение фтинозухий и иктидоринид поздней перми Карру. Практически единственный значимый признак, позволяющий относить иктидоринид непосредственно к горгонопиям и отделить от фтинозухий, — наличие у икти-

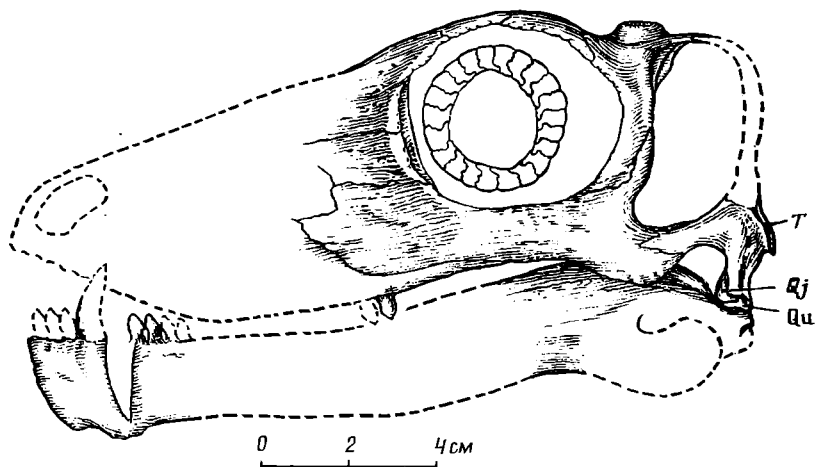
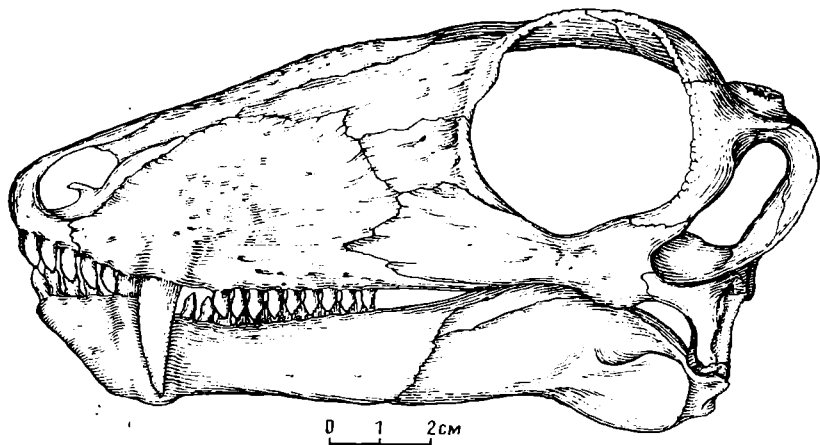


Рис. 2. Черепа биармозухов сбоку: а — *Biarmosuchus tener* Tchudinov, по голотипу № 1758/2; б — *B. tagax* sp. nov., реконструкция по голотипу № 3706/10, экз. № 3586/6, 14. Обозначения: Qj — quadratojugale; Qu — quadratum; T — tabulare

доринид уверенно реконструируемой предтеменной кости [21, 22]. Однако эта кость не отмечается у ряда горгонопий [21], ее нет у некоторых экземпляров *Inostrancevia* (экз. ПИН, № 2005/2099, 2356/81), где она заменена хорошо выраженным резкосутурным швом в этом районе; у *Eotitanosuchus* срастаются по дорсальной поверхности теменные кости; явно независимо предтеменная кость возникает у аномонтов. Следовательно, этому апоморфному признаку вряд ли следует придавать большое значение. Ряд признаков, сближающих фтинозухий и горгонопий [10, с. 146], концентрируется преимущественно в строении неба. Но при этом фтинозухий имеют значительно отличающуюся схему строения темпоральной области черепа — длинная ось височного окна ориентирована практически вертикально (а не косо сзади вперед, как у горгонопий), с чем, вероятно, связано резко выраженное опускание области квадратной кости и соответственно сочленовного отдела нижней челюсти, что предполагает своеобразный механизм артикуляции нижней челюсти, сходный с таковым у дейноцефалов и, следовательно, достаточно примитивный. Поэтому мы сочли возможным воздержаться от непосредственного сближения фтинозухий с горгонопиями [10] и предпочесть отрядный ранг этой группы, согласно более ранней схеме [9].

Материал. Кроме голотипа, экз. № 3586/6 — обломок скуловой части черепа и № 3586/14 — симфизная область нижней челюсти из того же местонахождения.

Д и а г н о з. Очень мелкие примитивные тапиноцефалы с низким, уплощенным черепом, без пахиостоза, крупными орбитами и височным окном, ориентированным вертикально по длинной оси, при этом вдавление на заглазничной кости очень небольшое. Морфологически выраженные клыки на верхней челюсти отсутствуют. Судя по размерам альвеол, предчелюстные зубы были резко увеличены и несколько наклонены вперед. Есть небные зубы.

С о с т а в. Типовой род — *Niaftasuchus* gen. nov.

С р а в н е н и е. От обеих семейств отряда (Tapinocephalidae и Styraoscephalidae: по ревизии [5]) отличается очень небольшими размерами и отсутствием пахиостозов на костях черепа, топографией височного окна, слабо заходящего на заглазничную кость, наличием небных зубов.

З а м е ч а н и я. По общему плану строения череп няфтазуха очень своеобразен, что оправдывает для него выделение нового семейства. Это семейство занимает как бы промежуточное положение между примитивными фтинозухиями и тапиноцефалами. С фтинозухиями эту форму сближают следующие черты: относительно крупные орбиты, вертикальная ориентировка и строение височного окна, строение неба с хорошо выраженным небо-хоанным желобом и буграми, несущими небные зубы, наличие своеобразного ругозистого валика вокруг теменного отверстия. Однако отсутствие морфологически выраженных клыков и явное укрупнение предчелюстных зубов формально заставляет рассматривать эту форму в составе тапиноцефалов. С этим согласуется и более значительное развитие вдавления на заднем крае заглазничной кости, чем это характерно для известных нам фтинозухий, тогда как для дейноцефалов тенденция развития мускульного вдавления над орбитой достаточно характерна, достигая предела у ряда тапиноцефалид, где аддукторное окно ограничено спереди сверху лобной костью.

Род *Niaftasuchus* Ivachnenko, gen. nov.

Н а з в а н и е рода по местонахождению у д. Няфта и от *suchus* греч. — крокодил.

Т и п о в о й вид — *Niaftasuchus zekkeli* sp. nov.; поздняя пермь, север европейской части СССР.

Д и а г н о з. Череп относительно низкий, уплощенный, верхнечелюстная кость несет 12—14 зубов, из которых пятый—шестой укрупненные, но сохраняют форму остальных зубов. Теменное отверстие крупное, располагается на уровне заглазничной перегородки между орбитой и височным окном.

В и д о в о й с о с т а в — типовой вид.

Niaftasuchus zekkeli Ivachnenko, sp. nov.

Н а з в а н и е вида в честь геолога Я. Д. Зеккеля.

Г о л о т и п — ПИН, № 3717/36, неполный череп; Архангельская обл., р. Пеза, правый приток р. Мезень, д. Няфта; верхняя пермь, нижнетатарский(?) подъярус, верхнекимженские слои.

О п и с а н и е (рис. 3). Длина черепа не более 9 см, высота в районе середины длины орбиты — 3 см. Предчелюстные кости с резко поднимающимся дорсальным отростком, несут по три крупных, слегка наклоненных вперед альвеолы предчелюстных зубов, срастаются по медиальной линии. Септомаксиллы удлинненные, проходят назад вдоль восходящих пластин максилл более чем на треть длины верхнечелюстных костей. Септомаксиллярное отверстие маленькое. Восходящая пластина максиллы высокая, субтреугольная, грубо скульптирована отверстиями сосу-

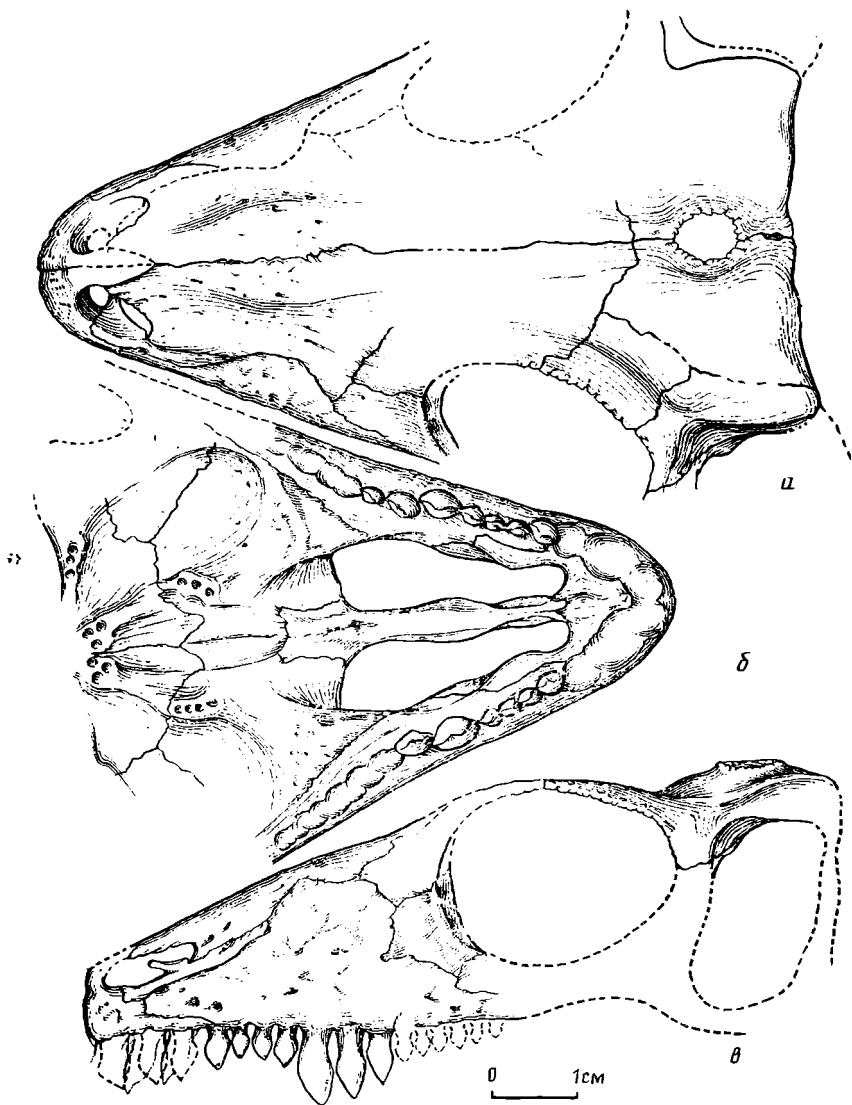


Рис. 3. *Niaftasuchus zekkeli* sp. nov., череп, голотип № 3717/36: а – сверху, б – снизу, в – сбоку

дов и ветвящимися желобками, отходящими от них. Зубы со вздутыми, расширенными коронками, удлинненно-конической формы, со слабо загнутыми кзади вершинками. Зазубренность краев зуба очень слабая, на внутренней поверхности коронки хорошо выражены площадки стирания. Сошники срастаются по медиальной линии, следы шва заметны только в передней и задней частях единой кости. Костные хоаны очень крупные, длинные, сужены в передней части. Расширенная часть кзади переходит в обширное вдавление, продолжающееся в ясно выраженный желоб небо-хоанного прохода между крупными удлинненными костными буграми на небных и крыловидных костях. Бугры несут по два-три крупных низких зуба. Есть зубы на птеригоидных флангах.

М а т е р и а л. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вахрамеев В. А., Добрускина И. А., Заклинская Е. Д., Мейен С. В. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970. 425 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 28).
2. Ефремов И. А. Некоторые новые пермские рептилии СССР // Докл. АН СССР. 1938. Т. 19. № 9. С. 771–776.

3. Зеккель Я. Д. Татарские слои низовьев Мезени и местонахождения костей рептилий в них // Заметки о пермских Tetrapoda и местонахождениях их остатков. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. С. 45–63 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 8. Вып. 1).
4. Ивахненко М. Ф. Лантанозухи из пермских отложений Восточно-Европейской платформы // Палеонтол. журн. 1980. № 2. С. 87–100.
5. Ивахненко М. Ф. Пермские парарептилии СССР. М.: Наука, 1987. 159 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 223).
6. Ивахненко М. Ф. Равнепермские элементы фаунистических комплексов тетрапод Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 102–111.
7. Ивахненко М. Ф., Курзанов С. М. Мезозавр – примитивный архозавр // Палеонтол. журн. 1978. № 1. С. 152–155.
8. Очев В. Г. К тафономической диагностике палеоландшафтов // Тафономия и вопросы палеогеографии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1984. С. 33–43.
9. Татаринцов Л. П. Териодонты СССР. М.: Наука, 1974. 252 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 143).
10. Татаринцов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 256 с.
11. Твердохлебова Г. И. Фауна тетрапод из верхнепермских отложений бассейна р. Мезени // Тафономия и вопросы палеогеографии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1984. С. 43–50.
12. Твердохлебова Г. И., Ивахненко М. Ф. Никтеролетериды из пермских отложений Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1984. № 3. С. 98–111.
13. Чудинов П. К. Верхнепермские терапсиды Ежовского местонахождения // Палеонтол. журн. 1960. № 4. С. 81–94.
14. Чудинов П. К. К познанию дейноцефалов СССР // Палеонтол. журн. 1964. № 2. С. 85–98.
15. Чудинов П. К. Ранние терапсиды. М.: Наука, 1983. 230 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 202).
16. Шишкин М. А. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М.: Наука, 1973. 257 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 137).
17. Efremov I. A. Kurze Übersicht über die Formen der Perm- und der Trias-Tetrapoden-Fauna der UdSSR // ZBL Min., Geol. Palaeontol. Abt. B. 1940. № 12. S. 372–383.
18. Efremov I. A. Die Mesen-Fauna der permischen Reptilien // Neues Jahrb. Min., Geol. Palaeontol. Abt. B. 1940. Beil.-B. 84. S. 379–466.
19. Eichwald E. D. Lethaea Rossica ou Palaeontologie de la Russie. V. 1. Ancienne period. Sect. 3. Stuttgart, 1860. P. 271–1004.
20. Fischer Waldheim G. Notes sur le Rhopalodon, nouveau de Sauriens fossiles du versant occidental de l'Oural // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. 1841. T. 14. № 3. P. 460–464.
21. Sigogneau D. Revision systematique des Gorgonopsiens Sud-Africans. P.: CNRS, 1970. 416 p.
22. Sigogneau D. Contribution a la connaissance des Ictidorhinides // Palaeontol. Afr. 1970. V. 13. P. 25–38.
23. Sigogneau D., Tchudinov P. K. Reflections on some Russian Eotheriodonts (Reptilia, Synapsida, Therapsida) // Palaeovertebrata. 1972. V. 5. Fasc. 3. P. 79–109.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
28.XII.1988

УДК 568.19:551. 763(517.3)

© 1990 г.

КУРЗАНОВ С. М.

НОВЫЙ РОД ПРОТОЦЕРАТОПСИД ИЗ ПОЗДНЕГО МЕЛА МОНГОЛИИ

Изучение новых находок ?*Protoceratops kozlowskii* позволяет установить род *Breviceratops* gen. nov., основными признаками которого являются низкий узкий «воротник» и развитый носовой рог.

Остатки некрупного рогатого динозавра ?*Protoceratops kozlowskii* Maryanska et Osmolska обнаружены Польско-Монгольской палеонтологической экспедицией в верхнемеловом местонахождении Хулсан (Нэмэгтинская котловина) еще в начале 70-х годов [4]. Новый вид, принадлежащий семейству *Protoceratopsidae*, описан по двум неполным черепам и некоторым элементам посткраниального скелета молодых особей. Отличия от *Protoceratops andrewsi* оказались столь велики, что если бы не фрагментарность материала, не позволившая изучить ряд признаков и не ювенильность исследованных экземпляров, то ?*P. kozlowskii* несомненно был бы выделен в отдельный род. Но учитывая вышеуказанные факторы и к тому же не лучшую сохранность материала, авторы ограничились установлением нового вида, принадлежность которого к роду *Protoceratops* ставилась под сомнение.

В 1987 г. одним из отрядов Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции на верхнемеловом местонахождении Хермин-Цав (также в Нэмэгтинской котловине), красноцветные песчаники которого сопоставляются с аналогичными осадками местонахождения Хулсан и относятся к барунгойотской свите [3], обнаружены три черепа протоцератописид различных возрастных стадий. Два других, самых маленьких черепа были выкопаны в Хермин-Цаве несколькими годами раньше и предварительно определены как *P. andrewsi*. Проведенное исследование и сопоставление черепов показало, что все они принадлежат одному виду — ?*P. kozlowskii*, а отличие от *P. andrewsi* действительно весьма велико, что подтвердило сомнения авторов данного вида в его принадлежности к роду *Protoceratops*. Полученные данные позволяют утверждать, что ?*P. kozlowskii* должен быть выделен в особый род — *Breviceratops*. Материал хранится в Палеонтологическом институте АН СССР (ПИН).

Все описываемые черепа, за исключением экз. № 3142/3, «выветренного» до одной правой стороны, удовлетворительной сохранности, почти не деформированные, по с разрушенной местами поверхностью. Интересно отметить, что практически ни у одного из образцов не сохранилась мозговая коробка, возможно, выпавшая из черепа на ранних стадиях фоссилизации из-за неполноты окостенения или слабости ее крепления к крыше черепа (без зубчатых швов). В силу указанных причин описание страдает определенной неполнотой. Размеры черепов сильно варьируют: от 8 до 30 см с небольшим в длину с «воротником», предоставляя возможность для изучения возрастной изменчивости. Посткраниальный скелет в коллекции ПИН отсутствует, поэтому вся используемая информация заимствована из прежних работ [4].

В диагнозе вида ?*Protoceratops kozlowskii* [4] приводятся недостаточные надежные для этого признаки строения черепа: например, узкие и длинные предлобные кости, достигающие сзади середины орбит, высокие

скуловые под нисходящей ветвью заднеглазничных, прямой нижний край нижней челюсти. Первые два признака присущи, может в чуть меньшей степени развития, и другим протоцератопсидам. Во всяком случае, их изменения вполне могут укладываться в рамки индивидуальной или возрастной изменчивости. Третий признак, также установленный у ювенильного экземпляра, присутствует у молодых особей *P. andrewsi*, у взрослых, правда, нижняя челюсть все-таки закругляется. Вероятно, использование подобных признаков в диагнозе объясняется неудоветворительной сохранностью и индивидуальной «молодостью» голотипа. С изучением поступивших в коллекцию Палеонтологического института материалов стала возможной ревизия диагноза ?*P. kozlowskii* в отношении его краниальных характеристик.

СЕМЕЙСТВО PROTOCERATOPSIDAE GRANGER ET GREGORY, 1923

Род *Breviceratops* Kurzanov, gen. nov.

Название рода от *brevis* лат. — короткий, некрупный.

Типовой вид — ?*Protoceratops kozlowskii* Marynska et Osmolska, 1975; верхний мел, барунгойотская свита; Южная Монголия.

Диагноз. Протоцератопсиды умеренных размеров. Рыло узкое, укороченное. Носовые кости образуют короткий и уплощенный рог. Заднеглазничные кости плоские и гладкие, с длинными нисходящими ветвями, уже у молодых индивидуумов достигающими нижнего края орбит. Чешуйчатые кости на всех возрастных стадиях полностью образуют верхний край нижней височной впадины. Передний край верхней височной впадины формируют теменные и заднеглазничные кости. «Воротник» короткий относительно общей длины черепа, низкий, у взрослых особей слегка (до 15°) поднимается по отношению к крыше черепа; умеренно расширяется каудально, причем чешуйчатые кости расположены почти параллельно в передней своей половине (у молодых особей параллельны по всей длине). Крестец состоит из восьми сросшихся позвонков. Плечевая кость короткая и мощная. Передний конец подвздошной кости отчетливо вывернут.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Несмотря на наибольшую близость по многим признакам к роду *Protoceratops* [1], отличие от него *Breviceratops* заключается прежде всего в двух главных чертах: развитии хотя и небольшого, но ясно выраженного носового рога, а также короткого, узкого и низкого «воротника», тогда как у протоцератопса вместо рога носовой бугор, а «воротник» по всем параметрам много больше. Надглазничные бугры есть у протоцератопса, а у бревистератопса — нет. Более мелкие различия — в строении верхних височных впадин, обрамленных спереди в равной степени теменными и заднеглазничными костями у бревистератопса, в то время как у протоцератопса в этом участвуют и лобные кости. Передняя ветвь чешуйчатой кости бревистератопса развита значительно сильнее и не прямая, как у протоцератопса, а вогнута внутрь посередине. Крестец бревистератопса образован восемью, а не семью позвонками.

От *Microceratops*, который, вероятно, происходит из более древних, чем джадохтские, отложений [4], бревистератопс отличается (у особей одинакового размерного класса с черепом ~15 см в длину) более узким и коротким «воротником» с вогнутыми, а не прямыми чешуйчатыми ветвями. Последние соединяются с теменными костями строго по линии внешней стороны височной впадины, тогда как у микроцератопса чешуйчатые кости образуют и часть заднего края «воротника». Хотя приведенных признаков вполне достаточно для разделения этих родов, следует отметить, что сохранность микроцератопса очень плохая [4] и правильность его реконструкции вызывает определенные сомнения.

От *Bagaceratops* [4] бревистератопс отличается прежде всего более крупными размерами, высоким и широким черепом и фенестрацией «во-

ротника». Передний край верхней височной впадины бревицератопса формируется без участия лобных костей, которые составляют больше его половины у багацератопса. Чешуйчатые кости бревицератопса гораздо длиннее и образуют не часть, а весь верхний край нижней височной впадины. Заднеглазничные кости багацератопса имеют гораздо более короткую и широкую нисходящую ветвь, а беззубая часть верхней челюсти существенно длиннее. Носовой рог бревицератопса даже у мелких особей выше и тоньше.

Еще более велики различия с североамериканскими родами *Leptoceratops* [5] и *Montanoceratops* [2]. От первого бревицератопс отличается заметно менее высоким черепом, прободенностью «воротника», развитым носовым рогом, низкими скуловыми костями, более высоким положением носового отверстия (выше или на уровне нижнего края орбит) и другими признаками. На второго бревицератопс не похож прежде всего формой небольшого уплощенного рога (у монтаноцератопса он много мощнее и массивнее), более тонкими заднеглазничными костями с гладкой поверхностью (в противоположность утолщенным, ругозистым костям монтаноцератопса), более низким и узким «воротником», удлиненными чешуйчатыми костями.

З а м е ч а н и я. Новый род интересен прежде всего тем, что дает яркий пример перехода одной формы в другую в последовательно сменяющихся друг друга свитах (джадохтской и барунгойотской) и позволяет проследить у них эволюционные тенденции, касающиеся, пожалуй, наиболее примечательных черт цератопсов — рогов и «воротника». Выборка из пяти черепов различных размеров дала возможность изучить в некоторых аспектах возрастную изменчивость бревицератопса и сравнить ее с изменчивостью у наиболее близкого *Protoceratops*.

***Breviceratops kozlowskii* (Maryanska et Osmolska, 1975)**

Г о л о т и п — хранится в Институте палеобиологии (Варшава); ZPAL MgD — 1/117, череп и часть посткраниального скелета; Монголия, Хулсан; верхний мел, барунгойотская свита (средний кампан?).

О п и с а н и е (рис. 1—3). Череп почти таких же очертаний, как у *Protoceratops*, но с более узкими предглазничной частью и «воротниковой» (в плане высокий треугольник). Наибольшая ширина черепа через задний край «воротника» составляет 60—80% его длины. «Воротник» относительно остального черепа короткий, низкий, узкий, с развитым сагиттальным гребнем. У взрослых экземпляров не поднимается больше чем на 15° по отношению к плоскости крыши черепа. Чешуйчатые ветви расходятся в стороны под углом до 40—45°. «Воротник» фенестрированный. На границе челюстных и предчелюстных костей находится дополнительное предглазничное отверстие. Характерна субтреугольная форма большой предглазничной впадины. Носовые кости на всех черепах несут плоский рог небольших размеров, т. е. даже у самых мелких бревицератопсов рог развит относительно черепа больше, чем у самых крупных протоцератопсов или лептоцератопсов. Лобно-теменная депрессия, видимо, развивается не всегда и присутствует лишь на самом крупном черепе (возможно, появляется только у взрослых особей). Нижнее височное окно, как у прочих протоцератопсид, крупное, субтреугольной формы, с прямым верхним краем. Предчелюстная кость не сохранилась полностью ни на одном экземпляре, и вопрос о зубах на ней остается открытым, хотя если судить по направлению швов с роstralной и челюстными костями, то предчелюстные образовывали крайне маленькую часть верхней челюсти, где места для зубов оставалось очень мало.

Крупные предчелюстные кости формируют целиком задний и более половины переднего краев носового отверстия. За счет величины костей предзубная часть удлинена и предзубные кости подходили к верхней челюсти позади роstralных.

Челюстные кости высокие и образуют большую часть предглазничной впадины, которая, по-видимому, в отличие от других протоцератопсид,

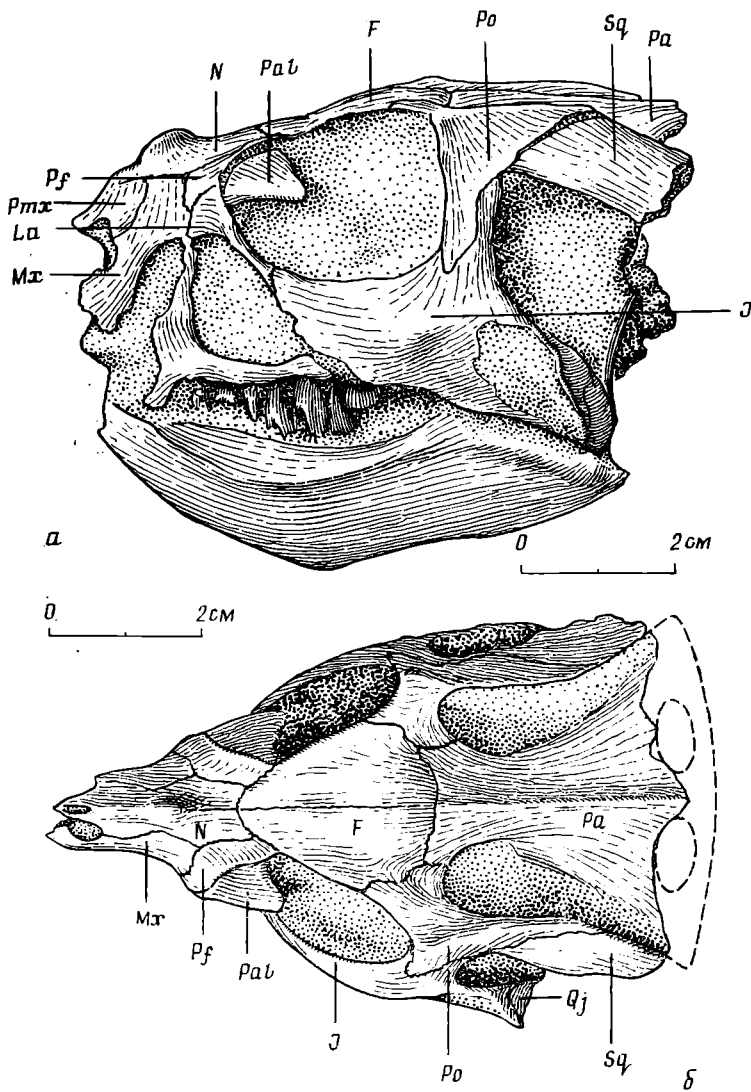


Рис. 1. Череп *Breviceratops kozlowskii* (Maryanska et Osmolska), экз. № 3142/1: а – сбоку, б – сверху. Обозначения: *F* – лобные кости, *J* – скуловые, *La* – слезные, *Mx* – верхнечелюстные, *N* – носовые, *Pa* – теменные кости, *Pal* – кости века, *Pf* – предлобные, *Pmx* – предчелюстные, *Po* – заднеглазничные, *Qj* – квадратно-скуловые, *Sq* – чешуйчатые

прободена гораздо сильнее. Количество зубов в кости не менее восьми. Носовые кости длинные и узкие, образуют задневерхний край носового отверстия. Принимают незначительное участие в формировании дополнительного предглазничного отверстия. Непарный носовой рог по высоте составляет примерно половину диаметра орбит у взрослых. Уплощен с боков, с заостренным верхним краем без следов срастания костей. Рог примерно одинаковой ширины по всей высоте. Его положение на черепе может несколько меняться: чаще ось рога находится существенно впереди переднего края орбит, иногда почти прямо над ним. Рог развивался, видимо, с самого раннего возраста: на экз. № 3142/1, при длине черепа с «воротником» 9 см, рог уже есть (рис. 1).

Неширокие вертикально вытянутые слезные кости образуют полностью переднюю стенку орбит и около половины заднего края предглазничной впадины.

Предлобные кости формируют примерно половину или чуть меньше верхнего края орбит. В отличие от других протоцератопсид, их площадь на боковой поверхности черепа сильно сокращена.

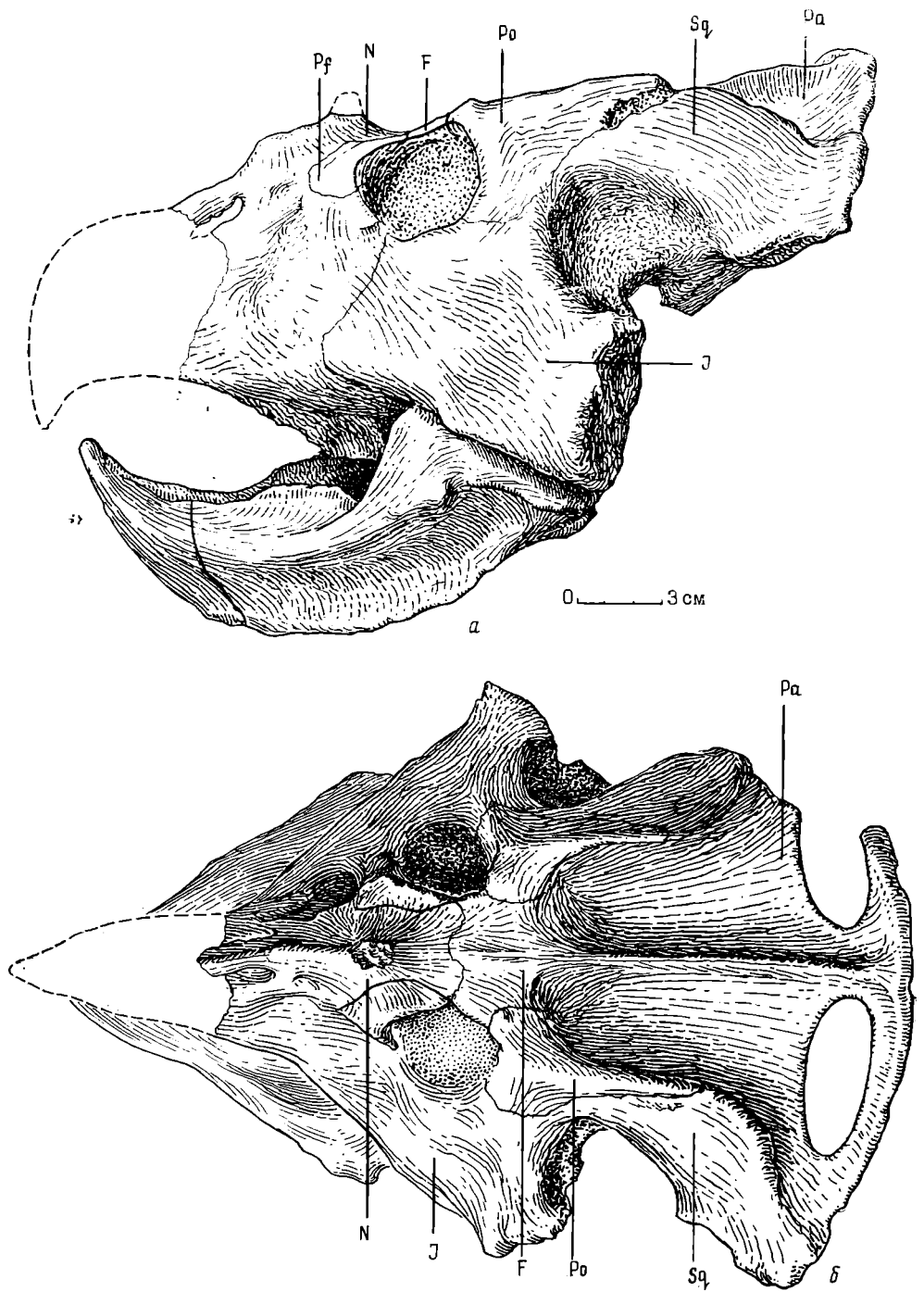


Рис. 2. Череп *Breviceratops kozlowskii* (Maryanska et Osmolska), экз. № 3142/4: а – сбоку, б – сверху. Обозначения см. рис. 1

Косточки век треугольной формы, контактируют только с предлобными костями.

Заднеглазничные кости, формирующие примерно треть верхнего и весь задний край орбит, не несут каких-либо следов ругозистости на дорсальной поверхности, которая резко, почти под прямым углом переходит в латеральную. Кости принимают участие в образовании большей части переднего и половины боковых краев верхней височной впадины.

Чешуйчатые кости узкие и длинные, образуют $\frac{2}{3}$ длины боковых сторон «воротника» и весь верхний край нижней височной впадины.

Скуловые кости построены почти как у *Protoceratops*, формируя нижний край орбит и изолируя заднеглазничные кости от участия в построении нижней височной впадины.

Неправильно-округлой формы квадратно-скуловые кости дорсальным «язычком» образуют часть края нижней височной впадины.

Лобные кости формируют около трети края орбит. Контакт с носовыми расположен против или позади переднего края орбит. Кости изолированы от верхних височных впадин. С теменными костями контактируют сразу позади лобно-теменной депрессии, т. е. последняя фактически ста-

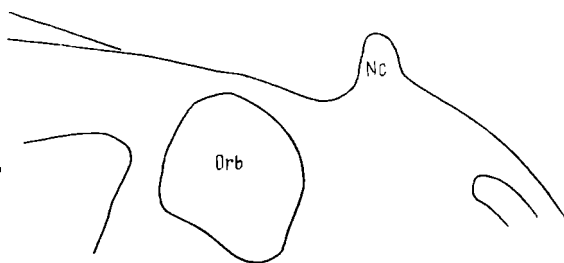


Рис. 3. Относительные размеры носового рога и орбиты на крупном черепе *Breviceratops kozlowskii*, экз. № 3142/5. Обозначения: *Nc* — носовой рог; *Orb* — орбита

повится только лобной, как, например, у багацератопса [4]. Поверхность лобных костей у заднего края орбит слегка вогнута.

Образующие «воротник» теменные кости срастаются даже у молодых особей, и на месте шва развивается невысокий (до 2 см) гребень.

Нижняя челюсть у четырех экземпляров с прямым вентральным краем (у пятого, самого крупного, разрушена). Мандибулярный шельф широкий, сильно развит надугловой гребень. Беззубая часть сокращена. На самом маленьком экземпляре — № 3142/1 сохранилось семь зубов, а на экз. № 3142/3, в 2 раза более крупном, — девять зубов. Строение зубов уже описано достаточно подробно [4].

М а т е р и а л. Почти полные черепа экз. № 3142/1, 2, 4, 5, правая сторона черепа экз. № 3142/3.

О возрастной изменчивости *Breviceratops*

Ниже приводятся сравнительные размеры черепов в мм.

Экз. №	Длина орбит	Максимальная длина черепа	Наибольшая ширина воротника	Наибольшая высота черепа	Ширина черепа позади орбит
3142/1	28	90?	50	55	70
3142/2	40	190	120	110	170
3142/3	40	185	—	115	—
3142/4	40	280	240	155	260
3142/5	50	300?	300	205	320

Из приведенных цифр видно, что размерная амплитуда экземпляров довольно значительная, охватывающая как ювенильных, так и взрослых особей. Черепа второй и третий практически одинаковы по размерам, пятый несколько крупнее четвертого. Измерения показывают, что различные отделы черепа изменяются неодинаково. Например, у зрелых особей при незначительном увеличении длины продолжает сильно расширяться «воротник», при замедлении роста черепа в длину его высота увеличивается с прежней интенсивностью.

Наиболее заметные изменения касаются следующих признаков. Меняется форма черепа: в плане из высокого треугольника (первый — четвертый экземпляры) становится равносторонним. Носовые кости удлиняются и сужаются, на них постепенно развивается рог до 3 см высотой, причем интерназальный шов исчезает уже на самых ранних стадиях. У ювенильных особей рог расположен существенно впереди края орбит, посередине носовых костей, но постепенно смещается назад к переднему краю орбит. «Воротник» удлиняется, расширяется каудально (причем последний процесс усиливается у зрелых особей) и из плоскости крыши

череп слегка приподнимается по отношению к ней. Медиальный гребень «воротника», не выраженный абсолютно спачала, уже резко обозначен на втором экземпляре и достигает в высоту 2 см почти по всей длине на пятом. Лобно-теменная депрессия ювенильных особей постепенно превращается в чисто лобную у зрелых. Относительная площадь лобных костей уменьшается, так же как и их участие в образовании орбит. Поверхность костей из слегка выпуклой постепенно становится плоской или даже немного вогнутой. Лобно-теменной шов из положения против заднего края орбит сдвигается на уровень переднего края нижней височной впадины. Слезные кости расширяются и занимают более вертикальное положение. Предлобные укорачиваются и сужаются. Передняя ветвь чешуйчатых костей становится выше и удлиняется.

Происходят в черепе и другие изменения, отмеченные ранее для *Protoceratops kozlowskii* [4], но которые трудно подтвердить на нашем материале. Вероятно, все они вполне достоверны, за исключением одного. На «юном» черепе ZPAL MgD — 1/116 передний край верхней височной впадины образован теменной (главным образом) и заднеглазничной костями. На приблизительно в 2 раза более крупном экземпляре ZPAL MgD — 1/117 этот край, по наблюдениям авторов, формируется только лобной костью. Нельзя исключить в принципе такой возможности, но материал, имеющийся в нашем распоряжении, не подтверждает данного наблюдения. На черепах № 3142/1, 2, 5 отчетливо видно, что передний край верхней височной впадины образован заднеглазничной и теменной костями, хотя лобная подходит к этому краю очень близко.

Подводя итог, можно сказать, что многие из отмеченных возрастных изменений в той или иной степени происходят у всех протоцератопсид. Наиболее существенными из них являются следующие: 1) помимо законономерного уменьшения относительной величины орбит, их форма из вытянуто-округлой становится субквадратной или субпрямоугольной; 2) крыша черепа, чуть выпуклая, уплощается или прогибается, и образуется лобно-теменная депрессия; 3) череп укорачивается, т. е. уменьшается отношение длины к ширине; 4) увеличивается длина рыльной части; 5) увеличивается длина и ширина «воротника»; 6) возрастает угол наклона «воротника» к плоскости крыши черепа; 7) вентральный край нижней челюсти из прямого становится округлым.

Признаки 4, 5, 7 уже отмечались ранее [4].

Что касается родства бреницератопса с другими протоцератопсидами, то уже из сравнения была видна его близость к протоцератопсу, которая подтверждается и аналогичными возрастными изменениями. Так, из 19 признаков, изменения которых отмечаются у протоцератопса [1, с. 194—195] и которые в большей или меньшей степени развиты у бреницератопса, 1—6-й и 12—17-й отмечены нами с абсолютно аналогичными возрастными изменениями (об остальных семи признаках не позволяет судить материал). На родство этих форм указывалось и ранее [4]. Судя по всему, оно не должно вызывать особых сомнений, и правы были авторы первоописания вида, считая его прямым потомком *Protoceratops andrewsi*. То, что барунгойотские отложения с остатками бреницератопсов непосредственно сменяют джадохтские с протоцератопсами, может только подтверждать эту точку зрения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Brown B., Schlaikjer E. M. The structure and relationships of *Protoceratops* // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1940. V. 40. Art. 3. P. 133—266.
2. Brown B., Schlaikjer E. M. The skeleton of *Leptoceratops* with the description of a new species // Amer. Museum Novitates. 1942. № 1169. P. 1—15.
3. Gradzinski R., Kielan-Jaworowska Z., Maryanska T. Upper Cretaceous Djadokhta, Barun Goyot and Nemegt formations of Mongolia, including remarks on previous subdivisions // Acta geol. polon. 1977. V. 27. № 3. P. 281—318.
4. Maryanska T., Osmolska H. *Protoceratopsidae* (Dinosauria) of Asia // Palaeontol. polon. 1975. № 33. P. 133—182.
5. Russell D. A skeletal reconstruction of *Leptoceratops gracilis* from the Upper Edmonton Formation of Alberta // Canad. J. Earth. Sci. 1970. V. 7. № 1. P. 182—184.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
3.1.1989

МЕТОДИКА НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 56.07

© 1990 г.

ТЕРЕШЕНКО В. С.

МЕТОДИКА ВОССТАНОВЛЕНИЯ РАЗМЕРОВ ПОЗВОНКОВ
У ИСКОПАЕМЫХ ТЕТРАПОД

Предложена методика восстановления размеров отсутствующих или деформированных позвонков у ископаемых тетрапод.

Основной трудностью использования остеометрических данных по позвоночному столбу ископаемых тетрапод при морфофункциональном анализе часто является его плохая сохранность. Стремление исправить создавшееся положение вызвало необходимость разработать методику, с помощью которой можно восстановить не только линейные размеры отсут-

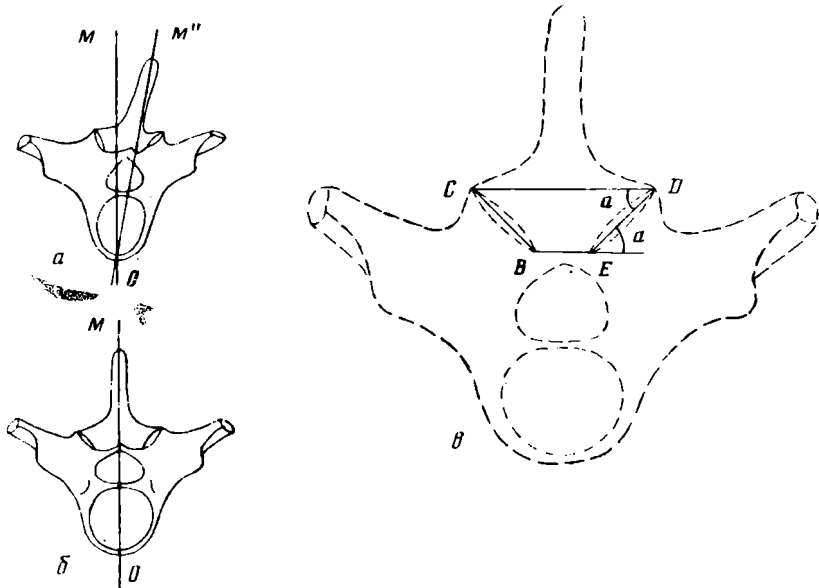


Рис. 1. Схема передней стороны грудного позвонка *Protoceratops andrewsi* Granger et Gregory; *a* — деформированный позвонок, *б* — нормальный позвонок, *в* — геометрическая модель передней части неврапофиза. Обозначения: *OM* — сагиттальная плоскость; *OM''* — вертикальная ось позвонка; остальные обозначения см. в тексте

ствующих позвонков или их элементов, но и при наличии угловой деформации в тангенциальной плоскости свести ее влияние до минимума, реконструировав углы наклона суставных поверхностей зигапофизов к горизонтали (рис. 1, *a*—*в*).

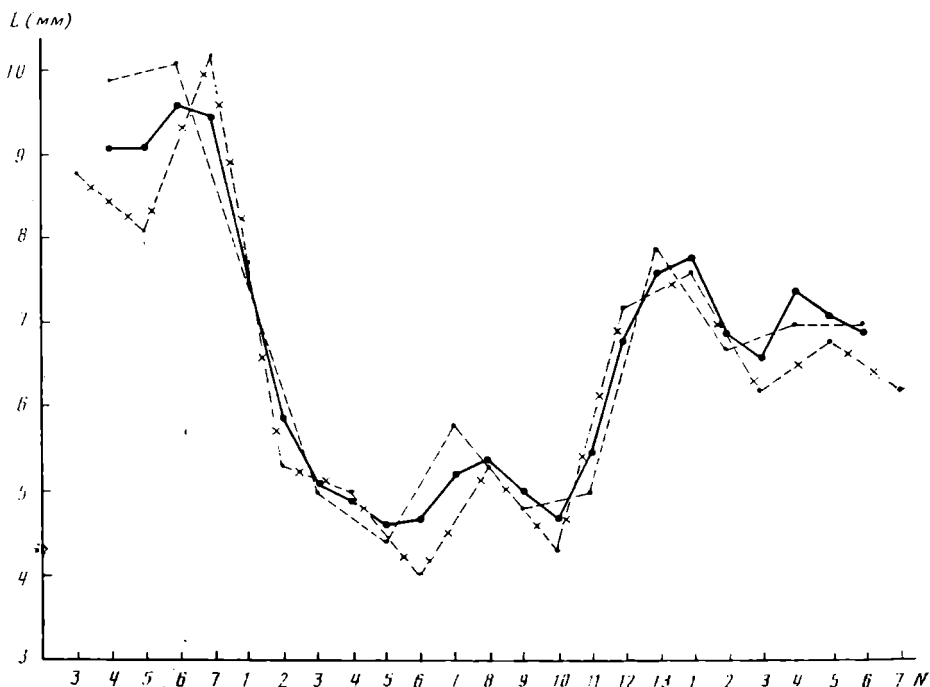
Длина фасетки презигофиза, мм

№ позвонка в отделе	Vulpes vulpes			Varanus griseus		
	А. п. *	А. л.	А1	А. п.	А. л.	А1
Шейный отдел						
3	8,8	8,5	8,7	5,7	5,7	5,7
4	9,2	9,9	9,6	5,7	5,7	5,7
5	8,1	8,9	8,5	6,0	6,0	6,0
6	9,5	10,1	9,8	5,6	5,6	5,6
7	10,2	10,4	10,3	5,4	5,4	5,4
8	—	—	—	4,8	4,8	4,8
9	—	—	—	4,5	4,5	4,5
Грудной отдел						
1	7,5	7,5	7,5	4,9	4,6	4,8
2	5,3	5,6	5,5	5,5	5,3	5,4
3	5,0	5,0	5,0	5,2	5,3	5,3
4	5,0	4,8	4,9	5,2	5,2	5,2
5	4,5	4,4	4,5	5,0	5,0	5,0
6	4,0	4,4	4,2	5,0	5,0	5,0
7	5,3	5,8	5,6	5,0	4,8	4,9
8	5,3	5,2	5,3	5,2	5,2	5,2
9	5,3	4,8	5,1	5,4	4,6	5,0
10	4,3	4,0	4,2	5,4	5,0	5,2
11	5,5	5,0	5,3	5,2	5,3	5,3
12	7,2	6,5	6,9	5,2	5,2	5,2
13	7,7	7,9	7,8	5,4	5,0	5,2
14	—	—	—	5,2	4,9	5,1
15	—	—	—	5,3	5,2	5,3
16	—	—	—	5,1	4,8	4,9
17	—	—	—	4,5	4,0	4,3
18	—	—	—	4,4	4,2	4,3
19	—	—	—	4,2	4,1	4,2
Поясничный отдел						
1	7,6	8,0	7,8	4,0	4,0	4,0
2	6,4	6,7	6,6	—	—	—
3	6,2	6,3	6,3	—	—	—
4	6,9	7,0	7,0	—	—	—
5	6,8	7,4	7,1	—	—	—
6	6,9	7,0	7,0	—	—	—
7	6,2	6,4	6,3	—	—	—

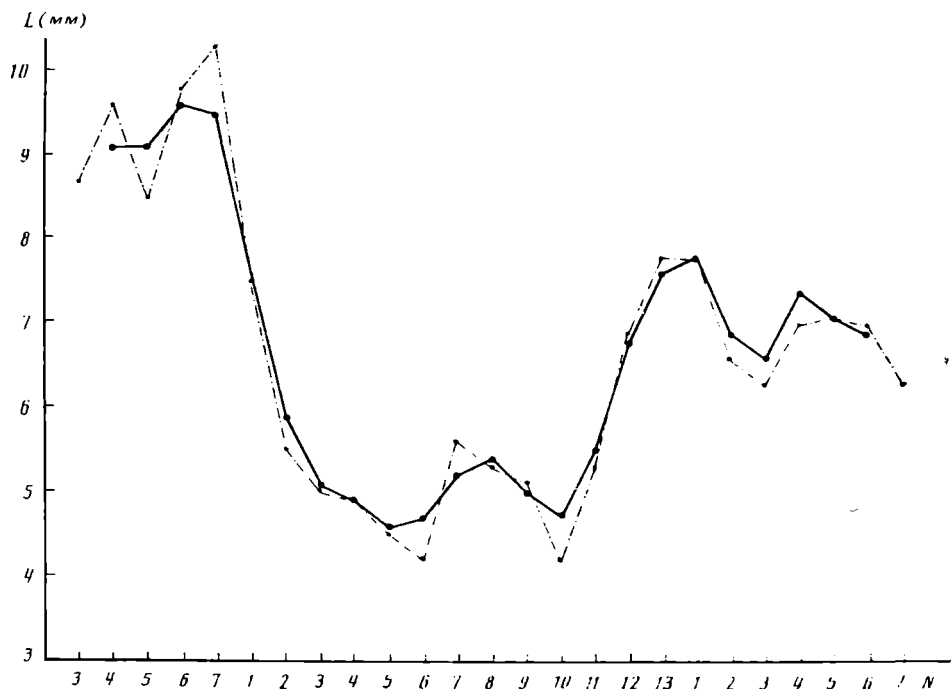
* Значение индексов см. в тексте.

Предлагаемая методика рассчитана на те случаи, когда в составе позвоночника имеется не менее 50% хорошо сохранившихся позвонков, причем отсутствовать в серии может не более чем каждый второй позвонок. Наличие переходных между отделами позвонков значительно повысит надежность полученных результатов. Угол наклона оси деформированного позвонка (рис. 1, а) не должен превышать 30° относительно сагиттальной плоскости, так как в противном случае деформация сжатия одной стороны и расширения другой исказит его форму до трудно восстанавливаемой.

Остеометрическая обработка позвонков современных тетрапод показала наличие асимметрии в строениях плеврофизов, зигофизов и их суставных поверхностей. Величина асимметрии в норме может достигать 4% от среднего значения (табл. 1), в патологии этот процент значительно выше [1, 3, 4 и др.]. При угловой деформации во фронтальной плоскости, встречающейся на ископаемом материале, наблюдается некоторое искажение асимметрии. Однако если учесть, что деформация сжатия одной стороны и расширения другой сглаживает невыдержанность естественной асимметрии, то можно принять за основу среднее значение параметров правой и левой сторон, соответствующих усредненному значению таковых каждого недеформированного позвонка — промерам А1.



a



б

Рис. 2. Изменение длины фасеток презигапофизов (L) по ходу предкрестцового участка позвоночного столба *Vulpes vulpes* L. (N — номер позвонка в отделе): а — кривые, построенные на основании реальных промеров каждого второго позвонка по левой и правой сторонам и их реконструкция; б — сопоставление линий регрессии, построенных по промерам А и А1. 1(---) — промеры каждого второго позвонка левой стороны исключены; 2(-+-) — промеры каждого второго позвонка правой стороны исключены; 3(---) — реконструированные промеры исключенных позвонков; 4(---) — усредненные значения реальных промеров правой и левой сторон. Графики построены по данным табл. 1

Изменение угла наклона фасеток презигапофизов к горизонтали по ходу позвоночного столба *Protoceratops andrewsi*, град.

№ позвонка в отделе	A1	A2	A	A (расчетное)
Шейный отдел				
4	65	—	—	55
5	58	57	58	53
6	48(л)	51	50	51
7	43	46	45	44
8	43	43	43	40
9	42	38	40	34
Грудной отдел				
1	32	46	39	41
2	50	40	45	45
3	48	47	48	49
4	43	48	46	49
5	47	46	47	47
6	49	47	48	46
7	46	47	47	44
8	48	40	44	42
9	34	39	37	36
10	—	34	—	37
11	33	—	—	27
12	38	—	—	40
Хвостовой отдел				
3	40	—	—	46
4	40	46	43	43
5	51	53	52	—
6	69	57	63	—
7	63(п)	67	65	—
8	64	64	64	—
9	65	—	—	—
10	—	69	—	—
11	72	—	—	—
12	74	74	74	—
13	76	78	77	—
14	81	74	78	—
15	—	72	—	—
16	63	—	—	—
17	—	—	—	—

Относительно плавное изменение размеров элементов позвонков по ходу позвоночного столба (рис. 2, кривая 4) позволяет восстановить каждый второй последовательно исключенный параметр. Последние на графике (рис. 2, а, кривые 1, 2) будут соответствовать средним значениям от суммы интересующих нас промеров предшествующего и последующего позвонков. Полученные таким образом промеры исключенных позвонков (назовем их А2) будут отличаться от таковых промеренных непосредственно максимум на 5% (у млекопитающих подобное расхождение изредка достигает 10%). С целью уменьшения ошибки вдвое необходимо найти промер А, который соизмерим среднему значению от суммы А1 и А2 данного параметра по каждому позвонку (рис. 2, а, б, кривая 3). В случае, когда на позвонке отсутствует один из парных элементов (например, правый — назовем его А.п.), тогда левый (А.л.) можно условно принять за реальный усредненный промер пары элементов позвонка — А1.л. После вычисления А2.п. (правого элемента) находим искомый промер А, равный $(А1.л. + А2.п.) / 2$.

Высоту и ширину тела отсутствующего позвонка можно реконструировать на основе прямых измерений задней части тела предыдущего и передней — последующего позвонков. Первый промер сопоставим с передней, а второй — с задней частями восстановленных измерений тела реставрируемого позвонка. Дополнительный расчет А2 данных параметров дает

возможность сравнить разницу с восстановленным измерением и найти промеры А по каждому позвонку. Заметим, что этой методикой желатель-но пользоваться с крайней осторожностью при поиске длины тела позво-нка или высоты (длины) его остистого отростка. Ориентация только на полученные промеры А2 (без контрольных А1) заведомо повысит ошибку вычисленных параметров соответствующих элементов недостающих по-звонков.

Реальные углы наклона суставных поверхностей зигапофизов можно найти и непосредственным измерением, и расчетным способом. Суть по-следнего заключается в следующем. Из геометрической модели передней стороны участка неврапофиза (рис. 1, в) видно, что в равнобедренной тра-пеции BCDE известны два ее основания (верхнее — ширина позвонка по краям зигапофизов, нижнее — расстояние между нижними — внутренними краями суставных поверхностей, в данном случае презигапофизов) и бо-ковые стороны (ширина суставных поверхностей соответствующих зига-пофизов). Найти величины углов при верхнем основании этой трапеции несложно, а они в свою очередь равны внешним (искомым) углам накло-нов суставных поверхностей этих зигапофизов к горизонтали.

Вышеизложенная методика использовалась на ископаемом материале, в частности при остеометрической обработке позвоночного столба *Protoceratops andrewsi* (экз. ПИН, № 3143/7), в составе которого присутствовали: 3—9-й шейные, все грудные (12) и примерно из 40 хвостовых [2] — 3—9, 11—17-й позвонки. Липейно-угловая деформация шейных позвонков умень-шается от 3-го шейного к 1-му грудному при изменении углов наклона оси соответствующих позвонков к сагиттальной плоскости от 20 до 5°. Обсуж-дение техники реконструкции всех недостающих элементов позвонков, из которых более 60% хорошей сохранности, в данной статье нецелесообраз-но. Однако результаты восстановления углов наклона фасеток презигапо-физов к горизонтали заслуживают особого внимания, потому что проме-ры А данного параметра можно сравнить с таковыми, рассчитанными по формуле $(BE-CD)/2BC = \cos a$ (рис. 1, в). Из табл. 2 видно, что, несмотря на неточности непосредственного измерения рассматриваемого угла, на-хождение промеров А расчетным способом значительно исправляет при-несенную ошибку. Вычисление углов по геометрической модели, приве-денное в таблице выборочно для предкрестцовых позвонков, в данном слу-чае является наиболее приближенным к естественному наклону фасеток к горизонтали и отличается от А максимум на 5°. В отдельных случаях отсутствия промера А1 компенсировался расчетом А2, который считался наравне с промерами А основным. Подобный методический прием хоть и вносит небольшую ошибку, но сохраняет ход кривой изменения данного параметра по ходу соответствующего участка позвоночного столба.

В заключение необходимо отметить, что значения промеров А наиболее близки к усредненным реальным измерениям (А1) у рептилий, так как процент асимметрии позвонков у них ниже, чем у млекопитающих (см. табл. 1). Это, вероятно, связано с использованием рептилиями латеральной флексии позвоночного столба при передвижении, отчего амплитуда взаим-ного смещения между позвонками в горизонтальной плоскости у них долж-на быть более жестко стабилизирована.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Коваленко Е. Е. Коррелятивные изменения в позвоночнике травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. журн. 1983. Т. 62. Вып. 4. С. 564—569.
2. Brown B., Sclajkjer E. The structure and relationship of protoceratops // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1940. V. 40. Art. 3. P. 133—265.
3. Etheridge R. Lizard caudal vertebrae // Copeia. 1967. № 4. P. 699—721.
4. Hoffstetter R., Gasc J.-P. Vertebrae and ribs of modern reptiles // Biology of the repti- lia. Morphology A. V. 1/Ed. Gans C., Bellairs A. d'A., Parsosns T. S. L.; N. Y., 1969. P. 201—310.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 564.1 : 551.733.3(517)

© 1990 г.

КРАСИЛОВА И. Н.

НОВЫЕ ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ СИЛУРА МОНГОЛИИ

Силурийские двустворчатые моллюски Монголии до сих пор не изучались. Данная статья представляет первую попытку их исследования, основанного на материале, послонно собранном в 1975—1987 гг. Х. С. Розман [1, 2]. Даже предварительное ознакомление с этой коллекцией показало присутствие в силуре Монголии около 20 родов двустворчатых моллюсков, широко известных в силуре других регионов (*Decerprix*, *Nuculoidea*, *Nuculites*, *Extadia*?, *Cardiola*, *Pterochaenia*, *Pteronitella*, *Prantliella*, *Ptychopteria* (*Actinopteria*), *Colpomya*, *Eurymella*?, *Coniophora* (*Cosmogoniophora*), *Paracyclas*, *Cimitaria*, *Glossites*, *Grammisioida* и др.). Сохранность материала различная, часто средняя или плохая, обычно в виде ядер. В настоящей статье дано описание трех новых нижнесилурийских видов — *Nuculoidea gratae*, *N. grandicula*, *Paracyclas orientalis*.

Автор искренне благодарен Розман, любезно предоставившей коллекцию двустворчатых моллюсков для изучения. Фотографии выполнены в фотолаборатории ГИН АН СССР. Оригиналы хранятся в Палеонтологическом институте, коллекция № 3866.

СЕМЕЙСТВО NUCULIDAE GRAY, 1824

Род *Nuculoidea* Williams, et Breger, 1916*Nuculoidea gratae* Krasilova, sp. nov.

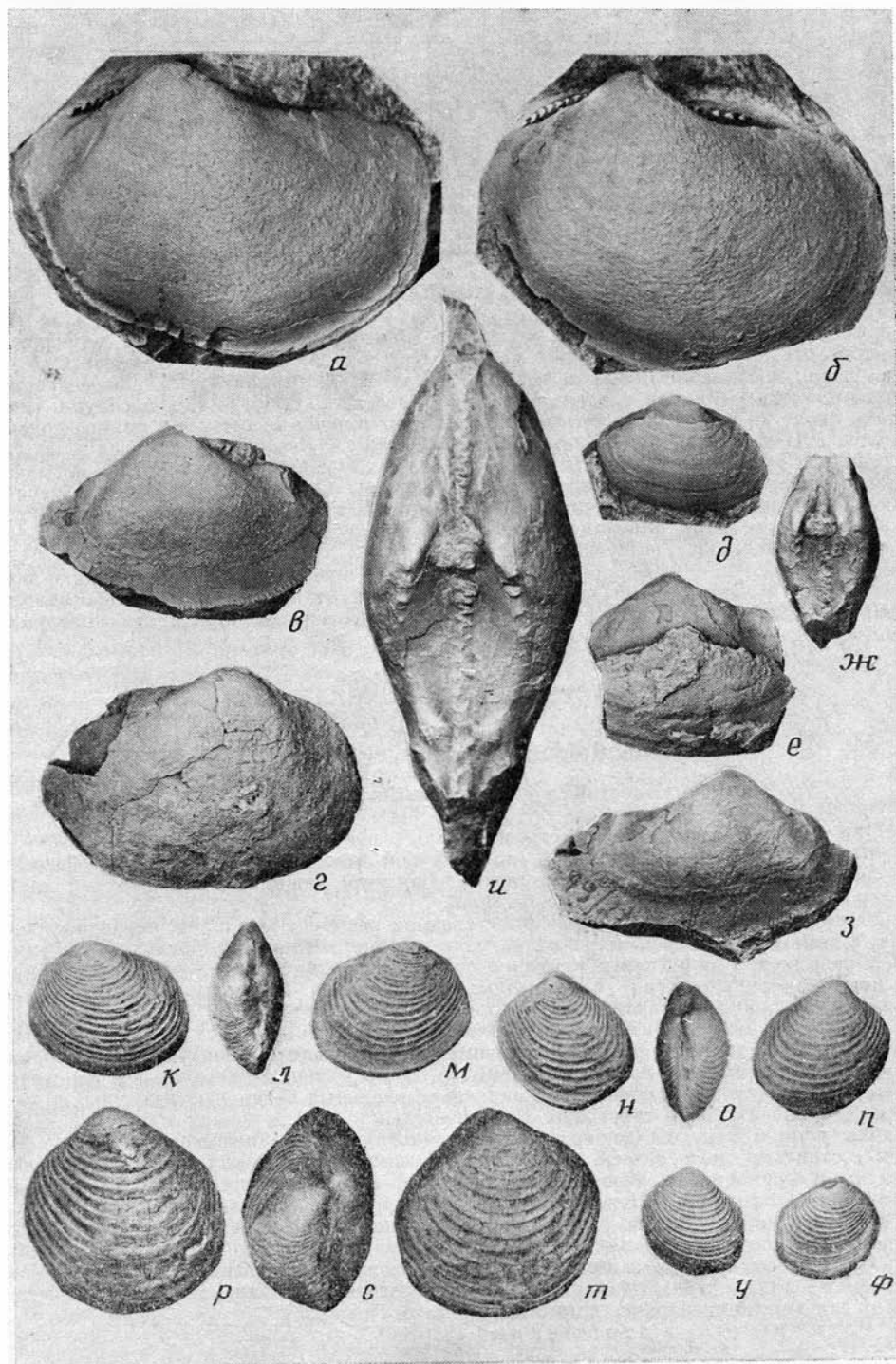
Название вида *gratae* лат. — приятная.

Голотип — ПИН, № 3866/53, ядро правой створки: С.-В. Монголия, бассейн р. Онон, 2,1 км восток-северо-восточнее г. Баилзит; нижний силур, верхний лландовер — нижний уэглук, баилзитские слои.

Описание (рис. 1, а, б). Раковина средних размеров, овальная, неравносторонняя, с вытянутым вперед широким передним концом. Передний, брюшной и задний края равномерно округлены и плавно слиты. Передний конец длиннее и шире заднего. Замочный край слабо выпуклый. Раковина умеренно и равномерно выпуклая, наибольшая выпуклость расположена в средней части створки. Макушки маленькие, загнутые, прижатые к замочному краю, сомкнутые, слегка прозогирные, расположенные в задней трети раковины. Лунка и щиток неясны. Мускульные отпечатки крупные, овальные, передний из них крупнее заднего. Выше переднего и заднего аддукторов расположены маленькие овальные педальные мускулы, из них передний развит более отчетливо. На умбопальном склоне между макушкой и передним концом заметны два-три очень маленьких дорсоумбопальных мускула. Замок состоит из двух ветвей, разделенных резиллифером. Задняя ветвь более выпуклая и приподнятая относительно передней ветви, которая образует вогнутый изгиб замочного края. Передняя ветвь простирается до маленького педального мускула, задняя несколько короче передней, тянется до середины заднего аддуктора. Зубы шевронообразные, повернутые остриями шевронов к макушке. Зубы передней ветви крупнее задних. В передней ветви насчитывается до 10—12 зубов, в задней — до 15 зубов. Мантийная линия простая. Раковина гладкая, покрытая очень слабыми концентрическими струйками.

Размеры (мм) и отношения

Экз. №	Д	В	В/Д
3866/53 (голотип)	28	20	0,71
3866/55	28	20	0,71
3866/54	25	17	0,72



Сравнение. От близкого вида *Nuculoidea pinguis pinguis* (Lindström) из верхов ландовери — среднего лудлоу о. Готланд [9] отличается более чем в 2 раза большими размерами, более широким и округленным передним концом, меньшей выпуклостью. От *N. lens* Liljedal из верхнего уэлока о. Готланд [14] отличается более широким и округленным передним концом, прозогирными макушками, меньшей выпуклостью, большим количеством задних зубов. От *N. youngfueensis* Zhang из эмса пров. Гуанси, Китай [7] отличается более широким передним концом, меньшим развитием по высоте. От *N. lodanensis altaica* Khalfin из эггена Горного Алтая [5] отличается более широким передним концом, менее выступающей макушкой и более длинным задним концом.

Материал. 5 внутренних ядер правых створок хорошей сохранности, одно полное ядро, из типового местонахождения.

Nuculoidea grandicula Krasilova, sp. nov.

Название вида *grandicula* лат. — крупная.

Голотип — ПИН экз. № 3866/60, внутреннее ядро, Западная Монголия, Озерная зона, гора Ургату-Ула, 40 км к северу от оз. Хара-Ус-Нур; нижний силур, верхний ландовери, хуцинбулакские слои.

Описание (рис. 1, *в-и*). Раковина крупная, овальная, неравносторонняя, с широким оттянутым передним концом. Края раковины плавно сопряжены друг с другом. Замочный и брюшной края длинные, менее выпуклые, чем передний и задний. Раковина умеренно и равномерно выпуклая, с наибольшей выпуклостью в средней части створки. На некоторых экземплярах заметен слабый гребень, идущий от макушки к месту соединения заднего и брюшного краев. Макушки небольшие, приподнятые над замочным краем, несомкнутые, слегка прозогирные, сдвинутые назад. Лунка и щиток обозначены. Мускульные отпечатки средней величины, овальные, примерно равновеликие. Выше переднего аддуктора хорошо заметны небольшие круглые педалные мускулы, близ макушки из умбонального склоне видны 2–3 дорсоумбональных мускула. Вдоль задней ветви замочного края почти параллельно ей протягивается валикообразный педалный мускул. Замок состоит из двух длинных замочных ветвей, разделенных под макушками крупным резалиффером, хорошо заметным на ядрах между несомкнутыми макушками. Ветви образуют угол около 110°, причем передняя ветвь слабовогнутая и более длинная. Обе ветви простираются примерно до середины аддукторов. В задней ветви насчитывается около 10 зубов, в передней свыше 15. Зубы обеих примерно одинаковы по размерам. Мантийная линия простая, хорошо заметная. Раковина гладкая, с тонкой концентрической скульптурой. Очень четко выражена зазубренность внутренней поверхности брюшного края раковины.

Размеры (мм) и отношения

Экз. №	Д	В	В/Д
3866/73	44	30	0,68
3866/60 (голотип)	43	28	0,65
3860/68	33	25	0,73
3866/72	25	18	0,72

Сравнение. Отличается от всех известных видов этого рода большими размерами. От *N. gratae* sp. nov. отличается менее сдвинутыми назад несомкнутыми макушками, более широким и длинным задним концом, более длинным замочным краем, большим количеством примерно одинаковых зубов, четче обозначенной мантийной линией, зазубренностью брюшного края. От *N. pinguis pinguis* (Lindström) [9] отличается более равносторонней раковиной, меньшими аддукторами, более длинной передней замочной ветвью.

Рис. 1. *а-б* — *Nuculoidea gratae* sp. nov.: *а* — экз. № 3866/55, ядро правой створки (×2), *б* — голотип № 3866/53, ядро правой створки (×2); С.-В. Монголия, басс. р. Онон, 15 км юго-восточнее сомона Баян-Адрага, 2,1 км восток-северо-восточнее горы Баилзит; верхний ландовери — нижний уэлоко, баилзитские слои; *в-и* — *Nuculoidea grandicula* sp. nov.: *в* — экз. № 3866/59, ядро, правая створка (×1), *г* — экз. № 3866/62, левая створка (×1), Зап. Монголия, Озерная зона, г. Ургату-Ула, 40 км к северу от оз. Хара-Ус-Нур, верхний ландовери, хуцинбулакские слои; *д* — экз. 3866/72, правая ×1, Озерная зона, 2 км к северу от Хогийн-Ула, верхний ландовери, хуцинбулакские слои; *е-ж* — экз. № 3866/66, *е* — неполное ядро и часть раковины правой створки (×1), *ж* — вид сверху на замочный край (×1), хуцинбулакские слои, *з-и* — голотип № 3866/60, *з* — ядро, левая створка (×1), *и* — вид сверху на замочный край (×2) гора Ургату-Ула, 40 км к северу от озера Хара-Ус-Нур; *к-ф* — *Paracyclas orientalis* sp. nov.: *к-н* — голотип № 3866/27, ядро, *к* — левая створка (×1), *л* — вид сверху (×1), *м* — правая створка (×1), *н-п* — экз. № 3866/37, ядро, *н* — левая створка (×1), *о* — вид сверху (×1), *п* — правая створка (×1), *р-т* — экз. № 3866/29, ядро, *р* — левая створка (×2), *с* — вид сверху (×2), *т* — правая створка (×2), *у-ф* — экз. № 3866/47, ядро, *у* — левая створка (×1), *ф* — правая створка (×1), гора Кызыл-Джар-Чокусу, Монгольский Алтай, верхний ландовери — нижний уэлоко, ойгуриянские слои (нижеуэлококая часть) и их фациальный аналог чокусинские слои

Распространение. Нижний силур, верхний лландовери – нижний уэнлок, ойгуринские слои, Монгольский Алтай, разрез горы Кызыл-Джар-Чокусу; верхний лландовери, худинбулакские слои, Западная Монголия, Озерная зона.

Материал. 15 ядер неразобщенных створок: 9 ядер из разреза горы Ургату-Ула (Озерная зона), 5 ядер из разреза Хогийн-Ула (Озерная зона), 1 ядро из разреза горы Кызыл-Джар-Чокусу (Монгольский Алтай).

СЕМЕЙСТВО МАСТРОМЫИДАЕ СОХ, 1929

Род *Paracyclas* Hall, 1843

Paracyclas orientalis Krasilova, sp. nov.

Название вида *orientalis* лат. – восточный.

Голотип – ПИН, экз. № 3866/27, ядро, Монгольский Алтай, район горы Кызыл-Джар-Чокусу; нижний силур, уэнлок, ойгуринские слои.

Описание (рис. 1, *к-ф*). Раковина округленно-овальной формы, слегка скошенная вперед, с несколько заостренной примакушечной частью. Передний, брюшной и задний края очерчены равномерной дугой. Сочленение заднего и замочного краев на некоторых ядрах образуют тупой угол с округленной вершиной. Замочный край несколько изогнутый под макушкой, составляет примерно $\frac{2}{3}$ длины раковины. Раковина равномерно и умеренно выпуклая, с наибольшей выпуклостью в средней части или несколько ближе к макушке, откуда она плавно спадает к краям. Макушки небольшие, заостренные, прижатые к замочному краю, сдвинутые вперед. На некоторых ядрах от макушки к переднему и заднему краям протягиваются тонкие бороздки. Скульптура в виде четких концентрических ребер, между которыми иногда видны очень тонкие знаки роста.

Изменчивость. Несколько варьирует выпуклость створок. Иногда более выпуклой оказывается правая створка, иногда левая, при этом макушка более выпуклой створки становится более высокой. Экземпляры с этими особенностями присутствуют в одном слое. Не исключено, что это результат сохранности.

Размеры (мм) и отношения

Экз. №	Д	В	В/Д
3866/22	21	20	0,95
3866/27 (голотип)	21	19	0,90
3866/37	19	18	0,94
3866/39	16	15	0,93

Сравнение. Отличается от близкого вида *Paracyclas solita* Sinicyna из исфаринского горизонта верхнего силура Южной Ферганы [4] и скальского горизонта верхнего силура Подолии [3] почти вдвое большими размерами, сдвинутой вперед макушкой, более резкими концентрическими ребрами. От *P. siluricus* Charman из силура Австралии [6] отличается неравносторонностью створок, сдвинутой вперед макушкой. От *P. rugosa* (Goldfus) из нижнего, среднего и верхнего девона Европы, Китая [7] и США отличается менее спрямленным замочным краем, более сдвинутой вперед и более массивной макушкой и большими размерами. Ни у одного из сравниваемых видов не отмечена изменчивость выпуклости створок.

Распространение. Нижний силур, верхний лландовери – нижний уэнлок, ойгуринские слои (нижнеуэнлокская часть) и их фацальный аналог чокусинские слои, Монгольский Алтай, р. Их-Ойгурингол, г. Кызыл-Джар-Чокусу; сальхитинские слои (нижнеуэнлокская часть), Ю.-В. Монголия, 40 км южнее горы Барун-Урт.

Материал. Свыше 100 внутренних в основном неразобщенных ядер из разреза горы Кызыл-Джар-Чокусу (слои 1–12) и 5 разрозненных створок из разреза горы Барун-Урт.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Розман Х. С. Основные черты зоогеографии ордовика и силура Монголии по брахиоподам. // Проблемы палеобиогеографии Азии. Тр. Совместн. Сов.-Монгол. палеонтол. экспедиции, М.: Наука, 1986. Вып. 29. С. 55–70.
2. Розман Х. С., Минжин Ч. Силур северо-западной части Монгольского Алтая // Известия АН СССР. Сер. геол. 1988. № 12. С. 51–58.
3. Синицына И. Н. Двустворчатые моллюски скальского, борцовского и чертковского горизонтов Подолии // Силурийско-девонск. фауна Подолии. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1968. С. 72–94.
4. Синицына И. Н. Некоторые новые двустворчатые моллюски исфаринского горизонта (верхний силур) Южной Ферганы. // Вопр. палеонтол. (Ленинград). 1986. Вып. 9. С. 60–73.
5. Халфин Л. Л. Определитель раннедевонских палеципод Горного Алтая // Тр. Сиб. НИИ геол., геофиз. и минеральн. сырья. 1974. Вып. 164. 195 с.
6. Charman F. Monograph of the Silurian Bivalved mollusca of Victoria // Mem. Natur. Mus. Melbourne. 1908. № 2. 62 p.

7. Devonian Rocks and Lower and Middle Devonian Pelecypods of Guangxi, China, and the Traverse Group of Michigan/Ed. Pojeta J., Jr. U. S. Geol. Surv. Profession. Pap. 1986. № 1394 A-G. 108 p.
8. Liljedahl L. Two silicified silurian bivalves from Gotland // Sver. geol. unders. 1983. C. 799. 51 p.
9. Soot-Ryen H. Nuculoid pelecypods from the Silurian of Gotland // Arkiv mineralogi och geol. 1965. V. 3. № 6. P. 489–520.

Всесоюзный институт научной и
технической информации

Поступила в редакцию
9.I.1989

УДК 564.3

© 1990 г.

ЛЫСЕНКО Н. И., АЛИЕВ Г. А.

К СИСТЕМАТИКЕ ФАНЕРОПТИКСИД (ГАСТРОПОДЫ)

Неринеи из семейства *Phaneroptyxidae* составляют важный элемент гастроподовой фауны в рифогенных фациях верхней юры и нижнего мела юга СССР и Западной Европы. Передки они также в соответствующих отложениях Нового Света (Куба, Мексика, Техас). Эти брюхоногие моллюски являются ценным палеонтологическим материалом при решении биостратиграфических и палеозоологических задач.

Классификация фанероптиксид, впервые разработанная М. Коссманном [10, 11], впоследствии была дополнена В. Дитрихом [12] и В. Венцем [13]. Наиболее обстоятельный систематический анализ группы произведен В. Ф. Пчелинцевым [7–9]. Предложенные этими исследователями классификации семейства базируются на комплексе морфологических признаков, главными из которых являются форма раковины, очертания устья, характер скульптуры, наличие пупка, внутренняя спиральная складчатость. К фанероптиксидам Пчелинцев [8] относил нериней, имевших овальную, овально-коническую или веретеновидную раковину со спиральной складчатостью во внутренней полости. В состав семейства им включаются следующие таксоны родового ранга: *Phaneroptyxis* Cossmann, 1896; *Itruvia* Stolizka, 1868; *Pentartyxis* Pčelincev, 1965; *Tetrartyxis* Pčelincev, 1965.

Исследования авторов [1–5] привели к выводам о ведущей роли внутренней спиральной складчатости при обосновании таксонов высоких рангов (семейств и подсемейств). До последнего времени трехскладчатый тип внутренней полости и овальная форма раковины рассматривались как признаки рода *Phaneroptyxis*. Авторы считают правильным поднять ранг таксона с этими признаками до семейственного; три других рода, которые Пчелинцев относил к фанероптиксидам (*Itruvia*, *Pentartyxis*, *Tetrartyxis*), исключаются из этого семейства. В соответствии с новой классификацией неринеид, разработанной Н. И. Лысенко [5], их предлагается распределить по другим семействам: род *Itruvia* – в семейство *Itruviiidae* Lyssenko, 1984; род *Tetrartyxis* – в семейство *Polyptyxidae* Pčelincev, 1965; род *Pentartyxis* – в семейство *Pentartyxidae* Lyssenko, 1984.

В то же время обработка богатого материала из верхней юры и нижнего мела Крыма, Кавказа и Средней Азии и новый подход к классификации неринеид, основанный на типизации внутренней спиральной складчатости, позволили выделить в семействе *Phaneroptyxidae* три новых рода. Помимо новых описываемых здесь видов в них включаются некоторые старые, которые по прежней классификации относились или должны были относиться к *Phaneroptyxis*. Оригиналы хранятся в кабинете геологии кафедры общего землеведения Симферопольского государственного университета (КОЗ СГУ), № 186.

NERINEACEA ZITTEL, 1873

СЕМЕЙСТВО PHANEROPITYXIDAE COSSMANN, 1896 (NOM. CORRECT. NIC) (PRO PHANEROPITYXISIDAE PČELINCEV, 1965)

Диагноз. Раковина овальная, овально-коническая, веретеновидная. Обороты инволютные, высокие, скульптурированные или гладкие. Устье высокое, часто щелевидное с заостренным парietальным и несколько расширенным сифональным окончаниями, сифоностомное. Часто присутствует узкий извилистый пупок. Спиральная складчатость неринеевого типа; присутствуют три складки – колумеллярная, парietальная и наружногубная, выраженные в различной степени.

Состав. Четыре рода: *Phaneroptyxis* Cossmann, 1896, средний оксфорд – кимеридж Франции; *Rugiferia* Lyssenko, 1971; титон Крыма, Карпат; *Gemmellaroiia* Lyssenko, gen. nov.; *Fusioptyxis* Lyssenko et K. Aliev, gen. nov.

Сравнение. От представителей семейства *Nerineidae*, сходных по типу складчатости, отличается овальными очертаниями раковины, инволютным навивающим оборотом и формой устья.

Род *Rugiferia* Lyssenko, 1971

Типовой вид – *Itieria rugifera* (Zittel, 1873); Карпаты (Штрамберг); титон. Диагноз. Раковина овальная, биконическая или веретеновидная с коротким завитком и высокими, объемлющими оборотами, несущими нерегулярные по-

перечные утолщения линий нарастания в виде морщин. Устье расширенное в нижней части. Сифональный канал короткий, клюзовидно изогнутый. Иногда присутствует узкий извилистый пупок. Наибольшего развития достигает колумеллярная складка; парietальная складка у некоторых видов на взрослой стадии исчезает; губная с возрастом также значительно сглаживается.

Видовой состав. 4 вида: *R. rugiferi* (Zitt.). *R. cossmanni* (Pchel.), типот Крыма, *R. broili* (Pchel.), типот Крыма, *R. soloviensis* sp. nov.

Сравнение. Слабым развитием спиральной складчатости, высокими инволютными оборотами и отсутствием скульптуры представители рода *Rugiferia* отличаются от рода *Phanerptyxis*.

***Rugiferia soloviensis* Lyssenko, sp. nov.**

Название вида по с. Соловьевка.

Голотип — КОЗ СГУ, № 328/186; Центральный Крым, р. Бештерек, с. Соловьевка; нижний валаджин.

Описание (рис. 1, а, б). Крупная, удлинено-овальная раковина, достигающая 120 мм в высоту, образована высокими, выпуклыми и гладкими оборотами. Завиток относительно высокий, составляет $\frac{1}{2}$ общей высоты раковины. На ранних оборотах присутствуют припловые валикообразные бугорки. На последнем обороте отчетливо видны лишь поперечные морщины, обусловленные сгущением линий нарастания устья. Устье заостренное на дистальных окончаниях. В полости присутствуют столбиковая и губная складки; парietальная складка прослеживается лишь на ранних оборотах. Столбик массивный с узким, закрывающимся пупком.

Сравнение. Вид имеет сходство с *R. rugiferi*, но отличается более крупными размерами, большей величиной завитка и слабым развитием парietальной складки. От вида *R. broili* отличается формой раковины; по характеру спиральной складчатости они почти тождественны.

Материал. 5 экз. различной степени сохранности из нескольких местонахождений Центрального Крыма в междуречье Бештерека и Зуи.

Род *Gemmellaroia* Lyssenko, gen. nov.

Название рода в честь итальянского палеонтолога Г. Джеммеларо.

Типовой вид — *Phanerptyxis gemmellaroii* Pchelincev, 1934; Туркмения, Большой Балхан; валаджин.

Диагноз. Раковина овально-коническая, средних и мелких размеров. Обороты покрыты бугорчатой скульптурой. Завиток высокий. Устье округленно-ромбическое с коротким сифональным каналом. Пупок отсутствует. Все три складки выражены в одинаковой степени отчетливо.

Видовой состав. 3 вида: *G. gemmellaroii* (Pchel.); *G. beshterekensis* sp. nov., *G. curta* sp. nov.

Сравнение. От рода *Phanerptyxis* (s. str.) отличается мелкими размерами раковин и формой внутренних спиральных складок.

***Gemmellaroia beshterekensis* Lyssenko, sp. nov.**

Название вида по р. Бештерек.

Голотип — КОЗ СГУ № 8/186; Центральный Крым, р. Бештерек; нижний валаджин.

Описание (рис. 1, в-д). Раковина овально-конических очертаний, достигает 40 мм в высоту, образована уплощенными оборотами. Соединение оборотов лестницеобразное. Верхняя часть оборота, утолщаясь, образует мощный припловый валик, покрытый бугорками. Бугорки отчетливо выражены лишь на ранних оборотах, на поздних — постепенно сглаживаются и исчезают. Сифональный канал клюзовидно изогнутый. Основание эллиптически зауженное. Наибольшего развития достигает губная и парietальная складки; столбиковая складка короткая, треугольная.

Сравнение. От *G. gemmellaroii* (Pchelincev) отличается большей высотой раковины, более значительным завитком и меньшей выраженностью бугорчатой скульптуры.

Материал. 50 экз. из одного местонахождения.

***Gemmellaroia kurta* Lyssenko, sp. nov.**

Название вида от *curtus* лат. — укороченный, короткий.

Голотип — КОЗ СГУ № 491/186; Центральный Крым, р. Бештерек; нижний валаджин.

Описание (рис. 1, е, ж). Раковина округленно-коническая с апикальным углом около 40° , 20 мм в высоту, образованная выпуклыми умеренно высокими оборотами ($V_0 : III = 0,40$). Лестницеобразный характер навивания подчеркивается присутствием на припловом валике крупных, раздельно расположенных бугорков в количестве 10 на оборот. Последний оборот составляет почти половину высоты раковины. Наибольшего развития достигает парietальная складка.

Сравнение. От *G. beshterekensis* sp. nov. вид отличается меньшими размерами, большей инволютностью навивания оборотов и наличием постоянных бугорков.

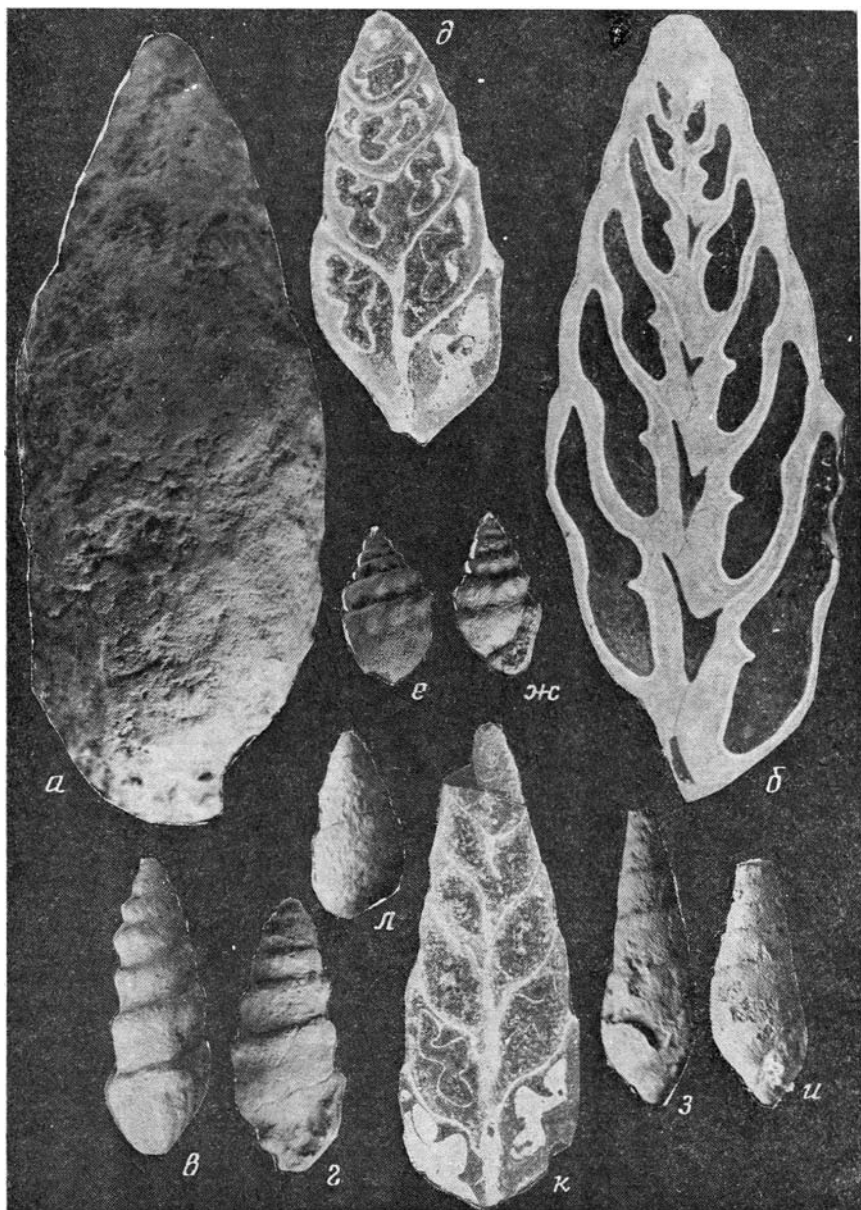


Рис. 1. Новые виды фанероптиксид из верхней юры и нижнего мела Крыма и Кавказа: а, б – *Rugiferia soloviensis*, sp. nov., голотип КОЗ СГУ, № 328/186: а – наружная поверхность раковины, б – осевое сечение; Центральный Крым, междуречье Бештерека и Зуи; нижний валанжин; в – д – *Gemmellaroia beschtereckensis* sp. nov., голотип КОЗ СГУ, № 625/186: в – наружная поверхность раковины, г – вид со стороны устья, д – осевое сечение (шлиф) $\times 3$; Центральный Крым, долина р. Бештерек, с. Соловьевка; нижний валанжин; е, ж – *Gemmellaroia curta* sp. nov. голотип, КОЗ СГУ, № 634/186; е – наружная поверхность раковины, ж – вид со стороны устья, Центральный Крым, долина р. Бештерек; нижний валаджин; з–к – *Fusiptyxis basartschaensis* sp. nov., голотип, КОЗ СГУ, № 8/186: з – наружная поверхность раковины, и – вид со стороны устья, к – осевое сечение (шлиф) $\times 3$; Малый Кавказ, р. Базарчай; верхний баррем; л – *Fusiptyxis krysensis* sp. nov., голотип КОЗ СГУ, № 2/186; наружная поверхность раковины; Большой Кавказ АзССР, с. Крыз; нижний валанжин. Все изображения выполнены в натуральную величину

Материал. Более 100 экз. хорошей сохранности из одного местонахождения.

Род *Fusiptyxis* Lyssenko et K. Aliev, gen. nov.

Название рода от *fusus* лат. — веретено.

Типовой вид — *Phaneroptyxis balkhanensis* Pčelincev, 1934; Туркмения, Большой Балхан; баррем.

Диагноз. Раковина мелких размеров, веретеновидная. Обороты уплощенные, умеренно высокие, гладкие. Основание покатое, зауженное. Пупок отсутствует. Устье округленно-ромбическое. В полости раковины присутствуют три складки: столбиковая, парietальная и наружно-губная. Сифональный канал короткий, клювовидно изогнутый.

Видовой состав. 6 видов: *F. balkhanensis* (Pčel.), *F. clymene* (d'Orb.); средний оксфорд Франции; *F. colloti* (Cossm.), средний оксфорд — кимеридж Франции; *F. melanoides* (Zitt.), титон Чехословакии; *F. basartschaensis*, sp. nov.; *F. kryzensis*, sp. nov.

Сравнение. Внешним видом и характером спиральной складчатости представители рода *Fusiptyxis* closely напоминают род *Gemmella* G. A. Алиева, но отличаются отсутствием бугорчатой скульптуры.

Fusiptyxis basartschaensis Lyssenko et K. Aliev, sp. nov.

Название вида по р. Базарчай.

Голотип — КОЗ СГУ, № 8/186; Малый Кавказ, р. Базарчай; баррем.

Описание (рис. 1, з-ж). Веретеновидная раковина высотой до 40 мм с апиальным углом 25°. Обороты уплощенные, гладкие. Основание эллиптически закругленное. Наибольших размеров достигает губная складка; колумеллярная складка короткая, занимает срединное положение.

Сравнение. От *F. balkhanensis* [9, табл. 3, фиг. 7-9] отличается более крупными размерами, более уплощенными оборотами и меньшей величиной апиального угла.

Материал. 8 экз. хорошей сохранности из одного местонахождения (сборы Г. А. Алиева).

Fusiptyxis kryzensis Lyssenko et K. Aliev, sp. nov.

Название вида по с. Крыз.

Голотип — КОЗ СГУ, № 13/186; АзССР, Большой Кавказ, с. Крыз; нижний валанжин.

Описание (рис. 1, л). Раковина овально-коническая, достигает в высоту 20 мм. Апиальный угол около 35°. Обороты выпуклые, высокие (Во:Ш=1,5). Последний оборот занимает около половины высоты раковины. Признаков скульптуры не установлено. Устье полулунное, зауженное на концах. Наибольшего развития достигает губная складка, приближенная к базальной части полости.

Сравнение. От вида *F. basartschaensis* отличается более выпуклыми оборотами и меньшей высотой завитка.

Материал. 6 экз. хорошей сохранности из одного местонахождения (сборы А. Г. Халилова).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лысенко Н. И. К систематике итиерид // Палеонтол. сб. № 11. Львов, 1974. С. 51-56.
2. Лысенко Н. И. Морфофункциональное и таксономическое значение внутренней спиральной складчатости у нериней (гастроподы) // Палеонтол. сб. № 15. Львов, 1978. С. 89-92.
3. Лысенко Н. И. Филогенетические отношения родов *Ptygmatis* Sharpe и *Pentaptyxis* Pčelincev и их значение для систематики неринейд // Палеонтол. сб. № 18. Львов, 1981. С. 20-25.
4. Лысенко Н. И. Об особенностях морфогенеза внутренней спиральной складчатости в раковинах нериней // Палеонтол. журн. 1983. № 2. С. 122-125.
5. Лысенко Н. И. Юрские и меловые нериней юга СССР и их стратиграфическое значение: Автореф. докт. дис. Баку, 1984. 34 с.
6. Лысенко Н. И. Алиев Г. А. Ревизия рода *Diozortyxis* и новое семейство гастропод // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 116-120.
7. Основы палеонтологии. Моллюски брюхоногие. М.: Гостоптехиздат, 1960. 360 с.
8. Пчелинцев В. Ф. Мурчисониата мезозоя Горного Крыма. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1965. 198 с.
9. Пчелинцев В. Ф., Крымгольц Г. Я. Материалы по стратиграфии юры и нижнего мела Туркмении // Тр. Всес. геол.-разв. объедин. наркомата топли. пром-сти СССР. М.; Л., 1934. Вып. 210. С. 162-163.
10. Cossmann M. Contribution a la Paléontologie française des terrains jurassiques. Gastropodes Nérinees // Mem. Soc. géol. Franç. 1898. (2). 173 p.
11. Cossmann M. Essais de Paléoconchologie comparée. P., 1896. 2. Lief. 179 p.
12. Dietrich W. C. Fossilium Catalogus. Animalia. P. 31. Gastropoda mesozoica. Fam. Nerineidae. B., 164 p.

13. Wenz W. Gastropoda. Teil 1. Allgemeiner Teil und Prosobranchia // Schindewolf O. H. Handbuch der Paläozoologie. B. 6. B.-Z. 1938–1944.
 14. Zittel K. Die Gastropoden der Stramberger Schichten. Palaeont. Mittheil. aus dem Mus. Bayer. Staates, B. 2. 1873. P. 193–373.

Симферопольский государственный университет
 Институт геологии АН АзССР, Баку

Поступила в редакцию
 19.X.1988

УДК 551.736 : 564.8

© 1990 г.

ЕГОРОВ А. П., ПОПОВ Л. Е.

НОВЫЙ РОД ЛИНГУЛИД ИЗ НИЖНЕПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Отложения, верхнего палеозоя, широко распространенные на северо-востоке Сибирской платформы, слабо изучены главным образом из-за плохой обнаженности и сложности геологического строения района. До настоящего времени существовало мнение о континентальном их происхождении.

При изучении разреза верхнепалеозойской толщи по керну скважин, пробуренных Амакинской ГРЭ ПГО «Якутскгеология» на Молодо-Оленекском междуречье, (верховье р. Далдын), в базальной пачке алевролитов впервые для рассматриваемого региона нами были обнаружены ископаемые остатки лингулоидных брахиопод прекрасной сохранности. Вмещающие их отложения встречены в скважинах № 6/83, 80, 89 (рис. 1) и характеризуются в целом выдержанным строением и вещественным составом. Мощность алевролитовой пачки варьирует от 1,5–2,0 до 18–20 м, что в основном связано с различной глубиной размыва в период накопления перекрывающей песчаной толщи. Один из наиболее представительных разрезов алевролитовой пачки вскрыт скважиной 6/83 (рис. 2).

Основные находки лингулид приурочены к алевролитам в различной степени песчанистым. Ниже приведены данные гранулометрического анализа образцов, содержащих остатки лингулид.

Данные гранулометрического отсева проб, содержащих фауну

Название породы	Размеры фракций, (класс), мм	Содержание выделенных фракций, %	
		обр. 89	скв. 6/83
Глины	0,001–0,005	5	4
Алевриты мелкие	0,005–0,01	24	10
Алевриты крупные	0,01–0,02	21	40
Алевриты крупные – пески тонкие	0,02–0,1	20	30
Пески мелкие	0,1–0,315	30	16

Гранулометрический анализ пород производился на установке «Фрич» в ЦНИГРИ, аналитик – Н. А. Гринева.

Результаты отсева свидетельствуют, что наряду с преобладанием алевритовой составляющей в породе присутствует значительная примесь песчаного материала тонких и мелких классов (песчанистые алевролиты). Текстура этих пород полого-волнистая, со следами взмучивания осадка, иногда тонко-горизонтально и волнисто-полосчатая за счет тонких, линзовидных, прерывистых слоев аргиллитов среди более крупнозернистых разновидностей – песчанистых (до песчаных) алевролитов. Здесь же встречаются хаотично расположенные по слою обломки – дресва и щебень плитчатый и листоватой формы известняков, подстилающих терригенную пачку.

Ракушечковые скопления различных створок лингулид на поверхностях напластования образуются, как показали наблюдения над экологией и тафономией ныне живущих *Lingula* [7, 8], на месте их обитания в случае массовой гибели животных при продолжительном опреснении воды, когда они успевают покинуть норы. Значительное перемещение раковин и их длительное сохранение на поверхности осадка мало вероятно, поскольку створки лингул быстро разрушаются даже в условиях незначительной гидродинамической активности воды у дна, если пребывают сколько-нибудь длительное время на поверхности осадка.

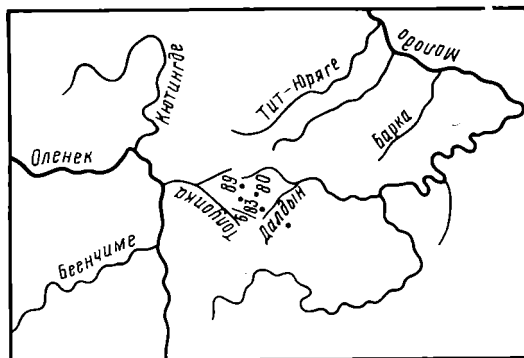


Рис. 1. Местоположение скважин, вскрывших верхнепалеозойские отложения с остатками лингулид рода *Semilingula*

В описываемом случае образование ракушняковых прослоев, образованных створками лингулид, следует объяснять периодическими заморами, связанными с поступлением в прибрежную часть морского бассейна больших масс пресной воды с суши, возможно, в результате паводков. На последнее может указывать присутствие в алевролитах грубообломочного материала и крупного растительного детрита.

Прежде чем детально рассмотреть систематику и морфологию обнаруженного вида лингулид, необходимо остановиться на следующем.

Известно, что мезо-кайнозойские лингулиды отличаются от раннепалеозойских представителей отряда по комплексу признаков, включающему строение раковинной мускулатуры, системы мантийных сосудов и относительное расположение мантийной и висцеральной полостей. Время появления таких особенностей мезо-кайнозойских лингулид, как асимметричная раковинная мускулатура с непарным *occlusor posteriore*, бифуркатный тип системы мантийных сосудов с полностью редуцированными дорсальными *vascula media* остается неизвестным. В то же время,

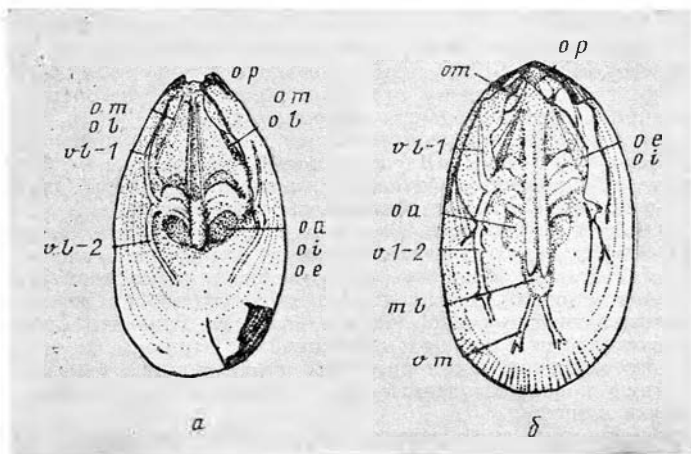


Рис. 2. Схема внутреннего строения брюшной (а) и спинной (б) створок *Semilingula taimyrensis* (Elnor) с указанием расположения основных мускульных отпечатков и отпечатков мантийных сосудов. Обозначения: мускульные отпечатки: *op* — *occlusor posteriore*, *om* — *obliqui medii*, *ml* — *m. lateralis*, *oe* — *obliqui externi*, *oi* — *obliqui interni*, *oa* — *occlusores anteriores*; отпечатки мантийных сосудов: *v l-1 v l-2* — *vascula lateralia*, *v m* — *vascula media*

в состав семейства *Lingulidae* без достаточных на то оснований традиционно включаются многочисленные средне- и позднепалеозойские роды, для которых строение раковинной мускулатуры, системы мантийных сосудов и ложных арей остается неизвестным [9]. По крайней мере, два из подобных родов — *Langella* и *Barroisella* — по присутствию дорсальных отпечатков *vascula media* и бакулатному типу системы мантийных сосудов на обеих створках должны быть причислены скорее к семейству *Obolidae*. Соответственно и существование в палеозое самого рода *Lingula* нельзя считать доказанным.

Тем не менее уже в пермском периоде существовали виды, обладавшие многими морфологическими признаками, характерными также и для мезо-кайнозойских *Lingulidae*. Это в первую очередь группа видов, близких к «*Lingula*»-*arctica* *Miloradovich*, для которых характерно наличие бифуркатной системы мантийных сосудов, непарного отпечатка *occlusor posteriore* и небольших, сильно редуцированных ложных арей на обеих створках. В то же время у этой группы видов в рудиментарном виде сохранились дорсальные *vascula media* — особенность, унаследованная от палеозойских оболид. Это позволяет рассматривать упомянутую группу видов в составе особого рода *Semilingula* gen. nov., занимающего промежуточное положение между палеозойскими ободаями и мезо-кайнозойскими представителями рода *Lingula*, по более близкого к последним. Род *Semilingula* является пока единственным достоверным представителем семейства *Lingulidae* в позднем палеозое. Поскольку данные об особенностях строения ложных арей и внутреннего строения створок для большинства известных видов пермских лингулид отсутствуют [5, 9], к роду *Semilingula* уверенно могут быть отнесены только три вида: *S. arctica* (*Miloradovich*) [= «*Lingula*» *miloradovichii* *Ifanova*], *S. occidentaustralis* (*Archbold*) и *S. taimyrensis* (*Elnor*). Поскольку тафономия встречаемых лингулид была рассмотрена выше, далее мы подробнее остановимся на особенностях морфологии вида *S. taimyrensis* (*Elnor*), как оказалось, широко распространенного в верхнепалеозойских образованиях Средней Сибири. Многочисленные створки именно этого вида были недавно обнаружены в нижней части терригенной толщи пермского возраста, вскрытой скважинами на Молодо-Оленекском междуречье.

Остатки лингулид *S. taimyrensis* (Eignor) являются первым свидетельством существования морских обстановок осадконакопления на этой территории в ранней перми. В связи с этим интерес представляют возможности корреляции с разрезами нижней перми на сопредельных площадях. До последнего времени вид *S. taimyrensis* (Eignor) был известен только в отложениях ефремовской свиты на Западном Таймыре, которая в настоящее время относится к быррангскому горизонту и сопоставляется с верхами ассельского яруса перми [3]. Однако из-за недостаточной изученности стратиграфического распространения лингулид в нижней перми севера Евразии полная биозона вида *S. taimyrensis* (Eignor) остается неизвестной, а предполагаемая корреляция — не вполне надежной. Находки двух других упомянутых выше видов рода *Semilingula* приурочены к артинскому и кунгурскому ярусам [5]. Оригиналы хранятся в ЦНИГРМузее, Ленинград, под № 12675.

ОТ Р Я Д LINGULIDA WAAGEN, 1885

СЕМЕЙСТВО LINGULIDAE MENKE, 1828

ПОДСЕМЕЙСТВО LINGULINAE MENKE, 1828

Род *Semilingula* Popov, gen. nov.

Название рода от *semi lat.* — полу и *lingula* — язычок.

Типовой вид *Lingula arctica* Miloradovich, 1936; нижняя пермь, кунгурский ярус, о-ва Новая Земля и северо-восток европейской части СССР.

Диагноз. Раковина двояковыпуклая, равностворчатая, продольно-овальная, приближающаяся к округленно-прямоугольной, с субпараллельными боковыми краями и заметно редуцированными внутренними ложными арями на обеих створках. Поверхность с тонкими, часто расположенными, слегка волнистыми линиями нарастания. Раковинная мускулатура асимметричная, с непарным *occlusor posteriore*. Боковые границы висцеральных полей обеих створок прямые, плавно сходящиеся по направлению к их макушкам. Вентральное висцеральное поле пересекается от макушки до внутренних краев передних мускульных полей двумя тонкими субпараллельными бороздками, ограниченными с боков нитевидными валиками. В передней половине дорсального висцерального поля — низкий и широкий срединный валик и близкие отпечатки *m. lateralis* и *occlusores anteriores*. Система мантийных сосудов бифуркатная. На спинной створке имеются отпечатки *vascula media*, начинающиеся перед отпечатками *m. lateralis*.

Состав рода. Кроме типового вида: *S. taimyrensis* (Eignor, 1946), нижняя пермь Средней Сибири и п-ва Таймыр; *S. occidentaustralis* (Archbold, 1981), нижняя пермь, кунгурский ярус Западной Австралии [1, 2, 5].

Сравнение. По внешнему облику раковины, строению ложных арей и раковинной мускулатуры наиболее близок к *Lingula* [6], но отличается сохранением дорсальных стволов *vascula media* и очертанием висцеральных полей на обеих створках (их боковые границы прямые и плавно сходящиеся по направлению к макушке, а не вогнутые, как у *Lingula*).

Semilingula taimyrensis (Eignor, 1946)

Lingula credneri var. *taimyrensis*: Эйно́р, 1946, с. 14, табл. 3, фиг. 1–3.

Голотип — ЦНИГРМузей, № 16/6221; Западный Таймыр, нижняя пермь, ефремовская свита.

Описание (рис. 2, 3 в–к). Раковина двояковыпуклая, равностворчатая, продольно-овальная. Длина составляет 1,71 (0,13, n=9) наибольшей ширины в средней части раковины у эфебических и геронтических экземпляров. Передний и задний край раковины равномерно округленные. Поверхность с тонкими, слегка волнистыми, очень часто расположенными линиями нарастания и концентрическими кольцами роста, число которых у геронтических экземпляров достигает 6–8. Брюшная створка слабо выпуклая, максимально — в задней четверти длины. Макушечный угол 100–120°. Ложная арка рудиментарная, с желобком для позжки и небольшими пропареями без флексуриных бороздок. Спинная створка слабо выпуклая, максимально — в задней четверти длины. Ложная арка рудиментарная, в виде толстой нерасчлененной пластины. Внутри брюшной створки крупное висцеральное поле со спрямленными, сходящимися по направлению к макушке боковыми краями, в осевой части его пересекают две тонкие субпараллельные бороздки, ограниченные с боков нитевидными валиками. Они прослеживаются от заднего края висцерального поля до внутренних границ передних мускульных полей. Передняя граница висцерального поля достигает середины створки. Расположение мускульных отпечатков асимметричное, с непарным *occlusor posteriore*. Положение отдельных мускульных отпечатков показано на рис. 3, а. Система мантийных сосудов бифуркатная, с короткими *vascula lateralia*, дивергирующими вблизи боковых границ висцерального поля. Внутри спинной створки крупное висцеральное поле с небольшим срединным выступом в передней части. Его передняя граница удалена от макушки на 0,6–0,7 длины створки. Расположение отпечатков мускулов на заднебоковых мускульных полях слегка асимметричное. Отпечатки *occlusores anteriores* крупные, продольно-овальные, слегка сходящиеся впереди. Перед ними небольшие

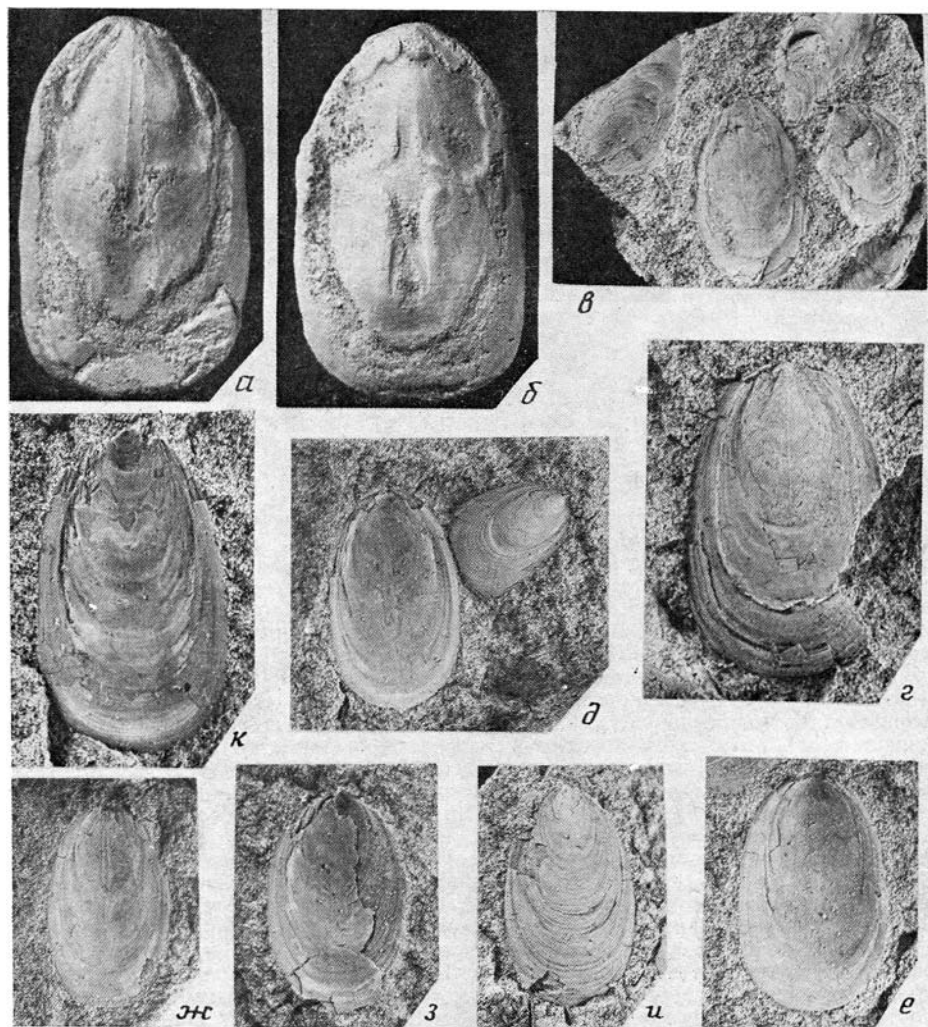


Рис. 3. Раковины двух видов рода *Semilingula*; а, б — *S. arctica* (Miloradovich, 1936) [= *Lingula miloradovichi* Ifanova, 1972]; ядро раковины: а — экз. ЦНИГРмузей № 3/9644, брюшная створка (×3), б — тот же экземпляр, спинная створка (×3), виден низкий срединный валик и расходящиеся *vascula media* на спинной створке [1, табл. 1, фиг. 3]; в. Кожим, нижняя пермь, кунгурский ярус; в-к — *S. taimyrensis* (Elnor, 1946): в — экз. ЦНИГРмузей № 1/12675, внутреннее строение спинной створки и скопление разрозненных створок на поверхности напластования (×2); г — экз. ЦНИГРмузей № 2/12675, ядро брюшной створки (×3); д — экз. ЦНИГРмузей № 3/12675 и № 9/12675 внутреннее строение и внешний вид спинных створок (×3); е — экз. ЦНИГРмузей № 4/12675, внутреннее строение спинной створки (×3); ж — экз. ЦНИГРмузей № 5/12675, внутреннее строение брюшной створки (×3); з — экз. ЦНИГРмузей № 6/12675, внутреннее строение спинной створки (×3); и — экз. ЦНИГРмузей № 7/12675, внешний вид спинной створки (×3); к — экз. ЦНИГРмузей № 8/12675, отпечаток брюшной створки с частично сохранившейся раковиной (×3); в, ж, з — скв. 89, гл. 20,2 м; г-е, и, к — скв. 6/83, гл. 82,3 м; нижняя пермь, Молодое Оленекское междуречье

отпечатки *m. lateralis*. Система мантийных сосудов с короткими *vascula lateralia* и тонкими расходящимися *vascula media*.

Размеры в мм

Экз. №	Створки	Длина	Ширина	Выпуклость	Висцеральное поле длина	ширина
5/12675	Спинная	9,0	5,5	—	6,3	2,8
9/12675	Брюшная	10,7	6,3	0,9	—	—
10/12675	Спинная	14,5	9,2	—	—	—
11/12675	»	11,7	7,2	7,2	7,2	3,6

Изменяемость. У раковин описываемого вида с ростом существенно изменяются пропорции раковины. Отношение длины к ширине у раковин, погибших

вскоре после осаждения на субстрат, и личиночных раковин составляет 1,35–1,40 у только у раковин, достигших длины 5 мм, оно достигает 1,6–1,7.

Сравнение. По внешнему облику раковины и внутреннему строению створок описываемый вид обнаруживает большое сходство с *S. arctica* (Mikolajevich). Основные отличия *S. taimyrensis*: отсутствие утолщения дна створок в области мускульных полей и слабо выраженных в рельефе границ висцеральных полей у геронтических экземпляров; значительно большие, почти в 2 раза, размеры раковин (однако средние размеры раковин у лингулид подвержены существенным изменениям в различных популяциях одного и того же вида). От *S. occidentaustralis* (Archbold) отличается лишь несколько большими размерами и вмятностью створок. Поскольку детали расположения мускульных отпечатков у сравниваемого вида не вполне ясны, невозможно проследить характер сходств и различий по этому признаку.

Распространение. Нижняя пермь, Молодо-Оленекское междуречье Средней Сибири; ефремовская свита п-ва Таймыр.

Материал. В массовых количествах разрозненные створки встречены в скважинах 89 и 6/83 на глубинах 20,2 и 82,3 м соответственно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ифанова В. В. Пермские брахиоподы печорского бассейна // Среднекаменноугольные и пермские брахиоподы востока и севера европейской части СССР. М.: Наука, 1972. С. 72–161.
2. Миколожович Б. В. Нижнепермская фауна острова Междушарского (южный остров Новой Земли) // Тр. Аркт. ин-та. 1936. Т. 37. С. 37–82.
3. Основные черты стратиграфии пермской системы СССР // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. серия. 1984. Т. 286. 280 с.
4. Эйвор О. Л. Брахиоподы нижнего карбона и нижней перми Западного Таймыра // Тр. Горногеол. упр. 1946. Вып. 26. С. 3–91.
5. Archbold N. W. Lingula (Lingulidae, Brachiopoda) from the Late Artinskian (Permian), Carnarvon Basin, Western Australia // Proc. of the Roy. Soc. of Victoria. 1981. V. 92. № 1. P. 169–180.
6. Emig C. C. Taxonomic du genre Lingula (Brachiopodes, Inarticules) // Bull. Mus. Hist. nat. Paris. 4^e ser. 1982. Sec. A. № 3–4. P. 337–367.
7. Emig C. C. Implications de connexes recentes sur les Lingules actuelles dans les interpretations paleoecologiques // Lethaia. 1981. V. 14. P. 151–156.
8. Hammod L. S. Experimental studies of salinity tolerance, burrowing behaviour and pedicle regeneration in Lingula anatina (Brachiopoda, Inarticulata) // J. Paleontol. 1983. V. 57. P. 1311–1316.
9. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. H. Brachiopoda. V. 1. Lawrence: Geol. Soc. Amer.—Univ. Kansas press, 1965. 521 p.

Центральный научно-исследовательский геологоразведочный институт АН СССР;
Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт, Ленинград

Поступила в редакцию
31.III.1989

УДК 564.8 : 551.734/735

© 1990 г.

ДРАНЕВИЧ И. А.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ БРАХИПОД РОДА BAGRASIA

Род *Bagrasia* Nalivkin, 1960 с типовым видом *Productus chonetiformis* Krestovnikov et Karpyshev, 1948, был установлен Д. В. Наливкиным [7] в составе семейства *Semiplanidae* Sarytcheva. Выделенное этим же автором монотипное подсемейство *Bagrasiinae* Nalivkin, 1979 было помещено им в семейство *Lino-productidae* Stehli [6]. С. С. Лазарев оставил род *Bagrasia* среди линопродуктид, подняв ранг последних до надсемейства [5]. Для надсемейства *Lino-productacea* характерна тонкая радиальная струйчатость, унаследованная ими от хонетид [5].

Ревизия топотипического материала и оригиналов вида *B. chonetiformis* в коллекции В. Н. Крестовникова и В. С. Карпышева [4], а также оригиналов Д. В. Наливкина [6] показала, что скульптура баграсий отличается от скульптуры линопродуктадей: ребра начинаются на некотором расстоянии от макушки и не являются непрерывными на всем своем протяжении, а состоят из отдельных коротких ребрышек (или длинных пустул). На спинной створке, в том числе и на ее висцеральном диске, имеются довольно густые, толкие, почти лежащие иглы. Эти особенности скульптуры делают необходимым перевод баграсий из надсемейства *Lino-productacea* Stehli в надсемейство *Echinonchacea* Stehli. Поскольку у представителей рода низкая полость раковины, его следует поместить в семейство *Sentosiidae* McKellar, а необычная хонетесовидная форма раковины и оригинальная структура делают возможным сохранение самостоятельного подсемейства *Bagra-*

siinae Nalivkin. Так как род *Ericiatia* Muir-Wood et Cooper имеет сходную скульптуру и низкую полость раковины, то, на наш взгляд, можно включить его в состав указанного подсемейства.

В процессе изучения материала были выявлены некоторые детали внешнего и внутреннего строения баграсии. Ниже приводятся диагнозы подсемейства, рода и описание типового вида.

Материал был собран в течение полевого сезона 1987 г. в составе экспедиционного отряда СВКНИИ ДВО АН СССР (Магадан) в Башкирии (разрезы Зиган и Сяказа). Были пересмотрены коллекции вида в сборах Крестовникова и Карпышева [4] и Наливкина [6], а также просмотрена коллекция *Bagrasia chonetiformis* из Закавказья, любезно предоставленная И. А. Гречишниковой (МГРИ, Москва).

Автор выражает глубокую признательность С. С. Лазареву (ПИН, Москва) и К. В. Симакову (СВКНИИ, Магадан) за консультации и помощь при подготовке статьи, а также С. В. Васильевой (СВКНИИ), выполнившей фотоработы.

НАДСЕМЕЙСТВО ECHINOCONCHACEA STENLÉ, 1954

СЕМЕЙСТВО SENTOSIIDAE MACKELLAR, 1970

ПОДСЕМЕЙСТВО BAGRASIINAE NALIVKIN, 1979

Диагноз. Раковина небольшая или средней величины, умеренно вогнуто-выпуклая; полость раковины низкая. Основной элемент скульптуры обеих створок — длинные пустулы или прерывистые ребрышки, длина которых увеличивается по направлению к лобному краю. Иглы присутствуют на обеих створках. Зубного сочленения и настоящих арей нет.

Состав. *Bagrasia* Nalivkin, 1960; *Ericiatia* Muir-Wood et Cooper, 1960.

Род *Bagrasia* Nalivkin, 1960

Типовой вид — *Productus chonetiformis* Krestovnikov et Karpyshev, 1948; Южный Урал, разрез Зиган; верхний девон, аналог слоев этрель.

Диагноз. Раковина небольшая, с умеренно выпуклой брюшной створкой и плавно вогнутой спинной створкой, хонетесовидной формы; синус слабый или отсутствует.

Скульптура брюшной створки из коротких прерывистых ребрышек, длина которых по мере удаления от замочного края увеличивается. Каждое ребрышко несет на переднем конце тонкую, почти лежащую иглу.

Скульптура спинной створки аналогична скульптуре брюшной. Тонкие иглы разбросаны по всей створке, в том числе и на ее висцеральном диске.

Внутри спинной створки тонкая септа, тонкие кардинальные валики, чуть отклоняющиеся от замочного края; альвеолы и зубных ямок нет.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Ericiatia* Muir-Wood et Cooper отличается мелким размером, вытянутой в ширину раковинной, отсутствием пучка более крупных игл на ушках.

Bagrasia chonetiformis (Krestovnikov et Karpyshev, 1948)

?*Productella caperata* var. *radiata*: Paeckelmann, 1931, S. 86, Taf. 3, Fig. 12 (non 6–11).

Productus chonetiformis: Крестовников и Карпышев, 1948, с. 48–49, табл. III, фиг. 19–21; Абрамян, 1957, с. 36–38; табл. III, фиг. 4–5.

Ericiatia newberry: Brousliche, 1975, p. 137–141, pl. III, 12, 14 (non 6–11, 13).

Bagrasia chonetiformis: Наливкин, 1979, с. 110–111, табл. XXXVI, фиг. 1–12.

Pustula interrupta: Фотиева, 1985, табл. III, фиг. 20, с. 40.

Голотип — ПИН, № 4390/19; Южный Урал, бассейн р. Зиган; верхний девон, верхи фаменского яруса, зиганские слои.

Описание (рис. 1). Раковина средней величины, полукруглого или полуовального очертания (ширина больше длины), умеренно вогнуто-выпуклая (наибольшая выпуклость в области макушки), хонетесовидной формы. Наибольшая ширина приурочена к замочному краю. Макушка небольшая, заостренная, загнутая, отделена от ушек слабыми перегибами. Ушки довольно большие, несвернутые, почти прямоугольные или слабо заостренные. Синус слабый или отсутствует. Спинная створка умеренно вогнутая, с небольшим углублением под макушкой впереди от протегулярного бугорка.

Полость раковины низкая (3–4 мм). Стенки створок тонкие (0,2 мм). Имеется узкая краевая арей в брюшной створке высотой 0,2 мм. Внутренний слой раковины имеет мелкоячеистое строение.

Скульптура брюшной створки. Вытянутые основания игл (пустулы) длиной 1–2 мм на некотором удалении от макушки (4–8 мм) переходят в прерывистые ребрышки, длина которых увеличивается по направлению к лобному краю. Довольно часто они выстраиваются в ряды, что создает впечатление тонкой ребристости (7–10 «ребер» в 5 мм по всей поверхности раковины). Однако ребрышки никогда не бывают непрерывными от макушки до лобного края. Каждое из них

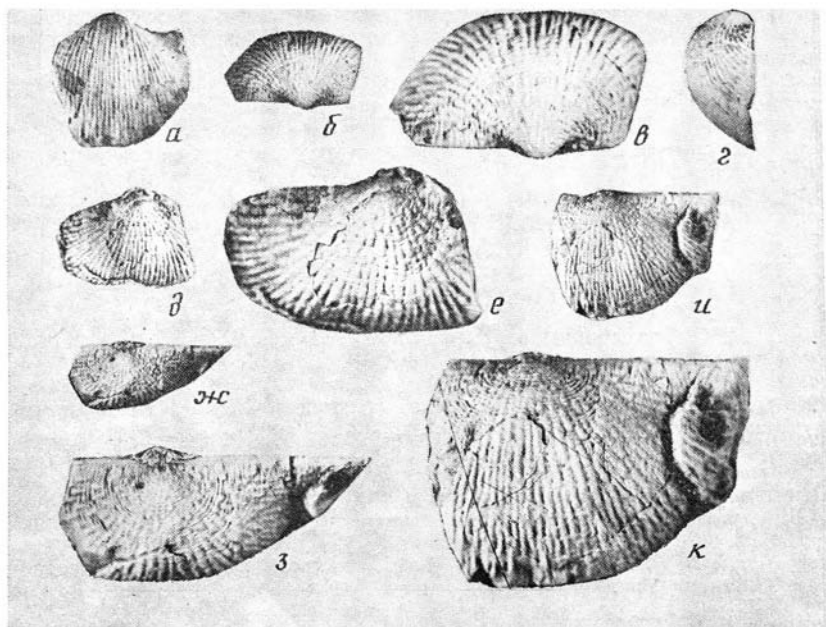


Рис. 1. *Bagraisia chonetiformis* (Krestovnikov et Karpyshev, 1948); а-з — экз. № 1/26 в разных положениях: а — сверху (×1), б-в — со стороны макушки (×1, ×2 соответственно), г — сбоку (×1), д-е — отпечаток спинной створки сверху (×1, ×2); ж-з — отпечаток сининой створки (×1, ×2); и-к — экз. № 3/26 отпечаток спинной створки (×1, ×2); р. Сиказа

оканчивается небольшим вздутием и тонкой иглочкой, затем следует перерыв 0,4–1,0 мм и возникает следующее ребрышко.

Нередко в центральной части и, как правило, на боковых склонах раковины последующие ребрышки имеют тенденцию несколько смещаться в сторону. Иногда вслед за единичным ребром возникают два. На боковых склонах ребрышки короче, чем в центральной части, и располагаются в шахматном порядке.

Концентрическая скульптура представлена тонкими, но хорошо заметными линиями нарастания (2–3 в 1 мм). У макушки они правильные, параллельные, а в направлении лобного края становятся расплывчатыми и волнистыми.

Скульптура спинной створки является отражением скульптуры брюшной: ребрышкам соответствуют бороздки различной длины. По всей спинной створке разбросаны тонкие, почти лежащие иглы (на висцеральном диске их около 10 в квадрате со стороной 3 мм). Следы от игл хорошо заметны на отпечатках спинной створки в породе. Концентрическая скульптура как в брюшной створке.

Внутреннее строение. Зубы и зубные ямки отсутствуют, замочный отросток маленький, сидячий, двураздельный; септа тонкая, не менее половины длины висцерального диска, альвеолы нет; кардинальные валики слабые, чуть отклоняются от замочного края.

Размеры в мм:

Экз. №	Д	Ш	В	Высота полости раковины
Голотип	19	29,5	11,5	—
4390/19				
1/26	18,5	27	9	3
2/26	20	25	—	—
3/26	20	32	—	—

З а м е ч а н и я. В процессе ревизии выяснилось, что *Bagraisia chonetiformis* описана в ряде работ под различными родовыми и видовыми названиями. Так, в коллекции Н. Н. Фотневой [8] имеется обломок раковины, определенный ею как *Pustula interrupta* Thomas. На наш взгляд, правильное отнести его к баграсии.

В работе К. Брусницы [9] описаны формы под названием *Egisciatia newberry* Hall из отложений зон II–V фаменского яруса и аналогов слоев Этрень. Скульптура и форма раковины отдельных экземпляров из зоны V и слоев Этрень (табл. III, фиг. 12, 14; ?6–11, 13), судя по описанию и фототаблицам, также позволяют отнести их к изучаемому виду.

Видовая идентификация форм из более древних зон фаменского яруса Марокко затруднительна, хотя, возможно, они также относятся к баграсии.

Наконец, в работе В. Пекельманна [11] под названием *Productella caregata* var. *radiata* изображен обломок раковины (табл. III, фиг. 12, 6–11), скульптура которого сходна с таковой у баграсии. В 1957 г. Голдлинг [10] включил эту форму в видовой состав рода *Whidobornella* Reed, но экземпляр № 12 на табл. III не был упомянут им в синонимике.

Распространение. Верхняя часть фаменского яруса Южного Урала (лытвинский горизонт) [3, 4, 6]; Закавказья (зона *julii-nigra*) [1, 2]; Тимано-Печорской провинции (селебративные слои нюмылгского горизонта) [8]; зона V (геозона *Slumena*) и аналоги слоев Этрень Марокко [9]; струнийские отложения Германии [11].

Материал. Одна раковина с сомкнутыми створками хорошей сохранности, две брюшных створки, два отпечатка спинной створки; верхний фамеп, лытвинский горизонт; Южный Урал, разрезы Зиган и Сиказа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абрамян М. С.* Брахиоподы верхнефаменских и турнейских отложений Юго-Западной Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1957. 140 с.
2. *Гречишников А. А., Аристов В. А., Рейтлингер Е. А., Чиждова В. А.* Биостратиграфия пограничных отложений девона и карбона Закавказья (опорные разрезы) // Биостратиграфия пограничных отложений девона и карбона. Вып. 8. Магадан, 1985. С. 9–44.
3. *Кочеткова Н. М., Пазухин В. Н., Рейтлингер Е. А., Синицина Е. А.* Опорные разрезы пограничных отложений девона и карбона западного склона Южного Урала // Биостратиграфия пограничных отложений девона и карбона. Вып. 6. Магадан, 1985. 66 с.
4. *Крестовников В. Н., Карпышев В. С.* Фауна и стратиграфия слоев *Etroeungt* реки Зиган (Южный Урал) // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1948. Вып. 66. Сер. геол. № 21. С. 29–49.
5. *Лазарев С. С.* Основные направления эволюции и система брахиопод подотряда *Productidina* // Автореф. дис. докт. М.: ПИН, 1986. 42 с.
6. *Наливкин Д. В.* Брахиоподы турнейского яруса Урала. Л.: Наука, 1979. С. 109–111.
7. *Основы палеонтологии.* М.: Наука, 1960. С. 231.
8. *Фогиева Н. Н.* Определитель брахиопод пограничных отложений девона и карбона // Тр. Палеонтол. ин-та. 1985. Т. 212. 79 с.
9. *Brousseiche C.* Etude de quelques *Productida* (*Brachiopoda*) du Maroc presaharien // *Ann. Paleontol.* 1975. Т. 61. Fasc. 2. P. 119–163.
10. *Goldring R.* The last toothed *Productellinae* in Europe (*Brachiopoda*), Upper Devonian // *Palaentol., Zeitschr.*, 1957. В. 31, № 3/4. S. 207–228.
11. *Raechelmann W.* Die Fauna des deutschen Untercarbons. Die *Productinae* und *Productus* – ähnlichen *Chonetinae* // *Preuss. geol. Langesants.* 1936. Abh. N. F., Heft 136. 440 S.

Северо-восточный комплексный
научно-исследовательский институт,
Магадан

Поступила в редакцию
24.III.1989

УДК 565.763.22

© 1990 г.

ПЕРКОВСКИЙ Е. Э.

ПЕРВАЯ НАХОДКА МЕЛОВЫХ НАСЕКОМЫХ СЕМЕЙСТВА LEIODIDAE (COLEOPTERA)

Ископаемые лейодиды почти не изучены. Самые древние из найденных до настоящего времени были известны из эоцена [2].

Благодаря любезности А. П. Расницына, И. Д. Сукачевой и Д. Е. Щербакова мне удалось обнаружить в коллекции Палеонтологического института АН СССР (ПИН) первого представителя нижнемеловых лейодид. Автор искренне признателен В. В. Жерихину и А. Г. Пономаренко за ценные советы.

СЕМЕЙСТВО LEIODIDAE LEACH, 1817

ПОДСЕМЕЙСТВО CHOLEVINAЕ KIRBY, 1837

Триба *Agyrtodini* Jeannel, 1936

Род *Nyuujwa* Perkovsky, gen. nov.

Название рода от китайского мифологического имени Нюйва.

Типовой вид – *N. zherichini* sp. nov.

Диагноз. Небольшие выпуклые жуки. Голова маленькая, без затылочного кля, переднеспинка более чем в 2 раза шире головы. Надкрылья с продольными бороздками. Последний членик челюстных щупиков удлиненный, более чем в



Рис. 1

Рис. 1. *Nyujwa zherichini* sp. nov., голотип № 3064/888 (×22,5)

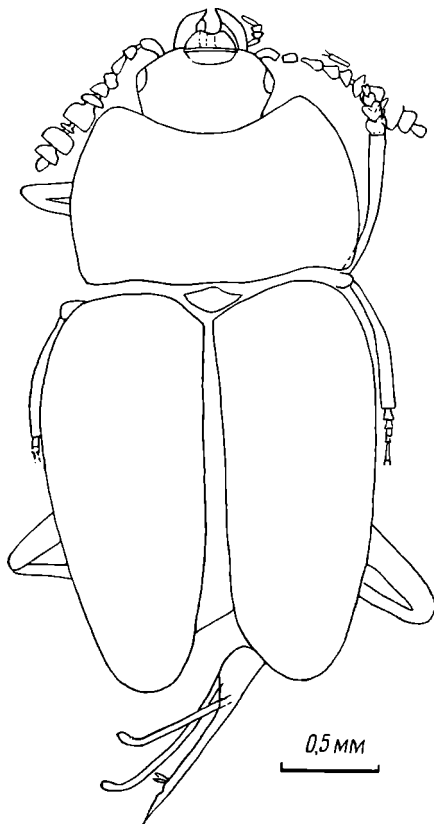


Рис. 2

Рис. 2. *Nyujwa zherichini* sp. nov., голотип № 3064/888

2,5 раза длиннее предпоследнего. Усики одиннадцатичлениковые, с очень сильной прервано-пятичлениковой булавой; седьмой членик очень мощный, явственно длиннее и не уже девятого; восьмой членик очень маленький; от девятого членика булава резко сужена к вершине. Бедра короткие; голени очень тонкие, без шипов; передние и средние лапки пятичлениковые; эдеагус с очень длинным и узким пенисом и парамерами.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От всех остальных *Agyrtodini* очень хорошо отличается формой булавы усиков и наличием явственных продольных бороздок на надкрыльях, формой эдеагуса.

З а м е ч а н и я. Длинные, узкие, лишенные шипов голени, скрытые трохантеры передних тазиковых впадин, неспособность свертываться в шар указывают на принадлежность данного рода к *Cholevinae*. По отсутствию затылочного кия род отнесен к трибе *Agyrtodini*. Затылочный киль более или менее редуцирован также у некоторых троглобионтных *Bathysciini*, однако от всех представителей *Bathysciini* новый род резко отличается сближенными задними тазиками, хорошо развитыми глазами и крыльями.

Рецентные *Agyrtodini* известны из Австралии, Тасмании, Новой Зеландии, Южной Африки, с юга Южной Америки [3]. Таким образом, выявляются северные связи еще одной «типично южной» группы [1].

Nyujwa zherichini Perkovsky, sp. nov.

Название вида в честь колеоптеролога В. В. Жерихина.

Голотип — ПИН, № 3064/888, позитивный и негативный отпечаток жука; Бурятская АССР, р. Витим, ниже устья р. Байса (местонахождение Байса); нижний мел, заливская свита.

Описание (рис. 1, 2). Длина головы чуть больше ширины. Глаза узкие, слабо выступают из контура головы. Мандибулы широкие, длинные. Усики довольно длинные, заходят за середину бокового края переднеспинки; их первый членик крупный, в 1,5 раза длиннее второго; третий членик булавовидный, почти в 1,5 раза длиннее второго, его длина в 2 раза больше ширины; четвертый членик поперечный; пятый и шестой — сильнопоперечные; седьмой в 1,4 раза шире шестого, его шири-

на в 1,3 раза больше длины; девятый членик на четверть шире десятого; десятый явно шире одиннадцатого.

Ширина переднеспинки в 1,9 раз больше длины, передний край переднеспинки не выступает вперед, ее боковые края округлены. Переднеспинка равномерно сужена кпереди и почти не сужена кзади. Передняя треть переднеспинки с двумя продольными вдавлениями, почти совпадающими с продолженным назад боковым краем головы. Середина переднеспинки с узким продольным краем. Боковой край переднеспинки в задней трети уплощен. Задние углы переднеспинки на вершине округлены, образуют угол в 110°. Пунктировка переднеспинки плотная, грубая. Щиток сильнопоперечный, на вершине округлен.

Надкрылья в 2 раза длиннее и чуть шире переднеспинки. Наибольшей ширины надкрылья достигают за плечами, пришовная бороздка явственная. Междуядья с более или менее крупными редкими точками и более плотно поставленными мелкими точками.

Надкрылья покрыты редкими, сильно вдавленными поперечными черточками. Боковой край надкрылий глубоко окаймлен. Крылья длинные.

Передние голени в вершинной трети слабо расширены. Первый — четвертый членики передних лапок сильно расширены, сердцевидные. Пенис в 3 раза длиннее базальной пластинки эдеагуса, пенис к вершине равномерно сужен. Парамеры не короче пениса, на вершине изогнуты и слабо расширены.

Размеры в мм: длина головы 0,61; переднеспинки 0,8; надкрылья 2,0; ширина переднеспинки 1,5; длина тела 3,4.

М а т е р и а л. Голотип.

В заключение считаю своим приятным долгом поблагодарить сотрудников Лаборатории членистоногих ПИН АН СССР за предоставление материала и помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Еськов К. Ю. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филоценогенез. М.: Наука, 1984. С. 24—92.
2. Меловой биоценологический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. 228 с.
3. *Szymczakowski W.* Nemadinae (Coleoptera, Catopidae) de la region zoogeographique australienne // Acta zool. cracov. 1966. T. 11. № 17. S. 555—669.

Зоологический институт
АН УССР, Киев

Поступила в редакцию
25.IX.1989

УДК 595.744.2 : 551.78(4+5)

© 1990 г.

НИКОЛАЕВ Г. В.

ГРЕБЕНЧАТОУСЫЕ ЖУКИ (COLEOPTERA, LUCANIDAE) ИЗ ПАЛЕОГЕНА ЕВРАЗИИ

В 1976 г. В. В. Жерихиным в олигоценовых отложениях Дальнего Востока СССР найден отпечаток хорошо сохранившегося жука, который несомненно относится к семейству Lucanidae (семейство рассматривается без включения в его состав рода *Diphyllostoma* Fall. [5]). В пользу этой точки зрения говорит как продолговато-овальная форма тела жука, так и особенности его строения: заметно выдающиеся мандибулы, коленчатые усики с гребенчатой булавой, средние и задние голени, лишенные поперечных килей, и особенности жилкования крыльев (рис. 1, а—в).

Продолговатая форма тела, ясно разделенные тазики передних ног, а также коленчатые усики с относительно длинным и тонким первым члеником и невысокими, ясно обособленными члениками булавы заставляют отнести жука к подсемейству Lucaninae. А относительно небольшие размеры тела (около 15 мм), цельные (не разделенные щечными выступами) глаза, округленные боковые края переднеспинки и задние голени, лишенные шипов по заднему краю, позволяют определить исследованный экземпляр как представителя трибы *Platycerini* [6].

Триба *Platycerini* представлена только в Северном полушарии. К настоящему времени было известно два вымерших и около 20 рецентных видов трибы. До середины нашего века все они рассматривались в составе рода *Platycerus* Geoffroy, 1762. Ревизия рецентных видов позволила сгруппировать их в три рода [2]; признаки ископаемых видов после их первоописания, насколько мне известно, более не рассматривались [3].

У найденного в Приморье олигоценового вида брюшко с шестью видимыми стернитами, что говорит в пользу его принадлежности к типовому роду трибы. У представителей всех остальных родов брюшко лишь с пятью стернитами. У монотипичного рода *Platyceropsis* Benesch, 1946, кроме того, у обоих полов редуцированы крылья и иная форма задних голеней (более широкие). От самцов другого северноамериканского рода — *Platyceroides* Benesch, 1946 исследуемый вид отличается гладкими задними голенями, лишенными зубцов по наружному краю, а от самок

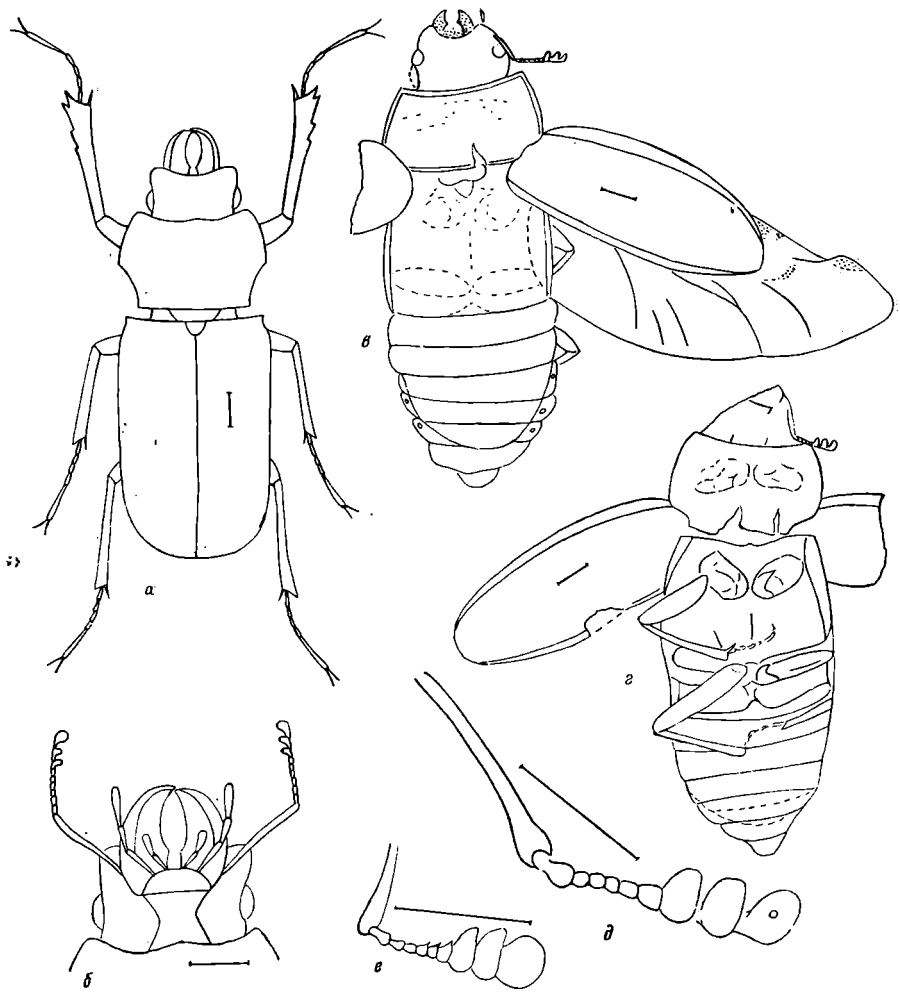


Рис. 1. Представители трибы Platycerini: а, б — *Succiniplatycerus berendti* (Zang) [7]; а — общий вид, б — голова снизу; в-д — *Platycerus zherichini* sp. nov., голотип ПИН, № 3429/202; в — сверху, г — снизу, д — усик; е — *P. delicatulus* Lewis, усик [3]; современный; Япония. Длина масштабных линеек соответствует 1 мм

этого рода также и хорошо развитыми крыльями. От монотипного рода *Succiniplatycerus* gen. nov. исследуемый экземпляр отличается более крупной булавой усиков, длина которых несколько больше длины шести предыдущих члеников.

Нижнемиоценовый вид, описанный как *Platycerus sepultus* Germar, 1837 [4], известен по отпечатку жука с нижней стороны тела из лигнита, найденного близ Бонна. Описание снабжено рисунком жука, у которого отсутствует правая передняя нога и на ее месте изображена небольшая тазиковая впадина круглой формы, отделенная от тазика левой ноги широким промежутком. Если этот рисунок отражает действительное положение вещей, то данный отпечаток не может принадлежать жуку надсемейства Scarabaeoidea. Шаровидные тазики (но соприкасающиеся) известны только у видов подсемейства Troginae. К сожалению, в описании эти признаки не упомянуты. Другие признаки, указанные в описании, говорят в пользу принадлежности жука к семейству Lucanidae: изломанные (коленчатые?) усики, брюшко с пятью видимыми стернитами и передние голени с мелкими зубцами по наружному краю. Однако короткие усики и форма тела, более напоминающая виды рода *Ceruchus* Mac Leay, заставляют исключить исследуемый вид из рода *Platycerus*. Решение вопроса о более точном систематическом положении этого вида невозможно без исследования голотипа. Интересно отметить, что в первом описании указано на сходство вида с *P. tenebrioides*. Это название является младшим синонимом *Ceruchus chrysomelinus* (Hochenw.).

Сравнение первоописания второго из ранее известных ископаемых видов — *Platycerus berendti* Zang, 1905 и рисунков этого вида [7] с признаками рецентных видов трибы [2] заставляет рассматривать *P. berendti* в качестве представителя самостоятельного рода.

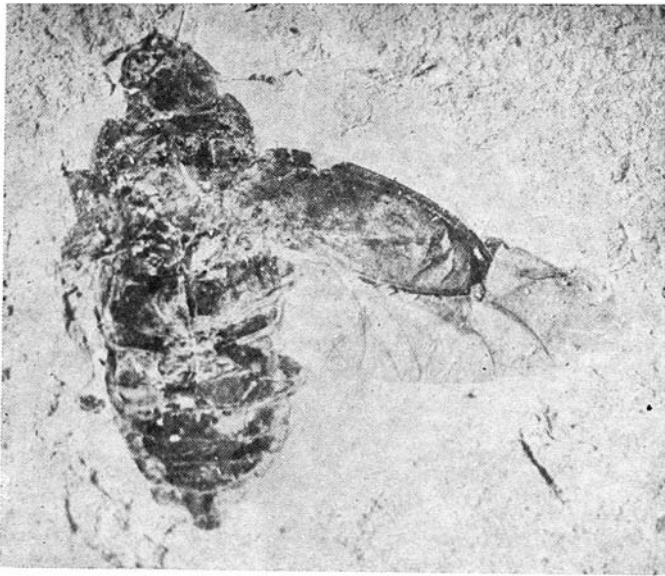


Рис. 2. *Platycerus zherichini*, sp. nov., голотип № 3429/202.
(×4)

СЕМЕЙСТВО LUCANIDAE MAC LEAY, 1819

ПОДСЕМЕЙСТВО LUCANINAE MAC LEAY, 1819

Триба *Platycerini* Mulsant, 1842

Род *Succiniplatycerus* Nikolajev, gen. nov.

Название рода от *succinum* лат. — янтарь и рода *Platycerus*.

Типовой вид — *Platycerus berendti* Zang, 1905; балтийский янтарь.

Диагноз (рис. 1, а, б). Средней величины уплощенные жуки. У самцов мандибулы длинные — несколько длиннее головы. Усики коленчатые десятичлениковые с трехчлениковой булавой, длина которой несколько короче длины шести предыдущих члеников. Крылья хорошо развиты. Средние и задние голени без зубцов по наружному краю. Брюшко с пятью видимыми стернитами.

Видовой состав. Род монотипный.

Сравнение. От монотипного североамериканского рода *Platyceropsis* Benesh, 1946 отличается уплощенной формой тела, узкими задними голеними и хорошо развитыми крыльями у самцов. От эндемичного для Северной Америки рода *Platyceroides* Benesh, 1946 отличается более длинными мандибулами самцов, более короткой булавой усиков и отсутствием шипов по наружной поверхности средних и задних голеней. От голарктического рода *Platycerus* Geoffroy, 1762 отличается короткой трехчлениковой булавой усиков у самцов и наличием лишь пяти видимых брюшных стернитов.

Род *Platycerus* Geoffroy, 1762

Platycerus zherichini Nikolajev, sp. nov.

Название вида по имени В. В. Жерихина.

Голотип — ПИН, № 3429/202, двусторонний, почти полный отпечаток; Приморский край, Пожарский район, верховья ручья Барачек, правый приток р. Большой Светловодной; олигоцен [1].

Описание (рис. 1, в–д; 2) Самка? Тело продолговато-овальное. Верхние челюсти относительно короткие, с зубцами близ вершин по внутреннему краю. Усики (рис. 1, д) десятичлениковые с трехчлениковой булавой; седьмой членик усика лишь незначительно шире, но заметно длиннее каждого из предыдущих члеников. Переднеспинка окаймлена со всех сторон, передние углы переднеспинки острые, с широко закругленными вершинами, боковые края переднеспинки слабо равномерно закругленные. На диске близ боковых краев развиты крупные частые точки. Щиток треугольный. Надкрылья с более мелкими точками, чем на переднеспинке, часть точек группируется в едва заметные бороздки. Крылья с двумя жилками между кубитальной и авальной жилкой, достигающей основания крыла. Тазики передних ног нешироко разделены отростком переднегруди; на отпечатке они прослеживаются плохо, так как, вероятно, замаскированы обломками бедер.

и голеней передних ног. Тазики средних ног едва заметно разделены; тазики задних ног соприкасающиеся. Бёдра средних и задних ног относительно узкие. Голены средних и задних ног без шипов по заднему краю. Лапки средних и задних ног плохо прослеживаются. Брюшко с шестью видимыми стернитами.

Размеры в мм: длина головы (вместе с верхними челюстями) — 2,7; ширина (по переднему краю глаз) — 2,2; длина переднеспинки — 2,8; наибольшая ширина — 4,7; длина надкрылья — 8,8, ширина — 3,4.

Сравнение. От самок всех рецентных видов рода отличается седьмым члеником усиков, который заметно длиннее предыдущего членика и лишь незначительно толще его (рис. 1, *д, е*).

Замечание. Равномерно закругленные боковые края переднеспинки, относительно небольшие мандибулы и трехчлениковая булава усиков позволяют предположить, что исследованный экземпляр является самкой.

Материал. Голотип.

Автор считает своим приятным долгом выразить благодарность В. В. Жерихину (ПИН) за предоставленный на обработку интересный экземпляр.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Жерихин В. В. Олигоценовые зерновки и долгоносики (Coleoptera: Bruchidae, Curculionidae) с реки Большая Светловодная (Северное Приморье) // Кайнозой Дальнего Востока. Владивосток: Дальневосточн. отд. АН СССР, 1989. С. 145–150.
2. Benesh V. A. A systematic revision of the holarctic genus *Platycerus* Geoffroy (Coleoptera: Lucanidae) // Trans. Amer. Entomol. Soc. 1946. V. 72. P. 139–202.
3. Benesch V. Coleopterorum Catalogus. P. 8. Lucanidae. Gravenhage: Junk, 1960. 178 p.
4. Germar F. F. Fauna Insectorum Europae. Fase 19. Insectorum protogaeae specimen sistens insecta carbonum fossilum. Halae: Kuemmeli, 1837, 30 p.
5. Holloway B. A. The systematic position of the genus *Diphyllostoma* Fall. (Coleoptera: Scarabaeoidea) // N. Z. J. Sci. 1972. V. 15. № 1. P. 31–38.
6. Howden H. F., Lawrence J. F. The New World Aesalidae, with notes on the North American subfamilies (Coleoptera, Lucanidae) // Canad. J. Zool. 1974. V. 52. P. 1505–1510.
7. Zang R. Über Coleoptera Lamellicornia aus dem baltischen Bernstein // Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde. Berlin, 1905. S. 197–205.

Казахский государственный
университет
Алма-Ата

Поступила в редакцию
17.II.1989

УДК 595.797 : 551.781.53 (571.63)

© 1990 г.

НЕМКОВ П. Г.

НОВЫЙ РОД РОЮЩИХ ОС ТРИБЫ GORYTINI ИЗ ОЛИГОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

Триба Gorytini объединяет более 400 современных видов 31 рода, встречающихся во всех зоогеографических областях [1]. Кроме того, описано четыре ископаемых остатка, первоначально включенные в эту трибу, но только два из них действительно к ней относятся. Наиболее древний остаток — «*Gorytes*» *stazi* Piton из палеоцена Франции [4], очевидно, не относится к семейству Sphecidae, поскольку имеет совершенно не характерное для роющих ос жилкование крыльев. Впервые достоверно в палеонтологической летописи представитель трибы Gorytini — *Noplisus archoryctus* Cockerell [2] — появляется в эоцене (формация Грин Ривер, США, штат Колорадо). Из-за невозможности выявить многие диагностические признаки не удается однозначно отнести эту форму к какому-либо роду, хотя ее близость к современным и, более того, довольно эволюционно продвинутым родам (*Gorytes*, *Lestiphorus*, *Oryttus*, *Psammaeleus* и др.) очевидна. Из палеоолигоценовых отложений США (местонахождение Флориссант, штат Колорадо) описаны два остатка сфецид, первоначально включенные в трибу Gorytini: *Noplisus sepultus* Cock., близкий к современным видам рода *Psammaeleus* [5], встречающимся лишь в Палеарктике, и *Noplisidea kohliana* Cock., относящийся, как показали дальнейшие исследования [3], к трибе Sceliphronini подсемейства Sphecinae.

Ниже описывается новый ископаемый род роющих ос трибы Gorytini из олигоцена Сихотэ-Алиня. Голотип нового вида хранится в Палеонтологическом институте АН СССР. Автор искренне благодарен А. П. Расницыну за предоставленный материал.

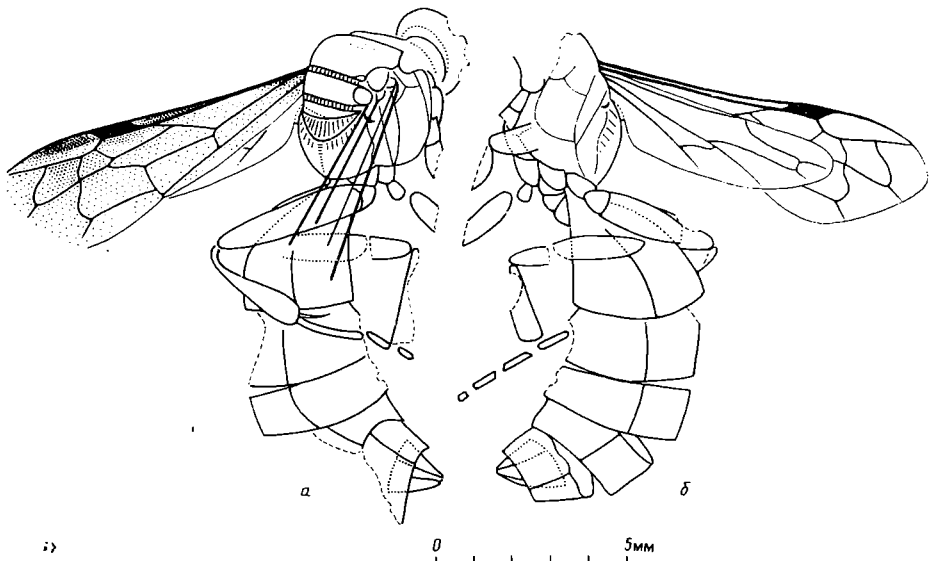


Рис. 1. *Biamogorytes handlirschi* sp. nov.; голотип № 3429/1092: а – сверху – справа, б – снизу – слева

СЕМЕЙСТВО SPHECIDAE LATREILLE, 1802

ПОДСЕМЕЙСТВО NYSSONINAE LATREILLE, 1804

Триба Gorytini Lepeletier, 1845

Род *Biamogorytes* Nemkov, gen. nov.

Название рода от р. Биамо и рода *Gorytes*.

Типовой вид – *B. handlirschi* sp. nov.

Диагноз. Темя округло-выпуклое. Воротничок переднеспинки слабоприподнятый, его задний край не вдавленный. Щит среднеспинки со слабовыраженными срединными бороздками и нотаулями, с неясными парапсидальными бороздками; его заднебоковые углы округленно-угловатые, с косыми швами (oblique scutal carina [1]), отделяющими обособленные вогнутые участки. Швы между щитом среднеспинки и щитиком, а также между щитиком и заднещитиком с сильными поперечными ребрышками. Щитик в центре без ямки. Эпистернальный шов снизу оканчивается на омаулюсе в верхней части мезоплевр. Скробальная борозда спереди соединяется с эпистернальным швом. Стернаулюсы соединены с омаулюсами. Ацетабулярный киль хорошо развит. Метаплевры без продольных складок, постепенно сужаются книзу. Боковые поверхности промежуточного сегмента с ясной спиракулярной бороздой. Срединное поле промежуточного сегмента хорошо ограниченное, на всей поверхности морщинистое. В переднем крыле вершина 3r лежит на его переднем крае, придаточная ячейка отсутствует; 1m-cu впадает в базальную четверть 2m, 2m-cu – между 2m и 3m, cu-a постфуркальная. В заднем крыле cu-a постфуркальная, сильноизогнутая. Первый сегмент брюшка сидячий, его ширина на вершине приблизительно равна ширине второго сегмента. Шестой тергит с хорошо выраженным пигидиальным полем.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Наиболее близок к роду *Gorytes* (имеет сходное строение груди и жилкование задних крыльев), от которого хорошо отличается наличием в переднем крыле 2m-cu, интерстициальной по отношению к 2r-m, и увеличенным первым сегментом брюшка (у *Gorytes* 2m-cu сильно антерфуркальная, а первый сегмент брюшка заметен уже и короче второго).

З а м е ч а н и е. Жилкование передних крыльев как у *Biamogorytes* имеют лишь отдельные представители примитивных родов Clitellnestra Ochleroptera, а также южнокитайский вид *Argogorytes tonkinensis* Yasumatsu, резко отличающийся по этому признаку от остальных видов рода. Но все они имеют иное (более примитивное) строение груди и жилкование задних крыльев, тогда как новый род по этим признакам сходен с представителями высших Gorytini.

Biamogorytes handlirschi Nemkov, sp. nov.

Название вида в память А. Гандлирша.

Голотип – ПИН, № 3429/1092, позитивный и негативный отпечатки осы с поврежденными ногами и головой; Приморский край, Пожарский район, бассейн р. Большая Светловодная (бывш. Биамо), верховья ручья Барачек; верхний олигоцен.

Описание (рис. 1). Самка. Ацетабулярный киль немного не доходит до места соединения омаулюса и стернаулюса. Срединное поле промежуточного сегмента с резкими правильными продольными морщинами, продолжающимися за его границы. Продольное вдавление на задней поверхности промежуточного сегмента с частыми поперечными ребрышками. Боковые поверхности промежуточного сегмента впереди от спиракулярной борозды гладкие, позади от нее морщинистые. Пигидиальное поле треугольное, с прямыми боковыми краями. Тело темное; крылья прозрачные, слегка затемненные в районе 3г.

Размеры в мм: длина тела 13,6, длина переднего крыла 9,2.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bohart R. M., Menke A. S. Sphecid wasps of the world. A generic revision. Berkeley — Los Angeles — London: Univ. Calif. Press, 1976. P. 695.
2. Cockerell T. D. A. An Ancient Wasp (*Hoplisus archoryctus* sp. n., Eocene) // Nature. 1922. V. 110. P. 313.
3. Menke A. S., Rasnitsyn A. P. Affinities of the fossil wasps, *Hoplisidea kohliana* Cockerell (Hymenoptera: Sphecidae: Sphecinae) // Psyche. 1987. V. 94. № 1—2. P. 35—38.
4. Piton L. S. Paléontologie du gisement éocène de Menat (Puy-de-Dôme). Flore et faune. Clermont — Ferrand: Paul Vallier. 1940. P. 306.
5. Pulawski W. J., Rasnitsyn A. P. On the taxonomic position of *Hoplisus sepultus* Cockerell, 1906, from the Lower Oligocene of Colorado (Hymenoptera, Sphecidae) // Polskie pismo entomol. 1980. T. 50. S. 393—396.

Биолого-почвенный институт
ДВО АН СССР
Владивосток

Поступила в редакцию
1.III.1989.

УДК 56.016.3:551.72

© 1990 г.

ИВАНЦОВ А. Ю.

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО УЛЬТРАСТРУКТУРЕ САБЕЛЛИДИТИД (*POGONOPHORA?*)

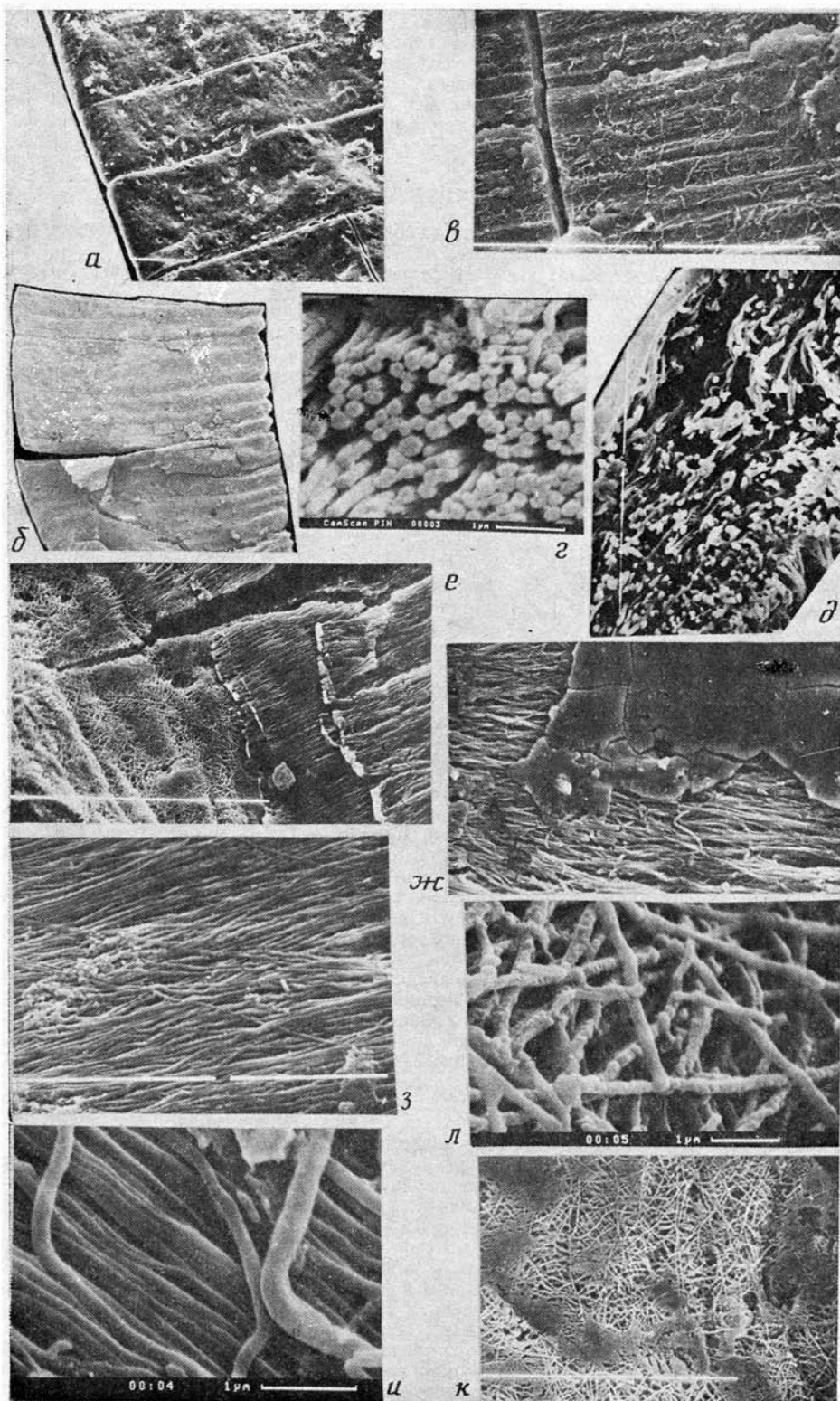
Сабеллидитиды — единственная группа докембрийских Metazoa, сохраняющиеся в ископаемом состоянии, остатки которых сложены органическим веществом. Остатки сабеллидитид встречены в Китае, Канаде, в СССР (на Восточно-Европейской и Сибирской платформах). Максимум находок их приходится на отложения ровенского горизонта верхнего венда [3].

Первый из описанных представителей сабеллидитид — *Sabellidites cambriensis* был найден в 1925 г. М. Э. Янишевским в «синих глинах» окрестностей Петрограда [5]. Янишевский отнес его к сидячим полихетам. Впоследствии Б. С. Соколов, собравший и изучивший большую коллекцию сабеллидитид из Европейской части СССР и с Сибирской платформы, основываясь на морфологических данных, высказал гипотезу о принадлежности их к погонофорам [1, 2]. Для проверки этой гипотезы известный польский ученый А. Урбанек провел исследование строения стенки трубки *Sabellidites* sp. и современной погонофоры *Zenkevitchiana* sp., используя трансмиссионный электронный микроскоп [4, 6]. Полученные Урбанеком данные не позволили ему однозначно решить вопрос о принадлежности сабеллидитид к погонофорам. Автором настоящей статьи сделана попытка продолжить исследования Урбанека (изучалась ультраструктура стенки трубки *Sabellidites cambriensis* Jan.), но с применением иной, вероятно более плодотворной методики.

Материалом для работы послужила коллекция сабеллидитид, любезно предоставленная автору Соколовым. Она происходит из керна скважин (№ 7 д. Париды, № 3 д. Б. Озерцы, № 21 Лужского района), пробуренных в Ленинградской области. Коллекция хранится в ПИН АН СССР под № 4348.

В работе применялся 3–5%-ный раствор перекиси водорода; причем, перекись использовалась как для дезинтеграции породы (5–10 мин.), так и для обработки выделенных ископаемых (протравливание в течение суток и более). Подготовленные таким образом препараты изучались в ПИН АН СССР с использованием сканирующих электронных микроскопов Minisem и CamScan № 4.

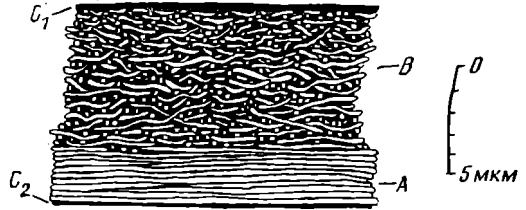
Остатки *Sabellidites cambriensis* Jan. представляют собой тонкие трубки, состоящие из органического вещества преимущественно черного цвета с глянцевой поверхностью. Трубки обычно сплющены и потому имеют лентовидный облик. По-видимому, сплющивание их произошло до захоронения в осадке, так как образовавшиеся плоские ленты часто скручены в продольные спирали или спутаны в клубки. Ширина лент 0,5–2,0 мм, длина 10–20 мм, иногда до 100 мм, но и в этом случае мы видим лишь фрагмент какой-то более длинной трубки. Поверхность их либо почти гладкая, с тонкими бороздками, либо морщинистая. Крупные морщины создают видимость сегментированности трубки, но сегменты ли это на самом деле, не



совсем ясно. По-видимому, большая часть морщин образовалась в результате продольного сжатия или изгиба трубки. На рис. 1б показан фрагмент со складками только на одной стороне, возникшими в результате изгиба.

Обычно выделение из плотных глинистых пород ископаемых остатков, состоящих из органического вещества, производят с помощью плавиковой кислоты. Отсутствие постдиагенетических изменений в вендских глинах из Ленинградской области позволяет применить простое отмачивание в воде, либо использовать раствор перекиси водорода. В последнем случае на дезинтеграцию образца затрачивается всего лишь несколько минут. Однако, оказалось, что перекись воздействует и на сами остатки. При кратковременной обработке, необходимой для разрушения породы, видимых изменений вещества трубки как на внешней поверхности, так и

Рис. 2. Схема строения стенки трубки *Sabellidites cambriensis* Jan.; А — слой с продольно-волокнистой структурой каркаса, В — слой со спутанно-волокнистой структурой каркаса, С — оболочка из сплошного бесструктурного вещества (С₁ — наружная, С₂ — внутренняя)



на изломах нет, оно выглядит однородным. Лишь однажды, на изломе слабопритизированного образца были заметны какие-то иглы. Длительное воздействие (сутки и более) приводит к выборочному растворению вещества изучаемых объектов. Оказалось, что трубка *Sabellidites cambriensis* Jan. сложена химически стойкими (по отношению к H_2O_2) волокнами и заполняющим промежутки между ними растворимым в перекиси водорода бесструктурным веществом. Характер переплетения волокон закономерен и повторяется практически на всех изученных образцах. Четко выделяются два слоя, внешний и внутренний. Слои на внешнего слоя изогнуты в различных направлениях и хаотически переплетены между собой (рис. 1к, л). Волокна внутреннего слоя изогнуты в значительно меньшей степени, почти прямые. Большинство их вытянуто вдоль продольной оси трубки и лишь отдельные волокна расположены под некоторым углом к ней (рис. 1з, и). По-видимому, волокна не переходят из одного слоя в другой и сцепление слоев друг с другом слабое. Воздействие перекиси водорода приводит иногда к их механическому расщеплению (рис. 1е). Диаметр волокон 0,30–0,25 мкм, длина неопределенно большая и измерить ее не представляется возможным, поскольку даже во внутреннем слое волокна переплетены между собой. Фрагмент одного из косо ориентированных волокон внутреннего слоя имел длину 140 мкм. Естественных, не образованных в процессе обработки образца, окончаний волокон не обнаружено. Предполагаемое строение стенки трубки *Sabellidites cambriensis* Jan. изображено на рис. 2. Цементирующее каркас бесструктурное вещество не только заполняет промежутки между волокнами (рис. 1в, г), но и образует тонкие оболочки как на внешней (см. рис. 1д, слой С₁ на рис. 2), так и на внутренней (см. рис. 1ж, слой С₂ на рис. 2) поверхностях трубки.

Урбанек в стенке трубки *Sabellidites* sp. выделил 3 слоя: два гомогенных (наружный и внутренний) и ламинарно-фибренный — средний. В последнем: «на некоторых срезах различимы многочисленные узкие чередующиеся электронноплотные и электроннопрозрачные плоскости, иногда переходящие в рыхлую губчатую

Рис. 1. Микрофотографии деталей строения трубки *Sabellidites cambriensis* Jan., выполненные с помощью скапирующего электронного микроскопа; а — участок наружной поверхности трубки, не подвергавшейся химической обработке (×200), преп. № 4348/6(5), скв. № 21 Лужского района, гл. 225,3 м; б–в — слабо протравленный H_2O_2 образец, преп. № 4348/14(3), скв. № 21 Лужского района, гл. 225,3 м; б — фрагмент сплюсненной трубки, видна зависимость складчатости от степени сжатия (×20); в — деталь наружной поверхности, видны волокна, сцементированные бесструктурным веществом (×2200); г–л — образцы, обработанные 3–5%-ным раствором перекиси водорода (г–д — поперечный излом, е–л — внутренняя поверхность); г — продольные волокна внутреннего слоя (×10 000), преп. № 4348/11, скв. № 7, д. Парица, гл. 547,6 м; д — продольно- и спутанно-волокнистый слой, в левом верхнем углу — остатки наружной оболочки из бесструктурного вещества (×4000), преп. № 4348/9(6), скв. № 3, д. Б. Озерны, гл. 546,0 м; е — фрагмент трубки, волокна внутреннего слоя (справа) расщеплены и частично оторваны так, что виден внешний слой (слева) (×800), преп. № 4348/13(1), скв. № 7, д. Парица, гл. 547,6 м; ж — остатки внутренней оболочки из бесструктурного вещества, покрывающие продольно-волокнистый слой (×2000), преп. № 4348/13(1); з — продольно-волокнистый слой (×2000), преп. № 4348/13(1); и — то же (×11 000), преп. № 4348/11(2), скв. № 7 д. Парица, гл. 547,6 м; к — спутанно-волокнистый слой, видны остатки бесструктурного вещества, цементирующего волокна (×1300), преп. № 4348/13(1); л — спутанно-волокнистый слой (×9000). Все образцы происходят из отложений ровенского (?) горизонта верхнего венда

ткань» [4], т. е. видны явные следы волокон, как параллельных, так и перешлетенных между собой. Ламинарно-фиброзный слой, обнаруженный Урбанском, соответствует, вероятно, внутренним частям продольно- и спутанно-волоконистых слоев. Видимость однородности большей части стенки, наблюдаемая в проходящих электронных лучах, наблюдается также и в отраженных лучах на необработанных перекисью водорода образцах. По-видимому, физические свойства (по отношению к электронным лучам) бесструктурного вещества и вещества волокон очень близки. Выявить волокна можно лишь разрушив бесструктурное вещество, например, с помощью перекиси. Вероятно некоторые образцы Урбанека оказались слегка разрушены или в лабораторных условиях при подготовке препаратов, или в условиях природных, где подобное явление может иметь место, например, при пиритизации трубки.

Волокна в составе скелетных и защитных образований есть у представителей многих групп животных. Повторяется и характер сложенных этими волокнами структур. Так, слоями с параллельными волокнами сложены трубки полихет и погонофор [4, 6], спутанно-волоконистые структуры есть у граптолитов [7]. Но подобного двуслойного строения стенки, насколько мне известно, пока не наблюдалось. Правда, изученность ископаемого и даже современного материала с точки зрения ультраструктур защитных образований еще очень низкая. Не исключено нахождение в дальнейшем аналогов сабеллидитид среди такой обширной группы как полихеты, но на сегодня сближение сабеллидитид с какой-либо из рецентных групп по характеру ультраструктуры преждевременно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Соколов В. С. Древнейшие погонофоры // Докл. АН СССР, 1967. Т. 117. № 1. С. 201–204.
2. Соколов В. С. Сабеллидитиды (*Pogonophora*) венда и раннего кембрия СССР // Проблемы палеонтологии (Международ. геол. конгр. 23 сес. Докл. сов. геологов. Симпоз. междунар. палеонтол. союза). М., 1968. С. 73–79.
3. Соколов В. С. Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование // Вендская система. Т. 2: Стратиграфия и геологические процессы: М.: Наука, 1985. С. 199–214.
4. Урбанек А. Ультраструктура трубок *Sabelliditida* и *Pogonophora* и проблема их филогенетических связей // Палеонтология верхнедокембрийских и кембрийских отложений Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1979. С. 88–93.
5. Янишевский М. Э. Об остатках трубчатых червей из кембрийской синей глины // Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва. Т. 4. Л., 1926. С. 99–113.
6. Urbanek A., Mierzejewska G. The fine structure of zooidal tubes in *Sabelliditida* and *Pogonophora* with reference to their affinity // *Acta Palaeontol. polonica*. 1977. Vol. 22, N 3. P. 223–240.
7. Urbanek A. The enigma of graptolite ancestry: Lesson from a phylogenetic debate // *Oxford monographs on geology and geophysics*. № 5: Problematic fossil taxa. Oxford, N. Y.: Oxford university press. 1986. P. 184–226.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
2.X.1988

УДК 567.433:551.734.2(477.86)

© 1990 г.

АФАНАСЬЕВА О. Б.

НОВЫЙ *BENNEVIASPIDIS* (AGNATHA) ИЗ НИЖНЕДЕВОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ПОДОЛИИ

Среди остеостраков (*Osteostraci*) бенневияспиды (группа *Benneviaspidiens*, по Ф. Жанвье [7]) представляют значительный интерес в связи с их морфологическим разнообразием и высокими темпами эволюции. Наиболее крупные (шириной до 30 см) и разнообразные по внешнему облику бенневияспиды были известны в основном из нижней части формации Вуд Бей Шницбергена. Наличие бенневияспид в отложениях нижнего девона Подолии было отмечено еще Г. Венгшэ в 1952 г. [8] (коллекция В. Зыха), тем не менее их находки в этом районе остаются довольно редкими [6]. Первые бенневияспиды из Подолии были описаны лишь в 80-е годы [1, 4].

Исследованный нами новый материал, касающийся этих цефаласпид, представляет собой часть ядра головотуловищного щита. Образец любезно передан нам для изучения В. Н. Талимаа (Литовский научно-исследовательский геологоразведочный институт, г. Вильнюс). По данным Талимаа, этот экземпляр был найден в верхней части первой зоны днестровской серии Подолии по Ф. Бротцену [5], отвечающей

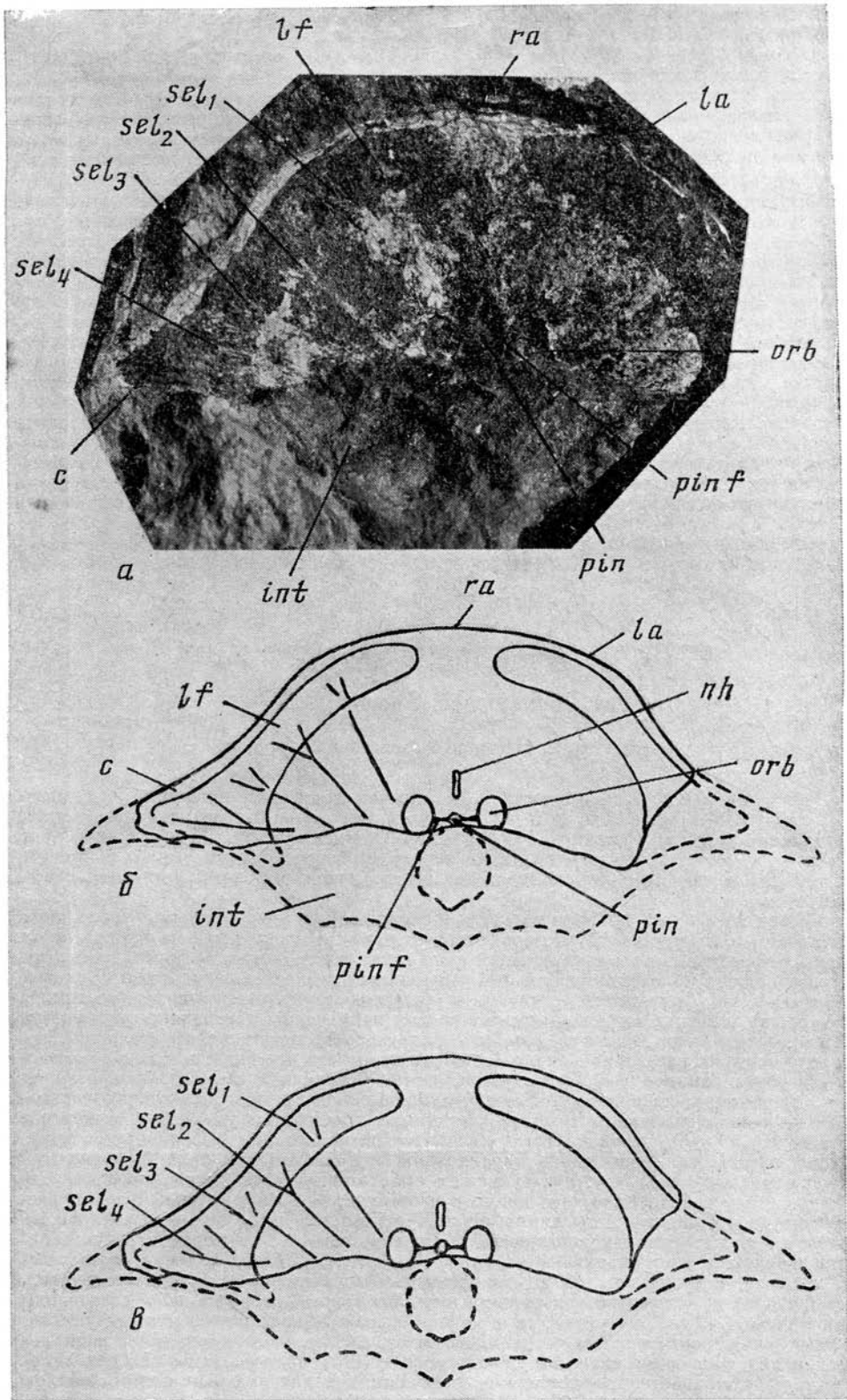


Рис. 1. *Benneviaspis talimae* sp. nov. голотип № 5-711: а - ($\times 2,4$), б - схематическая реконструкция дорсальной стороны головотуловищного щита ($\times 1,9$), в - схема расположения каналов, подходящих к латеральным полям. Обозначения: с - рог, *int* - реконструированная интерзональная составляющая щита, *la* - латеральный угол, *lf* - латеральное поле, *nh* - наэгиофизарное отверстие, *orb* - орбиты, *pin* - пинеальное отверстие, *pinf* - пинеальная бороздка, *ra* - роstralный угол, *sel*₁₋₄ - каналы, подходящие к латеральным полям

устечской свите по Г. Х. Дикенштейну [2] или слоям с *Dnestraspis firma* Novitskaya и *Mylapteraspis gracilis* Stensiö по Л. И. Новицкой [3].

Такие особенности строения, как широкий, сильно уплощенный дорсовентрально щит, разветвляющаяся рядом с латеральным полем первая пара каналов (sel_1), подходящих к полю, неразвитая пинеальная пластинка, одинаковые по величине гипофизарная и назальная части назогипофизарного отверстия, позволяют уверенно отнести новую форму к бенневиаспидам. Отсутствие роострума и заходящие на поверхность рогов латеральные поля наряду с отмеченным выше комплексом признаков указывают на то, что эта форма входит в семейство *Benneviastididae*, объединяющее в настоящее время два рода: *Benneviastis* Stensiö и *Citharaspis* Afanassieva [1], а также ряд видов, относимых к «*Benneviastis*» [1, 7]. Наличие развитых рогов делает невозможным отнесение описываемой формы к роду *Citharaspis*. Вместе с тем отсутствие данных по строению дорсального поля и задних частей латеральных полей делает в некоторой степени условным отнесение ее и собственно к роду *Benneviastis*. Нами не исключается возможность того, что описываемый вид, как и некоторые другие, включаемые в «*Benneviastis*», позднее могут быть выделены в отдельный род (роды) бенневиаспидид.

Интересно отметить, что Венгшё в монографии 1952 г. обратил внимание на сходство между «*B.*» *longicornis* Wängsjö (Шпицберген, серия Ред Бей, формация Бен Невис, горизонт Вогти) и неописанными формами из Подолии [8, с. 450, 584]. В отличие от ранее описанных подолийских видов [1, 4], новая форма действительно сходна с «*B.*» *longicornis* вогнутыми боковыми краями роостральной части щита, направленными латерально рогами (к сожалению, у *B. talimaee* sp. nov. они сохранились не полностью), мелкими размерами головотуловищного щита, однако четко отличается от него рядом таксономически весомых признаков, отмеченных нами в рубрике «Замечания».

Описанный экземпляр хранится в Литовском научно-исследовательском геолого-разведочном институте (ЛитНИГРИ).

СЕМЕЙСТВО BENNEVIASPIDIDAE DENISON, 1951

Род *Benneviastis* Stensiö, 1927

Benneviastis talimaee Afanassieva, sp. nov.

Название вида дано в честь В. Н. Талимаа, нашедшей описанный экземпляр.

Голотип — ЛитНИГРИ, № 5-711, передняя часть ядра головотуловищного щита с дорсальной стороны; Украинская ССР, Ивано-Франковская обл., Городенковский р-н, карьер к югу от с. Городница на левом берегу Днестра, верхняя часть обнажения; нижний девон, средний диттон (верхний жедин), верхняя часть устечской свиты днестровской серии.

Описание (рис. 1). Мелкий бенневиаспис: длина препинеальной части щита составляет 1,5 см (около 4,5 межорбитальных длин). Высота щита на уровне орбит 0,4 см. Центральная часть роострального края щита почти округлой формы, роостральный край образует очень небольшие роостральный и латеральные углы. Боковые края щита между латеральными углами и рогами образуют четкую вогнутую линию. Рога хорошо развиты, в проксимальных частях направлены латерально, дистальные части не сохранились. Назогипофизарная ямка хорошо выражена, треугольной формы, находится на расстоянии около 1,1 см от переднего края щита. Назогипофизарное отверстие длинное (~0,2 см), узкое, слегка бобовидной формы. Гипофизарная часть отверстия расположена в более углубленной части ямки, назальная часть — на небольшом возвышении с пологими стенками. Орбиты умеренной величины (~0,3 см; $B/Ol^1 \sim 5$), почти круглые, находятся на расстоянии 0,35 см друг от друга, продольные оси орбит почти параллельны медиальной оси тела. Независимая пинеальная пластинка отсутствует, между орбитами имеется узкая бороздка. Пинеальное отверстие крупное (его диаметр составляет ~1 мм), круглой формы, расположено на уровне середины длины орбит. Латеральные поля полностью не сохранились, в передней части хорошо развиты (их ширина ~0,4 см), сравнительно далеко продвинуты в роостральную часть щита ($I - 0,6$ см). Интерзональная составляющая щита не сохранилась, но ее приблизительные размеры и форма могут быть восстановлены по отпечатку вентральной стороны щита. Интерзональная составляющая широкая (~2 см), по-видимому, с хорошо выраженными заднебоковыми углами.

Экзоскелет практически не сохранился, ничего нельзя сказать о наличии радиальных каналов в среднем слое. На левой стороне ядра представлены остатки эндо-скелета: прослеживается расположение подходящих к латеральным полям каналов sel_1 , sel_2 , sel_3 и часть канала sel_1 . Их дистальные части многократно ветвятся в относительно широких латеральных полях. Канал sel_1 разделяется на две ветви недалеко от передней части латерального поля.

Размеры. Длина головотуловищного щита ~2,5 см.

¹ Обозначения: В — препинеальная длина, O_l — длина орбиты, I — расстояние между передними концами латеральных полей.

С р а в н е н и е. Новый вид четко отличается от большей части известных бенневасписов вогнутыми боковыми краями ростральной части щита. От бенневасписов со Шпицбергена (*B. holtedahli* Stensiö, *B. maxima* Wängsjö, *B. loevgreeni* Wängsjö, *B. grandis* Wängsjö, *B. sp. 1* [8]) отличается наличием небольших рострального и латеральных углов, четкой вогнутой линией боковых краев щита между латеральными углами и рогами (кроме *B. loevgreeni*, у которого боковой край лишь слегка вогнут в месте его перехода в рога), наличием пинсальной борозды, мелкими размерами. Кроме того, отличается от *B. maxima* относительно более крупными орбитами, от *B. grandis* и *B. loevgreeni* — положением орбит относительно пинсального отверстия (у *B. talimaae* sp. nov. середины орбит и центр пинсального отверстия расположены на одном уровне, как и у большинства видов рода, тогда как у *B. grandis* и *B. loevgreeni* пинеальное отверстие находится позади этого уровня) и более передним (относительно орбит) положением назогиофизарного отверстия, от *B. grandis* — гораздо ближе расположенными друг к другу орбитами, от *B. loevgreeni* значительно ближе расположенными друг к другу передними концами латеральных полей.

От бенневасписов из Подолии (*B. whitei* Belles-Isles et Janvier, 1984; *B. zychi* Afanassieva, 1989) отличается вогнутой линией боковых краев щита и наличием пинеальной борозды. Кроме того, от *B. zychi* отличается значительно меньшими размерами.

З а м е ч а н и я. Относительно мелкими размерами и некоторыми чертами строения (наличие небольших рострального и латеральных углов, вогнутые боковые части щита) *B. talimaae* sp. nov. несколько напоминает «*B.*» *longicornis* Wängsjö и английские виды «*B.*» *lankesteri* Stensiö (с пинеальной бороздой) и «*B.*» *anglica* Stensiö — довольно ранних бенневасписов, в настоящее время не включаемых в состав рода *Bennewaspis* [1, 7]. Однако он четко отличается от них более развитой препинеальной частью щита и развитыми (более широкими и ближе расположенными друг к другу) передними частями латеральных полей, чем сходен с *B. holtedahli* и некоторыми другими более поздними бенневасписами (*B. maxima*, *B. zychi*).

М а т е р и а л. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Афанасьева О. Б.* Новые цефаласпиды (*Agnatha*) из нижнего девона Подолии // Палеонтол. журн. 1989, № 3, С. 51—59.
2. *Дикенштейн Г. Х.* Палеозойские отложения юго-запада Русской платформы. М.: Гостехиздат, 1957. 154 с.
3. *Новицкая Л. И.* Древнейшие бесчелюстные СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1986, Т. 219, 159 с.
4. *Belles-Isles M., Janvier P.* Nouveaux osteostraci du devonien inferieur de Podolie (R. S. S. d'Ukraine) // Acta palaeontol. pol. 1984, V. 4, P. 157—166.
5. *Brotzen F.* Beiträge zur Vertebratenfauna des westpodolischen Silurs und Devons // Arkiv Zool. 1936, B. 28A, № 22, S. 52.
6. *Janvier P.* Preliminary description of Lower Devonian osteostraci from Podolia (Ukrainian S. S. R.) // Bull. Brit. Museum Natur. History. (Geol.). 1985, V. 38, P. 309—334.
7. *Janvier P.* Les Céphalaspides du Spitsberg, Anatomie, phylogénie et systématique des Ostéostracés siluro-dévonieniens. Révision des Ostéostracés de la Formation de Wood Bay (Dévonien inférieur du Spitsberg). P.: C. N. R. S., 1985. 240 p.
8. *Wängsjö G.* The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. IX. Morphologic and systematic studies of the Spitsbergen Cephalaspids // Skr. Norsk. Polarinst. 1952, № 97, P. 1—657.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
29.XII.1988

НОВЫЙ ВИД РОДА *CZEKANOWSKIA* ИЗ ЮРЫ МОНГОЛИИ

Судя по частоте встречаемости листовых остатков *Czekanowskia*, представители этого рода были обычными компонентами юрских флор Монголии. Чаще всего они относятся к морфологической группе *Cz. rigida* Heer. В тех случаях, когда листовые остатки встречаются в виде фитолеим, имеется возможность дать им более точное видовое определение. При этом часть видов оказывается новыми. В настоящей статье описывается новый вид рода *Czekanowskia* из юрских отложений Баян-тээгского угольного месторождения, расположенного на территории Увур-хангайского аймага, в долине северо-восточного склона горы Шагайн-тээг. Площадь Баян-тээгского месторождения представляет собой узкую мульду, вытянутую в направлении с северо-запада на юго-восток. Юрские отложения залегают с резким угловым несогласием на палеозойских гранитоидах и сланцах и представлены преимущественно песчаниками; нераслаивающимися с алевролитами, аргиллитами и углями; их общая мощность около 500 м. Растительные остатки собраны одним из авторов статьи, Ж. Содовым, в средней части толщи, в слое алевролитов, аргиллитов и мелкозернистых песчаников, расположенной над мощным пластом угля. Отсюда определены *Cladophlebis* ex gr. *haiburnensis* (Lindl. et Hutt.) Brongn., *Raphaelia* sp., *Nilssonia* sp., *Pseudotorelia* sp. A, *Pseudotorelia* sp. B, *Czekanowskia mongolica* sp. nov., *Phoenicopsis* ex gr. *angustifolia* Heer, *Phoenicopsis* sp., *Podozamites lanceolatus* (Lindl. et Hutt.), Schimp., *Pityophyllum* ex gr. *nordenskioldii* (Heer) Nath., *Pityospermum* sp., *Samatopsis* sp., *Conites* sp. Слои, слагающие юрские отложения Баян-тээгского месторождения, по своему стратиграфическому положению соответствуют верхней части цэлийской свиты.

В результате анализа систематического состава приведенного комплекса Ж. Содов считает вмещающие его отложения среднеюрскими (байосскими). На среднеюрский возраст этой толщи указывает и встреченная в ней фауна веснянок [4]. Сходный флористический комплекс присутствует в среднеюрской эрбекской свите Тувы [5]. Ранее обсуждаемые отложения датировались и как средняя – поздняя юра [6] и как ранняя – средняя юра [2].

Фотографии к статье изготовлены в БИН АН СССР Г. И. Петровой (отпечатки листьев и препараты кутикулы – на световом микроскопе) и Н. В. Чендовой (микрофотографии – на сканирующем электронном микроскопе JSM-35C). При описании эпидермальных структур листьев использованы термины, разработанные специально для чекановских и гинкговых.

К Л А С С *CZEKANOWSKIOPSIDA*Р о д *Czekanowskia* Heer, 1876*Czekanowskia mongolica* Samylnina et Sodov, sp. nov.

Г о л о т и п – БИН АН СССР (Ленинград), № 545/101; Юго-Западная Монголия, Увур-хангайский аймаг, Баян-тээгское месторождение угля; цэлийская свита, средняя юра.

О п и с а н и е (рис. 1). В пучке около 10 листьев; угол расхождения крайних листьев в основании пучка 40–60°, длина листьев до 7 см, ширина сегментов 0,5–1,2 мм, первое дихотомическое рассечение листьев находится в 2–4 см от их основания. Листья амфистоматные. Топография устьиц на всех поверхностях сегмента листа одинакова. Устья собраны в хорошо прослеживаемые ряды, расположенные на примерно равном расстоянии друг от друга. На нижней эпидерме 6–9 рядов устьиц, на верхней – 4–6, на боковых эпидермах – 0–3 ряда. В пределах ряда устья расположены неравномерно, в целом довольно часто. Смежные устьичные комплексы крайне редки.

Побочные клетки устьиц отличаются от основных клеток эпидермы более сильной кутинизацией. В отдельных устьичных комплексах полярные побочные клетки кутинизированы почти в той же степени, что и основные. Полярные побочные клетки обычно короткие, в том числе почти изодиметрические. Внешние стенки боковых побочных клеток, как правило, слабывукулые. Устьичные комплексы широкие, нередко с почти плавным симметричным контуром. Наряду с ними встречаются устьичные комплексы и с несимметричным изломанным контуром. Вход в устьичную ямку оконтурен кутикулярным валиком, реже побочные клетки несут по небольшой проксимальной палилле. Защищенность замыкающих клеток хорошая. Размеры устьичных комплексов: 19–25×40–60 мкм.

Основные клетки в устьичных рядах нижней эпидермы преимущественно короткие, в том числе изодиметрические, реже сплюснутые. Основные клетки в устьичных рядах верхней эпидермы как удлиненные (широкие формы), так и короткие. Безустьичные полосы, разделяющие устьичные ряды, состоят из 6–9 рядов удлиненных клеток. Боковые эпидермы состоят из 10–14 рядов удлиненных клеток.

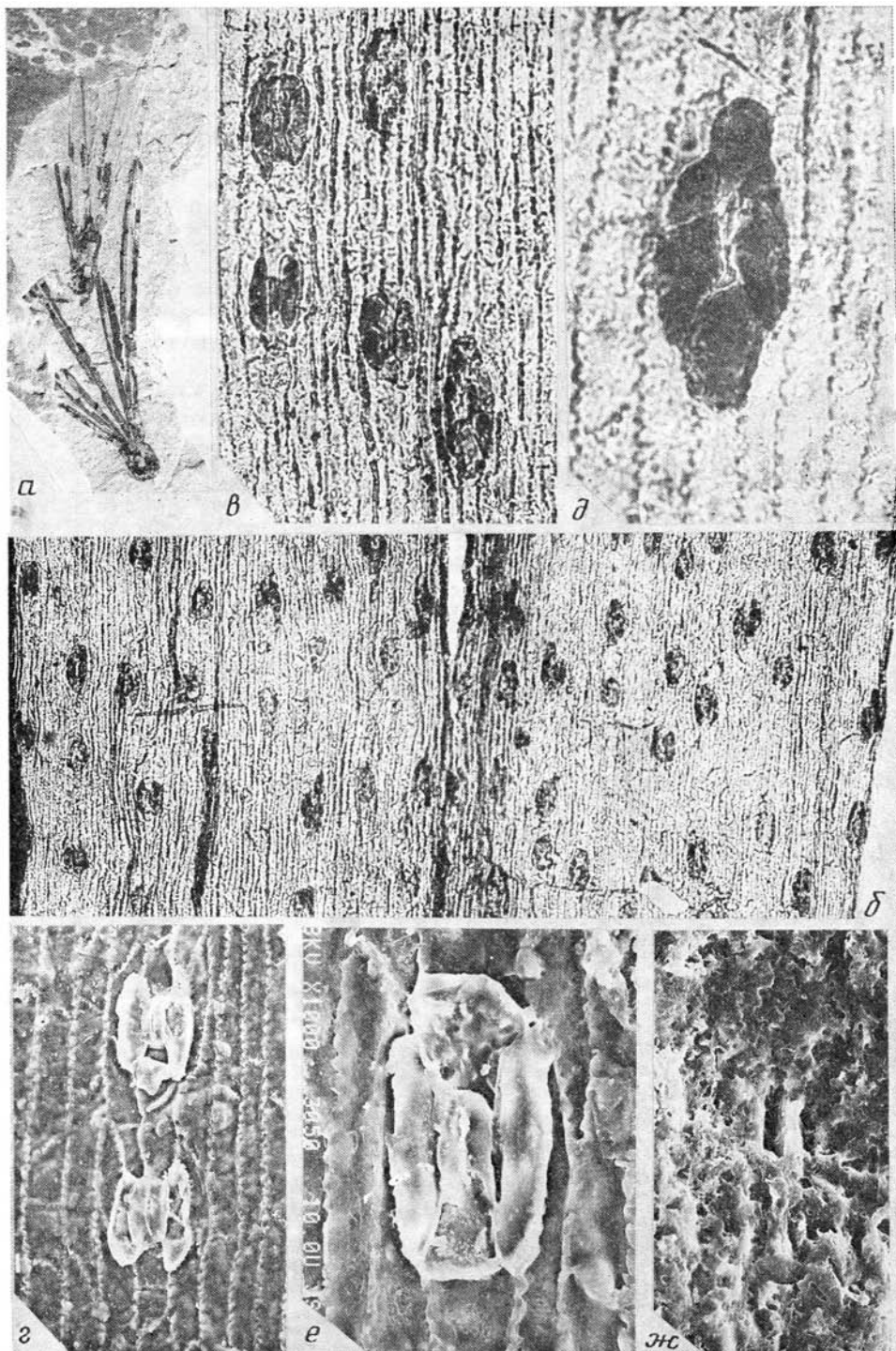


Рис. 1. *Czekanowskia mongolica* sp. nov., № 545/101; а – два неполных пучка листьев, нижний – голотип ($\times 1$); б – полная развернутая кутикулярная пленка сегмента листа ($\times 63$); в – участок нижней эпидермы ($\times 160$); г – участок верхней эпидермы ($\times 220$ СЭМ, вид изнутри); д–ж – устьичный комплекс: д – ($\times 400$), е – ($\times 500$ СЭМ, вид изнутри), ж – ($\times 500$ СЭМ, вид сверху); все препараты – с голотипа

Стенки основных клеток эпидермы обычно прямые или слабовыпуклые (вогнутые), неровные, при рассматривании в световом микроскопе кажутся мелкоизвилистыми; при изучении на СЭМ видно, что извилистость образуется за счет неравномерных утолщений клеточных стенок.

С р а в н е н и е. Описанный здесь вид относится к малочисленной группе видов чекановский, эпидерма листьев которых состояла из клеток с мелкоизвилистыми стенками. Из этих видов наиболее близким является *Cz. vachrameevii* Kiritch. et Samy. из нижнемеловых отложений Забайкалья [1]. Однако по строению эпидермы между ними есть отличия, касающиеся, прежде всего, устьичных комплексов. В отличие от монгольской, у забайкальской чекановский устьичные комплексы обычно удлинённые, с асимметричным и изломленным внешним контуром, а их полярные побочные клетки чаще кутинизированы в той же степени, что и основные клетки эпидермы, т. е. существенно меньше, чем боковые побочные; извилистость клеточных стенок у нее выражена не столь четко. Имеются и другие менее броские отличия.

М а т е р и а л. Более 20 отпечатков неполных пучков листьев из того же местонахождения, что и голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Киричкова А. И., Самылина В. А. Новый вид рода *Czekanowskia* из нижнего мела Забайкалья // Ботан. журн. 1984. Т. 69. № 1. С. 99–100.
2. Николаева Т. В., Шувалов В. Ф. Юрские отложения Юго-Восточного Хангая и прилегающих к нему районов Северной Гоби // Материалы по геологии МНР. М.: Недра, 1966. С. 48–60.
3. Самылина В. А., Киричкова А. И. Строение эпидермы листьев чекановских и гинкговых и вопросы терминологии // Палеонтол. журн. 1973. № 4. С. 95–101.
4. Синицenkova Н. Д. Новые юрские вселянки семейства *Baleuopterigidae* // Палеонтол. журн. 1985. № 4. С. 116–120.
5. Тесленко Ю. В. Стратиграфия и флора юрских отложений Западной и Южной Сибири и Тувы // Тр. СНИИГГИМС. Сер. палеонтол. и стратигр. 1970. Вып. 42. 269 с.
6. Череповский В. Ф. Новое бурогольное месторождение Шагайн-тэг в юго-западной части Монголии // Материалы по геологии МНР. М.: Недра, 1966. С. 184–190.

Ботанический институт АН СССР
Геологический институт АН МНР

Поступила в редакцию
14.XII.1989

ХРОНИКА

© 1990 г.

XXXVI (VI ВЬЕЗДНАЯ) СЕССИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

С 22 по 26 января 1990 г. в Сыктывкаре проходила очередная годовичная XXXVI сессия Всесоюзного палеонтологического общества на тему «Пределы точности биостратиграфической корреляции». В работе сессии приняли участие более 130 человек из 39 городов Советского Союза.

Во вступительном слове «Тенденции развития палеонтологии» президент общества акад. Б. С. Соколов сказал, что на территории Коми АССР «исторически сложилось очень правильное отношение к палеонтологическим исследованиям, к широкому использованию палеонтологических данных при разработке региональных стратиграфических схем как базы геологического картирования, расчленения разрезов, вскрываемых бурением, глубинной биостратиграфической корреляции разнофациальных толщ и понимания строения массивного рифогенного типа комплексов». Далее Соколов сделал «краткий обзор состояния тех направлений палеонтологических исследований, в которых с тем или иным успехом сейчас ведутся изыскания в СССР».

А. И. Жамойда (ВСЕГЕИ) обобщил материалы докладов по проблемам стратиграфии и палеонтологии на 28-й сессии Международного геологического конгресса.

Часть докладов была посвящена факторам, определяющим степень надежности и точности биостратиграфической корреляции. О природе биостратиграфических и событийных границ доложил В. А. Захаров (Ин-т геологии и геофизики СО АН СССР). Он считает, что событийные границы в отличие от биостратиграфических не поддаются прямой диагностике в качестве геохронологических маркеров. В. А. Чермных (Ин-т геохимии, Сыктывкар) считает, что наиболее детальное и точное расчленение и корреляцию отложений обеспечивают не столько зональные монопаксонные подразделения, сколько их различные сочетания. А. К. Гусев (Казанский ун-т) предложил структурный анализ палеонтологических комплексов — как один из методов оценки пределов точности биостратиграфической корреляции, а в соавторстве с И. С. Муравьевым (Казанский ун-т) на примере корреляции разрезов верхней перми Волго-Уральского и Печорского осадочного бассейнов сделал вывод о том, что точность корреляции по геологическим событиям не уступает таковой по палеонтологическим признакам. Опыт биостратиграфической корреляции полифациальных отложений чергакской серии (верхний ордовик — силур) Тувы по различным группам фауны предложил Е. В. Владимирской (ЛГИ) и А. В. Кривободровой (ВСЕГЕИ). Н. В. Дашкиной, А. М. Назаренко, В. И. Шевченко, Н. В. Кожурой, М. В. Титовой (ВолгоградНИПИ-нефть) рассмотрены закономерности распространения фауны и флоры и корреляция разнофациальных пограничных франско-фаменских отложений Волгоградского Поволжья. Об изохронности границ основных стратиграфических подразделений каменноугольной и пермской систем рассказал Ю. Г. Гор (ВНИИокеангеология). Г. Н. Садовников, Э. Ф. Орлова (ИГО «Аэрогеология», Москва) привели данные о характере границ биостратонов в континентальных пермских и триасовых отложениях Ангариды.

Корреляция на основе комплексов различных групп фауны и флоры рассмотрена в следующих докладах. Г. Н. Киселев (ЛГУ) считает, что космополитизм раннепалеозойских дофалопод, короткий интервал времени распространения многих видов и родов дают предпосылку к построению межрегиональной биостратиграфической шкалы силура. А. Б. Юдина (Ин-т геологии, Сыктывкар) провела межрегиональную корреляцию пограничных отложений франского и фаменского ярусов по конодоптам. О. Р. Мипина (ИГО «Бурятгеология», Улан-Удэ), Л. Н. Неберкутипа (Воронежский ун-т) на основании изучения спорово-пыльцевых комплексов уточнили позднедевонский возраст урмнской толщи (хр. Малый Хабаров-Дабан, Южное Прибайкалье) и ее корреляцию с разрезами соседних регионов. Н. Р. Мейер-Меликян, О. П. Тельнова (МГУ) считают, что исследования ультрамикротонного строения спородермы, обеспечивающие разработку естественной систематики палеозойских микрофоссилий, уточняют биостратиграфические рубежи и детальную корреляцию вмещающих отложений. М. М. Астафьевой (ПИН)

новые данные по двустворчатым моллюскам дали возможность скоррелировать пермские отложения бореальной и нотальной областей. При биостратиграфической корреляции верхнепермских лагуно-коитинентальных отложений Большесынинской впадины Северного Приуралья Г. П. Каневым, Н. А. Колодой (Ин-т геох., Сыктывкар) были использованы также двустворчатые моллюски и миоспору. Кроме того, Н. А. Колода рассказала об изучении пермских миоспор с помощью электронной микроскопии. О. Л. Коссова (ВСЕГЕИ) считает, что корреляция верхнекаменноугольных и нижнепермских отложений с помощью филозон по рудогам возможна в пределах Ураюл-Свальбардской провинции. А. Г. Клец (Дальневосточное ИГО, Хабаровск) дал оценку выделенных биостратиграфических зон по брахиоподам для корреляции отложений верхнего палеозоя Южного Верхоянья. Г. В. Котляр, Г. С. Кропачева, Г. П. Профина (ВСЕГЕИ), сопоставив верхнепермские зовальские шкалы юга СССР по фузулинидам, мелким фораминиферам, брахиоподам, кораллам, мшамкам, выяснили их корреляционные возможности. Н. И. Курушин (Ин-т геохимии и геофизики СО АН СССР) предложил корреляцию бореальной нижней триаса по двустворкам. Н. Ю. Борисова (Ин-т геологии, Сыктывкар) использовала кальционеллы (двустворчатые моллюски) для биостратиграфической корреляции верхнеюрских – нижнемеловых карбонатных комплексов горной Туркмении. А. С. Сахаров (СевКавНИПИнефть, Грозный) считает, что для межрегиональной корреляции в пределах Средиземноморской провинции спитицерасы (аммониты) позволяют вести сопоставления на ярусном и подъярусном уровне. С. В. Варламова (СевКавНИПИнефть, Грозный) рассказала о комплексном изучении биостратиграфических, литологических и палеогеографических данных для исследования нижнего мела Северо-Восточного Кавказа в связи с перспективами нефтегазоносности. По результатам изучения известкового нанопланктона В. А. Мусатов (ИГО «Нижневолжскгеология», Саратов) предположил наличие датских отложений в Северном Прикаспии. В. М. Подобина (Томский ун-т) рассказала о новых данных по биостратиграфии морского палеогена Западной Сибири. К. А. Ализаде, Т. С. Карасев (Ин-т геологии, Баку) считают, что пресноводные моллюски униониды являются ортостратиграфической группой для континентальных отложений всего позднего кайнозоя. В. Г. Коченов, Б. С. Кожамкулова (Ин-т зоологии, Алма-Ата) рассмотрели корреляцию позднелиценевых фаун млекопитающих Юго-Восточного Казахстана, Восточной Европы и Западной Сибири. Е. Г. Лупикина (Ин-т вулканологии, Петропавловск-Камчатский) и С. П. Озорнича (ИГО «Камчатгеология») рассказали о новых по систематике плиоценовых и раннеплейстоценовых *Stephanodiscus armenicus* (*Vacillariophyta*), а И. В. Мельничук (Отделение географии ин-та геофизики, Киев) – о продолжительности существования некоторых моллюсков плейстоцена Украины. В. В. Янко (Одесский ун-т) было выяснено, что темпы эволюции и прохорез пошто-каспийских четвертичных бентосных фораминифер достаточно высокие, что позволило провести достоверные биостратиграфические границы и коррелировать синхронные отложения на границе плейстоцена – голоцена.

В небольшой части докладов была отмечена роль скрытых перерывов, конденсирования и переотложения фоссилий и возможность использования для корреляций метода сопоставления уровней переотложения микрофоссилий. К ним относится доклад В. С. Сорокина (Латвийский ун-т) «Перерывы в девоне севера Русской платформы и их корреляционное значение». В. С. Цыганко (Ин-т геологии, Сыктывкар) рассмотрел перерывы, пробелы, несогласия и точность биостратиграфических корреляций также на примере девона северо-востока европейской части СССР. Детальное изучение биостратиграфии девонских кремнистых толщ Тянь-Шаня по конодонтам привело В. П. Чернышук (ИО «Киргизгеология», Фрунзе) к заключению о наличии в них скрытых перерывов. Л. Н. Клепина, Е. Л. Зайцева (ВНИГНИ) выяснили условия и признаки переотложения бентосных фоссилий в карбоне Прикаспийской впадины. Т. Н. Болотникова (ДВГИ ДВО АН СССР) рассказала о значении переотложенных миоспор для детального расчленения и корреляции кайнозойских угленосных отложений Приморья. В. В. Янко и Л. В. Грамовой (Одесский ун-т) изучены переотложенные бентосные фораминиферы и остракоды, дающие возможность расчленения и корреляции плейстоцен-голоценовых глубоководных отложений Черного моря. С. Т. Ремизова (Ин-т геологии, Сыктывкар) предложила считать палеогеографическую реконструкцию бассейна основой надежности биостратиграфической корреляции. Л. А. Несов (ЛГУ) рассмотрел влияние циркуляции вод в океане и в лимашно-лагунных бассейнах на режим осадкоаккумуляции и сохранность фоссилий. Н. В. Калашников (Ин-т геологии, Сыктывкар) считает, что продукты «подводного выветривания» в верхнепалеозойских отложениях европейского Севера являются индикатором биоминеральной обстановки образования осадочных пород, по которым можно определять и проследить палеогеографические особенности морского бассейна в определенный отрезок времени.

И. Н. Сулимов (Одесский ун-т) в своем выступлении «Геологической службе Воркуты – 50 лет» поделился воспоминаниями о становлении этой службы и геологах во времена существования Воркутлага. Ю. Н. Бычков (ИГО «Севостгеология», Магадан) рассказал о работе канадских геологов. К. Н. Аммиан и Язов (Туркменский политехнический ин-т) показали на слайдах новые палеонтологические находки в Туркмении.

На общем распорядительном собрании были заслушаны отчеты ученого секретаря ВПО Л. М. Доваковой о научной деятельности общества за 1989 г., сообще-

ние И. М. Колобовой об издательской деятельности ВПО, Ю. Н. Елисеевой — о финансовом положении общества и председателя ревизионной комиссии ВПО Г. А. Стукалиной. Действительными членами ВПО избраны 16 человек.

В принятой резолюции отмечается, что нужды геологической практики и задачи историко-геологических построений требуют все более детального стратиграфического расчленения разрезов и точной их корреляции. Основной операционной единицей при разработке детальных региональных стратиграфических схем фанерозоя по-прежнему является биостратиграфическая зона и ее разновидности. Современные исследования характеризуются особым вниманием к микропалеонтологии, в особенности океанской, и палеонтологии докембрия, выявлению «событийных уровней» и обоснованию границ подразделений общей стратиграфической шкалы, к палеогеографическим и палеоклиматическим данным в связи с геодинамическими построениями и геохимической эволюцией в первую очередь лито- и гидросферы. На очереди компьютерная обработка палеонтологического материала. Особое внимание следует обратить на изучение стратиграфических разрезов стратопов, расположенных на территории СССР, на вопросы, связанные с подготовкой палеонтологов в вузах и палеонтологическим образованием геологов, внедрением новых методов палеонтологии, а также на необходимость надлежащего и постоянного хранения эталонных и монографических палеонтологических коллекций, являющихся национальным достоянием.

Проведение очередной XXXVII сессии ВПО на тему «Экосистемные перестройки и эволюция», совпадающей с 75-летием общества, намечено в Ленинграде в 1991 г. Участники XXXVI сессии ВПО выразили глубокую благодарность коллективу Института геологии Коми научного центра Уральского отделения АН СССР, его дирекции, Совету ВПО и членам Оргкомитета за хорошую организацию сессии и обеспечение ее успешной работы.

Модзалевская Т. Л.

ОЛИМПИАДА ИВАНОВНА ШМИДТ (1895—1989)

Отечественная палеонтология понесла тяжелую утрату. 17 июля 1989 г. скончалась Олимпиада Ивановна Шмидт, широко известный специалист по мезокайнозойским морским ежам, большой знаток и энтузиаст музейного дела.

О. И. Шмидт родилась в г. Хабаровске в 1895 г. в семье офицера. В 1917 г., после окончания гимназии и Высших женских курсов в Москве, она поступила в Иркутский государственный университет на естественно-исторический факультет с музееведческим уклоном, который окончила в 1923 г.

Куда бы ни забрасывала ее судьба — в Ташкент (1927—1930 гг.), в Ленинград (1930—1940 гг.), в Уфу (1942—1947 гг.), в Москву, на Кавказ — везде она работала в музеях. Работая в ЦНИГРмузее им. Ф. Н. Чернышева, она начала заниматься обработкой поздне меловых морских ежей Кавказа, подготовила две работы, одна из которых, посвященная роду *Pseudofaster*, была опубликована в 1938 г. в Ежегоднике музея. С этого времени и до конца своих дней, не оставляя музейного дела, О. И. Шмидт изучала меловых, палеогеновых и неогеновых морских ежей.

Уникальный материал по этой группе ископаемых организмов постепенно сосредотачивался в музее ВНИГРИ, где она работала с 1947 по 1964 год. После ухода на пенсию в 1964 г. она продолжала интенсивно трудиться и занималась любимым делом еще четверть века.

Верхнемеловым и третичным морским ежам Средней Азии посвящены ее работы 1953 и 1962 гг. Результаты изучения верхнемеловых, палеоценовых и эоценовых морских ежей Мангышлака освещены в статьях 1969 и 1973 гг. Она участвовала в написании большого раздела по верхнемеловым морским ежам в «Атласе руководящих форм ископаемых фаун СССР» (1949). О. И. Шмидт является соавтором ряда разделов по морским ежам в фундаментальном справочнике «Основы палеонтологии» (1964).

В последние три десятилетия внимание О. И. Шмидт привлекали, в основном, кайнозойские морские ежи Сахалина, Камчатки и некоторых других районов востока и северо-востока нашей страны. По ним написал ряд интересных работ 1971, 1975, 1977, 1978, 1984 гг. К сожалению, большую сводную работу по дальневосточным морским ежам и их значению для биостратиграфии и палеогеографии она не успела завершить.

О. И. Шмидт изучала коллекции, собранные такими геологами как С. Н. Смаков (Средняя Азия), Н. К. Трифонов, А. П. Ильина (Мангышлак), В. Н. Верещагин, М. Ф. Двали, Б. Ф. Дьяков (Дальний Восток). Результаты их совместных работ, имеющих большое значение для стратиграфии мела, палеогена и неогена, отражены в статьях и монографиях.

О. И. Шмидт была очень общительным и доброжелательным человеком. Молодые сотрудники, приезжавшие к ней на консультации из разных городов, всегда получали у нее помощь и поддержку. Была также разносторонне развитым человеком, прекрасно знала английский, немецкий и французский языки, увлекалась музыкой, литературой, садоводством, активным борцом за сохранение чистоты окружающей среды.

О. И. Шмидт в 1945 г. была награждена медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне». Много лет состояла членом Всесоюзного палеонтологического общества; в 1982 г. избрана его почетным членом.

Олимпиада Ивановна отличалась большим оптимизмом во всем, проявляла завидное жизнелюбие и умение помочь советом и делом. Жизнь не баловала ее: рано потеряла отца, мужа, на фронте погиб ее единственный сын. Эта хрупкая, мужественная женщина нашла в себе силы, чтобы взять сироту-мальчика, вырастить, воспитать и дать ему образование.

Светлая память об Олимпиаде Ивановне, скромном, отзывчивом человеке, навсегда останется в наших сердцах.

*Жидкова Л. С., Кудрявцева Е. И., Лобачева С. В., Москвин М. М.,
Смирнова Ю. В., Соловьев А. Н., Эндельман Л. Г.*

СОДЕРЖАНИЕ «ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

ЗА 1990 г.

Астафьева-Урбайтис К. А. Представители родов <i>Vacunella</i> Waterhouse и <i>Cunavella</i> (Bivalvia) из верхнего палеозоя СССР	1	39
Афанасьева М. С., Ультраструктура и вторичные изменения скелетов радиоларий	1	28
Афанасьева Г. А., Лазарев С. С., Ушатинская Г. Т. К морфологии и систематике древнейших брахиопод	3	46
Банников А. Ф. Новая смаридовая рыба (Perciformes, Centranchidae) из сармата Молдавии	2	97
Банников А. Ф. Первая находка иглобрюхих рыб (Tetraodontidae) в миоцене СССР	4	75
Безносов Н. В., Кутузова В. В. Систематика среднеюрских гетероморфных аммонитов	4	23
Вислобокова И. А. Об основных закономерностях исторического развития и классификации Ruminantia	4	3
Габуния Л. К., Шевырева Н. С., Габуния В. Дж. Новый опоссум (Didelphidae, Marsupialia, Metatheria, Mammalia) из низов олигоцена Зайсанской впадины (Восточный Казахстан)	1	101
Давыдов В. И. К уточнению происхождения и филогении трицицетов и грапиц среднего и верхнего отделов карбона	2	13
Есин Д. Н. Чешуйный покров <i>Amblypteria costata</i> (Eichwald) и таксономия палеопсид по изолированным чешуям	2	89
Журавлева Ф. А. Новые палеозойские цефалоподы Монголии	2	37
Ивахненко М. Ф. Рапнепермские элементы фаунистических комплексов тетрапод Восточной Европы	2	102
Ивахненко М. Ф. Позднепалеозойский фаунистический комплекс тетрапод из отложенный бассейна р. Мезень	4	88
Казыпшики М. И. Новые лучекрылые рыбы из юры Ферганы	3	77
Каратаюте-Талимаа В. Н., Новицкая Л. И., Розман Х. С., Содов Ж. <i>Mongolepis</i> — новый род эластобранхий из нижнего силура Монголии	1	76
Кирейчук А. Г., Пономаренко А. Г. Ископаемые жуки семейств Peltidae и Nuttidulidae (Coleoptera)	2	78
Киричкова А. И. Триасово-рапнепермская флора Восточного Урала	1	110
Конева С. П. Новые среднекембрийские акротретиды (брахиоподы) Малого Каратау	3	47
Кузьмин А. В. Асимметричные пары платформенных элементов у некоторых представителей рода <i>Polygnathus</i> (коподоны)	4	66
Куранов С. М. Новый род протоцератопсид из позднего мела Монголии	4	94
Лелешуе В. Л. Органический мир девона Средней Азии	2	26
Лелешуе В. Л. Процветания и кризисы в эволюции кораллов	4	15
Марков А. В., Кушлина В. Б. Постларвальное развитие некоторых морских ежей-спатагоидов	2	60
Марков А. В., Кушлина В. Б. Количественные аспекты возрастных изменений некоторых морских ежей-спатагоидов	4	49
Мартинсон Г. Г. Новые пеморские двустворчатые моллюски из меловых отложений Приаралья и Тургайского прогиба	3	17
Мельникова Л. М., Мамбетов А. М. Нижнекембрийские остракоды Северного Тянь-Шаня	3	57
Мейен С. В. <i>Bardospermum</i> — новый род хвойных из куптура Приуралья и некоторые вопросы эволюции ранних хвойных	2	3
Миних А. В. Новый палеопсид из поздней перми Восточно-Европейской платформы	3	71
Митта В. В. О внутривидовой изменчивости волжских аммонитов	1	49
Михайлова Е. Д. Новые виды остракод ходжакурганской свиты (эмский ярус) запада Зеравшанского хребта	2	69
Несов Л. А. Позднеюрский лабиринтодонт (Amphibia, Labyrinthodontia) среди других реликтовых групп позвоночных Северной Ферганы	3	82
Новиков И. В. Новые раннетриасовые лабиринтодонты среднего Прикамья	1	87
Орлова Э. Ф. Новые данные о конхостраках <i>Rohdendorfiium</i> и <i>Viremphis</i> из вулканогенных пермтриасовых отложений Тунгусской синеклизы	1	66

Попов Л. Е., Тихонов Ю. А. Раннекембрийские брахиоподы из Южной Киргизии	3	33
Рожнов С. В. Новые представители класса Stylophora (плгокожи)	4	37
Рыбкина Н. Л., Смирнов А. Н. Новые среднедевонские спирифериды Южного Тянь-Шаня	4	31
Сенищikov А. Г. Новые данные по рауизухидам Восточной Европы	3	3
Синищикова Н. Д. Новые мезозойские веснячки Азии	3	63
Смирнова Т. И. Валанжинские брахиоподы Прикаспийской впадины	2	47
Старобогатов Я. И. Система и филогения низших хелицероных (анализ морфологии палеозойских групп)	1	4
Сторожко С. Ю. Новые ископаемые гриллоблаттидовые насекомых (Insecta, Grylloblattida: Blattopterygidae; Geinitziidae) из перми и мезозоя Азии	4	57
Ушатинская Г. Т. Микроструктура и секреция раковины у беззамковых брахиопод отряда Ascotretida	1	55
Янко В. В. Четвертичные фораминиферы рода Ammonia Понто-Каспия	1	18
Яцков С. В. О древнейшем семействе аммоноидей Anetoceratidae	3	25

Вопросы номенклатуры

Макаркин В. И. Новые названия юрских сетчатокрылых	1	120
--------------------------------------------------------------	---	-----

Методика научных исследований

Белякова О. Н. К методике изучения пористости и фиброзного слоя раковин замковых брахиопод	3	91
Орлов А. И. Математический метод исследования позвоночных	2	112
Терещенко В. С. Методика восстановления размеров позвонков у ископаемых тетрапод	4	98

Краткие сообщения

Афанасьева О. Б. Новый <i>Venniaspis</i> (Agnatha) из нижнедевонских отложений Подолии	4	128
Безносов И. В. Систематическое и стратиграфическое положение аммонитов вида <i>Parkinsonia doneziana</i> Borissjak, 1908	2	126
Бокова А. Р. Новые нижнекембрийские гастроподы Сибирской платформы	2	123
Вислобокова И. А. О парнопалых из нижнего миоцена бухты Тагай о. Ольхон (Байкал)	2	134
Грамм М. Н., Степанайтыс И. Е. Отпечаток аддуктора раннекаменноугольных остракод <i>Bairdiacyparis Fabalicyparis</i>	3	114
Долуденко М. П., Муравьев В. И. О минерализации растительных остатков из позднего албона Украины	2	133
Драневич И. А. Систематическое положение девонских брахиопод рода <i>Vargasia</i>	4	114
Егоров А. Н., Попов Л. Е. Новый род лингулид из нижнепермских отложений Сибирской платформы	4	111
Иванцов А. Ю. Первые находки филлокарид в нижнем кембрии Якутии	2	130
Иванцов А. Ю. Новые данные по ультраструктуре сабеллитид (<i>Rogonophora</i> ?)	4	125
Киселев Г. И. Новые раннепалеозойские актиноцератоиды	1	129
Красилова И. И. Новые бивальвии силура Монголии	4	103
Лаврентьева В. Д. Новый род криптостомидных мшанок	2	127
Леонова Т. Б. <i>Darvasiceratidae</i> — новое семейство пермских пролеканитид	3	104
Лысенко Н. И. <i>Ornatoptygmalis</i> — новый род перипнеид (гастроподы) из титона Крыма	1	125
Лысенко Н. И., Алиев Г. Н. К систематике фанероптиксид (гастроподы)	4	107
Немков П. Г. Новый род роющих ос-трибы <i>Gogutini</i> из олигоценовых отложений Приморского края	4	123
Николаева С. В. Новый род антракоцератид (<i>Ammonoidea</i>) из карбона	3	108
Николаев Г. В. Гребенчатосуе жуки (<i>Coleoptera</i> , <i>Lucanidae</i>) из палеогена Евразии	4	120
Перковский Е. Э. Первая находка меловых насекомых семейства <i>Leioididae</i> (<i>Coleoptera</i>)	4	118
Пронина Г. П., Губенко Т. А. Платоархедисциды поздней перми Закавказья	2	119
Раузер-Черноусова Д. М., Черных В. А. <i>Mesolasiodiscus</i> gen. nov. — новое звено в эволюции позднепалеозойских лазиодисцид (фораминиферы)	1	121
Савинцевский А. Б., Князев А. В. Использование ископаемой скорлупы яиц птиц для характеристики вековых колебаний климата	2	132
Саркар С. С. К ревизии гетероморфных аммоноидей. Географическое распространение рода <i>Emericiceras</i> Sarkar, 1954	3	111
Саютина Т. А., Вильмова Е. С. Проблематичные ископаемые <i>Udokania</i> Leites из протерозойских отложений Забайкалья	3	100
Самылина В. А., Содов Ж. Новый вид рода <i>Czekanowskia</i> из юры Монголии	4	132
Тарабукин В. П. Новые раннедевонские конодонты северо-востока Якутии	3	118

Рецензии и научные дискуссии

- Горбачик Т. Н.** Loeblich A. R., Jr., Tappan H. Foraminiferal genera and their classification. N. Y., 1988. 970 p. 847 pl. 1 135
- Грамм М. Н.** Evolutionary biology of Ostracoda: its fundamentals and applications // Proc. IX Internat. Sympos. Ostracoda. Shizuoka, Japan, 29 July – 2 August 1985/Eds T. Hanai, N. Ikeya, K. Ishizaki. Developments in Palaeontology and Stratigraphy, 11. Tokyo: Kodansha Ltd., 1988. 135 p. 3 121

Хроника

- Барсков И. С., Нигмаджанов И. М., Немировская Т. И.** Всесоюзный коллоквиум по конодоптам 3 123
- Журавлев А. Ю.** V Международный симпозиум по ископаемым кишечнополостным, включая архециаты и спонгиозоморфы 1 137
- Модзалевская Т. Л.** XXXV сессия Всесоюзного палеонтологического общества 1 139
- Модзалевская Т. Л.** XXXVI (6 выездная) сессия Всесоюзного палеонтологического общества 4 135
- Никитин И. Ф., Корень Т. П., Аполлонов М. К.** V Международный симпозиум по ордовикской системе 1 141

* * *

- Ахматов М. А., Братцева Г. М., Волкова Н. А.** Елена Дмитриевна Заклинская (1910–1989) 3 125
- Горбачик Т. Н.** Владимир Покорный (1922–1989) 3 126
- Жидкова Л. С., Кудрявцева Е. И., Лобачева С. В. и др.** Олимпиада Иванова Шмидт (1895–1989) 4 138

СОДЕРЖАНИЕ

Вислобокова И. А. Об основных закономерностях исторического развития и классификации Ruminantia	3
Лелешус В. Л. Процветания и кризисы в эволюции кораллов	15
Безносков П. В., Кутузова В. В. Систематика среднеюрских гетероморфных аммонитов	23
Рыбкина Н. Л., Смирнов А. И. Новые среднедевонские спирифериды Южного Тянь-Шаня	31
Рожнов С. В. Новые представители класса Stylophora (иглокожие)	37
Марков А. В., Кушлина В. Б. Количественные аспекты возрастных изменений некоторых морских ежей-спатангоидов	49
Стороженко С. Ю. Новые ископаемые гриллоблаттидовые насекомые (Insecta, Grylloblattida: Blattogryllidae, Geinitziidae) из перми и мезозоя Азии	57
Кузьмин А. В. Асимметричные пары платформенных элементов у некоторых представителей рода Polygnathus (конодошты)	66
Банников А. Ф. Первая находка иглобрюхих рыб (Tetraodontidae) в миоцене СССР	75
Ивахненко М. Ф. Позднепалеозойский фаунистический комплекс тетрапод из отложений бассейна р. Мезень	88
Курзанов С. М. Новый род протоцератоцид из позднего мела Монголии	91

Методика научных исследований

Терещенко В. С. Методика восстановления размеров позвонков и ископаемых тетрапод	98
--------------------------------------------------------------------------------------------	----

Краткие сообщения

Красилова И. Н. Новые двустворчатые моллюски силура Монголии	103
Лысенко Н. И., Алиев Г. А. К систематике фанероптиксид (гастроподы)	107
Егоров А. Н., Попов Л. Е. Новый род лингулид из нижнепермских отложений Сибирской платформы	111
Драневич И. А. Систематическое положение брахиопод рода Bagrasia	114
Драневич И. А. Систематическое положение брахиопод рода Bagrasia (leoptera)	118
Шиколаев Г. В. Гребенчатоусые жуки (Coleoptera, Lucanidae) из палеогена Евразии	120
Немков П. Г. Новый род роющих ос трибы Goritini из олигоценых отложений Приморского края	123
Иванцов А. Ю. Новые данные по ультраструктуре сабеллитид (Rogopora?)	125
Афанасьева О. Б. Новый Venneviaspis (Agnatha) из нижнедевонских отложений Подолья	128
Самылина В. А., Содов М. Новый вид рода Czekanowskia из юры Монголии	132

Хроника

Модзалевская Т. Л. XXXVI (VI выездная) сессия Всесоюзного палеонтологического общества	135
--------------------------------------------------------------------------------------------------	-----

* * *

Жидкова Л. С., Кудрявцева Е. И., Лобачева С. В. и др. Олимпиада Исаповна Шмидт (1895-1989)	138
------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

И. С. БАРСКОВ (главный редактор), Г. А. АФАНАСЬЕВА, Л. Ю. БУДАНЦЕВ,
Л. К. ГАБУНИЯ, Т. Н. ГОРБАЧИК, М. Ф. ИВАХНЕНКО, Д. Л. КАЛЬО,
А. Г. ПОНОМАРЕНКО, А. Ю. РОЗАНОВ (зам. главного редактора),
Л. П. ТАТАРИНОВ, А. Ф. БАННИКОВ (ответственный секретарь)

EDITORIAL BOARD:

I. S. BARSKOV (Editor-in-Chief), G. A. AFANASJEVA, L. Y. BUDANTSEV,
L. K. GABUNIA, T. N. GORBATCHIK, M. F. IVACHNENKO, D. L. KALJO,
A. G. PONOMARENKO, A. Yu. ROZANOV (Deputy Editor-in-Chief),
L. P. TATARINOV, A. F. BANNIKOV (Secretary)

Зав. редакцией Я. М. Кузьмина

Технический редактор *Т. Н. Смоляникова*

Сдано в набор 10.09.90	Подписано к печати 05.11.90	Формат бумаги 70×108 ^{1/16}		
Высокая печать	Усл. печ. л. 12,6 + 2 вкл.	Усл. кр.-отт. 17,3 тыс.	Уч.-изд. л. 15,2	Бум. л. 4,5
	Тираж 1306 экз.	Зак. 460	Цена 1 р. 80 к.	

Адрес редакции: 117868, Москва, В-321, ГСП-7, Профсоюзная ул., д. 123. ПИН АН СССР,
тел. 339-66-00

2-я типография издательства «Наука», 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 6

ВНИМАНИЮ АВТОРОВ!

Всесоюзное агентство по авторским правам напоминает, что срок обращения авторов в Агентство по гонорарам за переиздание журнала 1987 г. истекает 1 ноября 1991 г. Пропуск авторами сроков направления в ВААП справок-заявлений влечет за собой перечисление невостребованных сумм в доход государства и утрату авторами права на их получение.

Выплата авторского гонорара начинается через 2 года и заканчивается через 4 года после выхода последнего номера журнала в СССР (например, выплата гонорара за перепечатку статей, опубликованных в журнале в 1988 г., будет производиться с 1 января 1991 г. по 30 декабря 1992 г.).

Справки-заявления направлять

— почтой по адресу: 103670, Москва, К-104, Б. Бронная, 6а, ВААП
— либо в отдел расчетов по журналам — Москва, Малая Бронная, д. 19,
ком. 306

Тел.: 203-59-53